



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MONTES CLAROS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTU SENSU*  
EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

---



**FATORES QUE REGULAM A PREDACÃO POR BRUCHINAE (COLEOPTERA,  
CHRYSOMELIDAE) EM *ACROCOMIA ACULEATA* (JACQ.) LODD. EX. MARTIUS  
(ARECACEAE)**

**ANIELLE CRISTINA FONSECA PEREIRA**

Montes Claros, Minas Gerais

2013

ANIELLE CRISTINA FONSECA PEREIRA

**FATORES QUE REGULAM A PREDACÃO POR BRUCHINAE (COLEOPTERA,  
CHRYSOMELIDAE) EM *ACROCOMIA ACULEATA* (JACQ.) LODD. EX. MARTIUS  
(ARECACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Strictu Sensu* em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, como requisito necessário para a conclusão do curso de Mestrado em Ciências Biológicas.

Orientador:  
Prof. Dr. Maurício Lopes de Faria

Co-orientador:  
Prof. Dr. Marcílio Fagundes

Montes Claros, Minas Gerais

2013

ANIELLE CRISTINA FONSECA PEREIRA

FATORES QUE REGULAM A PREDÇÃO POR BRUCHINAE (COLEOPTERA,  
CHRYSOMELIDAE) EM *ACROCOMIA ACULEATA* (JACQ.) LODD. EX. MARTIUS  
(ARECACEAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Strictu Sensu* em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, como requisito necessário para conclusão do curso de Mestrado em Ciências Biológicas.

Data da aprovação: \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 2013

Orientador: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Maurício Lopes de Faria (UNIMONTES)

Examinadores: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. Ronaldo Reis Júnior (UNIMONTES)

\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria (UFLA)

Montes Claros, Minas Gerais

2013

*À minha mãe, meu pai e irmãs pelo apoio e paciência em todos os momentos...*

*Aos que me ajudaram na construção deste sonho...*

*Aos que apreciam a ciência;*

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

Papai do Céu, amigo de todas as horas, obrigada por ter me concedido discernimento em minhas escolhas, coragem para seguir em frente com minhas idéias, por me capacitar e principalmente, por me ensinar a esperar pelo momento certo das coisas.

Papai, exemplo de determinação e inteligência; Mamãe, exemplo de amor, doação e paciência. Agradeço a vocês pela minha formação e caráter, por todo carinho a mim dedicado e por muitas vezes se disporem a ajudar mesmo sem entender onde este trabalho me levaria. Gabi e Pituca, essas manas que me distraíram com conversas descontraídas e risadas engraçadas nos momentos de tensão, mas que também muitas vezes me “tiraram do sério”! Agradeço também a Vô Paulin por me ensinar a ser paciente e também pelas cantorias, respostas e piadinhas únicas, que sempre conseguem arrancar um sorriso de quem quer que converse com ele. Minha família linda e que tanto amo, vocês são essenciais.

À minha irmãzinha Lílian, amiga mais do que presente, companheira que sempre dedicou um tempinho para dividir conselhos, orientações, sonhos e sorrisos. A Drizinha que, mesmo nunca atendendo minhas ligações, sempre se mostrou disposta a conversar e desabafos. Kênia, amiga que até hoje não entende porque gosto tanto de natureza, mas que sempre apoiou meus estudos e me chamou pra beber um pouquinho. Amigas, gostaria muito de agradecer porque nos momentos difíceis era só me encontrar com vocês que tudo ficava mais tranquilo.

Aos pequenos e grandes amigos, familiares e dindas que se interessaram por meu trabalho e ouviram atentamente, tentando entender onde eu queria chegar com minhas explicações. Vocês me ajudaram a ter clareza nas minhas palavras e segurança para discutir de forma simples meus resultados.

Aos meus colegas de curso pela companhia nessa jornada e por compartilhar

momentos de alegrias e principalmente de tensão. Em especial aos meus “amigões” Lukinhas e Browzito, que mais do que colegas se mostraram companheiros com quem dividi viagens, gargalhadas, conflitos, comentários e também alguns perrengues. Obrigada pela amizade e confiança.

Aos colegas e amigos do laboratório de Ecologia e Controle Biológico de Insetos pelos momentos agradáveis e descontraídos vivenciados no laboratório. Em especial a Gleice e Karol minhas amigas e “ajudantes” quebradoras de coquinhos. Torço muito por vocês!

Ao professor Ronaldo sempre paciente ao me explicar estatística e ajudar com a interpretação dos resultados. Á Marcílio pelas discussões, dicas e críticas. Aos demais professores do programa de Pós-Graduação por aumentar meus conhecimentos. Obrigada pelos ensinamentos, sem vocês muito estaria perdido.

Maurício, orientador, professor e amigo que desde a graduação enriqueceu nossas conversas doando um pouquinho de sua inteligência e sabedoria. Obrigada por tantas vezes tentar me tranquilizar, por destacar a beleza do meu trabalho, por acreditar em mim e por me mostrar que se tudo deu certo é por que “Deus é perfeito”. Agradeço por toda confiança e paciência a mim dedicada, principalmente nas inúmeras ligações. Não sabe o quanto você foi importante não só no desenvolvimento deste trabalho, como também na formação da minha personalidade como mestre e pesquisadora.

Á Cibele Stramare Ribeiro-Costa do Laboratório de Sistemática e Bioecologia de Coleoptera da Universidade Federal do Paraná pela identificação dos coleopteras Bruchinae.

Ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGCB) da Universidade Estadual de Montes Claros (Unimontes), CAPES, CNPq pela oportunidade concedida para realização do mestrado. Ao apoio da Fadenor e Funarbe. E à PETROBRAS (Projeto Macaúba) pelo financiamento do trabalho e concessão da bolsa de estudos.

**MUITO OBRIGADA!**

*"A mente que se abre a uma nova idéia  
jamais volta ao seu tamanho original"*

**Albert Einstein**

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.1.</b> Mapa do estado de Minas Gerais mostrando as cidades escolhidas para amostragem de <i>A. aculeata</i> .....	24
<b>Figura 1.2.</b> Predação de frutos de <i>A. aculeata</i> por Bruchinae em função da Heterozigozidade Observada para cada população. Arapuá (ARA), Florestal (FLO), São Gonçalo do Abaeté (SGA), Mirabela (MIR), Grão Mogol (GRM), Claro dos Poções (CLP) e Itacambira (ITA) .....	30
<b>Figura 2.1.</b> <i>Acrocomia aculeata</i> . a) Vista geral da palmeira <i>A. aculeata</i> . b) Estirpe coberto por espinhos escuros e compridos. c) Cacho com frutos de <i>A. aculeata</i> . d) Frutos cortados ao meio revelando a estrutura .....	47
<b>Figura 2.2.</b> População de <i>A. aculeata</i> localizada no Campus da Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, Minas Gerais .....	48
<b>Figura 2.3.</b> População de <i>A. aculeata</i> localizada em Mirabela, Minas Gerais .....	50
<b>Figura 2.4.</b> Arena tripla escolha utilizada no experimento de preferência e comportamento de oviposição. a) Visão de cima da arena tripla escolha. b) Arena disposta dentro da Câmara de Fluxo Laminar .....	53
<b>Figura 2.5.</b> Efeito do tratamento e do período de exposição na porcentagem de colonização dos frutos por fungos decompositores .....	55
<b>Figura 2.6.</b> Porcentagem de ataque por Bruchinae em frutos de <i>A. aculeata</i> com e sem presença de fungos ao longo do tempo .....	56
<b>Figura 2.7.</b> Efeito da presença de fungos decompositores na oviposição por Bruchinae em frutos de <i>A. aculeata</i> ao longo do tempo .....	57
<b>Figura 2.8.</b> Número de escolhas para cada opção da arena tripla-escolha: valores esperados e observados .....	58
<b>Figura 2.9.</b> Rede de interações que envolvem <i>A. aculeata</i> . 1- Interação direta de herbivoria do fruto; 2- Interação direta de predação da semente; 3- Interação direta de decomposição do fruto. I1- Interação indireta entre herbívoro-fruto-fungo; I2- Interação indireta entre fungo-fruto-predador; D1- Interação difusa entre herbívoro-predador resultante da soma das interações indiretas (I1+I2) .....	62



## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.1.</b> Parâmetros da diversidade genética, porcentagem de predação e coeficiente de variação da predação das populações de <i>A. aculeata</i> estudadas .....	25
<b>Tabela 1.2.</b> Sequência dos pares de <i>primers</i> desenvolvidos para amplificar loci microsátélites de <i>A. aculeata</i> .....	29

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>11</b>
<b>1.1 REFERÊNCIAS .....</b>	<b>14</b>
<b>2. CAPÍTULO I - O papel da diversidade genética na regulação da predação por Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) em <i>A. aculeata</i> (Arecaceae) .....</b>	<b>17</b>
<b>2.1 RESUMO .....</b>	<b>18</b>
<b>2.2 ABSTRACT .....</b>	<b>19</b>
<b>2.3 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>20</b>
<b>2.4 MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>22</b>
<b>2.5 RESULTADOS .....</b>	<b>28</b>
<b>2.6 DISCUSSÃO .....</b>	<b>30</b>
<b>2.7 REFERÊNCIAS .....</b>	<b>34</b>
<b>3. CAPÍTULO II - Interações ecológicas na dinâmica de predação de sementes de <i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex. Martius (Arecaceae) .....</b>	<b>40</b>
<b>3.1 RESUMO .....</b>	<b>41</b>
<b>3.2 ABSTRACT .....</b>	<b>42</b>
<b>3.3 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>43</b>
<b>3.4 MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>45</b>
<b>3.5 RESULTADOS .....</b>	<b>54</b>
<b>3.6 DISCUSSÃO .....</b>	<b>58</b>
<b>3.7 REFERÊNCIAS .....</b>	<b>64</b>
<b>4. CONCLUSÃO GERAL .....</b>	<b>71</b>

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

1 Entender a força relativa dos fatores e interações que determinam as mudanças na  
2 estrutura das populações e comunidades é uma questão central na ecologia. Grande parte do  
3 recrutamento potencial de uma população vegetal é perdida pela predação de sementes, sendo  
4 esta uma das principais forças ecológicas e evolutivas que afetam os indivíduos, populações e  
5 comunidades de plantas. As plantas podem responder aos herbívoros, desenvolvendo  
6 estratégias de defesa baseadas em compostos químicos, de barreiras mecânicas ou de  
7 associações biológicas, para escapar ou diminuir os efeitos da predação (Weis & Berenbaum  
8 1989). Além disso, devido à predação de sementes atuar diretamente sobre o *fitness* das  
9 plantas, espera-se que a seleção natural promova estratégias que visem minimizar o impacto  
10 da predação, garantindo maior sucesso aos genótipos mais resistentes (Louda 1982; Hulme &  
11 Hunt 1999).

12 A predação de sementes por coleópteros em espécies vegetais tropicais é um fenômeno  
13 comum, ocorrendo principalmente em frutos maduros (Lisboa 1975). Dentre os principais  
14 predadores de sementes florestais se encontram algumas espécies coleópteros pertencentes às  
15 famílias Chrysomelidae, Curculionidae, Anthribidae e Cerambycidae (Janzen 1980). Neste  
16 contexto, a subfamília Bruchinae, recebe maior destaque dentro de Chrysomelidae por seus  
17 representantes serem bastante restritivos quanto à sua dieta alimentar (Bondar 1936), podendo  
18 ocorrer especificidade nos níveis de gênero ou família (Johnson 1981; Johnson & Romero  
19 2004; Christianini 2006). Do ponto de vista econômico, estes são os predadores de sementes  
20 mais importantes, podendo se desenvolver continuamente nas sementes armazenadas (Lima  
21 1955).

22 Os coleópteros da subfamília Bruchinae são amplamente conhecidos por sua estreita  
23 relação com o hospedeiro, sendo todos predadores de sementes (Rámirez & Travesset 2010;

1 Delobel *et al* 1995). Dentro de Bruchinae, membros da Tribo Pachymerini se alimentam  
2 exclusivamente de sementes de palmeiras (Johnson *et al* 1995; Delobel *et al* 1995). Há vários  
3 registros da predação de frutos de palmeiras por invertebrados (Steffler *et al* 2008; Silva *et al*  
4 2007; Alves-Costa 2004; Donatti 2004; Scariot 1998), sendo que esta família (Arecaceae)  
5 figura entre aquelas com maiores ocorrências de predação por besouros Bruchinae (Johnson *et*  
6 *al*, 1995; Scariot, 1998).

7 A palmeira *Acrocomia aculeata* (Jacq.)Lood. ex Mart. (Arecaceae) é uma espécie  
8 frutífera, nativa de florestas tropicais, tipicamente brasileira e com ampla distribuição  
9 geográfica. Esta espécie apresenta grande utilidade (Lorenzi 2006) e mais recentemente seu  
10 fruto tem despertado grande interesse sócio-econômico por sua capacidade de produção de  
11 óleo vegetal, sendo citada como umas das principais fontes deste óleo no Brasil. Entretanto, o  
12 estabelecimento e a manutenção das populações *A. aculeata* ficam limitadas pela forte  
13 predação exercida por besouros Bruchinae, que podem destruir mais de 70% dos propágulos  
14 produzidos (Scariot 1998). Neste contexto, este trabalho visou entender os fatores que  
15 determinam a predação por besouros Bruchinae em frutos de *A. aculeata*. Para tanto, foram  
16 propostas duas abordagens de investigação que compuseram os dois capítulos desta  
17 dissertação. No primeiro capítulo, testamos a hipótese da diversidade genética, que prediz que  
18 o *fitness* aumenta com a diversidade genética (Karlin & Lieberman 1979a, 1979b; Ginzburg  
19 1979). Assim, populações de *A. aculeata* geneticamente mais diversas sofreriam menor  
20 ataque por Bruchinae por apresentarem um arsenal de características que podem conferir  
21 defesa à predação.

22 No segundo capítulo, exploramos o papel das interações indiretas envolvidas no  
23 sistema predador-presa, predizendo que fungos decompositores são mediadores de uma  
24 interação indireta entre herbívoros e predadores, e que tem forte influência sobre o  
25 comportamento de oviposição de Bruchinae. Nesse sentido foram realizados experimentos a

1 fim de testar, primeiramente, se injúrias no epicarpo provocadas por herbívoros em pré-  
2 dispersão favorecem a colonização por fungos decompositores em frutos após a dispersão. E  
3 ainda, se frutos colonizados por fungos decompositores influenciam a seleção do sítio de  
4 oviposição pelo predador. Com isso, as taxas de predação por Bruchinae em *A. aculeata*  
5 seriam determinadas por um complexo de interações ecológicas envolvendo planta-herbívoro-  
6 decompositor-predador de sementes.

## 1 1.1 REFERÊNCIAS

- 2 Alves-Costa CP (2004) Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade  
3 vegetal. Tese (Doutorado), Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- 4 Bondar G (1936) Notas biológicas sobre bruquídeos observados no Brasil. Arquivos do  
5 Instituto de Biologia Vegetal, 3: 7- 44.
- 6 Christianini A (2006) Fecundidade, dispersão e predação de sementes de *Archontophoenix*  
7 *cunninghamiana* H. Wendl. & Drude, uma palmeira invasora da Mata Atlântica. Revista  
8 Brasileira de Botânica, 29(4): 587-594.
- 9 Delobel A, Couturier G, Kahn F, Nilsson JA (1995) Trophic relationships between palms and  
10 bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. Amazoniana,  
11 13(3/4): 209-219.
- 12 Donatti CI (2004) Conseqüências da defaunação na dispersão e predação de sementes e no  
13 recrutamento de plântulas da palmeira brejaúva (*Astrocaryum aculeatissimum*) na Mata  
14 Atlântica. Dissertação (Mestrado), ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- 15 Ginzburg LR (1979) Why are heterozygotes often superior in fitness? Theor. Popul. Biol., 15:  
16 264-267.
- 17 Hulme PE, Hunt MK (1999) Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland:  
18 predator response to absolute and relative abundance of prey. Journal of Animal  
19 Ecology, 68: 417- 428.
- 20 Janzen DH (1980) Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. J.  
21 Ecol., 68: 929-952.
- 22 Johnson CD, Zona S, Nilsson JA (1995) Bruchid beetles and palms seeds: recorded  
23 relationships. Principes, 39:25-35.

- 1 Johnson CD (1981) Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioral  
2 patterns of fruits of the Leguminosae. *Environment Entomologic* 10: 249-253.
- 3 Johnson CD, Romero J (2004) A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae  
4 (Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 404–408.
- 5 Karlin S, Lieberman U (1979a) Central equilibria in multilocus systems I. Generalized  
6 nonepistatic selection regimes. *Genetics*, 91: 777-798.
- 7 Karlin S, Lieberman U (1979b) Central equilibria in multilocus systems II. Bisexual  
8 generalized nonepistatic selection models. *Genetics*, 91: 799-816.
- 9 Lima CAM (1955) *Insetos do Brasil. Coleópteros*. Escola Nacional de Agronomia. Rio de  
10 Janeiro, Série Didática.
- 11 Lisboa PLB (1975) Predação em sementes de *Oenocarpus bacaba* Mart. (Palmae). *Ciência e*  
12 *Cultura*, 28(7): 764-767.
- 13 Lorenzi GMAC (2006) *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. – Arecaceae: bases para o  
14 extrativismo sustentável. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba,  
15 156 f.
- 16 Louda SM (1982) Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub,  
17 *Haplopappus venetus* (Asteraceae) along a climatic gradient. *Ecology*, 64: 511-521.
- 18 Ramírez N, Traveset A (2010) Predispersal seed-predation by insects in the Venezuelan  
19 Central Plain: Overall patterns and traits that influence its biology and taxonomic  
20 groups. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 193-209.
- 21 Scariot A (1998) Seed dispersal and predation of the palm *Acrocomia aculeata*. *Principes*, 42:  
22 5-8.

- 1 Silva F R, Begnini RM, Scherer KZ, Lopes BC, Castellani TT (2007) Predação de sementes
- 2 de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) por insetos na Ilha de Santa
- 3 Catarina, SC. Revista Brasileira de Biociências, Porto Alegre, 5(1): 681-683.
  
- 4 Steffler CE, Donatti CI, Galetti M (2008) Seed predation of *Attalea dubia* (Arecaceae) in an
  
- 5 Weis AE, Berenbaum MR (1989) Herbivorous insects and green plants. Plant-Animal
- 6 Interactions. New York: Mc Graw-Hill, 123-162.



## CAPÍTULO I

### **O papel da diversidade genética na regulação da predação por Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) em *Acrocomia aculeata* (Arecaceae)**

1 **2.1 RESUMO.** PEREIRA, Anielle Cristina Fonseca. **O papel da diversidade genética na**  
2 **regulação da predação por Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) em *Acrocomia***  
3 ***aculeata* (Arecaceae).** 2013. Dissertação Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de  
4 Montes Claros.

5  
6 Todas as plantas são atacadas por uma diversa comunidade de herbívoros, que são  
7 capazes de vencer o arsenal de características de defesa apresentadas pelo reino vegetal. A  
8 resistência e tolerância à herbivoria são comumente determinadas por características  
9 hereditárias. Assim, o aumento da diversidade pode exercer efeitos diferenciados sobre o  
10 desempenho de insetos e, conseqüentemente, sobre a estrutura da comunidade. Neste  
11 contexto, o objetivo deste trabalho foi testar a “Hipótese da variabilidade genética” em  
12 populações de *A. aculeata*, predizendo que populações geneticamente mais diversas são  
13 menos atacadas por Bruchinae. A diversidade genética (número médio de alelos e  
14 heterozigosidade observada) e a predação (porcentagem e coeficiente de variação) foram  
15 calculadas para sete populações de *A. aculeata* em Minas Gerais. Os parâmetros de  
16 diversidade genética ao serem relacionados com a predação das sementes por Bruchinae não  
17 foram consistentes com a predição proposta. O número de alelos não influenciou a  
18 porcentagem de predação e populações com maior heterozigosidade apresentaram maior  
19 porcentagem de predação. Como a amostragem foi realizada na escala população, indivíduos  
20 homozigotos muito susceptíveis podem influenciar fortemente a porcentagem de predação  
21 encontrada para a população. Assim, a determinação das taxas de predação em uma população  
22 não depende da diversidade genética em si, mas sim, da frequência de fenótipos resistentes  
23 e/ou susceptíveis que vão compor essa diversidade.

24 **Palavras-chave:** Macaúba; Variabilidade Genética; Bruchidae; Predação de sementes.

1 **2.2 ABSTRACT.** PEREIRA, Anielle Cristina Fonseca. **The role of genetic diversity in the**  
2 **regulation of predation by Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) in *Acrocomia***  
3 ***aculeata* (Arecaceae).** 2013. Dissertação Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de  
4 Montes Claros.

5  
6 All plants are attacked by a diverse community of herbivores, which are able  
7 overcome the defense arsenal of features presented by the vegetable kingdom. Resistance and  
8 tolerance to herbivory are commonly determined by hereditary characteristics. Thus, the  
9 increased diversity may exert different effects on performance of insects and hence on the  
10 community structure. In this regard, the aim of this study was to test the "Hypothesis of  
11 Genetic Variability" in populations of *A. aculeata*, predicting that genetically diverse  
12 populations are less attacked by Bruchinae. The genetic diversity (average number of alleles  
13 and observed heterozygosity) and predation (percentage and coefficient of variation) were  
14 calculated for seven populations of *A. aculeata* in Minas Gerais. The amount of the  
15 parameters of genetic diversity with seed predation by Bruchinae weren't consistent with the  
16 proposed prediction. The number of alleles didn't influence the percentage of predation and  
17 populations with higher heterozygosity showed a higher percentage of predation. Since the  
18 sampling was realized on scale of population, homozygous very susceptible can strongly  
19 influence the percentage of predation found for the population. Thus, the determination of  
20 rates of predation in a population not depend of genetic diversity itself, but of frequency of the  
21 resistant and susceptible phenotypes that will make this diversity.

22

23 **Keywords:** Macaw palm; Genetic Variability; Bruchidae; Seed predation.

## 2.3 INTRODUÇÃO

1           A diversidade genética das populações naturais representa um dos mais importantes  
2 aspectos para o entendimento dos processos ecológicos e evolutivos das espécies na natureza  
3 (Vellend & Geber 2005; Young *et al.* 1996; Reed & Frankham 2003). Ela é o componente  
4 fundamental no processo de evolução dos organismos podendo afetar a produtividade, o  
5 crescimento e a estabilidade de uma população, bem como as interações presentes na  
6 comunidade e os processos dos ecossistemas (Fisher 1930; Hughes *et al.* 2008).

7           Todas as espécies de plantas terrestres são atacadas por uma grande diversidade de  
8 herbívoros que são capazes de vencer o arsenal de características de defesa apresentadas pelo  
9 reino vegetal (Strong *et al.* 1984). A ação dos herbívoros tem o potencial de afetar todos os  
10 estágios de vida da planta, podendo causar uma diminuição no seu *fitness* (Crawley 1983;  
11 1985). Eles afetam o crescimento, a reprodução e, até mesmo, a sobrevivência das plantas,  
12 refletindo sobre a abundância, distribuição e dinâmica das populações (Louda & Potvin 1995;  
13 Cornelissen & Fernandes 2001; Maron & Crone 2006). Nesse sentido, a variação genética das  
14 plantas desempenham um importante papel na regulação da abundância de herbívoros  
15 (Juenger *et al.* 2005; Kotowska *et al.* 2010) e, por conseguinte, sobre as taxas de ataque e seu  
16 impacto sobre os frutos. Diferentes genótipos, mesmo dentro de uma única espécie de plantas,  
17 podem exercer efeitos diferenciados sobre o desempenho de insetos e, conseqüentemente,  
18 sobre a estrutura da comunidade (Service 1984; Cronin & Abrahamson 2001; Wimp *et al.*  
19 2005; Evans *et al.* 2013). Os genótipos podem alterar características funcionais importantes,  
20 como a habilidade competitiva (Cahill *et al.* 2005) e qualidade de forrageio de insetos  
21 herbívoros (Stinchcombe & Rausher 2001; Karley *et al.* 2008). Assim, diversidade genética

1 das plantas é responsável por determinar as características que vão conferir resistência e  
2 tolerância à herbivoria (Mauricio 1998; Juenger *et al.* 2005; Wise 2007).

3 Há evidências de que o aumento da diversidade genética de uma espécie pode levar a  
4 uma maior produtividade primária, bem como a uma diminuição nos danos causados por  
5 herbívoros e patógenos (Kotowska *et al.* 2010; Cantelo & Sanford 1984; Smithson & Lenne  
6 1996). Isso porque populações mais diversas apresentariam maior biomassa, melhores  
7 características fisiológicas e metabólicas, tendo melhor habilidade de resistir ao ataque por  
8 herbívoros. Nesse contexto, conforme proposto por Darwin, a seleção natural atuaria  
9 favorecendo a ocorrência de características resistentes, contribuindo assim para a evolução da  
10 espécie (Suzuki *et al.* 1992). Alguns trabalhos propõem que essas características estão  
11 relacionadas com um maior número de *loci* heterozigotos na população (Ginzburg 1979;  
12 Karlin & Lieberman 1979a, 1979b).

13 Estudos genéticos de populações naturais têm como objetivo avaliar e quantificar  
14 como a variabilidade genética está distribuída entre e dentro das populações. Esses estudos  
15 permitem um melhor entendimento de como a seleção está atuando em função da  
16 adaptabilidade, pois quanto maior a variabilidade genética existente na população, maior é a  
17 chance de perpetuação da espécie (Gregorius 1991). Dessa forma, a caracterização da  
18 diversidade genética de populações naturais pode embasar estudos que visam entender como  
19 características genéticas influem no controle da predação por herbívoros que têm alto impacto  
20 sobre o *fitness* da planta. Nesse sentido o objetivo deste trabalho foi testar a “Hipótese da  
21 variabilidade genética”, que prediz que populações geneticamente mais diversas são menos  
22 atacadas por herbívoros.

## 1 2.4 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2 Sistema de Estudo

3 *Acrocomia aculeata*, popularmente conhecida como macaúba, bocaiúva, coco catarro,  
4 pertencente à família Arecaceae, é nativa das florestas tropicais, estando amplamente  
5 distribuída na América do Sul (Clemente *et al.* 2005). No Brasil, *A. aculeata* ocorre do Pará  
6 até São Paulo, Rio de Janeiro e Mato Grosso do Sul, principalmente em áreas de vegetação  
7 aberta (Lorenzi 2004). Esta palmeira é encontrada em altas densidades em áreas de pastagens,  
8 áreas perturbadas, áreas de cultivo e margens de rodovias (Scariot *et al.* 1991; Scariot *et al.*  
9 1995). Em Minas Gerais, há três grandes regiões de ocorrência de *A. aculeata*: Alto  
10 Paranaíba, Zona Metalúrgica e região de Montes Claros (Motta *et al.* 2002).

11 *A. aculeata* é uma palmeira arborescente perene, frutífera, monóica, tipicamente  
12 brasileira, nativa de florestas tropicais e com ampla distribuição geográfica (Scariot *et al.*  
13 1995; Abreu *et al.* 2012). Apresenta estipe reto e cilíndrico, com cicatrizes foliares anulares  
14 cobertas por espinhos, característico da espécie e alcança aproximadamente 15 m de altura  
15 (Scariot 1998). As folhas são alongadas, de 4 a 5 m de comprimento, com bainha, pecíolo e  
16 raque cobertos de longos espinhos agudos (Lorenzi 2002). As inflorescências de *A. aculeata*  
17 são andrógenas, com acentuada protoginia. A síndrome básica de polinização é por besouros  
18 Cuculionidae, Nitidulidae e Scarabaeidae, com o vento desempenhando um papel secundário  
19 (Scariot *et al.* 1991). Esta espécie tem um sistema reprodutivo misto, com a reprodução por  
20 xenogamia (polinização entre diferentes indivíduos) sendo a mais comum (Scariot *et al.*  
21 1995). Entretanto, a espécie é auto-compatível para a polinização entre flores do mesmo  
22 indivíduo, geitonogamia (Scariot *et al.* 1991). Os frutos são drupas globosas de 3-5 cm de  
23 diâmetro, sendo constituídos por várias partes: a casca (epicarpo); polpa ou mesocarpo;  
24 endocarpo e amêndoa (Brasil 1985).

1           Devido aos frutos de *A. aculeata* serem pobres em defesas químicas e representarem  
2 uma fonte rica de nutrientes e minerais (Hiane *et al.* 2006) eles são explorados por uma ampla  
3 variedade de animais, especialmente insetos (Pott & Pott 1994). A predação de sementes de *A.*  
4 *aculeata* por Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) figura entre as mais importantes,  
5 podendo destruir mais de 70% das sementes (Scariot 1998, Ramos *et al.* 2001). Besouros  
6 dessa subfamília são bem conhecidos devido a sua importância econômica; às larvas de todos  
7 os seus representantes são predadoras de sementes, incluindo pragas de várias famílias  
8 botânicas (Bondar 1936; Janzen 1980; Delobel *et al.* 1995; Linzmeier *et al.* 2004; Scherer &  
9 Romanowski 2004; Sari & Ribeiro-Costa 2005). Todos os representantes da Tribo  
10 Pachymerini, dentro de Bruchinae, se alimentam exclusivamente de palmeiras (Johnson *et al.*  
11 1995; Delobel *et al.* 1995). Eles têm um alto impacto no *fitness* da planta porque durante o  
12 desenvolvimento larval todo conteúdo da amêndoa é consumido, ocorrendo assim, a  
13 destruição do embrião.

14

#### 15           Área de estudo

16           O estudo foi realizado em sete populações naturais de *Acrocomia acuelata* localizadas  
17 em Minas Gerais (Fig.1.1). Estas populações são geograficamente diferentes, e estudos de  
18 suas características genéticas permitem classificá-las como populações geneticamente  
19 distintas (Souza 2012; Pereira 2012).

20           As coletas ocorreram nos municípios de Arapuá, na mesorregião do Triângulo Mineiro  
21 e Alto Paranaíba; Florestal, na Zona Metalúrgica de Minas Gérias; São Gonçalo do Abaeté no  
22 Noroeste do estado; e Grão Mogol, Mirabela, Claro dos Poções e Itacambira situadas no  
23 Norte de Minas Gerais.

24



2 **Figura 1.1.** Mapa do estado de Minas Gerais mostrando as cidades escolhidas para amostragem de *A. aculeata*.

3

#### 4 **Amostragem da Diversidade Genética**

5

6 Os dados relativos à diversidade genética foram obtidos em parceria com o laboratório  
 7 de Bioprospecção e Recursos Genéticos, da Universidade Estadual de Montes Claros –  
 8 UNIMONTES.

9 Para caracterização genética foram realizadas coletas aleatórias de folhas jovens em 30  
 10 indivíduos adultos de *Acrocomia aculeata* para as sete populações. As folhas foram  
 11 acondicionadas em sacos plásticos com sílica gel, para secagem e preservação. Esse material  
 12 foi conduzido ao laboratório de Bioprospecção e Recursos Genéticos, da Universidade  
 13 Estadual de Montes Claros – UNIMONTES, onde foi armazenado em *ultra freezer* a  $-80^{\circ}\text{C}$   
 14 até o momento dos procedimentos de extração do DNA.



1 A integridade do DNA extraído foi determinada por eletroforese em gel de agarose  
 2 1%. Para as reações de amplificação do DNA foram realizadas diluições padronizadas de  
 3 acordo com a quantidade de DNA extraída para todas as amostras.

4 As reações de PCR foram realizadas em um termociclador *Applied Biosystems*,  
 5 modelo Veriti 96 Well Thermal cicler, em um volume de 15  $\mu$ L, contendo DNA genômico  
 6 diluído; Tampão PCR 10 X; Tris-HCl de 10 mM, pH 8,0; dNTP 100  $\mu$ M, MgCl<sub>2</sub> 0,3 mM;  
 7 1U/ $\mu$ L Taq DNA polimerase ; *primer* (2 mM), água mili-q. O protocolo de PCR consistiu de  
 8 uma prévia desnaturação inicial a 94°C por 5 min, seguida por 35 ciclos a 94°C por 1 min, 1  
 9 min para *annealing* (de acordo com a temperatura a ser estabelecida para cada *primer*) e 72°C  
 10 por 1 min, em seguida, uma etapa de extensão final a 72°C por 7 min. Os *primers* utilizados  
 11 para amplificação de fragmentos de *A. aculeata* desenhados por Nucci *et al.* (2007) estão  
 12 apresentados na Tabela 1.1. A temperatura de *annealing* do *primer* Aacu30 foi de 52,5°C,  
 13 enquanto que para os demais *primers* foi de 56°C.

14 **Tabela 1.1.** Sequência dos pares de *primers* desenvolvidos para amplificar *loci* microsatélites  
 15 de *A. aculeata* (Nucci *et al.* 2007).

<b>Locus</b>	<b>Repetições</b>	<b>Sequências (5' - 3')</b>	<b>Temperatura de Anelamento (°C)</b>
Aacu07	(GA)13	<i>F:</i> ATCGAAGGCCCTCCAATACT <i>R:</i> AAATAAGGGGACCCCTCCAA	56
Aacu10	(AG)16	<i>F:</i> TGCCACATAGAGTGCTTGCT <i>R:</i> CTACCACATCCCCGIGAGTT	56
Aacu12	(TC)20	<i>F:</i> GAATGTGCGTGCTCAAAATG <i>R:</i> AATGCCAAGTGACCAAGTCC	56
Aacu26	(AC)13 (AG)14	<i>F:</i> ACTTGCAGCCCCATATTGAG <i>R:</i> CAGGAACAGAGGCAAGTTC	56

1 O tamanho dos fragmentos amplificados foi determinado por comparação com um  
2 DNA de tamanho conhecido Liz 600 (*Applied Biosystem*) em sequenciador automático de  
3 DNA ABI 3500 (*Applied Biosystems*), utilizando o programa *Gene Mapper* v. 4.1 (*Applied*  
4 *Biosystems*).

5 Os níveis de variação genética dentro das populações foram quantificados por meio do  
6 número de alelos por loco ( $A$ ) e da heterozigosidade observada ( $H_o$ ), parâmetros mais  
7 utilizados para quantificar a diversidade genética (Nucci *et al.* 2007). O número médio de  
8 alelos é considerado uma medida alternativa bastante útil para caracterizar a variabilidade  
9 genética. Na determinação do número de alelos, conta-se em cada *locus* o número de alelos  
10 detectados, com posterior soma dos valores obtidos e divisão pelo total de *loci* estudado,  
11 obtendo assim a frequência alélica. A  $H_o$  é a proporção de indivíduos heterozigotos  
12 observados em uma população estudada (Suzuki *et al.* 1992). Esta foi calculada diretamente a  
13 partir dos genótipos encontrados na população para todos os *loci* por intermédio do programa  
14 *Genetic Data Analysis - GDA 1.1* (Lewis & Zaykin 2001).

15 O índice de fixação de Wrigth ou coeficiente de endogamia ( $f$ ) permite verificar se há  
16 a redução de heterozigose e a conseqüente perda de diversidade genética por endogamia. Esse  
17 índice pode ser calculado pela fórmula:  $f = 1 - (H_o/H_e)$ , sendo  $H_o$  a heterozigosidade observada  
18 para a população e  $H_e$ , a heterozigosidade esperada pelo Equilíbrio de Hardy-Weinberg para a  
19 mesma população. Valores entre zero e 1 representam maiores freqüências de endogamia;  
20 Valores entre zero e -1 representam maior diversidade genética; e zero representa uma  
21 população em equilíbrio.

## 1           **Amostragem da Predação de sementes por Bruchinae**

2           Em cada população foram selecionados dez indivíduos de *Acrocomia aculeata*  
3           distantes entre si 50 metros. Para amostragem aleatória dos frutos foi sorteada a direção  
4           geográfica (norte, sul, leste e oeste) onde se começaria a coleta, sendo seguida,  
5           sequencialmente, das outras três direções. As distâncias das amostragens seguiram um  
6           gradiente crescente a partir do tronco a 0.5, 1.0, 1.5 e 2.0m da planta, sempre nessa ordem.  
7           Nas localizações definidas todos os frutos encontrados em 1m<sup>2</sup>, na direção e distância  
8           determinada, foram coletados.

9           A coleta dos frutos ocorreu entre outubro de 2011 e fevereiro de 2012, período que  
10          antecede a queda dos frutos maduros, evitando assim sobreposição de frutos com tempo  
11          diferente de exposição. Os frutos coletados em cada população foram armazenados em sacos  
12          plásticos, identificados e conduzidos ao Laboratório de Ecologia e Controle Biológico de  
13          Insetos na Universidade Estadual de Montes Claros para triagem. Os frutos tiveram o  
14          endocarpo quebrado com auxílio de marreta para verificar a integridade da amêndoa. Assim,  
15          foram considerados predados frutos em que se observou presença de larva, presença do inseto  
16          adulto ou presença do orifício de emergência do inseto.

17

## 18           **Análise dos Dados**

19          Para testar a influência da diversidade genética de *A. aculeata* na predação dos frutos  
20          por Bruchinae foram realizadas análises de Deviance via modelos lineares generalizados,  
21          assumindo a distribuição de erros mais adequada para os dados. Os modelos completos foram  
22          simplificados pelo método de *backward* retirando todas as interações e variáveis que não  
23          foram significativas ( $p > 0.05$ ), até se chegar a um modelo mínimo adequado. No primeiro  
24          modelo considerou-se a porcentagem de predação dos frutos como variável resposta, e como  
25          variáveis explicativas, testou-se o número médio de alelos e a heterozigosidade observada.

1 Nesse modelo foi utilizada a distribuição de erros Quasibinomial, devido à sobredispersão dos  
2 dados. No segundo modelo, o coeficiente de variação da predação foi calculado a fim de  
3 verificar como está distribuída a predação entre os indivíduos de cada população estudada.  
4 Tal coeficiente é obtido a partir da razão entre desvio padrão e a média da predação  
5 encontrada para os indivíduos da população multiplicada por cem. Um modelo completo foi  
6 criado a fim de correlacionar coeficiente de variação da predação com a diversidade genética.  
7 Assim, o coeficiente de variação foi assumido como variável resposta e o número médio de  
8 alelos e a heterozigosidade observada como variáveis explicativas. Uma distribuição de erros  
9 Quasibinomial foi utilizada a fim de corrigir a sobredispersão dos dados.

10

## 11 **2.5 RESULTADOS**

12

13 O número médio de alelos das populações estudadas variou de um mínimo de 4.7  
14 alelos/*loci*, em Itacambira, a um máximo de 7.5 alelos/*loci*, em São Gonçalo do Abaeté. A  
15 população de Itacambira apresentou o maior valor para heterozigosidade observada, 0.504, e a  
16 população de Arapuá, o menor valor, 0.327. O coeficiente de endogamia foi positivo para  
17 todas as populações, sendo a população de Mirabela a que apresentou maior valor de  
18 endogamia, 0.392. Um total de 1.715 frutos foi coletado nas populações, sendo que 61% deles  
19 estavam predados. A porcentagem de predação nas populações variou de 42 a 94%, sendo  
20 significativamente diferente entre todas as populações ( $p < 0.001$ ). A porcentagem mínima de  
21 predação foi encontrada na população de Arapuá e a máxima na população de Itacambira  
22 (Tab.1.2). A maneira como a predação se encontra distribuída entre os indivíduos da  
23 população foi muito variável. Algumas populações foram muito homogêneas, como  
24 Itacambira que apresentou um coeficiente de variação da predação menor que dez por cento.

- 1 Outras populações apresentaram variação na predação dos indivíduos da população superior a  
 2 50%, como Grão Mogol que alcançou 64% de variação (Tab.1.2).

**Tabela 1.2.** Parâmetros da diversidade genética, porcentagem de predação e coeficiente de variação da predação das populações de *A. aculeata* estudadas.

<b>Local</b>	<b>A</b>	<b><i>H<sub>o</sub></i></b>	<b><i>f</i></b>	<b>Predação (%)</b>	<b>CV Predação</b>
ARA	5.8	0.327	0.338	42	33
FLO	6.0	0.38	0.228	85	16
SGA	7.5	0.393	0.224	47	47
MIR	5.5	0.393	0.392	60	56
GRM	5.0	0.408	0.200	56	64
CLP	5.0	0.422	0.245	77	20
ITA	4.7	0.504	0.142	94	5
<b>Média</b>	<b>5.6</b>	<b>0.404</b>	<b>0.253</b>	<b>66</b>	

A – número médio de alelos; *H<sub>o</sub>* – heterozigiosidade observada; *f* – coeficiente de endogamia; CV Predação – coeficiente de variação da predação. Arapuá (ARA), Florestal (FLO), São Gonçalo do Abaeté (SGA), Mirabela (MIR), Grão Mogol (GRM), Claro dos Poções (CLP) e Itacambira (ITA).

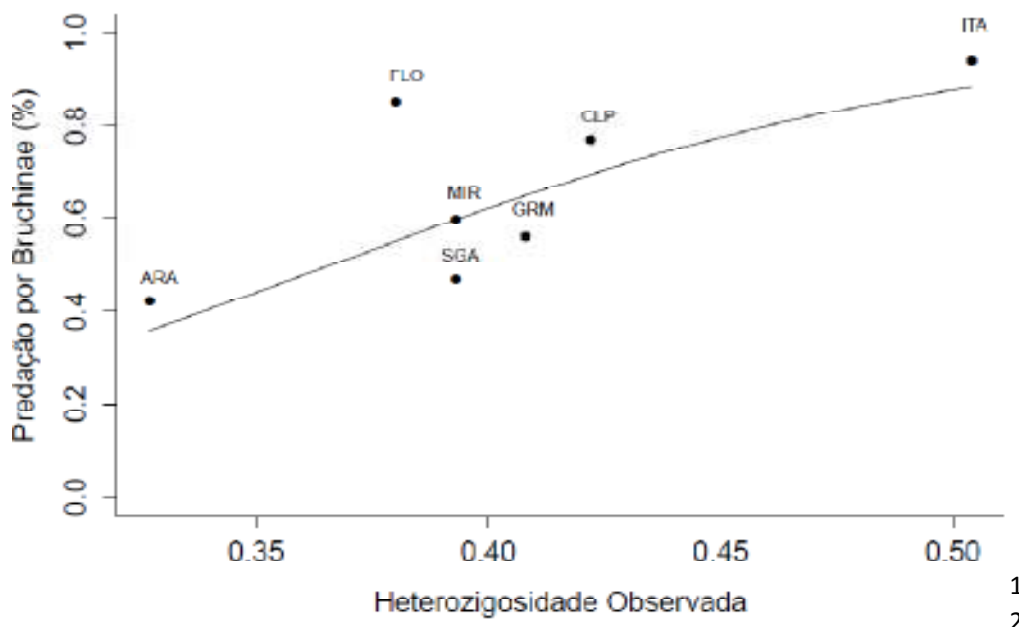
3

4

5 A variação genética das populações de *A. aculeata* teve influência sobre a predação  
 6 por Bruchinae. O aumento da porcentagem de predação variou significativamente com o  
 7 aumento da heterozigiosidade observada ( $p < 0.005$ ) (Fig.1.2). Por outro lado, o número médio  
 8 de alelos das populações não apresentou relação com a porcentagem de predação ( $p = n.s$ ).

9 O coeficiente de variação da predação nas populações não sofreu influência dos  
 10 parâmetros de diversidade genética estudados. A heterozigiosidade observada, o número  
 11 médio de alelos e a interação entre essas variáveis não se relacionaram com a variação no  
 12 ataque por Bruchinae entre os indivíduos de *A. aculeata* nas populações.

13



3 **Figura 1.2.** Predação de frutos de *A. aculeata* por Bruchinae em função da Heterozigosidade Observada para  
 4 cada população. Arapuá (ARA), Florestal (FLO), São Gonçalo do Abaeté (SGA), Mirabela (MIR), Grão Mogol  
 5 (GRM), Claro dos Poções (CLP) e Itacambira (ITA).

## 6 2.6 DISCUSSÃO

7 A diversidade genética de palmeiras é pouco descrita na literatura como componente  
 8 importante na determinação das taxas de ataque por predadores de sementes. De forma geral,  
 9 a variabilidade genética das populações estudadas, expressa pelo número médio de alelos e  
 10 pela heterozigosidade observada, é maior do as descritas para dez populações de *Acrocomia*  
 11 *aculeata* estudadas no estado de São Paulo (Schincariol *et al.* 2008). A média do número de  
 12 alelos para as populações estudadas foi de 5.6 alelos/*loci* e a média da heterozigosidade  
 13 observada foi de 0.404. Para as populações estudadas em São Paulo, as médias foram de 3.9  
 14 alelos/*loci* e 0.329 respectivamente (Schincariol *et al.* 2008). Da mesma forma, a média de  
 15 endogamia das populações estudadas foi de 0.253, valor menor que o encontrado para as  
 16 populações de *A. aculeata* do estado de São Paulo (0.515) (Schincariol *et al.* 2008). Ainda  
 17 que as populações estudadas possuam uma significativa diversidade, o coeficiente de  
 18 endogamia positivo, em todas as populações, indica uma perda de heterozigotos se comparado

1 ao esperado pelo equilíbrio de Hardy-Weinberg. A autofecundação e o cruzamento entre  
2 aparentados aumentam a frequência de homozigose e gera endogamia. Esta, por sua vez,  
3 tende a alterar a frequência de alguns alelos em relação ao total da população gerando perda  
4 da produtividade, fecundidade reduzida, menor resistência a doenças e parasitas,  
5 deformidades congênitas entre outros (Frankham *et al.* 2008).

6 A predação de sementes de *A. aculeata* por Bruchinae variou entre e dentro das  
7 diferentes populações estudadas em Minas Gerais. Para a população de Itacambira foi  
8 encontrada uma taxa de 94% de predação. Ainda não havia sido registrado valor tão alto para  
9 a predação de Bruchinae em *A. aculeata*. O maior valor de predação registrado, até então, era  
10 para de 76% em uma população de Brasília, Distrito Federal (Scariot 1988). Entretanto, a  
11 predação por Bruchinae pode chegar a 100% dos frutos caso estes não sejam dispersos por  
12 animais, como registrado para a palmeira *Attalea butyracea* (Janzen 1971). Todas as  
13 populações de *A. aculeata* amostradas ocorrem em áreas de pastagem, ficando a dispersão  
14 limitada pela ação do gado e, ocasionalmente, por pequenos roedores.

15 A variação da predação, dentro das populações, foi diferente entre as localidades. O  
16 coeficiente de variação apresentou seu valor mais baixo na população de Itacambira (5%) e  
17 valor máximo na a população de Grão Mogol (64%). Assim, a população de Itacambira,  
18 apesar de apresentar a maior porcentagem de predação (94%), tem um baixo coeficiente de  
19 variação (5), indicando que o ataque das sementes está distribuído de forma homogênea, ou  
20 seja, cada indivíduo apresenta uma porcentagem de predação semelhante. Em contrapartida, a  
21 população de Mirabela, que também apresentou alta porcentagem de ataque (60%), tem um  
22 alto coeficiente de variação (56). Nesse caso, a predação estava distribuída de maneira mais  
23 heterogênea na população, sendo que a porcentagem de ataque é mais intensa em alguns  
24 indivíduos, e mais branda em outros.

1           A predição proposta para a hipótese testada foi refutada neste estudo. O esperado era  
2 que populações com maior diversidade genética apresentassem maior probabilidade da  
3 presença de características que influenciassem a predação e, assim, fossem menos atacadas  
4 (Kotowska *et al.* 2010; Wise 2007; Juenger *et al.* 2005; Smithson & Lenne 1996). O presente  
5 estudo não encontrou relação entre número de alelos e a porcentagem de predação. Tal  
6 resultado sugere que a frequência com que os alelos aparecem seja mais importante do que a  
7 quantidade de alelos encontrados para o sistema testado. Já para a heterozigosidade observada  
8 ocorreu o contrário do esperado e do já descrito em outros estudos (Mopper 1991; Ginzburg  
9 1979; Karlin & Lieberman 1979). Populações onde encontramos maior heterozigosidade  
10 apresentaram maior porcentagem de predação dos frutos por Bruchinae.

11           Alguns estudos sugerem um aumento na eficiência fisiológica das plantas com o  
12 aumento da heterozigosidade, propondo uma hipótese que relaciona a variação genética e a  
13 resistência da planta à herbivoria (Koehn & Shumway 1982). Dentro dessas circunstâncias,  
14 uma maior heterozigosidade pode conter melhor eficiência metabólica e a habilidade para  
15 resistir ao ataque de herbívoros em detrimento de um indivíduo homozigoto (Mopper 1991).  
16 Entretanto, como nesse estudo, a amostragem foi realizada na escala população, indivíduos  
17 homozigotos, muito susceptíveis ao ataque por Bruchinae, podem influenciar fortemente a  
18 porcentagem de predação encontrada para a população. Assim, a heterozigosidade observada  
19 e o número médio de alelos podem ter conseqüências distintas sobre a variação do ataque.  
20 Com isso, a expressão da diversidade genética ocorre em função, não somente do número de  
21 heterozigotos, mas de quantos e quais alelos compõe essa heterozigosidade.

22           As informações de diversidade genética das populações foram obtidas a partir de  
23 marcadores microsátélites. Tais marcadores fornecem dados sobre vários parâmetros  
24 evolutivos, como níveis de variação genética, níveis de endogamia, autofecundação e  
25 estrutura genética das populações e, por isso, são considerados como uma ferramenta



1 importante para estratégias de manejo e conservação (White *et al.* 1999; Hedrick 1999; Ellis  
2 & Burke 2007; Ciampi *et al.* 2008). Contudo, esses marcadores são constituídos por  
3 sequências repetidas de DNA não transcritas (Futuyma 1993; Ellegren 2004; Ellis & Burke  
4 2007), e por isso, se mostraram pouco informativos para embasar abordagens ecológicas.

5       Em uma escala de comunidades, o efeito da diversidade genética nas taxas de  
6 herbivoria depende exclusivamente da diversidade de espécies ali presentes. No entanto, em  
7 uma escala populacional o efeito é diferente, pois a porcentagem média de ataque é composta  
8 pelos ataques individuais sobre cada fenótipo. Por essa razão, a determinação das taxas de  
9 predação em uma população não depende da diversidade genética em si, mas sim, da  
10 frequência de fenótipos resistentes e/ou susceptíveis que vão compor essa diversidade. Além  
11 disso, em ambiente natural, muitas outras variáveis que ocorrem antes ou no momento da  
12 seleção do hospedeiro podem afetar o fenótipo da planta, e, conseqüentemente, sua  
13 suscetibilidade à oviposição ou herbivoria. A predação por herbívoros pode sofrer influência,  
14 além de características genéticas, de fatores biológicos, como aparência da planta (Fonseca  
15 2008, Juenger *et al.* 2005), fatores ambientais (Stiling 1996) e ecológicos, como as interações  
16 (Cronin & Abrahamson 2001).

## 2.7 REFERÊNCIAS

- 1 Abreu AG, Priolli RHG, Azevedo-Filho JA, Nucci SM, Zucchi MI, Coelho RM, Colombo  
2 CA (2012) The genetic structure and mating system of *Acrocomia aculeata*  
3 (Arecaceae). *Genetics and Molecular Biology*, 35: 116-121.
- 4 Brasil - Ministério da Indústria e do Comércio. Produção de combustíveis líquidos a partir de  
5 óleos vegetais. Brasília: STI/CIT, 364 p.
- 6 Bondar G (1936) Notas biológicas sobre bruquídeos observados no Brasil. *Arquivos do*  
7 *Instituto de Biologia Vegetal* 3: 7- 44.
- 8 Cahill JF, Kembel SW, Gustafson DJ (2005) Differential genetic influences on competitive  
9 effect and response in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Ecology*, 93: 958–967.
- 10 Cantelo WW, Sanford LL (1984) Insect population response to mixed and uniform plantings  
11 of resistant and susceptible plant material. *Environ. Entomol.*, 13: 1443–1445.
- 12 Ciampi AY, Azevedo VCR, Gaiotto FA, Ramos ACS, Lovato MB (2008) Isolation and  
13 characterization of microsatellite loci for *Hymenaea courbaril* and transferability to  
14 *Hymenaea stigonocarpa*, two tropical timber species. *Molecular Ecology Resources*,  
15 8: 1074–1077.
- 16 Clement CR, Lleras Pérez E, Van Leeuwen J (2005) O potencial das palmeiras tropicais no  
17 Brasil: acertos e fracassos das últimas décadas. *Agrociências*, Montevideo, 9(1-2): 67-  
18 71.
- 19 Cornelissen TG, Fernandes GW (2001) Defence, growth and nutrient allocation in the tropical  
20 shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). *Austral Ecology*, 26: 246-253.
- 21 Crawley MJ (1985) Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature*,  
22 314: 163-164.
- 23 Crawley MJ (1983) *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell  
24 Scientific, Oxford, UK.
- 25 Cronin JT, Abrahamson WG (2001) Goldenrod stem galler preference and performance:  
26 effects of multiple herbivores and plant genotypes. *Oecologia*, 127: 87-96.

- 1 Delobel A, Couturier G, Kahn F, Nilsson JA (1995) Trophic relationships between palms and  
2 bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. *Amazoniana*,  
3 13(3/4): 209-219.
- 4 Ellegren H (2004) Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Reviews*  
5 *Genetics*, 5: 435-445.
- 6 Ellis JR, Burke JJM (2007) EST-SSRs as a resource for population genetic analyses.  
7 *Heredity*, 99: 125–132.
- 8 Evans LM, Allan GL, Meneses N, Max TL, Whitham TG (2013) Herbivore host-associated  
9 genetic differentiation depends on the scale of plant genetic variation examined. *Evol.*  
10 *Ecol*, 27: 65-81.
- 11 Fisher RA (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press,  
12 Oxford.
- 13 Fonseca FSA (2008) Padrões de ataque de insetos herbívoros em frutos de *Acrocomia*  
14 *aculeata* (Jacq.)Lodd. ex. Martius (Arecaceae). Dissertação (Mestrado em Ciências  
15 Biológicas) Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros.
- 16 Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2008) *Fundamentos em Genética da Conservação*.  
17 Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto.
- 18 Futuyma DJ (1998) *Evolutionary Biology*. MA: Sinauer Associates, Sunderland.
- 19 Ginzburg LR (1979) Why are heterozygotes often superior in fitness? *Theor. Popul. Biol.*, 15:  
20 264-267.
- 21 Gregorius HR (1991) *Gene conservation and the preservation of adaptability*. Basel:  
22 Birkhäuser Verlag, 31-47.
- 23 Hedrick PW (1999) Perspective: Highly variable loci and their interpretation in evolution and  
24 conservation. *Evolution*, 53(2): 313-318.
- 25 Hiane PA, Baldasso PA, Marangoni S, Macedo MLR (2006) Chemical and nutritional  
26 evaluation of kernels of bocaiuva, *Acrocomia aculeata* (Jacq.)Lodd. *Ciência e*  
27 *Tecnologia de Alimentos*, 26(3): 683-689.

- 1 Huges AR, Inouye BD, Johnson MTJ, Underwood N, Vellend M (2008) Ecological  
2 consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11: 609–623.
- 3 Janzen DH (1980) Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J.*  
4 *Ecol.* 68:929-952.
- 5 Janzen DH (1971) The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: predispersal  
6 attack by Bruchids. *Principes* 15: 89-101.
- 7 Juenger T, Morton TC, Miller RE, Bergelson J (2005) *Scarlet gilia* resistance to insect  
8 herbivory: the effects of early season browsing, plant apparency, and phytochemistry  
9 on patterns of seed fly attack. *Evolutionary Ecology*, 19: 79–101.
- 10 Karley AJ, Hawes C, Iannetta PPM, Squire GR. (2008) Intraspecific variation in *Capsella*  
11 *bursa-pastoris* in plant quality traits for insect herbivores. *Weed Research*, 48: 147–  
12 156.
- 13 Karlin S, Lieberman U (1979a) Central equilibria in multilocus systems I. Generalized  
14 nonepistatic selection regimes. *Genetics*, 91: 777-798.
- 15 Karlin S, Lieberman U (1979b) Central equilibria in multilocus systems II. Bisexual  
16 generalized nonepistatic selection models. *Genetics*, 91: 799-816.
- 17 Koehn RK, Shumway AS (1982) A genetic/physiological explanation for differential growth  
18 rate among individuals of the American oyster, *Crassostrea virginica*, (Gmelin). *Mar.*  
19 *Biol. Letters*, 3:35- 42.
- 20 Kotowska AM, Cahill Jr JF, Keddie BA (2010) Plant genetic diversity yields increased plant  
21 productivity and herbivore performance. *Journal of Ecology*, 98: 237–245.
- 22 Lewis PO, Zaykin D (2001) Genetic Data Analysis: computer program for the analysis of  
23 allelic data, version 1.0. Disponível em:  
24 <<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>>.
- 25 Linzmeier AM, Ribeiro-Costa CS, Caron E (2004) Comportamento e ciclo de vida de *Senni*  
26 *bondari* (Pic) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) em *Senna macranthera*  
27 (Collad.) Irwin & Barn. (Caesalpinaceae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21 (2): 351-  
28 356.

- 1 Lorenzi H (2004) *Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas*. Nova Odessa: Instituto  
2 Plantarum, 416p.
- 3 Lorenzi, H (2002) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas*  
4 *do Brasil*. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002.
- 5 Louda SM, Potvin MA (1995) Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and  
6 lifetime fitness of a native plant. *Ecology*, 76: 229-245.
- 7 Mauricio R (1998) Costs of resistance to natural enemies in field populations of the annual  
8 plant *Arabidopsis thaliana*. *The American Naturalist*, 151: 20-28.
- 9 Maron JL, Crone E (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population  
10 growth. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 2575–2584.
- 11 Mopper S, Mitton JB, Whitham TG, Cobb NS, Christensen KM (1991) Genetic  
12 differentiation and heterozygosity in pinyon pine associated with resistance to  
13 herbivory and environmental stress. *Evolution*, 45(4): 989-999.
- 14 Motta PEF, Curi N, Oliveira-Filho AT, Gomes, JBV (2002) Ocorrência da macaúba em Minas  
15 Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. *Pesquisa*  
16 *Agropecuária Brasileira*. Brasília, 37(7): 1023-1031.
- 17 Nucci SM, Azevedo-Filho A, Colombo CA, Priolli RHG, Coelho RM, Mata TL, Zucchi MI  
18 (2007) Development and characterization of microsatellites markers from the macaw.  
19 *Molecular Ecology*, 8: 224-226.
- 20 Pereira MP (2012) Diversidade genética em populações naturais de *Acrocomia aculeata*  
21 (Jacq.) Lodd. ex Martius (Arecaceae) no Estado de Minas Gerais por meio de  
22 marcadores moleculares microssatélites. Monografia (Ciências Biológicas)  
23 Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros.
- 24 Pott A, Pott VJ (1994) *Plantas do Pantanal*. Corumbá: Embrapa Pantanal, 320p.
- 25 Ramos FA, Martins I, Farias JM, Silva ICS, Costa DC, Miranda AP (2001) Oviposition and  
26 Predation by *Speciomerus revoili* (Coleoptera, Bruchidae) on seeds of *Acrocomia*  
27 *aculeata* (Arecaceae) in Brasília, DF, Brazil. *Brazilian Journal Biology*, 61(3): 449-  
28 454.

- 1 Reed DH, Frankham R (2003) Correlation between fitness and genetic diversity.  
2 Conservation Biology, 17: 230–237.
- 3 Sari LT, Ribeiro-Costa CS, Roper JJ (2005) Dinâmica populacional de bruquíneos  
4 (Coleoptera, Chrysomelidae) em *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby  
5 (Caesalpinaceae). Revista Brasileira de Zoologia, 22(1): 169-174.
- 6 Service P (1984) Genotypic interactions in an aphid–host plant relationship: *Uroleucon*  
7 *rudbeckiae* and *Rudbeckia laciniata*. Oecologia, 61: 271–276.
- 8 Scherer KZ, Romanowski HP (2004) Predação de *Megacerus baeri* (Pic, 1934) (Coleoptera:  
9 Bruchidae) sobre sementes de *Ipomoea imperati* (Convolvulaceae), na praia da  
10 Joaquina, Florianópolis, sul do Brasil. Biotemas, 18(1): 39-55.
- 11 Souza LG (2012) Diversidade e estrutura genética em populações naturais de *Acrocomia*  
12 *aculeata* (Jacq.) Lodd. Ex Martius (Arecaceae). Dissertação (Mestrado em Ciências  
13 Biológicas) Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros.
- 14 Stiling P, Rossi AM (1996) Complex effects of genotype and environment on insect  
15 herbivores and their enemies. Ecology, 77(7): 2212-2218.
- 16 Scariot AO (1998) Seed dispersal and predation of the palm *Acrocomia aculeata*. Principes,  
17 42: 5-8.
- 18 Scariot AO, Lleras E, Hay JD (1995) Flowering and Fruiting Phenologies of the Palm  
19 *Acrocomia aculeata*: Patterns and Consequences. Biotropica, 27(2): 168 - 173.
- 20 Scariot AO, Lleras E, Hay JD (1991) Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata*  
21 in Central Brazil. Biotropica, 23(1): 12-22.
- 22 Schincariol LP, Priolli RHG, Colombo CA (2008) Caracterização da estrutura genética  
23 populacional em macaúba (*Acrocomia aculeata*) por meio de marcadores  
24 microssatélites. Disponível em: < [http://www.iac.sp.gov.br/areadoinstituto/pibic/  
25 anais/2008/Artigos/RE0800018.pdf](http://www.iac.sp.gov.br/areadoinstituto/pibic/anais/2008/Artigos/RE0800018.pdf)>.
- 26 Smithson JB, Lenne JM (1996) Varietal mixtures: a viable strategy for sustainable  
27 productivity in subsistence agriculture. Ann. Appl. Biol., 128: 127–158.

- 1 Stinchcombe JR, Rausher MD (2001) Diffuse selection on resistance to deer herbivory in the  
2 ivyleaf morning glory, *Ipomoea hederacea*. *The American Naturalist*, 158(4): 376-  
3 388.
- 4 Strong DR, Lawton JH, Southwood TER (1984) *Insects on Plants: Community Patterns and*  
5 *Mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- 6 Suzuki DT, Griffiths AJF, Miller JH, Lewontin RC (1992) *Introdução à genética*. Guanabara  
7 Koogan, 4: 633.
- 8 Vellend M, Geber MA (2005) Connections between species diversity and genetic diversity.  
9 *Ecol. Lett.*, 8: 767–781.
- 10 Wimp GM, Martinsen GD, Floate KD, Bangert RK, Whitham TG (2005) Plant genetic  
11 determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution*, 59: 61–69.
- 12 Wise MJ (2007) Evolutionary ecology of resistance to herbivory: an investigation of potential  
13 genetic constraints in the multiple-herbivore community of *Solanum carolinense*. *New*  
14 *Phytologist*, 175: 773–784.
- 15 White GM, Boshier DH, Powell W (1999) Genetic variation within a fragmented population  
16 of *Swietenia humilis* Zucc. *Molecular Ecology*, 8: 1899–1909.
- 17 Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat  
18 fragmentation for plant. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 413-416.
- 19
- 20
- 21
- 22
- 23
- 24

## CAPÍTULO II

### **Interações ecológicas na dinâmica de predação de sementes de *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex. Martius (Arecaceae)**



1 **3.1 RESUMO.** PEREIRA, Anielle Cristina Fonseca. **Interações ecológicas na dinâmica de**  
2 **predação de sementes de *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex. Martius (Arecaceae).**  
3 2013. Dissertação Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros.  
4

5 Interações ecológicas desempenham um papel central na evolução e na manutenção  
6 das espécies. A complexa rede de interações diretas e indiretas determina não somente a  
7 abundância das espécies, mas características da comunidade como a diversidade e  
8 estabilidade. Neste contexto, a predação de sementes é uma interação direta que afeta o  
9 sucesso reprodutivo da planta. Para *Acrocomia aculeata* a predação por Bruchinae após a  
10 dispersão pode destruir mais de 70% dos propágulos, e sofre influência da herbivoria dos  
11 frutos em pré-dispersão. Frutos de plantas que apresentam maior ataque por herbívoros são  
12 menos atacados em pós-dispersão. Para compreender tal interação é proposta a hipótese de  
13 defesa indireta mediada por fungos em uma interação multitrófica. Assim, testamos as  
14 predições: i) Injúrias provocadas nos frutos por herbívoros favorecem a colonização por  
15 fungos; ii) Frutos colonizados por fungos influenciam a seleção do sítio de oviposição pelo  
16 predador. Para a predição (i) a taxa de colonização por fungos foi observada por 35 dias em  
17 frutos com epicarpo intacto e com injúrias. Para a predição (ii) realizou-se experimento de  
18 observação dos frutos em campo por 75 dias; e experimento com arena tripla-escolha em  
19 laboratório. Através de uma rede de interações a hipótese da defesa mediada por fungos foi  
20 corroborada. Frutos com injúrias no epicarpo apresentam maior velocidade de colonização  
21 por fungos. E frutos colonizados por fungos são menos atrativos para oviposição. Este estudo  
22 destaca a importância de explorar as redes de interações existentes em sistemas multitróficos  
23 para compreender a dinâmica e manutenção das populações naturais.

24 **Palavras - chave:** Macaúba; Interações multitróficas; Bruquídeos; Predação.

1 **3.2 ABSTRACT.** PEREIRA, Anielle Cristina Fonseca. **Ecological interactions in the**  
2 **dynamics of seed predation of *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. eg. Martius**  
3 **(Arecaceae).** 2013. Master thesis Biological Sciences. Universidade Estadual de Montes  
4 Claros.

5  
6 Ecological interactions play a central role in the evolution and maintaining of species.  
7 The complex network of direct and indirect interactions determines not only the abundance of  
8 species, but community traits such as diversity and stability. In this context, seed predation is  
9 a direct interaction that affects the fitness the plant. In *Acrocomia aculeata* predation by  
10 Bruchinae after dispersion can destroy more than 70% of propagules, and is influenced by  
11 herbivory fruits in pre-dispersion. Fruits of plants with greater attack by herbivores are less  
12 attacked after dispersal. In order to understand this interaction is proposed the hypothesis of  
13 indirect defense mediated by fungi in a multitrophic interaction. Thus, we tested the following  
14 predictions: i) fruits with wounds caused by herbivores facilitates fungi colonization, ii) Fruits  
15 colonized by fungi influence the selection of oviposition site by predator. To predict (i) the  
16 rate of fungal colonization was observed for 35 days in intact fruits and fruits with wounds  
17 epicarp. For the prediction (ii) was conducted observation experiment of the fruits in the field  
18 for 75 days, and experiment with triple-choice arena in laboratory. Through a network of  
19 interactions was supported the hypothesis defense mediated by fungi. Fruits with wounds  
20 epicarp showed higher rate of colonization by fungi. And fruits colonized by fungi are less  
21 attractive for oviposition. This study describes the importance of exploring the networks of  
22 interactions existent in multitrophic systems to understand the dynamics and maintain of  
23 natural populations.

24  
25 **Key-words:** Macaw palm; Multitrophic interactions; Bruchids; Predation.

### 3.3 INTRODUÇÃO

1           Ecosistemas terrestres são caracterizados por abranger uma grande diversidade de  
2 espécies e também, uma grande diversidade de interações entre essas espécies. Estas  
3 interações desempenham um papel central na evolução e na manutenção das espécies, na  
4 sucessão ecológica e nos fluxos de energia (Thompson 1999; Price 1997; Price *et al.* 1980).  
5 Historicamente, a teoria ecológica tem sido dominada por estudos das interações diretas entre  
6 um ou dois níveis tróficos; como interações planta-herbívoro e predador-presa (Tscharnkte &  
7 Hawkins 2002). As principais categorias de interações diretas envolvem: decompositores;  
8 predadores; herbívoros; parasitas; parasitóides; mutualistas; e competidores (Begon *et al.*  
9 2006; Schowalter 2006; Price 1997; Janzen 1970). As categorias das interações geralmente  
10 são definidas como positiva, negativa ou neutra com base no seu efeito direto no crescimento  
11 ou mortalidade de cada espécie envolvida (Schowalter 2006).

12           As interações ecológicas entre duas espécies podem ser, muitas vezes, indiretamente  
13 mediadas por uma terceira espécie. Interações indiretas ocorrem quando uma terceira espécie  
14 media a interação que ocorre com outras duas (Abrams 1995; Wootton 1993; Huang & Sih  
15 1991; Miller & Kerfoot 1987; Price *et al.* 1980). Elas são amplamente descritas na literatura  
16 principalmente para a defesa contra herbívoros realizada pelas formigas nas plantas (Paris *et*  
17 *al.* 2011; Heil 2008; Agarwal *et al.* 2007; Fagundes *et al.* 2005; Del Claro 2004) ou  
18 parasitóides (Karimzadeh *et al.* 2013) atraídos por voláteis produzidos pela planta quando há  
19 ataque por herbívoros; e para interações em que a presença de fungos endofíticos, patógenos  
20 ou micorrizas confere defesa às plantas pela produção de metabólitos secundários que  
21 dificulta a alimentação dos herbívoros (Tack & Dick 2013; Mouttet *et al.* 2011; Saari *et al.*  
22 2010; Bennett *et al.* 2006).

23           Essas interações são espacial e temporariamente dinâmicas e podem ser de difícil  
24 distinção (Torres-Alruíz & Rodríguez 2013). A complexa rede de interações diretas e

1 indiretas determina não somente a abundância de uma espécie individual (Tack & Dicke  
2 2013), mas também as características da comunidade tais como a diversidade e estabilidade  
3 (Torres-Alruíz & Rodríguez 2013; Amarasekare 2003; Miller 1994; Strauss 1991; Paine  
4 1969).

5 A predação de sementes é uma interação direta que provoca depressão do crescimento,  
6 afeta o sucesso reprodutivo (Cornelissen & Fernandes 2001) e a habilidade competitiva  
7 (Ribeiro & Brown 2006), exercendo uma considerável redução no valor adaptativo da planta  
8 (Andersen 1989; Janzen 1971a). Nesses sistemas, a ação dos predadores pode ocorrer em dois  
9 momentos distintos: antes ou após a dispersão do propágulo (Janzen 1971a). A predação, em  
10 pré-dispersão, acontece antes da dispersão (quando a semente ainda não foi liberada pela  
11 planta mãe), podendo inclusive ocorrer em frutos imaturos. Por outro lado, a predação pós-  
12 dispersão ocorre quando os frutos já estão no solo e os predadores compreendem uma gama  
13 de animais de hábitos mais generalistas. E a grande maioria das sementes morre pela ação de  
14 predadores e/ou patógenos, antes da germinação ou ainda no estágio de plântula (Shepherd &  
15 Chapman 1998).

16 Os insetos predadores de sementes imaturas ou maduras são coleópteros das famílias  
17 Curculionidae, Scolytidae, Bruchidae (atualmente subfamília de Chrysomelidae), hemípteros  
18 Lygaeidae e Pyrrhocoridae, larvas de Lepidoptera, afídeos e larvas de moscas (Janzen 1970).  
19 Há vários registros da predação de frutos de palmeiras por invertebrados (Donatti *et al.* 2009;  
20 Steffler *et al.* 2008; Silva *et al.* 2007; Scariot 1998), sendo que esta família (Arecaceae) figura  
21 entre aquelas com maiores ocorrências de predação por besouros Bruchinae (Johnson *et al.*  
22 1995; Scariot 1998).

23 Para a palmeira *Acrocomia aculeata*, o ataque dos frutos por insetos foi registrado  
24 antes (pré-dispersão) e após (pós-dispersão) o evento de dispersão (Fonseca 2008; Ramos *et*  
25 *al.* 2001; Scariot 1998). A herbivoria de frutos em pré-dispersão é realizada, principalmente,

1 por larvas de Coleoptera e Lepidoptera e está restrita ao epicarpo e mesocarpo do propágulo  
2 (Fonseca 2008). A predação em pós-dispersão é realizada, principalmente, por coleópteros  
3 Bruchinae (Chrysomelidae) e ocorre no endocarpo do fruto, destruindo o embrião (Johnson *et*  
4 *al.* 1995; Delobel *et al.* 1995; Center & Johnson 1974). Por essa razão, a predação em pós-  
5 dispersão tem grande impacto sobre o *fitness* da planta, uma vez que pode eliminar grande  
6 parte dos propágulos (Wright 1990; Janzen 1971a; Janzen 1971b). Uma vez que o ataque por  
7 insetos em pré-dispersão não destrói o embrião, neste trabalho eles foram chamados de  
8 herbívoros. Por outro lado, os insetos que ocorrem em pós-dispersão, especificamente os  
9 coleópteros Bruchinae, tem um comportamento contrário a este, sendo então, aqui,  
10 denominados predadores.

11 Em *A. aculeata*, o ataque das sementes por Bruchinae sofre influência da herbivoria de  
12 frutos em pré-dispersão (Fonseca 2008). Sendo que, plantas que apresentam maiores taxas de  
13 ataque por herbívoros nos frutos ainda no cacho, têm suas sementes menos atacadas pelo  
14 predador após o momento de dispersão. Nesse trabalho é sugerida, como explicação para essa  
15 relação, uma hipótese de defesa indireta mediada pela presença de fungos decompositores, em  
16 uma interação multitrófica complexa composta por planta-herbívoro-decompositor-predador  
17 de sementes. Para compreender tal interação são propostas as seguintes predições: i) injúrias  
18 no epicarpo provocadas por herbívoros em pré-dispersão favorecem a colonização por fungos  
19 decompositores; ii) frutos colonizados por fungos decompositores influenciam a seleção do  
20 sítio de oviposição pelo predador.

21

## 22 **3.4 MATERIAIS E MÉTODOS**

### 23 **Sistema de Estudo**

24 *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), conhecida como macaúba ou bocaiúva, é uma  
25 palmeira nativa das savanas da América Tropical, presente em muitas áreas antropizadas

1 (Clement *et al.* 2005). No Brasil, é a palmeira de maior distribuição, com ocorrência de  
2 povoamentos naturais em quase todo território (Lorenzi & Negrelle, 2006). Essa espécie  
3 ocorre naturalmente em grandes populações, tanto em áreas degradadas como nas intactas,  
4 sendo bem adaptada a diferentes ambientes (Pires *et al.* 2012). A *A. aculeata* pode alcançar  
5 até 16m de altura (Fig.2.1a), é uma espécie perene, arborescente e espinhosa (Fig.2.1b)  
6 (Scariot *et al.* 1991; Miranda *et al.* 2001). No Norte de Minas Gerais, a floração acontece  
7 entre setembro e dezembro e a maturação e queda de frutos (Fig.2.1c) entre outubro e março,  
8 podendo apresentar variações entre anos (Librelon, comunicação pessoal). Cada cacho produz  
9 uma média de 60 frutos, e pode chegar ao máximo de 270 frutos por cacho (Scariot *et al.*  
10 1995). A polinização em *A. aculeata* é realizada por besouros (Curculionidae, Nitidulidae e  
11 Scarabaeidae), com o vento desempenhando um papel secundário (Scariot *et al.* 1991). O  
12 fruto é uma drupa globosa (Fig.2.1d), constituído por um epicarpo cartáceo (casca),  
13 mesocarpo fino, mucilaginoso e fibroso (polpa) e endocarpo duro e denso (tegumento), que  
14 contém a semente (amêndoa) aderida ao endocarpo (Almeida *et al.* 1998). Essa espécie é  
15 importante do ponto de vista ecológico por seus frutos integrarem a dieta de araras, capivaras,  
16 antas, morcegos, emas, que são dispersores das sementes (Ramos *et al.* 2001; Pott & Pott  
17 1994; Lorenzi & Negrelle 2006).

18 Os principais predadores de sementes de *A. aculeata* são coleópteros Bruchinae  
19 pertencentes à tribo Pachymerini. Membros dessa tribo são originados das Américas. Eles  
20 usam, quase que exclusivamente, palmeiras como planta hospedeira e são, geralmente,  
21 hospedeiro-específicos (Ramirez & Traveset 2010; Johnson *et al.* 1995; Delobel *et al.* 1995).  
22 Para *A. aculeata* foram identificados indivíduos de *Pachymerus cardo* (Fahraeus 1839) e  
23 *Speciomerus revoili* (Pic 1902) - antes denominado *Caryobruchus acrocomie* (Fonseca 2008;  
24 Ramos *et al.* 2001; Scariot 1998). *P. cardo* já foi registrado ocorrendo sozinho ou co-  
25 ocorrendo com outras espécies de Bruchinae em várias palmeiras (Delobel *et al.* 1995).



1 **Figura 2.1.a)** Vista geral da palmeira *A. aculeata*. **b)** Estirpe coberto por espinhos escuros e compridos.  
 2 **c)** Cacho com frutos de *A. aculeata*. **d)** Frutos cortados ao meio revelando a estrutura.

3 As fêmeas de Bruchinae colocam vários ovos, à noite, geralmente, em frutos caídos no  
 4 solo (Silvius & Fragoso 2002). A oviposição ocorre na porção exposta do fruto (epicarpo,  
 5 mesocarpo ou endocarpo), podendo ocorrer sobreposição de gerações do predador.  
 6 Aproximadamente, após cinco dias da oviposição as larvas eclodem e perfuram o fruto em  
 7 direção à amêndoa (endosperma) (observação pessoal). Muitas larvas penetram o endocarpo,  
 8 mas apenas um indivíduo por semente sobrevive até a maturidade (Silvius & Fragoso 2002;  
 9 Scariot 1998; Delobel *et al.* 1995). A amêndoa e o embrião são totalmente utilizados como  
 10 alimento para o desenvolvimento larval. O inseto emerge, apenas quando adulto, por um  
 11 orifício de saída de aproximadamente 6mm (Silvius & Fragoso 2002; Scariot 1998; Center &

1 Johnson 1974; Delobel *et al.* 1995). Os insetos adultos visitam flores durante o dia para  
2 obtenção de néctar e pólen para sua alimentação (Janzen 1980).

3 **Predição i: Injúrias no epicarpo provocadas por herbívoros em pré-dispersão**  
4 **favorecem a colonização por fungos decompositores no fruto após a dispersão**

5  
6 Área de Estudo

7 O experimento foi realizado no campus da Universidade Estadual de Montes Claros,  
8 Montes Claros – Minas Gerais localizada no Município de Montes Claros, situado ao norte do  
9 Estado de Minas Gerais (Fig.2.2). De acordo com dados do Instituto de Geo-Ciências  
10 Aplicadas – IGA, a sede do município tem altitude de 638 metros, com localização em 16° 43'  
11 41", 43° 51' 54". A vegetação da área de estudo é caracterizada pelo cerrado e pela caatinga. O  
12 clima é do tipo tropical semi-árido, quente e seco, com período de chuvas concentradas entre  
13 os meses de outubro a março, segundo a Secretaria Municipal de Desenvolvimento  
14 Econômico, Turismo, Ciência e Tecnologia (2013). A precipitação média anual é de 1.060  
15 mm e a temperatura média anual é de 24,2° C (INMET 2013).



16 **Figura 2.2.** População de *A. aculeata* localizada no Campus da Universidade Estadual de Montes  
17 Claros, Montes Claros, Minas Gerais.



## 1            Desenho Amostral

2            Para testar a predição i duzentos frutos íntegros, no final do processo de maturação,  
3 foram coletados nos cachos de 3 indivíduos, localizados no campus da Universidade em  
4 dezembro de 2012, e levados ao laboratório de Ecologia e Controle Biológico de Insetos . Os  
5 frutos foram divididos em dois grupos designados de “tratamento” e “controle”. Para simular  
6 a herbivoria, que ocorre em pré-dispersão, os cem frutos do grupo “tratamento” tiveram o  
7 epicarpo perfurado em três locais, com auxílio de um pino de aço de 0.5cm de espessura,  
8 esterilizado com fogo a cada perfuração. Para o grupo controle foram selecionados cem frutos  
9 que apresentavam o epicarpo intacto, sem sinal algum de herbivoria.

10            No final de dezembro de 2012, cinco indivíduos de *A. aculeata* foram selecionados e,  
11 sob a copa de cada um foram colocadas, em lados opostos, duas gaiolas de exclusão medindo  
12 0.20x0.60x0.60m, com malha metálica de 0.01m. Em uma das gaiolas foram colocados 20  
13 frutos pertencentes ao grupo tratamento e, em outra, 20 do grupo controle, totalizando 40  
14 frutos por planta. Após 7, 14, 28 e 35 dias da exposição dos frutos no campo, foram realizadas  
15 coletas de 25 frutos do grupo tratamento e 25 do grupo controle, sendo cinco de cada gaiola.  
16 Os frutos foram levados ao laboratório onde foram realizadas observações visuais quanto à  
17 presença de fungos no epicarpo e no mesocarpo. Os frutos que apresentavam fungos foram  
18 encaminhados para o laboratório de Microbiologia Ambiental para identificação e cultivo.

## 19            Análise de Dados

20            Os dados obtidos no experimento foram analisados com auxílio de modelos lineares  
21 generalizados (glm), seguida de análise de resíduo para verificar a adequação da distribuição  
22 de erros e o ajuste do modelo (Crawley 2002). Os modelos completos foram simplificados  
23 pelo método *backward*, com a retirada de todas as variáveis e interações não significativas  
24 ( $p > 0.05$ ), obtendo-se o modelo mínimo adequado. A diferença na proporção de frutos  
25 atacados por fungos, entre os tratamentos, foi analisada assumindo a distribuição de erros

1 Quasibinomial devido à sobredispersão dos dados. No modelo, consideramos como variável  
2 resposta a porcentagem de frutos contaminados por fungos a cada coleta, e como variáveis  
3 explicativas, o tempo de exposição dos frutos (dias) e os tratamentos.

4 **Predição ii: Frutos colonizados por fungos decompositores influenciam a seleção**  
5 **pelo predador.**

6 Para testar o efeito de fungos na seleção do sítio de oviposição por Bruchinae foram  
7 realizadas duas abordagens experimentais: a) observação, em campo, da colonização por  
8 fungos e ataque pelo inseto em frutos dispostos sobre o solo; b) experimento de preferência e  
9 comportamento de oviposição - em laboratório.

10

11 **a – Experimento: Colonização por Fungos e ataque dos frutos de *A. aculeata***

12 Área de Estudo

13 O experimento foi realizado em uma área de pastagem na cidade de Mirabela  
14 (Fig.2.3), localizada no Norte do Estado de Minas Gerais (16° 15'46''S, 44° 09'50''O).



15

**Figura 2.3.** População de *A. aculeata* localizada em Mirabela, Minas Gerais.

1           Essa região é caracterizada pela transição de clima semiárido, com a ocorrência de  
2 altas temperaturas e estação seca pronunciada (Guimarães *et al.* 2010). O município de  
3 Mirabela, que está inserido no Bioma do Cerrado, apresenta temperatura média anual de 22,4°  
4 C, índice médio pluviométrico anual de 1.082,3 mm e altitude de 862m (INMET 2013).

#### 5           Desenho Amostral

6           Em campo, foram selecionados 10 indivíduos de *A. aculeata* distantes,  
7 aproximadamente, 50 metros entre si. Sob a copa de cada indivíduo, foram dispostas, à 0.50m  
8 do tronco, quatro gaiolas de exclusão medindo 0.20x0.60x0.60m, com malha metálica de  
9 0.01m. Em cada gaiola foram colocados 20 frutos, totalizando 80 frutos por planta. Os frutos  
10 utilizados nesse experimento foram provenientes de uma sub-amostra de 800 frutos coletados  
11 nos cachos de indivíduos de *A. aculeata* de 7 populações localizadas no Estado de Minas  
12 Gerais (Ver Capítulo 1). Para que as características genéticas e biométricas dos frutos não  
13 interferissem nos resultados, frutos de diferentes populações foram misturados afim de se  
14 obter uma amostra composta.

15           As observações quanto à presença de fungos e oviposição nos frutos iniciaram um mês  
16 após a exposição dos frutos no campo e ocorreram do final de abril à início de junho de 2012.  
17 Quatro coletas foram realizadas, sendo essas em 30, 45, 60 e 75 dias de exposição. A cada  
18 coleta eram retirados aleatoriamente cinco frutos de cada gaiola, totalizando 200 frutos. A  
19 triagem foi realizada em campo observando número de ovos postos e presença de sinais de  
20 colonização por fungos. Os frutos que apresentavam ovos e/ou fungos foram acondicionados  
21 individualmente em potes plásticos com tampa e identificados. Em laboratório, os frutos que  
22 continham ovos foram incubados em estufa refrigerada tipo BOD, a 25.0° C sem foto período,  
23 para aguardar a emergência dos adultos. Os frutos que continham fungos foram encaminhados  
24 ao laboratório de Microbiologia Ambiental para identificação e cultivo.

## 1 Análise de Dados

2 As análises dos dados foram realizadas via modelos lineares generalizados (glm),  
3 seguida de análise de resíduo. Para testar a influência da presença de fungos na oviposição por  
4 Bruchinae, foi criado um modelo que considera como variável resposta o número médio de  
5 ovos encontrados por fruto para cada planta e como variáveis explicativas o período de  
6 exposição (dias) e a presença ou ausência de fungo. Esse modelo foi analisado considerando a  
7 distribuição Binomial negativa devido à sobredispersão. Uma equação quadrática foi ajustada  
8 ao modelo por ter-se observado uma tendência parabólica na distribuição dos dados.

9

### 10 **b) Experimento: Preferência de oviposição**

#### 11 Desenho Amostral

12 Para testar o efeito direto dos sinais olfativos emitidos por frutos contaminados com  
13 fungo em fêmeas de *P. cardo* (Bruchinae), foi construída uma arena de tripla escolha,  
14 semelhante à utilizada por Karimzadeh *et al.* (2013) com alterações (Fig.2.4a). Essa arena é  
15 composta por um conjunto de potes plásticos transparentes, com 10cm de diâmetro e 16cm de  
16 profundidade, sendo um central conectado a outros 3 potes de igual tamanho por tubos  
17 plásticos transparentes de 13mm de diâmetro e 4.5cm de comprimento, dispostos em um  
18 ângulo de 120° entre si. Os potes foram cobertos com malha de 2mm e na câmara central,  
19 havia um cooler ligado à bateria. O cooler foi posicionado para que o ar circulasse de forma  
20 ascendente, garantido a passagem homogênea dos odores pela câmara central.

21 Um inseto por vez foi colocado na câmara central, esse tinha igual acesso a três opções  
22 de escolha: frutos de *A. aculeata* sadios; frutos de *A. aculeata* contaminados por fungo; e um  
23 pote vazio (branco). Os ensaios foram conduzidos em fevereiro de 2013, sempre entre às 17 e  
24 20 horas (horário de maior atividade dos insetos) em Câmara de Fluxo Laminar (Fig.2.4b),  
25 com luz apagada. Cada inseto foi considerado uma réplica, e o experimento foi constituído de

1 40 repetições. As observações ocorreram por um tempo máximo de três horas para cada  
2 repetição, sendo que, essas eram realizadas a cada 30 minutos, até que ocorresse a escolha ou  
3 permanência do inseto em uma das câmaras. Insetos que permaneceram na câmara central e  
4 não responderam ao teste dentro do período máximo de observação não foram considerados  
5 na análise. A cada novo ensaio a arena era desinfetada com álcool a 70% v/v seguida de 3  
6 lavagens com água para eliminar odores e possíveis esporos de fungos.



7 **Figura 2.4.** Arena tripla escolha utilizada no experimento de preferência e comportamento de  
8 oviposição. **a)** Visão de cima da arena tripla escolha. **b)** Arena disposta dentro da Câmara de Fluxo Laminar.

9  
10 Os indivíduos de *P. cardo*, utilizados nesse experimento, foram obtidos da criação de  
11 Bruchinae mantida no laboratório de Biologia e Controle Biológico de Insetos – Unimontes.  
12 A seleção das fêmeas ocorreu durante o período de cópula. Os frutos utilizados estavam  
13 maduros e íntegros, caídos recentemente da planta mãe, e foram coletados sob a copa de  
14 indivíduos de *A. aculeata*, no campus da Universidade Estadual de Montes Claros. Frutos que  
15 compuseram a escolha “frutos sadios” foram desinfetados com pano embebido em solução de  
16 hipoclorito a 0.8% v/v para eliminar possíveis esporos de fungos, e foram armazenados em  
17 sacos plásticos até que ocorresse o experimento. Os que compuseram a escolha “frutos  
18 colonizados por fungo” foram armazenados em sacos plásticos e deixados em local quente,

1 úmido e escuro por um mês para que a colonização por fungos ficasse evidente até a  
2 realização do experimento.

3

#### 4 Análise de Dados

5 Os dados obtidos no experimento de escolha e comportamento de oviposição foram  
6 agrupados de acordo com as repetições e comparados com uma hipótese nula de escolha  
7 aleatória usando teste Qui-quadrado.

8

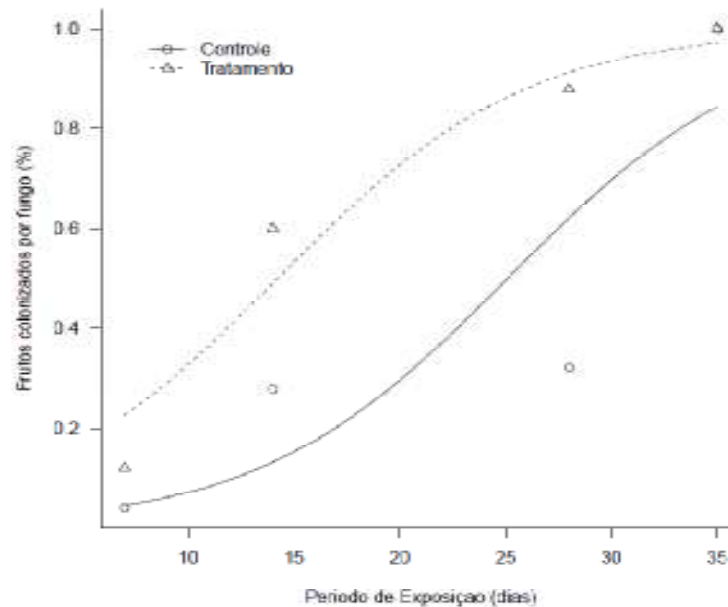
### 9 **3.5 RESULTADOS**

10

#### 11 **Predição i: Injúrias no epicarpo provocadas por herbívoros em pré-dispersão** 12 **favorecem a colonização por fungos decompositores no fruto após a dispersão**

13 Ao final do experimento, dos 200 frutos utilizados 53% foram colonizados por fungos.  
14 Os fungos isolados do epicarpo e endocarpo dos frutos foram identificados em 74  
15 morfoespécies, compreendendo os gêneros *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Penicillium*,  
16 *Cladosporium*, *Colletotricum*, *Tricoderma*, *Memnoniella*, *Geotrichum*, *Fusarium*. *Aspergillus*  
17 e *Penicillium* apresentaram maior abundância. Frutos que foram perfurados para simular a  
18 herbivoria em pré-dispersão, grupo tratamento, apresentaram maior velocidade de colonização  
19 por fungos quando comparados a frutos íntegros, grupo controle. Assim, a colonização dos  
20 frutos por fungos decompositores sofreu influência significativa do tempo de exposição dos  
21 frutos no campo ( $p < 0.001$ ) e do tipo de tratamento ( $p < 0.05$ ) (Fig.2.5). Esse resultado  
22 corrobora a predição proposta. A interação entre essas variáveis não é fator que explica de  
23 forma significativa a porcentagem de fungo nos frutos ( $p = n.s$ ). Apesar da maior velocidade  
24 de colonização por fungos nos fruto do tratamento, tanto o grupo tratamento como o grupo  
25 controle apresentaram uma tendência crescente na taxa de colonização até aproximadamente

1 20 dias de exposição, tendendo a estabilizar após esse período. Todos os frutos que  
 2 permaneceram expostos até a última coleta (após 35 dias) estavam colonizados por fungos  
 3 (Fig.2.5).

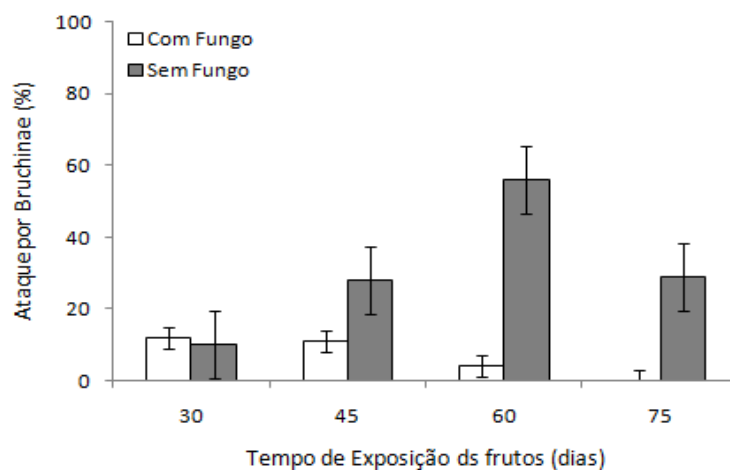


4 **Figura 2.5.** Efeito do tratamento e do período de exposição na porcentagem de colonização dos frutos  
 5 por fungos decompositores.

6

7 **Predição ii: Frutos colonizados por fungos decompositores influenciam a seleção**  
 8 **pelo predador de sementes.**

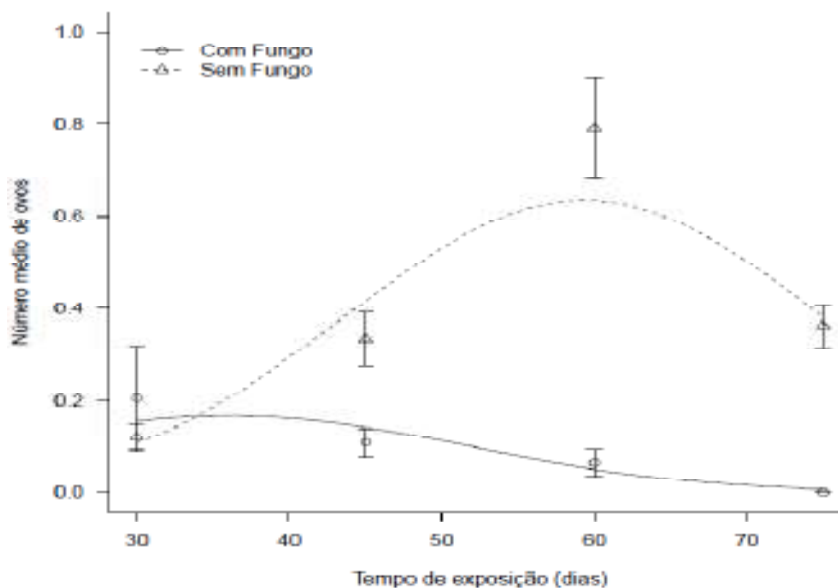
9 a) Dos 800 frutos utilizados no experimento de observação em campo encontramos  
 10 ovos de Bruchinae em 154 deles, o que corresponde a 19% dos frutos. As taxas de ataque (%  
 11 de frutos com ovos) variaram de 0 a 56% por planta, sendo mais frequentes em frutos que não  
 12 apresentavam fungos (Fig.2.6).



1 **Figura 2.6.** Porcentagem de ataque por Bruchinae em frutos de *A. aculeata* com e sem presença de  
 2 fungos ao longo do tempo.

3 O número máximo de ovos por fruto foi de 3 e o mínimo de 0 ovos, perfazendo uma  
 4 média de 0,24 ovos por fruto. Frutos em que não foi observada presença de fungos tiveram  
 5 um número médio de ovos aproximadamente 3 vezes maior quando comparados com frutos  
 6 colonizados por fungos. O número de ovos por fruto sofreu influência significativa do tempo  
 7 de exposição dos frutos no campo ( $p < 0.001$ ) e da presença de fungos ( $p < 0.001$ ) (Fig.2.7).  
 8 A interação entre essas variáveis explica, significativamente ( $p < 0.001$ ), as diferenças para o  
 9 número médio de ovos. A presença de fungos provocou uma diminuição no número médio de  
 10 ovos ao longo do tempo, o que ficou evidente durante todo o período de exposição (Fig.2.7).  
 11 Em contraste, frutos isentos de fungos mostraram um aumento no número médio de ovos até  
 12 60 dias de exposição (Fig.2.7). Após esse período ocorre uma diminuição na taxa de  
 13 oviposição por Bruchinae em frutos sem fungos.

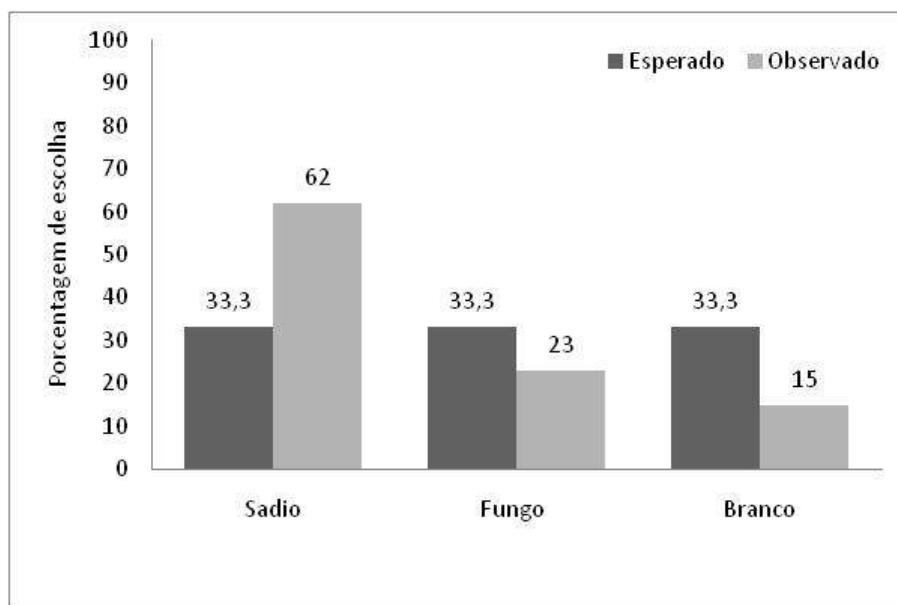




1 **Figura 2.7.** Efeito da presença de fungos decompositores no ataque por Bruchinae em frutos de *A.*  
 2 *aculeata* ao longo do tempo.

3

4 **b)** No experimento de preferência e comportamento de oviposição, o inseto não  
 5 respondeu em quatorze das quarenta repetições, permanecendo na câmara central durante o  
 6 tempo máximo de observação. Dos insetos que responderam, aproximadamente 54% das  
 7 escolhas ocorreram nos primeiros 30 minutos de observação. O tempo médio de resposta foi  
 8 significativamente diferente entre as escolhas ( $p < 0.001$ ). A escolha para frutos sadios  
 9 ocorreu em 67 minutos em média, para frutos com fungo em 70 minutos em média e para o  
 10 branco o tempo médio foi de 112 minutos, indicando que os insetos que optaram pelo pote  
 11 vazio não sofreram influência do odor para escolha. As fêmeas de *P. cardo* mostraram  
 12 preferência por frutos sadios ( $\chi^2_{[2]} = 9.5385$ ,  $P < 0.01$ ) (Fig.2.8). Das 26 repetições em que  
 13 pudemos observar a resposta do inseto, a frequência para frutos íntegros foi de 62%, contra  
 14 23% para frutos colonizados por fungos e 15% que optaram pelo branco.



1 **Figura 2.8.** Número de escolhas para cada opção da arena tripla-escolha: valores esperados e  
 2 observados.

### 4 **3.6 DISCUSSÃO**

5  
 6 Os fungos são abundantes no solo e desempenham um papel importante na dinâmica  
 7 de sementes do solo (Crist & Friese 1993). Como os fungos foram isolados de frutos de  
 8 *Acrocomia aculeata* estavam expostos sobre o solo, a maioria dos gêneros encontrados  
 9 corresponde a fungos de solo. *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Penicillium*, *Cladosporium*,  
 10 *Colletotricum* são comumente isolados em solos de florestas, campos, solos arenosos ou áreas  
 11 cultivadas (Stamford *et al.* 2005; Wicklow & Carroll 1983).

12 Os fungos podem ter efeito direto nas sementes por facilitarem a germinação (Gallery  
 13 *et al.* 2007); alterarem a sobrevivência de plântulas ou causarem a morte do embrião (Kremer  
 14 1993; Christensen 1989); mas também podem afetar, indiretamente, a mortalidade de  
 15 sementes por produzirem toxinas que podem reduzir a colonização microbiana subsequente e  
 16 alterar o padrão de ataque das sementes por animais (Madej & Clay 1991; Christensen 1989);

1 Janzen 1977). As interações que relacionam, direta ou indiretamente, fungos com a  
2 sobrevivência de sementes são bem conhecidas (Mordecai 2012; Dostál 2010; Schafer &  
3 Kotanen 2004; Faeth 2002) e geralmente exploram interações que envolvem fungos  
4 endofíticos e patogênicos. Interações indiretas que envolvem fungos de solos são difíceis de  
5 serem estudadas devido à grande diversidade de fungos aí encontrados, o que inclui  
6 micorrizas, saprofíticos, micoparasitas, patogênicos de raízes, entre outros tipos tróficos  
7 (Schafer & Kotanen 2004).

8       As taxas de colonização dos frutos pelos fungos são influenciadas por características  
9 como umidade do solo (Mordecai 2012; Anderson *et al.* 1986), pela espécie hospedeira  
10 (Dostal 2010; Gallery *et al.* 2007), tipo de solo (Lee *et al.* 2012; Carrenho *et al.* 2007),  
11 densidade de fungos no solo (Horn 2006) e pelo estágio de maturação dos frutos (Janzen  
12 1977). O presente estudo mostrou que lesões provocadas nos frutos de *A. aculeata*, por  
13 herbívoros, também são capazes de influenciar a colonização por fungos de solo. Quando a  
14 parede do fruto é quebrada por abrasão, queda, marcas de garras ou dentes, consumo parcial,  
15 ou entrada ativa por um inseto herbívoro, os microorganismos iniciam uma corrida para  
16 colonização da porção mais nutritiva do fruto (Mills 1983; Janzen 1977). Isso explica porque  
17 frutos com injúrias semelhantes às provocadas por herbívoros em pré-dispersão foram  
18 colonizados mais rapidamente que frutos íntegros (Fig.2.5). Entretanto, a deteriorização  
19 natural dos frutos com a ação do tempo compensa a exposição do mesocarpo provocado pela  
20 herbivoria, igualando a porcentagem de colonização para frutos intactos ou com injúrias após  
21 35 dias de observação (Fig.2.5).

22       Os níveis de infestação do fruto podem afetar as respostas específicas dos predadores  
23 de sementes para a microflora encontrada e ainda podem ser suficientes para resultar em  
24 perda da viabilidade da semente (Nakamura *et al.* 1995; Crist & Friese 1993; Madej & Clay  
25 1991). Para *A. aculeata* a perda da viabilidade por fungos fica limitada pela difícil penetração

1 devido à constituição espessa e lenhosa do endocarpo, que confere proteção à semente e,  
2 conseqüentemente, ao embrião (observação pessoal).

3 Em trabalho realizado por Fonseca (2008), no mesmo sistema e nas mesmas  
4 localidades desse estudo, mostrou-se que a herbivoria dos frutos de *A. aculeata* em pré-  
5 dispersão influencia negativamente a predação de frutos após a dispersão. Plantas que  
6 apresentavam altas taxas de ataque por herbívoros em frutos, antes da dispersão, foram menos  
7 atacadas por predadores de sementes após a queda dos frutos. Apesar dos herbívoros e  
8 predadores atuarem sobre o mesmo recurso, eles não interagem diretamente, porque ocorrem  
9 em momentos diferentes da maturação e em partes distintas do fruto. Este comportamento  
10 exclui uma interação direta antagônica e dá margem a existência de uma interação indireta  
11 entre os insetos que atacam os frutos de *A. aculeata* nos momentos de pré e pós-dispersão  
12 (Fonseca 2008). Nesse trabalho, sugere-se que fungos de solo atuem como mediadores dessa  
13 interação.

14 A presença dos fungos nos frutos afeta o comportamento de oviposição do predador de  
15 sementes. O número máximo de 3 ovos por fruto é baixo ao se considerar que em trabalhos  
16 realizados no Brasil Central foram encontrados mais de doze ovos de Bruchinae por fruto de  
17 *A. aculeata* (Ramos *et al.* 2001; Scariot 1998) e que uma fêmea de Bruchinae pode colocar de  
18 50 a 100 ovos por fruto (Janzen 1980). Mesmo com o baixo número de ovos por fruto, os  
19 resultados permitiram perceber uma diminuição no número médio de ovos à medida em que  
20 aumentava a colonização dos frutos por fungos. No experimento de escolha, as fêmeas de *P.*  
21 *cardo* mostraram clara preferência na escolha de frutos íntegros após o acasalamento  
22 (Fig.2.8). A influência de fungos na oviposição foi encontrada para o coleóptero *Cassida*  
23 *rubiginosa* Müller (Chrysomelidae: Cassidinae) que teve o comportamento alimentar dos  
24 adultos e o comportamento de oviposição alterados negativamente pela presença de fungos  
25 nas folhas de sua planta hospedeira (Kruess 2001). Afideos *Rhodobium porosum* Sanderson

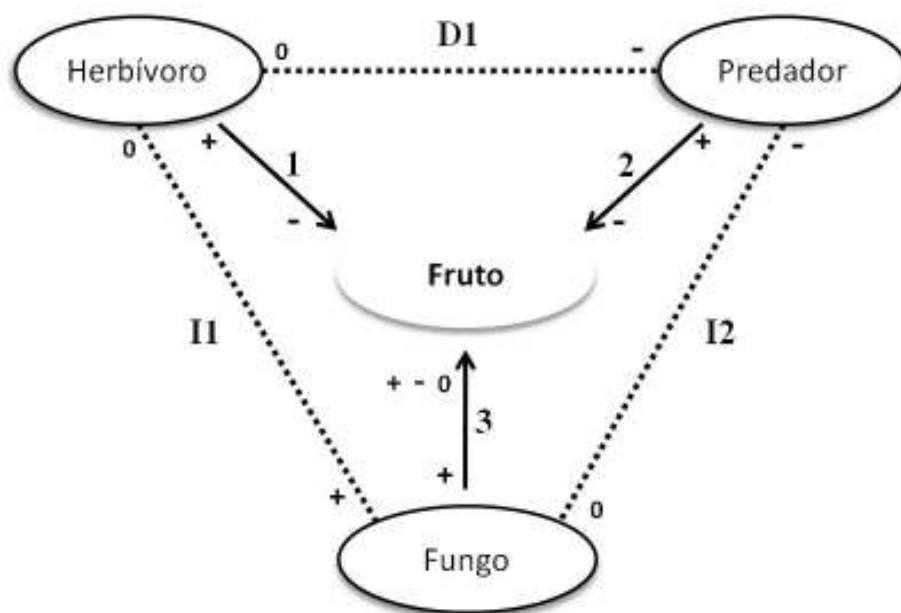
1 (Hemiptera: Aphididae) também apresentaram redução no crescimento populacional pela  
2 infestação por fungos patogênicos na sua planta hospedeira (Moultet *et al.* 2011).

3 O resultado encontrado por ser explicado pelo fato de que as fêmeas de Bruchinae,  
4 antes de ovipor, examinam a superfície do fruto com seu ovipositor dotado de receptores  
5 tácteis e quimiorreceptores que receberão informações da superfície do fruto, como sua  
6 umidade e seu conteúdo químico (Birch *et al.* 1989). Essas informações são utilizadas na  
7 escolha ou não do fruto para a postura. Assim, presença de fungos em frutos de *A. aculeata*  
8 confere ao propágulo um escape a predação por Bruchinae, diminuindo a disponibilidade dos  
9 frutos para o predador. Muitos fungos são bem conhecidos por produzirem toxinas que podem  
10 reduzir, subsequentemente, a colonização de sementes por outros microorganismos e o  
11 consumo por animais (Crist & Friese 1993; Kremer 1993). Assim, associações entre plantas e  
12 fungos podem alterar a direção das interações entre predador-presa (Bennett *et al.* 2006).

13 Embora fatores físicos como tipo, textura, tamanho e cores dos frutos estejam  
14 envolvidos, a seleção do sítio de oviposição depende, primariamente, de semioquímicos que  
15 influenciam a eficiência do forrageio (Karimzadeh *et al.* 2013; Leishman *et al.* 2000). A ação  
16 do fungo sobre o fruto parece gerar uma alteração química que dificulta o encontro pelo  
17 predador. Com isso, o besouro, durante o forrageio, em meio à diversidade de sinais químicos  
18 encontrados em ambiente natural, não consegue identificar frutos que tiveram o padrão de  
19 semioquímicos alterado pela presença dos fungos. Alternativamente, os fungos podem ter um  
20 efeito tóxico sobre os ovos de Bruchinae, semelhante ao que foi descrito para fungos do  
21 gênero *Phomosis* em ovos de besouros Scolitidae (Webber 1981). Nesse caso, os fungos  
22 exerciam um duplo efeito sobre os besouros ao diminuírem o número de ovos viáveis por  
23 ninhada e ainda por inviabilizarem o local potencial para reprodução dos besouros.

24 Os fungos decompositores mediam a interação entre herbívoros e predadores de *A.*  
25 *aculeata*. Eles são oportunistas na colonização de frutos que tiveram seu mesocarpo exposto

1 pela ação dos herbívoros antes da dispersão. A presença de fungo nos frutos altera o  
 2 comportamento de oviposição do principal predador de sementes de *A. aculeata*, beneficiando  
 3 assim, o recrutamento da planta. Com isso, a dinâmica das populações de *A. aculeata* está  
 4 submetida a uma complexa rede de interações diretas e indiretas em diversos níveis tróficos  
 5 (Fig.2.9). A ação direta do herbívoro sobre o fruto em pré-dispersão (1); o ataque dos  
 6 predadores de semente sobre o fruto em pós-dispersão (2); e a colonização dos frutos pelos  
 7 fungos decompositores (3), podendo essa ser positiva, negativa ou neutra para os frutos  
 8 dependendo da intensidade de colonização. Relações indiretas surgem nesse sistema. O ataque  
 9 do herbívoro sobre o fruto altera indiretamente a taxa de colonização do fungo (I1); a  
 10 colonização dos frutos pelo fungo altera o comportamento de oviposição do predador (I2). A  
 11 interação entre herbívoros em pré-dispersão e predadores em pós-dispersão (D1), é, portanto,  
 12 resultante das duas interações indiretas (I1+I2), que neste trabalho é designada como  
 13 interação difusa.



14 **Figura 2.9.** Rede de interações que envolvem *A. aculeata*. **1-** Interação direta de herbivoria do fruto; **2-**  
 15 Interação direta de predação da semente; **3-** Interação direta de decomposição do fruto. **I1-** Interação indireta  
 16 entre herbívoro-fruto-fungo; **I2-** Interação indireta entre fungo-fruto-predador; **D1-** Interação difusa entre  
 17 herbívoro-predador resultante da soma das interações indiretas (**I1+I2**).

1            Interações difusas, raramente abordadas em estudos de interações multitróficas, podem  
2 ter um papel fundamental na estruturação de populações naturais. A ação direta do herbívoro  
3 sobre o fruto pode ter um impacto pouco significativo sobre o *fitness* da planta. Entretanto, a  
4 relação difusa entre o herbívoro e o predador, mediada pela comunidade de decompositores,  
5 tem importantes repercussões no escape do fruto à predação e, portanto, na sobrevivência do  
6 propágulo. Desta forma, o estudo de redes difusas de interações é necessário para um  
7 completo entendimento das dinâmicas populacionais das espécies nos ambientes naturais.

### 1 3.7 REFERÊNCIAS

- 2 Abrams PA (1995) Implications of dynamically variable traits for identifying, classifying, and  
3 measuring direct and indirect effects in ecological communities. *The American*  
4 *Naturalist*, 146(1): 112-134.
- 5 Agarwal VM, Rastogi N, Raju SVS (2007) Impact of predatory ants on two lepidopteran  
6 insect pests in Indian cauliflower agroecosystems. *Journal Appl. Entomol.* 131(7):  
7 493–500.
- 8 Almeida SP (1998) Cerrado: aproveitamento alimentar. Planaltina: EMBRAPA-SPAC, 188.
- 9 Amarasekare P (2003) Diversity–stability relationships in multitrophic systems: an empirical  
10 exploration. *British Ecological Society, Journal of Animal Ecology*, 72: 713–724.
- 11 Andersen AN (1989) How important is seed predation to recruitment in stable populations of  
12 long-lived perennials?. *Oecologia*, 81(3):310-315.
- 13 Anderson RC, Ebbers BC, Liberta AE (1986) Soil moisture influences colonization of prairie  
14 cordgrass (*Spartina pectinata* Lind.) by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New*  
15 *Phytologist*, 102(4): 523-527.
- 16 Begon M, Townsend CR, Haper JL (2006) *Ecology: from individuals from ecosystems*.  
17 Fourth Edition. Blakwell Publishing, Oxford.
- 18 Bennett AE, Alers-Garcia J, Bever JD (2006) Three-way interactions among mutualistic  
19 mycorrhizal fungi, plants, and plant enemies: hypotheses and synthesis. *The American*  
20 *Naturalist*, 167(2): 141-152.
- 21 Birch, ANE, Simmonds MSJ, Blaney WM (1989) Chemical interactions between bruchids  
22 and legumes. In: Stirton, Borowiec L (1987) *The genera of seed-beetles (Coleoptera,*  
23 *Bruchidae)*. *Polsk. Pismo Entomol.* 57:3–207.
- 24 Carrenho R, Trufem SFB, Bononi VLR, Silva ES (2007) The effect of different soil  
25 properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize.  
26 *Acta Bot. Bras.* 21(3): 723-730.
- 27 Center TD, Johnson CD (1974) Coevolution of some seed beetles (coleoptera: bruchidae) and  
28 their hosts. *Ecology*, 55:1096-1103.



- 1 Clement CR, Lleras Pérez E, van Leeuwen J (2005) O potencial das palmeiras tropicais no  
2 Brasil: acertos e fracassos das últimas décadas. *Agrociências*, Montevideo, 9(1-2): 67-  
3 71.
- 4 Christensen M (1989) A view of fungal ecology. *Mycologia*, 81(1): 1-19.
- 5 Cornelissen TG, Fernandes GW (2001) Defence, growth and nutrient allocation in the tropical  
6 shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). *Austral Ecology*, 26: 246-253.
- 7 Crawley MJ (2002) *Statistical computing: an introduction to data analysis using S-Plus*. [s.l.]:  
8 John Wiley & Sons, 761 p.
- 9 Crist TO, Friese CF (1993) The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and  
10 granivores in a semiarid shrub-steppe. *Ecology*, 74(8): 2231-2239.
- 11 Del-Claro K (2004) Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study  
12 of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33(6): 665-  
13 672.
- 14 Delobel A, Couturier G, Kahn F, Nilsson JA (1995) Trophic relationships between palms and  
15 bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. *Amazoniana*,  
16 13(3/4): 209-219.
- 17 Donatti CI, Guimarães-Jr PR, Galetti M (2009) Seed dispersal and predation in the endemic  
18 Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser  
19 abundance. *Ecol. Res.*, 24: 1187-1195.
- 20 Dostál P (2010) Post-dispersal seed mortality of exotic and native species: Effects of fungal  
21 pathogens and seed predators. *Basic and Applied Ecology*, 11: 676–684.
- 22 Faeth SH (2002) Are endophytic fungi defensive plant mutualists? – *Oikos* 98:25–36.
- 23 Fagundes M, Neves FS, Fernandes GW (2005) Direct and indirect interactions involving ants,  
24 insect herbivores, parasitoids, and the host plant *Baccharis dracunculifolia*  
25 (Asteraceae). *Ecological Entomology*, 30: 28–35.
- 26 Fonseca FSA (2008) Padrões de ataque de insetos herbívoros em frutos de *Acrocomia*  
27 *aculeata* (Jacq.) Lodd. ex. Martius (Arecaceae). Dissertação (Mestrado em Ciências  
28 Biológicas) Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros.
- 29 Gallery RE, Dalling JW, Arnold AE (2007) Diversity, host affinity, and distribution of seed-  
30 infecting fungi: a case study with *Cecropia*. *Ecology*, 88: 582–588.

- 1 Guimaráes DP, Reis RJ, Landau EC (2010) Boletim de pesquisa e desenvolvimento: índices  
2 pluviométricos de Minas Gerais. Embrapa Milho e Sorgo, Sete lagoas, 30.
- 3 Heil M (2008) Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist* 178: 41-61.
- 4 Horn BW (2006) Relationship between soil densities of *Aspergillus* species and colonization  
5 of wounded peanut seeds. *Can. J. Microbiol.*, 52: 951 - 960.
- 6 Huang C, Sih A (1991) Experimental studies on direct and indirect interactions in a three  
7 trophic-level streamsystem. *Oecologia* 85(4): 530-536.
- 8 Instituto Nacional de Meteorologia (2013) Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e  
9 Pesquisa. Disponível: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/ bdmep>.  
10 Acessado em 28 abril 2013.
- 11 Janzen DH (1980) Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J.*  
12 *Ecol.* 68:929-952.
- 13 Janzen DH (1977) Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist*,  
14 111(980): 691-713.
- 15 Janzen DH (1971a) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*,  
16 2:465-492.
- 17 Janzen DH (1971b) The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: predispersal  
18 attack by Bruchids. *Principes* 15: 89-101.
- 19 Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The*  
20 *American Naturalist* 104: 501–528.
- 21 Johnson CD, Zona S, Nilsson JA (1995) Bruchid beetles and palm seeds: recorded  
22 relationships. *Principes*, 39(1): 25-35.
- 23 Karimzadeh J, Hardie J, Wright DJ (2013) Plant resistance affects the olfactory response and  
24 parasitism success of *Cotesia vestalis*. *Journal Insect Behavior*, 26: 35–50.
- 25 Kremer RJ (1993) Management of weed seed Banks with microorganisms. *Ecol Appl*, 3: 42-  
26 52.
- 27 Kruess A (2001) Indirect interaction between a fungal plant pathogen and a herbivorous  
28 beetle of the weed *Cirsium arvense*. *Oecologia*, 130: 563–569.

- 1 Lee EH, Eo JK, Lee CS, Eom AH (2012) Effect of soil ameliorators on ectomycorrhizal  
2 fungal communities that colonize seedlings of *Pinus densiflora* in abandoned coal  
3 mine spoils. *Mycobiology*, 40(3): 168-172.
- 4 Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M (2000) The evolutionary ecology of seed  
5 size. Pages 31-57 in M. Fenner, editor. *Seeds: The ecology of regeneration in plant*  
6 *communities*. CAB International, Wallingford.
- 7 Lorenzi GMAC, Negrelle RRB (2006) *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex. Mart.: aspectos  
8 ecológicos, Usos e potencialidades. *Visão Acadêmica*, Curitiba, UFPR, 7(1).
- 9 Madej CW, Clay K (1991) Avian seed preference and weight loss experiments: the effect of  
10 fungal endophyte-infected tall fescue seeds. *Oecologia*, 88: 296-302.
- 11 Miller TE (1994) Direct and indirect species interactions in an early old-field plant  
12 community. *The American Naturalist*, 143(6): 1007-1025.
- 13 Miller TE, Kerfoot WC (1987) Redefining indirect effects. in Kerfoot WC, Sih A, eds.  
14 *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of  
15 New England, Hanover, N.H, 33-37.
- 16 Mills JT (1983) Insect-fungus associations influence seed deterioration. *Phytopathology*,  
17 73(2): 330-335.
- 18 Miranda IPA, Rabelo A, Bueno CR, Barbosa EM, Ribeiro MNS (2001) Frutos de palmeiras  
19 da amazônia. Manaus: MCT INPA, 7-10.
- 20 Mordecai EA (2012) Soil moisture and fungi affect seed survival in California grassland  
21 annual plants. *Plos One* 7(6): e39083.
- 22 Mouttet R, Bearez P, Thomas C, Desneux N (2011) Phytophagous arthropods and a pathogen  
23 sharing a host plant: evidence for indirect plant-mediated interactions. *Plos One* 6(5):  
24 e18840.
- 25 Nakamura R, Mitchell-Olds T, Manasse R, Lello D (1995) Seed predation, pathogen infection  
26 and life-history traits in *Brassica rapa*. *Oecologia*, 102(3): 324-328.
- 27 Paine RT (1969) A note on trophic complexity and community stability. *The American*  
28 *Naturalist*, 103(929): 91-93.
- 29 Paris CI, Llusia J, Peñuelas J (2011) Indirect effects of tending ants on holm oak volatiles and  
30 acorn quality. *Plant Signaling & Behavior*, Landes Bioscience, 6(4): 547-550.

- 1 Pires TP, Souza ES, Kuki KN, Motoike SY (2012) Ecophysiological traits of the macaw  
2 palm: A contribution towards the domestication of a novel oil crop. *Industrial Crops*  
3 *and Products*, 44: 200-210.
- 4 Pott A, Pott VJ (1994) *Plantas do Pantanal*. Corumbá: Embrapa Pantanal, 320p.
- 5 Price, PW (1997) *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- 6 Price PW, Bouton CE, Gross P, McPheron BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Interactions  
7 among three trophic levels: influence of plants on interactions between herbivores and  
8 natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 41–65.
- 9 Ramírez N, Traveset A (2010) Predispersal seed-predation by insects in the Venezuelan  
10 Central Plain: Overall patterns and traits that influence its biology and taxonomic  
11 groups. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 193-209.
- 12 Ramos FA, Martins I, Farias JM, Silva ICS, Costa DC, Miranda AP (2001) Oviposition and  
13 Predation by *Speciomerus revoili* (Coleoptera, Bruchidae) on seeds of *Acrocomia*  
14 *aculeata* (Arecaceae) in Brasília, DF, Brazil. *Brazilian Journal Biology*, 61(3): 449-  
15 454.
- 16 Ribeiro SP, Brown VK (2006) Prevalence of monodominant vigorous tree populations in the  
17 tropics: herbivory pressure on *Tabebuia* species in very different habitats. *Journal of*  
18 *Ecology*, 94: 932-941.
- 19 Saari S, Sundell J, Huitu O, Helander M, Ketoja E, Ylonen H, Saikkonen K (2010) Fungal-  
20 mediated multitrophic interactions - do grass endophytes in diet protect voles from  
21 predators? *Plos One*, 5(3): e9845.
- 22 Scariot AO (1998) Seed dispersal and predation of the palm *Acrocomia aculeata*. *Principes*,  
23 42(1): 5-8.
- 24 Scariot AO, Lleras E, Hay JD (1995) Flowering and Fruiting Phenologies of the Palm  
25 *Acrocomia aculeata*: Patterns and Consequences. *Biotropica*, 27(2): 168 - 173.
- 26 Scariot AO, Lleras E, Hay JD (1991) Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata*  
27 in Central Brazil. *Biotropica*, 23(1): 12-22.
- 28 Schafer M, Kotanen PM (2004) Impacts of naturally-occurring soil fungi on seeds of meadow  
29 plants. *Plant Ecology*, 175: 19–35.

- 1 Shepherd VE, Chapman CA (1998) Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on  
2 seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 199-215.
- 3 Schowalter TD (2006) *Insect Ecology: an ecosystem approach*. Second Edition. Academic  
4 Press, Burlington, Massachusetts.
- 5 Secretaria Municipal de Desenvolvimento Econômico, Turismo, Ciência e Tecnologia (2013)  
6 Coletânea de informações sobre o município de Montes Claros. Disponível em:  
7 <[http://www.montesclaros.mg.gov.br/desenvolvimento%20  
8 economico/div\\_ind-com/pdf/Dados%20Gerais%20da%20cidade%20de%20Montes%20Claros.pdf](http://www.montesclaros.mg.gov.br/desenvolvimento%20economico/div_ind-com/pdf/Dados%20Gerais%20da%20cidade%20de%20Montes%20Claros.pdf)>
- 9 Shepherd VE, Chapman CA (1998) Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on  
10 seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 199-215.
- 11 Silva FR, Begnini RM, Scherer KZ, Lopes BC, Castellani TT (2007) Predação de Sementes  
12 de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) por Insetos na Ilha de Santa  
13 Catarina, SC. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, 5(1): 681-683.
- 14 Silvius KM, Fragoso JM (2002) Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm  
15 seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. *Journal of Ecology*, 90:  
16 1024–1032.
- 17 Stamford NP *et al.* Microbiota dos solos tropicais. In: Michereff SJ, Andrade DEGT,  
18 Menezes M (2005) *Ecologia e manejo de patógenos radiculares em solos tropicais*.  
19 Recife: UFRPE, Imprensa Universitária, 61-92.
- 20 Steffler CE, Donatti CI, Galetti M (2008) Seed Predation of *Attalea dubia* (Arecaceae) in an  
21 Island in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Palms* 52(3): 133–140.
- 22 Strauss SY (1991) Indirect effects in community ecology: their definition, study and  
23 importance. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(7): 206-210.
- 24 Tack AJM, Dicke M (2013) Plant pathogens structure arthropod communities across multiple  
25 spatial and temporal scales. *Functional Ecology*, 27: 633-645.
- 26 Thompson JN (1999) The evolution of species interactions. *Science*, 284: 2116-2118.
- 27 Torres-Alruiz MD, Rodríguez DJ (2013) A topo-dynamical perspective to evaluate indirect  
28 interactions in trophic webs: New indexes. *Ecological Modelling*, 250: 363– 369.
- 29 Tschamntke T, Hawkins AH (2002) *Multitrophic level interactions*. Cambryte University  
30 Press, Cambryte.

- 1 Webber J (1981) A natural control of Dutch elm disease. *Nature*, 292:449-451.
- 2 Wicklow DT, Carroll GC (1983) The fungal community; its organization and role in the  
3 ecosystem. New York: Basel.
- 4 Wootton JT (1993) Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction  
5 chains and interaction modifications. *American Naturalist*, 141: 71–79.
- 6 Wright SJ (1990) Cumulative satiation of a seed predator over the fruiting season of its host. –  
7 *Oikos*, 58: 212-276.

#### 4. CONCLUSÃO GERAL

1           Várias hipóteses já foram propostas visando entender a dinâmica da predação de  
2 sementes em populações naturais. Para o ataque em *A. aculeata* por Bruchinae, estudos  
3 realizados no Laboratório de Ecologia e Controle Biológico de Insetos – Unimontes, já  
4 testaram: a hipótese da concentração de recursos, nas escalas densidade de frutos e densidade  
5 populacional; a hipótese da distância da planta mãe, proposta pelo modelo de Janzen Connel;  
6 e a hipótese da aparência da planta. Tais hipóteses não foram capazes de explicar as altas  
7 taxas de predação encontradas no sistema estudado.

8           Nesse trabalho de dissertação, testou-se a influência de características genéticas e  
9 ecológicas a fim de explicar a dinâmica do ataque à sementes de *A. aculeata* por Bruchinae. A  
10 diversidade genética apresentou efeito contrário ao proposto pela hipótese da diversidade  
11 genética. Populações com maior diversidade genotípica apresentaram maior predação por  
12 Bruchinae - predador hospedeiro específico que causa alto impacto no *fitness* da planta. Tal  
13 resultado nos permite questionar a eficiência do uso de marcadores microssatélites em planos  
14 de manejo e conservação de populações naturais. Isso porque, tais marcadores não estão  
15 associados a características fenotípicas do indivíduo e, em populações naturais, tem maior  
16 relevância informações sobre genes que estão relacionados à resistência ou susceptibilidade,  
17 do que a diversidade genética em si.

18           Com relação às características ecológicas, pôde-se perceber a importância das  
19 interações na dinâmica das populações. Uma rede complexa de interações diretas e indiretas  
20 parece ser a força que tem maior influência na dinâmica de predação de sementes. As  
21 características ecológicas, mais do que as genéticas, ambientais e biológicas, são capazes de  
22 determinar a dinâmica da predação em populações naturais.