

2/8:000
20/3462

THOMAS MICHAEL LEWINSOHN

PREDÇÃO DE SEMENTES EM Hymenaea (LEGUMINOSAE: CAESALPINIOIDEAE):

ASPECTOS ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS

Orientador: Dr. Woodruff Whitman Benson

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para a obtenção do Grau
de Mestre em Biologia (Ecologia).

Campinas, SP

1980

Departamento de Zoologia
UNICAMP

À memória de
Erwin Lewinsohn

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Woodruff W. Benson, pela orientação ao mesmo tempo rigorosa e inspiradora.

Ao Dr. Daniel H. Janzen, pelas numerosas críticas e sugestões, e especialmente pela oportunidade em acompanhá-lo no campo.

Ao Dr. Donald R. Whitehead, pelo exame e identificação dos curculionídeos, e pela discussão de numerosas questões aqui tratadas.

Ao Dr. William H. Stubblebine, que forneceu dados, idéias, críticas, companhia e entusiasmo.

À Dra. Jean H. Langenheim, que muito auxiliou o primeiro contato com as árvores, e posteriormente acompanhou e discutiu o desenvolvimento do trabalho.

Ao Dr. Paulo F. Bührnheim, pelo auxílio e apoio ao desenvolvimento deste trabalho.

Aos docentes, colegas do curso de Pós-Graduação em Ecologia da UNICAMP, e aos docentes, alunos e funcionários dos Departamentos de Zoologia e de Morfologia e Sistemática Vegetais da UNICAMP, que auxiliaram e incentivaram a realização deste trabalho de muitas maneiras, com um especial agradecimento a Helena Castanheira de Moraes, Rogério P. Martins e ao Dr. Hermógenes F. Leitão F^o.

Às seguintes pessoas e instituições, que franquearam acesso a coleções entomológicas: Dr. Germano Rosado Neto e Prof. Dr. Jesus S. Moure (Universidade Federal do Paraná); Dr. Cincinnato R. Gonçalves (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro); Dr. Miguel A. Monné (Museu Nacional); Dra. Cleide Costa (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo); Sr. Guy V.

dos Santos (Centro de Pesquisas do Cacau); Museu Goeldi e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Ao Dr. Horace R. Burke e Dr. Paul Marsh, pelo auxílio na identificação dos insetos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, que financiou, através de bolsas e de auxílio de viagem, a realização deste trabalho.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, ao Instituto de Botânica do Estado de São Paulo e ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo, em cujas estações e reservas foram realizadas partes importantes da pesquisa de campo.

A Raimundo Nonato e Basílio dos Reis, pelo auxílio nas coletas em Manaus.

Ao Dr. Gilton P. Moraes, pelo auxílio às coletas na região de Araxá.

Ao Dr. Paulo Soderó Martins, Dr. Pierre C. G. Montouchet, Dra. Marlene T. Ueta, pelas críticas e sugestões ao manuscrito, e ao Dr. João Semir pela revisão da seção 4.1.

A Marcos Severo Conrado dos Reis, pela execução dos gráficos e desenhos.

A Ricardo Iglesias Rios, Johann Becker, Sebastião R. Fontinha, Paulo Maurício Silva, Rachel Lewinsohn e Lars Peter Lewinsohn, cujo apoio e incentivo, de longa data, foram da maior importância para que este trabalho pudesse sequer ser iniciado.

A Gracinha, por ajudar e estimular, e a Alessandra e Ana, por suportarem pacientemente, a realização deste trabalho.

ÍNDICE

	PÁGINA
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 A predação de sementes como problema ecológico e evolutivo.....	4
1.2 Objetivos do estudo.....	11
1.3 O gênero <u>Hymenaea</u>	12
1.4 Estudos anteriores de predadores de sementes de <u>Hymenaea</u> e <u>Copaifera</u>	15
a) O gênero <u>Rhinochenus</u>	18
b) Outros curculionídeos.....	21
c) Outros predadores.....	22
2. AS ESPÉCIES ESTUDADAS DE <u>HYMENAEA</u> E <u>COPAIFERA</u>	24
2.1 <u>Hymenaea intermedia</u> Ducke.....	24
2.2 <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u> (Hayne) Lee e Langenheim.....	25
2.3 <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>courbaril</u> L.....	27
2.4 <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>subsessilis</u> Ducke.....	28
2.5 <u>Hymenaea stigonocarpa</u> Martius ex Hayne.....	29
2.6 <u>Copaifera langsdorffii</u> Desf.....	31
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	37
3.1 Coleta e exame dos frutos.....	37
3.2 Medidas em frutos e sementes.....	39
3.3 Tratamento dos dados.....	40
3.4 Identificação das plantas e insetos.....	42
4. RESULTADOS.....	44
4.1 Estrutura e desenvolvimento dos frutos.....	44
a) Estrutura dos frutos.....	44
b) Desenvolvimento dos frutos.....	47
4.2 Variação de frutos e sementes.....	51
a) Variação de número de sementes por fruto.....	51
b) Relação entre número e tamanho das sementes..	67
c) O custo de produção de frutos de diferentes tamanhos.....	71

4.3 Os predadores de frutos e sementes de <u>Hymenaea</u> ..	77
a) <u>Rhinochenus</u>	77
b) <u>Conotrachelus</u>	92
c) <u>Microscapus hymenaeae</u>	93
d) <u>Spermologus</u>	96
e) <u>Scolytidae</u>	98
f) <u>Anobiidae</u>	100
g) <u>Phycitidae</u>	100
h) Outros infestadores.....	101
i) Parasitóides.....	103
j) Infestação de botões florais.....	105
4.4 Os predadores de <u>Copaifera langsdorffii</u>	106
4.5 Diferenciação funcional nos predadores de sementes e suas taxas de predação.....	108
a) Predação 1.....	113
b) Predação 2 e 3	121
c) Infestação diferencial de frutos e interações dos predadores.....	125
d) Diferenciação em <u>Rhinochenus Stigma</u>	141
5. DISCUSSÃO.....	146
5.1 Padrões adaptativos nos predadores de sementes de <u>Hymenaea</u>	146
5.2 Variação e interações em <u>Rhinochenus</u>	152
5.3 Significado da escolha de frutos.....	158
5.4 Defesas contra predação de sementes de <u>Hymenaea</u>	164
5.5 O contexto comunitário: <u>Hymenaea</u> como subsistema coevoluído.....	169
6. CONCLUSÕES.....	178
7. RESUMO.....	182
8. SUMMARY.....	184
9. BIBLIOGRAFIA.....	186

LISTA DE TABELAS

	PÁGINA
tab. 1 - Insetos referidos como ocorrentes em frutos e sementes de <u>Hymenaea</u>	16
tab. 2 - Insetos referidos como ocorrentes em frutos e sementes de <u>Copaifera</u>	17
tab. 3 - <u>Hymenaea intermedia</u> : coletas realizadas.....	32
tab. 4 - <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u> : coletas realizadas.....	33
tab. 5 - <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>courbaril</u> e var. <u>subsessilis</u> : coletas realizadas.....	34
tab. 6 - <u>Hymenaea stigonocarpa</u> : coletas realizadas....	35
tab. 7 - Características dos frutos das espécies estudadas de <u>Hymenaea</u>	46
tab. 8 - Distribuições de sementes em frutos de diferentes números de sementes - <u>H. intermedia</u> ...	52
tab. 9 - Distribuições de sementes em frutos de diferentes números de sementes - <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u>	53
tab.10 - Distribuições de sementes em frutos de diferentes números de sementes - <u>H. courbaril</u> var. <u>courbaril</u> e var. <u>subsessilis</u>	54
tab.11 - Distribuições de sementes em frutos de diferentes números de sementes - <u>H. stigonocarpa</u> .	55
tab.12 - Comparações pareadas entre as distribuições de sementes em frutos, em coletas simultâneas da árvore e do solo.....	65
tab.13 - Pesos de sementes em frutos de diferentes números de sementes - <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u> n° 100.....	68
tab.14 - Análises de variância de pesos de sementes de frutos com mesmo número de sementes: sementes de mesmo fruto contra diferentes frutos - <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u> n° 100.....	69
tab.15 - Análises de variância de pesos de sementes em frutos de mesmo número de sementes contra frutos de diferentes números de sementes - <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u> n° 100.....	70
tab.16 - Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de <u>Hymenaea intermedia</u>	78
tab.17 - Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u>	79

tab.18 - Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>courbaril</u> e var. <u>subsessilis</u>	80
tab.19 - Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de <u>Hymenaea stigonocarpa</u>	81
tab.20 - Sobrevivência de larvas de <u>Rhinochenus brevicollis</u> em diferentes fases de desenvolvimento dos frutos de <u>Copaifera langsdorffii</u> (nº 20).	88
tab.21 - Variação na infestação de frutos e predação de sementes por <u>Scolytidae</u> em frutos íntegros no solo - <u>H. intermedia</u> (M3).....	99
tab.22 - Caracterização funcional dos insetos ocorrentes em frutos e sementes de <u>Hymenaea</u>	109
tab.23 - Predação 1 em <u>Hymenaea intermedia</u>	114
tab.24 - Predação 1 em <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>stilbo-carpa</u>	115
tab.25 - Predação 1 em <u>Hymenaea courbaril</u> var. <u>courbaril</u> e var. <u>subsessilis</u>	116
tab.26 - Predação 1 em <u>Hymenaea stigonocarpa</u>	117
tab.27 - Predação 2 em <u>Hymenaea</u>	123
tab.28 - Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por <u>Phycitidae</u> , em <u>H. stigonocarpa</u>	128
tab.29 - Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por <u>R. maculipes</u> em <u>H. stigonocarpa</u>	128
tab.30 - Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por <u>R. stigma</u> em <u>H. stigonocarpa</u>	129
tab.31 - Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por <u>R. stigma</u> em <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbo-carpa</u>	130
tab.32 - Testes trifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por <u>R. stigma</u> e por <u>C. aff.boucheri</u> , em <u>H. intermedia</u>	131

LISTA DE FIGURAS

	PÁGINA
fig. 1 - Representação esquemática do desenvolvimento dos frutos de <u>Hymenaea</u>	48
fig. 2 - Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em <u>H. intermedia</u>	57
fig. 3 - Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u>	58
fig. 4 - Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em <u>H. courbaril</u> var. <u>subsessilis</u>	59
fig. 5 - Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em <u>H. stigonocarpa</u> ...	60
fig. 6 - Comparação de distribuições de frutos com diferentes números de sementes em coletas simultâneas da copa e do solo.....	61
fig. 7 - Variação do custo relativo e absoluto de produção em frutos com diferentes números de sementes em <u>H. intermedia</u>	72
fig. 8 - Variação do custo relativo e absoluto de produção em frutos com diferentes números de sementes de <u>H. courbaril</u> .var. <u>stilbocarpa</u>	73
fig. 9 - Variação do custo relativo e absoluto de produção em frutos com diferentes números de sementes de <u>H. courbaril</u> var. <u>subsessilis</u>	74
fig.10 - Variação do custo relativo e absoluto de produção em frutos com diferentes números de sementes em <u>H. stigonocarpa</u>	75
fig.11 - Insetos predadores de sementes de <u>Hymenaea</u> e <u>Copaifera</u>	83
fig.12 - Aspecto de frutos e sementes predados por diferentes insetos.....	84
fig.13 - Fluxograma de fases de existência de sementes de <u>Hymenaea</u>	110
fig.14 - Fluxograma de fases de existência de sementes de <u>Copaifera</u>	111
fig.15 - Gráficos setoriais de predação e infestação em <u>H. stigonocarpa</u> por <u>R. stigma</u>	134
fig.16 - Gráficos setoriais de predação e infestação em <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u> por <u>R. stigma</u>	135
fig.17 - Gráficos setoriais de predação e infestação em <u>H. intermedia</u> por <u>R. stigma</u> e <u>C. aff.boucheri</u>	136
fig.18 - Consumo de sementes de <u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u> por <u>R. stigma</u> forma 1.....	143
fig.19 - Consumo de sementes de <u>H. stigonocarpa</u> por <u>R. stigma</u> forma 6.....	144
fig.20 - Esquema do subsistema coevoluído de <u>Hymenaea</u>	173

1. INTRODUÇÃO

As sementes e os frutos têm um papel único na biologia populacional de plantas superiores. Em termos demográficos, a função reprodutiva de sementes é decisiva para a reposição de indivíduos e para a variação de tamanho das populações de plantas. Estas funções demográficas das sementes, em muitas espécies de plantas são complementadas ou substituídas através de reprodução vegetativa. Entretanto, as sementes representam também quase sempre a expressão de variação genética, principalmente através de recombinação; em plantas superiores, esta atribuição é exclusivamente sua. Além disto, a maioria das espécies de fanerógamas depende também das sementes e frutos para deslocamentos a maior distância, através de sua dispersão; esta função apenas excepcionalmente é desempenhada por propágulos vegetativos.

O tamanho e a dotação energética de cada semente relaciona-se diretamente com o número total de sementes que a árvore mãe pode produzir (Harper, Lovell e Moore, 1970; Salisbury, 1942). Cada árvore, a partir da quantidade finita de energia e materiais que irá investir em sementes, pode produzir um número grande de sementes pequenas, ou um menor número de sementes maiores. Em princípio, quanto maior a quantidade de energia e materiais alocada a cada semente pela planta-mãe, melhores condições terá a futura plântula para desenvolver raízes e folhas até o ponto de tornar-se auto-sustentável (Salisbury, 1942); até atingir este ponto, a plântula é um organismo heterotrófico, já que sobrevive às custas de energia e materiais fornecidos por outro organismo. Entretanto, o tamanho de cada semente (ou fruto) é condicionado também pelo modo de operação de seus agentes dispersores (Harper, Lovell e Moore, 1970; Pijl, 1972).

Assim, ao "optar" entre a produção de muitas sementes pequenas, ou poucas sementes grandes, cada planta está respondendo

a efeitos seletivos decorrentes dos processos de dispersão e germinação das sementes, e de sobrevivência inicial das plântulas (Harper, 1977); além disto, é influenciada pela capacidade total de transporte de sementes ou frutos por seus dispersores; agentes físicos transportam números indefinidos de sementes, mas agentes bióticos têm uma capacidade limitada de transporte.

Em função de todos estes fatores, frutos e sementes apresentam algumas características particulares, entre as quais cabe ressaltar:

- a) a maioria das sementes tem um conteúdo energético por unidade de peso, superior ao dos órgãos vegetativos da planta (exceto quando estes são utilizados para armazenamento); este conteúdo concentra, em um volume transportável, a energia que sustenta a plântula em seus primeiros estágios de vida; além disto, frequentemente sementes contêm altas concentrações de substâncias orgânicas (especialmente proteínas) e nutrientes que permitem à plântula um rápido crescimento inicial, apesar de sua limitada capacidade de obter tais nutrientes e de metabolizá-los durante este período;
- b) em muitos casos, além do alto conteúdo de energia e materiais nas sementes, o pericarpo, ou parte deste, também tem altas concentrações de substâncias energeticamente ou nutricionalmente valiosas, que servem como atrativo para animais dispersores que as consomem;
- c) sementes quase sempre apresentam dormência; não obstante esta dormência seja quebrada de formas muito diversas, e persista por períodos muito variáveis, até isto acontecer, as sementes são sempre organismos metabolicamente inertes, principalmente em termos de resposta fisiológica e capacidade de regeneração;
- d) a produção de sementes na maioria das espécies de plantas superiores é restrita a um ou mais períodos reprodutivos bem definidos, na vida de cada indivíduo. Esta periodicidade também ocorre na produção de folhas novas (notadamente em plantas decíduas); mas, ao contrário destas, os períodos reprodutivos muitas vezes

são espaçados a intervalos superiores a um ano. Além disto, nas espécies dióicas, a produção de sementes está restrita à parte feminina da população.

Devido a tais características, frutos e sementes representam um tipo de recurso muito distinto, para os herbívoros em geral. Sua alta concentração de energia torna-os alimentos valiosos; além disto, frequentemente apresentam concentrações de proteínas ou lipídios muito superiores às existentes em órgãos vegetativos das plantas superiores (Hill, 1952). Este alto valor nutricional de frutos e sementes, tanto quantitativo como qualitativo, é refletido na preferência mostrada por muitos herbívoros polípagos, principalmente vertebrados, por tais estruturas. Por outro lado, animais menores, notadamente insetos, encontram em muitos frutos e sementes dietas completas e balanceadas, ao contrário de órgãos vegetativos de plantas, cuja utilização como substrato alimentar único oferece consideráveis dificuldades metabólicas (Southwood, 1973). Além disto, seu consumo não é dificultado por respostas fisiológicas imediatas, devido à dormência das sementes.

Entretanto, há problemas inerentes à utilização de sementes como alimento. Sua disponibilidade é variável, no tempo; o período de frutificação de muitas espécies compreende apenas alguns meses de cada ano, e muitas comunidades apresentam sincronização destes períodos para a maioria das espécies que as compõem (Smythe, 1970). Assim, a disponibilidade de frutos é um fenômeno sazonal na maioria das espécies, e em muitas comunidades. Consequentemente, animais de vida longa e atividade contínua têm dificuldade em subsistir exclusivamente à base de frutos.

A disponibilidade de frutos no espaço também envolve problemas bastante complexos para os herbívoros que os utilizam. A distribuição de frutos compreende duas fases distintas: antes de serem dispersos, os frutos constituem conjuntos de recursos compactos; quanto maior a heterogeneidade da comunidade vegetal, mais estes recursos estão concentrados em pontos distintos e mais

ou menos distantes entre si. Após sua dispersão, os frutos e sementes ocorrem sobre uma área maior, porém com muito menor densidade e conspicuidade.

Além destes dois aspectos, muitos frutos e sementes apresentam barreiras físicas (cascas ou testas duras; pelos ou espinhos) ou químicas (substâncias viscosas ou tóxicas) que dificultam seu consumo.

Em função destas características, a predação de sementes como modo de vida apresenta particularidades que a distinguem de outras formas de fitofagia. Existem vertebrados - notadamente alguns roedores e aves - cuja alimentação é principalmente ou exclusivamente constituída de sementes e frutos. Entre os insetos, os principais predadores de sementes* compreendem diversas famílias de coleópteros, dípteros, lepidópteros e hemípteros (Janzen, 1971).

1.1 A predação de sementes como problema ecológico e evolutivo.

A importância da predação de sementes para a reprodução das espécies de plantas é tornada evidente por numerosos casos em que tal predação pode destruir 90% ou mais de todas as sementes produzidas por uma planta. A ocorrência de tais níveis de infestação é frequentemente registrada na literatura biológica (Janzen, 1971; Southgate, 1979), especialmente quando atingem plantas de interesse econômico.

* A designação de predador para um animal que se alimenta de sementes refere o fato de que este modo de vida resulta na morte dos organismos consumidos, o que corresponde a predadores carnívoros que se alimentam de ovos de outros animais. No caso de insetos cujas larvas completam seu desenvolvimento em uma semente, este modo de alimentação equivale ao de parasitóides (Janzen, 1975b), porém por questão de simplicidade e uniformidade também estes são aqui tratados como predadores de sementes.

Entretanto, as tentativas de integrar estas evidências em um contexto ecológico e evolutivo são mais esparsas. Darwin (1859) pondera que "(...) a importância real de um grande número de ovos ou sementes está em compensar a forte destruição sofrida em algum período de vida; na grande maioria dos casos, isto ocorre em um período precoce. Se um animal puder de alguma forma proteger seus ovos ou jovens, poderá produzir um número reduzido, e no entanto o estoque médio será mantido; mas se muitos ovos ou jovens forem destruídos, muitos terão que ser produzidos, do contrário a espécie tornar-se-á extinta. (...) De sorte que, em todos os casos, o número médio de qualquer animal ou planta depende indiretamente do número de seus ovos ou sementes." Assim, Darwin reconhece o papel da predação de sementes e plântulas para a demografia das plantas, relacionando-o com a presença de defesas contra predação e com a variação em fecundidade das espécies.

Ridley (1930), por sua vez, enfatiza o aumento de incidência de doenças e pragas em populações extensas e densas de uma só espécie de planta; em função disto, Ridley argumenta que apenas as sementes que são distanciadas da planta-mãe, através de dispersão, contribuem efetivamente para a reprodução da população, por correrem menor risco de serem atingidas por doenças. Embora Ridley esteja mencionando explicitamente a maior incidência de doenças em plantas jovens e adultas, à medida que a população aumenta de tamanho e densidade, seu raciocínio é igualmente aplicável às pragas e doenças que atingem as próprias sementes.

Por outro lado, Weaver e Clements (1938) ressaltam o aspecto numérico da produção de sementes, observando que muitas espécies de plantas apenas se reproduzem efetivamente quando ocorrem condições climáticas e de crescimento favoráveis à produção de um número de sementes superior ao que é consumido pela comunidade animal. Salisbury (1942) torna a argumentar neste sentido, ao discutir a produção de sementes em diferentes espécies de plantas.

Gillett (1962) desenvolve um argumento com as mesmas bases de Ridley (1930). No entanto, Gillett sugere que as consequências da "pressão de pragas" (como ele denomina a maior variedade e intensidade de doenças, parasitas e pragas incidentes em plantas mais abundantes) não se restringem a um efeito demográfico, mas podem envolver o aparecimento e diversificação de defesas nas plantas atacadas.

Todas estas idéias acima expostas são combinadas e extendidas em trabalhos contemporâneos, em função da formulação de teorias ecológicas voltadas para o esclarecimento da estrutura das relações entre as espécies de uma comunidade, tanto em termos de seus mecanismos imediatos, quanto em termos de processos evolutivos. Algumas destas teorias têm tido impacto considerável em estudos de relações de plantas e animais, e este impacto ocorre também em estudos de predação de sementes. Entre elas, destacam-se a teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson, 1967), a formulação do conceito de coevolução (Ehrlich e Raven, 1964), e a elaboração de uma teoria geral sobre o efeito de herbívoros na estrutura de comunidades (Connell, 1970; Janzen, 1970).

Janzen (1968) propõe a aplicação da teoria de biogeografia de ilhas a relações tróficas de plantas e animais. Seu argumento sustenta que, em termos evolutivos, cada espécie de planta corresponde a uma ilha, que é colonizada pelos animais bem-sucedidos na tentativa de estabelecimento de uma associação com esta planta. Assim, haveria uma analogia entre a imigração, colonização e extinção de espécies em ilhas, e os processos de formação de associações entre plantas e animais.

O conceito de coevolução (Ehrlich e Raven, 1964) diz respeito aos processos evolutivos ocorridos em duas ou mais espécies, em que cada uma figura proeminentemente como força seletiva para as demais. Sua aplicação a estudos de relações entre plantas e predadores de sementes foi imediata, devido à frequente ocorrência de animais exclusivamente associados a um grupo restrito de espécies de plantas. Tais estudos têm dado ênfase a

características defensivas nas plantas, por um lado, e a adaptações especializadas em seus predadores de sementes, por outro. Janzen (1971) fez uma revisão geral de padrões coevolutivos em plantas e predadores de sementes. Neste estudo, atribui maior importância a determinados fatores, entre outros, na defesa contra predação de sementes:

- 1) defesas químicas, na forma de substâncias tóxicas a animais, presentes em frutos ou sementes;
- 2) saciação de predadores, pela produção de uma quantidade de frutos ou sementes muito superior à capacidade de infestação ou consumo pelos predadores;
- 3) frutificação a intervalos plurianuais que, implica em escassez de alimento, e portanto em redução dos predadores, nos intervalos entre frutificações sucessivas.

Connell (1970) propõe que, em ambientes cujas condições são estáveis, ou que apresentam flutuações regulares (i.e., em florestas pluviais), os inimigos naturais das plantas têm grande efeito seletivo sobre estas, o que leva ao aperfeiçoamento de defesas contra predação. Entretanto, como os predadores por sua vez também são selecionados para maior eficiência de ataque, Connell sustenta que em ambientes muito estáveis, a longo prazo poucos tipos de defesas mantêm sua eficácia; em consequência, apenas a rarefação e maiores distâncias entre as plantas permitem sua existência continuada. Consequentemente, a herbivoria seria responsável pelo aumento e manutenção de diversidade em comunidades vegetais. Harper (1969) já chegara a esta conclusão, através de argumentos distintos.

Janzen (1970) examina, através de um modelo gráfico, os efeitos esperados da ação de predadores que atacam sementes e plântulas orientando-se em relação às árvores adultas, e os efeitos de predadores cuja atividade varia principalmente em função da densidade de sementes ou plântulas em cada local, independentemente de sua posição em relação às árvores adultas. A partir deste modelo, Janzen apresenta diversas hipóteses relativas aos

padrões reprodutivos e demográficos de árvores tropicais, em função dos padrões de ataque a suas sementes, e também conclui pela importância destas interações na manutenção e aumento de diversidade de plantas, especialmente em ambientes tropicais mais estáveis.

Sob o impulso destes conceitos, vêm sendo realizados estudos de interações de plantas com predadores de sementes, que demonstram uma crescente diversidade de enfoques e abordagens.

Janzen (1969), examinando várias espécies de leguminosas na América Central, descobriu que espécies não atacadas por bruquídeos produzem sementes maiores e em menor quantidade, do que espécies que usualmente sofrem infestação por aqueles insetos. Para explicar esta diferença, Janzen atribui a imunidade a bruquídeos do primeiro grupo de espécies, principalmente à presença de substâncias tóxicas em seus frutos ou sementes, mas discute também diversos caracteres morfológicos e fisiológicos capazes de funcionar como defesa contra predação. No caso das espécies atacadas, Janzen considera que a produção de um maior número de sementes menores reflete um mecanismo de escape através de saturação dos predadores.

Center e Johnson (1974), em outro estudo sobre bruquídeos e leguminosas, concordam com o papel defensivo das características ressaltadas por Janzen (1969), mas relatam exemplos particulares em que cada um destes mecanismos é vencido ou contornado por alguma espécie de bruquídeo. Estes autores concluem que embora as defesas contra predação, especialmente defesas químicas, possam ser eficientes para afastar ou controlar o ataque por grande parte dos predadores potenciais, sua eficiência contra predadores especializados é reduzida ou anulada pelo refinamento de adaptações nestes especialistas, através de processos coevolutivos.

A coevolução entre determinados predadores e as plantas que utilizam é discutida por Smith (1975) que examina as consequências imediatas e evolutivas de possíveis alterações em número

e tamanho de sementes produzidas por uma árvore. Bradford e Smith (1977) apresentam resultados de um estudo de predação de sementes em duas espécies de Scheelea. Neste estudo, os autores concluem que a predação de sementes é um fator importante para explicar a produção de frutos com mais de uma semente pelas plantas investigadas, uma vez que as sementes nestes frutos sofreram proporcionalmente menos ataque do que sementes em frutos de uma semente.

Green e Palmblad (1975) fizeram um estudo comparativo de duas espécies co-ocorrentes de Astragalus, e verificaram diferenças na intensidade de predação de sementes entre estas espécies. Estes autores indicam uma série de características morfológicas, químicas e fisiológicas nas quais estas plantas diferem e que podem justificar a predação diferencial que foi observada; além disto, sugerem que a predação de sementes pode ser um fator importante para a origem e manutenção da grande diversidade química e morfológica encontrada em Astragalus.

Smith (1970) e Elliott (1974) realizaram estudos sobre predação de sementes de coníferas por esquilos. Estes autores observaram que os esquilos demonstram preferência por cones que podem ser abertos com maior rapidez; conseqüentemente, a proteção externa das sementes teria maior importância na defesa contra estes predadores do que características das próprias sementes. Neste sentido, ambos os estudos evidenciaram a função adaptativa de diversos atributos morfológicos dos cones, e em contrapartida, demonstraram também que vários padrões comportamentais exibidos pelos esquilos resultavam em uma maior eficiência de alimentação.

Outros estudos têm sido voltados para diferenças na intensidade de predação sofrida por sementes de diferentes plantas de uma espécie, e os possíveis fatores relacionados com tais diferenças. Janzen (1975c) mostrou que árvores de Guazuma ulmifolia tendiam a sofrer níveis progressivamente maiores de infestação de seus frutos ao longo de um gradiente de habitats progressivamente mais secos, a despeito de considerável variação na intensidade

de predação em cada um destes habitats. Em um estudo sobre Crotalaria pallida, Moore (1978a) constatou que indivíduos cujos frutos foram mais atacados durante uma frutificação, também sofreram maior ataque na frutificação seguinte, o que pode sugerir uma base genética para a variação em susceptibilidade a ataque de diferentes indivíduos de uma população.

Vandermeer (1974) relata que frutos de indivíduos mais isolados de Calliandra grandiflora sofrem menos infestação por mariposas que os frutos de plantas mais agrupadas entre si. Da mesma forma, Silander (1978) indica que a percentagem de infestação de frutos de Cassia biflora por dois bruquídeos é menor em plantas mais afastadas de outras de sua espécie. Em contrapartida, Moore (1978b) não encontrou tal correlação ao estudar a predação de sementes de Crotalaria pallida na África.

Por outro lado, Wilson e Janzen (1972) relatam que a remoção de frutos de Scheelea por roedores diminui sua probabilidade de ataque por bruquídeos. Uma interação semelhante é relatada por Sork e Boucher (1977).

Poucos modelos gerais relativos à predação de sementes, seja descritivos ou teóricos, têm sido acrescentados ao trabalho de Janzen (1970). Smith (1975) apresenta as bases de um modelo que envolve diferentes aptidões associadas à variação de tamanhos de frutificações e de sementes individuais. Vandermeer (1975) desenvolve um modelo que enfatiza as taxas de predação e de remoção de sementes, discutindo as condições de equilíbrio para estas variáveis. Outros estudos teóricos sobre sementes têm se concentrado em processos de dispersão e germinação, relacionados com padrões de heterogeneidade ambiental (Gadgil, 1971; Bullock, 1976).

1.2 Objetivos do estudo

A motivação inicial para este estudo deve-se a um trabalho de Janzen (1975a), que compara uma série de características de indivíduos e populações de Hymenaea courbaril L. na América Central continental e em Porto Rico. Nas localidades continentais que estudou, Janzen encontrou a presença constante de ao menos uma de três espécies do gênero Rhinochenus Lucas (Curculionidae: Cryptorhynchinae), especialistas em predação de sementes de Hymenaea courbaril. Em Porto Rico, ao contrário, estes curculionídeos jamais foram registrados. Paralelamente à ausência dos Rhinochenus (e de outros insetos predadores de sementes), em Porto Rico Janzen constatou que as árvores frutificam anualmente, produzindo menor quantidade de frutos por vez. As árvores centro-americanas, ao contrário, iniciam suas frutificações com maior idade, e produzem grandes quantidades de frutos a intervalos plurianuais (3 a 5 anos). Além disto, Janzen verificou que os frutos em Porto Rico têm cascas mais finas, e com menos resina, que os frutos centro-americanos. Todas estas diferenças são explicadas por Janzen (1975a) como respostas adaptativas das árvores continentais à pressão seletiva exercida por Rhinochenus.

Em um trabalho anterior, Janzen (1974a) comparou características comportamentais de duas das espécies centro-americanas de Rhinochenus.

A partir disto, a intenção preliminar do presente estudo foi a comparação de populações brasileiras de Hymenaea spp. com as populações centro-americanas de H. courbaril, nos moldes dos estudos de Janzen (1974a, 1975a).

Entretanto, a partir de um maior número de espécies, tanto de Hymenaea quanto de seus predadores de sementes, no Brasil, aumenta consideravelmente a complexidade de seu conjunto de relações. Assim, este conjunto de relações tornou-se o objeto principal do presente estudo.

O âmbito deste estudo inclui três espécies de Hymenaea: H. intermedia Ducke, espécie exclusivamente amazônica que ocorre em matas tropicais pluviais de terra firme; H. courbaril var. stilbocarpa (Hayne) Lee & Langenheim, usualmente presente em matas ciliares no Planalto Central brasileiro; e H. stigonocarpa Hayne, espécie de cerrado, cuja distribuição alcança o sul da Amazônia. Informações adicionais incluem um grupo de indivíduos de H. courbaril var. subsessilis Ducke da região de Manaus, e H. courbaril var. courbaril a partir de coletas isoladas em Minas Gerais e Mato Grosso. Uma viagem à Costa Rica, em 1977, deu oportunidade de conhecer também as populações de H. courbaril var. courbaril que vêm sendo estudadas por D. H. Janzen.

O estudo também abrange algumas observações sobre a predação de sementes de Copaifera langsdorffii Desf., devido ao fato deste gênero de árvore apresentar uma série de semelhanças químicas e ecológicas com Hymenaea, sendo também o único gênero conhecido, além deste último, cujas sementes são atacadas por uma espécie de Rhinochenus. Tais semelhanças suscitaram o interesse no confronto da predação de sementes destes dois gêneros de leguminosas cesalpinióideas.

O presente estudo visou a investigação da predação de sementes de diversas espécies de Hymenaea, com os seguintes propósitos:

- 1) verificar quais os insetos predadores que atacam as sementes e frutos;
- 2) identificar a existência de um ou mais conjuntos de espécies predadoras co-ocorrentes, e suas possíveis interações;
- 3) examinar a possibilidade de diferenciação nos modos e intensidades de ataque de diferentes espécies predadoras, relacionados com eventuais padrões adaptativos nestas espécies;
- 4) avaliar a variação de ocorrência das espécies predadoras em relação a árvores individuais, populações de localidades distintas, e espécies diferentes;
- 5) investigar a possibilidade de ataque diferencial entre diversas categorias de sementes, frutos, ou espécies de árvores, e a existência de defesas contra predação nestas espécies;
- 6) situar os resultados deste estudo em um âmbito comunitário, considerando as espécies de predadores de sementes de Hymenaea como um subsistema coevoluído com estas árvores.

1.3 O gênero Hymenaea.

O gênero Hymenaea foi estabelecido em 1737 por Linnaeus, que descreveu a espécie tipo H. courbaril em 1753. Subsequentemente, foram descritas diversas espécies por botânicos que estudaram plantas tropicais, notadamente Hayne, Bentham, Huber, Ducke,

e Lee e Langenheim. Uma revisão do gênero Hymenaea foi recentemente publicada por Lee e Langenheim (1975). Segundo esta revisão, o gênero atualmente compreende 14 espécies, das quais 5 são divididas em variedades. Estes mesmo autores reintegraram a espécie africana Trachylobium verrucosum (Gaertner) em Hymenaea; assim, Trachylobium, sendo um gênero monotípico, foi reduzido a uma seção de Hymenaea (Langenheim e Lee, 1974). Em decorrência desta decisão, a distribuição geográfica do gênero Hymenaea inclui a costa oriental da África, Madagascar e Mauritius - distribuição de H. verrucosa - e o continente americano. Com exceção de H. verrucosa, as demais espécies de Hymenaea ocorrem entre o México e o Sul do Brasil, incluindo as Antilhas.

Todas as espécies do gênero têm hábito arbóreo; seu porte apresenta variação considerável, desde árvores de menos de 3 m (H. stigonocarpa) até indivíduos emergentes com mais de 40 m em mata atlântica (H. courbaril var. altissima). Entretanto, diversas espécies apresentam considerável variação de porte, entre localidades diferentes, e de acordo com condições locais particulares.

As diversas espécies de Hymenaea ocorrem em uma diversidade de habitats e comunidades que variam desde mata equatorial pluvial (H. courbaril, H. oblongifolia, H. intermedia, H. parvifolia) até cerrado (H. stigonocarpa, H. martiana) e caatinga (H. eriogyne). Do mesmo modo, a extensão de suas distribuições geográficas também é muito variável, desde uma espécie (H. courbaril) que abrange praticamente toda a extensão americana do gênero, até várias espécies de distribuição restrita e fortemente endêmicas (H. torrei, H. aurea, H. rubriflora, H. velutina), de acordo com os registros existentes (Lee e Langenheim, 1975).

Atualmente, o aproveitamento econômico das árvores deste gênero é marginal, ao menos no Brasil. As espécies de mata, especialmente H. courbaril, são conhecidas pela produção de resina, que é extraída do tronco através de "sangria" ou derrubada, ou então escavada no solo, onde às vezes se acumulam quantidades

de resina provenientes do tronco e de galhos. Esta resina é conhecida como jutaicica, ou Copal americano, sendo aproveitada como verniz em marcenaria (Rizzini e Mors, 1976); além disto, goza de fama medicinal no interior do país, onde, sob o nome de "vinho" ou "licor de jatobá", é prescrita para doenças pulmonares, ou como tônico (Cruz, 1965). Esta mesma resina também era utilizada por índios amazônicos para calafetar canoas feitas com peças inteiriças de casca da mesma árvore (P.F.Lima, 1950). O Copal americano foi objeto de exportação do Brasil, no início deste século; atualmente, seu aproveitamento é restrito a mercados regionais no Norte do país (Rizzini e Mors, 1976).

A madeira de jatobá é pesada, dura e rígida, tendo em prego especialmente em aplicações industriais (Rizzini, 1971); embora tida como madeira de lei, atualmente no Brasil seu aproveitamento é esporádico, não representando volume apreciável no consumo de madeiras. Na América Central, pelo contrário, é madeira bastante explorada e valorizada (Hill, 1952).

Além de estudos taxonômicos, outros aspectos do gênero Hymenaea têm sido investigados. Os balanços hídricos de H. stigomcarpa e H. courbaril var. stilbocarpa foram estudados comparativamente (Válio et al., 1966a, 1966b). Uma extensa série de estudos sobre a química de resinas de Hymenaea vem sendo desenvolvida por J.H. Langenheim e colaboradores, abrangendo desde a identificação de componentes destas resinas (Martin, Langenheim e Zavarin, 1972) até sua correlação com condições ambientais (Stubblebine, Langenheim e Lincoln, 1975).

O gênero Copaifera, também incluído neste estudo, apresenta diversas afinidades ecológicas com Hymenaea, em termos de distribuições geográficas e aspectos de habitats em que ocorrem. Também suas resinas mostram afinidades (Langenheim, 1973). Atualmente, reconhecem-se de 25 a 30 espécies de Copaifera, das quais 4 são africanas, e as demais são neotropicais (Aristiguieta, 1973; Langenheim, 1973). O gênero presentemente vem sendo revisito por Marlene F. Silva e J.H. Langenheim (J.H. Langenheim, com. pess.).

1.4 Estudos anteriores de predadores de sementes de *Hymenaea* e *Copaifera*.

A literatura contém uma grande variedade de registros de ocorrência de insetos em frutos e sementes de *Hymenaea*. A tabela 1 apresenta um resumo destas informações e suas fontes. A tabela 2 apresenta as informações referentes a *Copaifera*.

As informações referidas variam desde listas de ocorrência (Kimball, 1965; Leal et al. 1976; Schlottfeldt, 1944; Silva et al., 1968) até descrições de espécies novas cujos tipos foram encontrados em frutos ou sementes dos gêneros estudados (Bondar, 1944; Blackman, 1942; Lima, 1950; Whitehead, 1975, 1976), e estudos mais ou menos detalhados sobre a biologia dos insetos (Bondar, 1929, 1930, 1943, 1945; Janzen, 1974a, 1975a; Ramirez, 1978; Whitehead, 1976). Na tabela 1, nota-se que a quase totalidade dos insetos é referida a *H. courbaril*, ou não é indicada. Isto se explica porque muitas das informações foram obtidas na América Central, onde esta espécie é a única representante de *Hymenaea*; por outro lado, sendo esta a espécie mais conhecida do gênero, em alguns registros brasileiros pode haver referência a *H. courbaril* sem uma identificação adequada do material botânico. Por exemplo, Whitehead (1976) consigna *H. courbaril* como hospedeiro de *Rhinochenus reichei* conforme etiquetas dos espécimes que examinou. No entanto, estes espécimes foram coletados por G. Bondar, e este autor em suas publicações sobre os insetos de jatobá (1929, 1930) não menciona em qual, ou quais, espécies de *Hymenaea* realizou suas observações.

À primeira vista, verifica-se a predominância de registros de coleópteros, notadamente curculionídeos, em *Hymenaea* (tab. 1). Em *Copaifera* (tab. 2) todos os registros compilados referem-se a curculionídeos. Também é evidente que o maior número de registros em *Hymenaea* refere-se ao gênero *Rhinochenus*. Por esta razão, a seguir serão resumidas as informações sobre este gênero contidas na literatura; subsequentemente, serão relatadas

TABELA 1

Insetos referidos como ocorrentes em frutos e sementes de Hymenaea.

Espécie	Hospedeiro	Referências*
COLEOPTERA		
Anobiidae		
<i>Catorama</i> sp.	<i>stilbocarpa</i>	Lima (1950)
Bruchidae		
<i>Acanthoscelides dominicanus</i> (Jekel)	?	Lima (1955)
<i>Amblycerus interstitialis</i> (Chevr.)	<i>rugosa</i>	Lima (1955)
Cerambycidae: Lamiinae		
<i>Lophopoeum timbouvae</i> Lam.	<i>courbaril</i>	Schlottfeldt (1944)
Curculionidae: Cryptorhynchinae		
<i>Conotrachelus boucheri</i> Whitehead	<i>courbaril</i>	Whitehead (1975)
<i>Metoposoma</i> sp.	?	Bondar (1929, 1930)
<i>Microscapus hymenaeae</i> Lima	<i>stilbocarpa</i>	Lima (1950, 1956)
	<i>courbaril</i>	Whitehead (1975)
<i>Rhinochenus</i> sp.	?	Leal et al. (1976)
<i>R. janzeni</i> Whitehead	<i>courbaril</i>	Whitehead (1976)
<i>R. reichei</i> (Boheman)	?	Bondar (1929, 1930)
	?	Lima (1956)
	<i>courbaril</i>	Whitehead (1976)
<i>R. pseudostigma</i> Whitehead	<i>courbaril</i>	Whitehead (1976)
<i>R. stigma</i> (L.)	<i>courbaril</i>	Champion (1905)
	?	Bondar (1929, 1930)
	<i>courbaril</i>	Janzen (1974a, 1975a)
	<i>stilbocarpa</i>	Lima (1950)
	<i>courbaril</i>	Schlottfeldt (1944)
	?	Silva et al. (1968)
<i>R. transversalis</i> Chevr.	<i>courbaril</i>	Janzen (1974a, 1975a)
	<i>courbaril</i>	Whitehead (1976)
<i>R. x-rubra</i> Chevr.	<i>courbaril</i>	Whitehead (1976)
Scolytidae: Ipinae		
<i>Neodryocoetes caribaeus</i> Blackman	<i>courbaril</i>	Blackman (1942)
	<i>courbaril</i>	Lima (1956)
<i>N. hymenaeae</i> Eggers	?	Lima (1956)
<i>Stephanoderes buscki</i> Hopkins	<i>courbaril</i>	Janzen (1975a)
Tenebrionidae		
<i>Gnathocerus cornutus</i> (Fabr.)	?	Silva et al. (1968)
LEPIDOPTERA		
Phycitidae: Phycitinae		
<i>Ectomyelois decolor</i> (Zeller)	<i>courbaril</i>	Kimball (1965)
	?	Silva et al. (1968)
<i>Paramyelois transitella</i> (Walker)	?	Silva et al. (1968)

* Foram omitidas referências adicionais, quando se verificou que repetiam informações das referências citadas na tabela.

TABELA 2

Insetos referidos como ocorrentes em frutos e sementes de Copaifera.

Espécie	Hospedeiro	Referências*
COLEOPTERA		
Apionidae		
<i>Apion</i> sp.	<i>pubiflora</i>	Ramirez (1978)
	?	Whitehead (1976)
Curculionidae: Hyperinae		
<i>Phelypera copaiferae</i> Lucas	?	Lima (1956)
Curculionidae: Petalochilinae		
<i>Spermologus copaiferae</i> Marshall	<i>langsдорffii</i>	Bondar (1943, 1945)
	<i>pubiflora</i>	Ramirez (1978)
Curculionidae: Cryptorhynchinae		
<i>Conotrachelus copaiferae</i> Bondar	<i>langsдорffii</i>	Bondar (1944)
<i>Rhinochenus brevicollis</i> Chevr.	<i>pubiflora</i>	Ramirez (1978)
	?	Whitehead (1976)
<i>R. stigma</i> (L.)	<i>langsдорffii</i>	Bondar (1942)

* Foram omitidas referências adicionais, quando se verificou que repetiam informações das referências citadas na tabela.

as informações correspondentes aos demais insetos listados nas tabelas 1 e 2.

a) o gênero Rhinochenus.

Criado por Lucas (1857), sua espécie-tipo foi descrita como Curculio stigma por Linnaeus em 1758. O gênero pertence à tribo Cryptorhynchini (Curculionidae: Cryptorhynchinae), e compõe-se de um grupo de espécies facilmente separáveis dos demais gêneros da tribo.

Recentemente, Whitehead (1976) publicou uma extensa monografia sobre Rhinochenus; com o estabelecimento de novas sinonímias e a descrição de 11 espécies adicionais, neste trabalho, o gênero passa a compreender 18 espécies.

Whitehead (1976), em sua revisão considera R. stigma uma espécie extremamente complexa, em função de sua grande extensão geográfica, e da variação notável em cor, tamanho e forma das máculas elitrais, conspicuidade das pontuações elitrais, e genitália. De fato, existe um contraste notável entre o aspecto padrão de R. stigma - primariamente caracterizado por élitros amarelos com máculas vermelhas regulares - encontrado na Amazônia e no Nordeste e Sudeste brasileiros, e os espécimes centro-americanos e do Centro-Oeste brasileiro, de cor pardo-acinzentada até preta, máculas elitrais irregulares e pequenas manchas brancas em toda a superfície elitral. Espécimes desta forma escura, foram descritas por Lucas (1857) como R. sticticus. Whitehead (1976), em função de espécimes intermediários entre estas duas formas, procedentes do norte da América do Sul, e também devido à grande variação local e regional no material que examinou, decidiu incorporar R. sticticus em R. stigma. A variação total de R. stigma é por ele sumarizada em 5 formas correspondentes a 6 áreas geográficas; apesar de caracterizar cada uma destas formas, Whitehead não as considera como sub-espécies. Ainda assim, a simpatria entre as formas 1 ("São Paulo") e 6 ("Mato Grosso") leva-o a reconhecer a possibilidade de isolamento

reprodutivo entre estas formas.

O gênero é inteiramente neotropical, ocorrendo desde o extremo Sul do México até Santa Catarina; entretanto, não é conhecido nas ilhas do Caribe. Assim, existe uma estreita coincidência entre a distribuição geográfica do gênero Hymenaea no continente americano com a distribuição de Rhinochenus, exceção feita à maior parte do México meridional, e às ilhas caribeanas, em que os curculionídeos não ocorrem.

A associação de Rhinochenus com Hymenaea courbaril, e seu desenvolvimento nos frutos destas árvores, é registrada desde Champion (1905). No Brasil, há uma série de registros de Rhinochenus em "jatobá" - usualmente identificado como Hymenaea sp. ou H. courbaril (Bondar, 1929; Bondar, 1930; Leal e Oliveira, 1976; Lima, 1956; Schlottfeldt, 1944; Silva et al., 1968); alguns destes registros mencionam também "copaíba" - Copaifera spp., como hospedeiro. Nenhuma outra planta é indicada na literatura como hospedeira de Rhinochenus.

As primeiras observações sobre a biologia de Rhinochenus são dadas por Bondar (1929, 1930). Segundo ele, as larvas desenvolvem-se inteiramente nos frutos de jatobá. Os ovos são colocados pelas fêmeas em escavações na casca de frutos ainda verdes, das quais escorre resina em abundância; as larvas destroem as sementes, e o vazio das sementes destruídas em muitos casos é ocupado por intrusões de resina. Os adultos saem dos frutos maduros já caídos no chão. As duas espécies de Rhinochenus referidas por Bondar são R. reichei e R. stigma; não há referência sobre diferença de comportamento entre estas duas espécies. Também não há indicação precisa da espécie de Hymenaea em que foram feitas estas observações.

Janzen (1974a, 1975a, 1978) fez observações de predação de sementes de H. courbaril na Costa Rica. Encontrou três espécies de Rhinochenus, cuja biologia é contrastante: R. transversalis apresenta sempre uma única larva por fruto, a qual consome fragmentos de todas as sementes do fruto; às vezes, consome uma porção

maior de algumas sementes. A larva de último estágio escava uma perfuração incompleta na casca, e empupa em uma cavidade adjacente a este furo, na polpa; após a ecdise do adulto, este completa o furo da casca e abandona o fruto (em geral no chão). R. stigma, por outro lado, apresenta várias larvas em cada fruto atacado, decorrentes de posturas de cerca de seis ovos (Janzen, 1978); as larvas desenvolvem-se integralmente e empupam no interior das sementes, sem perfurar a casca. Até 5 larvas desenvolvem-se em cada semente atacada, e raramente todas as sementes do fruto são predadas. Os adultos circulam no interior do fruto, alimentando-se de polpa e fragmentos das sementes destruídas pelas larvas, e são incapazes de perfurar a casca do fruto. Quando o fruto é aberto por mamíferos, principalmente cotias, os adultos de R. stigma abandonam rapidamente o fruto aberto, espalhando-se em todas as direções. (Em Janzen, 1974a, R. stigma e R. transversalis são descritos com nomes trocados). A terceira espécie, R. janzeni é muito mais rara que estas duas, embora ocorra sintopicamente com ambas; ocorre sempre uma larva por fruto, a qual desenvolve-se em uma ou duas sementes adjacentes. O adulto perfura a casca para abandonar o fruto. Às vezes, R. janzeni é encontrada desenvolvendo-se junto com R. stigma, no mesmo fruto (Whitehead, 1976).

Janzen (1975a, 1978) supõe que todas as espécies de Rhinochenus ovipõem apenas durante um mês do desenvolvimento dos frutos. Este período é restrito porque, anteriormente, a resina da casca é tão fluida que sua extrusão impede a oviposição e a penetração das larvas; por outro lado, em frutos mais maduros a resina já está solidificada a ponto da casca ser imperfurável pelas fêmeas para oviposição. Além disto, Janzen crê que, em frutos onde se encontrem larvas de R. transversalis e R. stigma, as larvas da primeira espécie eliminam as da segunda; como evidência, destaca jamais ter obtido adultos de ambas as espécies do mesmo fruto, sugerindo que as sementes inteiramente consumidas pelas larvas de R. transversalis conteriam larvas da espécie

concorrente. Em comunidades pouco perturbadas, R. stigma é mais abundante que R. transversalis. Em localidades perturbadas, esta relação é inversa; Janzen (1974a, 1978) atribui esta modificação à escassez de vertebrados, principalmente cotias, cuja interferência seria indispensável para liberar os R. stigma adultos dos frutos, uma vez que estes são incapazes de fazê-lo por conta própria.

Ramirez (1978) estudou o ataque de R. brevicollis em sementes de Copaifera pubiflora em diversas árvores de savana nos Llanos centrais da Venezuela. Neste trabalho, situa a época de oviposição iniciando-se cerca de duas semanas após a fecundação das flores, e continuando até cerca da metade do tempo total de maturação dos frutos. Observou sempre um único inseto adulto por semente. Os adultos emergem através de perfurações próprias, em frutos ainda não abertos ou que não chegam a abrir-se; ou então, diretamente das sementes, após a deiscência dos frutos.

b) Outros curculionídeos.

Conotrachelus copaiferae foi descrito por Bondar (1944) a partir de uma série de espécimes criados por ele em sementes de Copaifera langsdorffii em Água Preta, Bahia. Não fornece outras indicações sobre o inseto, e não há outros registros desta espécie.

Conotrachelus boucheri foi descrito por Whitehead (1975), a partir de quatro fêmeas encontradas em frutos de H. courbaril na Costa Rica. Como estas fêmeas foram encontradas em frutos com casca perfurada por Rhinochenus, Janzen e Whitehead (1975), supõem que C. boucheri é um predador secundário de sementes, dependente de Rhinochenus para obter acesso às sementes.

Microscapus hymenaeae foi descrito por Lima (1950) a partir de espécimes criados de frutos de H. stilbocarpa de Minas Gerais e São Paulo, sem maiores detalhes sobre sua biologia. Whitehead (1975) consigna registros adicionais desta espécie na

Bolívia, Venezuela, Panamá, e na ilha do Bananal (Góias). O registro de Metoposoma sp. por Bondar (1929, 1930) deve-se a uma identificação incorreta de M. hymenaeae, conforme comentado por Lima (1950, 1956).

Spermologus copaiferae foi descrito por Marshall (1938) a partir de espécimes coletados por G. Bondar em Água Preta, Bahia. Bondar (1945) escreve que a coleta se deu quando estes curculionídeos estavam fazendo posturas em sementes de C. langsdorffii caídas ao chão. O mesmo comportamento desta espécie foi observado por Ramirez (1978) em sementes de C. pubiflora, na Venezuela.

Apion sp. foi encontrado por Whitehead (1976) em duas amostras de frutos de Copaifera sp. Também uma espécie de Apion foi estudada por Ramirez (1978) em C. pubiflora; segundo ele, esta espécie desenvolve-se no arilo, cortando o funículo de forma a interromper ou prejudicar o desenvolvimento da semente.

Phelypera copaiferae é referido como predador de sementes de C. langsdorffii por Lima (1956) sem qualquer informação adicional.

c) Outros predadores

Nos demais insetos registrados como predadores de sementes de Hymenaea (tab. 1) destacam-se dois grupos: os microlepidópteros e os escolitídeos. Sobre Ectomyelois decolor e Paramyelois transitella (Lepidoptera: Phycitidae) não há detalhes específicos de seu ataque em Hymenaea. Há, entretanto, numerosos registros de ambas as espécies em outras espécies de plantas. E. decolor é registrada atacando Annona sp. (Annonaceae), e Coffea sp. (Rubiaceae) por Silva et al. (1968); e Annona muricata (Annonaceae), Ceratonia siliqua, Tamarindus sp. (Leguminosae: Caesalpinioideae), Punica granatum (Punicaceae), Eryobotrya japonica (Rosaceae) por Kimball (1965). Os mesmos autores consignam 20 plantas cujos frutos e sementes servem de alimento a P. transitella, pertencentes às Agavaceae, Chrysobalanaceae, Hippocastaneaceae, Juglandaceae, Leguminosae, Moraceae, Myrtaceae, Palmaceae, Rosaceae,

Rubiaceae, Sapindaceae e Sterculiaceae.

Os escolitídeos Neodryocoetes hymenaeae e N. caribaeus foram descritos a partir de espécimes coletados em frutos de Hymenaea courbaril (Blackman, 1942; Eggers, 1933). N. guianae foi descrito de espécimes encontrados em sementes de H. courbaril, Cajanus sp. e Ceratonia sp. (Blackman, 1942). Stephanoderes buscki é citado como um predador "generalista" de sementes de H. courbaril em Porto Rico, por Janzen (1975a).

Não há informações sobre Catorama sp. (Anobiidae), Acanthoscelides dominicanus e Amblycerus interstitialis (Bruchidae), e Lophopoeum timbouvae (Cerambycidae) além das citações de sua ocorrência em frutos de Hymenaea sp. Sobre os bruquídeos (tab.1), entretanto, cabe mencionar que Southgate (1979) não inclui Hymenaea entre as plantas hospedeiras conhecidas para a família.

2. AS ESPÉCIES ESTUDADAS DE HYMENAEA E COPAIFERA

2.1 Hymenaea intermedia Ducke

Esta espécie ocorre tipicamente em matas de terra firme na Amazônia Central. Lee e Langenheim (1974) incluíram nesta espécie, como variedade, H. adenotriche Ducke. Entretanto, todas as árvores incluídas no presente estudo correspondem à variedade nominal deste gênero - H. intermedia var. intermedia - e são designadas aqui apenas como H. intermedia.

Como a grande maioria das espécies arbóreas da floresta amazônica, H. intermedia ocorre em densidade baixa - um ou menos indivíduos adultos por hectare. Entretanto, sua distribuição não é uniforme. Na região estudada, existem áreas extensas de mata em que nenhum indivíduo é encontrado; ao contrário, na área de estudo fenológico da Estação Experimental de Silvicultura do INPA (localidade das árvores M2 e M3) há 4 indivíduos adultos com distância média de cerca de 30 m entre si.

Os indivíduos adultos pertencem ao estrato superior da mata de terra firme; todas as árvores estudadas apresentavam porte entre 25 e 35 m de altura.

Na região de Manaus, AM, as árvores usualmente florescem entre agosto e novembro, com um pico de setembro a outubro (Lee e Langenheim, 1975), o que corresponde ao final da estação seca (Araujo, 1970). Segundo Lee e Langenheim (1975) a época de queda de frutos é "cerca de agosto"; entretanto, os dados do estudo fenológico da Reserva Ducke, INPA, de 1965 a 1976, indicam que a queda pode se dar de abril a agosto, com um pico mais frequente em junho (J.R. Palmer, com. pess.). Os registros fenológicos de 5 indivíduos na reserva Ducke, na região de Manaus (7 a 12 anos) indicam um padrão geral de frutificações bianuais, sincronizado para estes indivíduos, com algumas irregularidades.

Segundo Lee e Langenheim (1975), esta espécie ocorre

ao menos ocasionalmente, em simpatria com H. parvifolia e H. reticulata. Na região de Manaus, existem indivíduos que apresentam várias combinações de algumas características correspondentes a estas três espécies, o que indica a necessidade de estudos adicionais sobre as relações destas espécies (W.H. Stubblebine, com. pess.).

Não há observações de visitas às flores de H. intermedia. Baseados em observações realizadas em outras espécies e em caracteres de flores e inflorescências, Lee e Langenheim (1975) sugerem que esta espécie, assim como as demais da seção Hymenaea, seja polinizada por morcegos.

No presente estudo, foram realizadas coletas de frutos maduros em 8 árvores adultas, em julho de 1976 e julho de 1978 (tab. 3). Nos mesmos períodos, foram feitas observações complementares em 6 outros indivíduos, nas mesmas localidades relacionadas na tabela 3.

2.2 Hymenaea courbaril var. stilbocarpa (Hayne) Lee e Langenheim.

Descrita por Hayne em 1830, como H. stilbocarpa, Lee e Langenheim (1974) reduziram-na a variedade de H. courbaril, o que conforma com opinião já expressa por Ducke (1935). Entretanto, tal decisão é considerada inaceitável por Rizzini e Mors (1976). Heringer e Ferreira (1975) não se manifestam explicitamente, mas utilizam a denominação de H. stilbocarpa.

Esta variedade é encontrada desde o Paraná até a Bahia e Goiás (Lee e Langenheim, 1975). Rizzini (1971) refere-a alcançando o Piauí. Comumente ocorre em capões de mata seca (ou mesófila) semidecídua, na terminologia de Rizzini (1979), que a considera uma das espécies características para esta formação, podendo mesmo ser localmente dominante. Adicionalmente, H. courbaril var. stilbocarpa usualmente está presente em matas ciliares ou de galeria (designadas por florestas pluviais ripárias por Rizzini).

Embora usualmente presente nas formações citadas, sua abundância e distribuição dentro de diferentes matas é extremamente variável. Diversas vezes são encontradas em margens de rios, com suas copas projetando-se sobre estes. Ocorrem também grupos de vários indivíduos em áreas relativamente pequenas. Assim, em um levantamento efetuado por Gibbs e Leitão F? (1978) na Mata da Figueira, Martinho Prado, SP, em 7.200 m² amostrados em um retângulo de 14.850 m² não ocorreu nenhum indivíduo adulto de H. courbaril var. stilbocarpa; no entanto, a menos de 50 m de limite de sua área de estudo, existem 14 adultos desta espécie em uma área de 3.000 m² (obs. pess.).

Atualmente, é vista com frequência ao lado de estradas e isolada, em campos e pastos, servindo de ornamentação e para fornecer sombra ao gado.

Seu porte é variável; em matas secas e ciliares, geralmente são emergentes, com alturas entre 15 e 30 m. Quando isoladas, crescem menos (10 a 20 m), desenvolvendo porém copas com áreas consideráveis.

As épocas de floração e queda dos frutos são dadas, respectivamente, como novembro - janeiro, e setembro por Lee e Langenheim (1975); dezembro - janeiro, e outubro - novembro por Heringer e Ferreira (1975); e janeiro - fevereiro, e outubro - novembro por Rizzini (1971). Tais diferenças podem ser devidas a diferenças climáticas entre as localidades de onde procedem os registros destes autores. Neste sentido, deve-se notar que na região de Campinas (incluindo Conchal e Martinho Prado) de 1976 a 1979 as árvores floresceram entre setembro e novembro, e a queda dos frutos se deu em junho e julho. Para esta região, a época de floração corresponde ao final da estação seca, tal como H. intermedia em Manaus. Embora não constem registros fenológicos extensos, as observações do presente estudo indicam que suas frutificações ocorrem a intervalos plurianuais irregulares (2 a 4 anos), e são sincronizadas para a maioria das árvores de cada população; excetua-se as árvores isoladas ou ribeirinhas, que tendem a frutificar anualmente.

Não há estudos de polinização em H. courbaril var. stilbocarpa. No entanto, visitas de morcegos a flores de H. courbaril var. courbaril e var. subsessilis (citadas em Lee e Langenheim, 1975), bem como inferências morfológicas fazem supor que também var. stilbocarpa seja primordialmente polinizada por morcegos.

A predação de sementes em H. courbaril var. stilbocarpa foi investigada em coletas de frutos maduros em 14 árvores em diversas localidades (tab. 4). Observações complementares foram efetuadas em 23 outras árvores, nas mesmas localidades constantes da tabela 2. Foram também feitas 3 coletas de frutos em desenvolvimento, na árvore nº 100, em 1978 e 1979.

2.3 Hymenaea courbaril var. courbaril

Esta variedade tem a maior distribuição geográfica conhecida para o gênero. Ao Norte, estende-se pelo México meridional, por toda a América Central, e pelas ilhas do Caribe, desde Trinidad até Cuba. Em todas estas áreas, é a única forma conhecida do gênero, exceto em Cuba, onde ocorre H. torrei León. Na América do Sul, ocorre nos países e estados do litoral Atlântico, até a Bahia; na Bacia Amazônica, principalmente em suas porções central e oriental; e no Planalto Central brasileiro, até Mato Grosso e Goiás. Finalmente, é registrada na bacia do Rio Beni, na Bolívia (Lee e Langenheim, 1975).

H. courbaril var. courbaril ocorre em um amplo espectro de comunidades diferentes, desde florestas pluviais de baixa altitude até florestas secas decíduas, tendendo a ser mais abundante em regiões de menor precipitação anual, e mais marcadamente sazonais. O porte varia de maneira correspondente, desde indivíduos de 10 a 20 m em locais mais secos e abertos, até árvores emergentes de mais de 40 m em florestas pluviais. Da mesma forma, as épocas reprodutivas deslocam-se ao longo de sua distribuição geográfica; Lee e Langenheim (1975) notam que, de maneira

geral, a floração ocorre no decorrer ou no final da estação de menor precipitação. Observações de visitas de morcegos desta região são citadas por Lee e Langenheim (1975).

Não há registros fenológicos detalhados para o Brasil, mas para a Costa Rica, Janzen (1978) apresenta dados de frutificação em diversas populações. Suas observações mostram que em matas, as árvores frutificam a intervalos plurianuais irregulares (2 a 5 anos), e sincronizados para a maioria dos indivíduos de cada população. Árvores isoladas tendem a frutificar em quase todos os anos.

O presente estudo abrange a predação de sementes de H. courbaril var. courbaril em 5 árvores no Estado de Mato Grosso do Norte (tab.4). Além destas, foi examinado material proveniente de um indivíduo (nº 115) no Parque Florestal do Rio Doce, MG. Embora a variedade stilbocarpa apresente os registros mais próximos a esta localidade (Lee e Langenheim, 1975), todos estes são pertencentes ao Planalto Central, na região de Belo Horizonte, enquanto o Parque pertence já à vertente atlântica. Os folíolos desta árvore são mais falcados e acuminados do que os usuais em var. stilbocarpa, e os frutos menores do que os coletados em outras árvores de var. stilbocarpa. Por tais razões, a árvore nº 115 é aqui tratada como pertencente a var. courbaril; é possível, entretanto, que pertença a outra variedade, inclusive a var. altissima, embora esta por ora só seja registrada nos estados litorâneos.

2.4 Hymenaea courbaril var. subsessilis Ducke.

Esta variedade é conhecida apenas nas proximidades dos Rios Negro e Amazonas; ocorre tanto em matas de terra firme quanto em praias fluviais arenosas (Lee e Langenheim, 1975). Embora apresente grande porte na mata, os indivíduos que se desenvolvem em praias e outras localidades de vegetação mais aberta e substrato arenoso, têm altura de 10 m ou menos.

Lee e Langenheim (1975) indicam outubro-novembro como época de floração, e agosto como época de queda dos frutos. Referem também observações de Vogel (1968, 1969) de visitas de Phyllostomus discolor (Chiroptera: Phyllostomatidae) em flores de indivíduos desta variedade; Vogel considera morcegos como os principais polinizadores desta árvore, embora tenha registrado também visitas de abelhas meliponídeas, beija-flores, e mariposas.

No presente estudo, foram examinados frutos de uma árvore localizada nos arredores de Manaus, em uma área já esparsamente urbanizada e bastante perturbada (tab. 4). W.H. Stubblebine (com. pess.) forneceu dados referentes a duas outras árvores da mesma localidade.

2.5 Hymenaea stigonocarpa Martius ex Hayne

Esta espécie atualmente compreende três variedades (Lee e Langenheim, 1975). A variedade brevipetiolata não foi observada no presente estudo. As outras duas, var. stigonocarpa e var. pubescens, separam-se pela densa pubescência da página inferior dos folíolos e pelos peciólulos e nervuras tomentosas, desta última. A aplicação destes critérios de separação é difícil, uma vez que há bastante variação intrapopulacional e mesmo entre as folhas de uma árvore; aparentemente, pilosidade e tomentosidade variam com a idade do indivíduo, e com a idade e o grau de sombreamento da folha individual (obs. pess.). Os demais caracteres correspondentes a cada uma das variedades sobrepõem-se consideravelmente. Assim, a variação intraespecífica não parece ser adequadamente demarcada para estas duas variedades; esta opinião é corroborada por J.H. Langenheim (com. pess.), que reconhece a necessidade de estudos mais pormenorizados da espécie. Consequentemente, todos os indivíduos incluídos no presente estudo são considerados como pertencentes à variedade nominal, H. stigonocarpa var. stigonocarpa.

A espécie habita tipicamente o cerrado; este termo aqui é tomado em seu sentido mais amplo, incluindo desde o "ceradão" até o campo cerrado (nos sentidos de Rizzini, 1979). A distribuição geográfica de H. stigonocarpa corresponde praticamente à distribuição de áreas de cerrado no Brasil, desde Mato Grosso e São Paulo até o Sul do Maranhão, Piauí e Ceará; também é conhecida no Paraguai (Lee e Langenheim, 1975).

O porte e a fisionomia dos indivíduos variam bastante; esta variação corresponde a diferenças de topografia, altitude, solos e vegetação. Assim, em Minas Gerais, as populações que ocorrem em serras (em torno de 1.000 m de altitude), em campos arbustivos esparsos sobre solos pedregosos, são constituídas de árvores entre 2 e 4 m de altura, com copa reduzida; já as populações de cerrados nos planaltos (a cerca de 600 m) têm a maioria dos indivíduos com 3 a 7 m de altura, apresentando indivíduos com até 12 m de altura e copa extraordinariamente ampla.

As populações de H. stigonocarpa em geral apresentam agrupamentos de indivíduos; onde a espécie é mais abundante, existem agrupamentos quase puros de 20 ou mais indivíduos.

Assim como H. courbaril var. stilbocarpa, as épocas de floração e frutificação de H. stigonocarpa variam geograficamente. Lee e Langenheim (1975) indicam, respectivamente, dezembro-março e dezembro-janeiro, para floração e frutificação. No cerrado da Fazenda Campininha em Martinho Prado, SP, as árvores florescem em janeiro e fevereiro e liberam seus frutos em outubro e novembro (1977 e 1978, obs. pess.). Também nesta espécie, floração e frutificação relacionam-se primordialmente com o regime de chuvas.

Não há registros sobre polinizadores de H. stigonocarpa. No entanto, suas flores apresentam características quiropterófilas (cf. Faegri e Pijl, 1979); além disto, observações e fotografias de visitas de vespídeos e esfingídeos indicam que estes insetos não são polinizadores de H. stigonocarpa (I. Sazima e T.M. Lewinsohn, observações em janeiro de 1977 - Martinho Prado, SP).

H. stigonocarpa apresenta, segundo Rizzini e Heringer

(1966), raízes gemíferas que lhe facultam a reprodução vegetativa; observações em Martinho Prado comprovam a ocorrência de ligações subterrâneas entre indivíduos aparentemente distintos.

Não existem registros contínuos da fenologia desta espécie, mas a frutificação parece ser anual, na maioria dos indivíduos e populações que foram investigados neste estudo.

A predação de sementes de H. stigonocarpa foi verificada em coletas em 32 árvores de São Paulo, Minas Gerais e Mato Grosso (tab.5); observações complementares incluíram 62 outras árvores, em sua maior parte nas localidades indicadas na tabela 5. Além disto, foram coletados frutos em vários estágios de desenvolvimento, em Martinho Prado, SP, em 1977 e 1978.

2.6 Copaifera langsdorffii Desf.

Copaifera langsdorffii, assim como H. courbaril var. stilbocarpa e H. stigonocarpa, distribui-se pela maior parte do Planalto Central brasileiro. Distingue-se destas outras espécies, entretanto, pela sua capacidade de desenvolver-se igualmente bem em ambientes de mata - especialmente em matas mesófilas semidecíduas e ciliares, nas quais frequentemente está entre as espécies mais abundantes (Rizzini, 1979) - e de cerrado, em que também é proeminente.

O porte das árvores varia entre o hábito das árvores de mata, que atingem 30 m de altura, e o das de cerrado, mais baixas; no entanto, mesmo em cerrados destacam-se frequentemente, tanto pela sua altura, quanto pela extensão de sua copa.

Na região de Campinas, esta espécie floresce de janeiro a março; os frutos abrem-se de agosto a outubro. Neste estudo, foram examinados frutos de duas árvores nas localidades de Martinho Prado, SP - Reserva do Inst. de Botânica de São Paulo (nº 200); e Artur Nogueira, SP - Estrada Cosmópolis - Conchal (nº 201).

TABELA 3

Hymenaea intermedia: coletas realizadas

Árvore nº	Localização	Vegetação	Nº Frutos (a) coletados	Data da coleta	Obs.
M1	Manaus, AM - Estação de Silvicultura INPA - rod. BR-174, Km 45	Mata de Terra Firme	406	28/6/78	
M2	"	"	321	11/7/76 24/7/76	(b)
M3	"	"	261	11/7/76 24/7/76	(c)
			103	30/6/78	
M7	"	"	79 A 59	24/7/76	(d)
M6	Manaus, AM - Rodovia BR-174, Km 55	"	15 A 126	23/7/76	
M8	Manaus, AM - Reserva Ducke	"	100	29/7/76	(e)
M9	"	"	40 A 15	29/7/76	(f)
M16	Manaus, AM - Rodovia ZF-1, Km 31	"	122	25/7/78	

(a) Todas as coletas de frutos maduros no chão, exceto as designadas por A, de frutos maduros coletados da copa. (b) Árvore nº 79 do Projeto de Fenologia da Estação de Silvicultura do INPA. (c) Árvore nº 214 do mesmo Projeto. (d) Árvore morta em 1978, talvez por raio. (e) Árvore nº 89 do Projeto de Fenologia da Reserva Ducke, INPA. (f) Árvore nº 135 do mesmo Projeto.

TABELA 4

Hymenaea courbaril var. stilbocarpa: coletas realizadas

Árvore nº	Localização	Vegetação	Nº Frutos (a) coletados	Data da coleta	Obs.
81	Campinas, SP - Faz. Sta. Genebra - Mata Pequena	Mata Seca Semidecídua perturbada	48	17/8/76	
83	"	"	24	17/8/76	
84	"	"	7	17/8/76	
171	Campinas, SP - Rio Atibaia	Isolada	39	25/9/77	(b)
51	Martinho Prado, SP - Faz. Campininha - Mata Figueira	Mata Ciliar	17	3/5/78	
91	"	"	20	5/10/76	
100	Conchal, SP - Rodovia a Padua Sales	Isolada	56	15/7/77	
105	Araxá, MG - Barreiro - Acesso a Faz. Sta. Rita	Isolada	27 A 17	23/7/77 7/9/77	(c)
107	"	Mata Seca Semidecídua	45	7/9/77	
108	"	"	21	7/9/77	
109	"	Isolada	A 13	7/9/77	
106	Araxá, MG - Barreiro - Faz. Sta. Rita	Isolada, em pasto	162 A 17	7/9/77	
121	Passos, MG - Faz. Sta. Maria	Mata Seca Semidecídua	46	17/9/77	
174	Esmeraldas, MG - Faz.	Isolada, em campo	13	2/11/78	(d)

(a) Todas as coletas de frutos maduros no chão, exceto as designadas por A, de frutos maduros coletados da copa. (b) Col. I. & M. Sazima. (c) Coletas adicionais de frutos verdes, em 1978 e 1979. (d) Col. Dulce Rocha.

TABELA 5

Hymenaea courbaril var. courbaril e var. subsessilis: coleta realizadas

Árvore nº	Localização	Vegetação	Nº Frutos (a) coletados	Data da coleta	Obs.
<u>var. courbaril</u>					
115	Dionísio, MG - P. Florestal do Rio Doce - próximo à Lagoa do Aníbal	Mata Seca Semidecídua perturbada	35	12/ 9/77	(b)
161	Vila Bela Sant. Trindade, MT - Faz. Estrela Guaporé	Isolada, remanescente de mata	65	19/10/78	(c)
185	Aripuanã, MT - Reserva Nam- biquara - Aldeia Juína	Mata Ciliar, derruba- da para roça	6	16/ 9/79	(c)
186	"	"	6	25/ 9/79	(c)
180	Sto. Antônio Leverger, MT estrada para Varginha	Mata Ciliar esparsa margem de córrego temporário	10	12/ 4/79	(d)
182	"	"	13	12/ 4/79	(d)
<u>var. sessilis</u>					
M10	Manaus, AM - rod. Manaus- Itacoatiara Km 8	Mata secundária perturbada	A 68	29/ 7/76	(e)

(a) Todas as coletas de frutos maduros no chão, exceto as designadas por A, de frutos maduros coletados da copa. (b) Col. W.W.Benson; pode ser variedade altissima (texto, seção 2.3). (c) Col. E.Z.Setz. (d) Col. F.A. Machado. (e) Dados para duas árvores adicionais da mesma localidade fornecidos por W.H. Stubblebine.

TABELA 6

Hymenaea stigonocarpa: coletas realizadas

Árvore nº	Localização	Vegetação	Nº Frutos (a) coletados	Data da coleta	Obs.
19	Martinho Prado, SP - Faz. Campininha - Reserva de Cerrado	Cerrado	44	21/11/77	(b)
45	"	"	41	21/11/77	(b)
101	Sta. Rita do Passa Quatro, SP - rod. BR-050 Km 263	Cerrado perturbado	A 30	3/ 9/77	
102	"	"	A 44	3/ 9/77	
103	Franca, SP - rod. BR-050	Isolada	A 6	3/ 9/77	
110	Sacramento, MG - rod. Ara_xã - Franca, a 10 Km do Rio Grande	Campo cerrado	A 34	8/ 9/77	
111	"	"	A 34	8/ 9/77	
112	"	"	A 5	8/ 9/77	
113	"	"	A 5	8/ 9/77	
114	"	"	A 8	8/ 9/77	
116	Alpinópolis, MG - Represa Furnas, Salto	Campo cerrado	3	17/ 9/77	
117	"	"	A 5	17/ 9/77	
118	"	"	A 4	17/ 9/77	
119	"	"	A 5	17/ 9/77	
119A	"	"	A 6	17/ 9/77	
120	"	"	A 4	17/ 9/77	
126	Perdizes, MG - acesso a Faz. Três Meninas	Cerrado perturbado	49	18/12/77	

TABELA 6 (cont.)

Hymenaea stigonocarpa: coletas realizadas

Árvore nº	Localização	Vegetação	Nº Frutos coletados	Data da coleta	Obs.
136	Araxá, MG - rod. Araxá - Patos Km 4	Cerrado perturbado	10 A 14	21/12/77	
175	" (Km 11)	"	5 A 15	1/ 3/79	(c)
151	Paraopeba, MG - Horto	Cerrado	14	31/10/77	(d)
152	"	"	3	31/10/77	(d)
153	"	"	2	31/10/77	(d)
154	"	"	7	31/10/77	(d)
155	"	"	80	31/10/77	(d)
156	"	"	24	31/10/77	(d)
157	Serra do Cipó, MG - rod. Vespasiano-Conc.Mato Dentro Km 90	Campo cerrado	19 A 35	15/ 7/78	(e)
158	"	"	3 A 15	16/ 7/78	(e)
159	" (Km 88)	"	A 12	16/ 7/78	(e)
160	Iturama, MG - Barragem de Água Vermelha	Cerrado	13	4/ 7/78	(f)
172	Campo Grande, MS - rod. BR-262 Km 106	Cerrado	4	25/ 1/79	(g)
173	"	"	9	25/ 1/79	(g)
181	Sto. Antônio Leverger, MT estrada para Varginha	Cerrado	11	12/ 4/79	(h)

(a) Todas as coletas de frutos maduros no chão, exceto as designadas por A, de frutos maduros coletados da copa. (b) Coletas adicionais de frutos verdes, em 1977 e 1978. (c) Col. H.C.Morais e W.W.Benson. (d) Col. C.A. Joly. (e) Col. R.P. Martins et al. (f) Col. H.F. Leitão Fº et al. (g) Col. J. Vasconcellos Neto e W.H. Stubblebine. (h) Col. F.A. Machado.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Coleta e exame dos frutos.

A maior parte dos frutos foi coletada no solo, sob as árvores. A coleta de frutos imaturos ou maduros na copa é dificultada pelo porte das árvores em mata. O menor porte de H. stigonocarpa, em cerrado, permitiu que em muitas árvores os frutos fossem coletados diretamente da copa, ou com o auxílio de um podador de árvores. Assim, nesta espécie as coletas foram restritas ao solo, apenas quando não havia mais frutos na copa.

Alguns indivíduos de H. courbaril e var. stilbocarpa, crescendo isolados de outras árvores, apresentam um perímetro de copa suficientemente baixo para permitir também a coleta de frutos na copa mediante o podador de árvores. Da mesma forma, a coleta de H. courbaril var. subsessilis foi feita na copa de uma árvore baixa.

Em H. intermedia as coletas na copa foram inicialmente tentadas através da derrubada de frutos com tiros de cartuchos (cal. 16, 3T). Embora este método seja adequado para a coleta de material florístico, revelou-se pouco eficiente para a obtenção de amostras de frutos inteiros; apenas a coleta de copa da árvore M9 foi obtida por esta forma. As demais coletas de copa desta espécie foram obtidas com o auxílio de Basílio dos Reis e Raimundo Nonato, que as escalaram e cortaram alguns galhos frutíferos; entretanto, em nenhuma destas coletas foi cortada uma fração superior a 5% da copa, para minimizar o prejuízo às árvores amostradas, além disto, para estas coletas foram excluídas todas as árvores que vêm sendo acompanhadas nos Projetos Fenológicos da Reserva Ducke e da Estação Experimental de Silvicultura, ambas do INPA.

Em todas as árvores que permitiram coletas de copa,

foram coletados também frutos no solo, quando existentes. As coletas de copa e de solo foram sempre mantidas e examinadas separadamente.

Por ocasião das coletas, foi anotado o estado dos frutos; a presença de perfurações nas cascas, ou de insetos sobre os frutos; e quaisquer indícios de abertura dos frutos por vertebrados, tais como sementes livres no chão, e frutos partidos ou fragmentados, com especial atenção para eventuais marcas de dentes ou bicadas. O tempo de permanência dos frutos no solo foi avaliado levando em consideração a presença e quantidade de frutos ainda na copa, e o grau de descoramento e deterioração das cascas dos próprios frutos.

Os frutos de Copaifera langsdorffii foram coletados sempre nas copas das árvores, em função de sua deiscência. Nesta espécie, não foram coletadas sementes no solo.

As coletas realizadas para o presente estudo estão relacionadas para cada espécie e variedade de árvore, nas tabelas 3 a 6, com indicação das localidades das árvores, procedência (copa ou solo), tamanho e datas das coletas.

Após a coleta os frutos foram triados imediatamente, ou armazenados por um período de um mês, em média, para permitir o pleno desenvolvimento das larvas que se encontrassem em seu interior. Para tal, os frutos foram mantidos acondicionados ou em sacos plásticos ou em caixas plásticas, em grupos de 20 a 50 frutos.

Com todas as espécies de insetos ocorrentes nos frutos, foi tentada a criação das formas imaturas encontradas na triagem. O procedimento foi de encerrar estas formas em recipientes plásticos opacos (de filme 135) com pedaços de polpa e as sementes em que originalmente se encontravam, ou então com fragmentos de outras sementes. As tampas dos recipientes foram perfuradas com alfinete entomológico, visando simular as condições no interior de frutos intactos.

As pupas, em geral, completaram sua metamorfose normalmente. Entretanto, o sucesso na criação das larvas foi bastante

variável: o procedimento relatado foi eficiente para todos os curculionídeos, com exceção de Rhinochenus spp., em que apenas algumas larvas coletadas em seu último estágio lograram atingir a fase adulta. A causa da morte no caso de larvas menores de Rhinochenus não foi identificada; tentativas com maior ou menor umidade no recipiente não forneceram melhores resultados. Por esta razão, foi adotado um escalonamento de triagem que permitisse o máximo desenvolvimento das larvas existentes no interior dos frutos por ocasião da coleta.

A triagem em si consistiu do seguinte procedimento:

- a) verificação de rachaduras, abrasões e perfurações na casca dos frutos. Todos os furos regulares encontrados foram medidos com paquímetro, com precisão de 0,1 mm;
- b) abertura do fruto examinando em seguida a superfície interna da casca, para verificar a existência de furos internos incompletos: exame da polpa, verificando seu estado e sua textura, e buscando formas imaturas ou adultas de insetos e sinais particulares de sua atividade (pelotas fecais ou casulos);
- c) contagem das sementes, e exame de seu estado, buscando perfurações e larvas ou adultos de insetos, ou suas exúvias, cápsulas cefálicas ou casulos.

3.2 Medidas em frutos e sementes.

As dimensões lineares de frutos e sementes foram medidas com paquímetro; nos frutos em que foram medidos comprimento, largura e espessura, estas medidas foram tomadas ortogonalmente entre si. Os pesos totais de frutos, de casca e de total de sementes em cada fruto foram obtidos com balança doméstica (tipo rígido, por centragem de nível de bolha com leitura até 1 g. Os pesos individuais de sementes foram obtidos em balança semi-analítica, com leitura até 0,01 g. Todas as pesagens são referentes a material fresco.

Os volumes de sementes foram estimados através de

deslocamento de água. Para isto, foi empregado um frasco de Kintato (Erlenmeyer com saída lateral) de 100 ml; este frasco foi cheio com água até preencher inteiramente sua saída lateral, sendo retida nesta saída apenas por tensão superficial. Em seguida, a semente era posta dentro do frasco, e o volume de água deslocado era recolhido, na saída lateral, em uma proveta de 10 ml, com graduações de 0,1 ml, em que era feita a leitura deste volume. Para obter o volume original de sementes predadas, foi necessário antes recompor sua superfície; isto foi feito calafetando todas as perfurações com massa de vidraceiro, buscando um máximo de aproximação ao contorno original da semente. Todas as medidas de volume foram feitas com três repetições para cada semente, e as estimativas utilizadas correspondem à média aritmética das três leituras.

3.3 Tratamento dos dados.

A maioria dos dados foi analisada através de procedimentos estatísticos rotineiros. Estes procedimentos são indicados nas respectivas tabelas.

Para estabelecer a quantidade de semente consumida por larvas de Rhinochenus stigma durante seu desenvolvimento, as sementes predadas foram comparadas com sementes íntegras, procedentes das mesmas coletas. Entretanto, os tamanhos de sementes normais são bastante variáveis, o que dificulta a comparação direta de seu peso com o peso das sementes predadas; adicionalmente, existe a possibilidade das larvas infestarem seletivamente alguma classe de sementes, o que invalidaria a comparação de médias de pesos das sementes normais e das sementes predadas. Este problema foi resolvido através da estimativa do volume das sementes, sendo que este volume foi recomposto para as sementes predadas (v. seção 3.2). A relação entre os pesos e volumes das sementes foi estabelecida através de regressões lineares distintas, para

sementes íntegras, e para cada grupo de sementes que tinham sido predadas por um determinado número de larvas.

Para examinar a hipótese de infestação seletiva de frutos com diferentes números de sementes, foi utilizado o teste G (teste da razão do logaritmo de probabilidades), na comparação dos números de frutos infestados e não-infestados, em cada classe de frutos (cada grupo de frutos com o mesmo número de sementes). Neste teste, a hipótese nula é de que a probabilidade de infestação de qualquer fruto é independente de seu tamanho (i.e., do número de sementes que contém). O valor calculado de G é comparado com valores tabelados da distribuição de qui-quadrado, para obter sua probabilidade (Sokal e Rohlf, 1969).

Este teste de independência permite também a partição de G quando há mais de duas categorias em uma das variáveis; no caso, a partição de G foi feita para as categorias de frutos com diferentes números de sementes, toda vez que houve mais de duas destas categorias. Nesta partição, a hipótese nula foi de que a taxa de infestação em qualquer categoria de frutos de mesmo número de sementes não difere da infestação sofrida por todos os frutos maiores do que esta categoria (com maior número de sementes). Esta hipótese pode ser expressa da seguinte forma:

$$T(F_i) = T\left(\sum_{j=i+1}^{\infty} F_j\right)$$

em que $T(F_i)$ é a taxa de infestação em frutos com i sementes. Cada uma das categorias de frutos foi portanto comparada com o conjunto de frutos com maior número de sementes, quanto a suas taxas de infestação, através de seu respectivo G (parte do G total).

Nas árvores de H. intermedia em que ocorreram simultaneamente duas espécies de predadores, o teste G foi aplicado como teste trifatorial, relacionando as respectivas taxas de infestação por cada um dos predadores, com as diferentes categorias de tamanhos de frutos. O G total calculado estima a probabilidade de independência simultânea entre os três fatores, sendo subdividido

em hipóteses referentes às combinações de cada dois dos fatores. Assim, são obtidos G relativos à independência entre o número de sementes nos frutos e as taxas de infestação de cada predador, separadamente. Quando possível, o G referente a cada uma destas relações (infestação X nº de sementes no fruto) sofreu também partição; para isto, foi usada a mesma hipótese dos testes bifatoriais. Finalmente, a subdivisão do G total dos testes trifatoriais, fornece também o G referente à independência de infestação por cada um dos predadores, em relação ao outro; como só há duas classes (presença ou ausência) para cada um dos predadores, não há partição para este último G .

Nos testes bifatoriais, foi estipulado um mínimo de 5 frutos em cada categoria de tamanho de frutos; quando havia menos de 5 em uma classe, foram agrupados os frutos de diversos tamanhos de modo a formar uma categoria com 5 ou mais frutos. Para isto, foram usualmente agrupados os frutos de maior tamanho; em dois casos, foi necessário também agrupar as classes menores, duas a duas, de modo a satisfazer o critério de número mínimo de frutos por categoria. Nos testes trifatoriais, o critério de tamanho mínimo foi de 15 frutos por categoria, e quando necessário foram agrupados tamanhos diferentes, da mesma forma como nos testes bifatoriais. Todos os agrupamentos são indicados nos respectivos testes.

3.4 Identificação das plantas e insetos.

A identidade específica das árvores estudadas foi obtida pelas descrições em Lee e Langenheim (1975); foram também examinados materiais de Hymenaea e Copaifera depositados nos herbários do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM; Museu Goeldi, Belém, PA; e Deptº de Morfologia e Sistemática Vegetais da Universidade Estadual de Campinas, para comparação. No início do estudo, foi prestado auxílio através de confirmação

das identificações pela Dra. Jean H. Langenheim (University of California, Santa Cruz, California, Estados Unidos), e Dr. Hermógenes F. Leitão Fº (UNICAMP).

As identificações dos insetos foram feitas com base na literatura de cada grupo, conforme indicado nas respectivas seções, e mediante o exame de material depositado nas seguintes coleções: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM; Museu Goeldi, Belém, PA; Museu Nacional, Rio de Janeiro, RJ; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP; Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR; Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Itaguaí, RJ; e Centro de Pesquisas do Cacau, Itabuna, BA. As identificações de Rhinochenus spp., Microscapus hymenaeae e Spermologus foram confirmadas pelo Dr. Donald R. Whitehead (Systematic Entomology Laboratory, USDA, Washington, DC, Estados Unidos), que também identificou Conotrachelus. Tricorynus robustior foi identificado por R.E. White, e Colopterus posticus por W.A. Connell (ambos do Systematic Entomology Laboratory, USDA, Newark, Delaware, Estados Unidos). Bracon saueri e Coenocoelius foram identificados pelo Dr. Paul Marsh (U.S. National Museum, Washington, DC, Estados Unidos). Anthonomus spp. foram identificados pelo Dr. Horace W. Burke (Texas A&M University, College Station, Texas, Estados Unidos).

4. RESULTADOS

A exposição dos resultados do presente estudo inicialmente apresenta a caracterização dos frutos e sementes (seção 4.1) e sua variação intraespecífica e interespecífica (seção 4.2), com ênfase em aspectos relevantes aos processos de predação.

Em seguida, são apresentadas as observações referentes à ocorrência e à biologia dos insetos predadores que foram encontrados (seções 4.3 e 4.4), e os níveis de infestação e predação por estes insetos, relacionados a seu modo de ataque (seção 4.5). Finalmente, são analisadas as relações entre os padrões de variação dos frutos e de infestação pelos insetos (seção 4.6), e relatadas observações referentes à diferenciação em Rhinochenus stigma (seção 4.7).

4.1 Estrutura e desenvolvimento dos frutos.

a) Estrutura dos frutos.

Os frutos maduros de Hymenaea são indeiscentes. O pericarpo é lenhoso com superfície rugosa, granulosa e de cor marrom escura ou preta; tem espessura variável entre 3 e 5 mm, podendo atingir 8 mm na região da sutura. Internamente, é preenchido por uma polpa farinhosa e compacta que envolve as sementes.

A origem dos componentes do pericarpo não está satisfatoriamente esclarecida. Corner (1976) em frutos de H. courbaril (provenientes de uma árvore cultivada em Singapura) considera o pericarpo composto de um "mesocarpo contendo filas internas e externas de cavidades resinosas, e um endocarpo lenhoso"; a polpa é designada como "endocarp-pith", sendo portanto tida como de origem endocárpica, Corner não faz menção a presença ou ausência de

um epicarpo.

Por sua vez, Burkart (1952) descreve o fruto de Hymenaea como constituído de um epicarpo espesso e crustáceo, um mesocarpo farinhoso e abundante, e um endocarpo delgado e articulado. No entanto, Lee e Langenheim (1975) relatam jamais terem encontrado tal endocarpo. Estes autores endossam a opinião de Nazif (1914), para quem a casca do fruto é composta de um epicarpo delgado, usualmente brilhante, e de um mesocarpo espesso e bastante lenhoso; para Nazif, a polpa corresponde a um endocarpo farináceo.

Embora esta última caracterização pareça mais adequada às observações no presente estudo que a de Corner (1976) ou a de Burkart (1952), em frutos imaturos de H. stigonocarpa e H. courbaril var. stilbocarpa, foi observada uma membrana branca, delgada e fibrosa envolvendo diretamente as sementes; nos frutos maduros, entretanto, esta membrana não se evidencia. Assim, talvez Burkart tenha se referido a esta membrana como endocarpo. Quanto à casca, ela certamente é constituída de uma camada externa, flexível e delgada, e de uma camada interna mais espessa e pétrea; ambas as camadas contêm bolsas, ou vesículas, resinosas.

As sementes são ovais, mais ou menos comprimidas e exalbuminosas. A testa é lisa, extremamente dura e tem coloração variando de marrom-avermelhada até quase negra. A região do hilo é ligeiramente protuberante, e encoberta por um arilo de 2 a 4 mm de diâmetro; este arilo, de origem funicular, é constituído de uma camada externa de células córneas, e internamente de um tecido amilífero (Corner, 1976). Na semente formada, os cotilédones são muito rijos. O embrião tem cerca de 3 a 4 mm de comprimento.

Nas espécies de Hymenaea abrangidas pelo presente estudo, observa-se considerável variação intraespecífica no aspecto dos frutos. Não obstante, há vários caracteres que separam adequadamente os frutos das espécies estudadas. A tabela 7 resume algumas destas características, com ênfase na variação de dimensões, e em atributos da casca dos frutos, devido à relevância que

TABELA 7

Características dos frutos das espécies estudadas de Hymenaea.

Espécie	Forma do fruto	Dimensões (cm) (a)			Casca (b)	
		comp.	larg.	esp.	resistência	quant. resina
<u>H. intermedia</u>	1) oval	3,5 - 4,5	2,5 - 3,5	2,6 - 3,0	média	pequena
	2) trapezoidal	4,7 - 7,0	3,0 - 4,2	2,7 - 3,5	"	"
<u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u>	oblongo	5,0 - 23,0	3,0 - 7,5	3,0 - 4,5	média/alta	média/grande
<u>H. courbaril</u> var. <u>courbaril</u>	oblongo	5,0 - 12,0	3,5 - 5,0	2,5 - 3,0	média/alta	média
<u>H. courbaril</u> var. <u>subsessilis</u>	oblongo	6,0 - 11,0	3,2 - 4,5	2,4 - 2,8	alta	média
<u>H. stigonocarpa</u>	oblongo/ cilíndrico (raro oval)	6,0 - 19,5	3,1 - 6,8	2,4 - 4,2	baixa	pequena/média

(a) Dimensões máximas e mínimas encontradas em frutos maduros recentemente caídos. (b) Resistência da casca avaliada em termos de resistência a impacto ou corte; quantidade de resina avaliada a partir de extrusões de resina existentes nos frutos, e da quantidade de resina visível em seções da casca.

estas características têm para os processos de predação e de dispersão das sementes.

A tabela 7 indica a ocorrência de dois tipos de frutos em H. intermedia. Este dimorfismo relaciona-se com o número de sementes no fruto, mas não de maneira absoluta. Os frutos ovais, menores, usualmente apresentam uma, e às vezes duas sementes; os frutos trapezoidais usualmente contêm duas até seis sementes mas ocasionalmente apresentam somente uma. Ambos os tipos ocorreram em todas as frutificações desta espécie que foram observadas; suas proporções relacionam-se com a frequência de diferentes números de sementes nas frutificações (cf. tab. 8). Nas demais espécies e variedades estudadas, cada árvore apresenta um único tipo de fruto, cujas dimensões variam com o número de sementes que contêm; assim, as demais espécies apresentam relações alométricas aproximadamente constantes para cada árvore. Entretanto, nota-se a grande variação das dimensões absolutas dos frutos, particularmente em H. courbaril var. stilbocarpa e em H. stigonocarpa. A menor variação verificada em H. courbaril var. courbaril deve-se ao pequeno número de árvores (e localidades) incluídas no presente estudo. As frutificações de H. courbaril var. courbaril observadas na Costa Rica apresentam uma variação de dimensões dos frutos quase equivalente à apresentada por var. stilbocarpa na tabela 7.

b) Desenvolvimento dos frutos.

A descrição seguinte é baseada em 5 amostras de frutos em cada uma de quatro árvores de H. stigonocarpa (nº 4, 16, 19, 45) em Martinho Prado, SP, datadas 17/3, 21/5, 15/7, 25/9 e 21/11 de 1977. Como estas árvores floresceram em janeiro e fevereiro daquele ano, tais coletas correspondem a aproximadamente dois até dez meses de desenvolvimento dos frutos, em intervalos bimensais. Adicionalmente, foram realizadas quatro coletas de frutos em maturação de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 100 - Conchal, SP) em 22/11/77, 14/4/78, 17/3/79 e 19/4/79. Nas linhas gerais em que será descrito, o processo de desenvolvimento dos frutos é semelhante

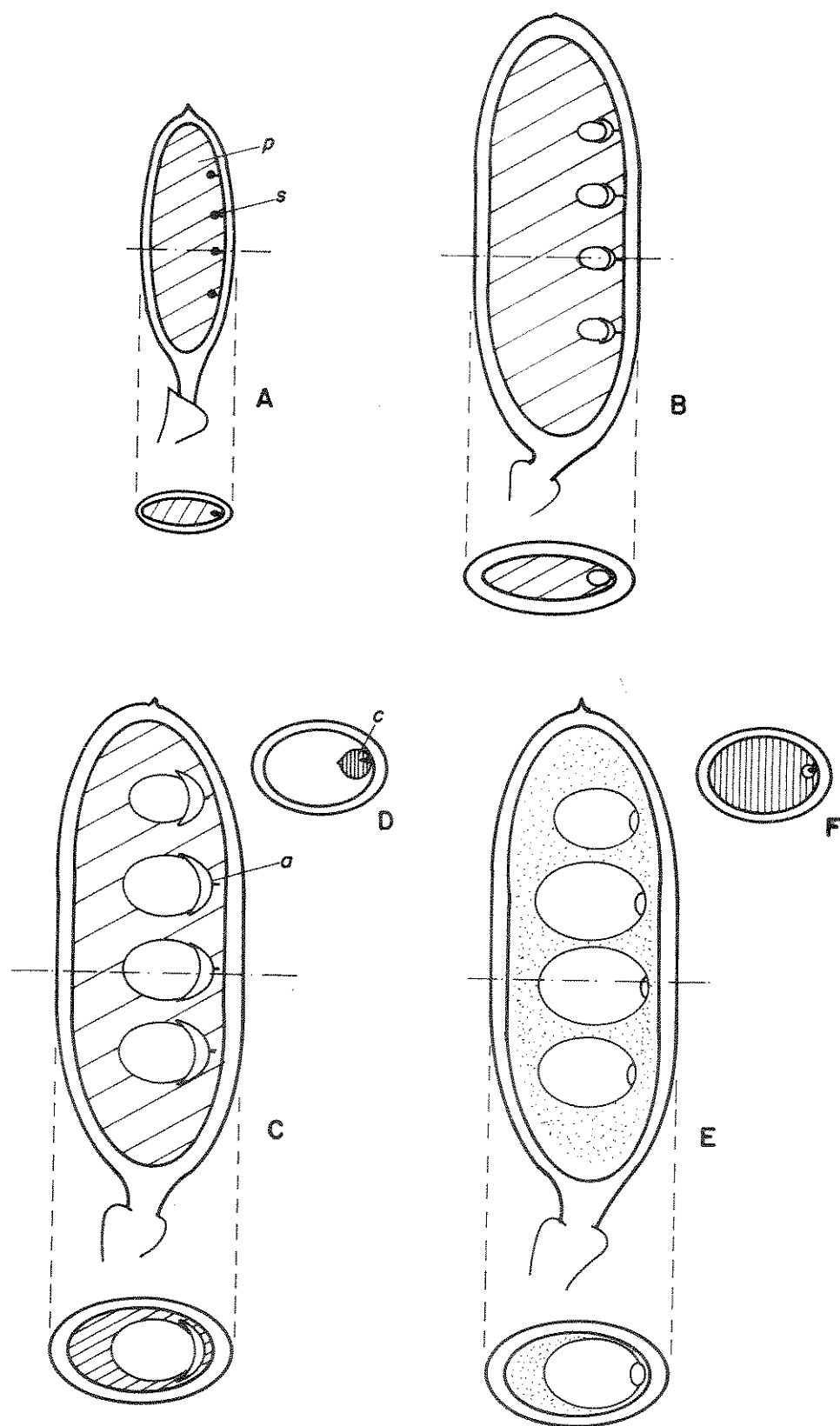


FIGURA 1: Representação esquemática do desenvolvimento dos frutos de *Hymenaea*. A - fase II, fruto; B - fase III, fruto; C - fase IV, fruto; D - fase IV, semente; E - fase VI, fruto; F - fase VI, semente; a - arilo; c - cotilédone; p - polpa; s - semente.

nas duas espécies, e está representado de forma esquemática na figura 1:

fase I: imediatamente após a polinização, a flor perde as sépalas e pétalas; o ovário expande-se rapidamente em comprimento e largura, iniciando-se a formação do pericarpo. A cor do fruto nesta fase é vermelho vinho, sugerindo a presença de fenóis no pericarpo em expansão, além de resinas em grande quantidade;

fase II: na fase II (fig. 1A), o fruto continua expandindo-se em comprimento e largura, mas sua espessura aumenta pouco; assim, após um mês, os frutos de H. stigonocarpa têm cerca de 5 cm de comprimento, e sua espessura mal atinge 1 cm. Por sua vez, as sementes não se desenvolvem durante esta fase; após um mês, as sementes têm menos de 3 mm de comprimento. A fase II caracteriza-se portanto pelo desenvolvimento intenso da parede do fruto, enquanto que as sementes são pouco conspícuas e a formação da polpa está apenas iniciada. Externamente, o fruto apresenta-se verde, brilhante, com as bolsas resiníferas muito evidentes;

fase III: nesta fase (2 a 3 meses) o fruto atinge suas dimensões externas definitivas, pela expansão gradual em comprimento e largura. Entretanto, o aumento em espessura é proporcionalmente maior do que antes, de modo que aumenta também o volume interno do fruto (fig. 1B); nesta fase, a expansão desta cavidade interna é acompanhada pela polpa em formação, uma vez que as sementes continuam a desenvolver-se mais lentamente, não alcançando ainda 1 cm de comprimento;

fase IV: na fase IV, do 3º ao 4º mês de desenvolvimento, as sementes iniciam uma rápida expansão (fig. 1C). Nesta fase, o fruto não aumenta mais em comprimento, mas sua casca ainda é suficientemente flexível para ceder parcialmente à pressão exercida pelas sementes em crescimento. A polpa ainda preenche todo o espaço do fruto, apresentando-se bastante fibrosa e firmemente aderente tanto à superfície interna da casca quanto à testa das sementes. A expansão das sementes, analogamente à do fruto, nesta fase

é caracterizada pelo grande desenvolvimento da testa, de modo que a semente em pouco tempo atinge suas dimensões externas definitivas; internamente, entretanto, o embrião pouco cresce, e os cotilédones são ainda muito pequenos (fig. 1D). O restante da cavidade interna das sementes é preenchido por um material (ou tecido) gelatinoso verde claro, que talvez corresponda a um endosperma.

fase V: a fase V (5º e 6º mês) é caracterizada pelo desenvolvimento final dos cotilédones, que vão ocupando progressivamente todo o espaço interno da semente (cf. fig. 1F); presumivelmente, ocorre reabsorção do endosperma. Nesta fase - correspondente ao 5º e 6º meses de desenvolvimento - embora aumente a consistência tanto da testa quando dos cotilédones, a semente ainda é mole e facilmente perfurável. No restante do fruto, há poucas alterações; externamente, sua coloração torna-se mais escura e adquire tonalidade marrom. Entretanto, até esta fase a resina contida na casca do fruto é ainda bastante líquida, fluindo (em quantidade variável) imediatamente após qualquer escarificação ou perfuração da casca.

fase VI: do 7º mês em diante, ocorre a maturação final do fruto, caracterizada pela solidificação progressiva da resina nas bolsas da casca; pelo enrijecimento da casca do fruto, da testa e dos cotilédones da semente; e pela alteração da textura da polpa, que se torna mais farinácea, destacando-se da superfície interna da casca (fig. 1E, 1F).

Após 8 a 10 meses de desenvolvimento, ocorre a abscisão no pedúnculo do fruto, e sua queda ao solo. Nesta época, a maioria dos frutos apresenta a resina de suas cascas já inteiramente solidificada, ou então extremamente viscosa, a ponto de haver pouca ou nenhuma extrusão de resina após escarificação ou perfuração da casca. A polpa demonstra ressecamento variável, retraindo-se dentro do fruto e geralmente formando um único bloco compacto que envolve as sementes e que se apresenta inteiramente solto dentro do fruto.

4.2 Variação de frutos e sementes.

A variação do número de sementes dos frutos, no presente estudo, tem três implicações: em primeiro lugar, o número de sementes por fruto relaciona-se com a economia da reprodução, à medida em que haja uma variação no custo por semente entre frutos com diferentes números de sementes; além disto, há necessidade de verificar se o tamanho individual das sementes também varia em função do número de sementes nos frutos, uma vez que diferenças no tamanho das sementes devem afetar suas probabilidades de dispersão e de sucesso germinativo.

Em segundo lugar, a variação no número de sementes em cada fruto afeta as probabilidades de sobrevivência das sementes à predação, à medida em que o ataque a uma ou mais sementes de um fruto altere a probabilidade de dispersão, ou o risco de predação posterior, das demais sementes do mesmo fruto.

Por último, frutos com diferentes números de sementes podem ter diferentes probabilidades de dispersão, caso haja preferência de tamanho por parte dos dispersores.

Como todas as espécies de Hymenaea incluídas no presente estudo apresentam variação no número de sementes, esta variação foi examinada das seguintes formas:

- 1) o padrão de variação do número de sementes a nível individual, populacional e específico;
- 2) sua relação com o tamanho de sementes;
- 3) sua relação com o custo de produção dos frutos.

a) variação de número de sementes por fruto.

As tabelas 8 a 11 apresentam médias, desvios-padrão, e extremos (mínimos e máximos) de números de sementes nas coletas examinadas, excluindo os frutos abortados, isto é, em que todas

TABELA 8

Distribuições de sementes em frutos com diferentes números de sementes. H. intermedia.

Árvore nº	Sementes por fruto			N
	$\bar{X}$	s	Extremos	
<u>Estação de Silvicultura, AM</u>				
M1	1,17	0,48	1 - 4	406
M2	1,43	0,80	1 - 5	321
M3 (1976)	1,27	0,61	1 - 4	261
(1978)	1,29	0,65	1 - 4	103
M6	2,54	1,67	1 - 7	126 (A)
	<u>1,67</u>	<u>1,16</u>	<u>1 - 3</u>	<u>3</u>
	2,52	1,66	1 - 7	129
M7	2,20	1,31	1 - 5	59 (A)
	<u>1,73</u>	<u>0,93</u>	<u>1 - 5</u>	<u>79</u>
	1,94	1,13	1 - 5	138
M16	2,14	1,08	1 - 6	122
<u>Reserva Ducke, AM</u>				
M8	2,84	1,36	1 - 6	100
M9	2,07	1,49	1 - 5	15 (A)
	<u>2,38</u>	<u>1,43</u>	<u>1 - 6</u>	<u>40</u>
	2,29	1,44	1 - 6	55

Todas as coletas de chão, exceto as designadas por (A), da copa da árvore.

TABELA 9

Distribuições de sementes em frutos com diferentes números de sementes. H. courbaril var. stilbocarpa.

Árvore nº	Sementes por fruto			N
	$\bar{X}$	s	Extremos	
<u>Campinas, SP - Santa Genebra</u>				
81	1,60	0,92	1 - 5	48
83	1,17	0,38	1 - 2	24
84	2,71	1,25	1 - 5	7
<u>Campinas, SP - Rio Atibaia</u>				
171	3,72	1,95	1 - 8	39
<u>Martinho Prado, SP</u>				
51	2,53	1,94	1 - 8	17
91	2,20	1,64	1 - 7	20
<u>Conchal, SP</u>				
100	3,05	2,00	1 - 10	56
<u>Barreiro, MG</u>				
105	3,06	1,44	1 - 7	17 (A)
	1,89	1,16	1 - 5	27
	<u>2,34</u>	<u>1,38</u>	<u>1 - 7</u>	<u>44</u>
106	2,53	1,18	1 - 5	17 (A)
	1,56	0,82	1 - 6	162
	<u>1,65</u>	<u>0,90</u>	<u>1 - 6</u>	<u>179</u>
107	2,29	1,27	1 - 5	45
108	1,81	0,93	1 - 4	21
109	3,77	1,09	1 - 6	13 (A)
<u>Passos, MG</u>				
121	2,46	1,76	1 - 9	46
<u>Esmeraldas, MG</u>				
174	3,62	2,06	1 - 8	13

Todas as coletas de chão, exceto as designadas por (A), da copa da árvore.

TABELA 10

Distribuições de sementes em frutos com diferentes números de sementes. H. courbaril vars. courbaril e subsessilis.

Árvore nº	Sementes por fruto			N
	$\bar{X}$	s	Extremos	
<u>Var. courbaril</u>				
<u>Parque do Rio Doce, MG</u>				
115	2,34	1,45	1 - 6	35
<u>Fazenda Estrela do Guaporê, MT</u>				
161	3,14	1,57	1 - 5	7
<u>Aripuanã, MT</u>				
185	2,67	0,82	2 - 4	6
186	3,67	1,51	2 - 6	6
<u>Sto. Antônio Leverger, MT</u>				
180	2,83	0,98	1 - 4	6
182	3,39	1,45	2 - 7	13
<u>Var. subsessilis</u>				
<u>Manaus, AM</u>				
M10	1,41	0,65	1 - 3	68 (A)
WS2	2,90	1,37	1 - 8	80 (a)
WS3	4,83	1,52	3 - 8	24 (a)

Todas as coletas de chão, exceto a designada por (A), da copa da árvore. (a) Coletas de W.H. Stubblebine.

TABELA 11

Distribuições de sementes em frutos de diferentes números de sementes. H. stigonocarpa.

Árvore nº	Sementes por frutos			N
	$\bar{X}$	s	Extremos	
<u>Martinho Prado, SP</u>				
19	3,82	1,57	1 - 8	44
45	4,07	2,76	1 - 11	41
<u>Santa Rita do Passa Quatro, SP</u>				
101	5,10	2,16	1 - 10	30 (A)
102	4,41	1,93	1 - 8	44 (A)
<u>Franca, SP</u>				
103	2,00	0,63	1 - 3	6 (A)
<u>Sacramento, MG</u>				
110	5,21	2,52	1 - 12	34 (A)
111	5,32	2,17	1 - 11	34 (A)
112	4,40	2,07	2 - 7	5 (A)
113	3,20	0,84	2 - 4	5 (A)
114	4,25	1,39	2 - 6	8 (A)
<u>Alpinópolis, MG</u>				
116	4,33	1,53	3 - 6	3
117	5,80	3,03	3 - 9	5 (A)
118	8,25	3,40	5 - 13	4 (A)
119	4,80	1,30	3 - 6	5 (A)
119A	4,00	0,89	3 - 5	6 (A)
120	4,25	3,30	1 - 8	4 (A)
<u>Perdizes, MG</u>				
126	6,71	1,81	1 - 10	49

TABELA 11 (cont.)

H.stigonocarpa.

Árvore nº	Sementes por fruto			N
	$\bar{X}$	s	Extremos	
<u>Araxá, MG</u>				
136	4,07	1,54	2 - 7	14 (A)
	4,20	1,40	2 - 6	10
	4,13	1,45	2 - 7	24
175	3,60	1,50	2 - 6	15 (A)
	4,80	2,17	2 - 7	5
	3,90	1,71	2 - 7	20
<u>Paraopeba, MG</u>				
151	5,57	2,31	2 - 10	14
152	2,67	2,08	1 - 5	3
153	5,00	0,00	5	2
154	4,00	2,31	2 - 7	7
155	1,93	1,27	1 - 7	80
156	5,79	1,89	1 - 10	24
<u>Serra do Cipó, MG</u>				
157	2,49	1,07	1 - 5	35 (A)
	2,21	0,86	1 - 4	19
	2,39	1,00	1 - 5	54
158	6,47	2,07	3 - 10	15 (A)
	3,00	1,73	4 - 7	3
	6,22	2,05	3 - 10	18
159	4,75	2,14	2 - 10	12 (A)
<u>Iturama, MG</u>				
160	3,23	1,69	1 - 7	13
<u>Campo Grande, MS</u>				
172	2,50	1,91	1 - 5	4
173	4,67	2,69	2 - 9	9
<u>Santo Antônio Leverger, MT</u>				
181	4,82	2,09	2 - 8	11

Todas as coletas de chão, exceto as designadas por (A),
da copa da árvore.

INTERMEDIA

% FRUTOS

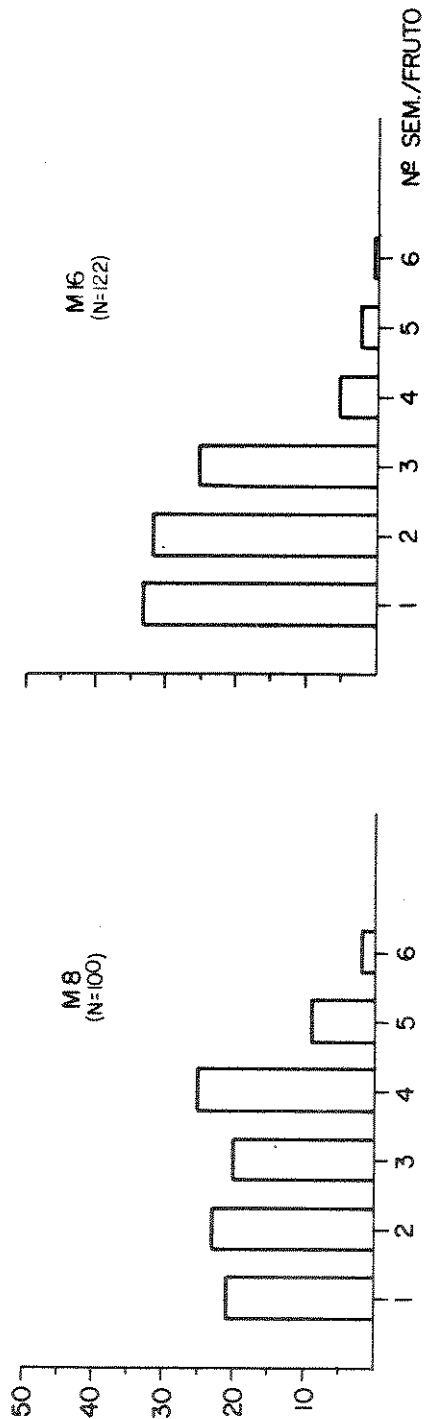
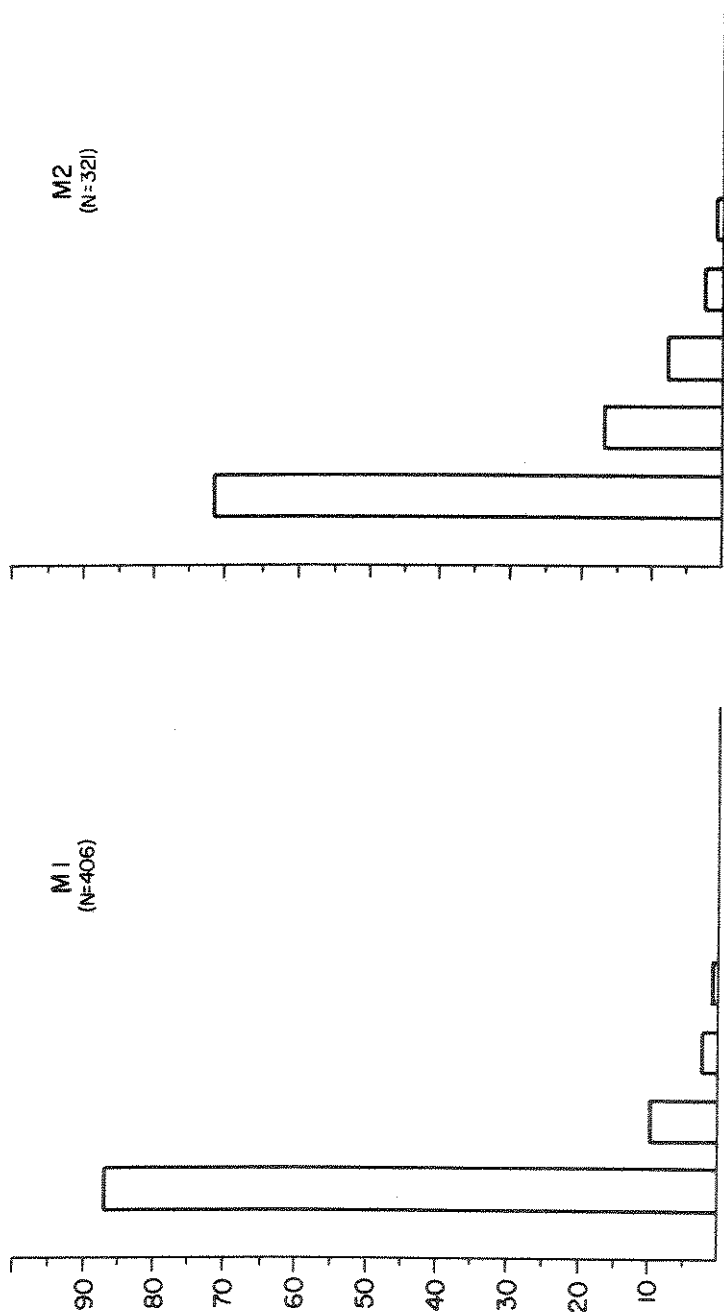


FIGURA 2: Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em H. intermedia. Árvores M1, M2, M8 e M16.

STILBOCARPA

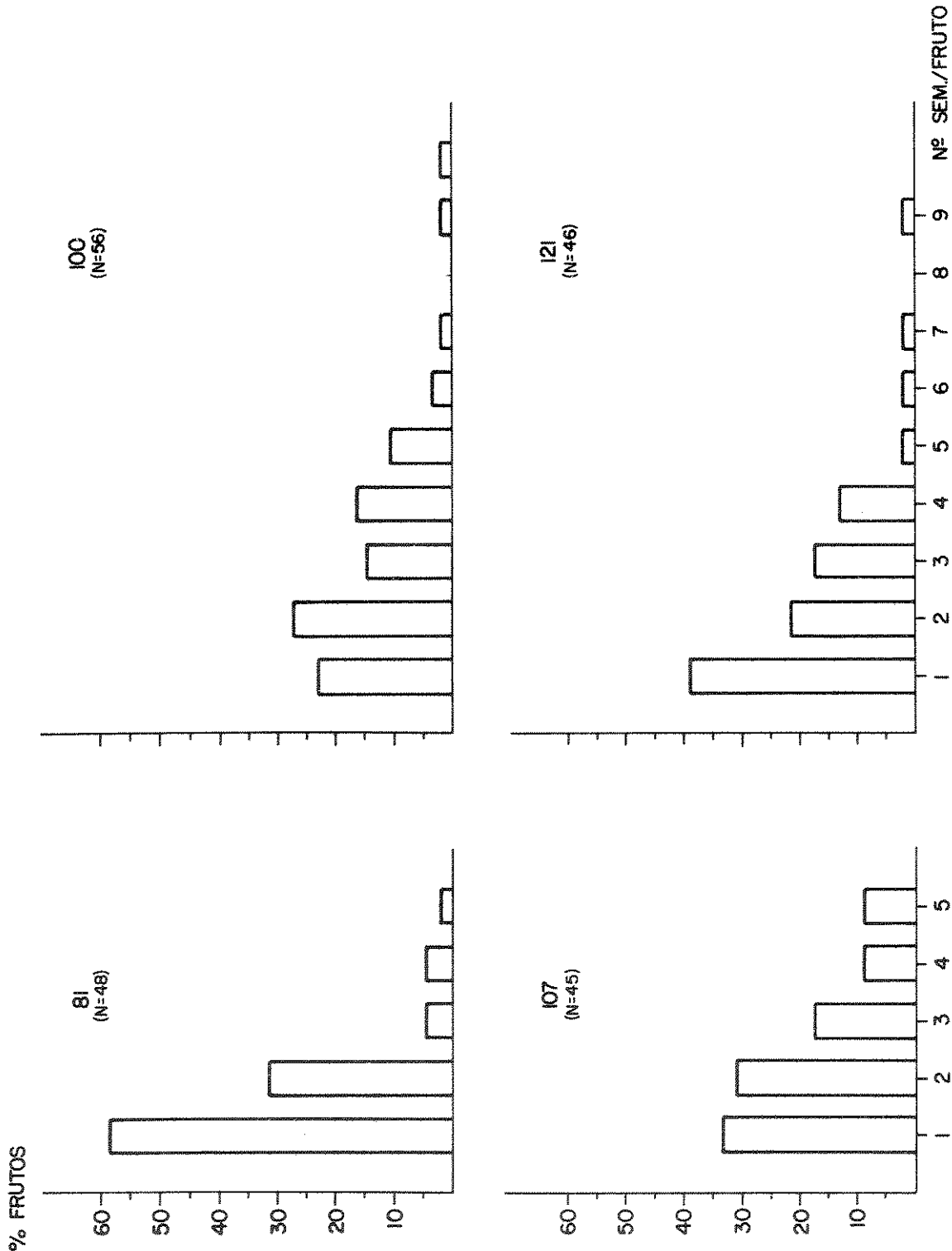


FIGURA 3: Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em H. courbaril var. stilbocarpa. Árvores 81, 100, 107 e 121.

SUBSESSILIS

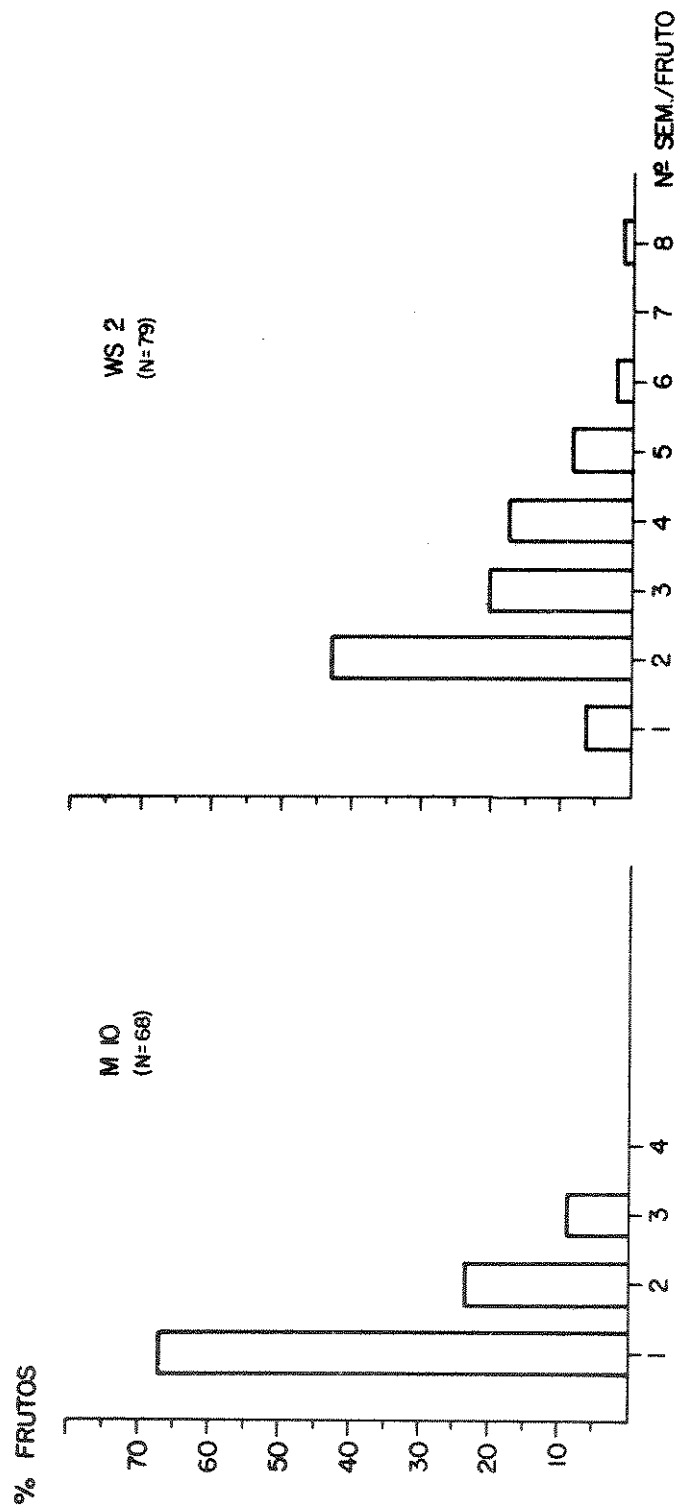


FIGURA 4: Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em H. courbaril var. subsessilis. Árvores M10 e WS2.

STIGONOCARPA

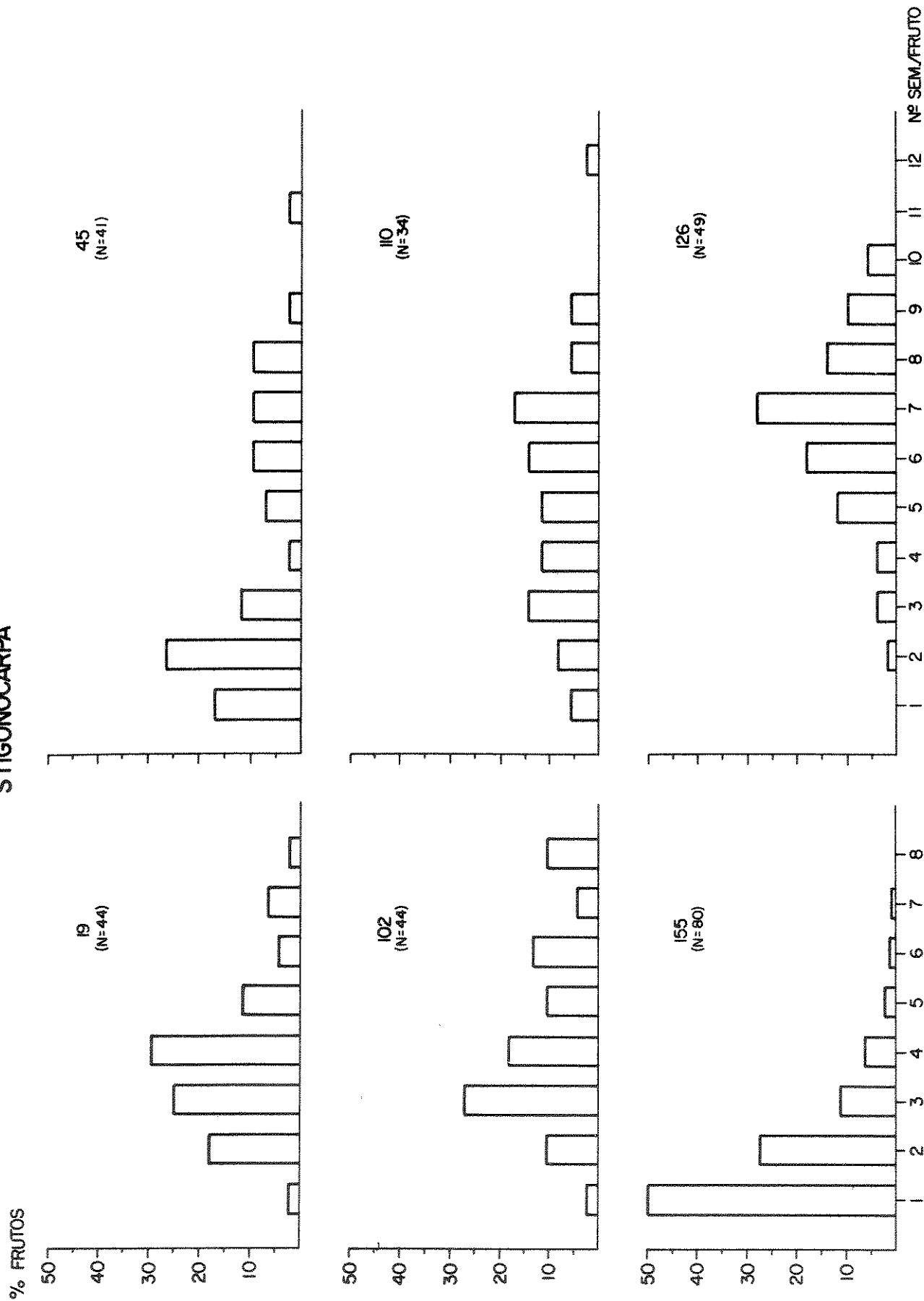
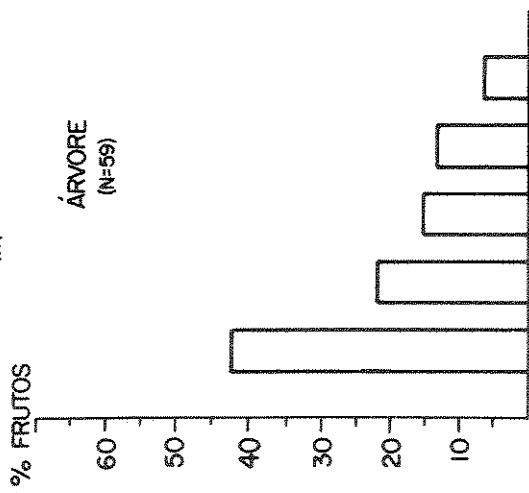


FIGURA 5: Distribuições de frutos com diferentes números de sementes em *H. stigonocarpa*.

Árvores 19, 45, 102, 110, 155 e 126.

INTERMEDIA
M7



STILBOCARPA
106

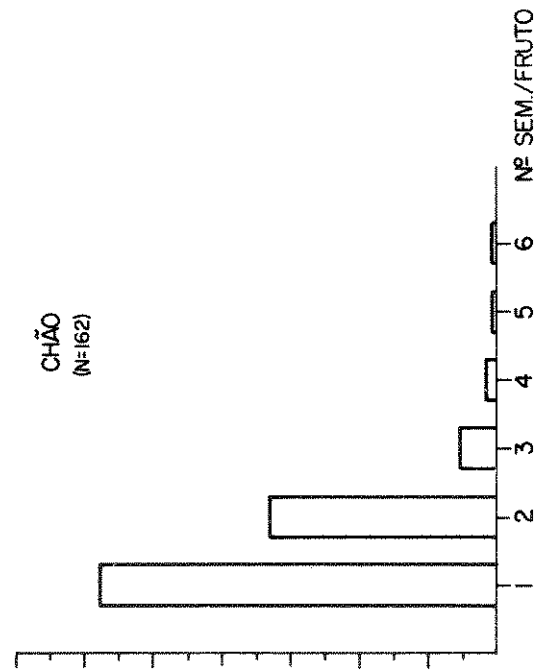
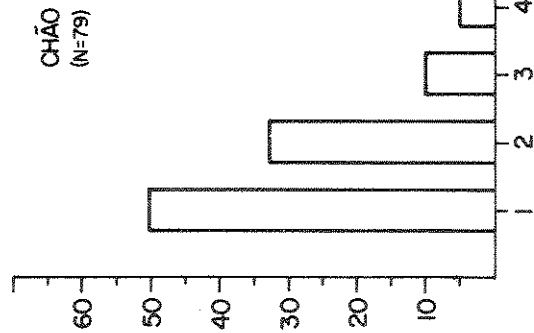
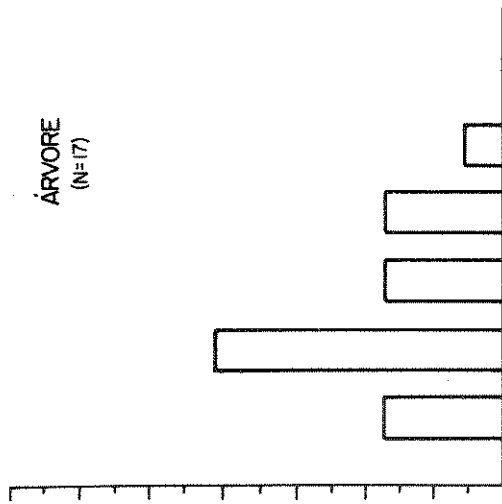


FIGURA 6: Comparação de distribuições de frutos com diferentes números de sementes em coletas simultâneas na copa e no solo, em H. intermedia (árvore M7) e em H. courbaril var. stilbocarpa (árvore 106).

as sementes eram atrofiadas ou mal-formadas. Para algumas árvores (H. intermedia: M6, M7, M9; H. courbaril var. stilbocarpa: 105, 106; H. stigonocarpa: 136, 157, 158, 175) são apresentados os dados separados para as amostras provenientes da copa da árvore e do solo coletadas na mesma ocasião; são também apresentados os valores correspondentes à combinação destas duas amostras, em cada caso.

Nas figuras 2 a 5, são apresentados histogramas das frequências relativas de frutos com diferentes números de sementes em algumas destas amostras, para as espécies e variedades estudadas, com exceção de H. courbaril var. courbaril. Para estes histogramas, foram escolhidas as maiores amostras que representassem a variedade de distribuições presentes no conjunto de amostras de cada espécie ou variedade. Em separado, são apresentados os histogramas de coletas simultâneas da copa e do solo, para um indivíduo de H. intermedia (M7; fig. 6a), e um de H. courbaril var. stilbocarpa. (106; fig. 6b).

Em H. intermedia (tab. 8) as árvores examinadas separaram-se em dois grupos distintos. O primeiro grupo (M1, M2, M3) tem números médios de sementes entre 1,17 e 1,43, e desvios-padrão de 0,80 ou menos; os maiores frutos encontrados em uma destas árvores continham 5 sementes. O segundo grupo (M6, M7, M8, M9, M16) tem números médios de sementes entre 1,94 e 2,84, com desvios-padrão sempre superiores a 1; em todas estas árvores os maiores frutos tinham entre 5 e 7 sementes.

A figura 2 mostra a nítida diferença entre as distribuições de tamanhos de frutos correspondentes a estes dois grupos, representados respectivamente pelas árvores M1 e M2, e por M8 e M16.

Na árvore M3, foram realizadas coletas em 1976 e 1978. Todas as estimativas dos parâmetros destas duas frutificações são virtualmente idênticos.

Em H. courbaril var. stilbocarpa (tab. 9), os valores indicados apresentam uma grande variação, desde uma média de

1,17 (árvore 83) até 3,77 (árvore 109). Da mesma forma, a variabilidade de número de sementes por fruto em cada amostra atinge desde um número máximo de apenas 2 sementes (árvore 83) até 10 sementes (árvore 100). A variação dentro de cada localidade é muito alta, equivalendo quase à variação total encontrada (tanto no caso das árvores 81 a 83, quanto nas árvores 105 a 109) o que torna improvável que os diferentes padrões encontrados correspondam a uma diferenciação local de populações.

Na figura 3 observa-se a variação nas distribuições de números de sementes de quatro indivíduos desta variedade (81, 100, 107, 121). Apesar desta variação, não é possível separar diferentes tipos de distribuições como em H. intermedia. Em H. courbaril var. stilbocarpa nota-se, além das diferenças no número médio de sementes entre árvores, grandes diferenças nas caudas correspondentes aos números máximos de sementes por fruto ocorrentes em cada árvore.

A variação encontrada em H. courbaril var. courbaril (tab. 10) é menor; entretanto, é possível que esta maior homogeneidade seja devida apenas ao reduzido número de árvores amostra das. Nota-se, por outro lado, a divergência de média e extremos entre as árvores que compõem ambos os pares de mesma localidade em Mato Grosso (180 e 182; 185 e 186). A ausência de frutos com uma semente nas árvores 182, 185 e 186 provavelmente é devido ao pequeno tamanho das amostras.

Por outro lado, as três árvores de H. courbaril var. subsessilis (tab. 10) apresentam grandes discrepâncias em todos os parâmetros. Como estas árvores distam menos de 100 m entre si, também este caso parece contradizer a suposição de menor variação intrapopulacional do que interpopulacional na característica medida; entretanto, não há dados comparativos para outra população desta variedade.

A figura 4 mostra os histogramas correspondentes às árvóres M10 e WS2. Os padrões de distribuição de tamanhos de fru tos acompanham a discrepância apontada pelos parâmetros da

tabela 10 para estas árvores.

H. stigonocarpa (tab. 11), em conjunto, apresenta as maiores variações nas espécies estudadas. Nesta espécie, porém, há indicações de diferenciação populacional nas coletas de Sacramento (árvores 110 a 114) e Alpinópolis (árvores 116 a 120); as diferenças bastante grandes entre as médias das árvores destas localidades podem ser atribuídas ao pequeno número de frutos produzidos por cada indivíduo. Não é este o caso das árvores 155 e 156 de Paraopeba, cujas frutificações relativamente abundantes têm médias e desvios-padrão bem divergentes. Ainda assim, nota-se a ausência de frutos com uma ou duas sementes em 7 das 8 árvores de Alpinópolis.

Os histogramas de seis árvores desta espécie (19, 45, 102, 110, 126, 155) apresentados na figura 5, mostram que seus padrões de distribuição de sementes em frutos divergem mais do que nas demais espécies estudadas. Nas quatro primeiras destas árvores, possivelmente ocorre uma distribuição bimodal; para as duas últimas, entretanto, não há qualquer indicação neste sentido. Em H. stigonocarpa verifica-se também a ocorrência de indivíduos com médias superiores aos das outras espécies, sendo mesmo superiores a 6 sementes por fruto, em três árvores (118, 126, 158); também nesta espécie encontra-se o maior tamanho absoluto de fruto das coletas estudadas com 13 sementes (118).

Para as nove árvores em que foram coletadas amostras de frutos tanto da copa quanto do solo, na mesma ocasião, foi feita uma comparação entre estas amostras pareadas (tab. 12). Inicialmente foram comparadas as variâncias de números de sementes dos pares de amostras, através de sua razão (F). Nos dois casos (M7 e 106) em que a razão indicou heterogeneidade entre as amostras ($p < 0,05$) foi calculado t' para a diferença entre as médias, conforme indicado para este caso (Sokal e Rohlf, 1969); em ambos os casos, t' indicou uma diferença significativa entre as amostras da copa e do solo. A figura 6 apresenta os histogramas correspondentes às distribuições nestes dois pares de amostras. Nas

TABELA 12

Comparações pareadas entre as distribuições de sementes em frutos, em coletas simultâneas da árvore e do solo.

a) Razão de variâncias (F)

b) Diferença de médias de amostras com variâncias homogêneas (teste $\underline{t}$) ou heterogêneas (teste $\underline{t}'$).

Árvore nº		s^2	G.L.	F		$\bar{X}$	t	t'
M6	A	2,779	125	2,08	ns	2,540	0,90	ns
	S	1,334	2			1,667		
M7	A	1,716	58	1,98	**	2,203		2,34 *
	S	0,865	78			1,734		
M9	A	2,208	14	1,08	ns	2,067	0,71	ns
	S	2,036	39			2,375		
105	A	2,059	16	1,54	ns	3,059	2,98	**
	S	1,334	26			1,889		
106	A	1,390	16	2,07	*	2,529		3,32 **
	S	0,671	161			1,556		
136	A	2,378	13	1,22	ns	4,071	0,21	ns
	S	1,954	9			4,200		
157	A	1,138	34	1,56	ns	2,486	0,97	ns
	S	0,731	18			2,211		
158	A	4,268	14	1,42	ns	6,467	2,70	*
	S	3,000	2			3,000		
175	A	4,700	4	2,08	ns	4,800	1,39	ns
	S	2,256	14			3,600		

A - amostra da copa da árvore; S - amostra do solo.

ns - não significativo ($p > 0,05$); * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$.

Homogeneidade dos pares de variâncias testada com valores tabelados de F. Quando as variâncias não foram heterogêneas ($p > 0,05$), foi calculado $\underline{t}$ para a diferença entre as médias (Sokal e Rohlf, 1969:220). Quando as variâncias foram heterogêneas ($p < 0,05$), foi calculado $\underline{t}'$ para as diferenças entre as médias, e comparado com $\underline{t}'$ máximos calculados a partir de valores de $\underline{t}$ (Sokal e Rohlf, 1969:374).

outras sete árvores, a razão das variâncias não foi significativa a 5% de probabilidade; nestas árvores, a comparação entre as médias de sementes por fruto foi feita pelo cálculo de t para as diferenças entre os pares de médias. Duas destas árvores (105 e 158) evidenciaram diferenças significativas entre as médias das amostras de copa e do solo (tab. 12).

Nas quatro árvores em que houve diferença significativa entre as amostras de copa e do solo, as amostras da copa apresentaram médias e variâncias superiores às do solo (tab. 12). Assim, na ocasião das coletas os frutos no solo em média eram menores e menos variáveis que os que ainda permaneciam na copa. Este fenômeno pode ser explicado de duas maneiras. Caso a maturação dos frutos seja mais rápida em frutos com menos sementes, os frutos menores tenderão a cair mais cedo que os maiores. Se isto for verdadeiro, as distribuições de tamanhos de frutos na copa e no solo serão maximamente divergentes no início da queda dos frutos; à medida que os frutos forem caindo, as distribuições devem convergir progressivamente.

Por outro lado, a diferença observada nos pares de amostras pode ser devida a remoção (ou destruição) seletiva dos frutos no solo, por dispersores ou predadores vertebrados. Neste caso, a magnitude da diferença entre as distribuições de tamanhos de frutos na copa e no solo será função do grau de preferência por uma classe de tamanho de fruto, e da taxa de remoção dos frutos sob a árvore. Assim, a diferença entre as distribuições poderá variar de diversas formas. Deverá, entretanto, ser maior quanto maior for a disponibilidade de frutos sob a copa, tendendo a ser máxima durante ou em seguida ao pico da queda dos frutos.

Embora o presente estudo não incluía uma sequência de amostras pareadas, a primeira suposição ajusta-se às observações realizadas, principalmente por indicar um padrão capaz de produzir o mesmo fenômeno em diferentes espécies de árvore e em comunidades cuja diversidade e abundância de dispersores é bastante discrepante.

De qualquer forma, esta divergência deve ser considerada ao comparar coletas realizadas em diferentes fases da frutificação.

b) Relação entre número e tamanho das sementes.

Para investigar a existência de uma eventual relação entre o número de sementes de um fruto e o tamanho destas sementes, foram utilizados os pesos de 84 sementes maduras, provenientes de 32 frutos variando entre 1 e 9 sementes, da coleta de H. courbaril var. stilbocarpa nº 100 (tab. 13). Com estes pesos, foi feita uma série de análises de variância separadamente para frutos de 2 até 5 sementes, em que foi possível a comparação de sementes de mais de um fruto (tab. 14). Nestas análises, visou-se a comparação de variação de pesos de sementes do mesmo fruto contra a variação entre frutos distintos da mesma classe de tamanho. Nas quatro classes de números de sementes, a variação de peso entre frutos distintos foi significativamente maior do que a variação no mesmo fruto ($p < 0.05$ ou < 0.01). Os percentuais de variação atribuível a diferenças entre os frutos situaram-se entre 68% e 79% (tab. 14). Assim, os tamanhos das sementes em um fruto são relativamente homogêneos, quando comparados com outros frutos de mesmo número de sementes.

A partir deste resultado, foi feita uma análise de variância comparando a variação do peso de sementes de frutos com o mesmo número de sementes, com a variação entre classes de frutos com números diferentes (tab. 15). Esta análise mostra que, na amostra examinada, a variação do peso das sementes entre frutos de diferentes classes não é significativa em relação à variação verificada entre frutos com o mesmo número de sementes. Da variação total entre os pesos das sementes dos diferentes frutos, 86% é atribuída a variação entre frutos de mesmo número de sementes.

Estas análises contradizem, portanto, a existência de alguma relação estrita entre o número total de sementes de um

TABELA 13

Pesos de sementes em frutos de diferentes números de sementes.
H. courbaril var. stilbocarpa nº 100.

	Número de sementes no fruto							
	1	2	3	4	5	6	7	9
Peso	3,77	2,36	3,67	3,43	2,01	3,86	3,67	2,20
(g)		2,21	4,05	3,72	2,77	3,73	4,34	2,36
	3,86		3,30	2,84	2,85	4,22	3,34	2,74
		3,51		4,07	2,94	3,89	3,52	2,43
	2,93	4,00	2,90		2,65	3,59	3,06	2,88
			3,44	2,97			3,33	2,72
	4,34	4,21		3,92	3,12		2,07	2,54
		4,16	3,58	3,57	4,16			2,69
	4,32		3,79	3,71	3,91			2,07
		2,41			4,37			
	3,88	3,84	1,89	4,43	3,99			
				4,34				
	2,72	4,83		3,79	3,68			
		4,63		3,97	2,65			
		3,19		2,95				
		3,48		1,51				
				2,08				
		3,34						
		2,79						
		3,29						
		3,79						
		2,85						
		3,14						
		2,15						
		2,03						
		2,45						
Total frutos	7	11	4	4	3	1	1	1
Total sem.	7	21	8	15	12	5	7	9
$\bar{X}$	3,69	3,27	3,33	3,42	3,26	3,86	3,33	2,51
(s)	(0,63)	(0,83)	(0,67)	(0,82)	(0,74)	(0,23)	(0,69)	(0,27)

Os grupos correspondem a sementes do mesmo fruto.
 O menor número de sementes em alguns frutos é devido à exclusão de todas as sementes predadas.

TABELA 14

Análises de Variância de pesos de sementes, de frutos com mesmo número de sementes: sementes de mesmo fruto contra diferentes frutos. H. courbaril var. stilbocarpa nº 100.

Fonte de variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	% Var.
Frutos de 2 sementes (11 frutos; 21 sementes)					
Entre frutos	10	12,2374	1,2237	7,93 **	78,4
Nos frutos	<u>10</u>	<u>1,5425</u>	0,1543		21,6
Total	20	13,7799			
Frutos de 3 sementes (4 frutos; 8 sementes)					
Entre frutos	3	2,7304	0,9101	8,10 *	78,8
Nos frutos	<u>4</u>	<u>0,4491</u>	0,1123		21,2
Total	7	3,1795			
Frutos de 4 sementes (4 frutos; 15 sementes)					
Entre frutos	3	6,7395	2,2465	9,36 **	69,1
Nos frutos	<u>11</u>	<u>2,6391</u>	0,2399		30,9
Total	14	9,3786			
Frutos de 5 sementes (3 frutos; 12 sementes)					
Entre frutos	2	4,0278	2,0139	9,14 **	68,5
Nos frutos	<u>9</u>	<u>1,9830</u>	0,2203		31,5
Total	11	6,0108			

Dados da tabela 13.

Análise de Variância Modelo II (Sokal e Rohlf, 1969:208).

* - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$. Percentuais dos componentes de variação segundo Sokal e Rohlf (1969: 211).

TABELA 15

Análise de variância de pesos de sementes em frutos de mesmo número de sementes contra frutos de diferentes números de sementes. H. courbaril var. stilbocarpa n° 100.

Fonte de Variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	% Var.
Entre grupos de frutos com diferentes números de sementes	7	1,6766	0,2395	0,42 ns	13,75
Nos grupos	<u>24</u>	<u>13,5791</u>	0,5658		86,25
Total	31	15,2557			

Dados da tabela 13; em cada fruto com mais de uma semente, foi sorteada uma destas para a análise.

Análise de Variância Modelo II (Sokal e Rohlf, 1969: 208).

ns - não significativo ($p > 0,05$). Percentuais dos componentes de variação segundo Sokal e Rohlf (1969: 211).

fruto e o tamanho de suas sementes nesta árvore. Entretanto, o peso médio das sementes do maior fruto examinado (9 sementes, peso médio 2,51 g) é bem menor que os pesos médios das demais classes de tamanho, situadas entre 3,26 e 3,86 g (tab. 13). Em diversos frutos de 8 ou mais sementes (em H. courbaril var. stilbocarpa e em H. stigonocarpa), ou de 5 ou mais sementes (em H. intermedia) as sementes apresentam achatamentos devidos a sua compressão contra a parede interna do fruto, e entre si. Como o pericarpo dos frutos expande-se inteiramente antes das sementes, é razoável supor que, nos casos de frutos com um número relativamente elevado de sementes, a rigidez da casca já formada limite o crescimento das sementes, reduzindo portanto seu peso médio em alguns destes frutos.

c) O custo de produção de frutos de diferentes tamanhos.

Para avaliar o custo total de produção de cada semente em frutos com diferentes números de sementes, foram utilizados três pesos frescos referentes a cada fruto: seu peso total, o peso da casca e o peso total de suas sementes. O peso da polpa foi obtido subtraindo-se do peso total os pesos da casca e das sementes. A partir destes pesos, foi obtido um índice para expressar a relação entre o peso total de sementes de cada fruto e o peso total deste fruto. Este índice é aqui denominado "coeficiente de investimento materno" (CIM):

$$\text{CIM} = \frac{(\text{peso total do fruto}) - (\text{peso total de sementes})}{(\text{peso total de sementes})}$$

Através desta formulação, o CIM representa o adicional de peso que é acrescentado ao peso de sementes pelo restante do fruto (casca + polpa), por unidade de semente. Assim, um CIM=2 significa que 1 g de semente é acompanhado por 2 g de casca + polpa naquele fruto.

As figuras 7 a 10 apresentam a variação da média dos CIM dos frutos para as diferentes classes de tamanho dos frutos, em uma árvore de cada espécie estudada, excetuando-se H. courbaril

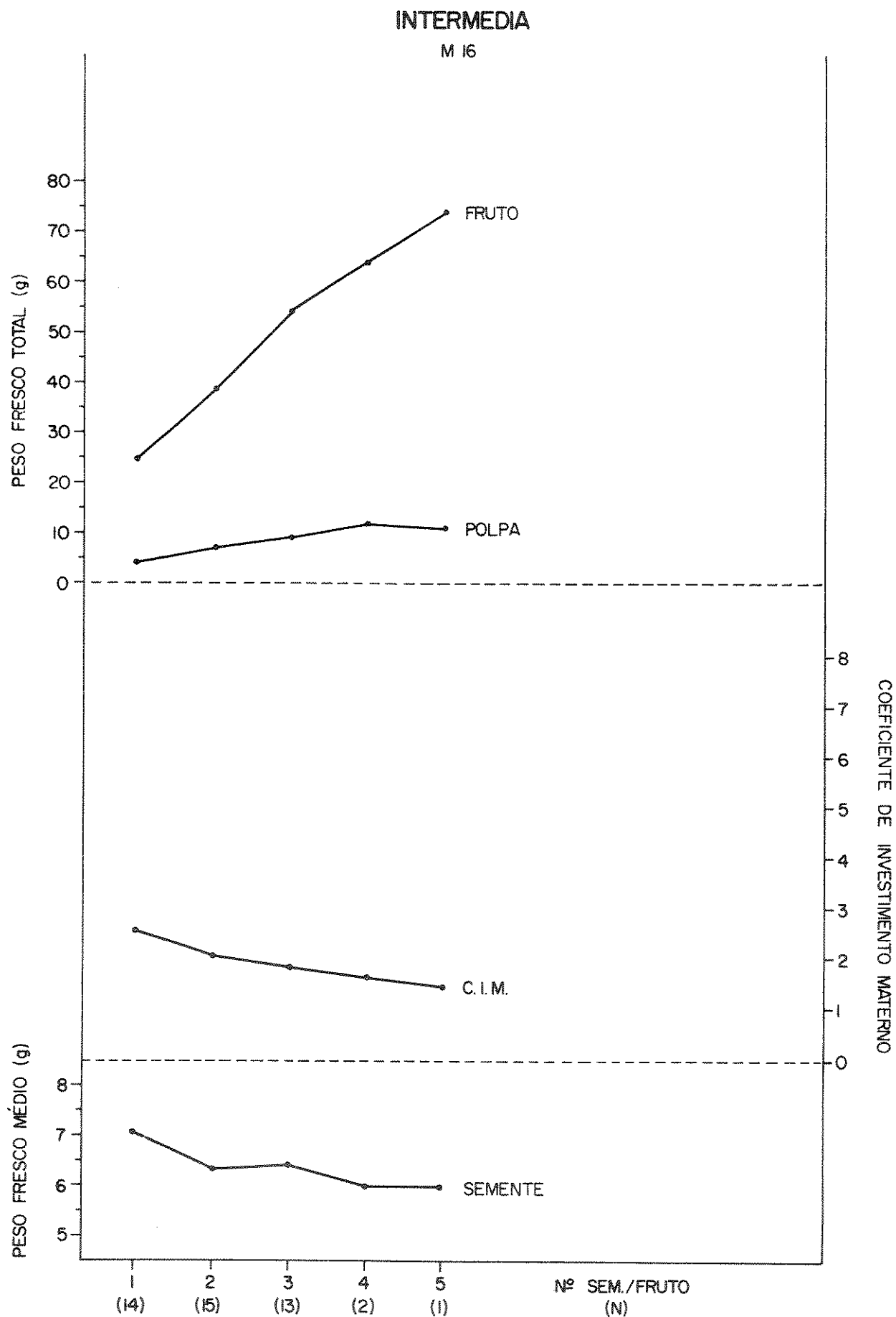


FIGURA 7: Variação de peso fresco total do fruto, peso fresco de polpa, peso fresco individual de semente, e CIM (coeficiente de investimento materno), de frutos com diferentes números de sementes em H. intermedia (M16). Todos os valores são médias.

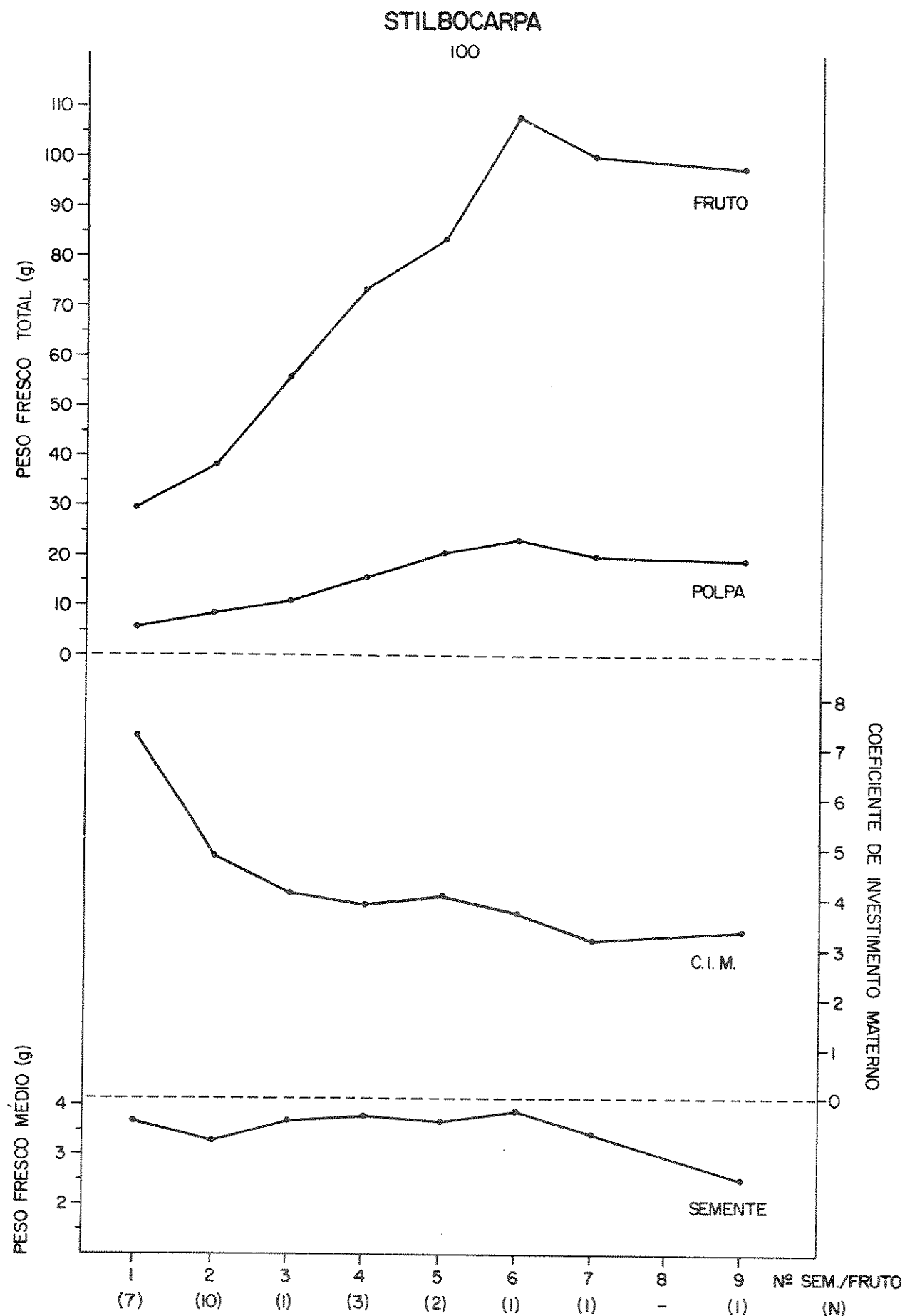


FIGURA 8: Variação de peso fresco total do fruto, peso fresco de polpa, peso fresco individual de semente, e CIM (coeficiente de investimento materno), de frutos com diferentes números de sementes em *H. courbaril* var. *stilbocarpa* (nº 100). Todos os valores são médias.

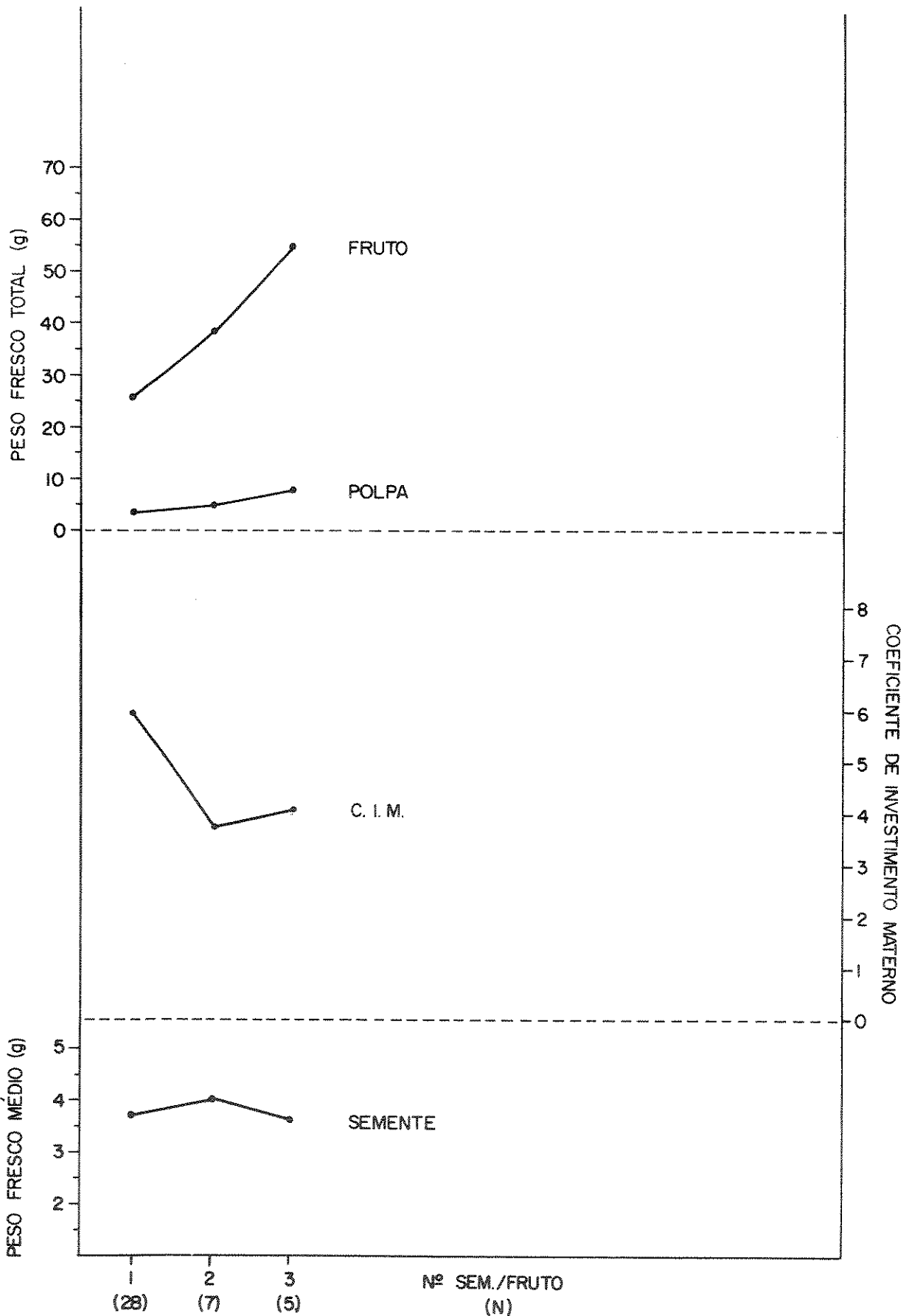


FIGURA 9: Variação de peso fresco total do fruto, peso fresco de polpa, peso fresco individual de semente, e CIM (coeficiente de investimento materno), de frutos com diferentes números de sementes em H. courbaril var. sessilis (M10). Todos os valores são médias.

STIGONOCARPA

155

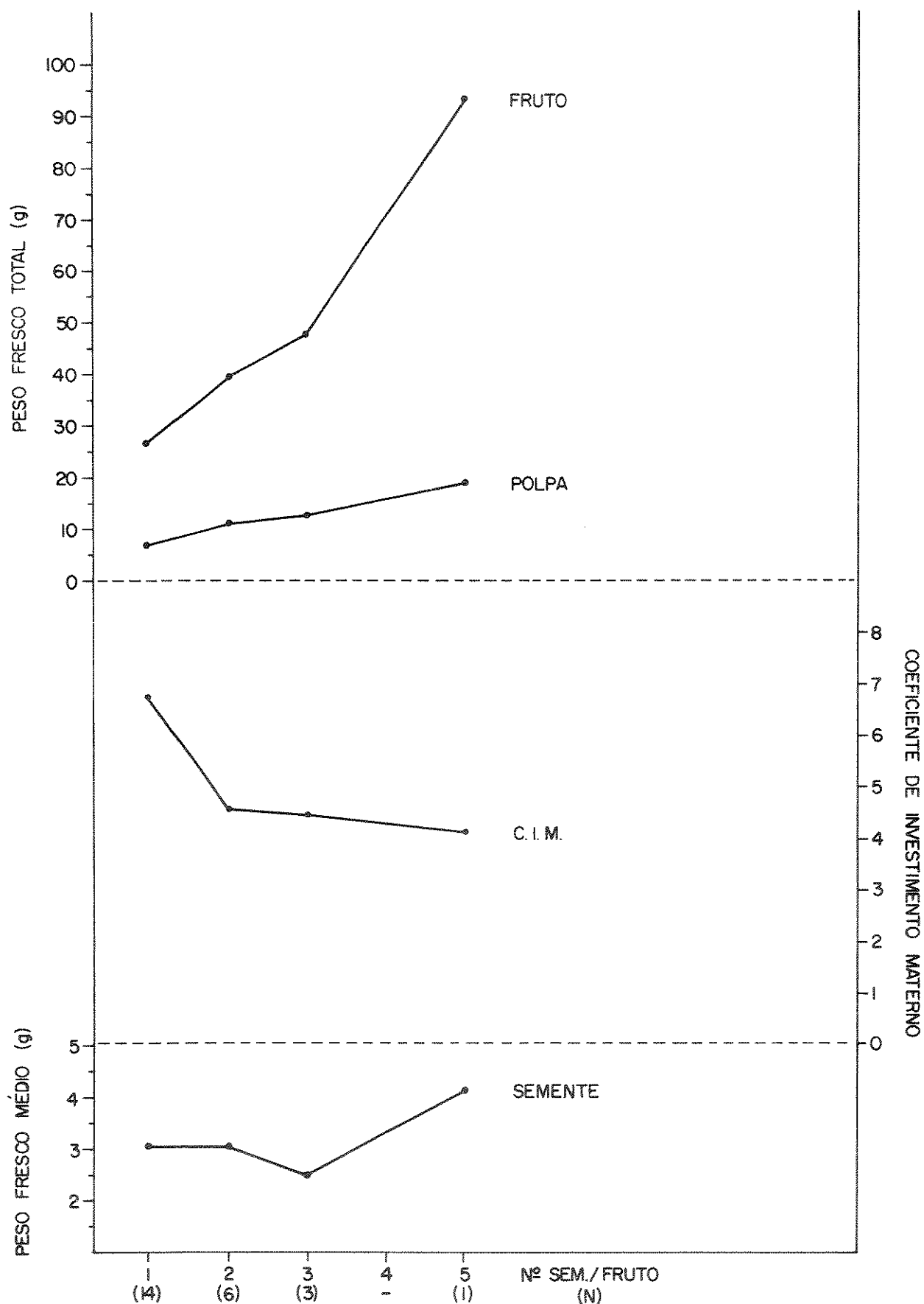


FIGURA 10: Variação de peso fresco total do fruto, peso fresco de polpa, peso fresco individual de semente, e CIM (coeficiente de investimento materno), de frutos com diferentes números de sementes em *H. stigonocarpa* (nº 155). Todos os valores são médias.

var. courbaril. Nos mesmos gráficos, são apresentados as médias dos pesos totais, dos pesos de polpa, e dos pesos individuais de sementes em cada classe de tamanho. Nos frutos das árvores representadas, observa-se uma tendência geral de diminuição do CIM com o tamanho dos frutos; ou seja, o custo adicional (casca mais polpa) por unidade de semente tende a diminuir com o aumento do tamanho dos frutos. Assim, para estas árvores é mais econômico, por unidade de semente, produzir frutos com maior número de sementes, uma vez que o peso de cada semente é independente deste aumento.

Comparando-se os CIM das árvores das diferentes espécies, verifica-se que H. intermedia (fig. 7) produz frutos nitidamente mais econômicos do que as demais espécies; seus CIM variam entre 2,5 (frutos de 1 semente) até 1,5 (fruto de 5 sementes). Nas demais árvores os frutos de 1 semente apresentam CIM médio de 6,0 a 7,3; os maiores frutos examinados em cada espécie têm CIM entre 3 e 4. Assim, apesar de seus maiores frutos serem menores que os das outras espécies, H. intermedia, tem frutos 2 a 3 vezes mais econômicos que os das demais espécies.

Como os gráficos indicam, a principal diferença entre os frutos de H. intermedia e os das outras árvores está no menor peso proporcional da casca de seus frutos. Assim, H. intermedia parece investir relativamente menos que as demais espécies na proteção física externa de suas sementes. Nota-se também o peso médio maior das sementes desta espécie do que nas demais; embora este peso reduza-se nos frutos de 4 e 5 sementes, ainda é maior do que a maior média das demais espécies.

O peso de polpa aumenta relativamente pouco com o tamanho dos frutos. Em H. courbaril var. stilbocarpa, os frutos maiores contêm cerca de três vezes o peso médio de polpa dos frutos de 1 semente. Nas demais espécies, esta relação reduz-se a cerca de duas vezes, no âmbito das classes de tamanho examinadas. Extrapolando-se estas curvas para os maiores frutos encontrados nestas outras espécies, pode-se esperar encontrar a mesma proporção que em H. courbaril var. stilbocarpa.

4.3 Os predadores de frutos e sementes de *Hymenaea*.

Nesta seção, serão relatadas as observações sobre os insetos encontrados alimentando-se de frutos e sementes de *Hymenaea*. As tabelas 16 a 19 apresentam as relações de ocorrência das diferentes espécies de predadores para cada uma das espécies e variedades de *Hymenaea* que foram investigadas. Todas as espécies de insetos registradas nestas tabelas têm em comum o fato de completarem seu desenvolvimento larval dentro dos frutos de *Hymenaea*, alimentando-se de polpa, de sementes, ou de ambas. Entretanto, diferenciam-se no modo de ataque, e em outras características relevantes ao seu papel funcional como predadores de frutos e sementes. Assim, esta seção contém descrições do modo de ataque de cada espécie de inseto visando sua caracterização funcional como predador. A partir desta caracterização, é possível avaliar mais apropriadamente o efeito quantitativo da predação sobre a reprodução de *Hymenaea*, a participação de cada inseto neste efeito, e as eventuais relações entre predadores co-ocorrentes. Estes tópicos serão tratados em seções subsequentes.

Por sua vez, os aspectos taxonômicos discutidos na caracterização de cada espécie de inseto, embora primariamente destinados a sua identificação formal, serão também considerados na discussão de seu grau e modo de especialização em relação às várias espécies de *Hymenaea*.

a) *Rhinochenus*

Conforme as tabelas 16 a 19 indicam, uma ou duas espécies de *Rhinochenus* estão presentes em cada uma das espécies e variedades de *Hymenaea* aqui estudadas, ocorrendo quase na totalidade das frutificações examinadas.

A espécie de *Rhinochenus* de mais ampla distribuição e variedade de hospedeiros é *R. stigma* (L.) (fig. 11). Os adultos encontrados foram separados nas "formas" de Whitehead (1976), de

TABELA 16

Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de Hymenaea intermedia.

RSTIGMA: Rhinochenus stigma (forma 1, 3, 6 - v. texto). RMAC: R. maculipes. RCIN: R. cinereopunctatus. CBOU: Conotrachelus aff. boucheri (forma 1, 2 - v. texto). MHYM: Microscapus hymenaeae. SPER: Spermologus spp. SCOL: Scolytidae (N: Neodryocoetes sp.; S: Stephanoderes sp.) ANOB: Anobiidae. PHYC: Phycitidae.

Árvore	Insetos												
nº	RSTIGMA			RMAC	RCIN	CBOU		MHYM	SPER	SCOL		ANOB	PHYC
	1	3	6			1	2			N	S		
<u>Estação de Silvicultura, AM</u>													
M1		a				a					c		
M2		a				a					c		
M3 (76)		a				a					c c		
(78)		a				a					c c		
M7 A		a				a					c		c
		a				a					c c		
M6 A		a									c		c
		a									c		
M16		a				a					c		
<u>Reserva Ducke, AM</u>													
M8		a				a					c		c
M9 A		a				a					c		
		a				a							c

Todas as coletas no solo, exceto as designadas por A, da copa da árvore.

a: alimentação em sementes; b: alimentação em polpa; c: alimentação em polpa e sementes; d: alimentação em polpa e sementes previamente predadas.

TABELA 17

Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de Hymenaea courbaril var. stilbocarpa.

RSTIGMA: Rhinochenus stigma (forma 1, 3, 6 - v. texto). RMAC: R. maculipes. RCIN: R. cinereopunctatus. CBOU: Conotrachelus aff. boucheri (forma 1, 2 - v. texto). MHYM: Microscapus hymenaeae. SPER: Spermologus spp. SCOL: Scolytidae (N: Neodryocoetes sp.; S: Stephanoderes sp.) ANOB: Anobiidae. PHYC: Phycitidae.

Árvore	Insetos											
nº	RSTIGMA			RMAC	RCIN	CBOU		MHYM	SPER	SCOL	ANOB	PHYC
	1	3	6			1	2			N	S	
<u>Campinas, SP - Santa Genebra</u>												
81	a							c		c		
83	a									c		
84	a							c		c		
<u>Campinas, SP - Rio Atibaia</u>												
171	a							b		d	b	b
<u>Martinho Prado, SP</u>												
51	a					a		c			d	
91	a					a		c		c		c
<u>Conchal, SP</u>												
100	a							c		c	b	b
<u>Barreiro, MG</u>												
105 A	a											b
	a							c				
106 A	a											c
	a							c				b
107								b				
108	a							b				
109 A	a											
<u>Passos, MG</u>												
121	a					a		c		c		
<u>Esmeraldas, MG</u>												
174	a							b				

Todas as coletas no solo, exceto as designadas por A, da copa da árvore.

a: alimentação em sementes; b: alimentação em polpa; c: alimentação em polpa e sementes; d: alimentação em polpa e sementes previamente predadas.

TABELA 18

Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de Hymenaea courbaril var. courbaril e var. subsessilis.

RSTIGMA: Rhinochenus stigma (forma 1, 3, 6 - v. texto). RMAC: R. maculipes. RCIN: R. cinereopunctatus. CBOU: Conotrachelus aff. boucheri (forma 1, 2 - v. texto). MHYM: Microscapus hymenaeae. SPER: Spermologus spp. SCOL: Scolytidae (N: Neodryocoetes sp.; S: Stephanoderes sp.) ANOB: Anobiidae. PHYC: Phycitidae.

Árvore	Insetos												
nº	RSTIGMA			RMAC	RCIN	CBOU		MHYM	SPER	SCOL		ANOB	PHYC
	1	3	6			1	2			N	S		
<u>Var. courbaril</u>													
<u>Parque do Rio Doce, MG</u>													
115	a												b
<u>Fazenda Estrela do Guaporé, MT</u>													
161	a*				a			b				b	d
<u>Aripuanã, MT</u>													
185	a*				a	a		b					b
186	a*							b					b
<u>Santo Antonio Leverger, MT</u>													
180	a							c					
182	a							b	a				c
<u>Var. subsessilis</u>													
<u>Manaus, AM</u>													
M10	a									c			
WS2	a									c			
WS3										c			c

Todas as coletas no solo, exceto as designadas por A, da copa da árvore.

a: alimentação em sementes; b: alimentação em polpa; c: alimentação em polpa e sementes; d: alimentação em polpa e sementes previamente predadas.

* R. stigma intermediários entre formas 3 e 6.

TABELA 19

Ocorrência e atividade de insetos em frutos e sementes de Hymenaea stigonocarpa.

RSTIGMA: Rhinochenus stigma (forma 1, 3, 6 - v. texto). RMAC: R. maculipes. RCIN: R. Cinereopunctatus. CBOU: Conotrachelus aff. boucheri (forma 1, 2 - v. texto). MHYM: Microscapus hymenaeae. SPER: Spermologus spp. SCOL: Scolytidae (N: Neodryocoetes sp.; S: Stephanoderes sp.) ANOB: Anobiidae. PHYC: Phycitidae.

Árvore	Insetos												
nº	RSTIGMA			RMAC	RCIN	CBOU		MHYM	SPER	SCOL		ANOB	PHYC
	1	3	6			1	2			N	S		
<u>Martinho Prado, SP</u>													
19								c					c
45								c					c
<u>Santa Rita do Passa Quatro, SP</u>													
101 A			a										
102 A			a										
<u>Franca, SP</u>													
103 A													
<u>Sacramento, MG</u>													
110 A			a										b
111 A			a										b
112 A													
113 A													
114 A			a										
<u>Alpinópolis, MG</u>													
116													
117AA													
118 A				c									
119 A				c									
119aA													
120 A				c									
<u>Perdizes, MG</u>													
124			a						a				
126								c	a				c
132								c	a				
<u>Araxá, MG</u>													
136 A				c				c	a				c
137				c				c					
138				c				c					
175 A				c									c
				c				b				d	c

TABELA 19 (cont.)

Hymenaea stigonocarpa.

Árvore	Insetos												
nº	RSTIGMA			RMAC	RCIN	CBOU		MHYM	SPER	SCOL		ANOB	PHYC
	1	3	6			1	2			N	S		
<u>Paraopeba, MG</u>													
151													
152				c								d	b
153													
154				c								d	
155				c				b				d	b
156				c				b	a	c		d	c
<u>Serra do Cipó, MG</u>													
157 A				c									
				c									
158 A				c									
				c									
159 A													
<u>Iturama, MG</u>													
160			a									b	b
<u>Campo Grande, MT</u>													
172										c			c
173			a							c		d	c
<u>Santo Antonio Leverger, MT</u>													
181			a										

Todas as coletas no solo, exceto as designadas por A, da copa da árvore.

a: alimentação em sementes; b: alimentação em polpa; c: alimentação em polpa e sementes; d: alimentação em polpa e sementes previamente predadas.

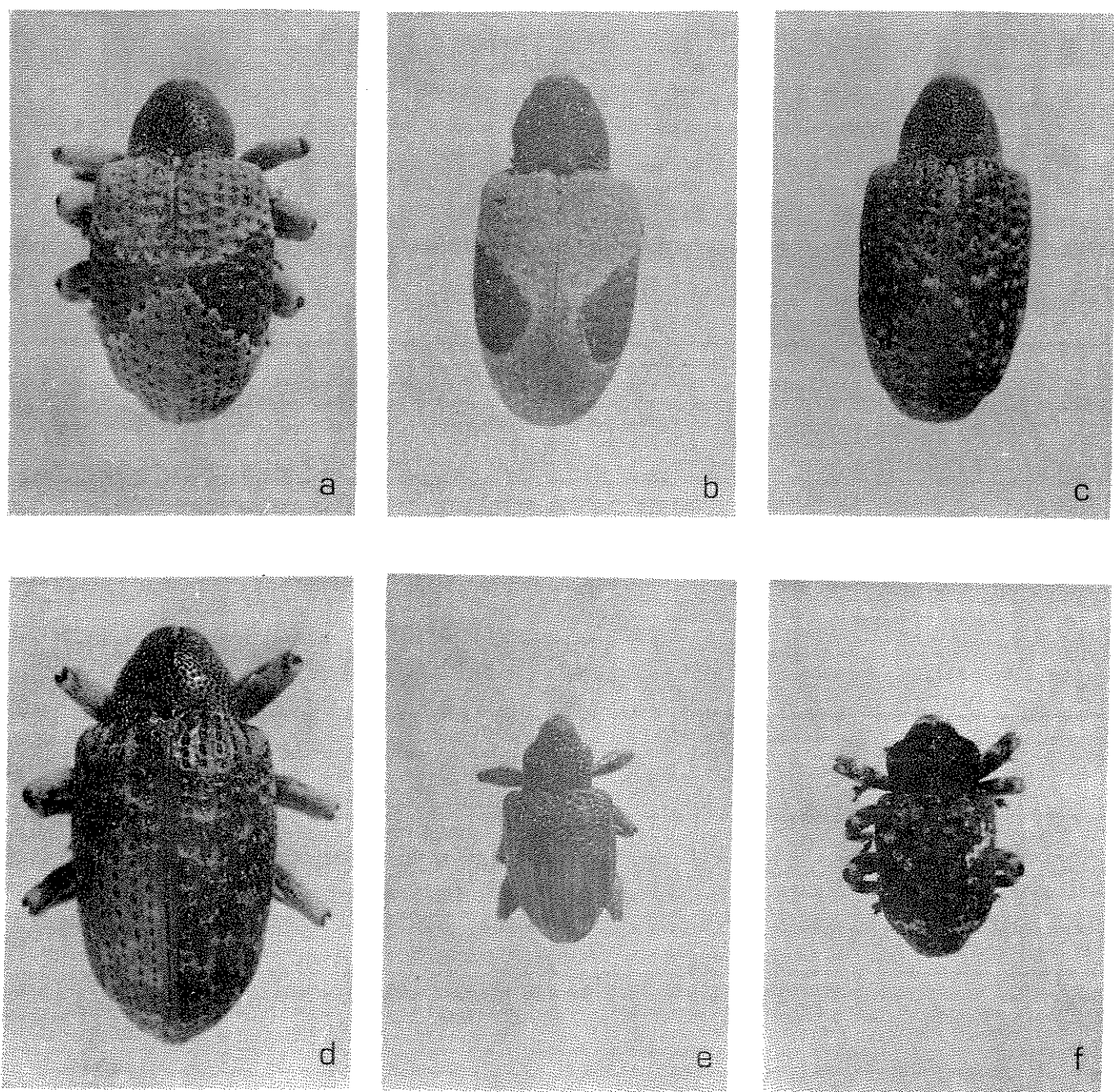


FIGURA 11:

Curculionídeos predadores de sementes de Hymenaea.

- a) Rhinochenus stigma forma 1 (H. courbaril var. stilbocarpa n° 91).
- b) Rhinochenus stigma forma 3 (H. intermedia M2).
- c) Rhinochenus stigma forma 6 (H. stigonocarpa n° 111).
- d) Rhinochenus maculipes (H. stigonocarpa n° 118).
- e) Conotrachelus aff. boucheri forma 2 (H. courbaril var. stilbocarpa n° 51).
- f) Microscapus hymenaeae (H. courbaril var. stilbocarpa n° 51).

Para as localidades das árvores referidas, v. tabelas 3 a 6. Todas as fotografias X5,8, exceto a e, X6,5.

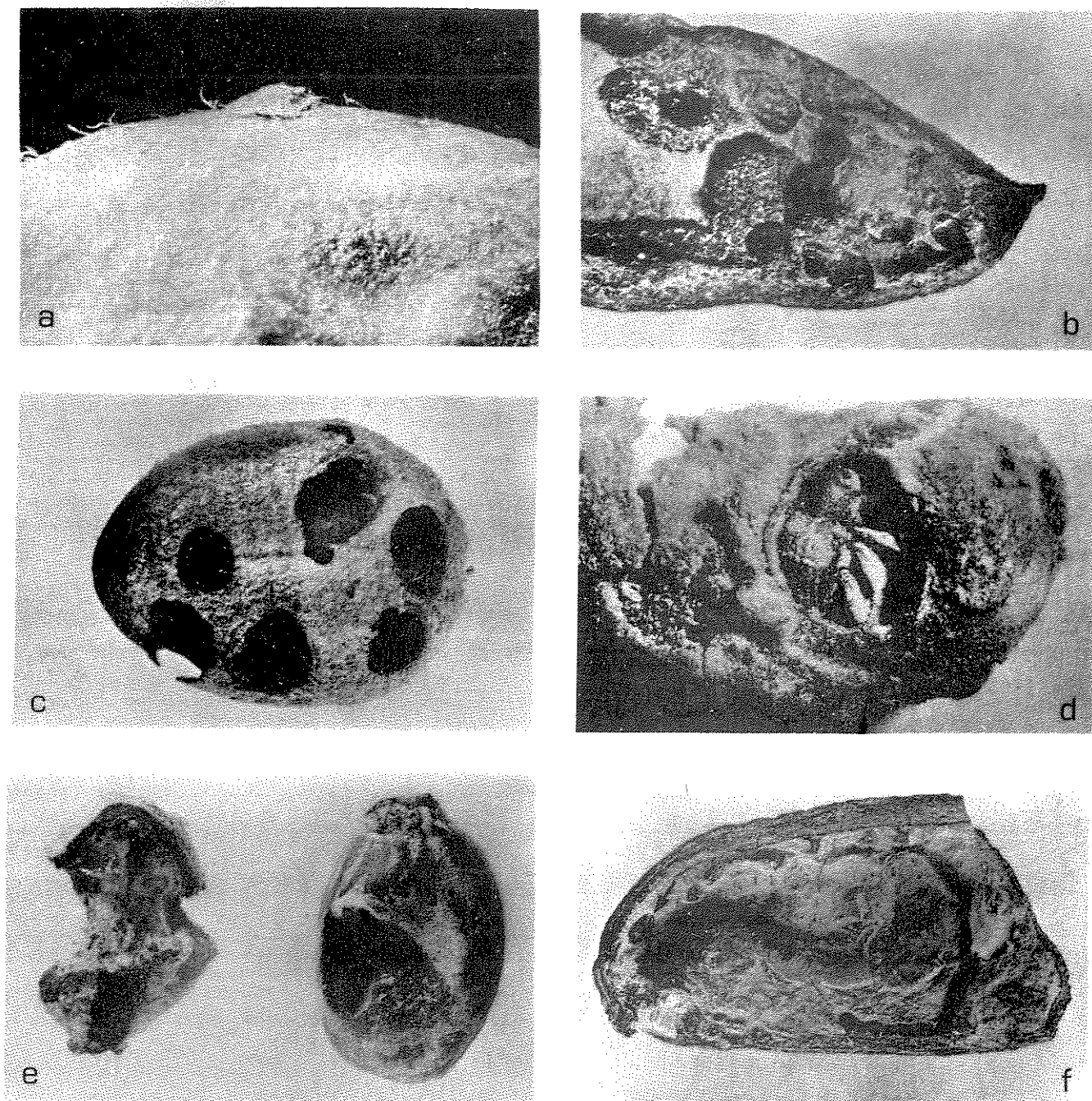


FIGURA 12:

a) Desova de R. brevicollis em fruto de C. langsdorffii (nº 201), vista de perfil (X15); b) Casulos de Microscapus hymenaeae na superfície interna da casca de fruto de H. stigonocarpa nº 4 (X2,2); c) Semente de H. stigonocarpa nº 111 com perfurações de várias cavidades pupais de R. stigma forma 6 (X2,2); d) Semente de H. intermedia M3 com R. stigma forma 3 recém-metamorfosado, ainda em sua cavidade pupal (X3); e) Sementes de H. stigonocarpa nº 118 predadas por R. maculipes (X2,2); f) Aspecto interno de parte de fruto de H. stigonocarpa nº 118 infestado por R. maculipes. O arco escuro à direita corresponde a parte da trilha da larva na polpa; as sementes foram retiradas para maior clareza. A seta indica o furo de eclosão incompleto feito pela larva antes de empupar; note-se também a polpa fibrosa que preenche toda a cavidade interna do fruto (X0,8).

acordo com as características indicadas por este autor: coloração geral; tamanho, forma e coloração das máculas elitrais; vestitura na área do escutelo, e outras características. A maioria dos indivíduos pôde ser enquadrada com segurança na forma 1, 3 ou 6. A forma 2 somente foi vista em material de coleções, sendo ocorrente na Bahia e nos estados do Nordeste. A forma 5 é encontrada na Colômbia e América Central, e foi observada na Costa Rica; como Whitehead (1976) indica, as formas 5 e 6 são morfologicamente semelhantes, sendo separadas pelas respectivas distribuições geográficas.

Adultos provenientes de H. courbaril var. courbaril ao norte do Mato Grosso do Norte (árvores 181, 185 e 186 - tab. 18) apresentaram características intermediárias entre as formas 3 e 6, correspondendo aproximadamente à caracterização da forma 4; entretanto, a forma 4 é conhecida apenas ao extremo Norte da América do Sul, e como não foram vistos espécimes procedentes daquela área, os R. stigma do Norte de Mato Grosso não foram enquadrados na forma 4.

Como pode ser visto nas tabelas 16 a 19, as formas 1, 3 e 6 de R. stigma estão associadas a hospedeiros distintos. A forma 1 foi encontrada unicamente em H. courbaril var. stilbocarpa e var. courbaril, embora nas regiões geográficas de sua ocorrência H. stigonocarpa também esteja presente. A forma 3 foi encontrada em H. intermedia e em H. courbaril var. subsessilis em localidades próximas entre si; não foram notadas diferenças morfológicas entre os indivíduos procedentes destas duas espécies hospedeiras. A forma 6 esteve presente principalmente em H. stigonocarpa, tendo também ocorrido em H. courbaril var. courbaril; entretanto, não foi encontrada em H. courbaril var. stilbocarpa, embora sua distribuição geográfica inclua extensas áreas de ocorrência desta variedade.

R. maculipes foi registrado apenas em H. stigonocarpa (tab. 19); na região de Araxã e Perdizes, MG; R. maculipes ocorre junto com R. stigma forma 6; entretanto, estas duas espécies

não chegaram a ser encontradas juntas em uma mesma árvore. R. cinereopunctatus apareceu em duas coletas de H. courbaril var. courbaril (nº 161 e 185 - tab. 18), em ambas co-ocorrendo R. stigma.

R. brevicollis, presente em ambas as frutificações de Copaifera langsdorffii que foram examinadas, não foi encontrado em nenhuma das coletas de Hymenaea, o que confirma sua especificidade para sementes de Copaifera.

As observações de posturas de Rhinochenus foram inicialmente feitas em frutos de C. langsdorffii (nº 201) atacadas por R. brevicollis. Cada ovo é posto em uma pequena depressão circular, de 0,7 a 0,9 mm de diâmetro e cerca de 0,6 mm de profundidade. Esta depressão tem a parede interna polida; seu perímetro é circundado por uma escarificação da casca do fruto, sobre a qual está justaposta uma "tampa" aparentemente constituída de fragmentos da escavação da casca aos quais aderem pelos também providos da casca do fruto; possivelmente, a tampa é amalgamada com uma secreção produzida pela fêmea. O aspecto externo da postura é de uma pequena cúpula abaulada, fibrosa, castanha; todas as posturas observadas (n=46) encontravam-se sobre a sutura do fruto. Em função do seu aspecto externo e localização, a postura é pouco conspícua, assemelhando-se a uma das pequenas cicatrizes que a maioria dos frutos apresenta como resultado de escarificações, neste estágio de desenvolvimento. Além disto, a tampa da postura deve funcionar também como proteção física contra o ressecamento do ovo, e contra a oviposição por parasitóides eventuais. Os ovos de R. brevicollis apresentam-se esféricos, com cerca de 0,8 mm de diâmetro; são branco-leitosos e cobertos por uma película fina sem nenhuma ornamentação aparente.

Ovos de R. stigma foram encontrados uma única vez, em frutos de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 100). As duas posturas observadas tinham a mesma aparência das posturas de R. brevicollis, acima descritas. Em ambos os casos, tratava-se de um único ovo isolado; assim, não há informações sobre se R. stigma

sempre coloca um único ovo em cada cavidade, ou se também as utiliza para mais de um ovo. Os dois ovos de R. stigma, ao contrário dos de R. brevicollis, situavam-se nos lados dos respectivos frutos, e não na sutura. Devido à maior área externa dos frutos de Hymenaea, e à superfície verrucosa e irregular destes frutos, as posturas de R. stigma são extremamente inconspícuas e de difícil detecção.

O modo de penetração das larvas no fruto foi observado para R. brevicollis em C. langsdorffii (nº 201). As larvas de 1º estágio, imediatamente após eclodirem, escavam um túnel com cerca de 0,3 mm de diâmetro que transpassa perpendicularmente a casca do fruto; este percurso usualmente atinge ao menos uma bolsa resinífera na casca. Não há qualquer indício de que as larvas tentem evitar estas bolsas, e como em Copaifera a resina é muito fluida, especialmente na época em que as larvas estão penetrando nos frutos, os túneis em geral são obliterados após a passagem das larvas, em um ou mais pontos, pela resina extravasada.

Após ultrapassar a casca do fruto, a larva dirige-se para o arilo, em geral transpassando-o também antes de atingir a semente. A partir daí, o restante do desenvolvimento dá-se todo no interior da semente.

A tabela 20 apresenta dados referentes a três coletas de frutos de C. langsdorffii, realizadas no intervalo de um mês. Nota-se que, por ocasião da primeira coleta, metade das larvas já tinha eclodido dos ovos; entretanto, apenas uma das seis larvas eclodidas estava viva. Nas duas coletas subsequentes, o percentual de eclosão aumentou progressivamente, e a taxa de sobrevivência também aumentou consideravelmente, atingindo cerca de 80%. A maioria dos frutos da primeira coleta apresentava sementes com cotilédones ainda pouco desenvolvidos; as larvas mortas desta e das demais coletas foram encontradas no arilo ou no interior das sementes, onde tinham feito escavações ao longo da face interior da testa. Já nas duas últimas coletas, a maioria das sementes apresentava cotilédones expandidos; nos frutos

TABELA 20

Sobrevivência de larvas de Rhinochenus brevicollis em diferentes fases de desenvolvimento dos frutos de Copaifera langsdorffii (nº 201).

Data de coleta	Total frutos examinados	Nº frutos atacados (%)	Nº larvas eclodidas (%)	Nº larvas vivas (%)
17/3/79	62	11 (17,7)	6 (55,5)	1 (16,7)
25/3/79	93	26 (28,0)	19 (73,1)	15 (78,9)
19/4/79	51	13 (25,5)	12 (92,3)	10 (83,3)

Total de frutos exclui frutos abortados. Percentual das larvas eclodidas em relação ao número de frutos atacados; percentual das larvas vivas em relação ao número de larvas eclodidas.

atacados, as larvas que foram encontradas perfurando os cotilédones estavam todas vivas.

A comparação entre estas coletas indica, portanto, que a resina da casca não parece ser uma barreira efetiva contra a penetração das larvas de R. brevicollis; por outro lado, as larvas, ao atingirem a semente, necessitam encontrar os cotilédones já suficientemente desenvolvidos para poderem penetrá-los e alimentar-se, uma vez que o arilo e a gelatina "endospermática", que precede a expansão dos cotilédones, parecem ser incapazes de sustentar o desenvolvimento normal das larvas.

Diversas observações isoladas em frutos de H. courbaril var. stilbocarpa e de H. stigonocarpa permitem supor que o procedimento de larvas de R. stigma nestas espécies é semelhante ao de R. brevicollis em C. langsdorffii. Em nenhuma das coletas de frutos anteriores à fase IV de seu desenvolvimento foram encontradas larvas de R. stigma. Em uma coleta de frutos imaturos (H. stigonocarpa nº 102), foram encontrados 3 frutos infestados por larvas de R. stigma; as 8 larvas encontradas em frutos na fase IV, cujas sementes apresentavam cotilédones ainda pequenos, estavam mortas em situação idêntica à descrita para R. brevicollis. Por outro lado, frutos na fase V, cujas sementes já têm os cotilédones expandidos, quando infestadas apresentavam a maioria das larvas alimentando-se ativamente nos cotilédones; observações neste sentido procedem de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 100) e de H. stigonocarpa (nº 102, 103, 124).

Estas observações são tomadas como evidência de que as larvas de R. stigma, para desenvolver-se com sucesso, devem atingir as sementes durante ou no final da fase V do desenvolvimento dos frutos. Nesta fase, os cotilédones já estão suficientemente expandidos a ponto de permitir que as larvas se instalem e alimentem. Esta suposição também é corroborada pelo aspecto das sementes após o término do desenvolvimento larval de R. stigma, uma vez que toda a escavação das larvas no interior das sementes apresenta paredes lisas, especialmente as cavidades pupais; para isto,

é necessário que os cotilédones tenham se expandido plenamente, e já tenham consistência compacta (fase VI) quando as larvas em pupam.

O número exato de estádios larvais de Rhinochenus é ignorado; entretanto, em vários casos foram encontradas as cápsu^{la}s cefálicas de várias ecdises larvais. Como nunca foram encontradas mais de quatro cápsulas cefálicas para uma larva (excluindo a da pré-pupa), infere-se que neste gênero devem ocorrer cerca de cinco estádios larvais. Inicialmente, a larva avança na semente mais ou menos paralelamente à superfície interna da testa. No último estágio, entretanto, ela passa a escavar uma cavidade elíptica, com a parede inteiramente polida, onde irá empupar. Frequentemente, esta cavidade apresenta uma abertura circular externa; os fragmentos da testa retirados desta abertura, aparentemente são misturados a alguma secreção da larva e utilizados para recobrir a parte mais profunda da cavidade pupal, obliterando inclusive o orifício do túnel escavado pela larva em seus estádios anteriores. Em seguida, a larva empupa, levando cerca de duas semanas para completar a metamorfose.

Quando há mais de uma larva de R. stigma na mesma semente, as larvas desviam seus túneis umas das outras; isto torna-se especialmente crítico quando as larvas escavam as cavidades pupais. Havendo mais de quatro larvas na mesma semente, é quase impossível as larvas disporem suas cavidades pupais independentes entre si; nestes casos, as cavidades de duas ou mais pupas apresentam-se contíguas, separando-se entretanto parcialmente ou inteiramente por um septo construído com a mesma massa utilizada para recobrir o fundo das cavidades pupais.

O exoesqueleto dos adultos leva cerca de uma semana para enrijecer. Após este período, os adultos são capazes de perfurar a casca e abandonar o fruto. Entretanto, embora em todas as espécies de Hymenaea fossem encontrados frutos já perfurados e abandonados pelos adultos R. stigma antes de caírem ao solo, frequentemente estes permanecem nos frutos por períodos extensos,

sem nenhuma tentativa de perfuração. O caso mais extremo observado foi um R. stigma (forma 3) que permaneceu por 2 anos e 10 meses em um fruto de H. courbaril var. subsessilis, sem perfurá-lo. Nem este, nem os demais adultos que não perfuraram os frutos, apresentaram qualquer indício de diapausa; assim que estes frutos foram abertos, os adultos caminharam rapidamente para longe. Os furos de emergência de R. stigma são perfeitamente circulares; a forma 1 realiza furos com diâmetros entre 4,5 e 6,0 mm; os furos das formas 3 e 6 têm diâmetros entre 3,9 a 5,6 mm.

O comportamento larval de Rhinochenus maculipes em H. stigonocarpa contrasta ao de R. stigma. Nesta espécie, não há observações sobre a postura e os ovos. Entretanto, é fácil reconstituir, no fruto atacado, o percurso realizado pela larva, uma vez que este percurso em sua maior parte transcorre na polpa.

A larva de R. maculipes descreve um arco irregular dentro do fruto, alimentando-se da polpa; à medida que se desloca na polpa, consome uma porção irregular e de tamanho variável de cada semente que encontra. Também a larva de R. maculipes prepara uma cavidade pupal; nesta espécie, entretanto, a cavidade situa-se na polpa, próximo à casca do fruto, e antes de empupar a larva escava um furo cilíndrico de diâmetro entre 5,2 e 7,5 mm na casca, sem perfurá-la totalmente.

Grande parte dos frutos predados por R. maculipes apresentam anormalidades em maior ou menor grau; frequentemente, as sementes predadas são menores, mais achatadas e às vezes irregularmente deformadas. A menor espessura e as deformações destas sementes são acompanhadas pelo retraimento dos cotilédones dentro das sementes. De acordo com estas observações, é possível que a maior parte do desenvolvimento larval do R. maculipes decorra enquanto as sementes ainda não estão inteiramente formadas - ou seja, da fase IV à fase V do desenvolvimento dos frutos. O dano causado pelas larvas de R. maculipes no decorrer da expansão dos cotilédones, enquanto a testa das sementes é ainda muito plástica,

interrompe a maturação normal destas sementes e explica as deformações que apresentam. Esta suposição é corroborada pela textura muito fibrosa da polpa em todos os frutos atacados, o que se explica pela alteração provocada nestes frutos a partir da fase IV.

A partir desta inferência, a capacidade de R. maculipes - ao contrário de R. stigma - em se alimentar de polpa, utilizando as sementes de modo irregular e variável, relaciona-se com o ainda limitado conteúdo nutricional destas últimas, nas fases iniciais do desenvolvimento larval de R. maculipes.

b) Conotrachelus

Espécimes deste gênero de curculionídeos foram encontrados em frutos de H. intermedia (tab. 16) e de H. courbaril var. stilbocarpa (tab. 17) e var. courbaril (tab. 18).

Após examinar espécimes obtidos em H. intermedia e H. courbaril var. stilbocarpa, Whitehead (com. pess.) opinou que ambas as séries, embora próximas a C. boucheri Whitehead, divergem tanto em relação a esta espécie quanto entre si, e que no momento é impossível decidir se as diferenças são devidas à variação geográfica de uma mesma espécie, ou se correspondem a duas ou mesmo três, espécies distintas. Consequentemente, seguindo a opinião de Whitehead, os Conotrachelus de H. intermedia são aqui tratados como Conotrachelus aff. boucheri forma 1; e os de H. courbaril var. stilbocarpa como Conotrachelus aff. boucheri forma 2. Embora morfologicamente sejam virtualmente idênticas, as duas formas são facilmente separadas pela sua diferença de tamanho (fig. 11): a forma 2 tem dimensões lineares cerca de 1,6 vezes maiores que a forma 1. Os espécimes obtidos de H. courbaril var. courbaril (nº 185 - Faz. Estrela do Guaporé, MT) são idênticos à forma 1, de H. intermedia, com exceção de um indivíduo que apresenta densos tufo de pelos alvos em três esternitos abdominais, ausentes nos demais indivíduos de ambas as formas.

C. aff. boucheri ataca os frutos na árvore; suas larvas

alimentam-se exclusivamente em sementes (tab. 16 a 18), nas quais empupam. Da mesma forma que R. stigma, as cavidades pupais de C. aff. boucheri têm paredes lisas, indicando que quando larvas preparam tais cavidades, os frutos já se encontram na fase VI de desenvolvimento. Também como em R. stigma, as cavidades pupais apresentam orifícios para o exterior da semente, e não há casulo ou outra proteção externa para as pupas. Após completarem sua metamorfose, os adultos abandonam os frutos; para isto, os próprios adultos perfuram a casca dos frutos. Os furos têm diâmetros entre 1,8 e 2,4 mm (forma 1), e entre 2,2 e 2,9 mm (forma 2).

Em H. intermedia, C. aff. boucheri co-ocorre com R. stigma forma 3; em H. courbaril var. stilbocarpa, com R. stigma forma 1. Em ambos os casos, os furos de emergência das duas espécies são claramente distintos pelos seus diâmetros. Entretanto, C. aff. boucheri em geral emerge antes de R. stigma, o que se verifica na menor proporção de larvas e pupas para adultos (presentes ou que já abandonaram o fruto) de Conotrachelus em comparação com R. stigma. Embora diversos frutos de H. intermedia apresentem furos independentes com diâmetros correspondentes a ambas as espécies, não pode ser descartada a possibilidade de R. stigma aproveitar os furos de Conotrachelus previamente emergidos, ampliando-os para sua própria emergência dos frutos. Em situações contrárias - da emergência de R. stigma preceder a de Conotrachelus - é quase certo que este último utilize os furos já existentes do primeiro, uma vez que seu diâmetro é suficiente para que abandonem os frutos com facilidade.

c) Microscapus hymenaeae

Este curculionídeo está presente com grande frequência em H. courbaril var. stilbocarpa (tab. 17) e var. courbaril (tab. 18). e em H. stigonocarpa (tab. 19). As variações de tamanho e coloração de indivíduos procedentes de uma árvore são equivalentes ao total de variação observado em árvores de diferentes localidades e espécies. Assim, esta espécie não apresenta diferenciação

morfológica para espécies hospedeiras, ou localidades geográficas, distintas, e sua identidade é facilmente confirmada pela minuciosa descrição de Lima (1950).

M. hymenaeae ataca frutos apenas após caírem ao solo. Nenhuma das coletas de árvore apresentou formas imaturas ou adultos desta espécie (tab. 17 e 19). Na árvore 136 (H. stigonocarpa), nenhum dos 14 frutos coletados na copa da árvore continha M. hymenaeae, enquanto que todos os 10 frutos coletados no solo, na mesma ocasião, apresentaram larvas e/ou adultos de M. hymenaeae; esta diferença é altamente significativa (valores ajustados com correção de Yates; $G = 23,48$; G.L. = 1; $p < 0,001$). Esta coleta é especialmente sugestiva, considerando-se que os frutos da árvore estavam a apenas 3 a 4 metros acima do solo.

Em diversas ocasiões, foi possível observar adultos de M. hymenaeae perfurando frutos no solo, presumivelmente para ovipor. Para isto, as fêmeas preferem o lado do fruto que está em contato com o solo; após algumas semanas de permanência no solo, a casca neste lado costuma amolecer e tornar-se mais friável que o lado exposto, devido à umidade do solo. Assim, a perfuração da casca para oviposição é tanto mais fácil neste lado, quanto maior o tempo decorrido desde a queda do fruto. Possivelmente, a oviposição na face inferior do fruto também ajude a ocultar as fêmeas de eventuais predadores.

As larvas de M. hymenaeae alimentam-se de polpa ou de sementes (tab. 17 e 19). Em numerosos frutos infestados somente por esta espécie, desenvolveram-se adultos normais apenas a partir da polpa, com as sementes intactas; assim, a polpa por si é um substrato alimentar suficiente para as larvas. O ataque a sementes é favorecido quando estas já foram previamente atacadas por outra espécie, ou então quando estão parcialmente amolecidas, seja por um início de embebição, seja por ataque de fungos. Entretanto, sementes aparentemente saudáveis são também atacadas pelas larvas, especialmente quando a maior parte da polpa já foi consumida. Portanto, as larvas de M. hymenaeae alimentam-se

preferencialmente de polpa ou de sementes parcialmente danificadas, o que indica que a testa das sementes intactas deve oferecer alguma dificuldade de penetração às larvas, em particular aos estádios iniciais. Ainda assim, as sementes estão sujeitas à predação por estas larvas.

O último estágio larval prepara um casulo elíptico de cerca de 8 X 5 mm antes de empupar. Este casulo é aderente à face interna da casca do fruto, e constituído de um aglomerado de pequenos fragmentos da própria casca, consolidado com uma secreção da larva. A retirada do material da casca produz uma depresão elíptica rasa, sobre a qual se situa o casulo. Tanto o casulo quanto as depressões na casca são característicos para a espécie, e servem para confirmar sua ocorrência mesmo em frutos muito velhos, na ausência de adultos. Ocasionalmente, encontram-se casulos construídos sobre sementes, ao invés da casca.

Os adultos permanecem nos casulos por tempo variável, às vezes por vários meses. Ao saírem do casulo continuam no interior do fruto, ou então abandonam-no através de furos (de Rhinochenus) já existentes, ou por seus próprios furos, que têm diâmetros entre 3,0 e 3,5 mm.

M. hymenaeae diferencia-se de Rhinochenus spp. e de Conotrachelus aff. boucheri, não só por infestar os frutos apenas após sua queda, mas pela sua capacidade de reproduzir-se mais ou menos continuamente, sem apresentar um período reprodutivo definido em relação ao estado do fruto. Isto é evidenciado porque, na maioria das coletas encontram-se indivíduos em todas as fases de desenvolvimento, incluindo larvas, pupas, e adultos. As exceções ocorrem sempre em duas circunstâncias: ou há poucos indivíduos, mais ou menos sincronizados, na coleta (o que pode ser atribuído a um reduzido número inicial de fêmeas reprodutoras); ou então, há apenas larvas e pupas presentes (o que indica que a coleta foi feita após um intervalo pequeno de permanência dos frutos no chão, com um período limitado de infestação). Isto é confirmado tanto pela aparência dos frutos no chão, quanto

pela existência de outros frutos ainda na copa. Evidências adicionais da reprodução contínua de M. hymenaeae advêm do laboratório. Populações desta espécie mantêm-se facilmente em caixas, enquanto houver polpa e sementes disponíveis para a alimentação; assim, foi mantida uma população proveniente de frutos velhos de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 51 - coletados em 5/10/76) durante 26 meses, em uma caixa com os mesmos frutos em que foram coletados; a qualquer época deste período encontravam-se larvas, pupas e adultos na caixa de criação.

d) Spermologus.

Com menor frequência do que M. hymenaeae, foram encontrados outros curculionídeos em frutos caídos. A identificação como Spermologus sp. foi feita baseada em Marshall (1938), e confirmada por D.R. Whitehead em espécimes procedentes da árvore nº 126 (H. stigonocarpa; Perdizes, MG). Embora Spermologus seja um gênero pequeno, com menos de dez espécies descritas, sua posição e subdivisão taxonômicas são problemáticas. De maneira geral, os autores situam-no na subfamília Erirhininae; entretanto, Kuschel (1952), ao criar a subfamília Petalochilinae transferiu Spermologus para ela. Lima (1956) seguiu esta decisão, embora reconhecendo que a nova subfamília não estava adequadamente caracterizada.

Marshall (1930) fundiu Tiphaura como sinônimo de Spermologus. Mais tarde, o próprio Marshall (1938) reconsiderou esta decisão, tornando a separar Tiphaura de Spermologus baseado em características de segmentos antenais, inserção da antena no rosto, formato e pilosidade tarsal, e tamanho de escamas.

No entanto, os indivíduos obtidos no presente estudo não se enquadram claramente em Spermologus ou Tiphaura, segundo os critérios de Marshall (1938), apresentando combinações das características supostamente diagnósticas para estes gêneros.

Whitehead (com. pess.) considerou os espécimes

acima citados como próximos a Spermologus (Tiphaura) funerea (Pascoe). Entretanto, espécimes de outras árvores apresentam

diferenças para os da árvore 126; em particular, 3 espécimes encontrados em cascas vazias de H. courbaril var. stilbocarpa (Perdizes, MG) aproximam-se mais de S. copaiferae Marshall. Pode ser portanto, que mais de uma espécie de Spermologus prede sementes de Hymenaea; por ora é impossível decidir sobre esta questão, à falta de coletas mais extensas, e de um reestudo taxonômico deste gênero.

Da mesma forma que M. hymenaeae, Spermologus ocorre em frutos caídos de Hymenaea. Ambas as espécies co-ocorreram em quase todas as coletas em que Spermologus esteve presente (tab. 18 e 19), ocupando inclusive com frequência os mesmos frutos. Entretanto, Spermologus caracteriza-se por desenvolver-se exclusivamente em sementes; suas larvas não são capazes de desenvolver-se em polpa, como as de M. hymenaeae. Por outro lado, as larvas de Spermologus podem completar seu desenvolvimento em sementes já liberadas do fruto, o que jamais foi observado para M. hymenaeae. Mais do que isto, Spermologus pode completar seu desenvolvimento mesmo em sementes já germinadas; isto foi observado em quatro plântulas de H. stigonocarpa (nº 132; Perdizes, MG), com 15 a 20 cm de altura e uma ou duas folhas já formadas; nos cotilédones persistentes destas plântulas foram encontradas uma larva e três pupas de Spermologus, tendo todas as quatro sido criadas até o estágio adulto. Em outras plântulas foram encontrados casulos vazios de Spermologus, da mesma forma que em numerosas sementes livres da mesma árvore, que não lograram germinar. Não foi observado se a oviposição de Spermologus pode se dar nas sementes livres, ou se está restrita a sementes ainda contidas nos frutos. Entretanto, a oviposição em sementes livres foi registrada por Bondar (1943) para S. copaiferae em C. langsdorffii e por Ramírez (1978) para o mesmo gorgulho em C. pubiflora; Bondar (1943) também registrou S. rufus em Theobroma cacao, S. impressifrons em Mimusops elengii, e S. mendonça em Annona coriacea, sempre ovipondo em sementes livres no solo.

Antes de empupar, a larva de Spermologus confecciona um casulo, que se distingue dos casulos de M. hymenaeae pela consistência pergaminhosa e flexível, e pelas extremidades mais arredondadas que estes últimos; mede cerca de 11 X 6 mm. Uma única semente pode conter de um a oito casulos. Além de desenvolver-se em sementes anteriormente intactas, Spermologus pode também desenvolver-se em sementes já atacadas por Rhinochenus; neste caso, o casulo é visível, enquanto que nas sementes íntegras não se observa externamente a presença de casulos desta espécie.

e) Scolytidae.

Dois gêneros estão representados nas coletas realizadas: Stephanoderes, que segundo Lima (1928) é sinônimo de Hypothenemus; e Neodryocoetes. Stephanoderes é um gênero de grande importância econômica, incluindo espécies brocadoras de café; apenas uma espécie parece estar representada nas coletas. Neodryocoetes foi descrito com o genótipo N. hymenaeae por Eggers (1933), a partir de espécimes coletados em frutos de H. courbaril. Posteriormente, Blackman (1942) descreveu N. guianae e N. caribaeus, também encontrados em sementes de H. courbaril. Embora os espécimes coletados no presente estudo aproximem-se mais da descrição de N. guianae, a separação destas espécies é bastante sutil, e uma identificação segura exige material comparativo. Possivelmente, há mais de uma espécie de Neodryocoetes nas coletas aqui referidas.

Ambos os escolitídeos são capazes de infestar os frutos ainda na árvore; Stephanoderes foi encontrado em frutos de H. courbaril var. subsessilis (M 10) e H. intermedia (M7 e M9), e Neodryocoetes também nesta última espécie (M 6); estas ocorrências referem-se a coletas da copa (tab. 16 e 18). Entretanto, em todos estes casos, havia poucos frutos infestados, e apenas uma pequena fração das sementes já estava atacada, com poucos escolitídeos presentes nestes frutos (tab. 23 e 25). Esta situação contrasta com o quadro de infestação mais intensa verificado nas coletas

TABELA 21

Variação na infestação de frutos e predação de sementes por Scolytidae em frutos íntegros no solo. H. intermedia (M3).

Data	Total Frutos coletados	Frutos infestados Nº (%)	Total Sementes	Sementes predadas Nº (%)
11/ 7/76	25	3 (12,0)	30	4 (13,3)
25/ 7/76	173	20 (11,6)	234	24 (10,3)
13/10/76 (a)	35	35 (100,0)	78	75 (96,2)

Exclusive frutos infestados por R. stigma e C. aff. boucheri.

(a) Dados fornecidos por W.H. Stubblebine.

de solo, nas mesmas oportunidades. Assim, o ataque de escolitídeos aos frutos de Hymenaea desenvolve-se essencialmente nos frutos caídos; o ataque aos frutos na copa é restrito a frutos já integralmente desenvolvidos, e é apenas incipiente por ocasião de sua queda.

Ao contrário dos demais predadores, o ataque dos escolitídeos não se restringe à fase de seu desenvolvimento larval; os adultos penetram nos frutos através de furos próprios (cerca de 1 mm de diâmetro) e perfuram galerias tanto na polpa quanto nas sementes; suas larvas e pupas também são encontradas em ambos. A atividade de larvas e adultos, e a rápida reprodução, fazem com que uma infestação iniciada por poucos adultos resulte em uma colônia de centenas de indivíduos, e a total destruição do conteúdo dos frutos, 3 a 5 meses após a sua queda. A tabela 21 representa a progressão de ataque de escolitídeos a frutos de H. intermedia (M 3) no solo.

f) Anobiidae.

Foram encontrados em frutos de H. courbaril var. courbaril, var. stilbocarpa, e H. stigonocarpa (tab. 17 a 19). Espécimes procedentes de H. courbaril var. stilbocarpa foram identificados como Tricorynus robustior (Pic) por R. E. White.

Como as tabelas 17 a 19 indicam, em nenhum caso os anobiídeos foram responsáveis pela morte de sementes, embora ocasionalmente fossem encontrados em sementes já atacadas por outra espécie. Parecem alimentar-se indiferentemente de polpa e de sementes semi-destruídas, tanto as larvas quanto os adultos; as larvas preparam casulos para empupar, da mesma forma como Spermologus e M. hymenaeae. Estes casulos medem cerca de 4 X 2 mm, e são rígidos, porém com uma textura mais granulosa e grosseira que os de M. hymenaeae. Tanto podem localizar-se sobre as sementes quanto estarem aderentes à superfície interna da casca.

g) Phycitidae.

Além de Rhinochenus e Conotrachelus, são os predadores

que atacam os frutos antes de caírem. Estas mariposas infestam os frutos apenas quando já estão plenamente maduros; suas lagartas alimentam-se preferencialmente de polpa, atacando sementes intactas com menor frequência. Quando o fazem, destroem parte das sementes de forma irregular, abandonando-as para empupar próximo à casca do fruto, a pequena distância de um furo irregular (com cerca de 2,5 mm de diâmetro), que em seguida é encoberto com "seda" espessa. Embora geralmente haja mais de uma lagarta por fruto infestado, as lagartas preparam apenas um, raramente dois, furos de eclosão na casca, e dispõem seus casulos radialmente a partir dos furos. Quando a casca já se encontra perfurada, em função da eclosão de um Rhinochenus ou Conotrachelus adulto que co-ocupava o fruto, aproveitam este furo para sua eclosão, tampando-o porém da mesma forma como seus próprios furos.

h) Outros infestadores.

Em duas coletas, foram encontrados cerambycídeos - Lophopoeum sp. - nos frutos; na primeira (nº 19 - H. stigonocarpa), um adulto; na segunda (nº 100 - H. courbaril var. stilbocarpa) uma pupa. Em ambos os casos, as sementes não tinham sido atacadas pelas larvas deste inseto. Dada a raridade desta espécie nas coletas, e o fato de não atacar as sementes, é possível que se trate de um brocador de galhos, que ocasionalmente transpassa o pedúnculo do fruto, por acidente, completando então seu desenvolvimento larval no interior do fruto.

Uma variada fauna de solo, notadamente coleópteros, infesta frutos já perfurados. Entre eles, chama a atenção um nitidulídeo - identificado como Colopterus posticus (Er.) por W. A. Connell, em espécimes coletados em frutos velhos de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 70 - Cosmópolis, SP) - pela sua persistente ocorrência em frutos desta espécie e também de H. intermedia, na maioria das coletas realizadas. Entretanto, nem este nitidulídeo nem as demais destas espécies mostraram-se capazes de danificar

sementes intactas, alimentando-se exclusivamente de polpa e de sementes semi-destruídas. Assim, da mesma forma como os anobiídeos, cabe considerá-los como saprófagos, ou necrófagos (em relação às sementes já predadas).

A ocorrência de cupins em frutos velhos é esporádica, mas comum a todas as espécies de Hymenaea. Em H. stigonocarpa, algumas árvores (nº 123, 127 - Perdizes, MG) evidenciaram uma alta frequência de colônias de cupins em frutos do ano anterior cujo conteúdo estava inteiramente destruído. Assim, torna-se difícil identificar a atuação prévia de um dos predadores primários de sementes, nestes frutos.

Formigas de várias espécies que se alimentam de material animal, também instalam colônias em frutos de Hymenaea, no solo. Tais colônias também foram encontradas em frutos de todas as espécies investigadas. Ao contrário dos cupins, a instalação das colônias destas formigas só é possível em frutos já perfurados; e, ao contrário daqueles, a meticulosa limpeza dos frutos que elimina quase inteiramente a polpa, conduz à preservação das sementes intactas remanescentes nestes frutos perfurados.

Diversas espécies de saúvas (Attini) foram observadas, também em frutos perfurados, recolhendo ativamente a polpa destes frutos. Isto pôde ser observado em maior detalhe na árvore 136 (H. stigonocarpa - Perdizes, MG) onde, após quebra de três frutos recentemente caídos, uma coluna de operários desviou-se para estes frutos e em 20 minutos limpou-os de toda polpa, deixando as sementes inteiramente livres. O aspecto de sementes após o "polimento" pelas saúvas é característico, e foi constatado em muitas árvores de todas as espécies estudadas. Observações da atuação de saúvas nas árvores M1 e M3 (H. intermedia - Est. de Silvicultura, AM) mostraram que elas recolhem também pétalas caídas de Hymenaea. Como o início da floração superpõe-se ao final da queda dos frutos caso a árvore floresça em seguida à frutificação, a frequente presença de saúvas em torno da árvore, nestas ocasiões, favorece a retirada da polpa dos frutos,

pouco após a perfuração e emergência de curculionídeos adultos. A retirada da polpa por saúvas em frutos perfurados contribui para manter as sementes intactas, especialmente perante M. hymenaeae e Scolytidae.

i) Parasitóides.

Em frutos de H. intermedia ocorreram duas espécies de braconídeos; uma delas, ou ambas, estiveram presentes em todas as árvores investigadas. Poucos adultos destes braconídeos puderam ser encontrados nestes frutos. Todos estes estavam mortos, e geralmente danificados. Alguns espécimes da primeira espécie estavam suficientemente íntegros para serem identificados como Coenocoelius sp. por P. Marsh; os adultos da segunda espécie tinham as asas demasiado danificadas para permitir sequer a identificação de seu gênero.

Ambas as espécies parasitam as larvas de R. stigma, matando-as no decorrer da preparação da cavidade pupal nas sementes. Em seguida, as larvas dos braconídeos empupam, confeccionando um casulo que ocupa todo o corpo da larva morta. Os casulos de Coenocoelius são elípticos e quitinizados; no segundo braconídeo, os casulos são fusiformes, brancos e pergaminhosos. Assim, a verificação de ocorrência dos parasitóides, e a separação das espécies, foram feitas principalmente em função dos casulos encontrados nas sementes. Embora diversos frutos em que os parasitóides estiveram presentes contivessem C. aff. boucheri ou vestígios de sua ocorrência, a identidade de R. stigma como hospedeiro de ambos os braconídeos pôde ser confirmada pela comparação das porções da cápsula cefálica das larvas parasitadas, aderentes aos casulos dos braconídeos, com cabeças de larvas de R. stigma.

As fêmeas de Coenocoelius sp. e do outro braconídeo têm ovipositores longos (cerca de 5 a 9 mm, respectivamente), cujo comprimento em si seria suficiente para transpassar a casca dos frutos. Entretanto, seus ovipositores são delgados e incapazes de forçar a penetração diretamente através da casca; por outro

lado, caso fossem introduzidos nos túneis de penetração das larvas de Rhinochenus, provavelmente sofreriam danos pela resina extravasada. Assim, parece mais plausível supor que ambos os braconídeos ovipõem sobre as posturas de R. stigma, e que suas larvas infestam as larvas de R. stigma logo após a eclosão destas últimas.

Todos os adultos destes braconídeos que foram encontrados mortos, estavam em frutos íntegros. O maior obstáculo inerente ao parasitismo de larvas de R. stigma parece ser a emergência dos adultos do interior dos frutos, uma vez que os braconídeos não são capazes de fazê-lo sem interferência externa. Assim, para saírem dos frutos em que se desenvolveram, os braconídeos dependem de dois fatores: ou existe ao menos uma larva não parasitada no mesmo fruto (seja de Rhinochenus ou de outra espécie de predador primário) que, uma vez adulta, realiza um furo de eclosão que os braconídeos podem aproveitar; ou então os frutos, uma vez caídos, são abertos por vertebrados. Em H. intermedia, a frequente ocorrência de ambos os fatores parece favorecer a persistência do parasitismo de larvas de Rhinochenus. Coenocoelius sp. esteve presente em todas as coletas, ocorrendo em 4 a 63% dos frutos infestados por R. stigma. O segundo braconídeo ocorreu em 4 a 18% dos frutos infestados por R. stigma. Em conjunto, ambos chegaram a estar presentes em 75% dos frutos infestados, na árvore M8, o que sugere um alto nível de parasitismo de R. stigma nesta frutificação. Em diversos frutos, mesmo em algumas sementes, ambos os parasitóides estiveram presentes simultaneamente.

Um braconídeo semelhante à segunda espécie referida em H. intermedia, foi também encontrado em um fruto de H. courbaril var. courbaril (185 - Aripuanã, MT) infestado por R. stigma, o que indica que geograficamente, o parasitismo aqui relatado não está restrito à região de Manaus.

Nenhum indício de parasitismo de R. maculipes, Conotrachelus aff. boucheri, Microscapus hymenaeae, Spermologus ou Phycitidae foi encontrado. Apenas os anobiídeos, nas árvores 155

e 156 (H. stigonocarpa - Paraopeba, MG) apresentaram um micro-himenóptero calcidóideo parasitando suas larvas, e empupando nos casulos preparados por estas.

Finalmente, em dois frutos de H. intermedia (M7 e M9), e um fruto de H. courbaril var. courbaril (186), foi encontrado um casulo de um díptero, provavelmente taquinídeo; dois destes casulos continham pupas mortas. Como os três frutos tinham sido atacados por R. stigma, trata-se provavelmente de outro parasitóide desta espécie, mas de ocorrência extremamente rara, de acordo com o material estudado.

j) Infestação de botões florais.

A infestação de botões florais de Hymenaea foi notada a partir da observação de um grande número de botões caídos sob duas árvores em floração, n° 121 (H. courbaril var. stilbocarpa - Passos, MG) e n° 140 (H. stigonocarpa - Araxá, MG). As coletas evidenciaram que, dos botões caídos de cada uma destas árvores, cerca de 80% estavam infestados por larvas de curculionídeos, e outros 10% por larvas de dípteros.

Todos os curculionídeos encontrados nestes botões pertencem ao gênero Anthonomus. Este gênero cosmopolita contém atualmente mais de 300 espécies, das quais a grande maioria é especializada em botões florais ou frutos de determinadas plantas (Burke, 1976). H. R. Burke (com. pess.) após examinar os Anthonomus encontrados nestas coletas, informou existirem duas espécies nos botões provenientes de cada uma das árvores. Nos botões de H. courbaril var. stilbocarpa, encontrou indivíduos próximos ou idênticos a A. marmoratus e a A. pruinus. Os botões de H. stigonocarpa continham duas espécies novas, mais afins e respectivamente de A. pruinus e de A. subparallelus.

Neste sentido, cumpre notar que as três espécies citadas por Burke - A. marmoratus, A. pruinus e A. subparallelus - a que os Anthonomus aqui referidos mais se aproximam, foram descritas por Champion (1905) como o grupo "marmoratus"; todas as

três foram coletadas por D.H. Janzen (com. pess.) em botões de H. courbaril na Costa Rica, sendo estes os únicos registros de planta hospedeira por ora conhecidos.

A alta taxa de infestação por Anthonomus spp. dos botões caídos, indica que a sua abscisão das árvores está ligada à presença dos curculionídeos. As larvas desenvolvem-se no interior dos botões caídos, alimentando-se principalmente de pétalas, estames e ovário; entretanto, em alguns casos desenvolvem-se inteiramente no hipântio. As larvas empupam no interior dos botões, abandonando-os apenas após sua metamorfose. Os botões de H. courbaril var. stilbocarpa continham uma ou duas larvas cada um; os de H. stigonocarpa, maiores, continham de uma a quatro larvas de Anthonomus spp.

4.4 Os predadores de Copaifera langsdorffii

Nas duas árvores de Copaifera langsdorffii examinadas (200 - Martinho Prado, SP; 201 - Artur Nogueira, SP), o único predador de sementes encontrado foi Rhinochenus brevicollis. Além deste curculionídeo, os frutos da árvore 200 apresentaram também ataque por Apion sp. (Curculionoidea: Apionidae).

O modo de penetração e a instalação das larvas de R. brevicollis aos frutos de Copaifera já foi relatado na seção referente aos Rhinochenus que atacam Hymenaea. Cabe acrescentar que, embora os frutos de Copaifera sejam deiscentes, frequentemente os frutos atacados por R. brevicollis não chegam a abrir-se, e os adultos emergem através de seus próprios furos de eclosão (diâmetro entre 3,4 e 3,9 mm).

Ao contrário de R. brevicollis em que apenas um adulto desenvolve-se em cada semente (ou seja, em cada fruto), Apion sp. desenvolve de 1 a 8 larvas por fruto, e estas larvas alimentam-se exclusivamente de arilo. Em cinco frutos foi observada a infestação simultânea por Apion e R. brevicollis, e apenas em um

deles a larva de R. brevicollis não logrou empupar. Não há portanto uma forte interferência direta entre estas duas espécies; entretanto, as larvas de Apion, ao consumirem o arilo, podem danificar o funículo, o que interrompe o desenvolvimento da semente. Nestas circunstâncias, Apion provoca a morte da semente; caso esta esteja atacada por uma larva de R. brevicollis, a larva poderá também morrer. Isto parece ter ocorrido no fruto acima referido, em que a larva de R. brevicollis foi encontrada morta, na semente.

Na árvore 200, em 1978, 48% dos frutos tiveram suas sementes predadas por R. brevicollis, e 35% apresentaram infestação por Apion sp.; em conjunto, 75% dos frutos apresentaram infestação (n = 48). Na árvore 201, R. brevicollis infestou 69% dos frutos (n = 68).

Na árvore 200, foi também encontrado um braconídeo parasitando larvas de R. brevicollis. Este braconídeo foi identificado como Bracon saueri Lima, por P. Marsh. Da mesma forma como os braconídeos que atacam R. stigma, Bracon saueri provoca a morte das larvas quando estas estão preparando a cavidade pupal na semente, e empupam em um casulo que ocupa o corpo da larva morta. Ao contrário dos braconídeos em Hymenaea, entretanto, a pequena espessura e resistência da casca dos frutos de C. langsdorffii permite-lhes realizar um furo de eclosão, pelo qual os adultos abandonam o fruto; assim, B. saueri, tal como R. brevicollis e Apion sp., não depende da deiscência dos frutos infestados para conseguir abandoná-los.

Bracon saueri foi descrito a partir de adultos que eclodiram de lagartas de Platyedra gossypiella que infestavam capulhos de algodão, na Bahia (Lima, 1954). O único registro adicional provavelmente referente ao mesmo himenóptero, consigna o mesmo hospedeiro, também em algodoais, em São Paulo (Sauer, 1938).

4.5 Diferenciação funcional nos predadores de sementes , e suas taxas de predação.

As observações sobre a biologia das várias espécies de insetos que ocorrem em frutos e sementes de Hymenaea, relatados na seção precedente, demonstram que seu procedimento de ataque não é uniforme. Para avaliar o efeito de uma dada espécie de inseto sobre o conjunto de frutos ou de sementes produzido por cada árvore, deve ser considerado o modo particular de atuação daquela espécie. Para a árvore, a perda de uma semente em um fruto ainda imaturo tem implicações diferentes do que se este fruto estiver no solo. Neste sentido, a figura 13 apresenta um fluxograma que pretende sintetizar o processo realizado pela semente, desde a fecundação do óvulo até sua germinação, ou morte. O detalhamento do esquema diz respeito particularmente a Hymenaea. Um esquema análogo, referente a Copaifera, é apresentado na figura 14 para comparação.

No fluxograma da figura 13, cada etapa desde a fecundação do óvulo até a germinação da semente, ou sua morte, é referenciada por um número (0 a 9). Embora haja um maior detalhamento nas etapas que vão do amadurecimento do fruto até a liberação da semente, este detalhamento deve-se apenas ao enfoque do presente estudo; a estrutura do fluxograma permite sua ampliação para maior ênfase em processos ligados à germinação ou outras fases subsequentes. São também indicados os fenômenos ou processos que separam cada fase da anterior e da subsequente.

A predação de sementes no sentido estrito - morte da semente - aparece como ligações das etapas da existência da semente com o estado 9 (morte). Isto permite diferenciar, conforme pretendido, a predação total sofrida em fases funcionais distintas, designadas como predação 1 até predação 4. Não foram indicados, neste esquema, processos que afetam os frutos sem envolver diretamente a morte de sementes; o principal destes é o consumo, ou retirada de polpa. Entretanto, é possível indicar

TABELA 22

Caracterização funcional dos insetos ocorrentes em frutos e sementes de Hymenaea.

Espécie	Etapas de ataque							
	1		2		3		4	
	S	P	S	P	S	P	S	
<u>R. stigma</u>	+							
<u>R. maculipes</u>	+	+						
<u>R. cinereopunctatus</u>	+							
<u>C. aff. boucheri</u>	+							
Phycitidae	(+)	+						
<u>M. hymenaeae</u>			(+)	+	(+)	+		
<u>Spermologus</u> sp.			+		+			+
Scolytidae	(+)	+	(+)	+	(+)	+		
Anobiidae				+		+		

Etapas de ataque 1 a 4: cf. figura 13. S: alimentação larval em sementes, P: alimentação larval em polpa. (+): facultativo.

HYMENAEA

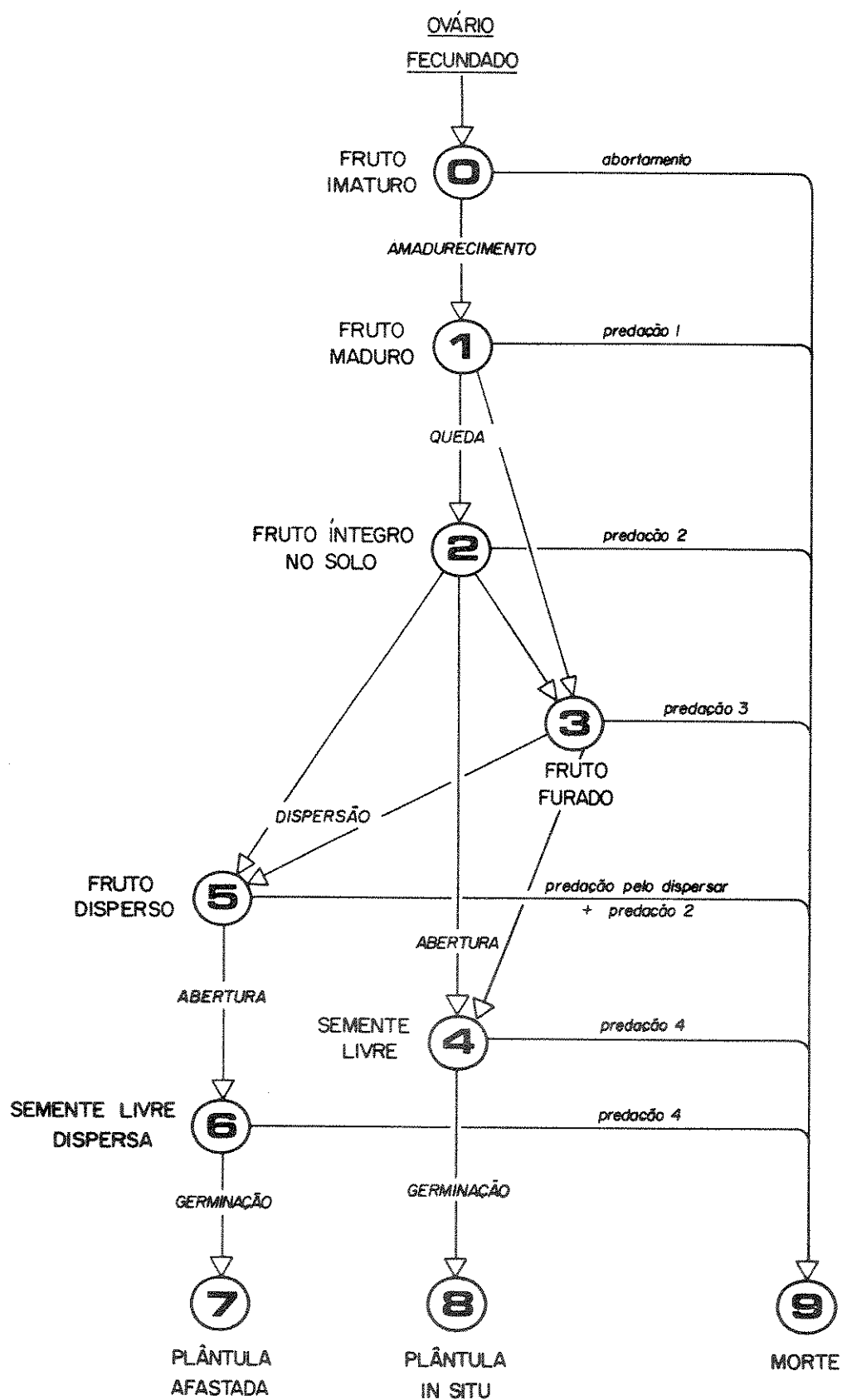


FIGURA 13: Fluxograma generalizado das fases de existência de sementes de *Hymenaea*. Os números de 0 a 9 designam as etapas percorridas por sementes desde a fecundação até sua germinação, ou morte. A estas etapas vinculam-se as fases distintas de predação das sementes.

COPAIFERA

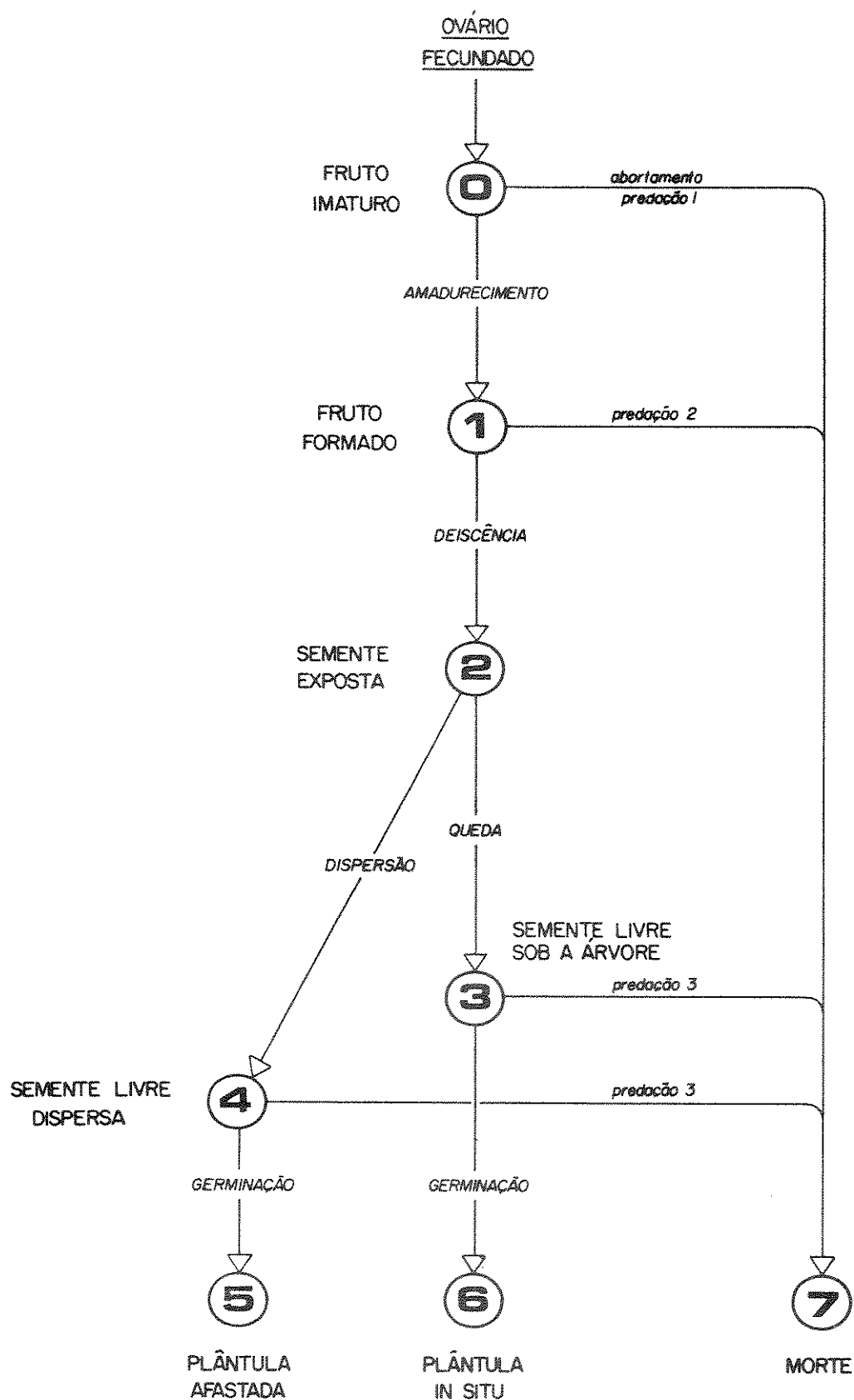


FIGURA 14: Fluxograma generalizado das fases de existência de sementes de *Copaifera*. As diferenças mais marcantes em relação ao fluxograma generalizado de *Hymenaea* devem-se ao fato dos frutos de *Copaifera* conterem uma semente, e de serem deiscências. Note-se também que as sementes são dispersas diretamente da copa.

indiretamente o efeito de tais processos nas probabilidades de sobrevivência das sementes, através de coeficientes atribuídos a determinados componentes do fluxograma.

A predação 1 diz respeito ao ataque a frutos maduros ainda na árvore; para maior simplicidade, não foram separadas aqui as fases de amadurecimento dos frutos, uma vez que esta predação se concentra toda nas fases terminais (V e VI) de amadurecimento, com exceção de R. maculipes, cuja infestação se inicia no decorrer da fase IV.

Os frutos em que ocorreu predação 1, em geral apresentam furos de eclosão de predadores adultos, já quando caem ao solo, ou pouco tempo em seguida. A existência destes furos distingue os frutos da etapa 3 dos frutos íntegros no solo, situados na etapa 2. Embora as espécies que agem sobre frutos da etapa 2 infestem também frutos já perfurados (etapa 3), estas perfurações podem permitir o acesso de outras espécies que são incapazes de penetrar em frutos íntegros. Por sua vez, os furos de eclosão resultantes da atuação de predadores sobre frutos íntegros na etapa 2, contribui para o incremento de frutos perfurados (etapa 3). A predação 4, por sua vez, refere-se ao ataque a sementes liberadas do fruto, antes que germinem.

A tabela 22 indica a posição ocupada por cada espécie de inseto dentro deste fluxograma. As espécies que atacam os frutos na árvore alimentam-se principalmente de sementes, com a principal exceção dos Phycitidae, cuja alimentação em sementes é facultativa. Embora isto também seja verdadeiro para os Scolytidae, de fato a infestação de frutos e sementes na etapa 1 é apenas marginal, se comparada com sua atuação nos frutos de solo (etapas 2 e 3). Finalmente, R. maculipes, embora alimentando-se de polpa, em todos os frutos em que foi encontrado consumiu também porções de uma ou mais sementes; assim, não há indicação de que esta espécie seja capaz de completar seu desenvolvimento larval alimentando-se exclusivamente de polpa.

Outra característica dos predadores na etapa 1 é que

sua infestação se restringe, de maneira definida, aos frutos en quanto estiverem na copa. Os Scolytidae representam a única exceção; entretanto, conforme foi dito acima, sua atuação em frutos já caídos é proporcionalmente muito mais importante do que sua participação na predação 1.

Em relação à predação nas etapas 2 e 3, nota-se que as mesmas espécies são responsáveis pelo ataque sofrido pelos frutos íntegros e perfurados, no solo. Assim, os furos de eclosão resultantes da predação 1 não fornecem acesso particular a nenhuma espécie predadora adicional, e que seria característica para a etapa 3. Entretanto, as espécies associadas a ambas as etapas diferenciam-se em outros sentidos: M. hymenaeae e os Scolytidae caracterizam-se pela sua capacidade de alimentar-se tanto de polpa quanto de sementes. Spermologus utiliza exclusivamente sementes, ao passo que os Anobiidae alimentam-se de polpa. Embora estes últimos também consumam o conteúdo restante de sementes previamente predadas, em relação a Hymenaea eles não contribuem para a perda de sementes; assim, os Anobiidae não são predadores de sementes no sentido estrito. O fluxograma de Copaifera (fig. 14) mostra três diferenças importantes em relação ao de Hymenaea. Em primeiro lugar, os frutos de Copaifera têm sempre uma única semente; assim, não há possibilidade de predação parcial das sementes de um fruto seguida de predação das demais. Em segundo lugar, a deiscência dos frutos maduros, na própria árvore, elimina o fator de acesso às sementes já formadas, ao contrário dos frutos indeiscentes de Hymenaea. Por último, a dispersão de sementes de Copaifera dá-se diretamente a partir da copa; as sementes no solo, sob a árvore, portanto, não têm oportunidade de dispersão.

a) Predação 1.

Nas tabelas 23 a 27 são apresentados os valores correspondentes à predação 1 verificada nas coletas realizadas. Devido à impossibilidade de determinar, em frutos coletados no solo, qual a fração da infestação por Scolytidae ocorrida na copa (etapa 1) e qual a iniciada no solo (etapas 2 e 3), são apresentados dados

TABELA 23

Predação 1 (Infestação primária de frutos e predação de sementes na copa da árvore) em Hymenaea intermedia.

F: frutos. S: sementes. RSTIG: Rhinochenus stigma forma 3. CBOU: Conotrachelus aff.boucheri forma 1. SCOL: Scolytidae (Neodryocoetes sp., Stephanoderes sp.). PHYC: Phycitidae.

Árvore nº	N	Nº (%) de frutos infestados e sementes predadas				
		RSTIG	CBOU	SCOL ^(a)	PHYC	TOTAL ^(b)
M1	F 406	68 (16,7)	5 (1,2)			73 (18,0)
	S 474	70 (14,8)	6 (1,3)			76 (16,0)
M2	F 321	67 (20,9)	30 (9,4)			97 (30,2)
	S 460	92 (20,0)	35 (7,6)			127 (27,6)
M3	F 261	44 (16,9)	22 (8,4)			63 (24,1)
	(76) S 331	45 (13,6)	22 (6,6)			67 (20,2)
M3	F 103	10 (9,7)	6 (5,8)			16 (15,5)
	(78) S 133	14 (10,5)	7 (5,3)			21 (15,8)
M6 A	F 126	28 (22,2)		8 (6,3)		34 (27,0)
	S 320	48 (15,0)		2 (0,6)		50 (15,6)
M6	F 3	1 (33,3)				1 (33,3)
	S 5	2 (40,0)				2 (40,0)
M7 A	F 59	19 (32,2)	5 (8,5)	4 (6,8)	3 (5,1)	29 (49,2)
	S 130	27 (20,2)	7 (5,4)	1 (0,8)	3 (2,3)	38 (29,2)
M7	F 79	29 (36,7)	13 (16,5)			42 (53,2)
	S 137	40 (29,2)	16 (11,7)			56 (40,9)
M16	F 122	31 (25,4)	11 (9,0)			41 (33,6)
	S 261	38 (14,6)	12 (4,6)			50 (19,2)
M8	F 100	40 (40,0)	18 (18,0)		1 (1,0)	52 (52,0)
	S 284	69 (24,3)	23 (8,1)		1 (0,4)	93 (32,7)
M9 A	F 15	3 (20,0)	5 (33,3)	2 (13,3)		9 (60,0)
	S 31	4 (12,9)	6 (19,4)	1 (3,2)		11 (35,5)
M9	F 40	13 (32,5)	19 (47,5)		2 (5,0)	29 (72,5)
	S 95	20 (21,1)	22 (23,2)		2 (2,1)	44 (46,3)

Todas as coletas no solo, exceto as designadas por A, da copa da árvore.

(a) Somente nas coletas da copa. (b) Total de frutos infestados é menor do que a soma dos frutos infestados por cada espécie de predador, quando ocorreu infestação simultânea de um ou mais frutos por mais de uma espécie predadora.

TABELA 24

Predação 1 (Infestação primária de frutos e predação de sementes na copa da árvore) em Hymenaea courbaril var. stilbocarpa.

F: frutos. S: sementes. RSTIG: Rhinochenus stigma forma 1. CBOU: Conotrachelus aff. boucheri forma 2. PHYC: Phycitidae.

Árvore nº		N	Nº (%) de frutos infestados e sementes predadas			
			RSTIG	CBOU	PHYC	TOTAL ^(a)
81	F	48	20 (41,7)			20 (41,7)
	S	77	32 (41,6)			32 (41,6)
83	F	24	6 (25,0)			6 (25,0)
	S	28	6 (21,4)			6 (21,4)
84	F	7	2 (28,6)			2 (28,6)
	S	19	2 (10,5)			2 (10,5)
171	F	39	6 (15,4)		4 (10,3)	8 (20,5)
	S	145	14 (9,7)		0 (0,0)	14 (9,7)
51	F	17	2 (11,8)	1 (5,9)		3 (17,6)
	S	43	2 (4,7)	1 (2,3)		3 (7,0)
91	F	20	11 (55,0)	1 (5,0)	8 (40,0)	19 (95,0)
	S	44	18 (40,9)	1 (2,3)	7 (15,9)	26 (59,1)
100	F	56	24 (41,1)		5 (8,9)	28 (50,0)
	S	171	37 (21,6)		0 (0,0)	37 (21,6)
105 A	F	17	6 (35,3)		2 (11,8)	6 (35,3)
	S	52	10 (19,2)		0 (0,0)	10 (19,2)
105	F	27	6 (22,2)			6 (22,2)
	S	51	10 (19,6)			10 (19,6)
106 A	F	17	3 (17,6)		2 (11,8)	5 (29,4)
	S	43	3 (7,0)		4 (9,3)	7 (16,3)
106	F	162	54 (33,3)		2 (1,2)	56 (34,6)
	S	252	59 (23,4)		0 (0,0)	59 (23,4)
107	F	45				0 (0,0)
	S	103				0 (0,0)
108	F	21	1 (4,8)			1 (4,8)
	S	38	1 (2,6)			1 (2,6)
109 A	F	13	1 (7,7)			1 (7,7)
	S	49	1 (2,0)			1 (2,0)
121	F	46	27 (58,7)	4 (8,7)		27 (58,7)
	S	113	53 (46,9)	4 (3,5)		57 (50,4)
174	F	13	2 (15,4)			2 (15,4)
	S	47	2 (4,3)			2 (4,3)

Todas as coletas no solo, exceto as designadas por A, da copa da árvore.

(a) Total de frutos infestados é menor do que a soma dos frutos infestados por cada espécie de predador, quando ocorreu infestação simultânea de um ou mais frutos por mais de uma espécie predadora.

TABELA 25

Predação 1 (Infestação primária de frutos e predação de sementes na copa da árvore) em Hymenaea courbaril var. courbaril e var. subsessilis.

F: frutos. S: sementes. RSTIG: Rhinochenus stigma forma 1 (nº 115); forma 3 (M10, WS2); forma 6 (nº 180, 182); intermediária de formas 3 e 6 (nº 161). SCOL: Scolytidae (Stephanoderes sp.). PHYC: Phycitidae.

Árvore	N	Nº (%) de frutos infestados e sementes predadas			
nº		RSTIG	SCOL ^(a)	PHYC	TOTAL
Var. <u>courbaril</u> ^(b)					
115	F 35	24 (68,6)			24 (68,6)
	S 82	44 (53,7)			44 (53,7)
161	F 65	5 (7,7)			5 (7,7) (c)
	S 204	9 (4,4)			9 (4,4)
180	F 6	4 (66,7)			4 (66,7)
	S 17	8 (47,1)			8 (47,1)
182	F 13	4 (30,8)		1 (7,7)	5 (38,5)
	S 44	16 (36,4)		1 (2,3)	17 (38,6)
Var. <u>subsessilis</u>					
M10 A	F 68	1 (1,5)	1 (1,5)		2 (2,9)
	S 96	1 (1,0)	1 (1,0)		2 (2,1)
WS2	F 79	13 (16,5)			13 (16,5)
	S 232	22 (9,5)			22 (9,5)
WS3	F 25			14 (56,0)	14 (56,0)
	S 115			5 (4,3)	5 (4,3)

Todas as coletas no solo, exceto a designada por A, da copa da árvore.

(a) Apenas para coleta da copa. (b) Exclusive nº 185 e 186, em que foram coletados frutos perfurados de forma discriminatória.

(c) Coleta incluiu um R. cinereopunctatus adulto.

TABELA 26

Predação 1 (Infestação primária de frutos e predação de sementes na copa da árvore) em Hymenaea stignocarpa.

F: frutos. S: sementes. RSTIG: Rhinochenus stigma forma 6. RMAC: R. maculipes. PHYC: Phycitidae.

Árvore nº	N	Nº (%) de frutos infestados e sementes predadas			
		RSTIG	RMAC	PHYC	TOTAL ^(a)
19	F 44			29 (65,9)	29 (65,9)
	S 168			72 (42,9)	72 (42,9)
45	F 41			18 (43,9)	18 (43,9)
	S 167			39 (23,4)	39 (23,4)
101	A F 30	1 (3,3)			1 (3,3)
	S 153	1 (0,7)			1 (0,7)
102	A F 44	11 (25,0)			11 (25,0)
	S 194	24 (12,4)			24 (12,4)
103	A F 6				0 (0,0)
	S 12				0 (0,0)
110	A F 34	11 (32,4)		1 (2,9)	11 (32,4)
	S 177	48 (27,1)		0 (0,0)	48 (27,1)
111	A F 34	15 (44,1)		2 (5,9)	15 (44,1)
	S 181	46 (25,4)		0 (0,0)	46 (25,4)
112	A F 5				0 (0,0)
	S 22				0 (0,0)
113	A F 5				0 (0,0)
	S 16				0 (0,0)
114	A F 8	3 (37,5)			3 (37,5)
	S 34	10 (29,4)			10 (29,4)
116	F 3				0 (0,0)
	S 13				0 (0,0)
117	A F 5				0 (0,0)
	S 29				0 (0,0)
118	A F 4		2 (50,0)		2 (50,0)
	S 33		8 (24,2)		8 (24,2)
119	A F 5		1 (20,0)		1 (20,0)
	S 24		2 (8,3)		2 (8,3)
119a	A F 6				0 (0,0)
	S 24				0 (0,0)
120	A F 4		1 (25,0)		1 (25,0)
	S 17		1 (5,9)		1 (5,9)
126	F 49			4 (8,2)	4 (8,2)
	S 329			7 (2,1)	7 (2,1)
136	A F 14		1 (7,1)	2 (14,3)	3 (21,4)
	S 57		3 (5,7)	3 (5,7)	6 (10,5)
136	F 10				0 (0,0)
	S 42				0 (0,0)

TABELA 26 (cont.)

Predação 1 em Hymenaea stigonocarpa.

Árvore nº	N	Nº (%) de frutos infestados e sementes predadas			
		RSTIG	RMAC	PHYC	TOTAL ^(a)
175 A F	15		2 (13,3)	6 (40,0)	8 (53,3)
S	54		7 (13,3)	12 (22,2)	19 (35,2)
175 F	5		1 (20,0)	3 (60,0)	3 (60,0)
S	24		4 (16,7)	3 (12,5)	7 (29,2)
151 F	14				0 (0,0)
S	78				0 (0,0)
152 F	3		2 (66,7)	1 (33,3)	2 (66,7)
S	8		5 (62,5)	0 (0,0)	5 (62,5)
153 F	2				0 (0,0)
S	10				0 (0,0)
154 F	7		6 (85,7)		6 (85,7)
S	28		21 (75,0)		21 (75,0)
155 F	80		10 (12,5)	3 (3,8)	12 (15,0)
S	154		16 (10,4)	0 (0,0)	16 (10,4)
156 F	24		15 (62,5)	4 (16,7)	18 (75,0)
S	139		71 (51,1)	3 (2,2)	74 (53,2)
157 A F	35		19 (54,3)		19 (54,3)
S	87		25 (28,7)		25 (28,7)
157 F			13 (68,4)		13 (68,4)
S	42		22 (52,4)		22 (52,4)
158 A F	15		2 (13,3)		2 (13,3)
S	97		10 (10,3)		10 (10,3)
158 F	3		2 (66,7)		2 (66,7)
S	15		9 (60,0)		9 (60,0)
159 A F	12				0 (0,0)
S	57				0 (0,0)
160 F	13	4 (30,8)		4 (30,8)	7 (53,8)
S	42	10 (23,8)		0 (0,0)	10 (23,8)
172 F	4			1 (25,0)	1 (25,0)
S	10			1 (10,0)	1 (10,0)
173 F	9	1 (11,1)		8 (88,9)	9 (100,0)
S	42	2 (4,8)		10 (23,8)	12 (28,6)
181 F	11	3 (27,3)			3 (27,3)
S	53	5 (9,4)			5 (9,4)

Todas as coletas no solo, exceto as designadas por A, da copa da árvore.

(a) Total de frutos infestados é menor do que a soma dos frutos infestados por cada espécie de predador, quando ocorreu infestação simultânea de um ou mais frutos por mais de uma espécie predadora.

sobre Scolytidae apenas nas coletas de copa. Por este motivo os Scolytidae estão representados apenas em H. intermedia e H. courbaril var. subsessilis; em H. courbaril var. courbaril, var. stilbocarpa não foram examinadas coletas de copa, e em H. stigono-
carpa os Scolytidae estiveram ausentes nas 18 coletas de copa examinadas.

Em Hymenaea intermedia, (tab. 23) a predação 1 afetou entre 18 a 72% dos frutos, resultando na morte de 16 a 46% das sementes por árvore. R. stigma (forma 3) é o principal responsável por esta predação, estando presente em todas as árvores examinadas. C. aff. boucheri (forma 1) também tem alta constância, tendo estado ausente de apenas 1 das 8 árvores; infestou sempre menos da metade do número de sementes e frutos afetados por R. stigma, com exceção da árvore M9, em que infestou 50% a mais de frutos do que R. stigma. Os Scolytidae, embora presentes em todas as coletas de copa, infestaram proporcionalmente poucos frutos (menos de 25% da infestação total de frutos, em todos os casos) e predaram um número ainda mais reduzido de sementes (3% ou menos das sementes presentes). Os Phycitidae apareceram em 3 das 8 árvores examinadas, e sua participação na infestação e predação total foi extremamente reduzida, equivalendo à dos Scolytidae.

Em H. courbaril var. stilbocarpa (tab. 24) há maior variação de infestação e predação 1 nas coletas examinadas. A infestação de frutos variou de 0 a 95%, e a predação de sementes na etapa 1 variou de 0 a 59% por árvore. Entretanto, estas taxas extremas são raras; deve-se considerar também a maior variação de localidades e tamanhos de frutificações e coletas representadas nesta variedade de Hymenaea. Entretanto, a participação de cada espécie predadora é menos constante do que em H. intermedia, R. stigma (forma 1) é também aqui a espécie mais constante, estando ausente apenas da árvore 107, cuja amostra foi a única em que não foi encontrado nenhum predador. Em todos os casos, R. stigma foi responsável pela maior parcela de infestação de frutos e de predação de sementes. C. aff. boucheri (forma 2) é mais rara que em

H. intermedia, e o número de frutos infestados por esta espécie é também reduzido. Devido à pequena proporção de frutos infestados por C. aff. boucheri nas árvores em que esteve presente, pode-se supor que sua presença em algumas outras árvores não tenha sido detectada, e que sua frequência de ocorrência é efetivamente mais alta do que a tabela 24 indica. Entretanto, está claro que sua participação na predação de sementes de H. courbaril var. stilbocarpa é muito mais reduzida do que em H. intermedia. Por outro lado, os Phycitidae ocorreram em H. courbaril var. stilbocarpa com frequência semelhante à apresentada em H. intermedia, infestando porém uma maior percentagem de frutos, na maioria dos casos; na árvore 91, estavam presentes em 40% dos frutos. Entretanto, o número de sementes efetivamente predadas por estas mariposas é muito baixo; mesmo no caso extremo da árvore 91, os Phycitidae respondem por apenas 25% das sementes predadas.

Nas demais variedades de H. courbaril que foram examinadas, var. courbaril e var. subsessilis (tab. 25), embora o menor número de árvores examinadas, não há diferença substancial para as demais espécies e variedades já relatadas. Em ambas as variedades, R. stigma foi o principal predador. A única coleta de árvore (M10, var. subsessilis) constatou a presença de Scolytidae (Stephanoderes sp.); porém, como em H. intermedia, a percentagem de frutos infestados e de sementes predadas na copa por esta espécie é extremamente baixa. Da mesma forma, a ocorrência e predação causada pelos Phycitidae em var. courbaril foi baixa.

Entretanto, as diferenças entre as três árvores de var. subsessilis merecem consideração, uma vez que estas árvores pertencem à mesma população e são pouco afastadas entre si (v. seção 2.4). Neste sentido, chama a atenção a diferença do ataque de R. stigma da árvore M10 para a WS2, e a alta taxa de infestação de frutos por Phycitidae apenas na árvore WS3.

Por último, H. stigonocarpa (tab. 17) diferencia-se das demais espécies de Hymenaea pela ocorrência de R. maculipes, que

divide com R. stigma (forma 6) e com os Phycitidae a primazia da predação 1. A infestação total de frutos e a predação total de sementes nas árvores desta espécie apresentam considerável variação. Das 32 árvores examinadas, 9 não sofreram infestação de frutos na copa. Por outro lado, 10 destas 32 árvores tiveram 50% ou mais de seus frutos infestados na copa. Por sua vez, a taxa de predação de sementes variou de 0 a 75%, um máximo superior aos máximos encontrados nas outras espécies.

R. stigma (forma 6) apareceu em 5 das 12 localidades investigadas, e R. maculipes em 4 outras localidades; por sua vez, os Phycitidae estiveram presentes em 7 localidades. Ambas as espécies de Rhinochenus, quando presentes, foram responsáveis por pelo menos a metade dos frutos infestados, e por mais de 90% das sementes predadas. Excetuam-se as árvores 136 e 175 (Araxá, MG) e a árvore 173 (Campo Grande, MT), em que os Phycitidae responderam por igual ou maior fração de frutos infestados, e de sementes predadas, que R. maculipes (nas primeiras) e R. stigma (na última). Por esta razão, não se pode atribuir a alta taxa de infestação e predação por Phycitidae nas árvores 19 e 45 (Martinho Prado, SP) à ausência dos Rhinochenus, uma vez que nas árvores anteriormente citadas os Phycitidae evidenciaram taxas também altas, na presença destes curculionídeos.

b) Predação 2 e 3.

Conforme já exposto, as etapas 2 e 3 (fig. 13) distinguem-se da etapa 1 por não apresentarem um ponto terminal. Enquanto que a etapa 1 se encerra sempre com a queda dos frutos ao solo (um processo determinado pela árvore-mãe), as etapas 2 e 3 podem terminar com a dispersão (transporte à distância) dos frutos; com sua abertura sob a árvore-mãe; ou com a morte das sementes remanescentes em frutos íntegros (etapa 2) ou perfurados (etapa 3). Uma vez que, com a exceção menor dos Scolytidae, os predadores da etapa 1 não infestam frutos após sua queda (tab. 22), seu efeito direto sobre o conjunto de sementes produzidas na árvore termina com a queda dos frutos.

Tanto a predação 2 quanto a predação 3, entretanto, apresentam-se como processos indefinidos, por duas razões: a disponibilidade de frutos nestas etapas depende das taxas de remoção e de abertura dos frutos, principalmente por vertebrados; e nos frutos não removidos ou abertos a infestação e a predação de sementes aumentam progressivamente com a reprodução contínua dos predadores nos frutos já infestados. Por esta razão, as taxas de predação 2 e 3 verificadas nas coletas examinadas dependem de variáveis (taxas de remoção e abertura, e tempo de permanência dos frutos no solo) de grande importância, e que não foram medidas no presente estudo. Assim, é necessário tratar os dados referentes à predação nas etapas 2 e 3 de forma distinta da utilizada na etapa 1.

Na tabela 27 encontra-se uma comparação entre a predação 2 verificada em cada uma das espécies e variedades de Hymenaea que foram investigadas. Para cada espécie de inseto, são dados o número de localidades em que ocorreram, em relação ao número total de localidades investigadas (no caso de H. stigonocarpa, excetuam-se as localidades em que todas as coletas foram de copa); a frequência de ocorrência da espécie em árvores em relação ao total de árvores nas localidades em que a espécie está presente (excetuando-se as árvores em que não havia frutos no solo); e os valores mínimos e máximos de infestação de frutos e predação de sementes, que foram encontrados nestas coletas.

Nesta tabela, verifica-se que H. intermedia foi atacada unicamente por Scolytidae, no solo, da mesma forma que H. courbaril var. subsessilis, nas localidades examinadas. H. courbaril var. stilbocarpa apresentou ataque tanto por Microscapus hymenaeae quanto por Scolytidae; entretanto, M. hymenaeae ocorreu em maior número de localidades, e com maior frequência nestas localidades, do que os Scolytidae. Em H. courbaril var. courbaril, apenas M. hymenaeae apareceu com grande frequência; a ausência completa de Scolytidae nesta variedade provavelmente é

TABELA 27

Predação 2 (Infestação primária de frutos e predação de sementes no solo) em Hymenaea.

MHYM: Microscapus hymenaeae. SPER: Spermologus spp. SCOL: Scolytidae (Neodryocoetes sp., Stephanoderes sp.). ANOB: Anobiidae.

	MHYM	SPER	SCOL	ANOB
<u>H. intermedia</u>				
Localidades (N = 2)			2	
Árvores ^a Nº (%)			8 (100,0)	
Infestação ^b frutos (%)			6,0 - 73,5	
Predação ^b sementes (%)			1,2 - 70,5	
<u>H. courbaril</u> var. <u>stilbocarpa</u>				
Localidades (N = 7)	7		4	3
Árvores ^a Nº (%)	12 (92,3)		7 (87,5)	3 (75,0)
Infestação ^b frutos (%)	2,5 - 94,7		3,1 - 40,0	8,1 - 33,3
Predação ^b sementes (%)	0,0 - 73,4		0,0 - 17,6	0,0
<u>H. courbaril</u> var. <u>courbaril</u>				
Localidades (N = 4)	3	1		1
Árvores ^a Nº (%)	5 (100,0)	1 (50,0)		1 (25,0)
Infestação ^b frutos (%)	3,1 - 100,0	38,5		40,0
Predação ^b sementes (%)	0,0 - 100,0	22,7		0,0
<u>H. courbaril</u> var. <u>subsessilis</u>				
Localidades (N = 1)			1	
Árvores Nº (%)			2 (100,0)	
Infestação ^b frutos (%)			70,0 - 100,0	
Predação ^b sementes (%)			0,0 - 43,5	

TABELA 27 (cont.)

Predação 2 (Infestação primária de frutos e predação de sementes no solo) em Hymenaea.

	MHYM	SPER	SCOL	ANOB
<u>H. stigonocarpa</u>				
Localidades ^a (N = 8)	4	3	2	4
Árvores ^a Nº (%)	10 (66,7)	5 (38,5)	3 (37,5)	7 (53,8)
Infestação ^b frutos (%)	5,9 - 95,6	16,7 - 25,0	7,1 - 25,0	16,7 - 100,0
Predação ^b sementes (%)	0,0 - 85,4	1,5 - 19,0	0,0 - 5,8	0,0

a - Excluídas árvores (e localidades) em que houve apenas coletas na copa; percentual em relação ao total de árvores nas localidades em que o predador ocorreu.

b - Percentuais de infestação de frutos, e de predação de sementes, mínimos e máximos (por árvore), em relação a frutos e sementes não afetados por predação 1.

devida ao pequeno número de coletas examinadas, uma vez que os Scolytidae estão presentes nas duas outras variedades desta espécie.

H. stigonocarpa também apresenta ataque por M. hymenaeae e Scolytidae, mas nesta espécie a disparidade entre estes dois predadores é mais acentuada do que em H. courbaril var. stilbocarpa, uma vez que M. hymenaeae é a espécie mais amplamente distribuída (em número de localidades) e mais frequente (em número de árvores).

Spermologus apareceu apenas em H. stigonocarpa e H. courbaril var. courbaril; entretanto, considerando-se as taxas de infestação e predação que apresentou, demonstra ser um predador de importância considerável nas árvores em que está presente. Os Anobiidae, embora presentes em todas as espécies exceto H. intermedia e H. courbaril var. subsessilis, e apesar de apresentarem altas taxas de infestação de frutos, não têm participação direta na morte de sementes, e portanto não têm papel relevante na predação 2.

As espécies responsáveis pela predação 3 são precisamente as mesmas que na predação 2, e sua distribuição em hospedeiros e localidades diversas acompanha portanto as características da tabela 27. Entretanto, o número de variáveis adicionais é ainda maior do que em relação à predação 2. Neste sentido, destaca-se a interferência de formigas predadoras e saúvas, ambas responsáveis pela remoção da polpa de frutos perfurados; quando isto ocorre, os predadores principais (M. hymenaeae e Scolytidae) são impedidos de atacar as sementes limpas nos frutos; adicionalmente, nos frutos perfurados há o risco de predação direta das larvas existentes na polpa, por formigas e outros predadores de solo.

c) Infestação diferencial de frutos e interações dos predadores.

Uma vez que existem conjuntos de predadores de sementes

que destroem frações apreciáveis das sementes produzidas por Hymenaea, é possível considerar o efeito destes predadores na reprodução das árvores deste gênero. O total ou a percentagem de sementes destruídas representam medidas do prejuízo sofrido pelas árvores que as produziram; este prejuízo pode ser considerado tanto em termos energéticos (como energia, e materiais alocados a um investimento perdido), como em suas consequências demográficas (já que cada semente predada corresponde à perda de um indivíduo - embora embrionário - para a população).

Entretanto, o efeito da predação de sementes na reprodução das árvores pode assumir aspectos adicionais. Qualquer discriminação de uma categoria particular de sementes (por exemplo, em frutos de diferentes características), por parte dos predadores, reflete-se como sobrevivência diferencial de certos conjuntos de sementes.

Além disto, uma vez que haja mais de uma espécie predadora atacando simultaneamente os frutos produzidos por uma árvore, qualquer interação definida entre os predadores tenderá a modificar o efeito total da predação sobre o conjunto de frutos e sementes atacados. Consequentemente, a verificação de interações entre os predadores é pertinente não apenas pelo seu papel imediato para os próprios predadores, mas por fornecer elementos relevantes para a avaliação do efeito integrado dos predadores na reprodução das árvores, e para uma melhor definição da participação de cada espécie predadora neste efeito total.

Portanto, tanto o ataque diferencial quanto as possíveis interações de predadores co-ocorrentes são pertinentes para precisar o impacto da predação de sementes na biologia populacional das árvores estudadas. Nesta seção, serão expostos alguns resultados que dizem respeito a estas duas questões.

A variação do número de sementes por fruto é evidente em todas as espécies e variedades estudadas (cf. seção 4.2). Da esta variabilidade, examinou-se a possibilidade de ocorrerem diferentes taxas de infestação, nas classes de frutos com

diferentes números de sementes em cada árvore. Para investigar esta possibilidade, foram realizados testes estatísticos destinados a aferir a existência de alguma relação entre o número de sementes dos frutos, e a taxa de infestação que sofreram. Assim, foram comparados os números de frutos infestados e não-infestados, em cada categoria de frutos, para cada predador e em cada árvore. O teste G de independência, aplicado a estes dados sobre frutos infestados e não-infestados, é um indicador da relação entre os dois fatores em questão: número de sementes por fruto, e taxa de infestação. Além disto, este teste também foi utilizado para determinar quais as categorias de fruto que sofrem taxas de infestação diferentes das demais. Neste sentido, usou-se uma hipótese a priori, em que foram sempre comparadas as taxas de infestação sofridas por cada categoria de frutos com um dado número de sementes, com a taxa de infestação em todos os frutos de maior número de sementes do que a categoria destacada. A sequência de procedimento para estes testes está exposta na seção 3.3. Entretanto, esta análise somente pôde ser realizada em árvores com coletas relativamente grandes (dependendo também da amplitude de variação do número de sementes por fruto), e em que a infestação atingiu um número de frutos tal que permitisse evidenciar um padrão de infestação.

Nas tabelas 28 a 30, são apresentados os resultados dos testes de independência relativos aos três predadores da etapa 1, que ocorrem em H. stigonocarpa. Os Phycitidae (tab. 28) e R. maculipes (tab.29) não evidenciaram nenhuma infestação diferencial em frutos com diferentes números de sementes, seja no conjunto (G total), ou nas comparações de categorias de frutos, destacadas nas partições efetuadas. Entretanto, R. stigma, em ambas as árvores examinadas (tab. 30), apresenta um G total significativo (n° 102: $p < 0,01$; n° 110: $p < 0,001$). As comparações de cada categoria de frutos, com o total de frutos com maior número de sementes do que esta categoria, resultam em partições de G que indicam significação, embora sem um padrão evidente. Na

TABELA 28

Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por Phycitidae, em H. stigonocarpa.

F_i : frutos com i sementes. PHYC: Phycitidae.

Procedimento: v. Material e Métodos (seção 3.3).

§19 (43 frutos; grupamento de F_i : $i=2, i=3, i=4, i=5, i=6+7+8$)

Hipótese	G.L.	G
$F_2 \times (F_3 + \dots + F_8)$	1	2,606
$F_3 \times (F_4 + \dots + F_8)$	1	0,130
$F_4 \times (F_5 + \dots + F_8)$	1	1,349
$F_5 \times (F_6 + F_7 + F_8)$	1	0,790
Independência $F_i \times$ PHYC	4	4,875

§45 (41 frutos; grupamento de F_i : $i=1+2, i=3+4, i=5+6, i=7+8+9+11$)

Hipótese	G.L.	G
$F_{1+2} \times (F_3 + \dots + F_{11})$	1	1,471
$F_{3+4} \times (F_5 + \dots + F_{11})$	1	1,168
$F_{5+6} \times (F_7 + \dots + F_{11})$	1	0,014
Independência $F_i \times$ PHYC	3	2,653

TABELA 29

Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por R. maculipes em H. stigonocarpa.

F_i : frutos com i sementes. RMAC: R. maculipes.

Procedimento: v. Material e Métodos (seção 3.3).

§155 (80 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3, i=4+5+6+7$)

Hipótese	G.L.	G
$F_1 \times (F_2 + \dots + F_7)$	1	0,460
$F_2 \times (F_3 + \dots + F_7)$	1	0,757
$F_3 \times (F_4 + \dots + F_7)$	1	1,443
Independência $F_i \times$ RMAC	3	2,660

§157 (54 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3, i=4+5$)

Hipótese	G.L.	G
$F_1 \times (F_2 + \dots + F_5)$	1	2,633
$F_2 \times (F_3 + F_4 + F_5)$	1	0,061
$F_3 \times (F_4 + F_5)$	1	1,466
Independência $F_i \times$ RMAC	3	4,160

TABELA 30

Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por R. stigma, em H. stigonocarpa.

F_i : frutos com i sementes. RSTIG: R. stigma.

Procedimento: v. Material e Métodos (seção 3.3).

§102 (43 frutos; grupamento de F_i : $i=2, i=3, i=4, i=5, i=6, i=7+8$)

Hipótese	G.L.	G
$F_2 \times (F_3 + \dots + F_8)$	1	3,173
$F_3 \times (F_4 + \dots + F_8)$	1	4,197 *
$F_4 \times (F_5 + \dots + F_8)$	1	0,918
$F_5 \times (F_6 + F_7 + F_8)$	1	7,405 **
$F_6 \times (F_7 + F_8)$	1	0,124
Independência $F_i \times$ RSTIG	5	15,817 **

§110 (34 frutos; grupamento de F_i : $i=1+2, i=3+4, i=5+6, i=7+8+9+12$)

Hipótese	G.L.	G
$F_{1+2} \times (F_3 + \dots + F_{12})$	1	4,308 *
$F_{3+4} \times (F_5 + \dots + F_{12})$	1	10,968 ***
$F_{5+6} \times (F_7 + \dots + F_{12})$	1	7,560 **
Independência $F_i \times$ RSTIG	3	22,836 ***

* - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

TABELA 31

Testes bifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por R. stigma, em H. courbaril var. stilbocarpa.

F_i : frutos com i sementes. RSTIG: R. stigma.

Procedimento: v. Material e Métodos (seção 3.3).

§81 (48 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3+4+5$)		
Hipótese	G.L.	G
$F_1 \times (F_2+F_3+F_4+F_5)$	1	7,814 **
$F_2 \times (F_3+F_4+F_5)$	1	0,703
Independência $F_i \times$ RSTIG	2	8,517 *
§100 (56 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3, i=4, i=5, i=6+7+8+9+10$)		
Hipótese	G.L.	G
$F_1 \times (F_2+ \dots +F_{10})$	1	5,736 *
$F_2 \times (F_3+ \dots +F_{10})$	1	5,692 *
$F_3 \times (F_4+ \dots +F_{10})$	1	0,581
$F_4 \times (F_5+ \dots +F_{10})$	1	0,305
$F_5 \times (F_6+ \dots +F_{10})$	1	0,790
Independência $F_i \times$ RSTIG	5	13,104 *
§106 (162 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3, i=4+5+6$)		
Hipótese	G.L.	G
$F_1 \times (F_2+ \dots +F_6)$	1	3,932 *
$F_2 \times (F_3+ \dots +F_6)$	1	3,354
$F_3 \times (F_4+F_5+F_6)$	1	0,880
Idependência $F_i \times$ RSTIG	3	8,166 *
§121 (46 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3, i=4+5+6+7+8+9$)		
Hipótese	G.L.	G
$F_1 \times (F_2+ \dots +F_9)$	1	2,476
$F_2 \times (F_3+ \dots +F_9)$	1	2,232
$F_3 \times (F_4+ \dots +F_9)$	1	7,977 **
Independência $F_i \times$ RSTIG	3	12,685 **

* - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$.

TABELA 32

Testes trifatoriais de independência: número de sementes por fruto, e taxas de infestação por R. stigma e por C. aff. boucheri, em Hymenaea intermedia.

F_i : frutos com i sementes. RSTIG: R. stigma. CBOU: C. aff. boucheri.

Procedimento: v. Material e Métodos (seção 3.3).

M2 (321 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3+4+5$).		
Hipótese	G.L.	G
Independência F_i x CBOU	2	3,674
Independência F_i x RSTIG	2	34,672 ***
F_1 x ($F_2 + \dots + F_5$)	1	34,209 ***
F_2 x ($F_3 + F_4 + F_5$)	1	0,463
Independência RSTIG x CBOU	1	2,758
Interação F_i x RSTIG x CBOU	2	4,908
Independência F_i x RSTIG x CBOU	7	46,012 ***
M3, 1976 (261 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3+4$)		
Hipótese	G.L.	G
Independência F_i x CBOU	2	6,340 *
F_1 x ($F_2 + F_3 + F_4$)	1	0,941
F_2 x ($F_3 + F_4$)	1	5,399 *
Independência F_i x RSTIG	2	3,462
Independência RSTIG x CBOU	1	0,188
Interação F_i x RSTIG x CBOU	2	0,330
Independência F_i x RSTIG x CBOU	7	10,320
M3, 1978 (103 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2+3+4$)		
Hipótese	G.L.	G
Independência F_i x CBOU	1	6,888 **
Independência F_i x RSTIG	1	0,718
Independência RSTIG x CBOU	1	1,262
Interação F_i x RSTIG x CBOU	1	0,560
Independência F_i x RSTIG x CBOU	4	9,428

(cont.)

TABELA 32 (cont.)

Testes trifatoriais de independência: número de sementes por frutos, e taxas de infestação por R. stigma e por C. aff. boucheri, em Hymenaea intermedia.

M7 (138 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3, i=4+5$)

Hipótese	G.L.	G
Independência F_i x CBOU	3	5,304
Independência F_i x RSTIG	3	32,362 ***
F_1 x ($F_2 + F_3 + F_4 + F_5$)	1	29,301 ***
F_2 x ($F_3 + F_4 + F_5$)	1	2,544
F_3 x ($F_4 + F_5$)	1	0,517
Independência RSTIG x CBOU	1	3,324
Interação F_i x RSTIG x CBOU	3	8,120 *
Independência F_i x RSTIG x CBOU	10	49,110 ***

M16 (122 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3+4+5+6$)

Hipótese	G.L.	G
Independência F_i x CBOU	2	14,490 ***
F_1 x ($F_2 + \dots + F_6$)	1	9,553 **
F_2 x ($F_3 + \dots + F_6$)	1	4,937 *
Independência F_i x RSTIG	2	4,258
Independência RSTIG x CBOU	1	2,052
Interação F_i x RSTIG x CBOU	2	1,584
Independência F_i x RSTIG x CBOU	7	22,384 **

(cont.)

TABELA 32 (cont.)

Testes trifatoriais de independência: número de sementes por frutos, e taxas de infestação por R. stigma e por C. aff. boucheri, em Hymenaea intermedia.

M8 (100 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3, i=4+5+6$)		
Hipótese	G.L.	G
Independência F_i x CBOU	3	13,712 **
F_1 x (F_2 + ... + F_6)	1	9,485 **
F_2 x (F_3 + ... + F_6)	1	4,196 *
F_3 x (F_4 + F_5 + F_6)	1	0,031
Independência F_i x RSTIG	3	24,336 ***
F_1 x (F_2 + ... + F_6)	1	17,056 ***
F_2 x (F_3 + ... + F_6)	1	7,265 **
F_3 x (F_4 + F_5 + F_6)	1	0,015
Independência RSTIG x CBOU	1	0,010
Interação F_i x RSTIG x CBOU	3	13,062 **
Independência F_i x RSTIG x CBOU	10	51,120 ***
M9 (55 frutos; grupamento de F_i : $i=1, i=2, i=3+4+5+6$)		
Hipótese	G.L.	G
Independência F_i x CBOU	2	4,786
Independência F_i x RSTIG	2	10,794 **
F_1 x (F_2 + ... + F_6)	1	7,935 **
F_2 x (F_3 + ... + F_6)	1	2,859
Independência RSTIG x CBOU	1	1,438
Interação F_i x RSTIG x CBOU	2	11,774 **
Independência F_i x RSTIG x CBOU	7	28,792 **

* - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. Os valores correspondentes às partições são escritos em itálico.

STIGONOCARPA

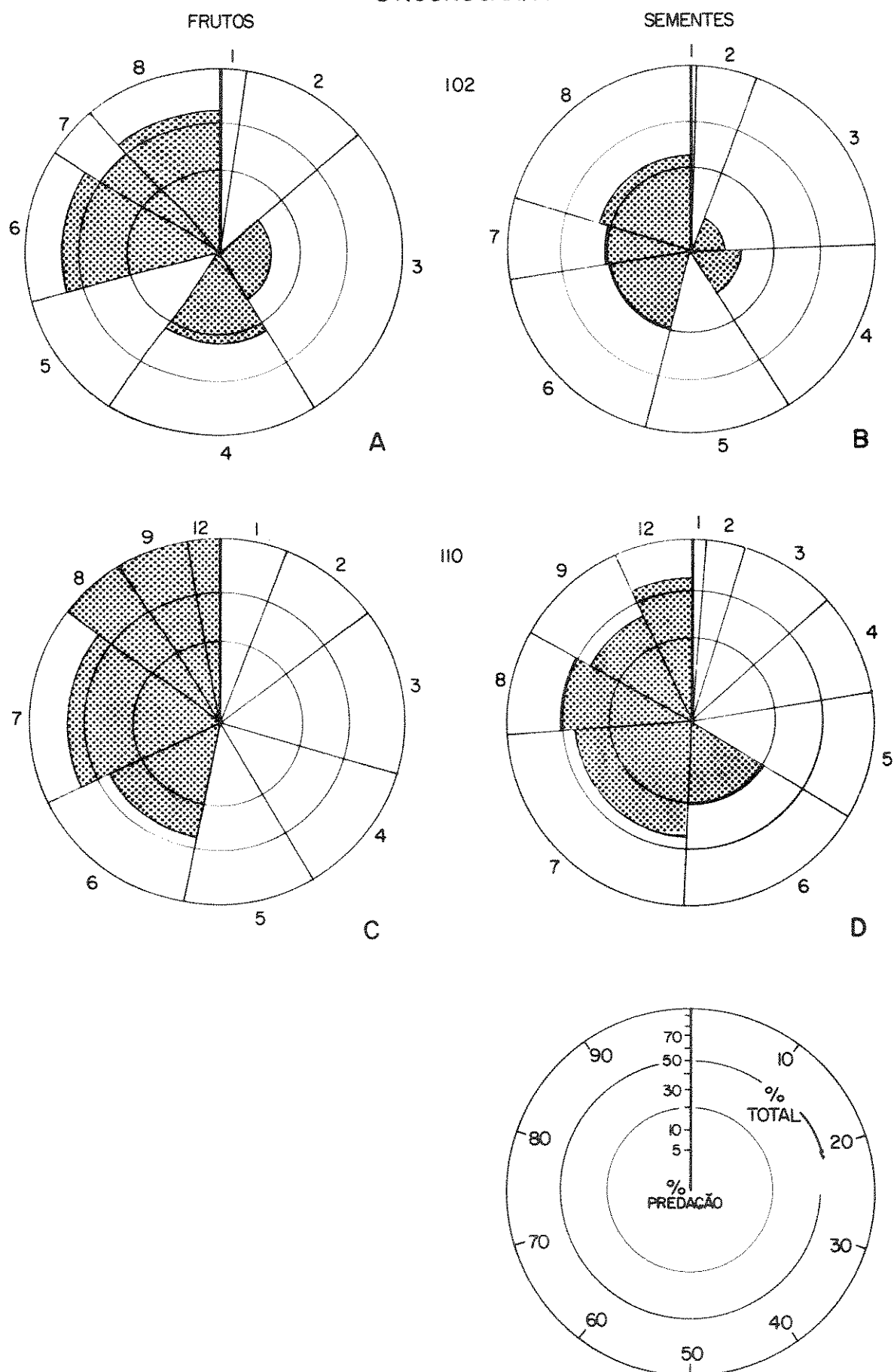


FIGURA 15:

Gráficos setoriais de distribuições de frutos com diferentes números de sementes (à esquerda), e distribuições de sementes em frutos com diferentes números de sementes (à direita), com as respectivas taxas de infestação (frutos) e de predação (sementes). Os percentuais de frutos e de sementes são representados como setores do círculo (escala angular), e os percentuais infestados ou predados de cada categoria são representados pelas frações escuras dos setores (escala radial). Os números externos aos setores indicam os números de sementes por fruto dos setores. *H. stigonocarpa* (nº 102 e 110) predadas por *R. stigma*.

STILBOCARPA

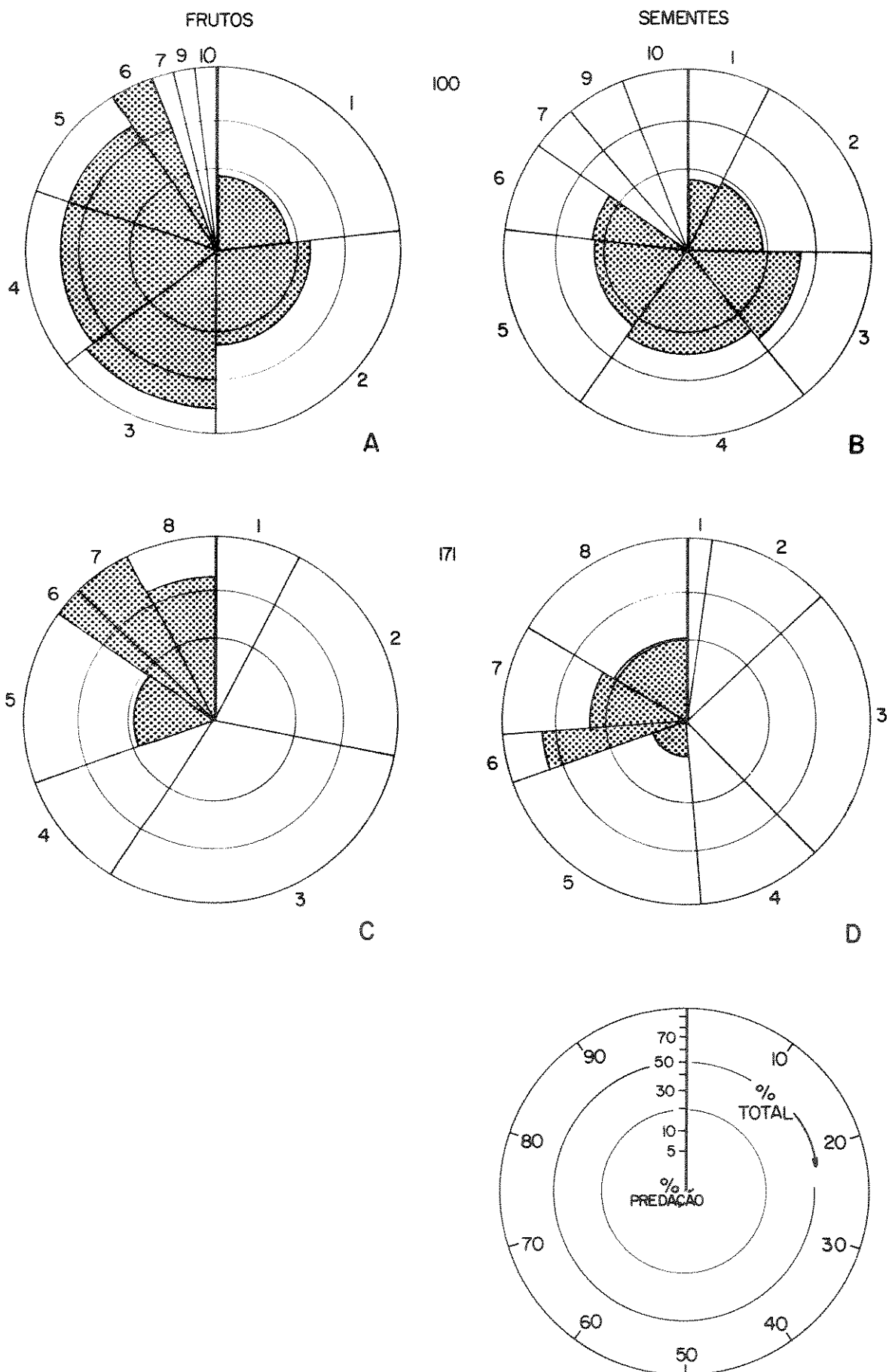


FIGURA 16:

Gráficos setoriais de distribuições de frutos com diferentes números de sementes (à esquerda), e distribuições de sementes em frutos com diferentes números de sementes (à direita), com as respectivas taxas de infestação (frutos) e de predação (sementes). H. courbaril var. stilbocarpa (nº 100 e 171) predadas por R. stigma.

INTERMEDIA

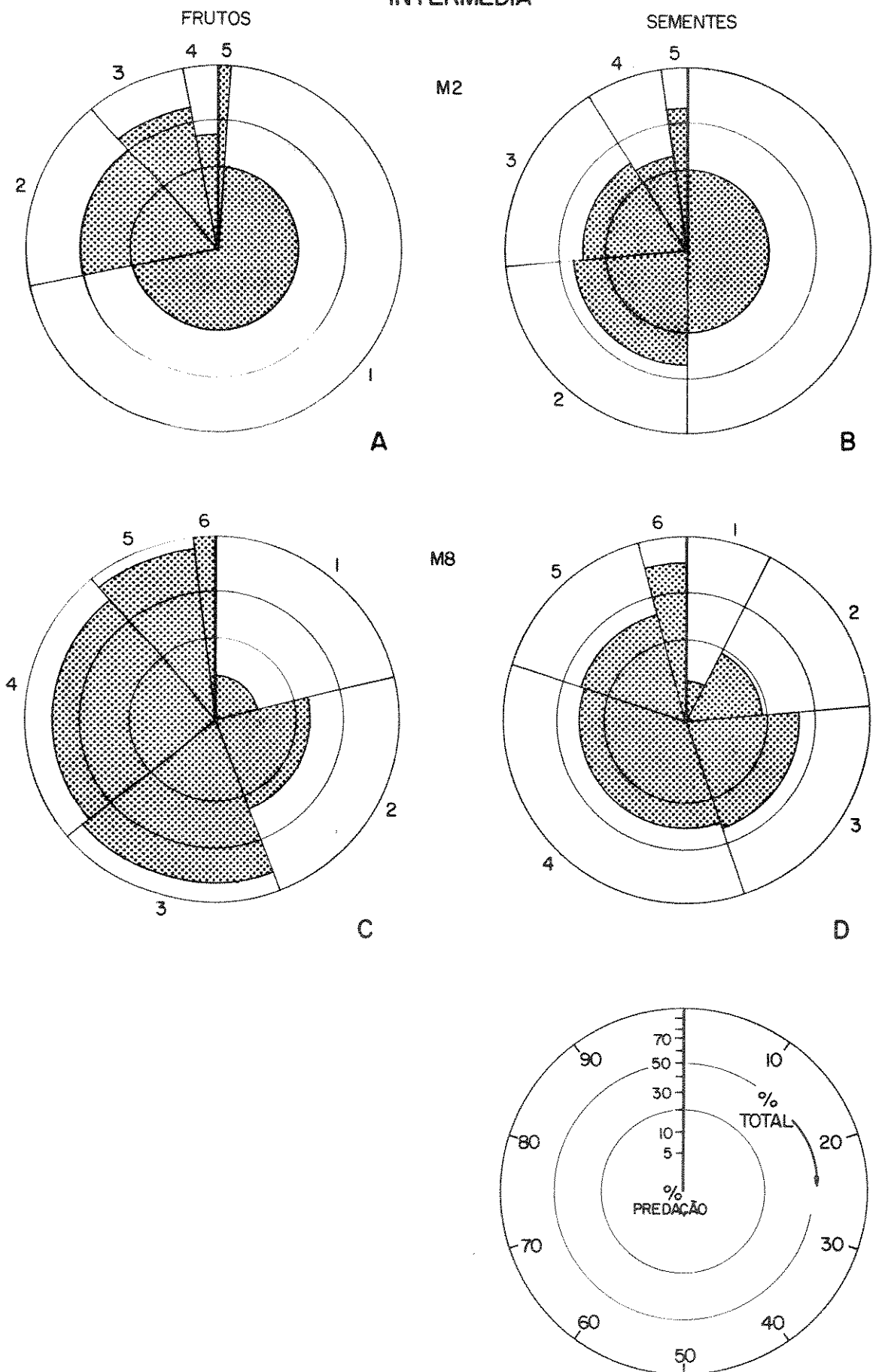


FIGURA 17:

Gráficos setoriais de distribuições de frutos com diferentes números de sementes (à esquerda), e distribuições de sementes em frutos com diferentes números de sementes (à direita), com as respectivas taxas de infestação (frutos) e de predação (sementes). *H. intermedia* (M2 e M8) predadas por *R. stigma* e *C. aff. bouchieri*.

árvore 102, os frutos de 3 e de 5 sementes apresentam taxas de infestação distintas das dos conjuntos de frutos com mais sementes do que cada uma destas duas categorias. Na árvore 110, em todos os conjuntos de tamanho de frutos que foram testados isoladamente, há taxas de infestação diferentes das verificadas nos totais de frutos com maior número de sementes.

Na figura 15 a e c, são apresentados gráficos setoriais que representam a infestação sofrida em cada categoria de frutos com um dado número de sementes. Nestes gráficos, o tamanho dos setores circulares representa o número de frutos com um determinado número de sementes, indicado externamente aos setores; a fração escura de cada setor representa a fração infestada dos frutos com aquele número de sementes. Tanto na árvore nº 102 (fig. 15a), como na nº 110 (fig. 15c), nota-se que a taxa de infestação, como regra geral, aumenta com o número de sementes dos frutos. Portanto, as diferenças nas taxas de infestação por R. stigma sofridas por cada categoria de fruto em relação aos frutos maiores, que são evidenciadas nos testes de independência, correspondem a uma maior infestação de frutos com maior número de sementes.

Em H. courbaril var. stilbocarpa, somente R. stigma (forma 1) apareceu como predador de maior importância, na etapa 1. A tabela 31 apresenta os testes de independência realizados com os dados de quatro árvores desta variedade. Os G totais para todas estas árvores indicam a existência de relação entre o número de sementes nos frutos e as taxas de infestação, da mesma forma como em H. stigonocarpa. As comparações das categorias isoladas de frutos, com os conjuntos de frutos com maior número de sementes, indicam que, em três destas árvores, os frutos com 1 semente foram infestados de forma diferencial por R. stigma; em uma destas árvores (nº 100), também os frutos de 2 sementes evidenciaram taxa de infestação distinta da dos frutos com mais sementes. Apenas na árvore 121, a partição de G indica um padrão distinto das demais; nesta árvore, somente os frutos com 3

sementes evidenciaram um ataque de intensidade distinta da sofrida pelos frutos com maior número de sementes.

Na figura 16a, o gráfico de distribuição de frutos com diferentes números de sementes, e das respectivas taxas de infestação, na árvore nº 100, indica que, da mesma forma que nas árvores de H. stigonocarpa, as maiores taxas de infestação incidem nos frutos com maior número de sementes. Na figura 16b, o gráfico representa as taxas de infestação em outra árvore de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 171), mostrando a drástica concentração da predação nos frutos maiores: embora 70% dos frutos na amostra contivessem de 1 a 5 sementes, toda a infestação está concentrada nos outros 30%, em frutos com 6 a 8 sementes.

Em H. intermedia, em todas as árvores examinadas, verificou-se a incidência conjunta de R. stigma (forma 3), e de C. aff. boucheri (ausente apenas na árvore M6). Adicionalmente, atuaram também como predadores de frutos na copa, Scolytidae e Phycitidae; no entanto, a participação de ambos estes predadores é demasiadamente esporádica e marginal para que seja possível testar a hipótese de infestação diferencial, nas coletas realizadas. Os dois curculionídeos, por sua vez, apresentam taxas de infestação relativamente altas, na maioria das árvores; assim, torna-se possível examinar, além da eventual infestação diferencial de frutos por cada um destes predadores, a existência de interação destas espécies.

A hipótese de interação entre R. stigma e C. aff. boucheri pode ser também verificada através do teste G de independência. Sendo rejeitada a hipótese de independência, infere-se a ocorrência seja de antagonismo (em qual caso uma ou ambas as espécies tenderiam a evitar frutos ocupados pela outra) ou de associação (em que a presença de uma das espécies favoreceria a presença da outra).

Por esta razão, nas árvores de H. intermedia foram aplicados testes trifatoriais de independência (tab. 32). Nestes testes, o G total calculado estima a probabilidade de

independência dos três fatores considerados (número de sementes dos frutos, e taxas de infestação respectivamente por R. stigma e por C. aff.boucheri). Assim, a hipótese nula deste teste propõe que os fatores considerados variam independentemente entre si. Além disto, a análise fornece o G correspondente à hipótese de independência de cada par destes fatores; finalmente, da mesma forma que nos testes bifatoriais, é possível efetuar a partição do G correspondente à relação de cada uma das taxas de infestação com as várias categorias de frutos, isoladamente. Nesta partição, foi empregado o mesmo critério dos testes bifatoriais.

Na tabela 32, verifica-se que apenas na árvore M3, em ambos os anos investigados (1976 e 1978), o G total não indica a rejeição da hipótese de independência dos três fatores. Nas demais, a hipótese é rejeitada ($p < 0,01$ ou $p < 0,001$). Examinando-se estas outras cinco árvores, nota-se em quatro delas (M2, M7, M8 e M9) que R. stigma apresentou diferenciação significativa de taxas de infestação (M7: $p < 0,01$; $p < 0,001$ nas demais). A partição das categorias de frutos indica que, nestas quatro árvores, R. stigma discriminou frutos com 1 semente em relação aos frutos maiores; apenas na árvore M8 aparece também a discriminação de frutos de 2 sementes em relação aos frutos maiores ($p < 0,05$).

Por sua vez, C. aff.boucheri apresenta também discriminação de frutos segundo o número de sementes, embora evidenciada em menos árvores (M3, M9 e M16). Em duas destas árvores, a partição indica discriminação de frutos de 1 e de 2 sementes, em relação aos frutos com números de sementes respectivamente maiores.

Em todas as árvores, o G referente à hipótese de independência de infestação pelos dois curculionídeos corresponde a uma probabilidade maior que 0,05. Assim, de acordo com estas análises, não há evidência de relação positiva ou negativa entre os dois predadores.

A figura 17 mostra a concentração da infestação por R. stigma e por C. aff.boucheri nos frutos com maiores números de

sementes nas árvores M2 e M8, tal como nas outras espécies de Hymenaea. Entretanto, na árvore M8, cujo número médio de sementes por fruto é maior, nota-se que a diferença na taxa de infestação de frutos de 1 e 2 sementes em relação aos frutos maiores é mais evidente que na árvore M2; esta, tendo menor média de sementes por fruto, apresenta uma diferença evidente apenas entre frutos de 1 semente e os demais. Isto permite depreender que a magnitude da diferença de taxas de infestação em frutos com números de sementes distintos, será alterada com a distribuição de sementes nos frutos da árvore. Assim, sugere-se que as diferentes intensidades de discriminação de categorias de frutos, evidenciadas pelos testes de independência, podem estar relacionadas com as diversas distribuições de sementes nos frutos das árvores examinadas; ou seja, a manifestação da preferência de R. stigma e de C. aff. boucheri por frutos maiores para oviposição, parece depender da oferta de frutos com diferentes números de sementes, na frutificação. Esta interpretação é também reforçada pelo fato de 3 das 7 coletas de H. intermedia terem apresentado interação trifatorial significativa ($p < 0,05$), o que indica que o grau de interação de cada dois dos fatores considerados varia com a magnitude do terceiro.

Finalmente, deve-se notar que estas análises são todas referentes às taxas de infestação de frutos com diferentes números de sementes, e não às taxas de predação das próprias sementes. Para esclarecer melhor o efeito seletivo representado pela infestação diferencial dos frutos, as figuras 15 a 17 apresentam, à direita dos gráficos referentes aos frutos, outros gráficos referentes às taxas de predação das sementes, destas mesmas coletas. A estrutura destes gráficos é idêntica aos dos frutos, mas a informação apresentada é distinta. Nos gráficos de sementes, os setores representam as percentagens das sementes que estão contidas em frutos com diferentes números de sementes; a parcela escura indica a proporção das sementes em cada classe que sofreram predação. Assim, estes gráficos mostram o efeito exercido

pela infestação diferencial de frutos nas taxas de mortalidade das sementes. No entanto, isto envolve também a influência da predação parcial das sementes nos frutos infestados. Uma vez que, em frutos infestados de mais de 1 semente, a predação não atinge sempre todas as sementes contidas no fruto, a percentagem de sementes mortas em frutos de diferentes números de sementes é também afetada por qualquer variação na proporção de sementes efetivamente predadas em cada fruto infestado. Ainda assim, verifica-se que a tendência geral dos gráficos de predação de sementes é de acompanhar as diferenças de infestação entre as várias categorias de frutos, embora com menor intensidade. A árvore nº 100 é um caso mais extremo, em que as diferenças de infestação de frutos de diferentes números de sementes (fig. 16a), não se refletem em maiores taxas de mortalidade dos conjuntos de sementes dos frutos mais infestados (fig. 16b). Entretanto, esta discrepância não se manifesta nas demais árvores representadas. Cabe considerar também que os furos de eclosão, nos frutos infestados, representam um risco adicional para as sementes ilesas destes frutos, e a mortalidade subsequente não está incluída nestes gráficos. Assim, de modo geral, os gráficos de predação de sementes indicam que a infestação de frutos por R. stigma e por C. aff. boucheri também resulta em mortalidade diferencial das sementes, de acordo com o número de sementes dos frutos em que estão contidas.

d) Diferenciação em Rhinochenus stigma.

Pelos dados expostos, R. stigma demonstra ter um papel primordial entre os predadores de semente das várias espécies de Hymenaea que foram investigadas. Entretanto, as diferenças entre as diversas formas de R. stigma persistem como problema à parte, especialmente em relação às formas 1 e 6, que apresentam simpatria geográfica extensa. As tabelas 8 a 11 mostram que, embora ambas as formas ocorram em mesmas localidades, a forma 1 aparece associada a H. courbaril var. stilbocarpa, e a forma 6

a H. stigonocarpa. Excetua-se as ocorrências de ambas as formas em H. courbaril var. courbaril (tab. 10), que entretanto são demasiadamente esparsas e geograficamente distanciadas para alterar sensivelmente este padrão geral.

Entre outras comparações destas duas formas de R. stigma, foi examinada a quantidade de alimento necessário para o desenvolvimento de suas larvas. Para este estudo, foram utilizadas sementes de uma árvore de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 100), predadas por R. stigma forma 1, e de uma árvore de H. stigonocarpa (nº 110) predadas por R. stigma forma 6. Devido à grande variação de peso individual de sementes, a utilização de pesos médios de sementes predadas e não predadas, para estimar a quantidade de semente consumida pelas larvas, fornece uma estimativa precária. Além disto, há a possibilidade das larvas ocuparem preferencialmente sementes maiores; caso isto ocorra, os conjuntos de sementes predadas e não predadas teriam pesos médios distintos.

Para contornar esta dificuldade, foi também medido o volume das sementes, de maneira direta (no caso das sementes intactas) e através da recomposição da forma original das sementes predadas com a premissa que o peso é uma função linear de volume. Os detalhes do procedimento seguido estão na seção 3.3. Obtidos o peso fresco e o volume de sementes não predadas ou predadas por uma ou mais larvas, foram feitas regressões lineares dos volumes sobre os pesos das sementes.

Na figura 18 são apresentadas as regressões e as suas equações, para a alimentação de R. stigma forma 1 em sementes de H. courbaril var. stilbocarpa. Nesta espécie, foi possível efetuar regressões para sementes intactas, e para sementes predadas por 1 e por 3 larvas. Na figura 19, apresentam-se as regressões referentes às sementes intactas de H. stigonocarpa e às predadas por 1, 2 ou 3 larvas de R. stigma forma 6. Por estas figuras, pode-se verificar (pela proporcionalidade das distâncias entre as retas de regressão) que a quantidade de semente consumida por cada larva não se altera sensivelmente com a presença de outras larvas na mesma

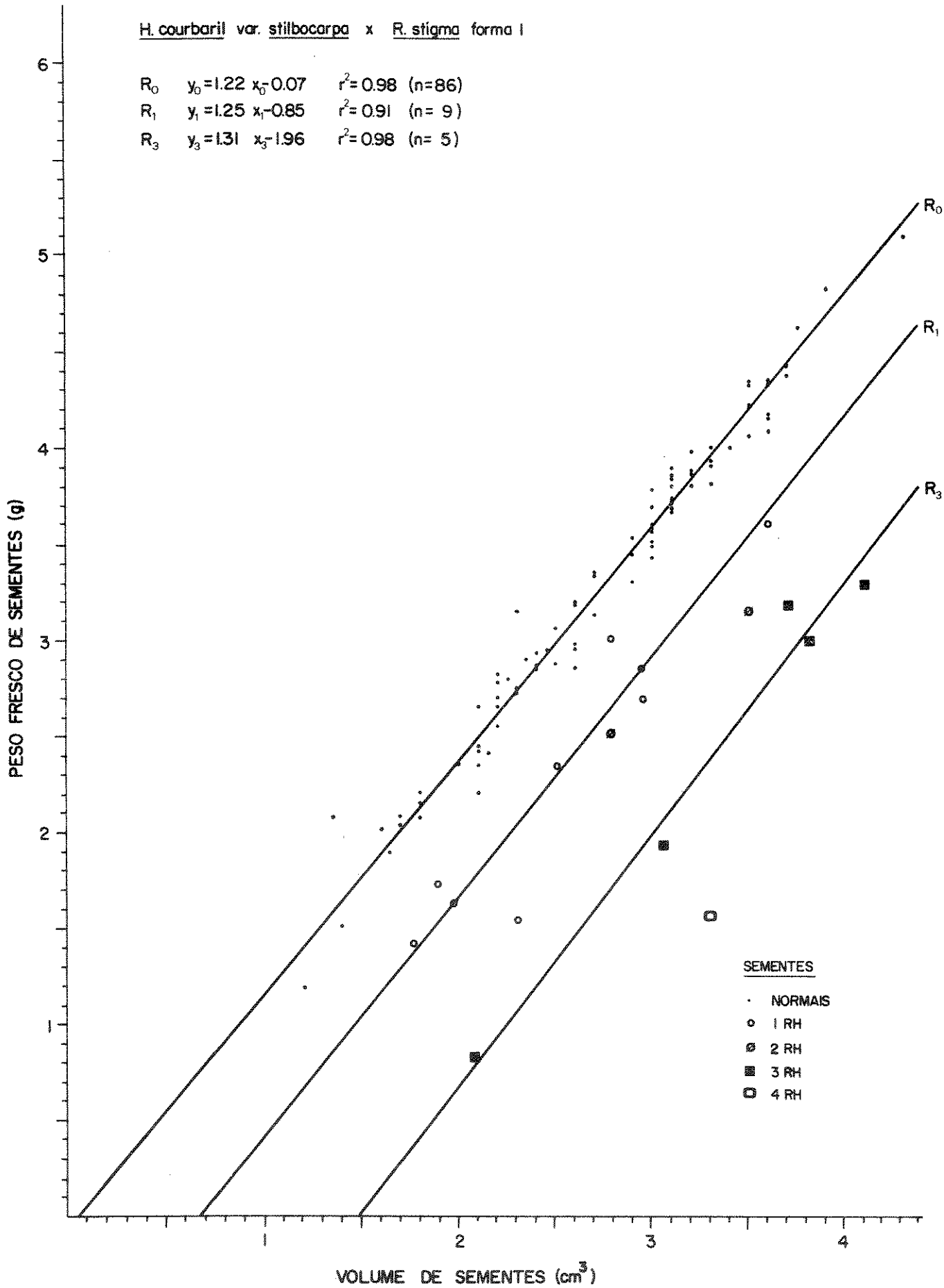


FIGURA 18: Regressões lineares de volumes e pesos frescos de sementes de H. courbaril var. stilbocarpa (nº 100), normais (R_0), predadas por uma (R_1) ou por três (R_3) larvas de R. stigma forma I.

H. stigonocarpa x R. stigma forma 6

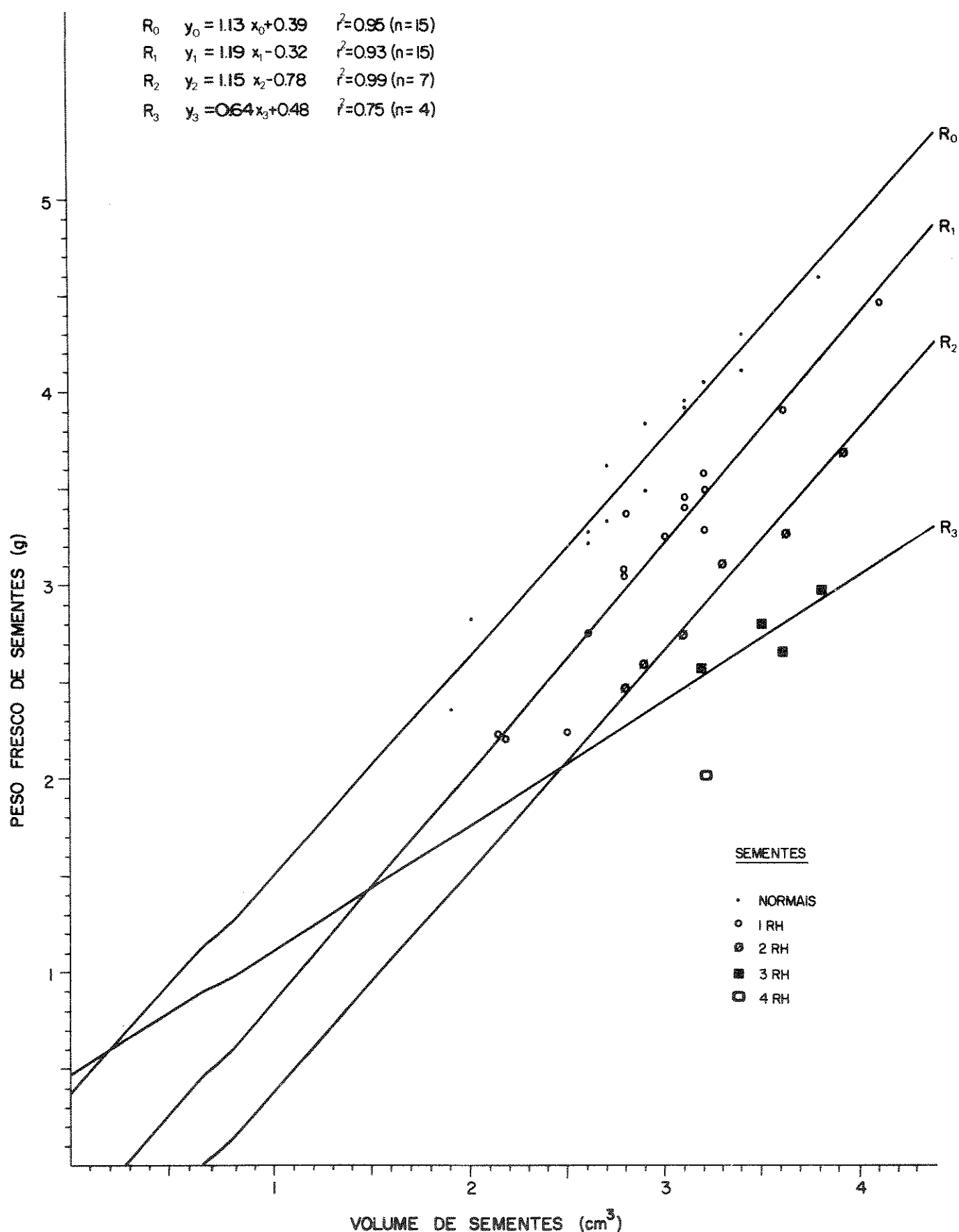


FIGURA 19: Regressões lineares de volumes e pesos frescos de sementes de H. stigonocarpa (nº 110), normais (R_0), predadas por uma (R_1), por duas (R_2) ou por três (R_3) larvas de R. stigma forma 6.

semente. Assim, a quantidade de semente consumida por cada larva é razoavelmente constante. Comparando as duas figuras, e as respectivas regressões, pode-se estimar o consumo médio de uma larva de R. stigma forma 1 em cerca de 0,7 g, ao passo que as larvas da forma 6 demandam cerca de 0,5 g de semente para seu pleno desenvolvimento. Assim, uma semente de H. courbaril var. stilbocarpa pode sustentar um máximo de 4 larvas de R. stigma forma 1. A forma 6 pode desenvolver um máximo de 7 larvas em uma semente de H. stigonocarpa; evidentemente, estes máximos variam em função também dos tamanhos das sementes.

Neste sentido, a forma 6 de R. stigma demonstra uma maior eficiência potencial de aproveitamento, em termos numéricos, das sementes de H. stigonocarpa, do que a forma 1 das sementes de H. courbaril var. stilbocarpa. Esta maior eficiência numérica correlaciona-se facilmente com o menor tamanho médio dos indivíduos da forma 6, comparados aos da forma 1 (fig. 11).

5. DISCUSSÃO

5.1 Padrões adaptativos nos predadores de sementes de Hymenaea.

As observações sobre a biologia dos insetos associados a frutos e sementes de Hymenaea, permitem a separação destas espécies de insetos em grupos funcionalmente distintos (seção 4.5). Nesta seção, serão discutidas algumas características verificadas em cada um destes grupos, e o seu eventual padrão adaptativo.

A principal separação estabelecida no presente estudo, distingue a infestação de frutos na copa da que ocorre após a queda dos frutos. Uma divisão análoga é feita por Slater (1972) nos hemípteros ligeídeos especializados em predarem sementes de figos; parte das espécies destes hemípteros ataca os frutos somente na árvore, enquanto que outras espécies predam apenas sementes em frutos caídos. Janzen (1975c) indica uma separação semelhante entre dois bruquídeos que predam sementes de Guazuma ulmifolia.

No caso de Hymenaea, podemos inferir que diversos benefícios são auferidos pelos insetos que infestam os frutos ainda na árvore. Entre estes, destacam-se :

- 1) o conjunto de frutos e sementes à sua disposição não é afetado pela atividade de mamíferos dispersores; ao contrário, no solo, a quantidade de frutos disponíveis é fortemente dependente da intensidade e velocidade com que os mamíferos abrem ou removem frutos;
- 2) o risco de predação dos estádios larvais, enquanto os frutos estão na árvore, é menor do que em frutos no solo; no caso destes últimos, há risco de predação pelos próprios mamíferos que abrem os frutos, e em frutos já perfurados há também o risco de ataque pelos numerosos predadores de solo, especialmente formigas e besouros;

3) na copa, os frutos formam um conjunto concentrado (em termos espaciais), e homogêneo (em termos de microclima e qualidade nutricional); a concentração dos recursos aumenta a conspicuidade do conjunto (a "apparency" de Feeny, 1976), o que permite que os insetos os localizem com maior facilidade na comunidade, e também permite diminuir o tempo gasto no deslocamento entre frutos, para oviposição. No solo, os frutos estão dispersos sobre uma maior área, e seu estado interno é menos previsível, variando em função da cobertura vegetal, insolação, umidade de solo e ação de uma variedade de organismos, notadamente saúvas, cupins e fungos.

Uma séria dificuldade enfrentada pelos predadores de copa certamente é a limitação da disponibilidade de frutos, no tempo. Embora os frutos permaneçam de 8 a 10 meses na copa, apenas nos últimos dois meses as sementes são aproveitáveis pelas larvas (seção 4.3a). Esta escassez no tempo é mais acentuada em populações de árvores que frutificam a intervalos plurianuais, como H. courbaril var. courbaril na Costa Rica (Janzen, 1975a, 1978), H. intermedia em Manaus (Araujo, 1970; J.G. Palmer, com. pess.), e H. courbaril var. stilbocarpa no interior de matas secas e ciliares em São Paulo e Minas Gerais (obs. pess.).

O maior benefício auferido pelos predadores que atacam frutos no solo é justamente a menor restrição temporal a que estão sujeitos. Ao contrário da situação na copa, no solo a permanência dos frutos é indefinida, dependendo primordialmente da eficiência de abertura e remoção dos frutos, pelos mamíferos. Abstraindo-se o efeito destes últimos, não há nenhuma forte limitação de tempo para a utilização dos frutos e sementes. Em consequência, o ataque aos frutos no solo possibilita:

- a) o aproveitamento contínuo e progressivo do conjunto de recursos disponíveis, inclusive por gerações sucessivas;
- b) o uso prolongado destes frutos que permite reduzir ou até eliminar a descontinuidade entre as frutificações de cada árvore (embora a quantidade de recursos diminua progressivamente no decorrer do tempo, nos intervalos de uma a outra frutificação).

No contexto desta apreciação, situam-se certas características observadas nos insetos predadores de sementes de Hymenaea:

1) A sincronização de desenvolvimento larval é, em grande parte, condicionada pela limitação do período de tempo no qual as sementes de Hymenaea são aproveitáveis. Como exceção consta R. maculipes, em função de sua capacidade de alimentar-se, ao menos parcialmente, de polpa. Em R. stigma e C. aff. boucheri, esta sincronização deve ser reforçada por diminuir o risco de predação nas formas imaturas. Isto porque, caso não haja sincronização, o furo de eclosão do primeiro adulto formado permite o acesso de insetos predadores ao interior do fruto, o que compromete os demais indivíduos - larvas e pupas - existentes no fruto. Neste sentido, nota-se que tanto R. stigma quanto C. aff. boucheri não apresentam comportamentos ou estruturas de defesa em suas formas imaturas; as larvas são pouco móveis e empupam em cavidades parcialmente abertas nas sementes, sem nenhum casulo de proteção. De modo análogo, pode-se inferir a menor aptidão de fêmeas que não discriminem frutos já infestados (com ovos ou larvas de outras fêmeas ou seus próprios), uma vez que sua progênie estará defasada das primeiras larvas, tornando-se vulneráveis quando os adultos da primeira postura abrirem seus furos de eclosão. Em R. maculipes, a sincronização intra-fruto não vem ao caso, uma vez que há apenas uma larva por fruto infestado.

Os Phycitidae enfrentam um problema adicional, uma vez que os adultos são incapazes de sair de frutos íntegros por conta própria. Cabe portanto às lagartas prover um furo de eclosão antes de empuparem, o que torna as pupas vulneráveis a predação ou a parasitismo. Nota-se, entretanto, que as lagartas de Phycitidae são bastante ágeis, e que as pupas são envoltas em um espesso emaranhado de fios que deve conferir-lhes ao menos proteção parcial; além disto, o próprio furo de eclosão é vedado com um tecido compacto e particularmente resistente.

2) Nos frutos de solo, o acesso de predadores ou de parasitas é facilitado pela maior incidência de furos de eclosão, sejam decorrentes dos predadores de frutos na copa (etapa 1), ou dos próprios predadores de solo (etapa 2), particularmente de Microscapus hymenaeae. Quanto a este risco de predação ou parasitismo, nota-se que os maiores coleópteros que se desenvolvem em frutos e sementes no solo - M. hymenaeae, Spermologus e Anobiidae - empupam em casulos resistentes. Para M. hymenaeae, além da proteção contra ataques às pupas, estes casulos podem fornecer um local particularmente favorável à permanência mais prolongada dos adultos (envolvendo ou não uma diapausa propriamente dita), nos intervalos entre os períodos de frutificação.

3) Janzen (com. pess. em Whitehead, 1976) chamou a atenção sobre as semelhanças entre as colorações de Rhinochenus e do conteúdo dos frutos. R. transversalis tem os élitros amarelados, da cor da polpa em frutos recém-amadurecidos; as máculas elitrais e o pronoto têm o tom vermelho-castanho da testa das sementes. R. stigma, na Costa Rica (forma 5) tem os élitros cinza-pardos, mais ou menos escuros, e variegados com manchas brancas; como Janzen notou, os frutos infestados por esta espécie têm a polpa escurecida e manchada, o que provavelmente é devido ao ressecamento precoce da polpa nestes frutos. Janzen sugere que as colorações de ambas as espécies são crípticas nos frutos que infestam, o que lhes permite escapar à detecção pelos mamíferos que abrem os frutos; neste sentido, Janzen acrescenta que imediatamente após a abertura dos frutos, os Rhinochenus permanecem em tanatose, e após um curto intervalo de tempo fogem rapidamente do fruto.

As observações sobre os curculionídeos que infestam os frutos de Hymenaea no Brasil reforçam a suposição de que sua coloração seja críptica no contexto visual próprio dos frutos em que usualmente são encontrados. Em relação aos R. stigma de mata (formas 1 e 3), nota-se que ambos apresentam a coloração padrão (Whitehead, 1976) para Rhinochenus: élitros amarelos, e

pronoto e máculas elitrais vermelho-castanhos. Os frutos infestados por estas formas não apresentam polpa escurecida e manchada (como os infestados por R. stigma forma 5), e a cor dos élitros corresponde à cor da polpa fresca em frutos recentemente caídos. Deve-se notar que, ao contrário da forma 5 em H. courbaril na Costa Rica, todas as formas investigadas no presente estudo perfuram os frutos para abandoná-los. Assim, o envelhecimento e ressecamento da polpa em frutos infestados pelas formas 1 e 3 é mínimo, comparado ao estado da polpa nos frutos em que se encontram adultos da forma 5, uma vez que estes últimos permanecem nos frutos até que um agente externo os libere; portanto, em cada um destes casos a cor dos élitros corresponde à cor da polpa nas condições usuais dos frutos em que os adultos destas formas são encontrados.

O padrão de cor da forma 6 de R. stigma, que varia do cinza ao negro, com manchas irregulares, é fortemente divergente da coloração das formas 1 e 3, e frequentemente indistinguível da forma 5. Entretanto, a forma 6 ocorre unicamente em H. stigonocarpa, no cerrado. Nos frutos infestados pela forma 6, da mesma maneira que nos frutos de H. courbaril infestados pela forma 5 na América Central, a polpa em geral apresenta-se escurecida e irregularmente manchada. Este escurecimento, mais uma vez, relaciona-se com o ressecamento da polpa, que pode ser acelerado pela maior insolação incidente nos frutos caídos no cerrado. Além disto, a infestação usual por M. hymenaeae de frutos no cerrado, contribui para a rápida mudança de cor da polpa dos frutos, após sua queda. De qualquer modo, também no caso de R. stigma forma 6 mantém-se a correlação do padrão de coloração dos adultos com a cor da polpa dos frutos que infestam.

A coloração de R. maculipes é irregular, embora as duas cores existentes nos élitros sejam as mesmas cores da coloração padrão de Rhinochenus. Os frutos infestados por esta espécie têm a polpa com textura mais fibrosa e grosseira, e a irregularidade do padrão de R. maculipes aproxima-se visualmente desta textura.

Por último, R. cinereopunctatus tem a cor amarelo-pálida de polpa fresca em frutos de mata, com máculas elitrais quase obsoletas; as duas ocorrências desta espécie, no presente estudo, são de H. courbaril var. courbaril em mata, o que sustenta a relação da cor da polpa nos frutos infestados com a cor dos adultos desta espécie.

A coloração de Microscapus hymenaeae, negra com faixas e manchas brancas, mantém-se em uma ampla extensão geográfica, e em ambientes e hospedeiros diferentes. A infestação por esta espécie resulta em frutos com conteúdo pulverulento e escuro e com fragmentos claros, em função do consumo da polpa, cujos restos misturam-se às fezes das larvas; este aspecto é particularmente evidente em frutos de H. stigonocarpa em cerrado, mas também é usual nos frutos de H. courbaril var. stilbocarpa, em mata. O efeito críptico da coloração dos adultos de M. hymenaeae é flagrante dentro dos frutos infestados, e reforçado em função da prolongada tanatose destes adultos quando os frutos são abertos. Spermologus tem coloração uniformemente escura; porém, como este curculionídeo empupa dentro de sementes, em casulos, e as abandona tão logo termina a metamorfose, não se deve esperar qualquer vantagem de uma eventual correlação entre sua coloração e a do conteúdo dos frutos.

Falta, entretanto, a comprovação direta da vantagem de coloração críptica para estes curculionídeos. Tal evidência deveria, por um lado, comprovar a incidência de predação sobre os curculionídeos adultos que estejam dentro dos frutos; por outro lado, deveria também demonstrar experimentalmente que a coloração críptica diminui o risco de detecção pelos predadores, quando estes abrem os frutos. Uma vez que a incidência de predação seja constatada, entretanto, pode-se supor que a correspondência da coloração dos curculionídeos com a do conteúdo dos frutos deve diminuir o risco de serem localizados imediatamente após a abertura dos frutos. Neste sentido, a abertura dos frutos em grandes quantidades por mamíferos, em comunidades pouco

perturbadas na Costa Rica e na Amazônia, fornece circunstâncias em que qualquer inseto incidentalmente presente nos frutos pode ser consumido pelos mamíferos. Além disto, à medida que os frutos permanecem no solo, sua casca amolece e torna-se progressivamente mais friável, o que é especialmente notado em frutos de H. stigonocarpa; Heringer e Ferreira (1975) mencionam a presença de aves (perdizes, codornas, nhambus) em busca de insetos nos frutos desta espécie, em particular a partir do término da frutificação. Estas aves poderiam responder pelo risco de predação incorrido por adultos de curculionídeos, especialmente de M. hymenaeae, presentes nos frutos velhos.

5.2 Variação e interações em *Rhinochenus*.

Nas coletas realizadas, os espécimes de *Rhinochenus stigma* foram classificados segundo as formas caracterizadas por Whitehead (1976). Três das seis formas de Whitehead estão presentes nestas coletas, e de fato representam, em conjunto, a espécie predadora mais constante nos frutos examinados. De modo geral, os indivíduos coletados enquadram-se com segurança em uma destas formas, com exceção dos indivíduos provenientes do norte do Mato Grosso do Norte (seção 4.3a). Estes indivíduos são intermediários entre as formas 3 e 6 de Whitehead, correspondendo presumivelmente à sua forma 4. Para Whitehead (1976), o fato das características morfológicas da forma 4 serem intermediárias entre as formas 3 e 6, é tomado como evidência da co-especificidade destas três formas. Entretanto, os indivíduos de sua forma 4 são procedentes do norte da América do Sul; portanto, geograficamente a forma 4 não se situa entre a forma 3 (amazônica) e a forma 6 (centro-brasileira). Os indivíduos matogrossenses aqui referidos representam melhor evidência para a co-especificidade suposta por Whitehead, uma vez que tanto morfológica quanto geograficamente ocupam uma posição intermediária entre as formas 3 e 6.

Já para as formas 1 e 6, as coletas examinadas fornecem evidências indicativas de isolamento reprodutivo. As tabelas 17 e 18 mostram que a forma 1 apareceu sempre em H. courbaril var. stilbocarpa (com exceção da árvore nº 115 - Parque do Rio Doce, MG, aqui tratada como H. courbaril var. courbaril). Por outro lado, somente a forma 6 foi encontrada nas coletas de H. stigonocarpa (tab. 19), e esta forma apareceu adicionalmente apenas em H. courbaril var. courbaril em Mato Grosso (tab. 18). Assim, nas áreas de simpatria destas duas formas - principalmente em Minas Gerais - a forma 1 ocorre em H. courbaril var. stilbocarpa, e a forma 6 em H. stigonocarpa. Em nenhum caso foi encontrado qualquer indivíduo morfológicamente intermediário entre as duas formas.

Explicar este isolamento não é tão simples quanto a diferença de hospedeiros sugere, uma vez que a própria especialização de hospedeiros não é facilmente explicável. Não há diferenças morfológicas ou químicas óbvias entre os frutos de H. courbaril var. stilbocarpa e H. stigonocarpa. Diferenças físicas e bióticas entre matas semidecíduas ou ciliares, e cerrado - habitados respectivamente pelas duas espécies de Hymenaea - parecem mais plausíveis para justificar a especialização das duas formas de R. stigma. Segundo tal argumento, a vicariância das duas formas de R. stigma seguiria diretamente a vicariância das espécies de Hymenaea. Para isto é necessário supor a diferenciação de mecanismos comportamentais ou fisiológicos próprios a cada uma das formas de R. stigma, relacionados, por exemplo, com diferenças microclimáticas entre cerrado e mata, ou com as diferentes alturas em que os frutos estão presentes nas duas espécies de Hymenaea. Caso tais mecanismos estejam envolvidos na diferenciação das formas 1 e 6, devem ter sido suficientemente compensadores, em termos seletivos, para justificar o rigor com que se manifestam atualmente. Além disto, é necessário supor algum indicador particular que demarque as duas espécies de Hymenaea; do contrário, torna-se difícil compreender a ausência da forma 6 mesmo em árvores

isoladas de H. courbaril var. stilbocarpa, cujos habitats atuais, tais como pastos abandonados, assemelham-se mais a cerrado do que a matas (cf. árvores 100, 106, 109). Neste sentido, também a frutificação anual (usual nas árvores isoladas de H. courbaril var. stilbocarpa) aproxima as duas espécies, ao contrário dos indivíduos em matas, que frutificam a intervalos plurianuais. No entanto, o isolamento de indivíduos de H. courbaril var. stilbocarpa, de modo geral pode ser atribuído à devastação humana, devendo ter ocorrido mais raramente no passado.

Se considerarmos as populações das duas espécies de Hymenaea em circunstâncias menos perturbadas, H. courbaril var. stilbocarpa apresenta frutificações grandes, a intervalos plurianuais quase inteiramente sincronizados, a nível local; já as frutificações de H. stigonocarpa são sensivelmente menores, mas ocorrem anualmente. Assim, poderíamos esperar, no caso do predador de H. courbaril var. stilbocarpa, seleção para indivíduos de maior longevidade, fecundidade, e mobilidade entre árvores. Nos predadores de H. stigonocarpa, a frutificação anual permite a continuidade, de ano a ano, da colonização de uma árvore ou de um conjunto próximo de árvores; por outro lado, em tais condições, pode-se esperar uma forte seleção seja pela ocupação tão precoce quanto possível dos frutos, seja pela utilização mais econômica do volume de recursos representado pela frutificação. Neste sentido, nota-se que o menor tamanho de indivíduos da forma 6 corresponde a um aproveitamento mais eficiente de seu recurso, em termos de adultos produzidos por unidade (de peso ou número) de semente, do que a forma 1 (cf. seção 4.7), embora a esta redução de tamanho possa corresponder uma redução em longevidade média (Southwood, 1976).

Assim, as diferenças de fenologia, estrutura populacional e tamanho de frutificação entre H. stigonocarpa e H. courbaril var. stilbocarpa são aqui sugeridas como causas para a origem ou a manutenção de diferenciação das formas 1 e 6 de R. stigma, apesar da extensa simpatria de suas respectivas árvores hospedeiras.

Por outro lado, a forma 2, que não foi encontrada no presente estudo, mostra-se geograficamente contínua com a forma 1 ao sul, e com a forma 3 ao norte de sua distribuição (Whitehead, 1976). As diferenças que distinguem a forma 2 das formas 1 e 3 não são tão marcantes e constantes quanto as que separam as formas 1 e 6. Consequentemente, não há atualmente evidências que sustentem a consideração da forma 2 como distinta, e reprodutivamente isolada das formas 1 ou 3.

Assim, os dados atualmente disponíveis sugerem que existe continuidade geográfica e reprodutiva entre as formas 1 e 2, 2 e 3, e 3 e 6; por outro lado, existe descontinuidade reprodutiva entre as formas 1 e 6, embora com superposição geográfica considerável. Assim, R. stigma pode ser caracterizada como constituída por um anel de raças geográficas, que é interrompido entre as formas 1 e 6. Este anel apresenta uma ramificação, composta das formas 4 (ao norte da América do Sul) e 5 (principalmente na América Central).

Em termos comportamentais, a forma 5 demonstra ser um caso extremo em relação às demais formas de R. stigma que foram investigadas, por ser a única cujos adultos mostram-se incapazes de perfurar os frutos em que se desenvolveram, para abandoná-los, por conta própria. Embora muitas coletas das outras formas de R. stigma contivessem adultos que não chegaram a perfurar os frutos, em todos estes casos houve outros adultos, nas mesmas coletas, que perfuraram e abandonaram os frutos normalmente. Assim, a incapacidade de abandonar autonomamente os frutos em que se desenvolvem, parece ser realmente restrita às populações centro-americanas da forma 5.

Em relação a R. maculipes deve-se notar que Whitehead (1976), ao descrever esta espécie, baseou-se em poucos espécimes provenientes de Mato Grosso (Chapada dos Guimarães), e Pará (Santarém), e supôs que esta espécie fosse predadora de H. courbaril. Entretanto, pelo presente estudo verifica-se que R. maculipes tem distribuição mais ampla (tab. 19), e que foi

encontrado sempre em H. stigonocarpa. Por outro lado, Whitehead (com. pess.) encontrou algumas diferenças entre os espécimes aqui relatados, e os tipos de sua espécie; além disto, ao menos o parátipo de R. maculipes proveniente de Santarém deve ser originário de outra espécie de Hymenaea, uma vez que esta localidade está fora da distribuição conhecida de H. stigonocarpa (Lee e Langenheim, 1975). Assim, é possível que R. maculipes esteja também associado a outras espécies além de H. stigonocarpa, em certas regiões, podendo inclusive apresentar diferenciações morfológicas correspondentes. No entanto, no âmbito do presente estudo, R. maculipes ocorre sempre em H. stigonocarpa, em localidades distintas de Minas Gerais.

Consequentemente, outro ponto a ser considerado diz respeito às relações entre R. maculipes e R. stigma (forma 6), uma vez que ambas ocorrem extensamente em H. stigonocarpa (tab.19). R. maculipes foi a única espécie encontrada nas localidades de maior altitude, em campos cerrados esparsos (Alpinópolis e Serra do Cipô), mas apareceu também em Araxá, a pequena distância e à mesma altitude de Perdizes, onde ocorre R. stigma. Assim, as duas espécies não foram encontradas juntas em nenhuma frutificação, mas a proximidade e semelhança das duas últimas localidades referidas leva a crer que, ao menos ocasionalmente, ambas as espécies devem ter contato. Portanto, surge a questão porque estas espécies não ocorrem juntas; caso contrário, quais seriam as consequências esperadas em sua co-ocorrência, a partir dos dados existentes sobre estas espécies.

Neste sentido, chama a atenção que a eficiência de utilização de sementes por R. stigma pode chegar a ser até cerca de 50 vezes maior (frutos de 10 sementes, média de 5 larvas por semente) que a de R. maculipes (1 larva por fruto, para qualquer número de sementes). Assim, em condições de competição direta pela apropriação de frutos, R. maculipes deveria ser levado à extinção local em poucos anos por R. stigma. No entanto, R. maculipes é capaz de ocupar os frutos antes de R. stigma, por

poder desenvolver-se em frutos com sementes ainda em formação (seção 4.3a). Assim, o acesso antecipado ao conjunto de recursos evitaria que R. maculipes disputasse diretamente com R. stigma a apropriação de cada fruto particular, em que presumivelmente seria desfavorecido perante o maior número de adultos que R. stigma pode produzir em cada fruto infestado.

A relação entre R. stigma forma 6 e R. maculipes, em H. stigonocarpa, em muitos sentidos é equivalente à de R. stigma forma 5 com R. transversalis (de comportamento idêntico a R. maculipes), em H. courbaril var. courbaril na Costa Rica (Janzen, 1974a, 1975a, 1978). No entanto, Janzen (1978) supõe que a oviposição e o desenvolvimento larval de ambas as espécies sejam sincrônicos, e que as larvas de R. transversalis consomem inteiramente as sementes que presumivelmente contenham larvas de R. stigma, no mesmo fruto. Janzen (1974a) acredita que, em condições não perturbadas, R. stigma seja mais abundante que R. transversalis; mas, devido ao progressivo desaparecimento dos mamíferos (principalmente cotias), necessários para liberar os R. stigma adultos dos frutos, em condições de maior perturbação ocorre alta mortalidade de adultos de R. stigma nos frutos inteiros; consequentemente, R. transversalis está se tornando mais abundante que R. stigma, o qual poderá inclusive tornar-se localmente extinto (Janzen, 1974a).

A explicação acima exposta para a possível relação entre R. stigma forma 6 e R. maculipes, é também aplicável à relação de R. stigma forma 5 com R. transversalis na Costa Rica. As sementes de H. courbaril var. courbaril frequentemente apresentam menor volume de cotilédones, quando predadas por R. transversalis (como R. maculipes, cf. seção 4.3a). Além disto, é sugestivo que, em coletas de frutificações maduras em que ambas as espécies estão presentes, R. transversalis ou já abandonou o fruto ou, embora ainda presente, já está adulto; enquanto isto, R. stigma frequentemente encontra-se nos últimos estádios larvais ou empupado. A defasagem média entre o desenvolvimento das duas espécies

ou é devida a um desenvolvimento mais veloz de R. transversalis, caso Janzen esteja correto em supor que a oviposição de ambas as espécies é sincrônica; ou então a oviposição e o desenvolvimento de R. transversalis antecipam R. stigma em cerca de um mês, em média. O aspecto dos frutos predados por R. transversalis apóia a segunda hipótese; caso seja correta, pode-se também supor que a provável seleção intensa em R. stigma contra a oviposição excessiva em frutos de conteúdo nutritivo limitado, opere também contra a oviposição em frutos pré-ocupados por R. transversalis, devido ao alto risco de falta de sementes adequadas ao desenvolvimento de suas larvas em tais frutos. Assim, não é necessário supor, como Janzen (1978), que as larvas de R. transversalis eliminem as larvas de R. stigma nos frutos co-ocupados por ambas. Quanto a esta última suposição, cumpre também mencionar que Janzen a postulou como mecanismo de defesa de R. transversalis; como esta espécie empupa na polpa, estaria sujeita à destruição por adultos de R. stigma (mais protegidas por empuparem na semente). Entretanto, como a época de eclosão dos adultos de R. transversalis usualmente antecipa a de R. stigma, mesmo havendo infestação simultânea este risco seria remoto.

5.3 Significado da escolha de frutos.

Na seção 4.6, mostrou-se que algumas das espécies predadoras que infestam frutos na copa, infestam preferencialmente frutos maiores; ao passo que outras espécies predadoras não evidenciam tal preferência. No primeiro caso, incluem-se Rhinochenus stigma (em suas várias formas e hospedeiros), e Conotrachelus aff. boucheri em H. intermedia. Estes dois curculionídeos são especializados em Hymenaea, e colocam um ou mais ovos em cada fruto. No segundo caso, enquadram-se R. maculipes, que sempre desenvolve uma larva por fruto, e os Phycitidae, para os quais Hymenaea deve ser apenas um dos vários hospedeiros que presumivelmente

utiliza, em qualquer comunidade.

A preferência de predadores por frutos maiores pode ser considerada como uma adaptação relacionada com o aproveitamento do conjunto de frutos produzidos em cada árvore em cada frutificação. As larvas de curculionídeos são incapazes de deslocar-se de um fruto para outro; assim, a distribuição de larvas de frutos é inteiramente dependente da distribuição de ovos efetuada pelas fêmeas. Portanto, uma vez que cada fruto é uma unidade discreta de recursos, e que as larvas são incapazes de locomover-se entre tais unidades, a distribuição de ovos pode ser crítica para o sucesso reprodutivo dos predadores. Devido à sincronização no desenvolvimento das larvas, parece claro que qualquer excedente de larvas em um mesmo fruto compromete o desenvolvimento de todas elas, uma vez que o alimento somente se tornará escasso quando todas elas atingirem os últimos estádios larvais.

Espera-se, portanto, que a distribuição de ovos de predadores em frutos seja limitada devido à seleção contra o superpovoamento larval. Isto pode envolver mecanismos de identificação e evitação de frutos já infestados, como também a regulação do número de ovos em relação ao número de sementes, em cada fruto infestado. Outra maneira de limitar o número de larvas por fruto, é através de canibalismo larval, como é relatado para bruquídeos em Scheelea (Wilson e Janzen, 1972). A preferência de frutos maiores para oviposição parece ser parte de uma estratégia adaptativa respectiva ao uso de unidades discretas que contêm quantidades variáveis de recursos, como em Hymenaea.

A ausência de preferência por frutos maiores em R. maculipes explica-se facilmente pela sua limitação rígida a uma larva por fruto, o que representa uma maneira alternativa de evitar o risco de falta de alimento para as larvas. Também esta estratégia implica em algum mecanismo de evitação de frutos já infestados. Entretanto, como R. maculipes nivela por baixo sua postura em cada fruto, em média está sub-utilizando o volume de recursos em cada fruto; assim, não obstante a garantia de

não-esgotamento de alimento para as larvas, R. maculipes é menos eficiente na utilização de cada fruto como unidade de recurso do que R. stigma ou C. aff. boucheri.

Nos Phycitidae, explica-se a ausência de escolha de tamanho de frutos, em função de sua provável utilização de outras espécies de hospedeiros. Como um grupo de predadores mais generalistas, não se espera que estas espécies respondam às características particulares de um hospedeiro em especial; entretanto, é possível que a polifagia nestes microlepidópteros seja menos ampla do que a literatura indica (Silva et al., 1968; Kimball, 1965), dada a possibilidade de diferenciação de populações especializadas em hospedeiros diversos, sem ser acompanhada de diferenciação morfológica como foi verificado por exemplo em moscas de frutas (Bush, 1969). Sobre os Phycitidae, deve-se notar também que sempre se alimentam de polpa, e ocasionalmente utilizam também sementes como alimento. Embora a quantidade de polpa varie com o tamanho dos frutos, a proporção da quantidade de polpa nos maiores frutos em relação aos menores frutos é no máximo de 3:1 (cf. figs. 7 a 10), enquanto que a variação de peso de sementes pode alcançar uma proporção de 10:1, entre os frutos maiores e os menores. Assim, um inseto generalista cujas larvas alimentam-se de polpa, em primeira instância, e adicionalmente são capazes de utilizar sementes, não deve mostrar preferência por uma categoria de tamanho de frutos, uma vez que não será afetado da mesma forma pela variação de tamanho, como insetos cujas larvas alimentam-se exclusivamente de sementes de uma única espécie de planta.

Entretanto, a existência de infestação diferencial de frutos tem implicações inteiramente distintas para a biologia reprodutiva das árvores. Para abordar esta questão, inicialmente deve-se considerar a base da variação do número de sementes nos frutos. Este número não parece corresponder ao número de óvulos por ovário; Lee e Langenheim (1975) indicam 2 a 6 óvulos por flor para H. intermedia, 12 a mais de 15 para H. courbaril var. courbaril, 10 a mais de 12 para var. stilbocarpa, 8 a mais de 12 para var.

subsessilis, e 10 a mais de 18 para H. stigonocarpa. Com exceção de H. intermedia, estes números de óvulos são bastante superiores aos números de sementes na maioria ou na totalidade dos frutos nas espécies citadas (cf. tab. 8 a 11). Em H. intermedia, embora a quantidade de óvulos por flor citada por Lee e Langenheim (1975) aproxime-se da quantidade de sementes nos frutos, existe entretanto divergência entre árvores, quanto à distribuição de sementes em frutos (cf. tab. 8).

Portanto, se o número de sementes no fruto não é fixado pelo número de óvulos, deve-se inferir a existência de algum mecanismo fisiológico envolvido na determinação do número de sementes. Trata-se então de inferir a quais forças seletivas o tamanho de fruto, mediado por um mecanismo fisiológico materno, estaria respondendo. Quanto a isto, foi verificado que o custo de investimento materno por semente (em polpa e casca) diminui, à medida que aumenta o tamanho do fruto (cf. fig. 7 a 10); evidentemente, existem restrições (tais como a resistência física do pedúnculo) que impõem um limite máximo ao número de sementes que podem ser incluídas em cada fruto, uma vez que o tamanho individual das sementes não diminui à medida que aumenta seu número no fruto (cf. seção 4.2). Assim, a distribuição de sementes em frutos maiores é mais econômica do que em frutos menores, e frutos de 1 semente são proporcionalmente os mais custosos. Além disto, à medida que aumenta o número de sementes por fruto, reduz-se o número de flores necessárias à produção de um dado número de sementes, o que implica em menor número de visitas de polinizadores. Entretanto, a redução de número de flores, por sua vez, tem outras implicações quanto à economia da floração, vinculando-se inclusive ao comportamento dos polinizadores.

Por outro lado, o tamanho dos frutos deve também ser influenciado pelo comportamento dos dispersores. Em Hymenaea, os dispersores conhecidos são todos mamíferos, incluindo uma variedade de roedores, e veados. Janzen (1978), a partir das suas observações na Costa Rica, refere-se a cotias como dispersores de

sementes de Hymenaea courbaril; segundo ele, as cotias abrem os frutos sob a árvore, consomem a polpa de imediato, e em seguida comem uma parte das sementes; as demais são enterradas para recuperação posterior. Lima (1977) inclui Hymenaea sp. entre as plantas de mata conhecidas por atraírem veados, pacas e cotias na época de frutificação, em Goiás. Os mesmos animais foram mencionados por Basílio dos Reis (com. pess.) como responsáveis por grandes aglomerados de frutos abertos sob árvores de H. intermedia (obs. pess.). Confrontando-se estas observações, pode-se inferir que, embora Janzen (1978) não mencione o transporte de frutos inteiros por cotias, isto pode ser devido ao tamanho e peso relativamente grandes dos frutos de H. courbaril, na Costa Rica. Os frutos de H. intermedia, sendo menores que os de H. courbaril, poderiam ser transportados por cotias, e com maior facilidade por pacas; tais suposições são confirmadas por Basílio dos Reis (com. pess.), que também observou que veados sempre abrem os frutos sob as árvores, pelo impacto dos cascos, sendo portanto excluídos dos transportadores de frutos íntegros.

A partir destas informações, pode-se inferir algumas características das respostas dos mamíferos à variação de tamanho dos frutos. Frutos maiores em média apresentam maior quantidade de polpa (cf. figs. 7 a 10); conseqüentemente, se a polpa é o atrativo imediato para os mamíferos, deve-se esperar que os frutos maiores sejam preferencialmente abertos, de início. Assim, as sementes destes frutos teriam maior probabilidade de liberação imediata e de transporte eventual, para armazenamento por cotias e pacas. Por outro lado, uma vez que estes mamíferos transportem também frutos inteiros, e não só sementes isoladas, é provável que apenas frutos menores - possivelmente apenas frutos de 1 semente em H. intermedia - possam ser carregados com facilidade pelos dispersores mencionados.

Como o comportamento e as respostas funcionais de mamíferos em relação a frutos e sementes de Hymenaea não foram incluídos no presente estudo, e como as informações disponíveis sobre

estes fatores são escassas, atualmente não é possível aferir o modo de interação de mamíferos com frutos e sementes deste gênero, e seus efeitos na biologia reprodutiva das árvores. Entretanto, a discussão precedente admite esperar que, quaisquer que sejam as particularidades da interação dos frutos e sementes de Hymenaea com seus dispersores, o comportamento de cada espécie de mamífero não deve ser indiferente à variação de tamanho de frutos apresentados por todas as espécies de Hymenaea que foram examinadas. Respostas funcionais de mamíferos à variação de tamanho de frutos foram estudadas em outras plantas; Smith (1970) e Elliott (1974) evidenciam a predação preferencial de cones de Pinus contorta com maior número de sementes por Tamiasciurus spp.

Assim, para avaliar o efeito da infestação preferencial de frutos com maior número de sementes, por R. stigma e C. aff. boucheri, é necessário atentar para a existência de padrões discriminatórios também por parte dos dispersores, os quais por sua vez contribuem para a destruição de uma parcela das sementes que liberam dos frutos, ou que transportam. Por esta razão, a existência de diferentes probabilidades de sobrevivência de sementes de acordo com o tamanho dos frutos depende não apenas da discriminação por parte dos insetos predadores, mas da conjugação desta discriminação com a apresentada pelos mamíferos. Assim, a preferência eventual de mamíferos por frutos maiores poderá contrabalançar ou inverter as probabilidades de sobrevivência decorrentes da atuação dos insetos; por outro lado, uma preferência de frutos menores (especialmente para transporte, uma vez que este favorece a semente em outros sentidos) poderá amplificar o efeito seletivo dos insetos, por contribuir para a diminuição da probabilidade de sobrevivência de sementes em frutos maiores.

5.4 Defesas contra predação de sementes em *Hymenaea*.

No presente estudo, a comparação das várias espécies de *Hymenaea* não evidenciou diferenças interespecíficas claras entre seus frutos e sementes, à parte da diferença em número de sementes por fruto de *H. intermedia* para as demais, e também da proporção de peso de sementes para o peso total do fruto, que é maior em *H. intermedia* do que nas outras espécies estudadas. Da mesma forma, a intensidade de predação sofrida pelas sementes não apresentou diferenças interespecíficas nítidas: pelo contrário, a variação desta intensidade em cada espécie superou as diferenças intraespecíficas.

A ausência de diferenças interespecíficas conspícuas de frutos e de predadores, leva a considerar que em *Hymenaea* existe um padrão geral de defesas contra predação de sementes, e que este padrão é funcional em toda a gama de comunidades em que ocorrem as diferentes espécies do gênero. A partir daí, a comparação do elenco de predadores de sementes constatado nas diversas espécies estudadas sugere que este padrão geral de defesas é suficientemente eficiente para ter sido contornado por um número restrito de espécies predadoras, que acompanham o gênero *Hymenaea* em suas várias espécies, comunidades e áreas geográficas, com diferenças apenas menores.

As características observadas em frutos e sementes de *Hymenaea*, sugerem como elementos mais proeminentes deste padrão genérico de defesas contra predação de sementes:

a) o pericarpo espesso e lenhoso, como barreira física, e suas bolsas resiníferas, como defesas físico-químicas. Neste sentido, deve-se notar a total ausência de hemípteros e dípteros que, em outros grupos, são predadores de sementes de grande importância. Os registros de bruquídeos na literatura (cf. tab. 1) não foram confirmados no presente estudo, embora o volume razoavelmente grande de frutos examinados. A ausência de qualquer bruquídeo

entre os predadores de semente de maior importância é também sugestiva para a eficiência destas barreiras, uma vez que esta família é inteiramente especializada em predação de sementes, principalmente de leguminosas, para as quais existem registros seguros de bruquídeos em ao menos 20% dos gêneros (Southgate, 1979);

b) a dureza da testa de sementes formadas. Também uma barreira mecânica, que dificulta a penetração de larvas; note-se que embora os Anobiidae frequentemente estejam presentes nos frutos de diversas localidades, são incapazes de alimentar-se em sementes intactas, embora o façam em qualquer semente que tenha sido atacada por outra espécie. É possível, também, que mesmo as larvas de Rhinochenus em seus primeiros estádios sejam incapazes de perfurar sementes com a testa já completamente endurecida, o que contribuiria para restringir o período favorável para oviposição das fêmeas;

c) a indeiscência dos frutos. Este fator restringe o acesso direto de insetos às sementes mesmo após seu endurecimento. Entretanto, a indeiscência relaciona-se também com a conservação da polpa, de grande importância para a atração dos mamíferos dispersores. A indeiscência dos frutos, aliada à impermeabilidade devido em grande parte às resinas da casca, permite aos frutos flutuarem, o que provavelmente tem grande importância como mecanismo eventual de dispersão sobre grandes distâncias (Lee e Langenheim, 1975). Por outro lado, dada a dureza da casca, a indeiscência em muitas instâncias resulta no aprisionamento das sementes; isto contribui para o aumento de mortalidade de sementes nos frutos que não são abertos por mamíferos, seja por fornecer oportunidade de ataque a predadores de solo (M. hymenaeae e Scolytidae), seja pela germinação frustrada de sementes no interior de frutos íntegros, sem conseguir romper a casca;

d) a cronologia de desenvolvimento dos frutos e sementes. Conforme descrito, este processo compreende a formação integral da casca, antes que as sementes sejam desenvolvidas. Janzen (1971a, 1978), sugere que o longo período de permanência dos frutos

na copa é devido à defasagem entre as épocas mais favoráveis à floração e à dispersão e germinação de sementes, e que a expansão integral e imediata dos frutos permite-lhes atuar como órgãos fotossintéticos durante a maior parte deste período embora recebam também parte da produção do restante da árvore. Em relação a Acacia spp., por outro lado, Janzen (1969, 1975b), interpreta o reduzido tamanho dos frutos durante a maior parte de sua permanência na copa, e sua rápida expansão nos últimos dois meses, como mecanismo de defesa contra predação, através da incapacidade de ataque de bruquídeos aos frutos muito pequenos. Em Cassia grandis, Janzen (1971a) interpreta o mesmo tipo de retardamento de expansão dos frutos como forma de reduzir as perdas perante mariposas que atacam frutos imaturos. Assim, enquanto Janzen (1969, 1975b) formulou a idéia de retardamento da expansão e maturação dos frutos como mecanismo de defesa contra predação, no tocante a Hymenaea não menciona tal possibilidade. De fato, o fenômeno é algo distinto dos casos mencionados por Janzen, uma vez que nestes trata-se do retardamento da expansão de todo o fruto. Em Hymenaea, no entanto, a expansão e maturação das sementes é quase que inteiramente defasada da expansão do fruto e formação da casca; isto corresponde à consolidação das barreiras defensivas externas, antes de depositar a parte mais custosa (em termos principalmente de nutrientes) dos frutos, que é o conteúdo das sementes. Além disto, há uma segunda defasagem já na semente expandida, que envolve o conteúdo gelatinoso ("endosperma") que precede a expansão dos cotilédones. Estas duas defasagens sucessivas resultam em que o período favorável ao desenvolvimento dos predadores especializados em sementes de Hymenaea seja de fato limitado a dois meses ou menos, o que corresponde a menos de 25% do tempo de permanência dos frutos na copa;

e) frutificação a intervalos pluri-anuais. Tal padrão, no presente estudo, foi encontrado em H. courbaril var. courbaril, e var. stilbocarpa (em indivíduos dentro de matas) e em H. intermedia. Ao contrário, árvores isoladas de H. courbaril var.

stilbocarpa frutificam anualmente, da mesma forma como a maioria de H. stigonocarpa. Janzen (1970), no âmbito de sua teoria sobre efeitos da predação de sementes, postula que intervalos pluri-anuais entre frutificações tornam os frutos mais escassos no tempo, o que deve reduzir o número de fêmeas sobreviventes até o início da frutificação subsequente. Em relação a H. courbaril, Janzen (1975a) postula que este ciclo pluri-anual de frutificação impede a sustentação estável de uma população residente em cada árvore, que de ano a ano utiliza os frutos que ela produz; nota também que em Porto Rico, onde Rhinochenus não ocorre, a mesma espécie de árvore frutifica anualmente. Janzen (1978) também apresenta dados detalhados sobre anos e magnitudes de frutificação, para diversas populações na Costa Rica; entretanto, embora acredite que existe uma correlação inversa entre o tamanho de cada frutificação e a taxa de predação incidente sobre ela, indica que seus dados não comprovam explicitamente esta correlação.

Conforme foi dito, existe um contraste marcado entre o padrão de frutificação de H. stigonocarpa, que é normalmente anual, e o das demais espécies estudadas. Entretanto, este contraste não serve para testar a funcionalidade da frutificação pluri-anual como mecanismo redutor de predação, através de uma comparação interespecífica, uma vez que a diferença fenológica de H. stigonocarpa em relação às demais espécies é acompanhada por outras diferenças potencialmente importantes (tamanho de populações locais, distâncias médias entre árvores, tamanhos de frutificações, e ocorrência de reprodução vegetativa), e cujos efeitos não podem ser facilmente separados do efeito do intervalo entre as frutificações;

f) variabilidade de números de sementes por fruto. As questões suscitadas pela correlação positiva verificada entre o número de sementes nos frutos e a taxa de infestação devida à atuação de alguns predadores de sementes mais proeminentes, foram discutidas na seção anterior. Conforme exposto, é evidente

que o tamanho dos frutos relaciona-se igualmente com o custo relativo de produção de cada semente, e com os mecanismos de dispersão. Consequentemente, as variações em número de sementes que foram encontradas não podem ser tomadas como decorrentes apenas do efeito isolado da predação diferencial. Entretanto, visto como mecanismo de defesa, importa principalmente a manutenção da variabilidade dos números de semente por fruto, independentemente do tamanho médio de fruto de cada frutificação. Esta variabilidade impede que, no decorrer de sucessivas gerações, os predadores de semente sejam selecionados para um tamanho ótimo de postura, em virtude da quantidade exata de recursos existentes em cada fruto ser imprevisível. Em frutos extremamente longos e delgados, como os de Cassia grandis, bruquídeos obtêm uma razoável eficiência de ajuste do número de ovos ao número de sementes, simplesmente por distribuírem seus ovos a intervalos quase regulares, ao longo dos frutos (Janzen, 1971a).

Em resumo, existem várias características morfológicas, fisiológicas e demográficas em Hymenaea que evidenciam relações estreitas com a predação de suas sementes. Entretanto, isto suscita a questão da causalidade evolutiva das características relacionadas com a predação de sementes. Neste sentido, na discussão destas características, foi feita uma tentativa de indicar, em cada componente do "esquema defensivo" de Hymenaea, alguns dos fatores não relacionados com a predação de sementes que podem influenciar a função adaptativa das características em questão, muitas vezes de maneira completamente distante de seu efeito adaptativo em relação à predação de sementes. Evidentemente, mesmo estas referências a outros componentes do universo seletivo de frutos e sementes, forçosamente são omissas em relação a outros fatores (tais como longevidade das sementes no solo, Levin, 1978), cuja relevância é indiscutível.

Portanto, as características aqui apresentadas como parte de mecanismos de defesa contra predação de sementes, são vistas também como resultado evolutivo de seleção perante esta

predação. No entanto, tal proposição não deve ser tomada como sinônima de que esta predação é exclusivamente responsável pelas características em questão. Ou, conforme é ponderado por Harper (1977): "Seria surpreendente se, no decorrer da evolução, a predação de sementes não tivesse tido influências seletivas tanto na planta quanto no predador. No entanto, não é fácil reconhecer a coadaptação com segurança. A separação de efeitos próximos (ecológicos) de efeitos remotos (evolutivos) é plena de dificuldades filosóficas".

5.5 O contexto comunitário: *Hymenaea* como subsistema coevoluído.

No exame das características defensivas de *Hymenaea*, foi notado que o padrão genérico destas defesas é mais forte do que as diferenças interespecíficas, no âmbito das espécies estudadas. Os insetos associados a *Hymenaea*, por sua vez, seguem um padrão geral mais proeminente do que as diferenças entre os conjuntos associados a cada uma das espécies deste gênero.

Uma das consequências destas constatações é que o padrão de espécies associadas a frutos e sementes de *Hymenaea*, em suas linhas gerais, é muito constante se forem levadas em consideração as grandes extensões geográficas, e a diversidade de habitats e comunidades em que este padrão se mantém. Lee e Langenheim (1975) apresentam uma tentativa de interpretação das relações filogenéticas no gênero *Hymenaea*, a partir da comparação morfológica das espécies do gênero; também levam em consideração as respectivas distribuições geográficas e habitats. Nesta reconstrução, atribuem a *H. oblongifolia* o papel de ancestral das demais espécies no continente americano. A partir desta espécie amazônica, teriam se formado as demais espécies, através de isolamento geográfico, e invasão seguida por isolamento em novos habitats.

Seja quais forem os caminhos evolutivos efetivamente ocorridos na especiação passada do gênero, pode-se supor que

tanto o isolamento geográfico quanto a invasão de habitats e de comunidades distintas, devem ter contribuído para o surgimento das espécies atualmente existentes. Esta suposição pouco significa para a reconstrução do passado evolutivo da associação dos insetos com Hymenaea. Se a confirmação de processos filogenéticos em Hymenaea é enormemente dificultada pela escassez de evidências diretas, é quase impossível reconstruir a história passada dos insetos atualmente associados a estas plantas. De fato, há duas possibilidades distintas para o ponto de origem desta associação: é possível que a colonização de Hymenaea por todas as espécies atualmente encontradas tenha ocorrido paralelamente ou pouco após a diferenciação do gênero, e que este conjunto de predadores subsequentemente acompanhou, com variações relativamente pequenas, a posterior diferenciação e expansão de espécies nas áreas geográficas e habitats em que estas se instalaram; alternativamente algumas das espécies predadoras somente colonizaram Hymenaea em algum de seus novos habitats e espécies, após o que estenderam sua associação para as demais espécies de Hymenaea.

De antemão, parece impossível tentar provar ou desprovar uma destas hipóteses em qualquer estudo contemporâneo. Neste sentido, procede-se a afirmação de Strong (1979), de que os traços principais de uma forte associação taxonômica (de plantas e herbívoros), uma vez adquiridos, podem persistir mesmo por períodos geológicos de tempo.

Esta linha de argumentação não pretende minimizar a importância das diferenças entre os elencos de predadores de frutos e sementes das várias espécies de Hymenaea. Em seções precedentes desta discussão, tais diferenças foram o principal elemento utilizado para explorar os limites de diferenciação no modo de utilização dos frutos de Hymenaea. No entanto, colocados numa perspectiva biogeográfica ou comunitária, tais diferenças de fato assumem uma importância secundária, se comparados aos traços unificadores que persistem em toda a diversidade de habitats e

áreas geográficas em que as espécies de Hymenaea ocorrem.

Isto posto, quais as implicações desta constância? Para responder a esta questão, é útil reportar-se à recente formulação do conceito de subsistemas coevoluídos (Gilbert, 1977, 1979). Gilbert argumenta que relações taxonomicamente constantes e fortemente coevoluídas entre plantas e animais, além de fornecerem dados valiosos para estudos de mecanismos ecológico-evolutivos, são características para muitas comunidades naturais, notadamente em condições tropicais. A partir daí, Gilbert sugere toda uma linha de abordagem de estudos comunitários, a qual é derivada a partir de estudos em animais associados a Passifloraceae e Solanaceae.

Em sua primeira formulação, Gilbert (1977) inspira-se no modelo teórico de Levins (1975, 1977) baseado em uma "análise de circuitos" (loop analysis). Este modelo é apresentado por Levins para permitir a análise qualitativa de conjuntos de espécies, a partir da especificação apenas do sinal de interação (positiva, negativa, ou nula) entre cada par de espécies do conjunto. Levins propõe a possibilidade de inferir características comunitárias globais, notadamente a instabilidade ou estabilidade de comunidades, a partir deste modo de análise. Este modelo foi aprofundado e estendido por Roughgarden (1977, 1978) abrangendo os mecanismos genéticos operantes nas espécies incluídas no modelo.

Apesar deste desenvolvimento teórico, a aplicação concreta deste modelo apresenta numerosas dificuldades práticas. Isto é implicitamente reconhecido por Gilbert (1979), uma vez que neste trabalho o conceito inicial (Gilbert, 1977) é desenvolvido independentemente do modelo teórico de Levins. É importante salientar este aspecto porque Gilbert (1977) apropria a linguagem gráfica do modelo de Levins (1975) para exemplificar seu conceito de subsistema coevoluído no caso particular de Passifloraceae e Heliconius, sem pretender a aplicação direta do procedimento

analítico de Levins.

Gilbert (1979) propõe que ecossistemas naturais são constituídos por uma série de subsistemas coevoluídos, baseados nas redes tróficas de animais especializados em cada espécie de planta (ou grupo de plantas estreitamente relacionadas). Ligando estes subsistemas, há uma série de animais generalistas, porém de influência decisiva para as plantas dos vários subsistemas, a que se relacionam, notadamente por desempenharem funções críticas, tais como polinização ou dispersão. Gilbert designa estes animais como "elos móveis" ("mobile links"), mas sua definição é extremamente próxima ao que Colwell (1973) refere como "especialistas sequenciais". Adicionalmente, Gilbert especifica mais dois tipos de componentes funcionais: os mutualistas cruciais ("keystone mutualists"), que são caracteristicamente plantas que fornecem nutrientes essenciais à complementação de dieta dos elos móveis, sendo portanto críticos para a sobrevivência continuada destas espécies-elos; e o "mosaico de formigas", assim discriminado em atenção ao papel singular destes organismos, seja pela sua capacidade de desfolhação intensiva (saúvas), seja pela proteção de plantas a que estão associadas.

A figura 20 apresenta a estrutura do subconjunto de espécies de animais que se relacionam com as estruturas reprodutivas de Hymenaea. De antemão, deve ser reforçado que a utilização desta simbologia gráfica é devida à argumentação de Gilbert, e não pretende a aplicação dos procedimentos teórico-analíticos de Levins (1975) e Roughgarden (1977, 1978).

Nos termos estritos da conceituação de Gilbert, o conjunto de espécies incluído na figura 20 não representa todo o subsistema coevoluído de Hymenaea, por ser restrito às espécies associadas com as estruturas reprodutivas destas plantas.

Uma das implicações evidentes neste esquema é que todas as relações mutualistas envolvem animais não especializados exclusivamente em Hymenaea; polinizadores e dispersores enquadram-se nos elos móveis de Gilbert. Da mesma forma, os parasitóides de

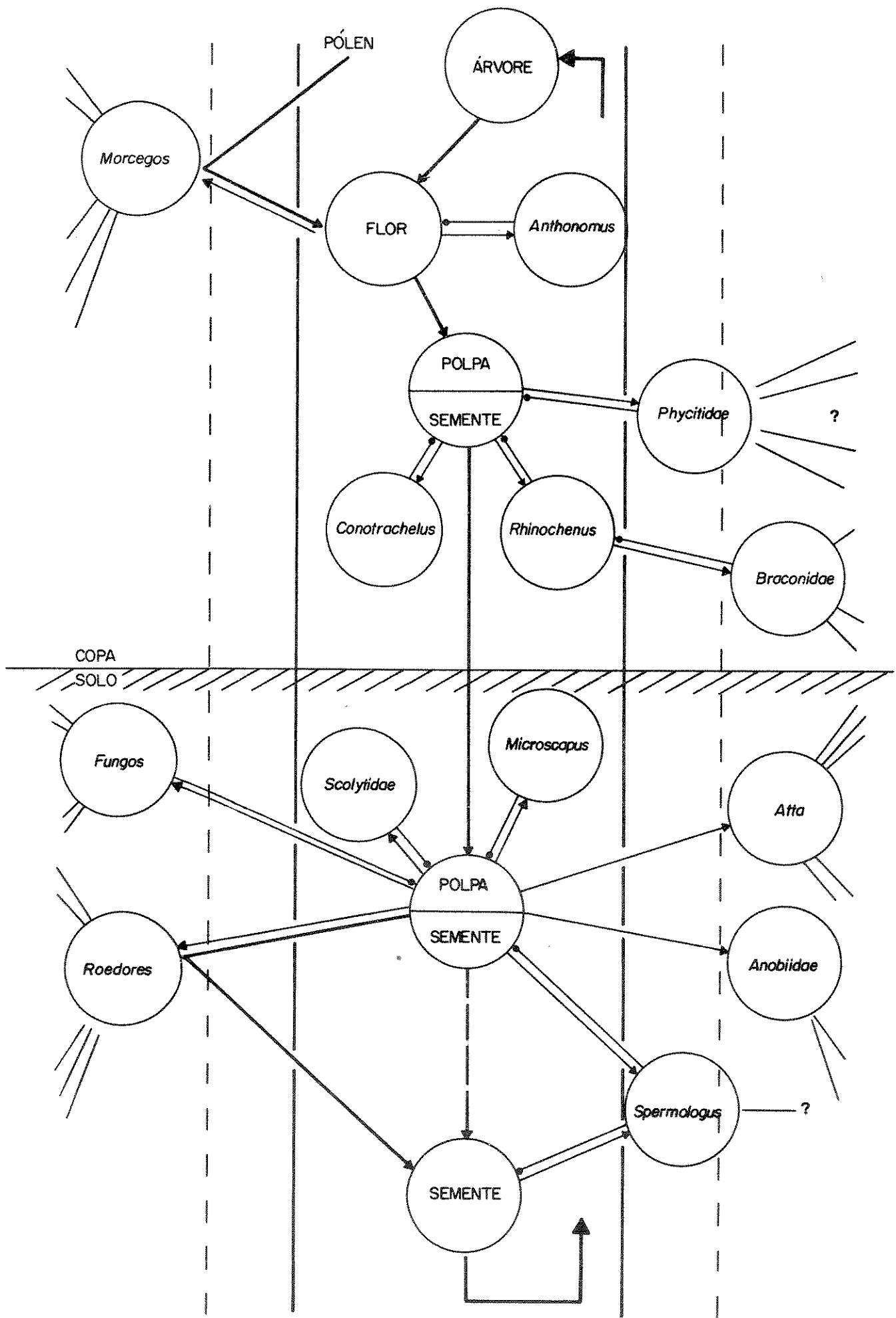


FIGURA 20

Rhinochenus são indiretamente mutualistas de Hymenaea, mas caso sejam generalistas, conforme presumido, também se enquadram entre os elos móveis.

Por outro lado, as relações destrutivas envolvem majoritariamente espécies exclusivamente dependentes de Hymenaea. Neste sentido, parece que as defesas de Hymenaea são suficientemente estritas para imporem a especialização das espécies capazes de vencê-las. Entre as exceções, contam-se os Phycitidae e os Anobiidae que, embora presumivelmente ocorram em outros hospedeiros, podem eventualmente também diferenciar populações em hospedeiros (e subsistemas) distintos. Esta condição parece ser suficientemente importante para merecer uma categoria à parte, não discriminada na formulação de Gilbert (1977, 1979). Esta categoria é aqui denominada de especialistas reversíveis, sendo constituída por espécies, ou grupos de espécies, capazes de especializar-se localmente e com relativa rapidez, em um determinado subsistema, embora mantenham suficiente plasticidade genotípica para incorporar-se em outros subsistemas. Esta capacidade é tomada como a base de uma estratégia evolutiva particular, que os distingue dos verdadeiros especialistas coevoluídos pela incapacidade ou dificuldade destes últimos em transferirem-se para outros subsistemas, em função de suas adaptações de alta especialização que os vinculam quase em definitivo aos seus hospedeiros atuais. Por outro lado, os especialistas reversíveis também distinguem-se dos elos móveis à medida que estes últimos efetivamente utilizam recursos provenientes de subsistemas diversos, simultaneamente ou sucessivamente, em intervalos de tempo curtos (tipicamente, ao longo de um ciclo anual).

Esta categoria intermediária de dependência é graficamente representada pelas faixas adjacentes ao subsistema propriamente dito. A confirmação desta condição é mais difícil do que no caso dos verdadeiros especialistas, ou dos elos móveis. Neste sentido, a inclusão de Anobiidae e Phycitidae nesta condição é sugerida, mas necessita confirmação.

Um outro aspecto relevante a esta abordagem é suscitado pela comparação dos subsistemas de Hymenaea e Copaifera. As relações entre estes subsistemas apresentam pontos fortemente distintos, e outros de maior aproximação. Entre os primeiros, cabe considerar principalmente os elos móveis relacionados com cada um destes gêneros. As flores de Copaifera são pequenas e diurnas, sendo presumivelmente polinizadas por insetos; Hymenaea é principalmente polinizada por morcegos, embora algumas espécies, de flores menores, possam ser polinizadas por insetos (Lee e Langenheim, 1975). Os frutos de Copaifera têm uma semente arilada e são desiccentes; seus dispersores principais devem ser aves, ao contrário dos mamíferos que dispersam as sementes de Hymenaea.

Por outro lado, os especialistas coevoluídos destes dois subsistemas apresentam um notável paralelismo. Os principais predadores de sementes na copa pertencem a Rhinochenus, em ambos os casos. Além disto, existe ao menos um Conotrachelus em cada subsistema e, embora este gênero contenha centenas de espécies (Fiedler, 1940), é provável que as espécies que ocorrem em Hymenaea e Copaifera sejam estreitamente relacionadas. O material original de C. copaiferae não foi examinado, e não consta registro adicional desta espécie; entretanto, a descrição da espécie (Bondar, 1944) é tão próxima de C. boucheri a ponto de suscitar a possibilidade de tratar-se de uma só espécie. Da mesma forma, os Spermologus de Hymenaea e Copaifera também representam uma ligação estreita entre ambos os gêneros; em princípio, o hábito de oviposição em sementes livres de Copaifera, constatado para S. copaiferae (Bondar, 1945; Ramirez, 1978), pode ser mantido pela mesma espécie de curculionídeo em Hymenaea, uma vez que, à parte da diferença de tamanho, as sementes destes gêneros são bastante semelhantes. Assim, Spermologus é aqui tratado como especialista reversível; experimentos simples poderão demonstrar se este grupo é capaz de atacar Hymenaea e Copaifera indiscriminadamente, ou se existem raças ou espécies especializadas em cada gênero.

Tanto Hymenaea quanto Copaifera têm suas folhas atacadas

por Tortricidae (W.H. Stubblebine, com.pess.); embora insetos as sociados a estruturas vegetativas não sejam tratadas no presente estudo, o procedimento semelhante das lagartas nas folhas de ambos os gêneros sugere que se trata de uma mesma espécie, ou de espécies muito próximas. Portanto, os Tortricidae parecem ser um outro caso potencial de especialistas reversíveis.

Assim, esta primeira aproximação permite concluir, de início, que a frequente co-ocorrência de Hymenaea e Copaifera nas mesmas comunidades é caracterizada por disjunção dos elos mô veis de cada gênero, de modo que as árvores têm polinizadores e dispersores distintos. Por outro lado, existem vínculos tanto históricos quanto contemporâneos nos predadores de sementes de ambos os gêneros. Consequentemente, o elenco de predadores de se mentes de cada árvore poderá ser afetado pela presença de árvores do outro gênero, e desta forma também a constância e intensidade da predação sofrida por cada gênero. Por outro lado, a disjunção dos elos móveis essenciais à polinização e à dispersão destas árvores, implica em que as populações de cada gênero sejam diferencialmente afetadas por perturbações locais. Por exemplo, a depauperação da fauna vertebrada de solo afetará intensamente a estrutura demográfica e populacional de Hymenaea, sem atingir Copaifera da mesma forma.

A conceituação de Gilbert (1977, 1979) demonstra por tanto capacidade de levar a um instrumental flexível e valioso, que permite formular previsões concretas e testáveis em situações reais. Neste sentido, a discussão de Hymenaea como subsistema coevoluído sugere que a extinção local de espécies deste gênero provocará uma reação em cadeia sobre vários insetos predadores de sementes, notadamente Rhinochenus. Entretanto, outros predadores - Phycitidae, Scolytidae, Spermologus - poderão sobreviver em árvo res distintas. Assim, o comportamento populacional e genético de especialistas reversíveis perante perturbações parece ser um cam po promissor de investigações experimentais, cujos resultados são pertinentes para problemas tais como a acumulação de espécies em

plantas (Strong, 1979), e o efeito de perturbações de vários tipos sobre a estrutura da fauna associada a plantas. Estudos de campo deste tipo podem ser realizados em matas naturais pequenas (como matas ciliares, ou matas residuais remanescentes), o que torna seus resultados diretamente aplicáveis nestas pequenas comunidades cuja escala já se tornou norma na maior parte das regiões tropicais.

6. CONCLUSÕES

1) A predação de sementes por insetos ocorre em todas as espécies estudadas de Hymenaea, em todas as localidades investigadas. Somente alguns indivíduos de H. stigonocarpa, com frutificações muito reduzidas, não apresentaram infestação. Em todas as espécies e populações examinadas, portanto, ocorre perda de sementes devido a insetos predadores.

Os principais insetos predadores de sementes de Hymenaea são coleópteros curculionídeos e escolitídeos, e lepidópteros fitídeos. Neste estudo, não foram encontrados bruquídeos, ao contrário de registros existentes na literatura.

A predação de sementes em Hymenaea separa-se funcionalmente em duas fases principais: a predação incidente nos frutos no decorrer de seu desenvolvimento, enquanto permanecem na copa; e a que ocorre no solo, após a queda dos frutos. Cada uma destas fases é devida a espécies predadoras distintas, cujos comportamentos também são diferenciados.

2) A predação de sementes na copa é condicionada pelo processo de desenvolvimento dos frutos. A defasagem entre o desenvolvimento do epicarpo e das sementes atua como mecanismo de defesa contra predação, por limitar o período em que os insetos podem utilizá-los, e por efetivar o investimento reprodutivo propriamente dito - a transferência de energia e materiais para as sementes - somente após a consolidação das defesas externas do fruto. Embora os frutos permaneçam de 8 a 10 meses na copa, apenas nos últimos 2 a 3 meses os cotilédones têm tamanho e consistência adequados a alimentação de larvas. Entre os predadores de copa, tanto Rhinochenus stigma quanto Conotrachelus aff. boucheri dependem inteiramente da formação das sementes para que suas larvas possam desenvolver-se normalmente. As larvas de Rhinochenus maculipes alimentam-se de

polpa, embora necessitem complementar sua alimentação com sementes para completar seu desenvolvimento; esta espécie é a única dos predadores que infesta os frutos em uma etapa anterior de sua formação. As lagartas de ficitídeos, embora se alimentem principalmente de polpa, somente estão presentes na última etapa de formação dos frutos. Todos os predadores de copa desenvolvem uma única geração em cada frutificação, devido à limitação do período vulnerável dos frutos na copa, e por não infestarem frutos no solo.

3) A predação de sementes no solo aumenta progressivamente, quanto mais tempo os frutos permanecem íntegros sob a árvore. Isto é devido principalmente a Microscapus hymenaeae e a escolitídeos. Estes predadores alimentam-se inicialmente de polpa, sendo capazes de completar seu desenvolvimento larval unicamente com este alimento; no entanto, passam a preda as sementes assim que a polpa torna-se mais escassa. Os predadores de solo reproduzem-se continuamente; portanto, suas populações aumentam progressivamente, e eliminam a maior parte das sementes que permanecem em frutos íntegros. As plântulas de Hymenaea geralmente são incapazes de romper a casca dos frutos; portanto, não têm meios de escapar à predação no solo a não ser que sejam liberadas por mamíferos dispersores, ou pela degradação lenta da casca. Portanto, a rapidez e intensidade de abertura ou remoção dos frutos por mamíferos é crítica para a sobrevivência das sementes.

No entanto, as sementes de H. stigonocarpa, mesmo após sua liberação do fruto, estão sujeitas a predação por Spermologus. Para as populações em que ocorre Spermologus, a dispersão a maior distância por mamíferos também é importante para escapar à predação por este curculionídeo.

4) R. stigma e C. aff. boucheri mostram preferência por frutos maiores, para oviposição. Consequentemente, a predação de sementes por estes dois insetos tem um efeito diferencial, uma vez que

diminui a probabilidade de sobrevivência de sementes em frutos maiores. Entretanto, este efeito seletivo não deve necessariamente levar à redução de número de sementes por fruto produzido por cada árvore, porque:

- a) a distribuição de ovos dos insetos ajusta-se de acordo com a variação de tamanho dos frutos;
- b) frutos menores têm custo de produção relativamente maior do que frutos com maior número de sementes;
- c) frutos maiores contêm mais polpa, e portanto podem ser preferidos pelos mamíferos; caso isto ocorra, a preferência dos mamíferos pode contrabalançar ou superar o efeito seletivo dos insetos predadores.

No entanto, esta preferência de tamanho pode estar relacionada com a manutenção da variabilidade de tamanho de frutos, uma vez que esta variabilidade impede os insetos de aumentar sua eficiência de predação através de ajuste do número de ovos ao número de sementes contidas nos frutos.

5) O pequeno número de espécies predadoras indica que as defesas das sementes de Hymenaea foram vencidas somente em poucas ocasiões, no decorrer da história evolutiva deste gênero. Para os predadores, as barreiras imediatas para utilização dos frutos são mais difíceis de ultrapassar do que as diferenças abióticas ou bióticas que separam as espécies de Hymenaea entre si. Uma vez estabelecida sua associação, a maioria dos predadores foi capaz de estendê-la a outras espécies do gênero, em outras comunidades. Exceções parciais são representadas por Conotrachelus, não encontrado em cerrado; por M. hymenaeae, ausente em H. intermedia, na região estudada; e R. maculipes, restrito a cerrado (embora haja indicações de que esta última ocorra em outras espécies de Hymenaea).

6) As espécies de Hymenaea não apresentam diferenciação em características defensivas de seus frutos. Consequentemente, a diferenciação de raças, ou espécies, nos predadores não é atribuível a

especialização para frutos com características divergentes. Assim, a diferenciação de formas distintas e reprodutivamente isoladas de Rhinochenus stigma associadas respectivamente a H. stigonocarpa e a H. courbaril var. stilbocarpa, relaciona-se provavelmente com as diferenças de tamanho e estrutura populacional, e tamanho e espaçamento das frutificações, destas duas espécies.

7) A constância do padrão geral das espécies predadoras de sementes de Hymenaea, sobre uma grande extensão geográfica e em diversas espécies e comunidades, torna possível considerar este conjunto como um subsistema coevoluído, composto das árvores e de seus predadores, e cujas características essenciais variam pouco entre espécies e populações distintas de Hymenaea. Neste sentido, os parasitos de botões florais fazem parte deste subsistema, uma vez que as espécies conhecidas pertencem a um grupo de espécies estreitamente relacionadas do gênero Anthonomus.

A estreita relação de Copaifera com Hymenaea é evidenciada pelas afinidades entre os predadores de sementes encontrados nestes gêneros. Rhinochenus brevicollis apresenta o mesmo comportamento em sementes de C. langsdorffii que R. stigma em Hymenaea. Em ambos os casos, ocorrem espécies de Conotrachelus e de Spermologus, também relacionadas. Consequentemente, os subsistemas destes dois gêneros são próximos entre si, embora divergentes quanto a polinizadores e dispersores.

7. RESUMO

Neste estudo, foi feita uma comparação dos insetos predadores de sementes de três espécies de Hymenaea: H. intermedia em mata de terra firme, no Amazonas; H. courbaril var. stilbocarpa, em matas secas ou ciliares em Minas Gerais e São Paulo; e H. stigonocarpa, em cerrados de Minas Gerais, São Paulo e Mato Grosso. Foram feitas observações adicionais em algumas árvores de H. courbaril var. courbaril e var. subsessilis, e em Copaifera langsdorffii.

Todas as espécies estudadas apresentaram predação de sementes em todas as localidades estudadas. Apenas algumas frutificações pequenas de H. stigonocarpa não mostraram infestação.

Os predadores encontrados dividem-se em um grupo que infesta os frutos na copa, e outro que os infesta apenas após caírem no solo. Os principais predadores de copa são Rhinochenus stigma, R. maculipes, e Conotrachelus aff. boucheri (Curculionidae), e Phycitidae. No solo, os principais predadores são Neodryocoetes sp. e Stephanoderes sp. (Scolytidae), e Microscapus hymenaeae e Spermologus sp. (Curculionidae).

A predação na copa é limitada pelo retardamento do desenvolvimento das sementes em relação ao pericarpo. Todos os predadores de copa desenvolvem uma única geração em cada frutificação. Somente em H. intermedia existe co-ocorrência usual entre dois predadores especializados de copa, R. stigma e C. aff. boucheri. Entretanto, estas espécies infestam os frutos independentemente, podendo desenvolver-se até na mesma semente. R. stigma em H. intermedia é parasitado por dois braconídeos.

R. stigma apresenta diferenciação morfológica e geográfica. Duas de suas formas são simpátricas, reprodutivamente isoladas, e associadas a espécies distintas de Hymenaea. Ao contrário da forma centro-americana de R. stigma, os adultos das formas brasileiras perfuram os frutos para abandoná-los, assim como os demais predadores de frutos na copa. R. maculipes apresenta comportamento larval distinto de R. stigma, e semelhante ao de

R. transversalis na América Central.

R. stigma e C. aff. boucheri apresentam preferência por frutos maiores, para oviposição. São discutidas as implicações desta preferência para Hymenaea, em função do custo de produção de frutos de diferentes tamanhos.

A predação de sementes em frutos no solo aumenta progressivamente, com a reprodução contínua dos predadores. Os mamíferos dispersores de Hymenaea são essenciais à sobrevivência das sementes, uma vez que estas raramente conseguem germinar em frutos íntegros, com êxito.

O pequeno número de espécies predadoras, e sua constância em diversas espécies de Hymenaea e em diferentes comunidades, sugerem que em conjunto tais espécies correspondem a um subsistema coevoluído. Os parasitos de botões florais de Hymenaea reforçam este conceito, por formarem também um pequeno grupo de espécies relacionadas e constantes. A proximidade de Copaifera e Hymenaea, em função das afinidades entre seus predadores de sementes, é discutida.

9. SUMMARY

In this study, the insect seed predators of three species of Hymenaea (Leguminosae: Caesalpinioideae) in Brazil were compared: H. intermedia in lowland tropical rainforest in the state of Amazonas; H. courbaril var. stilbocarpa in semi-deciduous dry or riparian forests in the states of Minas Gerais and São Paulo; and H. stigonocarpa in cerrado vegetation in the states of Minas Gerais, São Paulo and Mato Grosso. Additional observations included a few trees of H. courbaril vars. courbaril and subsessilis, and of Copaifera langsdorffii, also a caesalpinoid tree species.

All these species suffered from seed predation in all localities which were examined, except for some small H. stigonocarpa fruit crops in which no predators occurred.

The insect seed predators which were found in Hymenaea seeds form two distinct groups. The predators of the first group infest pods while still attached to the trees, and the second group only infests pods after their release to the ground. The main canopy seed predators are Rhinochenus stigma, R. maculipes and Conotrachelus aff. boucheri (Col.: Curculionidae), and Phycitidae (Lepidoptera). On the ground, the main predators are Neodryocoetes sp. and Stephanoderes sp. (Col.: Scolytidae), and Microscapus hymenaeae and Spermologus sp. (Curculionidae). Copaifera seeds are attacked by Rhinochenus brevicollis, and their arils are infested by Apion sp. (Col.: Apionidae). All these predators complete their larval development inside the pods, except for Spermologus which is also able to develop in free or even germinating seeds.

Seed predation in developing pods in the canopy is limited by the timing of seed development, which is delayed in relation to pericarp development. All the canopy predators complete a single generation in each fruit crop. Only in H. intermedia there is frequent cooccurrence of two specialized canopy predators, R. stigma and C. aff. boucheri. Nonetheless, these two predator species infest pods independently from each other, and occasionally develop in the same seeds. In H. intermedia, R. stigma larvae are parasitized by two braconid species, one or both being present in all fruit crops which were examined. Another braconid, Bracon saueri, was found parasitizing R. brevicollis larvae in Copaifera seeds.

R. stigma shows morphological and geographical differentiation. Two of its forms are simpatric and are associated with different Hymenaea species. The Brazilian R. stigma forms

differ from the Central-American one in that the adults drill holes in the indehiscent pod walls to free themselves. R. maculipes larvae have distinct behavior from R. stigma, and similar to that of R. transversalis in Costa Rica.

R. stigma and C. aff. boucheri show preference for ovipositing on many-seeded pods in all Hymenaea species. The implications of this size preference for Hymenaea reproduction are discussed in regard to pod production costs for different pod sizes.

Seed predation in fallen pods increases progressively due to the continuous reproduction of the ground predators. Mammal dispersal of Hymenaea pods is essential to seed survival, not only because of their removal from under the parent tree, but also by freeing seeds from the pods, since seeds are rarely able to germinate successfully from unopened pods.

The small number of insect predator species, and their constancy in different Hymenaea species and in different communities suggest that there are no strong differences in the defenses against seed predation of the various Hymenaea species. Accordingly, these insect seed predators may be considered as a coevolved subsystem. This concept is strengthened by the flower bud parasites of Hymenaea, which also correspond to a small group of constant and related species. The proximity of Hymenaea and Copaifera with regard to their insect seed predators is also discussed.

9. BIBLIOGRAFIA

- ARAUJO, V. C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas. I. Bol. INPA (Série Pesquisas Florestais) 4:1-25.
- ARISTIGUIETA, L. 1973. Familias y generos de los arboles de Venezuela. Instituto Botanico, Caracas. 845 pp.
- BLACKMAN, M.W. 1942. New species of bark beetles (Pityophthorini) from Mexico and Tropical America (Coleoptera, Scolytidae). Proc. U.S. Nat. Mus. 92:177-277.
- BONDAR, G. 1929. A resina e os bichos do jatobá. Chac. Quint. 40(1):44.
- BONDAR, G. 1930. Insectos damninhos e molestias dos feijões na Bahia. Bol. Lab. Pat. Veg. Salvador 9:1-183.
- BONDAR, G. 1942. Notas entomológicas da Bahia. VIII. Rev. Ent. 12:427-470.
- BONDAR, G. 1943. Notas entomológicas da Bahia. XII. Rev. Ent. 14:85-134.
- BONDAR, G. 1944. Notas entomológicas da Bahia. XIV. Rev. Ent. 15:191-204.
- BONDAR, G. 1945. Notas entomológicas da Bahia. XV. Rev. Ent. 16:89-112.
- BRADFORD, D.F. & C.C. SMITH. 1977. Seed predation and seed number in Scheelea palm fruits. Ecology 58(3):667-673.
- BULLOCK, S.H. 1976. Consequences of limited seed dispersal within simulated annual populations. Oecologia 24:247-256.
- BURKART, A. 1952. Las Leguminosas argentinas. 2a. edição. Acme, Buenos Aires.
- BURKE, H.R. 1976. Bionomics of the anthonomine weevils. Ann. Rev. Entomol. 21:283-303.
- BUSH, G.L. 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus Rhagoletis (Diptera, Tephritidae). Evolution 23:237-251.
- CENTER, T.D. & C.D. JOHNSON. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. Ecology 55:1096-1103.

- CHAMPION, G.C. 1905. Rhynchophora: Curculionidae. pp. 529-600 in Godman, F.D. & O. Salvin. Biologia Centrali-Americana vol. 4 parte 4.
- COLWELL, R.K. 1973. Competition and coexistence in a sample tropical community. Amer. Natur. 107:737-760.
- CONNELL, J.H. 1970. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. pp. 298-312 in denBoer, P.J. & G.R. Gradwell (eds.) Dynamics of Populations. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- CORNER, E.J.H. 1976. The seeds of Dycotiledons. 2 vols. Cambridge University Press, Cambridge. 311+552 pp.
- CRUZ, G.L. 1965. Livro verde das plantas medicinais e industriais do Brasil. 2 vols. Ed. pelo Autor, Belo Horizonte. 863 pp.
- DARWIN, C. 1859. The origin of species. Modern Library, New York (sem data). 391 pp.
- DUCKE, A. 1935. As especies brasileiras de jatahy, jutahy ou jatobá (gênero Hymenaea L., Leguminosae Caesalpinaceae). Anais Acad. Bras. Ci. 7:203-211.
- EGGERS, H. 1933. Borkenkäfer (Ipidae, Coleoptera) aus Südamerika. VI. Trav. Lab. Entomol. Mus. Hist. Nat. Paris 1:1-37.
- EHRLICH, P.R. & P.H. RAVEN. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18:586-608.
- ELLIOTT, P.F. 1974. Evolutionary responses of plants to seed eaters: pine squirrel predation on lodgepole pine. Evolution 28:221-231.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1979. The principles of pollination ecology. 3a. edição. Pergamon Press, Oxford. 244 pp.
- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Rec. Adv. Phytochem. 10:1-40.
- FIEDLER, K. 1940. Monograph of the South American weevils of the genus Conotrachelus. British Museum, London. 365 pp.
- GADGIL, M. 1971. Dispersal: population consequences and evolution. Ecology 52:253-261.

- GIBBS, P.E. & H.F. LEITÃO Fº. 1978. Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi Guaçu, state of São Paulo, S.E. Brazil. Rev. Bras. Bot. 1:151-156.
- GILBERT, L.E. 1977. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. Col. Inter. C.N.R.S. 265:400-413.
- GILBERT, L.E. 1979. Coevolved food webs, mobile links, keystone mutualists, and the management of neotropical diversity. Manuscrito destinado a: Soule, M. & B. Wilcox (eds.) Conservation Biology. (No prelo).
- GILLETT, J.B. 1962. Pest pressure, an underestimated factor in evolution. Systematics Assoc. Publ. 4:37-46.
- GREEN, T.W. & I.G. PALMBLAD. 1975. Effects of insect seed predators on Astragalus cibarius and Astragalus utahensis (Leguminosae). Ecology 56:1435-1440.
- HARPER, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. Brookhaven Symp. Biol. 22:48-61.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London. 892 pp.
- HARPER, J.L., P.H. LOVELL & K.G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1:327-356.
- HERINGER, E.P. & M.B. FERREIRA. 1975. Árvores úteis da região geoeconômica do Distrito Federal - Dendrologia. O gênero Hymenaea - jatobás, jataís, jutaís, etc. Cerrado 7:27-32.
- HILL, A.F. 1952. Economic Botany. 2a. edição. McGraw-Hill, New York. 560 pp.
- JANZEN, D.H. 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. Amer. Natur. 102:592-595.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23:1-27.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Amer. Natur. 104:501-528.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:465-492.
- JANZEN, D.H. 1971a. Escape of Cassia grandis L. beans from predators in time and space. Ecology 52:964-979.

- JANZEN, D.H. 1974a. The deflowering of Central America. Nat. Hist. 83:48-53.
- JANZEN, D.H. 1975a. Behavior of Hymenaea courbaril when its predispersal seed predator is absent. Science 189:145-147.
- JANZEN, D.H. 1975b. Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. in Price, P.W. (ed.) Evolutionary strategies of parasitic insects and mites. Plenum, New York. pp.154-186.
- JANZEN, D.H. 1975c. Intra- and interhabitat variations in Guazuma ulmifolia (Sterculiaceae) seed predation by Amblycerus cistelinus (Bruchidae) in Costa Rica. Evolution 56:1009-1013.
- JANZEN, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. in Tomlinson, P.B. & M.H. Zimmermann (eds.) Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp.83-128.
- KIMBALL, C.P. 1965. The Lepidoptera of Florida. An annotated checklist. Florida Dept. of Agriculture, Gainesville. 363 pp.
- KUSCHEL, G. 1952. Los curculionideos de la cordillera chileno-argentina. Parte 1. Rev. Chil. Entomol. 2:229-279.
- LANGENHEIM, J.H. 1973. Leguminous resin-producing trees in Africa and South America. in Meggers, B.J. (ed.) Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Smithsonian Press, Washington. pp.89-104.
- LANGENHEIM, J.H. & Y.T. LEE. 1974. Reinstatement of the genus Hymenaea L. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in Africa. Brittonia 26:3-21.
- LEAL, M.C. & M.H.C.C. DE OLIVEIRA. 1976. Sobre os coleópteros de Pernambuco (Scarabaeidae, Tenebrionidae, Curculionidae). Publ. Univ. Fed. Pernambuco Série B IV(1):1-18.
- LEE, Y.T. & J.H. LANGENHEIM. 1974. Additional new taxa and combinations in Hymenaea L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). J. Arnold Arbor. 55:441-452.
- LEE, Y.T. & J.H. LANGENHEIM. 1975. Systematics of the genus Hymenaea L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). Univ. California Publ. Bot. 69:1-109.
- LEVIN, D.A. 1978. Some genetical consequences of being a plant. in Brussard, P.F. (ed.) Ecological genetics: the interface. Springer, New York. pp. 189-212.

- LEVINS, R. 1975. Evolution in communities near equilibrium. in Cody, M. & J. Diamond (eds.) Ecology and evolution of communities. Belknap Press, Cambridge, Mass. pp. 16-50.
- LEVINS, R. 1977. Qualitative analysis of complex systems. in Matthews, D.E. (ed.) Mathematics and the life sciences. Springer, Berlin. pp. 152-199.
- LIMA, A. DA C. 1928. Sobre alguns Cryphalíneos observados em sementes de cacoeiro e de cafeeiro. Supl. Mem. Inst. Osw. Cruz 4:117-123.
- LIMA, A. DA C. 1950. Sobre alguns gorgulhos da subfamília Cryptorhynchinae (Col. Curculionidae). Dusenía 1:377-384.
- LIMA, A. DA C. 1954. Sobre duas espécies do gênero Bracon Fabr. parasitas da lagarta Platyedra gossypiella (Hym. Braconidae). Arq. Inst. Biol. 21: 135-140.
- LIMA, A. DA C. 1955. Insetos do Brasil. 9ª Tomo: Coleópteros - 3a. parte. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro. 289 pp.
- LIMA, A. DA C. 1956. Insetos do Brasil. 10ª Tomo: Coleópteros - 4a. parte. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro. 373 pp.
- LIMA, B. DA C. 1977. Frutos, mamíferos, répteis, peixes, aves e abelhas melíferas do centro-sul de Goiás. Uma tentativa de sistematização de recursos de subsistência. Anuário Divulg. Cient. Inst. Goiano Pré-História e Antropologia nº 3-4:131-166.
- LIMA, P.F. 1950. A canoa de casca de jatobá entre os Índios do Xingu. Rev. Mus. Paulista (N.S.) 4:369-380.
- LUCAS, P.H. 1857. Entomologie. in Castelnau, F. de. Animaux nouveaux ou rares recueillis dans les parties centrales de l'Amérique du Sud. Tomo 3. Bertrand, Paris.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton. 203 pp.
- MARSHALL, G.A.K. 1930. New South American Curculionidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 10(6):575.
- MARSHALL, G.A.K. 1938. New Brazilian Curculionids (Col.). Ann. Mag. Nat. Hist. 11(2):42-49.
- MARTIN, S.S., J.H. LANGENHEIM & E. ZAVARIN. 1972. Sesquiterpenes in leaf pocket resin of Hymenaea courbaril. Phytochemistry 11:3049-3051.

- MOORE, L.R. 1978a. Seed predation in the legume Crotalaria. I. Intensity and variability of seed predation in native and introduced populations of C. pallida Ait. Oecologia 34:185-202.
- MOORE, L.R. 1978b. Seed predation in the legume Crotalaria. II. Correlates of interplant variability in predation intensity. Oecologia 34:203-223.
- NAZIF, M.J. 1914. Sur le fruit des Hymenaea. Bull. Soc. Bot. Genève 11:29-32.
- PIJL, L. VAN DER. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer, Berlin, 161 pp.
- RAMIREZ, N.L. 1978. Dinamica demografica, depredacion de semillas y mecanismos de dispersion en Copaifera pubiflora Benth (Leguminosae: Caesalpinioideae). Tese. Esc. Biologia, Univ. Central de Venezuela, Caracas. 125 pp. (mimeogr.).
- RIDLEY, H.N. 1930. The dispersal of plants through the world. Reeve, Ashford. 744 pp.
- RIZZINI, C.T. 1971. Árvores e madeiras úteis do Brasil. Blücher e EDUSP, São Paulo. 294 pp.
- RIZZINI, C.T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil. Vol. 2: Aspectos sociológicos e florísticos. Hucitec e EDUSP, São Paulo. 374 pp.
- RIZZINI, C.T. & E.P. HERINGER. 1966. Estudos sobre os sistemas subterrâneos de plantas campestres. An. Acad. Bras. Ciências 38 (Supl.):85-112.
- RIZZINI, C.T. & W.B. MORS. 1976. Botânica econômica brasileira. E.P.U. e EDUSP, São Paulo. 207 pp.
- ROUGHGARDEN, J. 1977. Coevolution in ecological systems: results from "loop analysis" for purely density-dependent coevolution. in Christiansen, F.B. & T.M. Fenchel (eds.) Measuring selection in natural populations. Springer, New York. pp. 449-517.
- ROUGHGARDEN, J. 1978. Coevolution in ecological systems. III. Coadaptation and equilibrium population size. in Brussard, P.F. (ed.) Ecological genetics: the interface. Springer, New York. pp. 27-48.
- SALISBURY, E.J. 1942. The reproductive capacity of plants. Bell, London. 244 pp.

- SAUER, H.F.G. 1938. Inimigos naturais da Platyedra gossypiella (Saunders) no Estado de São Paulo. Vespas depredadoras e espécies de parasitas com notas sobre sua biologia. Arq. Inst. Biol. 9:187-199.
- SCHLOTTFELDT, C.S. 1944. Insetos encontrados em plantas cultivadas e comuns - Viçosa, Minas Gerais. Ceres (Viçosa) 6:52-65.
- SILANDER, J.A., JR. 1978. Density-dependent control of reproductive success in Cassia biflora. Biotropica 10(4):292-296.
- SILVA, A.G.A.S., C.R. GONÇALVES, D.M. GALVÃO, A.J.L. GONÇALVES, J. GOMES, M.N. SILVA & L.D. SIMONI. 1968. Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil. Parte II, 2 Tomos. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro. 622+265 pp.
- SLATER, J.A. 1972. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. Biotropica 4(3):145-151.
- SMITH, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (Tamiasciurus) and conifers. Ecol. Monog. 40:349-371.
- SMITH, C.C. 1975. The coevolution of plants and seed predators. in Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds.) Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin. pp. 53-77.
- SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. Amer. Natur. 104:25-35.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1969. Biometry. Freeman, San Francisco. 776 pp.
- SORK, V.L. & D.H. BOUCHER. 1977. Dispersal of sweet pignut hickory in a year of low fruit production, and the influence of predation by a curculionid beetle. Oecologia 28:289-299.
- SOUTHGATE, B.J. 1979. Biology of the Bruchidae. Ann. Rev. Entomol. 24:449-473.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1973. The insect-plant relationship - an ecological perspective. in Van Emden, H.F. (ed.) Insect-plant relationships. Symp. Royal Entomol. Soc. London nº 6. Blackwell, Oxford. pp. 3-30.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1976. Bionomic strategies and population parameters. in May, R.M. (ed.) Theoretical ecology. Blackwell, Oxford. pp. 26-48.
- STRONG, D.R., JR. 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. Ann. Rev. Entomol. 24:89-119.

- STUBBLEBINE, W.H., J.H. LANGENHEIM & D. LINCOLN. 1975. Vegetative growth and leaf pocket resin composition of Hymenaea courbaril under photoperiodic extremes. Biochem. System. Ecol. 3:219-228.
- VÁLIO, I.F.M., V. MORAES, M. MARQUES & P. CAVALCANTE. 1966. Estudo comparativo do balanço d'água de Hymenaea stigonocarpa Mart. e Hymenaea stilbocarpa Hayne, em condições de cerrado, na estação seca. An. Acad. Bras. Ciências 38(Supl.):261-276.
- VÁLIO, I.F.M., V. MORAES, M. MARQUES & J.E. DE PAULA. 1966. Estudo comparativo do balanço d'água de Hymenaea stigonocarpa Mart. e Hymenaea stilbocarpa Hayne, em condições de cerrado, na estação chuvosa. An. Acad. Bras. Ciências 38(Supl.):291-302.
- VANDERMEER, J.H. 1974. Relative isolation and seed predation in Calliandra grandiflora, a mimosaceous legume from the highlands in Guatemala. Biotropica 6:267-268.
- VANDERMEER, J.H. 1975. A graphical model of insect seed predation. Amer. Natur. 109:147-160.
- VOGEL, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. Flora Abt.B 157:562-602.
- VOGEL, S. 1969. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen II. Flora Abt.B 158:185-222.
- WEAVER, J.E. & F.E. CLEMENTS. 1938. Plant ecology. McGraw-Hill, New York. 601 pp.
- WHITEHEAD, D.R. 1975. Species of Conotrachelus Schönherr and Microscapus Lima (Coleoptera: Curculionidae: Cryptorhynchinae) associated with Hymenaea courbaril Linnaeus in Central America, with notes on the Cristatus group of Conotrachelus. J. Wash. Acad. Sci. 65:36-40.
- WHITEHEAD, D.R. 1976. Classification and evolution of Rhinochenus Lucas (Coleoptera: Curculionidae: Cryptorhynchinae), and Quaternary middle american zoogeography. Quaest. Entomol. 12:118-201.
- WILSON, D.E. & D.H. JANZEN. 1972. Predation on Scheelea palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. Ecology 53:954-959.