



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA  
E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS



ECOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE *CALLISTHENE* E *QUALEA*  
(VOCHYSIACEAE): ABORTO, POLIEMBRIONIA E PREDACÃO DE SEMENTES

LUCIANA NASCIMENTO CUSTÓDIO

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

---

C987e Custódio, Luciana Nascimento, 1986-  
2011 Ecologia reprodutiva de espécies de *Callisthene* e *Qualea*  
(Vochysiaceae): aborto, poliembrionia e predação de sementes /  
Luciana Nascimento Custódio. -- 2011.  
92 f. : il.

Orientador: Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira.

Co-orientadora: Renata Carmo de Oliveira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Poliembrionia - Ecologia - Teses. 3. Sementes - Teses. I. Oliveira, Paulo Eugênio Alves Macedo de. II. Oliveira, Renata Carmo de. III. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. IV. Título.

---

CDU: 574

LUCIANA NASCIMENTO CUSTÓDIO

ECOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE *CALLISTHENE* E *QUALEA*  
(VOCHYSIACEAE): ABORTO, POLIEMBRIONIA E PREDACÃO DE SEMENTES

Dissertação apresentada à Universidade  
Federal de Uberlândia, como parte das  
exigências para obtenção do título de Mestre  
em Ecologia e Conservação de Recursos  
Naturais.

ORIENTADOR

Professor Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

CO-ORIENTADORA

Professora Dra. Renata Carmo de Oliveira

Uberlândia MG

Fevereiro – 2011

LUCIANA NASCIMENTO CUSTÓDIO

ECOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DE *CALLISTHENE* E *QUALEA*  
(VOCHYSIACEAE): ABORTO, POLIEMBRIONIA E PREDACÃO DE SEMENTES

Dissertação apresentada à Universidade Federal de  
Uberlândia, como parte das exigências para obtenção  
do título de Mestre em Ecologia e Conservação de  
Recursos Naturais.

Aprovada em \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 2011.

---

Profa. Dra. Diana Salles Sampaio

IFTM

---

Profa. Dra. Daniela Guimarães Simão

UFU

---

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira  
(Orientador)

UFU

Suplente

---

Dr. Clesnan Mendes Rodrigues

UFU

Uberlândia MG

Fevereiro – 2011

***“Embora ninguém possa voltar atrás e fazer um  
novo começo, qualquer um pode começar  
agora e fazer um novo fim.”***

*Chico Xavier*

Aos meus pais todo meu carinho e gratidão por sempre me apoiar a cada novo começo, à minha irmã Liliany, minha amiga e companheira de todas as horas, e ao José Luis, por estar comigo sempre, planejando juntos novos começos e finais em comum.

## Agradecimentos

*Ao meu orientador, professor Paulo Eugênio, não apenas pela orientação e ensinamentos técnicos e acadêmicos, muito mais pela paciência, dedicação, atenção e amizade durante esses seis anos de convívio. Aprendi muito com seu exemplo como professor, pesquisador e, acima de tudo, ser humano e amigo. Obrigada por tudo!*

*À minha orientadora, professora Renata, toda minha gratidão e carinho. Como aprendi com você! Agradeço por todas as oportunidades de aprendizado, que me permitiram desenvolver minhas paixões pela Botânica e pela Docência. Nossa parceria e nossa amizade estão além das salas de aula e dos laboratórios, e me sinto muito privilegiada por isso.*

*À querida, professora Diana Sampaio, por ter tão prontamente aceitado participar da banca dessa dissertação. Seu exemplo de profissional dedicada e disciplinada ficará sempre comigo. Obrigada pelas longas conversas sobre carreira e vida durante o mestrado, pelos ensinamentos da anatomista e pelo companheirismo da amiga.*

*À professora Daniela Simão, pela colaboração como membro da banca, pela disposição e sempre boa vontade em ensinar as minúcias do trabalho botânico de laboratório e pela amizade.*

*Ao Clesnan Rodrigues, nosso ecólogo enfermeiro, pelas inestimáveis ajudas com a estatística, por seu precioso tempo e prontidão em me ajudar, pelos conselhos e pela convivência durante esses anos.*

*Aos vários colegas e professores que me ajudaram nas coletas de campo, Adriana Oliveira, Clesnan Rodrigues, Rosana Romero, Paulo Guimarães, Ana Luíza Oliveira, muito obrigada.*

*Aos parceiros e amigos do LAMOV, Thaíssa Engel, Mariana Oliveira, Mariana Duarte, Rafaela Marinho, Filipe de Deus, Rafael Franca, Liana Passos e Nayara Araújo pela convivência, brincadeiras, música, trabalhos e descobertas em comum. À Marcinha também, pela boa vontade e toda ajuda no laboratório.*

*Às professoras Neuza de Castro e Juliana Marzinek pela convivência durante o trabalho e por todo conhecimento compartilhado, obrigada.*

*Às colegas Larissa Domingues e Denise Lange, que dividem as Qualeas comigo e me ajudaram a entender melhor a predação das sementes.*

*À 12ª turma de mestrado, pela convivência, estudo e aprendizados em comum, em especial ao Pedro Paulo, Eduardo, Camila, Pietro, Larissa e Tiago.*

*À nossa querida e necessária, secretária e amiga Maria Angélica, que com tanta paciência e sempre um sorriso largo me recebeu e me ajudou durante esse mestrado.*

*À Marcela Yamamoto, uma grande amiga que pude conhecer melhor durante o mestrado e nossa aventura em ajudar a organizar o primeiro ciclo de palestras da pós. Foram vários momentos de estresse, alegrias e boas conversas compartilhadas, tudo de que uma amizade precisa.*

*À minha querida amiga Rafaella Librelon, que mesmo de longe, continuou junto comigo, compartilhando nossas aventuras do mestrado. Estamos fechando mais um ciclo juntas, que possamos continuar fazendo parte dos momentos mais importantes das nossas vidas.*

*À minha linda e amada família, que tanto me apoiou durante os altos e baixos do mestrado. Meu porto seguro e minha alegria. Obrigada pelo amor e carinho de vocês, mamãe, papai e Lili. À todos meus tios, primos e à vovó Rosa por sempre me apoiarem nas dificuldades e vibrarem minhas vitórias comigo.*

*Ao José Luis, meu amor e meu amigo, que durante esses anos esteve sempre presente, mesmo na minha ausência e no meu estresse. Pela paciência, companheirismo, atenção, carinho, por também compartilhar comigo sua vida e planos.*

*À Universidade Federal de Uberlândia pelo apoio logístico e infraestrutura essenciais para a realização desse trabalho.*

*À CAPES pela bolsa de mestrado a mim concedida.*

*E por fim, mas sempre em primeiro lugar, a Deus, pela vida, saúde, família e todos amigos que me presenteou.*

***Agradeço todas as dificuldades que enfrentei;  
não fosse por elas, eu não teria saído do lugar.  
As facilidades nos impedem de caminhar.  
Mesmo as críticas nos auxiliam muito.***

Chico Xavier

## SUMÁRIO

RESUMO.....	ix
ABSTRACT.....	x
INTRODUÇÃO .....	1
CAPÍTULO 1: Aborto e predação de sementes em espécies de <i>Callisthene</i> e <i>Qualea</i> (Vochysiaceae).....	5
Introdução.....	6
Material e Métodos.....	9
Resultados.....	19
Discussão.....	37
CAPÍTULO 2: Aborto e poliembrionia em sementes de espécies de <i>Callisthene</i> e <i>Qualea</i> (Vochysiaceae).....	44
Introdução.....	45
Material e Métodos.....	47
Resultados.....	50
Discussão.....	62
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	67
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	69

## RESUMO

CUSTÓDIO, L. N. 2011. Ecologia reprodutiva de espécies de *Callisthene* e *Qualea* (Vochysiaceae): aborto, poliembria e predação de sementes. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG. 88p.

A capacidade das plantas de se reproduzirem e gerarem descendentes férteis aptos ao estabelecimento no meio ambiente sofre influência de diferentes fatores, sejam eles intrínsecos a sua morfo-fisiologia ou agentes externos, físicos e biológicos. Assim, o sucesso reprodutivo de uma espécie está diretamente relacionado com a progênie formada e os fatores que afetam sua quantidade e qualidade. A família Vochysiaceae tem ampla distribuição no bioma Cerrado e por isso torna-se importante objeto de estudo sob o ponto de vista ecológico. A ecologia reprodutiva de Vochysiaceae com enfoque na produção de sementes foi estudada para quatro espécies. A ocorrência e frequência de aborto, predação de sementes e poliembria foi estudada em diferentes populações de *Callisthene fasciculata*, *C. major*, *Qualea multiflora* e *Q. parviflora*. Foi quantificada a ocorrência de poliembria, aborto de sementes e predação pré-dispersão em sementes maduras coletadas de diferentes áreas para as quatro espécies em estudo de modo a caracterizar diferenças nas frequências encontradas entre gêneros, espécies, áreas e indivíduos. As ocorrências de poliembria e de aborto em sementes em estágios iniciais de desenvolvimento foram descritas por meio de análises histológicas de sementes coletadas para *Q. multiflora* e *Q. parviflora*. A poliembria é transitória e não funcional, resultando em sementes maduras na sua maioria monoembriônicas. A seleção dos embriões deve acontecer nos estágios mais jovens da embriogênese, logo após a fecundação, podendo ser uma estratégia de compensação reprodutiva, na medida em que seleciona um embrião potencialmente mais apto mediante a morte de outro. Todas as espécies, independente da população, apresentaram aborto de sementes. A variação nas frequências de aborto de sementes das espécies de *Callisthene* e *Qualea* estão muito mais relacionadas com as características intrínsecas da reprodução das espécies do que com a área de ocorrência. O desenvolvimento inicial das sementes indica características histológicas que podem estar relacionadas com o aborto de sementes. A não diferenciação dos tegumentos e inativação da hipóstase sinalizam os primeiros estágios de aborto. A predação pré-dispersão ao contrário, além de diferir entre as espécies, varia também em função da área de ocorrência das espécies e das variações individuais dentro das espécies. Apenas *C. fasciculata* não apresentou nenhuma semente predada. As larvas dos insetos predadores foram vistas histologicamente nas sementes de *Q. parviflora* em estágio jovem, localizadas entre a testa e a camada mais interna do tegmen. Foi observado um padrão de predação diferente entre os gêneros, sendo que nas espécies de *Qualea* insetos foram localizados dentro das sementes, enquanto que em *Callisthene major* foram encontrados predadores fora das sementes. O aborto e a predação das sementes comprometem parte importante da progênie das espécies de Vochysiaceae estudadas.

Palavras-chave: variação populacional, predação pré-dispersão, poliembria não funcional.

## ABSTRACT

CUSTÓDIO, L. N. 2011. Reproductive ecology of species of *Callisthene* and *Qualea* (Vochysiaceae): seed abortion, polyembryony and predation. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG. 88p.

The ability of plants to reproduce and generate fertile siblings apt to establish themselves in the environment is influenced by different factors, some of them intrinsic to their morphophysiology or external biological or physical agents. Hence, the reproductive success of a plant species is directly linked with the progenie and the factors that affect its quantity and quality. The Vochysiaceae is a family widely distributed in the Cerrado biome and is an important group to study from the ecological point of view. The reproductive ecology of four Vochysiaceae species was studied here with a focus on seed production. Factors affecting occurrence and frequency of abortion, seed predation and polyembryony were studied for different populations of *Callisthene fasciculata*, *C. major*, *Qualea multiflora* and *Q. parviflora*. The occurrence of polyembryony, abortion and pre-dispersal predation was quantified for mature seeds collected in different areas in order to characterize differences between genera, species, study areas and individuals. The occurrence of polyembryony and seed abortion was described using histological analysis of seeds in early stages of development of *Q. multiflora* and *Q. parviflora*. Polyembryony was transient and non-functional, resulting in mature seeds mostly monoembryonic. Embryo selection should have occurred in very early stages of embryogenesis, probably soon after fertilization, and polyembryony possibly function as a reproductive compensation strategy, selecting a potentially fitter embryo in detriment of the others. All species and populations presented seed abortion. Seed abortion differences in the studied species of *Callisthene* and *Qualea* were mostly related to intrinsic reproductive features and not with area or other factors. Seed initial growth analysis indicated some histological features, which are related to seed abortion. Undifferentiated teguments and inactivation of the hypostase signal the early stages of seed abortion. In contrast, seed predation not only varied between species, but also between areas and between individuals inside each species. Only *C. fasciculata* did not present seed predation. Larvae of insects were observed during histological analysis of early stages of *Q. parviflora* seed development, located between the testa and internal integument layers. We observed a different pattern of predation between genders, in *Qualea* species of insects were found inside the seeds, while in *Callisthene* major predators were found outside the seed. Abortion and seed predation undertake important part of the progeny of the species studied Vochysiaceae.

Key words: population variation, pre-dispersal predation, non-functional polyembryony.

## INTRODUÇÃO

As sementes são as unidades reprodutivas das espermatófitas e têm a função de dispersão e sobrevivência das plantas sob condições climáticas diversas (Boesewinkel & Bouman 1984; Raven *et al.* 2007; Judd *et al.* 2008). A reprodução por meio de sementes é considerada o método mais complexo e bem sucedido da reprodução das plantas. E aliado à redução dos gametófitos, esporófito desenvolvido e às diversas adaptações morfológicas como cutícula e estômatos, é considerada uma pré-adaptação importante para o sucesso e dominância das Angiospermas (Linkies *et al.* 2010).

Dessa forma, as sementes exercem um papel fundamental na ocupação e estabelecimento das espécies vegetais no ambiente, e podem estar diretamente relacionadas com o tamanho das populações e com a estrutura das comunidades vegetais. Mas ao longo do desenvolvimento, vários fatores podem favorecer ou diminuir a capacidade de produção e a qualidade das sementes.

Fisiologicamente, as sementes são receptores de nutrientes e podem competir entre si pelos fotossintetatos, nutrientes e água, ou ainda pelos fitormônios produzidos pelo fruto, e assim causarem a inibição do crescimento e do desenvolvimento das sementes vizinhas (Lee 1988). Essa condição por si só já pode comprometer o desenvolvimento saudável de todas as sementes produzidas num fruto. Mas a perda ou aborto de sementes pode ainda ter várias causas e é muito comum entre as Angiospermas (Bawa & Webb 1984; Wiens 1984; Arathi *et al.* 1999; Latta 2005).

A baixa conversão de óvulos em sementes maduras é atribuída a diferentes fatores como estresse ambiental, deficiência na polinização e depressão endogâmica (Wiens *et al.* 1987), sistema reprodutivo (Dhar *et al.* 2006), anormalidades na formação de óvulos

(Palser *et al.* 1990; Sedgley & Granger 1996) e carga genética (Wiens *et al.* 1987; Bawa *et al.* 1989; Porcher & Lande 2005).

A produção de sementes está também intimamente relacionada com interação das plantas com os agentes polinizadores, dispersores e predadores (Janzen 1978). Especialmente para as espécies auto-incompatíveis, os polinizadores têm papel crucial no desenvolvimento das sementes, já que são eles que viabilizam a polinização cruzada. A qualidade e a quantidade de grãos de pólen disponíveis para a fertilização podem influenciar na formação e viabilidade das sementes (Gribel & Gibbs 2002; Chacoff *et al.* 2008).

Os predadores de sementes também exercem uma forte pressão seletiva sobre as sementes, ainda dentro dos frutos (predação pré-dispersão), e também após a dispersão no meio (Janzen 1971a; 1978). Vários insetos como coleópteros, lepidópteros e himenópteros podem depositar seus ovos dentro de óvulos e ovários em desenvolvimento e permanecer dentro das sementes ou frutos em desenvolvimento até completarem seus ciclos de vida (Janzen 1970; 1971b; Ehrlén 1996; Crawley 2000). As larvas e imaturos consomem o endosperma e parte dos embriões, comprometendo o desenvolvimento saudável dos embriões e das sementes (Andersen 1988; Janzen 1971a; Pereira *et al.* 2003).

Embora sejam muitos os prejuízos causados pela predação na reprodução das plantas, há de se ressaltar o papel ecológico que as sementes desempenham como item alimentar de vários grupos animais. Os predadores de sementes podem consumir toda produção de sementes em algumas circunstâncias e assim ter uma importante influência no sucesso reprodutivo da planta (Willson 1983; Zhang *et al.* 1997).

Porém, outros fatores que estão ligados à formação das sementes podem contribuir para o sucesso reprodutivo das plantas. Um exemplo é a poliembrionia, que é a ocorrência de mais de um embrião por óvulo ou semente, em qualquer estágio do desenvolvimento

(Maheshwari 1950; Maheshwari & Sachar 1963; Lakshmanan & Ambegaokar 1984; Johri *et al.* 1992).

Apesar de não influir diretamente no desenvolvimento da semente em si, a poliembrionia pode contribuir para a eficiência da reprodução das plantas, na medida em que possibilita a formação de mais de um embrião com potencial de desenvolvimento por semente. Há ainda a possibilidade de um segundo embrião compensar a perda de um primeiro, segundo a idéia de compensação reprodutiva (Porcher & Lange 2005).

No bioma Cerrado, em especial, Vochysiaceae é uma importante representante e aparece como uma das famílias mais frequentes em levantamentos fitossociológicos (Haridassan & Araújo 1988; Ratther *et al.* 1996; Appolinário & Schiavini 2002; Lopes *et al.* 2011). A família Vochysiaceae tem distribuição neotropical e inclui oito gêneros e cerca de 200 espécies. No Brasil, sete gêneros ocorrem na Amazônia e Cerrado do Brasil Central. Espécies arbustivas e arbóreas de *Qualea* Aubl., *Vochysia* (Aubl.) Juss., *Salvertia* A.St.-Hil. e *Callisthene* Mart. estão entre as mais representativas (Souza & Lorenzi 2005).

O sistema reprodutivo de algumas espécies de Vochysiaceae já foi estudado e indica que os gêneros *Callisthene* (Afonso 1994; Santos 1997), *Qualea* (Barbosa 1983; Santos 1997; Oliveira 1998) e *Vochysia* (Oliveira 1991; 1998) apresentam espécies com auto-incompatibilidade, enquanto que apenas *Salvertia convallariodora* A.St. Hil. é autocompatível (Oliveira 1996).

Etapas do desenvolvimento embriológico dessas espécies já foram descritas por alguns autores (Corner 1976; Boesewinkel & Venturelli 1987) e mostram que há diferenças no desenvolvimento dos gametófitos entre os gêneros (Carmo-Oliveira 1998). Nos óvulos de *Salvertia* e *Vochysia* são encontrados apenas um gametófito, enquanto que para os gêneros *Qualea* e *Callisthene* têm-se gametófitos supranumerários originários de

um arquespório múltiplo, o que pode resultar na formação de sementes poliembriônicas (Carmo-Oliveira 1998; Custódio 2008).

Uma característica compartilhada por espécies dos quatro gêneros é o aborto de óvulos e sementes (Carmo-Oliveira 1998). Em *Vochysia cinnamomea* Pohl. e em *Salvertia convallariodora* A.St. Hil. apenas um dos dois óvulos por lóculo se desenvolve em semente, e em *Qualea multiflora* e *Qualea parviflora*, que apresentam três pares de óvulos por lóculo, apenas os basais apresentam gametófitos, enquanto que os apicais e medianos apresentam apenas nucelo e tegumentos (Carmo-Oliveira 1998; Carmo-Oliveira dados não publicados). E mesmo entre as seis sementes basais há aborto seletivo das sementes (Custódio 2008).

As informações acerca do desenvolvimento das sementes de Vochysiaceae ainda são poucas e estudos que investiguem os diferentes fatores que influenciam a formação e viabilidade das sementes podem ser importantes para entender a ocorrência e distribuição dessas espécies no ambiente natural. Os objetivos do presente estudo foram investigar o desenvolvimento das sementes de Vochysiaceae em diferentes etapas, buscando identificar e quantificar a ocorrência de aborto de sementes, predação e poliembrionia.

Essa dissertação foi estruturada em dois capítulos, sendo que o primeiro trata da ocorrência de aborto e predação de sementes maduras de *Callisthene* spp. e *Qualea* spp., e o segundo traz dados acerca da poliembrionia desses gêneros e análises histológicas do aborto de sementes de *Qualea* spp. em estágios iniciais de desenvolvimento.

## CAPÍTULO 1:

Aborto e predação de sementes em espécies  
de *Callisthene* e *Qualea* (Vochysiaceae).

## INTRODUÇÃO

A capacidade das plantas de se reproduzirem e gerarem descendentes férteis aptos ao estabelecimento no meio ambiente sofre influência de diferentes fatores, que podem ser intrínsecos aos parentais ou agentes externos, físicos ou biológicos.

Um fenômeno muito comum na fase reprodutiva das Angiospermas é o aborto, que pode afetar a produção tanto de flores e frutos quanto de sementes (Wiens 1984; Kärkkäinen *et al.* 1999; Latta 2005; Porcher & Lande 2005). Muitas espécies investem numa grande produção de flores e ainda que a maior parte não resulte em frutos, podem representar uma reserva em caso de perda em estresse ambiental, predação ou doença, além de aumentar a disponibilidade de pólen tanto para polinizadores, quanto para seleção genética, e viabilizar um aborto seletivo para melhorar a qualidade dos frutos e sementes (Janzen 1978; Stephenson 1981; Melser & Klinkhamer 2001).

Entre espécies auto-incompatíveis e árvores perenes, o aborto é especialmente comum, representando 50% do número total de óvulos produzidos (Wiens 1984). Uma vez que a planta mãe dispõe de recursos limitados para a produção, proteção e dispersão de suas sementes, são necessárias escolhas entre tamanho, qualidade e quantidade de sementes (Haig & Westoby 1988). Assim, a morte das sementes pode ser resultado do conflito entre planta mãe e progênie na alocação de recursos e da competição entre as sementes (Bawa *et al.* 1989; Uma Shaanker & Ganeshaiah 1997).

Essa redução no número de sementes maduras pode ser causada ainda por estresse ambiental, deficiência na polinização e depressão endogâmica (Wiens *et al.* 1987), sistema reprodutivo (Dhar *et al.* 2006), anormalidades na formação de óvulos (Palser *et al.* 1990; Sedgley & Granger 1996) e carga genética (Wiens *et al.* 1987; Bawa *et al.* 1989; Porcher & Lande 2005).

Diante disso o aborto de sementes de uma espécie pode ser causado e influenciado por uma combinação de fatores morfo-fisiológicos intrínsecos da planta e também por características ambientais e vetores bióticos que interagem na reprodução das plantas. A qualidade no serviço de polinização e o tipo de pólen que fertiliza os óvulos podem ter consequências na formação de sementes viáveis e na seleção pós-zigótica de embriões (Gribel & Gibbs 2002; Ward *et al.* 2005; Chacoff *et al.* 2008; Ghazoul & Satake 2009) podendo resultar em perda de sementes também após a fecundação.

Além de serem alvo de vários processos de seleção e competição, a sobrevivência das sementes é afetada por processos de predação. As sementes acumulam proteínas e sais minerais e são consideradas um potencial item alimentar para vários animais, inclusive insetos (Janzen 1971b; Mattson 1980; Willson 1983; Nascimento 2009). A predação de sementes é classificada por Janzen (1971b; 1978) temporalmente em dois tipos, um processo se dá nas sementes ainda localizadas na planta-mãe, chamado pré-dispersão, e o segundo acontece após a dispersão, podendo ser realizado por insetos e animais de maior porte como aves e mamíferos.

A predação de sementes pré-dispersão é comumente realizada por insetos, e representa uma pressão negativa forte na sobrevivência das plantas, podendo gerar 80% da mortalidade entre as sementes produzidas em ambientes naturais e cultivados (Andersen 1988; Janzen 1970; 1971a; Zhang *et al.* 1997). Entre os principais grupos de insetos predadores estão as larvas e imaturos de Diptera, Coleoptera, Hymenoptera e Lepidoptera (Janzen 1970; 1971b; Ehrlén 1996; Brandão 1999; Crawley 2000; Spironello *et al.* 2004; Nascimento 2009; Tuda *et al.* 2009). Geralmente, as fêmeas adultas depositam seus ovos no interior dos ovários ou óvulos em desenvolvimento, e as larvas e imaturos se desenvolvem dentro das sementes consumindo parte do endosperma e também do próprio

embrião, até que haja a deiscência do fruto e dispersão das sementes, quando os adultos são liberados (Ehrlén 1996; Barreto *et al.* 1999; Pereira *et al.* 2003).

Ainda que a predação cause, a princípio, prejuízos no investimento em reprodução da espécie hospedeira, essa interação animal-planta, pode resultar num serviço ambiental importante, na medida em que regula a ocupação do meio, favorecendo o estabelecimento de espécies com menor capacidade competitiva. Assim, alguns autores acreditam que a predação pode contribuir para a diversidade das plantas no ambiente (Janzen 1970; Connell 1978; Burkey 1994; Beckage & Clark 2005).

A literatura acerca da ecologia reprodutiva e populacional remete a uma ampla ocorrência tanto de aborto quanto de predação de frutos e sementes entre as espécies vegetais já estudadas (Janzen 1971a,b ; Bradford & Smith 1977; Garcia *et al.* 2000; Leimu *et al.* 2002, Ghazoul & Satake 2009). Uma das discussões importantes a esse respeito é a estratégia adotada por algumas espécies vegetais de aumentar a produção de sementes para garantir a sobrevivência de parte da progênie diante do processo de predação. É a chamada saciação do predador, na qual a planta investe na produção de um maior número de sementes que ultrapasse a capacidade de consumo do predador (Janzen 1969; 1978; Souza *et al.* 2007; Sari & Ribeiro-Costa 2005; Oliveira *et al.* 2007). Existe a tendência dos predadores de sementes serem mais especializados e diante disso, podem responder a alterações na planta, como o número, tamanho e níveis de nutrientes das sementes (Willson 1983; Tamura & Hiura 1998).

Outros trabalhos também se preocupam em avaliar o tamanho da progênie e/ou a ocorrência de predação para uma dada espécie em diferentes populações, buscando ampliar a amostragem e entender tendências ou variações nas frequências desses processos (Bradford & Smith 1977; Ehrlén 1996; Pizo 1997; Crawley 2000; García *et al.* 2000; 2001;

Steffan-Dewenter *et al.* 2001; Leimu *et al.* 2002; Baldissera & Ganade 2004; Marino *et al.* 2005; Figueiredo *et al.* 2008).

No Cerrado, a família Vochysiaceae tem sua representatividade ressaltada em trabalhos de fitossociologia, mostrando que as espécies dessa família, principalmente do gênero *Qualea*, aparecem entre as mais importantes e comuns (Haridassan & Araújo 1988; Ratter *et al.* 1996, Appolinário & Schiavini 2002; Lopes *et al.* 2011). Estudos prévios com espécies dessa família as descrevem com auto-incompatibilidade de ação tardia, presença de aborto de flores, frutos e também de sementes e desenvolvimento de mais de um embrião por semente a partir de um arquespório múltiplo (Barbosa 1983; Afonso 1994; Santos 1997; Carmo-Oliveira 1998; Oliveira 1998; Custódio 2008). Mas não fica claro se as características do processo reprodutivo podem ajudar a explicar o sucesso ecológico das espécies da família.

Nesse sentido, o objetivo do presente trabalho foi quantificar e comparar a ocorrência de aborto e predação de sementes de espécies de *Callisthene* e *Qualea* (Vochysiaceae) em diferentes populações, e avaliar a possível interação entre esses fatores e seus efeitos sobre a capacidade reprodutiva das espécies.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Espécies estudadas

A ocorrência de abortos e predação pré-dispersão de sementes em Vochysiaceae foi estudada para as espécies *Callisthene fasciculata* Mart., *Callisthene major* Mart., *Qualea*

*multiflora* Mart. e *Qualea parviflora* Mart., cujas principais características são descritas em seguida e ilustradas nas Figuras 1 e 2.

*Callisthene fasciculata* Mart. (Figuras 1A-D)

A espécie *C. fasciculata* tem porte arbóreo (5 a 8 metros) e ocorre em áreas de solo raso com afloramentos basálticos ricos em nutrientes e vegetação do tipo mata decídua. Apresenta floração rápida entre os meses de setembro e outubro, quando também há a dispersão das sementes desenvolvidas ao longo do ano anterior. As flores são individuais e apresentam uma única pétala amarela com guias de néctar em vermelho e também um único estame. O cálice é verde, e a sépala maior forma um cálcar com produção e armazenamento de néctar. O ovário é súpero, trilocular e desenvolve dois óvulos por lóculo. A polinização é feita por abelhas grandes e em relação ao sistema reprodutivo são auto-incompatíveis. Os frutos são do tipo cápsula loculicida e se tornam maduros um ano após a floração (Santos 1997).

*Callisthene major* Mart. (Figuras 1E-H)

*Callisthene major* também é uma árvore de grande porte, e ocorre em cerradões e florestas do bioma Cerrado. A brotação de folhas novas e uma floração rápida acontecem entre agosto e setembro. As flores se desenvolvem em grupos de duas ou três nas axilas das pequenas folhas opostas. E apresentam cálcar formado pelo cálice e uma única pétala de coloração branca e guia de néctar amarelo. Como em *C. fasciculata*, os ovários súperos são triloculares com dois óvulos em cada lóculo. A polinização cruzada é necessária para a formação dos frutos e é feita por abelhas pequenas como *Apis mellifera*. O amadurecimento dos frutos acontece ao longo de um ano e as sementes são dispersas pelo vento (Afonso 1994; Carmo-Oliveira 1998).

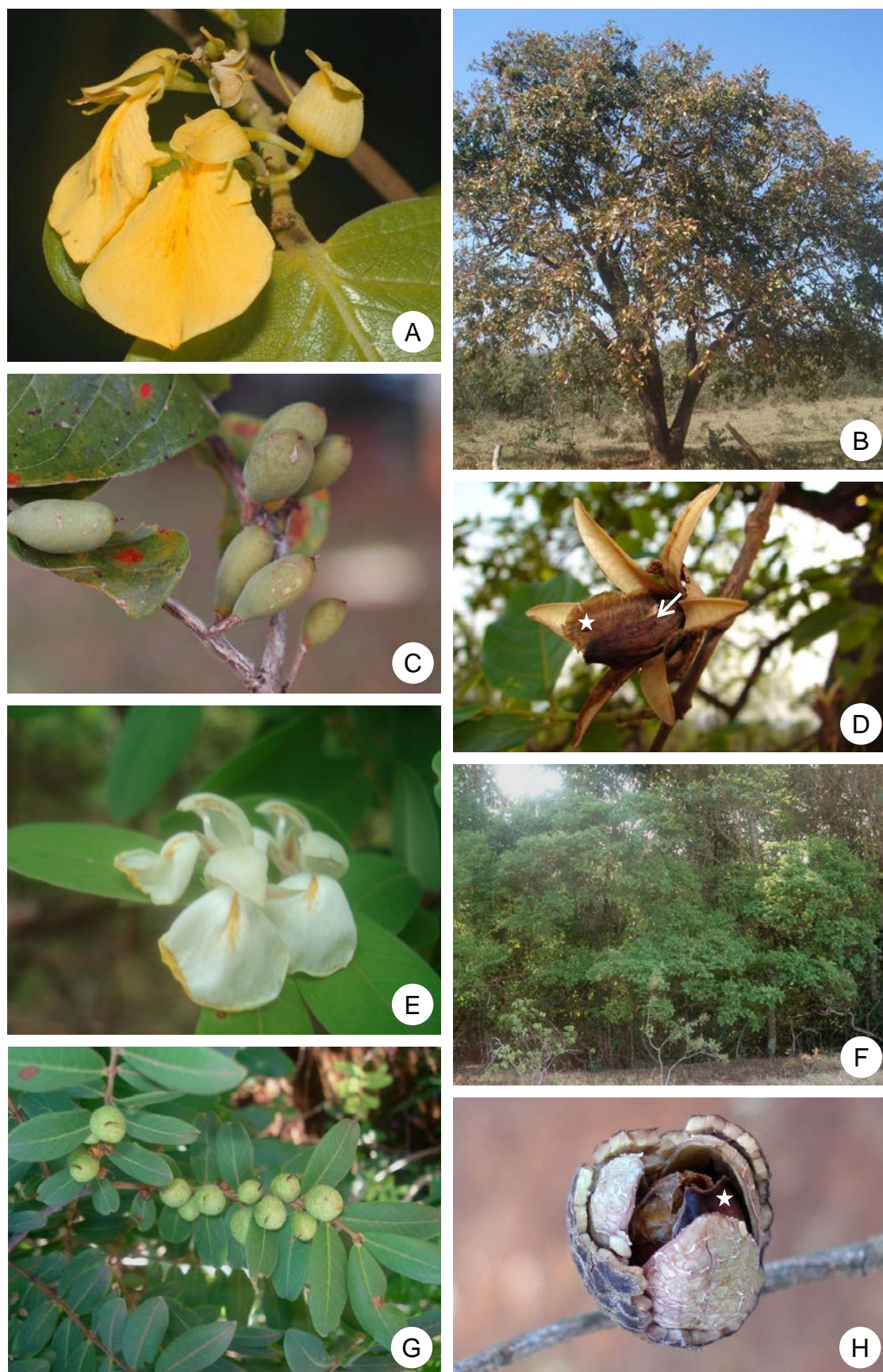


Figura 1. Inflorescências, hábitos e frutos das espécies de *Callisthene* estudadas. A-D. *Callisthene fasciculata*. E-H. *Callisthene major*. A. Flores com única pétala e cálice gamossépalo ambos amarelos. B. Indivíduo em período que antecede a dispersão. C. Frutos bem desenvolvidos. D. Deiscência total do fruto e dispersão de pelo menos uma semente desenvolvida (estrela) e sementes abortadas (seta). E. Flores. F. Vários ramos da árvore crescendo sobre as plantas da borda do fragmento. G. Frutos em desenvolvimento ainda com pericarpo de coloração verde. H. Detalhe de um fruto maduro em deiscência mostrando uma semente desenvolvida (estrela). Fotos A e D: Paulo Eugênio A. M. de Oliveira.

*Qualea multiflora* Mart. (Figuras 2A-D)

*Qualea multiflora* é um arbusto com cerca de dois a seis metros de altura e ocorre em áreas de cerrado sentido restrito no Brasil Central. A espécie apresenta folhas pilosas e opostas, nectários extraflorais e tronco liso acinzentado. Sua floração se dá entre os meses de outubro e fevereiro, e é precedida pela dispersão das sementes em setembro. As flores são reunidas em inflorescências terminais e apresentam única pétala de cor branca com guias de néctar alaranjadas com pontos em vermelho na sua abertura, e após um dia, sua coloração se torna amarelada. Apresenta um único estame e ovário súpero trilocular com desenvolvimento inicial de seis óvulos por lóculo. Também já foi descrita como auto-incompatível, com sistema tardio de reconhecimento dos tubos polínicos. *Qualea multiflora* é polinizada por grandes abelhas como *Xylocopa* e *Centris* e os frutos são cápsulas loculicidas (Barbosa 1983; Oliveira 1998).

*Qualea parviflora* Mart. (Figuras 2E-H)

Os indivíduos de *Q. parviflora* têm habito arbóreo, com até oito metros de altura e ocorrência ampla em fragmentos com formações de cerrado sentido restrito. As folhas são verticiladas e ocorrem em número de três, com presença de nectários na base dos pecíolos. A produção de inflorescências axilares se dá de setembro a dezembro. As flores são delicadas, com única pétala lilás e guia de néctar branca, e cálice formando o cálcio. É auto-incompatível e polinizada por abelhas de probóscide longa, mas já foi visto que tubos polínicos de autopolinização podem também crescer até o ovário. Assim como em *Q. multiflora*, apresenta estame único e ovário súpero e trilocular com seis óvulos por lóculo. Os frutos do tipo cápsula loculicida dispersam apenas duas sementes aladas por lóculo um ano depois da floração (Barbosa 1983; Santos 1997; Oliveira 1998).

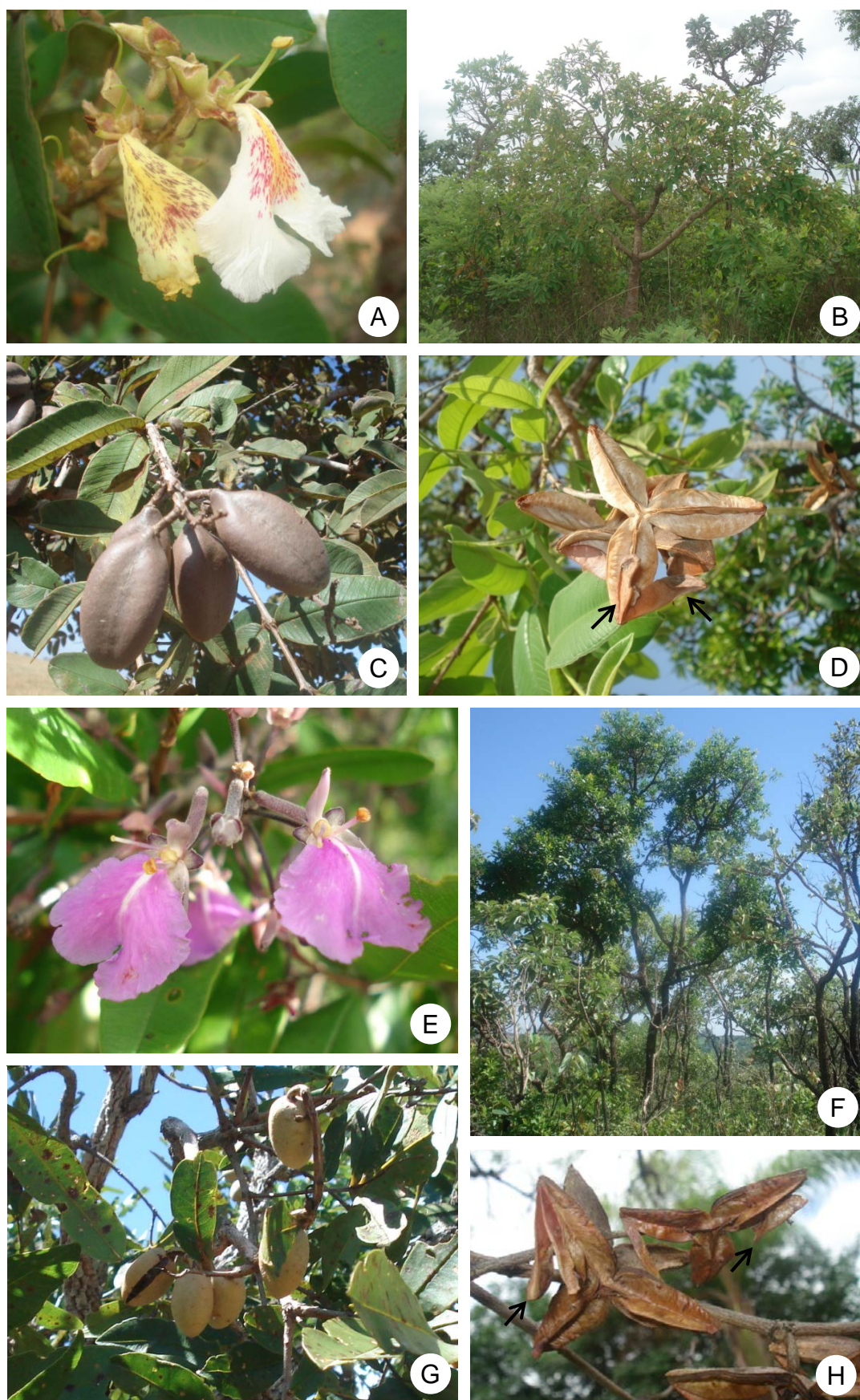


Figura 2. Inflorescências, hábitos e frutos das espécies de *Qualea* estudadas. A-D. *Qualea multiflora*. E-H. *Qualea parviflora*. A. Inflorescência terminal evidenciando a mudança de coloração da pétala um dia após a antese. B. Subarbusto em período de floração. C. Frutos bem desenvolvidos. D. Deiscência do fruto e dispersão de sementes (setas). E. Inflorescência. F. Árvore no final de período de rebrota das folhas. G. Frutos em desenvolvimento. H. Frutos totalmente abertos e dispersão de sementes (setas), algumas sementes estavam predadas.

## Áreas de estudo

As coletas de frutos das quatro espécies foram realizadas em sete diferentes áreas: reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), área circundante da represa de Capim Branco II, reserva da Estação Ecológica do Panga (EEPanga), Fazenda Experimental do Glória, Fazenda Limoeiro, Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN), e no Parque Nacional da Serra da Canastra.

A reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia - CCPIU (18°59' S e 48°18' W) está localizada a 8 km do centro da cidade de Uberlândia, MG (Figuras 3A e 3B). Abrange uma área de 127 ha que são protegidos sob a forma de Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN). Entre as formações vegetacionais destacam-se o cerrado sentido restrito, com ocorrência também de veredas, áreas de mata e campo sujo (Appolinário 1995). As coletas de frutos maduros de *Qualea multiflora* e *Qualea parviflora* foram feitas em área de cerrado sentido restrito ao longo da estrada que corta a reserva.

A área de coleta próxima à represa de Capim Branco II (18°35' S e 48°24' W) localiza-se na rodovia MG 223 - Km 131, entre as cidades de Araguari e Tupaciguara, MG. Trata-se de um fragmento de mata semi-decídua que ocorre em declive com plantação de café e pasto no entorno. Os frutos de *Callisthene fasciculata* foram coletados numa população na área de mata semi-decídua, enquanto as coletas de *Q. multiflora* se restringiram a alguns indivíduos remanescentes localizados entre a plantação e o pasto (Figuras 3E-3H).

A Estação Ecológica do Panga - EEPanga (19°10' S e 48°23' W) compreende uma área de 409,5 ha e se localiza a 30 km da cidade de Uberlândia, MG (Figuras 3C e 3D). A EEPanga até 1984 era uma fazenda que possuía como principal atividade a agropecuária.

No ano seguinte foi comprada pela Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e tornou-se uma área de preservação ambiental e, desde então, a vegetação local vem se reconstituindo naturalmente, sendo registrada como RPPN pelo IBAMA (Moreno *et al.* 2008; Cardoso *et al.* 2009). Nela são encontrados diferentes fitofisionomias típicas de Cerrado, como as formações florestais mata mesofítica e cerradão, as savânicas cerrado sentido restrito e as campestres como campo cujo, úmidos e veredas (Schiavini & Araújo 1989). Nessa área foram coletados frutos de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* no cerrado sentido restrito localizado próximo à sede da reserva.

A Fazenda Experimental do G lória (18°56' S e 48°12' W) é propriedade da Universidade Federal de Uberlândia. Está localizada a 12 km da cidade de Uberlândia, MG e compreende uma área total de 685 ha destinada a atividades experimentais agrícolas e pecuárias da UFU (Haridasan & Araújo 2005; Pascoli 2005). Os fragmentos de vegetação nativa também são objeto de pesquisa, em especial a mata mesófila semi decídua de 30 ha, de onde foram coletados frutos de *Callisthene major* (Figuras 3I e 3J).

A Fazenda do Limoeiro (18°33' S e 48°28' W) é uma propriedade particular que se localiza a 35 km do perímetro urbano, na rodovia MG 223 entre os municípios de Araguari e Tupaciguara, MG (Figuras 3K e 3L). Compreende um fragmento de Cerrado com cerca de 3 ha com ocorrência de cerrado sentido restrito, cerradão e mata decídua em solo com afloramentos basálticos (Santos 1997). Nessa última fisionomia foram amostradas as espécies *C. fasciculata* e *Q. parviflora*.

O Parque Estadual da Serra de Caldas Novas - PESCAN (17°46' S e 48°40' W) está situado a 1.043 metros de altitude e localiza-se entre as cidades de Caldas Novas e Rio Quente, Goiás. Possui uma área de 12.500 ha em formato elíptico (Figuras 3M e 3N) com um topo plano e grandes encostas com formações vegetacionais bem preservadas como cerrado sentido restrito, cerradão, campo sujo e rupestre, mata de galeria e vereda

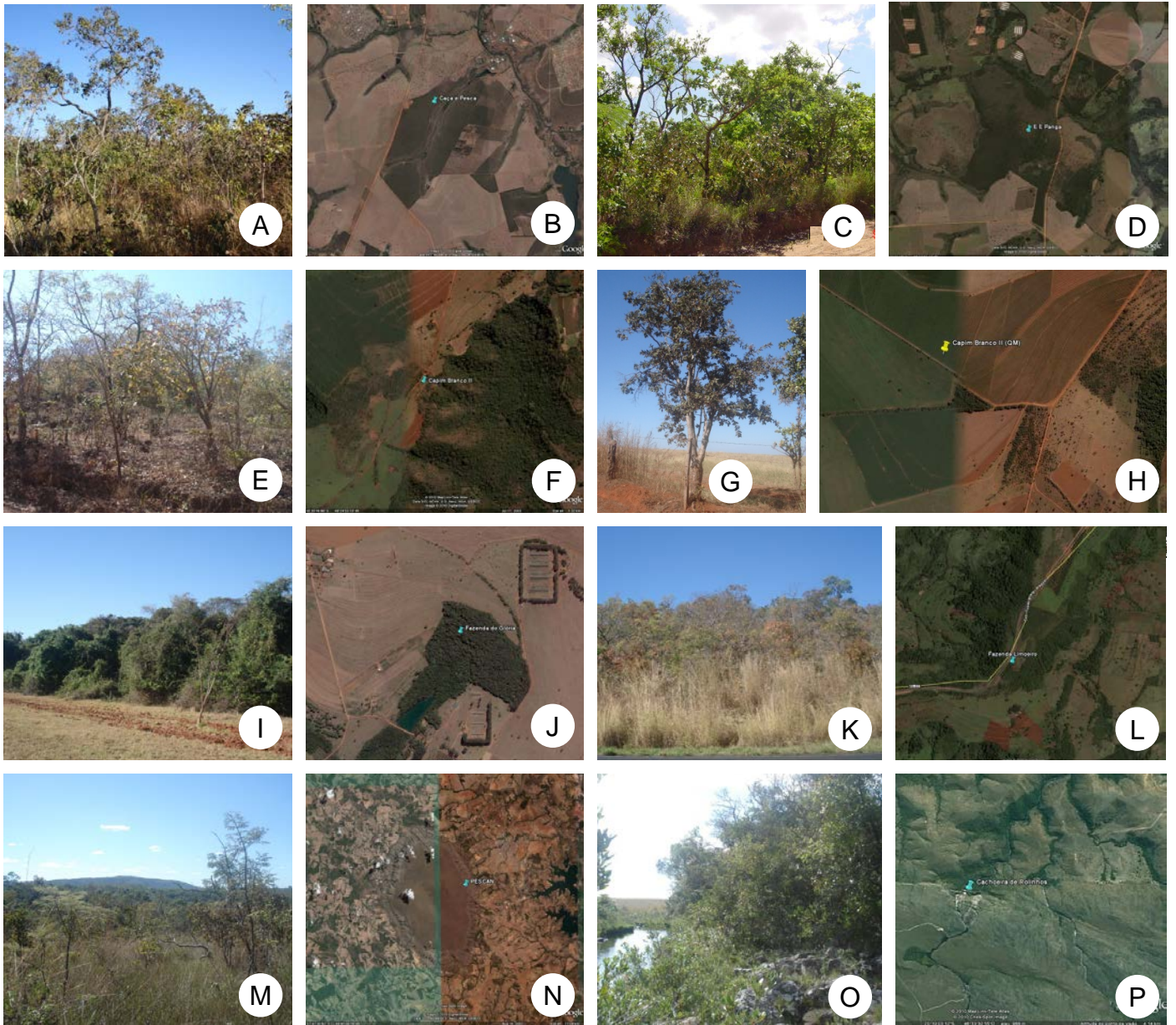


Figura 3. Vista geral e fotografia de satélite de cada área de coleta de frutos. A-B. Fazenda Limoeiro. C-D. Fazenda Experimental do Glória. E-F. Capim Branco II – população de *C. fasciculata*. G-H Capim Branco II – indivíduo de *Q. multiflora*. I-J. Reserva do Clube Caça e Pesca Itororó (CCPIU). K-L. Serra da Canastra – Cachoeira de Rolinhos. M-N. Estação Ecológica do Panga (EEPanga). O-P. Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (PESCAN). B,D,F,H,J,L,N,P. Imagens captadas através do aplicativo do Google Earth ©.

(Almeida & Sarmiento 1998; Lopes *et al.* 2011). Os frutos de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* foram coletados na área de cerrado sentido restrito no platô da reserva.

O Parque Nacional da Serra da Canastra (20°10' S e 46°33' W) está localizado a sudoeste de Minas Gerais, entre os limites das cidades de Delfinópolis, São Roque de Minas e Sacramento. É a segunda maior unidade de conservação do estado, representando uma área total de 71.525 ha com ocorrência de florestas mesófilas de encosta, capões, cerradão, cerrado, campo cerrado, limpo e rupestre (IBDF 1981; Romero & Nakajima 1999). A área específica de coleta de *C. major* foi na mata de encosta da Cachoeira dos Rolinhos localizada a nordeste do parque (Figuras 3O e 3P).

O material testemunho das espécies ocorrentes em cada área foi depositado no Herbarium Uberlandense – HUFU, Uberlândia, MG, sob a seguinte numeração: *Callisthene fasciculata* (HUFU 55467-Capim Branco II; HUFU 55466-Fazenda Limoeiro), *Callisthene major* (HUFU 45808-Fazenda do Glória; HUFU 55470-Serra da Canastra), *Qualea multiflora* (HUFU 44918-CCPIU; HUFU 55469-Capim Branco II; HUFU 55468-PESCAN) e *Qualea parviflora* (HUFU 44919-CCPIU; HUFU 55464-Fazenda Limoeiro; HUFU 55465-PESCAN).

### **Amostragem de aborto e predação de sementes**

A coleta de frutos foi realizada entre os meses de julho e agosto de 2009. Ainda que a maturação dos frutos não estivesse completa para todas as espécies, esse período foi escolhido por anteceder a deiscência dos frutos e consequente dispersão das sementes. Os frutos desenvolvidos de cada espécie foram coletados de diferentes indivíduos em cada área e acondicionados em sacos de papel. Em virtude do grande volume de frutos coletados, parte deles foi congelada em freezer para posterior análise.

Para cada fruto, as sementes foram contadas e caracterizadas morfolologicamente em sementes com embrião e sementes sem embrião, que indica a ocorrência de aborto. As sementes com embrião foram armazenadas em etanol 70%.

Apesar dos ovários das espécies de *Qualea* apresentarem três pares de óvulos iniciando o desenvolvimento, apenas o par basal de cada lóculo, totalizando seis óvulos por ovário, pode desenvolver embriões. Já as duas espécies de *Callisthene* apresentam dois óvulos por lóculo, resultando em seis óvulos por ovário e todos podem se desenvolver em sementes formar embriões. Assim, as frequências de aborto de sementes para ambos os gêneros foram resultado do número de sementes sem embrião em relação às seis sementes que potencialmente podem se desenvolver. Essa frequência foi obtida por unidade de fruto, para fins de comparação, e também para cada área, observando-se o número total de sementes sem embrião de todos os frutos coletados numa área.

A presença de predadores e/ou sinais de predação nos frutos foi avaliada durante a dissecação dos frutos. Além disso, para verificar a presença de predadores dentro das sementes com embrião, estas foram dissecadas sob estereomicroscópio. A presença de insetos predadores foi contabilizada por fruto. Exemplares dos insetos encontrados foram mantidos em etanol 70% para posterior identificação. Sementes abortadas e com embrião, sementes predadas e espécimes de insetos encontrados nos frutos e sementes foram fotografados sob estereomicroscópio com máquina digital Sony W70 acoplada.

### **Análises estatísticas**

Para comparar as frequências de sementes abortadas e predadas de uma espécie entre áreas e indivíduos dentro de área, foi usado o teste de análise de variâncias aninhado (*nested ANOVA*) através dos programas SISVAR (Ferreira 2008) e SAEG (Ribeiro Júnior

2001). Foi usado o mesmo teste para analisar as diferenças na frequência de sementes abortadas e predadas entre *Callisthene fasciculata*, *C. major*, *Qualea multiflora*, *Q. parviflora*, seguido do teste de Tukey para comparações *a posteriori*, e entre os gêneros.

Para verificar diferenças nas frequências de sementes abortadas e predadas entre as espécies *Qualea multiflora* e *Qualea parviflora* que co-ocorrem em três áreas amostradas, foi feito o teste ANOVA de dois fatores através do programa Systat 10.2 (SYSTAT Software Inc. 2002). Nesse teste os fatores foram espécie e área, e as variáveis dependentes foram frequência de aborto e frequência de predação de sementes.

Para verificar se existe correlação entre as frequências de predação de sementes e de sementes com embrião por unidade de fruto, foram feitos testes de correlação de Spearman no programa Systat 10.2 (SYSTAT Software Inc. 2002) para as populações de *Qualea* spp.

## RESULTADOS

### Caracterização morfológica das sementes

A contagem das sementes com e sem embrião foi feita por unidade de fruto a partir das características morfológicas específicas das mesmas, e variou especialmente entre os dois gêneros.

Em *Callisthene fasciculata*, as sementes com e sem embrião apresentaram tamanhos muito diferentes, sendo as sementes com embrião maiores em comprimento, largura e volume. As sementes sem embrião foram estreitas, escurecidas e as gomas apresentaram o início da formação da ala (Figuras 4A,B). De maneira semelhante, para *C.*

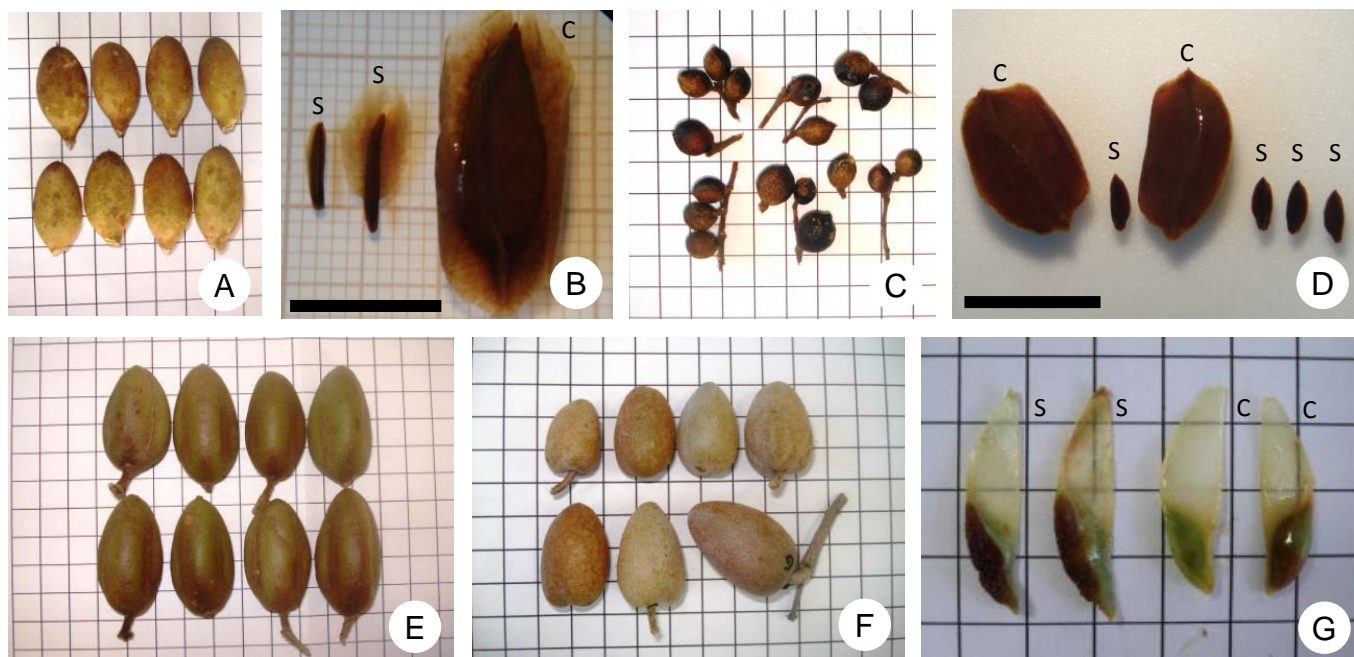


Figura 4. A, C, E, F. Aspecto dos frutos e sementes coletados das quatro espécies. B, D, G. Diferenças morfológicas entre as sementes com embrião (c) e sementes sem embrião (s). A-B. *Callisthene fasciculata*. C-D. Todas as sementes de um mesmo fruto de *C. major*. E. *Qualea multiflora*. F-G. *Q. parviflora*. Barras e quadriculado: 1cm.

*major* foram encontradas diferenças entre os tamanhos das sementes, as quais também eram maiores e com desenvolvimento de ala apenas na presença de embrião (Figuras 4C,D).

Por outro lado, as sementes de *Qualea* spp. não apresentaram muitas diferenças de tamanho e volume quando da presença ou ausência de embrião, sendo que em ambos tipos de semente houve o desenvolvimento de ala (Figuras 4E-4G). A diferenciação ficou por conta da parte basal das sementes, na qual as sementes com embrião se caracterizaram pela presença de tegumentos seminais, endosperma e embrião, e as sementes sem embrião apresentaram apenas uma massa resinosa condensada sem diferenciação de camadas de tecidos.

### **Frequência de sementes abortadas**

#### *Comparações entre populações*

Em todas as populações amostradas para as quatro espécies foi verificada a ocorrência de aborto de sementes, ou seja, desenvolvimento de sementes sem embriões. Os resultados encontram-se sumarizados na Figura 5 e Tabela 1. O gênero *Callisthene* apresentou mais sementes abortadas em comparação com *Qualea*. As frequências de aborto das diferentes áreas e espécies variaram entre 22,31% em *Qualea multiflora* e 68,24% em *Callisthene fasciculata*.

Para *C. fasciculata* foram encontradas as frequências mais altas de aborto de sementes (Figura 5), com diferença significativa entre as duas áreas (Tabela 1). *Callisthene major* também apresentou altas taxas de aborto (Figura 5), mas elas não diferiram entre áreas (Tabela 1).

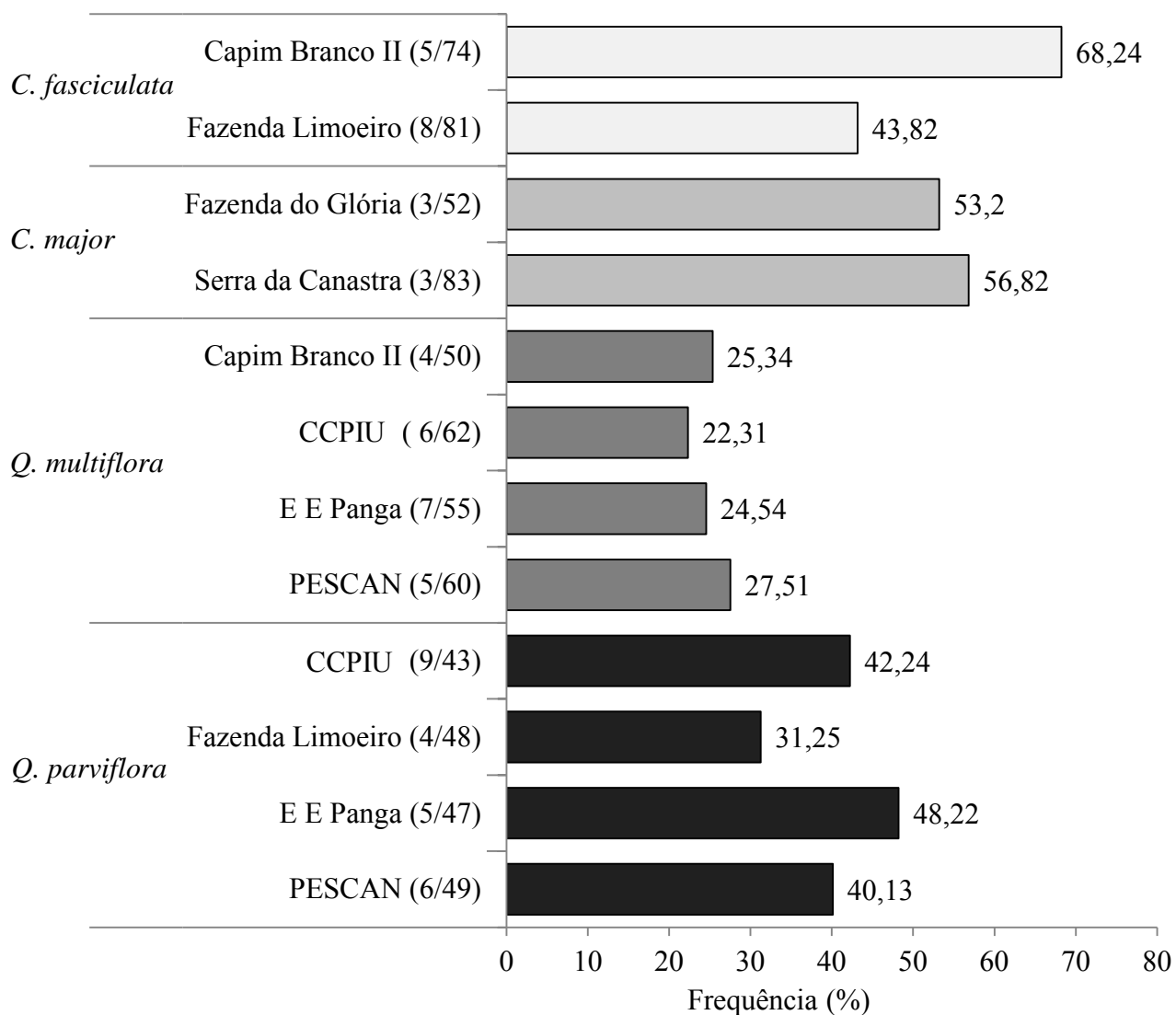


Figura 5. Frequências (%) da ocorrência de aborto de sementes nas diferentes populações por espécie amostrada (número de indivíduos amostrados por área/ número total de frutos analisados). Porcentagem de sementes abortadas por área = nº total de sementes sem embrião/ nº total de óvulos x 100.

Tabela 1: Diferenças entre as frequências de sementes abortadas para quatro espécies de Vochysiaceae. Valores das ANOVAs aninhadas com área e indivíduo dentro de área como fatores e a frequência de sementes abortadas por espécie como variável dependente. Os graus de liberdade (GL), somas dos quadrados (SQ), valor de F, índices de significância (p) e as porcentagens da variância explicadas pelos fatores são mostrados.

Espécie	Fatores	GL	SQ	F	p	% variação
<i>Callisthene fasciculata</i>	Área	1	2,285	72,656	< 0,001	39,62
	Indivíduo (Área)	11	1,664	4,810	< 0,001	14,86
	Erro	142	4,467			
<i>Callisthene major</i>	Área	1	0,042	1,678	0,198	0,94
	Indivíduo (Área)	4	0,106	1,056	0,381	0,27
	Erro	129	3,221			
<i>Qualea multiflora</i>	Área	3	0,083	0,847	0,469	0,00
	Indivíduo (Área)	18	1,406	2,389	< 0,001	12,27
	Erro	205	6,703			
<i>Qualea parviflora</i>	Área	3	0,700	8,003	< 0,001	1,89
	Indivíduo (Área)	20	3,164	5,425	< 0,001	36,51
	Erro	163	4,753			

Em *Q. multiflora* foram observados os menores índices de aborto, em torno de 20% de todas as sementes não apresentaram embrião e não houve diferença entre as áreas (Figura 5 e Tabela 1). Já *Q. parviflora* apresentou valores maiores, entre 31,25 e 48,22%. E as diferenças entre áreas e entre indivíduos dentro de cada área foram significativas (Figura 5 e Tabela 1). O teste *a posteriori* de Tukey mostrou que apenas a área da Fazenda Limoeiro diferiu das outras, que apresentaram frequências próximas.

Em relação a *C. fasciculata* (Figura 6A), a metade dos frutos analisados (51,35%) apresentou cinco sementes sem embrião em Capim Branco II. Já na Fazenda Limoeiro, essa tendência não foi percebida, e as quantidades de sementes sem embrião encontradas nos frutos variaram em maior número entre duas, três e quatro por fruto.

Em *C. major* os perfis de distribuição de sementes sem embrião por fruto pareceram seguir o mesmo gradiente em ambas as populações (Figura 6B). A maioria dos frutos apresentou três e quatro abortos por fruto (74,70% na Serra da Canastra e 82,70% na Fazenda do Glória). Para o gênero *Callisthene*, e considerando as populações para cada espécie em conjunto, destaca-se ainda um número muito baixo de frutos com ausência total de aborto de semente, sendo cinco frutos em *C. fasciculata* e apenas um em *C. major*.

*Qualea multiflora* apresentou uma maior quantidade de frutos com poucas sementes abortadas (Figura 7A) em todas as populações amostradas. E somando-se os frutos de todas as áreas, 21,59% dos frutos de *Q. multiflora* não apresentaram aborto de sementes.

Em *Q. parviflora*, a quantidade de sementes abortadas por fruto variou muito e também entre as populações, não apresentando uma tendência no perfil da frequência do aborto.

#### *Comparações entre espécies e gêneros*

Na comparação entre as frequências de aborto totais de cada espécie, levando-se em consideração as diferenças individuais e populacionais, obteve-se que a ocorrência de aborto difere significativamente entre as quatro espécies (Tabela 2). Houve também diferença entre áreas e entre os indivíduos dentro das áreas, porém o fator espécie parece ter mais influência que os demais fatores sobre a variação dessas frequências, correspondendo a 32,02%.

A quantidade de sementes sem embrião em *C. fasciculata* e *C. major* são as mais altas e não diferiram entre si, enquanto que a diferença entre elas e as espécies de *Qualea* é significativa. *Qualea multiflora* e *Q. parviflora* diferiram significativamente quanto ao aborto de sementes.

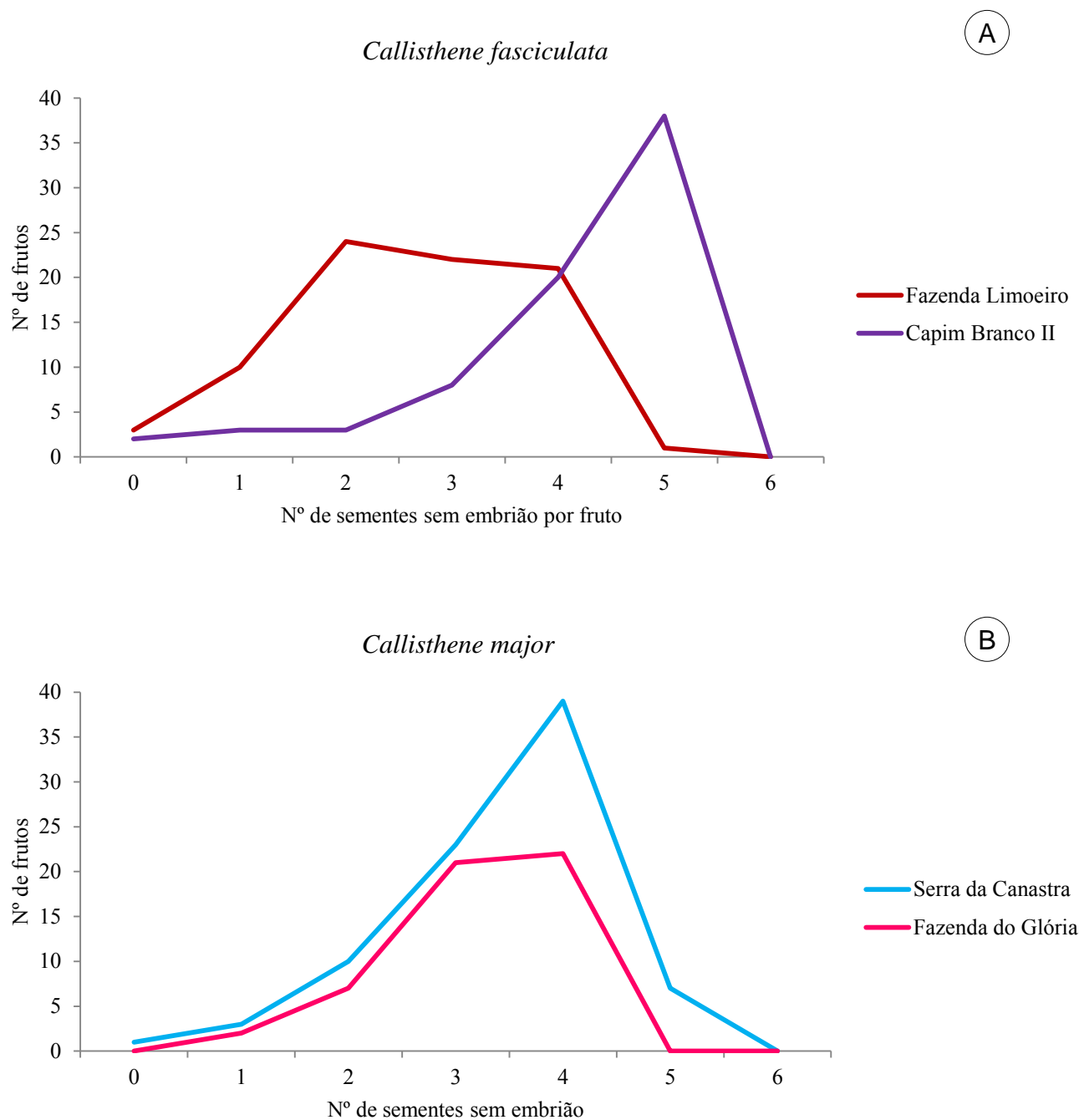


Figura 6. Número de frutos em função do número de sementes sem embrião dentro do fruto para cada área das espécie de *Callisthene* spp.

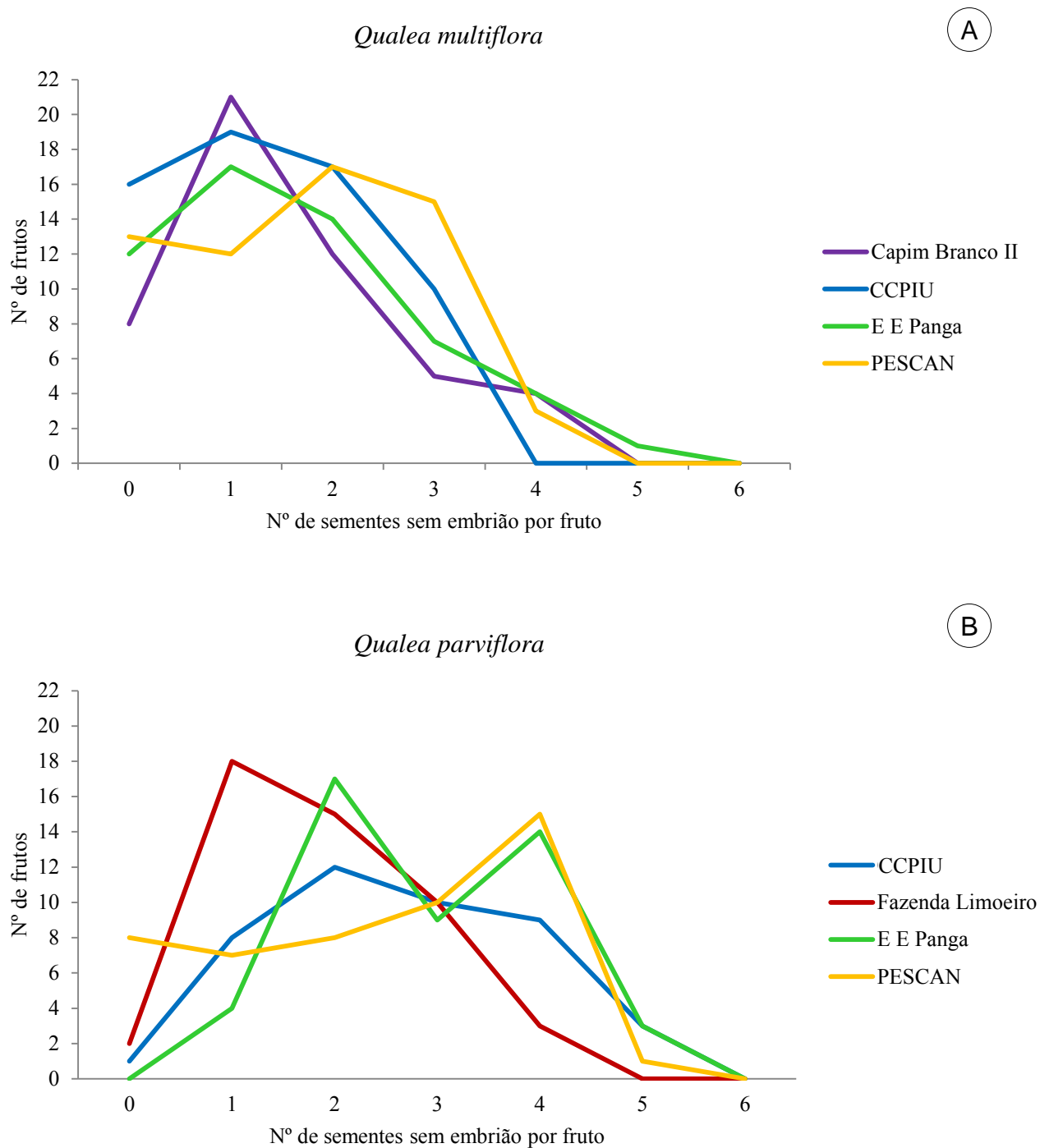


Figura 7. Número de frutos em função do número de sementes sem embrião dentro do fruto para cada área das espécie de *Qualea* spp.

Tabela 2: Diferenças entre as frequências de aborto de sementes entre as quatro espécies e entre os gêneros *Callisthene* e *Qualea*. Valores de ANOVAs aninhadas com gênero, espécie, espécie dentro de gênero, área dentro de espécie e indivíduo dentro de área como fatores. Os graus de liberdade (GL), somas dos quadrados (SQ), valor de F, índices de significância (p) e as porcentagens da variância explicadas pelos fatores estão representados.

	Fatores	GL	SQ	F	p	% variação
Espécies	Espécie	3	11,943	136,630	< 0,001	32,02
	Área (Espécie)	8	3,110	13,345	< 0,001	6,88
	Indivíduo (Área)	24	6,022	8,612	< 0,001	13,89
	Erro	668	19,463			
Gêneros	Gênero	1	9,482	356,670	< 0,001	33,68
	Espécie (Gênero)	2	2,460	46,271	< 0,001	6,26
	Área (Espécie)	6	4,761	29,847	< 0,001	6,08
	Indivíduo (Área)	24	6,022	9,438	< 0,005	12,28
	Erro	670	17,812			

As diferenças entre os dois gêneros são significativas para todos os fatores analisados (Tabela 2). E o fator gênero também exerce importante influência sobre a frequência de aborto de sementes, o que equivale a 33,68%.

As porcentagens de variância nas frequências de aborto entre espécies e gêneros explicadas por cada fator estudado indicam que gênero e espécie são mais importantes na diferença das frequências dos abortos. E apesar da frequência de aborto ser diferente entre áreas, a variação individual parece ser mais importante.

### **Caracterização das sementes predadas**

Os grupos de insetos predadores encontrados nos frutos e sementes variou entre espécies. Diferentes formas de predação foram observadas para os gêneros *Callisthene* e

*Qualea*. Apesar de não ter sido possível identificar morfoespécies, o comportamento dos insetos predadores foi comum dentro de cada grande grupo encontrado.

Não foram encontradas sementes predadas nos frutos de *Callisthene fasciculata*. Em *C. major* os insetos predadores foram encontrados dentro dos frutos, mas fora das sementes. Os exemplares adultos de Curculionidae (Coleoptera) (Figura 8) predam as sementes com embrião perfurando os tegumentos para acessar os embriões formados. Dessa forma, todas as sementes com embrião desenvolvidas nos frutos de *C. major* estavam comprometidas com a presença desses predadores.

Já em *Qualea* spp. os predadores foram encontrados apenas dentro das sementes, causando danos aos embriões em fase final de desenvolvimento (Figura 9). Diferentes estágios de insetos Chrysomelidae (Coleoptera) e Hymenoptera (Figura 10) foram encontrados dentro das sementes com presença dos embriões no estágio cotiledonar. A presença dos imaturos e adultos de ambos os grupos indica que os insetos completam seu desenvolvimento dentro das sementes, consumindo os embriões quando estes já estão em estágio avançado de crescimento, até que os frutos sejam abertos completamente e as sementes dispersadas. A presença de Chrysomelidae (Coleoptera) foi bastante frequente em relação aos Hymenoptera.

### **Frequência de sementes predadas**

#### *Comparações entre populações*

*Callisthene fasciculata* não apresentou nenhuma semente predada nas duas áreas de coleta (Figura 11). *Callisthene major* e *Qualea multiflora* tiveram populações com predação e outras com total ausência dessa interação (Figura 11). Enquanto que em todas

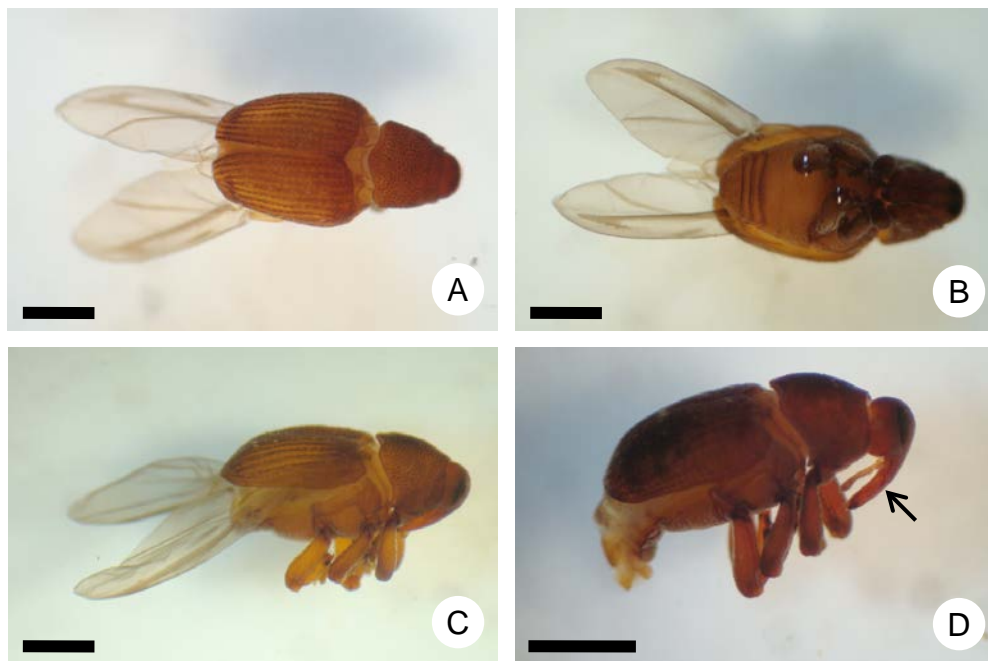


Figura 8. A-D Exemplares dos insetos da família Curculionidae (Coleoptera) encontrados nos frutos de *C. major* da população da Serra da Canastra. A. Aspecto dorsal. B. Vista Ventral. C. Vista lateral. D. Detalhe da projeção da cabeça chamada rostro (seta), onde se localizam as peças bucais. Barras: 1mm.

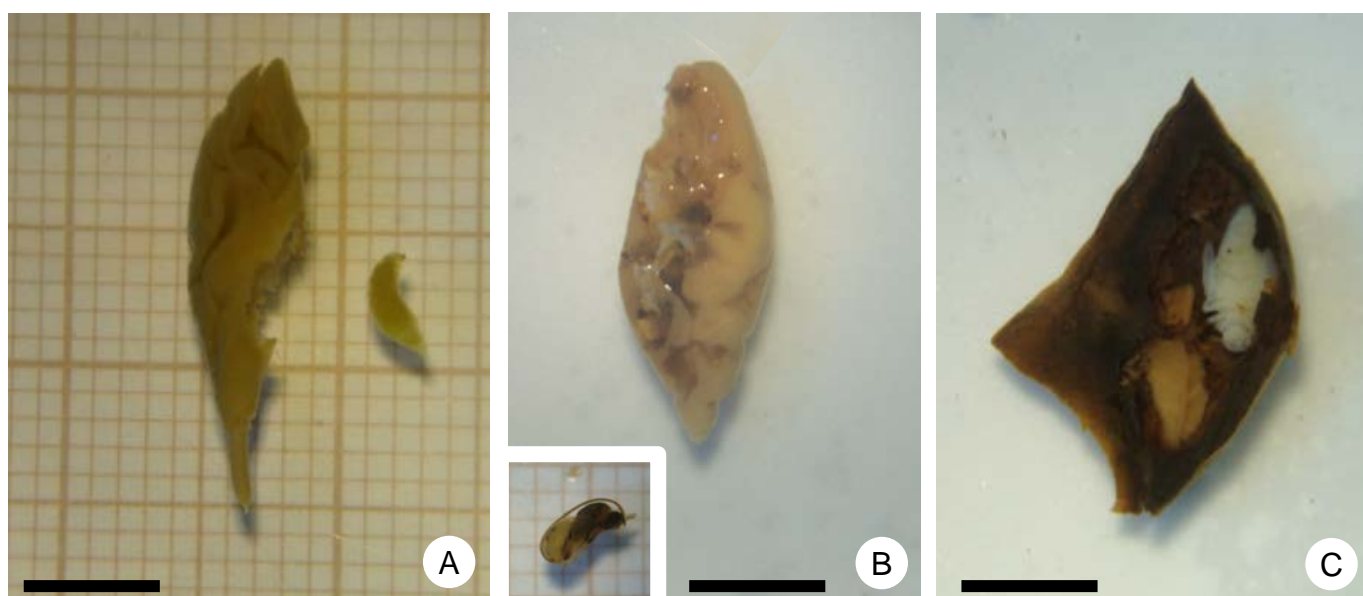


Figura 9. A-C Embriões, predadores e sementes predadas de *Qualea multiflora*. A. Aspecto de embrião cotiledonar predado por larva. B. Embrião predado e detalhe de imaturo de Hymenoptera encontrado dentro da semente. C. Semente com embrião cotiledonar e imaturo de Chrysomelidae (Coleoptera). Barras: 0,50cm

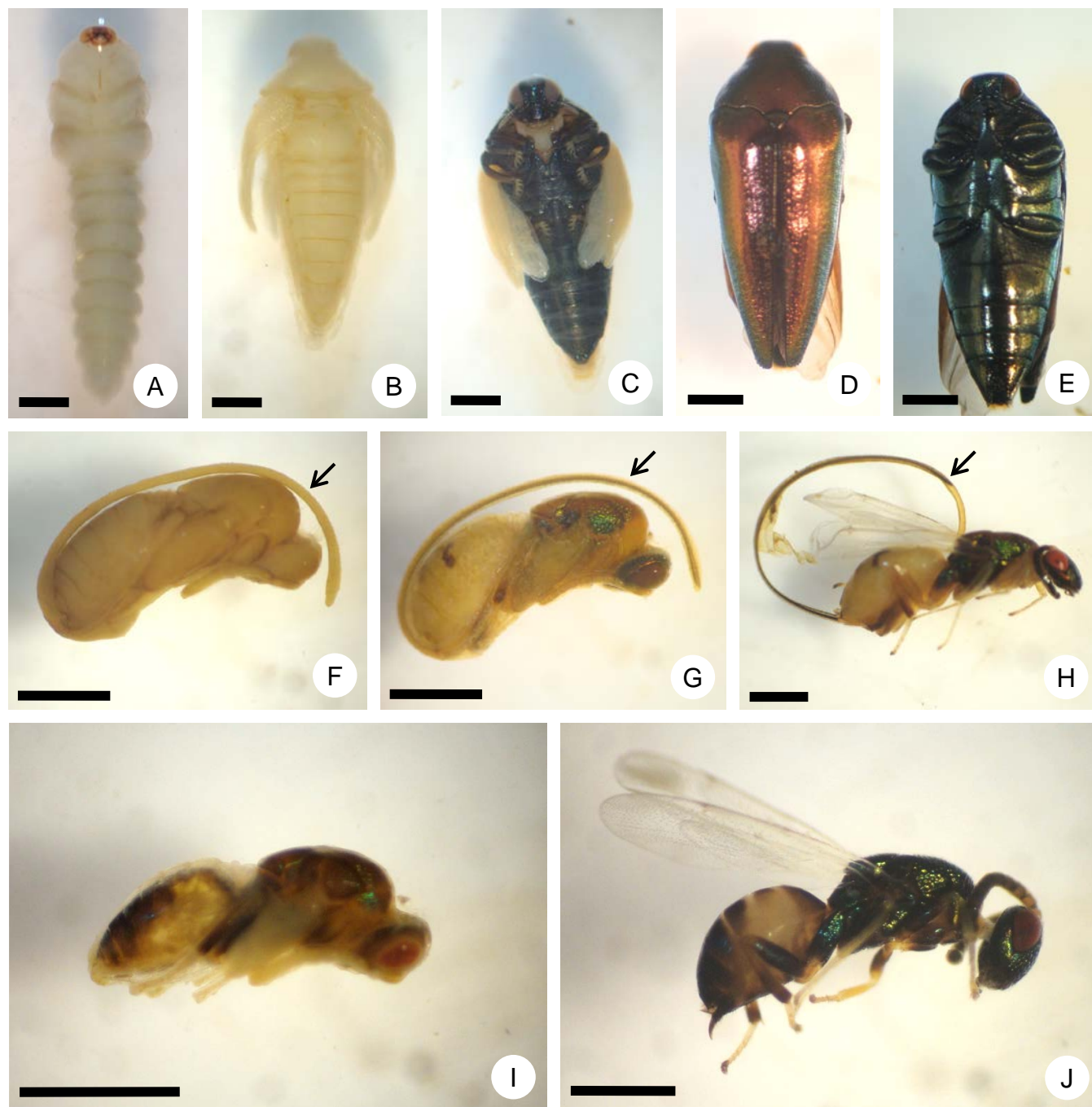


Figura 10. A-J. Exemplares de insetos predadores encontrados no interior das sementes de *Qualea* spp. A-E. Espécimes de Chrysomelidae (Coleoptera) em diferentes estágios do desenvolvimento. F-H. Aspectos de imaturos e adulto de uma espécie de Hymenoptera com longo ovopositor (seta). I-J. Outra espécie de Hymenoptera em estágio imaturo e adulto, respectivamente. Barras: 1mm.

as populações amostradas de *Q. parviflora* houve a ocorrência de predação (Figura 11). Os resultados encontram-se sumarizados na Figura 11 e Tabela 3.

Tabela 3: Diferenças entre as frequências de predação de sementes em espécies de Vochysiaceae. Valores das ANOVAs aninhadas com área e indivíduo dentro de área como fatores e a frequência de sementes predadas por espécie como variável dependente. Os graus de liberdade (GL), somas dos quadrados (SQ), valor de F, índices de significância (p) e as porcentagens da variância explicadas pelos fatores são mostrados.

Espécies	Fatores	GL	SQ	F	p	% variação
<i>Callisthene major</i>	Área	1	4,193	30,253	< 0,001	31,57
	Indivíduo (Área)	4	0,440	0,793	0,532	0,00
	Resíduo	129	17,881			
<i>Qualea multiflora</i>	Área	3	8,120	86,402	< 0,001	31,30
	Indivíduo (Área)	18	9,390	16,653	< 0,001	42,02
	Resíduo	205	6,422			
<i>Qualea parviflora</i>	Área	3	3,586	13,007	< 0,001	1,89
	Indivíduo (Área)	20	10,247	5,575	< 0,001	35,08
	Resíduo	163	14,981			

Para *C. major* a ocorrência de predação de sementes se deu apenas na população da Serra da Canastra. Em *Q. multiflora* as frequências de predação foram relevantes apenas na EEPanga e no P ESCAN, e o teste de Tukey mostrou que essas áreas diferiram significativamente entre si.

Por outro lado, todas as quatro populações de *Q. parviflora* apresentaram altas frequências de predação de sementes. Nas populações da Fazenda Limoeiro, do PESCAN e da EE Panga foram verificadas taxas em torno de 50%, não diferindo significativamente entre si. Apenas no Caça e Pesca a taxa foi mais baixa (20%) e diferente das demais.

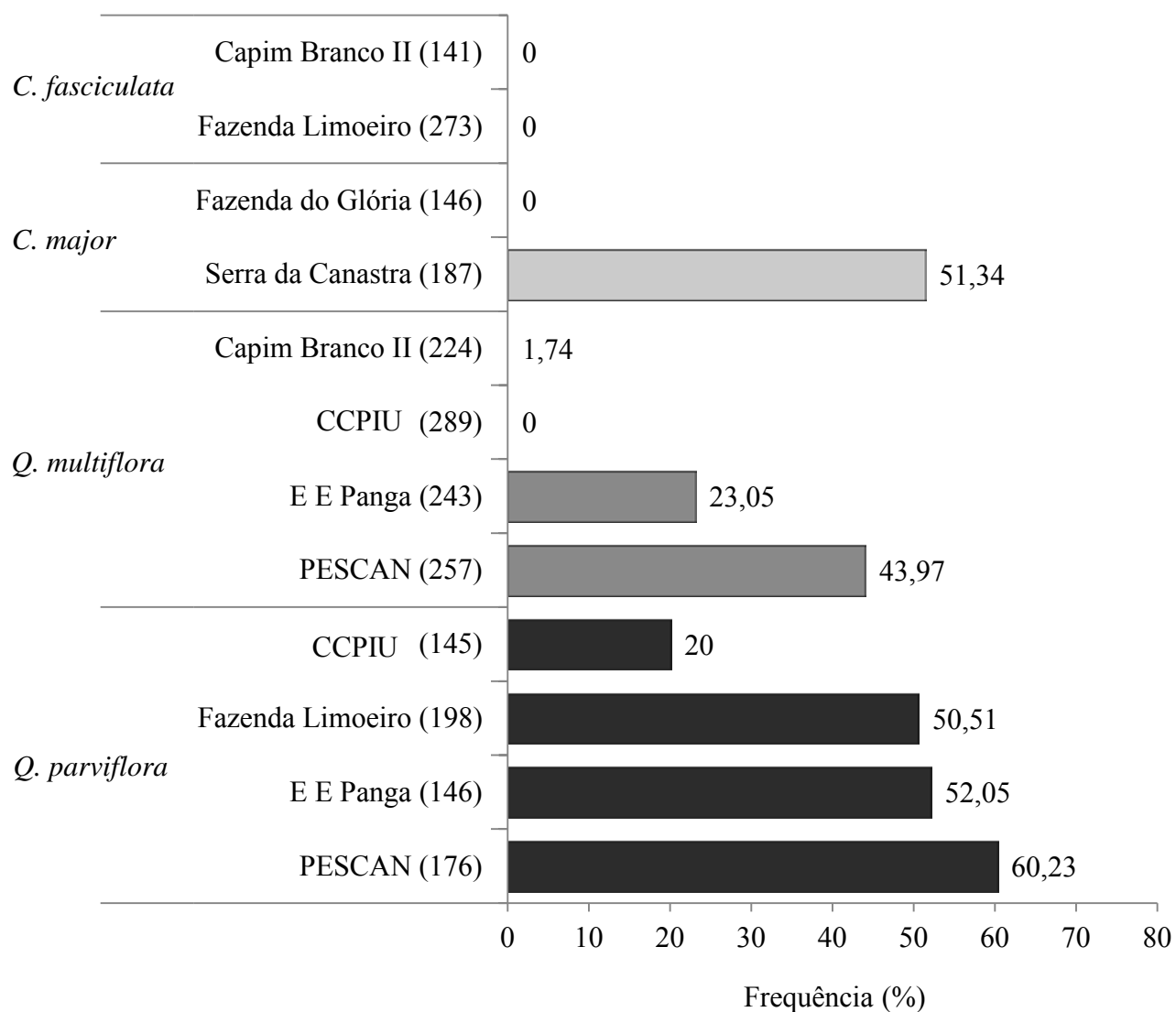


Figura 11. Frequências (%) da ocorrência de predação de sementes nas diferentes populações por espécie amostrada (número total de sementes com embrião dissecadas). Porcentagem de sementes predadas = nº de sementes predadas/ nº de sementes com embrião x 100.

### Comparações entre espécies e gêneros

A comparação das frequências de predação entre espécies e entre gêneros mostrou diferenças significativas para todos os fatores (Tabela 4). Pode-se notar, porém, que ao contrário do que acontece para a ocorrência de aborto, as diferentes áreas e variações individuais parecem ser mais importantes na definição da variação de ocorrência de predação.

Tabela 4: Diferenças entre as frequências de predação de sementes das três espécies com predação e os gêneros *Callisthene* e *Qualea*. Valores de ANOVAs aninhadas para comparação da frequência de predação de sementes entre espécies e entre gêneros. Os graus de liberdade (GL), somas dos quadrados (SQ), valor de F, índices de significância (p) e as porcentagens da variância explicadas pelos fatores são mostrados.

	Fatores	GL	SQ	F	p	% variação
Espécies	Espécie	3	18,814	101,611	< 0,001	16,06
	Área (Espécie)	8	15,900	32,203	< 0,001	18,98
	Indivíduo (Área)	24	18,134	12,243	< 0,001	21,87
	Erro	668	41,228			
Gêneros	Gênero	1	7,153	96,554	< 0,001	2,64
	Espécie (Gênero)	2	11,661	78,703	< 0,001	14,19
	Área (Espécie)	6	7,494	16,859	< 0,001	18,81
	Indivíduo (Área)	24	18,134	10,200	< 0,001	21,67
	Erro	670	49,635			

### Aborto e predação entre espécies de *Qualea* simpátricas

As frequências de aborto variaram mais em relação à espécie do que à população, enquanto que as frequências de predação de sementes são influenciadas tanto pelo fator espécie quanto pela área de ocorrência.

Em relação à variável aborto, não houve interação entre os fatores área e espécie ( $F_{2,310}=1,923$ ;  $p=0,148$ ). As áreas amostradas para as duas espécies (Figura 12A) não resultaram em diferença significativa entre as frequências de aborto ( $F_{2,310}=1,041$ ;  $p=0,354$ ), ao passo que as frequências de aborto diferiram significativamente entre as espécies (Figura 12B), independente da área de amostragem ( $F_{2,310}=65,226$ ;  $p<0,001$ ).

Essas análises mostram que a ocorrência de aborto de sementes parece estar muito mais relacionada ao desenvolvimento reprodutivo da própria espécie do que à população (Figura 12B).

Também não houve interação entre área e espécie no que se refere à frequência de sementes predadas ( $F_{2,310}=0,859$ ;  $p=0,425$ ). Mas tanto área ( $F_{2,310}=41,592$ ;  $p<0,05$ ) quanto espécie ( $F_{2,310}=29,969$ ;  $p<0,05$ ) influenciaram significativamente nas variações da frequência de predação. Isso mostra que além das variações que podem ser próprias das espécies, existem também fatores relacionados ao ambiente que podem aumentar ou diminuir a ocorrência de predação. Para as duas espécies, a ocorrência de sementes predadas por fruto foi maior nas populações do PESCAN, em comparação com as reservas da EEPanga e do CCPIU (Figuras 12C e 12D).

Na tabela 5 estão sumarizados os dados de médias e desvio padrão para sementes com embrião e sementes predadas por unidade de fruto das populações de *Qualea* spp. Os frutos de *Q. multiflora* apresentaram em média mais sementes com embrião por fruto e menos sementes predadas em relação a *Q. parviflora*.

Houve correlação positiva e fraca para algumas populações (Tabela 5). Em *Q. parviflora*, a correlação entre a produção de sementes com embrião por fruto e a predação chegou a 63,8% na população da EEPanga. Essas correlações sugerem que a presença de insetos predadores e a ocorrência de predação das sementes podem variar em relação ao

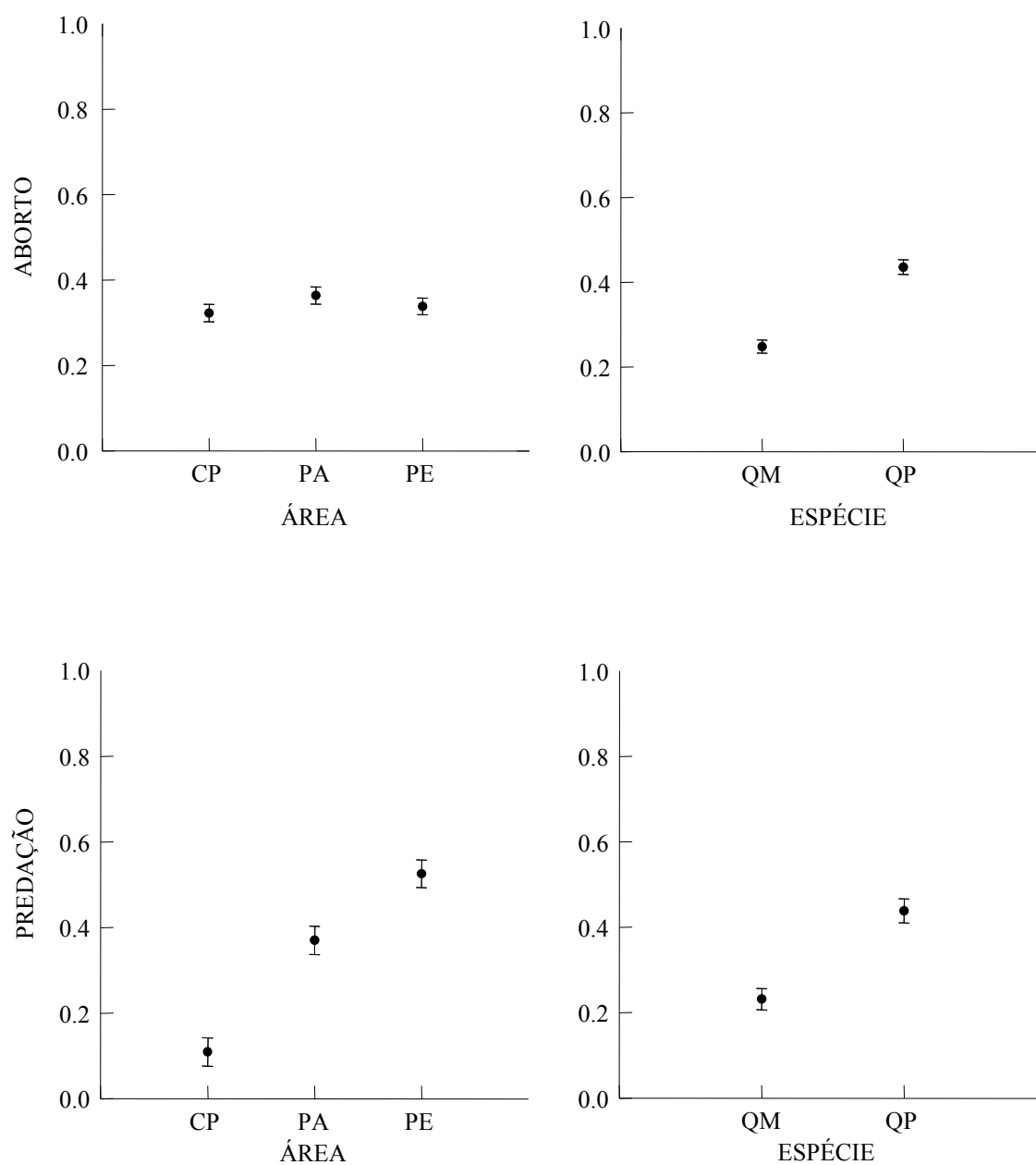


Figura 12. Análise de variância das frequências de aborto e predação de sementes em relação aos fatores área e espécie para as espécies de *Qualea*. CP= Caça e Pesca Itororó de Uberlândia; PA= Estação Ecológica do Panga; PE= Parque Estadual da Serra de Caldas Novas; QM= *Qualea multiflora*; QP= *Qualea parviflora*.

número de sementes formadas, ou seja, quanto mais sementes com embrião, mais sementes predadas os frutos apresentam.

Tabela 5: Relação entre o número de sementes com embrião e o número de sementes predadas por fruto de *Qualea* spp. Resultados da correlação de Spearman para frutos de *Qualea* spp. em cada população.

Espécie	Área	Nº de frutos	Sementes com embrião (média +- SD)	Sementes predadas (média +- SD)	Correlação Spearman ( $r_s$ )
<i>Qualea</i>	CCPIU	62	4,661 ± 1,039	0	0, p > 0,05
<i>multiflora</i>	Capim Branco II	50	4,480 ± 1,129	0,080 ± 0,274	0,373, p < 0,05
	EE Panga	55	4,418 ± 1,272	1,018 ± 1,557	0,053, p > 0,05
	PESCAN	60	4,283 ± 1,209	1,883 ± 1,678	0,122, p > 0,05
<i>Qualea</i>	CCPIU	43	3,372 ± 1,273	0,674 ± 1,128	0,034, p > 0,05
<i>parviflora</i>	Fazenda Limoeiro	48	4,125 ± 1,003	2,083 ± 1,622	0,318, p < 0,05
	EE Panga	47	3,106 ± 1,127	1,617 ± 1,278	0,638, p < 0,05
	PESCAN	49	3,592 ± 1,513	2,163 ± 1,712	0,537, p < 0,05

*Qualea multiflora* apresentou relação entre número de sementes com embrião e sementes predadas apenas na população de Capim Branco II. Além de apresentar uma relação fraca (37,3%), foi verificada uma frequência de predação de apenas 1,74% das sementes, uma frequência muito baixa para discutirmos sua relação com a frequência de sementes com embrião para essa espécie.

A tabela 6 traz as frequências finais de conversão de óvulos em sementes com embrião por população, descontadas as perdas pelo aborto e predação de sementes. Observa-se que a predação reduz bastante a eficiência reprodutiva quando analisamos as variações entre as populações de *C. major* e *Q. multiflora*. A produção de sementes fica ainda mais comprometida em *Q. parviflora*, que apresenta ambos os fatores em frequências relevantes.

Tabela 6: Frequências de perda de sementes por aborto e predação, e a frequência final de conversão de óvulos em sementes com embrião para espécies de Vochysiaceae.

Espécie	População	Aborto de sementes (%)	Predação de sementes (%)	Conversão óvulos/sementes (%)
<i>C. fasciculata</i>	Capim Branco II	68,24	0	31,76
	Fazenda Limoeiro	43,82	0	56,18
<i>C. major</i>	Fazenda Glória	53,20	0	46,80
	Serra da Canastra	56,82	51,34	18,27
<i>Q. multiflora</i>	Capim Branco	25,34	1,74	73,40
	CCPIU	22,31	0	77,68
	E E Panga	24,54	23,05	56,67
	PESCAN	27,51	43,97	40,00
<i>Q. parviflora</i>	CCPIU	42,24	20,00	44,96
	Fazenda Limoeiro	31,25	50,51	34,03
	E E Panga	48,22	52,05	24,82
	PESCAN	40,13	60,23	23,81

## DISCUSSÃO

### **Aborto de sementes variou mais entre espécies e gêneros do que entre populações.**

Em todas as populações das quatro espécies estudadas foi verificada a presença de aborto de sementes. E em *Callisthene* spp. as frequências mais altas chegaram a ultrapassar 50% das sementes por fruto, mostrando que metade do investimento da planta na produção de óvulos é perdida. As frequências de aborto de sementes variaram entre 20 e 60%, o que é similar ao descrito para outras espécies (García *et al.* 2000; Allphin *et al.* 2002; López-Almansa *et al.* 2004; Teixeira *et al.* 2006; Marzinek 2008), e também corrobora a idéia de que o aborto de sementes é especialmente comum entre espécies auto-incompatíveis e árvores perenes, representando comumente 50% do número total de óvulos (Sorensen 1982; Wiens 1984).

De uma maneira geral, a ocorrência e frequência de aborto de sementes das espécies de Vochysiaceae estudadas, são características próprias de cada espécie. Isso é reforçado pela indicação de que essas frequências não variaram em relação ao tempo. As frequências de aborto encontradas para as quatro espécies estudadas foram semelhantes ao descrito em outro estudo, cuja amostragem realizada no ano de 2007 indicou a frequência de 64% de aborto de sementes para *C. fasciculata*, 73,70% para *C. major*, 19,61% para *Q. multiflora* e 39,10% para *Q. parviflora* (Custódio 2008).

As diferenças significativas entre as frequências de cada espécie e também de gênero, e as relevantes porcentagens da variação de aborto explicadas pelos fatores espécie e gênero, indicam que a ocorrência de aborto parece estar mais relacionada ao padrão reprodutivo da espécie do que com as condições da área em que ocorrem, como a eficiência do serviço de polinização ou condições nutricionais. Na comparação entre as taxas de aborto de sementes nas populações das espécies *Q. multiflora* e *Q. parviflora* que co-ocorrem em três das áreas amostradas confirmou-se essa tendência, pois em *Qualea parviflora* a ocorrência de abortos é maior que em *Q. multiflora*, independente da área de ocorrência. Dessa forma, a presença de aborto de sementes nas espécies estudadas deve estar mais relacionada às características morfo-fisiológicas das plantas, incluindo o investimento de recurso para formação de sementes e a competição dentro da progênie na alocação desse recurso (Wiens 1984; Bawa *et al.* 1989, Uma Shaanker & Ganeshwari 1996).

Porém, em *C. fasciculata* e *Q. parviflora* foram verificadas diferenças na frequência do aborto de sementes entre populações, sendo que em *Q. parviflora* a influência das diferenças individuais dentro de cada área foi bem maior que o impacto da área em si. Variações nas frequências de aborto de sementes já foram descritas para algumas espécies que apresentavam diferenças no tamanho, complexidade e qualidade ambiental entre

populações (Nilsson & Wastljung 1987; García *et al.* 2000; Raimundéz-Urrutia 2008). Esses autores remetem essas variações à influência da qualidade do serviço de polinização e limitação do pólen sobre a produção de sementes, sendo que em áreas mais fragmentadas e perturbadas, esses fatores estão mais comprometidos. O que também pode influenciar a frequência de aborto para *C. fasciculata* e *Q. parviflora*, haja visto que as duas espécies apresentam auto-incompatibilidade e dependem de um serviço de polinização eficiente para a produção de frutos e sementes.

### **Predadores de sementes pré-dispersão**

A predação de sementes pode exercer um grande impacto sobre as plantas na medida em que compromete o desenvolvimento da progênie (Janzen 1970; Zhang *et al.* 1997). Por outro lado, as sementes representam um recurso alimentar para uma variedade de insetos, e um importante fator ecológico afetando a diversidade desses animais (Ehrlén 1996; Crawley 2000).

Para as espécies de Vochysiaceae estudadas houve uma variação entre os gêneros *Callisthene* e *Qualea* na composição dos grupos de insetos predadores encontrados nos frutos e sementes. Em frutos de *C. major* foram encontrados adultos do grupo Cucurlionidae (Coleoptera), enquanto que tanto em *Q. multiflora* quanto em *Q. parviflora*, estiveram presentes dentro das sementes estágios imaturos e adultos de Chrysomelidae (Coleoptera) e Hymenoptera.

Os Cucurlionidae, gorgulhos ou bicudos como são chamados, são a maior família de besouros do mundo com 62.000 espécies descritas (Oberprieler *et al.* 2007; McKenna *et al.* 2009). São comumente conhecidos como predadores de sementes tanto de plantas nativas, em especial palmeiras e leguminosas (Spironello *et al.* 2004; Alves-Costa & Knogge 2005; Silva *et al.* 2007; Vieira & Scalón 2009; Bogiani 2010; Luca 2010), quanto

de espécies cultivadas (Vanin 1999), como o algodão (Vilarinho 2007) e a cana-de-açúcar (Cícero 2007). Mas também podem ser importantes polinizadores, como em orquídeas (Vanin 1999; Mickeliunas *et al.* 2006; McKenna *et al.* 2009). As fêmeas geralmente usam o rostro para perfurar o substrato para então depositar os ovos, de onde eclodem as larvas que se alimentam de tecido vegetal (Vanin 1999).

Os Chrysomelidae são conhecidos como bruquíneos e também representam uma grande família em Coleoptera, com cerca de 35.000 espécies (Costa 1999; Mendes *et al.* 2009) e muitas delas também são predadores de sementes (Grenha *et al.* 2008). De maneira semelhante ao encontrado para as espécies *Q. multiflora* e *Q. parviflora*, outros trabalhos com predação de sementes mostram a presença de vespas parasitóides nas mesmas sementes predadas por chrysomelídeos (Janzen 1971b; Traveset 1991; Pereira *et al.* 2003; Sari & Ribeiro-Costa 2005; Raimundéz-Urrutia 2008). O parasitismo é um fator importante na dinâmica das espécies, visto que os parasitóides influenciam a mortalidade dos indivíduos. Estima-se que oito famílias de Hymenoptera e Diptera parasitam espécies de Chrysomelidae (Cox 1994). No presente estudo não foi possível quantificar a mortalidade dos predadores causada pelas vespas, já que mesmo sendo encontrados numa mesma semente, eles ainda estavam em desenvolvimento.

Apesar da germinabilidade das sementes predadas não ter sido testada, em todas as espécies estudadas o comportamento dos insetos em desenvolvimento nas sementes e frutos compromete o tamanho e sucesso no estabelecimento da progênie. As injúrias causadas nas sementes e nos embriões formados muito possivelmente anulam sua capacidade germinativa (Bradford & Smith 1977; Zhang *et al.* 1997; Mickeliunas *et al.* 2006; Ribeiro *et al.* 2007).

### **Frequência de predação pré-dispersão variou entres espécies e populações**

A frequência de predação foi bastante variável entre as espécies estudadas, sendo que *C. fasciculata* não teve sementes predadas em nenhuma população, enquanto que em *Q. parviflora* a predação foi encontrada em todas as populações amostradas.

Além de apresentarem diferenças significativas entre espécies, *C. major* e *Q. multiflora* também tiveram variações muito grandes de predação entre suas populações, sendo que em algumas houve a total ausência de sementes predadas. Para essas duas espécies a variação entre populações pode estar relacionada com o tamanho da área em que ocorrem, já que a predação esteve presente nas áreas maiores e mais protegidas, como Serra da Canastra e PESCAN. Vários trabalhos atribuem as diferenças de predação a esses fatores, visto que condições da área como disponibilidade de recurso, temperatura, umidade, diversidade de plantas podem influir na riqueza de espécies de predadores (Janzen 1975; Ehrlén 1996; Pizo 1997; García *et al.* 2000; Fleury 2003; Baldissera & Ganade 2005).

Mas além dos fatores gênero, espécie e área, o fator indivíduo também se mostrou importante na definição da frequência de predação, em especial para o gênero *Qualea*. Isso corrobora alguns dados da literatura que predizem que as diferenças fenotípicas individuais podem também influenciar na ocorrência de predação, como variações na quantidade de flores produzidas, número e tamanho dos frutos ou infrutescência (Janzen 1975; Ehrlén 1996; Baldissera & Ganade 2005; Sari & Ribbeiro-Costa 2005; Ribeiro *et al.* 2007).

### **A relação aborto e predação de sementes**

A produção de frutos e sementes pode variar muito entre as espécies e depende de vários fatores que já foram discutidos. E além da eficiência da polinização, que afeta diretamente a formação de sementes viáveis principalmente para espécies auto-

incompatíveis, a interação de predação entre animais e plantas também aparece como um limitante na formação da progênie.

Janzen (1971b; 1978) sugere que uma das estratégias que a planta-mãe pode desenvolver é a de aumentar a produção de sementes por fruto ou o número de frutos, na tentativa de suplantar a necessidade energética dos predadores e assim haver sementes e frutos excedentes, garantindo a formação dos descendentes. A isso o autor chamou de saciação do predador, e essa idéia é apoiada e subsidiada por vários autores (Bradford & Smith 1977; Ehrlén 1996; Steffan-Dewenter *et al.* 2001; Raimundéz-Urrutia 2008), que mostram que a intensidade da predação pode aumentar com uma maior densidade das sementes produzidas, mas que quantidade de sementes excede a capacidade de predação.

Há também a hipótese do sacrifício da progênie, na qual frutos e sementes autopolinizados se desenvolvem inicialmente para diluir o efeito da predação (Ghazoul & Satake 2009). Esses descendentes menos aptos não se desenvolveriam de qualquer modo, levando a uma maior taxa de aborto, mas ao mesmo tempo reduziriam a incidência de desenvolvimento dos predadores.

Para as espécies de *Qualea* desse estudo, apesar da média de produção de sementes com embrião por fruto não ter variado entre as populações, houve uma correlação da frequência da predação com a quantidade de sementes formadas com embrião. Esta relação pode corroborar a idéia de saciação, na medida em que uma maior quantidade de sementes por fruto poderia suplantat a capacidade de oviposição ou a necessidade nutritiva dos predadores e garantir a sobrevivência de algumas sementes. Mas a maior frequência de predação pode ser simplesmente uma resposta dos predadores a uma maior disponibilidade de frutos e sementes formados, o que estaria muito mais relacionado com o serviço de polinização eficiente ou condições ambientais mais adequadas.

A relação entre aborto e predação de sementes também pode ser utilizada para corroborar a idéia de sacrifício da progênie. As taxas de aborto foram maiores nas espécies de *Callisthene*, que exibiram menor frequência de predação. É possível pensar que, caso a oviposição seja feita no início do desenvolvimento dos frutos, como no caso de algumas espécies de Leguminosae (Janzen 1971a), este aborto leve a eliminação de boa parte da oviposição e consequente redução da frequência de predação.

O mesmo raciocínio pode ser utilizado para os resultados de aborto em *Qualea*. É possível ainda, que a semelhança no volume e tamanho das sementes basais em desenvolvimento inicial dessas espécies possibilite a oviposição indiscriminada dos insetos e alguns ovos deixem de ser potenciais predadores na ausência da formação de endosperma e embrião nas sementes que serão abortadas. Nos frutos maduros não tivemos nenhum indício de predação nessas sementes, mas isso pode estar acontecendo nos estágios iniciais de desenvolvimento dos frutos.

Em geral, a reprodução das espécies estudadas está sob pressão de vários fatores que limitam seu sucesso. Há uma baixa conversão de flores em frutos em condições naturais (Barbosa 1983; Afonso 1994; Santos 1997), a grande maioria desses frutos apresenta aborto de sementes, como visto também em Custódio (2008), e como observado nesse estudo, e parte das sementes que completam seu desenvolvimento e formam embriões são perdidas por conta da predação pré-dispersão por insetos.

Contudo, apesar das perdas da progênie causadas pelo aborto de sementes e predação pré-dispersão observadas nesse estudo, as frequências finais de conversão de óvulos em sementes são semelhantes ou maiores que a frequência de sementes bem formadas de outras espécies, como *Kielmeyera coriacea* (Spr.) Mart. (Oliveira & Silva 1993) no Cerrado e *Roupala montana* Aubl. (Raimúndez-Urrutia 2008).

## CAPÍTULO 2:

Aborto e poliembrionia em sementes de espécies  
de *Callisthene* e *Qualea* (Vochysiaceae)

## INTRODUÇÃO

O aborto de sementes tem sido frequentemente relatado para várias espécies vegetais, nas quais a produção de óvulos é muito maior quando comparada ao número de sementes maduras (Bawa & Webb 1984; Wiens 1984; Kärkkäinen *et al.* 1999; Latta 2005, Porcher & Lande 2005). Entre espécies auto-incompatíveis e árvores perenes o aborto pode representar 50% do número total de óvulos (Sorensen 1982; Wiens 1984; Arathi *et al.* 1999).

Diferentes fatores podem causar a redução no número de sementes maduras como estresse ambiental, deficiência na polinização e autofertilizações (Wiens *et al.* 1987), sistema reprodutivo (Dhar *et al.* 2006), anormalidades na formação de óvulos (Palser *et al.* 1990; Sedgley & Granger 1996; Marzinek 2008) e carga genética (Wiens *et al.* 1987; Wiens *et al.* 1989; Porcher & Lande 2005).

Outros trabalhos apontam que a morte de embriões seria resultado do controle da planta mãe na alocação de recursos para as sementes e da competição entre as sementes (Bawa *et al.* 1989; Uma Shaanker & Ganeshaiah 1997). Características como a poliembrião e o vários multicarpelares, teriam aparecido em resposta à competição da progênie, na tentativa de garantir um maior sucesso reprodutivo (Uma Shaanker *et al.* 1988; Uma Shaanker & Ganeshaiah 1996; 1997).

A poliembrião é definida pela formação de mais de um embrião por óvulo (Weber 1940 *apud* Lakshmanan & Ambegaokar 1984; Maheshwari & Sachar 1963; Lakshmanan & Ambegaokar 1984; Johri *et al.* 1992) ou semente (Maheshwari 1950). Bouman & Boesewinkel (1969) *apud* Bhojwani & Bhatnagar (1986) classificam como poliembriônicas todas as espécies cujo desenvolvimento embriológico indique a ocorrência

de dois ou mais embriões numa mesma semente, independentemente da formação de mais de um embrião viável na semente madura.

No caso da poliembrionia a planta-mãe aumentaria a sua progênie investindo no desenvolvimento de mais de um embrião nas sementes selecionadas durante a competição pelos recursos e espaço no fruto. Seria assim, vista como uma estratégia de compensação reprodutiva, uma vez que possibilita a substituição de um embrião morto ou inviável por um segundo potencialmente mais viável (Porcher & Lande 2005).

Estudos envolvendo espécies de *Callisthene* Mart. e *Qualea* Aubl. descrevem a ocorrência de poliembrionia resultante da fecundação de múltiplos megagametófitos formados a partir de um arquespório múltiplo (Carmo-Oliveira 1998; dados não publicados; Custódio 2008). Nestes gêneros, são relatadas também altas taxas de aborto de sementes, variando entre 20 e 70% de sementes abortadas em relação ao número total de óvulos produzidos por ovário (Custódio 2008; Capítulo 1).

A poliembrionia em *Callisthene* e *Qualea* poderia ser vista então como uma forma do esporófito adulto compensar a perda da progênie causada pela competição entre as sementes ou problemas de desenvolvimento, investindo em mais de um embrião nas sementes persistentes. Entretanto, a maior parte das sementes maduras dessas espécies é monoembriônica, sugerindo que há seleção dos embriões que inicialmente se desenvolvem numa mesma semente (Custódio 2008; Capítulo 1).

Estudos histológicos do desenvolvimento das sementes são de grande importância para o entendimento das etapas de formação dos embriões, bem como para identificar aquelas etapas em que há falhas no desenvolvimento, que podem ser característicos de determinadas espécies. Os estudos em Vochysiaceae contribuirão para o entendimento da relação entre aborto de sementes e poliembrionia, ampliando o conhecimento acerca da biologia reprodutiva do grupo.

Os objetivos desse trabalho foram quantificar a poliembrionia em sementes maduras de diferentes populações de quatro espécies de Vochysiaceae e acompanhar, utilizando análises histológicas, o desenvolvimento inicial dos embriões bem como os processos de degeneração das sementes em duas espécies de *Qualea*.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Espécies estudadas e áreas de coleta

Foram estudadas quatro espécies de Vochysiaceae, *Callisthene fasciculata* Mart., *Callisthene major* Mart., *Qualea multiflora* Mart. e *Qualea parviflora* Mart.

As coletas de frutos maduros foram feitas em diferentes populações para cada espécie. Para *Callisthene* spp. foram amostrados frutos de duas áreas, e para *Qualea* spp. de quatro áreas.

*C. fasciculata* foi amostrada na área circundante da represa de Capim Branco II (18°35' S e 48°24' W) e no fragmento de cerrado da Fazenda Limoeiro (18°33' S e 48°28' W) ambas situadas na rodovia MG 223 entre as cidades de Araguari e Tupaciguara, MG. Os frutos de *C. major* foram coletados no Parque do Sabiá (18°54' S e 48°14' W), na Fazenda Experimental do Glória - Universidade Federal de Uberlândia-UFU (18°56' S e 48°12' W) e na mata da Cachoeira dos Rolinhos no Parque Nacional da Serra da Canastra (20°10' S e 46°33' W) na região sudeste de Minas Gerais. Frutos de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* foram coletados em quatro áreas, sendo que três delas coincidentes: reservas do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (18°59' S e 48°18' W) e da Estação Ecológica

do Panga (19°10' S e 48°23' W) em Uberlândia, Minas Gerais e Parque Estadual da Serra de Caldas Novas (17°46' S e 48°40' W) na cidade de Caldas Novas, Goiás. *Q. multiflora* ainda foi amostrada em Capim Branco II, e *Q. parviflora* na Fazenda Limoeiro.

O material testemunho foi registrado no Herbário Uberlandensis (HUFU) com os seguintes números: *Callisthene fasciculata* (HUFU 55467-Capim Branco II; HUFU 55466-Fazenda Limoeiro), *Callisthene major* (HUFU 18224-Parque do S abia; HUFU 45808-FEGlória; HUFU 55470-Serra da Canastra), *Qualea multiflora* (HUFU 44918-CCPIU; HUFU 55469-Capim Branco II; HUFU 55468-PESCAN) e *Qualea parviflora* (HUFU 44919-CCPIU; HUFU 55464-Fazenda Limoeiro; HUFU 55465-PESCAN).

### **Estudo do número de embriões por semente**

Para contar o número de embriões por semente, cerca de 50 frutos maduros formados por polinização natural foram coletados ao acaso de indivíduos em diferentes populações de *C. fasciculata*, *C. major*, *Q. multiflora* e *Q. parviflora*.

Os frutos foram medidos com auxílio de paquímetro e as sementes com embrião foram separadas pelas diferenças morfológicas das sementes abortadas, como volume reduzido e coloração escura (Capítulo 1). Essas sementes foram estocadas em etanol 70% e dissecadas sob estereomicroscópio para contagem do número de embriões.

Dentre as sementes dissecadas que apresentavam embrião, muitas foram desconsideradas na contagem de poliembrionia em virtude dos danos causados por predação de insetos.

## Estudo do desenvolvimento dos embriões e da semente

O estudo do desenvolvimento dos embriões e sementes foi realizado para *Q. multiflora* e *Q. parviflora*.

Os frutos em desenvolvimento foram coletados nas populações localizadas na reserva do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia e da Estação Ecológica do Panga em Uberlândia, MG e no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas na cidade de Caldas Novas, Goiás.

As coletas foram realizadas entre os meses de novembro de 2009, logo após a floração, e março de 2010. Os frutos foram fixados em FAA modificado (Lersten & Curtis 1988) e estocados em etanol 70%. Após a fixação os frutos foram medidos com paquímetro digital e agrupados em classes de acordo com o tamanho para escolha das amostras a serem seccionadas. Dentre as classes de tamanho de frutos de *Q. multiflora* e *Q. parviflora*, foram selecionadas cinco para cada espécie, como visto na Tabela 1.

Tabela 1: Frutos em desenvolvimento de *Qualea* spp. agrupados em classes definidas pelo tamanho do maior eixo do fruto.

Espécie	Classe	Tamanho do maior eixo do fruto (mm)
<i>Qualea multiflora</i>	1	4 - 4,99
	2	6 - 6,99
	3	8 - 8,99
	4	11 - 12,99
	5	15 - 17,99
<i>Qualea parviflora</i>	1	2 - 2,99
	2	4 - 4,99
	3	7 - 8,99
	4	11 - 12,99
	5	16 - 17,99

Os frutos da classe 1 de ambas as espécies foram coletados após a queda da corola e do cálice. Em *Q. parviflora* esse estágio corresponde a um período de sete dias após a antese, quando os gametófitos estão maduros e ocorre a fertilização (Carmo-Oliveira 1998). As sementes desses frutos foram consideradas sementes jovens, enquanto as sementes dos frutos das classes 4 e 5 já podem ser consideradas sementes desenvolvidas.

Para a preparação do laminário histológico, os frutos foram dissecados e as sementes presas às placentas foram desidratadas em série etílica e passaram por uma série de etanol : clorofórmio (3:1, 1:1, 1:3, 1:1, 3:1), com 15 minutos cada, para retirada de ceras epicuticulares que dificultam a infiltração do material. A desidratação foi feita em série etílica e a inclusão em hidroxietilmetacrilato (Historesin-Leica®). Os cortes longitudinais seriados de 7µm foram obtidos em micrótomo rotativo com navalhas de vidro Leica de 8mm e corados com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964). As lâminas foram observadas em microscópio óptico.

As fotomicrografias foram capturadas digitalmente em microscópio Axioplan Zeiss com câmera acoplada modelo DP70 e o programa DPController.

## RESULTADOS

Os ovários de *Callisthene* spp. são triloculares e em cada lóculo são formados dois óvulos, que se desenvolvem de forma semelhante nas fases iniciais do desenvolvimento do fruto. Porém, nem todas as sementes formadas nos frutos maduros apresentam desenvolvimento completo e formação de embrião. Algumas sementes não se desenvolvem, permanecendo com a forma de óvulos maduros até a maturação do fruto, sem o desenvolvimento completo dos embriões, tegumentos e ala.

Em *Qualea* spp. são formados três pares de óvulos em cada um dos três lóculos do ovário. Os óvulos estão dispostos paralelamente ao maior eixo do ovário presos em um eixo central no ovário, e aqui são nominados como pares basais, localizados na base do ovário, pares medianos e pares apicais, mais próximos do estilete. Os pares medianos e apicais apresentaram distintos tamanhos, sendo menores que os basais e não apresentaram formação de gametófitos. Já os basais são maiores e desenvolvem sacos embrionários, apresentando potencial para se desenvolverem em sementes com embriões (Figuras 2A, 2B, 7A, 7B). No entanto, como em *Callisthene* spp., nem todos resultam em sementes maduras com embrião.

### **A poliembrionia em sementes maduras**

Em *Qualea* spp. a presença de poliembrionia foi investigada apenas nas sementes basais, visto que não há formação de embriões nos demais pares de sementes. Assim, para todas as quatro espécies, a poliembrionia foi analisada nas sementes que desenvolveram embrião e não sofreram injúrias com a predação de insetos (Tabela 2).

Poucas sementes de *Callisthene fasciculata*, *C. major* e *Qualea multiflora* apresentaram poliembrionia, com até três embriões formados por semente (Tabela 2). Quando presentes mais de um embrião por semente, estes eram diferentes em tamanho e morfologia (Figura 1). Em *C. fasciculata* e *C. major*, um dos embriões era muito reduzido e não apresentava desenvolvimento do eixo hipocótilo-radicular e cotilédones (Figuras 1B e 1C). Em apenas uma semente de *Q. multiflora* foram observados três pequenos embriões membranáceos com textura e pigmentação semelhantes ao embrião de uma semente monoembrionica (Figura 1F).

Tabela 2. Quantificação de sementes poliembriônicas em espécies de *Callisthene* e *Qualea* (Vochysiaceae) estudadas em diferentes áreas de Cerrado. P1 = porcentagem de sementes com embrião (nº de sementes com embrião/ nº de óvulos passíveis de conversão em sementes x 100); P2 = porcentagem de sementes sem predação (nº total de sementes predadas/ nº de sementes com embrião x 100; P3 = porcentagem de poliembria (nº de sementes poliembriônicas/ nº total de sementes com embrião e sem predação x 100).

Espécie	População	Nº. de frutos	Sementes com embrião (P1%/ N)	Sementes sem predação (P2%/ N)	Sementes poliembriônicas	P3 %
<i>Callisthene fasciculata</i> Mart.	Capim Branco II	74	31,76/ 141	100/ 141	Sim (2)	1,42
	Fazenda Limoeiro	81	56,83/ 273	100/ 273	Não	—
<i>Callisthene major</i> Mart.	Parque do Sabiá	28	31,55/ 53	100/ 53	Sim (2)	3,77
	Fazenda do Glória	52	46,80/ 146	100/ 146	Sim (1)	0,68
	Serra da Canastra	83	43,18/ 187	48,66/ 91	Não	—
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Capim Branco II	50	73,66/ 224	98,26/ 220	Não	—
	CCPIU	62	77,69/ 289	100/ 189	Sim (1)	0,52
	EEPanga	55	75,46/ 243	76,95/ 187	Sim (1)	0,53
	PESCAN	60	72,49/ 257	56,03/ 144	Não	—
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	CCPIU	43	57,76/ 145	80/ 116	Não	—
	Fazenda Limoeiro	48	68,75/ 198	49,49/ 98	Não	—
	EEPanga	47	51,78/ 146	47,95/ 70	Não	—
	PESCAN	49	59,87/ 176	39,77/ 70	Não	—



Figura 1. Exemplos de embriões de sementes poliembriônicas. A-B. Sementes de *Callisthene fasciculata* com exemplos de embrião com morfologia normal (A, tracejado) e embrião reduzido (B, tracejado). C-D. *C. major*. C. Embrião de morfologia normal e outro não desenvolvido localizado na micrópila (tracejado). D. Dois embriões de morfologia semelhante dentro de uma mesma semente. E-F. *Qualea multiflora*. E. Dois embriões mal formados. F-G. Três embriões membranáceos de uma mesma semente, com tamanhos reduzidos em relação ao embrião de semente monoembriônica (1G). Barras: 1mm (B,C,D), 2mm (A,E,F,G).

### **A poliembrionia em sementes em desenvolvimento**

A poliembrionia foi investigada nas sementes jovens localizadas na base dos frutos de *Q. multiflora* e *Q. parviflora*. Foram analisadas histologicamente mais de 200 sementes jovens, correspondentes às classes de tamanho de 1 a 5 (frutos até 17,99mm). Dentre essas, apenas em uma semente de *Q. parviflora* foi observada a presença de dois embriões globulares em desenvolvimento (Figura 3A).

### **O aborto em sementes em desenvolvimento de *Qualea* spp.**

Nas duas espécies, as sementes jovens medianas e apicais dos frutos das classes 1 eram constituídas apenas por tegumentos e nucelo enquanto as basais já apresentaram a diferenciação de gametófitos e embriões (Figuras 2A, B, E e 7A, C).

Nas fases iniciais do desenvolvimento do fruto de *Q. parviflora* (classes 1 e 2) as sementes basais apresentaram a testa em desenvolvimento com 3 a 4 camadas de células, o tégmen com 2 a 3 camadas, além do nucelo com células conspícuas e núcleos proeminentes (Figura 2C, 3B, D). Na região calazal, observou-se a presença de pequenas células com conteúdo denso (Figura 3C).

As seções das sementes basais em desenvolvimento inicial de *Q. multiflora* (classe 1) e *Q. parviflora* (classe 3) indicaram a presença de diferenças morfológicas entre as sementes com embrião e as sementes abortadas (Figuras 5, 7B).

As sementes com embrião apresentaram uma grande área ocupada pela expansão do gametófito e o nucelo se restringiu a pequenas porções próximas aos tegumentos (Figura 7B). Durante o desenvolvimento das sementes a hipóstase, composta por células nucelares pequenas com vacúolos também reduzidos e citoplasma denso, se manteve

conspícua em todos os estágios analisados (Figuras 3C e 5B). Nas sementes desenvolvidas com embrião (classe 4), testa e tégmen se diferenciaram e as células da camada mais interna do tégmen se alongaram e apresentaram um conteúdo fortemente corado em azul esverdeado nas preparações (Figura 6A). As células do nucelo se mantiveram formando a hipóstase na região calazal e em *Q. multiflora* acontece o mesmo processo (Figuras 3C, 6C, 7D).

Já as sementes basais abortadas eram estreitas, os gametófitos não se desenvolveram e a região central das mesmas foi obliterada (Figuras 4A e 7B). A região da hipóstase tem aspecto e coloração diferentes das sementes com embrião (Figuras 4A, C e 7B). A forte coloração esverdeada da hipóstase nessas sementes indica a presença de compostos fenólicos. As células da testa e tégmen não passam pela mesma diferenciação das sementes com embrião, havendo um aumento das camadas da testa e a camada mais interna do tégmen permanece indiferenciada (Figuras 4B e 5A).

A figura 5 mostra uma visão geral de duas sementes (classe 4), uma com embrião torpedado (Figura 5B) e outra com o nucelo colapsado e testa e tégmen pouco diferenciados (Figura 5A).

Em algumas sementes desenvolvidas com embrião de *Q. parviflora* foi verificada a presença de larvas de insetos alojadas entre a camada mais interna do tégmen e a testa (Figuras 6B, D). A presença das larvas foi verificada em sementes de dois frutos da classe 4, o primeiro apresentou quatro sementes com embrião, sendo duas delas com larvas, e o segundo tinha cinco sementes com embrião, sendo três delas com presença de larvas.

As larvas estavam sempre na mesma localização, não havendo contato inicial com o embrião que se desenvolvia. Em uma seção longitudinal a larva parece iniciar o processo de ruptura da camada mais interna do tégmen (Figura 6D).

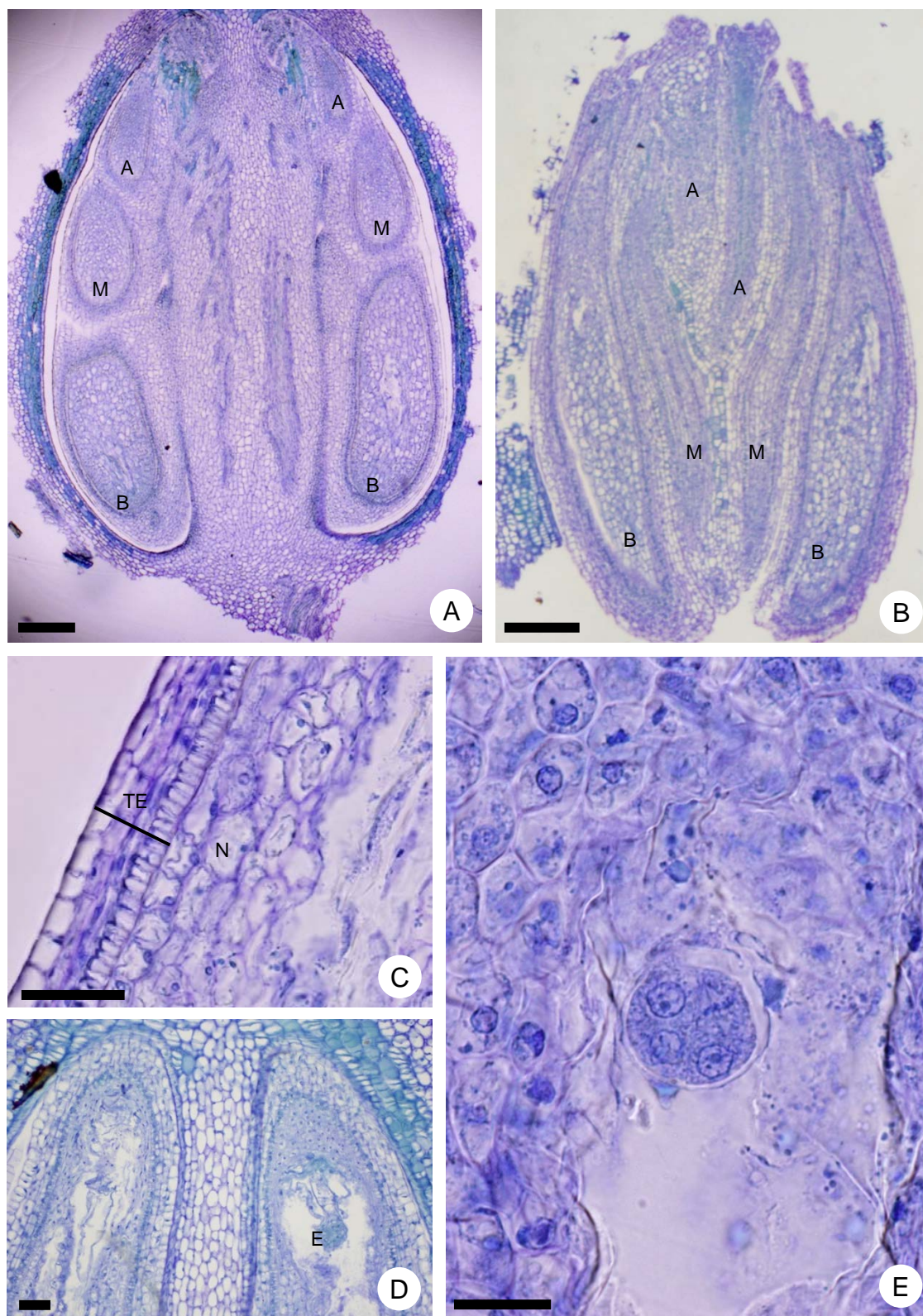


Figura 2. Fotomicrografias de sementes de *Qualea parviflora* em estágio jovem de desenvolvimento em seções longitudinais (classe 1). A. Vista geral do ovário com sementes basais, medianas e apicais de dois lóculos diferentes. B. Pares de sementes de um mesmo lóculo. C. Tegumentos de uma semente basal em início de desenvolvimento. Camada mais interna do tégmen com células mais alongadas e estreitas. D. Região micropilar de duas sementes basais de lóculos diferentes com início da formação do embrião. E. Detalhe de um embrião de quatro células, sendo uma das células em estágio de metáfase. A: semente apical; B: semente basal; E: embrião; M: semente mediana; N: nucelo; TE: tegumentos. Barras: 200 $\mu$ m (A, B), 50 $\mu$ m (C, D), 20 $\mu$ m (E).

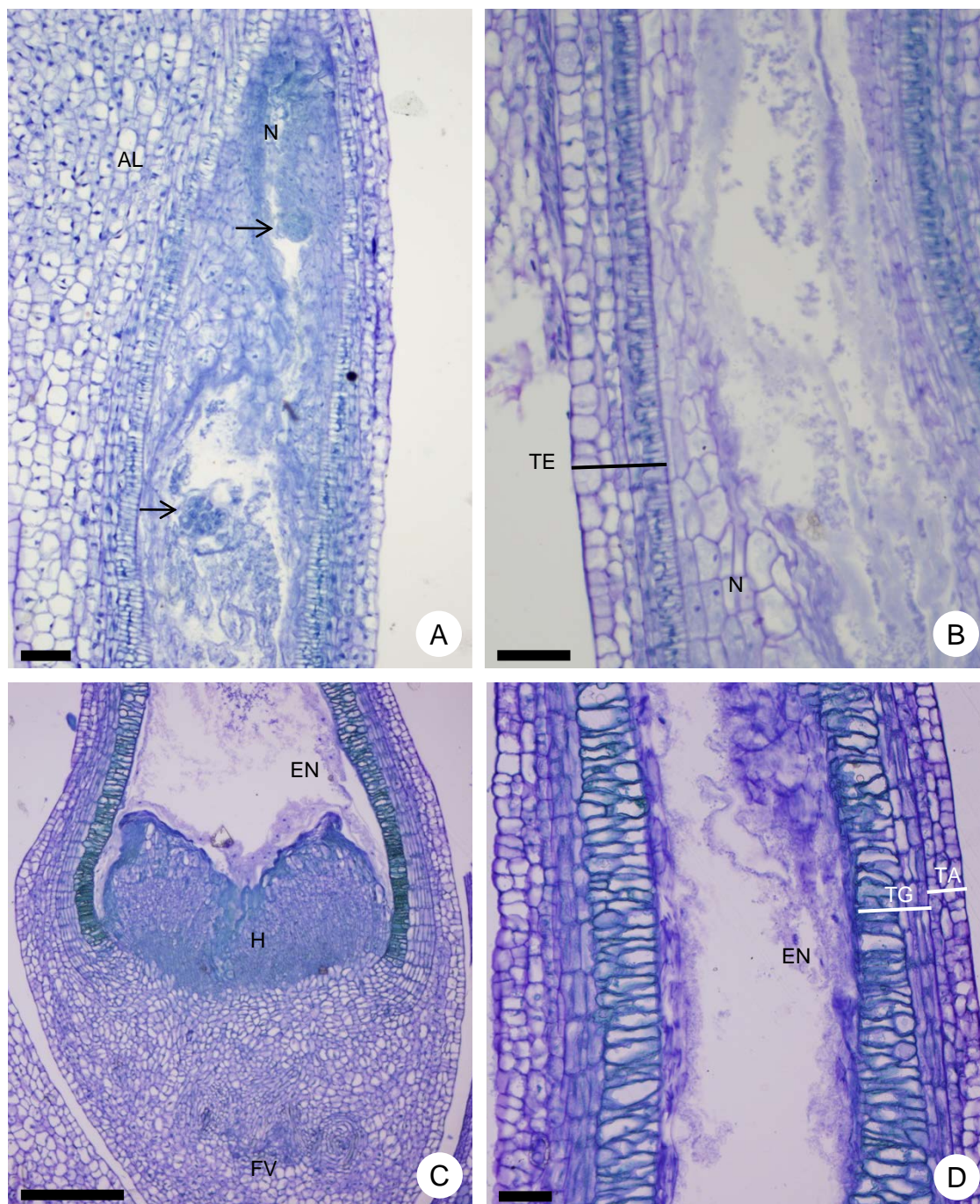


Figura 3. Seções longitudinais de sementes basais de *Qualea parviflora*. A. Semente poliembriônica com dois pró-embriões globulares em desenvolvimento (setas). B. Detalhe dos tegmentos em desenvolvimento nessa fase (classe 2), mostrando a camada mais interna do tégmen com células mais alongadas e coradas. C, D. Sementes em estágio mais avançado de desenvolvimento. C. Região calazal da semente, detalhe da hipóstase (classe 3). D. Detalhe dos tegmentos, células mais alongadas na camada mais interna do tégmen com coloração indicando a presença de tanino. Nucelo praticamente consumido e presença de endosperma nuclear. AL: ala em desenvolvimento; EN: endosperma nuclear; FV: feixes vasculares; H: hipóstase; N: nucelo; TA: testa; TG: tégmen. Barras: 50µm (A,B,D), 200µm (C).

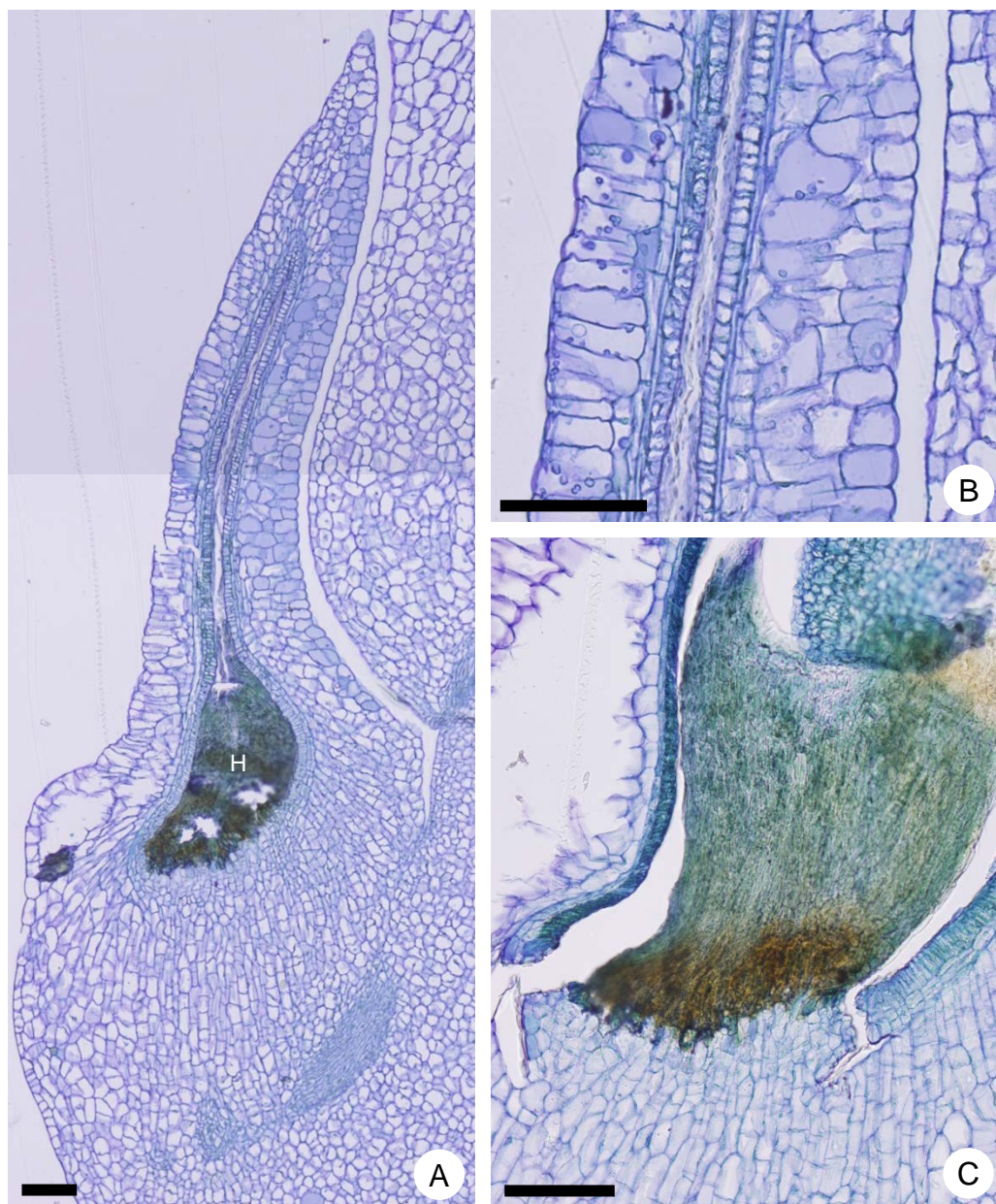


Figura 4: Fotomicrografias de sementes basais sem embrião de *Qualea parviflora* em seções longitudinais (classe 3). A. Semente sem embrião com características morfológicas que indicam o aborto da semente. B. Detalhe dos tegumentos, mostrando que a camada mais interna não está tão alongada e corada como na semente com embrião e as células da testa estão com maior volume. C. Detalhe da região da calaza mostrando a hipóstase com aspecto degenerativo e coloração diferente da semente com embrião. H: hipóstase. Barras: 100µm.

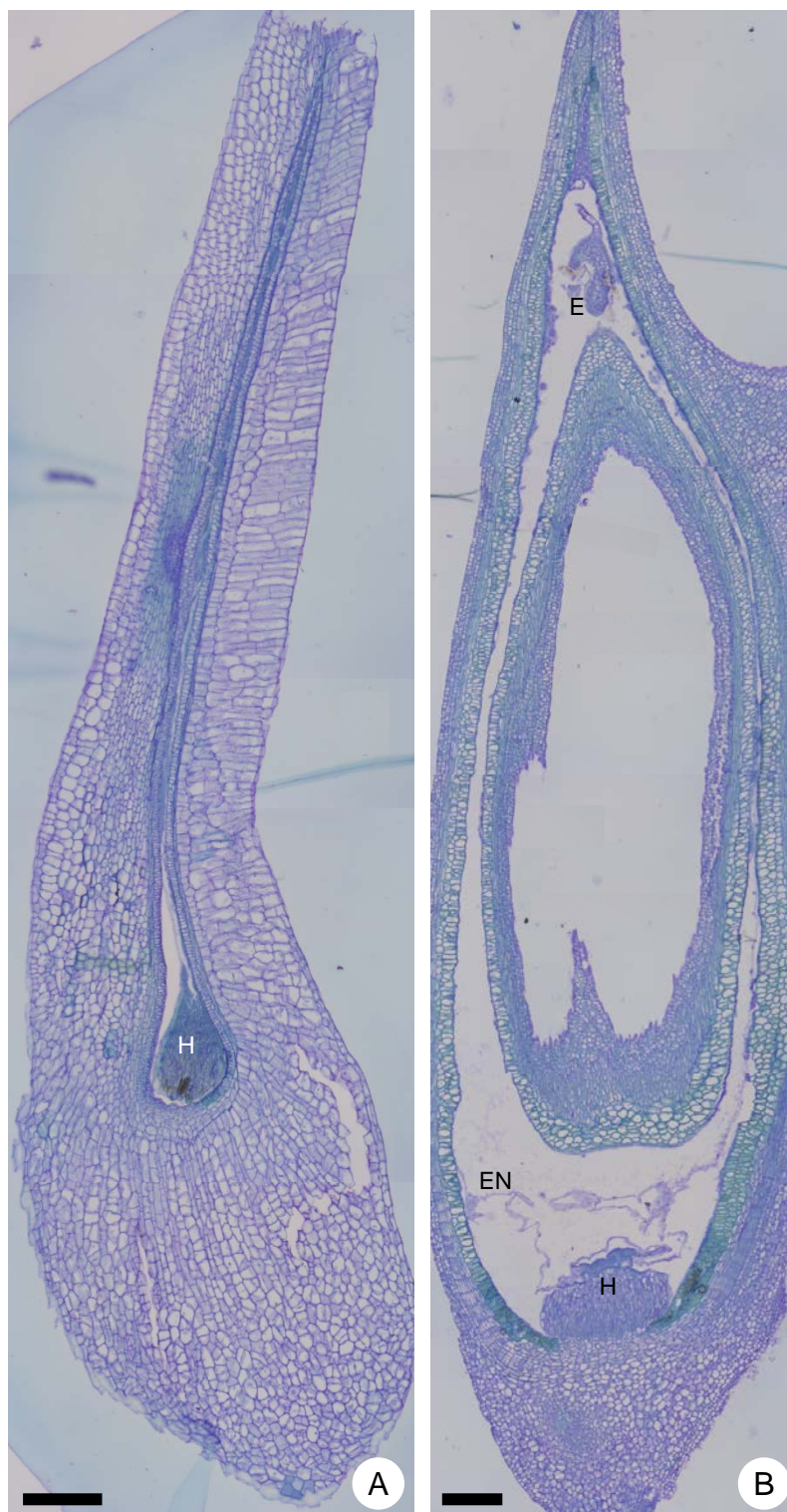


Figura 5: Fotomicrografias de seções longitudinais de sementes de *Qualea parviflora* (classe 4). A. Semente colapsada sem embrião com tegumentos pouco diferenciados e hipóstase reduzida. B. Semente com embrião torpedo em desenvolvimento, tegumentos desenvolvidos, endosperma e nucelo da região calazal com aspecto normal. E: embrião; EN: endosperma; H: hipóstase. Barras: 200 $\mu$ m.

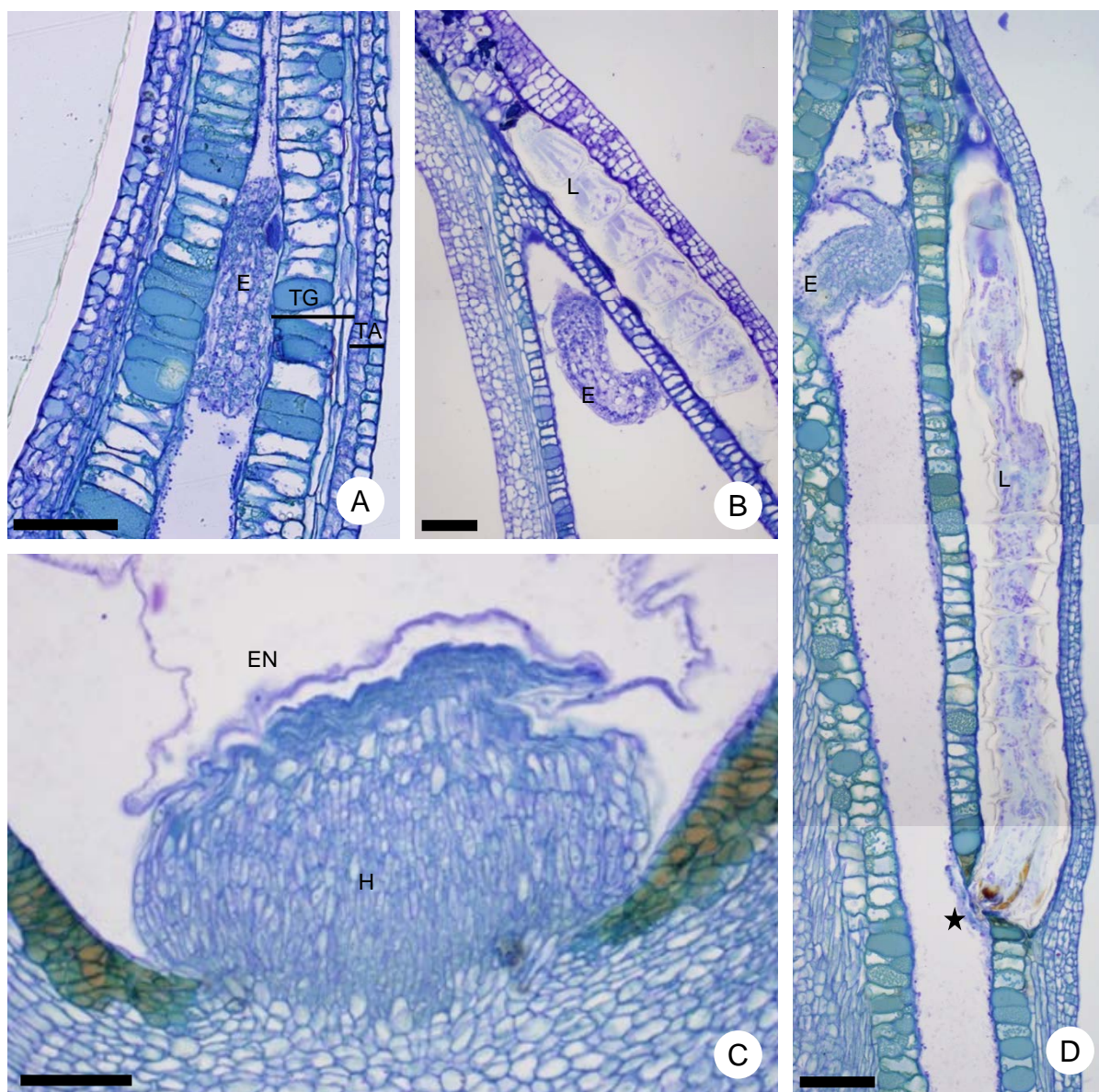


Figura 6: Fotomicrografias de seções longitudinais de sementes desenvolvidas com embrião de *Qualea parviflora* (classe 4). A. Detalhe da região micropilar com um embrião torpedo e tegumentos diferenciados. B. Semente com um embrião na fase torpedo em desenvolvimento e uma larva de inseto alojada entre a camada mais interna e diferenciada do tégmen e a testa. C. Detalhe do endosperma e da hipóstase. D. Seção de uma semente com embrião em fase torpedo e detalhe da larva que inicia o rompimento da camada mais interna da parede da semente (estrela), podendo alcançar o interior da semente. E: embrião; EN: endosperma; H: hipóstase; L: larva; TA: testa; TG: tégmen. Barras: 100µm.

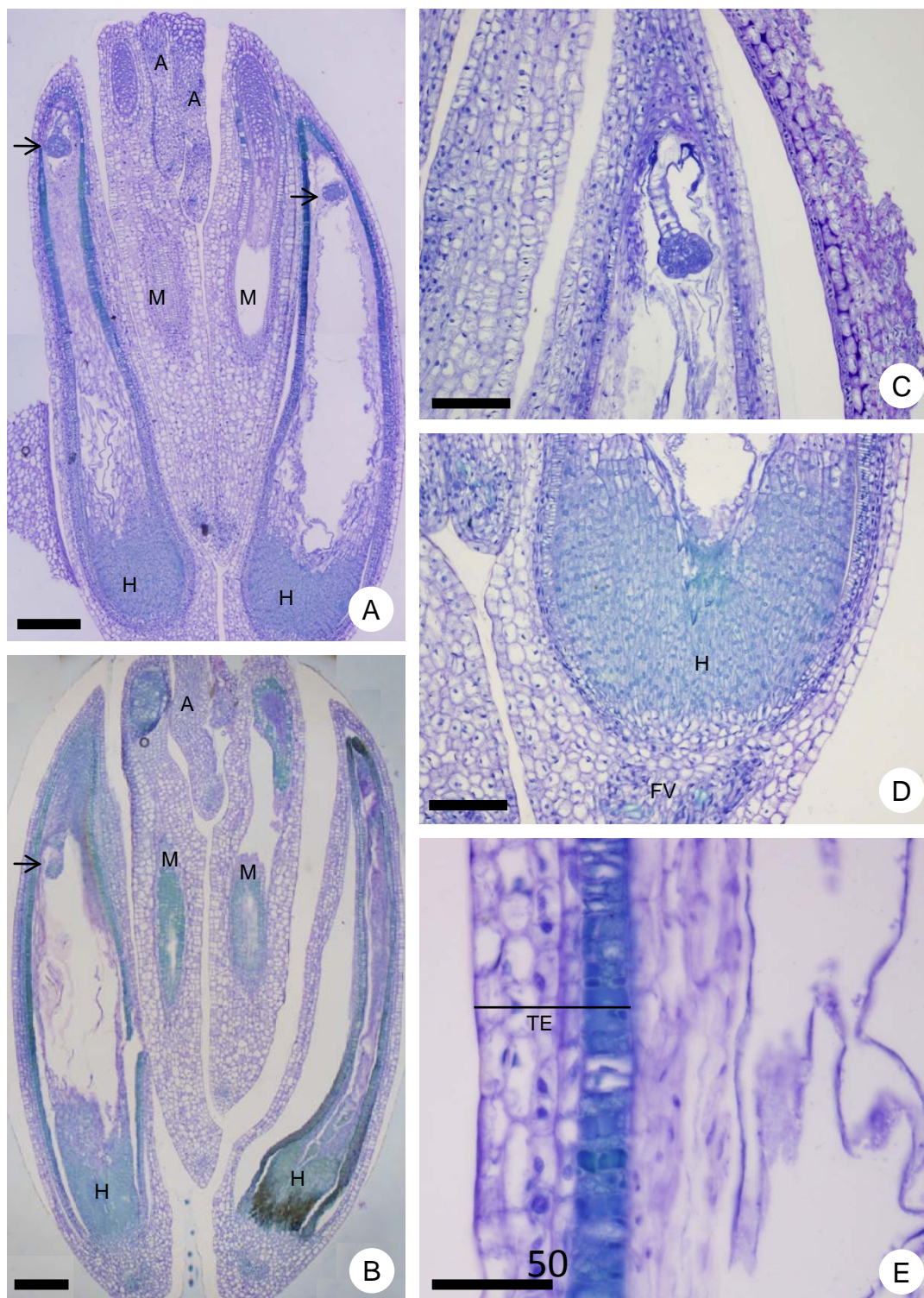


Figura 7: Fotomicrografias de seções longitudinais de sementes jovens de *Qualea multiflora* em início de desenvolvimento (classe 1). A. Visão geral do eixo com seis sementes de um mesmo lóculo. Sementes basais com presença de pró-embrião (setas). Sementes medianas e apicais apresentam apenas tegumentos e nucelo. B. Visão geral de outro fruto com seis sementes, sendo que as sementes basais diferem morfologicamente quanto a presença de pró-embrião (seta), o aspecto de tegumentos, nucelo da região calazal e volume. C. Detalhe de um embrião em início da fase cordiforme. D. Detalhe da região calazal da semente com embrião e fase cordiforme. E. Detalhe do tegumento de uma semente com embrião de fase cordiforme. Nota-se a diferenciação da camada mais interna densamente corada. A: semente apical; FV: feixes vasculares; H: hipóstase; M: semente mediana; TE: tegumento. Barras: 200µm (A, B), 100µm (C, D), 50µm (E).

## DISCUSSÃO

### **A poliembrionia em *Callisthene* spp. e *Qualea* spp. é transitória e não funcional**

O levantamento da poliembrionia em sementes maduras das quatro espécies estudadas em diferentes populações confirmou que a ocorrência de mais um embrião formado por semente é relativamente rara. Custódio (2008) encontrou frequências muito baixas de poliembrionia para *C. fasciculata* (0,20%) e *C. major* (0,48%) além da ausência nas espécies de *Qualea*. Com o aumento do conjunto amostral no presente estudo, as frequências de sementes poliembriônicas aumentaram e foram semelhantes ao encontrado em trabalhos com espécies poliembriônicas de Fabaceae (Martins & Oliveira 2001), Bignoniaceae, Bombacaceae (Salomão & Allem 2001) e Asteraceae (Franca *et al.* 2010). Mas estão bem abaixo do observado para outras espécies de Cerrado, que apresentam frequências altas de poliembrionia associadas com apomixia (Costa *et al.* 2004; Mendes-Rodrigues *et al.* 2005; Sampaio 2010). Por outro lado, em um levantamento recente de poliembrionia no Cerrado, Mendes-Rodrigues (2010) mostrou que apesar de 30,30% do total de espécies amostradas terem apresentado poliembrionia, na maior parte dessa amostra (23,48%) essa frequência não passou de 5%, como o visto para as Vochysiaceae analisadas nesse estudo.

A ocorrência de poliembrionia é muito comumente associada a eventos de apomixia, que formam sementes sem fecundação (Salomão & Allem 2001; Allem 2004). Mas a origem dos embriões extranumerários em Vochysiaceae é sexual e relacionada à presença de vários gametófitos por óvulo, como observado em espécies de *Callisthene* e *Qualea* (Carmo-Oliveira 1998).

Nas espécies com arquespório múltiplo, a competição entre os embriões formados pela fecundação das oosferas dos diferentes gametófitos em um mesmo óvulo pode ser responsável pela seleção de apenas um embrião para completar o desenvolvimento. Essa competição seria causada pelo racionamento dos recursos nutritivos e do espaço dentro das sementes, que são cruciais para o desenvolvimento dos embriões, já que o tamanho das sementes aladas varia pouco em relação à quantidade de embriões (Fukai *et al.* 2000; Maliro & Kwapata 2000, Mendes-Rodrigues *et al.* 2005).

Os embriões pouco desenvolvidos e as características morfológicas dos embriões encontrados em sementes poliembriônicas de *C. fasciculata*, *C. major* e *Q. multiflora* corroboram essa ideia, pois alguns embriões parecem receber mais recursos e se desenvolvem mais que os outros, comprometendo o desenvolvimento dos demais.

Os embriões extranumerários formados nas sementes de *Callisthene* e *Qualea* são resultantes da fecundação por grãos de pólen distintos. Assim, a qualidade do serviço de polinização e o tipo de grão de pólen podem interferir na formação de sementes viáveis e seleção pós-zigótica dos embriões (Gribel & Gibbs 2002; Ward *et al.* 2005; Chacoff *et al.* 2008), especialmente em plantas com auto-incompatibilidade como as espécies estudadas.

A poliembrionia em Vochysiaceae pode ser considerada transitória, pois sua ocorrência está restrita a um intervalo de tempo muito curto no desenvolvimento das sementes, provavelmente ao estágio de formação do embrião em fase globular, pois não foi encontrada poliembrionia em sementes com embriões em fase torpedão.

Ainda que a poliembrionia em Vochysiaceae não seja funcional, ou seja, não resulte em mais de um embrião por semente, aumentando as chances de germinação e estabelecimento de novos indivíduos, ela pode representar uma estratégia reprodutiva na tentativa de compensar as perdas da progênie por aborto de sementes e embriões. Isso porque ela possibilita a substituição de um embrião pouco vigoroso ou inviável por um

outro potencialmente mais viável na mesma semente (Willson 1983; Porcher & Lande 2005).

### **As sementes de *Qualea* spp. podem ser selecionadas antes e após a fecundação**

O aborto de sementes em *Qualea* spp. é frequente e ocorre tanto em *Q. multiflora* quanto em *Q. parviflora* independente da população (Custódio 2008; Capítulo 1). A embriologia dessas espécies (Boesewinkel & Venturelli 1987; Carmo-Oliveira 1998) e as características dos frutos e sementes maduras (Barbosa 1983; Santos 1997; Custódio 2008) indicam que a seleção das sementes por aborto acontece em momentos diferentes durante o desenvolvimento do fruto.

A diferenciação apenas do nucelo e dos tegumentos nos óvulos medianos e apicais, descrito por Carmo-Oliveira (1998) mostra a ocorrência de aborto desses óvulos, uma vez em que não há a diferenciação do tecido esporogênico e conseqüentemente a formação de gametófitos. Nesse caso, a redução é causada por falhas no desenvolvimento que parecem ser pré-programadas pela planta (Carmo-Oliveira 1998). Dessa forma, os frutos de *Q. multiflora* e *Q. parviflora* têm potencial de converter apenas seis sementes, dos 18 óvulos inicialmente formados.

O aborto de óvulos e sementes pode ter diferentes causas, como o desenvolvimento anormal do óvulo ou do gametófito, colapso do gametófito durante seu desenvolvimento e interrupção na formação do gametófito por ausência de polinização (Palser *et al.* 1990). Além das anormalidades no desenvolvimento do óvulo, processos pós-fertilização, como podem também causar a seleção de sementes (Ebadi *et al.* 1996).

A segunda etapa na seleção da progênie nas espécies de *Qualea* estudadas parece acontecer após a fertilização, já que nos estágios logo após a abertura da flor e início de

desenvolvimento do fruto não são perceptíveis diferenças entre as sementes basais. Os indicativos de aborto começam a se caracterizar com a deterioração gradual do conjunto de células nucelares localizado próximo à calaza e a não diferenciação dos tegumentos. Mesmo sem embriões, as sementes continuam crescendo por proliferação das camadas da testa e resultam em sementes maduras abortadas com forma muito semelhante às sementes com embrião, inclusive com o desenvolvimento de ala (Capítulo 1).

Em outras espécies de Vochysiaceae, *Salvertia convallariodora* St. Hil. e *Vochysia cinnamomea* Pohl., também foi verificada a presença de óvulos estéreis ainda em estágios iniciais da formação do megagametófito (Carmo-Oliveira 1998).

O conjunto de células nucelares pequenas com citoplasma denso localizado na região calazal das sementes de *Qualea* spp. que formam a hipóstase (Maheshwari 1950; Corner 1976; Boesewinkel & Bouman 1984) é persistente nas sementes desenvolvidas. Boesewinkel & Venturelli (1987) denominaram essa estrutura de *postament* em *Qualea cordata* Warm. Essa coluna ou disco formado pelas células nucelares teria funções semelhantes às descritas para a hipóstase, servindo como barreira física para o crescimento do gametófito na região calazal (Bouman 1984) e facilitando o transporte de nutrientes, pois conecta o suprimento vascular e o gametófito (Tilton 1980). Pode ainda produzir hormônios e enzimas para o crescimento (Maheshwari 1950) e ter função de proteção nas sementes maduras (Bouman 1984).

Nas sementes abortadas de *Qualea* spp. as células do *postament* se coram diferentemente, provavelmente pela deposição de compostos fenólicos. Pela proximidade do suprimento vascular da semente, as células da hipóstase pode sofrer deposição de substâncias como calose, tanino e celulose que impediriam o transporte de nutrientes e estariam associadas ao processo de aborto (Haig & Westoby 1988).

A camada mais interna do tégmen das sementes desenvolvidas com embrião é composta por células mais alongadas, fortemente coradas e maiores em relação às demais células do tegumento. De acordo com Boesewinkel & Venturelli (1987), a coloração mais acentuada dessa camada nas espécies de *Qualea* é atribuída à presença de tanino, um polifenol difícil de ser metabolizado. A ocorrência de células com tanino nos tegumentos das sementes é comum e pode contribuir para a proteção contra predadores e microorganismos (Boesewinkel & Bouman 1984). Em *Qualea parviflora* as larvas de insetos predadores pré-dispersão estavam localizadas entre o tégmen e a testa, indicando que pelo menos no início do desenvolvimento do embrião, essa camada diferenciada da semente pode conferir alguma proteção. Contudo, sua eficiência é restrita, pois nas sementes maduras os insetos são encontrados dentro das sementes, consumindo o embrião (Capítulo 1).

Diante dos dados apresentados podemos considerar que as mudanças no desenvolvimento dos tecidos que formam, protegem e auxiliam na nutrição da semente estão relacionadas à ocorrência ou não de fecundação, ou mesmo à qualidade desta. Um grão de pólen pouco viável ou até mesmo advindo de autopolinização pode estar estimulando o progressivo comprometimento da semente. Diferente das espécies de *Callisthene*, *Vochysia* e *Salvertia*, nas quais o aborto das sementes parece estar associado a limitações de espaço no fruto (Carmo-Oliveira 1998) e é até certo ponto pré-definido, o aborto das sementes basais em *Qualea* parece ocorrer pós-fertilização e pode estar associado ao serviço de polinização e mesmo às condições ambientais durante o desenvolvimento dos frutos. Dessa forma, mais uma vez a qualidade do serviço de polinização poderia estar interferindo na quantidade de sementes formadas por fruto (Gribel & Gibbs 2002; Ward *et al.* 2005; Chacoff *et al.* 2008).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A produção e desenvolvimento das sementes nas espécies de Vochysiaceae estudadas envolvem processos de aborto e predação de sementes, além de poliembria.

A ocorrência de aborto de sementes foi presente em todas as espécies e populações analisadas e as frequências de aborto foram muito mais relacionadas com as características intrínsecas da reprodução das espécies do que com a área de ocorrência. O desenvolvimento inicial das sementes de *Qualea* spp. traz características histológicas que podem estar ligadas ao aborto de sementes. Os pares de sementes apicais e medianos de cada lóculo não desenvolvem gametófitos, caracterizando um aborto pré-fertilização, já descrito para sementes de *Callisthene*, *Vochysia* e *Salvertia*. Em algumas sementes basais, a não diferenciação dos tegumentos e inativação da hipóstase sinalizam os primeiros estágios de aborto após a fertilização.

A predação pré-dispersão, além de diferir entre as espécies, varia também em função da área de ocorrência das espécies e das variações individuais dentro das espécies. *Callisthene fasciculata* não apresentou semente predada e em *C. major* adultos de Cucurliionidae foram encontrados nos frutos. As larvas dos insetos predadores foram vistas histologicamente nas sementes de *Q. parviflora* em estágio jovem, localizadas entre a testa e a camada mais interna do tégmen. Mas as larvas e imaturos de Crysomelidae e Hymenoptera devem completar seu desenvolvimento dentro das sementes, em contato com o embrião, causando injúrias e comprometendo sua viabilidade, como observado nas sementes maduras predadas.

A poliembria é transitória e não funcional, resultando em sementes maduras na sua maioria monoembriônicas. A seleção dos embriões deve acontecer nos estágios mais jovens da embriogênese, logo após a fecundação, podendo ser uma estratégia de compensação

reprodutiva, na medida em que seleciona um embrião potencialmente mais apto mediante a morte de outros.

Aborto e predação diminuem a conversão de óvulos em sementes saudáveis e bem formadas, mas as frequências finais de sementes com embrião nas espécies de Vochysiaceae estudadas são semelhantes ao encontrado para outras espécies de Cerrado.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Afonso, A. P. 1994. Biologia da polinização de *Callisthene major* (Vochysiaceae). **Monografia**. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia, MG. 19 p.
- Allem, A. C. 2004. Optimization theory in plant evolution: an overview of long-term evolutionary prospects in the Angiosperms. **The Botanical Review** **69**(3): 225-251.
- Allphin, L.; Wiens, D. & Harpert, K. T. 2002. The relative effects of resources and genetics on reproductive success in the rare kachina daisy, *Erigeron Kachinensis* (Asteraceae). **International Journal of Plant Sciences** **163**(4): 599-612.
- Almeida, A. F. & Sarmiento, F. N. M. (coord.) 1998. **Parque Estadual da Serra de Caldas – Plano de Manejo**. CTE (Centro Tecnológico de Engenharia Ltda), FEMAGO – Fundação Estadual do Meio Ambiente. Goiânia, GO.
- Alves Costa, C. P. & Knogge, C. 2005. Larval concorrência gorgulhos *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) alimentando-se de sementes da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). **Naturwissenschaften** **92**(6): 265-268.
- Andersen, A. N. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. **Oikos** **52**: 337-340.
- Appolinário, V. R. C. 1995. Levantamento Fitossociológico das espécies arbóreas de Cerrado (senso restrito) do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia – MG. **Monografia**. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia, MG.
- Appolinário, V. & Schiavini, I. 2002. Levantamento fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (*stricto sensu*) em Uberlândia - Minas Gerais. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer** **10**: 57-75.
- Arathi, H. S.; Ganeshaiah, K. N.; Uma Shaanker, R. & Hedge, S. G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). **American Journal of Botany** **86**(5): 659-662.

- Baldissera, R. & Ganade, G. 2005. Predação de sementes ao longo de uma borda de floresta ombrófila mista e pastagem. **Acta Botanica Brasilica** **19**(1): 161-165.
- Barbosa, A. A. 1983. Aspectos da biologia reprodutiva de três espécies de *Qualea* (Vochysiaceae) de um cerrado de Brasília-DF. **Dissertação de Mestrado**. Universidade de Brasília. Brasília, DF. 92 p.
- Barreto, M. R.; Anjos, N. & Della Lucia, T. M. C. 1999. Comportamento Reprodutivo de *Spermologus rufus* Boheman (Coleoptera: Curculionidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **28**(2): 351-354.
- Bawa, K.S. & Webb, C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **American Journal of Botany** **71**(5): 736-751.
- Bawa, K. S.; Hedge, S. G.; Ganeshaiah, K. N. & Uma Shaanker, R. 1989. Embryo and seed abortion in plants. **Nature** **342**: 625.
- Beckage, B. & Clark, J. S. 2005. Does predation contribute to tree diversity? **Oecologia** **143**(3): 458-469.
- Bhojwani, S.S & Bhatnagar, S.P. 1986. **The embryology of Angiosperms**. India, Vani Education Books.
- Boesewinkel, F. D. & Bouman, F. 1984. The seed: structure. Pp. 576-610. In: B. M. Johri (ed.). **Embryology of Angiosperms**. Springer, Berlin.
- Boesewinkel, F. D. & Venturelli, M. 1987. Ovule and seed structure in Vochysiaceae. **Botanische Jahrbücher Syst.** **108**(4): 547-566.
- Bogiani, P. A. 2010. Seleção de frutos de Jerivá *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) como sítio de oviposição por dois grupos de besouros (Bruchidae e Curculionidae: Coleoptera). **Relatório de Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica**.

- Curso de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade de São Paulo. <http://ecologia.ib.usp.br/curso/2010/pages/pdf/PI/relatorios/paulo.pdf> (acesso em 20/11/2010).
- Bouman, F. 1984. The ovule. Pp. 123-158. In: B. M. Johri (ed.). **Embryology of Angiosperms**. Springer, Berlin.
- Bradford, D. F. & Smith, C. C. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. **Ecology** **58**(3): 667-673.
- Brandão, C. R. F. 1999. Hymenoptera. Pp. 143-146. In: C. A. Joly (coord.). Série Biodiversidade do estado de São Paulo, v. 5, **Invertebrados terrestres**. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP, Centro de Referência em Informação Ambiental, CRIA.
- Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: A test of the Janzen-Connell model. **Oecologia** **97**(4): 533-540.
- Cardoso, E.; Moreno, M. I. C.; Bruna, E. M. e Vasconcelos, H. L. 2009. Mudanças fitofisionômicas no cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia – MG. **Caminhos de Geografia Uberlândia** **10**(32): 254 - 268.
- Carmo-Oliveira, R. 1998. Estudos embriológicos e aspectos da morfologia floral de Vochysiaceae. **Tese de Doutorado**. Universidade de São Paulo. 151p.
- Chacoff, N.P.; Garcia, D. & Obeso, J.R. 2008. Effects of pollen quality and quantity on pollen limitation in *Crataegus monogyna* (Rosaceae) in NW Spain. **Flora** **203**: 499-507.
- Cícero, E. A. S. 2007. Caracterização molecular e seleção de isolados de *Bacillus thuringiensis* com potencial inseticida para *Sphenophorus levis*. **Tese de Doutorado**. Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias. Universidade Estadual de São Paulo. Jaboticabal, SP. 59p.

- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science** **199**(4335): 1302-1310.
- Corner, E. J. H. 1976. **The Seed of Dicotyledons**. v. 2. Cambridge University Press. Cambridge.
- Costa, C. 1999. Coleoptera. Pp. 115-122. In: C. A. Joly (coord.). Série Biodiversidade do estado de São Paulo, v. 5, **Invertebrados terrestres**. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP, Centro de Referência em Informação Ambiental, CRIA.
- Costa, M. E.; Sampaio, D. S.; Paoli, A. A. S. & Leite, S. C. A. L. 2004. Poliembria e aspectos da embriogênese em *Tabebuia ochracea* (Chamisso) Standley (Bignoniaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **27**: 395-406.
- Cox, M. L. 1994. Diapause in the Chrysomelidae. Pp. 469–502. In: P. H. Jolivet; M. L. Cox & E. Petitpierre (eds). **Novel aspects of the biology of Chrysomelidae**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.
- Crawley, M. J. 2000. Seed predators and plant population dynamics. Pp. 167-182. In: M. Fenner. **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**.
- Custódio, L. N. 2008. Poliembria em espécies de *Callisthene* Mart. e *Qualea* Aubl. (Vochysiaceae). **Monografia**. Universidade Federal de Uberlândia.
- Dhar, R.; Sharma, N. & Sharma, B. 2006. Ovule abortion in relation to breeding system in four *Trifolium* species. **Current Science** **91**(4): 482-485.
- Ebadi, A.; Sedgley, M.; May, P. & Combe, B.G. 1996. Seed development and abortion in *Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay. **International Journal of Plant Science** **157**: 703-712.
- Ehrlén, J. 1996. Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. **Oecologia** **108**(4): 708-713.

- Ferreira, D. F. 2008. SISVAR: um programa para análises e ensino de estatística empresarial. **Revista Científica Symposium** 6(2): 36-41. Lavras.
- Figueiredo, P.S.; Girnos, E.C. & Santos L.S. 2008. Predação e parasitismo em sementes de duas populações de *Parkia platycephala* Benth., em áreas de cerrado no nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 31(2): 245-251.
- Fleury, M. 2003. Efeito da fragmentação florestal na predação de sementes da palmeira Jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) em florestas semidecíduas do estado de São Paulo. **Dissertação de Mestrado**. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Universidade de São Paulo. Piracicaba, SP.
- Franca, R. de O., Passos, L. de O., Carmo-Oliveira, R. & Marzinek, J. 2010. Poliembryonia e compensação reprodutiva no cerrado: dados sobre algumas espécies de Asteraceae. **Anais do 61º Congresso Nacional de Botânica**. Manaus, AM.
- Fukai, S.; Shimomura, T. & Kondo, T. 2000. Morphological observation of polyembryony in *Ophipogon japonicus* (Liliaceae). **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science** 69(5): 614-616.
- García, D.; Zamora, R.; Gómez, J. M.; Jordano, P. & Hódar, J. A. 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. **Journal of Ecology** 88: 436-446.
- García, D.; Zamora, R.; Gómez, J. M. & Hódar, J. A. 2001. Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. **Journal of Ecology** 89: 639-647
- Ghazoul, J. & Satake, A. 2009. Nonviable seed set enhances plant fitness: the sacrificial sibling hypothesis. **Ecology** 90(2): 369–377.
- Grenha, V.; Macedo, M. V. de & Monteiro, R. F. 2008. Predação de sementes de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O’Kuntze (Arecaceae) por *Pachymerus nucleorum*

- Fabriciusn (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae). **Revista Brasileira de Entomologia** **52**(1): 50-56.
- Gribel, R. & Gibbs, P. E. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). **International Journal of Plant Sciences** **163**(6): 1035-1043.
- Haig, D. & Westoby, M. 1988. Inclusive fitness, seed resources, and maternal care. Pp. 60-79. In: J. L. Doust & L. L. Doust (eds.) **Plant reproductive ecology: patterns and strategies**. Oxford University Press, New York.
- Haridasan, M. & Araújo, G. M. 1988. Aluminium-accumulating species in two forest communities in the cerrado region of Central Brazil. **Forest Ecology and Management** **24**: 15-26.
- Haridasan, M. & Araújo, G. M. 2005. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **28**(2): 295-303.
- IBDF - INSTITUTO BRASILEIRO DE DESENVOLVIMENTO FLORESTAL. 1981. **Plano de manejo**. Parque Nacional da Serra da Canastra. IBDF, Brasília.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. **Evolution** **23**(1): 1-27.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** **104**(940): 501-528.
- Janzen, D. H. 1971a. Escape of *Cassia Grandis* L. beans from predators in time and space. **Ecology** **52**(6): 964-979.
- Janzen, D. H. 1971b. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **2**: 465-92.

- Janzen, D. H. 1975. Intra- and interhabitat variations in *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblycerus Cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. **Ecology** **56**(4): 1009-1013.
- Janzen, D. H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. Pp. 83-128. In: P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann. **Tropical trees as living systems**, Cambridge University Press.: Cambridge.
- Johri, B.M.; Ambegaokar, K.B. & Srivastava, P.S. 1992. **Comparative Embryology of Angiosperms**. v. 1. Germany, Springer-Verlag.
- Jones, F. A. & Comita, L. S. 2010. Density-dependent pre-dispersal seed predation and fruit set in a tropical tree. **Oikos** **119**: 1841–1847.
- Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellogg, E. A.; Stevens, P. F. & Donoghue, M. J. 2009. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed.
- Kärkkäinen, K.; Savolainen, O. & Koski, V. 1999. Why do plants abort so many developing seeds: bad spring or bad maternal genotypes? **Evolutionary Ecology** **13**: 305-317.
- Lakshmanan, K.K & Ambegaokar, H.B. 1984. Polyembryony. Pp. 445-474. In B.M. Johri (ed.). **Embryology of Angiosperms**. Germany, Springer-Verlag.
- Latta, R.G. 2005. The effects of embryo competition with mixed mating on the genetic load in plants. **Heredity** **75**: 637-643.
- Lee, T. D. 1988. Patters of fruit and seed production. Pp: 179-292. In: J. L. Doust & L. L. Doust (eds.) **Plant reproductive ecology: patterns and strategies**. Oxford University Press, New York.
- Leimu, R.; Syrjänen, K.; Ehrlén, J. & Lehtilä, K. 2002. Pre-dispersal seed predation in *Primula veris*: among-population variation in damage intensity and selection on flower number. **Oecologia** **133**: 510–516.

- Lersten, N.R. & Curtis, J.D. 1988. Secretory reservouis (ducts) of two kinds in giant ragweed *Ambrosia trifida* (Asteraceae). **American Journal of Botany** **75**(9): 1313-1323.
- Linkies, A.; Graeber, K.; Knigth, C. & Leubner-Metzger, G. 2010. The evolution of seeds. **New Phytologist** **186**: 817–831.
- Lopes, S. de F.; Vale, V. S. do; Oliveira, A. P. de & Schiavini, I. 2011. Análise comparativa da estrutura e composição florística de Cerrado no Brasil Central. **Interciencia** **36**(1): 8-15.
- López-Almansa, J.C.; Yeung, E.C. & Gil, L. 2004. Abortive seed development in *Ulmus minor* (Ulmaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **145**: 455-467.
- Luca, J. R. de. 2010. Seleção de frutos de jerivá *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) por besouros predadores de sementes. Relatório de Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica. Curso de Pós-Graduação em Ecologia - Universidade de São Paulo.
- Maheshwari, P. 1950. **An introduction to the embryology of Angiosperms**. New York, McGraw-Hill Book Company.
- Maheshwari, P. & Sachar, R.C. 1963. Polyembryony. Pp. 265-289. In P. Maheshwari (ed.). **Recent advances in the embryology of Angiosperms**. University of Delphi.
- Maliro, M. F. A. & Kwapata, M. B. 2000. Apomitic embryo development and survival in *Uapaca kirkiana* under in vitro and in vivo seed germination. **Scientia Horticulturae** **83**: 139-147.
- Marino, P. C.; Westerman, P. R.; Pinkert, C. & Van der Werf, W. 2005. Influence of seed density and aggregation on post-dispersal weed seed predation in cereal fields. **Agriculture, Ecosystems & Environment** **106**: 17-25.

- Martins, M. A. G. & Oliveira, D. M. T. 2001. Morfo-anatomia e ontogênese do fruto e da semente de *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze (Fabaceae: Faboideae). **Revista Brasileira de Botânica** **24**(1): 109-121.
- Marzinek, J. 2008. Aspectos estruturais de órgãos reprodutivos de seis espécies de Eupatorieae (Asteraceae), com ênfase na ontogênese das cipselas e sementes. **Tese de Doutorado**. Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Botucatu, SP. 80p.
- Mattson, W. J. Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annual Review of Ecology and Systematics** **11**: 119-161.
- McKenna, D. D.; Sequeirab, A. S.; Marvaldic, A. E. & Farrella, B. D. 2009. Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. **PNAS Early Edition** **106**: 7083-7088.
- Melser, C. & Klinkhamer, P. G. L. 2001. Selective seed abortion increases offspring survival in *Cynoglossum officinale* (Boraginaceae). **American Journal of Botany** **88**(6): 1033-1040.
- Mendes, V.; Hepp, L. U. & Restello, R. M. 2009. Comunidade de Cerambycidae e Alticinae (Chrysomelidae) de diferentes fitofisionomias do município de Erechim/RS. **Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil**.
- Mendes-Rodrigues, C.; Carmo-Oliveira, R.; Talavera, S.; Arista, M.; Ortiz, P.L. & Oliveira, P.E. 2005. Polyembryony and apomixis in *Eriotheca pubescens* (Malvaceae-Bombacoideae). **Plant Biology** **7**(5): 533-540.
- Mendes-Rodrigues, C. 2010. Ecologia de espécies poliembriônicas com ênfase no Bioma Cerrado. **Tese de Doutorado**. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG. 228 p.

- Mickeliunas, L.; Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2006. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). **Revista Brasileira de Botânica** **29**(2): 251-258.
- Moreno, M. I. C.; Schiavini, I. & Haridasan, M. 2008. Fatores edáficos influenciando na estrutura de fitofisionomias do cerrado. **Caminhos de Geografia Uberlândia** **9**(25): 173 – 194.
- Nascimento, L. S. do. 2009. Ecologia de Bruchidae na predação pré-dispersão de sementes de *Albizzia lebbbeck* (Benth.) em arborização. **Dissertação de Mestrado**. Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica, RJ. 73p.
- Nilsson, S. G. & Wästljung, U. 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus Sylvatica*) patches. **Ecology** **68**(2): 260-265.
- Oberprieler, R. G.; Marvaldi, A. E. & Anderson, R. S. 2007. Weevils, weevils, weevils everywhere. In: Z. Q. Zhang & W. A. Shear (eds) Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. **Zootaxa** **1668**: 1–766.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & McCully, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **O Protoplasma** **59**: 368-373.
- Oliveira, P. E. 1991. The pollination and reproductive biology of a Cerrado woody community in Brazil. **Tese de Doutorado**, University of St Andrews, St. Andrews.
- Oliveira, P. E. 1996. Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): uma espécie do cerrado polinizada por mariposas. **Revista Brasileira de Botânica**: 49-53.
- Oliveira, P. E. & Silva, J. C. S. 1993. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of central Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **9**(1): 67-79.

- Oliveira, P. E. 1998. Reproductive biology, evolution and taxonomy of the Vochysiaceae in Central Brazil. Pp: 381-393. In: S. Owens & P. Ruddal (eds.) **Reproductive Biology** 96. Royal Botanic Gardens at Kew, Richmond.
- Oliveira, V. H. F.; Costa, F. V. da; Madeira, B. G. & Faria, M. L. 2007. Efeito da complexidade do habitat na predação de sementes por insetos em quatro espécies arbóreas no norte de Minas Gerais. **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**.
- Palser, B.F.; Rouse, J.L. & Willians, E.G. 1990. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (Ericaceae). **Botanical Gazette** **151**(1): 73-87.
- Pascoli, G. V. T. 2005. Ectoparasitismo em aves silvestres em um fragmento de mata (Uberlândia, MG). **Dissertação de Mestrado**. Universidade Federal de Uberlândia. 66p.
- Pereira, M. J. B.; Anjos, N. & Eiras, A. E. 2003. Oviposição da broca-da-semente de graviola *Bephratelloides pomorum* (Fabricius, 1908) (Hymenoptera: Eurytomidae). **Arquivos do Instituto Biológico** **70**(2): 221-224.
- Pizo, M. A. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **13**(4): 559-577.
- Porcher, E. & Lande, R. 2005. Reproductive compensation in the evolution of plant mating systems. **New Phytologist** **166**: 673-684.
- Raimúndez-Urrutia, E. 2008. Abortion and predispersal seed predation in the American Proteaceae *Roupala montana* Aubl. **Caribbean Journal of Science** **44**(2): 164-174.
- Ratter, J. A.; Bridgewater, S.; Atkinson, R. & Ribeiro, J. F. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. **Edinburgh Journal of Botany** **53**: 153-180.

- Raven, P. H.; Evert, R. F. & Eichhorn S. E. **Biologia Vegetal**. 2007. Editora Guanabara Koogan S. A., Rio de Janeiro.
- Ribeiro Júnior, J. I. 2001. Análises estatísticas no SAEG. Viçosa - UFV.
- Ribeiro, M. L.; Sales, V. A.; Miranda, F. S.; Soares, C. E. A. & Oliveira, A. C. C. 2007. Influência da predação de sementes na germinação de leguminosas (Fabaceae) no Cerrado. **Revista Brasileira de Biociências** 5(2): 279-281.
- Romero, R. & Nakajima, J. N. 1999. Espécies endêmicas do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica** 22(2): 259-265.
- Salomão, A. N. & Allem, A. C. 2001. Polyembryony in Angiosperms: trees of the brazilian cerrado and caatinga vegetation. **Acta Botanica Brasilica** 15(3): 369-378.
- Sampaio, D. S. 2010. Biologia reprodutiva de espécies de Bignoniaceae ocorrentes no Cerrado e variações no sistema de auto-incompatibilidade. **Tese de Doutorado**, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 251p.
- Santos, M. L. 1997. Biologia de polinização e reprodução de *Vochysia cinnamomea* Pohl (Vochysiaceae) em cerrados do Triângulo Mineiro. **Revista Brasileira de Botânica** 20(2): 127-132.
- Sari, L. T. & Ribeiro-Costa, C.S. 2005. Predação de sementes de *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby (Caesalpinaceae) por bruquíneos (Coleoptera: Chrysomelidae). **Neotropical Entomology** 34(3): 521-525.
- Schiavini, I. & Araújo, G. M. 1989. Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). **Sociedade & Natureza** 1(1): 61-66.
- Sedgley, M. & Granger, L. 1996. Embryology of *Eucalyptus spathulata* and *E. platypus* (Myrtaceae) following selfing, crossing and reciprocal inter-specific pollination. **Australian Journal of Botany** 44: 661-671.

- Silva, F. R. da; Begnini, R. M.; Scherer, K. Z.; Lopes, B. C. & Castellani, T. T. 2007. Predação de Sementes de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) por insetos na Ilha de Santa Catarina, SC. **Revista Brasileira de Biociências** 5(1): 681-683.
- Sorensen, F. C. 1982. The roles of polyembryony and embryo viability in the genetic system of Conifers. **Evolution** 36(4): 725-733.
- Souza, S. C. A. de; Braga, L. L.; Tolentino, G. S.; Matos, A. M. M.; Rodrigues, P. M. S. & Nunes, Y. R. F. 2007. Biometria de frutos e predação de sementes de *Senna spectabilis* (DC) Irwin et Barn. (Fabaceae-Caesalpinioideae) provenientes de três localidades do norte de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Biociências** 5(1): 864-866.
- Souza, V. C. & Lorenzi, H. 2005. **Botânica Sistemática**: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa, Instituto Plantarum.
- Spironello, W.R.; Sampaio, P. de T.B. & Ronchi-Teles, B. 2004. Produção e predação de frutos em *Aniba rosaeodora* Ducke var. *amazonica* Ducke (Lauraceae) em sistema de plantio sob floresta de terra firme na Amazônia Central. **Acta Botanica Brasilica** 18(4): 801-907.
- Steffan-Dewenter, I.; Münzenberg, U. & Tschardtke, T. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. **The Royal Society** 268: 1685-1690.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Annual Review of Ecology and Systematics** 12: 253-279.
- SYSTAT2002.SystatforWindows.Version10.2.SystatSoftwareInc.
- Tamura, S. & Hiura, T. 1998. Proximate factors affecting fruit set and seed mass of *Styrax obassia* in a masting year. **Écoscience** 5(1): 100-107.

- Teixeira, S. de P.; Pereira, R. A. S. & Ranga, N. T. 2006. Components of fecundity and abortion in a tropical tree, *Dahlstedtia pentaphylla* (Leguminosae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **49**(6): 905-913.
- Tilton, V. R. 1980. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the calaza of angiosperm ovules. **Canadian Journal of Botany** **58**: 2059-2066.
- Traveset, A. 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. **Oecologia** **87**(4): 570-576.
- Tuda, M.; Wu, L.; Tateishi, Y.; Niyomdham, C.; Buranapanichpan, S.; Morimoto, K.; Wu, W.; Wang, C.; Chen, Z.; Zhu, H.; Zhang, Y.; Murugan, K.; Chou, L. & Johnson, C. D. 2009. A novel host shift and invaded range of a seed predator, *Acanthoscelides macrophthalmus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), of an invasive weed, *Leucaena leucocephala*. **The Entomological Society of Japan** **12**: 1-8.
- Uma Shaanker, R.; K. N. Ganeshaiah and K. S. Bawa. 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **19**: 177-205.
- Uma Shaanker, R. & Ganeshaiah, K.N. 1996. Polyembryony in plants: a weapon in the war over offspring numbers? **Trends in Ecology & Evolution** **11**(1): 26-27.
- Uma Shaanker, R. & Ganeshaiah, K.N. 1997. Conflict between parent and offspring in plants: predictions, processes and evolutionary consequences. **Current Science** **72**(12): 932-939.
- Vanin, S. A. 1999. Curculionidae. Pp. 135-140. In: C. A. Joly (coord.). Série Biodiversidade do estado de São Paulo, v. 5, **Invertebrados terrestres**. Fundação de

Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP, Centro de Referência em Informação Ambiental, CRIA.

Vieira, C. R. & Scalon, M.C. 2009. Efeito do adensamento de frutos na predação de sementes por curculionídeos em planta do gênero *Copaifera L.* (Caesalpiniaceae) de três fitofisionomias do Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina – MT. **Anais do III Congresso Latino Americano de Ecologia.**

Vilarinho, K. R. 2007. Análise da variabilidade genética de populações de *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae), na cultura do algodoeiro. **Dissertação de Mestrado.** Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brasil. 120p.

Zhang, J.; Drummond, F. A.; Liebman, M. & Hartke, A. 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. **Maine Agricultural and Forest Experiment Station Technical Bulletin 163:** 32p.

Ward, M.; Dick, C.W.; Gribel, R. & Lowe, A.J. 2005. To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. **Heredity 95:** 246–254

Werker, E. 1997. **Seed anatomy.** Berlin: Gebrüder Borntraeger. 424 p.

Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. **Oecologia 64:** 47-53.

Wiens, D.; Calvin, C.L.; Wilson, C.A.; Davern, C.I.; Frank, D. & Seavey, S.R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. **Oecologia 71:**501-509.

Willson, M. F. 1983. **Plant reproductive ecology.** John Wiley & Sons. New York. 209p.