

SÍNDROMES DE POLINIZAÇÃO E BIOLOGIA FLORAL DE ESPÉCIES MADEIREIRAS DA AMAZÔNIA E IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO FLORESTAL

Márcia Motta Maués

INTRODUÇÃO

Pouco se conhece sobre os processos de polinização e reprodução das espécies arbóreas que vêm sendo exploradas na floresta amazônica, apesar de algumas delas encontrarem-se ameaçadas de drástica diminuição nos estoques naturais.

De acordo com Prance (1985), um dos aspectos mais importantes dentre os estudos de ecologia florestal é a compreensão dos mecanismos de polinização e biologia floral. A complexidade das síndromes de polinização das árvores da floresta amazônica é ainda um vasto campo a ser explorado, devido, em parte, à dificuldade de se atingir o dossel, observando-se a altura das árvores nativas, que pode ultrapassar os 30 metros, bem como a própria densidade populacional da vegetação e o difícil acesso aos locais de estudo.

Há algumas décadas, pensava-se que a maioria das árvores das florestas tropicais apresentava autogamia, à semelhança das espécies arbóreas de regiões temperadas, baseando-se, principalmente, na grande distância entre indivíduos, no padrão assincrônico de florescimento de várias espécies e na restrita mobilidade de seus polinizadores (Corner, 1954; Baker, 1959 citados por Bawa, 1974). Entretanto Janzen (1971) verificou que abelhas da família Euglossinae eram capazes de regressar ao ninho após captura e liberação a uma distância de até 23 km. Assim, concluiu que a mesma distância poderia ser coberta para o forrageamento de pólen (busca de alimento para as larvas do ninho), podendo assim polinizar árvores que estivessem neste raio de ação. Verificou ainda

que estas abelhas obedeciam a uma rota pré-determinada, na qual visitavam o mesmo grupo de plantas diariamente nos mesmos horários, favorecendo as plantas que floresciam por longos períodos e com poucas flores abertas por dia, lançando então a teoria das abelhas "*trap-liners*", termo já utilizado antes por Baker (1970) citado por Proctor et al. (1996).

Bawa (1974), em estudo sobre o sistema reprodutivo de espécies arbóreas da floresta de La Selva, na Costa Rica, demonstrou que cerca de 76% das espécies apresentavam fecundação cruzada (alogamia). Foi o suficiente para lançar as bases para o redirecionamento dos estudos sobre a biologia reprodutiva das árvores tropicais, e atrair a atenção dos pesquisadores para os problemas gerados a partir da exploração desordenada das florestas.

Guariguata (1998) fez referência a estudos realizados em uma floresta amazônica com relação à produção de sementes em áreas exploradas há cerca de dez anos e áreas não exploradas, mostrando que o número de frutos das mesmas espécies nas duas áreas foi diferente, sendo inferior nas áreas onde houve exploração madeireira. Comentou também que a remoção de indivíduos de uma mesma espécie pode aumentar o nível de endogamia nos indivíduos remanescentes, o que refletiria tanto na produção de sementes como na qualidade (viabilidade) desse material.

Bawa (1990a) enfatizou que para realizar o manejo florestal com responsabilidade, é fundamental haver um nível mínimo de conhecimento sobre a biologia reprodutiva e a estrutura genética das espécies florestais sob manejo. Este conhecimento é ainda limitado, mas já se sabe que as espécies tropicais apresentam padrões complexos de florescimento, grande variedade de polinizadores e dispersores de sementes, ocorrem geralmente em baixas densidades e são em grande parte alógamas. Sob o ponto de vista do manejo florestal, o conhecimento da biologia da polinização permitiria saber o quanto as espécies dependem de um determinado polinizador, pois no caso de haver uma especificidade entre planta-polinizador, o manejo e a conservação da população do polinizador se tornaria tão importante quanto o manejo da espécie arbórea em

questão. Além disso, o autor afirmou que uma estratégia adequada de manejo deveria levar em consideração o modo pelo qual as populações de polinizadores seriam influenciadas pelas modificações na frequência e composição das espécies florestais, sabendo-se que nas florestas tropicais existem grupos de espécies que compartilham os mesmos vetores de polinização.

Assim, para conhecer a biologia reprodutiva de uma planta, é necessário fazer uma ampla abordagem que envolva a fenologia reprodutiva, biologia floral, sistema reprodutivo, agentes polinizadores e dispersores e, conseqüentemente, a síndrome de polinização. Esses parâmetros, associados à estrutura genética, podem ser entendidos como o sistema genético.

A fenologia reprodutiva pode ser avaliada em intervalos de tempo regulares (uma semana, quinze dias, um mês) através da observação da duração, ocorrência, seqüência, e frequência dos eventos de floração (botão floral e flor) e frutificação (frutos verde e maduro, disseminação), de um grupo de plantas em uma população natural ou plantação (Fournier & Charpentier, 1975).

Um dos padrões adotados para a classificação do tipo de floração foi criado por Gentry (1974), baseado no estudo do florescimento de um grupo de espécies da família Bignoniaceae. Foram estabelecidos três tipos: "Big-bang" ou "Mass-flowering": floração relâmpago com uma grande quantidade de flores abrindo simultaneamente, ocorrendo em vários indivíduos de uma espécie em um curto intervalo de tempo (de um dia a uma ou duas semanas); "Cornucópia": quantidade grande de flores abrindo em diversos indivíduos de uma espécie em um intervalo de três a oito semanas, com flores que duram apenas um dia; e "Steady-state": relativamente poucas flores abrindo em diferentes indivíduos de uma espécie em um longo intervalo de tempo (dois meses a um ano).

O sistema reprodutivo compreende todos os aspectos da expressão sexual nas plantas, que afetam a contribuição genética para gerações futuras de indivíduos dentro de uma espécie. Em estudos de polinização em condições naturais, o conhecimento

do sistema reprodutivo é uma etapa essencial para avaliar a dependência da produção de sementes em função da taxa e do tipo de polinização em direção ao entendimento dos mecanismos de fluxo gênico.

De acordo com o tipo de sistema reprodutivo, as plantas podem apresentar autopolinização, quando as flores são polinizadas com seu próprio pólen, ou polinização geitonogâmica, quando ocorre a transferência de pólen entre flores no mesmo indivíduo, ou polinização cruzada, quando há o envolvimento de duas plantas distintas da mesma espécie, uma doadora de pólen e a outra receptora, para que ocorra a fecundação. Ambas situações também podem ocorrer em uma mesma planta, resultando em um sistema misto, assim como existem espécies que produzem frutos sem ocorrer polinização, por um processo chamado agamospermia (apomixia).

A biologia floral envolve todos os aspectos relacionados à flor, como o horário de abertura plena (antese), o período de receptividade do estigma e o horário de liberação do pólen. Através do conhecimento da estrutura básica da flor, seu tamanho e horário de abertura, é possível inferir sobre o tipo de polinizador adaptado à mesma. A relação pólen/óvulo é um indicativo do tipo de sistema reprodutivo, de acordo com Cruden (1977). A receptividade do estigma e a viabilidade do pólen também são ferramentas que auxiliam no entendimento do sistema reprodutivo.

Os atrativos florais, tais como coloração e odor e as recompensas, como pólen, néctar, óleo, perfume ou resinas atraem os visitantes ou polinizadores. O conhecimento destes recursos, a biologia floral e a morfologia/estrutura da flor permitem descrever a síndrome de polinização de uma espécie, que é o conjunto de características e atributos que levam essa espécie a ser polinizada por um determinado grupo de agentes (Faegri & van der Pijl, 1979).

Baseado em Faegri & Pijl (1979) e Proctor et al. (1996), as principais síndromes de polinização são:

a) Anemofilia: flores polinizadas pelo vento. Caracterizam-se por um número reduzido de anteras com pólen pequeno, seco e muito abundante; poucos atrativos visuais; estigma com superfície viscosa, geralmente em um plano superior ao perianto; o perianto é insignificante, pequeno ou ausente; o número de óvulos é reduzido. São, na maioria dos casos, dióicas;

b) Cantarofilia: flores polinizadas por besouros. Os besouros já existiam antes mesmo do surgimento das angiospermas, e devem ter sido os primeiros polinizadores dessas plantas. Estes insetos são geralmente "desajeitados" e visitam as flores em busca de alimento (pólen e/ou tecidos nutritivos) e às vezes podem causar sérios danos à flor. Algumas flores polinizadas por besouros apresentam um mecanismo de termogênese que promove a volatilização do odor e influência na atração dos polinizadores (Prance, 1985). Caracterizam-se pela redução de atrativos visuais; nenhuma forma especial; guia de nectário ausente; antese vespertina ou noturna; coloração creme, amarelo-clara, amarelo-esverdeada, vermelho ou vinho; aroma conspícuo (de especiarias ou frutos maduros e fermentados); estrutura do perianto robusta e oferta de pólen; tecidos nutritivos e/ou néctar como recompensa. Muitas vezes são utilizadas por esses insetos como local de acasalamento e postura. Estudos realizados em florestas úmidas da Austrália mostraram que até 25% das espécies arbóreas são polinizadas por coleópteros (Bawa, 1990b);

c) Miofilia: flores polinizadas por moscas. De acordo com o grupo de moscas visitantes, encontram-se três grupos de flores para esta síndrome. O primeiro grupo reúne flores com formas pouco especializadas, coloração discreta, apresentando guias de néctar, odor imperceptível, órgãos sexuais expostos, ofertando néctar como recompensa. O segundo apresenta flores mais especializadas, com coloração escura, marrom ou verde, adornadas com pontuações ou listras, aroma almiscarado, com estrutura funcionando como armadilha aos visitantes. O terceiro grupo reúne flores que mimetizam formas e odores, atraindo os visitantes de maneira "fraudulenta", induzindo-os ao acasalamento e postura, e

promovendo, indiretamente, a polinização. Raros registros dessa síndrome são encontrados atualmente para as espécies arbóreas tropicais;

d) Melitofilia: a polinização é realizada por abelhas. As abelhas são responsáveis por quase 52% da polinização das espécies arbóreas tropicais (Bawa et al. 1985), sendo consideradas excelentes vetores de fluxo gênico, por sua capacidade de voar longas distâncias (Janzen, 1971). Soma-se ainda a "fidelidade" mostrada pela maioria das abelhas em visitas a plantas da floresta amazônica (Absy & Kerr, 1977), que aumenta seu valor como insetos polinizadores. As flores polinizadas por abelhas geralmente são zigomórficas, têm coloração vistosa variando entre o rosa, amarelo, azul, violeta (nunca vermelho, pois as abelhas não enxergam esta cor), guias de néctar, aroma agradável, antese diurna, plataforma de pouso (que pode ser uma agregação de flores pequenas, uma pétala modificada ou outra estrutura), pólen e/ou néctar em abundância, estando o néctar protegido e produzido em quantidade moderada, órgãos sexuais protegidos, muitos óvulos por flor. Um exemplo dessa síndrome é encontrado na família Lecythidaceae, onde, em pelo menos dez gêneros, a polinização é realizada por abelhas mamangavas dos gêneros *Xylocopa*, *Eulaema*, *Euglossa*, *Epicharis* (família Anthophoridae) e *Bombus*, *Trigona* e *Melipona* (família Apidae) (Prance, 1985);

e) Esfingofilia: flores polinizadas por mariposas. Geralmente estas flores têm antese noturna, aroma forte (perceptível à longa distância) e agradável, coloração branca ou creme, estrutura tubular, guias de néctar ausentes, néctar protegido e produzido em abundância, e pouco pólen. Segundo Bawa (1990b), essa síndrome é muito comum em florestas tropicais, a exemplo de representantes da família Rubiaceae, porém é ainda muito pouco estudada;

f) Psicofilia: flores polinizadas por borboletas. Apresentam antese diurna, cores vibrantes como o vermelho, laranja, rosa-choque, azul e amarelo, geralmente estão agrupadas em massas, apresentam um tubo estreito que permite apenas a passagem da probóscide, tem aroma discreto e agradável, néctar protegido e produzido em abundância;

g) Ornitofilia: flores polinizadas por pássaros. A grande maioria dos polinizadores deste grupo é constituída por beija-flores e pássaros da ordem Passeriformes, entretanto encontram-se também outros pássaros como polinizadores importantes, os periquitos (não só aqui na Amazônia onde foi registrado o primeiro caso de polinização por pisitacídeos da Região Neotropical, em *Platonia insignis* – Maués & Venturieri (1997), como na Austrália). Flores polinizadas por pássaros são geralmente robustas, de cores vibrantes como o vermelho, rosa-choque e coral, produzem néctar diluído e em abundância, bastante pólen, têm antese diurna, mas não possuem aroma perceptível;

h) Quiropterofilia: flores polinizadas por morcegos são comuns nos trópicos. Estas flores têm geralmente antese noturna, coloração discreta (branca, creme, verde), odor forte e nem sempre agradável (lembra furtos em decomposição), estrutura robusta, produzem néctar e pólen em abundância, ocupam uma posição peculiar sobressaindo-se à folhagem. Dentre as espécies amazônicas, essa síndrome foi encontrada nas famílias Bombacaceae e Caryocaraceae e em alguns gêneros de Leguminosae (i.e. *Bauhinia* e *Parkia*) (Prance, 1985).

Este trabalho analisou exemplos de síndromes de polinização de espécies madeireiras nativas da Amazônia, incluindo a biologia floral, relacionando a aspectos do manejo florestal.

Os casos estudados resultaram de investigações em um grupo de oito espécies com diferentes síndromes de polinização, estudadas durante os anos de 1996 a 1998, em área de floresta úmida natural e em plantios, no Estado do Pará.

METODOLOGIA

Estudou-se a biologia floral e realizou-se um levantamento dos principais vetores de pólen de *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. Lecythidaceae (castanheira-do-brasil), *Jacaranda copaia* (Aublet) D. Don Bignoniaceae (parapará), *Dipteryx odorata* Willd. Leguminosae-Papilionoideae (cumarú), *Manilkara amazonica* (Huber) Standley Sapotaceae (maparajuba), *Vouacapoua americana* Aubl. Leguminosae-Caesalpinioideae (acapu), *Symphonia globulifera* Aubl. Clusiaceae (anani), *Parkia pendula* Benth. ex Walp Leguminosae-Mimosoideae (faveira-bolota) e *Simarouba amara* Aubl. Simaroubaceae (marupá).

a) Área de estudo

Os estudos foram conduzidos em área de floresta secundária, no município de Belterra (2°38'S 54°57'W) e em plantios existentes na área experimental da Embrapa Amazônia Oriental, em Belém (1°53'S 48°46'W), no Estado do Pará.

Segundo classificação de Köppen, Belterra tem o padrão climático Ami, caracterizado por apresentar temperatura média de 25°C, umidade relativa média de 86%, precipitação média anual de 2.100 mm e um total médio de 2.150 horas de brilho solar (Carvalho, 1980). Em Belém, o padrão climático é Afi, apresentando temperatura média anual de 25,9°C, umidade relativa do ar de 84% e precipitação pluviométrica de 2.900mm.

b) Morfologia floral

Foram coletadas flores e inflorescências das espécies selecionadas para estudo, com o auxílio de podão, escada e de uma torre metálica. O material coletado foi levado imediatamente ao laboratório, e colocado em recipientes com água para evitar a desidratação. Parte do material foi fixado em FAA (Radford, 1974).

Em seguida, as flores foram analisadas sob estereoscópio Olympus SZH. Foram feitas fotografias e fotomicrografias utilizando Microscópio Eletrônico de Varredura.

c) Biologia floral

Foi feita a determinação do horário de abertura plena das flores (antese), através de observações *in loco* ou no laboratório, quando coletavam-se ramos férteis com flores em estágio de pré-antese, acompanhando-se a abertura das mesmas.

A receptividade do estigma foi testada de acordo com metodologia de Dafni (1992) e Dafni & Maués (1998), utilizando-se peróxido de hidrogênio (H_2O_2), Perex Test Merk, solução Baker e solução Peroxtesmo KO. Peroxtesmo KO indica a presença de uma enzima, a peroxidase, o pólen viável ou o estigma receptivo assume uma coloração azul ou roxa na presença desta enzima. O Perex Test indica a presença de H_2O_2 no estigma, sendo medido através de uma escala de cores que varia do amarelo claro ao vermelho, com escores para cada nuance. O peróxido de hidrogênio (H_2O_2) indica a receptividade, através da formação de bolhas de ar. É um método simples e barato, porém se houver qualquer corte no tecido, pode levar a um falso resultado. O teste de Baker indica também a presença de atividade enzimática, através da álcool-dehidrogenase.

A viabilidade do pólen foi testada com solução de Alexander (1980) e solução Baker (Dafni, 1992). A solução de Alexander revela se o protoplasma está íntegro, indicativo da viabilidade do pólen; os grãos viáveis assumiram a coloração interna vermelho-escura, devido ao carmim acético e externamente verde, pela ação do verde malaquita, e os inviáveis ficaram totalmente verdes.

O grau brix do néctar foi medido com refratômetro portátil ATAGO, somente nas espécies com grande quantidade de néctar. Os recursos florais e atrativos foram identificados. As glându-

las secretoras de aroma (osmóforos) foram localizadas utilizando-se solução de vermelho-neutro a 0,1%. Flores frescas foram submersas na solução por intervalos de tempo de um minuto, 30 minutos, 60 minutos e 120 minutos. Após esta etapa, as flores foram lavadas em água destilada e dissecadas sob estereoscópio, para a análise das partes florais. As regiões coradas de vermelho intenso indicavam a presença dos osmóforos.

d) Sistema reprodutivo

Investigou-se o sistema reprodutivo através de cruzamentos controlados. Basicamente foi verificada a ocorrência de autopolinização para todas as espécies estudadas, através do isolamento de flores/inflorescências com sacos de papel impermeável e sacos à prova de pólen.

Para o acapu, foram feitos testes preliminares de polinização controlada no campo e no laboratório (*in vitro*). Para isto, três árvores foram selecionadas considerando-se a disponibilidade de flores e altura dos ramos com as inflorescências. Foram aplicados os seguintes tratamentos adaptados de Radford (1974):

- Autopolinização espontânea: um dia antes da antese as flores foram protegidas com sacos de papel impermeável e deixadas sem manipulação por dois dias, quando foram coletadas e fixadas em FAA;

- Autopolinização induzida: seguiu-se o mesmo procedimento adotado no tratamento 1, porém no dia seguinte retirou-se o saco de papel momentaneamente para polinizar a flor com seu próprio pólen;

- Xenogamia com emasculação: as flores foram protegidas um dia antes da antese, e no dia seguinte foram emasculadas (retiravam-se todas as anteras antes da deiscência) e polinizadas com o pólen umas das outras. No dia posterior, as flores foram coletadas e fixadas em FAA;

- Xenogamia sem emasculação: o mesmo procedimento do tratamento 3, sem a retirada das anteras;
- Geitonogamia com emasculação: o mesmo procedimento do tratamento 3, porém os cruzamentos foram feitos entre flores de uma mesma árvore;
- Controle: foram marcadas flores para polinização aberta no campo.

As flores foram coletadas e fixadas em FAA, 48 horas após os cruzamentos. Os resultados foram analisados em dez flores de cada tratamento, em microscópio de fluorescência, corando-se os pistilos, previamente amaciados em solução de NaOH 2M por duas horas, em corante de azul de anilina e calcoflúor Jefferies & Belcher (1974) citados por Kearns & Inouye (1993). Utilizou-se filme colorido ASA 400 para o registro das imagens.

e) Visitantes e polinizadores

Observou-se o comportamento dos visitantes no momento das visitas e o local de contato com os órgãos reprodutivos. Os insetos visitantes foram coletados com rede entomológica, mortos em vapores de acetato de etila, montados em alfinete e etiquetados. Posteriormente, foram identificados em nível taxonômico mais inferior possível, com o auxílio de especialistas e também por comparação com espécimens da Coleção Entomológica da Embrapa Amazônia Oriental.

Os demais visitantes foram observados visualmente com auxílio de binóculos Nikon 15x25 e identificados em nível de família.

f) Síndromes de polinização

Com base em todos os aspectos investigados, determinou-se a síndrome de polinização para cada planta, de acordo com a classificação de Faegri & van der Pijl (1979).

Como havia indícios de anemofilia no marupá, foram instaladas armadilhas para coleta de pólen, de acordo com a metodologia de Dafni (1992), que consistiam de lâminas com gelatina e corante nas árvores com flores femininas, distribuídas aos 10 m e 5 m de altura e em nível do solo.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dentre as espécies estudadas, *Bertholletia excelsa* (castanheira-do-brasil, Figura 1 a), *Jacaranda copaia* (parapará, Figura 1c) e *Dipteryx odorata* (cumaru, Figura 1e) apresentaram síndrome de polinização melitófila, ou seja, são polinizadas por abelhas, e suas flores reúnem as principais características atrativas a esse grupo de polinizadores. Essas características foram, principalmente, antese diurna; flores de cores atrativas (lilás, rosa e amarela, respectivamente); presença de odor agradável; recursos florais (néctar e pólen) produzidos em quantidade reduzida e protegidos; órgãos reprodutivos protegidos.

As flores da castanheira possuem uma câmara de estaminódios soldados, formando uma estrutura robusta (lígula) que recobre os estames e o estigma, restringindo a entrada dos insetos visitantes e permitindo somente insetos robustos e vigorosos penetrarem para coletar pólen ou néctar. Mori et al. (1978), Müller et al. (1980), Moritz (1984) e Maués & Oliveira (1999) mencionam que as flores de castanheira-do-brasil selecionam os visitantes de acordo sua estrutura morfológica. As fotomicrografias da superfície estigmática da castanheira revelaram a presença de papilas que facilitam a aderência do pólen (Maués & Oliveira, 1999) (Figura 1b). O teste para detecção de osmóforos indicou a concentração das glândulas de cheiro na porção interna das pétalas. A região mais receptiva do estigma está situada na porção basal das papilas.

O parapará apresenta inflorescências paniculadas terminais com flores hermafroditas de antese diurna; androceu com anteras rimosas poricidas, apresentando exposição parcial do pólen e um estaminódio central de cor branco-transparente (diáfano) com pêlos glandulares em toda a sua extensão (Figura 1d). Foram

localizados osmóforos nos pêlos glandulares do estaminódio. As flores ofertam pólen e néctar aos visitantes, permanecendo abertas por todo o dia, fechando ao anoitecer (Maués & Santos, 1999). O pólen é disponibilizado uma hora após a abertura plena da flor, e permanece viável desde sua exposição até o dia seguinte. O estaminódio é responsável pela atração dos visitantes e pelo estreitamento do caminho no interior da flor, como afirma Endress (1994). A região receptiva do estigma concentra-se na porção interna dos lobos, e a receptividade inicia logo após a antese, enquanto as anteras ainda estão fechadas, prolongando-se até o dia seguinte. Esta estratégia estende o período de aptidão à polinização para até dois dias (Maués & Santos, 1999). Observou-se que imediatamente após a deposição de pólen no estigma, os lobos fecham-se.

O cumaru apresenta inflorescências paniculadas eretas, com flores hermafroditas de antese diurna. Os recursos florais ofertados aos visitantes são o pólen e o néctar. As flores são extremamente aromáticas e este odor exerce grande atração aos polinizadores. Verificou-se maior concentração de osmóforos nas pétalas e sépalas, principalmente na porção central do estandarte. No teste olfativo, as partes florais que exalaram aroma com maior intensidade foram as pétalas. O aroma foi classificado como adocicado e agradável, lembrando aroma de frutas, perceptível ao olfato humano sob a copa de uma árvore em plena floração (Maués et al. 1999a).

A Tabela 1 reúne as características morfológicas mais importantes das espécies estudadas.

Verificou-se que o parapará e a castanha-do-brasil florescem em períodos bem definidos na região de Belém, nos meses de menor precipitação pluviométrica (agosto a novembro) apresentando um padrão "cornucópia" de acordo com a classificação de Gentry (1974). Esta estratégia favorece a polinização cruzada, pois facilita o fluxo de pólen entre árvores distintas, em função da disponibilidade desse recurso na maioria dos indivíduos da população. O cumaru tem um padrão assincrônico de florescimento, podendo ser encontrados indivíduos com flores tanto na época mais chuvosa, quanto nos meses mais secos, observando-se uma discreta concentração de plantas florescendo nesse período (Maués et al. 1999a).

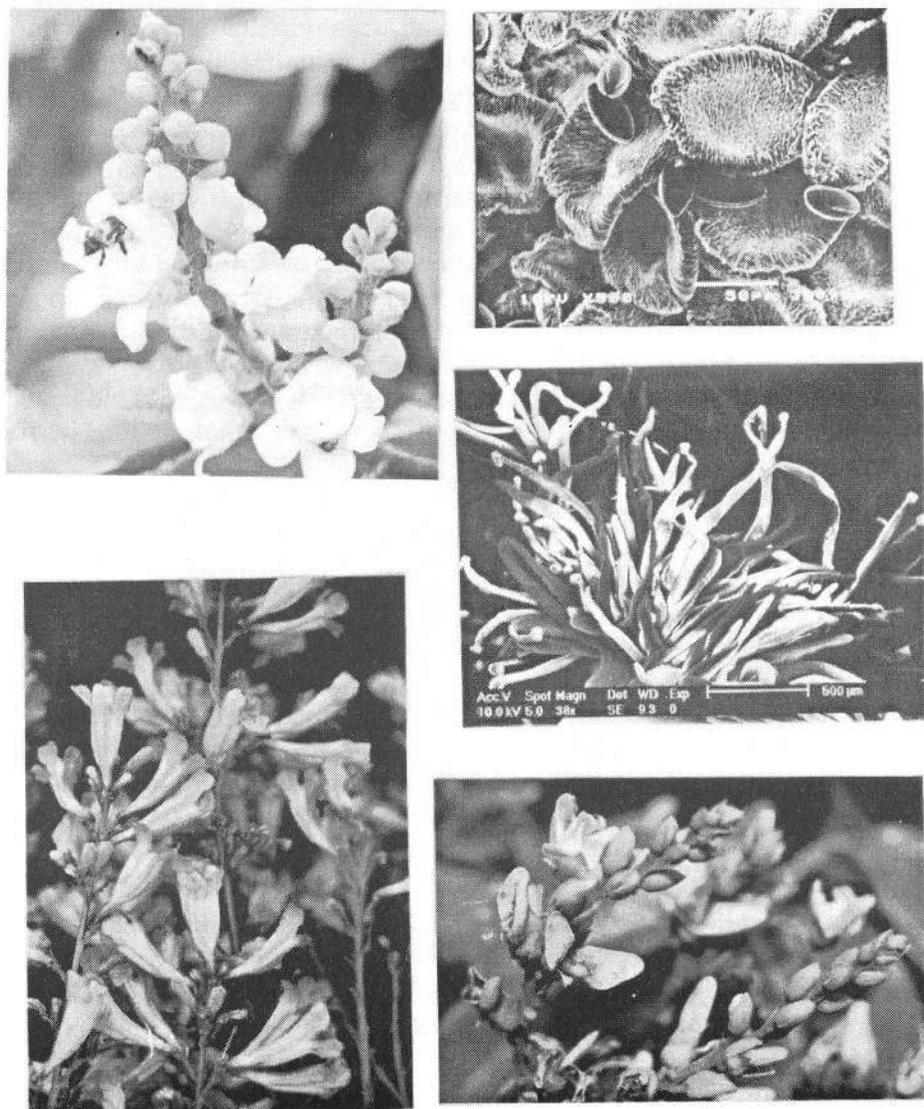


Figura 1. a - *Epicharis* em flor de *Bertholletia excelsa*; b. Estigma de *B. excelsa*; c. Flores de *Jacaranda copaia*; d. Estaminódio de *J. copaia*; e. Inflorescência de *Dipteryx odorata*.

TABELA 1. Principais características morfológicas das espécies estudadas.

Espécie	Família	Nome comum	Sistema sexual	Tipo da inflorescência	Tipo da flor	Cor da corola	Tamanho da flor
<i>Jacaranda copaia</i>	Bignoniaceae	Parapará	Hermafrodita	Paniculada, ereta	Actinomorfa	Lilás	2,5 a 3 cm
<i>Bertholletia excelsa</i>	Lecythidaceae	Castanheira-do-pará, castanha-do-brasil, castanheira	Hermafrodita	Paniculada, ereta	Zigomorfa	Amarela	2 a 3 cm
<i>Dipteryx odorata</i>	Leguminosae-Papilionoideae	Cumarú	Hermafrodita	Paniculada, ereta	Zigomorfa	Rosada	1 a 1,5 cm
<i>Vouacoupa americana</i>	Leguminosae-Caesalpinioideae	Acapu	Hermafrodita	Paniculada, ereta	Actinomorfa	Amarela	0,5 cm
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	Anani	Hermafrodita	Cimosa, subumbeliforme	Actinomorfa	Vermelha	2,5 a 3,5 cm
<i>Parkia pendula</i>	Leguminosae-Mimosoideae	Faveira-bolota	Ginomonóica	Globular, capitulada	Actinomorfa	Vermelha	0,3 a 0,4 cm
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	Marupá	Dióica	Paniculada, ereta, a masculina maior que a feminina	Actinomorfa	Amarelo-pálida	0,7 cm
<i>Manilkara amazonica</i>	Sapotaceae	Maparajuba	Hermafrodita	Glomerulosa, caulinar	Actinomorfa	Branca	0,8 a 1cm

As principais características da biologia floral das espécies estudadas estão na Tabela 2. Verificou-se, através da literatura e de experimentos, que todas essas espécies são predominantemente alógamas (Moritz, 1984; Maués & Santos, 1999; Maués et al. 1999a). O sistema de auto-incompatibilidade da castanheira-do-brasil já foi registrado em diversos trabalhos (Moritz, 1984; O'Malley et al. 1988; Kanashiro et al. 1997). Testes de autopolinização aplicados no cumaru e paraparã não resultaram em formação de frutos, que é um indicativo de que essas espécies são auto-incompatíveis.

A melitofilia é vantajosa do ponto de vista do manejo florestal, principalmente quando os agentes de polinização são abelhas corpulentas que voam longas distâncias, minimizando assim os problemas decorrentes da diminuição do número de indivíduos de uma dada espécie na área explorada. O raio de ação coberto pelas abelhas tropicais pode variar de cerca de 200 metros, no caso de abelhas de pequeno porte como as abelhas nativas sem ferrão (Apidae: Meliponinae), até 23 quilômetros, no caso de abelhas de médio a grande porte (Apidae: Euglossinae, Bombinae; Anthophoridae), o que significa que a polinização cruzada pode potencialmente ocorrer, mesmo em situações onde houver um considerável decréscimo na população de uma espécie madeireira (Roubik, 1989). Segundo Bawa (1990b), as abelhas de médio a grande porte são responsáveis pela polinização da maioria das espécies arbóreas tropicais. Entretanto, não se deve considerar que distâncias superiores a cinco quilômetros façam parte da rota diária de uma abelha tropical, portanto recomenda-se cautela no planejamento do número mínimo de indivíduos a serem deixados nas áreas sob manejo. Os principais resultados sobre os aspectos da polinização das espécies investigadas são apresentados na Tabela 3.

Outra síndrome de polinização encontrada foi a miofilia, observada em acapu (Figura 2a) e maparajuba (Figura 2d). Essas plantas tiveram como polinizador principal a *Ornidia obesa* (Figura 2b), uma mosca da família Syrphidae. Essa família é constituída por insetos que se alimentam de pólen, representando um grupo importante entre os polinizadores tropicais (Roubik, 1995; Proctor et al. 1996).

TABELA 2. Principais características de biologia floral das espécies estudadas.

Espécie	Recursos florais	Início da antese	Deiscência da antera	Tipo de estigma	Local dos osmóforos	Receptividade do estigma (duração)	Tipo do pólen	Viabilidade do pólen (duração)	Aroma	Tipo de floração
<i>J. copaia</i>	Néctar e pólen	8:00 h	Apical	Filiforme, úmido, fendido no ápice, lóbulos com 4-5mm de comprimento	Estaminódio	Até 48 horas. Apenas a parte interna dos lóbulos é receptiva	Pegajoso	24 horas	Não observado	Cornucópia (4-8 semanas), sincronizada
<i>B. excelsa</i>	Néctar e pólen	5:30h	Longitudinal	Filiforme, seco, capitado, com papilas em toda superfície	Face interna da corola	24 horas. Papilas estigmáticas da região central do estigma	Pegajoso	6-8 horas	Fraco	Cornucópia, sincronizada
<i>D. odorata</i>	Aroma, néctar e pólen	5:30h	Longitudinal	Filiforme, úmido, clavado	Estandarte (pétala modificada)	24 horas. Apenas a região central do estigma é receptiva	Pegajoso	48 horas	Forte, adocicado	Cornucópia, assincronizada
<i>V. americana</i>	Aroma, néctar e pólen	6:00 h	Longitudinal	Filiforme, úmido, com uma depressão apical circundada por papilas	Corola, estilete	48 horas. Maior receptividade no círculo de papilas estigmáticas	Seco	6-8 horas	Agradável	Cornucópia, sincronizada
<i>S. globulifera</i>	Néctar e óleo-resina	24:00 h	Valvar	Pentalobulado, seco, com lobos cônicos e recurvados com um orifício apical	Não determinado	48 horas. Maior receptividade nos orifícios apicais dos lobos estigmáticos	Pegajoso (envolto em óleo-resina)	24-36 horas	Não tem	Cornucópia, sincronizada
<i>P. pendula</i>	Néctar e pólen	17:00 h	Longitudinal	Filiforme, úmido	Corola	24 horas. Ápice do estigma	Pegajoso	12-18 horas	Forte, desagradável	Mass-flowering, sincronizada
<i>S. amara</i>	Néctar e pólen	17:00 h	Longitudinal	Pentalobulado, em forma de estrela, coberto por substância viscosa	Não determinado	24 horas. Maior receptividade nas extremidades dos lóbulos	Seco	12-16 horas	Não observado	Cornucópia, sincronizada
<i>M. amazonica</i>	Pólen	6:00 h	Longitudinal	Filiforme, seco, sutilmente lobado com depressão apical	Corola	24 horas. Maior receptividade na porção central do estigma	Seco	24 horas	Suave e agradável	Cornucópia, sincronizada

Tabela 3. Principais características quanto à polinização das espécies estudadas.

Espécie	Atrativo primário	Polinizadores efetivos	Polinizadores ocasionais	Síndrome de polinização	Fluxo de pólen (alcance)	Sistema reprodutivo
<i>J. copaia</i>	Néctar	Abelhas (Anthophoridae: <i>Epicharis rustica</i> , <i>Epicharis</i> sp., <i>Centris similis</i> , <i>Centris</i> sp.; Apidae: <i>Bombus transversalis</i> , <i>Euglossa</i> spp.)	Abelhas (Apidae: <i>Apis mellifera</i>), borboletas.	Melitofilia - "buzz-pollination"	Longo (até 10 km)	Auto-incompatível
<i>B. excelsa</i>	Néctar	Abelhas (Apidae: <i>Bombus brevillus</i> , <i>Bombus transversalis</i> , <i>Eulaema cingulata</i> , <i>Eulaema nigrita</i> e Anthophoridae: <i>Xylocopa frontalis</i> , <i>Centris similis</i> , <i>Epicharis rustica</i> , <i>Epicharis (Hoplepicharis) affinis</i>)	Besouros (Chrysomelidae) e Meliponinae (<i>Trigona branneri</i>)	Melitofilia	Longo (até 10 km)	Auto-incompatível
<i>D. odorata</i>	Néctar	Abelhas (Apidae: <i>Bombus transversalis</i> , <i>Bombus brevillus</i> e <i>Eulaema nigrita</i> e Anthophoridae: <i>Epicharis rustica</i> , <i>Epicharis affinis</i> , <i>Epicharis</i> sp. e <i>Xylocopa frontalis</i>)	Beija-flores (Trochilidae), borboletas e mariposas	Melitofilia	Longo (até 10 km)	Auto-incompatível
<i>V. americana</i>	Néctar e pólen	Abelhas (Apidae, Meliponinae: <i>Tetragonisca angustula</i> , <i>Aparatrigona impunctata</i> e <i>Plebeia minima</i> ; Anthophoridae: <i>Exomalopsis aureopilosa</i> ; Halictidae: <i>Augochloropsis</i> cf. <i>illustris</i>); moscas (Syrphidae: <i>Omidia obesa</i> e <i>Eristalis</i> spp.);	Abelhas (Apidae, Meliponinae: <i>Trigona branneri</i> , <i>Trigona pallens</i> , <i>Trigona fulviventris</i> ; Apinae: <i>Apis mellifera</i>), Vespas (Vespidae e Sphecidae), besouros (Chrysomelidae e Cerambycidae), borboletas e mariposas	Miofilia	Médio (até 500 m)	Auto-compatível
<i>S. globulifera</i>	Néctar	Pássaros (Thraupidae: <i>Ramphocelus carbo carbo</i> e <i>Thraupis episcopus episcopus</i> e Trochilidae - beija-flor)	Não observados	Ornitofilia	Longo (até 5 km)	Auto-incompatível
<i>P. pendula</i>	Néctar	Morcegos (Phyllostomidae)	Abelhas (Meliponinae: Trigonini), besouros (Chrysomelidae)	Quiropterofilia	Longo (até 5 km)	Auto-incompatível
<i>S. amara</i>	Pólen	Vento, besouros (Chrysomelidae) (?)	Abelhas (<i>Apis mellifera</i> , meliponíneos)	Anemofilia, cantarofilia (?)	Curto (até 100 m)	Auto-incompatível
<i>M. amazonica</i>	Pólen	Moscas (Syrphidae: <i>Omidia obesa</i> e <i>Eristalis</i> sp.)	Besouros (Chrysomelidae), borboletas e mariposas	Miofilia	Curto (até 100 m)	Auto-incompatível

As flores do acapu são amarelas, hermafroditas, dispostas em inflorescências paniculadas eretas. A antese é matutina e a deiscência da antera ocorre entre as 9:30 h e 11:30 h. Os recursos florais ofertados são pólen e néctar. As anteras ficam dispostas em dois conjuntos em planos distintos, a exposição do pólen ocorre primeiro no círculo externo de anteras e, após cerca de 30 minutos, no círculo interno. O período de maior viabilidade do pólen está compreendido entre 10:00 h e 16:00 h. A superfície estigmática apresenta papilas alongadas (Figura 2c). A área mais receptiva do estigma concentra-se em um círculo de papilas localizadas no ápice, e a receptividade ocorre desde a antese até cerca de 48 horas depois. Um forte aroma adocicado e agradável é exalado pelas flores abertas. Verificou-se que os osmóforos estão localizados principalmente nas pétalas e estilete (Maués et al. 1999b).

A maparajuba apresenta inflorescências glomerulosas caulinares, com flores brancas, hermafroditas, bastante aromáticas. A antese ocorre entre as 5:30 e 6:30h e a exposição do pólen ocorre cerca de três horas depois, entre as 8:30 h e 9:30 h. Essa espécie apresenta uma característica peculiar na estrutura floral, constituída pela aderência das anteras a apêndices petalóides e um mecanismo de “gatilho”, o qual é disparado pelos insetos visitantes, promovendo a abertura das anteras e conseqüente liberação do pólen (Figura 2f). Os grãos de pólen apresentam viabilidade durante o dia todo. O período de maior receptividade do estigma está compreendido entre as 10:30h e 13:30h, e o local de maior receptividade concentra-se na porção apical. No teste com vermelho-neutro observou-se que as partes mais coradas foram as pétalas, indicando concentração de osmóforos nesta região (Santos & Maués, 1999).

O acapu floresce nos meses de maior precipitação pluviométrica, entre janeiro a fevereiro. O padrão de florescimento observado em maparajuba e acapu foi classificado como “cornucópia”, segundo Gentry (1974). Verificou-se ainda que essas duas espécies apresentam um florescimento supra-anual ainda pouco investigado.

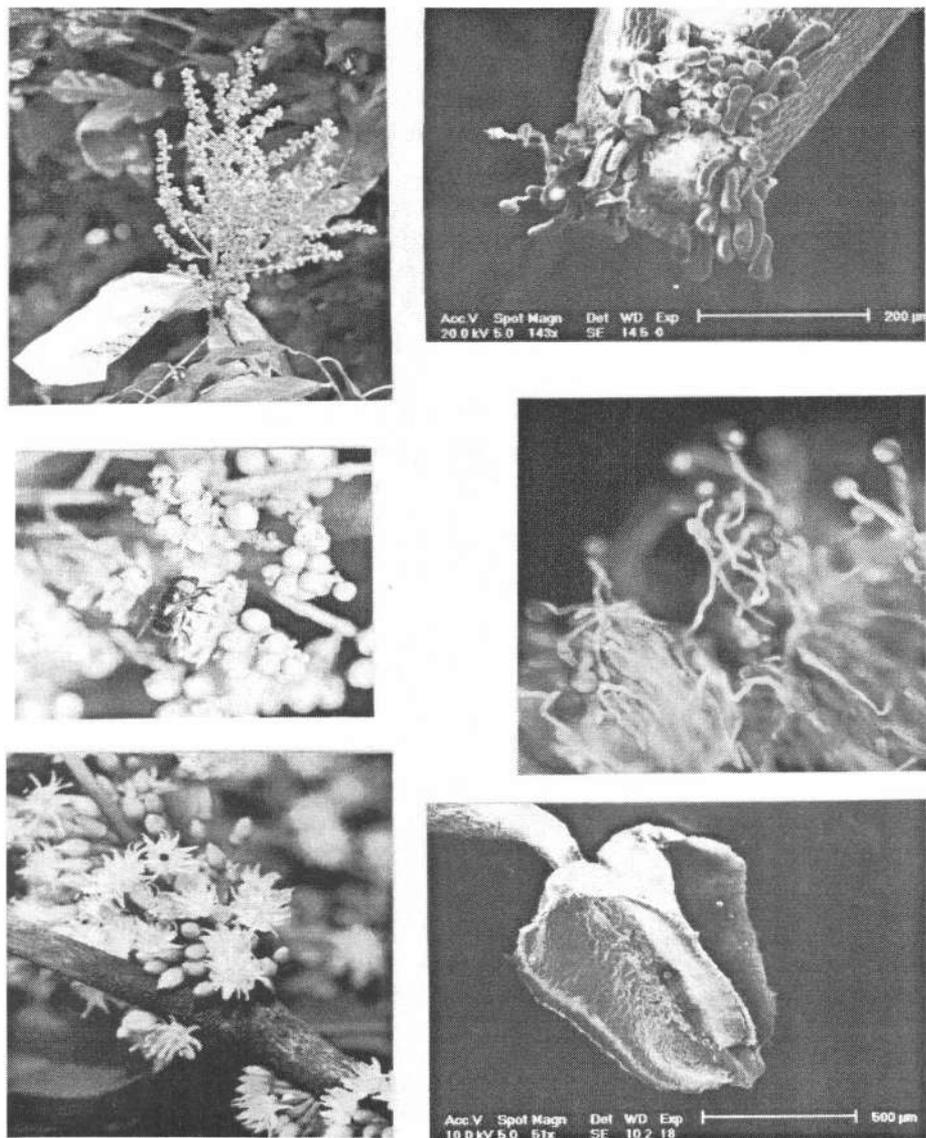


Figura 2.a - Inflorescência de *Vouacapoua americana*; b. *Ornidia obesa* em flor de *V. americana*; c. Estigma de *V. americana*; d. Flores de *Manilkara huberi*; e. Germinação do pólen de *V. americana*; f. Antera de *M. huberi*.

Quanto aos visitantes, observou-se que o acapu foi visitado por um grupo diversificado de insetos. A estrutura floral do tipo "taça", caracterizada pela exposição dos órgãos reprodutivos e dos recursos florais, contribuiu para a essa diversificação. Os visitantes chegam às flores imediatamente após a antese, para coletar o néctar, que é produzido durante o dia todo e armazenado no receptáculo. Observou-se dentre os visitantes, maior freqüência e fidelidade de sirfídeos. Esses insetos foram considerados os polinizadores, com base no padrão e freqüência das visitas, caracterizados por permanência prolongada em uma mesma inflorescência, aderência do pólen na região frontal da cabeça e na porção ventral do tórax. Os meliponíneos são os insetos mais freqüentes após os sirfídeos, sendo atraídos às flores pela presença de néctar e pólen (Maués et al. 1999b). Foram considerados polinizadores ocasionais em função do seu tamanho e comportamento durante as visitas, restrito à coleta de pólen e néctar diretamente nas anteras e receptáculo, proporcionando poucas chances de contato com o estigma. Verificou-se maior especificidade quanto aos visitantes da maparajuba, já que *O. obesa* foi a espécie dominante entre os polinizadores. Observou-se que esse sirfídeo introduzia a probóscide na base das flores para coletar néctar, pousando sobre a flor de maneira que seu corpo fazia contato com as anteras, acionando o "gatilho" quando essas ainda estavam fechadas, levando pólen aderido ao abdômen ao sair da flor. Além dos sirfídeos, observou-se a visita de um coleóptero pequeno (2-3 mm) da família Chrysomelidae, abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponinae), borboletas e mariposas. As abelhas e coleópteros coletavam pólen nas flores e os lepidópteros coletavam néctar (Santos & Maués, 1999). Como já foi mencionado, informações mais detalhadas sobre a morfologia floral, biologia floral e polinização são apresentadas nas Tabelas 1, 2 e 3.

Testando-se o sistema reprodutivo, verificou-se que o acapu apresenta xenogamia facultativa, onde ocorre tanto a fecundação cruzada quanto a autofecundação. Registrou-se o crescimento de tubo polínico em todos os testes de sistema reprodutivo, verificando-se ainda um nítido desenvolvimento do ovário, exceto nos testes de autopolinização espontânea. A Figura 2e mostra a

germinação do pólen de acapu na superfície estigmática, sob fluorescência. Os testes reprodutivos da maparajuba só resultaram em formação de frutos quando havia polinização cruzada, indicando xenogamia obrigatória. A xenogamia facultativa, verificada em acapu, é uma estratégia vantajosa para a espécie.

Espécies que apresentam a síndrome de miofilia devem ser tratadas com cuidado especial nas operações de manejo florestal. Os dípteros têm um raio de ação mais limitado em comparação com as abelhas em geral, portanto a retirada intensa de indivíduos pode acarretar prejuízos ao processo reprodutivo, no caso de espécies alógamas.

Anani (Figura 3a) e faveira-bolota (Figura 3c) são polinizadas por vertebrados voadores, apresentando, respectivamente, síndrome ornitófila e quiropterófila, ou seja, polinizadas por pássaros e morcegos. Estes agentes de polinização são excelentes para cobrir longas distâncias em vôo, promovendo com sucesso o fluxo gênico entre indivíduos e populações de árvores.

Anani apresenta inflorescências cimosas subumbeliformes; com flores hermafroditas, vermelhas. A antese é noturna. O néctar é produzido copiosamente, apresentando três picos distintos ao longo do dia, às 6:00 h, ao meio-dia e no final da tarde. Quando não há visitas nas flores, o néctar transborda e goteja como chuva com o movimento dos ramos. O grau brix apresentou baixa concentração de açúcares, variando de 9,05% a 10,84%. Apesar da existência de pólen e resina, o atrativo primário aos visitantes é o néctar. O pólen é liberado através de anteras valvares (Figura 3b) a partir das 6:00 h até cerca de 7:00 h. Juntamente com o pólen, é produzido um tipo de óleo-resina, envolvendo os grãos em um aglomerado viscoso. A viabilidade do pólen inicia-se desde a antese, prolongando-se até o dia posterior. A região mais receptiva do estigma concentra-se no ápice dos lóbulos, mais especificamente nos poros, e a receptividade ocorre desde a antese até o dia seguinte. Não há aroma nas flores. Não há possibilidade de haver transferência de pólen pelo vento ou gravidade, e deposição nos lóbulos estigmáticos entre flores distintas ou na mesma flor. É obrigatória a existência de um vetor biótico para promover o fluxo de pólen (Bittrich & Amaral, 1996, Maués et al. 1999c).

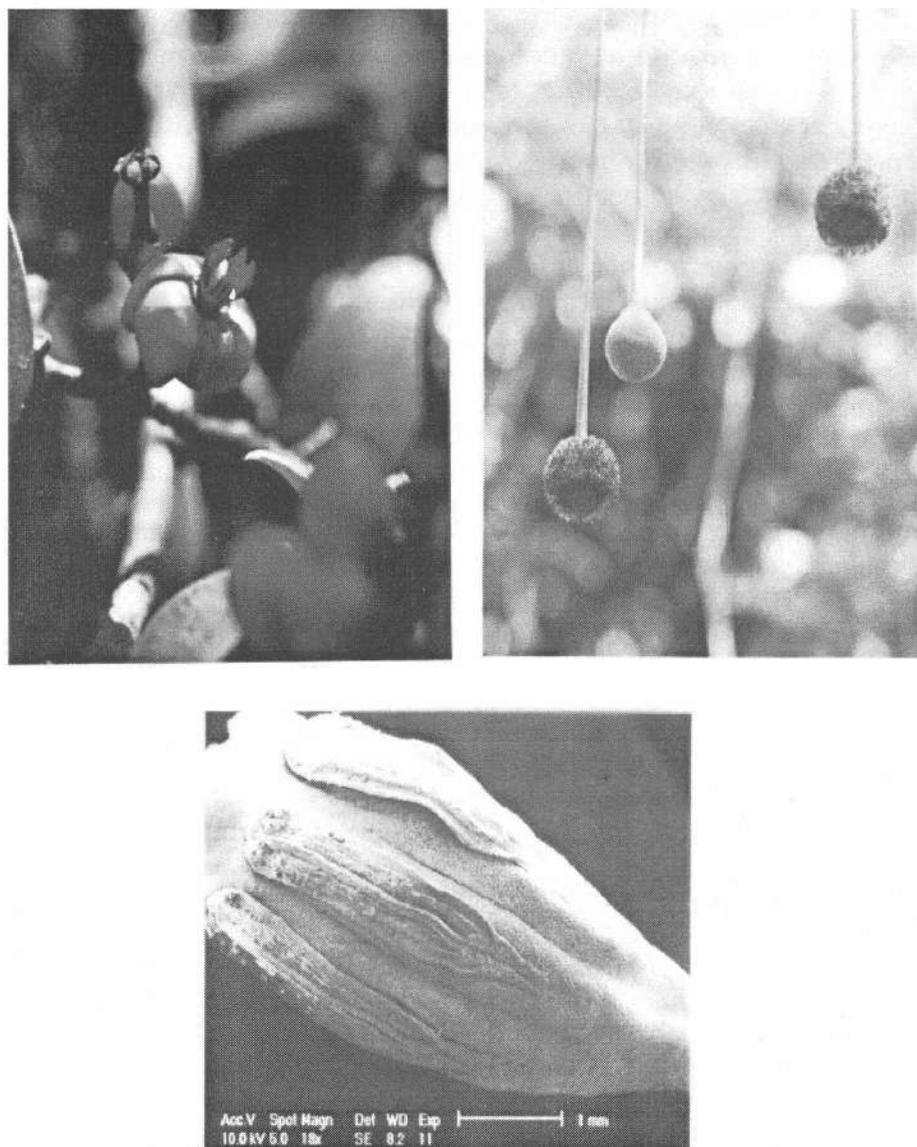


Figura 3a - Flor de *Symphonia globulifera*; b. Anteras de *S. globulifera*; c. Inflorescências de *Parkia pendula*.

Em faveira-bolota a antese inicia-se no final da tarde e completa-se durante a noite. Apresenta inflorescência em capítulos globulares pendentes, com pedúnculo de até um metro, encontrando-se cerca de 1.200 flores hermafroditas e femininas, vermelhas (Hopkins, 1984). Um forte odor, extremamente desagradável, como de frutos em decomposição, é exalado pelas flores após a antese. O pólen apresenta elevada viabilidade desde a deiscência até o dia seguinte. A receptividade do estigma concentra-se no período noturno. Apenas as flores hermafroditas são férteis. A antese é noturna, porém inicia-se no dia anterior, com a exposição dos estaminódios a partir das 12:00 h e do androceu a partir das 17:00 h ~ 18:00 h, seguida pela exposição dos estigmas. O néctar é produzido pelas flores femininas durante a noite, acumulando-se na base da inflorescência.

A floração de anani ocorre nos meses de maio a julho, anualmente, com pequenas variações intra-específicas. Entre a floração e disseminação do fruto podem passar até 150 dias (Maués et al. 1999c). De acordo com a classificação de Gentry (1974), o padrão de floração segue o tipo "cornucópia". A faveira-bolota floresce anualmente entre os meses de junho a agosto, seguindo o padrão "mass-flowering" (Hopkins, 1984).

Maiores detalhes da morfologia floral, biologia floral e polinização, estão nas Tabelas 1, 2 e 3.

Anani e a faveira-bolota apresentam auto-incompatibilidade, conforme trabalhos realizados por Bittrich & Amaral (1996) e Hopkins (1984), respectivamente, e corroborados por Maués et al. (1999c) e Santos & Maués (1998).

†Marupá é uma espécie dióica, pois apresenta indivíduos com flores pistiladas (Figura 4a) e outros com flores estaminadas (Figura 4b), implicando diretamente em fecundação cruzada e na necessidade de um agente para promover o fluxo de pólen. O principal recurso floral ofertado pelo marupá foi o pólen nas flores masculinas e as flores femininas ofereciam, em pouca quantidade, néctar com cerca de 25° Brix. Verificou-se que o estigma do marupá (Figura 4c) apresenta uma secreção viscosa que funciona como um

adesivo (Figura 4d), "colando" o pólen e estimulando a germinação (Figura 4e). Os insetos coletados visitando as flores pistiladas de marupá foram principalmente moscas da família Syrphidae (*Ornidia obesa*), abelhas como *Apis mellifera* e pequenos coleópteros da família Chrysomelidae, todos em grande quantidade, e em busca de pólen, principal atrativo floral. Foram encontrados alguns lepidópteros ainda não identificados.

Em estudos realizados por Santos & Maués (1998), observou-se que apesar do marupá apresentar alta taxa de polinização natural, não foi encontrado nenhum inseto visitando tanto as flores masculinas quanto as flores femininas. Os insetos foram encontrados visitando apenas as flores masculinas. O agente que realiza a transferência do pólen ainda não foi determinado. Assim como para as demais espécies, maiores informações sobre a morfologia e biologia floral e polinização estão nas Tabelas 2, 3 e 4.

Quanto aos resultados da captura de pólen em armadilhas, encontrou-se pólen nas lâminas dispostas em todos os estratos, levando a concluir que ocorre dispersão do pólen pela ação do vento e que é possível haver anemofilia (Santos & Maués, 1998). Este tipo de síndrome pode ter restrições óbvias para a reprodução de árvores em florestas tropicais, relacionadas ao padrão de distribuição espacial das espécies. Em plantações, a síndrome anemófila pode ocorrer sem maiores restrições, em função do adensamento.

São necessários estudos mais detalhados sobre a biologia reprodutiva de marupá, quanto aos polinizadores e sistema reprodutivo. Entretanto, somente a característica de dioicia apresentada pela espécie já compromete severamente a sua exploração, assim como de outras espécies dióicas, pois já no planejamento desta operação esta característica deverá ser considerada. Guariguata (1998) enfatizou o problema que pode ocorrer com a exploração intensa de espécies dióicas, recomendando que nas práticas de manejo seja proporcionada maior densidade de árvores masculinas ao redor de árvores femininas, já que a produção de frutos nessas espécies depende fundamentalmente da distância entre os indivíduos.

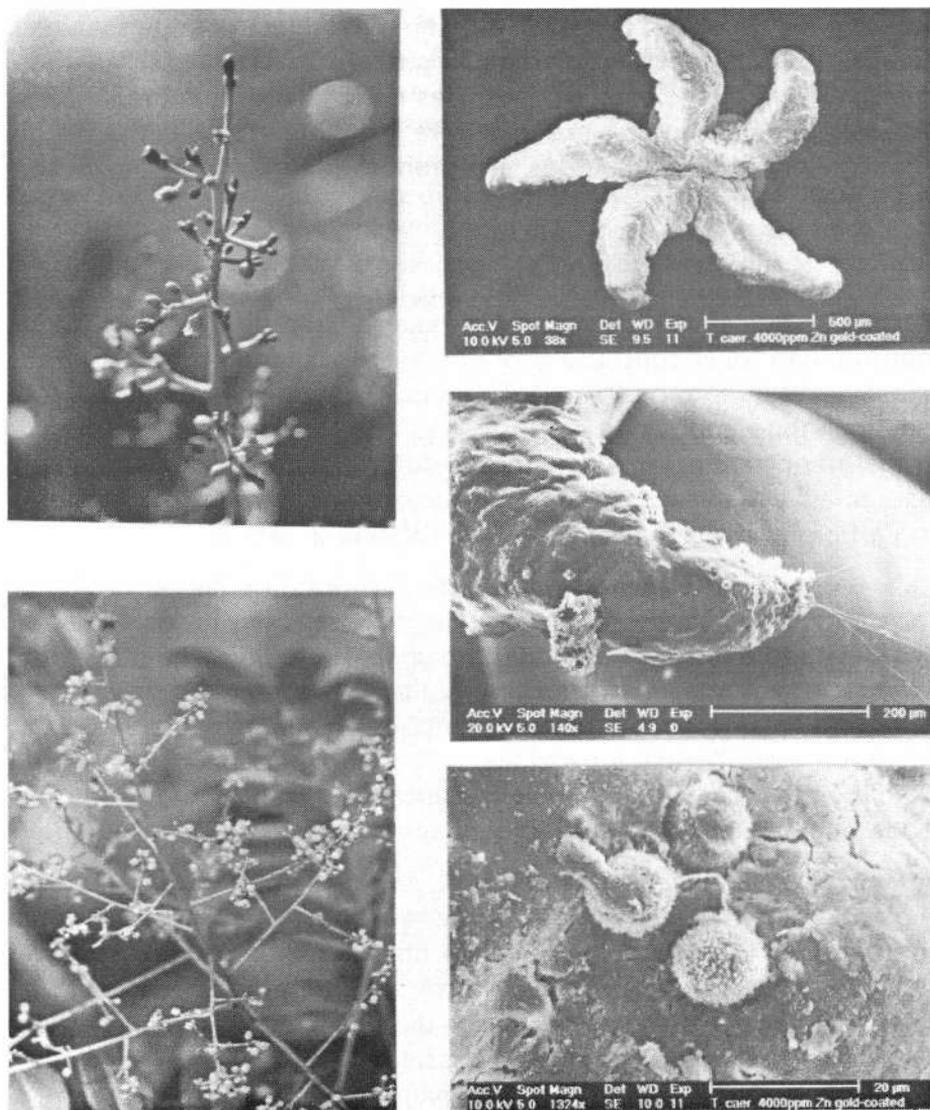


Figura 4a - Flores pistiladas de *Simarouba amara*; b. Flores estaminadas de *S. amara*; c. Estigma; d. Braço estigmático coberto por substância pegajosa; e. Grãos de pólen aderidos na superfície do estigma (um em estágio de germinação).

CONSIDERAÇÕES GERAIS

As características morfológicas e a biologia floral são fundamentais na determinação dos polinizadores; as espécies dióicas (espécies com flores estaminadas e pistiladas em árvores distintas) merecem atenção especial, pois esta característica tem implicação direta nas tomadas de decisão para o manejo florestal; verificou-se grande diversidade de síndromes de polinização, com grupos de polinizadores bem definidos; algumas espécies são polinizadas por insetos de pequeno porte, como moscas, abelhas e besouros, que possuem médio a curto alcance de vôo, restringindo o fluxo gênico a uma pequena área; outras espécies são polinizadas por agentes capazes de transportar o pólen a grandes distâncias, como abelhas corpulentas, pássaros e morcegos, com menores riscos de interrupção no processo reprodutivo. Assim, a conservação dos polinizadores tem implicação direta nas florestas manejadas, para garantir o sucesso reprodutivo (produção de sementes de boa qualidade, genética e fisiologicamente), a manutenção da variabilidade genética, permitindo, assim, seu contínuo processo adaptativo.

Estudos sobre a biologia e ecologia reprodutiva de espécies arbóreas tropicais devem ser estimulados, a fim de preencher a lacuna existente e fornecer subsídios no direcionamento dos programas de manejo florestal, plantações e conservação genética. As espécies sob forte pressão de exploração madeireira devem ser priorizadas nesse processo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABSY, M.L.; KERR, W.E. Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. **Acta Amazonica**, v.7, p.309-315. 1977.
- ALEXANDER, M.P. A versatile stain for pollen fungi, yeast and bacteria. **Stain Technology**, v. 55, n.1, p.13-18. 1980.
- BAKER, H.G. Evolution in the tropics. **Biotropica**, v.2, p.101-111. 1970.
- BAWA, K.S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v.28, p.85-92, 1974.
- BAWA, K.S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.21, p.399-422, 1990b.
- BAWA, K.S. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In: GOMES-POMPA, A.; WHITMORE, T. C.; HADLEY, M. **Rain forest regeneration and management**. p.119-136. (Man and the Biosphere Series, v. 6).
- BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E.; GRAYUM, M. H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, v.72, n.3, p.346-356. 1985.
- BITTRICH, V.; AMARAL, M.C.E. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v.200, p.101-110. 1996.
- CARVALHO, J.O.P. de. **Inventário diagnóstico da regeneração natural da vegetação em área da Floresta Nacional do Tapajós**. Belém: Embrapa-CPATU, 1980. 23p. (Embrapa-CPATU. Boletim de Pesquisa, 2).
- CORNER, E.J.H. The evolution of tropical forests. In: HUXLEY, J.; HARDY, A.C.; FORD, E.C. (Ed.). **Evolution as a process**. London. Allen and Unwin. 1954.

- CRUDEN, R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution** v. 31, p.32-46. 1977.
- DAFNI, A.; MAUÉS, M.M. A rapid and simple method to determine stigma receptivity. **Sexual Plant Reproduction**. v.11, p.17-180. 1998.
- DAFNI, A. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford: IRL, 250p. 1992.
- ENDRESS, P.K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 511p. (Cambridge Tropical Biology Series).
- FAEGRI, K.; VAN DER PJIL, L. **The Principles of pollination ecology**. London, Pergamon Press, 1979. 219p.
- FOURNIER, L.A.O.; CHARPANTIER, C. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características de los árboles tropicales. **Turrialba**, v.25, n.1, p.45-48. 1975.
- GENTRY, A.H. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, v.6, p.64-68, 1974.
- GUARIGUATA, M.R. **Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal**. Turrialba: CATIE, 1982. 27p. (Informe Técnico, 304. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Publicación, 14).
- HOPKINS, H.C. Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of *Parkia*. **Journal of Ecology**, v.72, p.1-23. 1984.
- JANZEN, D.H. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, v.171, p.203-205. 1971.
- JEFFERIES, C.J.; BELCHER, A.R. A fluorescent brightener used for pollen tube identification *in vivo*. **Stain Technology**, v.49, n.4, p.199-202, 1974.
- KANASHIRO, M.; HARRIS, S.A.; SIMONS, A. RAPD diversity in brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. And Bonpl., Lecythidaceae). **Silvae Genetica** v.46, p.219-223, 1997.

- KEARNS, C.A.; INOUE, D. W. **Techniques for pollination biologists**. Colorado: University Press of Colorado, 1993. 583p.
- MAUÉS, M.M.; OLIVEIRA, F.C. Fenologia reprodutiva e entomofauna polinizadora de castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* Humb & Bompl., Lecythidaceae) na Amazônia Oriental. In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. **Resumos expandidos**. Belém: Embrapa-CPATU: DFID, 1999. p.25-30. (Embrapa-CPATU. Documentos, 123).
- MAUÉS, M.M.; SANTOS, L.F.C. Biologia floral de parapará (*Jacaranda copaia*, Bignoniaceae), essência florestal nativa da Amazônia. In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. **Resumos expandidos**. Belém: Embrapa-CPATU: DFID, 1999. p.20-24. (Embrapa-CPATU. Documentos, 123).
- MAUÉS, M.M.; VENTURIERI, G.C. Pollination ecology of *Platonia insignis* Mart. Clusiaceae, a fruit tree from eastern Amazon region: Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination. **Acta horticulturae**. n.437, p.255-259, 1997.
- MAUÉS, M.M.; MACQUEEN, D.; SANTOS, L.F. C.; MARTINS-DASILVA, R.C.V. Biologia floral de anani (*Symphonia globulifera* L. Clusiaceae). In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999c, Belém, PA. **Resumos expandidos**. Belém: Embrapa-CPATU: DFID, 1999c. p.31-35. (Embrapa-CPATU. Documentos, 123).
- MAUÉS, M.M.; MCQUEEN, D.; SANTOS, L.F.C. Biologia da polinização do cumaru (*Dipteryx odorata*, Leg. Pap.), essência florestal nativa da Amazônia. In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. **Resumos expandidos**. Belém: Embrapa-CPATU: DFID, 1999a. p.116-120. (Embrapa-CPATU. Documentos, 123).

- MAUÉS, M.M.; SANTOS, L.F.C.; MACQUEEN, D.; MARTINS-DASILVA, R.C.V. Biologia da polinização de uma essência florestal amazônica, o acapu (*Vouacapoua americana* Aubl. Leguminosae). In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. **Resumos expandidos**. Belém: Embrapa-CPATU: DFID. 1999b. p.15-19. (Embrapa-CPATU. Documentos, 123).
- MORI, S.A.; PRANCE, G.; BOLTON, A.B. Additional notes on the floral biology of Neotropical Lecythidaceae. **Brittonia**, v.30, n.2, p.113-130, 1978.
- MORITZ, A. **Estudos biológicos da floração e da frutificação da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* H. B. K.)**. Belém: Embrapa-CPATU, 1980. 82p. (Embrapa-CPATU. Documentos, 29).
- MÜLLER, C.H.; RODRIGUES, I.A.; MÜLLER, A.A.; MÜLLER, N.R.M. **Castanha-do-brasil: resultados de pesquisa**. Belém: Embrapa-CPATU, 1980. 25p. (Embrapa-CPATU. Miscelânea, 2).
- O'MALLEY, D.M.; BUCKLEY, D.P.; PRANCE, G.T.; BAWA, K.S. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. **Theoretical and Applied Genetics**, v.76, p.929-932, 1988.
- PRANCE, G.T. The pollination of Amazonian plants. In: PRANCE, G.T.; LOVEJOY, T.E. (Ed.). **Key environments: Amazonia**. New York: Pergamon Press. 1985. p.166-191.
- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The natural history of pollination**. London: HarperCollins, 1996. 479p. (The New Naturalis Series).
- RADFORD, A.E.; DICKSON, W.C.; MASEY, J.R.; BELL, C.R. **Vascular plant systematics**. New York: Herper & Row, 1974. 891p.
- ROUBIK, D.W. (Ed.) **Pollination of cultivated plants in the tropics**. Rome: FAO, 1995. (FAO. Agricultural Services Bulletin, 118).

- ROUBIK, D.W. **The ecology and natural history of tropical bees.** Cambridge: Cambridge University, 1989. (Cambridge Tropical Biology Series).
- SANTOS, L.F.C.; MAUÉS, M.M. Aspectos da biologia floral de duas espécies florestais amazônicas (*Parkia pendula* Benth. ex Walp. Leguminosae e *Simarouba amara* Aubl. Simaroubaceae). In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 49., 1998, Salvador. **Livro de Resumos.** Salvador, 1998. p.348.
- SANTOS, L.F.C.; MAUÉS, M.M. Biologia floral de maparajuba (*Manilkara amazonica* (Huber) Standley Sapotaceae) na região de Belém, Pará. In: SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. **Resumos expandidos.** Belém: Embrapa-CPATU: DFID, 1999. p.36-40. (Embrapa-CPATU. Documentos, 123).