

Estudos comparativos da variabilidade na composição de resina da folha entre árvore parental e progênie de espécies selecionadas de *Hymenaea* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, tribo Detarieae)

II - Comparação de Populações Amazônicas adicionais com uma População do Sudeste Brasileiro

Will Stubblebine (*)

Jean H. Langenheim (**)

Resumo

Este estudo faz parte de uma longa investigação sobre a variação na composição da resina do gênero *Hymenaea* L. (Leguminosae — Caesalpinioideae) e os possíveis papéis ecológicos desta, nos diversos ecossistemas dos trópicos. O trabalho é o segundo de uma série em que será comparado o padrão de variação na composição entre a árvore-mãe e a progênie dela, tanto nas diferentes espécies de *Hymenaea* da Hiléia Amazônica, como em outros ecossistemas tropicais. Populações de *H. intermedia* Ducke e *H. parvifolia* Huber da Reserva Ducke, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), próximas a Manaus, AM, foram estudadas no primeiro trabalho desta série, e são reexaminadas no trabalho atual dado o aparecimento de novos coortes de plântulas sob algumas destas árvores. Foram estudados também vários indivíduos de *H. courbaril* L. var. *subsessilis* Ducke situada no Km 7 da Rodovia Manaus-Itacoatiara, uma árvore de *H. courbaril* próxima a Aripuanã, MT, e uma população de *H. courbaril* var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenheim em mata ciliar, na Estação Experimental do Instituto Florestal de São Paulo, no Município de Mogi-Guaçu. Este trabalho confirmou o padrão descrito anteriormente de que tipos químicos bem distintos ocorrem freqüentemente na floresta alta amazônica, mas não são comuns em outros habitats. Ausência de variação foi observada em adultos e plantas jovens de *H. courbaril* var. *subsessilis* e entre plântulas de *H. courbaril* var. *stilbocarpa*. Observações de atividade de insetos herbívoros na Reserva Ducke sugerem um modelo ecológico em que os padrões de variação das resinas foliares são mantidos pela interação coevolutiva com estes herbívoros.

INTRODUÇÃO

O presente trabalho é a complementação de uma série que compara padrões de variação da química de resinas foliares entre árvores parentais e suas progênies, em espécies neo-

tropicais selecionadas do gênero *Hymenaea* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, tribo Detarieae).

Sua parte inicial foi apresentada em Langenheim, *et al.* (1977). Este estudo foi planejado com o fim de comparar diferentes espécies deste gênero que habitam ecossistemas contrastantes: a floresta pluvial da Amazônia Central, uma savana setentrional (os *llanos* centrais da Venezuela), e uma floresta meridional (mata ciliar do Estado de São Paulo). Esta investigação é parte de um estudo evolutivo abrangente sobre a produção de resinas, em que as resinas de caule, fruto e folha de *Hymenaea* estão sendo estudadas comparativamente (Langenheim, 1973).

O gênero *Hymenaea* foi escolhido para estudos minuciosos por várias razões. Em primeiro lugar, uma revisão mundial da ocorrência de resinas através do tempo geológico demonstrou que a produção abundante de resina é primariamente um fenômeno dos angiospermas em habitats tropicais e subtropicais (Langenheim, 1969). Em segundo lugar, este gênero pertence à subfamília Caesalpinioideae, da família Leguminosae, que é um dos grupos de maior importância entre os produtores de resinas. Ao mesmo tempo, as espécies arbóreas de Caesalpinioideae americanas e africanas estão entre os componentes mais proeminentes de ecossistemas tropicais de baixa altitude. Além disto, na Região Neotropical, o gênero *Hymenaea* ocorre em todos os principais tipos de ecossistemas tropicais de baixa altitude, da mesma forma como uma de suas espécies, *H. courbaril* L. (Lee & Langenheim,

(*) — Depto. de Morfologia e Sistemática Vegetais, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, 13100, SP.

(**) — Division of Natural Sciences, University of California, Santa Cruz 95064 U.S.A.

1975). Esta espécie estende-se por toda a amplitude latitudinal dos trópicos, coincidindo com a distribuição neotropical do gênero.

A resina foliar de *Hymenaea* é composta de hidrocarbonetos sesquiterpenos enquanto que as resinas de troncos e frutos são predominantemente compostas de ácidos diterpenóides e de pequenas quantidades de hidrocarbonetos sesquiterpenos. A ênfase nos sistemas foliares deve-se:

1. à sua relativa simplicidade química;
2. à possibilidade de realizar estudos experimentais em plantas jovens sob condições ambientais controladas;
3. e também ao fato de que plântulas tipicamente estão sujeitas à seleção intensa no campo.

Estudos da variação geográfica de resinas foliares demonstraram que as proporções relativas de alguns dos seus principais componentes têm distribuição bimodal ou trimodal em certas populações e espécies de florestas tropicais (Martin, 1973; Martin, *et al.*, 1974, 1976). Isto levou à repartição de populações bimodais ou trimodais em grupos separados para cada uma de suas modas discretas. Além disto, a similaridade de tais grupos através de diferentes populações conduziu à caracterização de tipos composicionais distintos. Estes tipos foram descritos em minúcias no primeiro trabalho desta série (loc. cit.); por conseguinte, aqui serão revistas apenas algumas de suas características mais proeminentes.

O Tipo II contém proporções variáveis, porém intermediárias, de cariofileno e α — + β -selineno, que geralmente são os principais compostos nas resinas. Este tipo é o mais comum e está representado em todas as populações até agora estudadas, exceto em uma (de *H. parvifolia*), cuja amostra foi pequena (N = 4). O Tipo II também é o mais variável de todos, apresentando variação intratípica contínua. O Tipo I contém altas proporções de α — + β -selineno (acima de 65% dos sesquiterpenos totais) e pouco cariofileno (abaixo de 10%). O Tipo III é essencialmente o inverso do Tipo I quanto a estes compostos, pois contém altas proporções de cariofileno (acima de 70%) e relativamente pouco α — + β -seli-

nenho (4% até 27%). Se agruparmos os dados de muitas populações, estes três tipos formam um contínuo. Entretanto, nas populações, que contêm os Tipos I ou III, o Tipo II também está presente e em geral é claramente distinto do outro tipo representado em cada população.

Recentemente, no laboratório da Dra. Jean Langenheim, foram descobertos novos tipos, que envolvem outros compostos além de cariofileno e selineno. O Tipo IV contém proporções razoavelmente altas de α -copaeno (acima de 15%) e ξ -cadineno (acima de 25%), acompanhados por pouco cariofileno (menos de 10%). O Tipo V tem altas proporções de um composto não identificado (geralmente acima de 60%). O Tipo VI é semelhante ao I quanto aos altos níveis dos selinenos e ao baixo cariofileno, mas além disto tem níveis elevados de α -copaeno. Os Tipos IV, V e VI não formam contínuos com o Tipo II; entretanto, estudos futuros poderão revelar composições intermediárias também nestes casos.

Uma das questões que emergiram do levantamento da ocorrência de resinas através do tempo geológico envolve o problema de a evolução de produção de resinas em árvores ser um fenômeno tão marcadamente tropical. Em outras palavras, quais seriam os fatores que permitiram ou promoveram a evolução da produção de resinas em ambientes tropicais úmidos? As resinas são uma classe das substâncias ditas "químicas secundárias" que oneram os recursos das plantas que as produzem, sem que, na maioria dos casos, pareçam ter qualquer função fisiológica significativa (Thomas *et al.*, 1973). As resinas são constituídas de terpenóides, de modo que o elemento mais dispendioso para sua produção é o carbono. Nas árvores do estrato superior de ecossistemas tropicais úmidos de baixa altitude, frequentemente nutrientes como fósforo ou nitrogênio são mais limitantes que carbono (Shan-chez & Buol, 1975). A disponibilidade de água muitas vezes representa um fator limitante para a fotossíntese. Nos ecossistemas aqui considerados, a água raramente é limitante, com a possível exceção de árvores emergentes. Em muitas regiões equatoriais, a luz é geralmente abundante para plantas expostas. Em florestas pluviais, as árvores do estrato

superior vivem em condições de luz e água abundantes, enquanto que as plantas do sub-bosque, incluindo plântulas e plantas jovens, de árvores, provavelmente são extremamente limitadas por luz (Björkman, 1972). Deste modo, nos ecossistemas tropicais úmidos de baixa altitude, as disponibilidades de nutrientes para as plantas tendem a ser relativamente restritos ao passo que poderíamos esperar que as disponibilidades de carbono e de energia fossem mais folgadas do que em ecossistemas temperados ou tropicais secos. Poderíamos portanto considerar que tal flexibilidade nas disponibilidades de carbono e de energia, especialmente em relação às disponibilidades de nutrientes, "permitiria" a evolução de produção de resinas nos trópicos úmidos. No entanto, isto nos conduz a outra questão: até que ponto esta suposta folga de disponibilidade é restringida em função da competição e predação? Deveríamos esperar que, quanto mais restritas as disponibilidades de carbono e energético se tornem, face a outras demandas da planta, tais como competição e reprodução, tanto maior a probabilidade do desaparecimento da disponibilidade para a produção de resinas no decorrer do tempo evolutivo, a não ser que a planta obtenha alguma vantagem seletiva desta produção.

Esta suposição será correta, caso as plantas se comportem de acordo com o "Princípio de Alocação" (Cody, 1966, 1974), que enfatiza o fato de que qualquer quantidade de carbono alocada para a produção de resinas equivale a um prejuízo desta quantidade em outros processos, como crescimento ou captação de nutrientes, ambos importantes na competição entre plantas (Mahmoud & Grime, 1976; Sarukhan, 1976). Assim, a aptidão total e a disponibilidade de carbono (ou a disponibilidade energética) são considerados altamente correlatos (Orians & Solbrig, 1977). A competição muitas vezes é tida como sendo mais intensa em ecossistemas méxicos produtivos do que em ecossistemas comparativamente improdutivos (Terbourgh, 1973), embora a importância relativa disto tenha recentemente sido questionada (Connell, 1978). Certamente, para plantas jovens sob um dossel denso, a luz é o fator limitante mais importante para a fotossíntese

(Björkman, 1972). Esta limitação tenderia a comprimir as disponibilidades de carbono e de energia, e conseqüentemente também a reduzir qualquer "excedente" de produção fotossintética. Desta forma, as árvores do estrato superior, e emergentes, em florestas pluviais são limitadas por luz nos seus primeiros estágios de desenvolvimento e mesmo quando adultas poderão não apresentar excedentes fotossintéticos efetivos. Deve-se lembrar também que a abundância de alcalóides em plantas destas comunidades é muito alta, embora a disponibilidade de nitrogênio em florestas tropicais pluviais seja relativamente restrito (Levin, 1976). Assim, parece que a simples "possibilidade" de produção de resinas e alcalóides não é suficiente para justificar sua ocorrência ampla e contínua nos trópicos úmidos. Conseqüentemente, é necessário investigar fatores alternativos que promovam e mantenham o investimento de carbono e energia na síntese e compartimentação de resinas nestas plantas.

Freqüentemente, supõe-se que a pressão de herbivoria é mais alta nos trópicos que em regiões temperadas, face à diversidade e à abundância relativamente altas de herbívoros tropicais (Baker, 1970; Levin, 1975, 1976). Entretanto, um estudo intensivo dos artrópodos de uma floresta pluvial do baixo Amazonas mostrou uma alta diversidade e baixa abundância destes organismos (Elton *et al.*, 1973). Estes dados aparentemente não reforçam a suposição de que a pressão de herbivoria nesta floresta tropical pluvial de baixa altitude seja especialmente intensa. Não obstante, se examinarmos a proporção da produção primária líquida consumida por herbívoros, em diferentes ecossistemas, encontraremos a proporção mais alta em florestas tropicais pluviais. O percentual médio da produção primária líquida consumida por herbívoros em florestas temperadas é cerca de 3,5 a 4%, enquanto que em florestas tropicais pluviais este percentual está entre 7 e 8% (Golley, 1972; Whittaker, 1975). Estes autores estimam a média de produção primária líquida de florestas tropicais em cerca de 2,0 a 2,2 kg/m²/ano e de florestas temperadas em cerca de 1,3 kg/m²/ano. Conseqüentemente, a proporção da produção primária líquida consumida por herbívoros em

florestas tropicais parece ser cerca do dobro desta proporção em florestas temperadas e a quantidade *absoluta* consumida por unidade de área cerca de 3,5 vezes maior. Estas comparações apoiam a hipótese de que a pressão de herbivoria é relativamente alta em florestas tropicais pluviais, mesmo que a abundância de herbívoros (ao menos de insetos) seja grosseiramente equivalente em ecossistemas florestais tropicais e temperados. Isto talvez seja devido à atividade de os herbívoros ser bem mais contínua em florestas tropicais pluviais do que em outros ecossistemas que são fortemente sazonais. Assim, uma abundância moderada e constante de herbívoros em florestas tropicais pluviais poderia levar a um consumo anual total de biomassa muito mais alto do que o resultado de uma abundância de herbívoros semelhante, porém transitória, em um habitat marcadamente sazonal. Além disto, a alta diversidade de insetos herbívoros em florestas tropicais pluviais poderia ser um fator adicional na pressão de herbivoria total nestas florestas (Levin, 1976). Deste modo, a baixa *abundância* observada no Amazonas (Elton, 1973), não contradiz necessariamente o postulado de alta *pressão* de herbivoria em florestas tropicais pluviais de baixa altitude. Um outro fator estreitamente relacionado com o anterior, a pressão de patógenos, também é consideravelmente maior na floresta tropical pluvial do que em outros tipos de ecossistemas (Levins, 1975). Este alto grau de atividade de herbívoros e patógenos é uma característica que diferencia os ecossistemas tropicais úmidos de baixa altitude de outros ecossistemas.

Sabe-se que muitos terpenos e terpenóides estão envolvidos em interações comunitárias tais como defesa de plantas, atração de polinizadores e comunicação animal por feromônios (Whittaker & Feeny, 1971). Por conseguinte, formulamos a hipótese de que as resinas de árvores tropicais agem como defesa das plantas contra as altas pressões de herbívoros e patógenos que ocorrem em florestas tropicais pluviais de baixa altitude. Estas pressões corresponderiam a fatores ambientais capazes de promover e manter a produção de resinas nestes habitats. Esta hipótese é consubstanciada

por um estudo dos efeitos da resina foliar de *Hymenaea courbaril* em um inseto herbívoro generalista, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Stubblebine & Langenheim, 1977). Este estudo evidenciou efeitos tanto tóxicos quanto repelentes da resina sobre este herbívoro, o que indica um papel ecológico das resinas como defesas da planta.

Muitos compostos químicos secundários de plantas, inclusive as resinas e alcalóides, apresentam uma notável diversidade em plantas tropicais. É possível que esta diversidade química não passe de um reflexo da alta diversidade de espécies encontrada em comunidades florestais tropicais pluviais. Tal observação, entretanto, apenas transfere o problema da diversidade das substâncias químicas para os táxons biológicos, sem ajudar e explicá-lo. Se a função primária de resinas for realmente de defesa das plantas contra herbívoros e patógenos, parece provável que os herbívoros e patógenos possam também influenciar os padrões de variação da química de resinas. Esta idéia foi postulada para alcalóides (Levin, 1976), e também para as resinas de certas coníferas (Edmunds & Alstad, 1978). Para que os herbívoros possam influenciar a diversidade de compostos secundários, é necessário que os mesmos sejam *diferencialmente* inibidos ou repelidos por diferentes compostos. Em outras palavras, se todos os compostos secundários tivessem o mesmo efeito em todos os herbívoros, dificilmente os herbívoros influenciariam o grau de diversidade dos compostos. Tais efeitos de inibição diferencial pelas resinas são conhecidos tanto para insetos (Smith, 1972) quanto para mamíferos herbívoros (Maarse & Kepner, 1970). Conseqüentemente, além da hipótese de os herbívoros terem sido e continuarem sendo fatores significativos na evolução e manutenção de sistemas de resinas, estamos propondo que a herbivoria é capaz de influenciar os padrões de variação da composição de resinas.

Estas hipóteses orientaram em grande parte a investigação evolutiva mais ampla da produção de resinas, como também boa parte das pesquisas específicas sobre *Hymenaea*. O estudo aqui relatado, sobre as relações da química de resinas foliares de árvores parentais e

suas progênies, também foi desenvolvido dentro do contexto geral das hipóteses acima expostas. Os dados descritivos obtidos para este estudo em ecossistemas de savana e de floresta pluvial equatorial, foram direcionados para aumentar nossa compreensão de como a pressão de herbívoros poderia contribuir para a manutenção da produção e da diversidade de resinas em *Hymenaea*.

DESCRIÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO E ESPÉCIE INVESTIGADAS

Para obter um conhecimento mais minucioso dos padrões de variação da composição de resinas foliares de *Hymenaea*, buscando ao mesmo tempo compreender as possíveis causas desta variação, escolhemos espécies e populações que permitem dois tipos de comparação: a comparação da composição de resinas foliares de populações que ocorrem em diferentes tipos de ecossistemas e a comparação de resinas foliares em árvores parentais e suas progênies. No primeiro trabalho desta série, foram comparadas as relações árvore parental/progênie em duas espécies de floresta pluvial primária de terra firme (floresta alta) da Amazônia central (*H. intermedia* Ducke e *H. parvifolia* Huber), e uma espécie das savanas (*Ilanos* centrais) da Venezuela (*H. courbaril* L. var. *courbaril*) (Langenheim *et al.*, 1977). O presente trabalho descreve outras relações de árvores parentais e suas progênies *H. intermedia* e *H. parvifolia* na mesma floresta primária da Amazônia central; *H. courbaril* L. var. *subsessilis* Ducke em capoeira de floresta arenícola, próxima a Manaus; *H. courbaril* var. *courbaril* em floresta pluvial primária de terra firme (floresta alta) no Estado de Mato Grosso do Norte; e *H. courbaril* var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee & Langenheim, em mata ciliar do Rio Mogi-Guaçu, no Estado de São Paulo (Fig. 1).

As árvores de *H. intermedia* e *H. parvifolia* aqui estudadas, ocorrem próximas a Manaus, em floresta da Reserva Ducke, pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Esta área de estudo, bem como estas duas espécies, são descritas no trabalho anterior (Langenheim, *et al.*, 1977). O indivíduo de *H. intermedia* examinado no presente trabalho

é a árvore nº 89 do estudo fenológico em andamento na Reserva Ducke (Araujo, 1970) e é uma das árvores estudadas na primeira parte desta investigação (Tabela 1). A árvore de *H. parvifolia* não foi estudada anteriormente e encontra-se próxima à árvore nº 446 do estudo fenológico (Tabela 1). As árvores de *courbaril* var. *subsessilis* do presente trabalho consiste em um grupo de seis indivíduos localizados no Km 7 da Rodovia Manaus-Itacoatiara. Estas árvores estão muito próximas à rodovia, em capoeira, que anteriormente era floresta arenícola, atualmente distante da mata. Além de estarem próximas à estrada, há diversas casas no local e a área é altamente perturbada. Todas as seis árvores ocorrem em um raio de 12 a 15 metros, diferindo claramente das baixas densidades de *H. intermedia* e *H. parvifolia* na floresta de terra firme da Reserva Ducke (Langenheim, *et al.*, 1977). Os dados de *H. courbaril*, de Mato Grosso do Norte, foram obtidos de de uma árvore de floresta pluvial de terra firme (floresta alta) na estação do INPA, próxima à cidade de Aripuanã.

No Sudeste do Brasil, foi estudado um grupo de árvores de *H. courbaril* var. *stilbocarpa*, em uma mata ciliar à margem do rio Mogi-Guaçu. Esta mata, conhecida como Mata da Figueira, pertence à Estação Experimental de Mogi-Guaçu, do Instituto Florestal do Estado de São Paulo. Esta estação localiza-se cerca de 30 km da cidade de Mogi-Mirim e a cerca de 8 km da cidade de Conchal, em São Paulo. A variedade *stilbocarpa* é nativa em matas ciliares ao longo de rios e em florestas de planalto do Estado de São Paulo, além de algumas regiões adjacentes nos Estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais e Goiás (Lee & Langenheim, 1975). As árvores estudadas situam-se entre o rio, por um lado, e um brejo sazonal, por outro. Todas as sementes coletadas nesta área são provenientes de uma única árvore.

MATERIAIS E MÉTODOS

Foram coletadas folhas das árvores adultas de *H. intermedia*, *H. parvifolia* e *H. courbaril* var. *stilbocarpa*. Estas coletas foram enviadas à Universidade da Califórnia, em Santa Cruz (UCSC), para análises químicas das resinas

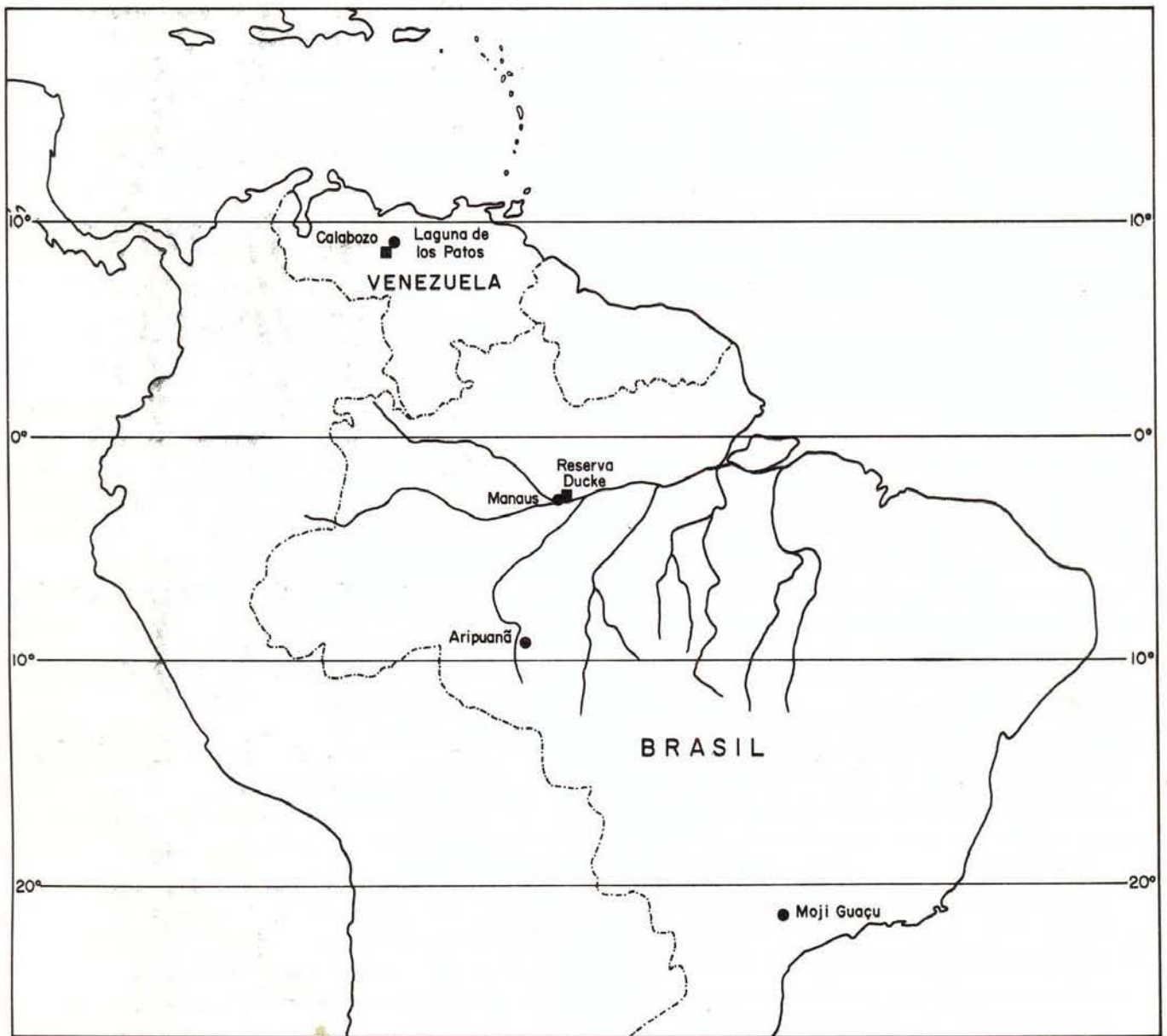


Fig. 1 — Localidades das populações estudadas de *Hymenaea*.

foliares. As folhas da árvore de *H. courbaril* do Mato Grosso do Norte foram analisadas por cromatografia em fase gasosa (GLC), no Departamento de Fitoquímica do INPA, em Manaus. As folhas de *H. intermedia*, *H. courbaril* var. *stilbocarpa* foram analisadas vários meses após sua coleta, face a um inesperado atraso no transporte do material, após sua remessa a partir do INPA. Por ocasião da análise destas folhas, suas resinas já estavam parcialmente, (e em alguns casos completamente) solidificadas. Por esta razão, as análises químicas

destas duas árvores parentais devem ser consideradas provisórias.

As plântulas e plantas jovens coletadas no campo e incluídas neste estudo foram analisadas na UCSC em cerca de um mês após sua coleta. Pouca ou nenhuma solidificação ocorreu nestas amostras. Os frutos maduros coletados no campo foram tratados com dissulfeto de carbono, no INPA, para matar os insetos predadores de sementes (principalmente curculionídeos do gênero *Rhinochenus* e scoliídeos). Estes frutos foram enviados à UCSC,

onde as sementes foram postas para germinar. As plântulas resultantes foram mantidas em estufa, em temperatura acima de 21°C, com umidade relativa geralmente acima de 70%, embora ocasionalmente caísse até cerca de 50% em dias muito quentes. As folhas maduras destas plântulas foram coletadas e pesadas imediatamente após remoção do pecíolo e dos peciólulos. As folhas sofreram extração tripla com n-pentano de alta pureza e em seguida os extratos foram filtrados com sulfato de sódio anidro. A solução final foi concentrada sob um fluxo lento de nitrogênio e analisada diretamente por GLC (Carbowax 2,5% em Gas-Chrom Q 100/120, 8 m x 3 mm, FID, integrador eletrônico). Todas as computações foram realizadas num computador PDP 11-45, na UCSC.

RESULTADOS

VARIAÇÃO ENTRE ÁRVORES PARENTAIS

O primeiro artigo deste estudo (Langeheim *et al.*, 1977) indicou que a variação intra-individual na composição de resinas foliares de adultos é muito baixa. Este resultado é consistente com resultados anteriores, que demonstraram baixa plasticidade fenotípica de composição de resinas também em plantas jovens. Estes dados indicam que a composição das resinas foliares reflete diretamente o genótipo, tanto em adulto quanto em plantas jovens. Neste contexto, nota-se a tendência geral, em árvores adultas, de apresentarem proporcionalmente mais cariofileno do que as

TABELA 1 — Espécie, localidade, número de coleta e representação de tipos entre indivíduos de árvore adulta, plântulas coletadas debaixo da árvore-mãe, e plântulas germinadas na estufa.

Espécies	Localidade	N.º de Coleta	Tipos de composição *		
			Adulta	Plântula coletada debaixo da árvore-mãe	Plântula germinada na estufa
H. intermedia	Reserva Ducke Amazonas árvore n.º 89	JHL 6058 WHS 150	1 (II)**	10 (II)	
H. parvifolia	Reserva Ducke Amazonas perto da árvore n.º 446	WHS 45	1 (II)		4 (V)
H. courbaril var. subsessilis	Manaus Amazonas	WHS 9-13 WHS 151 JHL 6139	6 (II)		10 (II)
H. courbaril	Aripuanã Mato Grosso do Norte	WHS 60	1 (II)		1 (I), 4 (II)
H. courbaril var. stilbocarpa	Mogi-Guaçu São Paulo	WHS 141	1 (VI)		10 (II)

— Os números da Reserva Ducke correspondem às árvores sob estudos fenológicos, (*) 10 (II) significa dez indivíduos de tipo II, (**) análise repetida 5 vezes.

plântulas (Fig. 2 e 3). Até mesmo as árvores do Tipo II têm níveis de cariofileno relativamente altos para o Tipo II. Este mesmo padrão foi encontrado em *Hymenaea*, na savana venezuelana, na primeira parte deste estudo. A única exceção clara nos dados aqui relatados é a árvore de *H. courbaril* var. *stilbocarpa* de São Paulo (Fig. 3); entretanto, é possível que a baixa taxa de cariofileno neste adulto seja um artefato da solidificação de resina ocorrida entre a coleta e a análise. Por outro lado, se esta baixa taxa de cariofileno for real, não seria inteiramente aberrante, uma vez que estudos anteriores demonstraram que plantas desta localidade contêm tipos composicionais distintos (Martin *et al.*, 1974, 1976).

RELAÇÕES ÁRVORE PARENTAL — PROGÊNIE

O presente trabalho demonstrou que, em determinadas condições, o tipo composicional do adulto pode estar representado na população de plântulas sob a árvore (Tabela 1, Fig. 2). No caso de *H. intermedia* (Tipo II), na Reserva Ducke, apareceu uma nova coorte (1) de plântulas, no intervalo entre o estudo precedente e o atual. O estudo precedente examinou plantas jovens que tinham três a cinco anos de idade, todas do Tipo VI; por outro lado, as plântulas do estudo atual tinham menos de um ano, e todos foram do Tipo II.

Quanto à *H. courbaril* var. *subsessilis*, a composição de resinas foliares das plântulas é caracteristicamente do Tipo II, com muito pouca variação intratípica. Esta composição é semelhante à composição de plantas jovens de uma localidade próxima, analisadas em um estudo anterior (Martin *et al.*, 1974, 1976).

Somente quatro plântulas de *H. parvifolia* cresceram até o tamanho mínimo necessário para análise e todas elas pertenciam ao Tipo V. Este é um dos poucos casos até agora evidenciados, em que o Tipo II não está representado em plântulas germinadas em estufa; entretanto, o tamanho da amostra é suficientemente pequeno para esta ausência ser devida apenas a um erro de amostragem. Uma outra

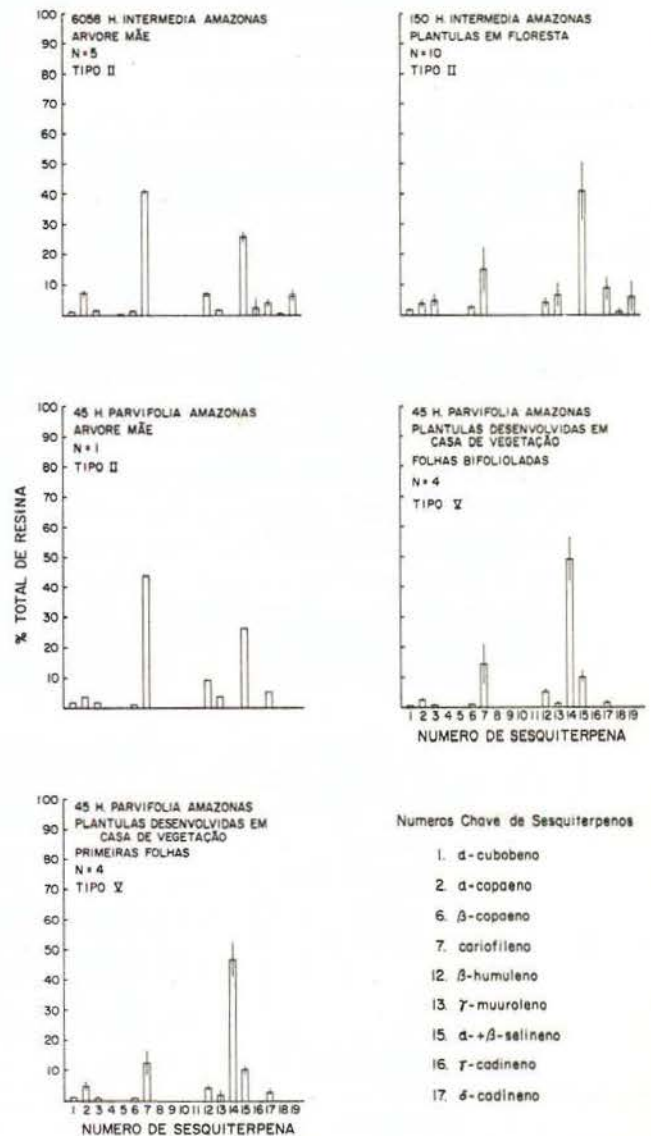


Fig. 2 — Gráficos de barra mostrando composição de resina foliar das árvores-mães e das plântulas de *H. intermedia* e *H. parvifolia* na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas. Um desvio-padrão é mostrado em cima e embaixo de cada média.

amostra pequena (coleta JHL 5619, N = 2) também resultou em duas plântulas do Tipo V, em estufa. Este resultado é consistente com padrões relatados no primeiro trabalho, quanto à *H. parvifolia*, em que apenas uma em 25 plântulas pertencia ao Tipo II, as restantes sendo dos Tipos I e V. Se estas plântulas forem representativas, estarão indicando um padrão atípico, especialmente porque uma das árvores parentais em questão provavelmente pertence

(1) — Coorte — Conjunto de indivíduos da mesma faixa etária.

ao Tipo II (Tabela 1, Fig. 2). A composição de resina de folhas primárias maduras foi comparada com a composição de folhas bifolioladas maduras nestas quatro plântulas de *H. parvifolia* (Fig. 2, Tabela 2). As correlações encontradas demonstram que a composição da folha primária prediz bem a composição das folhas bifolioladas da plântula.

No indivíduo de *H. courbaril* de Mato Grosso a variação é mais próxima dos padrões de florestas pluviais encontrados no estudo precedente de árvores parentais e suas progênie. A composição da árvore parental foi classificada como Tipo II, embora se trate de uma composição intermediária muito próxima ao Tipo III. As quatro plântulas do Tipo II são altamente variáveis entre si (notem-se os elevados desvios-padrões na Fig. 2), enquanto que a quinta plântula pertence claramente ao Tipo I, com elevado α — + β -selineno e pouco cariofileno. Desta forma, existe um grau relativamente alto de variação na progênie e, neste caso, a composição específica da árvore parental não está representada na progênie, embora o seu tipo composicional apareça nas plântulas.

A composição da resina foliar da árvore adulta de *H. courbaril* var. *stilbocarpa* parece até certo ponto anômala. Ela parece-se mais com o Tipo VI de plântulas de *H. intermedia* e portanto foi provisoriamente classificada como tal. Entretanto, este resultado poderia ser um artefato devido à solidificação da resina na amostra. A variação nas plântulas desta árvore apresenta diferenças marcantes em relação aos resultados anteriormente encontrados em plantas jovens desta variedade coletadas na mesma região. Martin *et al.* (1976) encontraram plantas jovens do Tipo II e III em coletas anteriores, nesta localidade, além de uma planta jovem do Tipo I, em outras populações existentes em habitats bastante diferentes. As plântulas analisadas no presente trabalho foram coletadas de uma única árvore e apresentaram uma composição característica do Tipo II, muito pouco variável. Também nestas plântulas foram comparadas as composições de folhas primárias e folhas bifolioladas e, da mesma forma que em plântulas de *H. parvifolia*, em todos os indivíduos investigados a composição das resinas dos dois tipos de folhas foi

praticamente idêntica. Isto indica, mais uma vez, que as resinas foliares de folhas primárias e bifolioladas são derivadas do mesmo sistema genético e também que folhas primárias madu-

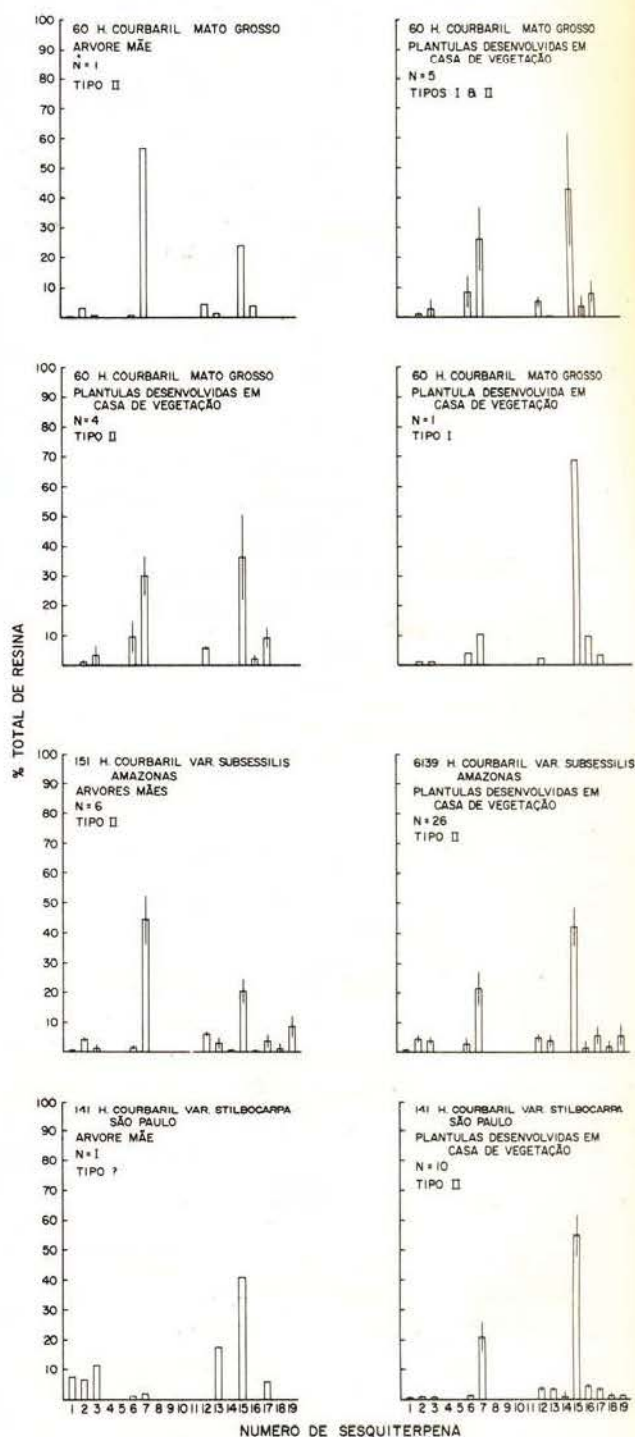


Fig. 3 — Gráficos de barra mostrando relações entre árvore-mãe e progênie para *H. courbaril* nos Estados de Amazonas, Mato Grosso do Norte e São Paulo. Um desvio padrão é mostrado em cima e embaixo de cada média.

ras podem ser usadas para identificar a composição geral das resinas foliares das plântulas

Um resultado geral destas análises, também evidente em diversas análises do estudo precedente, é que nos casos em que a árvore parental é do Tipo II e este tipo está representado em sua progênie, a composição da árvore parental muitas vezes apresenta uma razão de cariofileno para selineno mais elevado do que as plântulas do Tipo II. É possível que isto indique a existência de pequenas mudanças ontogenéticas no decorrer da maturação da árvore.

TABELA 2 — Os coeficientes de correlação para comparações de cada sesquiterpeno entre folhas primárias e folhas bifolioladas. Dados ajuntados por *H. parvifolia* e *H. courbaril* var. *stilbocarpa*.

Número	Sesquiterpeno	Média	r
1	α — cubebeno	0,8	-0,51
2	α — copaeno	2,1	0,99 *
3	desconhecido	0,4	0,79 *
6	β — copaeno	1,3	0,86 *
7	cariofelino	17,6	0,87 *
12	β — humuleno	4,1	0,82 *
13	γ — muuroleno	2,5	0,77 *
14	desconhecido	20,0	0,99 *
15	α + β selineno	37,4	0,99 *
16	ξ — cadineno	—	—
17	γ — cadineno	1,0	0,47

— Números de sesquiterpenos correspondem aos números nos gráficos de barra. (* indica significativa ao nível de 0,01%).

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

No primeiro estudo desta série, foi verificado que, na maioria das árvores, o tipo composicional da árvore parental não está representado na população de plantas jovens crescendo próxima a ela. Não obstante, o tipo composicional da árvore parental em geral ocorreu em plântulas germinadas em estufa, a partir de sementes obtidas da árvore. Este dado sugere que, no decorrer do tempo, as plântulas ou as plantas jovens do mesmo tipo

composicional da árvore parental são seletivamente eliminadas da população sob a árvore. Embora plântulas do Tipo II estivessem crescendo sob uma árvore do mesmo tipo (*H. intermedia* na Reserva Ducke) estas plântulas eram jovens na época em que as coletas foram realizadas e tinham sido sujeitas à seleção por menos de um ano. Os resultados relatados nestes dois trabalhos, acrescidos de algumas observações sobre herbivoria no campo, sugerem um sistema coevolutivo que inclui *Hymenaea* e os herbívoros comedores de folhas que atacam estas plantas.

O MODELO

Nas florestas altas de terra firme, próximas a Manaus, muitas árvores perdem suas folhas durante uma estação relativamente seca e imediatamente produzem um novo conjunto de folhas (Langenheim *et al.*, 1973). No decorrer deste rebrotamento, as árvores apresentam uma alta densidade de folhas jovens, suculentas e relativamente nutritivas. Estas folhas são muito apreciadas por diversos herbívoros, tanto mamíferos quanto insetos (Maarse & Kepner, 1970; Feeny, 1970, 1976). Embora a árvore madura seja uma entidade persistente e conspícua (conspicuidade no sentido de "apparency" de Feeny, 1976), uma árvore em fase de rebrotamento de folhas é muito menos aparente, devido ao curto período de tempo em que as folhas permanecem tenras e suculentas. Assim se poderia esperar que uma árvore rebrotante pudesse freqüentemente escapar do ataque por herbívoros face à sua relativamente pequena conspicuidade. Não obstante, árvores que cheguem a ser atacadas, poderiam ser totalmente desfolhadas sob certas condições, isto é, (1) se o ataque começar logo após o início do rebrotamento; (2) se as populações herbívoras iniciais forem relativamente grandes e (3) se as defesas da árvore não impedirem um ataque intenso. Nas florestas altas próximas a Manaus, este tipo de herbivoria altamente evidente é freqüentemente observado por parte de lagartas de lepidópteros (WHS, observações pessoais; João Aluísio de Souza, comunicação pessoal). O esgotamento do suprimento de alimento na copa da árvore atacada muitas vezes resulta numa súbita mi-

gração de lagartas de últimos estádios da copa para o solo da floresta diretamente sob a árvore. Muitas destas lagartas estão suficientemente desenvolvidas para empupar em seguida; por outro lado, um grande número ainda busca ativamente alimento adicional. Somente árvores individuais esparsas sofrem este tipo de ataque durante a estação seca. Deve-se notar também que, quando uma árvore individual é atacada desta forma, muitas vezes existem árvores próximas da mesma espécie que não são atacadas. Assim a conspicuidade relativamente baixa de árvores rebrotantes em tais florestas introduz um importante elemento randômico na predição de uma determinada árvore ser atacada ou não em qualquer ano particular.

Uma vez que as substâncias químicas secundárias nas folhas têm um efeito deletério genérico sobre os insetos e se a variação na composição destas substâncias tiver algum efeito *diferencial* nos herbívoros, então é provável que as lagartas dos últimos estádios que migram da copa para o solo da floresta estejam adaptadas à composição da árvore adulta. Isto ocorreria, seja através da seleção drástica nos primeiros estádios, seja através do hábito no decorrer do desenvolvimento das lagartas; ambos estes fenômenos são bem conhecidos em insetos (Hagen, 1976; Harcourt, 1969; Manning, 1967). Assim, é provável que estas lagartas prefiram plantas com composição de resina foliar semelhante à composição da árvore parental. Tratando-se de lagartas do último estágio, são suficientemente móveis para procurar sua composição química preferida no solo da floresta. Isto aumenta consideravelmente a probabilidade de plântulas ou plantas jovens com composição química foliar semelhante à da árvore parental serem preferencialmente atacadas. Concomitantemente, aumenta a probabilidade de a composição química foliar das plantas sobreviventes ser diferente da composição parental. Uma vez que a composição química foliar está sujeita a um controle genético estrito e modificações ontogenéticas são muito reduzidas, esta seleção por herbívoros tenderá a manter e possivelmente a aumentar a diversidade de composição química nas plantas sobreviventes e conseqüentemente em

árvores adultas com sistemas reprodutivos altamente dirigidos para fecundação cruzada, também ajudaria a manter uma alta variabilidade em cada nova coorte de plântulas. À medida que este sistema coevolutivo esteja operando, diminuem-se as oportunidades de herbívoros tornarem-se altamente especializados em qualquer tipo de composição química foliar. No caso de insetos herbívoros, a alta variabilidade de cada coorte de plântulas é uma das maneiras em que uma árvore longeva (altamente selecionada em *K*) pode contrabalançar ou fazer frente ao curto tempo de geração e alto potencial reprodutivo da maioria dos insetos (altamente selecionados em *r*). Desta forma, ambos os componentes são capazes de manter-se ativos em um jogo coevolutivo de "baralhamento genético".

Esta idéia nos conduz ao conceito de estratégia. Uma estratégia evolutiva tem, pelo menos, duas propriedades (Cody, 1974). Primeiro, ela é resultante de seleção natural: ou seja, ela representa um padrão remanescente após a ação de seleção. Segundo, a aptidão total dos indivíduos que possuem a estratégia é maior do que a dos indivíduos que não a possuem. À medida que a manutenção de uma alta diversidade em cada novo coorte de plântulas aumente a aptidão da árvore parental, esta diversidade constitui parte da estratégia evolutiva de defesa da árvore. Entretanto, se ela não aumenta a aptidão, sendo mantida apenas como artefato do sistema reprodutivo, o sistema poderia ainda em grande parte funcionar da mesma forma. Neste caso, os padrões de variação não seriam componentes de uma estratégia coevolutiva, embora resultando da atividade dos herbívoros.

A EVIDÊNCIA PARA *Hymenaea*

No trabalho precedente, os modelos coevolutivos de Janzen (1970) e Connell (1970) foram discutidos em relação a um modelo alternativo para *Hymenaea* (Langenheim *et al.*, 1977). O essencial do modelo de Janzen é que a pressão de predadores impede o estabelecimento de plantas jovens sob a árvore parental. Há maior probabilidade de ataque de sementes e de plântulas sob a árvore parental, por parte

de predadores específicos, seja por força das altas densidades das sementes e plântulas neste local seja por força de a árvore parental funcionar como um reservatório de predadores. Connell (1970) acentua o papel de animais especializados em predação folhas bem como a grande importância de ataque nas plantas jovens e nas plantas crescidas, na prevenção do estabelecimento destas, próximo à árvore adulta. Nos seus estudos realizados em florestas úmidas de altitude, na Austrália, o autor apresenta dados que indicam o papel pouco significativo dos predadores de sementes no processo de estabelecimento das plantas jovens. Em nosso trabalho anterior, foi proposto que as resinas foliares de *Hymenaea* fornecem uma proteção suficiente para contrabalançar, ao menos parcialmente, os efeitos de proximidade à árvore parental. Caso a variação na química anti-herbívora das plântulas constitua uma parte efetiva da estratégia defensiva, deveria também contribuir para evitar as consequências de proximidade à árvore parental. Diferentes tipos de dados sugerem que *Hymenaea* em floresta pluvial comporta-se de acordo com o modelo acima exposto.

Algumas espécies e populações de *Hymenaea* ocorrem em florestas pluviais altas, onde se conhece a ocorrência de herbivoria intensa e conspícua. Nestas florestas, *Hymenaea* perde suas folhas e apresenta um rebrotamento intenso no meio da estação relativamente seca (Langenheim *et al.*, 1973). Deste modo, durante um período de cerca de três a quatro semanas, as árvores têm uma grande quantidade de folhas novas e suculentas. Há relatos de que árvores maduras isoladas de *Hymenaea*, em tais florestas pluviais altas, são ocasionalmente atacadas e desfolhadas por insetos (João Aluisio de Souza, comunicação pessoal). Um dos autores, (W. Stubblebine) observou lagartas de lepidópteros (Tortricidae) em folhas de copa, bem como em plântulas de *H. intermedia*, na Reserva Ducke e nas árvores de *H. courbaril* var. *courbaril*, nos llanos da Venezuela. A variação de composição da resina foliar é muitas vezes alta em plântulas protegidas de herbívoros em estufas. Entretanto, no campo, o padrão de variação depende da estrutura etária da população de plântulas e plantas jovens.

Quando uma coorte de sementes germina, a composição da árvore parental tende a estar bem representada nas plântulas desta coorte. Por outro lado, quando examinamos populações de plantinhas e plantas crescidas, mais velhas, a composição da árvore parental está claramente ausente. Assim, parece que, no decorrer do tempo, a composição da árvore parental é seletivamente eliminada da população de plantas jovens.

Sabe-se que a resina foliar de *Hymenaea courbaril* tem efeitos tóxicos e repulsivos em uma importante praga de culturas, a lagarta da mariposa *Spodoptera exigua* (Hübner) e provavelmente tem efeitos semelhantes em outros insetos herbívoros (Stubblebine & Langenheim, 1977). Esta lagarta tem um sistema ativo de oxidase de função mista (MFO) que destoxifica uma ampla gama de xenobióticos lipofílicos (Krieger, comunicação pessoal). O sistema (MFO) destoxifica estes compostos primariamente, tornando-os mais solúveis em água e portanto mais facilmente excretáveis (Krieger *et al.*, 1971; Brattsten *et al.*, 1977). Os herbívoros generalistas em geral têm sistemas MFO muito mais ativos do que os especialistas; entretanto, constituem exceção alguns insetos que especializaram-se em coníferas e que necessitam destoxificar grandes quantidades de resinas foliares (Krieger *et al.*, 1971). Isto indica que herbívoros especializados em plantas hospedeiras, que contêm resinas foliares, provavelmente utilizam sistemas MFO como modo primário de detoxificação das resinas em sua dieta. Nossos resultados com *S. exigua* sugere portanto que as resinas foliares de *Hymenaea* oferecem proteção eficiente ao menos contra insetos com baixa atividade de MFO. Além disto, freqüentemente os sesquiterpenos oxigenados têm efeitos ainda mais tóxicos em herbívoros (Meinwald *et al.*, 1978). Conseqüentemente, a ação do sistema MFO sobre os hidrocarbonetos sesquiterpenos provavelmente resulta em compostos mais tóxicos que os sesquiterpenos em si.

Os hidrocarbonetos, tendo baixo peso molecular e sendo extremamente lipofílicos, podem atravessar com facilidade membranas celulares e permear rapidamente o inseto. Em seguida, a ação da MFO aumentaria a toxidez

dos hidrocarbonetos, antes de torná-los suficientemente lipófilos para serem facilmente excretados. Bioativações deste tipo são bem conhecidas em insetos (Nakatsugawa & Morrelli, 1976) e estão também sendo aplicadas na Medicina (Moore, 1977). Por conseguinte, o herbívoro bem sucedido teria que possuir uma atividade de MFO mais alta em relação ao peso de resina foliar, do que se os componentes de resina já estivessem oxigenados na própria planta. Assim, é provável que os sesquiterpenos das resinas foliares de *Hymenaea* não sejam facilmente anulados por herbívoros, isto é, sem dispender recursos consideráveis na manutenção de sistemas MFO altamente ativos. Isto nos sugere que os hidrocarbonetos sesquiterpenos possam ser toxinas que possuem ao menos uma das propriedades de compostos que reduzem a digestibilidade: anulação custosa (Feeny, 1976).

Atualmente, não sabemos até que ponto os herbívoros são capazes de distinguir diferentes composições de resinas foliares, ou seja, até que ponto insetos são diferencialmente repelidos por diferenças na composição de resinas. No entanto, o trabalho de Schoonhoven & Dethier (1966) indica que os insetos são capazes de detectar diferenças extremamente pequenas na composição de químicos secundários.

A composição qualitativa de resinas foliares em *Hymenaea* está sob controle genético estrito, especialmente se comparada com caracteres vegetativos (Stubblebine et al., 1975, 1978) e esta reduzida plasticidade preenche um dos pré-requisitos do modelo ecológico aqui exposto. Se houvesse uma plasticidade alta, a seleção de fenótipos de plantas jovens pelos herbívoros teria um efeito menos decisivo na estrutura genética das populações de plantas jovens. Assim, o conhecimento atual sobre a biologia e variação química de *Hymenaea* nas florestas pluviais altas de terra firme na Amazônia Central é consistente com este modelo coevolutivo.

A população de *H. courbaril* var. *subsessilis* próxima a Manaus oferece um contraste a este modelo. As árvores maduras, da mesma forma que as plântulas de estufa deste grupo, são muito semelhantes às plantas jovens em

uma outra população desta variedade (JHL 5611) à margem do rio Negro (Martin, 1973). Uma variação genética tão pequena quanto a da população aqui estudada poderia ter resultado de algum tipo de seleção estabilizadora, ou talvez de efeitos de fundador, na ausência de seleção favorecedora de diversidade por herbívoros. A população da estrada Manaus-Itacoatiara está em capoeira, isolada da floresta. Assim, pode ser uma população endocruzada ou até mesmo clonal, a partir de rebrotos radiculares. Entretanto, a similaridade de sua composição com a da outra população da mesma região, sugere que o endocruzamento ou reprodução vegetativa não podem justificar inteiramente a estabilidade composicional observada. Não conhecemos a intensidade e padrão das atividades de herbívoros sobre a variedade *subsessilis*; entretanto, não parece que um sistema coevolutivo como o descrito para a floresta alta primária, na Reserva Ducke, esteja operando nesta população.

A falta de diversidade genética de *H. courbaril* var. *subsessilis* permite um exame mais seguro de possíveis efeitos ontogenéticos. Uma vez que estas duas populações são caracterizadas por uma relativa uniformidade genética, as diferenças recorrentes das árvores parentais para com as respectivas progênes devem ser resultantes de um desenvolvimento ontogenético programado, de influências ambientais sobre o desenvolvimento, ou de uma combinação entre estes dois fatores. Seja qual for a causa desta modificação, estes dados evidenciam claramente que ocorre uma mudança direcional na composição de resinas foliares desde a plântula até à árvore madura, mas que tais diferenças são menores do que as diferenças entre tipos composicionais. Daí concluímos que a variação entre tipos composicionais encontrados em algumas árvores adultas resulta do mesmo tipo de variação genética encontrada em certas populações de plântulas. Resultados semelhantes de árvores da savana de Venezuela levaram a conclusões idênticas no primeiro trabalho.

O padrão de variação em *H. courbaril* var. *stilbocarpa* no Estado de São Paulo representa um outro caso interessante. Em análises anteriores de plântulas de estufa provenientes de

sementes coletadas na mesma localidade, foram encontrados os Tipos I e II, e outras populações desta variedade também incluíram o Tipo III (Martin, 1973; Martin *et al.*, 1974, 1976). O habitat da coleta anterior diferia da mata ciliar por ser adjacente à vegetação de cerrado, e ser uma mata mais aberta fora da mata ciliar próxima. Entretanto, nas doze plântulas analisadas para o presente estudo, encontramos apenas o Tipo II, com pequena variação intratípica. Todas estas plântulas eram provenientes da mesma árvore parental, que faz parte de um grupo puro de árvores da mesma espécie. Assim, a falta de outros tipos posicionais poderia uma vez mais ser resultante de endocruzamento, reprodução vegetativa, ou de erro de amostragem na coleta. Foi tentada a comparação destas plântulas de estufa com plântulas crescendo no campo; entretanto, a solidificação das resinas no período entre a coleta das folhas no campo e sua chegada na UCSC, impossibilitou a realização desta comparação.

Reconhecemos o caráter preliminar destes resultados, porém os trabalhos em andamento aumentarão os dados para várias espécies de *Hymenaea* e também incluirão algumas espécies de *Copaifera* Desf., um gênero simpátrico, taxonomicamente próximo à *Hymenaea*. As resinas foliares de *Copaifera* contêm os mesmos sesquiterpenos de *Hymenaea* e mostram padrões semelhantes de variação quantitativa. Estes trabalhos fornecerão ainda uma avaliação mais rigorosa do modelo apresentado, sendo que outros examinarão a possibilidade de incluir no modelo pressões seletivas de patógenos além das de herbívoros.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem as facilidades proporcionadas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, AM, na pessoa de seu então Diretor Dr. W. E. Kerr; Instituto Florestal de São Paulo, Estação Experimental de Mogi-Guaçu (Fazenda Campininha) em especial o responsável pela Estação, engenheiro-agrônomo José Luiz Timoni e Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP. Agradecemos também a John Palmer,

engenheiro florestal do Projeto Florestal de FAO em Manaus; a Jurandyr da Cruz Alencar, engenheiro florestal do INPA e ao Sr. João Aluísio de Souza, funcionário do INPA, por seu apoio logístico e assistência na coleta das plantas, principalmente na Reserva Ducke. Particularmente agradecemos ao Prof. Dr. Ayssor Paulo Mourão, à Dra. Maria Amazonilde Neves e ao Sr. Wilson Walter Filho, da Seção de Fitoquímica do INPA, pela assistência em muitos aspectos deste trabalho. Agradecemos também ao sr. Luiz Coelho, funcionário do INPA, pelo material de Aripuanã (*H. courbaril*: LC 585); ao sr. Robin Best, pesquisador do INPA e Anthony Anderson, aluno de Pós-Graduação no INPA, na coleta das plantas; aos Profs. Dr. Peter E. Gibbs e Dr. Hermógenes de F. Leitão Filho, do Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais da UNICAMP e ao sr. Thomas M. Lewinsohn, pós-graduando em Ecologia, Instituto de Biologia da UNICAMP, pelo apoio logístico. Também agradecemos ao sr. Thomas M. Lewinsohn pela tradução do manuscrito e ao Dr. David E. Lincoln da University of Califórnia, em Santa Cruz, pela ajuda em vários aspectos relevantes deste trabalho. Os recursos para este estudo foram fornecidos pela National Science Foundation (NSF), à Profa. Dra. Jean H. Langenheim. Grants: BG — 35267, BMG 72-02231, DEB 76-18607 e ao Dr. Will Stubblebine pelo Regents' Patent Fund da University of Califórnia.

SUMMARY

This paper is the second in a series of studies comparing leaf resin composition between parent trees and their progeny in the tropical leguminous genus *Hymenaea*. These studies form part of a long-range investigation of the variation in resin composition for this genus and the possible ecological roles of these resins within tropical ecosystems. Current work is emphasizing the leaf resin system rather than the fruit or trunk resin systems, because (1) the leaf resins of *Hymenaea* are relatively simple chemically, (2) it is possible to do experimental work with this system in seedlings, and (3) selective pressures are generally intense on seedlings and saplings in the field.

The leaf resins of all species of *Hymenaea* contain the same 17 to 18 sesquiterpene hydrocarbons. Among individuals these sesquiterpenes vary quantitatively such that six discrete compositional types have been recognized. Other studies have shown that the phenotypic plasticity of these quantitative differences

among individuals is very low, indicating a strong genetic control of quantitative composition. Previous work has shown centers of diversity in composition occur in Amazonia and southern Brazil in contrast to very little diversity in Central America and northern South America.

The abundance and variety of secondary chemicals in tropical ecosystems, especially in tropical rainforests indicates that plants in these habitats allocate a greater proportion of their resources to chemical defense against predators and pathogens than plants of other habitat types. This is consistent with limited data indicating that herbivore and pathogen pressures are particularly great in humid tropical habitats. Another characteristic of herbivores and pathogens in humid tropical environments is their striking diversity. In such environments this diversity is matched by the highly diverse secondary plant chemicals. Several workers have hypothesized that the diversities of insects and pathogens and the variation in secondary plant chemicals are coevolutionarily related. One hypothesis, dealt with in this study, is that, for certain habitats, intrapopulational variation in leaf resin composition can constitute an important part of the defensive strategy of plants.

Terpenoid resins have been shown to act as plant defenses against insects and fungi in temperate zone conifers. The leaf resins of *Hymenaea courbaril* are known to have toxic and deterrent effects on larvae of the generalist insect herbivore *Spodoptera exigua* (Hübner), a noctuid lepidopteran. This supports the hypothesized ecological role of *Hymenaea* leaf resins in antiherbivore defense.

In this study, leaf resin composition was compared between parent trees and their progeny in three species: *H. intermedia* and *H. parvifolia* from the rainforest ecosystem (high forest) at the Ducke Reserve near Manaus, Amazonas, Brazil and three populations of *H. courbaril* also in Brazil, *H. courbaril* near Aripuanã, Mato Grosso do Norte, *H. courbaril* var. *subsessilis* near Manaus, Amazonas, and *H. courbaril* var. *stilbocarpa* near Mogi-Guaçu, São Paulo. Gas-liquid chromatographic analyses were made of the leaf resins of the adult trees, seedlings collected under one of the trees (*H. intermedia*), and seedlings grown from seeds of the parent tree. All of the parent trees in the study were Type II (intermediate levels of caryophyllene and selenenes) with the probable exception of the *H. courbaril* var. *stilbocarpa* from the state of São Paulo which appears to be Type VI. Three different chemical types were represented among the seedlings. The seedlings collected under the *H. intermedia* had the same compositional type as that of the parent tree. This is in contrast to the pattern found in the first study of this series for trees in rainforest (high forest) where the parental type was not found in seedlings growing under the mature tree. However, seedlings of the present study were less than one year old and considerably younger than those of the first study. Thus, they had not been subject to selection for a long

period of time. The *H. parvifolia* differed from its greenhouse-grown progeny in leaf resin composition as did the *H. courbaril* from Aripuanã to some extent. These two trees also occur in high rainforest. The trees in other habitats, *H. courbaril* var. *subsessilis* in forest on sandy soils near Manaus and *H. courbaril* var. *stilbocarpa* in riparian forest near Mogi-Guaçu both showed great compositional stability.

In our first paper it was hypothesized that the presence of leaf resin in *Hymenaea* acts as a defense against herbivores which would otherwise prevent seedling establishment under the parent tree. It was further suggested that the high degree of variation in leaf resin composition could be a significant part of this anti-herbivore defense. In our present work we refine a model in which discrete variation of quantitative leaf resin composition plays an important role in the defense against herbivores and thus an important role in seedlings establishment.

In the relative dry season of the rainforest near Manaus, many trees lose their leaves and immediately produce a new set of leaves. For a period of about two weeks many trees have predominantly new, soft, and succulent leaves. During this period many trees are heavily attacked by lepidopteran larvae which completely defoliate the tree. After defoliation there is a mass migration of larvae to the forest floor where most of them pupate without further feeding. However, some larvae have not eaten sufficient amounts to pupate and actively search for food on the forest floor. These larvae are likely to be adapted to the compositional type of the parent and preferentially search for this type in the seedlings. This preferential herbivory increases the probability that seedlings which become established near the parent tree will be of a compositional type different from that of the parent. Thus, selection of this sort would favor the maintenance of several discrete compositional types in *Hymenaea* populations.

At this time it has not been possible to explain the extreme constancy of the *H. courbaril* populations occurring outside the Amazonian high rainforest. This and other questions raised by these first two studies are currently being investigated in studies which will more stringently assess the herbivore model presented here as well as examine the inclusion of pathogen pressures into the model.

BIBLIOGRAFIA

- ARAUJO, V.C. DE
1970 — Fenologia de essências florestais amazônicas. *Bol. INPA Pesquisas Florestais*, 4: 1-25.
- BAKER, H.G.
1970 — Evolution in the tropics. *Biotropica*, 2: 101-111.
- BJORKMAN, O.
1972 — Photosynthetic adaptations to contrasting light climates. *Carnegie Inst. Year Book*, 71: 82.

- BRATTSTEN, L.B.; WILKINSON, C.F. & EISNER, T.
1977 — Herbivore-plant interactions: mixed function oxidases and secondary plant substances. *Science*, 196: 1349-1352.
- CODY, M.
1966 — A general theory of clutch size. *Evolution*, 20: 174-184.
1974 — Optimization in ecology. *Science*, 183: 1156-1164.
- CONNELL, J.H.
1970 — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* (Oosterbeek) 298-312.
1978 — Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- EDMUNDS JR., G.E. & ALSTAD, D.N.
1978 — Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science*, 199: 941-945.
- ELTON, C.S.
1973 — The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Animal Ecol.*, 42: 55-104.
- FEENY, P.
1970 — Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.
1976 — Plant apparency and chemical defense. In: Wallace, J.M. & Mansell, R.J. eds., *Biochemical Interaction between Plants and Insects*. Recent Advances in Phytochemistry, 10. Plenum Press.
- GOLLEY, F.B.
1972 — Energy flux in exosystems. In: Wiens, J.A. ed. *Ecosystem Structure and Function*, Corvallis, Oregon: Oregon State Univ. *Ann. Biol. Colloq.*, 31: 69-90.
- HAGEN, K.S.
1976 — Role of nutrition in insect management. *Proc. Tall Timbers Conf. on Ecol. Animal Contrl by Habitat Management* 6: 221-261.
- HARCOURT, D.C.
1969 — The development and use of life tables in the study of natural insect populations. *Ann. Rev. Entomol.*, 14: 175-196.
- JANZEN, D.H.
1970 — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Natur.*, 104: 501-528.
- KNIEGER, R.I.; FEENY, P. & WILKINSON, C.P.
1971 — Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defense? *Science*, 172: 579-581.
- LANGENHEIM, J.H.
1969 — Amber: a botanical inquiry. *Science*, 163: 1157-1169.
1973 — Leguminous resin-producing trees in Africa and South America. In: Meggers, B.J., Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D. eds. *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. Smithsonian Press, Washington, D.C.
1975 — Role of the tropics in evolution of resin-producing trees. *Proc. XII International Bot. Congress*, Leningrad.
- LANGENHEIM, J.H.; LEE, Y.T. & MARTIN, S.S.
1973 — An evolutionary and ecological perspective of Amazonian *Hymenaea* species of Hymenaeae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Amazonica*, 3 (1): 5-38.
- LANGENHEIM, J.H.; STUBBLEBINE, W.; FOSTER, C. & NASCIMENTO, J.C.
1977 — Estudos comparativos da variabilidade na composição da resina da folha entre árvore parental e progênie de espécies selecionadas de *Hymenaea*. I. Comparação de populações amazônicas e venezuelanas. *Acta Amazonica*, 7 (3): 335-354.
- LEE, Y.T. & LANGENHEIM, J.H.
1975 — Systematics of the genus *Hymenaea* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). *Univ. of Calif. Publ. in Botany*, 69: 109pp.
- LEVIN, D.A.
1975 — Pest pressure and recombination systems in plants. *Amer. Natur.*, 109: 437-451.
1976 — Alkaloid-bearing plants: an ecogeographic perspective. *Amer. Natur.*, 110: 261-284.
- MAARSE, H. & KEPNER, R.E.
1970 — Changes in composition of volatile terpenes in Douglas fir needles during maturation. *J. Agr. Food Chem.*, 18: 1095-1101.
- MAHMOUD, A. & GRIME, J.P.
1976 — An analysis of competitive ability in three perennial grasses. *New Phytol.*, 77: 431-435.
- MANNING, A.
1967 — Pre-imaginal conditioning in *Drosophila*. *Nature*, 216: 338-340.
- MARTIN, S.S.
1973 — *Characterization and Comparison of Sesquiterpenes in Leaf Pocket Resins of Hymenaea L., Leguminosae: Caesalpinioideae*. Ph. D. Dissertation, University of California, Santa Cruz.
- MARTIN, S.S.; LANGENHEIM, J.H. & ZAVARIN, E.
1972 — Sesquiterpenes in leaf pocket resin of *Hymenaea courbaril*. *Phytochem.*, 11: 3049-3051.

- 1974 — Quantitative variation in leaf pocket resin composition in *Hymenaea courbaril*. **Biochem System. and Ecol.**, 3: 760-787.
- 1976 — Quantitative variation in leaf pocket resin composition in *Hymenaea*. **Biochem. System. and Ecol.**, 4: 181-191.
- MAINWALD, J.; PRESTWICH, G.D.; NAKANISHI, K. & KUBO, I.
1978 — Chemical ecology: studies from east Africa. **Science**, 199: 1167-1173.
- MOORE, H.W.
1977 — Bioactivation as a model for drug design bioreductive alkylation. **Science**, 197: 527-532.
- NAKATSUGAWA, T. & MORELLI, M.A.
1976 — Microsomal oxidation and insecticide metabolism. In: Wilkinson, C.F. ed. **Insect Biochemistry and Physiology**. Plenum Press, N.Y. 768pp.
- OKA, I.N. & PIMENTEL, D.
1976 — Herbicide (2,4-D) increases insect and pathogen pest on corn. **Science**, 193: 239-240.
- ORIANI, G.H. & SOLBRIG, O.T.
1977 — A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. **Amer. Natur.** 111: 677-690.
- RODRIGUEZ, E.; TOWERS, G.H.N. & MITCHELL, J.C.
1976 — Biological activities of sesquiterpene lactones. **Phytochem.**, 15: 1573-1580.
- SANCHEZ, P.A. & BUOL, S.W.
1975 — Soils of the tropics and the world food crisis. **Science**, 188: 598-603.
- SARUKHAN, J.
1976 — On selective pressures and energy allocation in populations of *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, 63: 290-308.
- SCHOONHOVEN, L.M. & DETHIER, V.G.
1966 — Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae. **Archives Neeslandaises de Zoologie**, 16: 497-530.
- SMITH, R.H.
1972 — Xylem resin in the resistance of the Pinaceae to bark beetles. Pac. Southwest Forest and Range Exp. Stn., Berkeley, Calif., 7p. (USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. PSW-1).
- STUBBLEBINE, W. & LANGENHEIM, J.H.
1977 — Effects of *Hymenaea courbaril* leaf resin on the generalist herbivore *Spodoptera exigua* (beet armyworm). **J. Chem. Ecol.** 3: 633-647.
- STUBBLEBINE, W.; LANGENHEIM, J.H. & LINCOLN, D.E.
1975 — Vegetative growth and leaf resin composition in *Hymenaea courbaril* under photoperiodic extremes. **Biochem. System, and Ecol.**, 3: 219-228.
1978 — Vegetative response to photoperiod in the tropical leguminous tree *Hymenaea courbaril* L. **Biotropica**, 10 (1): 18-29.
- TERBOURGH, J.
1973 — On the notion of favorableness in plant ecology. **Amer. Natur.**, 107: 481-501.
- THOMAS, M.S.; RANSON, S.L. & RICHARDSON, J.A.
1973 — **Plant Physiology**. 5. ed. Longman, London, 1062pp.
- WHITTAKER, R.H.
1975 — **Communities and Ecosystems**, 2nd ed. MacMillan Publ. Co. Inc., N.Y. 385pp.
- WHITTAKER, R.H. & FEENY, P.
1971 — Allelochemicals: chemical interactions between species. **Science**, 71: 757-770.

(Aceito para publicação em 08/05/80)