



**FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE RONDÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E BIOTECNOLOGIA
DA AMAZÔNIA LEGAL**

**ECOLOGIA POPULACIONAL DE *Copaifera pubiflora* BENTH. NA AMAZÔNIA
SETENTRIONAL E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO DO OLEORRESINA**

PATRICIA DA COSTA

**PORTO VELHO - RO
2019**

PATRICIA DA COSTA

**ECOLOGIA POPULACIONAL DE *Copaifera pubiflora* BENTH. NA AMAZÔNIA
SETENTRIONAL E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO DO OLEORRESINA**

Tese de Doutorado apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE, na Fundação Universidade Federal de Rondônia, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Biodiversidade e Conservação.

Orientadora: Dra. Lúcia Helena de Oliveira Wadt

PORTO VELHO – RO
JUNHO/2019

FICHA CATALOGRÁFICA

Dados internacionais de catalogação da publicação

FICHA CATALOGRÁFICA BIBLIOTECA PROF. ROBERTO DUARTE PIRES

Costa, Patricia da.

C837e

Ecologia populacional de *Copaifera Pubiflora* Benth. na Amazônia setentrional e suas implicações para o manejo do oleoresina. / Patricia da Costa, Porto Velho, 2019.

143f. il;

Orientadora: Prof.^a Dra. Lúcia Helena de Oliveira Wadt

Tese (Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE) – Fundação Universidade Federal de Rondônia, Porto Velho, 2019.

1. Copaíba. 2. Óleo de copaíba. 3. Relações alométricas. 4. Manejo sustentável. I. Fundação Universidade Federal de Rondônia. II. Título.

CDU : 664.34(811)

Bibliotecário responsável: Luã Silva Mendonça- CRB11/905

PATRICIA DA COSTA

**ECOLOGIA POPULACIONAL DE *Copaifera pubiflora* BENTH. NA
AMAZÔNIA SETENTRIONAL E SUAS IMPLICAÇÕES PARA O
MANEJO DO OLEORRESINA**

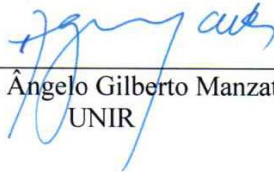
Tese de Doutorado apresentada ao Curso de
Doutorado do Programa de Pós-Graduação
em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede
BIONORTE, na Fundação Universidade
Federal de Rondônia, como requisito parcial
para a obtenção do Título de Doutor em
Biodiversidade e Conservação.

Aprovada em 28/06/2019

Banca examinadora:



Dra. Lúcia Helena de Oliveira Wadt (Orientadora)
Embrapa Rondônia



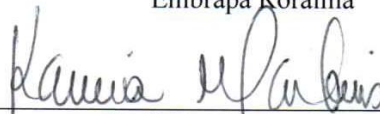
Prof. Dr. Ângelo Gilberto Manzatto
UNIR



Dr. Rodrigo Barros Rocha
Embrapa Rondônia



Dr. Edvan Alves Chagas
Embrapa Roraima



Prof. Dra. Karina Martins
UFSCar

AGRADECIMENTOS

Eu não poderia começar estes agradecimentos de outra forma senão agradecendo à Deus pela vida!

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia Legal – Rede Bionorte pela oportunidade de formação.

À minha orientadora, Dra. Lúcia Helena de Oliveira Wadt, por todo ensinamento ao longo dos mais de 10 anos em que seguimos trabalhando juntas. Agradeço por me aceitar como sua aluna, por todo o carinho e compreensão.

À Dra. Carolina Volkmer de Castilho, pela colaboração e apoio incondicional em todas as etapas. Agradeço também a Dra. Carolina e ao Dr. Otoniel Ribeiro Duarte pelo auxílio na coleta de dados.

À Rede Kamukaia: Rede de Pesquisa em Manejo de Produtos Florestais Não Madeireiros na Amazônia, agradeço pela oportunidade de fazer parte da equipe, pelo financiamento e apoio a esta tese.

Aos membros da banca de qualificação, Drs. Edvan Alves Chagas, Paulo Emílio Kaminiski e Rodrigo Leonardo da Costa, pelas críticas e sugestões valiosas.

À Dra. Flávia Antunes pela oportunidade de vivenciar à docência.

Aos amigos do Bionorte, Carlos Alberto de Souza Junior, Janaina Dorneles Mahlke, João dos Santos Paneiro, Karla Moraes Borges, Magda Márcia Becker, Pedro dos Santos Paneiro, Raissa Maria Sampaio Rodrigues, agradeço a convivência e ajuda mútua.

Aos proprietários das áreas de estudo, Sr. Oswaldo e D. Nice, fazenda GS, Mucajaí-RR; e Sra. Vanda e filhos, fazenda Novo Destino, Normandia-RR, agradeço a acolhida sempre carinhosa e pelos dedos de prosa!

A equipe de funcionários da Floresta e Agrofloresta da Embrapa Roraima: Adebaldo Sampaio Teles, Carlos Eugênio Vitoriano Lopes (atualmente na Embrapa Cocais, São Luís, MA), Fernando Barreto Diógenes de Queiroz, Hugo Moreira da Costa, Jadir Roque de Oliveira, José de Anchieta Moreira da Costa, José Gilmar dos Santos Lucas, Luiz Vicente Pereira, Taiguara dos Santos Pereira, Waldivino Pereira de Oliveira, pelo companheirismo e dedicação nas atividades de campo. Em nome destes colegas agradeço extensivamente a todos funcionários e colaboradores da Embrapa Roraima.

Aos estagiários que auxiliaram na coleta de dados em campo: Luciane Yumi Sato, Guilherme Boeira Ivanov, Keully de Sousa Freitas, Monique Machado, Alexander Rodrigues Ramos, Lucian Carvalho, Laís da Silva Costa, Juciane Casaes de Souza e Camile Sothe.

Ao Dr. Paulo Emílio Kaminski agradeço por ter me apresentado às copaiabas em Normandia.

Ao Dr. Anderson Ribeiro Santiago, pela elaboração dos mapas.

Aos amigos de perto e de longe que estão sempre no coração: Joanne, Cássia, Aldete, Paulo, Mirian, Carol, Jerri, Suzana, Haron, Maristela, Anderson, Luciana, Alice, Kátia, Bernardo, Vitoriano, Ana Lira, Marcelino, Teresinha, Luciana, Alcides, Veruska, Evandro, Artelma, Jonh, Quinha, Janaíne, Wender, Leo, Anita.

Rê (Verma) e Tomaz: vocês são cátions floculantes! Amo demais!

Aos amigos Gemma e Chico, Wander, Sabrina e Alex, Breno e Kelly, Rafa, Flavinha e Rodrigo, Fernando Baldo e família, Tom, Eliane, Edwin e Elis, Daiane, D. Maria, Cilo, Lúcio, Paulo e D. Cida, Cleber, acima de tudo pela amizade. Saudades da Holambra!

Aos amigos do coração, Maria Luiza, Lulu, Lala e Orlando deixo um pouquinho de Carlos Drummond de Andrade: “Tem gente que tem cheiro de colo de Deus... ao lado delas, a gente sabe que os anjos existem e que alguns são invisíveis”.

Orlando e Clóvis vocês são meu trevo de quatro folhas.

Agradeço aos amigos Jorge e D. Maria, assim como ao Alessandro, pela força necessária nos momentos mais difíceis.

A minha família, Marcelo, Lauro Augusto, Augusto Cesar, Elizabeth, Bianca, Luísa, Marcelo, Cristina, D. Gilda, Sr. Lauro (*in memoriam*), Regina, Maria Cristina, Jorge, João Paulo, pela torcida para que eu virasse esta página!

À minha irmã, por ser um exemplo de mulher forte, corajosa, mas ao mesmo tempo dona de um coração enorme. Que orgulho tenho de você!

Agradeço em especial aos meus pais, Augusto Cesar e Elizabeth, por me ensinarem os verdadeiros valores humanos.

Ao meu marido, Marcelo, por compartilhar tantos momentos juntos ao longo dos mais de 20 anos. Te agradeço por ser minha força nos momentos de dúvida e dor; agradeço também por ter me dado o melhor presente da vida.

Ao meu filho, Lauro Augusto, meu milagre, por existir e me mostrar todos os dias como é simples ser feliz!

*“Desistir... eu já pensei seriamente nisso,
mas nunca me levei realmente a sério;
é que tem mais chão nos meus olhos
do que o cansaço nas minhas pernas,
mais esperança nos meus passos,
do que tristeza nos meus ombros,
mais estrada no meu coração
do que medo na minha cabeça.”*

Cora Coralina

*Deus disse: Vou ajeitar a você um dom:
Vou pertencer você a uma árvore.
E pertenceu-me*

Manoel de Barros, 1983

COSTA, Patricia da. **Ecologia populacional de *Copaifera pubiflora* Benth. na Amazônia Setentrional e suas implicações para o manejo do oleorresina**. 2019. 143f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Biotecnologia) – Fundação Universidade Federal de Rondônia, Rede BIONORTE, Porto Velho, 2019.

RESUMO

O oleorresina de copaíba é um metabólito secundário produzido por espécies florestais do gênero *Copaifera* L. (Fabaceae), utilizado como fitoterápico e com potencial para aplicações industriais. O aumento da demanda pode comprometer o fornecimento do produto e a conservação das espécies, sendo necessário mais estudos para a definição de práticas e planos de manejo. Densidade e estrutura populacional são informações essenciais para que se possa determinar o status de conservação e potencial produtivo de diferentes espécies. Neste contexto, este trabalho teve por objetivo caracterizar aspectos ecológicos e avaliar o impacto de diferentes intervalos de coleta sobre a fenologia reprodutiva de *Copaifera pubiflora* Benth. em duas populações em diferentes tipos florestais em Roraima. O estudo foi conduzido em ambientes com diferentes restrições ecológicas: floresta estacional (TSF; ambiente com maiores restrições ecológicas) em Normandia; e floresta ombrófila (ambiente com menores restrições ecológicas) em Mucajaí. Uma parcela permanente de 2 ha foi instalada em cada uma das áreas de estudo e todos os indivíduos presentes foram identificados, mapeados, caracterizados quanto a aspectos morfológicos e medidos (diâmetro da base e altura total). Os dados de morfologia foram utilizados para definição dos estádios ontogenéticos e arquitetura da espécie; enquanto o diâmetro e a altura foram ajustados em regressões lineares e seus coeficientes angulares comparados a modelos biomecânicos. As populações apresentaram a mesma trajetória ontogenética e o mesmo modelo arquitetural, Troll, mas com diferenças em relação à densidade total (TSF: 215 ind ha⁻¹; TRF: 344 ind ha⁻¹), estrutura populacional, relações alométricas e biomecânicas. As implicações da maior densidade de adultos em TSF; do gargalo demográfico e da descontinuidade de tamanhos entre indivíduos imaturos e adultos em TRF são discutidos nas considerações finais em relação ao manejo da espécie. Com relação ao impacto de diferentes intervalos entre coletas sucessivas, 15 indivíduos em cada tratamento (18/12 meses de intervalo; 6 meses de intervalo; controle sem extrativismo) foram monitorados quinzenalmente por dois anos e avaliados quanto à expressão das fenofases: botão; antese; frutos novos; amadurecendo; maduros; abortamento; e dispersão de sementes. Não foram observadas diferenças significativas no tempo e na duração dos eventos reprodutivos entre tratamentos e controle. Não foram observadas diferenças nas fenofases entre os tratamentos

avaliados em TSF. No entanto, em TRF, observou-se uma maior atividade de floração e abortamento de frutos nos tratamentos em relação ao controle. O tratamento com coletas consecutivas a cada 18 meses apresentou adicionalmente maior atividade para frutos maduros, enquanto o tratamento com intervalos de 6 meses apresentou apenas maior atividade para frutos imaturos, mas não para os frutos em desenvolvimento e maduros. Sugere-se haver uma relação entre coleta de oleorresina e investimento nas fenofases de florescimento, enchimento e maturação de frutos, que dependendo da intensidade de coleta, podem ser favorecidos até certo ponto em que a competição na alocação de recursos determine seu abortamento. Recomenda-se que a coleta de oleorresina seja executada com maior intervalo possível, sendo no mínimo 18 meses entre coletas sucessivas.

Palavras-chave: Amazônia, copaíba, óleo de copaíba, relações alométricas, estrutura populacional; fenologia; manejo sustentável.

COSTA, Patricia da. **Population ecology of *Copaifera pubiflora* Benth. on Northern Amazon and its implication for oleoresin management.** 2019. 143p. Thesis (Doctor in Biodiversity and Biotechnology) - Federal University of Rondônia Foundation, BIONORTE Network, Porto Velho, 2019.

ABSTRACT

Copaiba oleoresin is a secondary metabolite produced by forest species of the genus *Copaifera* L. (Fabaceae), used as a phytotherapeutic and with potential for industrial applications. Demand increase may compromise product supply and species conservation, further studies are required for the definition of management plans and practices. Density and population structure are essential information to determine the conservation status and productive potential of different species. In this context, this work aimed to characterize ecological aspects and evaluate the impact of different oleoresin collection intervals on the reproductive phenology of *Copaifera pubiflora* Benth. in two populations in different forest types in Roraima. The study was conducted in environments with different ecological constraints: seasonal forest (TSF, environment with the highest ecological constraints) in Normandia; and tropical rainforest (TRF, environment with lower ecological constraints) in Mucajaí. A permanent sample plot (2 ha) was installed in each of the study areas, and all the individuals present were identified, morphologically characterized, and measured (base diameter and total height). Morphology data were used to define the ontogenetic stages and architecture of the species; while the diameter and height were adjusted in linear regressions and their angular coefficients compared to the biomechanical models. The populations presented the same ontogenetic trajectory and the same architectural model, Troll, but with differences in total density (TSF: 215 ind ha⁻¹; TRF: 344 ind ha⁻¹), population structure, allometric and biomechanical relationships. The implications of the higher adult density in TSF; and of the demographic bottleneck and size discontinuity observed among immature and adult individuals in TRF are discussed regarding species management in the final considerations. Regarding the impact of different intervals between successive harvests, 15 individuals in each treatment (18/12 months of an interval, 6 months of an interval, control without extractivism) were monitored fortnightly for two years and evaluated for the expression of the following phenophases: bud, anthesis, unripe, ripening, ripe fruits, fruit abortion, and seed dispersal. No significant differences were observed in the time and duration of reproductive events between treatments and control. No differences were observed in the phenoaphase activity among treatments in TSF. However, in TRF it was observed

a statistically higher activity in both treatments for flowering and fruit abortion when compared to control. The 18-month treatment showed higher activity for ripe fruits, whereas the 6-month treatment presented only higher activity for anthesis and unripe fruits, but not for ripening and ripe fruits. It is suggested that there is a relationship between the oleoresin harvesting and the investment in flowering, fruit filling and maturation, which depending on the harvest intensity and can be favored until a certain extent in which resource allocation competition determines fruit abortion. We recommend that harvesting in the same tree should be done with the greatest time interval, with at least 18 months between successive collections.

Key words: Amazon, copaiba, copaiba oil, allometric relationships, population structure; phenology; sustainable management.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
SUMÁRIO	xi
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	5
2.1 O gênero <i>Copaifera</i> L.	5
a) <i>Informações gerais</i>	5
b) <i>Morfologia</i>	5
c) <i>Hábito e habitats</i>	6
d) <i>Distribuição geográfica e espécies incluídas</i>	6
2.2 A espécie <i>Copaifera pubiflora</i> Benth	8
a) <i>Informações gerais</i>	8
b) <i>Morfologia</i>	10
c) <i>Distribuição geográfica e habitat</i>	11
d) <i>Fenologia</i>	12
e) <i>Dispersão de sementes e regeneração natural</i>	12
2.3 O oleoresina de copaíba	13
a) <i>Composição química</i>	13
b) <i>Propriedades medicinais</i>	14
c) <i>Produção</i>	15
d) <i>Práticas tradicionais de extração</i>	17
e) <i>Práticas recomendadas para o manejo sustentado</i>	18
2.4 Densidade e estrutura populacional	20
2.5 Caracterização ontogenética e arquitetura de plantas	21
2.6 Relações alométricas e modelos biomecânicos em espécies arbóreas	22
2.7 Fenologia reprodutiva e o impacto de coletas sucessivas	24
3. OBJETIVOS	27
3.1 Objetivo Geral	27
3.2 Objetivos Específicos	27
CAPÍTULO I – ONTOGENETIC STRUCTURE AND ALLOMETRIC RELATIONSHIPS OF <i>Copaifera pubiflora</i> BENTH. (FABACEAE) POPULATIONS IN TROPICAL RAIN AND SEASONAL FORESTS	28

INTRODUCTION.....	31
MATERIAL AND METHODS.....	36
<i>Focal species</i>	36
<i>Study sites</i>	36
<i>Data collection</i>	40
<i>Data analysis</i>	41
RESULTS.....	43
<i>Canopy density and forest structure</i>	43
<i>Ontogenetic stages and architectural model</i>	44
<i>Population structure</i>	47
<i>Size variation</i>	47
<i>Allometric relationships and biomechanical models</i>	50
DISCUSSION.....	54
<i>Ontogeny and architectural model</i>	54
<i>Population structure</i>	57
<i>Size, allometric relationships, and biomechanical design models</i>	60
FUNDING.....	64
LEGAL ASPECTS.....	64
ACKNOWLEDGMENTS.....	65
LITERATURE CITED.....	65
CAPÍTULO II - IMPACT OF OLEORESIN HARVESTING ON THE REPRODUCTIVE PHENOLOGY OF <i>Copaifera pubiflora</i> Benth (Fabaceae) IN TWO FOREST TYPES IN RORAIMA, BRAZIL.....	77
Abstract	78
Keywords: non-timber forest products, copaiba oleoresin, phenology, circular statistic, sustainable management,	78
1. Introduction	79
2. Material and methods	82
2.1 Study species	82
2.2 Study sites	83
2.3 Data collection	84
2.4 Data analysis	87
3. Results	89
3.1 Phenophases occurrence and duration	89
3.2 Phenophases activity	95

4. Discussion	96
5. Conclusion	99
Legal Aspects	100
Acknowledgements	100
References	101
CAPÍTULO III - COLETA E MONITORAMENTO DA PRODUÇÃO DE OLEORRESINA DE COPAÍBAS.	107
1. Introdução	108
2. Métodos de campo	111
2.1 Amostragem.....	111
2.2 Coleta de dados.....	111
2.3 Passos para a extração do oleorresina.....	112
3. Análise de dados	114
Referências	114
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	116
REFERÊNCIAS	120

1. INTRODUÇÃO GERAL

A Amazônia é reconhecida como uma das maiores áreas de florestas tropicais úmidas do mundo (MITTERMEIER et al., 1998, 2003), desempenhando papel determinante para a manutenção dos ciclos biogeoquímicos e para a regulação do clima global (MARENGO et al., 2018; NOBRE, 2014). Estimativas existentes apontam que a Amazônia abriga entre 6 e 16 mil espécies de árvores (TER-STEEGE et al., 2013), com um número ainda não conhecido de espécies de outras formas de vida (HOPKINS, 2007; ZAPPI et al., 2015). Estas espécies apresentam-se como uma fonte de ativos biológicos aplicáveis em projetos biomiméticos para o desenvolvimento de inovações, produtos, serviços e plataformas de alto valor para mercados atuais e para mercados inteiramente novos (ASTOLFI FILHO; NUVES-SILVA; BIGI, 2014; CLEMENT, 2007; NOBRE et al., 2016). Sua utilização como fornecedora de ativos biológicos para a indústria da inovação tem sido proposta como uma terceira via para o desenvolvimento da Amazônia, contribuindo para a conservação da floresta em pé e para sua valorização como bem público global, frente a outras formas de uso da terra (CLEMENT, 2007; NOBRE et al., 2016).

O “óleo de copaíba”, como é conhecido popularmente, apresenta-se como um dos diversos produtos derivados de espécies amazônicas que têm sido intensamente estudados para fins biotecnológicos, com patentes depositadas em produtos cosméticos, farmacêuticos e outros (BALBANI; SILVA; MONTOVANI, 2009). Exsudado por espécies florestais do gênero *Copaifera* L. (Fabaceae), este produto é categorizado como um oleorresina, na medida em que se apresenta como uma solução resinosa, constituída principalmente de ácidos diterpenos, diluída em sesquiterpenos voláteis, chamados de óleos essenciais (LANGENHEIM, 2003). Os terpenos, cuja fórmula química geral é $(C_{15}H_{24})_n$, são produtos do metabolismo secundário das árvores, derivados de carboidratos produzidos a partir da fotossíntese (LANGENHEIM, 2003).

A Amazônia apresenta-se como a principal região produtora do oleorresina de copaíba, com o registro de ocorrência de 12 espécies e duas variedades do gênero *Copaifera* (COSTA, 2019; IBGE, 2014; MARTINS-DA-SILVA, 2006; MARTINS-DA-SILVA; PEREIRA; LIMA, 2008). Toda a produção é obtida a partir do extrativismo em florestas nativas e os dados oficiais apontam para uma produção média de cerca de 360 toneladas por ano entre os anos de 2006 a 2016, quando o produto teve uma valorização da ordem de mais de 500% (IBGE, 2006, 2016). Ressalta-se que estes dados podem estar subestimados devido à dificuldade para sua correta quantificação e projeção de valores econômicos (KLAUBERG; SILVA; LIMA, 2016). Ademais, segundo Veiga

1 Júnior; Pinto (2002) concentrados de sesquiterpenos de *Copaifera* spp. podem ser comercializados
2 por valores até 600 vezes maiores dos atribuídos ao oleorresina bruto.

3 A utilização do oleorresina de copaíba por populações tradicionais na Amazônia é
4 secular e, mesmo nos dias de hoje, este Produto Florestal Não Madeireiro (PFNM) apresenta-se
5 como um dos fitoterápicos mais utilizado e conhecido por diversos povos indígenas e comunidades
6 tradicionais na Amazônia (FERREIRA et al., 2015; GUTIÉRREZ et al., 2014; LAGOA et al.,
7 2016; OLIVEIRA et al., 2017; PLOWDEN, 2003; RICARDO et al., 2018; SOUZA, 2010; VEIGA-
8 JUNIOR; PINTO, 2002). Sua ampla utilização está associada a multiplicidade de aplicações na
9 medicina tradicional, sendo registrados usos como anti-inflamatório, cicatrizante, entre diversas
10 outras indicações etnofarmacológicas (LEANDRO et al., 2012; PLOWDEN, 2004; RIBEIRO et
11 al., 2017). Também há registro do uso como combustível para os motores usados nos rios da
12 Amazônia e para iluminação de residências e em lamparinas usadas na coleta noturna de borracha
13 (DA SILVA; CORTESI; FUSARI, 2010).

14 Este PFNM também vem sendo avaliado para uso em diferentes aplicações industriais,
15 já tendo sido testado em mais de 20 diferentes aplicações biológicas (LEANDRO et al., 2012) e
16 havendo mais de 300 patentes requeridas (EUROPEAN PATENT OFFICE., 2019; INSTITUTO
17 NACIONAL DE PROPRIEDADE INDUSTRIAL, 2019; THE UNITED STATES PATENT AND
18 TRADEMARK OFFICE, 2019). A grande maioria das patentes descrevem seu uso em medicina e
19 odontologia, destacando seus efeitos antimicrobiano, cicatrizante ou anti-inflamatório, mas
20 também há aplicação do óleo em cosméticos (óleos, emulsões, cremes, pomadas, loções, leites,
21 géis, ceras depilatórias) e produtos como vernizes, anticorrosivos e lubrificantes (EUROPEAN
22 PATENT OFFICE., 2019; INSTITUTO NACIONAL DE PROPRIEDADE INDUSTRIAL, 2019;
23 THE UNITED STATES PATENT AND TRADEMARK OFFICE, 2019).

24 O uso potencial de oleorresina de copaíba pelas indústrias farmacêutica, de higiene
25 pessoal, perfumaria e cosméticos, entre outras, torna o produto mais valorizado tanto em escala
26 local e regional, quanto em escala internacional, e a forte demanda de mercado pode comprometer
27 o fornecimento do produto e a conservação das espécies no futuro. De fato, diversos estudos têm
28 retratado níveis de extrativismo de PFNM capazes de gerar a depleção de recursos. Em uma revisão
29 sobre os impactos do extrativismo de PFNM, Brites & Morsello (2016) identificaram que 70% dos
30 estudos conduzidos apresentam efeitos negativos sobre a regeneração do recurso explorado,
31 podendo haver efeitos adicionais sobre a sobrevivência, taxa de crescimento e reprodução dos
32 indivíduos. O impacto tende a variar de acordo com: a forma de vida da planta; a estrutura
33 explorada; a intensidade de coleta, tanto em relação à quantidade, como em relação à frequência

1 de extração; e as práticas de coleta adotadas (BOOT; GULLISON, 1995; BRITES; MORSELLO,
2 2016; SCHMIDT et al., 2011; TICKTIN, 2004).

3 Assim percebe-se a necessidade de que se estabeleçam critérios e normas que garantam
4 a viabilidade econômica, social e ambiental da atividade e a conservação das espécies (COCKS;
5 DOLD, 2004; TICKTIN, 2004). É importante definir práticas e elaborar planos de manejo em
6 parceria entre as comunidades locais, pesquisadores, empresas interessadas e certificadoras entre
7 outros, com foco tanto na ecologia e conservação das espécies envolvidas, quanto em questões de
8 sustentabilidade da produção e mercado. As instituições e grupos envolvidos devem se
9 fundamentar em estudos sobre a história natural de espécies utilizadas como PFSM, incluindo:
10 área de ocorrência, biologia reprodutiva, estrutura e dinâmica populacional, assim como estudos
11 sobre quais são os impactos da extração sobre os indivíduos, populações, comunidades e
12 ecossistemas associados (BELCHER; RUÍZ-PÉREZ; ACHDIAWAN, 2005). Somente com estes
13 dados será possível determinar qual o estado atual de conservação das espécies e quais práticas de
14 manejo devem ser adotadas (BELCHER; RUÍZ-PÉREZ; ACHDIAWAN, 2005).

15 Têm-se verificado nos últimos anos o direcionamento para estudos visando o
16 desenvolvimento de produtos e processos passíveis de patenteamento, havendo um menor número
17 de estudos que procuram compreender quais fatores determinam a produção do oleorresina
18 (GEBARA et al., 2016; MARTINS et al., 2013; MEDEIROS et al., 2018; MEDEIROS; VIEIRA,
19 2008; NEWTON; WATKINSON; PERES, 2011; ROQUETTE et al., 2018). Também se têm
20 avaliado os efeitos de extrações consecutivas em diferentes intervalos sobre a regeneração do
21 produto (MARTINS et al., 2013; MEDEIROS; VIEIRA, 2008; NEWTON; WATKINSON;
22 PERES, 2011), sem definição sobre qual seria o ciclo ideal de extração (MARTINS et al., 2013).
23 Por outro lado, até onde temos conhecimento, inexitem estudos que avaliem os efeitos de
24 diferentes práticas extrativistas para extração do oleorresina sobre aspectos ecológicos das
25 populações de *Copaifera* L. submetidas ao manejo, como por exemplo sobre sua fenologia
26 reprodutiva (BRITES; MORSELLO, 2016; KLAUBERG; SILVA; LIMA, 2016). Com isso,
27 algumas recomendações sobre o intervalo mínimo de coleta têm sido estabelecidas com base no
28 princípio da parcimônia, delimitando um intervalo mínimo de coleta de dois (SHANLEY et al.,
29 2005) ou três anos (LEITE et al., 2001; PINTO et al., 2010). Finalmente, verifica-se que embora
30 já existam estudos apontando para diferenças no potencial de produção entre espécies, assim como
31 para a existência de padrões diferenciados de densidade e distribuição espacial das espécies na
32 Amazônia, tais informações não têm sido levadas em consideração para a definição de planos e
33 práticas de manejo, que continuam indicando práticas com foco unicamente na recuperação da

1 produção do oleorresina (MARTINS et al., 2013; MEDEIROS; VIEIRA, 2008), ou ainda,
2 combinando estes resultados com análises da viabilidade econômica da exploração (KLAUBERG
3 et al., 2014; NEWTON; WATKINSON; PERES, 2012).

4 A presente pesquisa busca preencher parte desta lacuna, contribuindo para a geração
5 de conhecimento ecológico sobre a espécie *Copaifera pubiflora* Benth., em diferentes tipos
6 florestais em Roraima, incluindo informações sobre sua densidade e estrutura populacional e sobre
7 o impacto do extrativismo de oleorresina sobre sua fenologia reprodutiva, como forma de contribuir
8 para a discussão sobre a definição de planos e práticas de manejo sustentáveis para a espécie. O
9 primeiro capítulo desta tese, trata da caracterização das classes ontogenéticas, densidade, estrutura
10 populacional, relações alométricas e biomecânicas de populações de copaíba em floresta ombrófila
11 e estacional em Roraima. O segundo capítulo analisa o efeito de diferentes intervalos entre coletas
12 sucessivas de oleorresina sobre a fenologia reprodutiva da espécie nas duas áreas de estudo. O
13 terceiro capítulo apresenta a recomendação de um conjunto de métodos para amostragem, coleta e
14 análise de dados de produção de oleorresina de copaíba, incluindo desde a descrição de materiais
15 e procedimentos que devem ser adotados para extração, até as variáveis que devem ser
16 consideradas em estudos sobre o potencial produtivo de diferentes espécies de copaíba ou mesmo
17 de determinadas áreas de floresta. Este capítulo foi publicado, em 2017, como parte do livro:
18 “Produtos Florestais Não-Madeireiros: guia metodológico da Rede Kamukaia”, e em momento
19 oportuno será atualizado incluindo os resultados gerados pelos capítulos 1 e 2 desta Tese.

20

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 O gênero *Copaifera* L.

a) Informações gerais

O gênero *Copaifera* L. pertencente à tribo Detarieae, cuja maioria das espécies, mas não todas, produzem resinas compostas por vários sesquiterpenos e diterpenos (DE LA ESTRELLA et al., 2018). Por sua vez, a tribo Detarieae pertence a sub-família Detarioideae, da família Fabaceae Juss. (LPWG, 2017). Destaca-se que, embora os clados Detarieae e Detarioideae sejam reconhecidamente monofiléticos (DE LA ESTRELLA et al., 2018; LPWG, 2017), ainda há discordância sobre a origem monofilética de *Copaifera* L (DE LA ESTRELLA et al., 2018; FOUGÈRE-DANEZAN et al., 2010).

Um total de 38 espécies foram atribuídas ao gênero por Lewis et al. (2005), enquanto 47 espécies e duas variedades encontram-se registradas como atualmente aceitas no banco de dados “World Flora Online” (WFO, 2019) e 58 encontram-se registradas com o mesmo status no banco de dados do Sistema Global de Informação sobre Biodiversidade (GBIF.ORG, 2019). Entre estas espécies, a Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas publicadas pela União Internacional para a Conservação da Natureza (“International Union for Conservation of Nature”, IUCN, sigla em inglês) registra que três encontram-se ameaçadas, todas na condição de vulneráveis: *Copaifera epunctata* Amshoff (WCMC, 1998) e *Copaifera panamensis* (Britton & Rose) Standl. (MITRÉ, 1998) de ocorrência na América Central e a espécie africana *Copaifera salikounda* Heckel (ARW, 1998).

b) Morfologia

As espécies do gênero *Copaifera* L. geralmente são arbustos ou árvores, raramente subarbustos; têm folhas alternas, paripinadas; 2-12 pares de folíolos, opostos, alternos ou subopostos, cartáceos ou coriáceos, inteiros, podendo apresentar pontuações translúcidas. Observa-se a presença de estípulas interpeciolares, foliáceas, lanceoladas, geralmente caducas. As inflorescências organizam-se em panículas, dísticas, alternas com raque pubescente ou tomentosa, com botões florais dísticos, sésseis, protegidos por duas bractéolas e uma bráctea caducas. As flores de *Copaifera* L. são monoclamídeas, ou seja, têm pétalas ausentes, sésseis ou subsésseis e alvas. O cálice é tetrâmero formando um tubo curto, que se funde com um pequeno disco, e as sépalas variam em largura. O androceu tem 10 estames livres e o gineceu tem ovário comprimido lateralmente com estilete filiforme. Os frutos são do tipo legume estipitado, obliquamente elípticos ou falcados ovados, suborbiculares ou abovados. Apresentam geralmente uma semente ou

1 ocasionalmente duas, de cor negra e com a presença de arilo branco ou amarelo, sem endosperma
2 (COSTA, 2019; MARTINS-DA-SILVA, 2006).

3

4 *c) Hábito e habitats*

5 As espécies de *Copaifera* L. podem ser consideradas semidecíduas, heliófitas até
6 ciófitas e geralmente são consideradas como climácicas (CARVALHO, 2003; COSTA, 2019;
7 SHANLEY et al., 2005). O gênero apresenta grande plasticidade ecológica e as espécies ocorrem
8 em uma grande variedade de ambientes e tipos de solo (CARVALHO, 2003). No Brasil, verifica-
9 se sua ocorrência na Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, em diferentes tipos
10 vegetacionais [Área Antrópica, Caatinga (*stricto sensu*), Campinarana, Campo Limpo, Campo
11 Rupestre, Cerrado (*lato sensu*), Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta de Igapó, Floresta de Terra
12 Firme, Floresta de Várzea, Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Perenifolia, Floresta
13 Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila, Restinga, Savana Amazônica] (COSTA, 2019).

14

15 *d) Distribuição geográfica e espécies incluídas*

16 O gênero *Copaifera* L. apresenta distribuição pantropical, sendo registradas espécies
17 no Panamá e América do Sul, África Ocidental e no Sudeste Asiático, com centro de diversidade
18 associado à Amazônia brasileira (WFO, 2019).

19 Recentemente tem-se observado um intenso trabalho de atualização da diagnose dos
20 táxons e de revisão da nomenclatura infragenérica, tanto para as espécies com ocorrência na
21 Amazônia, com a publicação de uma chave de identificação (MARTINS-DA-SILVA, 2006;
22 MARTINS-DA-SILVA; PEREIRA; LIMA, 2008), quanto para aquelas do Brasil extra-amazônico
23 (COSTA, 2007, 2009, 2019; COSTA; QUEIROZ, 2010, 2007; QUEIROZ; MARTINS-DA-
24 SILVA; COSTA, 2015). São aceitas hoje 26 espécies e 9 variedades com ocorrência no Brasil,
25 sendo que 15 espécies e 4 variedades são endêmicas do país (COSTA, 2019). O Nordeste
26 apresenta-se como a região com o maior número de espécies registradas, seguido do Norte e do
27 Centro-Oeste, com respectivamente 15, 14 e 13 espécies por região e 8, 6, e 6 variedades por região
28 (COSTA, 2019). O Cerrado apresenta-se como o domínio fitogeográfico com maior número de
29 espécies registradas, 13 espécies, seguido da Amazônia com 12 espécies, enquanto registra-se a
30 ocorrência de 5 espécies na Mata Atlântica e 5 na Caatinga (COSTA, 2019). Os estados com maior
31 número de nomes aceitos são: Bahia, com 14 espécies, Mato Grosso, com 12 espécies, Goiás, Pará
32 e Piauí com 7 espécies cada (COSTA, 2019).

1 São espécies aceitas com ocorrência no Brasil: *Copaifera arenicola* (Ducke) J. Costa
 2 & L.P. Queiroz, *Copaifera cearenses* Huber ex Ducke, *Copaifera coriacea* Mart., *Copaifera depilis*
 3 Dwyer, *Copaifera duckei* Dwyer, *Copaifera elliptica* Mart., *Copaifera glycyarpa* Ducke,
 4 *Copaifera guyanensis* Desf., *Copaifera krukovii* (Dwyer) J.A.S. Costa, *Copaifera langsdorffii*
 5 Desf., *Copaifera lucens* Dwyer, *Copaifera luetzelburgii* Harms, *Copaifera magnifolia* Dwyer,
 6 *Copaifera majorina* Dwyer, *Copaifera malmei* Harms, *Copaifera marginata* Benth., *Copaifera*
 7 *martii* Hayne, *Copaifera multijuga* Hayne, *Copaifera nana* Rizzini, *Copaifera oblongifolia* Mart.
 8 ex Hayne, *Copaifera paupera* (Herzog) Dwyer, *Copaifera piresii* Ducke, *Copaifera pubiflora*
 9 Benth., *Copaifera reticulata* Ducke, *Copaifera sabulicola* J. Costa & L.P. Queiroz, *Copaifera*
 10 *trapezifolia* Hayne (COSTA, 2019)

11 Na Amazônia brasileira, registra-se a ocorrência de 12 espécies e 2 variedades
 12 (COSTA, 2019; MARTINS-DA-SILVA, 2006; MARTINS-DA-SILVA; PEREIRA; LIMA,
 13 2008). Martins-da-Silva; Pereira; Lima (2008) reconheceram 9 espécies de ocorrência na
 14 Amazônia brasileira, enquanto Queiroz; Martins-da-Silva; Costa (2015) inserem *Copaifera*
 15 *langsdorffii* Desf., entre as espécies com ocorrência nesta área geográfica. Costa (2007) identificou
 16 que espécimes coletados em Rondônia anteriormente atribuídos a *C. langsdorffii* [Ferreira 8946
 17 (NY). Teixeira et al. 599 (NY). Cordeiro 877 (NY)] apresentam-se como *Copaifera oblongifolia*
 18 var. *dawsonii* Cowan. Adicionalmente, Costa (2009) elevou a variedade *C. langsdorffii* Desf. var.
 19 *krukovii* Dwyer à categoria de espécie, denominando-a *Copaifera krukovii* (Dwyer) J.A.S. Costa,
 20 com ocorrência registrada nos estados do Acre e Amazonas (COSTA, 2019). Assim, são
 21 reconhecidas como espécies de ocorrência na Amazônia: *C. duckei*, *C. glycyarpa*, *C. piresii*, *C.*
 22 *martii*, *C. guyanensis*, *C. langsdorffii*, *C. multijuga*, *C. paupera*, *C. pubiflora*, *C. reticulata*, *C.*
 23 *krukovii* e *C. oblongifolia*, além das variedades: *Copaifera martii* Hayne var. *martii* e *C.*
 24 *oblongifolia* var. *dawsonii* (COSTA, 2019). As três primeiras espécies além de *C. martii* var. *martii*
 25 apresentam-se como endêmicas do Brasil, enquanto *C. glycyarpa*, *C. guyanensis*, *C. krukovii*, *C.*
 26 *martii* var. *martii*, *C. multijuga*, *C. paupera*, *C. piresii*, *C. pubiflora* e *C. reticulata*, têm ocorrência
 27 no Brasil restrita a Amazônia (COSTA, 2019). Entre os estados que compõe a Amazônia Legal, o
 28 banco de dados “Flora do Brasil 2020” registra a ocorrência de um maior número de espécies
 29 associadas ao Bioma Amazônia no Pará (7 espécies e 2 variedades), seguido dos estados do Mato
 30 Grosso (6 espécies), Maranhão (4 espécies e 2 variedades), Rondônia (5 espécies e 1 variedade)
 31 Amazonas (5 espécies), Tocantins (4 espécies), Roraima (3 espécies), Acre (2 espécies) e Amapá
 32 (2 espécies) (COSTA, 2019). Algumas espécies possuem distribuição ampla, como é o caso de
 33 *Copaifera oblongifolia*, registrada nos estados do Amapá, Maranhão, Mato Grosso, Pará,

1 Rondônia, Roraima e Tocantins, enquanto outras espécies apresentam distribuição restrita, como
2 *C. guyanensis*, ocorrendo apenas no Amazonas, *C. paupera* registrada apenas no Acre e *C.*
3 *pubiflora* observada no Brasil apenas no estado de Roraima (COSTA, 2019).

4 As espécies do gênero *Copaifera* L. na Amazônia são encontradas em densidades
5 consideradas muito baixas e em locais de difícil acesso em partes do ano (NEWTON et al., 2012;
6 NEWTON; WATKINSON; PEREZ, 2012). Por exemplo, Newton et al. (2012), utilizando como
7 tamanho mínimo o diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual 25 cm, registraram densidades
8 de 0,14 ind ha⁻¹ para *Copaifera piresii* e de 0,22 ind ha⁻¹ para *Copaifera multijuga* na região do
9 médio Juruá, no Amazonas. Os autores também verificaram que há diferença na densidade entre
10 ambientes de várzea e terra firme. Assim, registraram densidades variando de 0,31 a 0,01 ind ha⁻¹
11 para *Copaifera paupera* e de 0,05 a 0,47 ind ha⁻¹ para *Copaifera guyanensis*, em várzea e terra
12 firme, respectivamente (NEWTON et al., 2012). De outro lado, Costa et al. (2007, 2008)
13 registraram densidade média de 2,11 ind ha⁻¹ para *Copaifera pubiflora* com DAP ≥ 10 cm em uma
14 floresta de terra firme em Roraima (COSTA et al., 2007, 2008), o que sugere que esta espécie
15 apresenta maior potencial produtivo.

16

17 **2.2 A espécie *Copaifera pubiflora* Benth**

18 *a) Informações gerais*

19 A espécie *Copaifera pubiflora* foi descrita em 1840 por Bentham e reduzida a
20 variedade de *Copaifera martii* Hayne em 1870 pelo mesmo autor, passando a ser denominada
21 *Copaifera martii* var. *pubiflora* (Benth.) Benth. (MARTINS-DA-SILVA, 2006). Posteriormente,
22 em 1951, Dwyer a restitui à categoria de espécie (DWYER, 1951), permanecendo até os dias de
23 hoje como *Copaifera pubiflora* Benth., sendo considerada como sinônimo heterotípico de
24 *Copaifera martii* var. *pubiflora* (Benth.) Benth. (COSTA, 2019).

25 Há que se destacar que Ducke realizou coletas de *Copaifera* spp. em Roraima, em local
26 identificado como “mata marginal do rio Branco” (MARTINS-DA-SILVA, 2006). Este material,
27 relacionado as coletas: Ducke 1361 (F1485512, IAN10848, MG17917, R54773) e Ducke
28 (RB24245), foi identificado inicialmente como *C. officinalis* e depois como *C. bijuga* pelo próprio
29 coletor (MARTINS-DA-SILVA, 2006). Materiais provenientes desta região também foram
30 depositados em herbário por Andrade Jr., que realizou coletas na mata de galeria do rio Branco
31 [coletas de número 20 (MIRR5517, INPA191211) 21 (MIRR5518, INPA191212), 22 (MIRR5519,
32 INPA191213, HTSA4278), 23 (MIRR5520, INPA191214), 24 (MIRR5521, INPA191215) e 25

1 (MIRR5522, INPA191216)], e Farias s/n (INPA199513), que coletou um espécime na região do
2 município do Cantá, RR. Todos estes materiais foram identificados como *Copaifera officinalis* a
3 partir dos depósitos de Ducke supracitados. Entretanto, Martins-da-Silva; Pereira; Lima (2008)
4 revisaram as coletas Ducke 1361 e Ducke (RB24245), além de Andrade Jr. 22 (INPA1911213),
5 tendo reposicionado estes espécimes como *Copaifera pubiflora* Benth. A partir deste trabalho,
6 *Copaifera officinalis* deixou de ser reconhecida como espécie com ocorrência na Amazônia e no
7 Brasil, o que permanece aceito até os dias de hoje (COSTA, 2019; MARTINS-DA-SILVA;
8 PEREIRA; LIMA, 2008). Entretanto, não houve atualização nomenclatural dos outros depósitos e
9 as coletas de Andrade Jr. 20, 21, 22(MIRR5519), 23, 24 e 25, além de Farias s/n permanecem
10 identificadas como *C. officinalis*. Isto pode resultar em erros de identificação em estudos sobre a
11 ecologia de populações da espécie, estudos etnobotânicos, ou ainda em avaliações da composição
12 química e de propriedades farmacológicas de seu oleorresina (ALBUQUERQUE et al., 2017;
13 ANDRADE JÚNIOR; FERRAZ, 2000; LUZ, 2007; PIERI et al., 2012, 2011; PINTO; MADURO,
14 2015).

15 Com relação a estudos já publicados sobre a ecologia da espécie, destaca-se que sua
16 ecologia nas matas “Llaneras” [agrupamentos de árvores de maior porte envolvidos por vegetação
17 graminóide (ENRECH; ARROYO; LANGENHEIM, 1983)] na região dos Llanos Centrais na
18 Venezuela encontra-se bem caracterizada. Estudos sobre a dispersão de sementes (RAMIREZ;
19 ARROYO, 1982), variação espacial e temporal da predação de sementes pré- e pós-dispersão
20 (RAMIREZ; ARROYO, 1987), estrutura e dinâmica populacional (RAMIREZ; ARROYO, 1990;
21 RAMIREZ; HOKCHE, 1995) foram conduzidos. Enquanto que poucos estudos foram realizados
22 com a espécie em Roraima, destacando-se a caracterização da fenologia reprodutiva da espécie em
23 floresta de galeria em Boa Vista (ANDRADE JÚNIOR; FERRAZ, 2000), além de estudos que
24 antecederam esta tese de doutorado conduzidos na região da Mucajaí em floresta ombrófila
25 (COSTA et al., 2007, 2008; MARTINS et al., 2013).

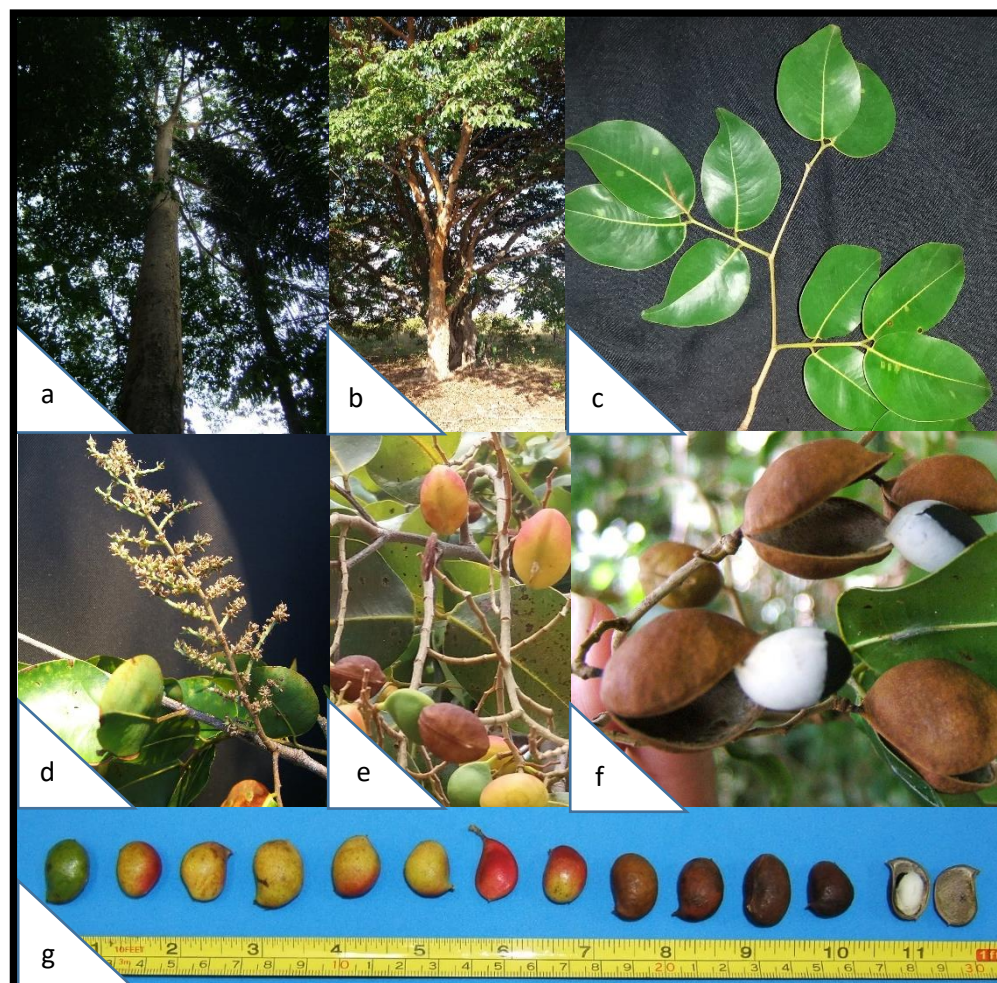
26 Não há como precisar, mas se acredita que devido a sua ampla distribuição em áreas
27 próximas à capital, *C. pubiflora* se apresenta como a principal espécie fornecedora de oleorresina
28 comercializado em Boa Vista (LUZ, 2007; PINTO; MADURO, 2015). Em um estudo comparando
29 a produção média de oleorresina de diferentes espécies de *Copaifera* L ao longo da bacia
30 Amazônica, Martins et al. (2013) relataram que 31,4% dos indivíduos de *C. pubiflora* presentes na
31 região de Mucajaí, se mostraram produtivos, com maior produção média por árvore (cerca de 1,7
32 mL) entre as espécies avaliadas. Ademais, entre as espécies avaliadas, *C. pubiflora* apresentou-se
33 como a única com maior volume produzido na segunda coleta em relação à primeira (MARTINS

1 et al., 2013). Na mesma região, Costa et al. (2007) registraram que cerca de 60% dos indivíduos de
2 *C. pubiflora* com DAP \geq 10 cm, presentes em uma parcela permanente de 9 ha em floresta de terra
3 firme, apresentam incisões feitas com uso do machado para retirada do oleorresina, o que indica
4 que esta espécie pode estar sob alta pressão de exploração.

5 6 *b) Morfologia*

7 Os indivíduos de *C. pubiflora* têm porte arbóreo, atingindo entre 20-40 m de altura.
8 Seu ritidoma apresenta desprendimento em placas finas, pulverulento ou por vezes papiráceo, sua
9 coloração varia entre o cinza e o alaranjado, com predominância do amarelo, o que facilita a
10 identificação nas áreas de ocorrência natural (Fig. 1a, b). Suas folhas apresentam (1)2-3 pares de
11 folíolos, com pecíolos e raque glabros ou glabrescentes. (Fig. 1c). Os folíolos apresentam-se
12 subopostos, cartáceos, ovado-elípticos ou ovado-oblongos, subfalcados, assimétricos, com base
13 obtusa assimétrica, ápice retuso e ligeiramente acuminado (Fig. 1c), com faces adaxial e abaxial
14 glabras com margem reta; nervura central adaxial plana, glabra, abaxial glabra; venação congesta
15 (15,2 aréolas/mm²), inconspícua adaxial; pontuações translúcidas quase sempre imperceptíveis;
16 peciólulos glabros ou glabrescentes. As inflorescências (Fig. 1d) apresentam bráctea com face
17 abaxial pubescente e face adaxial glabra com tricomas nas margens; as bractéolas apresentam face
18 abaxial pubescente e face adaxial glabra, com tricomas nas margens. Suas flores são subsésseis; as
19 sépalas apresentam-se externamente pubescentes, o ovário é orbicular a suborbicular, estipitado,
20 hirsuto na sutura e nervura principal do carpelo, base e ápice. Os frutos são oblongo-obovados ou
21 oblongo-oblíquos, comprimidos lateralmente, com base arredondada, podendo também se
22 apresentar ligeiramente atenuada, seu ápice apresenta-se arredondado ou mais raramente truncado
23 e as sementes são oblongo-globosas com arilo branco que tende a tornar-se alaranjado à medida
24 em que se oxida (MARTINS-DA-SILVA; PEREIRA; LIMA, 2008; Fig. 1e-g).

25



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

19 Figura 1. *Copaifera pubiflora* Benth.; (a) Árvore adulta com cerca de 30 m de altura em área de floresta de transição
20 em Mucajaí, RR; (b) Árvore adulta com cerca de 18 m de altura em área de savana em Boa Vista, RR; (c) Galho
21 evidenciando filotaxia das folhas e forma e número de folíolos; (d) Detalhe da inflorescência; (e) Frutos em diferentes
22 estádios de amadurecimento na planta; (f) Frutos após a deiscência com sementes aderidas às valvas evidenciando
23 o arilo branco; (g) Frutos em diferentes estádios de amadurecimento. Fotos: Patricia da Costa.

24

25 c) *Distribuição geográfica e habitat*

26 *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae) encontra-se distribuída no Norte da América do
27 Sul, ocorrendo desde a região dos cursos superiores dos rios Takutu e Essequibo, na Guiana,
28 estendendo-se pelo Planalto Guianense até o sopé da Cordilheira dos Andes na Colômbia
29 (MARTINS-DA-SILVA, 2006), ocorrendo também no Brasil e na Venezuela. Sua distribuição está
30 associada às Savanas do Rio Branco-Rupununi, no Brasil e na Guiana, e aos Llanos Centrais e
31 Orientais, na Venezuela e na Colômbia (BLYDENSTEIN, 1967; ENRECH; ARROYO;
32 LANGENHEIM, 1983; MARTINS-DA-SILVA, 2006). No Brasil, ocorre naturalmente nas
33 Savanas do Rio Branco, no estado de Roraima, em ambientes bastante diversos, como em ilhas ou

1 capões de mata, em florestas de galeria e de várzea (MARTINS-DA-SILVA, 2006). Em seu limite
2 sul de distribuição, nos municípios de Mucajaí e Iracema, *C. pubiflora* também é observada em
3 florestas de várzea e terra firme em área de transição (MARTINS-DA-SILVA, 2006), tendo sido
4 registrada densidade média de 2,11 ind ha⁻¹ (DAP ≥ 10) cm em uma floresta de terra firme em
5 Mucajaí, Roraima (COSTA et al., 2008).

6

7 *d) Fenologia*

8 Suas flores são monóclinas (MARTINS-DA-SILVA, 2006) e em floresta de várzea a
9 espécie floresce entre os meses de setembro a novembro, quando há significativa redução da
10 precipitação. O desenvolvimento dos frutos inicia-se em novembro e a dispersão das sementes
11 ocorre entre os meses de janeiro e março. Seus frutos são deiscentes, mas as sementes podem
12 permanecer aderidas às valvas mesmo após a abertura (Fig. 1f), que ocorre entre os meses de
13 dezembro a abril (ANDRADE JÚNIOR; FERRAZ, 2000). Em ilhas de mata nos Altos Llanos
14 Centrais na Venezuela, a espécie apresenta um padrão de floração e frutificação anual assíncrono,
15 com anos de máxima floração e frutificação ocorrendo em intervalos de 4 a 6 anos (RAMIREZ;
16 ARROYO, 1990).

17

18 *e) Dispersão de sementes e regeneração natural*

19 As sementes tendem a cair próximas às plantas-mãe (barocoria), mas pássaros,
20 principalmente o japim, *Cacicus cela* (Icteridae), e diversos psitacídeos, atuam na dispersão de suas
21 sementes. Um grupo muito grande de animais menos especializados também intervém neste
22 processo (RAMIREZ; ARROYO, 1982).

23 A dispersão primária de sementes de *C. pubiflora* ocorre principalmente através da
24 atuação de pássaros e morcegos, que são atraídos pela presença de um arilo carnoso (Fig. 1f) e de
25 odor agradável. Estes animais alimentam-se do arilo e transportam as sementes na boca ou bico
26 dispersando-as em maiores distâncias. Sua atuação contribui para explicar a ocorrência de plântulas
27 em área de savana aberta no entorno de outros indivíduos arbóreos (RAMIREZ; ARROYO, 1982).
28 Entretanto, deve-se destacar que não há recrutamento em savana aberta sem associação com
29 indivíduos arbóreos (RAMIREZ; ARROYO, 1982; RAMIREZ; HOKCHE, 1995).

30 Um grupo muito grande de outros animais também atua como dispersor secundário de
31 sementes de *C. pubiflora*, após sua queda. Entre estes, herbívoros, roedores e formigas,
32 principalmente as do gênero *Atta* spp. (Hymenoptera, Formicidae) (RAMIREZ; ARROYO, 1982).
33 Tal diversidade de dispersores está de acordo com o proposto por Pedroni; Sanchez; Santos (2002),

1 em relação a síndrome de superabundância observada em *C. langsdorffii*. Segundo esta teoria
2 espécies com alta fecundidade, que produzem grande quantidade de frutos de baixo teor nutritivo
3 e cuja dispersão ocorre em curto espaço de tempo geralmente utilizam-se de um grande número de
4 dispersores de dieta generalista (PEDRONI; SANCHEZ; SANTOS, 2002).

5 Nas ilhas de mata nos Altos Llanos Centrais na Venezuela, a predação de sementes
6 seguiu o modelo proposto por Janzen-Connell, sendo dependente de densidade em relação à
7 distância da planta-mãe. Ainda assim, a porcentagem de sementes predadas nunca foi superior a
8 80 % do total de sementes. Houve variações interanuais na predação de sementes, uma vez que se
9 observa uma redução do ataque de insetos predadores de sementes em anos de maior produção
10 (RAMIREZ; ARROYO, 1987). Entretanto, Ramirez; Hokche (1995), observaram um padrão
11 espacial de distribuição agregado, com maior densidade de plântulas nas áreas próximas às plantas-
12 mãe. Estes autores também observaram que a idade e o número de folhas em indivíduos jovens
13 tendem a aumentar com a distância das matrizes (RAMIREZ; HOKCHE, 1995).

14 Assim, o padrão espacial de *C. pubiflora* nas matas “Llaneras” seria determinado por
15 dois grupos de fatores. Em primeiro lugar, fatores associados à heterogeneidade ambiental das
16 savanas restringiriam o recrutamento de indivíduos fora das ilhas de vegetação, favorecendo seu
17 recrutamento em áreas próximas às plantas-mãe. Adicionalmente, mecanismos dependentes de
18 densidade estariam atuando sobre juvenis, pois a baixa densidade em maiores distâncias
19 favoreceria seu estabelecimento (RAMIREZ; HOKCHE, 1995).

20 Sua estrutura populacional nas matas “Llaneiras” pode ser descrita através de uma
21 curva de poder de função do tipo “J” invertido. Mas só há uma queda acentuada na curva de
22 sobrevivência quando os indivíduos jovens são agrupados em intervalos de cinco anos, ou seja,
23 provavelmente há um maior recrutamento ocorrendo neste intervalo de tempo, provavelmente
24 associado aos anos de frutificação massiva (RAMIREZ; ARROYO, 1990).

25

26 **2.3 O oleorresina de copaíba**

27 *a) Composição química*

28 O óleo de copaíba é uma solução resinosa, constituída principalmente de ácidos
29 diterpenos, diluída em sesquiterpenos voláteis, chamados de óleos essenciais (LANGENHEIM,
30 2003). Por este motivo, é categorizado como oleorresina (LANGENHEIM, 2003). A resina
31 presente no oleorresina de copaíba é um sólido vítreo, insolúvel em água, untoso, aderindo às
32 mãos com facilidade, de reação ácida e odor pouco pronunciado. O óleo essencial é extraído por

1 destilação e possui aromas marcantes, sendo utilizado pela indústria de perfumes (LEANDRO et
2 al., 2012; VEIGA-JUNIOR; PINTO, 2002).

3 Estudos sobre a composição química dos oleorresinas de copaíba demonstram que
4 cerca de 80% deste é formado por sesquiterpenos, enquanto que os ácidos diterpenos respondem
5 pelos cerca de 20% restantes (TOBOUTI et al., 2017). Mais de 110 tipos diferentes de
6 sesquiterpenos e 42 tipos de diterpenos já foram relatados em oleorresina de diferentes espécies de
7 copaíba (LEANDRO et al., 2012; VEIGA-JUNIOR; PINTO, 2002), sendo que o β -cariofileno é
8 considerado como marcador químico deste produto (CASCON; GILBERT, 2000). Tem-se
9 percebido grande variação na constituição química dos oleorresinas obtidos de diferentes espécies,
10 relacionada principalmente com a identidade da espécie, local de ocorrência, tipo de solo e época
11 de coleta (BARBOSA et al., 2012; HERRERO-JÁUREGUI et al., 2011; LAMEIRA et al., 2009;
12 ZOGHBI et al., 2009; ZOGHBI; LAMEIRA; OLIVEIRA, 2007; ZOGHBI; MARTINS-DA-
13 SILVA; TRIGO, 2009). Entre outros sesquiterpenos que são encontrados em grande proporção em
14 oleorresina de diferentes espécies amazônicas destacam-se: α -copaeno, como principal
15 sesquiterpeno encontrado em amostras de oleorresina de *Copaifera paupera* (Herzog) Dwyer,
16 *Copaifera piresii* Ducke e *Copaifera martii* Hayne coletadas no Acre, Rondônia e no Pará
17 respectivamente (ZOGHBI; LAMEIRA; OLIVEIRA, 2007; ZOGHBI; MARTINS-DA-SILVA;
18 TRIGO, 2009); enquanto que o β -bisaboleno apresenta-se como principal sesquiterpeno obtido em
19 amostras de *Copaifera duckei* Dwyer e *Copaifera reticulata* Ducke coletadas no Pará (LAMEIRA
20 et al., 2009; ZOGHBI et al., 2009).

21

22

23 *b) Propriedades medicinais*

24 Com relação ao potencial de uso, já foram comprovadas a partir de estudos
25 farmacológicos as ações anti-inflamatória, cicatrizante, antimicrobiana, anti-leishmaniose,
26 larvicida, antineoplásica e antinoiceptiva de oleorresina de diferentes espécies de copaíba
27 (AMORIM et al., 2017; DE ALMEIDA et al., 2017; DIEFENBACH et al., 2018; GONCALVES
28 DIAS et al., 2017; LEITE VIEIRA et al., 2018; LUCCA et al., 2018; NAKAMURA et al., 2017;
29 PASCOAL et al., 2017; SILVA FEITOSA JUNIOR et al., 2018; SOUZA et al., 2017; WAGNER
30 et al., 2017; para citar alguns dos trabalhos mais recentes, mas veja a revisão de: LEANDRO et al.
31 2012). Este potencial tem se traduzido no desenvolvimento de novos produtos avaliados em ensaios
32 clínicos (ARROYO-ACEVEDO et al., 2011; DA SILVA et al., 2012; GELMINI et al., 2013;
33 MUSALE; SONI, 2016) e em processo de patenteamento, havendo mais de 300 patentes

1 registradas com produtos e processos desenvolvidos a partir do óleo de copaíba (EUROPEAN
2 PATENT OFFICE., 2019; INSTITUTO NACIONAL DE PROPRIEDADE INDUSTRIAL, 2019;
3 THE UNITED STATES PATENT AND TRADEMARK OFFICE, 2019). A grande maioria das
4 patentes descreve seu uso em medicina e odontologia, destacando seus efeitos antimicrobiano,
5 cicatrizante ou anti-inflamatório, mas também há aplicação do óleo em cosméticos (óleos,
6 emulsões, cremes, pomadas, loções, leites, géis, ceras depilatórias) e produtos como vernizes,
7 anticorrosivos e lubrificantes (EUROPEAN PATENT OFFICE., 2019; INSTITUTO NACIONAL
8 DE PROPRIEDADE INDUSTRIAL, 2019; THE UNITED STATES PATENT AND
9 TRADEMARK OFFICE, 2019)

10

11 c) *Produção*

12 O oleorresina de copaíba é um metabólito secundário produzido por espécies florestais
13 do gênero *Copaifera*, composto por terpenos (di- e sesquiterpenos), cuja unidade estrutural básica
14 deriva de metabólitos primários (LANGENHEIM, 2003). É secretado em células epiteliais
15 presentes em cavidades e canais axiais de origem esquizógena observados em diversos tecidos da
16 planta, como nas folhas, ramos, raízes e no xilema (ARRHENIUS et al., 1983; MARTINS-DA-
17 SILVA, 2006; MILANI; ROCHA; DE PÁDUA TEIXEIRA, 2012; RODRIGUES; MACHADO,
18 2009). As cavidades estão envolvidas primariamente com a produção de sesquiterpenos voláteis,
19 enquanto que os canais secretores produzem apenas resina (RODRIGUES; TEIXEIRA;
20 MACHADO, 2011). No lenho, os canais resiníferos encontram-se dispostos no parênquima
21 marginal, que delimita as camadas de crescimento, estando conectados por anastomose dentro do
22 mesmo parênquima marginal (MARCATI; ANGYALOSSY-ALFONSO; BENETATI, 2001;
23 MARTINS-DA-SILVA, 2006; MILANI; ROCHA; DE PÁDUA TEIXEIRA, 2012; RODRIGUES;
24 MACHADO, 2009), permanecendo com suas células ativas mesmo após a apoptose de outras
25 células xilemáticas (RODRIGUES; MACHADO, 2009). Após a síntese este produto é transportado
26 pelas células de raio até os vasos, principalmente aqueles da região do cerne mais próxima da
27 medula, onde permanece armazenado (MEDEIROS, 2016). Embora esteja presente nas folhas,
28 ramos e sementes, as práticas de coleta e manejo utilizadas e estudadas para produção do
29 oleorresina têm se concentrado na extração do oleorresina armazenado nos troncos. Não há estudos
30 buscando a domesticação das espécies e toda a produção é obtida exclusivamente em florestas
31 nativas (IBGE, 2014).

32 Diferentes hipóteses têm tentado explicar a produção de resinas em angiospermas.
33 Langenheim (1990) postulou que a maior diversidade de táxons de espécies arbóreas capazes de

1 produzir resinas ocorre nos trópicos e subtropicais devido às condições favoráveis para manutenção
2 da atividade fotossintética ao longo de todo o ano. Segundo a autora, a maior disponibilidade de
3 carbono associada ao crescimento lento, observado na maioria das espécies de angiospermas
4 produtoras de resinas, e a menor disponibilidade de nutrientes, observada nos solos de florestas
5 tropicais, tornaria parte do carbono disponível para a produção de resinas (LANGENHEIM, 1990).
6 Outros autores tem postulado que estes compostos, juntamente com outros metabólitos
7 secundários, desempenham um papel central na regulação de estresses bióticos e abióticos em
8 plantas (BENNETT; WALLSGROVE, 1994; LANGENHEIM, 2003; NAIKOO et al., 2019;
9 SWAIN, 1977). Sua produção seria resultado não apenas da maior disponibilidade de carbono, mas
10 resultado de respostas adaptativas a estresses ambientais, incluindo ferimentos, ataque de
11 patógenos, deficiências minerais e estresse hídrico e térmico (BENNETT; WALLSGROVE, 1994;
12 LANGENHEIM, 2003; LANGENHEIM; HALL, 1983; LINCOLN; COUVET, 1989; NAIKOO et
13 al., 2019; SWAIN, 1977).

14 Com relação aos estudos sobre a produção de oleorresina, embora não haja consenso
15 sobre que fatores influenciam a produção (MARTINS et al., 2013; MEDEIROS; VIEIRA; 2008;
16 NEWTON et al., 2011; WATKINSON; PEREZ, 2011), há indicativos de diferenças no potencial
17 de produção entre espécies (MARTINS et al., 2013; NEWTON; WATKINSON; PERES, 2011;
18 RIGAMONTE-AZEVEDO; WADT; WADT, 2006). Assim, reforça-se a percepção de que planos
19 e práticas de manejo devem ser espécie-específicos, o que não tem sido implementado na maioria
20 dos planos existentes (LEITE et al., 2001; MMA, 2017; PINTO et al., 2010; mas veja: LIMA et
21 al., 2011).

22 Adicionalmente tem-se observado grande variação na produção de oleorresina entre
23 indivíduos da mesma espécie, sendo estas diferenças atribuídas a variações em características
24 físicas do solo, tipologia florestal, época do ano, forma e posição da copa, presença de cupins e de
25 ocos (ALENCAR, 1982; MARTINS et al., 2013; MEDEIROS et al., 2018; MEDEIROS; VIEIRA,
26 2008; NEWTON; WATKINSON; PERES, 2011; RIGAMONTE-AZEVEDO; WADT; WADT,
27 2006). Diversos estudos têm registrado uma tendência de maior produção com aumento do
28 diâmetro, seguida de uma tendência de redução na produção nos maiores diâmetros associada à
29 senescência e a presença de ocos (ALENCAR, 1982; MEDEIROS et al., 2018; MEDEIROS;
30 VIEIRA, 2008; NEWTON; WATKINSON; PERES, 2011; RIGAMONTE-AZEVEDO; WADT;
31 WADT, 2006; SOUZA, 2010). Entretanto, não há concordância em relação ao que seria um
32 diâmetro ideal para que se inicie a coleta, sendo observadas recomendações em literatura para
33 seleção de indivíduos com diâmetro acima de 45 cm para *C. multijuga* (MEDEIROS et al., 2018),

1 e *C. guyanensis* (NEWTON; WATKINSON; PERES, 2011), acima de 50 cm para *C. piresii*
2 (SOUZA, 2010) e entre 85 a 135 cm para diferentes morfotipos de *C. reticulata* (RIGAMONTE-
3 AZEVEDO; WADT; WADT, 2006). Estes diferentes diâmetros provavelmente correspondem a
4 indivíduos de mesmo estágio ontogenético (sensu GATSUK et al., 1980), adultos, em diferentes
5 espécies. Cada espécie pode apresentar diferentes relações alométricas ao longo da ontogenia,
6 havendo a necessidade de definição dos estágios ontogenéticos e de suas relações alométricas para
7 as diferentes espécies de copaíba.

8 Com relação às variações na produção entre tipologias florestais, poucos estudos têm
9 conseguido separar o efeito das diferentes tipologias florestais daqueles de origem genética, ou
10 seja, espécie-específicos. Entre estes, Newton et al. (2011) observaram que *Copaifera guyanensis*
11 produz maiores volumes de oleorresina em várzea (139 mL) do que na terra firme (15 mL).

12

13 d) *Práticas tradicionais de extração*

14 Existem diversas práticas tradicionais para extração do oleorresina de copaíba, uma
15 delas consiste na abertura de uma incisão em V no tronco com uso de machado (Figura 2a, b).
16 Outro método tradicional, chamado método do arrocho, consiste em selar o tronco abaixo das
17 incisões com enviras e cipós e coletar o oleorresina da árvore até seu completo esgotamento.
18 Ambos os métodos se mostram muito agressivos e podem por ocasionar a morte das árvores
19 (LEITE et al., 2001; PLOWDEN, 2003; SHANLEY et al., 2005). Há também a extração da casca
20 usada em cocções (Figura 2c, d). Além destes, a extração total com a derrubada das árvores é
21 utilizada, uma vez que sua madeira é muito valorizada (MARTINI; ROSA; UHL, 1998) e o
22 oleorresina considerado por muitos como subproduto da indústria madeireira (SHANLEY et al.,
23 2005). Algumas outras práticas tradicionais recomendam o corte em lua cheia e a coleta do
24 oleorresina no quarto minguante; ou ainda que não se olhe para a copa da árvore diretamente, o
25 que, segundo os relatos, ocasionaria seu retorno para a terra. Também existem relatos da existência
26 de indivíduos que não exsudam oleorresina ou o fazem em quantidades insignificantes, que seriam
27 denominados de “árvores macho” pelos mateiros (SHANLEY et al., 2005).

28 Estas práticas para extração do oleorresina vêm sendo utilizadas desde que o produto
29 passou a integrar a pauta de produtos derivados do extrativismo vegetal destinados à exportação
30 do Brasil Colônia, no século XVII (LEONARDI, 1999). Assim como ocorreu com outros produtos
31 florestais, não havia na época nenhuma preocupação com o método de coleta e os resultados das
32 práticas de manejo adotadas sobre as populações de copaíbas, como nos mostra o texto de João
33 Pedro Dias Vieira (1820-1870), presidente da província do Amazonas entre 1856-1857:

1 [...] Não se conhece aqui, para a extração do óleo de cupaiba, outro processo além dos
2 golpes de machado contra a indefesa cupaibeira. Paga esta com a vida o balsamo que
3 derrama em prol do seu barbaro destruidor.

4 À continuar tão estranho processo, esse artigo do nosso comércio, que ainda no anno findo
5 produziu 1799 canadas, muito cedo deixará de figurar na pauta de exportação da Província.
6 Por meio do trado, ou de qualquer instrumento accomodado, obter-se-hia o oleo sem
7 acabar com a arvore [sic passim]. [...] (VIEIRA, 1856, p.16-17).

8 João Pedro Dias Vieira havia estado na região do rio Negro e após ter observado as
9 práticas de coleta de alguns PFNM, entre eles a seringa, a salsaparrilha e a estopa retirada dos
10 troncos das castanheiras, elaborou o regulamento de 8 de março de 1856 em execução da Lei no
11 19, de 25 de novembro de 1853 para ordenar a coleta destes produtos (LEONARDI,1999). Talvez
12 estas normas tenham sido as primeiras a disciplinar o manejo de PFNM.

13
14 *e) Práticas recomendadas para o manejo sustentado*

15 Com relação ao manejo sustentável, as principais recomendações existentes dizem
16 respeito à seleção de indivíduos com DAP mínimo variando entre espécies, conforme descrito no
17 item “2.3”, letra “c”; ao mapeamento das copaíbas com uso de bússola e passos calibrados,
18 identificadas a partir do conhecimento tradicional; a utilização de trado para abertura de furos nos
19 troncos; utilização de canos de PVC e vasilhames plásticos para coleta do oleorresina; coleta do
20 oleorresina; fechamento dos furos com tampas roscas tipo CAP (LEITE et al., 2001). Assim, evita-
21 se abrir grandes feridas nos troncos que poderiam favorecer o ataque de pragas e doenças. Esta
22 prática permite retornar aos mesmos indivíduos sem provocar injúrias adicionais, abrindo
23 perspectivas para realização de coletas sucessivas em um mesmo indivíduo. A utilização do trado
24 já é bastante difundida e utilizada na Amazônia (SHANLEY et al., 2005; Figura 2e, f), embora o
25 machado e o facão ainda sejam usados em algumas localidades (observação pessoal; Figura 2a-d).
26 Mais recentemente, foi recomendado o uso de trado adaptado à motosserra, o que pode facilitar o
27 trabalho de abertura dos furos reduzindo o tempo e o desgaste físico do extrativista para a realização
28 deste trabalho (GUARINO et al., 2016). Outras recomendações tratam do tempo entre a abertura
29 dos furos e a coleta do óleo escoado (RIGAMONTE-AZEVEDO; WADT; WADT, 2006).
30 Rigamonte-Azevedo; Wadt; Wadt (2006) não observaram diferenças estatísticas nos volumes
31 obtidos após 24 horas ou até completa exaustão, em copaíbas identificadas como copaíbas-pretas
32 na região do Xapuri, AC. Entretanto, (GUARINO et al., 2017), avaliando a produção de *Copaifera*
33 *paupera* no município de Rio Branco, AC, verificaram que a vistoria das árvores realizadas 5 a 7

1 dias após a abertura dos furos levou a um aumento de 53,2% no número de árvores produtivas em
2 relação a coleta nas primeiras 24 horas.

3



4

5 Figura 2. Métodos tradicionais de extrativismo do oleorresina de copaíba, que incluem: (a, b) a abertura de grandes
6 feridas no tronco das árvores com uso do machado; (c, d) a retirada de cascas usadas para cocção; (e, f) abertura de
7 um orifício usando um trado e fechamento com pedaços de madeira. Fotos: Patrícia da Costa.

8

9

1 Diversos estudos têm avaliado o efeito de extrações consecutivas em diferentes
2 intervalos sobre a regeneração do produto (MARTINS et al., 2013; MEDEIROS; VIEIRA, 2008;
3 NEWTON; WATKINSON; PERES, 2011), sem definição sobre qual seria o ciclo ideal de extração
4 (MARTINS et al., 2013; MEDEIROS et al., 2018). Com isto, algumas recomendações sobre o
5 intervalo mínimo de coleta têm sido estabelecidas com base no princípio da parcimônia,
6 delimitando um intervalo mínimo de coleta de dois (SHANLEY et al., 2005) ou três anos (LEITE
7 et al., 2001; PINTO et al., 2010). Outras recomendações têm sido feitas com base nos resultados
8 de recuperação da produção de oleoresina (MARTINS et al., 2013; MEDEIROS; VIEIRA, 2008),
9 ou ainda, combinando estes resultados com análises da viabilidade econômica da exploração
10 (KLAUBERG et al., 2014; NEWTON; WATKINSON; PERES, 2012).

11

12 **2.4 Densidade e estrutura populacional**

13 A determinação da densidade e a descrição da estrutura de populações, seja ela baseada
14 em classes de tamanho ou em estádios ontogenéticos, é o primeiro passo para compreensão de
15 padrões e processos ecológicos aos quais estão submetidas (HUTCHINGS, 2002). A caracterização
16 da densidade e da estrutura das populações pode fornecer informações sobre como estas populações
17 se modificam em resposta a distúrbios e tem se mostrado uma ferramenta relevante para inferir
18 sobre seu status de conservação (MARTINELLI; MORAES, 2013). Espécies com distribuição
19 restrita, baixa abundância ou que ocorrem em habitats fragmentados são consideradas ameaçadas,
20 pois estão sujeitas a extinção local, seja devido à baixa variabilidade genética ou como resultado
21 de eventos estocásticos.

22 Estes dados também podem ser utilizados para inferir sobre o potencial de produção de
23 PFNM (SOEHARTONO; NEWTON, 2000, 2001), contribuindo, ainda, para o entendimento do
24 efeito de práticas de manejo. Espécies utilizadas como PFNM ocorrendo em baixas densidades são
25 mais difíceis de serem localizadas pelos extrativistas, produzem uma menor quantidade de produto
26 por área, com um maior custo de produção e são extremamente suscetíveis à extração excessiva
27 (NEWTON et al., 2012; NEWTON; WATKINSON; PERES, 2012; PETERS, 1996). Além disto,
28 considera-se que alterações na estrutura etária ou ontogenética das populações apresentam-se como
29 os primeiros sinais de extrativismo de PFNM acima dos níveis ideais (HALL; BAWA, 1993;
30 PETERS, 1996). A ausência de indivíduos de um determinado tamanho ou estágio ontogenético
31 pode ser interpretada como evidência de ocorrência em um tempo pretérito de um gargalo

1 demográfico no recrutamento, crescimento ou sobrevivência (GAOUE; TICKTIN, 2007;
2 HUTCHINGS, 2002; PERES et al., 2003). Entretanto, destaca-se que estes dados devem ser
3 avaliados conjuntamente com outros dados demográficos, como fecundidade, recrutamento,
4 crescimento e mortalidade, especialmente quando se deseja fazer inferências sobre a viabilidade
5 de populações (CONDIT et al., 1998; VIRILLO et al., 2011).

6 Embora relevantes e considerados como um primeiro passo para a condução de outros
7 estudos ecológicos, como destacado pelos editores da última versão do Livro Vermelho da Flora
8 do Brasil, Martinelli; Moraes (2013), em apenas 5% dos táxons da flora brasileira há dados de
9 estrutura de suas populações. Como resultado, poucas avaliações de risco de extinção da flora
10 brasileira se baseiam no tamanho das populações ou levam em consideração aspectos de sua
11 estrutura e dinâmica (Critérios A, C ou D, sensu IUCN, [s.d.]).

12

13 **2.5 Caracterização ontogenética e arquitetura de plantas**

14 As plantas durante seu ciclo de vida passam por uma série de fases sequenciais
15 chamadas de estádios ontogenéticos (GATSUK et al., 1980). A definição de estádios ontogenéticos
16 é feita tendo como base o surgimento e desaparecimento de caracteres morfológicos, que se
17 correlacionam a mudanças na anatomia, fisiologia e bioquímica dos indivíduos (GATSUK et al.,
18 1980). Entre exemplos de caracteres morfológicos frequentemente utilizados para definição de
19 mudanças entre estádios ontogenéticos, pode-se citar: presença ou ausência de cotilédones;
20 morfologia, orientação (se plagiotrópicos ou ortotrópicos) e ordem de galhos, entre outras.

21 Cada estágio ontogenético tem propriedades ecológicas distintas, apresentando
22 dinâmica específica e representando diferentes papéis tanto na população, quanto na comunidade
23 (GATSUK et al., 1980; SMIRNOVA; BOBROVSKII, 2001). Assim, os estádios ontogenéticos são
24 considerados uma classificação das fases de vida com significado biológico (SOUZA; MARTINS;
25 MATOS, 2000) e sua aplicação pode contribuir para melhorar o entendimento da dinâmica e dos
26 mecanismos que determinam os padrões e processos em populações e comunidades (SOUZA;
27 MARTINS, 2004). Por este motivo, esta classificação tem encontrado bastante repercussão em
28 estudos de ecologia de populações vegetais tropicais (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008;
29 CARVALHO; MARTINS; SANTOS, 1999; FRANCI et al., 2016; FURTADO et al., 2017;
30 MIRANDA-MELO; MARTINS; SANTOS, 2007; PORTELA; SANTOS, 2011; ROSSETO et al.,
31 2013; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012; SOUZA et al., 2008; SOUZA; MARTINS, 2004;

1 SOUZA; MARTINS; BERNACCI, 2003; SOUZA; MARTINS; MATOS, 2000). Em comum,
2 muitos destes estudos integram uma abordagem de caracterização ontogenética e descrição da
3 arquitetura dos diversos estádios, empregando a proposta de Hallé; Oldeman; Tomlinson (1978),
4 que definiram e descreveram 23 modelos arquiteturais aos quais todas as espécies arbóreas se
5 ajustam. Segundo esta proposta, a arquitetura das árvores em cada estágio ontogenético é o
6 resultado das restrições de crescimento impostas pelo seu modelo arquitetural final, determinado
7 geneticamente (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978), podendo haver interações
8 ambientais determinadas por fatores bióticos e abióticos como a competição por luz (HENRY;
9 AARSSSEN, 1999), disponibilidade de água e nutrientes (FRANCI et al., 2016) e herbivoria
10 (HAMBÄCK; BECKERMAN, 2003), entre outros.

11

12 **2.6 Relações alométricas e modelos biomecânicos em espécies arbóreas**

13 O estudo do tamanho e forma de espécies é chamado de alometria e tem sido
14 empregado tanto para geração de estimativas de volume, biomassa e carbono em florestas a partir
15 de variáveis de fácil medição (BARBOSA et al., 2019; BARNI et al., 2016; CHAVE et al., 2005,
16 2014; FELDPAUSCH et al., 2011), quanto como preditor de diferentes estratégias de alocação de
17 recursos em espécies vegetais (AIBA; KOHYAMA, 1996, 1997; ALVAREZ-BUYLLA;
18 MARTINEZ-RAMOS, 1992; ALVES; SANTOS, 2002; FRANCI et al., 2016; FURTADO et al.,
19 2017; KING, 1996; KOHYAMA; HOTTA, 1990; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012;
20 SPOSITO; SANTOS, 2001).

21 A alometria de espécies arbóreas é frequentemente avaliada a partir de relações
22 estabelecidas entre altura e diâmetro dos indivíduos. Enquanto a altura determina seu ambiente de
23 luz, com efeitos diretos sobre as taxas fotossintéticas (KING, 1981, 1996; SPOSITO; SANTOS,
24 2001), o diâmetro tem papel relevante para garantir suporte mecânico e para a manutenção do
25 transporte de água e solutos (BULLOCK, 2000; MCMAHON, 1973; NIKLAS, 1994). Estas
26 relações podem ser avaliadas ao longo da história de vida das plantas, na medida em que a
27 arquitetura de um indivíduo adulto é resultado não só das condições presentes, mas de todos os
28 fatores genéticos e ambientais que operaram sobre o crescimento desde sua germinação
29 (ARCHIBALD; BOND, 2003). Sua avaliação tem trazido informações sobre “trade-offs”
30 existentes entre diferentes estratégias de crescimento e sobrevivência ao longo da ontogenia (IIDA
31 et al., 2011; ISHII; ASANO, 2010; KOHYAMA; HOTTA, 1990; POORTER; ROZENDAAL,

1 2008; TREMMEL; BAZZAZ, 1995; VINCENT; HARJA, 2008; WEINER, 2004), pois, como
2 ressaltam Archibald; Bond (2003), a arquitetura de uma árvore adulta representa a resultante do
3 “trade-off” entre as exigências muitas vezes antagônicas entre suas várias funções, como
4 crescimento, reprodução e defesa, durante todo seu desenvolvimento.

5 A arquitetura das plantas também tem sido comparada a modelos biomecânicos,
6 originalmente desenvolvidos para avaliação de mudanças na deflexão estática de vigas do tipo
7 cantiléver e adaptadas para análise de estrutura de árvore (DEAN; LONG, 1986; MCMAHON,
8 1973). Três modelos foram propostos: similaridade elástica (MCMAHON, 1973), estresse
9 constante (DEAN; LONG, 1986), e similaridade geométrica (NORBERG, 1998). O modelo de
10 similaridade elástica estabelece que o diâmetro das árvores limita a altura, devido ao risco de
11 tombamento causado pelo seu próprio peso. Assim, a altura aumenta na proporção de 2/3 do
12 diâmetro e a inclinação de regressão altura *versus* diâmetro é igual a 1,5 (MCMAHON, 1973).
13 Junto com este modelo biomecânico, o fator de segurança pode ser acessado trazendo informações
14 sobre o limite teórico de tombamento além do qual as árvores se dobram sob seu peso
15 (MCMAHON, 1973; VAN GELDER; POORTER; STERCK, 2006). O fator de segurança (SF)
16 pode ser calculado usando a equação: d / d_{min} , onde $d = \text{Diâmetro}$; $d_{min} = 0.1 \text{ Altura}^{3/2}$ e
17 corresponde ao diâmetro mínimo teórico de deformação elástica em centímetros (KING, 1981;
18 MCMAHON, 1973; SPOSITO; SANTOS, 2001). O modelo de estresse constante leva em
19 consideração o efeito de estresses mecânicos relacionados a força dos ventos. Neste modelo, o
20 tamanho do tronco deve compensar a força do vento, levando a um maior investimento em diâmetro
21 do que em altura, de modo que o coeficiente angular da regressão entre altura *versus* diâmetro é
22 igual a dois (DEAN; LONG, 1986). Finalmente, no modelo de similaridade geométrica considera
23 que a altura das árvores é diretamente proporcional ao diâmetro, de modo que o aumento de uma
24 unidade em altura é acompanhado por um aumento na mesma proporção em diâmetro, e o
25 coeficiente da regressão é um (NORBERG, 1998).

26 Muitos estudos têm caracterizado a alometria de espécies florestais em resposta a
27 variações na disponibilidade de luz (ALVES; SANTOS, 2002; KING, 1996; KOHYAMA;
28 HOTTA, 1990; PORTELA; SANTOS, 2011; RICH et al., 1986; STERCK; BONGERS, 1998;
29 VAN GELDER; POORTER; STERCK, 2006). Isto se dá pois este é um dos principais fatores que
30 controlam os ganhos líquidos de carbono e, por consequência, as taxas de crescimento. Estes
31 estudos geralmente avaliam padrões alométricos das espécies durante seu desenvolvimento
32 ontogenético, agrupando-as em guildas de regeneração (pioneiras *versus* climácicas ou intolerantes

1 *versus* tolerantes à sombra) ou ainda de acordo com a estatura que atingem na maturidade (sub-
2 bosque *versus* emergentes). As variações encontradas têm sido interpretadas como resultado de um
3 “trade-off” entre investimento no crescimento em altura, como forma de melhor explorar condições
4 futuras de iluminação no dossel, e o investimento no aumento de extensão da copa, visando melhor
5 explorar as condições presentes de baixa intensidade luminosa sob o dossel (KOHYAMA;
6 HOTTA, 1990).

7 Contudo, tem-se verificado que outros fatores bióticos e abióticos, como relevo e tipo
8 de solo (SUWA et al., 2016), disponibilidade de água (FRANCI et al., 2016) e herbivoria
9 (HAMBÄCK; BECKERMAN, 2003), entre outros podem levar a alterações nos padrões
10 estruturais e nas relações alométricas. Isto aponta para a necessidade de que outras variáveis
11 ambientais sejam incorporadas nas análises alométricas (ARCHIBALD; BOND, 2003;
12 SIQUEIRA, 2006; WEINER; THOMAS, 1992).

13

14 **2.7 Fenologia reprodutiva e o impacto de coletas sucessivas**

15 A fenologia estuda a ocorrência de eventos biológicos repetitivos, relacionado seus
16 padrões espaciais e temporais com mudanças em fatores bióticos e abióticos (MORELLATO et al.,
17 1990; NEWSTROM; FRANKIE; BAKER, 1994). Estudos em fenologia de plantas consistem no
18 monitoramento de fases vegetativas e/ou reprodutivas e podem ser conduzidos em diferentes níveis
19 de abordagem, desde espécies até ecossistemas (MORELLATO, 2003; NEWSTROM; FRANKIE;
20 BAKER, 1994). Estudos sobre a fenologia de plantas são especialmente relevantes uma vez que
21 contribuem, por exemplo, para ampliar a compreensão sobre a organização temporal de recursos;
22 sobre aspectos da reprodução, regeneração e a dinâmica de plantas; e sobre interações planta-
23 animal, trazendo informações sobre a história de vida de herbívoros, polinizadores e dispersores
24 (MORELLATO et al., 1990; MORELLATO; LEITAO-FILHO, 1996; VAN-SCHAIK;
25 TERBORGH; WRIGHT, 1993).

26 A fenologia reprodutiva de espécies de plantas tropicais não é determinada unicamente
27 por interações bióticas, como inicialmente se imaginava, mas também por fatores abióticos e pela
28 interação de ambos ao longo de seu desenvolvimento (BORCHERT, 1983). Entre os fatores
29 bióticos, a competição por polinizadores e predadores de sementes é considerada como o principal
30 gatilho de diferentes estratégias fenológicas (ADLER; KIELPINSKI, 2000; AUGSPURGER,
31 1981). Por outro lado, variações na temperatura , disponibilidade de água (BORCHERT, 2000,

1 1994), luz (BORCHERT et al., 2005; RIVERA; BORCHERT, 2001) e nutrientes são os principais
2 fatores abióticos que podem regular a fenologia reprodutiva das plantas (MORELLATO et al.,
3 1990; VAN-SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993). Além desses fatores, há fortes evidências
4 de que impactos antropogênicos, como degradação e fragmentação florestal (ALBERTI;
5 MORELLATO, 2010; REZNIK; PRATA; PIRES, 2012; TUCKER LIMA et al., 2018), restauração
6 florestal (CARDOSO et al., 2012; GARCIA et al., 2014), extração seletiva de madeira (FONSECA;
7 VIDAL; MAËS DOS SANTOS, 2009) e o extrativismo de PFM também podem afetar os padrões
8 fenológicos e o sucesso reprodutivo das árvores (BALDAUF et al., 2014; PERES et al., 2003;
9 RIJKERS et al., 2006).

10 O extrativismo de compostos vegetais secundários, como gomas, resinas e oleorresinas,
11 era, de fato, considerado uma das alternativas mais sustentáveis de manejo florestal não-
12 madeireiro, uma vez que não remove frutos, sementes ou propágulos, e se conduzido sem derrubar
13 as árvores, não altera o dossel da floresta (PETERS, 1996). Entretanto, estudos sobre a ecologia de
14 defesa de plantas contra herbivoria tem demonstrado que estes compostos desempenham um papel
15 central na regulação de estresses bióticos e abióticos em plantas (BENNETT; WALLSGROVE,
16 1994; LANGENHEIM, 2003; NAIKOO et al., 2019; SWAIN, 1977), levando à suposição de que
17 seu extrativismo poderia afetar esta regulação, comprometendo a sobrevivência dos indivíduos a
18 longo prazo. Além disso, como uma quantidade considerável de carbono é alocada para sua síntese,
19 o extrativismo de exsudatos também pode alterar o padrão de alocação de recursos, que pode ser
20 redirecionado para a regeneração dos recursos extraídos, aumentando a competição por
21 fotoassimilados entre crescimento, reprodução e defesa (PETERS, 1996; RIJKERS et al., 2006).

22 Com relação aos estudos sobre o extrativismo de exsudatos, Ticktin (2004) demonstrou
23 que os impactos ecológicos deste tipo de extrativismo são pouco estudados. Klauberg et al. (2016)
24 em uma revisão mais recente, também detectou que apenas uma pequena parcela dos estudos
25 realizados com PFM avalia o impacto do extrativismo e aborda a definição de práticas
26 sustentáveis (KLAUBERG; SILVA; LIMA, 2016). Enquanto que Brites e Morsello (2016)
27 verificaram que não há estudos sobre o impacto do extrativismo de exsudatos, isoladamente, sobre
28 o padrão fenológico da planta e seu sucesso reprodutivo, uma vez que, para muitos produtos, seu
29 extrativismo depende da remoção de cascas (BRITES; MORSELLO, 2016).

30 Mas mesmo o padrão geral do impacto da remoção de cascas e exsudatos não está claro.
31 Se de um lado há espécies onde extração de cascas e exsudatos pode estimular o investimento em
32 flores e frutos (BALDAUF et al., 2014), para outras esse tipo de extrativismo pode manter as
33 árvores em estado vegetativo (COCKS; DOLD, 2004; CUNNINGHAM; MBENKUM, 1993). Há

1 espécies onde não se observam alterações no padrão reprodutivo (BITARIHO et al., 2006;
2 SCHUMANN et al., 2010), enquanto que também há registro de espécies onde este extrativismo
3 ocasionou alterações na sincronia das fenofases e nas taxas reprodutivas ao longo da ontogenia,
4 com redução no número de indivíduos férteis ou ainda levando a redução no número e na
5 viabilidade de frutos e sementes (GAOUE; TICKTIN, 2008; RIJKERS et al., 2006; STEWART,
6 2009; VARGHESE, 2014).

7 Os impactos negativos do extrativismo de cascas e exsudatos sobre padrão reprodutivo
8 podem depender da intensidade e/ou frequência do extrativismo (GAOUE; TICKTIN, 2007;
9 NACOULMA et al., 2017; STAS et al., 2016). Além disso, esses efeitos podem ser mais
10 pronunciados em ambientes com menor disponibilidade de recursos em gradientes ambientais
11 (GAOUE et al., 2013; GAOUE; TICKTIN, 2007; SIEBERT, 2000; TICKTIN; NANTEL, 2004),
12 com maior alocação de recursos para manutenção do crescimento vegetativo (CUNNINGHAM,
13 1997) e menor sincronia nos eventos reprodutivos em nível populacional (SMITH; BRONSTEIN,
14 1996). Nestes ambientes, um elevado investimento em reprodução poderia comprometer a
15 habilidade competitiva e persistência dos indivíduos (BAZZAZ et al., 1987; PINERO;
16 SARUKHAN; ALBERDI, 1982). Enquanto que em ambientes com maior disponibilidade de
17 recursos potencialmente limitantes observa-se um maior investimento em reprodução
18 (CUNNINGHAM, 1997; LEE; BAZZAZ, 1982; NIESENBAUM, 1993), podendo este ser
19 comparativamente maior em termos de frequência, duração e intensidade (CUNNINGHAM, 1997;
20 DION; BUSSIÈRES; LAPOINTE, 2016; NIESENBAUM, 1993).

1 3. OBJETIVOS

2 3.1 Objetivo Geral

3 Caracterizar aspectos ecológicos e avaliar o impacto de diferentes intervalos de coleta sobre a
4 fenologia reprodutiva de *Copaifera pubiflora* Benth. em duas populações em diferentes tipos
5 florestais em Roraima.

6

7 3.2 Objetivos Específicos

- 8 (1) Caracterizar padrões de densidade e estrutura populacional e comparar as relações
9 alométricas em duas populações de *Copaifera pubiflora* em diferentes ambientes em Roraima;
- 10 (2) Avaliar o impacto de extrações consecutivas de oleorresina de *C. pubiflora* sobre a
11 fenologia reprodutiva de duas populações da espécie em diferentes ambientes, em Roraima;
- 12 (3) Recomendar um conjunto de métodos para amostragem, coleta e análise de dados de
13 produção de oleorresina de copaíba, incluindo desde a descrição de materiais e procedimentos que
14 devem ser adotados para extração, até as variáveis que devem ser consideradas em estudos sobre o
15 potencial produtivo de diferentes espécies de copaíba ou mesmo de determinadas áreas de floresta.

16

17

CAPÍTULO I

Submetido para publicação na revista “Annals of Botany”

**CAPÍTULO I – ONTOGENETIC STRUCTURE AND ALLOMETRIC RELATIONSHIPS
OF *Copaifera pubiflora* BENTH. (FABACEAE) POPULATIONS IN TROPICAL RAIN
AND SEASONAL FORESTS**

Porto Velho/2019

1 **Original Article**

2

3 **Ontogenetic structure and allometric relationships of *Copaifera pubiflora* Beth. (Fabaceae)**
4 **populations in tropical rain and seasonal forests**

5 **Patricia da Costa^{1,2,*}, Carolina Volkmer de Castilho², Tomaz Longhi-Santos³, and Lúcia**
6 **Helena de Oliveira Wadt^{1,4}**

7 ¹ *Graduate Program in Biodiversity and Biotechnology of the Bionorte Network, ² Embrapa*
8 *Roraima, C.P. 133, Rodovia BR 174, km 08, Distrito Industrial, 69301-970, Boa Vista, RR,*
9 *Brazil, ³ Department of Forestry Sciences, Federal University of Paraná-UFPR, Av. Lothario*
10 *Meissner, 632, 80210170 Curitiba, PR, Brazil and ⁴ Embrapa Rondônia, C. P. 127, Rodovia BR-*
11 *364, km 5,5, Zona Rural, 76815-800, Porto Velho, RO, Brasil*

12

13 **Ontogeny and allometry of *Copaifera pubiflora* in different tropical forests**

14 **For correspondence: E-mail patricia.da-costa@embrapa.br*

15

1 **Background and Aims** We asked to what extent the architecture, in terms of allometric and
2 biomechanical traits, along the ontogeny of a canopy non-pioneer light-demanding species is
3 ecologically or genetically driven.

4 **Methods** We used a population-static-vertical model to analyze population structure, architecture,
5 allometric relationships and biomechanical models along the ontogeny of *Copaifera pubiflora*
6 Benth (Fabaceae) natural populations occurring in a tropical seasonal forest (TSF) and tropical
7 rainforest (TRF) in Roraima State, Brazil.

8 **Key Results** The two populations of *C. pubiflora* presented the same ontogenetic trajectory, with
9 five stages in their ontogenetic structure. Populations showed differences in their ontogenetic
10 structures, both in total density, as well as in the proportion of individuals at each ontogenetic stage.
11 Though, both populations presented a higher number of individuals in the early ontogenetic stages.
12 The species' architectural model was identified as Troll for both study sites. The allometric
13 relationship of height versus diameter is not constant along ontogeny in both populations and
14 presented differences between TSF and TRF, with different biomechanical models. The *C.*
15 *pubiflora*'s populations have in common an isometric investment at the infant stage and a more
16 significant investment on diameter growth for adult trees, with different tendencies on the
17 intermediate stages.

18 **Conclusions** *C. pubiflora* presented the same architectural model, Troll, but with great plasticity
19 in the allometric relationships of base diameter as a function of total height along the ontogeny
20 which gives the species the ability to explore habitats with a different set of constraints.

21 **Key Words:** *Copaifera pubiflora*, stage-structured population, demography, growth,
22 biomechanical models, rainforest.

1 INTRODUCTION

2 Plant architecture has ecological importance as a strategy to ensure carbon gain, and growth
3 on temporal and spatially heterogeneous environments (IIDA et al., 2011; ISHII; ASANO, 2010;
4 POORTER; ROZENDAAL, 2008; TREMMEL; BAZZAZ, 1995; VINCENT; HARJA, 2008;
5 WEINER, 2004). Hallé *et al.* (1978), who founded the basis of plant architectural analysis,
6 postulated that plant architecture is genetically defined. Indeed, there is evidence that environments
7 with a different set of constraints may have selected different architectural models (CHOMICKI;
8 COIRO; RENNER, 2017), out of 23 models already described for contemporary plants (Hallé *et*
9 *al.* 1978). Though there may be environmental interactions in terms of biotic or abiotic stress, such
10 as light availability (HENRY; AARSSSEN, 1999), water shortage (FRANCI et al., 2016), plant
11 density, neighbour (ANTOS; PARISH; NIGH, 2010; MÄKELÄ; VANNINEN, 1998;
12 TREMMEL; BAZZAZ, 1995) and herbivory (HAMBÄCK; BECKERMAN, 2003), among others.
13 Depending on the set of constraints, individuals of the same species and age may achieve a specific
14 architectural unit, named ‘ontogenetic stage’, at different times (GATSUK et al., 1980).

15 Plant architecture can be evaluated from allometric relationships established between stem
16 diameter (D) and height (H), ($D = a H^b$), bringing information about how different species or
17 different ontogenetic stages use the space. Their results have been compared to biomechanical
18 models, originally developed to measure changes in the static deflection of cantilever beams and
19 adapted for tree structure analysis (DEAN; LONG, 1986; MCMAHON, 1973). Initially, three
20 models were proposed: elastic similarity (MCMAHON, 1973), constant stress (DEAN; LONG,
21 1986), and geometric similarity (NORBERG, 1998). The elastic similarity model establishes that
22 diameter limits height due to the risk of tree buckling under its weight so that height increases in
23 the ratio of $2/3$ of the diameter and height-to-diameter regression slope is equal to 1.5
24 (MCMAHON, 1973). Along with this biomechanical model, safety factor can be accessed bringing

1 information about the theoretical buckling limit (or critical length) beyond which trees buckle
2 under its weight (MCMAHON, 1973; VAN GELDER; POORTER; STERCK, 2006). In the
3 constant stress model, stem size must compensate for wind force, leading to a greater diameter
4 investment than height, so in this model, b is equal to 2 (DEAN; LONG, 1986). Finally, in the
5 geometric similarity model, height is directly proportional to diameter, so that increase of one unit
6 in height is accompanied by an increase in the same proportion in diameter, and the slope
7 coefficient is 1 (NORBERG, 1998).

8 Many studies on plant architecture have focused on species living on tropical rainforests
9 (TRF), where light is considered as the main limiting factor for establishment and growth in the
10 understory (ALVES; SANTOS, 2002; KING, 1996; KOHYAMA; HOTTA, 1990; SPOSITO;
11 SANTOS, 2001; STERCK; BONGERS, 1998; WHITMORE, 1989). In these forests, there is a
12 strong vertical light gradient, so that the understory may receive only ~1.5% of open sunlight
13 irradiation (OSUNKJOYA et al., 1992; OSUNKOYA; ASH, 1991). There are also spatiotemporal
14 variations in light availability associated with gap dynamics (CHAZDON, 1988). Thence, survival
15 on the TRF understory depends on light-foraging strategies, and different population structures,
16 architectural and biomechanical strategies have been related to light partitioning in these
17 environments (CLARK; CLARK, 1992; KING, 1996; KOHYAMA; HOTTA, 1990; POORTER;
18 ROZENDAAL, 2008; STERCK; BONGERS, 1998; WHITMORE, 1989; WRIGHT et al., 2003).

19 Pioneers shade-intolerant trees, with short life-spans, presents $b \sim 1.0$, conforming with the
20 geometric similarity model (SPOSITO; SANTOS, 2001). These species invest more in height
21 growth than in mechanical stability or longevity, to reach quickly better light conditions
22 (ALVAREZ-BUYLLA; MARTINEZ-RAMOS, 1992; SPOSITO; SANTOS, 2001). Their
23 recruitment depends largely on treefall gaps, and their population structure presents a large number
24 of adults and a long tail of rare juveniles (WHITMORE, 1989; WRIGHT et al., 2003). Sub-canopy,

1 canopy and emergent long-lived tree species are part of the gradient of the pioneer–climax
2 continuum of life history traits. For sub-canopy, when growing in the shaded understory, they
3 invest more in crown growth to increase light interception and decrease self-shading (KOHYAMA;
4 HOTTA, 1990). They also must invest in expanding their trunk safety factor to survive from falling
5 debris (CLARK; CLARK, 1991; STERCK; BONGERS, 1998). These investments are made at the
6 expense of investment in height growth. For canopy and sub-canopy, crown shapes are much more
7 variable along ontogeny, suggesting that they might be more flexible in the relative allocation of
8 energy to height, diameter, and crown growth than smaller-statured ones (ALVES; SANTOS,
9 2002). When these species reach the canopy, tend to invest more in diameter growth to support the
10 expansion of their crowns and to withstand from winds force (KING, 1986; STAUDHAMMER;
11 WADT; KAINER, 2013; THOMAS; MARTIN; MYCROFT, 2015). So they may present scaling
12 exponent conforming to the elastic similarity or constant stress model and increase in safety factor
13 in larger heights (ALVES; SANTOS, 2002; CLAUSSEN; MAYCOCK, 1995; KING, 1996;
14 KOHYAMA; HOTTA, 1990; STERCK; BONGERS, 1998). Concerning their population
15 structure, they may present a higher proportion of individuals in the early stages and lower in the
16 final ones (WHITMORE, 1989; WRIGHT et al., 2003).

17 However, tree species living on tropical seasonal forests (TSF) may be subject to an even
18 greater set of constraints. TSF occur in warm climates, where rainfall is not evenly distributed
19 throughout the year (CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006; GERHARDT; HYTTEBORN, 1992;
20 MURPHY; LUGO, 1986). Thence, there are one or two dry seasons lasting about six months,
21 where monthly precipitation may be lesser than 100 mm (GERHARDT; HYTTEBORN, 1992),
22 leading to a pronounced spatiotemporal variability on soil water and nutrient availability
23 (CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006).

24 In these environments, light can also be a limiting factor, as there are temporal variations
25 in light availability for the understory associated with canopy cover (BARRADAS, 1991;

1 SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012). During the dry season, most canopy trees lose their
2 leaves as a strategy to reduce evapotranspiration rates. Hence, there may be more than 33% light
3 reaching the understory than in the rainy season, when the entire canopy is leafy (HERNANDES;
4 PEDRO-JÚNIOR; LUDMILA BARDIN, 2004). Thus, there is a negative correlation between
5 water and light availability in these forests, with reduced light availability to the understory during
6 the growing season (BARRADAS, 1991; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012).

7 Some TSF physiognomies may be subject to temporary flooding during the rainy season,
8 lasting for one or more months. Waterflooding diminishes oxygen diffusion resulting in hypoxia
9 or anoxia leading to roots injury, with effects on the branches they support (VARTAPETIAN;
10 JACKSON, 1997). Gas diffusion and oxidative reduction hindrances, together with soil
11 biochemical changes can lead to tree growth arrest or even death (JACKSON; COLMER, 2005).

12 All these constraints associated with grazing and fire are identified as TSF's main
13 disturbances (BOND; WOODWARD; MIDGLEY, 2005; CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006;
14 HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004; LEHMANN et al., 2011; ROSSATTO; HOFFMANN;
15 FRANCO, 2009; STAVER; ARCHIBALD; LEVIN, 2011), defining several of its patterns and
16 processes, such as: seed production, germination, seedlings survival and establishment
17 (GERHARDT, 1996; GERHARDT; HYTTEBORN, 1992; KHURANA; SINGH, 2001;
18 LIEBERMAN; LI, 1992) with direct results on tree population structure (SILVEIRA; MARTINS;
19 ARAÚJO, 2012).

20 Few studies have evaluated the architecture and allometry of TSF species along tree
21 ontogeny. Furthermore, studies that evaluated TSF species' architectural traits, applying a
22 population static vertical model, compared it with architectural traits of TRF functionally similar
23 species (FURTADO et al., 2017; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012). However, as pointed
24 out by Chomicki *et al.* (2017), to understand whether environmental or historical selective factors

1 drives plant architecture, it is necessary to evaluate the same species architectural traits under
2 different habitats.

3 Considering the statement of Chomicki *et al.* (2017) and the occurrence of *Copaifera*
4 *pubiflora* in TRF and TSF, in the State of Roraima, Brazil, and considering its ecology as a canopy
5 non-pioneer light demanding species, we asked to what extent the architecture, in terms of
6 allometric and biomechanical traits, along its ontogeny is ecologically or genetically driven. We
7 used a population-static-vertical model to analyze population structure, architecture, allometric
8 relationships and biomechanical models along the ontogeny of *Copaifera pubiflora* Benth
9 (Fabaceae) natural populations. We hypothesize that, in TRF, the vertical light gradient must be
10 the primary driver along its ontogeny (ALVES; SANTOS, 2002). While at TSF, water shortage
11 must be the major ecological driver and we expect the species to invest more in diameter than in
12 height growth in relation to TRF. As individuals reach the canopy, we expect to observe an
13 asymptotic height to diameter curve, with proportionally greater diameter growth at the final stage,
14 resulted from water stress (FRANCI et al., 2016; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012). Thus,
15 we expect to find: (1) the same ontogenetic stages and (2) the same architectural model in both
16 forest types, indicating that they are genetically determined (CHOMICKI; COIRO; RENNER,
17 2017); (3) differences on populations' ontogenetic structure and (4) differences on biomechanical
18 models, reflecting ecological differences between TRF and TSF. Regarding allometric
19 relationships along ontogeny; we expect to find that (5) biomechanical models are not conserved
20 along ontogeny on both forests.

21

22

1 MATERIAL AND METHODS

2 *Focal species*

3 *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae) is a medium-sized tree species (RAMIREZ, 1994),
4 with moderately dense wood (0.71 g cm^{-3}) (ZANNE et al., 2009) occurring on northern South
5 America savannas, in Guyana, Venezuela, Brazil, and Colombia. On Venezuela Central Llanos
6 hyper-seasonal savannas, the species occurs in variable size arboreal clusters, formed mainly by *C.*
7 *pubiflora* trees (RAMIREZ; ARROYO, 1987). In this environment, the population presents 1.04
8 *adults ha*⁻¹ (RAMIREZ; ARROYO, 1990) and a J-inverted distribution, with high mortality rates
9 on the first stages (RAMIREZ, 1994). In Brazil, this species was recorded only in Roraima State,
10 on river Branco Savannas, where it occurs in arboreal clusters and gallery forests. However, this
11 species can also be recorded in tropical rainforests, at its southern boundary, in a transition area
12 between savanna formation and tropical forests, in Roraima State (MARTINS-DA-SILVA;
13 PEREIRA; LIMA, 2008).

14

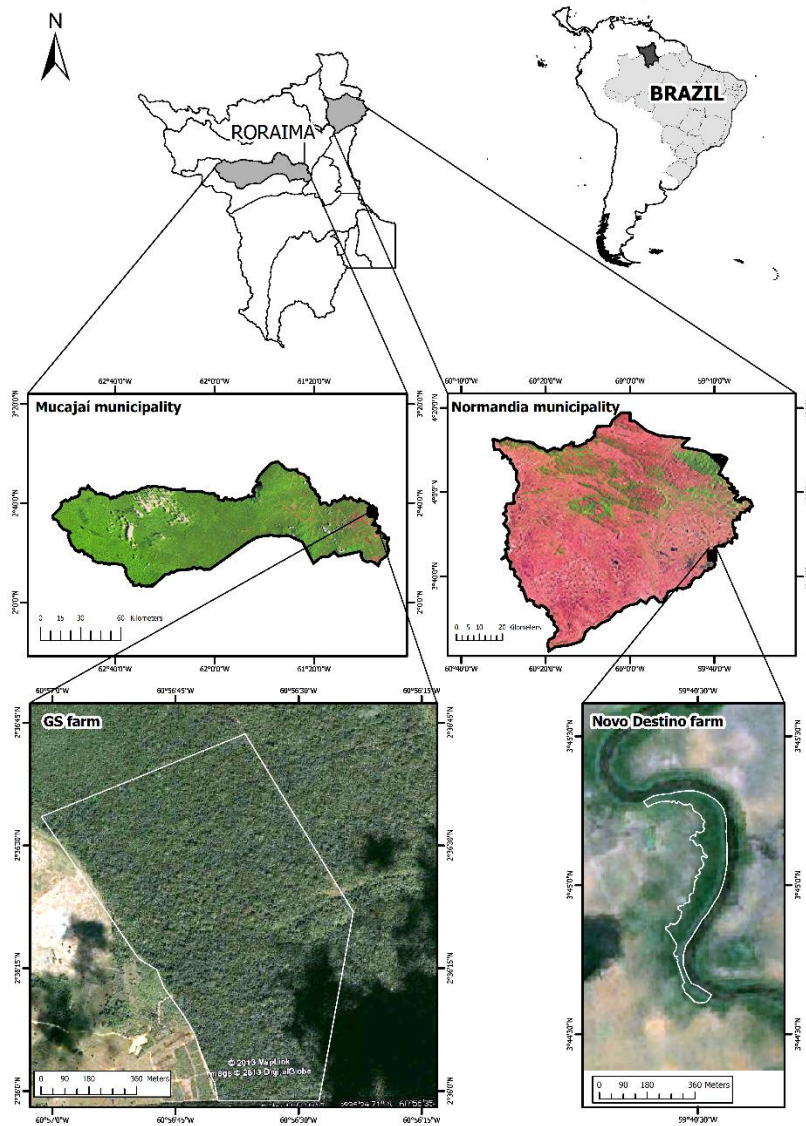
15 *Study sites*

16 This study was conducted with *Copaifera pubiflora* Benth natural populations in seasonally
17 dry forest and rainforest in Roraima, Brazil (Fig. 1). Roraima is the northern Brazilian state, with
18 $\sim 224.000 \text{ km}^2$. Its phytogeography is quite diverse, highlighting several forest types associated
19 with the Amazonian biome and the savannas of the Rupununi-Branco rivers. About 85% of the
20 state's area is occupied by the Amazon rainforest, with the occurrence of two forest types: dense
21 and open ombrophilous forests (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA,
22 2005). However, on the northern and northeastern portion of the state is the largest continuous area
23 of intra-Amazonian savannah, known as Branco river savanna (or "Campos") (BARBOSA;
24 CAMPOS, 2011). These savannas share species with the Brazilian "core" cerrado and northern

1 South America savannas and are formed by a mosaic of different forest and non-forest
2 physiognomies (MIRANDA; ABSY; REBÊLO, 2002). Among the forest physiognomies, we find
3 spots of seasonally dry forests isolated by graminoid vegetation, forming arboreal clusters
4 popularly known as "forest islands", and seasonally dry forests associated with rivers and streams
5 that extend from the river channel towards the savanna (BARBOSA; CAMPOS, 2011).

6 We selected as a study area a tropical seasonal forest (TSF), at the "Novo Destino" farm
7 (3°44' 44.4"N; 59°41'10.4"W), Normandia county. Its vegetation is formed mainly by a grassy-
8 woody savanna (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA, 2005), while
9 the seasonal forest occupies the Maú river downhill, with about 19.04 ha (Fig. 1), on Brazil-Guyana
10 frontier and it expands towards the graminoid savanna with flattened relief. This forest undergoes
11 through waterflooding for a period that can vary between a few days to more than a month, due to
12 water table elevation in the rainy season. No floristic or phytosociological studies were conducted
13 in the area, but clearly, *C. pubiflora* presents as dominant species occupying the canopy of this
14 forest, whose height varies between 20-25 m. The local climate is classified as Aw, according to
15 Köppen-Geiger classification, and corresponds to a tropical climate with dry season, with monthly
16 precipitations lower than 100 mm, occurring on months where the Sun is in the opposite
17 hemisphere and the days are shorter (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007) In this region,
18 annual precipitations vary from 1100 mm to 1400 mm, with the highest precipitation concentrated
19 in a short period of the year, between May and August (BARBOSA, 1997; PEEL; FINLAYSON;
20 MCMAHON, 2007). The soils in the region are mainly "Xanthic Hapludox" (CPRM-SERVIÇO
21 GEOLÓGICO DO BRASIL, 2002) or "LATOSSOLO AMARELO Alumínico", in the Brazilian
22 Soil Classification System (SANTOS et al., 2018). They are deep soils, with uniform clay content
23 along the profile, high aggregates cohesion - which makes them hard or very hard when dry - and
24 with high levels of aluminum along the profile (SANTOS et al., 2018).

1 On the other hand, an area of the “GS” farm (2°35’58.9”N; 60°56’35.9”W), on Mucajaí
2 county, was chosen as tropical rainforest study area (TRF), with 93.03 ha (Fig. 1). Its vegetation is
3 classified as open rainforest with palm trees (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E
4 ESTATÍSTICA, 2005), whose palms are mainly *Attalea maripa* Mart. and *Astrocaryum aculeatum*
5 G.Mey. It is a forest with a higher canopy, ranging from 40-50 m in height, and the *C. pubiflora*
6 adult trees present themselves as dominant in height, occupying the forest canopy. The climate is
7 classified as Am in the Köppen-Geiger system (tropical with monsoon rains) (BARBOSA, 1997;
8 PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007). Soils in the region are classified as "Xanthic
9 Hapludox" (CPRM-SERVIÇO GEOLÓGICO DO BRASIL, 2002) or “LATOSSOLO AMARELO
10 Alumínico”, in the Brazilian Soil Classification System (SANTOS et al., 2018).



1

2 **Fig. 1:** Study areas in Roraima state, Brazil. “Novo Destino” farm, municipality of Normandia, whose vegetation is
 3 classified as woody savanna with gallery forest according to IBGE (2005), with occurrence of tropical seasonal forest
 4 or “TSF” on Mau river downhill and GS farm, municipality of Mucajaí, whose vegetation is classified as open
 5 rainforest with palm trees or “TRF” (IBGE 2005).

6

1 *Data collection*

2 A permanent sample plot with two hectares (200 m x 100 m), divided into 200 adjacent
3 subplots of 100 m² (10 x 10 m) was installed in the study areas: tropical seasonal forest (TSF) and
4 tropical rainforest (TRF).

5 To determine if there are differences in forest structure between study areas, we quantified
6 the basal area and density of all trees and palms in each plot. We included only individuals with
7 breast height diameter (DBH) equal to or greater than 10 cm.

8 We used the canopy density as an indirect measure of light availability for the understory.
9 A convex spherical densitometer (A-model) was used to measure the percentage of canopy density
10 as a proportion of the sky unshaded by vegetation when viewed from a single point (JENNINGS;
11 BROWN; SHEIL, 1999). The percentage of canopy density (CD) in each subplot was obtained
12 from four measurements, each one made toward one of the cardinal points (N, S, E, W) in October
13 2012, before leaf shedding. A correction indicated in equipment, which consists of multiplying the
14 mean value by 1.04, was applied.

15 All *C. pubiflora* individuals present in the permanent sample plots were identified and
16 measured. Since few adults were recorded on TRF plot, we chose to identify and measure all adult
17 trees present in “GS” farm (93.03 ha).

18 To classify *C. pubiflora* individuals into stages on their ontogeny, as proposed by
19 (GATSUK et al., 1980), we analyzed the occurrence of external morphological features, such as:
20 presence or absence of cotyledons, leaves, leaf and branch fall scars; phyllotaxy; cotyledons,
21 leaves, branches and stem colors; branches morphology and orientation (whether orthotropic or
22 plagiotropic) and their order. The type of germination was characterized according to
23 (GARWOOD, 1996), and the architectural model was identified using the key proposed by
24 (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978).

1 Stem diameter at ground level (base diameter - D) was measured with a digital caliper for
2 individuals with D up to 150 mm. We used a tape to measure the circumference at ground level
3 (CG) within individuals with D greater than 150 mm. The CG values were later converted to D (in
4 centimeters). The total height (H, in meters) was measured with a tape for individuals lower than
5 2 m and with a Vertex Laser Hypsometer for those higher than that.

6 These measurements and the evaluation of the external morphological characteristics were
7 conducted on May 2010 and October 2012 on TRF and May 2010, September 2011 and October
8 2012 on TSF. These observations made it possible to classify *C. pubiflora* individuals in stages on
9 its ontogeny, but only the 2012 data will be presented here.

10

11 *Data analysis*

12 The variables were evaluated using the Shapiro-Wilk tests for normality and Bartlett and
13 Levene tests for a constant variance but did not present normal distribution and homoscedasticity
14 nor after ln-transformation. So we applied only nonparametric tests.

15 To compare canopy density and structural differences between the forests, we used the U-
16 Wilcoxon-Mann-Whitney test in R (R-DEVELOPMENT CORE TEAM., 2012) software.

17 To compare *C. pubiflora* ontogenetic structure between the two study sites, given the
18 ontogenetic stages distribution frequency, we used the Kolmogorov-Smirnov test. This test
19 identifies if two samples have the same distribution and can be applied to samples of different sizes
20 (ZAR, 1999). This analysis was conducted on Statistica 7.0 Software.

21 To analyse and compare ontogenetic stages size structure we calculated diameter (D) and
22 height (H) median values from each ontogenetic stage in both study sites, along with their
23 dispersion coefficients (DC). DC is the ratio of the absolute deviation by the data median and is
24 considered more suitable for use in non-normal distributions (BONETT; SEIER, 2006). To test

1 whether there were differences between ontogenetic stages D and H median values in the same
2 study site, we used Kruskal-Wallis non-parametric test, followed by Wilcoxon-Mann-Whitney U
3 tests with Bonferroni correction for multiple comparisons ($P < 0.05$). The Wilcoxon-Mann-Whitney
4 U test was also used to test for size differences between the same ontogenetic stage in different
5 sites ($P < 0.05$). Adult *C. pubiflora* size parameters were compared between study sites using Chi-
6 square tests for homogeneity. DC was calculated using the “lawstat” package (GASTWIRTH et
7 al., 2017), and all other analyses were performed on packages already implemented in R (R-
8 DEVELOPMENT CORE TEAM., 2012) software.

9 The allometric relations were assessed with a standardized major axis (SMA) regressions
10 with \log_{10} transformed data. Standardized major axis regressions are considered more suitable to
11 establish relationships between size variables and to determine the slope of the best fit line,
12 especially when both variables contain errors (WARTON et al., 2006). Standardized major axis
13 regressions were adjusted as: $y = ax^b$, or according to their corresponding log-transformed
14 equation: $\log y = \log a + b \log x$. In these, y is the dependent variable, x is the independent
15 variable and a (intercept of y), and b (slope coefficient) are the parameters of the model to be
16 estimated, along with their 95% confidence intervals. Height was used as the independent variable
17 since it influences the space available for plant growth and its light environment (KING, 1981,
18 1996; SPOSITO; SANTOS, 2001). Standardized major axis regressions were fit for populations
19 and each ontogenetic stage.

20 To evaluate if there were differences on SMA slope coefficients between sites and between
21 ontogenetic stages of the same study area, we used the likelihood ratio test (LR; $P < 0.05$),
22 followed by HDS Tukey's tests for multiple comparisons between groups ($P < 0.05$; Warton and
23 Weber 2002; Warton *et al.* 2012). When the regressions did not show any differences in the slope
24 coefficient value, we used the Wald test, equivalent to a covariance analysis, to assess if the lines

1 present differences in the intercepts or if they were centered on one same point along the SMA axis
2 (WARTON et al., 2006, 2012). The slope coefficients and intercepts were also evaluated from their
3 95% confidence intervals (WARTON et al., 2012).

4 The slope coefficients were compared with the proposed coefficients of geometric
5 similarity ($b = 1.0$, Norberg 1988), elastic similarity ($b = 1.5$, McMahon 1973), and constant
6 stress ($b = 2$, Dean and Long 1986) using a correlation between the adjusted values with the
7 residual values ($P < 0.05$; Warton *et al.* 2012).

8 The Safety Factor (SF) was calculated using the equation: d / d_{min} , where $d = D$; $d_{min} =$
9 $0.1 H^{3/2}$ and negative exponential regressions were fit only when the angular coefficient has
10 adjusted to the elastic similarity model since the SF is a derivation of this. The SF corresponds to
11 the theoretical minimum diameter of elastic deformation in centimeters (KING, 1981;
12 MCMAHON, 1973; SPOSITO; SANTOS, 2001). Regressions were adjusted as: $y = aX^{-b}$, or
13 according to their corresponding log-transformed equation: $\log y = \log a - b \log X$ (SPOSITO;
14 SANTOS, 2001).

15 Standardized major axis regressions were performed using the "smatr" package (WARTON
16 et al., 2012) in R software (R-DEVELOPMENT CORE TEAM., 2012), logarithmic regressions
17 were adjusted using packages implemented in R, while Spearman correlation coefficients were
18 calculated in Statistica 7.0 software.

19

20 **RESULTS**

21 *Canopy density and forest structure*

22 Canopy density was in average values 1.56% higher in TRF than in TSF. Nevertheless, both
23 canopy density values are quite high (Table 1). No difference was observed in trees density and the
24 basal area between the study sites. However, palm trees were registered only in TRF (Table 1).

1

2

TABLE 1. Study areas characterization according to canopy density, density, and basal area.

Factor	Study sites	
	TSF	TRF
Canopy density (%) ***	98.23 ± 1.66	99.79 ± 0.52
Density - trees (ind ha ⁻¹) NS	393.50 ± 220.11	425.00 ± 213.55
Density - palms (ind ha ⁻¹) ***	0 ± 0	111.50 ± 113.50
Basal area (m ² ha ⁻¹) NS	17.06 ± 19.72	16.37 ± 16.28

3

Note: Significant differences according to the Wilcoxon-Mann-Whitney U test. $P \leq 0.001$ (***); NS = not significant. The mean values followed by the standard deviations are presented. TRF = tropical rainforest; TSF = tropical seasonal forest.

4

5

6

7

Ontogenetic stages and architectural model

8

Five ontogenetic stages were characterized on *C. pubiflora*'s populations:

9

Seedling (Fig. 2a): Newly germinated individual. Cotyledons are present. Phanerocotylar-

10

epigeal germination with reserve cotyledons, "PER" according to Garwood (1996). Leaves may be

11

present or not. When present, there may be up to two eophiles, arranged alternately. Eophiles have

12

2 to 3 pairs of opposing leaflets, paripinnate, that begin their development showing rosacea

13

coloration that soon turns into greenish. Flexible, orthotropic and non-branched stem, with pinkish

14

hypocotyl and greenish epicotyl. This stage lasts for only a few months, during the rainy season,

15

and ends with cotyledons atrophy and fall.

16

Infant (Fig. 2b): Missing cotyledons. Leaves with 2 to 3 pairs of opposing, paripinnate

17

leaflets. Each pair of leaves has alternate phyllotaxis, showing slight twisting between pairs. Scars

18

mark leaves loss. The segment corresponding to the hypocotyl has brownish coloration, presenting

19

orthotropic and non-branching stems.

1 Juvenile (Fig. 2c): Brown stem, indicating progressive lignification. First-order plagiotropic
2 branches, with leaves in horizontal (dorsiventral) position and alternate phyllotaxy. Leaves with 2
3 to 3 pairs of paripinnate leaflets, with opposite to subopposite phyllotaxis.

4 Immature: Second- and third-order branches appear. Secondary growth contributes to a
5 growing distinction between trunk and branches, but there is no defined canopy.

6 Adult (Fig. 2d, e): Clearly defined orthotropic trunk, broader than plagiotropic branches.
7 Canopy set. Branches of fourth-order or higher arise. During this study, it was not possible to track
8 features used to distinguish adults in non-reproductive, reproductive or senile ones.

9 The species' architectural model was identified as Troll for both study sites (HALLÉ;
10 OLDEMAN; TOMLINSON, 1978), since trees have branches that are not equivalent and are
11 modified by secondary changes, beginning their development as plagiotropic and having its
12 proximal portion, which later becomes erect, contributing as part of the trunk.

13

14

15

16

1



2

12 **Fig. 2:** *Copaifera pubiflora* Benth. individuals in different ontogenetic stages; (a) seedling pointing the cotyledons; (b)
 13 infant; (c) juvenile pointing a first order plagiotropic branch; (d, e) adult; (a, b, c, d) tropical rainforest, Mucajaí, RR;
 14 (e) tropical seasonal forest, Normandia, RR. Fotos: Patricia da Costa.

15

16

1 ***Population structure***

2 *C. pubiflora* populations showed differences in their ontogenetic structures ($D_{max} =$
3 -0.23 to 0.16 , $P < 0.001$, Table 2), both in total density, ranging from 215 ind ha^{-1} in TSF to 344
4 ind ha^{-1} in TRF, as well as in the proportion of individuals at each ontogenetic stage (Table 2).
5 Although we have recognized the existence of seedlings as one of the stages in *C. pubiflora*
6 ontogeny, no seedlings were recorded in 2012 (Table 2), probably because the stage remains for
7 only a few months during the rainy season and this inventory was done during the dry season, on
8 October 2012.

9 Both populations had J-inverted distribution, but in TRF the infant stage accounts for more
10 than 80% of the population, while in TSF it represents only 44.65% of the population (Table 2).

11

12 ***Size variation***

13 An increase in size over *C. pubiflora* ontogeny was observed in both study sites, with
14 differences in D (*Kruskal – Wallis*: TRF = 330.6766 ; $gl = 3$; $P < 0.001$; TSF =
15 343.0047 ; $gl = 3$; $P < 0.001$) and H median values (*Kruskal – Wallis*: TRF =
16 314.2821 ; $gl = 3$; $P < 0.001$; TSF = 330.3724 ; $gl = 3$; $P < 0.001$) between
17 ontogenetic stages (Table 2). Even with those differences, there is great size variation in each
18 ontogenetic stage in both study sites, expressed by the dispersion coefficients values (Table 2). A
19 gap was observed between immature and adult size on tropical rainforest (Table 2; Fig.3).

20

1

TABLE 2. Ontogenetic structure and biometry of two populations of *Copaifera pubiflora* Benth. in Roraima, Brazil.

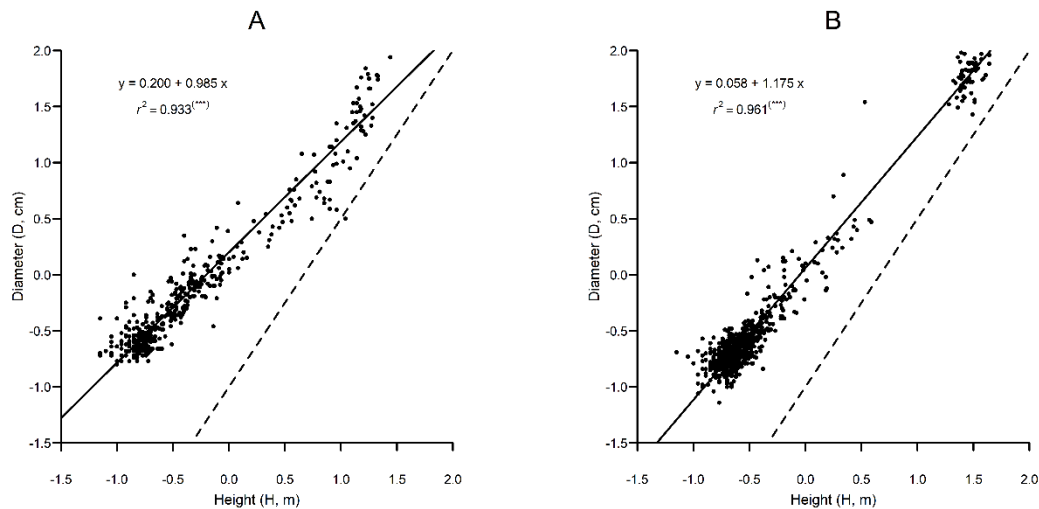
Area	Ontogenetic stage	N (%)	Base Diameter (cm)				Total Height (m)			
			M	Min.	Max.	DC(%)	M	Min.	Max.	DC(%)
TSF	Infant	192 (44.65)	0.26Aa	0.16	1.00	26.62	0.16Ab	0.07	0.45	27.15
	Juvenile	119 (27.67)	0.64Ba	0.22	2.26	34.53	0.36Ba	0.10	1.29	40.50
	Immature	81 (18.84)	2.04Ca	0.56	11.92	95.39	1.34Ca	0.34	12.00	161.92
	Adult	38 (8.84)	28.50Db	10.95	87.73	51.36	14.90Db	8.00	27.80	20.77
TRF	Infant	576 (83.72)	0.20Ab	0.07	1.34	27.12	0.23Aa	0.07	0.84	25.05
	Juvenile	78 (11.34)	0.41Bb	0.11	3.08	66.92	0.40Ba	0.12	3.71	62.79
	Immature	32 (4.65)	1.33Cb	0.33	3.48	51.40	1.46Ca	0.29	3.88	48.84
	Adult	2 (0.29)	49.94	37.94	61.94	24.03	23.55	22.60	24.50	4.03
	Adult*	58	60.02Da	26.99	127.01	25.57	28.70Da	18.90	43.60	14.96

2 **Note:** Adult* - represents the adults present in the entire study area (93.03 ha); TRF = tropical rainforest; TSF = tropical seasonal forest; N = individuals number;
 3 (%) = percentage of individuals; M = median; Min. = minimum; Max. = maximum; DC (%) = dispersion coefficient expressed as a percentage. Medians followed
 4 by the same capital letter do not differ between ontogenetic stages of the same study area. Medians followed by the same lowercase letter do not differ significantly
 5 between the same ontogenetic stage for different study areas. (Wilcoxon, $P < 0.05$).

1 When comparing the same stage size between study sites, it can be noted that infant,
 2 juvenile and immature of the TSF population presented higher D than those of the same stage in
 3 TRF (Fig. 3; Table 2). The differences observed were respectively: 0.06 cm for infant ($W =$
 4 $27,929.5$; $P < 0.001$); 0.23 cm for juvenile ($W = 2,875.5$; $P < 0.001$); and 0.71 cm for
 5 immature ($W = 794.5$; $P < 0.001$). On the other hand, adults presented higher D in TRF with a
 6 difference of 31.52 cm in comparison with those of TSF ($W = 1,901.5$; $P < 0.001$) (Fig. 3; Table
 7 2).

8 Regarding height, infants on TRF were 0.06 m higher than those on TSF ($W =$
 9 87.533 ; $P < 0.001$). No difference in height was observed for juvenile ($W = 5.270$; $P =$
 10 0.108) and immature ($W = 1.098$; $P = 0.209$), while adults are higher on TRF than on TSF, with
 11 13.8 m of difference in height ($W = 2.170$; $P < 0.001$) (Fig. 3; Table 2).

12



13

14 **Fig. 3** Regressions of \log_{10} base diameter (D, cm) as a function of \log_{10} height (H, m) of individuals of *Copaiifera*
 15 *pubiflora* Benth. in a tropical seasonal forest and tropical rainforest. A - population in tropical seasonal forest,
 16 Normandia/RR, Brazil, $N = 430$; B – population in tropical rainforest, Mucajai/RR, Brazil, $N = 744$. The regressions
 17 coefficients were estimated through SMA regressions. Dashed lines indicate the minimum diameter to prevent
 18 buckling, calculated as Sposito and Santos (2001).

19

1 *Allometric relationships and biomechanical models*

2 The slopes of SMA regression for log-log diameter-height for TSF *C. pubiflora* population
3 showed significant differences between ontogenetic stages ($LR = 46.31$; $gl = 3$; $P < 0.001$). The
4 infant and juvenile slopes did not present significant differences ($P = 0.769$) and could be
5 classified in the geometric similarity model (Table 3; Fig. 4). The intercepts of these regressions
6 did not present statistical differences ($Wald = 3.358$; $gl = 1$; $P = 0.067$), and changes were
7 detected along the regression axis ($Wald = 303.2$; $gl = 1$; $P < 0.001$). This indicates that there
8 is an isometric investment in these phases and a larger size in the juvenile stage. The immature
9 stage slope was 0.754 (95% $CI = 0.684$ to 0.832), differing significantly from the other stages
10 (infant ($P = 0.011$), juvenile ($P = 0.029$) and adult ($P < 0.001$); Table 3). This coefficient is
11 lower than the geometric similarity model, according to their 95% confidence intervals (Table 3;
12 Fig. 4). Finally, adult slope, $b = 1.976$ (95% $CI = 1.576$ to 2.478), differs from the other
13 ontogenetic stages ($P < 0.001$), with confidence interval values that allow its classification on the
14 stress-constant model (Table 3; Fig. 4). These results indicate that this population presented a
15 proportional increase between height and diameter in the initial stages, with a higher investment in
16 height growth in the immature stage, which was replaced by a large investment in diameter growth
17 in the adult stage.

18 All TSF ontogenetic stages SMA regressions were considered significant ($P < 0.05$), but
19 only the immature stage presented a determination coefficient with a good percentage of
20 explanation ($R^2 = 0.809$; Table 3). The SMA adjusted regression with the TSF complete
21 population data presented a high determination coefficient ($R^2 = 0.933$), is larger than that
22 obtained in the regressions for each ontogenetic stage (Table 3).

23

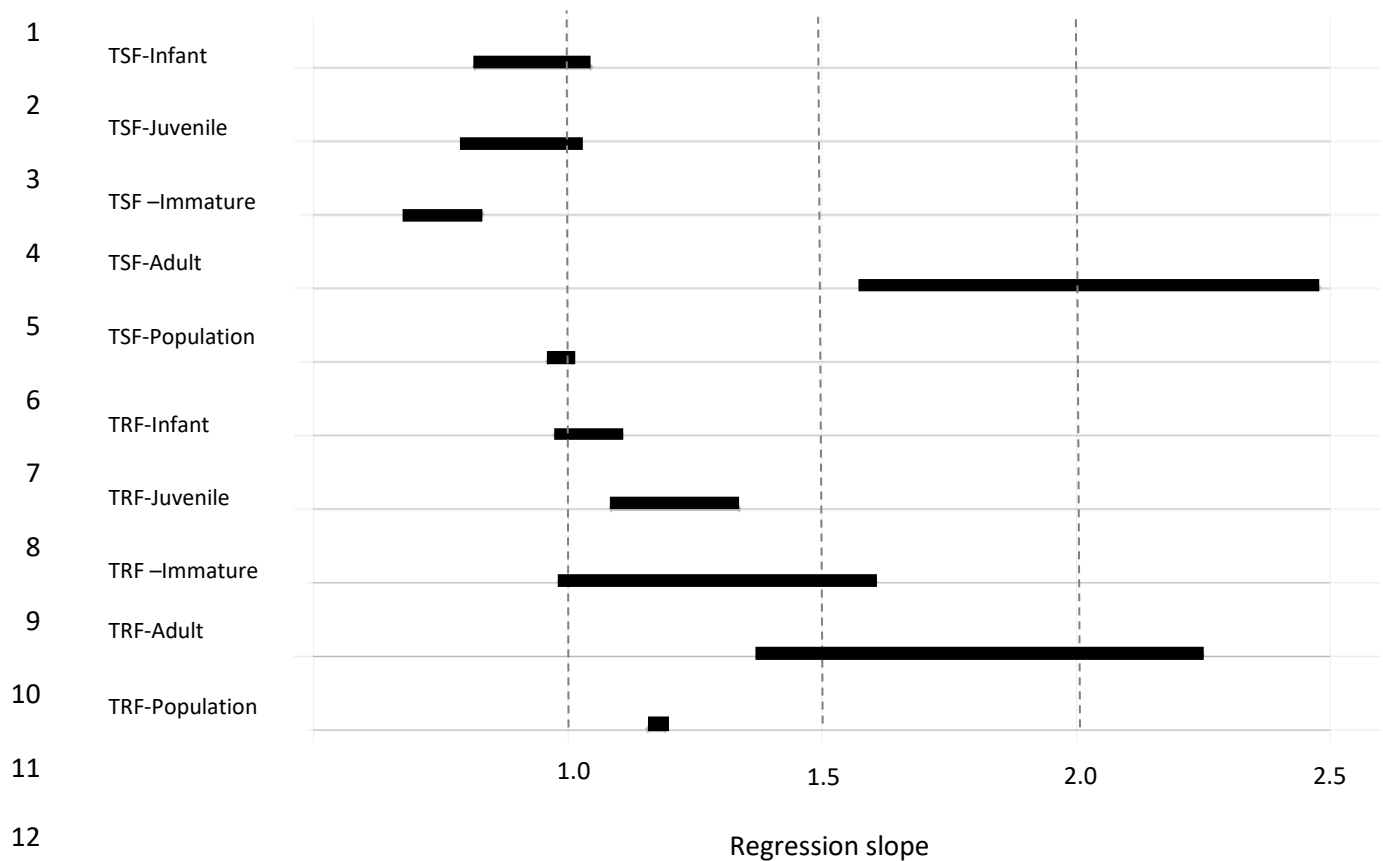


Fig. 4 Standardized major axis (SMA) regressions slopes, and respective confidence intervals, of with \log_{10} transformed diameter on \log_{10} transformed height of *Copaifera pubiflora* Benth. population in tropical seasonal and tropical rainforest and its ontogenetic stages.

The slopes of SMA regression for log-log diameter-height for TRF *C. pubiflora* population also varied along ontogeny ($LR = 20.7$; $gl = 3$; $P < 0.001$). Infants and juvenile slopes differed significantly ($P = 0.017$), as did infants and adults ($P < 0.001$) and juveniles and adults ($P = 0.006$), whereas the immature stage slope showed no difference when compared to all others ($P < 0.05$) (Table 3; Fig 4). So, we chose not to test for differences in intercept values. Infants presented a slope conforming with the geometric similarity model. The juvenile had values higher than 1 and lower than 1.5. While immature could be classified both on the geometric similarity and on the elastic similarity model, according to the confidence intervals. In turn, the adult slope confidence intervals bracket the elastic similarity model and the constant stress model (Table 3; Fig. 4).

1 Diameter-height SMA regression for infant, juvenile and immature stages on TRF were
2 considered significant ($P < 0.001$) and presented determination coefficients ranging from 0.408
3 to 0.792, that is, these regressions presented a moderate percentage of explanation of diameter
4 variance as a function of height (Table 3). Although adult stage regression was considered
5 statistically significant ($P = 0.003$), it presented a very low determination coefficient ($R^2 = 0.141$;
6 Table 3). TRF entire population regression showed a robust correlation, according to its
7 determination coefficient ($R^2 = 0.961$; Table 3).

8 These results indicate that this population presented a proportional increase between height
9 and diameter at the infant stage, and a tendency to have a proportionately larger investment on
10 diameter than in height on all other stages, but as shown by the lower determinant coefficient, with
11 high variability in shape between the same stage individuals.

12 The slopes of TSF and TRF diameter-height SMA regressions presented significant
13 differences ($LR = 134.8$; $gl = 1$; $P < 0.001$), with b going around 1 in TSF ($b =$
14 0.985 [$95\% CI = 0.961 - 1.010$]) and being greater than 1 but lower than 1.5 in TRF ($b =$
15 1.175 [$95\% CI = 1.158 - 1.192$]) (Table 3). Indeed, the TSF regression slope coefficient was
16 considered equivalent to the geometric similarity model ($r = -0.057$; $gl = 428$; $P = 0.239$),
17 being different from the other two models tested, namely: similarity elastic ($r = -0.858$; $gl =$
18 428 ; $P < 0.001$) and constant stress ($r = -0.948$; $gl = 428$; $P < 0.001$). Whereas, TRF
19 regression slope coefficient was different from all biomechanical model coefficients: geometric
20 similarity ($r = 0.635$; $gl = 742$; $P < 0.001$), elastic similarity ($r = -0.781$; $gl = 742$; $P <$
21 0.001) and constant stress ($r = -0.943$; $gl = 742$; $P < 0.001$).

22

1 **TABLE 3.** Regressions between base diameter (D; cm) as a function of total height (H; m) for ontogenetic stages and the entire population of *Copaifera pubiflora*
 2 Benth. in a rainforest and seasonal forest

Study area	Ontogenetic stage	N	R ²	b	IC 95% b		a	IC 95% a	
					Lower	Upper		Lower	Upper
Log D (cm) - log H (m)									
TSF	Infant	192	0.254***	0.925a	0.818	1.046	0.153	0.062	0.244
	Juvenile	119	0.516***	0.901a	0.793	1.023	0.178	0.122	0.234
	Immature	81	0.809***	0.754b	0.684	0.832	0.183	0.144	0.221
	Adult	38	0.544**	1.976c	1.576	2.478	-0.840	-1.367	-0.314
	Population	430	0.933***	0.985B	0.961	1.010	0.200	0.183	0.218
TRF	Infant	576	0.408***	1.039a	0.976	1.107	-0.030	-0.073	0.012
	Juvenile	78	0.792***	1.205b	1.086	1.338	0.085	0.030	0.140
	Immature	32	0.561***	1.258abc	0.985	1.606	0.045	-0.055	0.145
	Adult	58	0.141**	1.758c	1.375	2.248	-0.788	-1.425	-0.151
	Population	744	0.961***	1.175A	1.158	1.192	0.058	0.046	0.070

3 **Note:** TRF = tropical rainforest; TSF = tropical seasonal forest; N = sample size; R² = determination coefficient; b = angular coefficient; a = intercept; IC =
 4 confidence interval. Angular coefficient values followed by the same lowercase letter do not differ significantly between ontogenetic stages of the same study area
 5 (Teste t, P < 0,05). Angular coefficient values followed by the same capital letter do not differ significantly between populations (Tukey HDS, P < 0,05). NS =
 6 not significant, ** P ≤ 0.01, *** P ≤ 0.001.

1 When comparing the TRF and TSF same-stage intercepts using the confidence intervals,
2 we noticed that there are differences in intercept values only for the infant stage, which presents a
3 lower value in TRF (Table 3). So, infants in TRF have a lower diameter than infants in TSF with
4 the same height, which had already been detected in the morphometric evaluations. The TRF and
5 TSF intercepts' regressions with the data of the entire population also differed and, once again, the
6 TRF presented a lower value than the TSF (Table 3).

7 Since neither the dimensions from the two populations nor the dimensions from the
8 ontogenetic stages conformed to the elastic similarity model, we chose not to adjust the safety
9 factors.

10

11 **DISCUSSION**

12 *Ontogeny and architectural model*

13 Regarding our first expectation, *C. pubiflora*'s population presented the same ontogenetic
14 trajectory, exhibiting five stages in their ontogenetic structure: seedling, infant, juvenile, immature,
15 adult.

16 We observed an increase in size along the species ontogeny and occurrence of variation
17 with overlap between stages for the studied morphometric variables. Size has been considered as
18 one of the best indicators of plant fitness, and there is some controversy as to whether it should be
19 used for ontogenetic stages definition. Some authors argue that size may aid on stages identification
20 (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008; PORTELA; SANTOS, 2011; ROSSETO et al., 2013),
21 while others argue that it should not be used, since there is a size overlap between stages
22 (SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012; SOUZA; MARTINS; MATOS, 2000). In *C. pubiflora*
23 ontogeny, individuals of different ontogenetic stages may present similar sizes, so we consider that

1 the size criterion should not be used as a differential for the characterization of *C. pubiflora*'s
2 ontogenetic stages.

3 *C. pubiflora* germination was classified as phanerocotylar-epigeal with reserve cotyledons
4 and refers to the fact that the species possessed succulent cotyledons, presumably from storage,
5 that emerge from the seed coat and remain exposed above the soil. It is the germination type
6 predominantly found on the Leguminosae family (GARWOOD, 1996), and has been described for
7 other species of the genus (MARTINS-DA-SILVA, 2006; OLIVEIRA, 1999).

8 The first stage identified in *C. pubiflora*'s ontogeny, called "seedling", ends with cotyledons
9 decay, as proposed by Gatsuk *et al.* (1980). Other authors have adopted criteria related to size,
10 age (RAMIREZ; ARROYO, 1990; WADT; KAINER; GOMES-SILVA, 2005) or ramifications
11 emergence (OLDEMAN, 1990) to define this stage. The cotyledons' presence denotes that
12 individuals are still developing their photosynthetic apparatus and using cotyledon reserves as the
13 primary source of nutrients and carbon for their development (GARWOOD, 1996). However, the
14 transition from reserves usage to the use of resources acquired from photosynthesis occurs
15 gradually, and it is tough to specify when there is trophic independence (GARWOOD, 1996). It is
16 important to note that we observed a high mortality rate in individuals with cotyledons (Costa,
17 unpublished data), which indicates that these individuals have their dynamics concerning the rest
18 of the population. So, we adopted cotyledons decay as a pointer of the seedling stage ending.

19 Gatsuk *et al.* (1980) state that the following stages would be: "juvenile", formed by
20 individuals with monopodial, unbranched stem, and "immature" where individuals with branching
21 but no definite crown were grouped. We chose to insert "infant" as an intermediate stage between
22 seedling and juvenile, as well as Carvalho *et al.* (1999); Miranda-Melo *et al.* (2007); Silveira *et al.*
23 (2012). At this stage, individuals without cotyledons and branching were grouped, while juveniles
24 were considered as having only first-order branches. We observed that no first-order branches are
25 emerging soon after the loss of cotyledons and individuals remain for an extended period without

1 these characters. Besides, we observed differences in size and number of leaves and leaflets
2 between these stages, with higher values for juveniles than for infants. Growth and increase in the
3 number of leaves and leaflets are expected over ontogeny, especially in the early stages (Bond,
4 2000).

5 We could not separate the stages: pre- (virgin), new-, mature-, senile- and post-
6 reproductive, sense Gatsuk *et al.* (1980) and we present only those individuals who have a typical
7 tree shape as "adult", as Bernacci *et al.* (2008) for the ontogeny of the palm *Syagrus romanzoffiana*
8 and Rosseto *et al.* (2013) for the shrub *Psychotria tenuinervis*. *C. pubiflora* presents asynchronous
9 phenodynamics, with flowering and massive fruiting observed at 4 to 6 years intervals (RAMIREZ;
10 ARROYO, 1990), so the correct identification of these stages would require an extended follow-
11 up of its phenodynamics. However, we know that this generates a bias on results, as reproductive
12 events have great importance for population structure.

13 We should note that there was a great size discontinuity between immature and adult trees
14 on tropical rainforest, which may have been the result of recruitment failure in the past, or even the
15 result of selective logging. We do not have the elements to accept or refute any of the two
16 hypotheses. However, many adult trees exhibit injuries caused by the ax, as shown by Costa *et al.*
17 (2007). Probably the injuries were done as an oleoresin harvest practice and, as reported by local
18 people, date back more than 45 years (Oswaldo Antônio Santana, personal communication). These
19 damages may have affected the tree's reproductive capacity, leading to failures in recruitment.
20 Also, this forest is widely accessed by extractivist and hunters, who cut immature trees for building
21 artifacts used for hunting or collecting fruits/seeds/resins (personal observation).

22 The same architectural model, Troll, was observed for the two populations, confirming our
23 expectation that it may be genetically determined. The Troll model is associated with many tropical
24 species (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978), especially for late shade-tolerant ones
25 (KAMMESHEIDT, 2000) and is considered Leguminosae main architectural model (HALLÉ;

1 OLDEMAN; TOMLINSON, 1978). It has been recorded in Amazon old successional and mature
2 forests (FORESTA, 1983; VESTER; CLEEF, 1998), while Torquebiau (1981) points out that it is
3 very flexible, being observed in different forest types in Mexico. The trunk structure is based on
4 plagiotropic axes continuous superposition, together with branches basal part reorientation, which
5 becomes erect (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978). The axis can vary the length of its
6 orthotropic part, the place of initiation of the reiteration axis and the extension of the plagiotropic
7 part (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978; VESTER; CLEEF, 1998). These characteristics
8 ensure great architectural plasticity, allowing trees to rearrange their branches and canopy under
9 changing light conditions (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978; KAMMESHEIDT, 2000;
10 VESTER; CLEEF, 1998). Phenotypic plasticity is considered an essential mechanism by which
11 individuals can cope with environmental variations (SOUZA et al., 2018). In fact, another species
12 of the genus, *Copaifera langsdorffii* Desf., also presents architectural plasticity (COSTA et al.,
13 2012) coupled with great intra-species variation in wood (LONGUI et al., 2014; MARCATI et al.,
14 2016; MELO-JÚNIOR; CECCANTINI; BONA, 2011); and foliar traits (LONGUI et al., 2014;
15 SOUZA et al., 2018), which gives them the ability to explore habitats with a different set of
16 constraints (COSTA et al., 2012; LONGUI et al., 2014; SOUZA et al., 2018).

17

18 ***Population structure***

19 Both populations presented a higher number of individuals in early ontogenetic stages,
20 suggesting that light is an essential factor for structuring its demographic patterns (WHITMORE,
21 1989; WRIGHT et al., 2003), even in TSF. We must remember that high values of canopy density
22 were registered on both study sites.

23 However, our observations demonstrated that *C. pubiflora* seed and the seedling bank have
24 a transient nature since it has remained on the ground for less than a year (THOMPSON, 1993),

1 with an infant bank establishment. While seed and seedling bank are recognized TRF species main
2 regeneration strategy, infant bank formation has been described in seasonal forests, where species
3 should cope with erratic rainfall and water shortage periods. Infant banks occurrence has been
4 reported associated with: (i) massive recruitment supra-annual events, either from seed bank in
5 environments where there are interannual droughts, or due to flowering and fruiting supra-annual
6 events occurrence; (ii) mortality from early stages; (iii) seedling stage rapid overcoming; and (iv)
7 vegetative propagation (HOFFMANN, 1996; HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004;
8 MIRANDA-MELO; MARTINS; SANTOS, 2007; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012).
9 Flowering and fruiting supra-annual events occurrence were reported for *C. pubiflora* (ANDRADE
10 JÚNIOR; FERRAZ, 2000; RAMIREZ; ARROYO, 1990). Although not quantified we observed
11 that most of *C. pubiflora* seeds remain on soil only between seed dispersal (January to March) and
12 the rainy season (April to September) when massive germination is observed. *C. pubiflora* seeds
13 present an average germination percentage near 100% after 40 days under experimental conditions
14 (MARQUES et al., 2018). There is no information on *C. pubiflora* seed storage behavior, however,
15 *C. langsdorffii* seeds are considered partially orthodox, showing loss of desiccation tolerance
16 earlier, becoming sensitive already in stage 2 of imbibition (PEREIRA et al., 2014). Regarding
17 mortality from the early stages, we do not have data on population dynamics, but we found that the
18 seedlings stage is quickly surpassed since individuals with cotyledons were not recorded after the
19 rainy season.

20 Notwithstanding, we found differences in populations' ontogenetic structure between the
21 study areas, both on total density and on the ontogenetic stages proportion, which ultimately reflect
22 ecological differences between these forest types. We recorded higher densities in TRF than in
23 TSF, but with higher adult densities in TSF, than in TRF and higher infant densities in TRF, than
24 in TSF. This variation suggests that there may have been a demographic bottleneck in the recent
25 past, in the passage of infant for the subsequent stage in TRF and up to, until the establishment of

1 an adult tree. Several hypotheses can be raised. The first one is related to differences in the
2 understory light regimen within these forests. Although there is no significant difference between
3 the canopy opening in the two forests, the total density is much higher in TRF, suggesting greater
4 light competition in these forest understories. The second one is related to palm debris. The
5 senescence and fall of palm debris together with ungulates foraging activity underneath palms may
6 be a major source of disturbance in forest understories, affecting mortality and recruitment of
7 seedlings of forest tree species (BECK, 2007; PETERS et al., 2004; SCARIOT, 2000). Palms were
8 registered only on TRF, and although not quantified we observed that the mortality of several
9 seedlings and infant were associated with palm debris. Finally, it could be assumed that the higher
10 number of infants on TRF would be the result of higher seed production on these forests, as this
11 population must cope with lower environmental restrictions or still have better soil conditions so
12 that trees can invest more heavily in reproduction.

13 It should be noted that, on forest islands on Venezuela Upper Central Llanos savanna, about
14 one adult *C. pubiflora* per hectare was recorded (RAMIREZ; ARROYO, 1990), a density similar
15 to that observed in TRF. In the same area, between 4,000 and 16,000 individuals per hectare with
16 less than one year, that probably corresponds to the infant stage, were recorded (RAMIREZ, 1994),
17 a density considerably higher than that registered on both sites in this study. Probably, Ramirez
18 (1994) evaluated the structure of this population in a year of mast seed production. Thus, we believe
19 that there may be differences in the range and intensity of reproductive events among forests, so
20 that in areas with lower adult densities there may be a greater investment in mast seed production
21 events, probably with longer gaps between reproductive events, leading to formation of a denser
22 seedling and infants bank, since the chances of survival are lower. While in areas with higher adult
23 density, factors such as the availability of pollinators are favored, and there would be more constant
24 flowering and fruiting over time, without formation of masting events, leading to the greater
25 intergenerational overlap and the greater gradient between ontogenetic classes.

1 On the other hand, we could suppose that *C. pubiflora* has species-specific life-history traits
2 that favor the species recruitment on TSF together with disturbance regime that seems to allow it
3 to out-compete all other species in a given environmental setting (PEH; LEWIS; LLOYD, 2011).
4 *C. pubiflora* seeds have a higher percentage of germination in sandy soils, with a lower proportion
5 of organic matter (MARQUES et al., 2018), which would favor a higher germination rate in TSF
6 than in TRF. Finally, we believe that the species may possess traits to survive in waterlogging,
7 which together may favor their recruitment in these environments. For *C. langsdorffii*, Rosa et al.
8 (2018) demonstrated that seedlings may tolerate flooding for up to 42 days, recovering the
9 efficiency of the photosynthetic apparatus and the antioxidant activity after, while Carvalho et al.
10 (2018) demonstrated that waterflooding caused by hydroelectric dam construction in Minas Gerais,
11 Brazil, favored this species recruitment. However, we would need to test these hypotheses for *C.*
12 *pubiflora* and track vital rates over time to assess who are the environmental filters that determine
13 the differences in the structure of these populations.

14

15 ***Size, allometric relationships, and biomechanical design models***

16 We observed that the two populations (all ontogenetic stages combined) presented
17 differences on biomechanical models. Contrary to our expectations, the TSF population conformed
18 to the geometric similarity model, showing isometric investment on height and diameter growth.
19 This allometric pattern has been associated with saplings of canopy and understory trees (KING,
20 1996; KOHYAMA; HOTTA, 1990) and pioneer species (ALVAREZ-BUYLLA; MARTINEZ-
21 RAMOS, 1992; SPOSITO; SANTOS, 2001) in tropical rainforest, but tree species with different
22 architectural models occurring in different typologies of seasonal forests also presented
23 biomechanical models conforming with the geometric similarity (FRANCI et al., 2016;
24 FURTADO et al., 2017). The tropical rainforest population did not fit any proposed biomechanical

1 model, presenting a slope value higher than the geometric similarity model, but lower than the
2 elastic similarity model, a pattern often observed in canopy shade-tolerant species.

3 Despite differences in size between study sites, *Copaifera pubiflora* starts its life cycle
4 growing closely isometric, as it has been described for species of several ecological groups in
5 tropical rainforests, such as canopy, understory (KING, 1996; KOHYAMA; HOTTA, 1990) and
6 pioneer tree species (ALVAREZ-BUYLLA; MARTINEZ-RAMOS, 1992; SPOSITO; SANTOS,
7 2001). While for species growing in the seasonal forest, allometric coefficients for infants
8 ontogenetic stage do not agree with any biomechanical model but are slightly higher than the
9 geometric similarity (FURTADO et al., 2017; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012).
10 *Copaifera pubiflora* seeds dispersal occurs before the rainy season (ANDRADE JÚNIOR;
11 FERRAZ, 2000) and, although we have not followed this, the absence of seedlings in October, two
12 months after the end of the rains, and the high percentage of germination in the first 40 days in
13 laboratory conditions suggest that its seedlings recruit in the rainy season (MARQUES et al., 2018).
14 Whereas infants may recruit in the rainy season or the subsequent months, when there is still
15 recharge water in the uppermost soil layers (ARAÚJO et al., 2001). These months are characterized
16 by the greater canopy density on both forests, therefore having less light availability on understory
17 first centimeters, favoring height growth to reach environments with greater light quantity and
18 better light quality.

19 The canopy cover values recorded in this study, during the dry season but before leaf fall,
20 are similar to those described in dense forests in the Amazon (LARISSA LOPES MELLINGER,
21 2006) and higher than those recorded in seasonal forests (BIANCHINI; PIMENTA; SANTOS,
22 2001). We found differences in light availability between study areas, with higher canopy density
23 in TRF and consequently greater light aperture and incidence in the TSF understory. The basal area
24 can also be used to provide an estimate of canopy cover, as there is a nearly linear relationship
25 between the area occupied by the crown and trunk basal area (JENNINGS; BROWN; SHEIL,

1 1999). The studied forests presented similar tree basal area, in both cases with high deviations,
2 suggesting high spatial variability. However, we expect that leaf shedding on TSF may lead to the
3 occurrence of gaps of deciduousness (GANDOLFI; JOLY; LEITÃO-FILHO, 2009), contributing
4 to a higher temporal and spatial variability in light distribution in this forest understory.

5 This difference may contribute to the different trends observed in *C. pubiflora* intermediate
6 ontogenetic stages. While the TSFs immatures present a significant investment in height growth,
7 with a slope lower than that of the geometric similarity model, TRFs juveniles are more likely to
8 invest in diameter growth. Thus, we believe that TSF immatures invest in rapid height growth in
9 response to light availability in the understory (CANHAM, 1988; VALLADARES; SALDANA;
10 GIANOLO, 2012). However, this may not be the only factor, as height growth may favor the escape
11 of fire and waterflooding events (GIGNOUX; CLOBERT; MENAUT, 1997; WAKELING;
12 STAVER; BOND, 2011). In TRF, as the increase in light availability for understory depends on
13 uncertain gap formation, juvenile, and immature invest more in diameter growth, a strategy that
14 has been interpreted as a way of increasing long-term survival in the understory (VALLADARES;
15 SALDANA; GIANOLO, 2012)

16 Adult *C. pubiflora* trees presented slopes coefficients for diameter-height regression greater
17 than one on both forest types. Thus, there is a higher investment in diameter growth at this
18 ontogenetic stage in both areas. Even with these values, we observed a slightly asymptotic growth
19 only in TSF. Two complementary hypotheses may explain these results. The first one states that
20 once reaching the upper canopy, trees would no longer invest in height growth, as they don't need
21 to compete for better lighting conditions, and would direct their resources for canopy expansion
22 and trunk diameter growth, so to guarantee their mechanical stability against mechanical
23 disturbances (ALVES; SANTOS, 2002; ANTIN et al., 2013; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO,
24 2012). The second hypothesis states that the risk of hydraulic failures in arid or seasonal
25 environments would limit height growth so that plants would tend to invest in diameter growth and

1 on the continuous replacement of dysfunctional vessels (BULLOCK, 2000; NIKLAS, 1994;
2 NIKLAS; SPATZ, 2004).

3 We found morphometric and biomechanical variations along the ontogeny of both
4 populations, demonstrating the existence of different growth strategies. Although these changes
5 are not predicted in biomechanical models (NIKLAS, 1994), they have been recorded in different
6 species (ALVES; SANTOS, 2002; KING, 1996; OSUNKOYA et al., 2007; ROSSETO et al., 2013;
7 SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012; STERCK; BONGERS, 1998). Additionally, there is a
8 great size and allometry variation within each ontogenetic stage, represented respectively by the
9 high values of the dispersion coefficient (DC) and the low values of the determination coefficients
10 (R^2) in both study areas. This corroborates with the perception that adjustments in height-to-
11 diameter relationships over ontogeny in response to different constraints that may give adaptive
12 advantages not only in relation to mechanical stability, but also as a way of maximizing or
13 maintaining fitness in temporal and spatial heterogeneous environments (ALVES; SANTOS, 2002;
14 CHOMICKI; COIRO; RENNER, 2017; SILVEIRA; MARTINS; ARAÚJO, 2012; SPOSITO;
15 SANTOS, 2001; STERCK; BONGERS, 1998).

16 In the present paper, we analyzed population structure, architecture, allometric relationships
17 and biomechanical models along the ontogeny of *Copaifera pubiflora* Benth (Fabaceae) natural
18 populations occurring in a tropical seasonal forest and tropical rainforest in Roraima State, Brazil.
19 Our results show that *C. pubiflora*'s population presented the same ontogenetic trajectory, with
20 five ontogenetic stages in both forests. The species' architectural model was identified as Troll for
21 both study sites, indicating that it is genetically determined. Populations showed differences in their
22 ontogenetic structures, though both populations presented a higher number of individuals in the
23 early ontogenetic stages. The allometric relationship of height versus diameter presented
24 differences between TSF and TRF, with different biomechanical models. *C. pubiflora* presents

1 plasticity in the allometric relationships of base diameter as a function of total height along the
2 ontogeny. In TSF, infant and immature individuals show greater height investment, coping with
3 the greater light availability and probably with fire and waterlogging. Meanwhile, in TRF, these
4 ontogenetic stages show greater investment in diameter growth to provide mechanical stability and
5 longevity in a shaded understory. *C. pubiflora*'s populations have in common a greater investment
6 on diameter growth for adult trees. We also found a great size and allometry variation within each
7 ontogenetic stage, which corroborates with the perception that adjustments in height-to-diameter
8 relationships over ontogeny in response to different constraints may confer adaptive advantages
9 not only concerning mechanical stability but also as a way of maximizing or maintaining fitness in
10 temporal and spatially heterogeneous environments.

11

12 **FUNDING**

13 This work was supported by Brazilian Agricultural Research Corporation (EMBRAPA)
14 through Kamukaia III Project – “Appreciation of non-timber forest products in the Amazon” [grant
15 number SEG 12.13.07.007.00.00].

16

17 **LEGAL ASPECTS**

18 The authorization the to undertake scientific studies with plant species from Brazilian
19 biodiversity was provided by the Biodiversity Information and Authorization System (SISBio)
20 under the number 36209/1 and registered on the National System of Genetic Heritage and
21 Associated Traditional Knowledge (SisGen) within the process AC67C66. The Ministry of
22 Environment of the Federal Government of Brazil manages both systems.

23

1 ACKNOWLEDGMENTS

2 We thanks Embrapa Roraima´s trainees and employees for their excellent assistance during
3 the field work. We are very grateful to Mrs Vanilda Oliveira and sons, owners of “Novo Destino”
4 farm, and to Mr Oswaldo Antônio Santana and wife of the “GS” farm, who kindly authorized the
5 execution of this work on their properties. We are also very grateful for the hospitality of P. E.
6 Kaminski and Castilho Naka family. We thanks Dr Anderson Ribeiro Santiago for preparing the
7 study sites map, and Prof Dra Mirian Cristina Gomes da Costa who kindly reviewed the
8 manuscript.

9

10 LITERATURE CITED

- 11 **Alvarez-Buylla ER, Martinez-Ramos M. 1992.** Demography and Allometry of *Cecropia*
12 *Obtusifolia*, a Neotropical Pioneer Tree - An Evaluation of the Climax-Pioneer Paradigm for
13 Tropical Rain Forests. *The Journal of Ecology* **80**: 275–290.
- 14 **Alves LF, Santos FAM. 2002.** Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic
15 rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 245–260.
- 16 **Andrade Júnior M, Ferraz I. 2000.** Eventos fenológicos de *Copaíba* (*Copaifera officinalis* L. -
17 *Caesalpinaceae*) em Mata de galeria do Rio Branco, Boa Vista/Roraima, Brasil: uma primeira
18 aproximação. *Acta Amazonica* **30**: 523–523.
- 19 **Antin C, Pélissier R, Vincent G, Coueron P. 2013.** Crown allometries are less responsive than
20 stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest. *Trees - Structure*
21 *and Function* **27**: 1485–1495.
- 22 **Antos JA, Parish R, Nigh GD. 2010.** Effects of neighbours on crown length of *Abies lasiocarpa*
23 and *Picea engelmannii* in two old-growth stands in British Columbia. *Canadian Journal of Forest*
24 *Research* **40**: 638–647.

- 1 **Araújo WF, Andrade-Júnior AS De, Medeiros RD De, Sampaio RA. 2001.** Precipitação
2 pluviométrica mensal provável em Boa Vista, Estado de Roraima, Brasil. *Revista Brasileira de*
3 *Engenharia Agrícola e Ambiental* **5**: 563–567.
- 4 **Barbosa RI. 1997.** Distribuição das chuvas em Roraima In: Barbosa RI, Ferreira EJJ, Castellón
5 EG, eds. *Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima*. Manaus, AM: INPA, 325–335.
- 6 **Barbosa RI, Campos C. 2011.** Detection and geographical distribution of clearing areas in the
7 savannas (‘lavrado’) of Roraima using Google Earth web tool. *Journal of Geography and*
8 *Regional Planning* **4**: 122–136.
- 9 **Barradas VL. 1991.** Radiation Regime in a Tropical Dry Deciduous Forest in Western Mexico.
10 *Theoretical and Applied Climatology* **44**: 57–64.
- 11 **Beck H. 2007.** Synergistic impacts of ungulates and falling palm fronds on saplings in the
12 Amazon. *Journal of Tropi* **23**: 599–602.
- 13 **Bernacci LC, Martins FR, Santos FAM dos. 2008.** Estrutura de estádios ontogenéticos em
14 população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). *Acta*
15 *Botanica Brasilica* **22**: 119–130.
- 16 **Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM dos. 2001.** Spatial and Temporal Variation in the
17 Canopy Cover in a Tropical Semi-Deciduous Forest. *Brazilian Archives of Biology and*
18 *Technology* **44**: 269–276.
- 19 **Bond WJ, Woodward FI, Midgley GF. 2005.** The global distribution of ecosystems in a world
20 without fire. *New Phytologist* **165**: 525–538.
- 21 **Bonett DG, Seier E. 2006.** Confidence Interval for a Coefficient of Dispersion in Nonnormal
22 Distributions. *Biometrical Journal* **48**: 144–148.
- 23 **Bullock SH. 2000.** Developmental Patterns of Tree Dimensions in a Neotropical Deciduous
24 Forest. *Biotropica* **32**: 42–52.
- 25 **Canham CD. 1988.** Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees: Response to

- 1 Canopy Gaps. *Ecology* **69**: 786–795.
- 2 **Carvalho DC De, Pereira MG, Latorraca JVF, Pace JHC, Carmo JF do, Silva LDSAB da.**
3 **2018.** Dendrochronology and growth of *Copaifera langsdorffii* wood in the vegetative dynamics
4 of the Pirapitinga Ecological Station, State of Minas Gerais, Brazil. *Floresta* **48**: 49–58.
- 5 **Ceccon E, Huante P, Rincón E. 2006.** Abiotic factors influencing tropical dry forests
6 regeneration. *Brazilian Archives Of Biology And Technology* **49**: 305–312.
- 7 **Chazdon RL. 1988.** Sunflecks and Their Importance to Forest Understorey Plants In: Begon M,
8 Fitter AH, Ford ED, Macfadyen A, eds. *Advances in Ecological Research*. Advances in
9 Ecological Research. Academic Press, 1–63.
- 10 **Chomicki G, Coiro M, Renner SS. 2017.** Evolution and ecology of plant architecture:
11 integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and
12 phylogenies. *Annals of Botany* **120**: 855–891.
- 13 **Clark DB, Clark DA. 1991.** The Impact of Physical Damage on Canopy Tree Regeneration in
14 Tropical Rain Forest. *Journal of Ecology* **79**: 447–457.
- 15 **Clark DA, Clark DB. 1992.** Life History Diversity of Canopy and Emergent Trees in a
16 Neotropical Rain Forest. *Ecological Monographs* **62**: 315–344.
- 17 **Claussen JW, Maycock CR. 1995.** Stem Allometry in a North Queensland Tropical Rainforest.
18 *Biotropica* **27**: 421–426.
- 19 **Costa M do P, Pereira JAA, Benicio MHM, Sousa H de, Fontes MAL, Paulo Oswaldo**
20 **Garcia. 2012.** Alometria e arquitetura de *Copaifera langsdorffii* (Desf.) Kuntze (FABACEAE)
21 em fitofisionomias neotropicais no Sul de Minas Gerais. *Ciência Florestal* **22**: 223–240.
- 22 **Costa P, Tonini H, Kaminski PE, Turcatel R, Schwengber LAM. 2007.** Estrutura de uma
23 população de *Copaifera pubiflora* Benth. em área de floresta de transição em Roraima In: VIII
24 Congresso de Ecologia do Brasil. Caxambu, MG: Sociedade de Ecologia do Brasil, 3.
- 25 **CPRM-Serviço Geológico do Brasil. 2002.** Mapa de reconhecimento de solos 1:500.000 -

- 1 Projeto de Zoneamento Ecológico-Econômico da região Central do Estado de Roraima.
- 2 **Dean TJ, Long JN. 1986.** Validity of Constant-stress and Elastic-instability Principles of Stem
3 Formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* **58**: 833–840.
- 4 **Foresta D. 1983.** The architectural spectrum: application to the study of relationships between
5 tree architecture and forest ecology [distribution of the architectural models of trees in a plant
6 community, French Guiana, tropical rainforest]. *Bulletin du Museum National d’Histoire
7 Naturelle Section B Adansonia Botanique (France)* v. **5**.
- 8 **Franci L de C, Pereira L, Machado RS, Haddad CRB, Martins FR. 2016.** Strategies of a
9 light-demanding emergent tree to thrive in a neotropical seasonal forest with alternating light or
10 water shortage. *Revista Brasileira de Botanica* **39**: 207–218.
- 11 **Furtado AG, Sims LP, Franci L de C, Pereira L, Haddad CRB, Martins FR. 2017.** How a
12 non-pioneer tree attains the canopy of a tropical semideciduous forest. *Trees - Structure and
13 Function* **31**: 93–103.
- 14 **Gandolfi S, Joly CA, Leitão-Filho H de F. 2009.** “GAPS OF DECIDUOUSNESS”:
15 CYCLICAL GAPS IN TROPICAL FORESTS. *Scientia Agricola* **66**: 280–284.
- 16 **Garwood NC. 1996.** Functional morphology of tropical tree seedlings In: M.D. Swaine, ed. *The
17 Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Paris, France: Unesco, 59–129.
- 18 **Gastwirth JL, Gel YR, Hui WLW, Lyubchich V, Miao W, Noguchi K. 2017.** lawstat: an R
19 package for biostatistics, public policy, & law.
- 20 **Gatsuk LE, Smirnova O V., Vorontzova LI, Zaugolnova LB, Zhukova LA. 1980.** Age States
21 of Plants of Various Growth Forms: A Review. *The Journal of Ecology* **68**: 675–696.
- 22 **van Gelder HA, Poorter L, Sterck FJ. 2006.** Wood mechanics, allometry, and life-history
23 variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* **171**: 367–378.
- 24 **Gerhardt K. 1996.** Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of
25 tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Forest Management* **82**: 33–

- 1 48.
- 2 **Gerhardt K, Hytteborn H. 1992.** Natural Dynamics and Regeneration Methods in Tropical Dry
3 Forests - an Introduction. *Journal of Vegetation Science* **3**: 361–364.
- 4 **Gignoux J, Clobert J, Menaut J. 1997.** Alternative fire resistance strategies in savanna trees.
5 *Oecologia* **110**: 576–583.
- 6 **Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** Tropical trees and forests: an architectural
7 analysis. Berlin: Springer, Berlin, Heidelberg.
- 8 **Hambäck PA, Beckerman AP. 2003.** Herbivory and plant resource competition: a review of
9 two interacting interactions. *Oikos* **101**: 26–37.
- 10 **Henry HAL, Aarssen LW. 1999.** The interpretation of stem diameter–height allometry in trees:
11 biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* **2**: 89–97.
- 12 **Hernandes JL, Pedro-Júnior MJ, Ludmila Bardin. 2004.** Seasonal variation of solar radiation
13 at an open site and on a semideciduous forest understory. *Revista Árvore* **28**: 167–172.
- 14 **Hoffmann WA. 1996.** The Effects of Fire and Cover on Seedling Establishment in a Neotropical
15 Savanna. *Journal of Ecology* **84**: 383–393.
- 16 **Hoffmann WA, Orthen B, Franco AC. 2004.** Constraints to seedling success of savanna and
17 forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* **140**: 252–260.
- 18 **Iida Y, Kohyama TS, Kubo T, et al. 2011.** Tree architecture and life-history strategies across
19 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology* **25**: 1260–1268.
- 20 **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2005.** Estado de Roraima - vegetação. 1 map,
21 color. scale 1: 1.000.000, policonic projection [online]. Instituto Brasileiro de Geografia e
22 Estatística. Rio de Janeiro, R.J.
23 ftp://geoftp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/vegetacao/unidades_federacao/rr_vegetacao.pdf. 10
24 Nov. 2013.
- 25 **Ishii H, Asano S. 2010.** The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic

- 1 activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests.
2 Ecological Research **25**: 715–722.
- 3 **Jackson MB, Colmer TD. 2005.** Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of*
4 *Botany* **96**: 501–505.
- 5 **Jennings SB, Brown ND, Sheil D. 1999.** Assessing forest canopies and understorey
6 illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* **72**: 59–73.
- 7 **Kammesheidt L. 2000.** Some autecological characteristics of early to late successional tree
8 species in Venezuela. *Acta Oecologica* **21**: 37–48.
- 9 **Khurana E, Singh JS. 2001.** Ecology of seed and seedling growth for conservation and
10 restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**: 39–52.
- 11 **King D. 1981.** Tree Dimensions: Maximizing the Rate of Height Growth in Dense Stands.
12 *Oecologia* **51**: 351–356.
- 13 **King DA. 1986.** Tree Form, Height Growth, and Susceptibility to Wind Damage in *Acer*
14 *Saccharum*. *Ecology* **67**: 980–990.
- 15 **King DA. 1996.** Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 25–
16 44.
- 17 **Kohyama TS, Hotta M. 1990.** Significance of Allometry in Tropical Saplings. *Functional*
18 *Ecology* **4**: 515–521.
- 19 **Larissa Lopes Mellinger. 2006.** Aspectos da regeneração natural e produção de sementes de
20 *Carapa guianensis* Aubl . (andiroba), na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã, AM.
- 21 **Lehmann CER, Archibald SA, Hoffmann WA, Bond WJ. 2011.** Deciphering the distribution
22 of the savanna biome. *New Phytologist* **191**: 197–209.
- 23 **Lieberman D, Li M. 1992.** Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana.
24 *Journal of Vegetation Science* **3**: 375–382.
- 25 **Longui EL, Costa NO, Cielo-Filho R, et al. 2014.** Wood and leaf anatomy of *Copaifera*

- 1 langsdorffii dwarf trees. IAWA Journal **35**: 170–185.
- 2 **Mäkelä A, Vanninen P. 1998.** Impacts of size and competition on tree form and distribution of
3 aboveground biomass in Scots pine. Canadian Journal of Forest Research **28**: 216–227.
- 4 **Marcatti CR, Machado SR, Podadera DS, Lara NOT de, Bosio F, Wiedenhoeft AC. 2016.**
5 Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian
6 Cerrado. Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 223.
- 7 **Marques CS, Guimarães PVP, Smiderle JO, Sousa R de CP de. 2018.** Morfometria e
8 crescimento inicial de *Copaifera pubiflora* exposta à terra vegetal produzida em compostagem.
9 Acta Brasiliensis **2**: 1–5.
- 10 **Martins-da-Silva RC V., Pereira JF, Lima HC De. 2008.** O gênero *Copaifera* (Leguminosae –
11 Caesalpinioideae) na Amazônia brasileira. Rodriguésia **59**: 455–476.
- 12 **McMahon T. 1973.** Size and Shape in Biology. Science **179**: 1201–1204.
- 13 **Melo-Júnior JCF de, Ceccantini G, Bona C. 2011.** Anatomia ecológica do lenho de *Copaifera*
14 langsdorffii Desf. (Leguminosae) distribuída em diferentes condições edáficas do cerrado sul-
15 brasileiro. Iheringia, Série Boânica **66**: 189–200.
- 16 **Miranda-Melo ADEA, Martins FR, Santos FAM dos. 2007.** Estrutura populacional de
17 *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e de *Roupala montana* Aubl. em fragmentos de cerrado no
18 Estado de São Paulo. Revista Brasileira de Botânica **30**: 501–507.
- 19 **Miranda IS, Absy ML, Rebêlo GH. 2002.** Community Structure of Woody Plants of Roraima
20 Savannahs, Brazil. Plant Ecology **164**: 109–124.
- 21 **Murphy PG, Lugo AE. 1986.** Ecology of Tropical Dry Forest. Annual Review of Ecology and
22 Systematics **17**: 67–88.
- 23 **Niklas KJ. 1994.** The Allometry of Safety-Factors for Plant Height. American Journal of Botany
24 **81**: 345–351.
- 25 **Niklas KJ, Spatz H. 2004.** Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling

- 1 of tree height and mass. Proceedings of the National Academy of Sciences **101**: 15661–15663.
- 2 **Norberg RA. 1998.** Theory of Growth Geometry of Plants and Self-Thinning of Plant
3 Populations : Geometric Similarity , Elastic Similarity , and Different Growth Modes of Plant
4 Parts. The American Naturalist **131**: 220–256.
- 5 **Osunkjoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW. 1992.** Factors affecting survival of tree
6 seedlings in North Queensland rainforests. Oecologia **91**: 569–578.
- 7 **Osunkoya OO, Ash JE. 1991.** Acclimation to a change in light regime in seedlings of six
8 Australian rainforest tree species. Australian Journal of Botany **39**: 591–605.
- 9 **Osunkoya OO, Sheng TK, Mahmud NA, Damit N. 2007.** Variation in wood density, wood
10 water content, stem growth and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest
11 on Borneo Island. Austral Ecology **32**: 191–201.
- 12 **Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007.** Updated world map of the Koppen-Geiger
13 climate classification. Hydrology and Earth System Sciences **11**: 1633–1644.
- 14 **Peh KS, Lewis SL, Lloyd J. 2011.** Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-
15 dominated systems. Journal of Ecology **99**: 891–898.
- 16 **Pereira WVS, Faria JMR, Tonetti OAO, Silva EAA. 2014.** Loss of desiccation tolerance in
17 *Copaifera langsdorffii* Desf. seeds during germination. Brazilian Journal of Biology **74**: 501–
18 508.
- 19 **Peters HA, Pauw A, Silman MR, Terborgh JW. 2004.** Falling palm fronds structure
20 Amazonian rainforest sapling communities. Proceedings of the Royal Society B: Biological
21 Sciences **271**: S367–S369.
- 22 **Poorter L, Rozendaal DMA. 2008.** Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree
23 species. Oecologia **158**: 35–46.
- 24 **Portela R de CQ, Santos FAM do. 2011.** Caracterização dos estádios ontogenéticos de três
25 espécies de palmeiras: uma proposta de padronização para estudos de dinâmica populacional.

- 1 Revista Brasileira de Botânica **34**: 523–535.
- 2 **R-Development Core Team. 2012.** R: A language & environment for statistical computing.
3 <http://www.r-project.org/>.
- 4 **Ramirez N. 1994.** Historia de vida de *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae, Caesalpinioideae)
5 en los altos llanos centrales venezolanos. *Tribuna del Investigador* **1**: 69–75.
- 6 **Ramirez N, Arroyo MK. 1987.** Variacion espacial y temporal en la depredacion de semillas de
7 *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica* **19**: 32–
8 39.
- 9 **Ramirez N, Arroyo MK. 1990.** Estructura Poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth .
10 (Leguminosae ; Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Biotropica* **22**:
11 124–132.
- 12 **Reis SM, Marimon-Júnior BH, Morandi PS, Oliveira-Santos C, Oliveira B de, Marimon**
13 **BS. 2016.** Desenvolvimento inicial e qualidade de mudas de *Copaifera langsdorffii* Desf. sob
14 diferentes níveis de sombreamento. *Ciência Florestal* **26**: 11–20.
- 15 **Rich PM, Helenurm K, Kearns D, Morse SR, Palmer MW, Short L. 1986.** Height and Stem
16 Diameter Relationships for Dicotyledonous Trees and Arborescent Palms of Costa Rican
17 Tropical Wet Forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **113**: 241–246.
- 18 **Rosa DBCJ, Scalon S de PQ, Cremon T, Dresch DM. 2018.** Gas Exchanges and Antioxidant
19 Activity in *Copaifera langsdorffii* Desf. Seedlings after Flooding. *American Journal of Plant*
20 *Sciences* **9**: 979–994.
- 21 **Rosatto DR, Hoffmann WA, Franco AC. 2009.** Differences in growth patterns between co-
22 occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. *Functional Ecology* **23**:
23 689–698.
- 24 **Rosseto V, Carneiro MS, Ramos FN, Antonio F. 2013.** Ontogeny, allometry and architecture
25 of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae). *Acta Botanica Brasilica* **27**: 730–736.

- 1 **Salgado MADS, Rezende AV, Felfili JM, Franco AC, Sousa-Silva JC. 2001.** Crescimento e
2 repartição de biomassa em plântulas de *Copaifera langsdorffii* Desf. Submetidas a diferentes
3 níveis de sombreamento em viveiro. *Brasil Florestal* **70**: 13–21.
- 4 **Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, et al. 2018.** Brazilian Soil Classification System.
5 Brasília, DF: Embrapa.
- 6 **Scariot A. 2000.** Seedling Mortality by Litterfall in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica* **32**:
7 662–669.
- 8 **Siliprandi NC, Nogueira EM, Toledo JJ, Fearnside PM, Nascimento HEM. 2016.** Inter-site
9 variation in allometry and wood density of *Goupia glabra* Aubl. in Amazonia. *Brazilian Journal*
10 *Of Biology* **76**: 268–276.
- 11 **Silveira AP, Martins FR, Araújo FS. 2012.** Are tree ontogenetic structure and allometric
12 relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the
13 Brazilian caatinga. *Acta Oecologica* **43**: 126–133.
- 14 **Souza ML, Duarte AA, Lovato MB, Fagundes M, Valladares F, Lemos-Filho JP. 2018.**
15 Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall
16 gradient. *PLOS ONE* **13**: 1–20.
- 17 **Souza AF, Martins FR, Matos DMS. 2000.** Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea*
18 *humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Canadian Journal of Botany* **78**: 1227–1237.
- 19 **Sposito TC., Santos FA. M. 2001.** Scaling of Stem and Crown in Eight *Cecropia* (Cecropiaceae)
20 Species of Brazil. *American Journal of Botany* **88**: 939–949.
- 21 **Staudhammer CL, Wadt LHO, Kainer KA. 2013.** Tradeoffs in basal area growth and
22 reproduction shift over the lifetime of a long-lived tropical species. *Oecologia* **173**: 45–57.
- 23 **Staver AC, Archibald S, Levin SA. 2011.** The Global Extent and Determinants of Savanna and
24 Forest as Alternative Biome States. *Science* **334**: 230–232.
- 25 **Sterck F, Bongers F. 1998.** Ontogenetic Changes in Size, Allometry, and Mechanical Design of

- 1 Tropical Rain Forest Trees. *American Journal of Botany* **85**: 266–272.
- 2 **Thomas SC, Martin AR, Mycroft EE. 2015.** Tropical trees in a wind-exposed island
3 ecosystem: height-diameter allometry and size at onset of maturity. *Journal of Ecology* **103**: 594–
4 605.
- 5 **Thompson K. 1993.** Persistence in soil In: Hendry GAF, Grime JP, eds. *Methods in comparative*
6 *plant ecology: a laboratory manual*. London: Chapman & Hall, 199–202.
- 7 **Torquebiau E. 1981.** Architecture analysis of the Los Tuxtlas forest (Veracruz), Mexico.
8 Amsterdam: PhD. thesis, University of Amsterdam.
- 9 **Tremmel DC, Bazzaz FA. 1995.** Plant Architecture and Allocation in Different Neighborhoods:
10 Implications for Competitive Success. *Ecology* **76**: 262–271.
- 11 **Valladares F, Saldana A, Gianolo E. 2012.** Costs versus risks: Architectural changes with
12 changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade
13 tolerance. *Austral Ecology* **37**: 35–43.
- 14 **Vartapetian BB, Jackson MB. 1997.** Plant Adaptations to Anaerobic Stress. *Annals of Botany*
15 **79**: 3–20.
- 16 **Vester HFM, Cleef AM. 1998.** Tree architecture and secondary tropical rain forest development:
17 A case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora - Morphology - Geobotany -*
18 *Ecophysiology* **193**: 75–97.
- 19 **Vincent G, Harja D. 2008.** Exploring ecological significance of tree crown plasticity through
20 three-dimensional modelling. *Annals of Botany* **101**: 1221–1231.
- 21 **Wakeling JL, Staver AC, Bond WJ. 2011.** Simply the best: The transition of savanna saplings
22 to trees. *Oikos* **120**: 1448–1451.
- 23 **Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S. 2012.** SMATR 3 – an R package for
24 estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 257–259.
- 25 **Warton DI, Weber NC. 2002.** Common Slope Tests for Bivariate Errors-in-Variables Models.

- 1 Biometrical Journal **44**: 161–174.
- 2 **Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. 2006.** Bivariate line-fitting methods for
3 allometry. *Biological Review* **81**: 259–291.
- 4 **Weiner J. 2004.** Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology,*
5 *Evolution and Systematics* **6**: 207–215.
- 6 **Whitmore TC. 1989.** Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* **70**:
7 536–538.
- 8 **Wiemann MC, Williamson GB. 1989.** Wood Specific Gravity Gradients in Tropical Dry and
9 Montane Rain Forest Trees. *American Journal of Botany* **76**: 924–928.
- 10 **Wright SJ, Muller-Landau HC, Condit R, Hubbell SP. 2003.** Gap-Dependent Recruitment ,
11 Realized Vital Rates , and Size Distributions of Tropical Trees. *Ecology* **84**: 3174–3185.
- 12 **Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, et al. 2009.** Global Wood Density Database.
13 Dryad Identifier. <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.
- 14 **Zar JH. 1999.** *Bioestatistical analysis.* New Jersey: Prentice-Hall.
- 15

CAPÍTULO II

Elaborado segundo as normas da revista Forest Ecology and Management

**CAPÍTULO II - IMPACT OF OLEORESIN HARVESTING ON THE REPRODUCTIVE
PHENOLOGY OF *Copaifera pubiflora* Benth (Fabaceae) IN TWO FOREST TYPES IN
RORAIMA, BRAZIL**

Porto Velho/2019

1 Abstract

2 There has been an increasing concern about non timber forest products (NTFP)harvesting
3 sustainability. Few studies have addressed the harvesting of secondary compounds. However, most
4 studies indicate that harvesting secondary plant compounds may compromise their reproduction as
5 a result of competition in resource allocation. These impacts may depend on the harvest intensity
6 and frequency, and may be more pronounced in environments with lower resource availability.
7 This study assessed the impact of different intervals of oleoresin harvesting on the reproductive
8 phenology of *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae) populations spread in different forest types,
9 with different resources constraints. Copaiba oleoresin is one of the best known NTFP used in
10 traditional medicine by the Amazonian populations. It also has promising application as a raw
11 material in medicines, perfumes, cosmetics among other industries. We evaluated the impact of
12 different intervals between consecutive oleoresin harvest in comparison to a control group without
13 harvesting, on trees spread across a tropical rainforest (18 months, 6 months; lesser constraints)
14 and a seasonal semideciduous forest (12 months, 6 months; greater constraints), in Roraima state,
15 Brazil. Data on the number of trees in different phenophases (bud, anthesis, unripe, ripening and
16 ripe fruits, fruit abortion, and seed dispersion) were obtained fortnightly for two years. Circular
17 analyzes were applied to evaluate whether there are differences between treatments in the
18 occurrence and duration of the phenophases, as well as on the number of trees in each phenophase
19 (activity). Oleoresin harvest did not affect the timing and duration of reproductive events. There
20 has been no difference in reproductive activity between treatments and control in the tropical
21 seasonal forest, and we believe that it is because the trees had never been harvested and the
22 oleoresin collection started recently. However, trees on the tropical rainforest population, that have
23 been harvested since 2007, exhibited higher flowering activity and seed abortion on both harvesting
24 intervals regimes. The treatment with a shorter interval between consecutive harvests showed a
25 higher activity for anthesis and unripe fruits, but not for ripening and ripe fruits phenophases. We
26 believe that there may be a relationship between oleoresin harvest and flower investment, fruit
27 filling and ripening capacity, which, depending on the harvest intensity, can be favored until a
28 certain point where competition in resource allocation impairs it, contributing to fruit abortion. The
29 timing since the beginning of the oleoresin harvesting should be taken into account together with
30 the intensity of collection (interval between successive collections) in the design of more
31 sustainable management practices for the species. Long-term studies should be conducted in order
32 to assess whether observed patterns are maintained over time.

33

34 **Keywords:** non-timber forest products, copaiba oleorresin, phenology, circular statistic,
35 sustainable management,

36

1 1. Introduction

2 Plants producing gums, resins, and other exudates have global commercial importance
3 given their application as an industrial raw material, including frankincense obtained from
4 *Boswellia* spp., myrra from *Commiphora* spp., gum from *Acacia* spp., rubber from *Hevea* spp. L.
5 (TADESSE; DESALEGN; ALIA, 2014), linalol from *Aniba* spp. (HOMMA, 2005), and copaiba
6 oil from *Copaifera* spp. (LEANDRO et al., 2012), among others. Currently, 12 species of the
7 *Copaifera* genus are recognized (COSTA, 2019) and exploited for oleoresin production in the
8 Brazilian Amazon, the main producing region in the country (IBGE, 2014). Copaiba oleoresin is
9 one of the best known non-timber forest products (NTFP) used in traditional medicine by the
10 Amazonian populations as an anti-inflammatory and for wound healing, among several other
11 ethnopharmacological indications (LEANDRO et al., 2012; PLOWDEN, 2004; RIBEIRO et al.,
12 2017). This oleoresin is also used for fuel and income generation (DA SILVA; CORTESI;
13 FUSARI, 2010). Additionally, copaiba oleoresin has been intensively studied, with promising
14 results for its application as raw material in medicines, perfumes, cosmetics, varnishes, lacquers,
15 adhesives, natural insecticides and preservatives of food and beverages, among others
16 (EUROPEAN PATENT OFFICE., 2019; INSTITUTO NACIONAL DE PROPRIEDADE
17 INDUSTRIAL, 2019; THE UNITED STATES PATENT AND TRADEMARK OFFICE, 2019).

18 Copaiba oil is classified as oleoresin because it presents a resinous solution, consisting
19 mainly of diterpenes acids, diluted in volatile sesquiterpenes, called essential oils
20 (LANGENHEIM, 2003). Terpenes, whose general chemical formula is $(C_5H_8)_n$, are secondary
21 plant compounds, derived from carbohydrates produced from photosynthesis (LANGENHEIM,
22 2003).

23 The harvesting of secondary plant compounds was initially considered one of the most
24 sustainable alternatives for non-timber forest management since it does not remove fruits, seeds or

1 propagules, and if conducted without felling the trees, it does not change the forest canopy
2 (PETERS, 1996). However, more recently this subject has become quite controversial.

3 First of all, studies on the defense ecology of plants against herbivory have shown that these
4 compounds play a central role in the regulation of biotic and abiotic stresses in plants
5 (LANGENHEIM; ARRHENIUS; NASCIMENTO, 1981; SWAIN, 1977), leading to the
6 assumption that their harvest could affect such regulations, compromising individuals survival in
7 the long term. Furthermore, since a considerable amount of carbon is allocated for their synthesis,
8 harvesting wood exudates may also alter the plant pattern of resource allocation, which may be
9 redirected to the regeneration of the harvested resources, increasing competition for
10 photoassimilates among growth, reproduction and defense (PETERS, 1996; RIJKERS et al., 2006).

11 Secondly, the few studies already conducted have reported divergent results. Ticktin (2004)
12 showed that the ecological impacts of this kind of harvesting are poorly studied. Nowadays, only
13 a small proportion of studies conducted with NTFP assess the impact of harvesting and address the
14 definition of sustainable practices (KLAUBERG; SILVA; LIMA, 2016). There is also a lack of
15 studies that evaluated the impact of harvesting wood exudates alone on the plant's phenological
16 pattern and reproductive success since for many products their harvest depends on bark removal
17 (BRITES; MORSELLO, 2016). However, even the general pattern of debarking plus wood
18 exudates harvesting impact on plant's phenology is still unclear. For some species, harvesting bark
19 and wood exudates can stimulate flowers and fruits investment (BALDAUF et al., 2014;
20 VARGHESE, 2014). For some other, it does not significantly change the reproductive pattern
21 (BITARIHO et al., 2006; SCHUMANN et al., 2010). For others, bark and wood exudates harvest
22 can change the pattern (synchrony) and reproductive rates along ontogeny, when many individuals
23 fail to reproduce, or even reduce the number and viability of fruits and seeds (GAOUE; TICKTIN,
24 2008; RIJKERS et al., 2006; STEWART, 2009). Also, there are species in which this kind of

1 harvest can keep the trees in a vegetative state (COCKS; DOLD, 2004; CUNNINGHAM;
2 MBENKUM, 1993).

3 The impacts of bark and exudate harvest on the reproductive pattern may depend on the
4 harvest intensity and frequency (GAOUE; TICKTIN, 2007; NACOULMA et al., 2017; STAS et
5 al., 2016). Besides, these effects may be more pronounced in environments with lower resource
6 availability in environmental gradients (GAOUE et al., 2013; GAOUE; TICKTIN, 2007;
7 SIEBERT, 2000; TICKTIN; NANTEL, 2004). Understanding the impacts of different harvest
8 intervals along environmental gradients in which these NTFP species occur can provide valuable
9 insight for designing plans for sustainable management for these species.

10 We assessed the impact of wood exudates harvesting at different intervals on the tree's
11 phenological pattern of *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae) in two forest types, with different
12 resources constraints, in Roraima, Brazil. In Roraima, the species has an occurrence associated
13 with the Rio Branco-Rupununi savannas, where it occurs in forest islands, in gallery and lowland
14 (“várzea”) forests (tropical seasonal forests; greater constraints), but, in its southern limit of
15 distribution, is also found in terra firme forests (tropical rainforest; lesser constraints) in a
16 precipitation gradient. *C. pubiflora* produces copaiba oleoresin sold on the local market as a
17 medicine (LUZ, 2007; PINTO; MADURO, 2015). The recommended harvest practice is to use a
18 metal borer to drill the trunk, fitting a PVC pipe to the hole and applying a screw cap for closing it
19 after oil collection (LEITE et al., 2001; MARTINS et al., 2017). This allows consecutive harvests
20 to be carried out without the opening of new holes, but there is no consensus with respect to
21 intervals between consecutive harvesting (ALENCAR, 1982; MARTINS et al., 2013; MEDEIROS
22 et al., 2018; MEDEIROS; VIEIRA, 2008; PLOWDEN, 2003; RIGAMONTE-AZEVEDO;
23 WADT; WADT, 2006) and no information on the impacts of different harvesting intervals on the
24 reproductive phenology of the species. We hypothesized that intense harvesting (lower intervals
25 between consecutive harvests) will decrease the reproductive output of *C. pubiflora* populations

1 and that these effects are more pronounced in seasonal forests than in rainforests. Specifically, the
2 objectives of this study were to (1) assess the impacts of different intervals of oleoresin harvesting
3 on the reproductive phenology of *C. pubiflora*, and (2) assess if and how the above impacts vary
4 between populations occurring in seasonal forest and rainforest.

5

6 **2. Material and methods**

7 **2.1 Study species**

8 *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae) is a widespread tree species in the north of South
9 America, being recorded in Brazil, Guyana, Venezuela, and Colombia. The species is associated
10 with the Llanos (hyper-seasonal savannas), on Venezuela and Colombia, and with the Rio Branco-
11 Rupununi savannas, on Brazil and Guiana. In Brazil, the species is found only in the state of
12 Roraima, where it is recorded occurring mainly in seasonal forests associated with the Rio Branco
13 savannas, but it is also found in tropical rainforest at its southern limit of distribution. (MARTINS-
14 DA-SILVA; PEREIRA; LIMA, 2008). In these forests, Costa et al. (2007) recorded the occurrence
15 of about 2 trees with DBH \geq 10 cm per hectare, while Martins et al. (2013) assessed the oleoresin
16 production having observed that 31.4% of trees yielded oleoresin with an average yield per tree of
17 1.7mL.

18 *C. pubiflora* reproductive individuals present asynchronous phenodynamics, with years of
19 maximum flowering and fruiting occurring at four to six years intervals (RAMIREZ; ARROYO,
20 1990). There is only one reproductive event per year, with all stages occurring at the dry season.
21 In a gallery forest along the Branco River near Boa Vista, Andrade Júnior and Ferraz (2000)
22 reported that floral buds appear at the beginning of the dry season, between August and September,
23 and seed dispersal occurs between January and March of the following year (ANDRADE JÚNIOR;
24 FERRAZ, 2000; MARTINS-DA-SILVA; PEREIRA; LIMA, 2008). *C. pubiflora* trees present

1 almost synchronous leaf fall and sprouting at the end of the dry season (late March to early April)
2 when trees remain leafless for a short period. Therefore, the species can be classified as
3 brevideciduous, since leaf sprouting starts immediately after fall and the entire process occurs in
4 only 20 days (ANDRADE JÚNIOR; FERRAZ, 2000; MARTINS-DA-SILVA; PEREIRA; LIMA,
5 2008).

6

7 **2.2 Study sites**

8 This study was performed within *Copaifera pubiflora* Benth natural populations in
9 Roraima, Brazil (Fig. 1). Roraima is the northern Brazilian state, with ~ 224.000 km². Its
10 phytogeography is quite diverse, highlighting several forest types associated with the Amazon
11 biome and different savannas phytophysionomies of the Rupununi-Branco rivers. This study was
12 carried out in forest phytophysionomies within these regions, respectively: a tropical rainforest
13 (TRF) on “GS” farm (2°35’58.9”N; 60°56’35.9”W), Mucajaí county, in the central-eastern region
14 of the state, associated with the Amazon biome; and a tropical seasonal forest (TSF), at the “Novo
15 Destino” farm (3°44’ 44.4”N; 59°41’10.4”W), in Normandia county, northeast region, within
16 Rupununi-Branco rivers savannas. The local climate presents variations mainly concerning the
17 precipitation. In TRF, the local climate is classified as Am, according to Köppen-Geiger
18 classification, and corresponds to tropical humid climate (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON,
19 2007). Annual rainfall ranges from 1,510 to 2,145 mm with precipitation greater than 100 mm
20 between April and August (MOURÃO-JR. et al., 2003, 2006). While in TSF the local climate is
21 classified as Aw, in the Köppen-Geiger system. It is tropical with dry season climate, also known
22 as savanna climate, with comparatively lower annual precipitation and more pronounced dry
23 season (BARBOSA, 1997; PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007). In this region, annual
24 rainfall ranges from 1,100 mm to 1,400 mm, with the highest precipitation concentrated in a shorter

1 period of the year, between May and August (BARBOSA, 1997; PEEL; FINLAYSON;
2 MCMAHON, 2007). Soils in the sites are classified as "Xanthic Hapludox" (CPRM-SERVIÇO
3 GEOLÓGICO DO BRASIL, 2002) or "Latosolo Amarelo Alumínico", in the Brazilian Soil
4 Classification System (SANTOS et al., 2018). They are deep soils, with uniform clay content, high
5 aggregates cohesion - which makes them hard or very hard when dry - and with high levels of
6 aluminum (SANTOS et al., 2018). A more comprehensive description of the constraints to which
7 these environments are subjected can be found in Costa et al. (2019; Chapter 1).

8

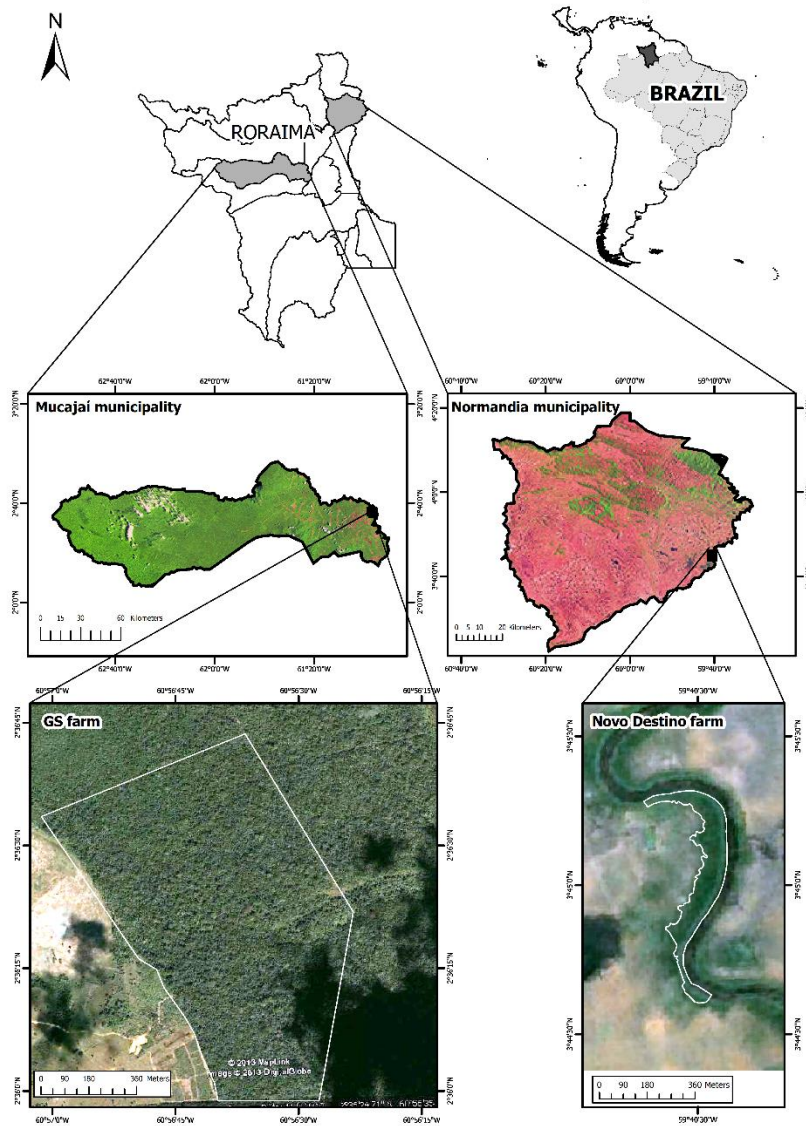
9 **2.3 Data collection**

10 We evaluated the impact of different copaiba oleoresin harvest intervals on the *Copaifera*
11 *pubiflora* reproductive phenology on populations in TRF and TSF, in Roraima state, Brazil. The
12 assessment of reproductive phenology began in June 2017 and ended in May 2019, totaling 24
13 months of observation. The selected trees were visited fortnightly when the occurrence the
14 following phenophases was recorded: bud; anthesis; unripe fruit; ripening fruit; ripe fruit; fruit
15 abortion, and seed dispersal.

16 To collect the oleoresin, we used the recommendation of Leite et al. (2001) and Martins et
17 al. (2017). We drilled each tree only once (no additional holes were drilled in nonproductive trees)
18 at approximately 1.3 m height using a 1.91-cm metal borer; each tree was drilled until
19 approximately half the diameter of the tree until the oleoresin flowed naturally. A 1.27-cm diameter
20 PVC pipe was fitted to the hole; the oleoresin was collected after 24 h, and the pipe was closed
21 with a screw cap.

22

23



1

2

3 **Fig. 3:** Study sites in Roraima state, Brazil. “Novo Destino” farm, municipality of Normandia, whose vegetation is
 4 classified as woody savanna with gallery forest according to IBGE (2005), with occurrence of tropical seasonal forest
 5 or “TSF” on Mau river downhill and GS farm, municipality of Mucajaí, whose vegetation is classified as open
 6 rainforest with palm trees or “TRF” (IBGE 2005).

7

1 Regarding the number of evaluated trees and harvesting intensity classes within TSF, 15
2 trees were selected, and the treatments applied were treatment 1: 12 months between consecutive
3 harvests; and treatment 2: 6 months between consecutive harvests. Thus, during the study period,
4 the trees of treatment 1 were submitted to two consecutive harvests (September 2017 and
5 September 2018), while the trees of treatment 2 were submitted to four consecutive harvests
6 (September 2017, March and September 2018 and March 2019). All selected trees showed no signs
7 of previous oleoresin collections.

8 TRF population was evaluated about the effect of consecutive harvests at different intervals
9 on the oleoresin production on a previous study, between September 2007 and September 2011.
10 Two different intervals between consecutive harvests were evaluated (treatment 1 -18 months
11 between consecutive harvests, treatment 2 -6 months between consecutive harvests). Throughout
12 the study period, trees on treatment 1 were subjected to three harvests, while trees on treatment 2
13 were harvested eight times. The results were partially presented in Martins et al. (2013). However,
14 during this period, these trees were not evaluated for their reproductive phenology. Thus, for the
15 present study, we chose to maintain the same experimental design. We followed monitoring the
16 phenology of 15 trees in each treatment, and throughout this study, trees on treatment 1 were
17 harvested only twice (September 2017 and March 2019), while trees on treatment two were
18 harvested four times (September 2017, March and September 2018 and March 2019). We also
19 selected 15 trees that were harvested neither on the former nor on the present study, and we
20 followed their reproductive phenology as a control group. Between October 2011 and May 2017,
21 these trees were freely harvested by hunters/gatherers who access this forest.

22 During the study period, it was not possible to access the study sites in July 2018, due to
23 access problems and also to temporary flooding during the rainy season, but taking into account
24 the record of the species phenological activity (ANDRADE JÚNIOR; FERRAZ, 2000) we
25 considered that during this period there was no expression of any reproductive phenophases.

1 All the sampled trees were mapped using a GPS receiver, number tagged with an aluminum
2 plate. Details about the ontogenetic and allometric differences between these *C. pubiflora*
3 populations are provided elsewhere (Costa et al., 2019; Chapter 1). The diameter at breast height
4 (dbh) of the sampled trees ranged from 24.38 to 51.76 cm in TSF and from 31.89 to 83.40 cm in
5 TRF. We included trees of all range of diameters in each treatment. We also selected trees based
6 on the following inclusion criteria: good (full circle or irregular circle) and dominant (entirely
7 above the canopy and receiving sidelight) or co-dominant (receiving full overhead light) crowns
8 according to (SYNNOTT, 1979).

9

10 **2.4 Data analysis**

11 Circular analyzes were applied considering that tree reproductive phenology is evaluated
12 on a time scale, where time divisions, such as days, months and years are repeated over time, these
13 data should be considered as repeated-measures along a circular scale (ZAR, 1999). Also, as
14 reproductive phenology is a non-linear type of data since there is no true zero point and any
15 designation of high or low values are arbitrary (ZAR, 1999). Thus, we converted the months to
16 angles, where January corresponds to 0° and December to 330° . For each angle, we consider the
17 number of trees per treatment, which is equivalent to the activity index, presenting some of the
18 following phenophases: bud; flower; unripe fruit; ripening fruit; ripe fruit; fruit abortion, and seed
19 dispersal. We chose to integrate the data of the two years of evaluation, in order to make the
20 analysis more robust, given the number of replicates per treatment. We took care not to count the
21 same individual twice so that the number of trees exhibiting a particular phenophase in each
22 treatment ranged from 0 to 15.

23 We calculated for each phenophase the average angle (μ), the circular standard deviation
24 (CSD), the average vector length (r) and we tested the data uniformity and normality using the

1 Kuiper and the Watson test respectively. The average angle, also known as vector direction, holds
2 similarities to the mean in linear analyzes, in the same way as the average standard deviation that
3 brings us an idea of the data range. The mean length of the vector is a measure of the concentration
4 of the data and varies between 0 and 1, representing from total dispersion of the data until its total
5 concentration in the same angular value, with the occurrence of seasonality. Consequently, the
6 values of CSD and r represent different dimensions of the data. The Kuiper test assumes in its null
7 hypothesis that the data are evenly distributed throughout the year (absence of seasonality). On the
8 other hand, the Watson test assumes that the population conforms to the von Mises distribution,
9 the circular analog to the normal distribution. These analyses were performed in the R environment
10 v. 3.5.1 using the 'circular' package (LUND et al., 2017).

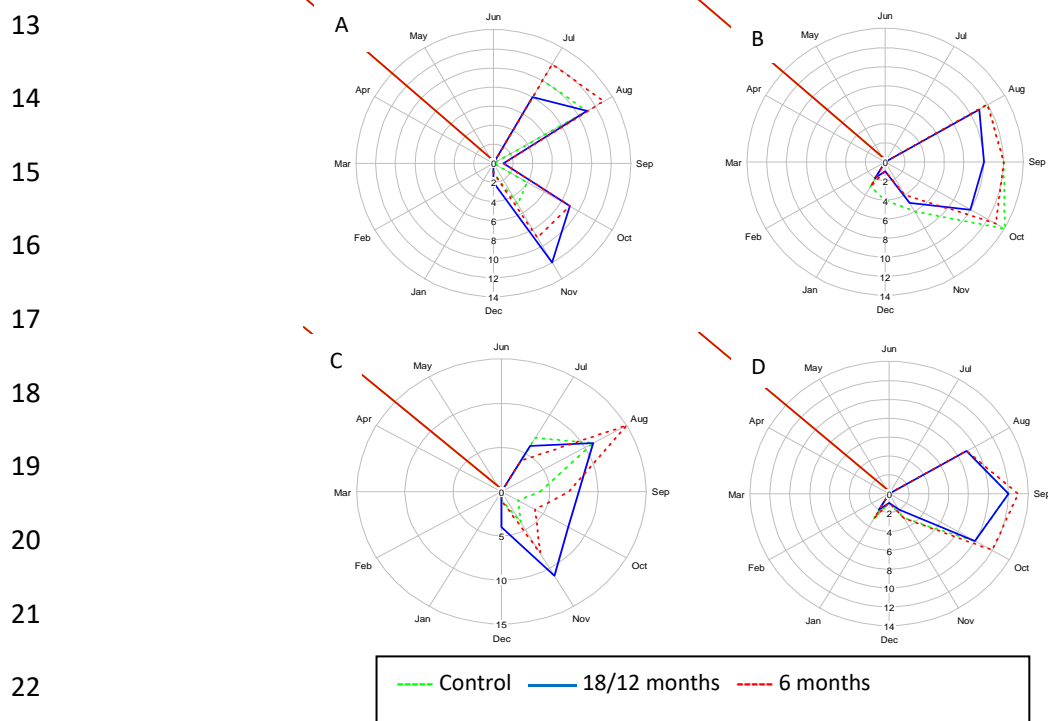
11 Since the data did not present normal distribution over time, we used the non-parametric
12 Rao's test for homogeneity (Rao) to analyze the vector direction (μ) and dispersion (CSD) of the
13 same phenophase among the different harvest levels (JAMMALAMADAKA; SENGUPTA, 2001).
14 Then, to evaluate whether there are differences in the number of trees in each phenophase between
15 treatments we use the Watson (U) nonparametric test for two-sample testing, which can be
16 considered as equivalent to the Mann-Whitney U test of linear data. Its null hypothesis establishes
17 that the two samples came from the same population, or from two populations having the same
18 direction (ZAR, 1999). All analyses were implemented in the R software v. 3.5.1 in R (R-
19 DEVELOPMENT CORE TEAM., 2012) using the 'circular' package (LUND et al., 2017) and rose
20 diagrams of the number of trees per treatment showing the phenophases (activity index) were
21 implemented on the same environment, using the 'plotrix package' (LEMON et al., 2019).

22

1 3. Results

2 3.1 Phenophases occurrence and duration

3 *C. pubiflora* exhibited phenological events with marked seasonality (Figs. 2, 3, 4)
 4 demonstrated by the absence of normality (Watson test; $P < 0.01$) and uniformity (Kuiper test;
 5 $P < 0.01$), in both study sites and in all treatments (Tables 1, 2). All phenophases started one month
 6 earlier at TRF (Figs. 1, 2, 3). Reproductive phenophases began in July, still in the rainy season,
 7 remaining until March, and therefore are more concentrated within the dry season (Figs. 2, 3, 4).
 8 Buds and anthesis were observed mainly between August and September (Fig. 2, Table 1), while
 9 the appearance of fruits until their maturation occurred during a more extended period, mainly
 10 between September and December (Fig. 3, Table 2). Fruit abortion occurred mainly in October,
 11 and seed dispersal was observed mainly in November to January, varying according to the forest
 12 type and treatment (Fig. 4, Table 2).



23 **Fig. 2:** Rose diagrams showing the number of *Copaifera pubiflora* trees for bud (A, B) and anthesis (C, D)
 24 phenophases in TRF (A, C) and TSF (B, D) for different intervals between consecutive copaiba oleoresin harvest and
 25 control without harvesting. The rose diagrams summarize data from 2 yr of observations.

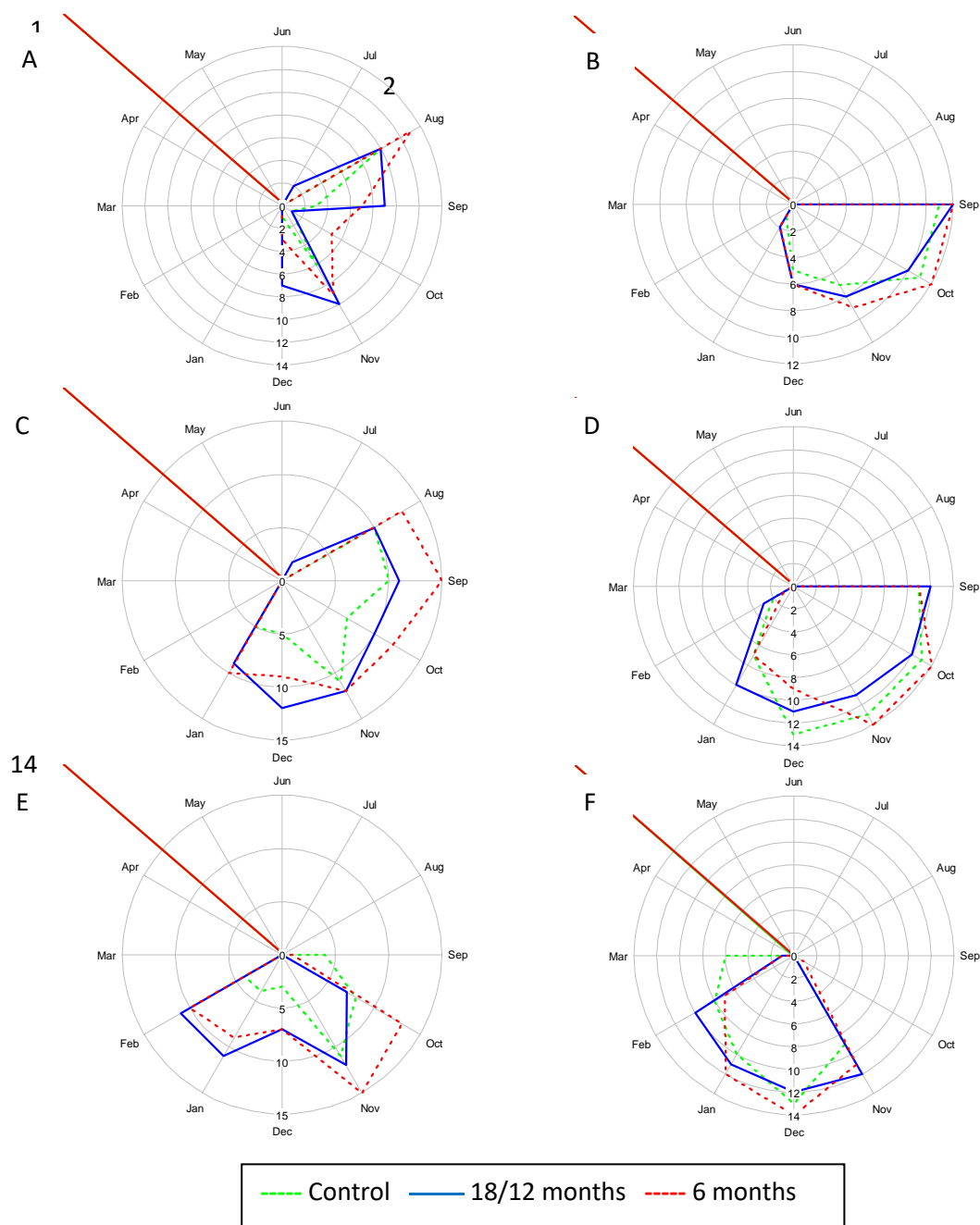


Fig. 3: Rose diagram showing the number of *Copaifera pubiflora* trees for unripe (A, B), ripening (C, D) and ripe (E, F) fruits phenophases in TRF (A, C, E) and TSF (B, D, F) for different intervals between consecutive copaiba oleoresin harvest and control without harvesting. The rose diagrams summarize data from 2 yr of observations.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

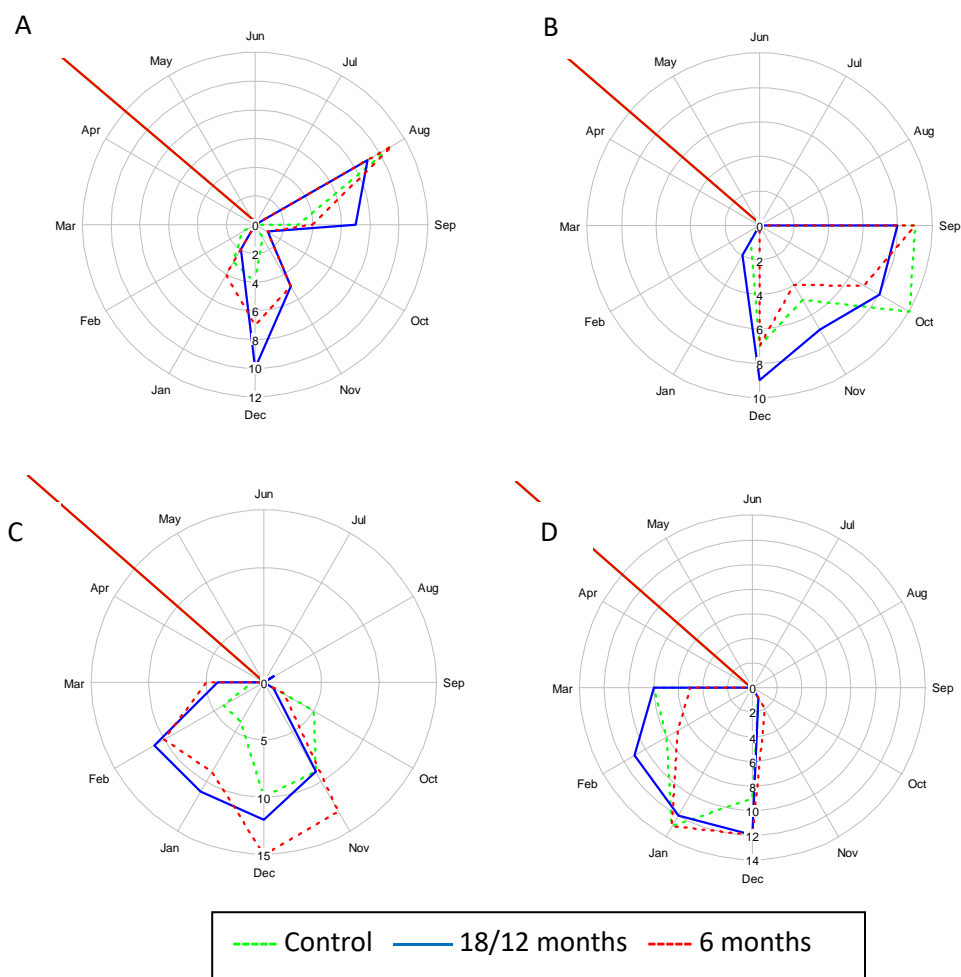


Fig. 4: Rose diagram showing the number of *Copaifera pubiflora* trees for fruit abortion (A, B) and seed dispersal (B, C) phenophases in TRF (A, C) and TSF (B, D) for different intervals between consecutive copaiba oleoresin harvest and control without harvesting. The rose diagrams summarize data from 2 yr of observations.

1 All TSF treatments exhibited a shorter phenophase duration than the same ones at TRF,
 2 expressed by the lower data dispersion and consequently, smaller r values (Tables 1, 2). Besides,
 3 all TSF treatments started with one-month time-lag (Fig. 1, 2, 3). These differences were consistent
 4 across all treatments, and may be associated with the climatic differences of these forests, mainly
 5 concerning precipitation.

6 Treatments in the same forest type had similar centrality and duration, expressed by the
 7 absence of significant differences in vector direction (VD) and data dispersion (DD) (Table 3),
 8 which indicates that the oleoresin harvest did not affect the timing and duration of reproductive
 9 events.

10

11 **TABLE 1.** Circular analyses of flower phenophases of two *Copaifera pubiflora* Benth. populations submitted to
 12 different oleoresin harvesting intervals treatments and control without harvesting in Roraima, Brazil.

	TRF			TSF		
	Control	18 months	6 months	Control	12 months	6 months
Buds						
$\mu \pm$ CSD	221.56 \pm 48.71	248.96 \pm 51.59	233.28 \pm 49.97	259.56 \pm 43.52	252.46 \pm 40.43	252.49 \pm 40.67
Mean month	August	September	August	September	September	September
r	0.70	0.67	0.68	0.75	0.78	0.78
Kuiper test	3.66**	4.18**	4.45**	4.49**	4.33**	4.56**
Watson test	0.40**	0.43**	0.48**	0.24**	0.21**	0.25**
Anthesis						
$\mu \pm$ CSD	223.63 \pm 43.86	251.71 \pm 48.28	237.99 \pm 42.88	253.24 \pm 41.50	249.89 \pm 38.02	253.86 \pm 40.02
Mean month	August	September	August	September	September	September
r	0.75	0.70	0.76	0.74	0.80	0.78
Kuiper test	3.53**	4.15**	4.13**	4.13**	4.30**	4.37**
Watson test	0.25**	0.25**	0.35**	0.23**	0.24**	0.25**

13 **Note:** Mean angle (μ), circular standard deviation (CSD), mean vector length (r or dispersion of data), Kuiper test
 14 (uniformity or absence of seasonality), and Watson test (normality or seasonality) for the number of trees in each
 15 treatment (Activity Index). Significant differences according Kuiper and Watson tests. $P \leq 0.01$ (**)

16

17

1 **TABLE 2.** Circular analyses of fruit phenophases of two *Copaifera pubiflora Benth.* population submitted to different
 2 harvesting intervals of oleoresin production and control treatment without harvesting in Roraima, Brazil.

	TRF			TSF		
	Control	18 months	6 months	Control	12 months	6 months
Unripe fruits						
$\mu \pm$ CDS	246.23 \pm 44.09	261.03 \pm 50.92	254.08 \pm 42.98	276.53 \pm 34.23	279.72 \pm 37.25	279.74 \pm 35.96
Mean month	September	September	September	October	October	October
<i>r</i>	0.74	0.67	0.75	0.84	0.81	0.82
Kuiper test	3.36**	3.96**	4.20**	4.41**	4.43**	4.62**
Watson test	0.34**	0.37**	0.33**	0.26**	0.26**	0.27**
Ripening fruits						
$\mu \pm$ CDS	272.05 \pm 50.18	282.71 \pm 54.55	276.20 \pm 52.51	298.12 \pm 42.96	301.05 \pm 47.36	293.40 \pm 41.27
Mean month	October	October	October	October	November	October
<i>r</i>	0.68	0.63	0.66	0.75	0.71	0.77
Kuiper test	4.15**	4.60**	5.02**	5.00**	4.84**	4.98**
Watson test	0.23**	0.25**	0.30**	0.27**	0.27**	0.27**
Ripe fruits						
$\mu \pm$ CDS	303.50 \pm 46.17	334.72 \pm 43.37	320.47 \pm 46.02	351.87 \pm 40.01	343.93 \pm 35.32	340.01 \pm 34.17
Mean month	November	December	November	December	December	December
<i>r</i>	0.72	0.75	0.72	0.78	0.83	0.84
Kuiper test	3.52**	4.74**	4.93**	4.65**	5.09**	4.93**
Watson test	0.20**	0.32**	0.37**	0.25**	0.31**	0.28**
Fruit abortion						
$\mu \pm$ CDS	253.01 \pm 69.84	275.10 \pm 56.31	273.33 \pm 61.98	281.17 \pm 36.51	290.03 \pm 38.49	279.30 \pm 36.47
Mean month	September	October	October	October	October	October
<i>r</i>	0.47	0.62	0.56	0.82	0.80	0.82
Kuiper test	2.70**	3.66**	3.41**	4.21**	4.17**	4.05**
Watson test	0.35**	0.35**	0.31**	0.25**	0.22**	0.24**
Seeds dispersion						
$\mu \pm$ CDS	324.76 \pm 40.00	350.17 \pm 42.74	343.92 \pm 42.02	351.87 \pm 34.01	8.68 \pm 34.15	0.17 \pm 33.25
Mean month	November	December	December	December	January	January
<i>r</i>	0.78	0.76	0.76	0.84	0.84	0.84
Kuiper test	3.78**	4.51**	4.74**	4.66**	4.96**	4.50**
Watson test	0.18**	0.21**	0.30**	0.27**	0.29**	0.28**

3 **Note:** Mean angle (μ), circular standard deviation (CSD), mean vector length (*r* or dispersion of data), Kuiper test
 4 (uniformity or absence of seasonality), and Watson test (normality or seasonality) for the number of trees in each
 5 treatment (Activity Index). Significant differences according Kuiper and Watson tests. $P \leq 0.01$ (**)

1
2
3
4
5
6
7

TABLE 3. Equality of Vector Direction (VD) and Data Dispersion (DD) between reproductive phenophases of *Copaifera pubiflora* Benth. trees submitted to different oleoresin harvesting intervals treatments and control without harvesting in Roraima, Brazil.

	TRF							TSF						
	Bud	Anthesis	Unripe	Ripening	Ripe	Fruit Abortion	Seed Dispersion	Bud	Anthesis	Unripe	Ripening	Ripe	Fruit Abortion	Seed Dispersion
VD	2.20	3.16	0.60	0.23	5.23	0.36	5.75	0.42	0.25	0.11	0.66	2.08	0.82	1.76
DD	0.23	1.15	3.03	0.62	0.47	2.41	0.20	0.28	0.18	0.37	1.85	1.96	0.26	0.05
df	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Note: TRF = tropical rainforest, Mucajai, RR; TSF = tropical seasonal forest, Normandia, RR. Rao's test; all values were not significant at $P < 0.05$.

1 3.2 Phenophases activity

2 No differences were observed between treatments in TSF when comparing the number of
 3 trees exhibiting the same phenophases (Table 5), probably because of the short-term since the
 4 beginning of the oleoresin harvest in this area. However, on the medium-term harvested population,
 5 on TRF, we observed an increase in the number of trees exhibiting some of the reproductive
 6 phenophases, compared with the trees that were not harvested (Table 4). Thus, in the treatment
 7 with a shorter interval between consecutive harvests, 6 months, in TSF, we observed significant
 8 differences only for the number of trees presenting anthesis and green fruits, denoting that some
 9 trees began to bloom and fruit, but did not maintain the reproductive status until fruit dispersion,
 10 aborting them early (Table 4). We also observed that a higher number of trees presented fruit
 11 abortion in both treatments than in control (Table 4).

12

13 **TABLE 4.** Watson (U) test values for comparisons on the number of *Copaifera pubiflora* Benth. trees in each
 14 phenophase between treatments with different oleoresin harvesting intervals and control without harvesting in a
 15 tropical rainforest (TRF) in Mucajai, Roraima, Brazil.

	Phenophases						
	Bud	Anthesis	Unripe	Ripening	Ripe	Fruit Abortion	Seed Dispersion
Control vs. 18 months	0.23*	0.25*	0.17	0.12	0.29**	0.31**	0.30**
Control vs. 6 months	0.18	0.27**	0.19*	0.09	0.18	0.25*	0.22*
18 months vs. 6 months	0.13	0.18	0.18	0.11	0.14	0.12	0.11

16 **Note:** Watson (U) nonparametric test for two-sample testing; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

17

18 **TABLE 5.** Watson (U) test values for comparisons on the number of *Copaifera pubiflora* Benth. trees in each
 19 phenophase between treatments with different oleoresin harvesting intervals and control without harvesting in a
 20 tropical seasonal forest (TSF) in Normandia, Roraima, Brazil.

	Phenophases						
	Bud	Anthesis	Unripe	Ripening	Ripe	Fruit Abortion	Seed Dispersion
Control vs. 18 months	0.13	0.15	0.12	0.11	0.13	0.11	0.13
Control vs. 6 months	0.15	0.16	0.13	0.12	0.15	0.10	0.13
18 months vs. 6 months	0.14	0.17	0.14	0.15	0.14	0.11	0.14

21 **Note:** Watson (U) nonparametric test for two-sample testing; all values were not significant at $P < 0.05$.

1 4. Discussion

2 Our results corroborate partially with the first hypothesis that intense oleoresin harvesting,
3 related to lower intervals between consecutive harvest, will decrease the reproductive output of the
4 exploited individuals (PETERS, 1996), since we observed higher flowering activity on both
5 harvesting treatments at tropical rainforest, but with higher fruit abortion activity. Besides, we
6 observed that the higher flowering activity, in the treatment with the longer interval between
7 harvesting, resulted in higher fruiting activity, whereas the treatment with a shorter interval
8 between consecutive harvests showed a higher activity only for unripe fruits, but not for ripening
9 and ripe fruits phenophases. We believe that there may be a relationship between oleoresin harvest
10 and flower investment, fruit filling and ripening capacity, which, depending on the harvest
11 intensity, can be favored until a certain point where competition in resource allocation impairs it.
12 Regarding the second hypothesis, that the effects of intense oleoresin harvesting would be more
13 pronounced in environments with lower resource availability (GAOUE et al., 2013; GAOUE;
14 TICKTIN, 2007; SIEBERT, 2000; TICKTIN; NANTEL, 2004), we expected to register the more
15 pronounced effect of harvesting on the tropical seasonal forest (TSF), due to higher environmental
16 constraints. Though, no differences were observed between treatments, when comparing the
17 number of trees exhibiting the same phenophase, probably because the trees had never been
18 harvested and the oleoresin collection started recently. We believe that there is a confounding factor
19 that is the duration of the oleoresin harvest, so we pinpoint to the need for long-term monitoring.

20 There is a lack of studies that have addressed the impact of harvesting wood exudates alone
21 on the reproductive output of harvest trees, and few studies have addressed the effect of bark
22 harvesting in some cases associated with tapping exudates (BRITES; MORSELLO, 2016). Among
23 the few existing studies, a negative effect upon the reproductive performance have been recorded
24 for many species (BRITES; MORSELLO, 2016), but different traits are being evaluated (activity,

1 intensity, and quality of both flowers and fruits) with different frequency and duration of the impact
2 and for species with different life history.

3 Gaoue; Ticktin (2008) recorded that combined bark and foliage harvest lead to a
4 significantly smaller proportion of trees producing fruits in high harvest populations of *Khaya*
5 *senegalensis* in Benin. For the African cherry, *Prunus africana*, bark harvest led to crown die-back,
6 reducing fruit production per tree and changing the timing of fruiting on a population basis.
7 Besides, there was also an increase in the mortality of trees, especially in those submitted to bark
8 harvest with vascular cambium disruption (STEWART, 2009). While Rijkers et al. (2006)
9 observed that sexual reproduction decreased, measured as the number of inflorescences, fruits and
10 seeds, seed mass and germination, with increasing resin tapping regime both at tree level and on
11 stand level for *Boswellia papyrifera* tree on Eritrea on the Horn of Africa. There is also a record
12 that bark harvest can maintain trees at the vegetative stage, as is the case of *Cassipourea flanaganii*
13 in South Africa (COCKS; DOLD, 2004). As an opposite extreme result, it was registered as
14 medium-term effects after debarking an increase in the activity and intensity of the reproductive
15 events in *Himatanthus drasticus* in the Brazilian Cerrado (BALDAUF et al., 2014). While Silva et
16 al., (2018) observed for this same species, *H. drasticus*, a reduction in the number of reproductive
17 structures (inflorescence, buds, flower, and fruits), and reduction of fruit and seed traits (length,
18 width, and mass) in response to medium-term bark harvest.

19 As far as we know, our study and Baldauf et al. (2014) one are the only that reported a
20 higher reproductive activity in response to harvest. Baldauf et al. (2014) attributed this increase to
21 an ecophysiological effect of bark removal since it limits the translocation of photoassimilates that
22 remain available to the aerial part, being used for the formation of flowers, fruits, and meristems
23 (ROMERO; BOLKER, 2008). This practice is commonly used on several horticultural crops to
24 stimulate or regulate flowering, and improve fruit and quality, but with temporary effects (LAYNE;
25 FLORE, 1991; MATAA; TOMINAGA; KOZAKI, 1998). However, we do not believe that this

1 could explain the higher activity of blooming events in *Copaifera pubiflora* as observed in this
2 study, because its harvesting was performed with the opening of a 1.25 cm diameter hole that does
3 not impair the phloem photoassimilates translocation.

4 We believe that the highest flowering activity following oleoresin harvest is a similar
5 response to the damage caused by herbivores since an increase in the number of early flowers after
6 herbivore damage has already been reported (SCHIESTL et al., 2014; STRAUSS; JEFFREY K.
7 CONNER; LEHTILÄ, 2001). Even with the highest flowering activity, we still believe that our
8 results are in line with the hypothesis that exudates removal increases the competition for
9 photoassimilates between different plant functions, in this case between defense and reproduction
10 (PETERS, 1996; RIJKERS et al., 2006). Especially since we observed that the early flowering
11 investment does not necessarily results into reproductive success, and a higher fruit abortion was
12 observed on both harvest treatments. And since we observed that the fruit filling and ripening
13 capacity does not presented higher activity as the blooming phases in the treatment with a shorter
14 interval between harvesting, so there seems to be a relationship between harvest intensity and fruit
15 ripening. Although we point out that we evaluated only reproductive activity within *C. pubiflora*
16 populations, and reproductive performance may depend on other variables, such as the pollen
17 production and quality, number of flowers and fruits, seeds viability (SILVA et al., 2018) in order
18 to guarantee the maintenance of recruitment and genetic diversity of populations.

19

1 5. Conclusion

2 We believe that our data partially corroborate the hypothesis that exudate harvest leads to
3 competition for photoassimilates between different plant functions (PETERS, 1996; RIJKERS et
4 al., 2006), in this case specifically between defense and reproduction for *C. pubiflora*'s trees on
5 tropical rainforest. On the one hand, results in literature record an increase in early flowering
6 activity in response to photoassimilates removal caused by herbivores damage (SCHIESTL et al.,
7 2014; STRAUSS; JEFFREY K. CONNER; LEHTILÄ, 2001). Besides, the higher activity of *C.*
8 *pubiflora*'s blooming phenophases did not translate into reproductive success, with higher fruit
9 abortion activity. We observe that there seems to be a relationship between the harvesting intensity
10 (different intervals between successive collections) and fruit filling and ripening capacity. This
11 observation leads us to suppose that fruit filling and ripening capacity may be favored until a certain
12 harvest intensity, where competition in resource allocation impairs it. Thus, we recommend the
13 adoption of the most extended time intervals between successive harvestings, especially for *C.*
14 *pubiflora* on tropical rainforest, with at least 18 months, which was the largest time range evaluated
15 in this study. More studies should be done to determine the optimal oleoresin harvest interval for
16 this species in the tropical rainforest so that trees can allocate resources to defense without
17 competition among their other functions.

18 Regarding the second hypothesis, that the effects of intense oleoresin harvesting would be
19 more pronounced in environments with lower resource availability (GAOUE et al., 2013; GAOUE;
20 TICKTIN, 2007; SIEBERT, 2000; TICKTIN; NANTEL, 2004) our data did not allow us to
21 evaluate this hypothesis properly because the oleoresin harvest on *C. pubiflora*'s on tropical
22 seasonal forest had recently begun and yield per tree was insignificant. The species has a long life-
23 span, and long-term assessments may be necessary to help clarify whether the observed patterns
24 remains the same over time. The results presented here may contribute to the design of more

1 sustainable management practices for the species, which must account with harvest duration along
2 with its intensity. Regarding the management recommendations, the study indicated attention to
3 the impact of the intensity of collection on the flowering, fruit filling, and maturation, and also that
4 successive collections should be done with the greatest time range as possible, being at least 18
5 months.

6

7 **Legal Aspects**

8 The authorization the to undertake scientific studies with plant species from Brazilian
9 biodiversity was provided by the Biodiversity Information and Authorization System (SISBio)
10 under the number 36209/1 and registered on the National System of Genetic Heritage and
11 Associated Traditional Knowledge (SisGen) within the process AC67C66. The Ministry of
12 Environment of the Federal Government of Brazil manages both systems.

13

14 **Acknowledgements**

15 This work was supported by Brazilian Agricultural Research Corporation (EMBRAPA)
16 through Kamukaia III Project – “Appreciation of non-timber forest products in the Amazon” [grant
17 number SEG 12.13.07.007.00.00]. The authors want to give special thanks to our Embrapa
18 Roraima colleagues who have made this work possible: José de Anchieta Moreira da Costa,
19 Waldivino Pereira de Oliveira, Jadir Roque de Oliveira, Fernando Barreto Diógenes de Queiroz,
20 José Gilmar dos Santos Lucas, Hugo Moreira da Costa. We are also very grateful to Mrs. Vanilda
21 Oliveira and sons, owners of “Novo Destino” farm, and to Mr. Oswaldo Antônio Santana and wife
22 of the “GS” farm, who kindly authorized conducting this study on their farms. We thank Dr.
23 Anderson Ribeiro Santiago for doing the GIS treatment of the study sites map.

24

1 References

- 2 Alencar, J. da C., 1982. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne -
3 Leguminosae, na Amazônia Central. 2 - Produção de óleo-resina. *Acta Amaz.* 12, 75–89.
- 4 Andrade Júnior, M., Ferraz, I., 2000. Eventos fenológicos de *Copaíba* (*Copaifera officinalis* L. -
5 Caesalpiniaceae) em Mata de galeria do Rio Branco, Boa Vista/Roraima, Brasil: uma primeira
6 aproximação. *Acta Amaz.* 30, 523–523.
- 7 Arrhenius, S.P., Foster, C.E., Edmonds, C.G., Langenheim, J.H., 1983. Sesquiterpenes in leaf pocket
8 resins of *Copaifera* species. *Phytochemistry* 22, 471–472. [https://doi.org/10.1016/0031-](https://doi.org/10.1016/0031-9422(83)83026-X)
9 [9422\(83\)83026-X](https://doi.org/10.1016/0031-9422(83)83026-X)
- 10 Baldauf, C., da Silva, A.S., Sfair, J.C., Ferreira, R., dos Santos, F.A.M., 2014. Harvesting Increases
11 Reproductive Activity in *Himatanthus drasticus* (Mart.) Plumel (Apocynaceae), a Non-Timber Forest
12 Product of the Brazilian Savanna. *Biotropica* 46, 341–349. <https://doi.org/10.1111/btp.12109>
- 13 Barbosa, R.I., 1997. Distribuição das chuvas em Roraima, in: Barbosa, R.I., Ferreira, E.J.G., Castellón,
14 E.G. (Eds.), *Homem, Ambiente e Ecologia No Estado de Roraima*. INPA, Manaus, AM, pp. 325–
15 335.
- 16 Bitariho, R., McNeilage, A., Babaasa, D., Barigyira, R., 2006. Plant harvest impacts and sustainability in
17 Bwindi Impenetrable National Park, S.W. Uganda. *Afr. J. Ecol.* 44, 14–21.
18 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2006.00597.x>
- 19 Brites, A.D., Morsello, C., 2016. Efeitos ecológicos da exploração de produtos florestais não madeireiros:
20 uma revisão sistemática. *Desenvolv. e Meio Ambient.* 36, 55–72.
21 <https://doi.org/10.5380/dma.v36i0.43924>
- 22 Cocks, M., Dold, T., 2004. The informal trade of *Cassipourea flanaganii* as a cosmetic in South Africa, in:
23 Sunderland, T., Ndoye, O. (Eds.), *Forest Products, Livelihoods and Conservation: Case Studies of*
24 *Non-Timber Forest Products Systems*. CIFOR, Jakarta, Indonesia, pp. 73–90.
- 25 Costa, J.A.S., 2019. *Copaifera* in Flora do Brasil 2020 em construção. [WWW Document]. *Jard. Botânico*
26 *do Rio Janeiro*. URL <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB22895> (accessed
27 5.25.19).
- 28 Costa, P., Tonini, H., Kaminski, P.E., Turcatel, R., Schwengber, L.A.M., 2007. Estrutura de uma
29 população de *Copaifera pubiflora* Benth. em área de floresta de transição em Roraima, in: VIII
30 Congresso de Ecologia Do Brasil. Sociedade de Ecologia do Brasil, Caxambu, MG, p. 3.
- 31 CPRM-Serviço Geológico do Brasil, 2002. Mapa de reconhecimento de solos 1:500.000 - Projeto de
32 Zoneamento Ecológico-Econômico da região Central do Estado de Roraima.
- 33 Cunningham, A.B., Mbenkum, F.T., 1993. Sustainability of Harvesting *Prunus africana* Bark in
34 Cameroon: a. *Med. Plant Int. Trade. People Plants Work. Pap.* 2, 1–28.
- 35 Da Silva, W.G., Cortesi, N., Fusari, P., 2010. *Copaiba* oleoresin: Evaluation of the presence of polycyclic
36 aromatic hydrocarbons (PAHs). *Brazilian J. Pharm. Sci.* 46, 597–602.
- 37 Dannon, E.A., Tamò, M., Van Huis, A., Dicke, M., 2010. Effects of Volatiles from *Maruca vitrata* Larvae
38 and Caterpillar-Infested Flowers of Their Host Plant *Vigna unguiculata* on the Foraging Behavior of
39 the Parasitoid *Apanteles taragamae*. *J. Chem. Ecol.* 36, 1083–1091. [https://doi.org/10.1007/s10886-](https://doi.org/10.1007/s10886-010-9859-2)
40 [010-9859-2](https://doi.org/10.1007/s10886-010-9859-2)
- 41 European Patent Office., 2019. Espacenet: Patent search. “copaiba”. 53 results found in the Worldwide
42 database for: txt = copaiba using Smart search [WWW Document]. URL

- 1 [https://worldwide.espacenet.com/searchResults?ST=singleline&locale=en_EP&submitted=true&DB=](https://worldwide.espacenet.com/searchResults?ST=singleline&locale=en_EP&submitted=true&DB=&query=copaiba&Submit=Search)
2 [=&query=copaiba&Submit=Search](https://worldwide.espacenet.com/searchResults?ST=singleline&locale=en_EP&submitted=true&DB=&query=copaiba&Submit=Search) (accessed 2.10.19).
- 3 Gaoue, O.G., Horvitz, C.C., Ticktin, T., Steiner, U.K., Tuljapurkar, S., 2013. Defoliation and bark
4 harvesting affect life-history traits of a tropical tree. *J. Ecol.* 101, 1563–1571.
5 <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12140>
- 6 Gaoue, O.G., Ticktin, T., 2008. Impacts of bark and foliage harvest on *Khaya senegalensis* (Meliaceae)
7 reproductive performance in Benin. *J. Appl. Ecol.* 45, 34–40. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01381.x)
8 [2664.2007.01381.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01381.x)
- 9 Gaoue, O.G., Ticktin, T., 2007. Patterns of harvesting foliage and bark from the multipurpose tree *Khaya*
10 *senegalensis* in Benin: Variation across ecological regions and its impacts on population structure.
11 *Biol. Conserv.* 137, 424–436. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.02.020>
- 12 Homma, A.K.O., 2005. O extrativismo do óleo essencial de pau-rosa na Amazônia, in: IXLIII
13 CONGRESSO DA SOBER. Sociedade Brasileira de Economia e Sociologia Rural, Ribeirão Preto,
14 SP, p. 18p.
- 15 IBGE, 2014. Produção vegetal e da Silvicultura 29.
- 16 Instituto Nacional de Propriedade Industrial, 2019. Consulta à Base de Dados do INPI. Base Patentes.
17 Todas as palavras: “COPAIBA no Título”. 18 processos. [WWW Document]. URL
18 <https://gru.inpi.gov.br/pePI/servlet/PatenteServletController> (accessed 2.10.19).
- 19 Jammalamadaka, S.R., Sengupta, A., 2001. Topics in circular statistics. World Scientific Publishing Co,
20 Singapore, Singapore.
- 21 Kessler, A., Halitschke, R., 2009. Testing the potential for conflicting selection on floral chemical traits by
22 pollinators and herbivores: Predictions and case study. *Funct. Ecol.* 23, 901–912.
23 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01639.x>
- 24 Klauberg, C., Silva, C.A., Lima, M.P., 2016. Panorama mundial sobre publicações técnico- científicas
25 abordando produtos florestais não madeireiros nas duas últimas décadas. *Adv. For. Sci.* 3, 29–37.
- 26 Langenheim, J.H., 2003. Plant Resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany. Timber Press,
27 Portland, Oregon.
- 28 Langenheim, J.H., 1990. Plant Resins. *Am. Sci.* 78, 16–24.
- 29 Langenheim, J.H., Arrhenius, S.P., Nascimento, J., 1981. Relationship of light intensity to leaf resin
30 composition and yield in the tropical leguminous genera *Hymenaea* and *Copaifera*. *Biochem. Syst.*
31 *Ecol.* 9, 27–37. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(81\)90056-9](https://doi.org/10.1016/0305-1978(81)90056-9)
- 32 Langenheim, J.H., Hall, G.D., 1983. Sesquiterpene Deterrence of a Leaf-Tying Lepidopteran, *Stenoma*
33 *ferrocanelia*, on *Hymenaea stigonocarpa* in Central Brazil. *Biochem. Syst. Ecol.* 11, 29–36.
34 [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(83\)90026-1](https://doi.org/10.1016/0305-1978(83)90026-1)
- 35 Layne, D.R., Flore, J.A., 1991. Response of Young, Fruiting Sour Cherry Trees to One-time Trunk Injury
36 at Harvest Date. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 116, 851–855. <https://doi.org/10.21273/jashs.116.5.851>
- 37 Leandro, L.M., Vargas, F.D.S., Cristina, P., Barbosa, S., Kelly, J., Neves, O., Alexsandro, J., Veiga-junior,
38 V.F., 2012. Chemistry and Biological Activities of Terpenoids from *Copaiba* (*Copaifera* spp.)
39 Oleoresins. *MOLECULES* 17, 3866–3889. <https://doi.org/10.3390/molecules17043866>
- 40 LEITE, A., ALECHANDRE, A RIGAMONTE-AZEVEDO, C., CAMPOS, C.A., OLIVEIRA, A., 2001.
41 Recomendações para o manejo sustentável do óleo de copaiba. UFAC/SEFE, Rio Branco, AC.

- 1 Lemon, J., Bolker, B., Oom, S., Klein, E., Rowlingson, B., Wickham, H., Tyagi, A., Eterradosi, O.,
2 Grothendieck, G., Toews, M., Kane, J., Turner, R., Witthoft, C., Stander, J., Petzoldt, T., Duursma,
3 R., Biancotto, E., Levy, O., Dutang, C., Solymos, P., Engelmann, R., Hecker, M., Steinbeck, F.,
4 Borchers, H., Singmann, H., Toal, T., Ogle, D., Baral, D., Groemping, U., 2019. Package ‘plotrix.’
- 5 Lund, U., Agostinelli, C., Arai, H., Gagliardi, A., Portugues, E.G., Giunchi, D., Irisson, J.-O., Pocernich,
6 M., Rotolo, F., 2017. Package ‘circular.’
- 7 Luz, F.J.F., 2007. Plantas medicinais de uso popular em Boa Vista, Roraima, Brasil. *Hortic. Bras.* 19, 88–
8 96. <https://doi.org/10.1590/s0102-05362001000100019>
- 9 Martins-da-Silva, R.C.V., 2006. Taxonomia das espécies de *Copaifera* L. (Leguminosae-
10 Caesalpinioideae) ocorrentes na Amazônia brasileira. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- 11 Martins-da-Silva, R.C. V., Pereira, J.F., Lima, H.C. De, 2008. O gênero *Copaifera* (Leguminosae –
12 Caesalpinioideae) na Amazônia brasileira. *Rodriguésia* 59, 455–476.
- 13 Martins, K., Fonseca, F., Bentes, M.P. de M., Patricia, C., 2017. Coleta e monitoramento da produção de
14 oleoresina de copaifbas, in: WADT, L.H. de O., SANTOS, L.M.H., BENTES, M.P. de M.,
15 OLIVEIRA, V.B. V. (Eds.), *Produtos Florestais Não Madeireiros: Guia Metodológico Da Rede*
16 *Kamukaia*. Embrapa, Brasília, DF, pp. 119–123.
- 17 Martins, K., Herrero-Jáuregui, C., Costa, P., Tonini, H., Bentes-Gama, M. de M., Vieira, A.H., Wadt,
18 L.H.D.O., 2013. Interspecific differences in the oleoresin production of *Copaifera* L. (Fabaceae) in
19 the Amazon rainforest. *Ann. For. Sci.* 70, 319–328. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0254-8>
- 20 Mataa, M., Tominaga, S., Kozaki, I., 1998. The effect of time of girdling on carbohydrate contents and
21 fruiting in Ponkan mandarin (*Citrus reticulata* Blanco). *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 73, 203–211.
22 [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00086-7](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00086-7)
- 23 Medeiros, R. da S., Vieira, G., 2008. Sustainability of extraction and production of copaiba (*Copaifera*
24 *multijuga* Hayne) oleoresin in Manaus, AM, Brazil. *For. Ecol. Manage.* 256, 282–288.
25 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.041>
- 26 Medeiros, R. da S., Vieira, G., Almeida, D.R.A. de, Tomazello Fo, M., 2018. New information for
27 managing *Copaifera multijuga* Hayne for oleoresin yield. *For. Ecol. Manage.* 414, 85–98.
28 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.009>
- 29 Milani, J.F., Rocha, J.F., de Pádua Teixeira, S., 2012. Oleoresin glands in copaiba (*Copaifera trapezifolia*
30 Hayne: Leguminosae), a Brazilian rainforest tree. *Trees - Struct. Funct.* 26, 769–775.
31 <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0642-y>
- 32 Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Traveset, A., 2019. A meta-analysis of herbivore
33 effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecs.2707>
- 34 Mourão-Jr., M., Moura-Neto, M.A. de, Bendahan, A.B., Xaud, M.R., Xaud, H.A.M., 2006. Probabilidade
35 de Precipitação Pluvial Mensal no Campo Experimental Serra da Prata, Mucajaí – Roraima (1993-
36 2005) (No. 06), *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento*. Boa Vista.
- 37 Mourão-Jr., M., Xaud, M.R., Xaud, H.A.M., Moura-Neto, M.A. de, Arco-Verde, M.F., Pereira, P.R.V. da
38 S., Tonini, H., 2003. Precipitação pluviométrica em áreas de transição savana-mata de Roraima:
39 campos experimentais Serra da Prata e Confiança (No. 17), *Comunicado Técnico*. Boa Vista, RR.
- 40 Nacoulma, B.M.I., Lykke, A.M., Traoré, S., Sinsin, B., Thiombiano, A., 2017. Impact of bark and foliage
41 harvesting on fruit production of the multipurpose tree *Azelia africana* in Burkina Faso (West
42 Africa). *Agrofor. Syst.* 91, 565–576. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9960-9>

- 1 Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate
2 classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11, 1633–1644.
- 3 Peters, C.M., 1996. *The Ecology and Management of Non-Timber Forest Resources*, World Bank. ed.
4 Washington, DC.
- 5 PINTO, A.A. da C., MADURO, C.B., 2015. Produtos e subprodutos da medicina popular comercializados
6 na cidade de Boa Vista, Roraima. *Acta Amaz.* 33, 281–290. [https://doi.org/10.1590/1809-](https://doi.org/10.1590/1809-4392200332290)
7 [4392200332290](https://doi.org/10.1590/1809-4392200332290)
- 8 Plowden, C., 2004. The Ethnobotany of Copaiba (*Copaifera*) Oleoresin in the Amazon. *Econ. Bot.* 58,
9 729–733.
- 10 Plowden, C., 2003. PRODUCTION ECOLOGY OF COPAÍBA (*COPAIFERA* SPP.) OLEORESIN IN
11 THE EASTERN BRAZILIAN AMAZON. *Econ. Bot.* 57, 491–501.
- 12 R-Development Core Team., 2012. R: A language & environment for statistical computing [WWW
13 Document]. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria. URL <http://www.r-project.org/>
- 14 Ramirez, N., 1994. Historia de vida de *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae, Caesalpinioideae) en los
15 altos llanos centrales venezolanos. *Trib. del Investig.* 1, 69–75.
- 16 Ramirez, N., Arroyo, M.K., 1990. Estructura Poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae ;
17 Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Biotropica* 22, 124–132.
- 18 Ribeiro, R.V., Costa Bieski, I.G., Balogun, S.O., de Oliveira Martins, D.T., 2017. Ethnobotanical study of
19 medicinal plants used by Ribeirinhos in the North Araguaia microregion, Mato Grosso, Brazil. *J.*
20 *Ethnopharmacol.* 205, 69–102. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2017.04.023>
- 21 RIGAMONTE-AZEVEDO, O.C., WADT, P.G.S.W., WADT, L.H. de O.W., 2006. Potencial de produção
22 de óleo-resina de copaíba (*Copaifera* spp.) de populações naturais do sudoeste da Amazônia. *Rev.*
23 *Árvore* 30, 583–591.
- 24 Rijkers, T., Ogbazghi, W., Wessel, M., Bongers, F., 2006. The effect of tapping for frankincense on sexual
25 reproduction in *Boswellia papyrifera*. *J. Appl. Ecol.* 43, 1188–1195. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01215.x)
26 [2664.2006.01215.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01215.x)
- 27 Rodrigues, T.M., Machado, S.R., 2009. Developmental and structural features of secretory canals in root
28 and shoot wood of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae). *TREES-*
29 *STRUCTURE Funct.* 23, 1013–1018. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0343-y>
- 30 Romero, C., Bolker, B.M., 2008. Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem
31 damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Can. J. For. Res.* 38, 611–618.
32 <https://doi.org/10.1139/x07-205>
- 33 Rusman, Q., Lucas-Barbosa, D., Poelman, E.H., Dicke, M., 2019. Ecology of Plastic Flowers. *Trends*
34 *Plant Sci.* in press, 16. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.04.007>
- 35 Santos, H.G., Jacomine, P.K.T., Anjos, L.H.C., Oliveira, V.Á., Lumbreras, J.F., Coelho, M.R., Almeida,
36 J.A., Araújo-Filho, J.C., Oliveira, J.B., Cunha, T.J.F., 2018. Brazilian Soil Classification System, 5.
37 ed., re. ed. Embrapa, Brasília, DF.
- 38 Schiestl, F.P., Johnson, S.D., 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends Ecol. Evol.* 28,
39 307–315. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.019>
- 40 Schiestl, F.P., Kirk, H., Bigler, L., Cozzolino, S., Desurmont, G.A., 2014. Herbivory and floral signaling:
41 phenotypic plasticity and trade-offs between reproduction and indirect defense. *New Phytol.* 203,
42 257–266.

- 1 Schumann, K., Wittig, R., Thiombiano, A., Becker, U., Hahn, K., 2010. Impact of land-use type and bark-
2 and leaf-harvesting on population structure and fruit production of the baobab tree (*Adansonia*
3 *digitata* L.) in a semi-arid savanna, West Africa. *For. Ecol. Manage.* 260, 2035–2044.
4 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.009>
- 5 Siebert, S.F., 2000. Abundance and growth of *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Palmae) in response to
6 light and ramet harvesting in five forest sites in Belize. *For. Ecol. Manage.* 137, 83–90.
7 [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00316-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00316-3)
- 8 Silva, J.B. da, Silva, L.B. da, Albuquerque, U.P., Castro, C.C., 2018. Bark and latex harvesting short-term
9 impact on native tree species reproduction. *Environ. Monit. Assess.* 190.
10 <https://doi.org/10.1007/s10661-018-7081-9>
- 11 Stas, S.M., Langbroek, E.M., Bitariho, R., Sheil, D., Zuidema, P.A., 2016. Matrix population models
12 indicate that bark harvest of two medicinal plants in Uganda’s Bwindi Impenetrable National Park is
13 sustainable. *Afr. J. Ecol.* 55, 30–36. <https://doi.org/10.1111/aje.12309>
- 14 Stewart, K., 2009. Effects of bark harvest and other human activity on populations of the African cherry
15 (*Prunus africana*) on Mount Oku, Cameroon. *For. Ecol. Manage.* 258, 1121–1128.
16 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.039>
- 17 Strauss, S.Y., Jeffrey K. Conner, Lehtilä, K.P., 2001. Effects of Foliar Herbivory by Insects on the Fitness
18 of *Raphanus raphanistrum*: Damage Can Increase Male Fitness. *Am. Nat.* 158, 496–504.
19 <https://doi.org/10.2307/3079291>
- 20 Swain, T., 1977. Secondary Compounds as Protective Agents. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28, 479–501.
21 <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.002403>
- 22 Synnott, T.J., 1979. A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests (No. 14), Tropical
23 Forestry Papers. Oxford, UK.
- 24 Tadesse, W., Desalegn, G., Alia, R., 2014. Natural gum and resin bearing species of Ethiopia and their
25 potential applications. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.* 16, 211.
26 <https://doi.org/10.5424/srf/2007163-01010>
- 27 The United States Patent And Trademark Office, 2019. Results of Search in US Patent Collection db for:
28 copaiiba: 312 patents. [WWW Document]. URL <http://patft.uspto.gov/netacgi/nph-Parser?Sect1=PTO2&Sect2=HITOFF&p=1&u=%2Fnetacgi%2FPTO%2Fsearch-bool.html&r=0&f=S&l=50&TERM1=copaiiba&FIELD1=&co1=AND&TERM2=&FIELD2=&d=PTXT> (accessed 2.10.19).
- 32 Ticktin, T., 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *J. Appl. Ecol.* 41,
33 11–21.
- 34 Ticktin, T., Nantel, P., 2004. Dynamics of harvested populations of the tropical understory herb *Aechmea*
35 *magdalenae* in old-growth versus secondary forests. *Biol. Conserv.* 120, 461–470.
36 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.019>
- 37 Varghese, A., 2014. ECOLOGY, IMPACT AND TRADITIONAL KNOWLEDGE OF RESIN
38 HARVEST ON THE WILD DAMMER TREE-CANARIUM STRICTUM ROXB. IN THE
39 NILGIRI BIOSPHERE RESERVE, WESTERN GHATS, INDIA. University of Hawaii at Manoa.
- 40 Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson,
41 N.G., Wiemann, M.C., Chave, J., 2009. Global Wood Density Database. Dryad Identifier.
42 <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.
- 43 Zar, J.H., 1999. Bioestatistical analysis, 4th ed. ed. Prentice-Hall, New Jersey.

CAPÍTULO III

Publicado como Capítulo do Livro:

“Produtos Florestais Não Madeireiros: guia metodológico da Rede Kamukaia”

**CAPÍTULO III - COLETA E MONITORAMENTO DA PRODUÇÃO DE
OLEORRESINA DE COPAÍBAS.**

MARTINS, K.; FONSECA, F. L. da; BENTES, M. P. de M.; COSTA, P. da. Coleta e monitoramento da produção de oleorresina de copaíbas. In: WADT, L. H. de O.; SANTOS, L. M. H.; BENTES, M. P. de M.; OLIVEIRA, V. B. V. (Ed.). Produtos Florestais Não Madeireiros: guia metodológico da Rede Kamukaia. Brasília, DF: Embrapa, 2017. p. 119-123.

Porto Velho/2019

1 1. Introdução

2

3 O gênero *Copaifera* L. pertence à família Fabaceae, subfamília Caesalpinioideae e é
4 formado por 38 espécies e 11 variedades, 33 espécies são encontradas na região tropical da América
5 Latina, quatro na África Ocidental e uma na Malásia (COSTA, 2007). Atualmente considera-se
6 que 24 espécies e 9 variedades ocorrem no Brasil, sendo 19 dessas espécies endêmicas (COSTA,
7 2007; MARTINS-DA-SILVA et al., 2008).

8 Nove espécies de *Copaifera* ocorrem na Floresta Amazônica, a saber, *C. duckei*, *C.*
9 *glycyarpa*, *C. guyanensis*, *C. Martii var. martii*, *C. multijuga*, *C. paupera*, *C. piresii*, *C. pubiflora*
10 e *C. reticulata*. Três dessas espécies, *C. guyanensis*, *C. paupera* e *C. pubiflora*, ocorrem também
11 em outros países amazônicos, sendo as seis restantes endêmicas do Brasil. A identificação botânica
12 das espécies amazônicas é difícil, sendo realizada, na maioria das vezes, segundo características
13 das flores. As características dos frutos são de igual importância, mas estes são dificilmente
14 encontrados em coleções botânicas (PIO CORRÊA, 1984; VEIGA JUNIOR; PINTO, 2002). Na
15 década de 2000, foi publicada uma chave de identificação botânica das espécies amazônicas, que
16 usa como critérios de identificações características de suas folhas, flores e frutos (MARTINS-DA-
17 SILVA et al., 2008).

18 As espécies desse gênero são conhecidas popularmente como copaíba, copaibeira ou
19 pau d'óleo. O óleo de copaíba, designado como oleorresina, é um dos produtos florestais não
20 madeireiros de uso medicinal mais conhecido e utilizado na Amazônia, principalmente para o
21 tratamento de inflamações, sendo que não há substituto para essa finalidade (SHANLEY et al.,
22 2005). Esse produto é extraído do tronco de diversas espécies arbóreas do gênero *Copaifera* L. e é
23 utilizado tanto por comunidades locais da Amazônia, como comercializado no mercado nacional e
24 exportado para diversos países. Além da utilização medicinal, o oleorresina de copaíba tem sido
25 utilizado também na elaboração de produtos cosméticos (VEIGA JUNIOR; PINTO, 2002), sendo
26 considerado parte da cesta de produtos da sociobiodiversidade que compõe a renda das famílias
27 extrativistas da Amazônia.

28 Na Amazônia, há várias instituições atuando com as comunidades extrativistas para
29 implementar a produção de oleorresina de copaíba em sistemas de manejo de uso múltiplo; no
30 entanto, questões relativas à produtividade e às diferenças entre espécies ainda permanecem sem
31 respostas. O principal entrave da produção sustentável do oleorresina de copaíba é o fornecimento
32 continuado do produto, já que se observa grande variação na quantidade e qualidade do óleo
33 produzido pelas árvores. Ainda é necessário compreender os fatores que interferem na produção

1 de oleorresina e nas características físicas e químicas do oleorresina extraído das espécies
2 ocorrentes em diferentes regiões. O número elevado de espécies, a sobreposição na distribuição
3 geográfica de algumas delas e a dificuldade da correta identificação botânica ainda constituem
4 entraves para a realização de pesquisas sobre o potencial produtivo das espécies.

5 O oleorresina de copaíba pode ser encontrado em todas as partes da planta, mas
6 acumula-se em grandes quantidades no tronco da árvore, já que fica armazenado em canais
7 secretores longitudinais concêntricos distribuídos em faixas de parênquima do lenho. Os canais
8 secretores se interligam por anastomose, formando uma rede de comunicações (MARTINS-DA-
9 SILVA, 2006). Os extrativistas acreditam que haja uma bolsa ou fenda no tronco de algumas
10 árvores, que ocasiona o acúmulo de oleorresina, entretanto isso ainda não foi comprovado por
11 estudos anatômicos.

12 Duas variáveis principais devem ser consideradas ao avaliar o potencial produtivo de
13 oleorresina:

- 14 • A proporção de árvores efetivamente produtivas na área explorada, já que muitas
15 árvores potencialmente produtoras não produzem oleorresina.
- 16 • O volume de oleorresina obtido em um determinado período de tempo após a
17 abertura do furo na árvore.

18 Por meio de informações sobre a proporção de árvores produtivas e o volume médio
19 de oleorresina por árvore produtiva de uma espécie ou de uma região, é possível estimar o
20 rendimento de uma determinada área de floresta. No entanto, é comum observar uma ampla
21 variação no potencial produtivo das árvores, já que muitas não produzem oleorresina, e outras
22 chegam a produzir de 20 L a 30 L em uma única coleta. Os trabalhos já realizados indicam que há
23 diferenças entre as espécies com relação ao potencial produtivo, entretanto as estimativas diferem
24 muito entre os autores, de 0,23 L (PLOWDEN 2003) a 3,1 L (MARTINS et al., 2008) por árvore.
25 Muito dessa variação deve-se não somente à variação natural, mas também ao número de árvores
26 amostradas e às estratégias de amostragem e coleta, o que dificulta a comparação entre os estudos
27 e a definição de indicadores de exploração que sejam consistentes para uma dada espécie ou região.

28 Indicadores consistentes somente serão possíveis com a realização de estudos que
29 utilizem um número elevado de árvores em uma ampla área de ocorrência. Infelizmente, estudos
30 amplos de produção de oleorresina de copaíba são raros, em razão da baixa densidade populacional
31 da espécie, o que dificulta o acesso a um grande número de árvores. Poucos trabalhos que avaliaram
32 um número elevado de árvores foram publicados até o presente (Klauberg et al., 2014; Martins et

1 al., 2008, 2013; Newton et al., 2011; Rigamonte-Azevedo et al., 2006). Os dois trabalhos com maior
2 tamanho amostral foram feitos com a espécie *C. paupera* no estado do Acre. Rigamonte-Azevedo
3 et al. (2006) avaliaram 388 indivíduos nos municípios de Tarauacá e Xapuri e Martins et al. (2008)
4 estudaram 246 indivíduos nos municípios de Acrelândia, Brasiléia e Capixaba. Ambos os trabalhos
5 indicaram que entre 28 e 29% das árvores sadias com diâmetro à altura do peito (DAP) > 35 cm
6 produzem oleorresina e que o volume médio por árvore produtiva foi cerca de 3,10 L por árvore
7 em Martins et al. (2008) e 2,92 L por árvore em Rigamonte-Azevedo et al. (2006). Estudos
8 posteriores indicaram diferenças entre as espécies, tanto na proporção de árvores produtivas, como
9 no volume médio de óleo produzido (Martins et al., 2013; Newton et al., 2011).

10 Os trabalhos já publicados sobre produção de oleorresina de copaíba indicam que o
11 efeito de variáveis ambientais como relevo, tipo de solo, ambiente florestal e época de coleta
12 (estação seca ou chuvosa) tem se mostrado variável na produtividade. Embora alguns estudos
13 tenham mostrado que o diâmetro da árvore influencia no volume de oleorresina produzido, de
14 forma que árvores com diâmetros intermediários (55 cm a 60 cm de DAP) produzem maior
15 quantidade (HERRERO-JÁUREGUI, 2009; PLOWDEN, 2003; SILVA-MEDEIROS; VIEIRA,
16 2008), há outros estudos em que o DAP não foi significativo para a produção de oleorresina
17 (ALENCAR, 1982; FERREIRA; BRAZ, 1999; MARTINS et al., 2008; NEWTON et al., 2011;
18 RIGAMONTE-AZEVEDO et al., 2006). Esses resultados mostram que, apesar do diâmetro ser
19 uma variável importante, não é a única que determina a produção. Outra característica da árvore
20 que parece influenciar negativamente a produção de oleorresina é a presença de ocos, como
21 constatado por Herrero-Jáuregui (2009), Klauberg et al. (2014), Newton et al. (2011), Plowden
22 (2003), Rigamonte-Azevedo et al., (2006) e Silva-Medeiros e Vieira (2008).

23 As estimativas de produção podem variar ainda em relação ao tipo de manejo para a
24 retirada do oleorresina e do período entre extrações consecutivas. A reextração em uma mesma
25 árvore também deve ser considerada quando se planeja produzir oleorresina de copaíba. Extrações
26 feitas em intervalos semestrais apresentaram resultados variáveis, havendo casos em que as
27 quantidades de oleorresina extraído foram maiores na segunda extração, com declínio da produção
28 na terceira coleta (ALENCAR, 1982). No entanto, os relatos mais frequentes são aqueles em que
29 há queda na produção já na segunda extração ou que é possível extrair apenas na primeira visita
30 (HERRERO-JÁUREGUI, 2009; Klauberg et al., 2014; MARTINS et al., 2008, 2013; PLOWDEN,
31 2003; RIGAMONTE-AZEVEDO et al., 2006; SILVA-MEDEIROS; VIEIRA, 2008). Em *C.*
32 *multijuga*, Silva-Medeiros e Vieira (2008) constataram que embora árvores com diâmetros maiores
33 que 40 cm produzam mais na primeira coleta do que árvores entre 30 e 40 cm de diâmetro, a queda

1 no volume de oleorresina produzido em uma segunda extração foi maior nas árvores com maiores
2 diâmetros. Ou seja, as árvores menores exibiram maior continuidade na produção de oleorresina.

3

4

5 **2. Métodos de campo**

6

7 2.1 Amostragem

8 Em razão da grande variação de produção entre árvores, recomenda-se selecionar no
9 mínimo 50 árvores com DAP mínimo de 30 a 40 cm e que, preferencialmente, nunca tenham sido
10 exploradas. Todas as árvores amostradas devem ser georreferenciadas e plaqueteadas em campo.

11

12 2.2 Coleta de dados

13 Após a seleção das árvores, obter em campo os seguintes dados: DAP, altura total e
14 altura do primeiro galho, forma e posição da copa, fenofase (com flores, frutos ou troca de folhas),
15 presença de ocos, cupins e infestação por lianas no tronco e na copa. Identificar em nível de espécie,
16 quando possível, e coletar material botânico para depósito em herbário. Identificar de acordo com
17 a tipologia popular (quando se aplicar). Anotar também a data da coleta.

1 2.3 Passos para a extração do oleorresina

2

3 **2.3.1 Materiais necessários para extração**

- 4 • Trado com 1,20 de comprimento e $\frac{3}{4}$ de polegada;
- 5 • Vasilhame (galão) escuro de 20 litros, com tampa e funil para engate;
- 6 • Cano de PVC e tampa de $\frac{1}{2}$ polegada ou outro material para tampar o cano;
- 7 • Mangueira de borracha com 1,5 m e $\frac{3}{4}$ de polegada;

8

9 **2.3.2 Procedimento de extração**

10 Com auxílio de um trado, furar a árvore na altura do abdômem (Figura 1A). Girar o
11 trado no sentido horário, perfurando o tronco até que o oleorresina flua. Caso o oleorresina não
12 flua instantaneamente, perfurar no máximo até a metade do diâmetro da árvore.

13 Imediatamente após o oleorresina fluir, encaixar o cano no furo e afixar a mangueira,
14 conectando o galão (Figura 1B e 1C). Deixar a mangueira na árvore de copaíba por 24 horas,
15 voltando para fazer a medição. Medir o volume de oleorresina extraído com uma proveta (Figura
16 1D). Naquelas árvores que não produziram, é recomendável voltar após cinco dias, pois, em alguns
17 casos, o escorrimento do oleorresina demora mais de 24 horas para ocorrer.

18 Caso deseje levar uma amostra de oleorresina para análises físico-químicas, seguir as
19 recomendações descritas no Capítulo 12 deste livro (Abreu, 2017).

20 Fechar o cano com a tampa de PVC ou pedaço de madeira para evitar a entrada de
21 insetos e ataque de patógenos e também possibilitar o acúmulo do oleorresina para novas retiradas.

22

1



2



3

4 Figura 1: Procedimento para coleta de oleorresina e medição do volume de oleorresina
5 coletado: perfuração da árvore (A); encaixe do cano (B); fixação da mangeira (C); medição do
6 volume de oleorresina extraído (D). (Imagens A, C; Patricia da Costa, Imagens B, e D; Karina
7 Martins).

8

1 3. Análise de dados

2

3 Na avaliação do potencial produtivo da copaibeira dois aspectos devem ser
4 considerados: o número de árvores produtivas e o volume médio de oleorresina obtido a partir de
5 árvores produtoras. Dois limiares de volume podem ser considerados para determinar se uma
6 árvore é efetivamente produtora, qualquer volume produzido (> 0mL) ou produção superior a 50
7 mL. Martins et al. (2013) sugerem que esse último limiar é um indicador mais efetivo de produção,
8 pois é menos variável entre árvores e tem importância econômica para o produtor, já que a obtenção
9 de volumes menores pode não ser economicamente viável devido ao tempo gasto para furar uma
10 árvore.

11

12 Referências

13 ALENCAR J. da C. (1982) Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera*
14 *multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazônia Central. II - Produção de óleo-resina. **Acta**
15 **Amazônica** 12(1): 79-82

16 COSTA, J. A. S. **Estudos taxonômicos, biossistemáticos e filogenéticos em *Copaifera* L.**
17 **(Leguminosae – Detarieae) com ênfase nas espécies do Brasil extra-Amazônico**, 2007, 249f.,
18 Tese (Doutorado em Botânica). Universidade Estadual de Feira de Santana.

19 HERRERO-JÁUREGUI, C. (2009) **Gestión integrada de los recursos forestales en La**
20 **Amazonía Oriental: ecología de dos especies de uso múltiple**. PhD Thesis, Universidad
21 Complutense de Madrid, Spain.

22 MARTINS, K.; HERRERO-JÁUREGUI, C.; COSTA, P.; TONINI, H; BENTES-GAMA, M. DE
23 M.; VIEIRA, A.; WADT, L.H.O. 2013. Interspecific differences in the oleoresin production of
24 *Copaifera* L. (Fabaceae) in the Amazon rainforest. **Annals of Forest Science**, 70(3): 319-328.

25 MARTINS, K.; SILVA, M. DAS G.C. DA; RUIZ, R.C.; ARAÚJO, E.A.; WADT, L.H.O. (2008)
26 Produção de oleorresina de copaíba (*Copaifera* spp) no Acre. In: **Anais do 1o. Seminário Manejo**
27 **de Produtos Florestais não-Madeireiros na Amazônia**. Embrapa Acre, Rio Branco, v. 1, pp 100-
28 107. Disponível em: catuaba.cpafac.embrapa.br/pdf/kamukaia.pdf Acessado em 31 Julho 2012

- 1 MARTINS-DA-SILVA, R.C.V. (2006) **Taxonomia das espécies de *Copaifera* L. (Leguminosae-**
2 **Caesalpinioideae) ocorrentes na Amazônia brasileira.** PhD Thesis. Museu
3 Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro
- 4 MARTINS-DA-SILVA, R.C.V.; PEREIRA, J.F.; LIMA, H.C. (2008) O gênero *Copaifera*
5 (Leguminosae – Caesalpinioideae) na Amazônia brasileira. **Rodriguésia** 59: 455-476
- 6 PIO CORRÊA, M. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas.** Brasília:
7 IBDF, 1984, 329 p.
- 8 PLOWDEN, J.C. (2003) Production ecology of copaíba (*Copaifera* spp) oleoresin in the Western
9 Brazilian Amazon. **Economic Botany** 57: 491-501
- 10 RIGAMONTE-AZEVEDO, O.C.; WADT, P.G.S.; WADT,L.H.O. (2006) Potencial de produção
11 de óleo-resina de copaíba (*Copaifera* spp) de populações naturais do sudoeste da Amazônia.
12 **Revista Árvore** 30: 583-591
- 13 SHANLEY, P.; LEITE, A.; ALECHANDRE, A.; RIGAMONTE-AZEVEDO, O.C. Copaíba. In:
14 SHANLEY, P.; MEDINA, G. (Eds) **Frutíferas e plantas úteis da vida amazônica.** Belém:
15 CIFOR, Imazon. p.85-94. 2005.
- 16 SILVA-MEDEIROS, R.; VIEIRA, G. (2008) Sustainability of extraction and production of
17 copaíba (*Copaifera multijuga* Hayne) oleoresin in Manaus, AM, Brazil. **Forest Ecologyand**
18 **Management**256: 282-288
- 19 VEIGA JUNIOR, V.F.; PINTO, A.C. (2002) O gênero *Copaifera* L. **Quimica Nova** 25: 273-286
- 20

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo tratou da caracterização de aspectos ecológicos de populações de *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae) ocorrendo em diferentes tipos florestais em Roraima, além de avaliar o impacto de diferentes intervalos de coleta sobre a fenologia reprodutiva de indivíduos da espécie ocorrendo nestas mesmas florestas.

Uma maior densidade de indivíduos adultos de *C. pubiflora* foi registrada em área de floresta estacional, o que se apresenta como um primeiro indicativo do potencial produtivo da espécie neste tipo florestal. O acesso a estas áreas é bastante facilitado por características da floresta, que tem porte mais baixo e maior entrada de luz para o sub-bosque, especialmente no período de estiagem; e a identificação e mapeamento dos indivíduos adultos torna-se facilitada. Isto também contribui para a atividade extrativa, gerando um menor custo para obtenção do oleorresina de copaíba. Entretanto, não existem dados disponíveis sobre o volume médio de produção de oleorresina, bem como sobre o número de indivíduos produtivos, capazes de embasar a elaboração de planos de manejo para estas populações. Os resultados obtidos até o momento para produção neste tipo florestal, como parte do experimento que avaliou o impacto da coleta de oleorresina sobre a fenologia da espécie (Capítulo II desta Tese), apontam para ocorrência de muitos indivíduos não produtivos e uma produção média por árvore inferior a 50 mL (dados não publicados), que seria um volume limite para fins comerciais (MARTINS et al., 2013). Tem-se observado também um aumento na produção média por árvore e no número de indivíduos produtivos ao longo do tempo (dados não publicados), um padrão similar ao observado para a mesma espécie em floresta ombrófila (MARTINS et al., 2013). Entretanto, não se sabe quais seriam os impactos da manutenção dos intervalos de coleta ora aplicados, tendo em vistas as diferentes restrições ecológicas existentes e grande heterogeneidade observadas neste tipo florestal, em comparação com as florestas ombrófilas. Além disto, a espécie apresenta um ciclo de vida longo e os impactos podem vir a ser percebidos somente após anos ou décadas, conforme sugerem o resultado do Capítulo II desta Tese. Assim, aponta-se para a necessidade de manutenção de estudos de longa duração.

Com relação à população em floresta ombrófila, observou-se uma maior densidade total de indivíduos, resultado da maior densidade de indivíduos nos primeiros estádios ontogenéticos. Entretanto, observou-se menor densidade de indivíduos adultos em comparação com a estrutura populacional em floresta estacional, variando de 0,63 ind ha⁻¹, quando avaliado o número total de indivíduos na área de Reserva Legal da Fazenda GS, até 1 ind ha⁻¹, para a área da

1 parcela permanente estabelecida nesta floresta. Esta densidade é superior a observada para outras
2 espécies do gênero na Amazônia (NEWTON et al., 2012; NEWTON; WATKINSON; PEREZ,
3 2012), embora os autores tenham utilizado um critério diferente para inclusão do que consideraram
4 como indivíduos adultos, no caso diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual 25 cm. Assim,
5 densidades de 0,14 ind ha⁻¹ para *Copaifera piresii* e de 0,22 ind ha⁻¹ para *Copaifera multijuga* ou
6 ainda densidades variando entre 0,31 a 0,01 ind ha⁻¹ para *Copaifera paupera* e de 0,05 a 0,47 ind
7 ha⁻¹ para *Copaifera guyanensis* em ambos os casos na região do médio Juruá no Amazonas
8 (NEWTON et al., 2012). Este dado analisado de forma isolada poderia sugerir um maior potencial
9 produtivo da espécie em comparação com as outras espécies de ocorrência na floresta Amazônica,
10 entretanto somente após a caracterização de sua estrutura populacional e avaliação de suas relações
11 alométricas pode-se perceber a ocorrência de um gargalo demográfico e a descontinuidade de
12 tamanhos entre indivíduos imaturos e adultos nesta floresta. Diversas hipóteses foram levantadas
13 ao longo deste trabalho para explicar estes fenômenos e estudos futuros devem ser conduzidos,
14 mas esta observação aponta para a necessidade de acompanhamento e talvez até de intervenções
15 futuras em sua estrutura demográfica.

16 Aqui deve-se fazer uma ressalva para a importância de estudos que caracterizem a
17 estrutura e acompanhem as taxas vitais de populações submetidas ao manejo. Embora se considere
18 que alterações na estrutura etária ou ontogenética das populações apresentam-se como os primeiros
19 sinais de extrativismo de PFNM acima dos níveis ideais (HALL; BAWA, 1993; PETERS, 1996),
20 para apenas 5% dos táxons da flora brasileira estes dados encontram-se disponíveis, de modo a
21 subsidiar avaliações de vulnerabilidade e risco de extinção da flora (MARTINELLI; MORAES,
22 2013). No caso especial das espécies do gênero *Copaifera*, praticamente inexitem estudos que
23 tenham caracterizado a estrutura de populações de espécies de *Copaifera* (mas veja, GEBARA et
24 al., 2016; HERRERO-JAUREGUI et al., 2011; HERRERO-JÁUREGUI; SIST; CASADO, 2012)
25 para fins de indicação de práticas de manejo. Via de regra apenas os indivíduos potencialmente
26 exploráveis de acordo com os critérios estabelecidos são mapeados e medidos (MARTINS et al.,
27 2013; MEDEIROS et al., 2018; MEDEIROS; VIEIRA, 2008; NEWTON et al., 2012; NEWTON;
28 WATKINSON; PERES, 2011; RIGAMONTE-AZEVEDO; WADT; WADT, 2006; ROQUETTE
29 et al., 2018; SOUZA, 2010).

30 Somado às questões demográficas observadas no Capítulo I desta Tese, tem-se
31 verificado que a espécie tem ocorrência associada às savanas do Norte de América do Sul
32 (MARTINS-DA-SILVA, 2006), com maiores densidades registradas neste ambiente (Capítulo I
33 desta Tese; RAMIREZ, 1994; RAMIREZ; ARROYO, 1990). A população observada em floresta

1 ombrófila parece apresentar-se como uma exceção, ocorrendo restrita a uma pequena mancha de
2 floresta ombrófila relativamente próxima a margem do rio Mucajaí. Supõe-se que a área de floresta
3 ombrófila onde hoje a espécie é registrada, na fazenda GS e fazendas vizinhas, apresente-se como
4 um antigo braço do rio Mucajaí. Esta percepção é reforçada pela associação da espécie à cursos de
5 água, sendo eles igarapés ou rios, em mapeamento de área de ocorrência da espécie em Roraima
6 (dados não publicados). Finalmente, não se pode deixar de apontar que Mucajaí apresenta-se como
7 município com maiores taxas de desflorestamento e degradação ambiental no Estado de Roraima,
8 de acordo com dados dos Programas PRODES (Monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira
9 por Satélite) e DEGRAD (Mapeamento da Degradação Florestal na Amazônia Brasileira),
10 conduzidos pelo INPE (XAUD; XAUD, 2017).

11 Todas estas informações em conjunto sugerem que a população em floresta ombrófila
12 apresenta-se espacialmente restrita, provavelmente resultando de um evento pretérito de mudança
13 do leito do rio Mucajaí, ocorrendo em uma matriz de desflorestamento e conversão de florestas
14 para outras formas de uso da terra e provavelmente sob alta pressão de coleta, de modo que o
15 manejo desta população deve ser avaliado e acompanhado de estudos sobre sua estrutura, dinâmica.

16 Com relação ao experimento avaliando o efeito de diferentes intervalos entre coletas
17 sucessivas sobre a fenologia de indivíduos nas duas florestas em estudo, os resultados obtidos
18 parecem corroborar parcialmente a hipótese de que a colheita de exsudatos determina à competição
19 por fotoassimilados entre diferentes funções das plantas (PETERS, 1996; RIJKERS et al., 2006),
20 neste caso especificamente entre defesa e reprodução de árvores de *C. pubiflora* observado apenas
21 na população em floresta tropical. Resultados em literatura registram haver, em alguns casos, um
22 aumento na atividade de florescimento precoce em resposta à remoção de fotoassimilados causados
23 por herbivoria (SCHIESTL et al., 2014; STRAUSS; JEFFREY K. CONNER; LEHTILÄ, 2001).
24 Adicionalmente, a maior atividade floração em floresta ombrófila não se traduziu em sucesso
25 reprodutivo, havendo maior atividade de abortamento de frutos em ambos os tratamentos com
26 coleta de oleorresina em relação ao controle. Além disso, parece haver uma relação entre a
27 intensidade de colheita (diferentes intervalos entre as coletas sucessivas) e a capacidade de
28 enchimento e amadurecimento dos frutos. Essa observação leva a supor que a capacidade de
29 enchimento e amadurecimento dos frutos pode ser favorecida até uma certa intensidade de colheita,
30 a partir do qual a competição por fotoassimilatos a prejudica. Assim, não recomendamos a adoção
31 de intervalos dos menores intervalos de coleta de oleorresina (6 meses) para *C. pubiflora* em
32 floresta tropical. Mais estudos devem ser conduzidos para determinar o intervalo ideal de coleta do

1 oleorresina para esta espécie em floresta tropical, de modo que as árvores possam alocar recursos
2 para a defesa sem competição entre suas outras funções.

3 Com relação à segunda hipótese, de que os efeitos de coleta de oleorresina seriam mais
4 pronunciados em ambientes com menor disponibilidade de recursos (GAOUE et al., 2013;
5 GAOUE; TICKTIN, 2007; SIEBERT, 2000; TICKTIN; NANTEL, 2004) não conseguiu-se
6 corroborar esta hipótese provavelmente devido ao fato de coleta de óleo-resina em *C. pubiflora* em
7 estacional se iniciou recentemente. Assim, acredita-se que o tempo de duração da coleta deve-se
8 avaliado e aponta-se para a necessidade de estudos de longo prazo. A espécie tem um longo período
9 de vida, e avaliações a longo prazo podem ser necessárias para ajudar a esclarecer se os padrões
10 observados permanecem os mesmos ao longo do tempo. Finalmente, destaca-se que os resultados
11 aqui apresentados podem contribuir para o desenho de práticas de manejo mais sustentáveis para
12 as espécies, que devem levar em consideração não apenas a intensidade de coleta (intervalo entre
13 coletas sucessivas) como também a duração da coleta.

14

1 **REFERÊNCIAS**

- 2 ADLER, Gregory H.; KIELPINSKI, Kathleen A. Reproductive Phenology of a Tropical Canopy
3 Tree , *Spondias mombin*. **Biotropica**, [s. l.], v. 32, n. 4, p. 686–692, 2000.
- 4 AIBA, Shin-Ichiro; KOHYAMA, Takashi. Tree Species Stratification in Relation to Allometry
5 and Demography in a Warm-Temperate Rain Forest. **The Journal of Ecology**, [s. l.], v. 84, n. 2,
6 p. 207–218, 1996.
- 7 AIBA, Shin-Ichiro; KOHYAMA, Takashi S. Crown Architecture and Life-History Traits of 14
8 Tree Species in a Warm- Temperate Rain Forest : Significance of Spatial Heterogeneity. **The**
9 **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 85, n. 5, p. 611–624, 1997.
- 10 ALBERTI, L. F.; MORELATTO, L. P. C. Variation on fruit production of *Nectandra*
11 *megapotamica* (Lauraceae) trees on the edge and interior of a semideciduous forest—a case study.
12 **Naturalia**, [s. l.], v. 33, p. 57–68, 2010. Disponível em:
13 <<http://www.periodicos.rc.biblioteca.unesp.br/index.php/naturalia/article/view/3453>>
- 14 ALBUQUERQUE, Kelly Cristina Oliveira De et al. Brazilian Amazon Traditional Medicine and
15 the Treatment of Difficult to Heal Leishmaniasis Wounds with *Copaifera*. **Evidence-based**
16 **Complementary and Alternative Medicine**, [s. l.], v. 2017, n. Article ID 8350320, p. 9, 2017.
- 17 ALENCAR, Jurandyr da Cruz. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera*
18 *multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazônia Central. 2 - Produção de óleo-resina. **Acta**
19 **Amazonica**, [s. l.], v. 12, n. 1, p. 75–89, 1982.
- 20 ALVAREZ-BUYLLA, E. R.; MARTINEZ-RAMOS, M. Demography and Allometry of
21 *Cecropia Obtusifolia*, a Neotropical Pioneer Tree - An Evaluation of the Climax-Pioneer
22 Paradigm for Tropical Rain Forests. **The Journal of Ecology**, [s. l.], v. 80, n. 2, p. 275–290,
23 1992.
- 24 ALVES, Luciana F.; SANTOS, Flavio A. M. Tree allometry and crown shape of four tree species
25 in Atlantic rain forest, south-east Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], v. 18, p. 245–260,
26 2002. Disponível em: <<https://www2.ib.unicamp.br/profs/fsantos/refer/JTE-2002-18-245.pdf>>
- 27 AMORIM, Jorge Luis et al. Wound healing properties of *Copaifera paupera* in diabetic mice.
28 **PLOS ONE**, 1160 BATTERY STREET, STE 100, SAN FRANCISCO, CA 94111 USA, v. 12,
29 n. 10, 2017.
- 30 ANDRADE JÚNIOR, MA; FERRAZ, IDK. Eventos fenológicos de *Copaíba* (*Copaifera*
31 *officinalis* L. -Caesalpinaceae) em Mata de galeria do Rio Branco, Boa Vista/Roraima, Brasil:
32 uma primeira aproximação. **Acta Amazonica**, [s. l.], v. 30, n. 4, p. 523–523, 2000.
- 33 ANTIN, Cécile et al. Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and
34 habitat variations in an Indian monsoon forest. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], v. 27, n.
35 5, p. 1485–1495, 2013.
- 36 ANTOS, Joseph A.; PARISH, Roberta; NIGH, Gordon D. Effects of neighbours on crown length
37 of *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* in two old-growth stands in British Columbia.
38 **Canadian Journal of Forest Research**, [s. l.], v. 40, n. 4, p. 638–647, 2010. Disponível em:
39 <<https://doi.org/10.1139/X10-011>>
- 40 ARAÚJO, Wellington F. et al. Precipitação pluviométrica mensal provável em Boa Vista, Estado

- 1 de Roraima, Brasil. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, [s. l.], v. 5, n. 3,
2 p. 563–567, 2001.
- 3 ARCHIBALD, Sally; BOND, William J. Growing tall vs growing wide: Tree architecture and
4 allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. **Oikos**, [s. l.], v. 102, n. 1,
5 p. 3–14, 2003.
- 6 ARRHENIUS, Susanne P. et al. Sesquiterpenes in leaf pocket resins of *Copaifera* species.
7 **Phytochemistry**, [s. l.], v. 22, n. 2, p. 471–472, 1983.
- 8 ARROYO-ACEVEDO, Jorge et al. Efecto cicatrizante del aceite de *Copaifera officinalis*
9 (copaiba), en pacientes con úlcera péptica. **Anales de la Facultad de Medicina**, [s. l.], v. 72, n.
10 2, p. 113–117, 2011.
- 11 ARW, African Regional Workshop. **Copaifera salikounda**. 1998. Disponível em:
12 <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T33041A9752615.en>>. Acesso em: 6 maio.
13 2019.
- 14 ASTOLFI FILHO, Spartaco; NUVES-SILVA, Carlos Gustavo; BIGI, Maria de Fátima Mendes
15 Acário. Bioprospecção e biotecnologia Spartaco. **Parcerias Estratégica**, [s. l.], v. 19, n. 38, p.
16 45–80, 2014. Disponível em:
17 <http://seer.cgee.org.br/index.php/parcerias_estrategicas/article/view/732/672>
- 18 AUGSPURGER, Carol K. Reproductive Synchrony of a Tropical Shrub : Experimental Studies
19 on Effects of Pollinators and Seed Predators in *Hybanthus Prunifolius* (*Violaceae*). **Ecology**, [s.
20 l.], v. 62, n. 3, p. 775–788, 1981.
- 21 BALBANI, Aracy P. S.; SILVA, Dulce H. S.; MONTOVANI, Jair C. Patents of drugs extracted
22 from Brazilian medicinal plants. **EXPERT OPINION ON THERAPEUTIC PATENTS**,
23 TELEPHONE HOUSE, 69-77 PAUL STREET, LONDON EC2A 4LQ, ENGLAND, v. 19, n. 4,
24 p. 461–473, 2009.
- 25 BALDAUF, Cristina et al. Harvesting Increases Reproductive Activity in *Himatanthus drasticus*
26 (Mart.) Plumel (Apocynaceae), a Non-Timber Forest Product of the Brazilian Savanna.
27 **Biotropica**, [s. l.], v. 46, n. 3, p. 341–349, 2014.
- 28 BARBOSA, Paula C. S. et al. Influence of Abiotic Factors on the Chemical Composition of
29 Copaiba Oil (*Copaifera multijuga* Hayne): Soil Composition, Seasonality and Diameter at Breast
30 Height. **JOURNAL OF THE BRAZILIAN CHEMICAL SOCIETY**, CAIXA POSTAL
31 26037, 05599-970 SAO PAULO, BRAZIL, v. 23, n. 10, p. 1823–1833, 2012.
- 32 BARBOSA, Reinaldo Imbrozio. Distribuição das chuvas em Roraima. In: BARBOSA, Reinaldo
33 Imbrozio; FERREIRA, E. J. G.; CASTELLÓN, E. G. (Eds.). **Homem, Ambiente e Ecologia no**
34 **Estado de Roraima**. Manaus, AM: INPA, 1997. p. 325–335.
- 35 BARBOSA, Reinaldo Imbrozio et al. Allometric models to estimate tree height in northern
36 Amazonian ecotone forests. **Acta Amazonica**, [s. l.], v. 49, n. 2, p. 81–90, 2019.
- 37 BARBOSA, Reinaldo Imbrozio; CAMPOS, Ciro. Detection and geographical distribution of
38 clearing areas in the savannas (‘lavrado’) of Roraima using Google Earth web tool. **Journal of**
39 **Geography and Regional Planning**, [s. l.], v. 4, n. 3, p. 122–136, 2011.
- 40 BARNI, Paulo Eduardo et al. Spatial distribution of forest biomass in Brazil’s state of Roraima,
41 northern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 377, p. 170–181, 2016.

- 1 Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.010>>
- 2 BARRADAS, V. L. Radiation Regime in a Tropical Dry Deciduous Forest in Western Mexico.
3 **Theoretical and Applied Climatology**, [s. l.], v. 44, n. 1, p. 57–64, 1991. Disponível em:
4 <<https://doi.org/10.1007/BF00865552>>
- 5 BAZZAZ, Fakhri A. et al. Allocating Resources to Reproduction and Defense. **BioScience**, [s. l.],
6 v. 37, n. 1, p. 58–67, 1987.
- 7 BECK, Harald. Synergistic impacts of ungulates and falling palm fronds on saplings in the
8 Amazon. **Journal of Tropi**, [s. l.], v. 23, p. 599–602, 2007.
- 9 BELCHER, Brian; RÚÍZ-PÉREZ, Manuel; ACHDIAWAN, Ramadhani. Global patterns and
10 trends in the use and management of commercial NTFPs: Implications for livelihoods and
11 conservation. **World Development**, [s. l.], v. 33, n. 9 SPEC. ISS., p. 1435–1452, 2005.
- 12 BENNETT, Richard N.; WALLSGROVE, Roger M. Secondary metabolites in plant defence
13 mechanisms. **New phytologist**, [s. l.], v. 127, n. 72, p. 617–633, 1994.
- 14 BERNACCI, Luís Carlos; MARTINS, Fernando Roberto; SANTOS, Flavio Antonio Maës Dos.
15 Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana*
16 (Cham.) Glassman (Arecaceae). **Acta Botanica Brasilica**, [s. l.], v. 22, n. 1, p. 119–130, 2008.
- 17 BIANCHINI, Edmilson; PIMENTA, José A.; SANTOS, Flavio A. M. Dos. Spatial and Temporal
18 Variation in the Canopy Cover in a Tropical Semi-Deciduous Forest. **Brazilian Archives of**
19 **Biology and Technology**, [s. l.], v. 44, n. 3, p. 269–276, 2001.
- 20 BITARIHO, Robert et al. Plant harvest impacts and sustainability in Bwindi Impenetrable
21 National Park, S.W. Uganda. **African Journal of Ecology**, [s. l.], v. 44, n. 1, p. 14–21, 2006.
- 22 BLYDENSTEIN, John. Tropical Savanna Vegetation of the Llanos of Colombia. **Ecology**, [s. l.],
23 v. 48, n. 1, p. 1–15, 1967.
- 24 BOND, W. J.; WOODWARD, F. I.; MIDGLEY, G. F. The global distribution of ecosystems in a
25 world without fire. **New Phytologist**, [s. l.], v. 165, p. 525–538, 2005.
- 26 BONETT, Douglas G.; SEIER, Edith. Confidence Interval for a Coefficient of Dispersion in
27 Nonnormal Distributions. **Biometrical Journal**, [s. l.], v. 48, n. 1, p. 144–148, 2006.
- 28 BOOT, Rene G. A.; GULLISON, R. E. APPROACHES TO DEVELOPING SUSTAINABLE
29 EXTRACTION SYSTEMS FOR TROPICAL FOREST PRODUCTS. **Ecological Applications**,
30 [s. l.], v. 5, n. 4, p. 896–903, 1995.
- 31 BORCHERT, R. Organismic and environmental controls of bud growth in tropical trees. In:
32 **Dormancy in plants: from whole plant behaviour to cellular control**. [s.l.] : CAB
33 International, 2000. p. 87–107.
- 34 BORCHERT, Rolf. Phenology and Control of Flowering in Tropical Trees. **Biotropica**, [s. l.], v.
35 15, n. 2, p. 81–89, 1983.
- 36 BORCHERT, Rolf. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of
37 Tropical Dry Forest Trees. **Ecology**, [s. l.], v. 75, n. 5, p. 1437–1449, 1994.
- 38 BORCHERT, Rolf et al. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator.
39 **Nature**, [s. l.], v. 433, n. 7026, p. 627–629, 2005.

- 1 BRITES, Alice Dantas; MORSELLO, Carla. Efeitos ecológicos da exploração de produtos
2 florestais não madeireiros: uma revisão sistemática. **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, [s. l.],
3 v. 36, p. 55–72, 2016.
- 4 BULLOCK, Stephen H. Developmental Patterns of Tree Dimensions in a Neotropical Deciduous
5 Forest. **Biotropica**, [s. l.], v. 32, n. 1, p. 42–52, 2000.
- 6 CANHAM, Charles D. Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees: Response to
7 Canopy Gaps. **Ecology**, [s. l.], v. 69, n. 3, p. 786–795, 1988. Disponível em:
8 <<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1941027>>
- 9 CARDOSO, F. C. G. et al. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil
10 conditions. **Plant and Soil**, [s. l.], v. 354, n. 1–2, p. 269–281, 2012.
- 11 CARVALHO, Daniel Costa De et al. Dendrochronology and growth of *Copaifera langsdorffii*
12 wood in the vegetative dynamics of the Pirapitinga Ecological Station, Sate of Minas Gerais,
13 Brazil. **Floresta**, [s. l.], v. 48, n. 1, p. 49–58, 2018.
- 14 CARVALHO, Roberta M. DE; MARTINS, Fernando R.; SANTOS, Flavio A. M. Dos. Leaf
15 Ecology of Pre-reproductive Ontogenetic Stages of the Palm Tree *Euterpe edulis* Mart.
16 (*Arecaceae*). **Annals of Botany**, [s. l.], v. 83, p. 225–233, 1999.
- 17 CARVALHO, P. E. R. **Espécies Arbóreas Brasileiras**. Brasília, DF: Embrapa Informação
18 Tecnológica, 2003.
- 19 CASCON, Vera; GILBERT, Benjamin. Characterization of the chemical composition of
20 oleoresins of *Copaifera guianensis*. **Phytochemistry**, [s. l.], v. 55, p. 773–778, 2000. Disponível
21 em: <[https://ac.els-cdn.com/S0031942200002843/1-s2.0-S0031942200002843-](https://ac.els-cdn.com/S0031942200002843/1-s2.0-S0031942200002843-main.pdf?_tid=d614c06c-17d7-11e8-870a-00000aab0f02&acdnat=1519307821_11f7611d8b445196343b79bc48551b80)
22 [main.pdf?_tid=d614c06c-17d7-11e8-870a-](https://ac.els-cdn.com/S0031942200002843/1-s2.0-S0031942200002843-main.pdf?_tid=d614c06c-17d7-11e8-870a-00000aab0f02&acdnat=1519307821_11f7611d8b445196343b79bc48551b80)
23 [00000aab0f02&acdnat=1519307821_11f7611d8b445196343b79bc48551b80](https://ac.els-cdn.com/S0031942200002843/1-s2.0-S0031942200002843-main.pdf?_tid=d614c06c-17d7-11e8-870a-00000aab0f02&acdnat=1519307821_11f7611d8b445196343b79bc48551b80)>
- 24 CECCON, Eliane; HUANTE, Pilar; RINCÓN, Emanuel. Abiotic factors influencing tropical dry
25 forests regeneration. **Brazilian Archives Of Biology And Technology**, [s. l.], v. 49, n. March, p.
26 305–312, 2006.
- 27 CHAVE, J. et al. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in
28 tropical forests. **Oecologia**, [s. l.], v. 145, n. 1, p. 87–99, 2005. Disponível em:
29 <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15971085>>
- 30 CHAVE, Jérôme et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of
31 tropical trees. **Global Change Biology**, [s. l.], v. 20, n. 10, p. 3177–3190, 2014.
- 32 CHAZDON, Robin L. Sunflecks and Their Importance to Forest Understorey Plants. In:
33 BEGON, M. et al. (Eds.). **Advances in Ecological Research**. Advances in Ecological
34 Research[s.l.] : Academic Press, 1988. v. 18p. 1–63.
- 35 CHOMICKI, Guillaume; COIRO, Mario; RENNER, Susanne S. Evolution and ecology of plant
36 architecture: integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental
37 genetics and phylogenies. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 120, p. 855–891, 2017.
- 38 CLARK, David B.; CLARK, Deborah A. The Impact of Physical Damage on Canopy Tree
39 Regeneration in Tropical Rain Forest. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 79, n. 2, p. 447–457, 1991.
40 Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2260725?origin=crossref>>

- 1 CLARK, Deborah A.; CLARK, David B. Life History Diversity of Canopy and Emergent Trees
2 in a Neotropical Rain Forest. **Ecological Monographs**, [s. l.], v. 62, n. 3, p. 315–344, 1992.
- 3 CLAUSSEN, Jeff W.; MAYCOCK, Colin R. Stem Allometry in a North Queensland Tropical
4 Rainforest. **Biotropica**, [s. l.], v. 27, n. 4, p. 421–426, 1995.
- 5 CLEMENT, C. R. Um Pote De Ouro No Fim Do Arco-Íris? O Valor Da Biodiversidade E Do
6 Conhecimento Tradicional Associado, E As Mazelas Da Lei De Acesso – Uma Visão E Proposta
7 a Partir Da Amazônia. **Amazônia: Ciência & Desenvolvimento**, [s. l.], v. 3, n. 5, p. 7–28, 2007.
8 Disponível em: <<http://repositorio.inpa.gov.br/bitstream/123/4565/1/umpote.pdf>>
- 9 COCKS, Michelle; DOLD, Tony. The informal trade of *Cassipourea flanaganii* as a cosmetic in
10 South Africa. In: SUNDERLAND, Terry; NDOYE, Ousseynou (Eds.). **Forest Products ,
11 Livelihoods and Conservation: Case Studies of Non-Timber Forest Products Systems**.
12 Jakarta, Indonesia: CIFOR, 2004. v. 2p. 73–90.
- 13 CONDIT et al. Predicting Population Trends from Size Distributions: A Direct Test in a Tropical
14 Tree Community. **The American Naturalist**, [s. l.], v. 152, n. 4, p. 495–509, 1998.
- 15 COSTA, Jorge Antonio Silva. **Estudos taxonômicos, biosistemáticos e filogenéticos em
16 Copaifera L. (Leguminosae - Detarieae) com ênfase nas espécies do Brasil extra-Amazônico**.
17 2007. UNiversidade Estadual de Feira de Santana, [s. l.], 2007.
- 18 COSTA, Jorge Antonio Silva. A new combination in the genus *Copaifera* (Leguminosae).
19 **Neodiversity**, [s. l.], v. 4, n. 1, p. 14–15, 2009.
- 20 COSTA, Jorge Antonio Silva. **Copaifera in Flora do Brasil 2020 em construção**. 2019.
21 Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB22895>>. Acesso em: 25
22 maio. 2019.
- 23 COSTA, Jorge Antonio Silva; QUEIROZ, Luciano Paganucci De. *Copaifera sabulicola*
24 (Leguminosae), uma nova espécie do cerrado brasileiro. **Rodriguésia**, [s. l.], v. 58, n. 2, p. 393–
25 396, 2007.
- 26 COSTA, Jorge Antonio Silva; QUEIROZ, Luciano Paganucci De. **Lectotypifications and
27 nomenclatural notes in *Copaifera* L. (Leguminosae-Casealpinioideae-Datarieae)**, 2010.
- 28 COSTA, Malcon do Prado et al. Alometria e arquitetura de *Copaifera langsdorffii* (Desf.) Kuntze
29 (Fabaceae) em fitofisionomias neotropicais no Sul de Minas Gerais. **Ciência Florestal**, [s. l.], v.
30 22, n. 2, p. 223–240, 2012.
- 31 COSTA, Patricia et al. Estrutura de uma população de *Copaifera pubiflora* Benth. em área de
32 floresta de transição em Roraima. In: VIII CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL 2007,
33 Caxambu, MG. **Anais...** Caxambu, MG: Sociedade de Ecologia do Brasil, 2007.
- 34 COSTA, Patricia et al. Ingresso e mortalidade de regenerantes de *Copaifera pubiflora* Benth. em
35 uma população em Floresta Ombrófila Aberta na Amazônia Setentrional. In: I SEMINÁRIO
36 NACIONAL SOBRE DINÂMICA DE FLORESTAS 2008, Curitiba. **Anais...** Curitiba: Embrapa
37 Florestas, Serviço Florestal Brasileiro-SFB, 2008.
- 38 CPRM-SERVIÇO GEOLÓGICO DO BRASIL. Mapa de reconhecimento de solos 1:500.000 -
39 Projeto de Zoneamento Ecológico-Econômico da região Central do Estado de Roraima. [s. l.],
40 2002.

- 1 CUNNINGHAM, A. B.; MBENKUM, F. T. Sustainability of Harvesting *Prunus africana* Bark in
2 Cameroon: a. **Medicinal Plant in International Trade. People and Plants Working Paper**, [s.
3 l.], v. 2, n. May, p. 1–28, 1993.
- 4 CUNNINGHAM, Saul A. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on
5 inflorescence production by a rain forest understory palm. **Oecologia**, [s. l.], v. 111, n. 1, p. 36–
6 44, 1997.
- 7 DA SILVA, Ary Gomes et al. Application of the Essential Oil from Copaiba (*Copaifera*
8 *langsdorffii* Desf.) for *Acne Vulgaris*: a Double-Blind, Placebo Controlled Clinical Trial.
9 **ALTERNATIVE MEDICINE REVIEW**, PO BOX 555, DOVER, ID 83825 USA, v. 17, n. 1,
10 p. 69–75, 2012.
- 11 DA SILVA, Wilson Gomes; CORTESI, Nicoletta; FUSARI, Paola. Copaiba oleoresin:
12 Evaluation of the presence of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs). **Brazilian Journal of**
13 **Pharmaceutical Sciences**, [s. l.], v. 46, n. 3, p. 597–602, 2010.
- 14 DE ALMEIDA, Waldiane Araujo et al. POTENTIATION OF COPAIBA OIL-RESIN WITH
15 SYNTHETIC INSECTICIDES TO CONTROL OF FALL ARMYWORM. **REVISTA**
16 **CAATINGA, PRO-REITORIA PESQUISA POS-GRADUACAO, BR 110 - KM 47 S-N,**
17 **MOSSORO, 59625-900, BRAZIL**, v. 30, n. 4, p. 1059–1066, 2017.
- 18 DE LA ESTRELLA, Manuel et al. A new phylogeny-based tribal classification of subfamily
19 Detarioideae, an early branching clade of florally diverse tropical arborescent legumes. **Scientific**
20 **Reports**, [s. l.], v. 8, n. 1, p. 1–14, 2018.
- 21 DEAN, T. J.; LONG, J. N. Validity of Constant-stress and Elastic-instability Principles of Stem
22 Formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 58, n. 6, p. 833–
23 840, 1986. Disponível em: <<https://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087265>>
- 24 DIEFENBACH, Ana Lucia et al. Antimicrobial activity of copaiba oil (*Copaifera* spp.) on oral
25 pathogens: Systematic review. **PHYTOTHERAPY RESEARCH**, 111 RIVER ST, HOBOKEN
26 07030-5774, NJ USA, v. 32, n. 4, p. 586–596, 2018.
- 27 DION, Pierre Paul; BUSSIÈRES, Julie; LAPOINTE, Line. Sustainable leaf harvesting and
28 effects of plant density on wild leek cultivation plots and natural stands in Southern Quebec,
29 Canada. **Agroforestry Systems**, [s. l.], v. 90, n. 6, p. 979–995, 2016.
- 30 DWYER, John D. The Central American, West Indian, and South American Species of *Copaifera*
31 (*Caesalpinaceae*). **Brittonia**, [s. l.], v. 7, n. 3, p. 143–172, 1951.
- 32 ENRECH, Nereida Xena De; ARROYO, Mary T. Kalin; LANGENHEIM, Jean. Sistemática Del
33 Genero *Copaifera* L. (*Leguminosae: Caesalpinioideae, Detarieae*) en Venezuela. **Acta Botanica**
34 **Venezuelica**, [s. l.], v. 14, n. 2, p. 239–290, 1983.
- 35 EUROPEAN PATENT OFFICE. **Espacenet: Patent search. “copaiba”. 53 results found in the**
36 **Worldwide database for: txt = copaiba using Smart search**. 2019. Disponível em:
37 <[https://worldwide.espacenet.com/searchResults?ST=singleline&locale=en_EP&submitted=true](https://worldwide.espacenet.com/searchResults?ST=singleline&locale=en_EP&submitted=true&DB=&query=copaiba&Submit=Search)
38 &DB=&query=copaiba&Submit=Search>. Acesso em: 10 fev. 2019.
- 39 FELDPAUSCH, T. R. et al. Height-diameter allometry of tropical forest trees. **Biogeosciences**,
40 [s. l.], v. 8, n. 5, p. 1081–1106, 2011.
- 41 FERREIRA, Almecina Balbino et al. Plants Used to Treat Malaria in the Regions of Rio Branco-

- 1 Acre State and Southern Amazonas State - Brazil. **International Journal of Phytocosmetics**
2 **and Natural Ingredients**, [s. l.], v. 2, n. 1, p. 9, 2015.
- 3 FONSECA, Marisa Gesteira; VIDAL, Edson; MAËS DOS SANTOS, Flavio Antonio.
4 Intraspecific variation in the fruiting of an amazonian timber tree: Implications for management.
5 **Biotropica**, [s. l.], v. 41, n. 2, p. 179–185, 2009.
- 6 FORESTA, De. **The architectural spectrum: application to the study of relationships**
7 **between tree architecture and forest ecology [distribution of the architectural models of**
8 **trees in a plant community, French Guiana, tropical rainforest]** **Bulletin du Museum**
9 **National d’Histoire Naturelle Section B Adansonia Botanique (France)**, 1983.
- 10 FOUGÈRE-DANEZAN, Marie et al. Morphological evolution in the variable resin-producing
11 Detarieae (Fabaceae): Do morphological characters retain a phylogenetic signal? **Annals of**
12 **Botany**, [s. l.], v. 105, n. 2, p. 311–325, 2010.
- 13 FRANCI, Luciana de Campos et al. Strategies of a light-demanding emergent tree to thrive in a
14 neotropical seasonal forest with alternating light or water shortage. **Revista Brasileira de**
15 **Botanica**, [s. l.], v. 39, n. 1, p. 207–218, 2016.
- 16 FURTADO, Archimedes Grangeiro et al. How a non-pioneer tree attains the canopy of a tropical
17 semideciduous forest. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], v. 31, n. 1, p. 93–103, 2017.
- 18 GANDOLFI, Sergius; JOLY, Carlos Alfredo; LEITÃO-FILHO, Hermógenes de Freitas. “GAPS
19 OF DECIDUOUSNESS”: CYCLICAL GAPS IN TROPICAL FORESTS. **Scientia Agricola**, [s.
20 l.], v. 66, p. 280–284, 2009.
- 21 GAOUE, Orou G. et al. Defoliation and bark harvesting affect life-history traits of a tropical tree.
22 **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 101, n. 6, p. 1563–1571, 2013.
- 23 GAOUE, Orou G.; TICKTIN, Tamara. Patterns of harvesting foliage and bark from the
24 multipurpose tree *Khaya senegalensis* in Benin: Variation across ecological regions and its
25 impacts on population structure. **Biological Conservation**, [s. l.], v. 137, n. 3, p. 424–436, 2007.
- 26 GAOUE, Orou G.; TICKTIN, Tamara. Impacts of bark and foliage harvest on *Khaya*
27 *senegalensis* (Meliaceae) reproductive performance in Benin. **Journal of Applied Ecology**, [s.
28 l.], v. 45, n. 1, p. 34–40, 2008.
- 29 GARCIA, Letícia C. et al. Flower and Fruit Availability along a Forest Restoration Gradient.
30 **Biotropica**, [s. l.], v. 46, n. 1, p. 114–123, 2014.
- 31 GARWOOD, N. C. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: M.D. SWAINE (Ed.).
32 **The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings**. Man & the ed. Paris, France: Unesco, 1996. p.
33 59–129.
- 34 GASTWIRTH, Joseph L. et al. **lawstat: an R package for biostatistics, public policy, & law**,
35 2017. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/package=lawstat>>
- 36 GATSUK, L. E. et al. Age States of Plants of Various Growth Forms: A Review. **The Journal of**
37 **Ecology**, [s. l.], v. 68, n. 2, p. 675–696, 1980.
- 38 GBIF.ORG. **GBIF Occurrence Download: Copaifera species accepted**. 2019. Disponível em:
39 <[https://www.gbif.org/species/search?offset=0&q=copaifera&rank=SPECIES&highertaxon_key](https://www.gbif.org/species/search?offset=0&q=copaifera&rank=SPECIES&highertaxon_key=6&highertaxon_key=2978115&qField=SCIENTIFIC&status=ACCEPTED)
40 [=6&highertaxon_key=2978115&qField=SCIENTIFIC&status=ACCEPTED](https://www.gbif.org/species/search?offset=0&q=copaifera&rank=SPECIES&highertaxon_key=6&highertaxon_key=2978115&qField=SCIENTIFIC&status=ACCEPTED)>. Acesso em: 6

- 1 maio. 2019.
- 2 GEBARA, Jonas et al. POPULATION STRUCTURE AND PRODUCTION OF COPAIBA
3 OLEORESIN BETWEEN VALLEYS AND HILLSIDES OF THE MINING AREA OF
4 TROMBETAS RIVER - PARA. **REVISTA ARVORE**, CAIXA POSTAL 270, VICOSA, MG
5 CEP 36571-00, BRAZIL, v. 40, n. 1, p. 51–60, 2016.
- 6 GELMINI, Fabrizio et al. GC-MS profiling of the phytochemical constituents of the oleoresin
7 from *Copaifera langsdorffii* Desf. and a preliminary in vivo evaluation of its antipsoriatic effect.
8 **INTERNATIONAL JOURNAL OF PHARMACEUTICS**, PO BOX 211, 1000 AE
9 AMSTERDAM, NETHERLANDS, v. 440, n. 2, p. 170–178, 2013.
- 10 GERHARDT, Karin. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of
11 tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. **Forest Ecology and Forest Management**, [s. l.],
12 v. 82, p. 33–48, 1996.
- 13 GERHARDT, Karin; HYTTEBORN, Håkan. Natural Dynamics and Regeneration Methods in
14 Tropical Dry Forests - an Introduction. **Journal of Vegetation Science**, [s. l.], v. 3, p. 361–364,
15 1992.
- 16 GIGNOUX, Jacques; CLOBERT, Jean; MENAUT, Jean-claude. Alternative fire resistance
17 strategies in savanna trees. **Oecologia**, [s. l.], v. 110, p. 576–583, 1997.
- 18 GONCALVES DIAS, Fernanda Gosuen et al. Use of *Copaifera multijuga* for acute corneal repair
19 after chemical injury: A clinical, histopathological and toxicogenetic study. **BIOMEDICINE &**
20 **PHARMACOTHERAPY**, 23 RUE LINOIS, 75724 PARIS, FRANCE, v. 96, p. 1193–1198,
21 2017.
- 22 GUARINO, Ernestino de Souza Gomes et al. **Adaptação ao Modelo Tradicional de Extração**
23 **de Oleorresina da Copaíba**: Comunicado Técnico. Rio Branco.
- 24 GUARINO, Ernestino De Souza Gomes et al. Efeitos da variação morfológica e ambiental sobre
25 a probabilidade de produção de oleorresina por *Copaifera paupera*. **Pesquisa Florestal**
26 **Brasileira**, [s. l.], v. 37, n. 92, p. 565–573, 2017.
- 27 GUTIÉRREZ, Juan Manuel Bernal et al. Flora silvestre medicinal utilizada por los Kofan
28 colombianos en el tratamiento de la leishmaniasis cutánea Wild medicinal plants used by
29 Colombian Kofan Indians to treat cutaneous leishmaniasis. **Revista Cubana de Plantas**
30 **Medicinales**, [s. l.], v. 19, n. 1, p. 407–420, 2014.
- 31 HALL, Pamela; BAWA, Kamaljit. Methods to assess the impact of extraction of non-timber
32 tropical forest products on plant populations. **Economic Botany**, [s. l.], v. 47, n. 3, p. 234–247,
33 1993.
- 34 HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forests: an**
35 **architectural analysis**. 1. ed. Berlin: Springer, Berlin, Heidelberg, 1978.
- 36 HAMBÄCK, Peter A.; BECKERMAN, Andrew P. Herbivory and plant resource competition: a
37 review of two interacting interactions. **Oikos**, [s. l.], v. 101, n. 1, p. 26–37, 2003. Disponível em:
38 <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1034/j.1600-0706.2003.12568.x>>
- 39 HENRY, H. A. L.; AARSSSEN, L. W. The interpretation of stem diameter–height allometry in
40 trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? **Ecology Letters**, [s.
41 l.], v. 2, n. 2, p. 89–97, 1999. Disponível em:

- 1 <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1461-0248.1999.22054.x>>
- 2 HERNANDES, José Luiz; PEDRO-JÚNIOR, Mário José; LUDMILA BARDIN. Seasonal
3 variation of solar radiation at an open site and on a semideciduous forest understory. **Revista**
4 **Árvore**, [s. l.], v. 28, n. 2, p. 167–172, 2004.
- 5 HERRERO-JAUREGUI, Cristina et al. Recruitment dynamics of two low-density neotropical
6 multiple-use tree species. **PLANT ECOLOGY**, VAN GODEWIJCKSTRAAT 30, 3311 GZ
7 DORDRECHT, NETHERLANDS, v. 212, n. 9, p. 1501–1512, 2011.
- 8 HERRERO-JÁUREGUI, Cristina et al. Chemical Variability of *Copaifera reticulata* D ucke
9 Oleoresin. **CHEMISTRY & BIODIVERSITY**, [s. l.], v. 8, p. 674–685, 2011.
- 10 HERRERO-JÁUREGUI, Cristina; SIST, Plinio; CASADO, Miguel A. Population structure of
11 two low-density neotropical tree species under different management systems. **Forest Ecology**
12 **and Management**, [s. l.], v. 280, p. 31–39, 2012.
- 13 HOFFMANN, William A. The Effects of Fire and Cover on Seedling Establishment in a
14 Neotropical Savanna. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 84, n. 3, p. 383–393, 1996.
- 15 HOFFMANN, William A.; ORTHEN, Birgit; FRANCO, Augusto C. Constraints to seedling
16 success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia**, [s. l.], v. 140,
17 n. 2, p. 252–260, 2004.
- 18 HOMMA, Alfredo Kingo Oyama. O extrativismo do óleo essencial de pau-rosa na Amazônia. In:
19 IXLIII CONGRESSO DA SOBER 2005, Ribeirão Preto, SP. **Anais...** Ribeirão Preto, SP:
20 Sociedade Brasileira de Economia e Sociologia Rural, 2005.
- 21 HOPKINS, Michael J. G. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon
22 Basin. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 34, n. 8, p. 1400–1411, 2007.
- 23 HUTCHINGS, Michael J. The Structure of Plant Population. In: CRAWLEY, Michael J. (Ed.).
24 **PLANT ECOLOGY**. 2nd ed. ed. Oxford, UK: Blackwell, 2002. p. 325–358.
- 25 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], v. 21, 2006. Disponível em:
26 <www.ibge.gov.br/cidade@>
- 27 IBGE. Produção Vegetal E Da Silvicultura. [s. l.], v. 22, p. 50, 2007. Disponível em:
28 <www.ibge.gov.br>
- 29 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], n. 23, 2008. Disponível em:
30 <www.ibge.gov.br/cidade@>
- 31 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], v. 24, 2009. Disponível em:
32 <www.ibge.gov.br/cidade@>
- 33 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], v. 25, p. 50, 2010. Disponível em:
34 <www.ibge.gov.br>
- 35 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], v. 26, p. 1–63, 2011.
- 36 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], v. 27, 2012. Disponível em:
37 <www.ibge.gov.br/cidade@>
- 38 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], v. 28, 2013.

- 1 IBGE. Produção vegetal e da Silvicultura. [s. l.], v. 29, 2014.
- 2 IBGE. Produção da extração vegetal e da silvicultura. [s. l.], v. 30, p. 48, 2015.
- 3 IBGE. Produção da extração vegetal e silvicultura. [s. l.], v. 31, p. 1, 2016. Disponível em:
4 <<http://www.sidra.ibge.gov.br/bda/pesquisas/pevs/default.asp>>
- 5 IIDA, Yoshiko et al. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical
6 tree species. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 25, n. 6, p. 1260–1268, 2011.
- 7 INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Estado de Roraima -**
8 **vegetação. 1 map, color. scale 1: 1.000.000, policonic projection [online]. Instituto Brasileiro**
9 **de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro, R.J.** 2005. Disponível em:
10 <ftp://geofp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/vegetacao/unidades_federacao/rr_vegetacao.pdf>.
11 Acesso em: 10 nov. 2013.
- 12 INSTITUTO NACIONAL DE PROPRIEDADE INDUSTRIAL. **Consulta à Base de Dados do**
13 **INPI. Base Patentes. Todas as palavras: “COPAIBA no Título”. 18 processos.** 2019.
14 Disponível em: <<https://gru.inpi.gov.br/pePI/servlet/PatenteServletController>>. Acesso em: 10
15 fev. 2019.
- 16 ISHII, Hiroaki; ASANO, Shoko. The role of crown architecture, leaf phenology and
17 photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in
18 temperate forests. **Ecological Research**, [s. l.], v. 25, n. 4, p. 715–722, 2010. Disponível em:
19 <<https://doi.org/10.1007/s11284-009-0668-4>>
- 20 IUCN. **Summary of the five criteria (A–E) used to evaluate if a taxon belongs in a**
21 **threatened category (Critically Endangered, Endangered or Vulnerable).** [s.d.].
- 22 JACKSON, M. B.; COLMER, T. D. Response and adaptation by plants to flooding stress.
23 **Annals of Botany**, [s. l.], v. 96, n. 4, p. 501–505, 2005.
- 24 JAMMALAMADAKA, S. R.; SENGUPTA, A. **Topics in circular statistics.** Singapore,
25 Singapore: World Scientific Publishing Co, 2001.
- 26 JENNINGS, S. B.; BROWN, N. D.; SHEIL, D. Assessing forest canopies and understorey
27 illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. **Forestry**, [s. l.], v. 72, n. 1, p.
28 59–73, 1999.
- 29 KAMMESHEIDT, Ludwig. Some autecological characteristics of early to late successional tree
30 species in Venezuela. **Acta Oecologica**, [s. l.], v. 21, n. 1, p. 37–48, 2000.
- 31 KHURANA, Ekta; SINGH, J. S. Ecology of seed and seedling growth for conservation and
32 restoration of tropical dry forest: a review. **Environmental Conservation**, [s. l.], v. 28, n. 1, p.
33 39–52, 2001.
- 34 KING, D. A. Tree Form, Height Growth, and Susceptibility to Wind Damage in *Acer Saccharum*.
35 **Ecology**, [s. l.], v. 67, n. 4, p. 980–990, 1986.
- 36 KING, David. Tree Dimensions: Maximizing the Rate of Height Growth in Dense Stands.
37 **Oecologia**, [s. l.], v. 51, p. 351–356, 1981.
- 38 KING, David A. Allometry and life history of tropical trees. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.],
39 v. 12, n. 01, p. 25–44, 1996.

- 1 KLAUBERG, Carine et al. Determining the optimal harvest cycle for copaiba (*Copaifera* spp.)
2 oleoresin production. **AGRICULTURAL SYSTEMS, THE BOULEVARD, LANGFORD**
3 **LANE, KIDLINGTON, OXFORD OX5 1GB, OXON, ENGLAND**, v. 131, p. 116–122, 2014.
- 4 KLAUBERG, Carine; SILVA, Carlos Alberto; LIMA, Mariana Peres. Panorama mundial sobre
5 publicações técnico- científicas abordando produtos florestais não madeireiros nas duas últimas
6 décadas. **Advances in Forestry Science**, [s. l.], v. 3, n. August, p. 29–37, 2016.
- 7 KOHYAMA, Takashi S.; HOTTA, M. Significance of Allometry in Tropical Saplings.
8 **Functional Ecology**, [s. l.], v. 4, n. 4, p. 515–521, 1990.
- 9 LAGOA, Joao Henrique G. et al. Exudates used as medicine by the ``caboclos river-dwellers{''}
10 of the Unini River, AM, Brazil - classification based in their chemical composition. **REVISTA**
11 **BRASILEIRA DE FARMACOGNOSIA-BRAZILIAN JOURNAL OF**
12 **PHARMACOGNOSY**, C/O PROF CID AIMBIRE DE MORAES SANTOS, UFPR-LAB
13 FARM, RUA PREF LOTHARIO MEISSNER, 632-JD BOTANICO, CURITIBA-PR, 80210-
14 170, BRAZIL, v. 26, n. 3, p. 379–384, 2016.
- 15 LAMEIRA, Osmar A. et al. Seasonal variation in the volatiles of *Copaifera duckei* Dwyer
16 growing wild in the state of Pará—Brazil. **Journal of Essential Oil Research**, [s. l.], v. 21, n. 2,
17 p. 105–107, 2009.
- 18 LANGENHEIM, Jean H. Plant Resins. **American Scientist**, [s. l.], v. 78, n. 1, p. 16–24, 1990.
19 Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/29773859>>
- 20 LANGENHEIM, Jean H. **Plant Resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany**.
21 Portland, Oregon: Timber Press, 2003.
- 22 LANGENHEIM, Jean H.; ARRHENIUS, Susanne P.; NASCIMENTO, JoséCarlos. Relationship
23 of light intensity to leaf resin composition and yield in the tropical leguminous genera *Hymenaea*
24 and *Copaifera*. **Biochemical Systematics and Ecology**, [s. l.], v. 9, n. 1, p. 27–37, 1981.
- 25 LANGENHEIM, Jean H.; HALL, George D. Sesquiterpene Deterrence of a Leaf-Tying
26 Lepidopteran, *Stenoma ferrocaneola*, on *Hymenaea stigonocarpa* in Central Brazil. **Biochemical**
27 **Systematics and Ecology**, [s. l.], v. 11, n. 1, p. 29–36, 1983.
- 28 LARISSA LOPES MELLINGER. **Aspectos da regeneração natural e produção de sementes**
29 **de *Carapa guianensis* Aubl. (andiroba), na Reserva de Desenvolvimento Sustentável**
30 **Amanã, AM**. 2006. INPA/UFAM, [s. l.], 2006.
- 31 LAYNE, Desmond R.; FLORE, J. A. Response of Young, Fruiting Sour Cherry Trees to One-
32 time Trunk Injury at Harvest Date. **Journal of the American Society for Horticultural Science**,
33 [s. l.], v. 116, n. 5, p. 851–855, 1991.
- 34 LEANDRO, Lidiam Maia et al. Chemistry and Biological Activities of Terpenoids from Copaiba
35 (*Copaifera* spp.) Oleoresins. **MOLECULES**, [s. l.], v. 17, p. 3866–3889, 2012.
- 36 LEE, T. D.; BAZZAZ, F. A. Regulation of Fruit and Seed Production in An Annual Legume,
37 *Cassia Fasciculata*. **Ecology**, [s. l.], v. 63, n. 5, p. 1363–1373, 1982.
- 38 LEHMANN, Caroline E. R. et al. Deciphering the distribution of the savanna biome. **New**
39 **Phytologist**, [s. l.], v. 191, n. 1, p. 197–209, 2011. Disponível em:
40 <<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x>>

- 1 LEITE, A. et al. **Recomendações para o manejo sustentável do óleo de copaíba**. Rio Branco,
2 AC: UFAC/SEFE, 2001.
- 3 LEITE VIEIRA, Rosimara Goncalves et al. In vitro studies of the antibacterial activity of
4 *Copaifera* spp. oleoresins, sodium hypochlorite, and peracetic acid against clinical and
5 environmental isolates recovered from a hemodialysis unit. **ANTIMICROBIAL RESISTANCE**
6 **AND INFECTION CONTROL**, 236 GRAYS INN RD, FLOOR 6, LONDON WC1X 8HL,
7 ENGLAND, v. 7, 2018.
- 8 LEMON, Jim et al. **Package ‘plotrix’**, 2019.
- 9 LEONARDI, V. P. B. **Os Historiadores e os Rios – natureza e ruína na Amazônia**. Brasília,
10 DF: Paralelo 15, 1999.
- 11 LEWIS, Gwilym et al. **Legumes of the World**. Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew, 2005.
- 12 LIEBERMAN, Diana; LI, Mingguang. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in
13 Ghana. **Journal of Vegetation Science**, [s. l.], v. 3, n. 3, p. 375–382, 1992. Disponível em:
14 <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/3235763>>
- 15 LIMA, Karina Ferreira et al. **Manual de Boas Práticas de Manejo Florestal Não Madeireiro**.
16 Manaus, AM: AVIVE, 2011.
- 17 LINCOLN, D. E.; COUVET, D. The effect of carbon supply on allocation to allelochemicals and
18 caterpillar consumption of peppermint. **Oecologia**, [s. l.], v. 78, n. 1, p. 112–114, 1989.
- 19 LONGUI, E. L. et al. Wood and leaf anatomy of *Copaifera langsdorffii* dwarf trees. **IAWA**
20 **Journal**, [s. l.], v. 35, n. 2, p. 170–185, 2014.
- 21 LPWG, The Legume Phylogeny Working Group. A new subfamily classification of the
22 Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. **Taxon**, [s. l.], v. 66, n.
23 February, p. 44–77, 2017.
- 24 LUCCA, Leticia G. et al. Anti-inflammatory Effect from a Hydrogel Containing Nanoemulsified
25 *Copaiba* oil (*Copaifera multijuga* Hayne). **AAPS PHARMSCITECH**, 233 SPRING ST, NEW
26 YORK, NY 10013 USA, v. 19, n. 2, p. 522–530, 2018.
- 27 LUND, Ulric et al. **Package ‘circular’**, 2017. Disponível em:
28 <<https://www.topsoe.com/processes/sng>>
- 29 LUZ, Francisco Joaci F. Plantas medicinais de uso popular em Boa Vista, Roraima, Brasil.
30 **Horticultura Brasileira**, [s. l.], v. 19, n. 1, p. 88–96, 2007.
- 31 MÄKELÄ, Annikki; VANNINEN, Petteri. Impacts of size and competition on tree form and
32 distribution of aboveground biomass in Scots pine. **Canadian Journal of Forest Research**, [s.
33 l.], v. 28, n. 2, p. 216–227, 1998. Disponível em: <<https://doi.org/10.1139/x97-199>>
- 34 MARCATI, Carmen R. et al. Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody
35 species growing in Brazilian Cerrado. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of**
36 **Plants**, [s. l.], v. 223, p. 1–10, 2016.
- 37 MARCATI, Carmen Regina; ANGYALOSSY-ALFONSO, Veronica; BENETATI, Lucimar.
38 Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae)
39 de floresta e cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, [s. l.], v. 24, n. 3, p. 311–320, 2001.

- 1 MARENGO, Jose A. et al. Changes in Climate and Land Use Over the Amazon Region: Current
2 and Future Variability and Trends. **Frontiers in Earth Science**, [s. l.], v. 6, n. December, 2018.
- 3 MARQUES, Carolina Soares et al. Morfometria e crescimento inicial de *Copaifera pubiflora*
4 exposta à terra vegetal produzida em compostagem. **Acta Brasiliensis**, [s. l.], v. 2, n. 1, p. 1–5,
5 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.22571/2526-433866%0AMorfometria>>
- 6 MARTINELLI, Gustavo; MORAES, Miguel Avila. **Livro vermelho da flora do Brasil**. 1a. ed.
7 Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2013.
- 8 MARTINI, Adriana; ROSA, Nelson de Araújo; UHL, Christopher. **Espécies de Árvores**
9 **Potencialmente Ameaçadas pela Atividade Madeireira na Amazônia**: Série Amazônia.
10 Belém.
- 11 MARTINS-DA-SILVA, R. C. V. **Taxonomia das espécies de *Copaifera* L. (Leguminosae-
12 *Caesalpinioideae*) ocorrentes na Amazônia brasileira**. 2006. Universidade Federal do Rio de
13 Janeiro, [s. l.], 2006.
- 14 MARTINS-DA-SILVA, R. C. V.; PEREIRA, Jorge Fontella; LIMA, Haroldo Cavalcante De. O
15 gênero *Copaifera* (Leguminosae – *Caesalpinioideae*) na Amazônia brasileira. **Rodriguésia**, [s. l.],
16 v. 59, n. 3, p. 455–476, 2008.
- 17 MARTINS, Karina et al. Interspecific differences in the oleoresin production of *Copaifera* L .
18 (*Fabaceae*) in the Amazon rainforest. **Annals of Forest Science**, [s. l.], v. 70, p. 319–328, 2013.
- 19 MARTINS, Karina et al. Coleta e monitoramento da produção de oleorresina de copaibas. In:
20 WADT, L. H. de O. et al. (Eds.). **Produtos Florestais Não Madeireiros: guia metodológico da**
21 **Rede Kamukaia**. Brasília, DF: Embrapa, 2017. p. 119–123.
- 22 MATAA, Mebelo; TOMINAGA, Shigeto; KOZAKI, Itaru. The effect of time of girdling on
23 carbohydrate contents and fruiting in Ponkan mandarin (*Citrus reticulata* Blanco). **Scientia**
24 **Horticulturae**, [s. l.], v. 73, n. 4, p. 203–211, 1998.
- 25 MCMAHON, Thomas. Size and Shape in Biology. **Science**, [s. l.], v. 179, n. 4079, p. 1201–1204,
26 1973.
- 27 MEDEIROS, Raquel da Silva. **Estudo da anatomia do lenho e dendrocronologia de árvores**
28 **de *Copaifera multijuga* Hayne na Amazônia brasileira e sua relação com o manejo e**
29 **extração de oleorresina**. 2016. Universidade de São Paulo, [s. l.], 2016.
- 30 MEDEIROS, Raquel da Silva et al. New information for managing *Copaifera multijuga* Hayne
31 for oleoresin yield. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 414, n. October 2017, p. 85–98,
32 2018.
- 33 MEDEIROS, Raquel da Silva; VIEIRA, Gil. Sustainability of extraction and production of
34 copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) oleoresin in Manaus, AM, Brazil. **Forest Ecology and**
35 **Management**, [s. l.], v. 256, n. 3, p. 282–288, 2008.
- 36 MELO-JÚNIOR, João Carlos Ferreira De; CECCANTINI, Gregório; BONA, Cleusa. Anatomia
37 ecológica do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf . (*Leguminosae*) distribuída em diferentes
38 condições edáficas do cerrado sul-brasileiro. **Iheringia, Série Botânica**, [s. l.], v. 66, n. 2, p. 189–
39 200, 2011.
- 40 MILANI, Juliana Foresti; ROCHA, Joecildo Francisco; DE PÁDUA TEIXEIRA, Simone.

- 1 Oleoresin glands in copaíba (*Copaifera trapezifolia* Hayne: Leguminosae), a Brazilian rainforest
2 tree. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], v. 26, n. 3, p. 769–775, 2012.
- 3 MIRANDA-MELO, Aneliza D. E. Almeida; MARTINS, Fernando Roberto; SANTOS, Flavio
4 Antonio Maës Dos. Estrutura populacional de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. e de *Roupala*
5 *montana* Aubl. em fragmentos de cerrado no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de**
6 **Botânica**, [s. l.], v. 30, n. 3, p. 501–507, 2007.
- 7 MIRANDA, Izildinha Souza; ABSY, Maria Lúcia; REBÊLO, George Henrique. Community
8 Structure of Woody Plants of Roraima Savannahs, Brazil. **Plant Ecology**, [s. l.], v. 164, n. 1, p.
9 109–124, 2002.
- 10 MITRÉ, M. **Copaifera panamensis**. 1998.
- 11 MITTERMEIER, R. A. et al. Wilderness and biodiversity conservation. **Proceedings of the**
12 **National Academy of Sciences of the United States of America**, [s. l.], v. 100, n. 18, p. 10309–
13 10313, 2003. Disponível em:
14 <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12930898>><http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=PMC193557>>
15
- 16 MITTERMEIER, Russell A. et al. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas:
17 Approaches to Setting Conservation Priorities. **Conservation Biology**, [s. l.], v. 12, n. 3, p. 516–
18 520, 1998.
- 19 MMA, Ministério do Meio Ambiente. Secretaria de Extrativismo e Desenvolvimento Rural
20 Sustentável. Departamento de Extrativismo. **Copaíba - Boas Práticas para o Extrativismo**
21 **Sustentável Orgânico**. Brasília, DF.
- 22 MORELLATO, Leonor Patrícia Cerdeira et al. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em
23 floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, [s. l.], v.
24 50, n. 1, p. 149–162, 1990.
- 25 MORELLATO, Leonor Patrícia Cerdeira. Phenological data, networks, and research: South
26 America. In: MARK D. SCHWARTZ. (Ed.). **Phenology: an integrative environmental**
27 **science**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003. p. 75–92.
- 28 MORELLATO, Patricia C.; LEITAO-FILHO, Hermogenes F. Reproductive Phenology of
29 Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. **Biotropica**, [s. l.], v. 28, n. 2, p. 180–191, 1996.
- 30 MOURÃO-JR., Moisés et al. **Precipitação pluviométrica em áreas de transição savana-mata**
31 **de Roraima: campos experimentais Serra da Prata e Confiança**: Comunicado Técnico. Boa
32 Vista, RR.
- 33 MOURÃO-JR., Moisés et al. **Probabilidade de Precipitação Pluvial Mensal no Campo**
34 **Experimental Serra da Prata , Mucajaí – Roraima (1993-2005)**: Boletim de Pesquisa e
35 Desenvolvimento. Boa Vista.
- 36 MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of Tropical Dry Forest. **Annual Review of Ecology and**
37 **Systematics**, [s. l.], v. 17, n. 1, p. 67–88, 1986. Disponível em:
38 <<http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>>
- 39 MUSALE, P. K.; SONI, A. S. Clinical pulpotomy trial of *copaifera langsdorffii* oil resin versus
40 formocresol and white mineral trioxide aggregate in primary teeth. **Pediatric Dentistry**, [s. l.], v.
41 38, n. 2, p. E5–E12, 2016. Disponível em: <<https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2->

- 1 s2.0-85025840800&partnerID=40&md5=9bd4b2fcb95f0b79de45474752d0fa67>
- 2 NACOULMA, Blandine Marie Ivette et al. Impact of bark and foliage harvesting on fruit
3 production of the multipurpose tree *Azelia africana* in Burkina Faso (West Africa).
4 **Agroforestry Systems**, [s. l.], v. 91, n. 3, p. 565–576, 2017.
- 5 NAIKOO, Mohd Irfan et al. Role and Regulation of Plants Phenolics in Abiotic Stress Tolerance.
6 **Plant Signaling Molecules**, [s. l.], p. 157–168, 2019. Disponível em:
7 <<https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128164518000095>>
- 8 NAKAMURA, Marcela T. et al. Copaiba Oil and Its Constituent Copalic Acid as
9 Chemotherapeutic Agents against Dermatophytes. **JOURNAL OF THE BRAZILIAN**
10 **CHEMICAL SOCIETY**, CAIXA POSTAL 26037, 05599-970 SAO PAULO, BRAZIL, v. 28,
11 n. 8, p. 1377–1383, 2017.
- 12 NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A New Classification for Plant
13 Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva,
14 Costa Rica. **Biotropica**, [s. l.], v. 26, n. 2, p. 141–159, 1994.
- 15 NEWTON, Peter et al. Cross-scale variation in the density and spatial distribution of an
16 Amazonian non-timber forest resource. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 276, p. 41–
17 51, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.020>>
- 18 NEWTON, Peter; WATKINSON, Andrew R.; PERES, Carlos A. Determinants of yield in a non-
19 timber forest product : *Copaifera oleoresin* in Amazonian extractive reserves. **Forest Ecology**
20 **and Management**, [s. l.], v. 261, n. 2, p. 255–264, 2011. Disponível em:
21 <<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.014>>
- 22 NEWTON, Peter; WATKINSON, Andrew R.; PERES, Carlos A. Spatial, Temporal, and
23 Economic Constraints to the Commercial Extraction of a Non-timber Forest Product: *Copaiba*
24 (*Copaifera* spp.) Oleoresin in Amazonian Reserves. **ECONOMIC BOTANY**, 233 SPRING ST,
25 NEW YORK, NY 10013 USA, v. 66, n. 2, p. 165–177, 2012.
- 26 NIESENBAUM, Richard A. Light or Pollen--Seasonal Limitations on Female Reproductive
27 Success in the Understory Shrub *Lindera Benzoin*. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 81, n. 2, p. 315–
28 323, 1993.
- 29 NIKLAS, Karl J. The Allometry of Safety-Factors for Plant Height. **American Journal of**
30 **Botany**, [s. l.], v. 81, n. 3, p. 345–351, 1994.
- 31 NIKLAS, Karl J.; SPATZ, Hanns-christof. Growth and hydraulic (not mechanical) constraints
32 govern the scaling of tree height and mass. **Proceedings of the National Academy of Sciences**,
33 [s. l.], v. 101, n. 44, p. 15661–15663, 2004.
- 34 NOBRE, Antonio D. **The Future Climate of Amazonia. Scientific Assessment Report**. [s.l:
35 s.n.]. Disponível em: <[http://www.ccst.inpe.br/wp-](http://www.ccst.inpe.br/wp-content/uploads/2014/11/The_Future_Climate_of_Amazonia_Report.pdf)
36 [%5Crcontent/uploads/2014/11/The_Future_Climate_of_Amazonia_Report.pdf](http://www.ccst.inpe.br/wp-content/uploads/2014/11/The_Future_Climate_of_Amazonia_Report.pdf)>
- 37 NOBRE, Carlos A. et al. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a
38 novel sustainable development paradigm. **Proceedings of the National Academy of Sciences**,
39 [s. l.], v. 113, n. 39, p. 10759–10768, 2016. Disponível em:
40 <<http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1605516113>>
- 41 NORBERG, R. Ake. Theory of Growth Geometry of Plants and Self-Thinning of Plant

- 1 Populations : Geometric Similarity , Elastic Similarity , and Different Growth Modes of Plant
2 Parts. **The American Naturalist**, [s. l.], v. 131, n. 2, p. 220–256, 1998.
- 3 OLDEMAN, R. A. A. **Forest - Elements of Sylvology**. Berlin: Springer Berlin Heidelberg,
4 1990.
- 5 OLIVEIRA, Denise Maria Trombert. Morfologia de plântulas e plantas jovens de 30 espécies
6 arbóreas de Leguminosae. **Acta Botanica Brasilica**, [s. l.], v. 13, n. 3, p. 263–269, 1999.
- 7 OLIVEIRA, Rodrigo Leonardo Costa et al. Uso e Conhecimento da Copaíba (Copaifera pubiflora
8 Benth.) Pela Comunidade Makuxi Darora na Savana de Roraima. In: SEMANA NACIONAL DE
9 CIÊNCIA E TECNOLOGIA EM RORAIMA, XII 2017, **Anais...** [s.l: s.n.]
- 10 OSUNKJOYA, Olusegun O. et al. Factors affecting survival of tree seedlings in North
11 Queensland rainforests. **Oecologia**, [s. l.], v. 91, n. 4, p. 569–578, 1992.
- 12 OSUNKOYA, Olusegun O. et al. Variation in wood density, wood water content, stem growth
13 and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island. **Austral
14 Ecology**, [s. l.], v. 32, n. 2, p. 191–201, 2007.
- 15 OSUNKOYA, Olusegun O.; ASH, Julian E. Acclimation to a change in light regime in seedlings
16 of six Australian rainforest tree species. **Australian Journal of Botany**, [s. l.], v. 39, n. 6, p.
17 591–605, 1991.
- 18 PASCOAL, D. R. C. et al. Copaiba oil-loaded commercial wound dressings using supercritical
19 CO₂: A potential alternative topical antileishmanial treatment. **JOURNAL OF
20 SUPERCritical FLUIDS**, PO BOX 211, 1000 AE AMSTERDAM, NETHERLANDS, v.
21 129, n. SI, p. 106–115, 2017.
- 22 PEDRONI, Fernando; SANCHEZ, Maryland; SANTOS, Flavio A. M. Fenologia da copaíba
23 (Copaifera langsdorffii Desf. – Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no
24 sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, [s. l.], v. 25, n. 2, p. 183–194, 2002.
- 25 PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Koppen-
26 Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, [s. l.], v. 11, p. 1633–
27 1644, 2007.
- 28 PEH, Kelvin S.; LEWIS, Simon L.; LLOYD, Jon. Mechanisms of monodominance in diverse
29 tropical tree-dominated systems. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 99, p. 891–898, 2011.
- 30 PEREIRA, W. V. S. et al. Loss of desiccation tolerance in *Copaifera langsdorffii* Desf. seeds
31 during germination. **BRAZILIAN JOURNAL OF BIOLOGY**, RUA BENTO CARLOS, 750 -
32 CENTRO, SAO CARLOS, SP 00000, BRAZIL, v. 74, n. 2, p. 501–508, 2014.
- 33 PERES, Carlos A. et al. Demographic threats to the sustainability of Brazil nut exploitation.
34 **Science**, [s. l.], v. 302, n. 5653, p. 2112–2114, 2003.
- 35 PETERS, Charles M. **The Ecology and Management of Non-Timber Forest Resources**. World
36 Bank ed. Washington, DC.
- 37 PETERS, H. A. et al. Falling palm fronds structure Amazonian rainforest sapling communities.
38 **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 271, n. Suppl_5, p. S367–
39 S369, 2004. Disponível em:
40 <<http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsbl.2004.0197>>

- 1 PIERI, F. A. et al. Antimicrobial profile screening of two oils of *Copaifera* genus. **ARQUIVO**
2 **BRASILEIRO DE MEDICINA VETERINARIA E ZOOTECNIA**, FEDERAL MINAS
3 GERAIS CAIXA POSTAL 567-BELO HORIZ, MINAS GERAIS, BRAZIL, v. 64, n. 1, p. 241–
4 244, 2012.
- 5 PIERI, Fábio Alessandro et al. Inhibition of *Escherichia coli* from mastitic milk by copaiba oil
6 Inibição de *Escherichia coli* de leite mastítico pelo óleo de copaíba. [s. l.], p. 1929–1934, 2011.
- 7 PINERO, D.; SARUKHAN, J.; ALBERDI, P. The Costs of Reproduction in a Tropical Palm,
8 *Astrocaryum Mexicanum*. **The Journal of Ecology**, [s. l.], v. 70, n. 2, p. 473–481, 1982.
- 9 PINTO, Andréia et al. **Boas Práticas para Manejo Florestal e Agroindustrial de produtos**
10 **florestais não ma- deireiros: açaí, andiroba, babaçu, castanha-do-brasil, copaíba e unha-de-**
11 **gato**. Manaus, AM.
- 12 PINTO, Angélica Auxiliadora da Costa; MADURO, Cice Batalha. Produtos e subprodutos da
13 medicina popular comercializados na cidade de Boa Vista, Roraima. **Acta Amazonica**, [s. l.], v.
14 33, n. 2, p. 281–290, 2015.
- 15 PLOWDEN, Campbell. PRODUCTION ECOLOGY OF COPAÍBA (*COPAIFERA* SPP.)
16 OLEORESIN IN THE EASTERN BRAZILIAN AMAZON. **Economic Botany**, [s. l.], v. 57, n.
17 4, p. 491–501, 2003.
- 18 PLOWDEN, Campbell. The Ethnobotany of Copaiba (*Copaifera*) Oleoresin in the Amazon.
19 **Economic Botany**, [s. l.], v. 58, n. 4, p. 729–733, 2004.
- 20 POORTER, Lourens; ROZENDAAL, Danaë M. A. Leaf size and leaf display of thirty-eight
21 tropical tree species. **Oecologia**, [s. l.], v. 158, n. 1, p. 35–46, 2008.
- 22 PORTELA, Rita de Cássia Quitete; SANTOS, Flavio Antonio Maës Do. Caracterização dos
23 estádios ontogenéticos de três espécies de palmeiras: uma proposta de padronização para estudos
24 de dinâmica populacional. **Revista Brasileira de Botânica**, [s. l.], v. 34, n. 4, p. 523–535, 2011.
- 25 QUEIROZ, Luciano Paganucci De; MARTINS-DA-SILVA, Regina Celia Viana; COSTA, Jorge
26 Antonio Silva. **Copaifera in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. 2015. Disponível em:
27 <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB22895>>. Acesso em: 25 maio. 2019.
- 28 R-DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language & environment for statistical computing**.
29 2012. Disponível em: <<http://www.r-project.org/>>.
- 30 RAMIREZ, Nelson. Historia de vida de *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae, Caesalpinioideae)
31 en los altos llanos centrales venezolanos. **Tribuna del Investigador**, [s. l.], v. 1, n. 2, p. 69–75,
32 1994.
- 33 RAMIREZ, Nelson; ARROYO, Marry Kalin. Variacion espacial y temporal en la depredacion de
34 semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela.
35 **Biotropica**, [s. l.], v. 19, n. 1, p. 32–39, 1987.
- 36 RAMIREZ, Nelson; ARROYO, Marry Kalin. Estructura Poblacional de *Copaifera pubiflora*
37 Benth. (Leguminosae ; Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela.
38 **Biotropica**, [s. l.], v. 22, n. 2, p. 124–132, 1990.
- 39 RAMIREZ, Nelson; ARROYO, Mary Kalin. Mecanismos de Dispersion y Dinamica de
40 Regeneracion en *Copaifera pubiflora* Benth. (Caesalpinioideae) en Los Altos Llanos Centrales de

- 1 Venezuela. **Boletín de La Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales**, [s. l.], v. 140, p. 291–
2 311, 1982.
- 3 RAMIREZ, Nelson; HOKCHE, Omaira. Juvenile demography of *Copaifera pubiflora* Benth.
4 (Leguminosae, Caesalpinioideae) near Parent Tree. **Plant Species Biology**, [s. l.], v. 10, p. 137–
5 145, 1995.
- 6 REZNIK, Gabriela; PRATA, Jakeline; PIRES, De Assis. Efeito de bordas lineares na fenologia
7 de espécies arbóreas.PDF. [s. l.], v. 26, n. 1, p. 65–73, 2012.
- 8 RIBEIRO, Reginaldo Vicente et al. Ethnobotanical study of medicinal plants used by Ribeirinhos
9 in the North Araguaia microregion, Mato Grosso, Brazil. **JOURNAL OF**
10 **ETHNOPHARMACOLOGY**, ELSEVIER HOUSE, BROOKVALE PLAZA, EAST PARK
11 SHANNON, CO, CLARE, 00000, IRELAND, v. 205, p. 69–102, 2017.
- 12 RICARDO, Leticia M. et al. Evidence of traditionality of Brazilian medicinal plants: The case
13 studies of *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (barbatimao) barks and *Copaifera* spp.
14 (*copaiba*) oleoresin in wound healing. **JOURNAL OF ETHNOPHARMACOLOGY**,
15 ELSEVIER HOUSE, BROOKVALE PLAZA, EAST PARK SHANNON, CO, CLARE, 00000,
16 IRELAND, v. 219, p. 319–336, 2018.
- 17 RICH, Paul M. et al. Height and Stem Diameter Relationships for Dicotyledonous Trees and
18 Arborescent Palms of Costa Rican Tropical Wet Forest. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**,
19 [s. l.], v. 113, n. 3, p. 241–246, 1986.
- 20 RIGAMONTE-AZEVEDO, Onofra Cleuza; WADT, Paulo Guilherme Salvador Wadt; WADT,
21 Lúcia Helena de Oliveira Wadt. Potencial de produção de óleo-resina de copaíba (*Copaifera* spp.)
22 de populações naturais do sudoeste da Amazônia. **Revista Árvore**, [s. l.], v. 30, n. 4, p. 583–591,
23 2006.
- 24 RIJKERS, Toon et al. The effect of tapping for frankincense on sexual reproduction in *Boswellia*
25 *papyrifera*. **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 43, n. 6, p. 1188–1195, 2006.
- 26 RIVERA, Guillermo; BORCHERT, Rolf. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min
27 reduction in photoperiod : evidence from field observations and herbarium collections . **Tree**
28 **Physiology**, [s. l.], v. 21, p. 201–212, 2001.
- 29 RODRIGUES, Tatiane Maria; MACHADO, Silvia Rodrigues. Developmental and structural
30 features of secretory canals in root and shoot wood of *Copaifera langsdorffii* Desf.
31 (Leguminosae-Caesalpinioideae). **TREES-STRUCTURE AND FUNCTION**,
32 TIERGARTENSTRASSE 17, D-69121 HEIDELBERG, GERMANY, v. 23, n. 5, p. 1013–1018,
33 2009.
- 34 RODRIGUES, Tatiane Maria; TEIXEIRA, Simone de Pádua; MACHADO, Silvia Rodrigues.
35 The oleoresin secretory system in seedlings and adult plants of copaíba (*Copaifera langsdorffii*
36 Desf., Leguminosae-Caesalpinioideae). **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology**
37 **of Plants**, [s. l.], v. 206, n. 6, p. 585–594, 2011. Disponível em:
38 <<http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2010.10.002>>
- 39 ROMERO, Claudia; BOLKER, Benjamin M. Effects of stem anatomical and structural traits on
40 responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. **Canadian Journal of**
41 **Forest Research**, [s. l.], v. 38, n. 3, p. 611–618, 2008.
- 42 ROQUETTE, Jose Guilherme et al. AGE AND GROWTH AFFECT OLEORESIN YIELD

- 1 FROM COPAIBA TREES IN THE CERRADO-AMAZONIA ECOTONE. **CERNE**, CAIXA
2 POSTAL 3037, LAVRAS, MG 37200-000, BRAZIL, v. 24, n. 2, p. 106–113, 2018.
- 3 ROSA, Derek Brito Chaim Jardim et al. Gas Exchanges and Antioxidant Activity in *Copaifera*
4 *langsdorffii* Desf. Seedlings after Flooding. **American Journal of Plant Sciences**, [s. l.], v. 9, p.
5 979–994, 2018.
- 6 ROSSATTO, Davi Rodrigo; HOFFMANN, William Arthur; FRANCO, Augusto César.
7 Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–
8 savanna boundary. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 23, n. 4, p. 689–698, 2009. Disponível em:
9 <<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2435.2009.01568.x>>
- 10 ROSSETO, Vanessa et al. Ontogeny, allometry and architecture of *Psychotria tenuinervis*
11 (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasilica**, [s. l.], v. 27, n. 4, p. 730–736, 2013.
- 12 SANTOS, Humberto Gonçalves et al. **Brazilian Soil Classification System**. 5. ed., re ed.
13 Brasília, DF: Embrapa, 2018. Disponível em: <SiBCS-2018-ISBN-9788570358219-
14 english.epub>
- 15 SCARIOT, Aldicir. Seedling Mortality by Litterfall in Amazonian Forest Fragments1.
16 **Biotropica**, [s. l.], v. 32, n. 4, p. 662, 2000.
- 17 SCHIESTL, Florian P. et al. Herbivory and floral signaling: phenotypic plasticity and trade-offs
18 between reproduction and indirect defense. **New Phytologist**, [s. l.], v. 203, p. 257–266, 2014.
- 19 SCHMIDT, Isabel B. et al. What do matrix population models reveal about the sustainability of
20 non-timber forest product harvest? **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 48, n. 4, p. 815–826,
21 2011.
- 22 SCHUMANN, Katharina et al. Impact of land-use type and bark- and leaf-harvesting on
23 population structure and fruit production of the baobab tree (*Adansonia digitata* L.) in a semi-arid
24 savanna, West Africa. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 260, n. 11, p. 2035–2044,
25 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.009>>
- 26 SHANLEY, Patricia et al. **Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica**. Belém: CIFOR,
27 Imazon, 2005.
- 28 SIEBERT, Stephen F. Abundance and growth of *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Palmae) in
29 response to light and ramet harvesting in five forest sites in Belize. **Forest Ecology and**
30 **Management**, [s. l.], v. 137, n. 1–3, p. 83–90, 2000.
- 31 SILVA, Jacilene Bezerra Da et al. Bark and latex harvesting short-term impact on native tree
32 species reproduction. **Environmental Monitoring and Assessment**, [s. l.], v. 190, n. 12, 2018.
- 33 SILVA FEITOSA JUNIOR, Denilson Jose et al. Effects of Copaiba oil in the healing process of
34 urinary bladder in rats. **INTERNATIONAL BRAZ J UROL**, RUA BAMBINA, 153, RIO DE
35 JANEIRO, 2251-050, BRAZIL, v. 44, n. 2, p. 384–389, 2018.
- 36 SILVEIRA, Andréa P.; MARTINS, Fernando R.; ARAÚJO, Francisca S. Are tree ontogenetic
37 structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study
38 with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian caatinga. **Acta Oecologica**, [s. l.], v. 43, p. 126–133,
39 2012.
- 40 SIQUEIRA, Ariane de Souza. Alometria de *Caryocar brasiliense* (Bombacaceae) em diferentes

- 1 fisionomias do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO. **BIOTA NEOTROPICA**, [s. l.],
2 v. 6, n. 3, p. 1–4, 2006.
- 3 SMIRNOVA, O. V.; BOBROVSKII, M. V. Tree ontogeny and its reflection in the structure and
4 dynamics of plant and soil covers. **Russian Journal of Ecology**, [s. l.], v. 32, n. 3, p. 159–163,
5 2001.
- 6 SMITH, Cecelia M.; BRONSTEIN, Judith L. Site variation in reproductive synchrony in three
7 neotropical figs. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 23, n. 4, p. 477–486, 1996.
- 8 SOEHARTONO, Tonny; NEWTON, Adrian C. Conservation and sustainable use of tropical
9 trees in the genus *Aquilaria* I. Status and distribution in Indonesia. **Biological Conservation**, [s.
10 l.], v. 96, n. 1, p. 83–94, 2000.
- 11 SOEHARTONO, Tonny; NEWTON, Adrian C. Conservation and sustainable use of tropical
12 trees in the genus *Aquilaria* II. The impact of gaharu harvesting in Indonesia. **Biological**
13 **Conservation**, [s. l.], v. 97, n. 1, p. 29–41, 2001.
- 14 SOUZA, Alexandre F. et al. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the
15 effects of logging in southern South America. **Acta Oecologica**, [s. l.], v. 34, n. 2, p. 221–232,
16 2008.
- 17 SOUZA, Alexandre F.; MARTINS, Fernando R. Population structure and dynamics of a
18 neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and**
19 **Conservation**, [s. l.], v. 13, n. 9, p. 1611–1632, 2004.
- 20 SOUZA, Alexandre F.; MARTINS, Fernando R.; BERNACCI, Luis Carlos. Clonal growth and
21 reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha* : an ontogenetic
22 approach . **Canadian Journal of Botany**, [s. l.], v. 81, n. 2, p. 101–112, 2003.
- 23 SOUZA, Alexandre F.; MARTINS, Fernando R.; MATOS, Dalva M. Silva. Detecting
24 ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest.
25 **Canadian Journal of Botany**, [s. l.], v. 78, p. 1227–1237, 2000.
- 26 SOUZA, Giovana A. G. De et al. Phytomedicine In vitro and in vivo antimalarial potential of
27 oleoresin obtained from *Copaifera reticulata* Ducke (Fabaceae) in the Brazilian Amazon
28 rainforest. **Phytomedicine**, [s. l.], v. 24, p. 111–118, 2017. Disponível em:
29 <<http://dx.doi.org/10.1016/j.phymed.2016.11.021>>
- 30 SOUZA, Flávia Dinah Rodrigues. **O manejo do óleo-resina de *Copaifera* spp . realizado pelas**
31 **etnias Arara (Karo) e Gavião (Ikolen) na Terra Indígena Igarapé Lourdes, Rondônia.** 2010.
32 INPA, [s. l.], 2010.
- 33 SOUZA, Matheus L. et al. Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a
34 neotropical tree along a rainfall gradient. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 13, n. 12, p. 1–20, 2018.
35 Disponível em: <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208512>>
- 36 SPOSITO, Tereza C. ..; SANTOS, Flavio A. .. M. .. Scaling of Stem and Crown in Eight
37 *Cecropia* (Cecropiaceae) Species of Brazil. **American Journal of Botany**, [s. l.], v. 88, n. 5, p.
38 939–949, 2001.
- 39 STAS, Suzanne M. et al. Matrix population models indicate that bark harvest of two medicinal
40 plants in Uganda’s Bwindi Impenetrable National Park is sustainable. **African Journal of**
41 **Ecology**, [s. l.], v. 55, n. 1, p. 30–36, 2016.

- 1 TICKTIN, Tamara. The ecological implications of harvesting non-timber forest products.
2 **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 41, n. 1, p. 11–21, 2004.
- 3 TOBOUTI, Priscila Lie et al. Antimicrobial activity of copaiba oil: A review and a call for
4 further research. **BIOMEDICINE & PHARMACOTHERAPY**, 23 RUE LINOIS, 75724
5 PARIS, FRANCE, v. 94, p. 93–99, 2017.
- 6 TORQUEBLAU, E. **Architecture analysis of the Los Tuxtlas forest (Veracruz), Mexico**.
7 Amsterdam: PhD. thesis, University of Amsterdam, 1981.
- 8 TREMMEL, D. C.; BAZZAZ, Fakhri A. Plant Architecture and Allocation in Different
9 Neighborhoods: Implications for Competitive Success. **Ecology**, [s. l.], v. 76, n. 1, p. 262–271,
10 1995.
- 11 TUCKER LIMA, Joanna M. et al. Landscape change alters reproductive phenology and sex
12 expression in *Attalea* palms (Arecaceae) of southwestern Amazonia. **Plant Ecology**, [s. l.], v.
13 219, n. 10, p. 1225–1245, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s11258-018-0874-7>>
- 14 VALLADARES, Fernando; SALDANA, Alfredo; GIANOLO, Ernesto. Costs versus risks:
15 Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest
16 trees of different shade tolerance. **Austral Ecology**, [s. l.], v. 37, n. 1, p. 35–43, 2012. Disponível
17 em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1442-9993.2011.02245.x>>
- 18 VAN-SCHAIK, Carel P. ...; TERBORGH, John W. ...; WRIGHT, S. ... Joseph. The Phenology of
19 Tropical Forests : Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. **Annual**
20 **Review of Ecology and Systematics**, [s. l.], v. 24, n. 1993, p. 353–377, 1993.
- 21 VAN GELDER, H. A.; POORTER, L.; STERCK, F. J. Wood mechanics, allometry, and life-
22 history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist**, [s. l.], v. 171, p. 367–
23 378, 2006.
- 24 VARGHESE, Anita. **ECOLOGY, IMPACT AND TRADITIONAL KNOWLEDGE OF**
25 **RESIN HARVEST ON THE WILD DAMMER TREE-CANARIUM STRICTUM ROXB.**
26 **IN THE NILGIRI BIOSPHERE RESERVE, WESTERN GHATS, INDIA**. 2014. University
27 of Hawaii at Manoa, [s. l.], 2014.
- 28 VARTAPETIAN, Boris B.; JACKSON, Michael B. Plant Adaptations to Anaerobic Stress.
29 **Annals of Botany**, [s. l.], v. 79, n. (Supplement A), p. 3–20, 1997.
- 30 VEIGA-JUNIOR, Valdir Florencio Da; PINTO, Angelo C. The *Copaifera* L. GENUS. **Química**
31 **Nova**, [s. l.], v. 25, n. 2, p. 273–286, 2002.
- 32 VESTER, Hans F. M.; CLEEF, Antoine M. Tree architecture and secondary tropical rain forest
33 development: A case study in Araracuara, Colombian Amazonia. **Flora - Morphology -**
34 **Geobotany - Ecophysiology**, [s. l.], v. 193, n. 1, p. 75–97, 1998. Disponível em:
35 <[http://dx.doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30816-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30816-2)>
- 36 VIEIRA, João Pedro Dias. **Relatorio apresentado á Assembléa Legislativa Rovincial [sic],**
37 **pelo excellentissimo senhor doutor João Pedro Dias Vieira, dignissimo presidente desta**
38 **provincia, no dia 8 de julho de 1856 por ocasião da primeira sessão ordinaria da terceira**
39 **legislatura da**. 1856. Disponível em: <<http://brazil.crl.edu/bsd/bsd/64/index.html>>. Acesso em:
40 15 maio. 2019.
- 41 VINCENT, G.; HARJA, D. Exploring ecological significance of tree crown plasticity through

- 1 three-dimensional modelling. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 101, n. 8, p. 1221–1231, 2008.
- 2 VIRILLO, Carolina Bernucci et al. Is size structure a good measure of future trends of plant
3 populations? an empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian
4 savanna). **Acta Botanica Brasilica**, [s. l.], v. 25, n. 3, p. 593–600, 2011.
- 5 WADT, Lúcia H. O.; KAINER, Karen A.; GOMES-SILVA, Daisy A. P. Population structure and
6 nut yield of a *Bertholletia excelsa* stand in Southwestern Amazonia. **Forest Ecology and
7 Management**, [s. l.], v. 211, p. 371–384, 2005.
- 8 WAGNER, Vivian Petersen et al. Effects of Copaiba Oil Topical Administration on Oral Wound
9 Healing. **PHYTOTHERAPY RESEARCH**, 111 RIVER ST, HOBOKEN 07030-5774, NJ USA,
10 v. 31, n. 8, p. 1283–1288, 2017.
- 11 WAKELING, Julia L.; STAVER, A. Carla; BOND, William J. Simply the best: The transition of
12 savanna saplings to trees. **Oikos**, [s. l.], v. 120, n. 10, p. 1448–1451, 2011.
- 13 WARTON, David I. et al. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Review**, [s. l.],
14 v. 81, p. 259–291, 2006.
- 15 WARTON, David I. et al. SMATR 3 – an R package for estimation and inference about
16 allometric lines. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 3, p. 257–259, 2012.
- 17 WARTON, David I.; WEBER, Neville C. Common Slope Tests for Bivariate Errors-in-Variables
18 Models. **Biometrical Journal**, [s. l.], v. 44, n. 2, p. 161–174, 2002.
- 19 WCMC, World Conservation Monitoring Centre. **Copaifera epunctata**. 1998. Disponível em:
20 <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T32615A9717837.en>>. Acesso em: 6 maio.
21 2019.
- 22 WEINER, Jacob. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology,
23 Evolution and Systematics**, [s. l.], v. 6, n. 4, p. 207–215, 2004. Disponível em:
24 <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1433831904700773>>
- 25 WEINER, Jacob; THOMAS, Sean C. Competition and Allometry in Three Species of Annual
26 Plants Author (s): Jacob Weiner and Sean C . Thomas Reviewed work (s): Published by :
27 Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1940771> .
28 COMPETITION AND ALLOMETRY IN TH. **Ecology**, [s. l.], v. 73, n. 2, p. 648–656, 1992.
- 29 WFO. **World Flora Online. Copaifera - Accepted name**. 2019. Disponível em:
30 <<http://www.worldfloraonline.org/>>. Acesso em: 22 maio. 2019.
- 31 WHITMORE, T. C. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. **Ecology**, [s. l.], v.
32 70, n. 3, p. 536–538, 1989.
- 33 WRIGHT, S. Joseph et al. Gap-Dependent Recruitment , Realized Vital Rates , and Size
34 Distributions of Tropical Trees. **Ecology**, [s. l.], v. 84, n. 12, p. 3174–3185, 2003.
- 35 XAUD, Maristela Ramalho; XAUD, Haron Abraham Magalhães. Anais do XVIII Simpósio
36 Brasileiro de Sensoriamento Remoto -SBSR. In: (INPE, Ed.)SIMPÓSIO BRASILEIRO DE
37 SENSORIAMENTO REMOTO 2017, Santos, São Paulo. **Anais...** Santos, São Paulo Disponível
38 em: <<http://urlib.net/rep/8JMKD3MGP6W34M/3PS44BR?ibiurl.language=pt-BR>>
- 39 ZANNE, A. E. et al. **Global Wood Density Database**. [s.l.] : Dryad Identifier.
40 <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>, 2009.

- 1 ZAPPI, Daniela C. et al. Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil.
2 **Rodriguesia**, [s. l.], v. 66, n. 4, p. 1085–1113, 2015.
- 3 ZAR, J. H. **Bioestatistical analysis**. 4th ed ed. New Jersey: Prentice-Hall, 1999.
- 4 ZOGHBI, Maria das Graças B. et al. Chemical Variation in the Volatiles of *Copaifera reticulata*
5 Ducke (Leguminosae) Growing Wild in the States of Para and Amapa, Brazil. **JOURNAL OF**
6 **ESSENTIAL OIL RESEARCH**, 362 S SCHMALE RD, CAROL STREAM, IL 60188-2787
7 USA, v. 21, n. 6, p. 501–503, 2009.
- 8 ZOGHBI, Maria Das Graças B.; LAMEIRA, Osmar A.; OLIVEIRA, Elaine C. P. Seasonal
9 variation of oleoresin and volatiles from *copaifera martii hayne* growing wild in the state of par,
10 Brazil. **Journal of Essential Oil Research**, [s. l.], v. 19, n. 6, p. 504–506, 2007.
- 11 ZOGHBI, Maria Das Graças B.; MARTINS-DA-SILVA, Regina C. V.; TRIGO, Jos Roberto.
12 Volatiles of oleoresins of *copaifera paupera* (herzog) dwyer c. *piresii* dwyer and c. *pubiflora*
13 *benth.* (leguminosae). **Journal of Essential Oil Research**, [s. l.], v. 21, n. 5, p. 403–404, 2009.
- 14