

CÉSAR AUGUSTO DOMINGUES TEIXEIRA

**INTERAÇÃO INSETOS-SEMENTES:  
UMA VISÃO POSITIVA DO FENÔMENO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2002

CÉSAR AUGUSTO DOMINGUES TEIXEIRA

**INTERAÇÃO INSETOS-SEMENTES:  
UMA VISÃO POSITIVA DO FENÔMENO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

APROVADA: 22 de outubro de 2002

---

Prof. José Henrique Schoederer  
(Conselheiro)

---

Prof. Angelo Pallini Filho  
(Conselheiro)

---

Prof. Eduardo Fontes Araújo

---

Dr. Cesar José Fanton

---

Prof. Og Francisco Fonseca de Souza  
(Orientador)

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

T266i  
2002  
:

Teixeira, César Augusto Domingues, 1961-  
Interação insetos-sementes: uma visão positiva do  
fenômeno / César Augusto Domingues Teixeira. – Viçosa  
UFV, 2002.  
66p. : il.

Texto em português e inglês

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza  
Tese (doutorado) – Universidade Federal de Viçosa

1. Interação inseto-planta. 2. Mutualismo. 3. Predação  
(Biologia). 4. Sementes - Germinação. 5. Sementes - Dor-  
mência. 6. Pragas - Controle integrado. I. Universidade  
Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 19.ed. 595.70524

CDD 20.ed. 595.70524

## AGRADECIMENTOS

A oportunidade de realizar esse curso de doutorado foi um privilégio ao qual só pude ter acesso devido à preocupação da Embrapa com a formação de seu corpo técnico-científico. A Universidade Federal de Viçosa possibilitou o ambiente e os recursos para que eu pudesse desenvolver meu potencial acadêmico. Nesses quatro anos, pude testemunhar o trabalho desenvolvido por professores e seus auxiliares, buscando não apenas a produção de teses mas, principalmente, a construção de um pensamento científico criterioso e organizado por seus estudantes. Considero, por isso, a Entomologia da UFV um “local” especialmente propício ao desenvolvimento da ciência.

Meu orientador, o Prof. Og de Souza, é um desses profissionais que vêm renovando o modo de pensar e fazer ensino e pesquisa. Sua orientação, sua amizade e sua confiança, mesmo com e apesar das minhas carências e imprevistos, permitiram que eu terminasse essa etapa como um profissional melhor.

O pessoal da Embrapa, particularmente da Embrapa Rondônia, meu centro de trabalho, estiveram muito presentes ao longo de todo esse esforço. Em algumas passagens críticas, meus colegas Embrapianos deram o suporte que permitiu que esse trabalho tivesse todas as etapas cumpridas. Eles, também, são responsáveis pela qualidade dos resultados que consegui.

Desde a minha volta a Viçosa, em Outubro de 1998, tive a oportunidade de fazer novas, e rever velhas amizades. Muitas delas, dentro e fora do ambiente da “Escola”, contribuíram diretamente para que essa dissertação chegasse a ser concluída. Meus colegas de laboratório, os “termitóides”, os “linux-termitóides” e os agregados (“pseudo-termitóides”), me deram bem mais do que eu pude retribuir. Sem a sua cooperação, esse teria sido um tempo mais difícil e menos divertido.

Esse trabalho mostra o lado positivo que existe nas interações entre as espécies, um assunto, ainda, mais lembrado do que entendido. Particularmente, além de investigar cientificamente as consequências da interação entre insetos e sementes, nesses últimos quatro anos, fiquei curioso por conhecer outras percepções sobre esse fenômeno. Com formas e visões distintas, pude percebê-lo, expresso em campos tão distintos quanto a religião (veja *Mateus 13, 3-9*) e a arte – na poesia, na música (ouça *Drão de Gilberto Gil*) e na pintura (autor desconhecido). O que mais me chamou a atenção, foi o poema da excelente poetisa (e conterrânea) mineira Adélia Prado:

Anímico

*“Nasceu no meu jardim um pé de mato  
que dá flor amarela.  
Toda manhã vou lá pra escutar a zoeira  
da insetaria na festa.  
Tem zoadado de todo jeito:  
Tem do grosso, do fino, de aprendiz e de mestre.  
É pata, é asa, é boca, é bico,  
é grão de poeira e pólen na fogueira do sol.  
Parece que a arvorizinha conversa.”  
(Adélia Prado)*

Anímico= pertencente ou relativo da alma; psíquico.

Animismo= ... Tendência a considerar todos os seres da natureza dotados de vida e capazes de agir conforme um finalidade.

(Fonte: Dicionário Aurélio Básico da Língua Portuguesa – Edição de 1988)

Decidi incluí-lo aqui, primeiro, para que alguém, que venha a se interessar, possa ver como poetas, numa linguagem figurada, quase chegam a fazer ciência (seria a conversa da arvorizinha, a constatação de um fato?). Segundo, para homenagear e agradecer a todos, pessoas e instituições, que possibilitaram que essa tese fosse resultado de interações positivas.

## ÍNDICE

	Página
RESUMO.....	v
ABSTRACT .....	vi
 DORMANCY BREAKING BY INSECTS: A POSITIVE INTERACTION IN A PREDATION KINGDOM? .....	 1
ABSTRACT .....	1
INTRODUCTION .....	2
METHODS .....	4
RESULTS .....	6
DISCUSSION .....	9
ACKNOWLEDGEMENTS .....	15
LITERATURE CITED .....	15
 WOULD <i>Hypothenemus hampei</i> BENEFIT COFFEE PLANTS? .....	 19
INTRODUCTION .....	19
METHODS .....	21
RESULTS .....	22
DISCUSSION .....	25
REFERENCES .....	28
 FRUTOS DE CAFÉ BROCADOS POR <i>Hypothenemus hampei</i> : QUE IMPORTA SE ESTÃO NA SUPERFÍCIE DO SOLO? .....	 33
INTRODUÇÃO .....	33
MÉTODOS .....	35
RESULTADOS .....	36
DISCUSSÃO .....	39
LITERATURA CITADA .....	44
 CONSIDERAÇÕES FINAIS: UMA VISÃO POSITIVA DA INTERAÇÃO INSETOS-SEMENTES .....	 48
INTRODUÇÃO .....	48
INSETOS E <i>Parkia multijuga</i> .....	49
INSETOS E <i>Coffea canephora</i> .....	52
INSETOS E <i>Gossypium thurberi</i> (BASEADO NO TRABALHO DE KARBAN E LOWENBERG 1992).....	56
PROPONDO O MUTUALISMO COMO EXPLICAÇÃO PARA A INTERAÇÃO INSETOS-SEMENTES .....	59
LITERATURA CITADA .....	63

## RESUMO

TEIXEIRA, César Augusto Domingues, D.S., Universidade Federal de Viçosa, outubro de 2002. **Interação insetos-sementes: Uma visão positiva do fenômeno.** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Conselheiros: José Henrique Schoereder e Angelo Pallini Filho.

Insetos estão intimamente associados ao esforço reprodutivo das plantas. Sua cooperação é reconhecida durante a fase inicial da reprodução quando, em última análise, insetos transferem gametas masculinos de uma planta a outra – fenômeno conhecido como polinização. Neste trabalho, entretanto, propõe-se que a cooperação entre esses grupos de organismos vai além do início da fase reprodutiva. Assim, foram avaliadas as interações entre insetos-sementes de duas espécies de planta. Uma delas, a Mimosoideae arbórea, *Parkia multijuga*, foi avaliada em seu ambiente natural, a Amazônia. A segunda planta, o café (*Coffea canephora* var. *kouilou*) uma Rubiaceae arbustiva, natural de áreas tropicais africanas, foi avaliada, em condições exóticas, com frutos coletados em áreas de cultivo comercial de café, em Rondônia. Em ambos os casos, foi observado que insetos são fatores chave para o sucesso da germinação de sementes e estabelecimento de novas plântulas. Insetos podem cooperar no esforço reprodutivo das plantas: (i) escarificando parte das sementes produzidas no início da estação chuvosa; (ii) liberando sementes, periodicamente, para a germinação ao longo da estação chuvosa; (iii) promovendo o desbaste de sementes. Argumenta-se que os resultados dessa interação são dependentes de como, quando e em que quantidade as sementes têm acesso a água. Diretamente, insetos podem liberar as sementes para germinação durante a estação chuvosa, período favorável ao estabelecimento das plântulas. Indiretamente, podem contribuir para a redução da competição intrafamiliar das plântulas no tempo e no espaço. Assim, propõe-se que os insetos granívoros permitem que as plantas otimizem o uso da água na germinação das sementes e estabelecimento de novas plântulas, enquanto as plantas, através de suas sementes, conferem abrigo e alimento aos insetos. A incorporação de interações positivas ao nosso entendimento dos sistemas naturais, como nos casos de insetos-sementes de *P. multijuga* e *C. canephora* var. *kouilou*, pode resolver muitos problemas conceituais de longa existência na ecologia.

## ABSTRACT

TEIXEIRA, César Augusto Domingues, D.S., Universidade Federal de Viçosa, October 2002. **Insect-seeds interaction: a positive view of the phenomenon.** Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Committee members: José Henrique Schoereder e Angelo Pallini Filho.

Insects are intimately associated with the reproductional effort of plants. Their cooperation is recognized during the early reproductive phase when, ultimately, insects transfer male gametes from plant to plant – the so called pollination phenomenon. In this work, however, we propose that the cooperation between these organisms goes beyond the initial period of the reproductive phase. We evaluated the insect-seeds interaction of two plant species. One of them, a Mimosoideae tree, *Parkia multijuga*, was evaluated under its natural environment, the Amazonian. The second plant, a perenial shrub Rubiaceae (*Coffea canephora* var. *kouilou*) native from African tropical areas was evaluated under an exotic environment, with coffee berries collected in commercial cropping areas of Rondônia state. In both cases, we have showed that insects are key factors for the success of germination of seeds and establishment of new seedlings. Insects can cooperate for the plants reproductive effort: (i) by scarifying part of seed yielding at early wet season; (ii) by, periodically, liberating seeds for germination all along the wet season; (iii) by promoting the seed thinning. We argue that the interaction results depend on how, when and how much water the seeds can access. Straightly, insects can liberate seeds for germination during the wet season, the favorable period for seedlings establishment. Indirectly, insects can also contribute for the reduction of sibling competition of seedlings in time and space. Thus, we argue that granivorous insects let plants to optimize the use of water for seeds germination and seedlings establishment, while plants, through their seeds, assure shelter and food to the insects. Incorporating positive interactions, as insect-seeds of *P. multijuga* and *C. canephora* var. *kouilou*, into our understanding of natural systems may resolve many long-standing conceptual problems in ecology.



**DORMANCY BREAKING BY INSECTS:  
A POSITIVE INTERACTION IN A PREDATION KINGDOM?**

César A. D. Teixeira & Og DeSouza

**ABSTRACT**

We tested the influence of insects on germination of *Parkia multijuga* Benth., a Mimosoideae tree with hard coat dormant seeds. Reproductive material of *P. multijuga* was obtained in two different phenological phases, before (pre) and after (post) seed dispersal, respectively. Pre-dispersal evaluations in greenhouse conditions revealed that intact seeds do not germinate, while 53,5% of H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> immersed and 11,3% of hollowed seeds (by *Acanthoscelides hopkinsi* - Coleoptera; Bruchidae) do germinate. Post-dispersal evaluation in the field showed that 100% of germinating seeds were hollowed, many of them with hollowing diameters similar to those of pre-dispersal seeds. We argue that dormancy breaking by insects can benefit *P. multijuga* germination: (i) by liberating seed germination at early wet season, pre-dispersal insects confer competition advantage during a critical period for seedling recruitment and; (ii) by hollowing seeds all along the wet season, post-dispersal insects enhance germination likelihood even more. Therefore, by distributing scarification along time, insects assure seedlings early space occupation, let plants distribute their reproductional efforts during a favorable season and reduce sibling competition. Thus, conservation of this plant in natural areas need to favor dormancy breaking species as *A. hopkinsi*. Natural germination, under field conditions, of dormant species as a result of insects scarification is not thoroughly documented.

Further work is necessary to understand the mechanisms driving the process of dormancy breaking and to evaluate its short and long term implications.

**Key words:** Germination, Mutualism, Plant-insect interactions, Seed predation, Seed scarification.

## **INTRODUCTION**

Dormancy may be viewed as a plant tool to enhance its power of habitat occupation, either in space or in time. By delaying seed germination, dormancy allows propagules to be dispersed safely, thereby broadening the spatial range to be colonized. Dormancy can also extend plants' capabilities of enduring adverse episodes, amplifying the time frame for colonization. A central problem for dormant seeds is, therefore, to be released from the latent stage at the right moment.

Among other mechanisms allowing the interruption of dormancy, scarification plays a key role. Scarification breaks seed's hard coat, allowing water and oxygen penetration (Vásquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993), thereby triggering germination process. Feeding habits of several organisms, ranging from fungi to large mammals, may lead to seed scarification, and therefore break dormancy (Kaye 1999). Seed-feeding, however, may kill the seed's embryo, and for that reason many organisms feeding directly on seeds are taken as predators (Crawley 1992).

Most seed-feeding insects have been accounted for large amounts of seed losses (Janzen 1971, Fenner 1985, Andersen 1988, Ernest et al. 1990, Miller 1994, Chidumayo 1997, Rodgerson 1998). For instance, eating or sucking insects may

promote destruction of seed viability, reduction in germination, abortion, rejection by dispersal vertebrates, failure on seed development, premature fruit ripening and introduction of pathogens (Sallabanks & Courtney 1992). However, there are a few beneficial examples resulting from insects action on seeds. For instance, several insect groups may ease seed germination: (i) seeds of *Prioria copaifera* Griseb. (Fabaceae) infested with up to eight insect larvae germinated as uninfested ones (Dalling et al. 1997); (ii) about 11% of *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae) seeds scarified by *Tychius* sp. (Coleoptera: Curculionidae) remained viable and were released from dormancy (Kaye, 1999) and; (iii) seeds of the wild cottons *Gossypium sturtianum* attacked by *Oxycarenus luctuosus* Mont. and Sign (Hemiptera: Lygaeidae) and *Gossypium thurberi* attacked by *Sphyrocoris punctellus* Stal (Hemiptera: Scutelleridae) and *Anthonomus grandis thurberiae* Pierce (Coleoptera: Curculionidae) were more likely to germinate than those unattacked (Karban & Lowenberg 1992).

Here we tested whether or not insect-feeding can benefit dormant seeds of the leguminous tree, *Parkia multijuga* Benth. (Mimosoideae) collected at the pre-dispersal period (before pods and seeds fall from the trees). Once we observed the positive potential of insects, we went back to the field at the post-dispersal period (after pods and seeds had been deposited on the forest floor), to verify *in loco* the natural formation of seedlings germinated from insect hollowed seeds. We hypothesized that *P. multijuga* can take advantage from dormancy breaking by insects.

## METHODS

### *The plant*

*P. multijuga* is a fast growing tree species that reaches 20 to 30 m tall. It has a wide range distribution over the Amazonian region, including areas of Brazil, Peru, Equator and Colombia (Rodrigues & Sibile 1996). Little information is available about *P. multijuga* phenology, but in Brazil it is known flowering from August to October and fruit (pods) ripening from November to December (Lorenzi 1992). In Peru, flowering happens from October to November and fruit ripening from December to May. At least in Peru, it seems to be a mast plant, with a every other year between ripening (Aróstegui & Díaz 1992). Pods can spontaneously fall from the trees (Lorenzi 1992) or dispersal can be achieved by primates as *Cebuella pygmacala* (Callitrichidae) which uses pods resin as food (Aróstegui & Díaz 1992). Mature pods are quite hard and a single one can keep 15 to 20 seeds.

### *Material origin*

Reproductive material of *P. multijuga* was obtained in two phenological phases, before (pre) and after (post) seed dispersal, respectively. The Flona Jamari is a protected area (~228000 ha) located 110 Km South of Porto Velho (8°46'S, 63°05'W), Rondônia State, in Northwestern Brazil. Post-dispersal collections were undertaken at an Embrapa's forest area at Porto Velho, near the end of the wet season (in early May 1997). Embrapa's area is a preserved forest of almost 100 ha, located at the Embrapa Rondônia Agroforestry Research Center. Both sites, Flona Jamari and Embrapa, lie in a typical Amazonian rainforest area with daily annual average temperature of 25°C. Annual rainfall is 2100 mm at Jamari and 2200 mm at

Embrapa's site. The annual dry season lasts three months, from about July to September and a wet season follows from October to June.

### *Experimental procedures*

The work was based on a seed germination experiment undertaken at a greenhouse and a posterior field sampling survey. To achieve the germination experiment, mature pods were harvested from adult treetops, at the end of *P. multijuga* pre-dispersal period (in October 1996). Harvested pods were taken to the lab (25±5°C) and maintained in plastic boxes during six months (till April 1997). This time permitted us to evaluate the emergence of adult insects from the pods. Once a week, all emerging adult insects were collected from the boxes and preserved in 80% alcohol (samples were identified as *Acanthoscelides hopkinsi* Kingsolver, 1985 - Coleoptera: Bruchidae). Therefore, we could characterize predation by insects that colonized pods and their seeds before dispersal. Once we verified that insect action could release *P. multijuga* seeds germination, at post-dispersal period, we went back to the field to confirm, under natural conditions, the germination pattern observed at the greenhouse.

In April 1997, we performed the first experiment to test the effect of *A. hopkinsi* holes on seed germination. Seeds extracted from pods (collected in later October 1996; pre-dispersal period) maintained in lab, were randomly grouped in three categories (200 seeds per category): (i) healthy seeds; (ii) *A. hopkinsi* hollowed seeds; and as *P. multijuga* seeds are regarded as dormant species (Bianchetti *et al.* 1998), the third category of the experiment was, (iii) healthy seeds immersed in sulfuric acid solution (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 96% p.a. - for 16 minutes). Such a dose showed best

results for *P. multijuga* germination (86%) in a previous test (Bianchetti et al. 1998). Seeds were sown on a greenhouse soil in a completely randomized design and watered every day. Germination was evaluated once a week for five weeks after sowing. The data were subjected to Survival Regression Analysis, based on a censored Weibull model (Crawley 1993), performed under R statistical software (Ihaka & Gentleman 1996).

In May 1997, post-dispersal material was sampled on the forest floor. Sampling was directed to newly emerged seedlings, at the vicinities of six *P. multijuga* adult trees. We considered newly emerged seedlings, those with the original seed yet attached on, in such a way that its tegument could be inspected for signs of insect-made holes. The material was taken to the lab and individually analyzed. At that time, we aimed to check whether or not germination under natural conditions was influenced by seed insects.

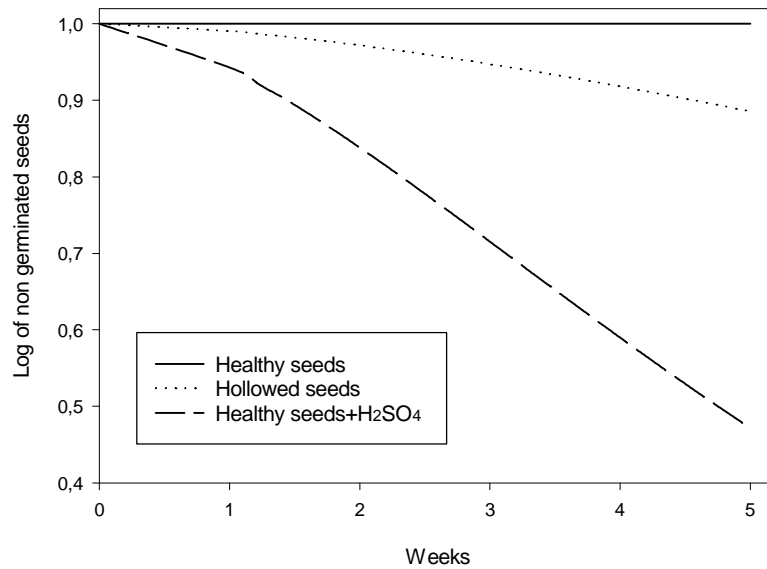
## **RESULTS**

Although many pods were already hollowed at pre-dispersal sampling, in the lab *A. hopkinsi* adults had left pods/seeds from early November until late January. Holes observed on pods (n=100) and seeds (n=1120) from pre-dispersal sampling had similar diameter and only *A. hopkinsi* emerged in the lab. A higher number of seeds (n=567) showed exit holes or were either aborted or unfertilized (n=91). However, a considerable proportion was taken as healthy seeds (n=462) since they presented neither exit holes nor microorganism infection.

Germination of seeds immersed in sulfuric acid solution coupled with absence of germination of healthy seeds confirmed *P. multijuga* as a hard coat dormant species. In addition, germination of hollowed seeds point out to some potential of *A. hopkinsi* as a dormancy breaker (Table 1 and Fig. 1).

**Table 1.** Survival Regression Analysis (censored Weibull model) for the effects of seed status on the number of weeks spent in dormancy when sown in a greenhouse. Seed status is a categorical variable (1-“hollowed seeds”, 2-“healthy seeds”, and 3-“healthy seeds+ H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>”). Shape parameter taken as 1.5823.

Source	Chi-square	Df	<i>P</i> -value
Model (Seed status)	221.60	2	< 0.0001
(1,2) vs 3	41.55	1	< 0.0001
(1,3) vs 2	134.56	1	< 0.0001
Error	1229.71	996	
Total	1451.31	998	



**Fig. 1.** Seed permanence without germination as a function of time (weeks) after sown. Curves differ, Table 1. The categorical data are split in three different status: seeds colonized by *A. hopkinsi* (“hollowed seeds”), seeds not colonized by *Acanthoscelides hopkinsi* (“healthy seeds”), and seeds not colonized by *A. hopkinsi* immersed in sulfuric acid solution (“healthy seeds+H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>”). Permanence is measured as the log of non germinated seeds accumulated during five weeks.



All along the post-dispersal searching for newly emerged seedlings of *P. multijuga*, two Scolytidae adult beetles were collected from two fallen seeds. However, seeds collected on the forest floor have showed variability on their hole diameters. Narrowest diameters were similar to those of Scolytidae beetles while, largest diameters were similar to those observed in pre-dispersal seeds colonized by *A. hopkinsi*. Checking-up of newly emerged seedlings (n=107) has revealed 35 with attached seed in a good preservation stage. Tegument analysis of these seeds showed 100% with insect holes.

## **DISCUSSION**

Intact seeds did not germinate, at least in the first five weeks, while H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> immersed seeds germinated very fast. Therefore, germination of *P. multijuga* seeds really need some kind of scarification. In their turn, about 11% of hollowed seeds did germinate, after five weeks (Table 1 and Fig. 1). Thus, *A. hopkinsi*, while granivore, may be also acting as a biological scarificator since hollowed seeds were released from dormancy. But, could such a figure be considered beneficial, or even biologically relevant?

Most authors do not see benefits in seed-feeding by insects. This is apparent from the general statement that seed insects act mainly as predators. Janzen (1971), stressed that seeds must escape from predators at the seed crop and in the parent plant's habitat before and after dispersal. Accordingly, Sallabanks & Courtney (1992) revising the literature related to frugivory, seed predation and insect-vertebrate interactions, affirmed that losses due to insects action are often hard to

quantify, but it clearly represent a heavy impact on seed survival, plant species distribution patterns, and plant community composition.

Although literature emphasizes the negative side of seed-insect interaction, there are few recorded cases of germination enhancement as a direct result of insect action in the seeds. But, even where a germination enhancement was detected, seed-feeding insects had still been regarded as deleterious to their hosts. Kaye (1999) working with *Astragalus australis* (L.) Lam. var. *olympicus* Isely (Fabaceae), a herbaceous perennial, rare and threatened plant, has shown that 11.2% of pre-dispersal predated seeds were viable and free of their hard coat dormancy. The author named this phenomenon “pre-dispersal seed scarification” and argued that it may or may not be beneficial to seedling recruitment. Although positive cases may occur, the author hypothesized that pre-dispersal seed predation has a negative effect on population growth during years of intense seed losses. Moreover, he concluded that conservation strategies of this rare plant should evaluate factors, such as insects predators, which damage seeds and restrict seedling recruitment.

Alternatively, at least in two papers we can find some doubt on the idea of predation as the major force in the interaction insect-seeds. Traveset (1995) examined factors that reduce pre-dispersal reproductive potential of *Euphorbia dendroides* L. (Euphorbiaceae), both on a spatial and temporal scale. She summarized that the importance of insect-plant interactions in this system appear to vary spatially and temporally, both from an ecological and evolutionary viewpoint. Insect herbivores greatly reduce the average reproductive potential of *E. dendroides* but in most years contribute little to variation among plants in total reproductive success. She concluded that the lack of consistency in space and time, together with

the lack of association between reproductive losses due to insects and plant traits related to size and fecundity, suggest that if these insects exert a selective pressure on the plant promoting an adaptive change, this pressure is rather weak.

Karban & Lowenberg (1992), working with two species of desert wild cottons, showed that feeding by insects increased their seed germination rate. Herbivores could kill or, alternately, benefit seeds from attacked bolls, that they do not destroy. Karban & Lowenberg (*op. cit.*) concluded that long term studies on plants originating from bolls with different levels of herbivory are necessary to determine whether seed-feeding insects should be considered unconditionally harmful to their host plants.

We have spotted a similar situation here (Fig. 2). *P. multijuga* seed yield can reach an average of 15.5 Kg/ tree (4.7g/ seed), which means 3298 seeds/ tree (Aróstegui & Díaz 1992). Of these, 8.1% no fertilized or aborted, 41.3% dormant and 50.6% with *A. hopkinsi* exit holes means 267, 1362 and 1669 seeds, respectively. Our germination test showed that nearly a tenth of hollowed seeds are able to germinate, after five weeks (Fig. 1). If hollowed seeds represent around a half of all seeds in the field, this would mean that almost 5% (a tenth of 50%) of all seeds are released from dormancy by *A. hopkinsi* (Fig. 2a). Therefore, although most of hollowed seeds are prone to be killed by *A. hopkinsi*, a single tree can still produce 189 seedlings directly originated from hollowed seeds which were released from dormancy by the action of this insect.

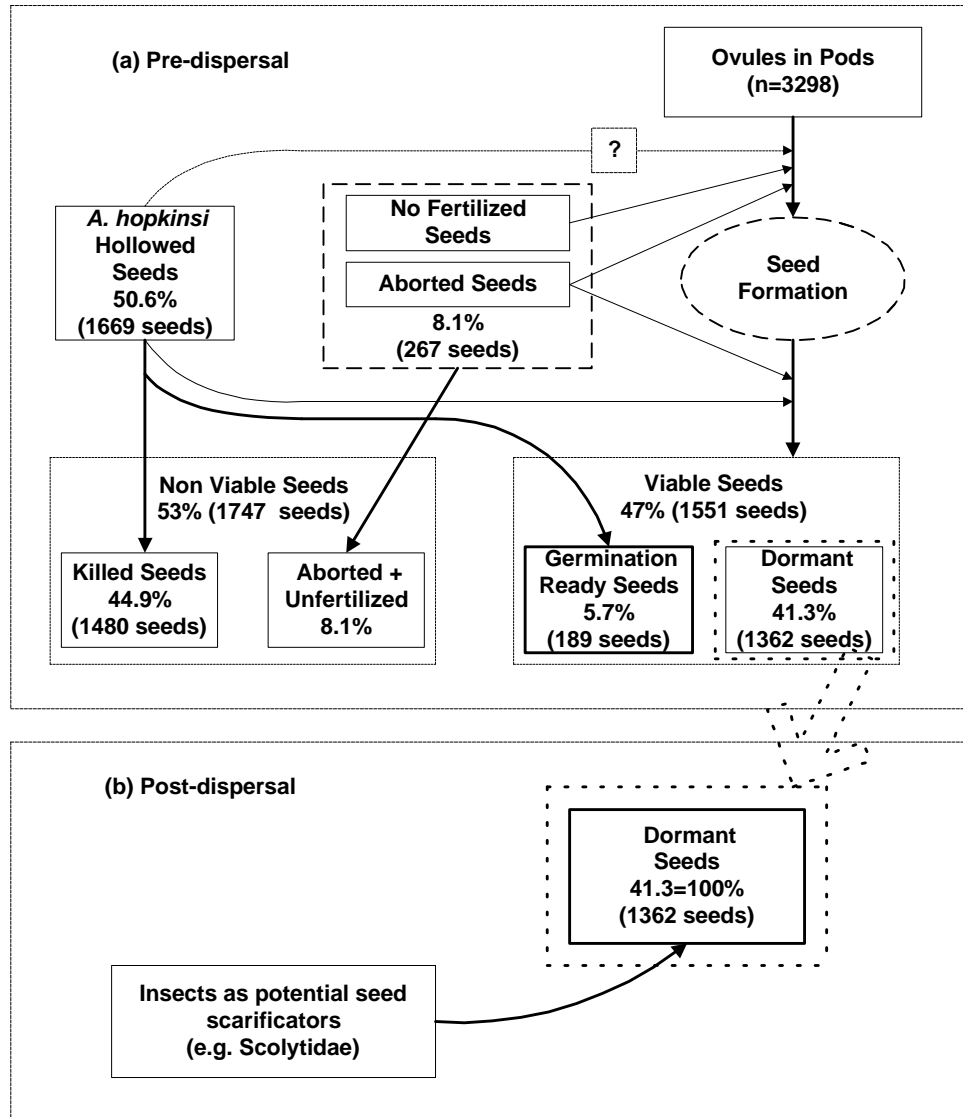
One could still argue that such a low percentage does not characterize a beneficial, on the light of the other 44.9% (1480 seeds/ tree) killed (Fig. 2a). This would be true if we concentrate our analysis on attacks to predispersed seeds, only.

However, it is worth noting that post-dispersal period provide 41.3% of viable dormant seeds (1362 seeds/ tree – Fig. 2a and b). All these seeds also need some kind of scarification (physical, chemical or even biological) to be released from dormancy along the wet season. If insects proceed hollowing such seeds, they would add an extra benefit to the plant. That is precisely what seemed to be happening with *P. multijuga* near the end of wet season, when all the preserved seeds` tegument yet attached to their seedlings (n=35) showed insect holes (scarification signs). Differences on diameter of observed holes provide evidences that other species than *A. hopkinsi* may be acting as *P. multijuga* scarificators. The Scolytidae beetles collected hollowing seeds at forest floor are, probably, one of these post-dispersal scarificators.

Then, we argue that dormancy breaking by insects can benefit plants in two linked ways: (i) by releasing seed germination at early wet season, pre-dispersal seed-feeding insects confer competition advantage during a critical period for seedling recruitment (see Karban & Lowenberg 1992, Tilman & Pacala 1993, Kaye 1999) and; (ii) by hollowing seeds all along the wet season, post-dispersal insects enhance germination likelihood even more. Then, distributing seed scarification over the time, insects assure seedlings early space occupation, let plants distribute their reproductional efforts during a favorable season and minimize sibling competition.

In fact, the core of theoretical background on granivory has been built up under the idea of predation. This means that plants and insects are involved in a dead game where each side is always trying to overcome the other's defenses (Panda & Khush 1995). We propose that this interaction could be positive-positive, with mutualism playing a central role. That is, plants profit from granivory by being

released from dormancy during a favorable season, while insects profit by getting food and protection.



**Fig. 2.** *Parkia multijga* seeds flow chart of (a) Pre-dispersal - describing losses and viability of seeds resulting from their formation period and (b) Post-dispersal - final availability of viable seeds at the forest floor. Numbers in brackets refer to an average plant crop (Aróstegui & Díaz 1992). Percent figures refer to the results arisen from our experiment. Dashed arrow linking shows that availability of viable seeds changes from pre to post-dispersal period. Insect action during pre-dispersal period refers to colonization of *Acanthoscelides hopkinsi*.

High losses in mutualistic interactions are already accepted (see Begon et al. 1996, Price 1997). Plants dispersed by granivores, for instance, bear a high cost in terms of seeds consumed for a relatively low return in terms of seedling regeneration. Including different plant species from several studies, Hulme (2002) listed germination ranging from 0.02 to 10% for seeds dispersed by rodents. Moreover, even if less visible, losses are a rule for natural pollination of flowers, the classical example of mutualism between plant and animals (including insects). Strictly speaking, animal species are adapted to exploit flowers, and they may or may not increase chances of effective pollination in their host plants (Howe & Westley 1997). In many cases, the proportion of the pollen picked up from the first flower which is deposited on the subsequent flowers is so low that if pollination does not occur in the first flower visited after a particular male flower, then it is not likely to occur at all (Crawley 1997).

Our results have yet significant implications for conservation of natural areas. For plants whose natural germination depends on insects action, management strategies need to favor preservation of dormancy breaking species as *A. hopkinsi*. Finally, under field conditions, natural germination of dormant species as a result of insects scarification is not thoroughly documented. Therefore, further work is necessary to understand the mechanisms driving the process of dormancy breaking and to evaluate its short and long term implications.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

Support for this research was provided by the Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa). We thank the staff of Embrapa Rondônia for their assistance on the field and lab work. Drs. Cibele S. Ribeiro Costa and J.A. Pinto da Silva for the identification of *Acanthoscelides hopkinsi*. Drs. Carlos Sperber, Eraldo R. de Lima, José Henrique Schoereder and J.C. Zanuncio for critically reviewing the manuscript.

## **LITERATURE CITED**

- Andersen, A.N. 1988.** Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52: 337-340.
- Aróstegui, A. & M. Díaz. 1992.** Propagacion de especies florestales nativas promisorias en Jenaro Herrera. Iquitos, IIAP, 119p.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996.** Ecology: Individual, populations, communities. 3<sup>rd</sup> ed. New York, Blackwell, 945p.
- Bianchetti A., C.A.D. Teixeira & E.P. Martins. 1998.** Escarificação ácida para superar a dormência de sementes de pinho-cuiabano (*Parkia multijuga* Benth.). *Rev Bras Sementes* 20: 215-218.

- Chidumayo, E.N. 1997.** Fruit production and seed predation in two miombo woodland trees in Zambia. *Biotropica* 29: 452-458.
- Crawley, M.J. 1992.** Seed predators and population dynamics. p. 157-191. In M. Fenner (ed.), *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, CAB International, 373p.
- Crawley, M.J. 1993.** *Glim for ecologists*. London, Blackwell, 379p.
- Crawley, M.J. 1997.** Sex. p. 156-213. In M.J. Crawley (ed), *Plant ecology*. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Blackwell, 717p.
- Dalling, J.W., K.E. Harms & R. Aizprúa. 1997.** Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panamá. *J. Trop. Ecol.* 13: 481-490.
- Ernest, W.H.O., J.E. Decelle & D.J. Tolsma. 1990.** Pre-dispersal seed predation in native leguminous shrubs and trees in savannas of southern Botswana. *Afr. J. Ecol.* 28: 45-54.
- Fenner, M. 1985.** *Seed ecology*. London, Chapman and Hall, 151p.
- Howe, H.F. & L.C. Westley. 1997.** Ecology of pollination and seed dispersal. p. 262-283. In M.J. Crawley (ed), *Plant ecology*. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Blackwell, 717p.



- Hulme, P.E. 2002.** Seed eaters: seed dispersal, destruction and demography. p. 257-274. In D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galletti (eds), Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. Wallingford, CABI Publishing, 511p.
- Ihaka, R. & R. Gentleman. 1996.** R: A language for data analysis and graphics. J. Comput. Graph. Stat. 5: 229-314.
- Janzen, D.H. 1971.** Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 465-495.
- Karban, R. & G. Lowenberg. 1992.** Feeding by seed bugs and weevils enhances germination of wild *Gossypium* species. Oecologia 92: 196-200.
- Kaye, T.N. 1999.** From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). Am. J. Bot. 86: 1248-1256.
- Lorenzi, H. 1992.** Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas nativas do Brasil. Nova Odessa, Plantarum, 352p.
- Miller, M.F. 1994.** The fate of mature African *Acacia* pods and seeds during their passage from the tree to the soil. J. Trop. Ecol. 10: 183-196.
- Panda, N. & G.S. Khush. 1995.** Host plant resistance to insects. Wallingford, CAB International, 431p.

**Price, P.W. 1997.** Insect Ecology. 3<sup>rd</sup> ed. New York, John Willey & Sons, 874p.

**Rodgerson, L. 1998.** Mechanical defense in seeds adapted for ant dispersal. *Ecology* 79: 1669-1677.

**Rodríguez, R.M. & M.A.M. Sibile. 1996.** Manual de identificación de especies florestales de la subregion Andina. Lima, INIA-Perú, 116p.

**Sallabanks, R. & S.P. Courtney. 1992.** Frugivory, seed predation and insect-invertebrate interactions. *Ann. Rev. Entomol.* 37: 377-400.

**Tilman, D. & S. Pacala. 1993.** The maintenance of species richness in plant communities. p. 13-25. In R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. Chicago, Chicago University Press, 414p.

**Traveset, A. 1995.** Spatio-temporal variation in pre-dispersal reproductive losses of a mediterranean shrub, *Euphorbia dendroides* L. *Oecologia* 103: 118-126.

**Vasquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1993.** Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 69-87.

# WOULD *HYPOTHENEMUS HAMPEI*<sup>1</sup>

## BENEFIT COFFEE PLANTS<sup>2</sup>?

César A.D. Teixeira e Og DeSouza

### Introduction

For many plant species, only a small fraction of the ovules produced, eventually develop into ripe seeds. Predation (together with pollination failure, resource deficiency, and lethal gene combinations) is considered a main cause for seed mortality (Fenner 1985). Particularly, insect predation has been accounted for high levels of seed losses (Sallabanks & Courtney 1992, Andersen 1988, Janzen 1971), although few studies have been made to quantify its demographic consequences (Fenner 1985).

Nevertheless, previous studies had showed that insect feeding may result in seed scarification (Baskin & Baskin 2001) rather than death. About 11% of *Astragalus australis* (L.) Lam. var. *olympicus* (Fabaceae) seeds damaged by predispersal seed predators (weevil larvae) remained viable and were released from dormancy (Kaye 1999). *Prioria copaifera* Griseb. (Fabaceae) seeds infested with up to eight insect larvae germinated as effectively as uninfested seeds (Dalling et al. 1997). Seeds of the wild cotton (Malvaceae) species *Gossypium thurberi* Todaro and *Gossypium sturtianum* Willis, scarified by bugs and weevils, germinated in higher percentages than those that were not attacked (Karban & Lowenberg 1992).

---

<sup>1</sup> *Hypothenemus hampei* Ferrari (Coleoptera: Scolytidae)

<sup>2</sup> *Coffea canephora* Pierre ex Froehner var. *kouilou* (Rubiaceae)

Recently, Teixeira & DeSouza (in press) examined the influence of insects on germination of *Parkia multijuga* Benth. (Mimosoideae) seeds. They found that insects scarificate seeds during pre and post-dispersal phases. They argued that dormancy breaking by insects can benefit *P. multijuga* in two linked ways: (i) by liberating seed germination at early wet season, pre-dispersal insects confer competition advantage during a critical period for seedling recruitment and, (ii) by hollowing seeds during all the wet season, post-dispersal insects increase germination probability.

All these studies, however, were based on insects and seeds collected or evaluated directly in their natural environments. However, would such an effect still be consistent in plants introduced to new environments with densities completely different from those found at their natural areas? In this paper, we sampled *Coffea canephora* var. *Kouilou* berries/seeds in a commercial cropping area to evaluate whether or not the plant germination is still affected by the borer, *Hypothenemus hampei*. Many characteristics lead us to use coffee berries as a model. Firstly, *H. hampei* and coffee, although naturally interacting in the African paleotropics, were introduced to the neotropics of south and central Americas for cropping purposes. In this new environment, *H. hampei* and coffee interact under exotic conditions. *H. hampei* is regarded as a major worldwide problem for commercial cropping of coffee. They feed by tunneling in the seed tissues of immature, ripe and even over-ripe berries, promoting economic devaluation of berries and seeds. Although a typical coffee berry has two seeds, field observations showed that it is rather common to find out berries with only one seed colonized by *H. hampei*, while the other is completely safe (López-Vaamonde & Moore 1998, Cure et al. 1998, Souza

& Reis 1997, Howard & Infante 1996, Baker & Barrera 1993, LePelley 1968). We, therefore, hypothesized that, even interacting under conditions completely different from their natural environment, the insect can still cooperate for the seeds germination and seedlings establishment.

## **Methods**

Berries used in this experiment were collected at the pre-dispersal phase, in a coffee cropping area of Ouro Preto d'Oeste (10°44'30"S, 62°12'30"W), state of Rondônia, in northwestern Brazil. Sampling was undertaken in April 2001. Traditionally, at that time of the year, most berries are ripe in that region and its harvesting being started. Both mature (ripe) and immature (green) berries were collected directly from their host plants. We grouped the berries in four categories (200 berries/ category): (i) Healthy (non colonized) ripe berries, (ii) *H. hampei* colonized ripe berries, (iii) Healthy green berries and, (iv) *H. hampei* colonized green berries.

Each berry was set up on independent cells of plastic trays covered with soil. The soil used to fill the trays was also collected at a coffee research area of Ouro Preto d'Oeste, to offer a soil condition similar to that find by the berries in a common cropping area. As a typical berry contains two seeds (Rena & Maestri 1986), we sown one berry per independent cell in the trays. Thus, it was possible to individually check germination up on the berries. The material was taken to a shed, without side walls, where it was maintained during the all observation period. At this place,

berries were watered every day and protected from direct sun light and rain. Germination was registered once a week during 12 weeks.

For each berry category, we evaluated the rate of germination of the berries and number of seedlings (one or two) germinated per berry. To proceed to statistical analyses, velocity of germination of the berries was subjected to the Survival Regression Analysis, based on a censored Weibull model (Crawley 1993). Number of seedlings per berry was subjected to the Binary Response Variable Analysis, based on a linear model (Crawley 1993).

## **Results**

As observed in previous experiments, there was a delay in germination, and the coffee seeds only started to germinate c.a. six weeks after sown (Fig. 1). According to our theoretical expectations, berries maturation stage affected coffee germination power ( $P \ll 0.0001$ , Table 1). However, it did not interfere in the number of seedlings (one or two) emerged per berry (Tab. 2). Interestingly, *H. hampei* colonization influenced not only the germination of coffee (Tab. 1, Fig 1), but also was important for the resulting numbers of germinated seedlings per berry ( $P \ll 0.0001$ , Tab. 2). *H. hampei* accelerated the germination process in the green berries while delayed it in the ripe berries (Fig 1). In addition, berries colonized by *H. hampei*, no matter if ripe or green, gave rise to almost three times more one than two seedlings per berry. In the other hand, healthy berries showed an opposite pattern. Both ripe and green healthy berries gave rise to almost twice more two than one seedling per berry (Tab. 3).

Table 1. Survival Regression Analysis (censored Weibull model) for the effects of maturation stage and *H. hampei* colonization on the weeks seeds spent to germinate. Both, maturation stage (green or ripe berries) and *H. hampei* colonization (colonized or healthy) are categorical variables. Shape parameter taken as 4.6687.

Source	Chi-square	df	<i>P-value</i>
Model	483.8	3	<< 0.0001
Maturation stage (1)	450.3	1	<< 0.0001
<i>H. hampei</i> colonization (2)	0.3	1	0.58
Interaction (1) x (2)	33.2	1	<< 0.0001
Error	1001.7	796	
Total	1485.5	799	

Table 2. Binary Response Variable Analysis (generalized linear model) for the effects of maturation stage and *H. hampei* colonization on the resulting numbers (one or two) of seedlings germinated per berry. Both, maturation stage (green or ripe berries) and *H. hampei* colonization (colonized or healthy) are categorical variables.

Source	Chi-square	df	<i>P-value</i>
Model	74.0	3	<< 0.0001
Maturation stage (1)	72.0	1	0.21
<i>H. hampei</i> colonization (2)	1.6	1	<< 0.0001
Interaction (1) x (2)	0.4	1	0.53
Error	577.8	469	
Total	651.8	472	

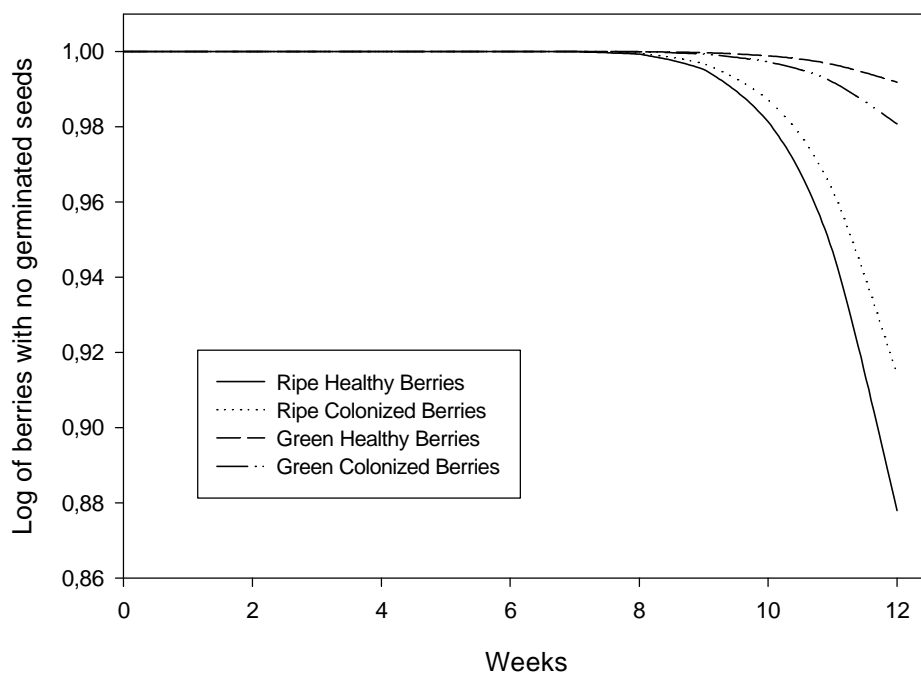


Figure 1. Seeds (in berries) of *Coffea canephora* var. Kouilou permanence without germination as a function of time (12 weeks) after sown. The data is split in four categories: Ripe healthy berries; Ripe berries *H. hampei* colonized; Green healthy berries and Green berries *H. hampei* colonized.



Table 3. Germination level (%) of two categories of *Coffea canephora* var. kouilou seedlings (one or two seedlings per berry) as a function of maturation stage (Ripe or Green) and berries colonization by *H. hampei* (Healthy or Colonized). Percentages are results of a Binary Response Variable Analysis, based on a generalized linear model.

Berries	Percentage		
	Germinated		Non Germinated
	1 Seedling per Berry	2 Seedlings per Berry	
Ripe Healthy	33.0	60.5	6.5
Ripe Colonized	60.0	22.5	17.5
Green Healthy	6.0	14.0	80.0
Green Colonized	30.0	10.5	59.5

## Discussion

It seems that even in completely different conditions from those found at their natural environments, seed insects can still benefiting the germination process of their hosts. We have found two major evidences supporting this idea in the interaction of *H. hampei* and *C. canephora* seeds. Firstly, surprisingly, *H. hampei* colonization can extend the coffee germination period by accelerating the germination process in the green berries and delaying in the ripe ones (Fig 1). More than just the influence on germination power, *H. hampei* can help coffee plants to reduce sibling competition of their seeds along the time. Secondly, most berries colonized by *H. hampei* gave rise to one seedling per berry, while healthy berries gave rise to two seedlings per berry. In doing so, *H. hampei* can also help plants to reduce sibling competition of their seeds in the space. Thus, *H. hampei* can benefit

coffee plants by directly influence its germination and indirectly, by distributing its reproductional effort in the space and the time. The mechanisms behind such results are not clear. However, at least the rising of one seedling per berry confirm previous observations that, commonly, *H. hampei* colonizes and destroys only one of the two seeds that a typical coffee berries sustains (Souza & Reis 1997).

Although colonization of a single seed, rather than both, in a coffee berry is an well known phenomenon, literature emphasizes the negative role of *H. hampei* on colonized berries. *H. hampei* has been regarded as a major restricting factor of the coffee berries yielding for most of the coffee-growing countries (Mathieu et al. 1998, Brun et al. 1995, Baker & Barrera 1993). Over a wide range of negative consequences, one of them relates *H. hampei* to the destruction of seeds since colonized berries are eliminated (Souza & Reis 1997). We must remember, however, that on *H. hampei* studies, its damage has been evaluated for berries as a whole and not for each of their two seeds, independently. This evaluation means that once *H. hampei* colonizes, the host berry is completely lost. We argue that such an evaluation prevents a better understanding of the insect-seed interaction. We, then, hypothesize that colonization of one seed (instead of two) in a berry is a important adaptation resulting from the *H. hampei*-coffee berries interaction. Such a behavior leads *H. hampei* to destroy only one embryo in the colonized berry. The great consequence is that germinating seedlings do not have to compete with a possible second symbing embryo, in the same berry. So, it seems that *H. hampei* colonization may act as a powerful help to coffee seedlings establishment in natural habitats.

Such a phenomenon could be seen as a “natural seed thinning”, and it has parallels on both, the natural plant “self-thinning” (Watkinson 1997, Silvertown &

Lovett Doust 1993, Begon & Mortimer 1986) and the artificial plant thinning (see Nair 1993). Plant self-thinning is a intraspecific density-dependent mortality phenomenon. Thus, in natural crowded stands, intraespecific competition of growing plants leads their mean weight to rise and mean density to fall (Silvertown & Lovett Doust 1993). Self-thinning defines the boundary line for combinations of weight and density that are possible in plant populations (Watkinson 1997). On the other hand, artificial thinning of seeds, seedlings, or even adult plants, is recognized as a beneficial practice, successfully used in the cropping course of a large number of agronomic and silvicultural plant species.

Specifically for coffee, seedlings production traditionally has been achieved from seeds. Historically, however, coffee was a pioneer cropping plant of recently cleared areas in many tropical regions. Under such conditions, for instance in Brazil, until the decade of 1950, it was common to sown up to 30 seeds directly on the permanent cropping place. After thinning, 6 to 8 seedlings, usually, were managed for cropping (Scaranari 1967). Currently, with the advance of cropping techniques, the general procedure is to sown two seeds per growing unit (usually, a plastic bag covered with soil) (Thomaziello et al. 1996). As soon as hypocotyls emerge, seedlings are transferred to their final nursery location. It enables inferior material to be discarded (thinned) at an early stage and, thus, they do not occupy a valuable space in the main nursery (Wilson 1985). As human interference has been being based on 30-2 seeds per coffee growing unit, one could argue that *H. hampei* interference works good, since from two seeds (in a berry) its action leads to one seedling per growing unit.

The commercial development of cropping techniques attempts to maximize plants productivity. Although technical plant thinning was developed independently, it has an obvious parallel with seed thinning achieved by the *H.hampei* action into the coffee berries. We, thus, concluded that by extending the germination period and thinning the seeds into the berries, *H. hampei* also cooperates to maximize the productivity of coffee plants, under natural conditions.

Finally, it must be remembered that both the extension of germination period and seed thinning by insects are undescribed phenomena. A clear vision of their implications, still needs hard investigation effort. For instance, although total maturation of coffee berries lasts 28 to 36 weeks, germination has been registered as soon as nine weeks after flower anthesis (Renna & Maestri 1986). *H. hampei* penetrates berries less than eight weeks old (see Cure et al. 1998; Salazar-Gutierrez et al. 1993; Renna & Maestri 1986), which means that *H. hampei* may be present on the potential early germinating seeds. Therefore, we must know when and how the insect action starts to accelerate germination and influences seed thinning in the berries. Moreover, we need to evaluate the consequences of such a behavior for germination and establishment of the new seedlings, during the fruit formation period and beyond. The background of such studies must be the natural condition of *H. hampei*-coffee seeds interaction. However, by no means it indicates that there will be no practical implications for coffee cropping and *H. hampei* management.

## References

**Andersen, A.N. 1988.** Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52: 337-340.

- Baker, P.S. & J.F. Barrera. 1993.** A field study of a population of coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera; Scolytidae), in Chiapas, Mexico. Trop. Agric. (Trinidad). 70: 351-355.
- Baskin, C.C. & J.M. Baskin. 2001.** Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press, 666p.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1986.** Population ecology: a unified study of animals and plants. London, Blackwell, 220p.
- Brun, L.O., J. Stuart, V. Gaudichon, K. Aronstein & R.H. Ffrench-Constant. 1995.** Functional haplodiploidy: A mechanism for the spread of insecticide resistance in an important international insect pest. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 92: 9861-9865.
- Crawley, M.J. 1993.** Glim for ecologists. London, Blackwell, 379p.
- Cure, J.R., R.H.S. Santos, J.C. Moraes, E.F. Vilela & A.P. Gutierrez. 1998.** Fenologia e dinâmica populacional da broca do café *Hypothenemus hampei* (Ferr.) relacionadas às fases de desenvolvimento do fruto. An. Soc. Entomol. Brasil. 27(3):325-335.

- Dalling, J.W., K.E. Harms & R. Aizprúa. 1997.** Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panamá. *J. Trop. Ecol.* 13: 481-490.
- Fenner, M. 1985.** Seed ecology. London, Chapman and Hall, 151p.
- Howard, R.W. & F. Infante. 1996.** Cuticular hydrocarbons of the host-specific ectoparasitoid *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyilidae) and its host the coffee berry borer (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89: 700-709.
- Janzen, D.H. 1971.** Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-495.
- Kaye, T.N. 1999.** From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). *Am. J. Bot.* 86: 1248-1256.
- Karban, R. & G. Lowenberg. 1992.** Feeding by seed bugs and weevils enhances germination of wild *Gossypium* species. *Oecologia* 92: 196-200.
- LePelley, R.H. 1968.** Pests of coffee. London, Longmans, 590p.
- López-Vaamonde, C. & D. Moore. 1998.** Developing methods for testing host specificity of *Phymasticus coffea* LaSalle (Hym.: Tetrastichinae), a potential

biological control agent of *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Col.: Scolytidae) in Colombia. Bioc. Sci. and Tech. 8: 397-411.

**Mathieu, F., C. Malosse & B. Frérot. 1998.** Identification of the volatile components released by fresh coffee berries at different stages of ripeness. J. Agric. Food Chem. 46: 1106-1110.

**Nair, P.K.R. 1993.** An introduction to agroforestry. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 499p.

**Rena, A.B. & M. Maestri. 1986.** Fisiologia do cafeeiro. p. 13-86. In A.B. Rena, E. Malavolta, M. Rocha & Yamada (eds.), Cultura do cafeeiro – fatores que afetam a produtividade. Piracicaba. Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato. 447p.

**Salazar-Gutierrez, M.R., J. Arcila-Pulgarín, N.M. Riaño-Herrera & A.E. Bustilo-Pardey. 1993.** Crecimiento y desarrollo del fruto del café y su relacion con la broca. Chinchiná, 4p. (Cenicafé Avances Tecnicos, 194).

**Sallabanks, R. & S.P. Courtney. 1992.** Frugivory, seed predation and insect-invertebrate interactions. Ann. Rev. Entomol. 37: 377-400.

**Scaranari, H.J. 1967.** Instalação do cafezal. p. 105-126. In E.A. Graner & E. Godoy Jr. (eds.), Manual do cafeicultor. São Paulo, Melhoramentos, 312p.

**Silvertown, J. W. & J. Lovett Doust. 1993.** Introduction to plant population biology. Oxford, Blackwell Science, 210p.

**Souza, J.C. de & P.R. Reis. 1997.** Broca-do-café – histórico, reconhecimento, biologia, prejuízos, monitoramento e controle. 2<sup>nd</sup> ed. Belo Horizonte. 40p. (Eпамig. Boletim Técnico, 50).

**Thomaziello, R.A., E.G. de Oliveira, J.A. de Toledo Filho & T.E. da Costa. 1996.** Cultura do café. São Paulo, Fundação Cargill, 68p.

**Watkinson, A.R. 1997.** Plant population dynamics. p. 359-400. In M.J. Crawley (ed.), Plant ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Blackwell, 717p.

**Willson, K.C. 1985.** Cultural methods. p. 157-207. In M.N. Clifford & K.C. Willson (eds.), Coffee: Botany, biochemistry and production of beans and beverage. London, Croom Helm, 457p.



# FRUTOS DE CAFÉ BROCADOS POR *HYPOTHENEMUS HAMPEI*: QUE IMPORTA SE ELES CAEM?

César A. D. Teixeira e Og DeSouza

## Introdução

O aborto de frutos é considerado como um ajuste adaptativo de plantas para a regulação da produção de sementes (Stephenson 1981) e está ligado à: (i) limitação de recursos e; (ii) ação de agentes que danificam os frutos em formação (Howe & Westley 1997). No caso do café, falhas na fecundação, desfolha, deficiência de água e de nutrientes, patógenos de folhas e ramos, são fatores considerados como responsáveis pelo aborto e, conseqüentemente, a queda dos frutos em formação (Rena et al. 2001, Cannell 1985). Além desses fatores, há também a queda de frutos devido à ação da broca-do-café (*Hypothenemus hampei* Ferrari – Coleoptera, Scolytidae). Entretanto, ainda que o aborto devido à ação da broca possa chegar a ser o principal fator de perda durante a frutificação do café (Yokoyama 1978), pouca atenção tem sido dada à presença de frutos brocados no solo no decorrer dessa fase.

A informação disponível enfatiza que a queda dos frutos de café brocados por *H. hampei* seria comum no início da frutificação (Gutierrez et al. 1998, Souza & Reis 1997) e possível para frutos mais velhos (Gutierrez et al. 1998). No caso de frutos jovens, afirma-se que a planta aborta os frutos atacados e abandonados pela broca. O abandono dos frutos jovens é explicado pela inexistência de condições adequadas à reprodução de *H. hampei*. Nesses frutos, as fêmeas produzem uma galeria de penetração mas, como o endosperma (tecido apropriado à construção das câmaras de

postura de *H. hampei*) ainda apresenta consistência aquosa, é impossível a oviposição (Gutierrez et al. 1998, Souza & Reis 1997). A queda de frutos mais velhos não é bem esclarecida. Diferente dos jovens, frutos mais velhos não oferecem restrições físicas à reprodução de *H. hampei*. Considera-se, entretanto, que a queda nesse período, permite que os frutos caídos funcionem como um importante abrigo para *H. hampei*, durante o tempo que antecede um novo ciclo de frutificação (Gutierrez et al. 1998).

As taxas de aborto, com a queda seletiva de frutos brocados por insetos, podem ser altas (Sallabanks & Courtney 1992). No caso do café, frutos brocados por *H. hampei* caídos ao solo são evidentes no início da frutificação e durante o período que antecede um novo ciclo reprodutivo do café. Porém, apenas os frutos brocados que permanecem no solo antes de um novo período de frutificação têm sido reconhecidos como causadores de impacto no nível de broqueamento de frutos em formação (Baker 1999, Gutierrez et al. 1998, Souza & Reis 1997). Como a proporção de frutos em formação brocados e caídos ao solo pode ser alta (Yokoyama 1978), permanece a necessidade de um melhor entendimento da importância da presença desses frutos no solo durante a própria fase de frutificação em que houve a queda. Neste trabalho, nós investigamos a presença, no solo, de frutos de café (*Coffea canephora* Pierre ex Froehner var. *koiulou*, Rubiaceae) brocados por *H. hampei*, desde o período que antecede o endurecimento do endosperma até a senescência. Nós propomos que a queda ocorre continuamente durante a formação dos frutos e a presença, no solo, de frutos em formação brocados por *H. hampei*, tem efeitos significativos na própria fase de frutificação em que se dá a queda. Mais ainda, nós argumentamos, também, que a queda de frutos brocados está inserida num fenômeno

mais amplo, que resulta em benefícios tanto para o inseto, quanto para a planta hospedeira.

## **Métodos**

O trabalho foi realizado usando frutos coletados em um cafezal de 20 anos, situado no município de Ouro Preto d'Oeste (10°44'30''S, 62°12'30''W), estado de Rondônia, Brasil. O cultivo estava localizado em uma área plana de 0,5 ha e totalizava, aproximadamente, 600 plantas. Dois outros cafezais (um de 4 e outro de 5ha) distavam desse, no mínimo 500m. As circunvizinhanças eram constituídas de uma área de pastagens com gramíneas do gênero *Brachiaria* e, em maiores proporções, áreas naturais da floresta amazônica. Portanto, o trabalho foi realizado em uma pequena e consideravelmente isolada área de produção de café. A pluviosidade, a temperatura e a umidade relativa médias anuais de Ouro Preto d'Oeste são, respectivamente, 1970 mm, 24,5°C e 82%. Não havia qualquer medida de controle de pragas e doenças na área do cafezal. A capina manual e a colheita dos frutos eram as únicas intervenções humanas sobre as plantas de café da propriedade.

A amostragem foi iniciada em 13 de dezembro de 2000 e se estendeu até 27 de junho de 2001, totalizando 29 semanas de coletas. O período de amostragem foi determinado de forma a permitir uma avaliação da queda dos frutos, desde a fase de formação do endosperma das sementes até a maturação e senescência. Até o término do período de amostragens não houve colheita de frutos na área do trabalho. A avaliação do broqueamento por *H. hampei* foi feita em duas situações, uma delas nos frutos caídos ao solo e, a outra, em frutos retidos nas plantas. Para os frutos do solo, foram selecionadas 10 pontos de coleta, representando frutos de 40 plantas distintas.

O procedimento adotado foi, para cada ponto de coleta, estender uma lona plástica preta retangular entre duas linhas de plantio do café. As bordas de cada uma das lonas foram atadas ao pé do caule de cada uma das 4 plantas da amostragem. Desta forma, os frutos de  $\frac{1}{4}$  da área de cada uma das 4 plantas estavam aptos a caírem sobre a lona plástica. Semanalmente, os frutos caídos nas lonas foram coletados e, imediatamente, avaliados quanto a presença ou não do broqueamento por *H. hampei*. Para os frutos retidos nas plantas, a cada semana foram selecionadas 10 plantas e, em cada uma delas, uma rama. Em cada rama selecionada, foram avaliados o número total de frutos e de frutos brocados por *H. hampei*. Os dados obtidos foram submetidos a análise de regressão de sobrevivência, baseado no modelo de Weibull (Censored Weibull Model - Crawley 1993), realizado através do R (Ihaka & Gentleman 1996).

## **Resultados**

Durante todo o período de amostragem foram detectados frutos brocados por *H. hampei* nas plantas e no solo (Fig. 1). Surpreendentemente, porém, a presença de frutos brocados por *H. hampei* foi maior no solo que nas plantas ( $P < 2,3 \times 10^{-18}$ ,  $n=62747$ , Tabela 1). Antes do início da maturação, as porcentagens de frutos brocados por *H. hampei* permaneceram aproximadamente constantes, tanto nas plantas quanto no solo. Neste período, porém, a porcentagem de frutos brocados presentes no solo foi sempre maior que nas plantas. Como esperado de trabalhos anteriores, quando os primeiros frutos começaram a atingir a maturação, por volta da 18<sup>a</sup> semana, passou a haver um incremento no broqueamento por *H. hampei*. Com o avanço da maturação, o broqueamento de novos frutos, também, foi cada vez mais

freqüente. Assim, a porcentagem média de frutos brocados nas plantas, que até a 18<sup>a</sup> semana de coleta foi negligível, subiu abruptamente a partir da 22<sup>a</sup>. Essa mesma tendência foi observada também nos frutos presentes no solo. O crescimento do número de frutos brocados foi tal que, na 25<sup>a</sup> semana de coleta, praticamente, já não se encontravam frutos não brocados por *H. hampei* e, na 28<sup>a</sup>, todos os frutos amostrados, tanto nas plantas quanto no solo, estavam brocados.

Tabela 1. Análise de Regressão de Sobrevivência (Modelo Weibull censurado) para os efeitos do ambiente dos frutos de *Coffea canephora* var. kouilou brocados por *H. hampei* no número de semanas gastos para que houvesse o broqueamento. Ambiente dos frutos brocados é uma variável categórica (frutos brocados presentes nas plantas e frutos brocados presentes no solo). “Shape parameter” foi tomado como 5,0.

Fonte de Variação	$\chi^2$	GL	P
Modelo	582,1	19	$3,0 \times 10^{-111}$
Ambiente de broqueamento dos frutos	76,4	1	$2,3 \times 10^{-18}$
Ambiente de broqueamento x Ponto de coleta dos frutos	505,7	18	$6,6 \times 10^{-96}$
Erro	214404,2	62726	
Total	214986,3	62745	

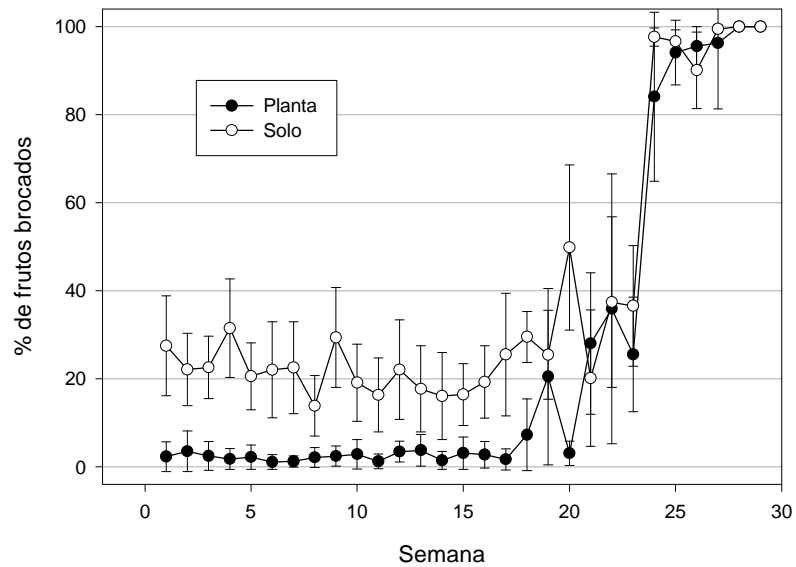


Figura 1. Variações médias semanais (durante 29 semanas) das porcentagens de frutos brocados por *H. hampei* no solo e nas plantas durante a fase de frutificação de *Coffea canephora* var. koilou, em Ouro Preto d'Oeste-RO, Brasil.

A divisão das porcentagens de frutos brocados no solo pelas porcentagens nas plantas permitiu uma avaliação semanal da proporção de frutos brocados no solo *versus* planta (Fig. 2). Até a maturação, houve variações semanais nesta proporção, com o solo apresentando de 4,1 a 20,3 vezes mais frutos brocados por *H. hampei* que nas plantas (Fig. 2 – Fase Zig-Zag). Duas semanas após a maturação, entretanto, essa proporção tendeu à unidade, já que, praticamente, todos os frutos amostrados estavam brocados (Fig. 2 – Fase 1:1).

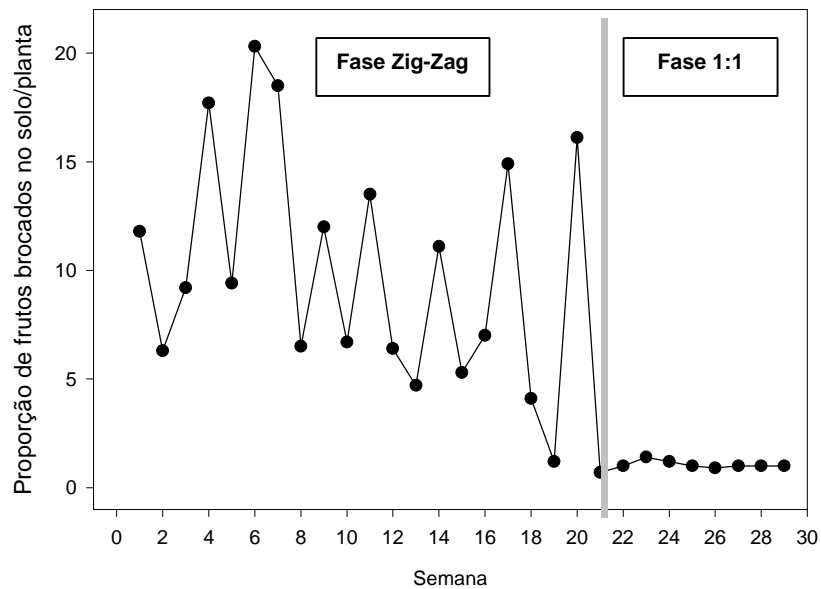


Figura 2. Variações semanais (durante 29 semanas) da proporção de frutos brocados por *H. hampei* no solo *versus* nas plantas durante a fase de frutificação de *Coffea canephora* var. *koilou*, em Ouro Preto d'Oeste-RO, Brasil.

## Discussão

Nossos resultados mostram que mesmo durante o período de desenvolvimento da frutificação do café, há mais frutos brocados por *H. hampei* no solo que na planta (Tab. 1, Fig.1). Essa característica foi mais facilmente visualizável até o início da maturação, quando a proporção semanal de frutos brocados foi, aproximadamente, 4 a 20 vezes maior no solo que nas plantas (Fig 2 - Fase Zig-Zag). Entretanto, à medida que a maturação progrediu e os frutos atingiram a senescência, tanto nas plantas quanto no solo, todos os frutos foram brocados por *H. hampei* (Fig

2 - Fase 1:1). Os mecanismos que governam esses resultados não são bem claros. Porém, argumenta-se que a presença de frutos no solo resulta do aborto realizado pelas plantas para regular a sua produção de sementes (Stenphenson 1981) e insetos, entre outros organismos, estão diretamente envolvidos nesse processo (Howe & Westley 1997, Sallabanks & Courtney 1992).

O broqueamento por *H. hampei* é considerado como um dos fatores envolvidos na queda dos frutos do café (Gutierrez et al. 1998, Souza & Reis 1997, Yokoyama 1978). Argumenta-se que a queda devido à broca é comum em dois períodos da frutificação. O primeiro se dá quando os frutos jovens ainda não apresentam condições para a reprodução do inseto. Nesse caso, a planta aborta os frutos atacados e abandonados pelas brocas adultas (Gutierrez et al. 1998, Souza & Reis 1997). O segundo período de queda de frutos brocados não é bem esclarecido, mas argumenta-se que se dá com os frutos mais velhos. Nesse tipo de fruto já não há restrições à colonização por *H. hampei* e neles, o inseto pode desenvolver todo o seu potencial reprodutivo. Considera-se que a queda nesse período permite o estabelecimento de um importante abrigo para *H. hampei*, durante o tempo que antecede um novo ciclo de frutificação (Gutierrez et al. 1998). Portanto, a queda nesse período torna possível a manutenção das populações da broca que infestam os primeiros frutos da próxima fase de frutificação (Souza & Reis 1997).

Realmente, dois períodos parecem ser distinguíveis para a queda e, conseqüentemente, a presença de frutos brocados no solo. Nós argumentamos, porém, que esse é um processo contínuo e o endurecimento do endosperma das sementes nos frutos em formação é o atributo divisor desses períodos. Assim, nós propomos que o primeiro período de queda se dá entre o início do broqueamento dos



frutos jovens e o endurecimento do endosperma de suas sementes. A principal característica desse período é que as fêmeas de *H. hampei* não conseguem se reproduzir nos frutos brocados. Isso implica que: (i) independente do ambiente, os frutos ainda não estão adequados à formação das câmaras para a realização de posturas de *H. hampei*; (ii) não há crescimento populacional significativo (salvo se houver migração), por isso, os níveis de broqueamento, nas plantas e no solo, permanecem aproximadamente estáveis (Fig. 1). Entretanto, como ocorrem grandes variações semanais nas proporções de frutos brocados no solo e nas plantas (Fig. 2 - Fase Zig-Zag), novos broqueamentos, nesse período, devem resultar da movimentação das brocas entre os frutos do solo e das plantas.

O segundo período de queda ocorre a partir do endurecimento do endosperma das sementes e continua até a senescência dos frutos. Esse período é caracterizado por não mais haver restrições à reprodução de *H. hampei*, inclusive nos frutos caídos ao solo (Baker 1999). Isso implica que: (i) *H. hampei* pode produzir câmaras e realizar posturas nas sementes dos frutos brocados nas plantas e no solo; (ii) novas posturas permitem o crescimento populacional significativo de *H. hampei*, o que torna possível que novos broqueamentos sejam cada vez mais frequentes (Fig. 1). A movimentação das brocas entre os frutos do solo e das plantas continua sendo possível, mas a sua percepção torna-se difícil (Fig. 2 - Fase 1:1). O tempo necessário para que todos os frutos sejam brocados deverá ser tanto menor quanto mais favoráveis forem as condições ambientais na planta e no solo. Particularmente, áreas sujeitas ao acúmulo de água na superfície do solo, devem apresentar maior dificuldade para que todos os frutos do café sejam brocados.

É razoável, portanto, afirmar que a queda dos frutos em formação permite que existam frutos brocados por *H. hampei*, no solo, ao longo de toda a fase de frutificação. Nós argumentamos que a presença, no solo, de frutos em formação brocados por *H. hampei* é uma das características, não a única, de um processo mais amplo na interação deste inseto com os frutos de café. Mais ainda, nós argumentamos que *H. hampei* está positivamente envolvido no processo de germinação e estabelecimento de plântulas de café em condições naturais. Algumas das outras características deste processo já são conhecidas; reunindo-as é possível verificar que: (i) apesar de, caracteristicamente, o fruto de café ser constituído de duas sementes (Rena & Maestri 1986), normalmente, apenas uma delas é brocada, enquanto a segunda permanece sadia (Souza & Reis 1997); (ii) ainda que o endurecimento do endosperma seja iniciado por volta da 17<sup>a</sup> semana após o início da frutificação (Salazar-Gutiérrez et al. 1993, Rena et al. 2001), sementes de frutos jovens (por volta de 9 semanas de formação) podem germinar (Rena & Maestri 1986), indicando que o embrião pode estar apto à germinação antes que os frutos atinjam a maturação; (iii) a broca acelera a germinação nos frutos verdes, atrasa nos maduros e frutos brocados (verdes e maduros) dão origem a uma plântula/fruto, enquanto os sadios, duas plântulas/fruto. Por isso, plântulas originadas de frutos brocados estão menos sujeitas à “competição intrafamiliar” (=sibling competition, Crawley 1997) e têm maior potencial de se estabelecer nas áreas em que germinam (Teixeira & DeSouza, no prelo).

O broqueamento por insetos beneficiando a germinação foi descrito anteriormente (Sallabanks & Courtney 1992, Karban & Lowenberg 1992, Kaye 1999, Dalling et al. 1997). Na maioria desses estudos, as conseqüências do processo

permaneceram interpretadas como negativas para as plantas. Entretanto, no caso de duas espécies de algodão selvagens (*Gossypium sturtianum* Willis e *G. thurberi* Todaro), Karban & Lowenberg (1992) admitiram a possibilidade do benefício para a germinação. No caso do café, nós argumentamos que: (i) a queda permite que os frutos brocados, desde os mais jovens (com embrião apto à germinação) até os maduros, possam alcançar a superfície do solo, ambiente onde a germinação é possível; (ii) o segundo benefício advém do broqueamento de apenas uma das sementes. Nesse caso, a germinação de apenas uma das duas sementes dos frutos pode ser visto como um tipo de “auto-desbaste” (=self thinning, Allaby 1998) (Teixeira & DeSouza no prelo); (iii) finalmente, a broca atua diretamente na germinação, acelerando-a nos frutos verdes e atrasando-a nos frutos maduros. Nesse caso, a broca prolonga o período de germinação do café. Portanto, a broca coopera na germinação e no estabelecimento das plântulas de café reduzindo a competição intrafamiliar no tempo (prolongando o período de germinação) e no espaço (eliminando uma das duas sementes dos frutos). Em troca, como em outras interações broca-sementes (Price 1997, Chidumayo 1997, Miller 1994), o café beneficia a *H. hampei*, fornecendo abrigo e alimento. As perdas de frutos, resultantes do broqueamento por *H. hampei*, são normais em interações mutualísticas (veja Begon et al. 1996, Price 1997). Afinal, na polinização, exemplo clássico de interação positiva entre insetos-plantas, os polinizadores utilizam largas proporções do pólen adquirido como alimento próprio (Howe & Westley 1997).

Uma vez que por volta da nona semana a germinação do café já é possível e os frutos em formação caem, continuamente, durante a fase de frutificação, trabalhos futuros devem focalizar a participação de *H. hampei* na germinação precoce em café.

Além disso, é preciso avaliar o vigor das plântulas resultantes de frutos brocados por *H. hampei*. Respostas a essas questões permitirão um entendimento mais sólido das conseqüências do mutualismo na interação *H. hampei*-sementes de café.

### **Literatura Citada**

**Allaby, M. 1998.** Oxford dictionary of ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Oxford Press. 440p.

**Baker, P.S. 1999.** The coffee berry borer in Colombia; final report of the DFID-Cenicafé-CABI Bioscience IPM for coffee project (CNTR 93/1536A). Chinchiná, DFID-CENICAFÉ. 154p.

**Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996.** Ecology: Individual, populations, communities. 3<sup>rd</sup> ed. New York, Blackwell, 945p.

**Cannell, M.G.R. 1985.** Physiology of the coffee crop. p. 108-134. In M.N. Clifford, & K.C. Willson (eds.), Coffee: Botany, biochemistry and production of beans and beverage. London, Croom Helm, 457p.

**Chidumayo, E.N. 1997.** Fruit production and seed predation in two miombo woodland trees in Zambia. Biotropica 29: 452-458.

**Crawley, M.J. 1993.** Glim for ecologists. London, Blackwell, 379p.

**Crawley, M.J. 1997.** Sex. p. 156-213. In M.J. Crawley (ed), Plant ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Blackwell, 717p.

**Dalling, J.W., K.E. Harms & R. Aizprúa. 1997.** Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panamá. J. Trop. Ecol. 13: 481-490.

**Gutierrez, A.P., A.Villacorta, J.R. Cure & C.K. Ellis. 1998.** Tritrophic analysis of the coffee (*Coffea arabica*) – coffee berry borer (*Hypothenemus hampei* (Ferrari)) – Parasitoid system. An. Soc. Entomol. Brasil. 27: 357-385.

**Howe, H.F. & L.C. Westley. 1997.** Ecology of pollination and seed dispersal. p. 262-283. In M.J. Crawley (ed), Plant ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Blackwell, 717p.

**Ihaka, R. & R. Gentleman. 1996.** R: A language for data analysis and graphics. J. Comput. Graph. Stat. 5: 229-314.

**Karban, R. & G. Lowenberg. 1992.** Feeding by seed bugs and weevils enhances germination of wild *Gossypium* species. Oecologia 92: 196-200.

**Kaye, T.N. 1999.** From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). Am. J. Bot. 86: 1248-1256.

**Miller, M.F. 1994.** The fate of mature African *Acacia* pods and seeds during their passage from the tree to the soil. *J. Trop. Ecol.* 10: 183-196.

**Price, P.W. 1997.** *Insect Ecology*. 3<sup>rd</sup> ed. New York, John Wiley & Sons, 874p.

**Rena, A.B. & M. Maestri. 1986.** Fisiologia do cafeeiro. p. 13-86. In A.B. Rena, E. Malavolta, M. Rocha & Yamada (eds.), *Cultura do cafeeiro – fatores que afetam a produtividade*. Piracicaba. Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato. 447p.

**Rena, A. B., R.S. Barros & M. Maestri. 2001.** Desenvolvimento reprodutivo do cafeeiro. p. 101-118. In L. Zambolim (ed.), *Tecnologias de produção de café com qualidade*. Viçosa, Departamento de Fitopatologia, 648p.

**Salazar-Gutierrez, M.R., J. Arcila-Pulgarín, N.M. Riaño-Herrera & A.E. Bustilo-Pardey. 1993.** Crecimiento y desarrollo del fruto del café y su relacion con la broca. Chinchiná, 4p. (Cenicafé Avances Tecnicos, 194).

**Sallabanks, R. & S.P. Courtney. 1992.** Frugivory, seed predation and insect-invertebrate interactions. *Ann. Rev. Entomol.* 37: 377-400.

**Souza, J.C. de & P.R. Reis. 1997.** Broca-do-café – histórico, reconhecimento, biologia, prejuízos, monitoramento e controle. 2<sup>nd</sup> ed. Belo Horizonte. 40p. (Eпамig. Boletim Técnico, 50).

**Stephenson, A.G. 1981.** Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 245-279.

**Yokoyama, M. 1978.** Avaliação de danos e controle químico da broca do café *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: Scolytidae). Tese de Mestrado, ESALQ-USP, Piracicaba, 93p.

**CONSIDERAÇÕES FINAIS:**  
**UMA VISÃO POSITIVA DA INTERAÇÃO INSETOS-SEMENTES**

César A.D. Teixeira & Og DeSouza

**Introdução**

Insetos estão diretamente envolvidos no esforço reprodutivo das plantas. Sua cooperação é reconhecida durante a fase inicial da reprodução quando, em última análise, insetos transferem gametas masculinos de uma planta a outra – fenômeno conhecido por polinização (Howe & Westley 1997, Price 1997, Begon et al. 1996). Nesse trabalho, entretanto, nós propomos que a cooperação entre esses grupos de organismos vai além do início do período reprodutivo. Nos capítulos anteriores, mostramos que interações positivas são possíveis entre insetos e sementes de *Parkia multijuga* e *Coffea canephora*. De certo, o bruquídeo *Acanthoscelides hopkinsi* e *P. multijuga* interagem de modo bastante distinto do escolítídeo *Hypothenemus hampei* e *C. canephora*. Porém, em ambos os casos, os insetos podem ser elementos chave na estratégia reprodutiva das plantas, contribuindo decisivamente para o sucesso da germinação e estabelecimento de novas plântulas. Neste capítulo, nós reunimos as informações obtidas anteriormente e usamos, também, a interação insetos e sementes de *Gossypium thurberi*, estudada por Karban & Lowenberg (1992), para produzir um quadro comparativo da cooperação entre esses organismos. Nós argumentamos que, devido às peculiaridades das espécies avaliadas e dos ambientes onde evoluíram, as interações são realizadas por diferentes alternativas, mas levando sempre a benefícios comuns.



## **Insetos e *Parkia multijuga***

*P. multijuga* é uma Mimosoideae arbórea neotropical, nativa da região amazônica (Lorenzi 1992). Como é comum em florestas tropicais, o ambiente natural onde *P. multijuga* foi estudada é caracterizado por altas médias anuais de temperatura (Whitmore 1998). Os solos são argilosos e as chuvas são abundantes. A estação chuvosa é bem definida, ocorrendo entre os meses de Outubro a Junho, seguida por uma estação seca, de Julho a Setembro. A floração de *P. multijuga* ocorre de agosto a outubro e os frutos (vagens) amadurecem entre novembro e dezembro (Lorenzi 1992). A dispersão ocorre com as vagens maduras e é feita pela queda natural ou pela ação de primatas que usam a resina das vagens de *P. multijuga* como alimento (Lorenzi 1992, Aróstegui & Díaz 1992).

Larvas de *A. hopkinsi* penetram as vagens de *P. multijuga* ainda imaturas. Como em outros bruquídeos (Johnson 1981), a fase juvenil de *A. hopkinsi* se desenvolve no interior das vagens em formação. No período em que as vagens/ sementes atingem a maturação, o inseto, também, atinge a fase adulta. Neste período, os adultos do inseto passam a emergir das vagens/ sementes perfurando o tegumento dos hospedeiros. Uma parte das sementes perfuradas para a saída dos adultos de *A. hopkinsi* tem o seu embrião preservado e, apresenta potencial de germinação.

A emergência dos adultos de *A. hopkinsi* pode ocorrer com as vagens ainda presas às árvores de origem ou após a sua dispersão, num período que abrange aproximadamente do início ao meio da estação chuvosa (outubro a janeiro). Portanto, uma porção das sementes chega ao piso da floresta já perfuradas, enquanto outras serão perfuradas somente após a dispersão. Uma vez dispersas no piso da floresta e

perfuradas, o contato com a água pode disparar o processo de germinação. Por isso, sementes que chegam já perfuradas ao piso da floresta são as mais prontamente aptas à germinação. Assim, aproximadamente, do início ao meio da estação chuvosa a germinação de *P. multijuga* pode ser beneficiada pela ação de insetos que colonizam as vagens ainda na pré-dispersão das sementes (Fig. 1).

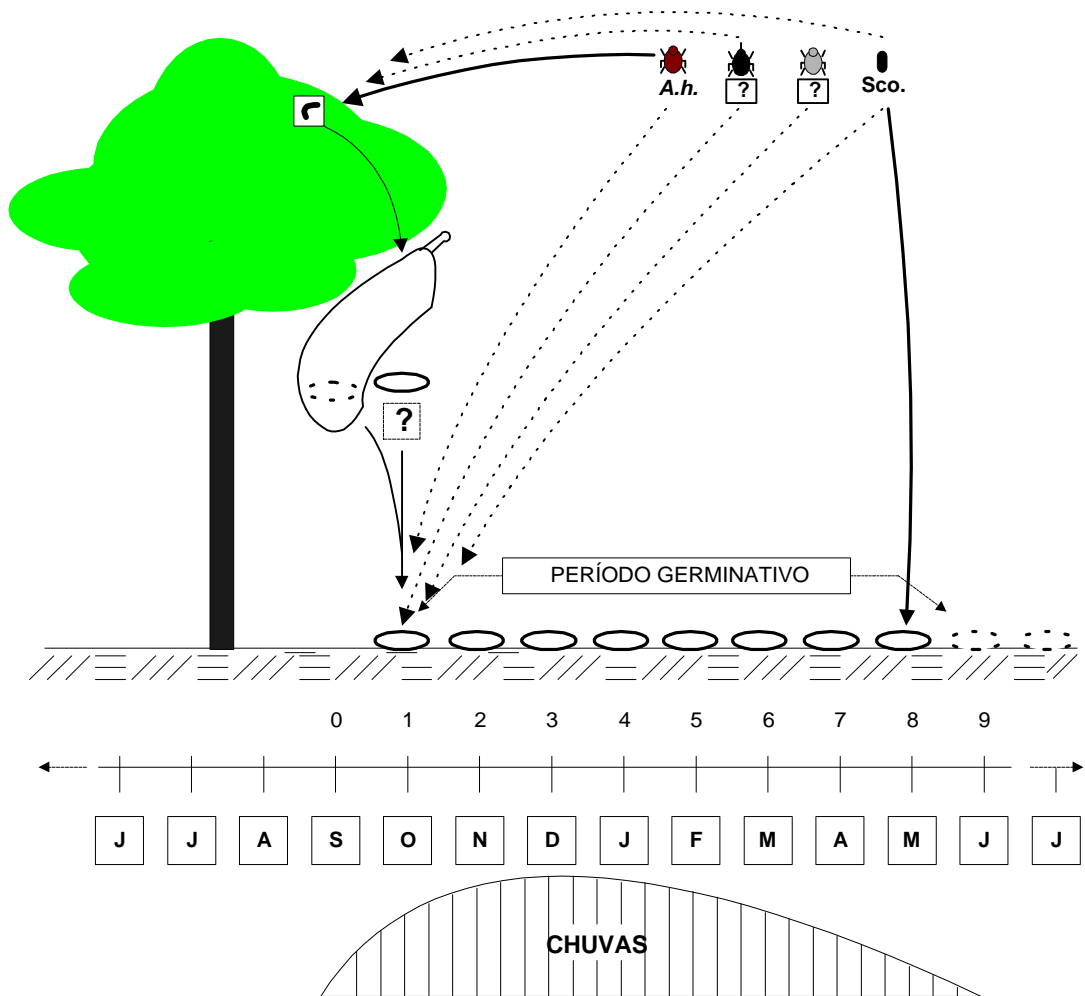


Figura 1. Interação insetos-frutos/sementes de *P. multijuga* ao longo do tempo (em meses). A germinação de *P. multijuga* é possível no período de chuvas (~ 9 meses em Rondônia Brasil). Espécimens de Ah (= *Acanthoscelides hopkinsi*) e de Sco. (= Escolítídeo, com espécie não determinada) foram coletados brocando *P. multijuga* (ver texto). Linhas cheias indicam fatos já descritos. Linhas pontilhadas e sinais de interrogação indicam possibilidades a serem investigadas.

Os benefícios dos insetos à germinação de *P. multijuga* não se restringem a espécies associadas à pré-dispersão das sementes, como é o caso de *A. hopkinsi*. Nossas avaliações indicam que o esforço reprodutivo dessa planta pode levar à produção de, aproximadamente, 1551 sementes viáveis/árvore a cada período de reprodução. A germinação de, aproximadamente, 11% delas pode resultar da ação de *A. hopkinsi*. Os outros 89% são sementes sadias e dormentes que não foram colonizadas por *A. hopkinsi*. Estas sementes são dispersas juntamente com as colonizadas por *A. hopkinsi* e ficam expostas no piso da floresta até que algum fator capaz de quebrar a dormência tegumentar atue ou percam seu poder germinativo. De fato, para todas as plântulas em que foi possível analisar o tegumento das sementes que lhes deram origem, verificamos perfurações características de insetos. Após a dispersão, portanto, insetos continuam escarificando as sementes expostas no piso floresta e, até o fim da estação chuvosa, sua cooperação pode resultar em mais que as 11% de plântulas germinadas no primeiros meses de chuva.

### **Insetos e *Coffea canephora***

*C. canephora* é uma planta arbustiva da família Rubiaceae. Ocorre naturalmente em grandes extensões de florestas equatoriais de baixa altitude, ao sul e ao norte do equador, no continente africano. Estas regiões são caracterizadas pelo clima quente e úmido, com precipitação anual variando entre 1500 e 1800 mm. Próximo ao equador, as chuvas são bem distribuídas em duas estações chuvosas, não havendo longos períodos secos; usualmente alguma chuva cai todos os meses. Movendo para o norte ou para o sul dessa zona, as chuvas diminuem e ocorre uma

prolongada estação seca, seguida por uma prolongada estação chuvosa, geralmente interrompida por um pequeno período de seca durante as chuvas. O café floresce nos picos de chuva, portanto, ao longo de sua área de distribuição natural pode haver duas florações e, conseqüentemente, duas frutificações por ano (Haarer 1962, LePelley 1968, Fazuolli 1986). O período de formação dos frutos pode durar de 28 a 36 semanas, ou mais (Salazar–Gutierrez et al. 1993, Rena & Maestri 1986). Assim, os frutos, que se iniciam num pico, chegam à maturação por volta do pico seguinte, o que implica em também duas maturações por ano. Próximo ao equador, os frutos podem se desenvolver sem restrições de água. Mas, ao se distanciar do equador, pode haver longos períodos de restrição de água atingindo a formação e, inclusive, a maturação dos frutos.

A dispersão do café é realizada de modo peculiar. Primeiro, a partir da nona semana de formação dos frutos, uma parte de suas sementes, precocemente, começa a tornar-se apta à germinação (Rena & Maestri 1986). Esse tempo corresponde a, aproximadamente, 1/3 do tempo necessário para os frutos chegarem à maturação. Desde o início da formação, vários fatores são considerados responsáveis pelo aborto e, conseqüentemente, a queda dos frutos (Rena et al. 2001, Cannell 1985). Entretanto, como uma parte dos frutos caídos têm sementes aptas à germinação, a queda de frutos em formação é, também, um modo de dispersão precoce no café. Como a dispersão continua até a maturação dos frutos, o café pode dispersar as sementes por até mais de cinco meses (Fig. 2).

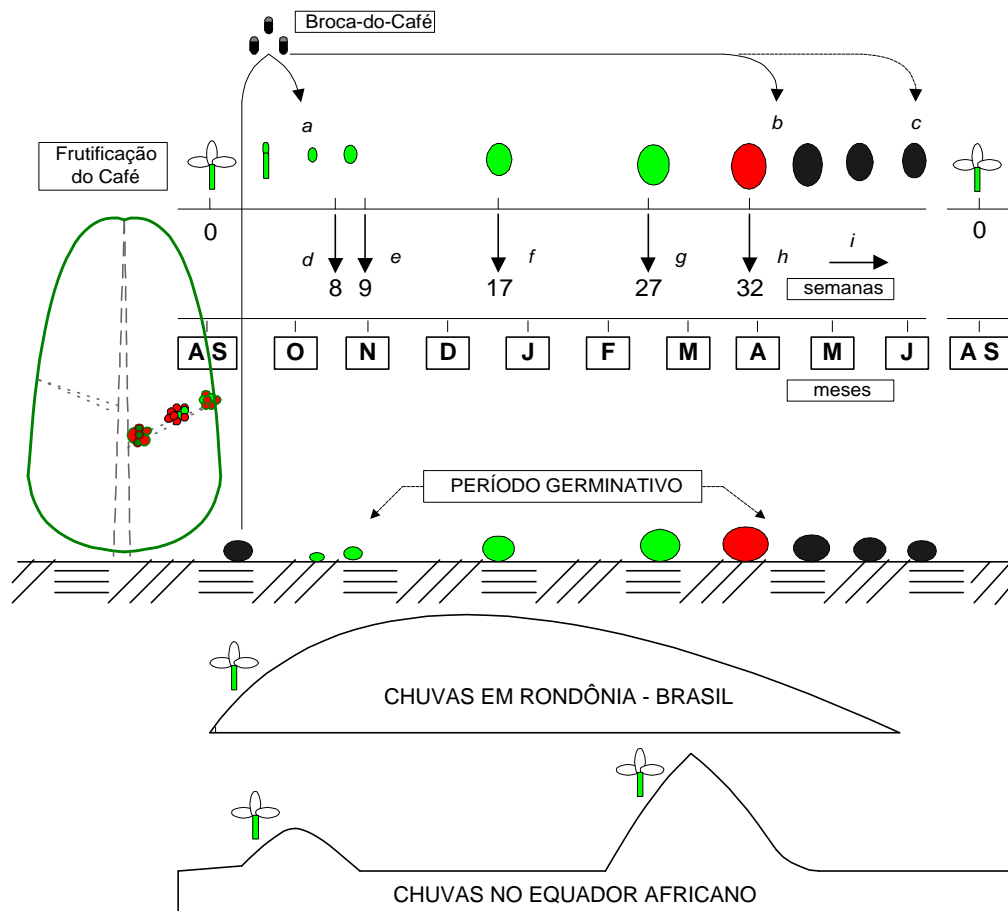


Figura 2. Interação *H. hampei*–frutos/sementes de *C. canephora* var. *kouilou* ao longo do tempo (meses/semanas). (*a* e *d*) início do broqueamento em frutos jovens; (*a-b*) período em que *H. hampei* broca frutos na planta e no solo; (*b-c*) período em que *H. hampei* broca frutos apenas no solo; (*e*) período em que as sementes dos frutos começam a apresentar poder germinativo; (*f-g*) período de perda de água e endurecimento do endosperma das sementes nos frutos; (*h*) maturação dos frutos e (*i*) senescência dos frutos. (Informações baseadas em Rena & Maestri 1986, Salazar-Gutierrez et al. 1993; LePelley 1968 e nos resultados deste trabalho).

Os frutos do café são constituídos de duas sementes (Rena & Maestri 1986). A broca-do-café começa a penetrar os frutos jovens, com menos de oito semanas após o início da fase de frutificação; Salazar-Gutierrez et al. 1993; Rena & Maestri 1986). Nesse período, os frutos apresentam consistência aquosa e suas sementes apresentam o endosperma imaturo. Por isso, a broca não consegue se reproduzir. Novos broqueamentos nesse período são restritos à passagem das brocas de um fruto para outro, não havendo aumento populacional do inseto. Por volta da 17<sup>a</sup> semana, o endosperma começa a perder água e endurecer, o que torna possível a construção das câmaras de postura nas sementes. A partir desse período, além de penetrar os frutos, as brocas passam a se reproduzir (Salazar-Gutierrez et al. 1993). Isso torna possível um aumento significativo de novos broqueamentos e da população do inseto.

À medida que se processa a frutificação, cresce a proporção de frutos brocados por *H. hampei* presentes no solo. Geralmente, esses frutos, tanto verdes quanto maduros, têm apenas uma das sementes colonizadas (Souza & Reis 1997), enquanto a segunda, intacta, está apta a germinar. Assim, a broca contribui para o desbaste das sementes do café. De fato, nossas avaliações mostraram que em frutos verdes e maduros brocados, preferencialmente, ocorre a formação de uma plântula/fruto. Nos frutos sadios, verdes e maduros, ocorre a formação de duas plântulas/fruto. Além disso, em frutos verdes brocados a germinação ocorre mais rapidamente que nos sadios. Já em frutos maduros, a germinação dos brocados ocorre mais lentamente que nos sadios. Portanto, adiantando a germinação nos frutos verdes e atrasando nos maduros, a broca permite que o café prolongue o seu período reprodutivo, ao longo da estação chuvosa.

## **Insetos e *Gossypium thurberi* (baseado no trabalho de Karban e Lowenberg 1992)**

*G. thurberi* (Malvaceae) é uma espécie de algodão selvagem de porte arbustivo e perene. É nativo do deserto de Sonora na América do Norte e está distribuído em áreas abertas com solos ricos e bem drenados. Como em outras regiões desérticas, não há restrições de temperatura à germinação, porém, a água é escassa e, até mesmo, imprevisível. Dados de precipitação (coletados por 32 anos) mostram que na região de Florida Canyon, onde as sementes foram coletadas, anualmente chove não mais que 50mm distribuídos por um período máximo de 4 meses. Ao chegar à maturação, os frutos se abrem liberando as sementes que apresentam dormência devido à impermeabilidade do tegumento a água e gases. Entretanto, uma parte das sementes produzidas não apresenta dormência.

As sementes de *G. thurberi* são usadas como alimento por *Sphyrocoris punctellus* Stal (Hemiptera, Scuteleridae) e *Anthonmus grandis thurberiae* Pierce (Coleoptera, Curculionidae). O percevejo penetra as sementes com seu rostro para sugar alimento, mas seus danos não foram quantificados. O besouro consome partes das sementes, incluindo o tegumento podendo, até mesmo, destruí-las completamente. Entretanto, as avaliações de campo mostraram que em frutos de *G. thurberi* contendo besouros, 53% das sementes não são usadas como alimento pelo coleóptero, 26% são escarificadas e, apenas 21% são realmente destruídas (Fig. 3).

Sementes escarificadas estão aptas a germinar tão logo ocorram chuvas, o que pode tornar vital a cooperação dos insetos para a germinação e o estabelecimento das plantas de *G. thurberi*. O acompanhamento da germinação de sementes ao longo de 16 semanas mostrou que sementes usadas como alimento, por ambas as espécies de



insetos germinam mais rapidamente que as não atacadas. Mais ainda, testes de germinação indicaram que sementes sugadas pelo percevejo ou escarificadas pelo besouro apresentam quase duas vezes mais chances de germinar que as não atacadas. Se apenas o besouro atuasse, a contribuição dos insetos para a germinação de *G. thurberi* poderia ser aproximadamente igual àquela conseguida de sementes não atacadas. Entretanto, no que é mais provável, caso tanto o besouro, quanto o percevejo atuem, insetos podem contribuir com, aproximadamente, 1,5 vezes mais plântulas que as possíveis de serem germinadas de sementes não atacadas.

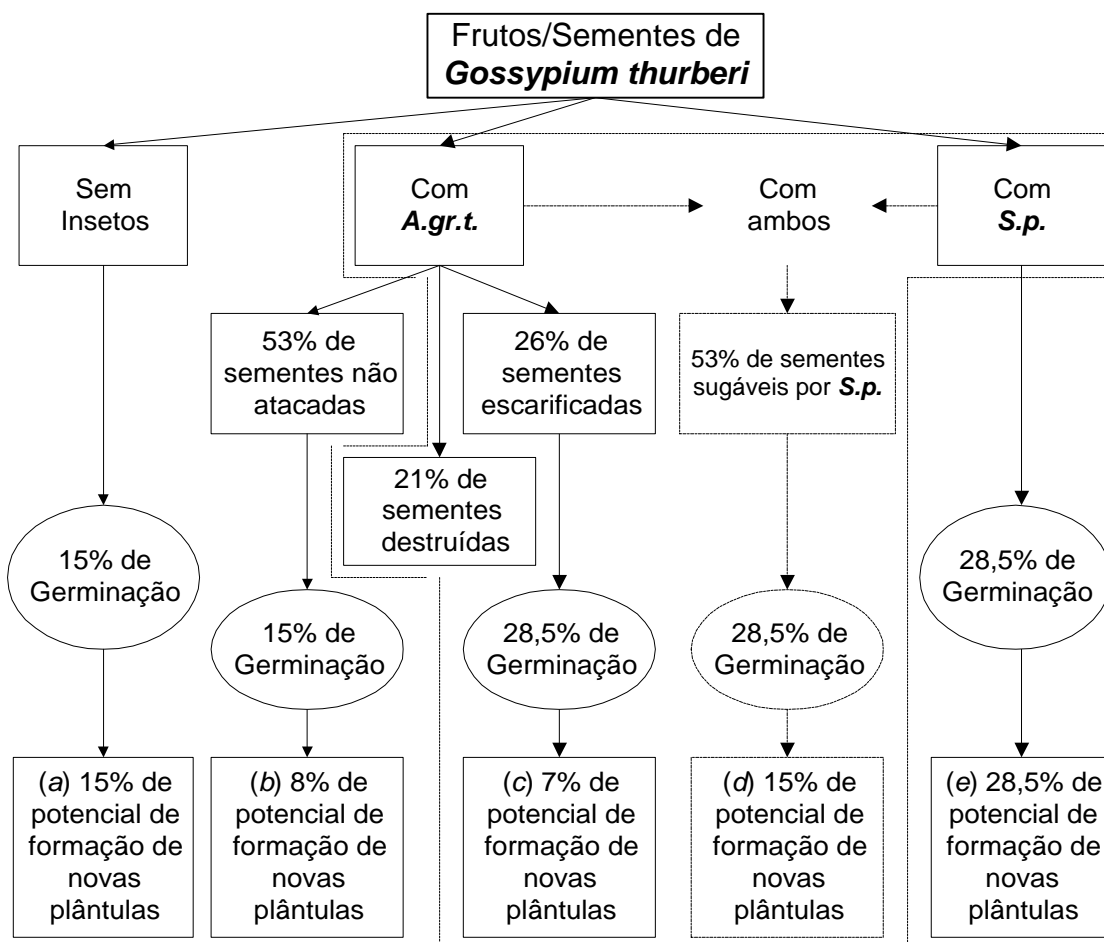


Figura 3. Interação insetos-frutos/sementes de *G. thurberi*. A.gr.t (= *Anthonomus grandis* var. *thurberi*), S.p. (= *Sphirocoris punctella*). Informações em caixas pontilhadas se referem ao potencial germinativo das sementes de *G. thurberi* quando ambos os insetos atuam sobre as sementes. Letras entre parênteses nas caixas indicam o potencial germinativo de *G. thurberi*: (a) sem a atuação de insetos; (b+c) com a atuação apenas de *A. grandis* var. *thurberi*; (c+d) com a atuação de *A. grandis* var. *thurberi* e *S. punctella*; (e) com a atuação apenas de *S. punctella*. (Dados foram livremente adaptados dos resultados obtidos por Karban & Lowenberg 1992).

### **Propondo o mutualismo como explicação para a interação insetos-sementes**

O processo reprodutivo das plantas é intervalado por períodos de desenvolvimento vegetativo, incluindo o crescimento e a formação de órgãos. O clima é um dos principais fatores envolvidos na definição do intervalo entre eventos reprodutivos das plantas (Fenner 1985, Larcher 1994). Água e temperatura afetam os eventos relativos à reprodução das plantas e são considerados os principais determinantes da cobertura vegetal da terra (ver Larcher 1994, Grace 1997). As variações sazonais do clima determinam os períodos em que a água e a temperatura favorecem as atividades fisiológicas das plantas. Assim, o clima pode influenciar diretamente a floração, frutificação, germinação e, mesmo, a formação de novas plântulas (Howe & Westley 1997, Larcher 1994).

As plantas avaliadas neste trabalho são naturais de ambientes consideravelmente diferenciados. Esses ambientes têm em comum um longo período de temperaturas favoráveis à germinação e estabelecimento das plântulas. É assim, nas áreas equatoriais, tropicais e, também, nas desérticas. Há, no entanto, grandes variações no que se refere à disponibilidade de água. *P. multijuga* é nativa de uma região tropical com estação chuvosa abundante (por volta de 2000 mm) e bem definida, seguida de um período seco. *C. canephora* é natural de uma ampla região equatorial com chuvas abundantes (1500 a 1800 mm) e distribuídas em dois picos (ver LePelley 1968). Próximo ao equador, no período entre os picos, as chuvas diminuem mas não chega haver déficit hídrico. À medida que se afasta do equador pode haver déficit entre os picos e, também, pequenos períodos de seca durante os picos de chuva. *G. thurberi* é nativo de uma região desértica, com não mais de 50mm

de chuvas anuais distribuídas de modo irregular e limitadas a um período máximo de 4 meses (Karban & Lowenberg 1992).

Naturais de regiões com apenas uma estação chuvosa por ano, *P. multijuga* e *G. thurberi* apresentam, no máximo, um único ciclo de reprodução anual e suas sementes germinam somente após atingirem a maturação. Em ambientes de estação chuvosa longa e abundante, como ocorre no caso de *P. multijuga*, a germinação no início do período chuvoso é importante para garantir a ocupação do espaço físico, conferindo vantagem competitiva às primeiras plântulas, em relação às que germinam posteriormente (Tilman & Pacala 1993). Germinações posteriores, nesses ambientes, também são possíveis devido ao longo período de disponibilidade de água. Entretanto, quanto mais próximo do novo período de seca, mais difícil será o estabelecimento das plântulas. Em *P. multijuga*, o bruquídeo *A. hopkinsi* se mostrou o mais importante agente de cooperação para que a planta ocupe rapidamente os espaços disponíveis no início das chuvas. Esse besouro coloniza as sementes ainda em desenvolvimento nas árvores e suas perfurações liberam a germinação de *P. multijuga*, justamente, no período inicial das chuvas. Outros insetos, como os escolitídeos, que perfuram as sementes já dispersas na floresta, devem ser tanto mais importantes quanto mais cedo, na estação chuvosa, realizarem as perfurações que liberam a germinação.

No caso de *G. thurberi*, tanto o curculionídeo *A. grandis thurberiae*, quanto o percevejo *S. punctellus* atuam antes da liberação das sementes. O efeito desses insetos é semelhante ao de *A. hopkinsi* para *P. multijuga*. Entretanto, *G. thurberi* é nativa de um ambiente de poucas chuvas, com distribuição irregular e limitada. Mais ainda, os solos dessa região são bem drenados, não permitindo o armazenamento da

água. Portanto, no ambiente desértico, onde *G. thurberi* é nativa, as sementes precisam estar prontas para germinar com a ocorrência das primeiras chuvas, uma vez que outras podem não ocorrer. Nessas condições, provavelmente mais que nos trópicos com chuvas sazonais abundantes, a escarificação por insetos deve ser primordial para garantir a ocupação do espaço físico. De fato, o acompanhamento da germinação de *G. thurberi* por, aproximadamente, quatro meses, mostrou que sementes escarificadas por insetos germinam mais e mais rapidamente que as sadias (Karban & Lowenberg 1992).

*C. canephora*, por sua vez, está distribuída naturalmente em uma vasta área equatorial. Próximo ao equador, não há limitações de disponibilidade de água ao longo de todo o esforço reprodutivo. Porém, em áreas mais distantes do equador, há regiões com períodos de déficit hídrico. Este é um cenário diferente tanto dos trópicos brasileiros, quanto da região desértica, onde, respectivamente, *P. multijuga* e *G. thurberi* se desenvolvem. A ocorrência de dois picos anuais de chuva permite que o café apresente dois ciclos reprodutivos no ano. Havendo disponibilidade de água e temperaturas favoráveis durante o período de formação dos frutos, ao contrário de *P. multijuga* e *G. thurberi*, o café pode dispersar sementes aptas à germinação, mesmo com os frutos ainda imaturos. *H. hampei* penetra os frutos desde as primeiras semanas da frutificação, desbasta uma das sementes, acelera a germinação nos frutos verdes e atrasa nos maduros. Portanto, *H. hampei* coopera com o café durante, aproximadamente, todo o período de dispersão das sementes. Assim, havendo disponibilidade de água, o café pode “liberar seus filhotes” aos poucos, otimizando seu esforço reprodutivo.

Nós propomos, então, que a interação insetos-sementes está inserida no uso da água para a reprodução das plantas. Os resultados dessa interação são dependentes de como, quando e em que quantidade as sementes têm acesso a água. Dependendo da disponibilização da água, insetos podem cooperar no esforço reprodutivo das plantas: (i) escarificando parte das sementes produzidas no início da estação chuvosa; (ii) liberando sementes, periodicamente, para a germinação ao longo da estação chuvosa; (iii) promovendo o desbaste de sementes. Diretamente, portanto, insetos podem liberar as sementes para germinação no período favorável ao estabelecimento das plântulas. Indiretamente, podem contribuir para a redução da competição intrafamiliar das plântulas no tempo e no espaço. Assim, os insetos permitem que as plantas otimizem o uso da água na germinação e estabelecimento de novas plântulas, enquanto as plantas, através de suas sementes, conferem abrigo e alimento aos insetos .

As condições climáticas do ambiente, onde convivem as diferentes espécies de insetos e plantas, afetam profundamente a interação entre esses organismos (Strong et al. 1984). Interações mutualísticas são consideradas difíceis de se reconhecer, mas mutualistas são importantes no suprimento de alimento, proteção e no movimento de material reprodutivo entre áreas apropriadas. Seus efeitos se dão na nutrição, sobrevivência e colonização, todos afetando a taxa de crescimento das populações envolvidas (Price 1997). Por exemplo, no fenômeno clássico de mutualismo entre insetos e plantas – a polinização – um vasto grupo de insetos possibilita a transferência dos gametas masculinos entre as plantas que, em troca, oferecem alimento na forma de néctar e pólen (Howe & Westley 1997, Price 1997, Begon et al. 1996). De modo análogo, nós argumentamos que insetos granívoros

permitem que as plantas otimizem o uso da água na germinação e estabelecimento de novas plântulas, enquanto as plantas, através de suas sementes, conferem abrigo e alimento aos insetos.

Finalmente, é preciso lembrar que as interações positivas apenas começam a ser entendidas como forças importantes que atuam nas comunidades. Incorporá-las ao nosso entendimento dos sistemas naturais pode resolver muitos problemas conceituais de longa existência na ecologia (Kareiva & Bertness 1997). Mesmo para as espécies avaliadas neste trabalho, muitas perguntas precisam, ainda, ser respondidas. Por exemplo, apenas espécies com dormência de sementes (casos de *P. multijuga* e *G. thurberi*) ou com algum tipo de atraso na germinação (caso do café) poderiam se beneficiar da ação dos insetos? É preciso avaliar a amplitude de espécies que se beneficiam desse tipo de mutualismo. Seria esse tipo de interação tão ampla quanto a polinização? Haveria outras implicações para as plantas e para os insetos? Quais seriam essas implicações?

### **Literatura Citada**

**Aróstegui, A. & M. Díaz. 1992.** Propagacion de especies florestales nativas promisorias en Jenaro Herrera. Iquitos, IIAP, 119p.

**Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996.** Ecology: Individual, populations, communities. 3<sup>rd</sup> ed. New York, Blackwell, 945p.

**Cannell, M.G.R.** 1985. Physiology of the coffee crop. p. 108-134. In M.N. Clifford & K.C. Willson (eds.), Coffee: Botany, biochemistry and production of beans and beverage. London, Croom Helm, 457p.

**Cure, J.R., R.H.S. Santos, J.C. Moraes, E.F. Vilela & A.P. Gutierrez.** 1998. Fenologia e dinâmica populacional da broca do café *Hypothenemus hampei* (Ferr.) relacionadas às fases de desenvolvimento do fruto. An. Soc. Entomol. Brasil. 27(3):325-335.

**Fazuoli, L.C.** 1986. Genética e melhoramento do cafeeiro. p. 87-113. In A. B. Rena, E. Malavolta, M. Rocha & T. Yamada (eds.), Cultura do cafeeiro – fatores que afetam a produtividade. Piracicaba, Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato. 447p.

**Fenner, M.** 1985. Seed ecology. London, Chapman and Hall, 151p.

**Grace, J.** 1997. Plant water relations. p 28-50. In M.J. Crawley (ed.), Plant ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Blackwell, 717p.

**Haarer, A.E.** 1962. Modern coffee production. 2<sup>nd</sup> ed. London, Leonard Hill, 495p.

**Howe, H.F. & L.C. Westley.** 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. p. 262-283. In M.J. Crawley (ed.), Plant ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Blackwell, 717p.



- Johnson, C.D. 1981.** Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioral patterns of pods of the leguminosae. *Environ. Entomol.* 10: 249-253.
- Karban, R. & G. Lowenberg. 1992.** Feeding by seed bugs and weevils enhances germination of wild *Gossypium* species. *Oecologia* 92: 196-200.
- Kareiva, P.M. & M.D. Bertness. 1997.** Re-examining the role of positive interactions in communities. *Ecology* 78: 1945-1956.
- Larcher, W. 1994.** *Ecofisiologia vegetal.* São Carlos, Rima, 531p.
- LePelley, R.H. 1968.** *Pests of coffee.* London, Longmans, 590p.
- Lorenzi, H. 1992.** *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas nativas do Brasil.* Nova Odessa, Plantarum, 352p.
- Price, P.W. 1997.** *Insect Ecology.* 3<sup>rd</sup> ed. New York, John Willey & Sons, 874p.
- Rena, A.B. & M. Maestri. 1986.** Fisiologia do cafeeiro. p. 13-86. In A.B. Rena, E. Malavolta, M. Rocha & Yamada (eds.), *Cultura do cafeeiro – fatores que afetam a produtividade.* Piracicaba. Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato. 447p.

**Rena, A. B., R.S. Barros & M. Maestri. 2001.** Desenvolvimento reprodutivo do cafeeiro. p. 101-118. In L. Zambolim (ed.), Tecnologias de produção de café com qualidade. Viçosa, Departamento de Fitopatologia, 648p.

**Salazar-Gutierrez, M.R., J. Arcila-Pulgarín, N.M. Riaño-Herrera & A.E. Bustilo-Pardey. 1993.** Crecimiento y desarrollo del fruto del café y su relacion con la broca. Chinchiná, 4p. (Cenicafé Avances Tecnicos, 194).

**Souza, J.C. de & P.R. Reis. 1997.** Broca-do-café – histórico, reconhecimento, biologia, prejuízos, monitoramento e controle. 2<sup>nd</sup> ed. Belo Horizonte. 40p. (Epamig. Boletim Técnico, 50).

**Strong, D.R., J.H. Lawton & R. Southwood. 1984.** Insects on plants – community, patterns and mechanisms. Cambridge, Harvard University Press, 313p.

**Tilman, D. & S. Pacala. 1993.** The maintenance of species richness in plant communities. p. 13-25. In R.E. Ricklefs & D. Schluter (eds.), Species diversity in ecological communities. Chicago, Chicago University Press, 414p.

**Aróstegui, A. & M. Díaz. 1992.** Propagacion de especies florestales nativas promisorias en Jenaro Herrera. Iquitos, IIAP, 119p.

**Whitmore, T.C. 1998.** An introduction to tropical rain forests. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, Oxford University Press, 282p.