



---

Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Departamento de Ecologia

Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e a sua  
importância para o manejo e conservação florestal:  
Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA)

Márcia Motta Maués

Brasília - DF

2006



---

Universidade de Brasília  
Instituto de Ciências Biológicas  
Departamento de Ecologia

***Tese de Doutorado***

Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e a sua  
importância para o manejo e conservação florestal:  
Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA)

**Márcia Motta Maués**

*Tese apresentada ao Curso de  
Pós-graduação em Ecologia da  
Universidade de Brasília, como  
requisito parcial à obtenção do  
título de Doutor em Ecologia*

**Orientador:** Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira

Brasília – DF

2006

*Márcia Motta Maués*

Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e a sua importância para o manejo e conservação florestal: Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA)

Tese aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia

Banca Examinadora:

---

Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira  
Orientador – Universidade Federal de Uberlândia (UFU)

---

Dra. Isabel Alves dos Santos  
Membro Titular – Universidade de São Paulo (USP)

---

Dr. Milton Kanashiro  
Membro Titular – Embrapa Amazônia Oriental

---

Dr. José Felipe Ribeiro  
Membro Titular – Embrapa Cerrados

---

Dr. Eddie Lenza  
Membro Titular – Universidade de Brasília (UnB)

---

Dr. John Du Val Hay  
Suplente – Universidade de Brasília (UnB)

Brasília, junho de 2006

---

**Maués, Márcia Motta**

Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e sua importância para o manejo e conservação florestal: Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA). / Márcia Motta Maués.  
Brasília, DF, 2006. x + 206p.

Tese (Doutorado) – Universidade de Brasília. Instituto de Ciências Biológicas. Curso de Pós-Graduação em Ecologia.  
Brasília, DF.

Orientador: Prof<sup>o</sup> Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira.

1. Ecologia. 2. Biologia vegetal. 3. Polinização. 4. Floresta amazônica. 5. Manejo florestal. I. Título.

---

CDD 581.1

## AGRADECIMENTOS

Meu primeiro agradecimento é feito à vida, à natureza e seus mistérios, que tentamos decifrar humildemente com nossos estudos.

Aos meus filhos adorados, Enzo e Iago, que me enchem de amor e orgulho, e souberam me entender com muita paciência nesses anos de estudo e ausências, sempre me cobrindo de carinho e alegria.

Ao meu marido, José Benito, companheiro de todos os momentos, meu porto seguro e exemplo de virtude e perseverança, com todo o meu amor.

Aos meus pais, Heraldo e Angélica Maués, exemplo de caráter e dedicação à vida acadêmica, que me deram as bases para o ingresso nessa carreira.

Ao meu orientador, professor Paulo Eugênio A. M. de Oliveira, pela orientação e apoio constantes no desenvolver desse estudo.

Ao Milton Kanashiro, coordenador do Projeto Dendrogene, pela amizade, confiança e valiosas discussões em todas as etapas desse estudo.

À Embrapa Amazônia Oriental, pela minha liberação para realizar o curso de doutorado, apoio institucional, infra-estrutura de laboratórios, transporte e recursos humanos.

À Universidade de Brasília (UnB), especialmente ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e seu corpo docente, pela formação acadêmica proporcionada durante a realização do curso de doutorado.

Ao *Department for International Development* (DFID), pelo apoio técnico e financeiro recebido através do Projeto Dendrogene.

Ao Núcleo do Médio Amazonas e à Base Física de Belterra da Embrapa, pelo apoio logístico nos trabalhos de campo realizados na Floresta Nacional do Tapajós.

À gerência da Floresta Nacional do Tapajós – IBAMA, através do Dr. Ângelo de Lima Francisco, pela permissão de uso dessa floresta como área de estudo.

Um agradecimento especial a quatro pessoas muito queridas, que foram mais do que mestres, me ajudando em diversas ocasiões, a quem eu serei eternamente grata pela amizade e honrada pelo convívio e ensinamentos: Prof. Amots Dafni (University of Haifa, Israel), Prof. Ingrid Williams (Rothamsted Experimental Station, UK), Dr. David Roubik (Smithsonian Tropical Research Station, Panama) e Prof. Peter Kevan (University of Guelph, Canada)

Aos membros da banca avaliadora, pela ajuda inestimável através das valiosas sugestões para a melhoria desse trabalho.

Ao Dr. Fernando Silveira, da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e Dr. David Roubik, do Smithsonian Tropical Research Station, Panamá, pela gentil colaboração na identificação das abelhas.

Ao Dr. Rômulo Ribon, da Universidade Federal de Ouro Preto (UFOP) e Dr. Alexandre Aleixo, do Museu paraense Emílio Goeldi (MPEG), pela identificação das aves.

Ao Dr. Hilton Costi, do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), pelo auxílio no uso do Microscópio Eletrônico de Varredura.

Ao Dr. Scott Miller, Projeto LBA – University of Califórnia/USA, pela disponibilização dos dados meteorológicos da área de estudo na Floresta Nacional do Tapajós.

À professora Dalva Ribeiro, da Universidade de Brasília (UnB), pela permissão de uso do Laboratório de Anatomia Vegetal.

Aos colegas do Projeto Dendrogene, José do Carmo, Marivana Silva, Regina Célia, Artur Noura, pela convivência, ajuda e discussões em diversos temas relacionados a esse trabalho.

Ao colega Moacyr B. Dias-Filho, da Embrapa Amazônia Oriental, pela valiosa ajuda nas análises estatísticas.

Ao colega Antônio Elielson Rocha, do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), pela confecção das ilustrações botânicas.

À Dra. Lyn Loveless, College of Wooster/USA, pela contribuição na definição desse estudo e apoio na implementação das atividades de campo na Floresta Nacional do Tapajós.

Ao professor John Hay e à Fabiana, do Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília (UnB), pelo apoio durante minha estadia em Brasília e pela ajuda à distância, sempre com eficiência e presteza.

Aos funcionários do Laboratório de Entomologia da Embrapa Amazônia Oriental, Francisco Frota, Domingos Araújo, Reginaldo Medeiros e Marcos Cordeiro, pelo auxílio nas atividades de campo e laboratório.

Aos funcionários do Laboratório de Botânica da Embrapa Amazônia Oriental, Jair Freitas, João Carlos e Miguel, pelo auxílio nas coletas de amostras botânicas.

Ao Francisco Frota, meu braço direito nas atividades de campo, pela responsabilidade e bom-humor em todos os momentos.

A todos que ajudaram no trabalho de campo, Licurgo, Parente, Seu Lúcio, Gilson, Mamá, Isaac, Demi, Preto, Buru, Benilson, Jorge Macedo, Marivana Silva, Ana Cláudia, Peter Coventry, José Campolina, Manoel Aviz (nego), Seu Sabino, Seu Bebê, Seu Erny, Seu João 40, Seu Jaca, Dona Ana...

Ao “amigos de Brasília” Clarissa, Raquel, Diana, Luís, Ali, Pablo, Sheila, José Brás, Ana Paula, Saulo, Naomi e Joice, pela amizade e convivência.

Aos meus “pupilos” Fernando, Milene, Gleice e Iara, pela ajuda constante.

Aos “primos de Brasília”, Chris e Renan, e seus filhotes, Marcela e Rodrigo, pela calorosa recepção e acolhida durante nossa estadia “fora de casa”.

Às minhas irmãs, Silvia e Renata, pela amizade incondicional e todos os momentos felizes de convívio.

Aos meus queridos tios Beíta e Édson, por todo carinho que recebo sempre.

*À minha "vó Yde" (Dona Eurydês), que me apoiou no início da minha vida acadêmica, sempre com muito carinho e sabedoria, dedico com saudades.*



*“Gracias a la vida, que me ha dado tanto,  
Me dio dos luceros, y cuando los abro,  
Perfecto distingo lo negro del blanco,  
Y en el alto cielo su fondo estrellado...”*

**Violeta Parra**  
(1917-1967)

## SUMÁRIO

Sumário	1
LISTA DE TABELAS	6
LISTA DE FIGURAS	11
APRESENTAÇÃO	13
RESUMO	17
ABSTRACT	19

### CAPÍTULO 1

I – FLORESTAS TROPICAIS, FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT E BIOLOGIA REPRODUTIVA	21
Resumo	21
Abstract	21
1. Introdução	23
2. Biologia reprodutiva e fragmentação de florestas tropicais, com ênfase na Amazônia	26
2.1. Fragmentação do habitat na Amazônia brasileira: causas e conseqüências	26
2.2. Efeitos da fragmentação no sucesso reprodutivo de espécies arbóreas tropicais	30
2.3. Ecologia reprodutiva de espécies arbóreas amazônicas: conhecimento atual	31
3. Manejo florestal e biologia reprodutiva	32
3.1. Exploração Convencional Madeireira na Amazônia	33
3.2. Exploração de Impacto Reduzido (EIR)	34
3.3. Manejo Florestal Sustentável: critérios e indicadores	35
4. Importância da biologia reprodutiva de espécies arbóreas como base conservacionista para o manejo florestal	36
5. Referências bibliográficas	40

### CAPÍTULO 2

II. BIOLOGIA REPRODUTIVA DE CINCO ESPÉCIES ARBÓREAS IMPORTANTES PARA O MANEJO FLORESTAL NO ESTADO DO PARÁ	51
Resumo	51
Abstract	52

1. Introdução	54
2. Materiais e Métodos	55
2.1. Área de Estudo: Floresta Nacional do Tapajós	55
2.1.1. <i>Histórico</i>	55
2.1.2. <i>Clima</i>	55
2.1.3. <i>Geomorfologia</i>	56
2.1.4. <i>Vegetação</i>	56
2.1.5. <i>Fauna</i>	57
2.1.6. <i>Área de estudo (Parcela de Estudo Intensivo – PEI ou Intensive Study Plot – ISP)</i>	59
2.1.7. <i>Infra-estrutura para acesso ao dossel</i>	63
2.2. Características taxonômicas e ecológicas das espécies estudadas	65
2.2.1. <i>Pioneiras</i>	65
2.2.2. <i>Clímax de crescimento rápido ou demandante de luz</i>	68
2.2.3. <i>Clímax de Crescimento Lento ou Tolerante à Sombra</i>	72
2.3. Estudos de biologia reprodutiva	73
2.3.1. <i>Fenologia e duração dos eventos reprodutivos</i>	73
a) Fenologia da população	73
b) Fenologia floral; número de flores abertas por dia; relação flor/fruto ( <i>fruit set</i> ) e fruto/semente ( <i>seed set</i> )	74
2.3.2. <i>Biologia floral</i>	75
a) Morfologia floral (variabilidade)	75
b) Produção de néctar e fragrância, recursos florais e horário da abertura da flor (antese)	75
c) Apresentação e viabilidade do pólen	76
d) Quantificação do número de óvulos e estimativa do número de grãos de pólen; razão pólen/óvulo	76
e) Localização de glândulas secretoras de aroma (osmóforos); determinação de recursos florais (pólen, néctar) e atrativos aos visitantes	77
f) Receptividade do estigma	77
2.3.3. <i>Polinização</i>	77
a) Observação do comportamento dos visitantes florais	77

b) Investigação sobre o sistema de polinização por anemofilia em <i>Bagassa guianensis</i>	78
2.3.4. <i>Sistemas reprodutivos</i>	80
3. Resultados	83
3.1. Biologia reprodutiva de <i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don – Bignoniaceae (parapará)	83
3.1.1. <i>Fenologia reprodutiva</i>	83
3.1.2. <i>Biologia floral</i>	85
3.1.3. <i>Agentes polinizadores e visitantes florais</i>	89
3.1.4. <i>Sistema reprodutivo</i>	94
3.2. Biologia reprodutiva de <i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd. – Leguminosae – Papilionoideae (cumaru)	97
3.2.1. <i>Fenologia reprodutiva</i>	97
3.2.2. <i>Biologia floral</i>	99
3.2.3. <i>Agentes polinizadores e visitantes florais</i>	102
3.2.4. <i>Sistema reprodutivo</i>	106
3.3. Biologia reprodutiva de <i>Carapa guianensis</i> Aubl. – Meliaceae (andiroba)	108
3.3.1. <i>Fenologia reprodutiva</i>	108
3.3.2. <i>Biologia floral</i>	110
3.3.3. <i>Agentes polinizadores e visitantes florais</i>	115
3.3.4. <i>Sistema reprodutivo</i>	116
3.4. Biologia da polinização de <i>Symphonia globulifera</i> L.f. – Clusiaceae (anani)	118
3.4.1. <i>Fenologia reprodutiva</i>	118
3.4.2. <i>Biologia floral</i>	120
3.4.3. <i>Agentes polinizadores e visitantes florais</i>	123
3.5. Biologia da polinização de <i>Bagassa guianensis</i> Aubl. – Moraceae (tatajuba)	129
3.5.1. <i>Fenologia reprodutiva</i>	129
3.5.2. <i>Biologia floral</i>	132
3.5.3. <i>Agentes polinizadores e visitantes florais</i>	134
3.5.4. <i>Investigação sobre o sistema de polinização por anemofilia em Bagassa guianensis</i>	136
4. Discussão	139
4.1. Fenologia	139

4.2. Biologia floral	142
4.3. Polinização	147
4.4. Sistema reprodutivo	150
5. Considerações finais	154
6. Referências bibliográficas	156

## CAPÍTULO 3

III. EFEITO DA EXPLORAÇÃO DE IMPACTO REDUZIDO NO FLUXO DE PÓLEN E NA FREQUÊNCIA E COMPOSIÇÃO DOS GRUPOS DE POLINIZADORES DE CINCO ESPÉCIES ARBÓREAS IMPORTANTES PARA O MANEJO FLORESTAL NA FLORESTA NACIONAL DO TAPAJÓS (PA)	171
Resumo	171
Abstract	172
1. Introdução	174
2. Materiais e Métodos	176
2.1. Áreas de estudo e espécies selecionadas	176
2.1.1. <i>Sistemas de polinização e distribuição espacial das espécies</i>	177
2.2. Análise da deposição de pólen	178
2.3. Composição e frequência dos grupos de polinizadores	180
3. Resultados	181
3.1. Taxa de deposição de pólen e percentual de fertilização dos pistilos	181
3.1.1 <i>Taxa de deposição de pólen (TDP)</i>	181
3.1.2 <i>Percentual de fertilização dos pistilos (PFP)</i>	183
3.2. Composição e frequência dos grupos de polinizadores	185
4. Discussão	190
5. Considerações finais	194
6. Referências Bibliográficas	196
7. Anexos	200

## CAPÍTULO 4

IV. A COMPLEXA INTEGRAÇÃO ENTRE A BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E O MANEJO FLORESTAL: ESTAMOS AVANÇANDO?	203
--	-----

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

- Figura 1. Áreas sob Pressão Humana no Bioma Amazônia (fonte: Barreto *et al.*, 2005) 27
- Figura 2. Pólos e fronteiras madeireiras na Amazônia Legal (fonte: Barreto *et al.*, 2005) 29
- Figura 3. Exploração madeireira: a) operador de motosserra (fonte: IPAM); b) floresta após exploração convencional (fonte: FFT) 33

### CAPÍTULO 2

- Figura 1. Localização geográfica da Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará, à margem direita do Rio Tapajós (fonte: MMA) 58
- Figura 2. Mapa de localização da área de estudo na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará. O círculo representa a área de exploração seletiva de madeira do Projeto de Manejo Florestal Sustentado (IBAMA/ITTO), e a área em vermelho a Parcela de Estudo Intensivo do Projeto Dendrogene 61
- Figura 3. Torre de madeira utilizada para o acesso à copa das árvores na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará 64
- Figura 4. Desenho esquemático da torre de madeira construída na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará 64
- Figura 5. Valores médios quinzenais de precipitação pluviométrica e média diária de temperatura das mesmas quinzenas na Floresta Nacional do Tapajós, nos anos de 2001 a 2003 74
- Figura 6. Armadilha para captura de pólen do tipo *Megastigmata* suspensa sob a copa de uma árvore feminina de *Bagassa guianensis* na Floresta Nacional do Tapajós, PA 79
- Figura 7. Fenologia de *Jacaranda copaia* durante o período de outubro de 2001 a julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total) 84
- Figura 8. Representação esquemática das características florais de *Jacaranda copaia*: a) Pistilo; b) Antera; c) Flores; d) Estaminódio; e) Flor aberta mostrando os 86

verticilos reprodutivos e posição do estaminódio

- Figura 9 Viabilidade do pólen de *Jacaranda copaia* expresso percentual de grãos germinados em flores recém-abertas (1° dia) e abertas no dia anterior (2° dia) em diferentes concentrações de sacarose 87
- Figura 10 Viabilidade do pólen de *Jacaranda copaia* expresso em percentual de grãos corados em flores recém-abertas (1° dia) e abertas no dia anterior (2° dia) 87
- Figura 11 Quantidade do néctar produzido por flores de *Jacaranda copaia*, expresso em volume médio no primeiro dia e no segundo dia após a abertura das flores 88
- Figura 12 Grau brix do néctar de flores de *Jacaranda copaia*, expresso em percentual de açúcares no primeiro dia e segundo dia de abertura das flores 89
- Figura 13 Características das flores e visitantes florais de *Jacaranda copaia*: a) Inflorescências; b) Botões florais e flor sem a corola; c) Flor aberta exibindo o estaminódio; d) Visita de *Bombus transversalis*; e – g) Visita de *Euglossa*; h) *Xylocopa frontalis* pilhando néctar; i) Polinização manual 92
- Figura 14 *Jacaranda copaia*: a - b) Fotomicrografia dos grãos de pólen (1.420x); c) Tubos polínicos no estilete sob fluorescência; d) Tubos polínicos penetrando nos óvulos sob fluorescência; e) Fotomicrografia do estigma (46x); f) Fotomicrografia da porção terminal do estaminódio (38x) 96
- Figura 15 Fenologia de *Dipteryx odorata* durante o período de janeiro de 2002 a julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total) 98
- Figura 16 Representação esquemática das características florais de *Dipteryx odorata*: a) Flor aberta; b) Estames; c) Inflorescência; d) Vexilo; e) Antera; f) Pistilo; g) Carena ou quilha; h) Ala ou asa; i). Lóbulos petalóides. J) Sépala 100
- Figura 17 Viabilidade do pólen de *Dipteryx odorata* expresso em percentual de grãos corados e não corados 101
- Figura 18 Quantidade do néctar produzido no primeiro e segundo dia de abertura das flores de *Dipteryx odorata*, expresso em volume (µl) (colunas) e grau brix, expresso em percentual (%) de açúcares (linhas) 102
- Figura 19 Características florais e polinizadores de *Dipteryx odorata*. a) Flor aberta; b) *Cnemida retusa*, c) *Bombus transversalis*; d) *Epicharis affinis*; e) *Partamona sp.*; f) *Aguna sp.*; g) polinização manual; h) fruto imaturo (cinco semanas) 104

- Figura 20 a) Estigma visto sob iluminação ultravioleta ; e b) Fotomicrografia do pólen 106  
em Microscópio Eletrônico de Varredura (aumento de 1.830 x) de *Dipteryx*  
*odorata*
- Figura 21 Fenologia de *Carapa guianensis* durante o período de outubro de 2001 a 109  
julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão  
floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c)  
Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total)
- Figura 22 Representação esquemática das características florais de *Carapa guianensis*. 111  
a) Inflorescência e folha; b) Flor estaminada; c) Corte longitudinal da flor  
estaminada; d) Pistilóide (vista superior); e) Corte transversal do pistilóide; f)  
Antera; g) Flor pistilada; h) Corte longitudinal da flor pistilada; i) Estigma  
(vista superior); j) Corte transversal do ovário; k) Anteróide; l) Pétalas; m)  
Fruto
- Figura 23 Características florais de *Carapa guianensis*: a) Flor masculina; b) Flor 113  
feminina; c) Chrysomelidae em flor masculina; d – e) Riodinidae em flor  
feminina; f) *Partamona* em flor masculina; g) Fotomicrografia do pólen  
(32.230x); h) Pistilo sob fluorescência com grãos de pólen na superfície do  
estigma emitindo tubos polínicos através do estilete
- Figura 24 Viabilidade do pólen de *Carapa guianensis* expresso em percentual de grãos 114  
corados e não corados
- Figura 25 Fenologia de *Symphonia globulifera* durante o período de outubro de 2001 a 119  
julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão  
floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c)  
Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total)
- Figura 26 Representação esquemática das características florais de *Symphonia* 121  
*globulifera*: a) Ramo fértil; b) Pétalas; c) Antera; d) Flor sem a corola; e)  
Vista superior do estigma; f) Fruto; g) Corte longitudinal da flor
- Figura 27 Variação da produção do néctar das flores de *Symphonia globulifera* (volume 122  
+ DP) no período das 6:30h às 15:30h, na FLONA do Tapajós
- Figura 28 Variação da concentração de açúcares (grau brix + DP) do néctar das flores 122  
de *Symphonia globulifera* (%) no período das 6:30h às 15:30h, na FLONA do  
Tapajós



- Figura 29 *Symphonia globulifera*: a) Inflorescências; b) Flor e fruto; c – h) 125/  
Polinizadores; (*Cyanerpes caeruleus*, *Tachyphonus cristatus*, *Celeus* 126  
*grammicus*, *Chlorophanes spiza*, *Lamprospiza melanoleuca*, *Thalurania*  
*furcata*); j – l) Polinizadores, *Thalurania furcata*, *Dacnis cayana* ♂, *Dacnis*  
*cayana* ♀, *Cyanerpes cyaneus*, *Tangara punctata*); m – n) Fotomicrografia  
do pólen; o) Estigma sob fluorescência com tubo polínico; p)  
Fotomicrografia da antera
- Figura 30 Fenologia de árvores masculinas de *Bagassa guianensis* durante o período de 130  
janeiro de 2002 a fevereiro de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a)  
Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Mudança foliar (DEP =  
desfolha parcial, DET = desfolha total)
- Figura 31 Fenologia de árvores femininas de *Bagassa guianensis* durante o período de 131  
janeiro de 2002 a fevereiro de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a)  
Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS  
= dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha  
total)
- Figura 32 Representação esquemática das características florais de *Bagassa guianensis*. 133  
a) Inflorescência pistilada e folha; b) Flor pistilada aberta e corte longitudinal  
do ovário; c) Pistilo; d) Inflorescência estaminada; e) Flor estaminada aberta  
com estames e pistilóide; f) Estame; g) Fruto
- Figura 33 Características florais de *Bagassa guianensis*: a) Inflorescência feminina; b) 135  
Inflorescências masculinas; c) Fruto; d) Inflorescência feminina visitada por  
Thysanoptera; e – f) Pistilo sob fluorescência com tubos polínicos  
percorrendo o estilete e penetrando no óvulo
- Figura 34 Quantidade de grãos de pólen capturados com a armadilha *Megastigmata* em 136  
árvores femininas de *Bagassa guianensis* no período de julho e setembro de  
2004 (colunas) e percentual de árvores masculinas em fase de floração no  
período de janeiro de 2002 a fevereiro de 2004 (linhas), na Floresta Nacional  
do Tapajós, Estado do Pará

### CAPÍTULO 3

- Figura 1 Taxa média + EP da deposição de pólen em cinco espécies arbóreas em dois 182  
ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada

(FNE) e floresta explorada (FE). Jc = *Jacaranda copaia*; Do = *Dipteryx odorata*; Cg = *Carapa guianensis*; Sg = *Symphonia gloulifera*; Bg = *Bagassa guianensis*. Os asteriscos mostram diferenças significativas dentre as duas situações de manejo da floresta, dentro da mesma espécie (\*\* $p < 0,05$ )

- Figura 2 Percentual de fertilização + EP dos pistilos de cinco espécies arbóreas em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE). Jc = *Jacaranda copaia*; Do = *Dipteryx odorata*; Cg = *Carapa guianensis*; Sg = *Symphonia gloulifera*; Bg = *Bagassa guianensis* 184
- Figura 3 Percentual de fertilização + EP de cinco espécies arbóreas em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE) 185
- Figura 4 Percentual de visitas de sete grupos de polinizadores de *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA, floresta não explorada e floresta explorada 186
- Figura 5 Distribuição da frequência de visitas dos sete grupos de visitantes florais em flores de *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) ao longo do dia, expressa em percentuais de visitas por grupo de visitantes em cada horário, na Floresta Nacional do Tapajós, PA. (a) Floresta não explorada; (b) Floresta explorada 186
- Figura 6 Percentual de visitas de sete grupos de polinizadores de *Dipteryx odorata* (Leg – Papilionoidae) em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA, floresta não explorada e floresta explorada 187
- Figura 7 Distribuição da frequência de visitas dos sete grupos de visitantes florais em flores de *Dipteryx odorata* (Leg-Pap.) ao longo do dia, expressa em percentuais de visitas por grupo de visitantes em cada horário, na Floresta Nacional do Tapajós, PA. (a) Floresta não explorada; (b) Floresta explorada 188
- Figura 8 Percentual de visitas de três grupos de polinizadores de *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA, floresta não explorada e floresta explorada 188
- Figura 9 Distribuição da frequência de visitas dos sete grupos de visitantes florais em flores de *Symphonia globulifera* (Clusiaceae.) ao longo do dia, expressa em percentuais de visitas por grupo de visitantes em cada horário, na Floresta Nacional do Tapajós, PA. (a) Floresta não explorada; (b) Floresta explorada 189

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 2

- Tabela 1 Classificação do sistema reprodutivo de espécies vegetais *sensu* Cruden 77 (1977)
- Tabela 2 Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Jacaranda copaia* 90 (Bignoniaceae) na FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004
- Tabela 3 Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de polinização 95 controlada (manual) e polinização aberta ou natural (controle) em *Jacaranda copaia*. Os dados correspondem a frutos iniciados e frutos maduros (percentual de frutos formados e número absoluto de frutos formados em cada tratamento), índice de auto-incompatibilidade (ISI) e índice de eficácia reprodutiva (RE)
- Tabela 4 Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Dipteryx odorata* na 105 FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004
- Tabela 5 Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de polinização 107 controlada (manual) e polinização aberta ou natural (controle) em *Dipteryx odorata*. Os dados correspondem a frutos iniciados e frutos maduros (percentual de frutos formados e número absoluto de frutos formados em cada tratamento), índice de auto-incompatibilidade (ISI) e índice de eficácia reprodutiva (RE)
- Tabela 6 Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Carapa guianensis* na 115 FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004
- Tabela 7 Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de polinização 117 controlada (manual) e polinização aberta ou natural (controle) em *Carapa guianensis*. Os dados correspondem a percentual de pólen germinado, pistilos fertilizados e frutos maduros (percentual de frutos formados e número absoluto de frutos formados em cada tratamento)
- Tabela 8 Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Symphonia globulifera* 127 na FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004
- Tabela 9 Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de isolamento de 137 inflorescências de *Bagassa guianensis* com três tipos distintos de material

(sacos de tecido fino do tipo “voal”, sacos de papel impermeável e sacos de polietileno perfurado) na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará, em 2004, expresso em quantidade de infrutescências formadas e percentual de frutificação

### CAPÍTULO 3

- Tabela 1 Média da taxa de deposição de pólen (TDP) e percentual de fertilização do pólen (PFP) encontrado na superfície estigmática de cinco espécies arbóreas em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE) + o erro padrão (EP) 181
- Tabela 2 Análise de variância da taxa de deposição de pólen (TDP) em *Dipteryx odorata* e *Symphonia globulifera* na Floresta Nacional do Tapajós, PA sob duas condições de manejo (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE), e analisadas separadamente para cada condição 182
- Tabela 3 Análise de variância da taxa de deposição de pólen (TDP) em *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis* na Floresta Nacional do Tapajós, PA sob duas condições de manejo (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE), e analisadas em conjunto das espécies para cada condição 183
- Tabela 4 Análise de variância do percentual de fertilização dos pistilos (PFP) em *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis* na Floresta Nacional do Tapajós, PA sob duas condições de manejo (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE), e analisadas em conjunto das espécies para cada condição 184

### Anexos

- Tabela 1 Distribuição da visitas dos sete grupos de polinizadores de *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) no período das 07:00 h às 16:00 h em dois ambientes da FLONA do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE) 200
- Tabela 2 Distribuição da visitas dos sete grupos de polinizadores de *Dipteryx odorata* (Leg – Papilionoidae) no período das 05:00 h às 17:00h em dois ambientes da 200

FLONA do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE)

Tabela 3 Distribuição da visitas dos três grupos de polinizadores de *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) no período das 05:00 h às 17:00h em dois ambientes da FLONA do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE)

## APRESENTAÇÃO

A floresta amazônica abriga a maior diversidade de plantas e animais dentre todos os biomas da Terra, ocupando 59 % do território brasileiro e representando aproximadamente 40% das florestas tropicais do mundo. Cerca de 14% da área total, ou aproximadamente 17.000 km<sup>2</sup> de cobertura florestal por ano, tem sido removida nas últimas três décadas, principalmente devido à construção de estradas que abriram caminho para atividades mineradoras, colonização, o agronegócio e exploração madeireira. Esta expansão das atividades madeireiras e da fronteira agrícola na Amazônia vem ameaçando a integridade e funcionalidade da floresta.

Para assegurar a sustentabilidade ecológica do manejo florestal seria recomendável levar em consideração as informações relativas à biologia reprodutiva das espécies arbóreas, para preservar a sua reprodução e a manutenção da diversidade genética dessas plantas nas florestas manejadas. Além disso, estratégias adequadas de manejo deveriam contemplar também a manutenção das populações de polinizadores poderiam estar sendo afetadas pelas modificações na frequência e composição das espécies florestais. Assim, o desenvolvimento e a aplicação de critérios e indicadores no âmbito dos Planos de Manejo Florestal, que garantam a manutenção da variabilidade genética das espécies e processos correlacionados é fundamental. Entretanto, conhecimentos básicos sobre os parâmetros que regulam os processos reprodutivos de espécies arbóreas ainda são escassos e necessitam uma continuidade de esforço nesse sentido.

Este trabalho teve como enfoque geral o estudo da biologia reprodutiva de cinco espécies arbóreas na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará, oeste da Amazônia, a fim de identificar pontos vulneráveis na manutenção dos processos reprodutivos mesmo no contexto das práticas atuais de exploração madeireira de impacto reduzido.

O capítulo 1 faz uma revisão sobre a situação atual sobre as mudanças na paisagem das florestas tropicais no mundo. São fornecidas informações sobre o estado atual das florestas face à fragmentação do habitat, suas causas e conseqüências, com ênfase na Floresta Amazônica. É feita uma revisão sobre o efeito da fragmentação sobre os processos reprodutivos de espécies arbóreas tropicais e sobre o conhecimento atual da biologia reprodutiva de espécies arbóreas na Amazônia brasileira. Este capítulo aborda ainda a questão da exploração madeireira na Amazônia e o manejo florestal sustentado, buscando conectar as informações sobre aspectos biológicos como base conservacionista e o manejo das espécies florestais.

O Capítulo 2 caracteriza a biologia reprodutiva das espécies *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae – Papilionoidae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae) e *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae). É feita a caracterização das áreas de estudos, descrevendo a Floresta Nacional do Tapajós, desde o histórico da sua criação, clima, geomorfologia, vegetação, fauna, passando pelo detalhamento da Parcela de Estudo Intensivo de 500 hectares onde a maior parte dos estudos de campo foi realizada. Além disso, cada espécie estudada foi descrita antes de se apresentar os aspectos básicos sobre a sua fenologia reprodutiva, troca de folhas, biologia floral, sistema reprodutivo e agentes. Os padrões fenológicos encontrados foram identificados com base nos sistemas propostos por Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994a, 1994b). A biologia floral envolveu a caracterização da estrutura e morfologia floral, fotomicrografias do pólen e verticilos reprodutivos em Microscópio Eletrônico de Varredura, recursos florais, produção de néctar (volume e concentração de açúcares), apresentação e viabilidade do pólen, relação pólen/óvulo *sensu* Cruden (1977), localização dos osmóforos, além da morfologia e receptividade do estigma. A determinação do sistema reprodutivo foi baseada em cruzamentos controlados no campo (*in vivo*) e laboratório (*in vitro*), e análise da germinação e crescimento dos tubos polínicos sob microscopia de fluorescência, buscando identificar o sítio de incompatibilidade. Foi feita a observação, coleta e/ou registro fotográfico dos visitantes florais, identificando os polinizadores legítimos, ilegítimos (ocasionais) e pilhadores de pólen ou néctar, classificando o sistema de polinização para cada espécie arbórea estudada.

O capítulo 3 examina o efeito da Exploração de Impacto Reduzido (EIR) no fluxo de pólen e na frequência e composição dos grupos de polinizadores das cinco espécies arbóreas estudadas no capítulo 2. Os estudos de campo foram realizados em uma área de 500 ha na FLONA do Tapajós a partir de 2001, submetida a EIR em 2003. O fluxo de pólen foi medido através da contagem do pólen depositado na superfície dos estigmas dos pistilos das cinco espécies sob duas condições de manejo (floresta não explorada e floresta explorada). Mediu-se ainda o percentual de germinação do pólen e fertilização dos óvulos, observando-se o crescimento dos tubos polínicos através do estilete e a penetração nos óvulos, considerada um indicativo da formação inicial de frutos. Foram feitas observações e registros das visitas dos principais grupos de polinizadores de *J. copaia*, *D. odorata* e *S. globulifera*, verificando a frequência de visitas ao longo do dia e as modificações na composição e frequência de visitas nas duas situações de manejo (floresta não explorada e floresta explorada).

O Capítulo IV faz uma análise sobre a complexa integração entre a ciência básica e a aplicada, buscando integrar os conhecimentos sobre a biologia reprodutiva das espécies arbóreas ao manejo florestal sustentado de espécies madeireiras na Amazônia.





## RESUMO

A floresta amazônica ocupa uma área de 4,9 milhões de km<sup>2</sup>, porém, nas últimas três décadas, 14% da sua cobertura florestal foi removida, principalmente devido à expansão das atividades madeireiras e da fronteira agrícola. A legislação florestal no Brasil tem apresentado avanços significativos, mas ainda é necessário implementar mudanças ao nível técnico e operacional. Para realizar o manejo florestal visando a sustentabilidade, é importante levar em conta as informações sobre a biologia reprodutiva, para preservar a reprodução e manutenção da diversidade genética das espécies arbóreas nas áreas manejadas. Esse estudo buscou informações sobre o processo reprodutivo de cinco espécies arbóreas com diferentes características ecológicas, no contexto da Exploração de Impacto Reduzido (EIR): *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae – Papilionoidae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae) e *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae). Os estudos de campo foram realizados numa área de floresta ombrófila densa da Floresta Nacional do Tapajós (PA) e em área de plantios em Belém (PA). Foram examinados aspectos básicos sobre a fenologia reprodutiva, biologia floral, sistema reprodutivo e agentes polinizadores. Além disso, investigou-se o efeito da EIR sobre o fluxo de pólen e a frequência dos grupos de polinizadores. Essas investigações foram realizadas na FLONA do Tapajós, em duas situações de manejo: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE). Foi obtida a taxa de deposição de pólen (TDP = n° total de pólen encontrados no estigma / pelo n° total de estigmas analisados em cada espécie) e o percentual de fertilização dos pistilos (PFP = n° de estigmas com tubos polínicos penetrando nos óvulos / n° total de estigmas com presença de pólen na amostra de cada espécie). Os resultados foram comparados por meio da análise de variância ANOVA. Os polinizadores foram observados durante o período de maior florescimento de *J. copaia*, *D. odorata* e *S. globulifera*, em turnos de seis horas, com observação direta do seu comportamento e número de flores visitadas durante 15 minutos a cada hora. Foram considerados nove grupos de visitantes: a) Abelhas de pequeno a médio porte; b) Abelhas de grande porte; c) Vespídeos; d) Dípteros; e) Lepidópteros; f) Coleópteros; g) Passeriformes; h) Beija-flores; i) Outras aves. Foi verificado que três espécies (*J. copaia*, *C. guianensis* e *B. guianensis*) floresceram anualmente, enquanto *D. odorata* e *S. globulifera* tiveram florescimento sub-anual, com dois eventos reprodutivos ao ano. O período de maior percentual de florescimento ocorreu nos meses de menor precipitação pluviométrica (agosto a novembro). A época de maturação dos frutos ocorreu principalmente no período chuvoso (janeiro a maio). As características florais foram compatíveis com a lista de visitantes observados e coletados nas flores. *J. copaia* e *D. odorata* foram classificadas como melitófilas, uma vez que atraíram vasta diversidade de abelhas, (*Centris*, *Euglossa*, *Eulaema* e *Epicharis*, entre outros). *D. odorata* apresentou grande diversidade de polinizadores (abelhas, besouros, borboletas, mariposas, vespas e moscas). No caso de *C. guianensis*, as visitas de microlepidópteros e abelhas-sem-ferrão ocorreram indiscriminadamente, e a espécie foi considerada entomófila. *S. globulifera* foi a única espécie ornitófila, com visitas de representantes de cinco famílias de aves (Thraupidae, Trochilidae, Icteridae, Picidae,

Ramphastidae e Psittacidae). Os Passeriformes foram considerados os principais polinizadores. Foram encontradas fortes evidências de polinização anemófila em *B. guianensis*, concordando a morfologia floral das flores e do pólen. Juntamente com o vento, discute-se a atuação de insetos da ordem Thysanoptera como co-polinizadores. As cinco espécies apresentaram barreiras a autofecundação. Foi observada a ocorrência de dois sistemas de auto-incompatibilidade distintos, Auto-incompatibilidade de Ação Tardia (LSI – *Late-acting Self-incompatibility*) em *J. copaia* e *D. odorata* e, Auto-incompatibilidade Homomórfica Esporofítica (SSI – *Sporophitic Self-incompatibility*) em *C. guianensis*. Houve diferenças na quantidade de pólen recebida nas flores dois ambientes da floresta (FNE e FE). Em *D. odorata* a TDP foi maior ( $F_{1,11} = 4,96$ ;  $p = 0,05$ ) na floresta explorada, enquanto que para *S. globulifera* a TDP foi maior ( $F_{1,13} = 4,59$ ;  $p = 0,05$ ) na FNE. Para *J. copaia*, *C. guianensis* e *B. guianensis* não foi possível detectar diferença significativa entre a FNE e FE quanto à TDP. Com relação ao PFP, foi verificado que na FE, de uma maneira geral, houve um efeito negativo significativo da EIR no percentual de fertilização das espécies após a exploração da floresta ( $F_{1,4} = 5,74$ ;  $p = 0,018$ ). As flores de *J. copaia* e *D. odorata* receberam os mesmos visitantes, com variações em nível de espécies. *S. globulifera* foi visitada por três grupos de aves. As três espécies mostraram diferenças na composição dos grupos de visitantes florais entre as duas situações de manejo florestal, sendo que *D. odorata* apresentou a variação mais acentuada na composição dos grupos de polinizadores. As mudanças na frequência e composição de polinizadores das espécies estudadas podem interferir na eficiência da polinização. A remoção de árvores diminuiu a densidade populacional das espécies e aumentou a distância média entre indivíduos reprodutivos, o que pode ter levado a mudanças na capacidade dos vetores de polinização realizar a transferência de pólen da mesma maneira que ocorria antes da exploração. A EIR interferiu na dinâmica da polinização, alterando a composição dos grupos de polinizadores e, conseqüentemente, a distribuição do pólen entre as árvores que permanecem na floresta após a exploração.

**Palavras-chave:** Amazônia, Exploração de Impacto reduzido, fenologia, biologia floral, polinização, sistema reprodutivo, fragmentação.

## ABSTRACT

The Amazon Forest comprises an area of 4.9 km<sup>2</sup> millions, although 14% of its forest cover has been removed on the last three decades mainly due to timber industry and agriculture activities. Brazilian forestry legislation has significantly improved, but it is necessary to implement new actions on the technical and operational level. The ecological sustainability of forest management practices must include criteria and indicators for genetic variability maintenance and its correlated processes. In order to guarantee the forest management sustainability, including the upholding of genetic diversity in managed forests, it is essential to contemplate information on the reproductive biology of the target species. This study provides information on the reproductive process of five woody trees, with different ecological characteristics in the context of Reduced Impact Logging, or Low Impact Logging (LIL): *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae – Papilionoidae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae), and *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae). The field studies were carried out at the Tapajós National Forest, Western Amazon, and at the Experimental Field of Embrapa Eastern Amazon, municipality of Belém, Pará State. Basic aspects of the reproductive phenology, leaf changes, floral biology, reproductive system and pollination were studied. Besides, the impact of LIL on the pollen flow and pollinators guilds were accessed at the Tapajós National Forest under two situations: non-logged forest (NLF) and logged forest (LF). The pollen deposition rate (PDR = n° of total pollen on the stigma / total n° of stigmas analyzed per species) and the percentage of stigma fertilization (PSF = % of stigmas with pollen tubes penetrating the ovules / total n° of stigmas with pollen per species) were determined. These data were compared using analysis of variance ANOVA. The pollinators were monitored during the main flowering period of *J. copaia*, *D. odorata* and *S. globulifera*, in six hours schedules. Visual observation of the number of visits per flower and behavior of the pollinators were accomplished each our, for 15 min, considering nine groups: 1) Small to middle sized bees; 2) Large bees; 3) Wasps; 4) Dipterans; 5) Lepidoterans; 6) Beetles; 7) Passeriformes; 8) Hummingbirds; 9) Other birds. Among the five species, *J. copaia*, *C. guianensis* and *B. guianensis* showed an annual flowering pattern, while *D. odorata* and *S. globulifera* presented a sub-annual pattern. Within the annual flowering species, the main flowering period was synchronized with the dry season (August to November). The frutification occurred mainly at the wet season (January to May). Two species (*J. copaia* and *D. odorata*) were mellithophilous, attracting a vast number of bees, such as *Centris*, *Euglossa*, *Eulaema* and *Epicharis*. Although the floral visitors of *D. odorata* were more diversified, as it was found also leaf beetles, scarab beetles, butterflies, moths and hummingbirds as frequent visitors and pollinators. *C. guianensis* was considered an enomophilous species, due to the visits of microlepidopterans and Stingless bees. *S. globulifera* was the only ornithophilous species, where birds of five different families were seen on the flowers (Thraupidae, Trochilidae, Icteridae, Picidae, Ramphastidae e Psittacidae). The Passeriformes or perching birds of the Thraupidae family were considered the legitimate pollinators. *B. guianensis* presented strong evidences of wind pollination, according to its

floral morphology, as well as the stigma and pollen biology. The role of thysanopterans as co-pollinators is discussed. All the five species presented were self-incompatible (SI), with two major SI systems: LSI (Late-acting Self-incompatibility) in *J. copaia* and *D. odorata*, and, SSI (Sporophytic Self-incompatibility) in *C. guianensis*. Pollen deposition at the pistil were different at the two situations when all the species were analyzed together. Separately, the PDR of *D. odorata* increased significantly at the logged forest ( $F_{1, 11} = 4,96$ ;  $p = 0,05$ ), but *S. globulifera* showed the opposite answer, with a significant decrease of PDR at the logged site ( $F_{1,13} = 4,59$ ;  $p = 0,05$ ). In the remaining species no significant difference was detected. Concerning the PSF, there was an overall significant negative effect at the logged forest ( $F_{1,4} = 5,74$ ;  $p = 0,018$ ). *J. copaia* and *D. odorata* attracted the same groups of visitors, with differences at the species level. *J. copaia*, *C. guianensis* and *B. guianensis* showed differences in the composition of the floral visitors groups in both management conditions, strongly noticed in *D. odorata*. The changes in the frequency and composition of pollinator guilds may affect the pollination efficiency. The removal of trees decreased the population density and increased the distance of flowering trees, which may have lead to changes on the pollinators' ability to properly transfer the pollen grains among the remnant trees. The LIL affected the pollination dynamics, changing the pollinators' guilds composition, as well as the pollen distribution among the trees remaining after logging.

**Key words:** Amazon, Low Impact Logging, phenology, floral biology, pollination, reproductive system, fragmentation.

## CAPÍTULO 1

### I – FLORESTAS TROPICAIS, FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT E BIOLOGIA REPRODUTIVA

#### **Resumo:**

A floresta amazônica abriga a maior diversidade de plantas e animais dentre todos os biomas da Terra. Ocupa uma área de 4,9 milhões de km<sup>2</sup>, com cerca de 40% do remanescente de florestas tropicais úmidas do mundo e desempenhando um papel fundamental na manutenção da biodiversidade. Entretanto, nas últimas três décadas 14% da sua cobertura florestal foi removida. A expansão das atividades madeireiras e da fronteira agrícola na Amazônia vem ameaçando a integridade e funcionalidade dessa floresta. A legislação florestal no Brasil tem apresentado avanços significativos, mas ainda é necessário implementar mudanças ao nível técnico e operacional. A fragmentação do habitat reduz áreas contínuas de floresta a pequenas porções isoladas, diminuindo o número efetivo de árvores de uma população, o número de doadores de pólen e a quantidade provável de pólen compatível depositado nos estigmas das flores, levando a redução na taxa de frutificação. Esses fatores podem ainda diminuir população dos agentes polinizadores, aumentar a taxa de autofecundação, e mudar a composição das espécies de. Para realizar o manejo florestal visando a sustentabilidade, é fundamental também levar em conta as informações sobre a biologia reprodutiva, para preservar a reprodução e manutenção da diversidade genética das espécies arbóreas nas áreas manejadas. Além disso, sabendo-se que nas florestas tropicais existem espécies que compartilham os mesmos polinizadores, estratégias adequadas de manejo deveriam considerar também como as populações de polinizadores seriam influenciadas pelas modificações na frequência e composição das espécies florestais. Dentro deste contexto o estudo buscou informações sobre o processo reprodutivo de cinco espécies arbóreas com diferentes características ecológicas de crescimento no contexto da Exploração de Impacto Reduzido, também chamada de Baixo Impacto. As espécies selecionadas (*Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis*) fizeram parte do grupo de espécies prioritárias para o Projeto *Dendrogene* – Conservação Genética em Florestas Manejadas na Amazônia, uma iniciativa da Embrapa Amazônia Oriental e diversos parceiros, que buscou desenvolver ferramentas adequadas ao desenvolvimento sustentável dos recursos florestais da região.

**Palavras-chave:** Amazônia, Exploração de Impacto reduzido, polinização, fragmentação.

**Abstract:**

The Amazon Forest comprises an area of 4.9 km<sup>2</sup> millions, equivalent to 40% of the tropical world forests, with the greatest diversity of biodiversity on Earth. Despite its importance on the biodiversity conservation, 14% of its forest cover has been removed on the last three decades. Timber industry and agriculture activities are threatening the integrity and functionality of the Amazon forest. Brazilian forestry legislation has significantly improved, but it is necessary to implement new actions on the technical and operational level. The ecological sustainability of forest management practices must include criteria and indicators for genetic variability maintenance and its correlated processes. Habitat fragmentation reduces continuous forest lands to small isolated areas, thus reducing the effective number of trees, the number of pollen donors, and the amount of compatible pollen deposited on the flowers pistils. This may lead to low fruit set. A decline on the pollinators' population, increase on inbreeding and changes on the pollinator species composition is also expected. In order to guarantee the forest management sustainability, including the upholding of genetic diversity in managed forests, it is essential to contemplate information on the reproductive biology of the target species. Besides, the impact on the pollinators frequency and composition should not be disregarded. Considering this, we looked for information on the reproductive process of five woody trees, with different ecological characteristics in the context of Reduced Impact Logging, or Low Impact Logging. The target species were: *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* and *Bagassa guianensis*. They were also studied on the *Dendrogene* Project – Genetic Conservation on Managed Forests in Amazonia, an initiative of Embrapa Eastern Amazon and several partners, aiming to provide proper tools in order to improve the sustainable development of Amazonian natural resources.

**Key words:** Amazon, Low Impact Logging, pollination, fragmentation.

## 1. Introdução:

As florestas tropicais são os ecossistemas com maior riqueza e diversidade na Terra, contendo de 20% a 40% das espécies de plantas e animais (Myers, 1991). Ocupavam uma área de, aproximadamente,  $1.150 \pm 54 \times 10^6$  ha até o início da década de 90, estando distribuídas principalmente na América Latina ( $669 \pm 57 \times 10^6$  ha), África ( $198 \pm 13 \times 10^6$  ha) e Sudeste Asiático ( $283 \pm 31 \times 10^6$  ha) (Achard *et al.*, 2002; Wright, 2005). Esses valores podem sofrer variações de acordo com a metodologia utilizada no levantamento (Wright, 2005). O *Global Forest Resources Assessment 2005* realizado pela FAO, indicou a existência de  $831,5 \times 10^6$  ha na América Latina, quase  $150 \times 10^6$  ha a mais do que os dados de Achard *et al.* (2002).

Mudanças na paisagem das florestas tropicais vêm ocorrendo intensamente à medida que aumenta a ocupação humana, principalmente devido à transformação dos ecossistemas naturais para áreas cultivadas (Ramankutty & Foley, 1998). Os efeitos antropogênicos, em função de mudanças no uso da terra, colonização de espécies invasoras, extração de madeira e consumo de combustíveis fósseis, entre outros, podem determinar impactos regionais ou globais (Wright, 2005).

A cada ano, cerca de  $13 \times 10^6$  ha de florestas são perdidos no mundo todos pelo desflorestamento, mas esses números tendem a diminuir devido a projetos de reflorestamento e à expansão natural das florestas já existentes (FAO, 2005). O termo *desflorestamento* é definido pelo Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) como “*conversão de áreas de fisionomia florestal primária por ações antropogênicas para desenvolvimento de atividades agrosilvipastoris, detectada a partir de plataformas orbitais*” (Lentini *et al.*, 2003). Aproximadamente a metade das florestas tropicais já foi transformada para diferentes propósitos (Wright, 2005). As décadas de 80 e 90 registraram as maiores taxas de desflorestamento nas florestas tropicais (Ramankutty & Foley, 1998). Na década de 90, verificou-se que a área anual média de desflorestamento foi  $5,8 \times 10^6$  ha/ano, com valores mais elevados na América latina e Sudeste Asiático ( $2,5 \pm 1,4 \times 10^6$  ha/ano e  $2,5 \pm 0,8 \times 10^6$  ha/ano, respectivamente), em comparação com a área anual média de desflorestamento da África ( $0,85 \pm 0,30 \times 10^6$  ha/ano). Entretanto, a taxa anual média de desflorestamento na América Latina é a menor dos três continentes (0,38%), seguida pela África (0,43%) e Sudeste Asiático (0,91%), o que favorece a implementação de ações que reduzam os danos à cobertura florestal (Achard *et al.*, 2002; Mayaux *et al.*, 2005).



Além do desflorestamento, há outros fatores que alteram a cobertura vegetal das florestas tropicais. Aproximadamente  $2,3 \times 10^6$  ha da cobertura global dessas florestas é alterada anualmente pela fragmentação (Mayaux *et al.*, 2005), que pode ser causada pela abertura de estradas e extração de madeiras, além dos incêndios florestais de origem natural ou antropogênica (Wade *et al.*, 2003). A fragmentação altera os padrões de distribuição espacial nas florestas, afetando a biodiversidade (Laurance *et al.*, 2000).

A Amazônia Brasileira, também conhecida como Amazônia Legal, ocupa área de 4,9 milhões de  $\text{km}^2$  (Kitamura, 1994), distribuídos nos Estados da Região Norte do país (Acre, Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia, Roraima e Tocantins), além dos Estados do Mato Grosso, parte do Maranhão e de Goiás, representando 59% do território brasileiro (Lentini *et al.*, 2003). A população, que até 1970 era de 8,2 milhões de habitantes, mais do que dobrou em três décadas, chegando a 21 milhões de habitantes em 2000 e a densidade demográfica subiu de 1,7 habitantes/ $\text{km}^2$  para 4,2 habitantes/ $\text{km}^2$  (IBGE, 2000 - <http://www.ibge.gov.br/censo/default.php>). Esse Bioma abriga cerca de 40% do remanescente de florestas tropicais úmidas do mundo, desempenhando um papel fundamental na manutenção da biodiversidade (Laurance *et al.*, 2001) e exibindo riqueza de cerca de 40.000 espécies de plantas vasculares, das quais 30.000 são endêmicas, 1.300 espécies de aves, 425 espécies de mamíferos, 371 espécies de répteis e 427 espécies de anfíbios (Mittermeier *et al.*, 2003).

A região amazônica compreende a maior expansão de ecossistemas tropicais nativos, exercendo influência direta nos ciclos biogeoquímicos globais, principalmente no ciclo do carbono (Bernoux *et al.*, 2001). Além do mais, a Bacia Amazônica é a maior fonte de água doce da Terra, sendo a reciclagem da evapotranspiração e da precipitação pela floresta responsável por grande parte do balanço hídrico regional e global (Marengo & Nobre, 2001). Diversos experimentos utilizando modelos climatológicos mostraram que o desmatamento pode levar à redução de até 30% no volume de chuvas e aumento da temperatura do ar, o que levaria a drásticas alterações na estrutura e riqueza da floresta amazônica (Nobre *et al.*, 1991). Desta maneira, a preservação dos serviços ambientais da Amazônia, sejam os recursos genéticos, seqüestro de carbono, ciclagem de nutrientes, regulação do clima e de gases, prevenção da erosão e de incêndios florestais, depende de estratégias de conservação e uso racional da biodiversidade da região (Capobianco, 2002).

Nos últimos 30 anos a Amazônia perdeu cerca de 14% de sua cobertura florestal (Lentini *et al.*, 2005). Apesar de enorme pressão internacional contra o desflorestamento, cerca de 2.500 serrarias estavam em operação entre os anos de 1996/1997, consumindo o

equivalente a 27,8 milhões de m<sup>3</sup> de madeira e afetando entre 10.000 e 13.000 km<sup>2</sup> de cobertura florestal por ano (Nepstad *et al.*, 1999). A legislação florestal no Brasil sofreu avanços nas últimas décadas, mas ainda é necessário implementar mudanças ao nível técnico e operacional (Zachow, 1996). A sustentabilidade ecológica dos planos de manejo nas florestas tropicais deve incluir critérios e indicadores que garantam a manutenção da variabilidade genética das espécies e processos correlacionados. Contudo, conhecimentos básicos sobre os parâmetros que regulam os processos reprodutivos de espécies arbóreas são insuficientes (Kanashiro *et al.*, 2002). Atualmente, a legislação que regulamenta os Planos de Manejo Florestal Sustentado (PMFS) no Brasil vem sendo modificada com o objetivo de incorporar informações sobre aspectos ecológicos das espécies madeireiras, principalmente sobre o ciclo de corte e crescimento, visando garantir a sustentabilidade (Silva, 1989). Como exemplo disso, existe a Instrução Normativa do IBAMA de Nº 7, de 22 de agosto de 2003 (<http://www2.ibama.gov.br/flores/leis/in07mogno.doc>) que resguarda o corte do mogno (*Swietenia macrophylla* King). Entretanto, ainda não existem regulamentações específicas levando em consideração as peculiaridades das espécies tropicais quanto aos processos reprodutivos, que são bastante distintos, mas ainda pouco estudados. Somando-se a isso a adoção de parâmetros como o ciclo de corte de 30 anos e o incremento do volume do estoque de madeira (Silva & Eldik, 1999), juntamente com outros requerimentos para a implementação dos PMFSs, podem ser insuficientes para assegurar a sustentabilidade do manejo florestal, uma vez que os tratamentos silviculturais buscam principalmente minimizar os danos ao incremento de volume das árvores no estoque remanescente para futuras colheitas.

Assim, o conhecimento dos processos reprodutivos de espécies arbóreas tropicais pode fornecer informações importantes para auxiliar nas tomadas de decisão do manejo florestal, a fim de garantir a reprodução e manutenção da diversidade genética das espécies nas áreas manejadas. Estratégias adequadas de manejo deveriam levar em consideração ainda 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 de plantas que compartilham os mesmos vetores de polinização e a susceptibilidade dessas espécies quanto à exploração florestal, visando a manutenção da capacidade reprodutiva das populações.

## 2. Biologia reprodutiva e fragmentação de florestas tropicais, com ênfase na Amazônia

### 2.1. Fragmentação do habitat na Amazônia brasileira: causas e conseqüências

A fragmentação do habitat na Amazônia resulta de diversos fatores, quase sempre produto de pressão humana. No ano de 2002, cerca de 19% do bioma Amazônia encontrava-se sob Pressão Humana Consolidada, que inclui desflorestamento, centros urbanos e assentamentos e ocorre, sobretudo, em torno das principais estradas oficiais, rios navegáveis e centros urbanos. As áreas de Pressão Humana Incipiente, principalmente as zonas em torno de focos de incêndios em florestas e áreas de interesse para a mineração, representavam 28% do bioma, estando geralmente agregadas ou adjacentes às zonas de pressão consolidada (Barreto *et al.*, 2005), como pode ser observado na figura 1.

O avanço da fronteira agrícola, a exploração de madeira, a abertura de estradas e os incêndios florestais representam os principais fatores de fragmentação da floresta (Nepstad *et al.*, 1999; 2002). Na Amazônia, esses fatores vêm promovendo o empobrecimento da floresta, tornando-a vulnerável a fogos de origem natural, principalmente em anos de ocorrência do fenômeno “*El Niño*” (Nepstad *et al.*, 2000).

Os determinantes do desflorestamento nas décadas de 70 e 80 foram, principalmente, as políticas públicas, através dos incentivos fiscais concedidos para as atividades de pecuária e agricultura (Moran, 1993), os créditos rurais subsidiados, os programas oficiais de colonização agrícola (Laurance, 1999) e os investimentos em infraestrutura, os quais atraíram empreendedores e imigrantes em busca de terra na região (Nepstad *et al.*, 2000; Laurance *et al.*, 2001). Na década de 90, a ampliação da rede viária, o surgimento dos plantios de grãos, os assentamentos de reforma agrária, o avanço da exploração madeireira, da pecuária e do agronegócio, somados aos novos projetos de infraestrutura como o Programa “Avança Brasil”, mantiveram a pressão sobre a floresta (Nepstad *et al.*, 2002; Barreto *et al.*, 2005; Alencar *et al.*, 2004). A agricultura itinerante, que utiliza as práticas de “derruba-e-queima” como meio de cultivo da terra é também um agravante ao desflorestamento na Amazônia (Myers, 1991), uma vez que cada agricultor chega a derrubar entre um a três hectares de floresta primária por ano, que não são detectados pelo monitoramento orbital – que não mede áreas desmatadas inferiores a 6,25 hectares (Homma, 1998; Barreto *et al.*, 2005). Considerando a existência de cerca de 600.000 famílias de pequenos agricultores na Amazônia (Homma, 1998), esse desmatamento oculto está elevando consideravelmente a taxa média anual de perda de cobertura florestal.

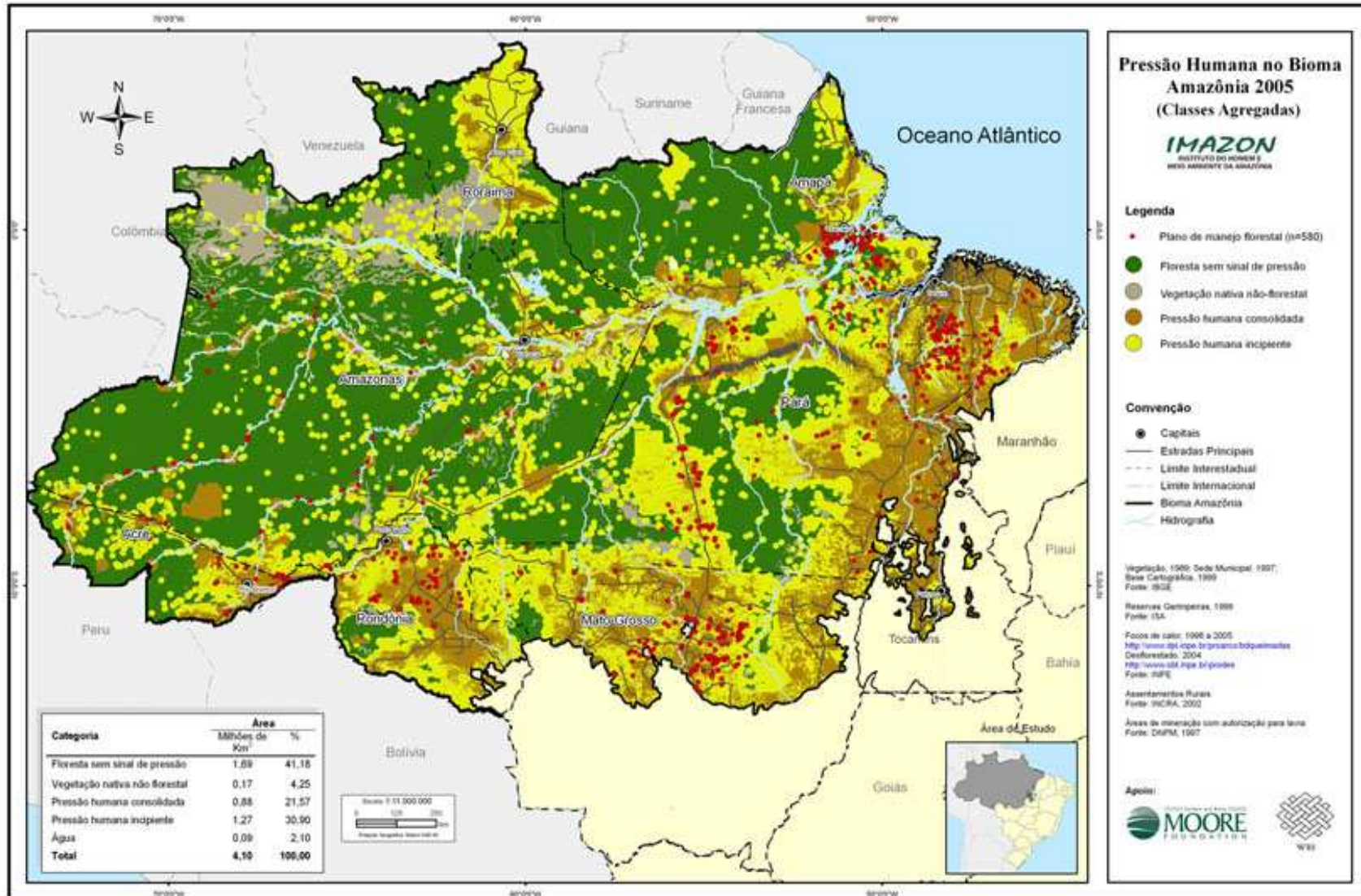


Figura 1. Áreas sob Pressão Humana no Bioma Amazônia (fonte: IMAZON, 2005)

A taxa média oficial de desflorestamento tem girado em torno de 17.000 km<sup>2</sup>/ano ao longo do “Arco do Desmatamento” (Fig. 2), uma faixa contínua de cerca de 3.000 km de extensão, com largura de até 600 km, totalizando cerca de 1,7 x 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup> (INPE, 2002). Entre 1978 e 1994, cerca de 75% dos desflorestamentos ocorreram em uma faixa de 100 km de largura ao longo das rodovias pavimentadas (Nepstad *et al.*, 2000; 2001). O biênio 2002-2003 registrou uma taxa bruta de desmatamento de 23.000 km<sup>2</sup>/ano, mostrando uma tendência de aumento no último quinquênio (Soares-Filho *et al.*, 2005). Entretanto no ano de 2005 foi divulgada uma redução de 31% na taxa de desmatamento (dos 27.000 km<sup>2</sup> – quase a área do Estado de Alagoas – no período anterior, caiu para cerca de 19.000 km<sup>2</sup>). Porém, ainda não há o que comemorar considerando-se que a área desmatada permanece num patamar muito elevado. De fato, a média anual do desmatamento de 2000 a 2005 é maior que a média da década de 90. Provavelmente, o que fez com que a taxa de desmatamento sofresse essa redução no ano de 2005, foi um conjunto de ações do governo no âmbito do seu programa de combate ao desmatamento, envolvendo diversos ministérios numa ação conjunta. Dentre essas ações, se incluem as operações integradas de combate aos crimes ambientais, a criação de Unidades de Conservação em áreas de conflito fundiário e as medidas de combate à grilagem de florestas públicas, aliado a uma queda significativa nos preços das *commodities* agrícolas, em especial da soja, que reduziu o interesse do setor agropecuário pelo desmatamento nesse período (LBA notícias – <http://lba.cptec.inpe.br/lba/?p=11&lg=eng&op=448>).

Recentemente, Asner *et al.* (2005) levantou bastante polêmica ao contestar os dados oficiais de desflorestamento. O estudo utilizou método de monitoramento que incluiu o corte seletivo de madeira na sua análise. Como esse tipo de extração de madeira geralmente não é detectada pelos métodos utilizados pelo INPE, os autores afirmaram que a taxa anual média de desflorestamento poderia chegar até o dobro da oficialmente registrada. Entretanto, Câmara *et al.* (2005) discordaram dos resultados apresentados por Asner e colaboradores, argumentando que os dados apresentados pelos autores implicariam em um aumento substancial na produção de madeira em tora na Amazônia, chegando a contabilizar 50 milhões de m<sup>3</sup> no ano 2000. Tais valores exigiriam uma capacidade industrial inexistente nos padrões atuais, uma vez que as serrarias da região têm capacidade para processar 25 a 28 milhões de m<sup>3</sup>, registrados como a média dos últimos 10 anos.

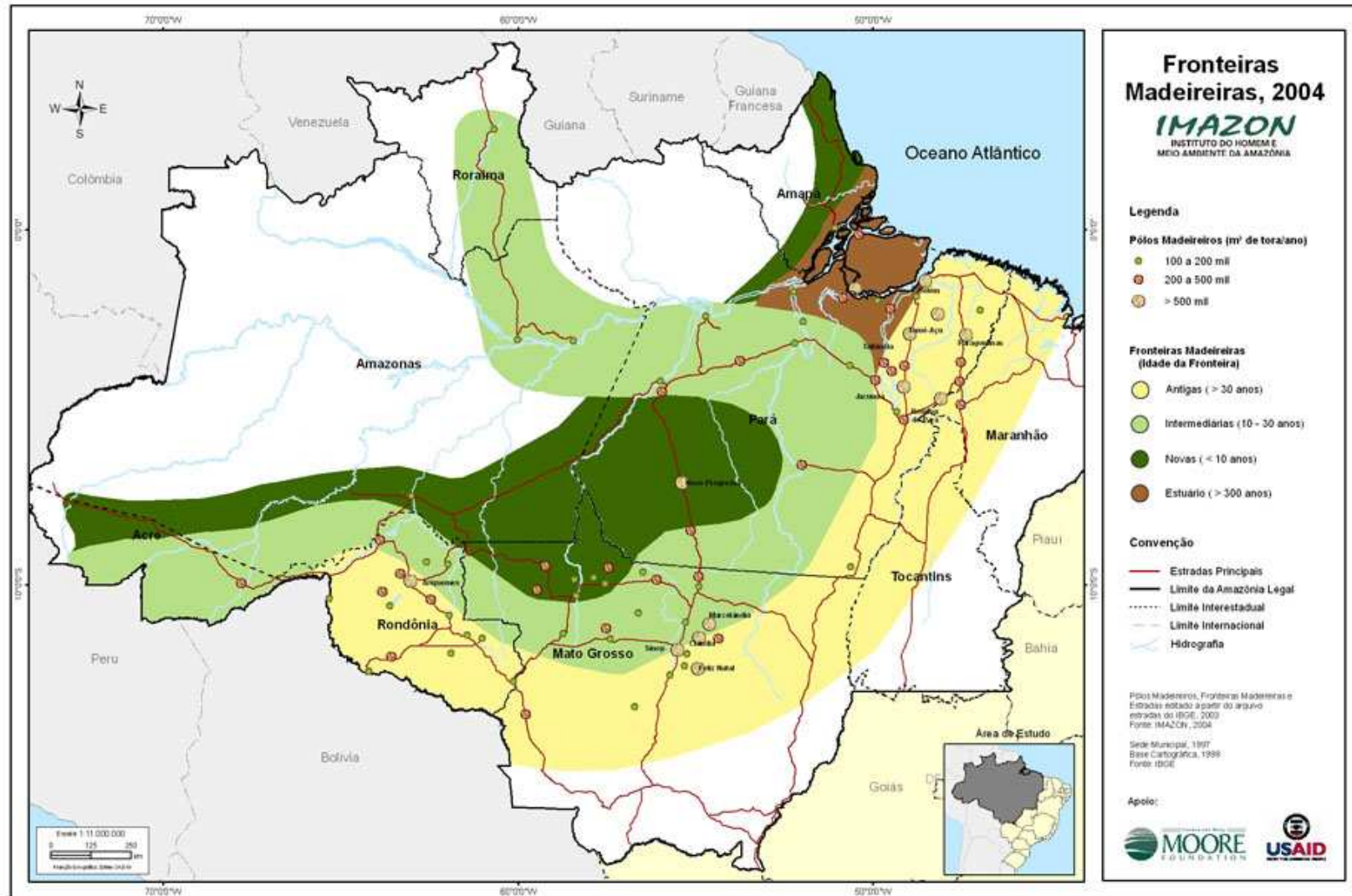


Figura 2. Pólos e fronteiras madeireiras na Amazônia Legal (fonte: IMAZON, 2004).

Após 30 anos de desenvolvimento intensivo na Amazônia, a perda de quase 14% da cobertura florestal tem implicações sobre a perda de biodiversidade e outros serviços ambientais, emissão de gases que contribuem para o efeito estufa, balanço hídrico, ciclos biogeoquímicos e até influências climáticas globais (Bernoux *et al.*, 2001; Nobre *et al.*, 2001; Lentini *et al.*, 2003; Soares-Filho *et al.*, 2005).

## **2.2. Efeitos da fragmentação no sucesso reprodutivo de espécies arbóreas tropicais**

A fragmentação do habitat reduz áreas contínuas de floresta a pequenas porções isoladas, e pode diminuir o número efetivo de árvores de uma população (Cascante *et al.*, 2002). A perda e fragmentação de habitat da floresta resultam em perda de biodiversidade, isolamento de populações e mudanças nos padrões de migração e dispersão das espécies (Laurance *et al.*, 2002). A retirada de madeira de uma floresta pode resultar na abertura de até 37% do dossel, alterando as condições microclimáticas e aumentando as chances de inflamabilidade das áreas remanescentes (Nepstad *et al.*, 1999). Esse processo pode afetar a saúde reprodutiva das árvores nativas, uma vez que ocorre a redução do número efetivo de indivíduos de uma população (Cascante *et al.*, 2002; Fuchs *et al.*, 2003), bem como do número de doadores de pólen e da quantidade provável de pólen compatível depositado nos estigmas das flores (Quesada & Stoner, 2003), o que pode levar a uma redução na taxa de frutificação e à deriva genética (Bawa, 1990; Hamrick & Murawsky, 1990; Cascante *et al.*, 2002; Quesada & Stoner, 2003). Esses processos podem ainda conduzir a um declínio na população dos agentes polinizadores (Aizen & Feisinger, 1994; Cascante *et al.*, 2002), chegando inclusive a dizimar colônias de abelhas nativas que cujas colônias estavam alojadas nas árvores que são abatidas (Eltz *et al.*, 2003) afetando ainda mais o sucesso reprodutivo da vegetação.

Estudos realizados em áreas fragmentadas de florestas tropicais têm evidenciado redução na quantidade de pólen depositados nos estigmas das flores e, conseqüentemente, redução na frutificação e produção de sementes (Aizen & Feisinger, 1984; Rocha & Aguilar, 2001; Cascante *et al.*, 2002, Fuchs *et al.*, 2003; Harris & Johnson, 2004). Além disso, foi observado aumento da taxa de autofecundação e diminuição no número de visitantes florais e polinizadores (Aizen & Feisinger, 1984; Cascante *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2003) e mudanças na composição das espécies de polinizadores (Dick, 2001; Harris & Johnson, 2004). A fragmentação reduziu o número de doadores de pólen e aumentou as taxas de

autofecundação nas plantas isoladas, afetando a regeneração de duas leguminosas – *Samanea saman* e *Pachira quinata* na Costa Rica (Cascante *et al.*, 2002; Fuchs *et al.*, 2003).

Por outro lado, estudos realizados com *Dinizia excelsa* (Leguminosae) na Amazônia Central (Dick, 2001) e *Swietenia humilis* (Meliaceae) na Costa Rica (Boshier, 2004), mostraram que a fragmentação não estava impedindo o fluxo de pólen entre árvores isoladas em sistemas agropastoris, mesmo quando havia indivíduos distantes até 4,5 km uns dos outros. Em *D. excelsa*, houve substituição dos polinizadores efetivos em áreas de floresta contínua, abelhas-sem-ferrão (Apidae – Meliponini), pela abelha exótica *Apis mellifera* (Apidae-Apini), que foi o principal polinizador das árvores isoladas e ainda, as árvores nas pastagens e nos fragmentos produziram três vezes mais vagens que as árvores nas áreas de floresta (Dick, 2001). Em *S. humilis*, marcadores moleculares evidenciaram o fluxo de pólen, entre fragmentos distantes até 4,5 km, mostrando que a fragmentação não representou uma barreira para a reprodução das árvores remanescentes, mas aumentou os níveis de fluxo de pólen a longa distância (Boshier, 2004).

Estas diferentes respostas à fragmentação são conseqüências do comportamento dos agentes polinizadores, considerando diferentes raios de dispersão de pólen, em função de sua capacidade de vôo. Beija-flores, abelhas euglossíneas, morcegos são considerados polinizadores de longa distância, assim como as abelhas da tribo Euglossini que podem voar até 23 km em busca de alimento (Janzen, 1971), em contrapartida, os meliponíneos (p.ex. *Cephalotrigona capitata* e *Melipona panamica*) forrageiam em uma distância de 1,2 km até 1,5 km do ninho (Roubik & Aluja, 1983). Dessa forma, o alcance de vôo determina a distância do fluxo de pólen, o que pode ser fator limitante ao sucesso reprodutivo de espécies arbóreas em áreas fragmentadas.

### **2.3. Ecologia reprodutiva de espécies arbóreas amazônicas: conhecimento atual**

Nas florestas tropicais, a maioria das espécies arbóreas é polinizada por animais (Roubik & Degen, 2004), através de uma grande variedade de sistemas de polinização, associados à diversidade das flores nas plantas nativas (Endress, 1994). Na Amazônia, os estudos sobre a biologia reprodutiva de espécies arbóreas ainda são escassos, em parte devido à dificuldade de se atingir o dossel, observando-se a altura das árvores nativas, que pode chegar a 30-40m, bem como a baixa densidade populacional das espécies e o difícil acesso aos locais de estudo (Prance, 1985). Entretanto, já são encontrados estudos sobre os processos reprodutivos de algumas espécies arbóreas, como mostram os trabalhos de Hopkins (1984)



com espécies de *Parkia* (Leguminosae – Mimosoidae), Kanashiro (1987) sobre a heterostilia de *Cordial goeldiana*, Mori & Boeke (1987) e Prance & Mori (1998) com Lecitidáceas, Bittrich & Amaral (1996) com *Symphonia globulifera* (Clusiaceae), Maués & Venturieri (1997) com *Platonia insignis* (Clusiaceae), Venturieri (1997) com *Schizolobium amazonicum* e *Sclerolobium paniculatum* (Leguminosae – Caesalpinioideae), Vicentini *et al.* (1999) com *Moronobea coccinea* (Clusiaceae), Gribel *et al.* (1999 e 2002) com *Ceiba pentandra* e *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae); Dick (2001) com *Dinizia excelsa* (Leguminosae – Papilionoideae), Maués (2002) com *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae). Dentre os estudos sobre a fenologia, destacam-se os de Araújo (1970), Alencar *et al.* (1979), Magalhães & Alencar (1979), Carvalho (1980), Montagner & Yared (1983), Alencar (1991, 1994 e 1998), Umaña & Alencar (1993), Ruiz & Alencar (1999) e Andrade Jr. & Ferraz (2000). Tais estudos ainda são pouco representativos frente a enorme diversidade de espécies amazônicas.

### 3. Manejo florestal e biologia reprodutiva

A manutenção da diversidade genética e dos processos a ela associados em populações de árvores em florestas manejadas gerado importantes debates que buscam definir e medir a sustentabilidade do manejo florestal nas florestas tropicais através de critérios e indicadores (Kanashiro *et al.*, 2002). Atualmente, os Planos de Manejo Florestal Sustentado (PMFSs) incorporam poucas regulamentações específicas que resguardem a sustentabilidade das intervenções florestais futuras, tais como a manutenção de árvores porta-sementes (Silva, 2001). Apesar da reconhecida importância das especificidades relacionadas aos padrões reprodutivos das espécies, estes não foram ainda suficientemente estudados e não são considerados nos PMFSs.

A exploração madeireira reduz a densidade de árvores e aumenta a distância entre os indivíduos remanescentes. Caso a mobilidade dos vetores de polinização não possa garantir adequadamente o fluxo de pólen entre os indivíduos remanescentes, o número de árvores doadoras de pólen será reduzido (Roubik & Degen, 2004), ou seja, quanto menor a densidade de indivíduos em florescimento numa população, menor o fluxo efetivo de pólen entre indivíduos (Murawski & Hamrick, 1991). Uma vez que a exploração madeireira aumenta a fragmentação da floresta, espera-se uma redução no fluxo gênico entre diferentes populações. Assim, o recrutamento em florestas fragmentadas pode ser produto de um pequeno número de árvores-mãe. (Aldrich & Hamrick, 1998). Além do mais, as síndromes zoofílicas predominam tanto na dispersão de pólen e sementes nas florestas tropicais, com fortes evidências de casos

de co-evolução entre árvores e polinizadores ou dispersores (Bawa, 1990b), representando elevada especialização que pode ser extremamente sensível a perturbações externas.

### 3.1. Exploração Convencional Madeireira na Amazônia

O desflorestamento na Amazônia brasileira até 1975 era inferior a 1% de seu território, mas a partir dessa época, a taxa de desmatamento tem crescido exponencialmente (Moran, 1993). Atualmente, a Amazônia apresenta a maior taxa absoluta de desmatamento do mundo, com uma média de até  $2 \times 10^6$  ha desmatados por ano (INPE, 2002). Essa velocidade de destruição resulta de diversos fatores, dentre os quais se destaca o crescimento populacional, o aumento das indústrias madeireira e mineradora, a abertura de novas estradas permitindo acesso de fazendeiros e colonos, e ainda os incêndios florestais provocados pelo homem ou que ocorrem espontaneamente em áreas onde houve alteração na cobertura vegetal (Laurance *et al.*, 2001).



Figura 3. Exploração madeireira: a) Operador de motosserra (fonte: IPAM); b) Vista aérea de uma floresta após exploração convencional (fonte: FFT).

Os recursos florestais da Amazônia Brasileira constituem cerca de 60 bilhões de metros cúbicos em toras, representando quase 30% das florestas tropicais do mundo (Barros & Veríssimo, 1996). A expansão das atividades madeireiras e da fronteira agrícola na Amazônia Legal ameaça a integridade e funcionalidade da floresta (Gerwing & Vidal, 2002).

Até hoje, a maior parte da exploração florestal na Amazônia ocorre de forma predatória e imediatista, seguindo o modelo da exploração convencional, destruindo profundamente as áreas exploradas. A extração tradicional utiliza maquinaria pesada e remove até 10 indivíduos/ha, danificando 2m<sup>3</sup> de madeira para cada metro cúbico extraído (Veríssimo *et al.*, 1992) causando grandes impactos ecológicos, uma vez que remove até 70m<sup>3</sup>/ha/ano, resultando em até 37% de abertura do dossel, alterando as condições microclimáticas e aumentando o risco de inflamabilidade (Nepstad *et al.*, 1999). Isso favorece o estabelecimento de espécies pioneiras com implicações na estrutura e na composição florística (Gerwing & Vidal, 2002). Essas perturbações geram ainda um tremendo impacto econômico, levando a um intervalo de até 60 anos ou mais entre os ciclos de corte ou podendo até inviabilizar para sempre o corte na mesma área (FFT, 2000).

### **3.2. Exploração de Impacto Reduzido (EIR)**

Dentre os tipos de exploração madeireira na Amazônia Legal (Fig. 3), o corte seletivo ou Exploração de Impacto Reduzido (EIR), também conhecido como Exploração Seletiva de Madeira ou Exploração de Baixo Impacto, é o menos prejudicial à floresta, uma vez que se restringe a espécies de alto valor comercial, sendo retirados de dois a três indivíduos por hectare ou até 19m<sup>3</sup>/ha, principalmente os de grande porte e fuste reto (Veríssimo *et al.*, 1992). A EIR baseia-se em tecnologia adequada, planejamento, treinamento e desenvolvimento de mão-de-obra especializada, adotando o sistema silvicultural policíclico, levando em consideração a baixa incidência das espécies comerciais (cerca de 80 espécies) de forma a permitir um ciclo de corte de 30 anos, com menores danos ao solo da floresta e maior aproveitamento de madeira (FFT, 2000).

A EIR altera, mas não destrói completamente o ambiente. A remoção de árvores grandes pode favorecer a entrada de espécies pioneiras, aumentando a riqueza local, porém alterando a composição original. O efeito da exploração em invertebrados indicou que, durante a exploração, esses organismos mudam para áreas não-exploradas e depois voltam a colonizar as clareiras, mas a proporção de espécies é alterada devido ao aumento do número de espécies sensíveis ao distúrbio e diminuição do número de espécies de borda ou clareira (Whitmore, 1997). A fragmentação aumenta as taxas de mortalidade de árvores e a formação de aberturas no dossel próximo à borda (Laurance *et al.*, 1997) aumentando a mortalidade de espécies emergentes situadas próximas à borda dos fragmentos (Laurance *et al.*, 2000).

Efeitos de ciclos repetidos de exploração podem ter conseqüências maiores, portanto é preciso intensificar os cuidados na conservação do habitat.

### **3.3. Manejo Florestal Sustentável: critérios e indicadores**

A sustentabilidade ecológica dos planos de manejo nas florestas tropicais deve incluir critérios e indicadores que garantam a manutenção da variabilidade genética das espécies e processos correlacionados. Contudo, conhecimentos básicos sobre os parâmetros que regulam os processos reprodutivos de espécies arbóreas na Amazônia são insuficientes (Kanashiro *et al.*, 2002). Atualmente a legislação que regulamenta os planos de manejo no Brasil vem sendo modificada com o objetivo de incorporar informações sobre aspectos ecológicos das espécies madeireiras, principalmente sobre o ciclo de corte e crescimento, visando garantir a sustentabilidade do manejo (Silva, 1989). O conhecimento da ecologia reprodutiva pode dar embasamento para avaliar a susceptibilidade dessas espécies quanto à exploração florestal, visando a manutenção da capacidade reprodutiva das populações.

A adoção de uma política de desenvolvimento para a Amazônia com foco no manejo florestal sustentável seria a melhor opção de uso da terra em 83% da Amazônia Legal, área com regime de chuvas intenso a moderado, distinto dos demais 17% do território que tem um período de estiagem definido e pode ser destinado a atividades agropecuárias (Schneider *et al.*, 2000).

Uma alternativa que vêm minimizando os danos ao meio ambiente e agregando valor ao produto florestal madeireiro é a Certificação Florestal, que tem como fundamento a garantia de que determinado produto é originário de manejo florestal ambientalmente adequado, socialmente justo e economicamente viável. Os produtos que têm o selo da certificação são aqueles produzidos com madeira de florestas certificadas. O Forest Stewardship Council (FSC), com seu representante no Brasil, Conselho Brasileiro de Manejo Florestal (FSC – Brasil) é um organismo que define e publica Princípios e Critérios universais, bem como padrões nacionais ou regionais, conforme o tipo de floresta, que abrangem os aspectos econômicos, sociais e ambientais. Desta forma, os padrões do FSC incluem diferentes perspectivas de diferentes setores da sociedade sobre o que representa o bom manejo florestal, sendo aplicados mundialmente. O Princípio nº 6 do FSC – Impacto Ambiental, preconiza que *o manejo florestal deve conservar a diversidade ecológica e seus valores associados, os recursos hídricos, os solos, os ecossistemas e paisagens frágeis e singulares, mantendo, aumentando ou restaurando as funções ecológicas vitais, incluindo a*

*regeneração e a sucessão natural das florestas; a diversidade genética e a diversidade das espécies e do ecossistema; os ciclos naturais que afetam a produtividade do ecossistema florestal, enfim, a integridade das florestas* (FSC – Brasil, <http://www.fsc.org.br/index.cfm>). No Brasil, desde 1996 a Sociedade Brasileira de Silvicultura (SBS) em parceria com algumas associações do setor florestal, instituições de ensino e pesquisa, organizações não governamentais e com apoio de alguns órgãos governamentais, vêm trabalhando com um programa voluntário denominado Cerflor – Programa Brasileiro de Certificação Florestal, que surgiu para atender uma demanda do setor produtivo florestal do país. A SBS estabeleceu acordo de cooperação com a ABNT para desenvolver os princípios e critérios para florestas nativas (Inmetro – Cerflor, <http://www.inmetro.gov.br/qualidade/cerflor.asp>)

#### **4. Importância da biologia reprodutiva de espécies arbóreas como base conservacionista para o manejo florestal**

Dentre os estudos de ecologia florestal, um dos aspectos mais importantes é o entendimento dos mecanismos de polinização e biologia floral. A complexidade dos processos reprodutivos das espécies arbóreas 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 30m, bem como a própria densidade populacional das espécies e o difícil acesso aos locais de estudo (Prance, 1985).

Até o início da década de 70, acreditava-se que a maioria de espécies arbóreas das florestas tropicais, semelhantes às espécies das regiões temperadas, apresentava autocompatibilidade, devido principalmente à baixa densidade das árvores, ao padrão assincrônico de florescimento e a “restrita” mobilidade de seus agentes polinizadores (Corner, 1954; Federov 1966). Em um estudo pioneiro sobre o sistema reprodutivo de espécies arbóreas em floresta tropical na Estação Ecológica *La Selva*, Costa Rica em 1974, Bawa demonstrou que cerca de 76% das espécies apresentavam fecundação cruzada (alogamia) à luz dos estudos pioneiros de Ashton (1969), contestando cientificamente as idéias de Corner (1954) e Federov (1966). A partir daí, diversos estudos foram realizados corroborando esses resultados (Bawa *et al.*, 1985; Bawa, 1990b, 1990b; Hopkins, 1984; Prance, 1985; Mori & Boeke, 1987).

Estudos de campo têm demonstrado que os processos reprodutivos das espécies arbóreas da Amazônia brasileira podem variar bastante quanto a presença de sistemas de incompatibilidade, ocorrência temporal dos eventos fenológicos em nível de populações, intra

e inter-especificamente, diversidade de agentes de polinização e estratégias para atração dos polinizadores (Hopkins, 1984, 1998; Mori & Boeke, 1987; Bittrich & Amaral, 1996; Prance & Mori, 1998; Gribel *et al.*, 1999, 2002; Maués, 2001, 2004; Quesada *et al.*, 2003). A fragmentação da floresta reduz o tamanho efetivo da população arbórea, diminuindo o número de indivíduos reprodutivos, e, conseqüentemente, o número de doadores de pólen e a quantidade de pólen depositada nas flores, podendo ser acompanhada por um decréscimo na população de polinizadores e formação de frutos (Bawa, 1990a; Aizen & Feisinger, 1994; Cascante, *et al.*, 2002, Quesada *et al.*, 2003), além de promover alterações na estrutura genética da população de árvores remanescentes (Loveless & Hamrick, 1984). Guariguata (1998) evidenciou que a produção de frutos e sementes é menor em florestas exploradas e que a remoção de indivíduos de uma determinada espécie pode aumentar o nível de endogamia nos indivíduos remanescentes, refletindo na produção e qualidade (viabilidade) das sementes e comprometendo a manutenção da capacidade reprodutiva das espécies exploradas.

O raio de dispersão de pólen e sementes nas populações arbóreas varia em função do agente polinizador ou dispersor. Abelhas da família Euglossinae podem percorrer até 23 km em vôo orientado (Janzen, 1971), por outro lado, abelhas nativas de pequeno porte, como os meliponíneos, têm um raio de ação muito menor, sendo de 1,5 e 1,2 km para as espécies *Cephalotrigona capitata* e *Melipona panamica*, respectivamente (Roubik & Aluja, 1983). O mesmo pode se dizer sobre a dispersão das sementes, que pode ocorrer em grandes distâncias quando levadas por pássaros, morcegos ou pela água, ou ser bastante restrita, quando o agente é a gravidade ou o vento (van der Pijl, 1982). A estrutura floral também é um fator limitante, visto que condiciona os polinizadores legítimos a serem compatíveis com o tamanho e disposição dos elementos florais. A coloração, o horário de abertura, os recursos ofertados (quantidade e qualidade) e a morfologia floral, são parâmetros que resultam nas síndromes de polinização, um conjunto de características que deve funcionar em perfeita harmonia e sincronismo, para se alcançar o sucesso reprodutivo (Proctor *et al.*, 1996). A ruptura de um elo nesta complexa cadeia poderá afetar a reprodução de uma determinada espécie, com reflexos negativos na manutenção da estrutura das populações da floresta.

Dessa forma, para realizar o manejo florestal visando a sustentabilidade, é fundamental levar em consideração as informações relativas à biologia reprodutiva para garantir a reprodução e manutenção da diversidade genética das espécies nessas áreas manejadas. Além disso, uma estratégia adequada de manejo deveria levar em consideração também 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 (Bawa, 1990a).

As espécies selecionadas para esse estudo fizeram parte do grupo de espécies prioritárias para o Projeto *Dendrogene* – Conservação Genética em Florestas Manejadas na Amazônia (<http://www.cpatu.embrapa.br/dendro/index.htm>). O projeto foi uma iniciativa da Embrapa Amazônia Oriental e diversos parceiros nacionais e internacionais, com suporte financeiro do *Department for International Development (DFID)*, cujo objetivo principal foi avaliar os impactos da exploração madeireira na biodiversidade florestal, visando o uso sustentável da floresta. Dentre as atividades desenvolvidas pelo projeto, destacam-se as pesquisas ecológicas e genéticas antes e após a exploração madeireira de sete espécies arbóreas com importância ecológica e econômica na Amazônia, denominadas espécies-modelo, que representaram três grupos ecológicos (pioneiras, clímax de crescimento rápido ou demandantes de luz e clímax de crescimento lento ou tolerantes à sombra) e apresentaram diferentes características reprodutivas (sistemas de reprodução, polinização, incompatibilidade). Este projeto buscou desenvolver ferramentas para melhorar a conservação em florestas manejadas na Amazônia brasileira e assim contribuir para o desenvolvimento sustentável dos recursos naturais da região (Kanashiro *et al.*, 2002). Após a geração das informações básicas, o projeto previu a aplicação dos resultados gerados em modelos de simulação genética, visando elucidar os processos e as consequências genéticas associadas a exploração e a fragmentação florestal, utilizando o programa ECO-GENE (Degen *et al.*, 1996; Degen & Watson, 2004). A modelagem fundamentada na complexidade dos fatores ecológicos e genéticos possibilita a avaliação de cenários, com mudanças em variáveis, relacionadas à exploração nos planos de manejo (Silva, 2005), permitindo a geração de critérios que sejam incorporados em programas computacionais de apoio à decisão de manejo florestal, como o *software Trema*, que foi desenvolvido para ser uma ferramenta de uso nas operações relativas ao inventário florestal e planejamento da exploração.

Dentro do contexto do Projeto *Dendrogene*, o objetivo principal desse estudo foi gerar conhecimento sobre os processos reprodutivos de cinco espécies arbóreas amazônicas de importância madeireira, com características distintas quanto aos sistemas de polinização, buscando identificar pontos vulneráveis nos processos reprodutivos às intervenções florestais da exploração de impacto reduzido (EIR), na Floresta Nacional do Tapajós, oeste da Amazônia. Para isso, foi feita a caracterização da biologia reprodutiva das seguintes espécies:

*Bagassa guianensis* Aubl. Moraceae, *Carapa guianensis* Aubl. Meliaceae, *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. Leguminosae – Papilionoidae, *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don Bignoniaceae e *Symphonia globulifera* L.f. Clusiaceae, bem como a estimativa do efeito da EIR no fluxo de pólen e na frequência e composição das guildas de polinizadores. O trabalho finaliza com uma discussão acerca das consequências da exploração madeireira sobre os processos reprodutivos de espécies arbóreas de valor econômico na Amazônia.



## 5. Referências bibliográficas:

- Achard, F.; Eva, H. D.; Stibig, H-J.; Mayaux, P.; Gallego, J.; Richards, T.; Malingreau, J-P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. **Science** v. 297, p. 999-1002.
- Aizen, M. A. & Feisinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, p. 330-351.
- Aldrich, P. & Hamrick, J. L. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. **Science** v. 281, p. 103-105.
- Alencar, A.; Nepstad, D.; McGrath, D.; Moutinho, P.; Pacheco, P. Diaz, M. C. V. & Soares Filho, B. 2004. **Desmatamento na Amazônia: Indo além da “emergência crônica”**. Belém: Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia. 85p.
- Alencar, J. C. 1991. Estudos fenológicos de espécies florestais arbóreas e de palmeiras nativas da Amazônia. *In*: Val, A. L.; Figliolo, R.; Feldberg, E. (Eds.). **Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: Fatos e perspectivas**. Vol. I. INPA, Manaus. p. 215-220.
- Alencar, J. C. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke. Manaus, AM. **Acta Amazônica**, v. 23, n. 3-4, p. 161-182.
- Alencar, J. C. 1998. Fenologia de espécies arbóreas tropicais na Amazônia central. *In*: Gascon, C; Moutinho, P. **Floresta amazônica: dinâmica, regeneração e manejo**. Manaus. INPA. p. 25-40.
- Alencar, J. C.; Almeida, R. A.; Fernandes; N. P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Central. **Acta Amazônica**, v. 9, n. 1, p. 163-198,
- Andrade Júnior, M. A. & Ferraz, I. D. K. 2000. Eventos fenológicos de copaíba (*Copaifera officinalis* L. Caesalpiniaceae) em mata de galeria do rio Branco, Boa Vista/Roraima, Brasil: uma primeira aproximação. Manaus, AM. **Acta Amazônica**, v. 30, n. 4, p. 523-533.
- Araújo, V. C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas I. **Boletim do INPA**, v. 4, p. 1-25.

- Ashton, P. S. 1969. Speciation among tropical Forest trees: some deductions in the light of recent evidence. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 1, p. 155-96.
- Asner, G. P.; Knapp, D. E.; Broadbent, E. N.; Oliveira, P. J. C.; Keller, M. & Silva, J. N. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. **Science** v. 310, p. 480-482.
- Barlow, J.; Peres, C. A.; Henriques, L. M. P.; Stouffer, P. C. & Wunderle, J. M. 2006. The responses of understory birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. **Biological Conservation** v. 28, p. 182-192.
- Barros, A. C. & Veríssimo, A. 1996. **A expansão madeireira na Amazônia: Impactos e perspectivas para o desenvolvimento sustentável no Pará**. Belém: Imazon. 180p.
- Barreto, P.; Souza Jr., C.; Anderson, A.; Salomão, R. & Wiles J. 2005. Pressão humana no bioma Amazônia. **O Estado da Amazônia** n.3, 6p.
- Bawa, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v. 28, p. 85-92.
- Bawa, K. S. 1990a. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. **In**: Gomes-Pompa, A.; Whitmore, T. C. & Hadley, M. (eds.) **Rain Forest Regeneration and Management**. Man and the Biosphere Series. v. 6. p. 119-136.
- Bawa, K. S. 1990b. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v. 21, p. 399-422.
- Bawa, K. S.; Bullock, S. H.; Perry, D. R.; Coville, R. E. & Grayum, M. H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 3, p. 346-356.
- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. **Journal of Tropical Ecology** v. 17, p. 115-126
- Bernoux, M.; Graça, P. M. A.; Cerri, C. C.; Fearnside, P. M.; Feigl, B. J. & Piccolo, M. C. 2001. Carbon storage in biomass and soils. p.: 165-184. **In**: McClain, M. E.; Victoria, R. L. & Richey, J. E (eds.). **The Biogeochemistry of the Amazon Basin**. Oxford University Press.
- Bittrich, V. & Amaral, M. C. E. 1996. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 200, p. 101-110.

- Boshier, D. H. 2004. Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species? **In:** Schroth, G.; Fonseca, G. A. B.; Harvey, C. A.; Gascon, C.; Vasconcelos, H. L. & Izac, A-M. N. (Eds). **Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes**. Island Press, Washington, DC. p. 290-314
- Câmara, G.; Valeriano, D. Soares, J. V. & Souza Jr., C. 2005. Nota Técnica sobre o Artigo “Selective logging in the Brazilian Amazon” Asner *et al.*, **Science** (310) 21/10/2005. Imazon.
- Capobianco, J. P. R. 2002. Amazônia Brasileira. 19-132. **In: Biodiversidade Brasileira: Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias para Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade Brasileira**. Brasília: MMA/SBF.
- Carvalho, J. O. P. 1992. **Structure and dynamics of a logged over Brazilian Amazonian rain Forest**. Oxford: University of Oxford. PhD Thesis. 280p.
- Carvalho, J. O. P. 2001. Estrutura de matas altas sem babaçu na Floresta Nacional do Tapajós. **In:** Silva, N.; Carvalho, O. & Yared, J. G. (eds.). **A silvicultura na Amazônia Oriental. Contribuições do projeto Embrapa / DFID**. P.: 277-290.
- Carvalho, J. O. P. 1980. Fenologia de espécies florestais de potencial econômico que ocorrem na floresta Nacional do Tapajós. Belém. EMBRAPA/CPATU. **Boletim de Pesquisa da EMBRAPA/CPATU**, v. 20.
- Cascante, A.; Quesada, M.; Lobo, J. J. & Fuchs, E. A. 2002. Effects of dry Forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. **Conservation Biology**, v. 16, n. 1, p. 137-147.
- Corner, E. J. H. 1954. The evolution of tropical forests. **In:** Huxley, J.; Hardy, A. C.; Ford, E. C. Allen and Unwin (eds.). **Evolution as a process**. Allen and Unwin, London.
- Degen, B.; Gregorius, H-R; Scholz, F. 1996. Eco-Gene, a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structures of tree populations. **Silvae Genetica**, v. 45, p. 323-329.
- Degen, B.; Watson, L. Users’manual for Eco-gene: version 4.1. Disponível em:<[ftp://ghd.dnsalias.net/degen/manual\\_Eco\\_Gene\\_4\\_1.pdf](ftp://ghd.dnsalias.net/degen/manual_Eco_Gene_4_1.pdf)> acessado em 19.01.2006.

- Dick, C. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 268, p. 2391-2396.
- Dubois, J. C. L. 1976. **Preliminary forest management guidelines for the National Forest of Tapajós**. Belém, IBDF-PRODEPEF. 42 p.
- Espírito-Santo, F. D. B.; Shimabukuro, Y. E.; Aragão, L. E. O. C. & Machado, E. L. M. 2005. Análise da composição florística e fitossociológica da floresta nacional do Tapajós com o apoio geográfico de imagens de satélite. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 2, p. 155-173.
- Eltz, T.; Bruhl, C. A.; Imiyabir, Z. & Linsenmair, E. K. 2003. Nesting and nest trees of stingless bees (Apidae: Meliponini) in lowland Dipterocarp forests in Sabah, Malaysia, with implications for forest management. **Forest Ecology and Management**, v. 172, p. 301-313.
- Endress, P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, Cambridge, 511p.
- FAO – Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2005. **Global Forest Resources Assessment 2005 – 15 Key Findings**. Rome, Italy. 8p.
- Federov, A. A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. **Journal of Ecology** v. 54, p. 1-11.
- FFT - Fundação Floresta Tropical. 2000. **Manejo Florestal Sustentável e Exploração de Impacto Reduzido na Amazônia Brasileira**. Belém: FFT. 19 p.
- FSC – Brasil (Conselho Brasileiro de Manejo Florestal) < <http://www.fsc.org.br/index.cfm>> acessado em 25.01.2006.
- Fuchs, E.J.; Lobo, J.A. & Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the dry forest tree *Pachira quinata*. **Conservation Biology**, v. 17, n. 1, p. 149-157
- IBGE – Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística 2000. < <http://www.ibge.gov.br/censo/default.php>> acessado em 01.02.2006.
- Gerwing, J. & Vidal, E. 2002. Degradação de florestas pela exploração madeireira e fogo na Amazônia. **Série Amazônia** nº 20. 26p.

- Gribel, R.; Gibbs, P. & Queiróz, A. L. 1999. Flowering Phenology and Pollination Biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, n. 3, p. 247-263.
- Gribel, R. & Gibbs, P. E. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 163, n. 6, p. 1035-1043.
- Guariguata, M. R. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Serie Técnica. **Informe Técnico No. 304. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Publicación No. 14.** 27p.
- Hamrick, J. L. & Murawsky, D. A. 1990. The breeding structure of tropical trees populations. **Plant Species Biology**, v. 5, p. 157-165.
- Harris, F. L. & Johnson, S. D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. **Journal of Tropical Insect Science**. v. 24, n. 1, p. 29-43.
- Henriques, L. M. P.; Wunderle, J. M. & Willig, M. R. 2003. Birds of the Tapajós National Forest, Brazilian Amazon: a preliminary assessment. **Ornitologia Neotropical**. v. 14, p. 1-32.
- Homma, A. K. O. 1998. **Amazônia: meio ambiente e desenvolvimento agrícola**. Brasília, DF. Embrapa – SPI. 386 p.
- Hopkins, H. C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of *Parkia*. **Journal of Ecology**, v. 72, p.: 1-23.
- Hopkins, H. C. F. 1998. Bat pollination and taxonomy in *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). p.: 30-55. **In:** Hopkins; H. C. F.; Huxley, C. R.; Pannell, C. M.; Prance, G. T. & White, F. (eds.). **The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants**. RBG Kew.
- IBAMA Instrução Normativa nº 7, de 22 de agosto de 2003 <<http://www2.ibama.gov.br/flores/leis/in07mogno.doc>> acessado em 26.01.2006
- IBGE. 2000. Censo Demográfico.< <http://www.ibge.gov.br>> acessado em 25.01.2006
- Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) 2002. **Monitoramento da floresta amazônica por satélite 200-2001**. INPE – Brasil. 24p.

- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, N. Y., v. 171, p. 203-205.
- Kanashiro, M.; Thompson, I. S.; Yared, J. A. G.; Loveless, M. D.; Coventry, P.; Martins-da-Silva, R. C. V.; Degen, B. & Amaral, W. 2002. Improving conservation values of managed forests: the Dendrogene Project in the Brazilian Amazon. **Unasyuva**, v. 53, p. 25- 33.
- Kitamura, P. C. 1994. **A Amazônia e o Desenvolvimento Sustentável**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Monitoramento e Avaliação de Impacto Ambiental. Brasília: EMBRAPA-SPI. 182p.
- Laurance, W. F.; Laurance, S. G.; Ferreira, L. V.; Rankin-de-Merona, J. M.; Gascon, C. & Lovejoy, T. E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. **Science**, v. 278, p. 1117-1118.
- Laurance, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. **Biological conservation**. v. 91, p. 109-117.
- Laurance, W. F.; Delamônica, P.; Laurance, S. G.; Vasconcelos, H. L. & Lovejoy, T. E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature** v. 404, p. 836.
- Laurance, W. F.; Albernaz, A. K. M. & Costa, C. 2001. Is deforestation accelerating in the Brazilian Amazon? **Environmental Conservation** v. 28, n. 4, p. 305-311.
- Laurance, W. F.; Lovejoy, T. E.; Vasconcelos, H. L.; Bruna, E. M.; Dirham, R. K.; Stouffer, P. C.; Gascon, C.; Bierregaard, R.O.; Laurance, S. G. & Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-years investigation. **Conservation Biology**, v. 16-n. 3, p. 605-618.
- Laurance, W. F.; Rankin de Merona, J. M.; Andrade, A.; Laurance, S. G.; D'Angelo, S.; Lovejoy, T. E. & Vasconcelos, H. L. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. **Journal of Tropical Ecology** v. 19, p. 343-347.
- LBA notícias. Queda do desmatamento na Amazônia: avanços e desafios, artigo de Adalberto Veríssimo e Carlos Souza Junior de 12.12.2005 <<http://lba.cptec.inpe.br/lba/?p=11&lg=eng&op=448>> acessado em 31.01.2006
- Lentini, M.; Pereira, D.; Celentano, D. & Pereira, R. 2005. **Fatos Florestais da Amazônia 2005**. Belém: Imazon. 141 p

- Loveless, M. D. & Hamrick, J. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 65-95.
- Magalhães, L. M. S.; Alencar, J. C. 1979. Fenologia de pau-rosa (*Aniba duckei* Kostermans) Lauraceae, em floresta primária na Amazônia Central. Manaus, AM. **Acta Amazônica**, v. 9, n. 2, p. 227-232.
- Marengo, J. A. & Nobre, C. A. 2001. General characteristics and variability of climate in the Amazon Basin and its links to the global climate system. P. 17-41. **In: McClain, M. E.; Victoria, R. L. & Richey, J. E (eds.). The Biogeochemistry of the Amazon Basin.** Oxford University Press.
- Maués, M. M. 2001. Síndromes de polinização e biologia floral de espécies madeireiras da Amazônia e implicações para o manejo florestal. **In: Silva, N.; Carvalho, O. & Yared, J. G. (eds.). A silvicultura na Amazônia Oriental. Contribuições do projeto Embrapa / DFID.** P.: 83-135.
- Maués, M. M. & Venturieri, G. C. 1997. 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. Lethbridge, Alberta, Canada,
- Maués, M. M. 2002. Reproductive phenology and pollination of the brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bompl. Lecythidaceae) in Eastern Amazonia. **In: Kevan, P. & Imperatriz-Fonseca V. L. (eds.) Pollinating Bees – The conservation Link Between Agriculture and Nature.** Brasília: Ministry of Environment. p. 245-254.
- Maués, M. M.; Souza, M. S.; Kanashiro, M. 2004. The importance of solitary bees on the reproductive biology of timber trees at the Tapajós National Forest, Brazil. p.: 241-254. **In: B. Freitas & J. O. P. Pereira (eds.) Solitary Bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination.** Proceedings of the International Workshop on Solitary Bees. Beberibe, Ceará, Brasil. 2004. Universidade Federal do Ceará, Imprensa Universitária.
- Mayaux, P.; Holmgren, P.; Eva, H.; Stibig, H. & Branthomme, A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. – Biological Sciences** v. 360, n. 1454, p. 373-384.

- Myers, N. 1991. Tropical forests: present status and future outlook. **Climatic Change** v. 19, n. 1-2, p. 3-32.
- Montagner, L. H.; Yared, J. A. G. 1983. Aspectos da fenologia de *Cordia goeldiana* Huber e suas relações com alguns parâmetros climáticos. Belém. Embrapa-CPATU. **Boletim de Pesquisa da Embrapa-CPATU**, 54. 18p.
- Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Brooks, T. M.; Pilgrim, J. D.; Konstant, G. A. & Fonseca G. A. B. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 100, n. 18, p. 10309-10313.
- Moran, E. F. 1993. Deforestation and land use in the Brazilian Amazon. **Human Ecology** v. 21, n. 1, p. 1-21
- Mori, S. A. & Boeke, J. D. 1987. Pollination. In: Mori, S. A. (ed.) **The Lecythidaceae of a Lowland Neotropical Forest: La Fumée Mountain, French Guiana. Memoirs of The New York Botanical Garden**; v. 44, p. 137-155.
- Murawski D. A. & Hamrick, J. L. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. **Heredity** v. 67, p. 167-174.
- Nepstad, D. C.; Veríssimo, A.; Alencar, A.; Nobre, C.; Lima, E.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P.; Potter, C.; Moutinho, P.; Mendoza, E.; Cochrane, M.; Books, M. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature** v. 398, p. 505-508.
- Nepstad, D. C.; Capobianco, J. P.; Barros, A. C.; Carvalho, G.; Moutinho, P.; Lopes, U. & Lefebvre, P. 2000. **Avanço Brasil: os custos ambientais para a Amazônia**. Belém: Editora Alves, 24 p.
- Nepstad, D. C.; Carvalho, G.; Barros, A. C.; Alencar, A.; Capobianco, J. P.; Boshop, J.; Moutinho, P.; Lefebvre, P.; Silva Jr., U. L. & Prins, E. 2001. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 395-407.
- Nepstad, D. C.; McGrath, D.; Barros, A. C.; Alencar, A.; Santilli, M. & Diaz, M del C. 2002. Frontier governance in Amazonia. **Science**, v. 295, p. 629-630.
- Nobre, C. A.; Sellers, P. J.; Shukla, J. 1991. Amazonian deforestation and regional climate change. **Journal of Climate**, v. 4, p. 957-988.



- Peres, C. A.; Schiesare, L. C. & Dias-Leme, C. L. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the Escape Hypothesis. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 1, p. 69-79.
- Prance, G. T. & Mori, S. A. 1998. Pollination and dispersal of Neotropical Lecythidaceae. p.: 12-27. **In:** Hopkins; H. C. F.; Huxley, C. R.; Pannell, C. M.; Prance, G. T. & White, F. (eds.). **The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants**. RBG Kew, London.
- Prance, G. T. 1985. The pollination of Amazonian plants. **In:** Prance, G. T. & Lovejoy, T. E (eds). **Key Environments: Amazonia**. P.: 166-191. New York, Pergamon Press.
- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The Natural History of Pollination**. The New Naturalist Series. HarperCollins Publishers. London. 479p.
- Quesada, M. & Stoner, K. E. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. **Oecologia**, v. 135, p. 400-406.
- Quesada, M.; Stoner, K. E.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-Guevara, C. & Lobo, J. A. 2003. Effects of habitat disruption on the activities of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of a Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. **Oecologia** v. 135, p.: 400-406.
- RADAMBRASIL, 1976. Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM) **Folha AS.21 – Santarém: Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra**. Rio de Janeiro: DNPM, 510p.
- Ramankutty, N & Foley, J.A. 1998. Characterizing patterns of global land use: An analysis of global croplands data. **Global Biogeochemical Cycles** v. 12, n. 04, p. 667-685.
- Rocha, O. C. & Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry Forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. **American Journal of Botany**, v. 88, n. 9, p. 1607-1614.
- Roubik, D.W. & Aluja, M. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. **Journal of Kansas Entomological Society**. v. 56. p. 217-222.

- Roubik, D. W. & Degen, B. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica**, v. 36, n. 2, p. 165-179.
- Ruiz, J. E. A.; Alencar, J. C. 1999. Interpretações fenológicas de cinco espécies de Chrysobalanaceae na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. Manaus, AM. **Acta Amazônica**, v. 29, n. 2, p. 223-242.
- Schneider, R. R.; Arima, A.; Veríssimo, A.; Barreto, P. & Souza Jr. C. 2000. **Amazônia Sustentável: Limitantes e Oportunidades para o Desenvolvimento Rural**. Brasília: Banco Mundial; Belém: Imazon. 58p.
- Silva, J.N.M. **The behaviour of the tropical rain forest of the Brazilian Amazon after logging**. Oxford. PhD Thesis. 1989. 303 p.
- Silva, J. N. M. 2001. **Manejo florestal**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 42 p.
- Silva, J. M. L.; Martins, J. S.; Santos, R. D.; Soares, A. F.; Lima, A. A. C.; Gama, J. R. N. F.; Santos, P. L.; Rêgo, R. S. 1983. Levantamento de reconhecimento de média intensidade dos solos e avaliação da aptidão agrícola das terras da área do pólo Tapajós. **Boletim de Pesquisa**, 20p. Embrapa-CPATU, Belém.
- Silva, J. N. M.; Carvalho, J. O. P. & Lopes, J. C. A. 1985. Inventário florestal de uma área experimental na Floresta nacional do tapajós. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Curitiba, v. 10/11, p. 30-110.
- Silva, J. N. M. & Eldik, T. 1999. Approaches adopted towards yield regulation in the Brazilian Amazon. **Proceedings** of a workshop on Humid and semi-humid tropical forest yield regulation with minimal data. Oxford Forestry Institute/Department of Plant Sciences/University of Oxford. p.70-72.
- Soares, E. S. 2004. **Desafios, Resultados, Ameaças e Oportunidades em uma Unidade de Conservação na Amazônia: “A Floresta Nacional do Tapajós”**. Santarém: IBAMA-Pro-Manejo, 169 p.
- Soares-Filho, B. S.; Nepstad, D. C.; Curran, L.; Cerqueira, G. C.; Garcia, R. A.; Azevedo-Ramos, C.; Voll, E.; McDonald, A.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P. & McGrath, D. 2005. Cenários de desmatamento para a Amazônia. **Estudos Avançados**, v. 19, n.54, p. 137152.

- Umaña, C. L. A. & Alencar, J. C. 1993. Comportamento fenológico da sucupira-preta (*Diploptropis purpurea* (Rich.) Amsh. *Var. coriacea* Amsh.), na reserva florestal Ducke. Manaus, AM. **Acta Amazônica**: v. 23, n. 1, p. 199-211.
- Van der Pijl, L. 1982. **Principles of Dispersal in Higher Plants**. Berlin, Springer-Verlag, 192pp.
- Venturieri, G. C. 1997. Reproductive ecology of *Schizolobium amazonicum* Huber ex Duke and *Sclerolobium paniculatum* Vogel (Caesalpiniaceae) and its importance in forestry management projects. . **In**: The 7th International Pollination Symposium, Lethbridge, 1996. **Acta Horticulturae**. v. 437., p. 65-69.
- Veríssimo, A.; Barreto, P.; Mattos, M.; Tarifa, R. & Uhl, C. 1992. Logging impacts and proposals for sustainable Forest management in an old Amazonian frontier: the case of Paragominas. **Forest Ecology and Management**, v. 55, p. 169-199.
- Vicentini, A. & Fischer, E. A. 1999. E. . Pollination of *Moronobea coccinea* Aubl. (Clusiaceae) by the Golden-winged Parakeet in Central Amazon. **Biotropica**, v. 31, n. 4, p. 154-158.
- Wade, T. G.; Ritters, K.H.; Wickham, J. D. & Jones, B. K. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. **Conservation Ecology** v. 7, n. 2 [online] URL: <<http://www.consecol.org/vol7/iss2/art7>> acessado em 25.01.2006
- Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. P. 3-12. **In**: W. F. Laurance & R. O. Bierregard Jr. (eds.) **Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities**. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. **TRENDS in Ecology and Evolutions**. V. 20, n. 10, p. 553-560.
- Wunderle, J. M.; Willig, M. R. & Henriques, L. M. P. 2005. Avian distribution in treefall gaps and understorey of *terra firme* forest in the lowland Amazon. **Ibis**, v. 147, p.109-129
- Zachow, R. 1996. **Os planos de manejo das florestas naturais no Brasil**. Curso de Manejo Florestal Sustentável. Embrapa Florestas, Curitiba, Brasil. 36 p.

## CAPÍTULO 2

### II. BIOLOGIA REPRODUTIVA DE CINCO ESPÉCIES ARBÓREAS IMPORTANTES PARA O MANEJO FLORESTAL NO ESTADO DO PARÁ

#### Resumo:

A biologia reprodutiva de *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae – Papilionoidae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae) e *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae) foi caracterizada. Os estudos de campo foram realizados na Floresta Nacional do Tapajós (PA) e na área experimental da Embrapa Amazônia Oriental, em Belém (PA). Foram examinados aspectos básicos sobre a fenologia reprodutiva, biologia floral, sistema reprodutivo e agentes polinizadores. Três espécies (*J. copaia*, *C. guianensis* e *B. guianensis*) apresentaram padrão de florescimento anual, enquanto *D. odorata* e *S. globulifera* tiveram um padrão sub-anual de florescimento, uma vez que o florescimento apresentou dois eventos ao ano. Dentre as espécies anuais, o período de maior percentual de florescimento na população ocorreu nos meses de menor precipitação pluviométrica (agosto a novembro). Em *J. copaia*, esse evento teve duração de até quatro semanas por árvore e flores com longevidade de um dia, inserindo-se na classificação de florescimento breve, porém ao nível de população o florescimento foi considerado anual intermediário ou *cornucópia*. Em *C. guianensis* o florescimento foi prolongado e intermitente, considerado anual estendido ou *multiple bang*, enquanto que *B. guianensis* apresentou variação no padrão *cornucópia*, pois a floração individual das árvores femininas durou entre três a quatro semanas, mas nas árvores masculinas as inflorescências tiveram longevidade entre seis a oito semanas, sendo classificada como anual intermediária. A época de maturação dos frutos ocorreu principalmente na época chuvosa (janeiro a maio). Três espécies (*J. copaia*, *D. odorata* e *S. globulifera*) têm flores perfeitas ou hermafroditas, *C. guianensis* é monóica e *B. guianensis* é dióica. As características florais foram compatíveis com a lista de visitantes observados e coletados nas flores. As espécies *J. copaia* e *D. odorata* foram classificadas como melitófilas, uma vez que atraíram vasta diversidade de abelhas, (*Centris*, *Euglossa*, *Eulaema* e *Epicharis*, entre outros), entretanto, os visitantes florais de *D. odorata* foram mais diversificados, sendo encontradas abelhas, besouros, borboletas, mariposas, vespas e moscas. Essa diversidade de polinizadores legítimos é vantajosa para a espécie, pois permite a manutenção dos serviços de

polinização na ausência de um dos grupos de polinizadores. No caso de *C. guianensis*, a visita de microlepdópteros e abelhas-sem-ferrão ocorreu indiscriminadamente, e assim a espécie foi considerada entomófila. A espécie *S. globulifera* foi a única espécie ornitófila, sendo registradas visitas de representantes de pelo menos cinco famílias de aves (Thraupidae, Trochilidae, Icteridae, Picidae, Ramphastidae e Psittacidae). As aves da família Thraupidae, da ordem Passeriformes, foram os mais freqüentes, seguidos pelos beija-flores. Ambos foram considerados os polinizadores legítimos, pela sua freqüência de visitas e maneira de contato com os verticilos reprodutivos. Foram encontradas fortes evidências de polinização anemófila em *B. guianensis*, concordando com sua morfologia floral e características relacionadas ao pólen e estigma. Juntamente com o vento, discute-se a possibilidade de co-participação de insetos da ordem Thysanoptera no processo de polinização. Quanto ao sistema reprodutivo, todas as espécies apresentaram barreiras a autofecundação, ou seja, não houve sucesso na frutificação quando as flores foram polinizadas com auto-pólen. A partir das análises de pistilos usados nos testes de polinização com microscopia de fluorescência, foi observado que havia pelo menos dois sítios de incompatibilidade, remetendo a dois sistemas distintos, Auto-incompatibilidade de Ação Tardia (LSI – *Late-acting Self-incompatibility*) em *J. copaia* e *D. odorata* e, aparentemente, Auto-incompatibilidade Homomórfica Esporofítica (SSI – *Sporophitic Self-incompatibility*) em *C. guianensis*. Discute-se a susceptibilidade do processo reprodutivo das espécies em relação à exploração florestal.

**Palavras-chave:** Fenologia, biologia floral, polinização, sistema reprodutivo, melitofilia, ornitofilia, anemofilia, abelhas, Passeriformes.

**Abstract:**

This study describes the reproductive processes of *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae – Papilionoidae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae), and *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae). The field studies were carried out at the Tapajós National Forest, Western Amazon, and at the Experimental Field of Embrapa Eastern Amazon, municipality of Belém, Pará State. Basic aspects of the reproductive phenology, leaf changes, floral biology, reproductive system and pollination were studied. Among the five species, *J. copaia*, *C. guianensis* and *B. guianensis* showed an annual flowering pattern, while *D. odorata* and *S. globulifera* presented a sub-annual pattern. Within the annual flowering

species, the main flowering period was synchronized with the dry season (August to November). In *J. copaia*, this event lasted for three to four weeks per tree and four months in the population, therefore it was considered a brief flowering species at the individual level and *cornucopia* at the population level. *C. guianensis* demonstrated a different behavior, with a long lasting flowering period among the population, however intermittent at the individual level, classified as annual extended or *multiple bang*. *B. guianensis* showed a variation on the *cornucopia* pattern, as the female inflorescences lasted up to four weeks and the male inflorescences had a extended longevity of six to eight weeks, thus it was considered annual intermediate. The fruit maturation occurred mainly at the wet season (January to May). *J. copaia*, *D. odorata* and *S. globulifera* exhibit perfect flowers, afterward are hermaphroditic, while *C. guianensis* is monoecious and *B. guianensis* is dioecious. Floral characteristics were compatible with the visitors observed on the flowers. Two species (*J. copaia* and *D. odorata*) were mellithophilous, attracting a vast number of bees, such as *Centris*, *Euglossa*, *Eulaema* and *Epicharis*. Although the floral visitors of *D. odorata* were more diversified, as it was found also leaf beetles, scarab beetles, butterflies, moths and hummingbirds as frequent visitors and pollinators. This is an advantage for the species, since it allows the maintenance of pollination services if a pollinator vector is absent. *C. guianensis* was considered an enomophilous species, due to the visits of microlepidopterans and Stingless bees. *S. globulifera* was the only ornithophilous species, where birds of five different families were seen on the flowers (Thraupidae, Trochilidae, Icteridae, Picidae, Ramphastidae e Psittacidae). The Passeriformes or perching birds of the Thraupidae family were the most frequent visitors, followed by the hummingbirds. Considering the last species, *B. guianensis*, strong evidences of wind pollination were found, according to its floral morphology, as well as the stigma and pollen biology. In cooperation with the wind, the possibility of participation of tiny insects belonging to the Thysanoptera order in the pollination process is discussed. Concerning the reproductive system, all the species presented were self-incompatible (SI). The analysis of controlled pollinated pistils under fluorescence microscopy, revealed two major SI systems, LSI (Late-acting Self-incompatibility) in *J. copaia* and *D. odorata*, and, apparently, SSI (Sporophytic Self-incompatibility) in *C. guianensis*. The vulnerability of the reproductive processes of the five species is discussed in relation to logging practices.

**Key words:** Phenology, floral biology, pollination, reproductive system, mellithophily, ornithophily, anemophily, bees, Passeriformes.

## 1. Introdução:

A fragmentação da floresta é uma realidade que vem acompanhada de números alarmantes nas florestas tropicais no mundo todo. O avanço da fronteira agrícola, a exploração de madeira, a abertura de estradas e os incêndios florestais representam os principais fatores de fragmentação da floresta (Nepstad *et al.*, 1999; 2002). Dentre os principais efeitos da fragmentação do habitat nos processos reprodutivos estão a redução no tamanho efetivo da população arbórea, diminuindo o número de indivíduos reprodutivos, e, conseqüentemente, o número de doadores de pólen e a quantidade de pólen depositada nas flores, podendo ser acompanhada por um decréscimo na população de polinizadores e formação de frutos (Bawa, 1990a; Aizen & Feisinger, 1994; Cascante *et al.*, 2002, Quesada *et al.*, 2003), além de alterações na estrutura genética da população de árvores remanescentes (Loveless & Hamrick, 1984). No entanto, 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.

A estrutura floral é um fator limitante à polinização, visto que condiciona os polinizadores legítimos a serem compatíveis com o tamanho e disposição dos elementos florais. A coloração, horário de abertura, recursos ofertados (quantidade e qualidade) e a morfologia floral, são parâmetros que determinam as síndromes de polinização, um conjunto de características que deve funcionar em perfeita harmonia e sincronismo, para se alcançar o sucesso reprodutivo (Proctor *et al.*, 1996). Além disso, as espécies arbóreas amazônicas possuem diferentes sistemas de auto-incompatibilidade, com variações na ocorrência temporal dos eventos reprodutivos, e processos de polinização (Hopkins, 1984, 1998; Mori & Boeke, 1987; Bittrich & Amaral, 1996; Prance & Mori, 1998; Gribel *et al.*, 1999; Maués, 2001).

A ruptura de um elo nesta complexa cadeia dos processos reprodutivos poderá afetar a sobrevivência das espécies arbóreas tropicais, com reflexos negativos na manutenção da estrutura das populações e sua conseqüente adaptação e diversidade das florestas tropicais.

Dessa forma, o objetivo deste trabalho é caracterizar os processos reprodutivos de cinco espécies arbóreas na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará, com ênfase nos aspectos relacionados à biologia floral, sistema reprodutivo e agentes de polinização, a fim de identificar pontos vulneráveis aos processos reprodutivos no contexto das práticas atuais de exploração madeireira, mesmo em casos de exploração de impacto reduzido (EIR).

## 2. Materiais e Métodos:

### 2.1. Área de Estudo: Floresta Nacional do Tapajós

Os estudos de campo foram desenvolvidos principalmente na Floresta Nacional do Tapajós, situada a oeste do Estado do Pará, região norte do Brasil, cerca de 50 km ao sul da cidade de Santarém. A FLONA do Tapajós é delimitada a oeste com o Rio Tapajós, a leste com a BR-163 (Rodovia Santarém-Cuiabá), ao sul com o Rio Cupari e ao norte com o paralelo 2°45' (Fig. 1). Abrange uma área de aproximadamente 545.000 hectares na região do Baixo Amazonas, incluindo parte dos municípios de Belterra, Aveiro, Placas e Rurópolis. Está localizada entre os paralelos de 2° 45' e 4° 10' de latitude sul e entre os meridianos de 54° 45' e 55° 30' (Espírito-Santo *et al.*, 2005). É definida pela Lei do Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza (SNUC – lei 9.985/2000) como sendo uma área com cobertura florestal de espécies predominantemente nativas, tendo como objetivo básico o uso múltiplo sustentável dos recursos florestais e a pesquisa científica, com ênfase em métodos para exploração sustentável, sendo permitida a permanência de população tradicional existente quando da sua criação (Soares, 2004).

#### 2.1.1. Histórico

As Florestas Nacionais, também chamadas FLONAs, são um dos 12 tipos de Unidades de Conservação existentes no Brasil, pertencentes ao Grupo II, “Unidades de Uso Sustentável”, nos quais é permitido o uso de parte dos seus recursos, uma vez que se assegure sua conservação. Atualmente as FLONAS estão sob a administração do IBAMA, mas quando foi criada no ano de 1974 pelo Decreto nº 73.684 de 19 de fevereiro de 1974, a FLONA do Tapajós, estava subordinada ao extinto Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (IBDF), órgão que era vinculado ao Ministério da Agricultura (Soares, 2004).

#### 2.1.2. Clima

O clima, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo AmW, caracterizado por um período seco de dois a quatro meses (com precipitação chegando até 60 mm) (Espírito-Santo *et al.*, 2005). A média anual de precipitação pluviométrica é de 2.000 mm, variando entre 600 mm a 3.000 mm. As chuvas ocorrem com maior intensidade entre os meses de dezembro a junho, período que concentra até 70% da precipitação anual. A umidade



relativa do ar é superior a 80% o ano todo (Soares, 2004). A temperatura média anual é de 25 °C, sendo que a temperatura mínima pode atingir 18,4 °C e a máxima 32,6 °C (Carvalho, 1992). Essa região pode passar por períodos severos de estiagem durante os anos de ocorrência do fenômeno *El Niño* (Nepstad *et al.*, 2001)

### **2.1.3. Geomorfologia**

Geologicamente a região coberta pela FLONA do Tapajós é constituída pela Formação Barreiras, do Período Cenozóico (RADAMBRASIL, 1976). É caracterizada por apresentar duas unidades morfológicas bem distintas: o Planalto Rebaixado do Médio Amazonas (PRMA) e o Planalto Tapajós-Xingu (PTX). O PRMA é uma unidade morfoestrutural que se estende desde a Planície Amazônica acompanhando a margem direita do Rio Amazonas até o PTX, nas proximidades do Rio Tapajós. O PRMA apresenta cotas altimétricas de cerca de 100 m, relevos dissecados com a forma tabular, drenagem adensada com insipiência de afundamento e a formação de lagoas. Possui ainda colinas com ravinas e vales encaixados com superfícies aplainadas, inundadas periodicamente. O PTX apresenta cotas de 120 a 170 m, sendo recortado pelo Rio Tapajós, com cotas de decaimentos entre o planalto e a margem do Rio Tapajós de aproximadamente 150 m (RADAMBRASIL, 1976). É formada por sedimentos de origem continental, como arenitos e argilitos e secundariamente conglomerados. O tipo predominante de solo é o Oxisol (Haplustox), ocupando 37,1% da área, dominado por argila mineral rica em Kaolinita, livre de “zona dura” (*hardpan*) ou óxido de ferro nos primeiros 12 metros, também chamado de Latossolo Amarelo distrófico, pela classificação brasileira, caracterizado por diferentes texturas, geralmente profundo, ácido, friável e revestido por florestas densas. O segundo tipo principal encontrado é o Ultisol, ou Argissolo Vermelho-Amarelo, que ocupa 25,3% da área (Silva *et al.*, 1983; Espírito-Santo *et al.*, 2005). A altitude da região está a 175 m acima do nível do mar (Carvalho, 2001).

### **2.1.4. Vegetação**

A cobertura vegetal da FLONA do Tapajós é constituída por floresta de terra firme, classificada como Floresta Ombrófila Densa, segundo o IBGE (Carvalho, 2001) ou floresta alta com emergentes e ocorrência rara de palmeiras. Em uma classificação mais detalhada, Dubois (1976) distinguiu seis grandes tipos e diversos sub-tipos de vegetação: 1) Floresta alta com babaçu (*Orbignya phalerata* Mart.); 2) Floresta alta sem babaçu; 3) Complexo de florestas baixas; 4) Complexo de florestas cipoólicas e cipoal; 5) Florestas

inundadas; e 6) Capoeiras. O estrato superior é constituído principalmente por castanheira (*Bertholletia excelsa*), angelins (*Hymenolobium excelsum*, *Pithecelobium racemosum* e *Dinizia excelsa*), tauari (*Couratari* sp.), maçaranduba (*Manilkara huberi*), faveiras (*Vatairea sericea*, *Parkia* spp., *Piptadenia suaveolens*), jatobá ou jutaí-açu (*Hymenaea courbaril*), andiroba (*Carapa guianensis*) e ipê ou pau-d'arco (*Tabebuia serratifolia*). O sub-bosque é aberto, caracterizando-se pela presença de canela-de-jacamim (*Rinorea flavescens*), envira-surucucu (*Duguetia echinophora*), acariquarana (*Rinorea guianensis*) e arataciú (*Sagotia racemosa*). Dentre as espécies de valor comercial, as mais abundantes são a andiroba (*C. guianensis*), com 3,8 árvores por hectare, maçaranduba (*M. huberi*) e jarana (*Holopyxidium jarana*) (Silva, *et al.*, 1985).

Nas duas últimas décadas, a FLONA do Tapajós vem sendo usada para atividades controladas de extração de madeira e pesquisas sobre manejo sustentável de florestas (Silva, 1989; Silva *et al.*, 1995; Carvalho, 2001; Kanashiro *et al.*, 2002). Antes da sua criação, aparentemente os únicos distúrbios haviam sido causados por atividades de caça, coleta de frutas comestíveis, sangramento de látex da *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg., e pela extração seletiva de *Manilkara huberi* Standley (maçaranduba), *Cedrela odorata* L. (cedro vermelho) e, possivelmente, *Cordia goeldiana* Hub. (freijó-cinza) e *Aniba duckei* Kostermans (pau-rosa), há aproximadamente 50 anos atrás. Com a possível exceção do pequeno tamanho da população remanescente de *Cedrela*, *Cordia* e *Aniba*, não se consideram que estes distúrbios tenham causado um impacto significativo na estrutura ou composição da floresta (Carvalho, 1992; Lopes, 1993).

### **2.1.5. Fauna**

O conhecimento sobre a fauna da Floresta Nacional do Tapajós está restrito a levantamentos sobre aves e mamíferos, com levantamentos sobre a avifauna da floresta e sub-bosque (Henriques *et al.*, 2003), efeito da fragmentação, corte de madeira e fogo na avifauna (Barlow *et al.*, 2006), distribuição da avifauna em clareiras e no sub-bosque (Wunderle *et al.*, 2005), predação de sementes de *Bertholletia excelsa* – Lecythidaceae por roedores (Peres *et al.*, 1997) e estratificação da comunidade de morcegos na floresta (Bernard, 2001).

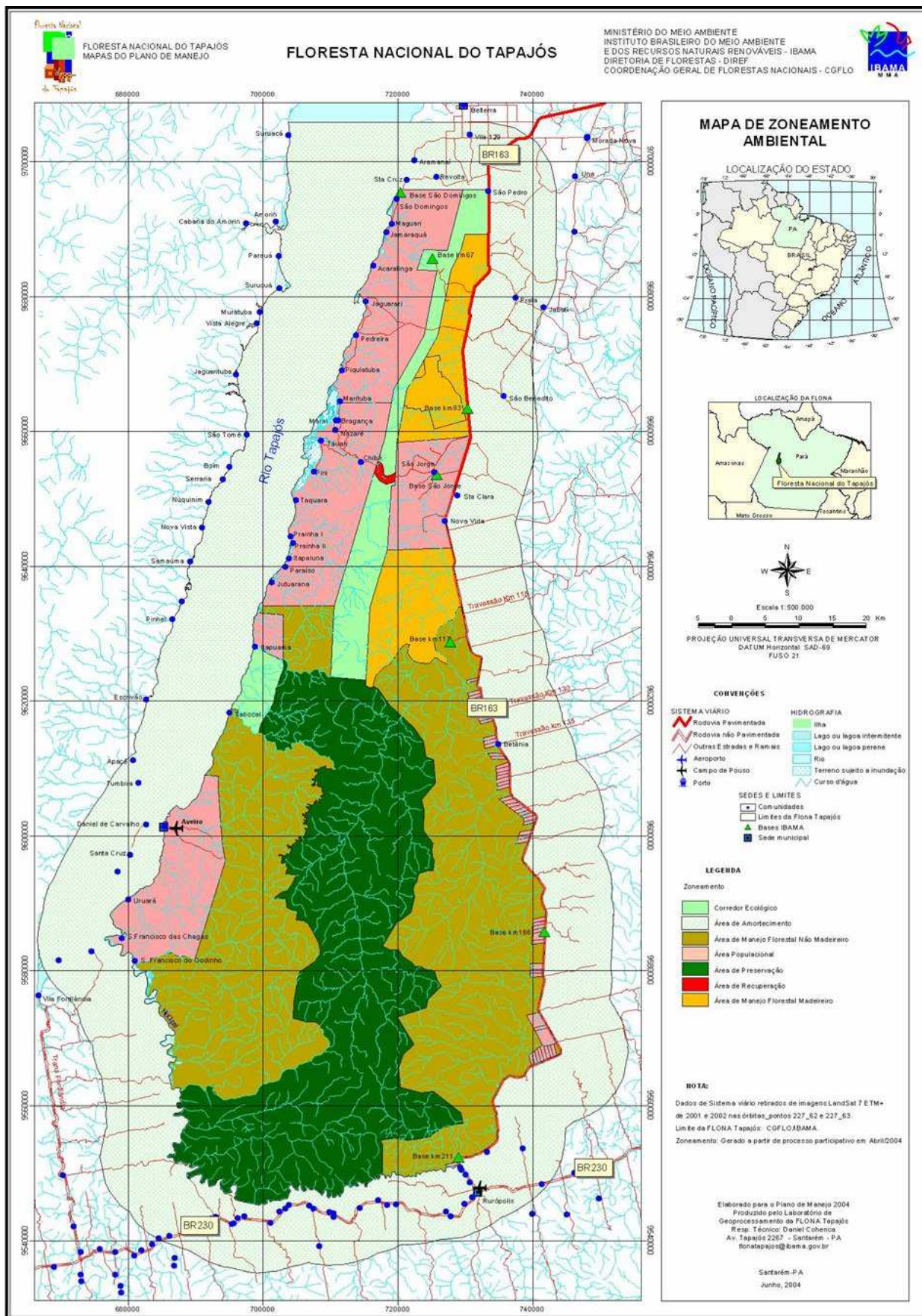


Figura 1. Localização geográfica da Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará, à margem direita do Rio Tapajós (fonte: MMA).

### 2.1.6. Parcela de Estudo Intensivo – PEI ou Intensive Study Plot - IS)

Os estudos de biologia reprodutiva foram realizados, principalmente, em uma parcela de 500 hectares, pertencente ao projeto Manejo da Floresta Nacional do Tapajós para Produção Sustentada de Madeira Industrial (ITTO PD 68/89), do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), uma parceria da Organização Internacional de Madeiras Tropicais e Departamento para o Desenvolvimento Internacional (ITTO/DFID) com o Governo Brasileiro (Ministério das Relações Exteriores – MRE / Agência Brasileira de Cooperação – ABC), que foi concedida à exploração florestal de impacto reduzido (EIR) através da empresa Agropecuária Treviso Ltda.

Este projeto teve como objetivo instalar um modelo de manejo florestal que garantisse a produção sustentada de madeira, visando a obtenção de dados técnicos, sociais e ambientais que pudessem orientar a gestão das Florestas Nacionais e ações governamentais destinadas ao setor florestal brasileiro. O projeto teve ainda a finalidade de difundir os conhecimentos adquiridos para os diferentes segmentos sociais envolvidos com a atividade florestal. Dentre as principais etapas cumpridas pelo projeto ITTO, destacam-se: a) O mapeamento da área total do projeto a ser manejada (3.222 ha); b) O Inventário Florestal; c) A preparação do Plano de Manejo Florestal e aprovação do Estudo e Relatório de Avaliação do Impacto Ambiental (EIA/RIMA); d) A definição do Contrato para Exploração Florestal; e) A seleção das empresas para realização da exploração mediante Edital Público; A elaboração do Plano de Exploração; e f) O treinamento em Exploração de Impacto Reduzido (EIR) para o pessoal envolvido na execução do projeto (MMA/Ibama – Projeto OIMT – ITTO PD 68/89, 2004 <http://www.ibama.gov.br/projetotapajos/index.htm>).

A exploração florestal foi realizada entre novembro de 1999 a dezembro de 2003, sob a supervisão do IBAMA, obedecendo a parâmetros que estabeleceram até 40 m<sup>3</sup> de madeira cortada por hectare. O diâmetro mínimo por espécie foi de 45 cm para *Carapa guianensis* (andiroba), *Marmaroxylum racemosum* (angelim-rajado), *Diploptropis* spp. (sucupiras), *Sclerolobium* spp. (tachis), *Protium* spp. e *Trattinickia* spp. (breus) e *Euplassa*, *Nectandra*, *Licaria*, *Ocotea*, *Aniba*, *Adenostephanus* (louros); 75 cm para *Hymenaea courbaril* (jatobá), *Caryocar villosum* (piquiá) e *Ceiba pentandra* (sumaúma) e 55 cm para as demais espécies. A extração de *Bertholletia excelsa* (castanheira), *Aniba roseodora* (pau rosa), *Copaifera* spp. (copaíba), *Aniba canelilla* (preciosa), *Hevea brasiliensis* (seringueira) e foi proibida, assim como das palmáceas de um modo geral e, no mínimo, 10% de qualquer espécie explorada, que seriam reservadas como árvores porta sementes (MMA/Ibama –

Projeto OIMT – ITTO PD 68/89, 2004 <http://www.ibama.gov.br/projetotapajos/#>). O transporte e a comercialização cumpriram o estabelecido na legislação vigente aplicável a qualquer colheita florestal. Durante e após a exploração, foram conduzidas atividades de monitoramento e pesquisas sobre os impactos decorrentes da exploração florestal (flora, fauna, solos e ambiente em geral) (Soares, 2004).

A parcela de 500 ha recebeu também a denominação de Parcela de Estudo Intensivo (PEI) ou *Intensive Study Plot (ISP)*. Nesse local foram realizados estudos sobre ecologia e genética de *Bagassa guianensis* Aubl. Moraceae (tatajuba), *Carapa guianensis* Aubl. Meliaceae (andiroba), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. Leguminosae – Papilionoidae (cumaru), *Hymenaea courbaril* L. Leguminosae – Caesalpinioideae (jatobá), *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don Bignoniaceae (parapará), *Manilkara huberi* (Ducke) Standley Sapotaceae (maçaranduba) e *Symphonia globulifera* L.f. Clusiaceae (anani). Essas espécies foram denominadas espécies-modelo, no âmbito do projeto **Dendrogene** – Conservação Genética em Florestas Manejadas na Amazônia, coordenado pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA, Amazônia Oriental) em convênio com o Departamento para o Desenvolvimento Internacional do Reino Unido (DFID).

Esse projeto teve como objetivo contribuir para o uso sustentável das florestas tropicais na Amazônia brasileira, através do desenvolvimento de mecanismos de predição dos impactos do manejo florestal (fragmentação da floresta) na ecologia de regeneração, estrutura genética e processos reprodutivos de espécies arbóreas sob risco potencial de exploração e uso comercial.

Foi realizado um inventário florestal incluindo todas as espécies arbóreas com importância madeireira com DAP igual ou superior de 45 cm na Parcela de Estudo Intensivo. Para as sete espécies-modelo do projeto Dendrogene, o inventário incluiu todos os indivíduos com DAP igual ou superior a de 20 cm. Em uma sub-parcela de 100 ha, foi feito o inventário das espécies-modelo com DAP igual ou superior a 10 cm (Fig. 2) (Kanashiro *et al.*, 2002).

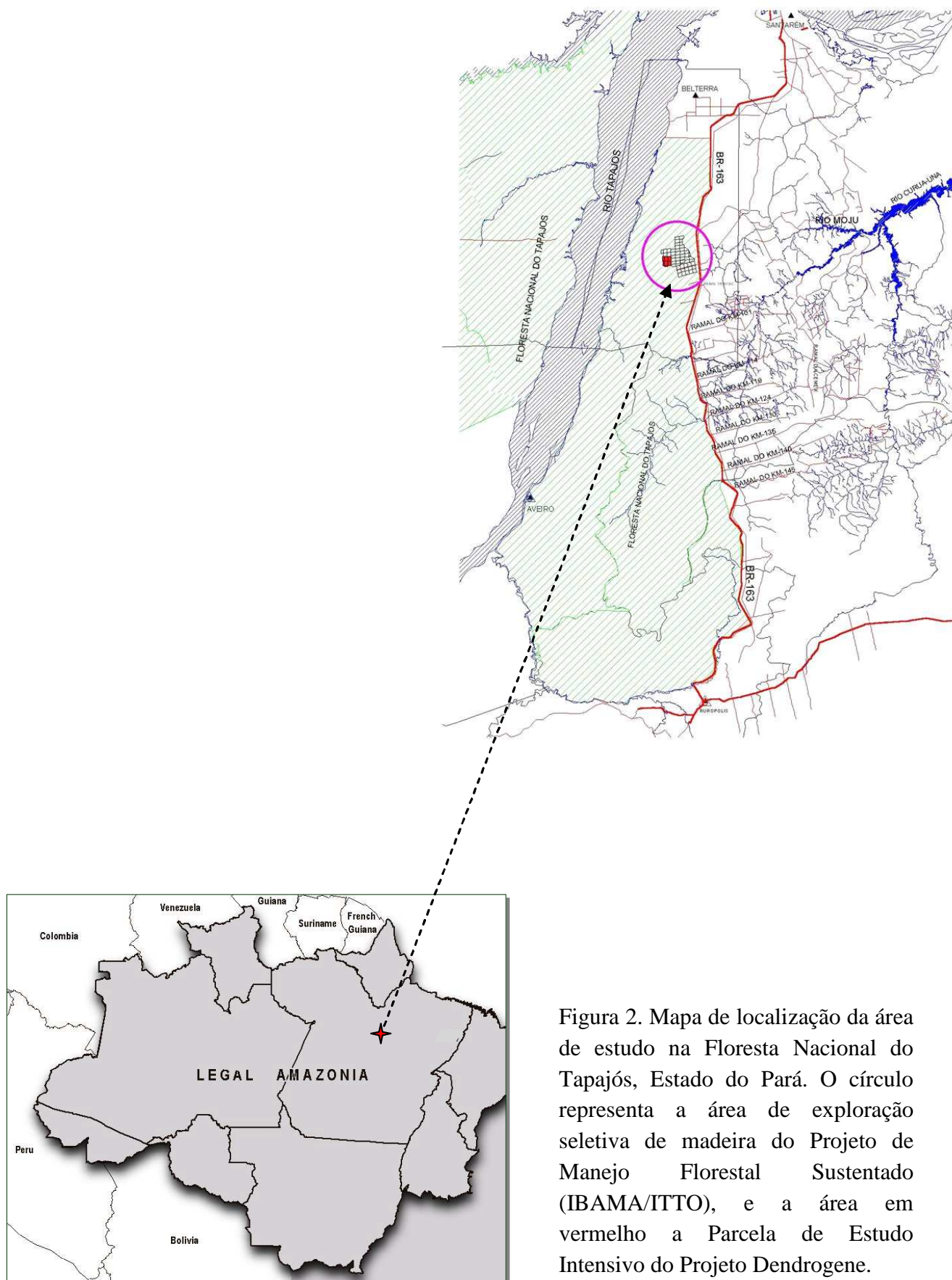


Figura 2. Mapa de localização da área de estudo na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará. O círculo representa a área de exploração seletiva de madeira do Projeto de Manejo Florestal Sustentado (IBAMA/ITTO), e a área em vermelho a Parcela de Estudo Intensivo do Projeto Dendrogene.

Esse inventário resultou em uma lista com cerca de 180 táxons (considerando que para alguns espécimes a identificação não foi além do gênero). Embora a diversidade de espécies tenha sido relativamente elevada, a abundância foi concentrada em um grupo restrito de espécies, que representam cerca de 50% do número total de espécies identificadas. Destas, as mais comuns foram as do gênero *Pouteria* (Sapotaceae) com 10%, seguido por *Manilkara huberi* (Sapotaceae) com 5,1%, o grupo dos tauaris (dominado por *Couratari stellata* – Lecythidaceae) com 4,9% e *Carapa guianensis* (Meliaceae) com 4,7%. Ainda, apenas seis espécies (ou 3,3% do número total de espécies) ocorreram numa quantidade superior a um indivíduo por hectare, as quais foram: o grupo *Pouteria* – 3 árvores/ha; *Manilkara huberi* – 1,52 árvores/ha; o grupo Tauari – 1,45 árvores/ha; *Carapa guianensis* – 1,39 árvores/ha; *Lecythis lúrida* – 1,04 árvores/ha; e, *Minquartia guianensis* – 1,01 árvores/ha. (A. Lacerda, dados não publicados).

As espécies escolhidas para os estudos sobre a biologia reprodutiva representam três grupos ecológicos (pioneiras, clímax de crescimento rápido ou demandantes de luz e clímax de crescimento lento ou tolerantes à sombra) e foram selecionadas em função de sua importância ecológica e comercial, considerando ainda diferentes sistemas de polinização e expressão sexual, de forma que possam ser usadas como referência para outras espécies com características reprodutivas semelhantes. A seleção de espécies foi realizada considerando critérios como alto valor comercial da madeira, alta pressão de exploração, ampla distribuição geográfica, escassez de informações ecológicas, vetores de fluxo de pólen e sementes, fenologia de florescimento, distribuição espacial, e sistemas reprodutivos (Dendrogene 2000, Relatório do Workshop de Implementação do projeto). Dessa forma, as seguintes espécies foram selecionadas:

- 1) Pioneiras: *Jacaranda copaia* e *Bagassa guianensis*;
- 2) Clímax de Crescimento Rápido ou Demandantes de luz: *Dipteryx odorata* e *Carapa guianensis*;
- 3) Clímax de Crescimento Lento ou Tolerantes à Sombra: *Symphonia globulifera*.

Nesse trabalho não foram incluídas as espécies *Manilkara huberi* e *Hymenaea courbaril*, devido a dificuldades na coleta de dados no campo. *M. huberi* é uma espécie que apresentou florescimento supra-anual, sendo registrado seu florescimento somente no período de maio a julho de 2001, quando estavam sendo selecionados os indivíduos que fariam parte do monitoramento fenológico das sete espécies-alvo do Projeto Dendrogene, abrindo-se

trilhas nas parcelas para permitir a locomoção da equipe de campo e definindo-se os métodos de coleta de dados. Por esse motivo, os dados sobre florescimento de *M. huberi* ficaram prejudicados, uma vez que o início do monitoramento fenológico só ocorreu a partir do mês de outubro de 2001, quando já não havia mais flores nos indivíduos selecionados. Durante os três anos subsequentes de monitoramento, a espécie não apresentou nenhum evento reprodutivo. No caso de *H. courbaril*, a dificuldade de alcançar a copa das árvores em idade reprodutiva (não menos que 50 metros de altura) constituiu uma limitação à instalação da torre de madeira que permitiria o acesso às flores para as investigações sobre a biologia floral, testes de polinização controlada e observação dos visitantes e polinizadores, prejudicando o conjunto da proposta de estudo.

Estudos complementares sobre a biologia floral e sistema reprodutivo de *C. guianensis*, *D. odorata* e *J. copaia* foram realizados em plantios existentes na Área Experimental da Embrapa Amazônia Oriental, município de Belém (PA), em função da facilidade ao acesso, proximidade entre os indivíduos e baixo porte das árvores. Essa área de estudo está localizada nas coordenadas 01°24'36'' e 01°25'41'' S; 48°24'11'' e 48°27'17'' W. O tipo climático de Belém segue o padrão Afi, de acordo com a escala de Köppen (1923), caracterizado por temperatura média anual de 25,9 °C (variando entre 21 °C e 31,6 °C); umidade relativa do ar média de 84% e precipitação pluviométrica de 2.900 mm/ano. As árvores que estudadas fazem parte de plantios com 25 a 50 anos de idade.

#### **2.1.7. Infra-estrutura para acesso ao dossel:**

Foram construídas quatro torres de madeira, com o objetivo de permitir acesso à copa das árvores para os estudos de biologia reprodutiva (coleta de flores, testes de polinização controlada, captura e/ou observação de polinizadores). As torres foram construídas com dois tipos de madeira, *Manilkara huberi* (maçaranduba) nos esteios e peças de sustentação (aproximadamente 1.800 m<sup>3</sup>) e *Caryocar villosum* (piquiá) nas escadas, tábuas e assoalho (aproximadamente 1.900 m<sup>3</sup>). A altura variou entre 32 e 40 metros, e o espaço útil no topo era constituído por uma plataforma de 2 m<sup>2</sup> que permitia a permanência de até quatro pessoas. A base da torre foi fixada com uma sapata de concreto em cada eixo, e, para maior sustentação, na metade da altura da torre e no topo foi colocada uma cinta de cabo de aço, de onde partiam quatro cabos de aço de ¾" de cada canto, que foram estendidos até o chão da floresta e fixados com esticadores (Figs. 3 e 4). A distribuição das torres nas parcelas foi arranjada de modo que a torre nº 1 permitia acesso a duas espécies (*C. guianensis* e *S.*



*globulifera*), a torre nº 2 permitia acesso a uma árvore de *J. copaia*, a torre nº 3 dava acesso à copa de *D. odorata* e a torre nº 4 permitia acesso a uma árvore de *B. guianensis*. Assim, houve acesso à copa de um indivíduo de cada espécie.



Figura 3. Torre de madeira utilizada para o acesso à copa das árvores na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará.

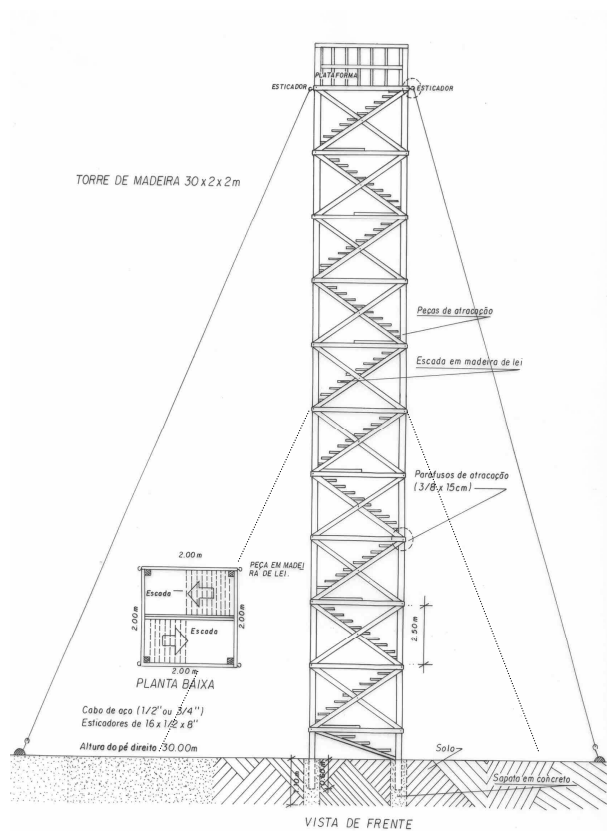


Figura 4. Desenho esquemático da torre de madeira construída na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará.

## 2.2. Características taxonômicas e ecológicas das espécies estudadas:

### 2.2.1. Pioneiras:

*Jacaranda copaia* (Aubl.) D Don: O gênero *Jacaranda* Jussieu reúne 49 espécies Neotropicais, representados por árvores de tamanho médio a grande, bem como arbustos, distribuindo-se desde a Guatemala e Antilhas até o norte da Argentina (Gentry, 1992). No Brasil, a maioria das espécies ocorre nos cerrados e outros ambientes mais secos ao redor da Amazônia (Bittencourt, 2003). *Jacaranda copaia* é a única espécie deste gênero amplamente distribuída na Amazônia. Originalmente descrita como *Bignonia copaia* Aubl. (Embrapa Amazônia Oriental, 2004b), trata-se de uma pioneira, normalmente encontrada colonizando áreas de clareiras e/ou degradadas (Guariguata *et al.*, 1995), podendo alcançar o dossel da floresta, entretanto sendo mais comum no sub-bosque (Ribeiro *et al.*, 1999). É conhecida pelo nome de parapará ou caroba na Amazônia. Dentre os nomes mais usados em outros países destacam-se: “cigarillo”, no Panamá e “puti” ou “futui”, na Guiana. O nome científico *Jacaranda copaia* vem do nome vulgar “copaia”, da tribo dos Galibis, da Guiana Francesa. Existem duas subespécies, *J. copaia copaia* e *J. copaia spectabilis* que diferenciam-se por uma característica na bainha foliar: a subespécie *copaia* tem folhas menores, com 5 a 9 pinas, folíolos oblongo-elípticos com a base simétrica e peciólulos com 2-4 mm, os quais quando secos, são escuros na face abaxial, e frutos maiores: 9-13 cm x 710 cm. A subespécie *spectabilis* tem folhas maiores, com 5 a 20 pinas, folíolos rombóideo-elípticos com base assimétrica e sésseis, os quais quando secos, apresentam cor oliva na face abaxial, e frutos menores: 6-12 cm x 3-6 cm (EMBRAPA Amazônia Oriental, 2004b). *J. copaia copaia* apresenta distribuição espacial uniforme ou regular em ambientes naturais (Parrota *et al.*, 1995), sendo encontrada no Brasil (Pará, Amazonas, e Amapá), Guiana Francesa, Guiana e Suriname (Vattimo, 1980).

*Jacaranda copaia copaia* possui folhas opostas, compostas, bipinadas com até 165 cm de comprimento, com 5 a 9 pinas, cada pina pode medir entre 5-25 cm, contendo de 5 a 9 folíolos. A nervura central dos folíolos não tem pêlos (tricomas), ou tem poucos, esparsos e em ambas as faces, e a lâmina dos folíolos é glabra, medindo até 8 cm de comprimento. As inflorescências estão dispostas em panículas terminais, com flores de cálice curto, campanulado e estreitado na base, corola de cor azul-púrpura (violeta) na parte externa e nos lóbulos e internamente de cor branca. Os filetes dos estames férteis estão fundidos à corola pela base, onde são encontrados pelos glandulares. Os estames didínamos estão dispostos em

pares, sendo dois anteriores mais longos, e dois posteriores mais curtos. Há um quinto estame não funcional (estaminódio) mais logo que os estames funcionais, pubescente desde a porção média até a distal onde se nota um tufo de tricomas glandulares. O estigma é filiforme e bilamelado, com sensibilidade tátil, fechando-se ao toque do visitante/polinizador (Gentry, 1974). O fruto é do tipo cápsula, plano, com duas valvas que se abrem quando as sementes amadurecem. Depois da deiscência da cápsula, as sementes com alas membranosas, hialinas e leves, ficam livres e são dispersas pelo vento (EMBRAPA Amazônia Oriental, 2004b). O florescimento ocorre anualmente no período menos chuvoso (agosto a outubro), evidenciando flores de cor violeta extremamente vistosas. O florescimento estende-se por até quatro semanas na população. A frutificação ocorre no início do período chuvoso, de janeiro a março (Maués *et al.*, 1999a).

Gentry (1974) propôs um sistema de classificação para flores e os padrões de fenologia de florescimento de Bignoniaceae. De acordo com esse sistema, as flores de *J. copaia* seriam do tipo *Anemopaegma*, sendo polinizadas por abelhas de médio a grande porte, geralmente euglossinas e antophorinas, as quais fazem contato com estames e estigma com a região dorsal do tórax. Essas flores podem também ser visitadas por polinizadores ilegítimos e/ou pilhadores de pólen e néctar, dos grupos Trochilidae, Trigonini, Lepidoptera e *Xylocopa* spp. Os padrões fenológicos propostos por Gentry estão relacionados à duração do florescimento e quantidade de flores abertas por dia, o que teria ligação com as diferentes estratégias dos polinizadores. Nesse sistema, a floração de *J. copaia* seria classificada no Tipo 3, denominado *Cornucópia*, caracterizado por apresentar uma floração massiva durante 3-10 semanas, concentrada em um ciclo na estação seca ou chuvosa, com inflorescências grandes e vistosas, localizadas no nível do dossel, flores com duração de um dia de antese diurna e pequena produção de néctar, e centenas de flores abrindo no ponto mais alto do florescimento. Esse padrão de florescimento seria o mais primitivo na família Bignoniaceae.

A madeira de *J. copaia* possui como características gerais cerne e alburnos indistintos, branco a branco-amarelado, anéis de crescimento pouco distintos, pouco brilho e cheiro imperceptível, densidade leve, sendo utilizada em carpintaria, interiores, móveis, laminados, compensados, caixas, etc. Devido a baixa densidade, vem sendo largamente utilizada em indústrias de compensado (Loureiro *et al.*, 1979). Os indivíduos adultos podem alcançar entre 30 e 35 m de altura e até 75 (raramente 85) cm de diâmetro na FLONA do Tapajós (Silva *et al.*, 1985) em condições naturais. A utilização de *J. copaia* em sistemas agroflorestais, programas de reflorestamento e recuperação de áreas degradadas vêm sendo

testados na América do Sul e Central, apresentando bons resultados (Butterfield, 1996; Montagnini, 1992; Peck & Bishop, 1992; Brienza *et al.*, 1991).

***Bagassa guianensis* Aubl.:** É uma espécie pioneira conhecida popularmente no Brasil como tatajuba, encontrada em toda bacia Amazônica até as Guianas e o Suriname, onde é chamada pelo nome de “bagasse” (Vega, 1976; Berg, 2001). Pertence à família Moraceae, tribo Artocarpeae, juntamente com outros 11 gêneros, dos quais *Artocarpus* é bastante conhecido pelos seus representantes *A. heterophyllus* (jaca) e *A. altilis* (fruta-pão). As espécies pertencentes à tribo Artocarpeae são geralmente monóicas ou dióicas, com inflorescências de formas variadas, incluindo racemos, capítulos, espigas, globos, discos e formas solitárias, indicando ausência de uniformidade no grupo, ao contrário do que ocorre com as outras tribos de Moraceae, e sugerindo a necessidade de uma revisão do grupo, com uma possível subdivisão em três subtribos (Berg, 1988, 2001 *apud* Datwyler & Weiblen, 2004). *Bagassa* é um gênero monoespecífico, cuja espécie *B. guianensis* é dióica, condição considerada primitiva na família Moraceae, e numa revisão feita recentemente passaria a integrar a tribo Moreae, saindo de Artocarpeae (Datwyler & Weiblen, 2004). Possui inflorescências masculinas pendentes em forma de espiga, geralmente associadas a anemofilia (Berg, 2001). Na FLONA do Tapajós, ocorre em baixa densidade populacional, com até 0,2 árvores/ha (considerando indivíduos acima de 45 cm de DAP), atingindo até 35-50 m de altura e 200 cm de DAP (Silva *et al.*, 1985; EMBRAPA Amazônia Oriental, 2004a), com aleatoriedade na proporção de indivíduos masculinos e femininos (Silva, 2005). Por outro lado, em duas áreas de floresta ombrófila densa na região de Paragominas e Moju, no Estado do Pará, há predominância de indivíduos masculinos, os quais além de serem mais abundantes, apresentaram maior quantidade de árvores nas classes superiores de diâmetro em comparação com os femininos. O período de floração nas árvores femininas é de duas a quatro semanas e nos masculinos de um a dois meses, com maior ocorrência no período de menor pluviosidade (Silva, 2005).

É a única espécie das Moraceae com folhas opostas e decussadas; suas folhas apresentam ainda lâmina tri-nervada, inteira a tri-lobada, sendo a margem inteira a crenada, com estípulas livres, laterais. Possui inflorescências dispostas aos pares ou solitárias, situadas nas axilas foliares, pedunculadas e com brácteas. As inflorescências estaminadas são em forma de espiga, com uma região estéril abaxial, com flores contíguas, dispostas em linhas aproximadamente longitudinais, com perianto tetra-partido, dois estames livres, anteras

basifixas, latrorsas, com presença de pistilóide. As inflorescências pistiladas são globosas, em forma de capítulos, com flores muito próximas uma das outras, com perianto tetra-lobado a tetra-partido, ovário livre e dois estigmas filiformes. A atribuição de polinização anemófila por alguns autores decorre do fato de que o pólen é liberado a partir de longas e pendentes inflorescências estaminadas, que são movimentadas pelo vento, em árvores emergentes e decíduas (Berg, 2001). A dispersão dos frutos maduros ocorre principalmente na transição do período seco para o chuvoso, nos meses de outubro a janeiro. A dispersão de sementes é zoocórica, incluindo aves, morcegos, macacos, veados, antas, jabutis, entre outros (Roosmalen, 1985).

Devido às propriedades físicas da sua madeira, é espécie de grande importância comercial. A madeira é durável e resistente a fungos e apodrecimento, além de moderadamente resistente em condições submersas. Apresenta cerne amarelo quando recém-cortado, depois se tornando dourado ao ser exposto ao ar, com superfície lustrosa, ligeiramente áspera ao tato. Sua contração durante a secagem é excepcionalmente pequena para uma madeira do seu peso. A textura é grossa, de fácil trabalhabilidade, sendo usada na fabricação de móveis de alta qualidade, lâminas decorativas, tacos e tábuas para assoalhos, construção naval, cabos para ferramentas, artigos de esporte, etc., além de ser considerada promissora para a produção de celulose (Vega, 1976; Realino & Bueno, 1979; Tomazello Filho *et al.*, 1983; Corrêa, 1985).

### 2.2.2. Clímax de crescimento rápido ou demandante de luz:

***Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd.:** O gênero *Dipteryx* Schreber reúne 29 espécies com distribuição neotropical. *Dipteryx odorata* é uma espécie emergente demandante de luz (Ribeiro *et al.*, 1999), com distribuição espacial randômica em florestas primárias (Parrota *et al.*, 1995). Ducke (1942) revisou o gênero *Dipteryx* (Syn. *Coumarouma*) descrito por Schreber em 1791, na época agregando apenas 13 espécies, com distribuição na América central, onde destaca-se *D. panamensis*, no centro-oeste e nordeste brasileiro (p.ex. *D. alata*), e na floresta amazônica (p.ex. *D. odorata*). “Cumaru” é o nome brasileiro de uma semente (“fava”) provida de aroma forte e característico, empregada na perfumaria e na medicina, que já foi exportada em grandes quantidades para Europa e América do Norte. Existem outras quatro espécies conhecidas pelo nome comum de “cumaru verdadeiro” (*D. odorata*, *D. rosea*, *D. punctata* e *D. trifoliata*), as quais são árvores com madeira muito dura e pesada, flores rosadas e com fragrância conspícua, frutos com pericarpo oleoso e aromático e sementes oleosas com

forte aroma devido à presença da cumarina (Ducke, 1939). No Brasil os nomes comuns de *D. odorata* são: cumaru amarelo, cumaru do Amazonas, cumaru-da-folha-grande, cumaru-ferro, cumaru-rosa, cumaru-roxo, cumaru-verdadeiro, cumbari, muirapagé ou muira payé, kumbarú, parú e cumbari, entre outros. Em inglês é conhecido como “Tonka bean tree” (Vasconcelos *et al.*, 2001).

As árvores de *D. odorata* apresentam folhas alternas, compostas de 4-8 folíolos subopostos a alternos, coriáceos, com ráquis alada e com um prolongamento muito além do último folíolo; 4 a 6 folíolos (em ramos estéreis até 8), alternos ou opostos, sem pontos transparentes, nunca planos, fechando-se em forma de “V”, com base arredondada e ápice acuminado, agudo ou cuspidado. Possui inflorescências em forma de panículas eretas e terminais, medindo cerca de 7-22 cm de comprimento, com flores hermafroditas, pedunculadas, bastante distanciadas entre si; cálice formado por duas sépalas marrom-esverdeadas, pubérolas; corola pentâmera, com coloração branca a rosada, com um vexilo (pétala estandarte), duas do tipo asa e duas do tipo carena; androceu composto por 10 estames monadelfos, anteras rimosas introrsas; gineceu unicarpelar, uniloculado, ovário súpero e estigma papiloso. O fruto é uma drupa com pericarpo amargo não comestível para o homem, endocarpo lenhoso com uma semente aromática, que contém até 30% de um óleo amarelo-claro conhecido por cumarina, utilizado na indústria cosmética e medicinal. O tronco é cilíndrico, ritidoma de cor amarelo-cinza, casca pardo-amarelada claro, bastante lisa; alburno amarelo com aroma de feijão verde ou ervilhas (Ducke, 1939; EMBRAPA Amazônia Oriental, 2004c).

A madeira de *D. odorata* é muito pesada, possui parênquima axial distinto, paratraqueal aliforme do tipo losangular, às vezes formando pequenos arranjos oblíquos; poros visíveis a olho nu, numerosos, solitários na maioria, geminados e múltiplos de 3-5, alguns contendo uma substância escura no seu interior; raios no topo, finos e numerosos, bem distribuídos, só vistos com auxílio de lupa, na face tangencial são baixos e estratificados, na radial bem distintos e contrastados; canais secretores ausentes; camadas de crescimento pouco visíveis, demarcadas por fibras de parede mais espessas que formam zonas escuras (Vasconcelos *et al.*, 2001); cerne castanho-amarelo escuro; alburno bege-claro; grã revessa; textura média; cheiro desagradável quando verde, desaparecendo após a secagem, gosto indistinto; moderadamente difícil de serrar, moderadamente fácil de aplainar; é difícil de pregar e aparafusar, recomendando-se uma pré-furação, por outro lado, a superfície aplainada é lisa e recebe bom acabamento com tintas e vernizes; é usada na construção pesada,

dormentes, móveis pesados, cabos e objetos torneados, postes e pilares, e laminados decorativos (INPA, <http://mapara.inpa.gov.br/madeira/>).

O florescimento é assincrônico e ocorre em dois períodos do ano, no final do período chuvoso e no auge da estiagem, com numerosas flores de coloração rosa intenso a púrpura, que liberam uma fragrância bastante agradável e adocicada (Maués *et al.*, 1999b). Trata-se de uma espécie madeireira importante, devido à resistência, alta densidade e durabilidade da madeira. Os indivíduos adultos atingem até 30-35 m em altura e até 115 cm em diâmetro (Silva *et al.*, 1985).

***Carapa guianensis* Aubl.:** O gênero *Carapa* Aublet pertence à família Meliaceae, que reúne importantes espécies madeireiras como o mogno (*Swietenia macrophylla*) e o cedro (*Cedrela odorata*). *Carapa* é representado por duas espécies: *Carapa guianensis*, com distribuição desde o sul da América Central até a Colômbia, Venezuela, Suriname, Guiana Francesa, Brasil, Peru, Paraguai e nas ilhas caribenhas, desde as Antilhas até Cuba e Trinidad e Tobago; e *Carapa procera*, com distribuição mais abrangente, ocorrendo na região central e oeste da África e na América do Sul, principalmente nas Guianas e região central da Amazônia (Pennington *et al.*, 1981; EMBRAPA Amazônia Oriental, 2004d).

*Carapa guianensis* é uma árvore decídua de dossel que pode alcançar até 55 m de altura, mas normalmente alcançam 25-30m, com fuste cilíndrico e sapopemas na parte basal, com diâmetro de até 200 cm (Ferraz *et al.*, 2001; Fournier, 2001; Silva, 1985). É conhecida pelo nome vernacular de andiroba no Brasil e Peru. Em inglês é chamada de “crabwood”, recebendo ainda outros nomes em diferentes países: “cedro macho” (Costa Rica), “bateo” (Panamá), “mazabalo” (Colômbia), “carapa” (Venezuela), “krapa” (Suriname), “figueroa” e “tangare” (Equador). A copa é ampla e esgalhada, com ramificações acima dos primeiros 2 m de altura no caule adulto. A casca é rugosa, com cerca de 2 cm, castanho-acinzentada-clara, com manchas de diversas cores, lenticelosa, com placas retangulares, descamamento lento, vermelha internamente, cheiro característico. As folhas são compostas, espiraladas, paripinadas, com folíolos opostos (6 a 10 pares), elípticos a elíptico-lanceolados, algumas vezes elíptico-oblongos e raramente lanceolados; ápice de médio a agudo, obtuso ou amplamente acuminado; base oblíqua muito assimétrica; (raro 10) de 18 a 40 (raro 50) cm de comprimento por (raro 4) 6 a 14 (raro 18) cm de largura, folíolos jovens verde-claros, brilhantes na face superior e os adultos verde-escuros; nervuras laterais de 6 a 20 pares (Pennington *et al.*, 1981; Ferraz *et al.*, 2002).

As inflorescências de *C. guianensis* são amplo expandidas, multi-ramificadas, axilares ou subterminais, subtendidas por brácteas estéreis subuladas, com 35 cm (raro 20) a 60 cm (raro 80) de comprimento, algumas vezes com pubescência tinhosa, címulos terminais agrupados (Pennington *et al.*, 1981). As flores são unissexuais (monóicas), actinomorfas, diclamídeas, apopepétalas, com cerca de 1 cm de diâmetro; subsésseis ou sésseis; receptáculo discóide carnoso; quatro sépalas imbricadas, livres, arredondadas, margem inteira, 1-2 mm de comprimento, glabras, cor creme; quatro pétalas contortas, livres, cuculadas, margem inteira, 2-5mm de comprimento, glabras, cor creme, com estrias longitudinais mais escuras: tubo estaminal cilíndrico ou urceolado, com cerca de 5 mm de altura por cerca de 6 mm de diâmetro, também de cor creme, dividido no ápice em oito apêndices truncados, emarginados ou irregularmente lobados e glabros, 8 anteras ou anteróides rimosas, subasifixas, globosas, interlobulares, inclusas no tubo; um carpelo com ovário súpero, inserido no centro do receptáculo, glabro, tetralobular, externamente com formações glandulíferas esféricas, proeminentes, irregularmente distribuídas, destacando-se pela coloração mais clara, tetralocular, com 2 a 4 (raro 6) óvulos por lóculo, placentação axilar; óvulos anátropos; estilete terminal, curto; estigma achatado discóide, 0,5 mm de altura por 1,1mm de diâmetro; nectário em forma de almofada ou de prato fortemente bordado. Pistilóide, nas flores masculinas, delgado, angular, com loculi bem desenvolvidos; óvulos vestigiais muito pequenos; estilete fino, de 3 a 5mm de comprimento; cabeça do estilete delgado e não glandular (Pennington *et al.*, 1981).

O fruto é do tipo cápsula globosa, subglobosa ou fracamente quadrangular, com 4 valvas lenhosas ou sublenhosas, 4 estrias verrugosas, com 5 a 10 (raro 12) cm de comprimento e 6 a 8 (raro 10) cm de diâmetro, e sementes em número de 1 a 2 por valva, angulares devido à compressão mútua, com 4 a 5 cm de diâmetro, podendo ser considerado indeiscente (Pennington *et al.*, 1981) ou deiscente (Roosmalen, 1984), uma vez que as valvas se separam com o impacto da queda do fruto ao solo (Loureiro *et al.*, 1979); a superfície oposta das sementes é circundada por hilo e a sarcotesta é lisa, de cor marrom escuro, (Pennington *et al.*, 1981). A presença de catáfilos lenticelados grossos e duros, providos de nectários extra-florais, no ápice dos râmulos e entre os pecíolos é outra característica da espécie (Ribeiro *et al.*, 1999)

*C. guianensis* é uma espécie de uso múltiplo. A madeira é moderadamente pesada, e resistente à secagem sem apresentar maiores danos; cerne castanho-escuro com brilho notável, distinto do alburno, castanho-pálido; grã regular proporcionando boa



trabalhabilidade; textura média, um pouco grosseira, recebendo bom acabamento; cheiro indistinto; resistente ao ataque de cupins, mas não durável à umidade. O óleo extraído das sementes é usado na preparação de sabão e cosméticos. Populações tradicionais usam o óleo como repelente de insetos, e no tratamento de artrite, distensões musculares e alterações dos tecidos cutâneos (Shanley *et al.*, 2002; Plowden, 2004).

### 2.2.3. *Clímax de Crescimento Lento ou Tolerantes à Sombra:*

*Symphonia globulifera* L.f.: É uma espécie com ampla distribuição nas florestas tropicais, encontrada nas Américas desde o sudeste do México, na maior parte da América Central, parte das Índias Ocidentais, Amazônia e Guianas, além da região tropical da África Ocidental e Madagascar (Fournier, 2002; Gill *et al.*, 1998). É conhecida pelo nome vernacular de anani na Amazônia brasileira e em outros estados extra-amazônicos onde ocorre. Seu habitat natural são os ecossistemas ripários, mais precisamente igapós e várzeas, sendo menos abundante na terra firme (Loureiro *et al.*, 1979). Até o momento, apenas uma espécie é reconhecida na região Neotropical e na África Ocidental, entretanto são registradas mais de 16 espécies em Madagascar (Maguire, 1964 citado por Gill *et al.*, 1998). As variações morfológicas encontradas nas populações de *S. globulifera* neotropicais sugerem a necessidade de uma revisão taxonômica do grupo. Na Guiana Francesa, Loubry (1994) citado por Bittrich & Amaral (1996) sugeriu que podem existir duas espécies sob a designação de *S. globulifera*, que são diferenciadas por características morfológicas e ecológicas (p. ex., ocorrência em habitat periodicamente inundável ou em terra-firme).

A espécie é representada por árvores de crescimento lento, de sub-dossel a dossel, podendo atingir 20 a 30 metros de altura (Fournier, 2002) e até 55 cm de diâmetro na FLONA do Tapajós (Silva *et al.*, 1985). O tronco é alongado, estreito e cilíndrico. A presença de látex amarelo e raízes escoras (adventíceas) na base do tronco são características da espécie. Folhas opostas, glabras, margem íntegra, penínérvea, com nervuras intersecundárias bem desenvolvidas e veias terciárias subparalelas às secundárias; inflorescências cimosas subumbeliformes, terminais ou axilares, com 5-25 flores hermafroditas pentâmeras, globosas, sem aroma, sendo as pétalas de coloração vermelha 5-6 maiores que as sépalas purpúreas, livres, carnosas e imbricadas, formando uma câmara que armazena o néctar; 15 estames unidos na base formando um tubo fechado, aberto em cinco fascículos de forma triangular na porção terminal, com três estames cada; gineceu com ovário súpero incluso no tubo estaminal, tetra a pentalocular, com 1-2 óvulos por lóculo, estilete com 2,5 mm a 3,5 mm de

comprimento, dividido no ápice em cinco lobos em forma de cone alongado, cada um com um poro apical; os lobos estigmáticos ocupam os espaços entre os fascículos do androceu, de modo que o poro do estigma fique na mesma altura que as anteras; uma secção longitudinal nos lobos estigmáticos mostra a existência de um canal, cujas paredes internas são constituídas de diversas camadas de células alongadas que podem atuar como tecido de transmissão. Os frutos são do tipo baga globosa ou ovóide, indeiscentes, com paredes delgadas a coriáceas, 1-2 sementes escuras (Bittrich & Amaral, 1996; Freitas *et al.*, 1998; Gill *et al.*, 1998).

A madeira é moderadamente pesada, com cerne bege Rosado ou rosa claro uniforme, alborno bege em claro e superfície lisa (Oliveira *et al.*, 1998). O látex resinoso em sido usado com propriedades medicinais pela população tradicional ou para calafetar canoas e como cola. Uma vez que esse látex não tem cheiro quando é queimado, é também usado como combustível para lamparinas (Stevens *et al.*, 2001; Denis M. Kearns, Missouri Botanical Garden, <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/ven-guayana/clusiaceae/symphoni.html>>).

### **2.3. Estudos de biologia reprodutiva:**

#### **2.3.1. Fenologia e duração dos eventos reprodutivos:**

##### **a) Fenologia da população:**

Os estudos foram conduzidos na Parcela de Estudo Intensivo da FLONA do Tapajós, no período de outubro de 2002 a julho de 2004, e consistiu em observações semanais sobre a ocorrência dos eventos de floração (botão floral e flor), frutificação (fruto verde e fruto maduro, disseminação) e mudança foliar (folha nova e folha madura; desfolha parcial e desfolha total), segundo o método de Fournier & Charpantier (1975). Foram monitorados com auxílio de binóculo com aumento mínimo de 10x25 cerca de 50 a 60 indivíduos de cada espécie, da seguinte forma: *C. guianensis* ( $\pm 60$  árvores), *D. odorata* ( $\pm 60$  árvores), *J. copaia* ( $\pm 60$  árvores), *S. globulifera* ( $\pm 50$  árvores) e *B. guianensis* ( $\pm 60$  árvores), representando um total de cerca de 290 indivíduos. Sempre que necessário, foram coletadas amostras de plantas em fase de florescimento para o preparo de exsicatas que foram depositadas no Herbário IAN da Embrapa Amazônia Oriental. Os registros fenológicos foram inseridos em uma base de dados denominada Base de Dados do Tapajós, desenvolvida nos anos de 2002-2004, em *FoxPro for Windows* (A. Noura, dados não publicados). Os dados fenológicos foram

correlacionados a registros meteorológicos cedidos pelo *Projeto LBA* coletados em uma torre de 45 metros de altura, situada a 5 km da área de estudo (Fig. 5). Os principais parâmetros investigados foram a duração da floração na população, a ocorrência de sincronia ou assincronia entre indivíduos, a frutificação ou aborto de frutos, a dispersão de frutos e sementes, a periodicidade dos eventos reprodutivos – anual, sub-anual, supra-anual, (*sensu* Newstrom *et al.*, 1994a, 1994b), o período médio de florescimento por árvore, o ponto médio de florescimento (data) da população, o percentual de florescimento da espécie por ano e o intervalo de florescimento de todas as árvores.

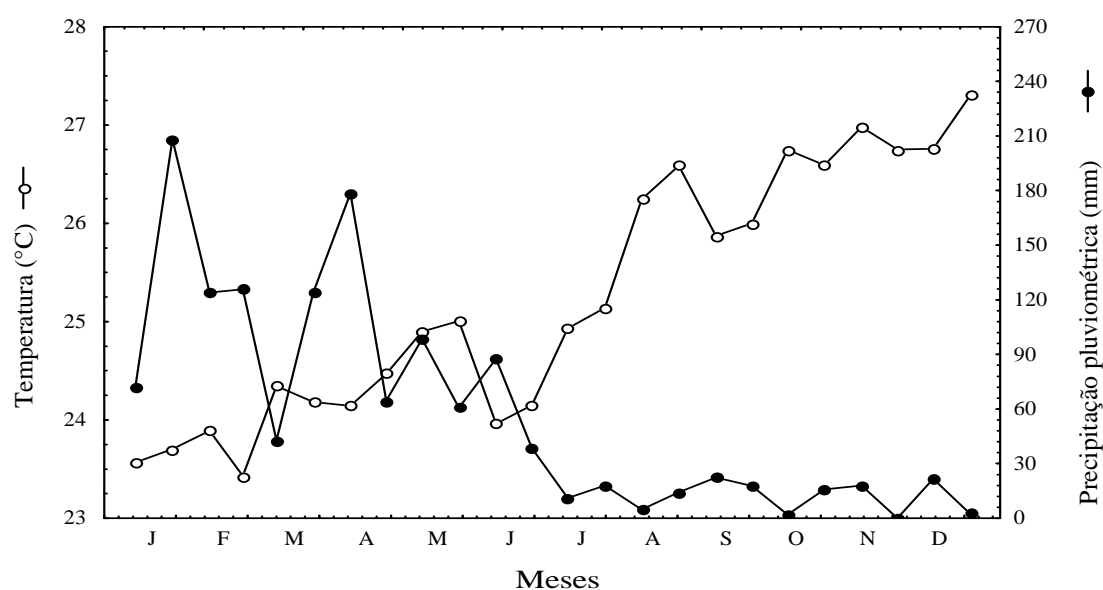


Figura 5. Valores médios quinzenais de precipitação pluviométrica e média diária de temperatura das mesmas quinzenas na Floresta Nacional do Tapajós, nos anos de 2001 a 2003.

**b) Fenologia floral; número de flores abertas por dia; relação flor/fruto (*fruit set*) e fruto/semente (*seed set*):**

A fenologia floral foi investigada acompanhando-se o período compreendido desde o lançamento da gema floral até a senescência, com ênfase no período compreendido entre a antese e a abscisão, visando determinar a longevidade da flor. Foi determinado o número médio de flores abertas por dia, a relação entre o número de flores lançadas e o número de frutos resultantes da polinização natural (*fruit set*), bem como o número de sementes por fruto (*seed set*), em até cinco inflorescências de cinco indivíduos das espécies *C. guianensis*, *D. odorata*, *J. copaia* e *S. globulifera*. Para *B. guianensis*, essas características

foram registradas em apenas dois indivíduos femininos, utilizando-se até 30 inflorescências em cada árvore.

### **2.3.2. *Biologia floral:***

#### **a) Morfologia floral (variabilidade):**

Foram feitas coletas de flores e/ou inflorescências para análise da estrutura e morfologia, as quais foram preservadas em meio líquido (FAA e etanol a 70%). Informações básicas, tais como coloração e odor foram obtidas a partir de flores frescas. As flores preservadas em meio líquido foram utilizadas para avaliar o tamanho e a forma com o auxílio de estereomicroscópio Olympus SHZ e microscopia eletrônica de varredura. O sistema sexual foi determinado, classificando-se as flores em hermafroditas, monóicas e dióicas. Os estigmas foram classificados em secos ou úmidos (Heslop-Harrison & Shivana, 1979). Fotografias e ilustrações científicas foram feitas para auxiliar as análises da morfologia floral. O pólen foi fotomicrografado sob Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV). As imagens foram obtidas no Laboratório Institucional de Microscopia Eletrônica de Varredura do Museu Paraense Emílio Goeldi, utilizando-se um microscópio eletrônico LEO modelo 1450VP. Os grãos de polen foram montados em suportes de alumínio com 10 mm de diâmetro, através de fita adesiva dupla face de Carbono. A seguir foram metalizados com Au utilizando-se corrente de 25 mA, em atmosfera de Ar de  $2.10^{-1}$  mbar durante 02'30". As imagens foram geradas por detecção de elétrons secundários, utilizando-se aceleração de voltagem de 12,5 kV e distâncias de trabalho variáveis entre 7 e 13 mm.

#### **b) Produção de néctar e fragrância, recursos florais e horário da abertura da flor (antese):**

A produção de néctar (volume em  $\mu$ l) e o percentual de açúcares (grau brix) foram medidos com microcapilares de vidro e refratômetro Bellingham & Stanley modificado para pequenas amostras, em pelo menos 30 flores previamente ensacadas de cada espécie (Kearns & Inouye, 1993). O horário da plena abertura da flor (antese) foi determinado, bem como da oferta de recursos florais (néctar, pólen, aroma, óleos, etc).

### **c) Apresentação e viabilidade do pólen**

O horário da deiscência das anteras e a oferta de pólen aos visitantes florais foi determinado. A viabilidade do pólen foi testada utilizando-se DAB (Rodríguez-Riano & Dafni, 2000), teste de Baker (Dafni, 1992; Dafni *et al.*, 2005) e/ou germinação em substrato de agar a 0,6% e sacarose (em concentrações de 5%, 10%, 20%, 30% e 40%, conforme a melhor taxa de germinação). Nos testes de germinação, o pólen foi semeado em placas de Petri e mantido em incubadora Yamato IL-700 a 28 °C durante 12 a 48 horas, para depois ser feita a contagem dos grãos germinados em microscópio Nikon FXA, considerando-se somente aqueles cujo tubo polínico apresentava tamanho igual ou maior que o pólen. Após os testes com DAB, os grãos de pólen viáveis tornavam-se marrons, indicando a ocorrência de atividade enzimática, e os que não estavam viáveis mantinham a coloração inalterada. O teste Baker detecta a presença da enzima álcool desidrogenase. Após os testes, os grãos de pólen viáveis tornam-se azul ou púrpura, indicando a ocorrência de atividade enzimática, e os que não estão viáveis mantêm a coloração inalterada.

### **d) Quantificação do número de óvulos e estimativa do número de grãos de pólen; razão pólen/óvulo:**

Para a contagem dos óvulos, flores frescas foram dispostas em placa de Petri e umedecidas com água destilada e dissecadas com o auxílio de pinças e bisturi, contando-se o número de óvulos presentes no ovário de cada espécie. A estimativa do número de grãos de pólen foi feita com flores em fase de pré-antese, antes da deiscência da antera, das quais foram removidas as anteras fechadas, maceradas levemente com bastão de vidro em um cadinho com 0,9 ml de etanol a 70%, três gotas de corante azul de metileno 0,1% e quatro gotas de detergente neutro. Os tecidos vegetais das anteras esmagadas foram retirados e a solução transferida para um recipiente de vidro com capacidade de 10 ml, no qual foi adicionado etanol até completar 1 ml. Para contagem de pólen, foi retirado 1 µl da solução com o auxílio de micropipeta Nichiryo e transferido para um hemacitômetro JHS, onde procedeu-se a contagem total do pólen em microscópio Nikon FXA. Foi feita a estimativa do número de grãos de pólen por antera baseado no fator de diluição, multiplicando pelo número de anteras na flor.

Os resultados obtidos permitiram classificar o sistema reprodutivo de acordo o padrão proposto por Cruden (1977), como é apresentado na tabela 1:

Tabela 1. Classificação do sistema reprodutivo de espécies vegetais *sensu* Cruden (1977).

<b>Sistema reprodutivo</b>	<b>Razão pólen/óvulo</b>
Cleistogamia	2,7 – 5,4
Autogamia obrigatória	18,1 – 39,0
Autogamia facultativa	31,9 – 396,0
Xenogamia facultativa	244,7 – 2.588,0
Xenogamia obrigatória	2.108,0 – 195.525,0

**e) Localização de glândulas secretoras de aroma (osmóforos); determinação de recursos florais (pólen, néctar) e atrativos aos visitantes:**

Os osmóforos foram localizados utilizando-se solução de vermelho-neutro 0,1% (Kearns & Inouye 1993), submergindo flores frescas na solução durante 60 minutos, que depois foram lavadas em água corrente e examinadas sob estereoscópio para identificar as regiões coradas de vermelho ou vinho, que indicam a presença dos osmóforos. Os recursos florais e atrativos foram identificados através de observação visual direta ou sob estereomicroscópio.

**f) Receptividade do estigma:**

A receptividade do estigma foi testada com três reagentes: Peroxtesmo KO (Dafni & Maués, 1998), peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) a 3% (Kearns & Inouye, 1993) e/ou DAB (Rodrigues-Riano & Dafni, 2000). A solução de Peroxtesmo KO indica a presença da enzima peroxidase e o local de maior receptividade do estigma adquire uma coloração azul ou roxa na presença desta enzima. O peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) indica a receptividade por meio da formação de bolhas de ar. O teste com DAB indica também a presença de atividade enzimática e a região de maior receptividade no estigma torna-se marrom. Todos os reagentes foram utilizados no campo em flores frescas, seguindo o mesmo procedimento: colocava-se uma a duas gotas da solução sobre o estigma, aguardava-se cerca de 1 minuto e observava-se diretamente ou com auxílio de lupa de mão.

**2.3.3. Polinização:**

**a) Observação do comportamento dos visitantes florais:**

Observações diretas sobre o comportamento dos visitantes nas flores foram acompanhadas da coleta de espécimes para identificação e registro fotográfico. Este

procedimento foi realizado em todos os locais de estudo, sempre que possível. Durante as visitas, o local de contato do visitante com as partes florais foi observado, bem como a movimentação destes entre as flores.

Durante as observações sobre os visitantes florais, foram identificados os visitantes ilegítimos, aqueles que visitam as flores em busca de recursos florais, mas não contribuem para a polinização, quer seja por ter tamanho ou comportamento incompatíveis. As interações entre esses visitantes e os visitantes legítimos (polinizadores efetivos) foram observadas, registrando-se aquelas que possam afetar negativamente a ação dos polinizadores (p. ex., comportamento territorialista), resultando em prejuízos ao sucesso reprodutivo.

Os insetos foram coletados com rede entomológica, montados e identificados por especialistas e/ou por comparação com exemplares do acervo das coleções entomológicas da Embrapa Amazônia Oriental e do Museu Paraense Emílio Goeldi. A identificação das abelhas seguiu a classificação de Michener (2000). Espécimes “voucher” foram depositados na coleção da Embrapa Amazônia Oriental. Para os demais visitantes (aves), não foram feitas coletas e sim o registro fotográfico e observações visuais diretas. A identificação das aves seguiu a classificação de Sick (1997).

#### **b) Investigação sobre o sistema de polinização por anemofilia em *Bagassa guianensis*:**

Em função do sistema sexual de *B. guianensis*, uma espécie dióica, associado às características morfológicas e funcionais das inflorescências masculinas e femininas, foi feito um experimento utilizando-se uma armadilha para captura de pólen denominada “*Megastigmata*” (Dafni *et al.*, 2005), que consiste em uma estrutura de madeira com três plataformas de madeira medindo 10x10 cm, e oito palhetas de plástico rígido, com cinco orifícios de 10 mm por palheta. As palhetas foram distribuídas duas a duas em cada plataforma, e recebiam fita adesiva transparente em toda sua extensão, de um lado apenas, de forma a ter uma superfície pegajosa, ficando com essa superfície voltada para cima de forma a capturar o pólen transportado pelo vento (Fig. 6). As armadilhas foram construídas com madeira leve (*Pinnus* sp.) e suspensas com uma corda atada à extremidade superior do eixo central até alcançarem a altura da copa de árvores femininas e masculinas. Esse experimento foi conduzido durante o período de maior florescimento da espécie, nos meses de julho a setembro de 2004. A instalação das armadilhas foi feita sempre a partir das 6:00 horas da manhã, permanecendo até no máximo às 16:00 horas. Quando chovia, as armadilhas foram

recolhidas imediatamente. A cada duas horas, foram retiradas 4-5 palhetas aleatoriamente, as quais foram acondicionadas em sacos de papel até ser feita a montagem das lâminas.



Figura 6. Armadilha para captura de pólen do tipo *Megastigmata* suspensa sob a copa de uma árvore feminina de *Bagassa guianensis* na Floresta Nacional do Tapajós, PA.

Em seguida, no laboratório, colocava-se uma gota de corante biológico (azul de metileno 0,1%) em cada orifício da palheta de forma a cobrir toda fita adesiva exposta, deixando agir por 20 minutos, e depois se retirava a fita cuidadosamente, recortando a parte que estava com o corante, colando esses pedaços em uma lâmina de microscopia, cobrindo com uma lamínula e selando com esmalte incolor, para análises posteriores. Foi feita a análise das lâminas em microscópio ótico, buscando evidências de anemofilia, através da identificação de grãos de pólen de *B. guianensis* nas lâminas. A identificação do pólen foi feita com base nas características morfológicas (tamanho, formato, ornamentação) e uma coleção de referência que permitia distinguir o pólen de tatajuba de outros tipos polínicos.



Além desse experimento, foram feitas investigações do efeito do isolamento de inflorescências femininas sobre a produção de frutos, com três tipos diferentes de material, da seguinte forma:

- *Sacos de tecido fino do tipo “organza”* (30 inflorescências): esse material impedia a entrada de insetos, mas não evitava a entrada do pólen através de sua malha;
- *Sacos de papel impermeável* (30 inflorescências): esse material impedia completamente a entrada de pólen;
- *Sacos de polietileno perfurado próprios para experimentos de polinização (PBS International Pollination Bags)* (30 inflorescências): os orifícios dos sacos permitiam tanto a entrada de insetos, quanto do pólen trazido pelo vento;
- *Controle (Polinização aberta ou natural)* (38 inflorescências): não foi colocada nenhuma barreira à polinização.

O isolamento e etiquetagem das inflorescências foram feitos no mês de agosto de 2004, utilizando inflorescências sem flores pistiladas abertas, em fase de botão floral. As inflorescências permaneceram isoladas por quatro semanas, após esse período, os sacos foram removidos para não prejudicar o desenvolvimento das infrutescências. O acompanhamento do experimento foi conduzido até o completo amadurecimento das infrutescências e disseminação.

#### **2.3.4. Sistemas reprodutivos**

Para a realização dos testes de polinização controlada em *J. copaia*, *D. odorata* e *C. guianensis*, botões florais em fase de pré-antese foram protegidas com sacos de polietileno transparentes perfurados (*PBS - International Pollination Bags*), para impedir a entrada de insetos. Os testes utilizados foram: a) Autopolinização Induzida; b) Autopolinização Espontânea; e c) Polinização cruzada ou Xenogamia, seguindo a metodologia proposta por Radford *et al.* (1974). Um grupo de flores foi utilizado para obter a taxa de polinização natural (controle). Os testes utilizados foram realizados da seguinte forma:

- *Autopolinização espontânea (AE)*: um dia antes da antese as flores foram protegidas com sacos de papel impermeável e deixadas sem manipulação por 24 a 72 horas, quando foram coletadas e fixadas em FAA (formaldeído 5%: ácido acético 5%: álcool etílico 90%);

- *Autopolinização induzida (AI)*: seguiu-se o mesmo procedimento adotado no tratamento anterior, porém no dia seguinte do ensacamento retirou-se o saco de papel e realizou-se a polinização manual da flor com seu próprio pólen;
- *Polinização cruzada* ou *Xenogamia (XEN)*: as flores foram protegidas um dia antes da antese, e no dia seguinte foram polinizadas manualmente com o pólen de flores doadoras de pólen coletadas em árvores distintas. Após 24 a 72 horas, as flores foram coletadas e fixadas em FAA;
- *Controle (CONT)*: Foram marcadas flores para polinização aberta no campo

O número de flores de cada espécie arbóreas usadas em cada tratamento variou da seguinte maneira:

- *Jacaranda copaia*: 5.372 (AE); 2.099 (AI); 2.524 (XEN); 6.932 (CONT).
- *Dipteryx odorata*: 8.255 (AE); 3.206 (AI); 3.091 (XEN); 6.477 (CONT)
- *Carapa guianensis*: 1.919 (AE); 759 (AI); 324 (XEN); 2.812 (CONT)

Os testes de polinização controlada em *C. guianensis* forma realizados em laboratório (polinização *in vitro*), não sendo possível acompanhar o desenvolvimento de frutos. Todos os demais foram feitos no campo.

Após a análise dos resultados, foi calculado o Índice de Auto-incompatibilidade (ISI) *sensu* Bullock (1985), como segue:

$$ISI = \frac{\text{frutos formados através de autopolinização induzida}}{\text{frutos formados através de polinização cruzada}}$$

Considera-se 0,25 como o limite máximo de ISI indicativo de autocompatibilidade. Foi também utilizado o Índice de Eficácia Reprodutiva (RE), *sensu* Ruiz & Arroyo (1978), que permite estimar a eficácia relativa da polinização natural (aberta), da seguinte forma:

$$RE = \frac{\text{frutos formados através de polinização natural}}{\text{frutos formados através de polinização cruzada}}$$

As flores dos quatro tratamentos foram fixadas em FAA e preparadas para observação da germinação do pólen e crescimento do tubo polínico sob fluorescência, conforme a metodologia de Martin (1959). As flores foram dissecadas sob estereoscópio, removendo-se os pistilos. Após lavagem em água corrente, os pistilos foram tratados por oito a 24h em solução 8N de hidróxido de sódio (NaOH) para clarificar e amaciar o tecido, e permitir uma penetração adequada do corante biológico. Após esse período os pistilos foram lavados com água corrente por 30 minutos, para remoção do NaOH e posteriormente foram imersos por 4 horas em solução 0,1N de fosfato de potássio ( $K_3PO_4$ ) com azul de anilina a 0,1%. A análise dos pistilos foi feita em sala escura para melhor visualização dos tubos polínicos, em microscópio eletrônico com epifluorescência Leica MPS 30.

### 3. Resultados:

#### 3.1. Biologia reprodutiva de *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don – Bignoniaceae (parapará)

##### 3.1.1. Fenologia reprodutiva

Na FLONA do Tapajós, as árvores de *J. copaia* floresceram anualmente com elevada sincronia, com maior intensidade entre os meses de setembro a novembro, com alguns indivíduos florescendo tardiamente entre os meses de dezembro e fevereiro, não ultrapassando 16,6% do total de árvores monitoradas. A floração ocorreu no período de menor índice pluviométrico, durando no máximo quatro meses na população, iniciando geralmente em outubro e terminando em dezembro. O ponto máximo de florescimento ocorreu sempre nos meses de outubro em 2001 e novembro em 2002 e 2003, quando até 97% dos indivíduos monitorados estavam florescendo (Fig. 7a).

O período de desenvolvimento dos frutos foi verificado entre os meses de novembro a março, e a dispersão das sementes ocorreu durante o período de maior intensidade de chuvas, nos meses de fevereiro a maio. Em dezembro de 2002, 94,1% das árvores possuíam frutos em fase de desenvolvimento, que foram dispersos principalmente em abril (54,2%). No ano de 2003 e 2004, o mês de janeiro representou 86,6% e 94,6%, respectivamente, de árvores com frutos, disseminados principalmente no mês de março do ano subsequente (Fig. 7b). O fruto maduro é uma cápsula septífraga, plana, com 8,6 cm de comprimento por  $4,2 \pm 0,8$  cm de largura e  $247,3 \pm 15,1$  sementes aladas ( $n = 26$ ). As cápsulas abrem ainda na copa das árvores, e as sementes são dispersas pelo vento.

As árvores são caducifólias. Observou-se a queda total da folhagem durante dois episódios em 2002 (90,2% em março e 21,6% em setembro), mas em 2003 houve uma queda nesse percentual, ficando restrita a 31,2 das árvores no mês de março, mas em 2004 o percentual de caducifolia voltou a aumentar, registrando-se 67,4% no total de indivíduos monitorados. O surgimento de folhas novas ocorre no período que antecede a fenofase de florescimento, principalmente entre os meses de junho a agosto (Fig. 7c).

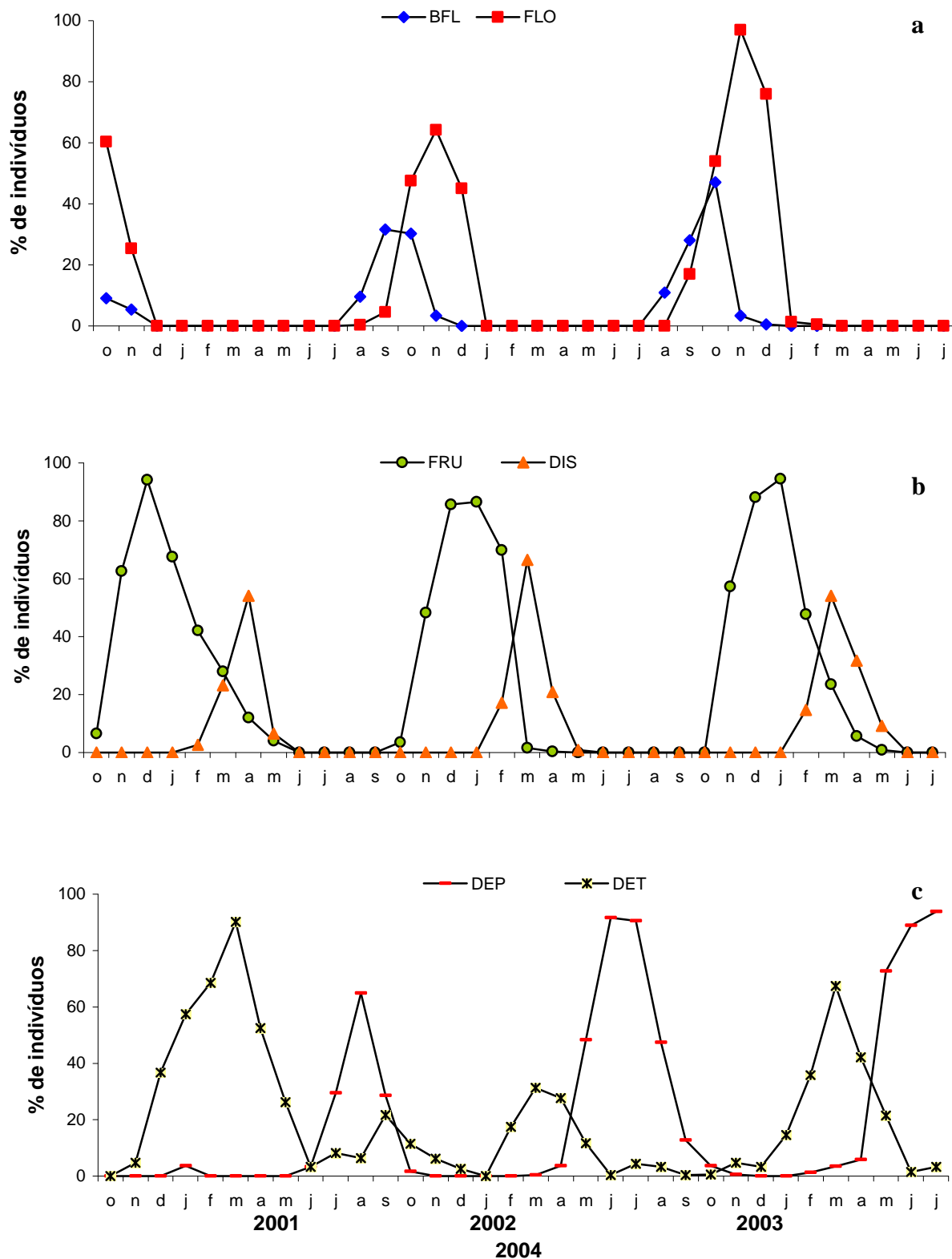


Figura 7. Fenologia de *Jacaranda copaia* durante o período de outubro de 2001 a julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total).

### 3.1.2. *Biologia floral*

*Jacaranda copaia* apresenta inflorescências eretas, terminais, do tipo panícula, com uma média de 48,6 cm de diâmetro por 37 cm de comprimento, apresentando, em média, 1.922 flores por inflorescência (n = 9), com abertura de 93 flores por dia. As flores começam a abrir da base para o ápice da inflorescência, e esse processo leva em média  $35 \pm 11$  (n = 5) dias para cada inflorescência. As flores possuem em média 37,6 mm de comprimento (21,5 mm – 42,3 mm) e 23,5 mm de diâmetro na borda da corola, são hermafroditas, diclamídeas, oligostêmones, com cálice curto, glabro, gamosépalo e campanulado de coloração marrom 5-dentado, e corola gamopétala, zigomorfa, tubular-infundibuliforme, com cinco lacínios livres, de cor azul-púrpura (violeta) na parte externa e nos lóbulos e internamente de cor branca, pubérula; androceu com estames didínamos, dialistêmones, inclusos, filetes pubescentes na base, estaminódio hialino central exerto a sub-exerto, bastante pubérulo na porção média e terminal, com tricomas glandulares, anteras livres, basifixas e rimosas; gineceu com estilete alongado medindo cerca de 1,5 cm, estigma seco, filiforme e bilamelado, coberto de papilas alongadas no interior dos lobos, com sensibilidade táctil, fechando-se ao toque do visitante/polinizador, ovário súpero, bicarpelar e bilocular, com uma média de  $243 \pm 30$  (208 – 328; n = 20) óvulos alinhados. As flores ficam orientadas verticalmente com uma leve inclinação em relação ao eixo da inflorescência (Fig. 8).

O fruto é uma cápsula septicida plana, deiscente, com duas valvas que se abrem quando maduro. Com a deiscência da cápsula, as sementes com alas membranosas, hialinas e leves, ficam livres e são dispersas pelo vento ainda na copa das árvores. O fruto maduro contém em média  $241 \pm 26$  (n = 25) sementes.

Os grãos de pólen são médios (aproximadamente 22 x 22,5  $\mu\text{m}$ ), isopolares, tricolpados, formato levemente triangular a prolato-esferoidal, com exina tectada. A razão pólen/óvulo (*sensu* Cruden, 1977) foi 125,2, indicando autogamia facultativa. A antese ocorreu a partir das 7:00 h da manhã até as 8:30 h, e as flores permanecem 24 h totalmente íntegras. Após esse período, o perianto se solta do pedúnculo e cai, mas o pistilo permanece funcional por até 48 horas. A receptividade do estigma durou de 24 a 48 horas, e a região de maior receptividade concentrou-se na porção interna dos lobos, principalmente nas papilas.

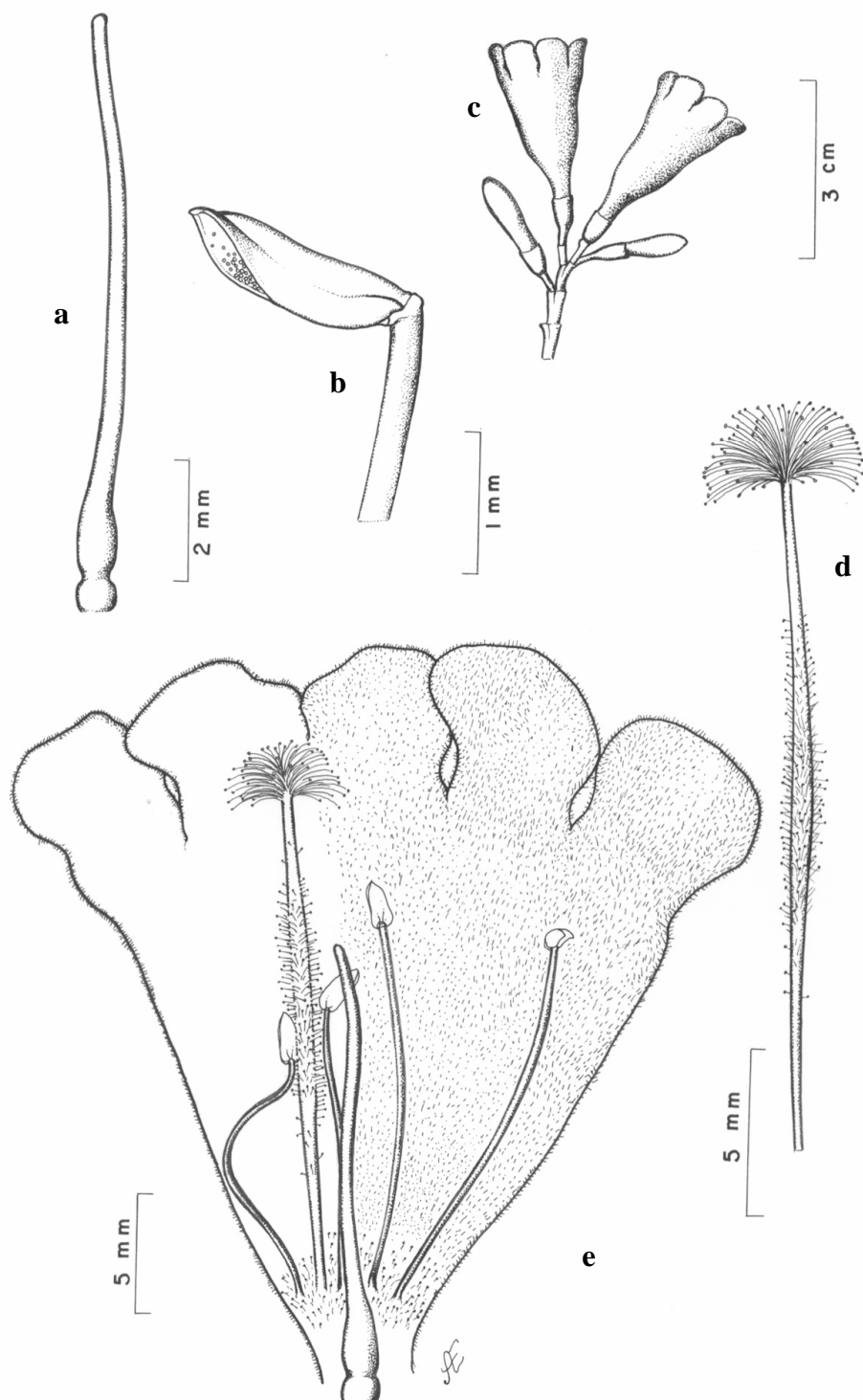


Figura 8. Representação esquemática das características florais de *Jacaranda copaia*: a) Pistilo; b) Antera; c) Flores; d) Estaminódio; e) Flor aberta mostrando os verticilos reprodutivos e posição do estaminódio. (ilustrador: A. E. Rocha)

Nos testes de viabilidade do pólen, verificou-se que na germinação em sacarose a melhor concentração foi a de 25%, quando se obteve 70,8% e 61,74% de formação de tubo polínico de pólen de flores recém abertas (1º dia) e abertas a mais de 24 h (2º dia), respectivamente, indicando alta viabilidade no horário das 8:00 h às 9:00 h da manhã, diminuindo gradativamente nos horários posteriores (Fig. 9). No teste com DAB, verificou-se alta viabilidade (75,5%) às 9:00 h em flores recém abertas, porém para as flores abertas o dia anterior, a viabilidade foi bastante reduzida, alcançando no máximo 23,4% às 8:00 horas da manhã, diferente do que havia sido encontrado no teste de germinação do pólen (Figura 10).

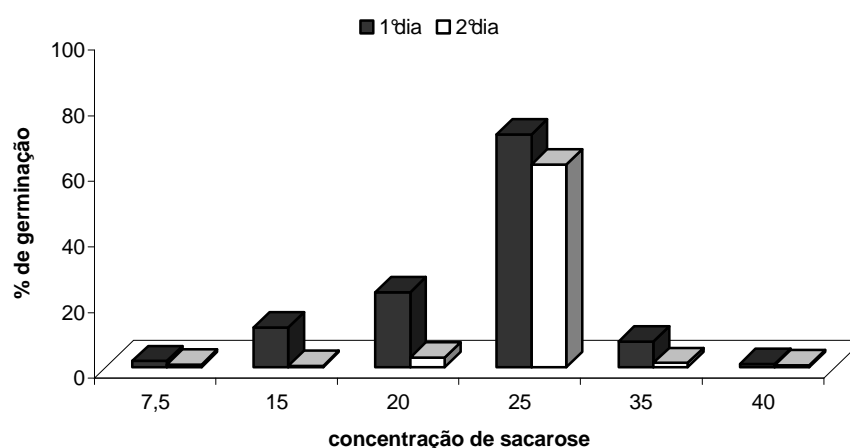


Figura 9. Viabilidade do pólen de *Jacaranda copaia* expresso percentual de grãos germinados em flores recém-abertas (1º dia) e abertas no dia anterior (2º dia) em diferentes concentrações de sacarose.

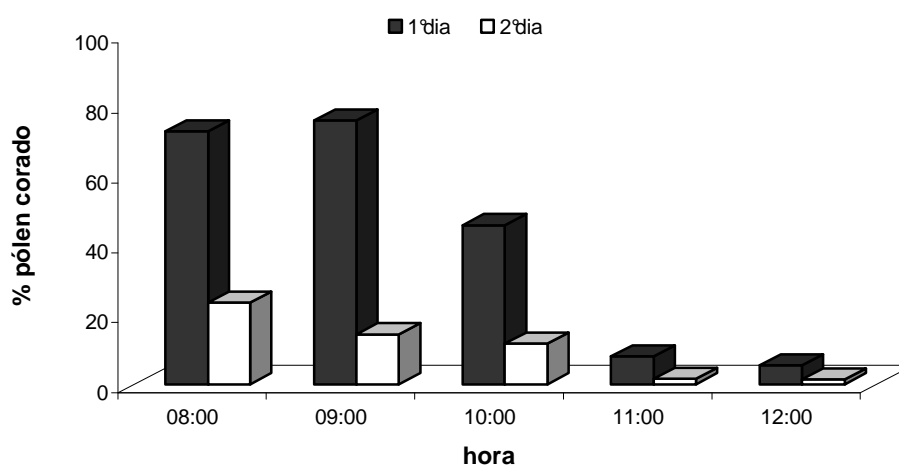


Figura 10. Viabilidade do pólen de *Jacaranda copaia* expresso em percentual de grãos corados em flores recém-abertas (1º dia) e abertas no dia anterior (2º dia).



Os atrativos primários de *J. copaia* são o pólen e néctar, ofertados aos visitantes florais e polinizadores em pequenas quantidades por flor, mas ao se observar a vasta oferta de flores abertas por dia, esses atrativos constituem uma expressiva fonte de recursos. A coloração violeta/lilás das flores funciona como um importante atrativo aos visitantes. O aroma liberado pelas flores é bastante discreto e agradável. Os osmóforos ou glândulas produtoras de odor foram encontrados em quase toda a extensão da corola, tanto na face interna quanto na face externa, com maior concentração nas porções média e distal da face externa e porções média e basal da face interna, ao longo de toda extensão do estaminódio, principalmente na porção mediana e nos tricomas capitado, bem como nos estames e lobos estigmáticos.

O néctar é produzido em pequenas quantidades ao longo do período de longevidade da flor. O volume médio encontrado no primeiro dia de vida das flores foi de 1,01  $\mu\text{l}$  ( $\pm 0,2$ ,  $n = 20$ ; valor mínimo 0,5  $\mu\text{l}$  e máximo 1,5  $\mu\text{l}$ ) e para as medições feitas após um dia de vida, a média foi de 1,06  $\mu\text{l}$  ( $\pm 0,3$ ,  $n = 32$ ; valor mínimo 0,5  $\mu\text{l}$  e máximo 2  $\mu\text{l}$ ), como consta da figura 11. A semelhança entre os valores encontrados pode indicar que não há produção em maiores quantidades após a abertura da flor.

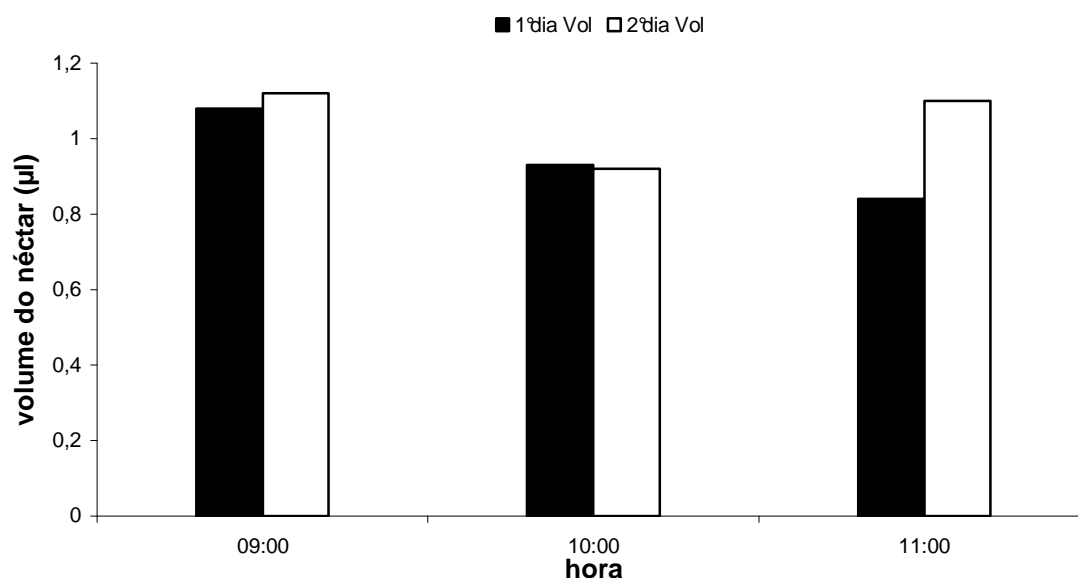


Figura 11. Quantidade do néctar produzido por flores de *Jacaranda copaia*, expresso em volume médio no primeiro dia e no segundo dia após a abertura das flores.

A concentração de açúcares variou entre 23% e 41 % no dia de abertura da flor , com uma média de  $28,5\% \pm 4,4$  ( $n = 19$ ) e entre 20% e 53 % após 24 horas, com valor médio de  $34,7\% \pm 6,7$  ( $n = 31$ ) (Fig. 12).

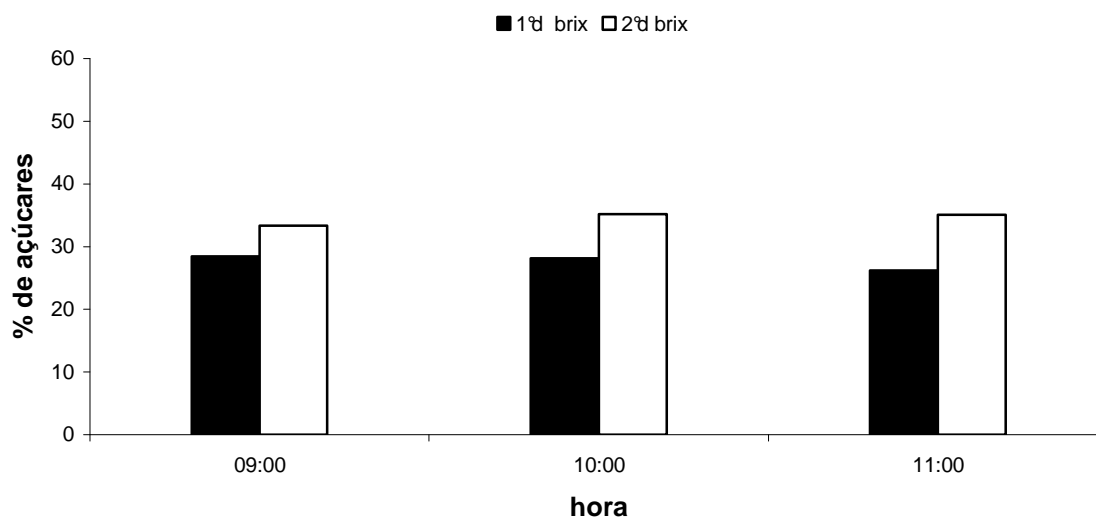


Figura 12. Grau brix do néctar de flores de *Jacaranda copaia*, expresso em percentual de açúcares no primeiro dia e segundo dia de abertura das flores.

### 3.1.3. Agentes polinizadores e visitantes florais

Foi encontrada uma riqueza de 61 espécies distintas de visitantes florais, incluindo desde abelhas de médio a grande porte, até lepidópteros, coleópteros, dípteros, vespas e beija-flores. As abelhas de médio porte dos gêneros *Euglossa* e *Centris* foram os visitantes mais frequentes. Essas abelhas foram, na maioria das vezes, os primeiros visitantes, chegando nas flores em fase de pré-antese, por volta das 7:30 horas da manhã, auxiliando no processo de abertura das flores ao forçar gentilmente o afastamento das pétalas. As visitas de *Centris* duravam não mais que 6 segundos (3 – 6 s,  $n = 46$ ), e o recurso coletado foi principalmente o néctar. As abelhas Euglossinas também foram bastante ativas em suas visitas, porém o tempo de permanência nas flores foi maior do que o tempo dispensado pelas *Centris* em suas visitas, variando entre 8 a 12 segundos ( $n = 55$ ). As espécies *Centris (Heterocentris) analis*, *C. (Hemisiella) dichrotricha*, *C. (Hemisiella) trigonoides* e outras quatro espécies do gênero não identificadas, além, de *Euglossa chlorina*, *E. analis* e outras quatro espécies de *Euglossa* não identificadas, foram consideradas os polinizadores legítimos mais relevantes de *J. copaia*, em função da compatibilidade entre o tamanho corporal das mesmas e as flores, o contato direto com os verticilos reprodutivos e a alta frequência de visitas (Tabela 2, Fig. 13).

Tabela 2. Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) na FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004.

Visitantes florais	Local	Categoria *	Recurso <sup>+</sup>
<b>INSECTA</b>			
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>Apidae</b>			
<i>Aparatrigona impunctata</i> (Ducke, 1986)	Bel/Tap	O	P
<i>Bombus brevivillus</i> Franklin, 1913	Bel/Tap	P	N
<i>Bombus transversalis</i> (Olivier, 1789)	Bel/Tap	P	N
<i>Centris (Heterocentris) analis</i> (Fabricius, 1804)	Bel	P	N, P
<i>Centris (Heterocentris) dichrotricha</i> (Moure, 1945)	Tap	P	N, P
<i>Centris (Centris) flavifrons</i> (Fabricius, 1775)	Bel	O	N
<i>Centris (Hemisiella) trigonoides</i> Lepeletier, 1841	Bel/Tap	P	N, P
<i>Centris</i> sp. 1	Bel/Tap	P	N, P
<i>Centris</i> sp. 2	Bel/Tap	P	N, P
<i>Epicharis (Epicharis) rustica</i> (Olivier, 1789)	Bel	O	N
<i>Epicharis (Hoplepicharis) affinis</i> Smith, 1874	Bel	P	N
<i>Epicharis (Parepicharis) zonata</i> Smith, 1854	Bel	O	N
<i>Epicharis</i> sp. 1	Tap	O	N
<i>Eufriesea mussitans</i> (Fabricius, 1787)	Bel	O	N
<i>Eufriesea surinamensis</i> (Linnaeus, 1758)	Bel	O	N
<i>Eufriesea</i> sp.	Bel	O	N
<i>Euglossa analis</i> Westwood, 1840	Tap	P	N, P
<i>Euglossa chlorina</i> (Dressler, 1982)	Bel	P	N, P
<i>Euglossa</i> sp. 1	Tap	P	N, P
<i>Euglossa</i> sp. 2	Tap	P	N, P
<i>Euglossa</i> sp. 3	Tap	P	N, P
<i>Euglossa</i> sp. 4	Tap	P	N, P
<i>Eulaema meriana</i> (Olivier, 1789)	Bel	O	N
<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier, 1841	Bel	P	N
<i>Exomalopsis</i> sp. 1	Bel	O	P
<i>Exomalopsis</i> sp. 2	Bel	O	P
<i>Melipona compressipes</i> (Fabricius, 1804)	Tap	O	N, P
Meliponina (6 espécies)	Tap	O	P
<i>Paratetrapedia</i> sp. 1	Bel	O	P
<i>Paratetrapedia</i> sp. 2	Bel	O	P
<i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier, 1789)	Bel	R	N
<b>Megachilidae</b>			
<i>Megachile (Chrysosaurus) ruficornis</i> Smith, 1853	Tap	O	N
<b>Andrenidae</b>			
<i>Oxaea</i> sp.	Tap	O	N
<b>Halictidae</b>			
<i>Augochlora (Augochlora) esox</i> (Vachall, 1911)	Bel	O	N
<i>Ceratina</i> sp. 1	Tap	O	N
<i>Pseudoaugochlora</i> sp. 1	Bel	O	N, P
<i>Pseudoaugochlora</i> sp. 2	Tap	O	N, P

<b>Vespidae</b>				
<i>Synoeca virginea</i> (Fabricius, 1804)	Bel/Tap	O		N
DIPTERA				
<b>Bibionidae</b>				
1 espécie não identificada	Tap	O		P
<b>Syrphidae</b>				
<i>Ornidia obesa</i> Fabricius, 1775	Bel	O		P
COLEOPTERA				
<b>Chrysomelidae</b>				
4 espécies não identificadas	Tap	O		P
<b>Scarabaeidae</b>				
<i>Cnemida leprieuri</i> Arrow 1899	Tap	O		P
<i>Cnemida retusa</i> (Fabricius, 1801)	Tap	O		P
Scarabaeinae (2 espécies)	Tap	O		P
LEPIDOPTERA				
<b>Pieridae</b>				
<i>Phoebis statira</i> (Cramer, 1777)	Bel/Tap	O, R		N
<i>Phoebis trite</i> (Linnaeus, 1758)	Tap	O,R		N
<b>Lycaenidae</b>				
1 espécie não identificada	Tap	O		N
<b>Nymphalidae</b>				
<i>Philaetria dido</i> (Linnaeus, 1763)	Tap	O		N
AVES				
<b>Trochilidae</b>				
<i>Anthracothorax nigricollis</i> (Vieillot, 1817)	Bel/Tap	O		N
<i>Glaucis hirsuta</i> Gmelin (1788)	Tap	O		N
<i>Hylocharis sapphirina</i> Gmelin (1788)	Tap	O		N
<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin, 1788)	Bel	O		N
<i>Topaza pella</i> (Linnaeus, 1758)	Tap	O		N

Bel = Belém; Tap = Floresta Nacional do Tapajós

\* p = polinizador legítimo; o = polinizador ocasional; r = pilhador de pólen/néctar

† Recursos florais utilizados pelos visitantes/polinizadores (N = néctar; P = pólen)

Observou-se que durante as visitas de abelhas euglossinas, além da coleta de néctar as abelhas coletavam também o pólen, provavelmente sendo esse o motivo de suas visitas serem mais prolongadas que das abelhas do gênero *Centris*, as quais aparentemente coletavam apenas o néctar, atuando como coletores passivos de pólen (*sensu* Thorp, 2000). O formato da flor facilita o comportamento de coleta de pólen por esses coletores passivos, uma vez que no movimento de entrada e saída da corola as abelhas passavam pelo espaço entre o estaminódio e as paredes internas das pétalas, tocando as anteras com a parte superior do tórax e da cabeça, onde o pólen era depositado em pequenas porções.

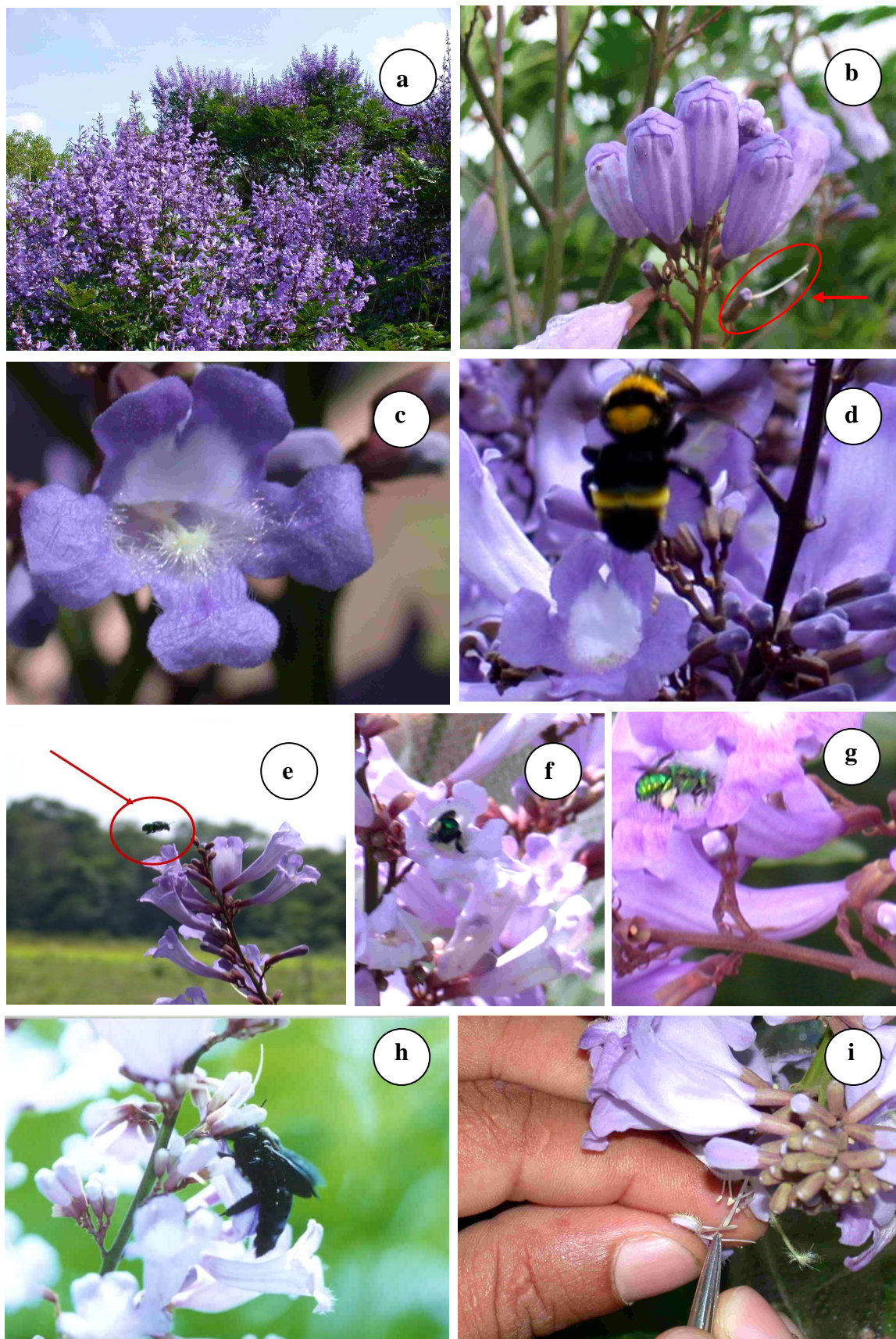


Figura 13. Características das flores e visitantes florais de *Jacaranda copaia*: a) Inflorescências; b) Botões florais e flor sem a corola; c) Flor aberta exibindo o estaminódio; d) Visita de *Bombus transversalis*; e – g) Visita de *Euglossa*; h) *Xylocopa frontalis* pilhando néctar; i) Polinização manual.

Dessa forma, a coleta passiva de pólen pelos Centridini parece ocorrer durante todo o período de visitas, e ao sair das flores, as abelhas removem o pólen, transferindo para as pernas posteriores, mas sempre permanecendo ainda grãos de pólen na região de contato acima descrita, o que permite a transferência desses materiais (pólen) durante as próximas visitas em outras plantas.

O período de visitação às flores estendeu-se das 7:30 h até às 17:00 h, observando-se maior movimentação entre as 8:00 h e 10:30 h, com alta frequência de abelhas dos gêneros *Centris*, *Euglossa*, *Bombus*, *Epicharis* e *Eulaema*. Essas abelhas visitavam as flores comportando-se como polinizadores legítimos, ou seja, entravam no tubo corolínico e mantinham contato com os órgãos reprodutivos, tocando nas anteras e no estigma com o corpo, enquanto realizavam a coleta de pólen ou néctar.

As abelhas dos gêneros *Exomalopsis*, *Eufriesea*, *Oxaea* e *Ceratina*, assim como os dípteros, coleópteros, meliponinas e halictídeos foram visitantes esporádicos, com baixa frequência de visitas. As abelhas de tamanho diminuto, tais como as *Exomalopsis*, meliponinas e halictídeos usavam o estaminódio como plataforma de pouso e guia para o nectário.

As visitas de *Xylocopa frontalis* ocorreram intervalos irregulares, desde a antese até o final do dia. Apesar de visitantes frequentes, essas abelhas em nada contribuíam para o sucesso da polinização. Suas visitas ocorreram desde a fase de pré-antese até o final do dia, através da aproximação em vôo direto em direção às flores, que eram abraçadas pelo primeiro par de pernas de forma a permitir o seu suporte na flor. Em seguida as abelhas introduziam as peças bucais na base da corola, na altura do nectário, fazendo um orifício em forma de fenda longitudinal, por onde inseriam a glossa para pilhar o néctar. Após a visita dos Xylocopinae, lepidópteros do gênero *Phoebis* agiam como pilhadores secundários, aproveitando o orifício para a pilhagem de néctar. Em algumas visitas, borboletas da família Lycaenidae introduziam a probóscide de modo normal, pela abertura da corola, permanecendo por até 10 s coletando néctar. As borboletas foram visitantes tardios, geralmente iniciando as visitas a partir das 09:00 h, prolongando-as até as 15:30 h, nas horas mais quentes do dia. Os beija-flores visitaram esporadicamente as flores nas inflorescências que estavam posicionadas nos ramos mais altos das árvores de *J. copaia*. O beija-flor-brilho-de-fogo (*Topaza pella*) foi a espécie mais frequente na Floresta Nacional do Tapajós, seguida pelo beija-flor-safira (*Hylocharis sapphirina*) e o beija-flor-tesoura-verde (*Thalurania furcata*) foi a mais encontrada em Belém. Esses visitantes introduziam a cabeça na corola para coletar o néctar acumulado ao redor do disco nectarífero, e eventualmente recebiam uma pequena carga de pólen na porção

superior basal do bico ou na frente, o que permitia a transferência do pólen para outras flores nas visitas subseqüentes, sendo assim considerados polinizadores ocasionais.

Não foram observadas interações agonísticas entre os visitantes florais, uma vez que tanto os polinizadores legítimos quanto os ilegítimos alternavam-se nas visitas sem interações agressivas entre si.

#### **3.1.4. Sistema reprodutivo**

Os resultados obtidos nos experimentos de polinizações controladas constam da tabela 3. Não houve formação de frutos nas 5.372 flores destinadas ao teste de autopolinização espontânea, assim, desconsiderou-se a necessidade de realização do teste para investigar formação de sementes por agamospermia (apomixia) nessa espécie. Das 2.099 flores autopolinizadas manualmente (autopolinização induzida), apenas dois frutos iniciaram o desenvolvimento, representando 0,06% do total de pistilos autopolinizados, porém após quatro a cinco semanas esses frutos foram abortados. Dentre os 2.524 pistilos que receberam pólen de árvores diferentes (polinização cruzada), verificou-se a formação inicial de 469 frutos (21,7%), porém apenas 173 frutos atingiram o estágio de completo desenvolvimento, representando 6,5% do total de pistilos polinizados. A taxa de polinização natural foi de 1,06%, registrando-se a formação de 91 frutos dentre 6.932 flores destinadas a esse tratamento.

Constatou-se que a polinização cruzada manual promoveu a formação de seis vezes mais frutos do que foi observado em condições naturais, sem nenhuma manipulação (polinização natural ou aberta) e que a exclusão da visita de polinizadores realizada no testes de autopolinização espontânea não resultou na formação de frutos, o que evidencia a dependência dessas interações para a reprodução da espécie.

Foi comprovado que *J. copaia* é uma planta obrigatoriamente alógama, com um sistema de auto-incompatibilidade ovariano, uma vez que ocorre a germinação do pólen na superfície estigmática e o crescimento dos tubos polínicos através do tecido de transmissão do estilete, com rara formação inicial de frutos, porém a grande maioria das flores autopolinizadas não apresentou desenvolvimento ovariano visível e não formou frutos.

Tabela 3. Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de polinização controlada (manual) e polinização aberta ou natural (controle) em *Jacaranda copaia*. Os dados correspondem a frutos iniciados e frutos maduros (percentual de frutos formados e número absoluto de frutos formados em cada tratamento), índice de auto-incompatibilidade (ISI) e índice de eficácia reprodutiva (RE)

<b>Tratamento</b>	<b>N° de flores usadas</b>	<b>Frutos iniciados</b>	<b>Frutos maduros</b>
Autopolinização espontânea	5.372	0 (0)	0 (0)
Autopolinização induzida	2.099	0.06% (1)	0 (0)
Polinização cruzada	2.524	21.7% (469)	6.5% (173)
Controle	6.932	5% (414)	1.06% (91)
ISI			0
RE			0,5

Nas análises dos pistilos submetidos aos testes de polinização controlada em microscópio com epifluorescência, foi comprovado que após 24 horas havia germinação do pólen tanto nos pistilos das flores autopolinizadas (91,7%) quanto naqueles submetidos à polinização cruzada (93,7%), sendo verificado que os tubos polínicos em ambas as situações atravessavam toda a extensão do estilete através do tecido de transmissão, alcançando o ovário, mas somente aqueles provenientes de plantas diferentes (polinização cruzada) fertilizaram os óvulos, uma vez que era possível visualizar a penetração dos tubos polínicos no óvulo, o que não ocorria nos casos dos pistilos autopolinizados. (Fig. 14). No campo, foi observado que a partir do quarto ou quinto dia após as polinizações cruzadas, já era possível visualizar claramente o desenvolvimento do ovário revelado pelo aumento do seu tamanho. Por outro lado, os pistilos autopolinizados que permaneceram nas árvores para acompanhamento do desenvolvimento dos frutos sofreram abscisão após 48 ou 72 horas da polinização manual, não resultando na formação de frutos.

O ISI encontrado para *J. copaia* foi zero, uma vez que não houve a formação de frutos oriundos de autopolinização e o RE foi 0,5.



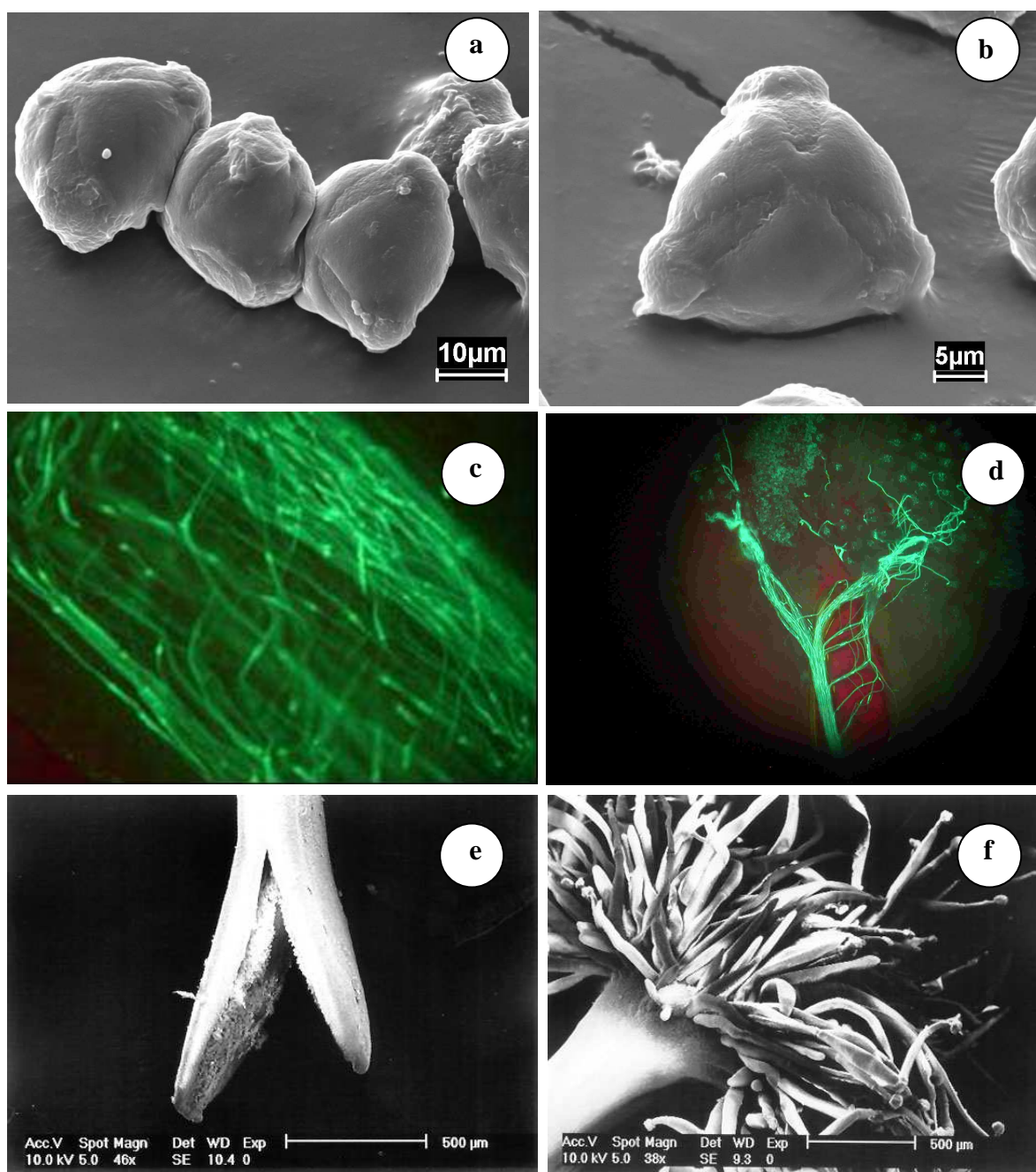


Figura 14. *Jacaranda copaia*: a - b) Fotomicrografia dos grãos de pólen (1.420x); c) Tubos polínicos no estilete sob fluorescência; d) Tubos polínicos penetrando nos óvulos sob fluorescência; e) Fotomicrografia do estigma (46x); f) Fotomicrografia da porção terminal do estaminódio (38x).

### 3.2. Biologia reprodutiva de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. – Leguminosae – Papilionoideae (cumaru)

#### 3.2.1. Fenologia reprodutiva

As árvores de *D. odorata* floresceram com um padrão assincrônico nos anos de 2002 e 2003. Em 2002, foram registrados dois picos de florescimento, sendo o de maior representatividade no período chuvoso com 34,3% dos indivíduos e o outro no período de menor pluviosidade, no mês de novembro, com apenas 11,6% dos indivíduos. Já em 2003, observou-se uma tendência inversa, com o florescimento de até 8,3% dos indivíduos no mês de abril e até 33,7% em setembro. Assim, a fenologia reprodutiva ocorreu em dois episódios durante o ano, como está representado na figura 15a.

A ocorrência de frutos foi registrada principalmente no mês de março de 2002, quando 72,9% das árvores monitoradas apresentaram frutos. Nos anos de 2003 e 2004, a presença de frutos em desenvolvimento foi registrada praticamente o ano todo, com maior intensidade nos meses de outubro a abril (Fig. 15b). Os frutos são do tipo drupa, com endocarpo lenhoso e uma única semente aromática. A dispersão dos frutos ocorreu intermitentemente ao longo do ano, sendo mais pronunciada entre os meses de novembro a março. Os frutos têm dispersão epizoocórica, sendo consumidos ainda na copa das árvores por morcegos e aves, e no chão da floresta após caírem pela força da gravidade, por mamíferos de médio porte.

As árvores são perenifólias, com até 85,7% dos indivíduos trocando folhagem nos meses que antecedem a fase de florescimento, principalmente observada entre os meses de maio a setembro, mas foram também encontradas poucas árvores com desfolha total no mês de agosto (no máximo 6,3%) (Figura 15c).

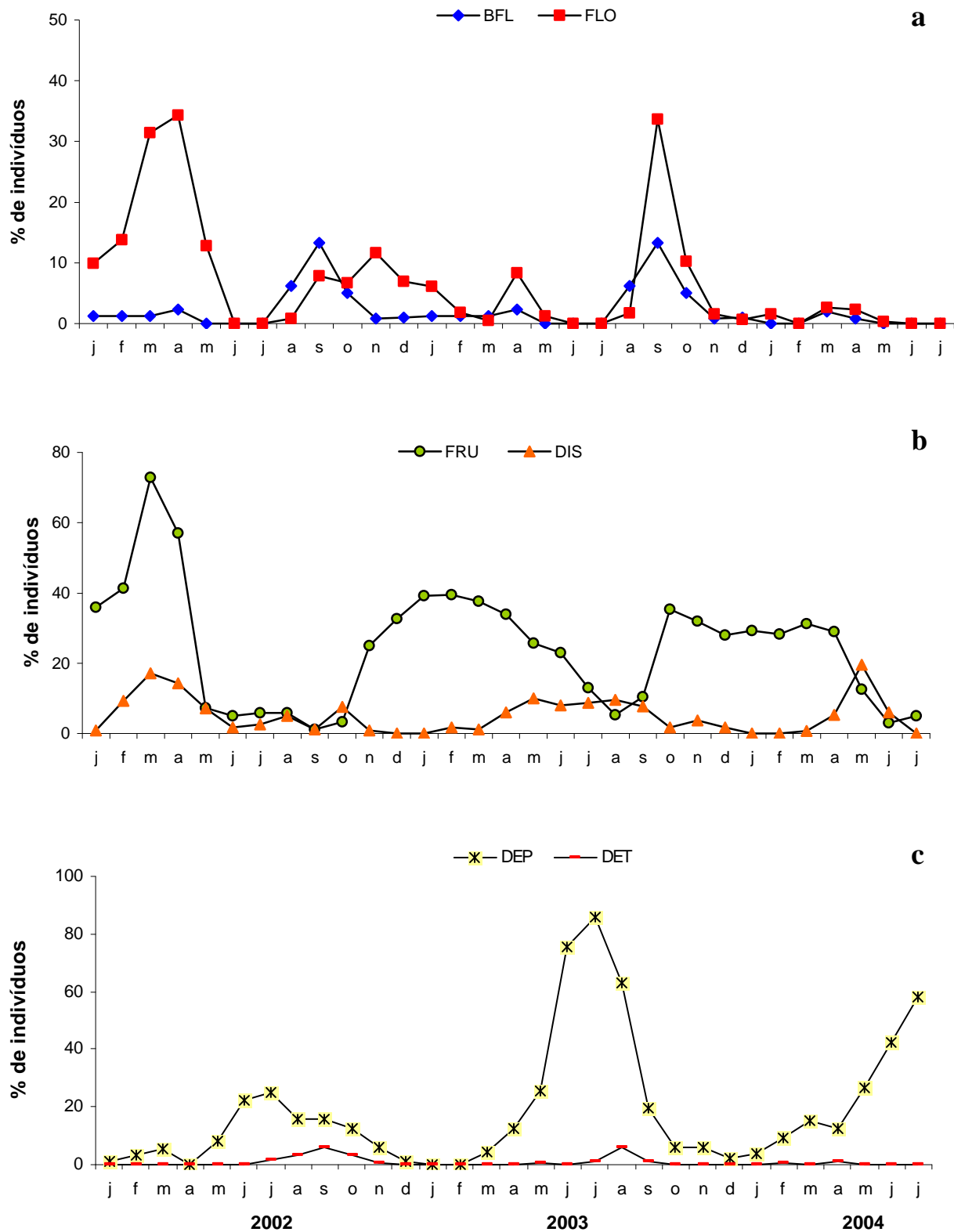


Figura 15. Fenologia de *Dipteryx odorata* durante o período de janeiro de 2002 a julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total).

### 3.2.2. *Biologia floral*

*Dipteryx odorata* é uma espécie arbórea com inflorescências eretas, terminais, do tipo panícula, com uma média de 9,8 cm (6 – 14 cm) de diâmetro por 12,9 cm (7 – 22 cm) de comprimento, com 2 a 8 ramos por inflorescência, reunindo em média 52,6 flores por inflorescência (n = 6), com a abertura de 14,9 flores por dia.

O comprimento da flor variou de 21,9 mm a 25,4 mm ( $23,6 \pm 1,1$ ; n = 15); diâmetro da borda floral de 23,42 mm a 32,1 mm ( $28,8 \pm 2,5$ ; n = 15). São hermafroditas, papilionáceas, diclamídeas, polistêmones, com cálice com duas sépalas ferrugíneas livres de coloração marrom-ocre; corola dialipétala, zigomorfa, com uma pétala estandarte, duas pétalas do tipo asa e duas pétalas do tipo carena, corola com pétalas brancas na parte basal e rosada no ápice, glabras, de coloração branca ao rosa intenso; androceu composto por 10 estames diadelfos, inclusos, filetes glabros, anteras dorsifixas, bitecas, com deiscência longitudinal; gineceu unilocular, unilocular, ovário súpero, estilete terminal cilíndrico e estigma úmido, papiloso, medindo entre 9 mm a 14,8 mm ( $11,7 \pm 1,8$ ; n = 46) (Figs. 16 e 20a).

Os botões florais levaram de sete a quatorze dias em desenvolvimento até a véspera da antese. As flores iniciam o processo de antese nas primeiras horas da manhã, por volta das 5:00 h até as 5:30h, exalando odor forte e adocicado, estando a maioria aberta às 6:30 h. A seqüência de abertura das flores na inflorescência ocorre da base para o ápice. A duração das flores é de um dia. O início da senescência é marcado pela queda das pétalas do tipo vexilo e asas no dia seguinte à antese, persistindo as sépalas, quilha, estames e pistilo, que caem à medida que o fruto se desenvolve ou cerca de três dias depois, quando não fecundadas.

Em estigmas de *D. odorata* tratados com solução de peróxido de hidrogênio a 6%, a receptividade estigmática foi identificada desde a antese até 24 horas depois, sendo que a parte central do estigma foi considerada a zona de maior receptividade. Os grãos de pólen são médios (cerca de 25,8 x 28,6  $\mu\text{m}$ ), tricolporados, prolato-esferoidais, com exina tectada (Figura 20b). No teste da viabilidade os grãos permaneceram viáveis desde o início do dia, imediatamente após a antese, até o final da tarde, com pequena redução na viabilidade ao final do dia. O período de maior viabilidade foi compreendido entre as 9:00 h e 15:00 h, com taxas de 96,9% a 91,1% de grãos de pólen viáveis (Fig. 17).

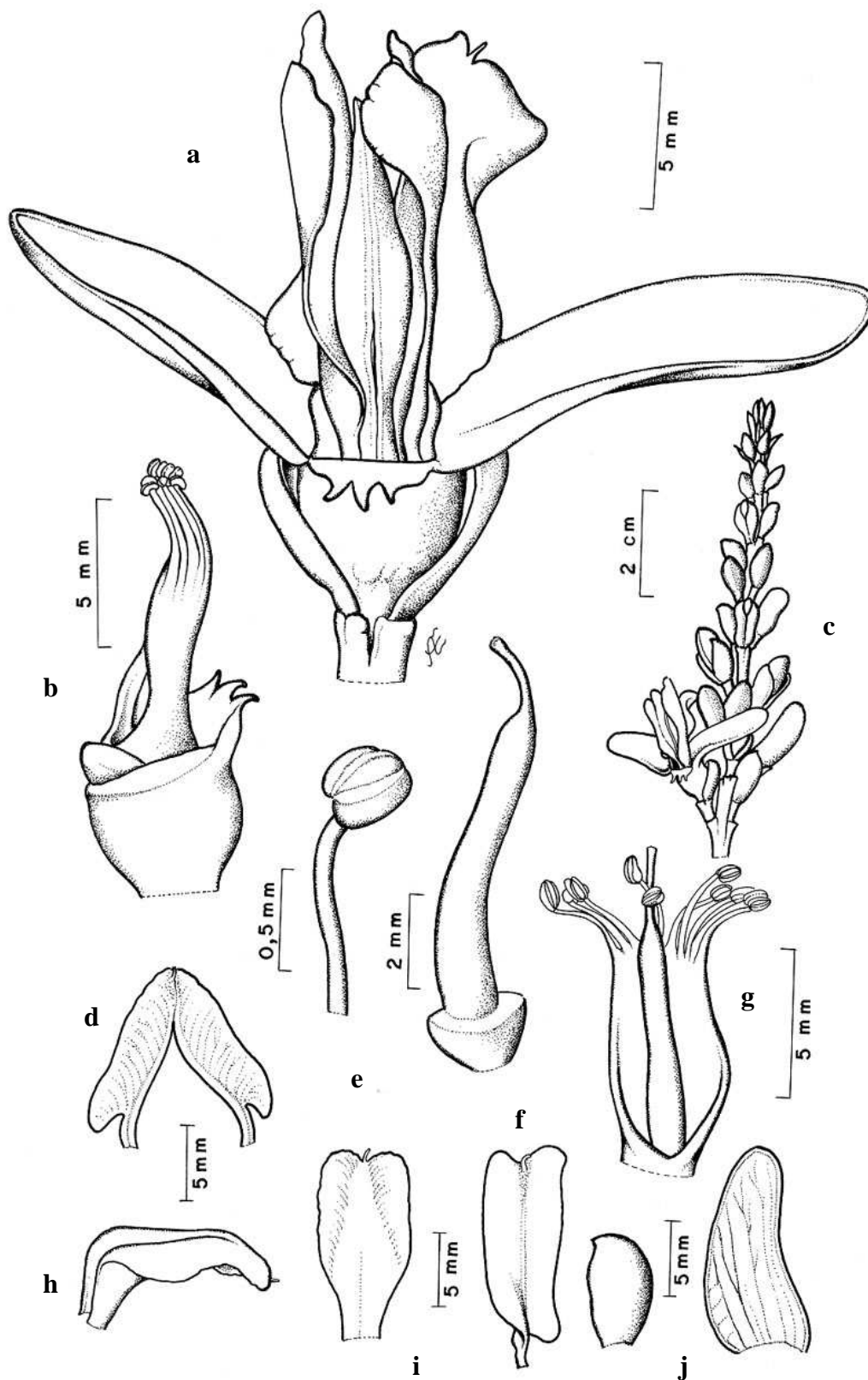


Figura 16. Representação esquemática das características florais de *Dipteryx odorata*: a) Flor aberta; b) Estames; c) Inflorescência; d) Vexilo; e) Antera; f) Pistilo; g) Carena ou quilha; h) Ala ou asa; i) Lóbulos petalóides. J) Sépala. (ilustrador: A. E. Rocha)

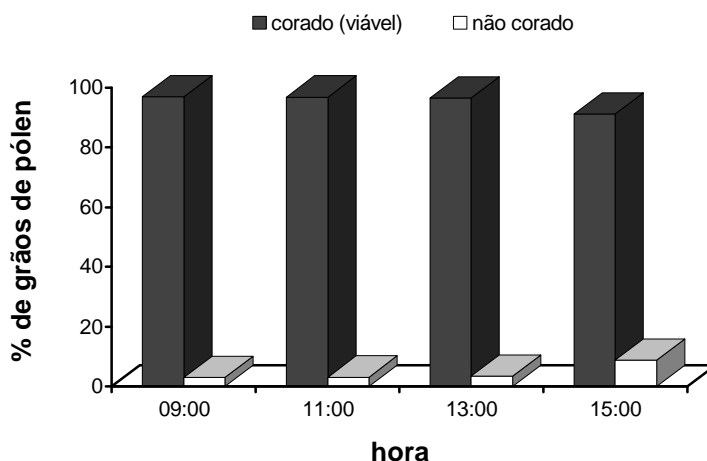


Figura 17. Viabilidade do pólen de *Dipteryx odorata* expresso em percentual de grãos corados e não corados.

As flores tratadas em solução de vermelho neutro revelaram que as glândulas secretoras de aroma estão localizadas principalmente na pétala estandarte (vexilo). O aroma exalado pelas glândulas secretoras (osmóforos) é intenso e adocicado, análogo a aroma de frutas frescas, sendo percebido pelo olfato humano mesmo a uma distância de 30 metros, sob a copa de uma árvore florida. Supõe-se que esse atributo seja um atrativo primário aos polinizadores, principalmente as abelhas e besouros, que se orientam pelo aroma para localizar uma árvore com flores.

Os recursos oferecidos pelas flores de *D. odorata* são o pólen e o néctar. A concentração de açúcares no néctar aumenta ao longo do dia, provavelmente devido à evaporação. A concentração de açúcares em flores recém-abertas foi de  $36,3\% \pm 3,2$  (30% a 42%;  $n = 19$ ). Para flores no segundo dia após a antese, a média foi de  $34,9\% \pm 4,5$  (23% a 43%;  $n = 20$ ), conforme consta da figura 18.

Nos horários de maior concentração de açúcares no néctar (10:00 h às 12:00h), o volume variou de 0,5 a 1,5  $\mu\text{l}$ , com média de  $0,9 \mu\text{l} \pm 0,4$  ( $n = 17$ ), e de 1 a 3,5  $\mu\text{l}$ , com média de  $2 \mu\text{l} \pm 0,7$  ( $n = 20$ ), em flores no primeiro e segundo dia de vida, respectivamente.

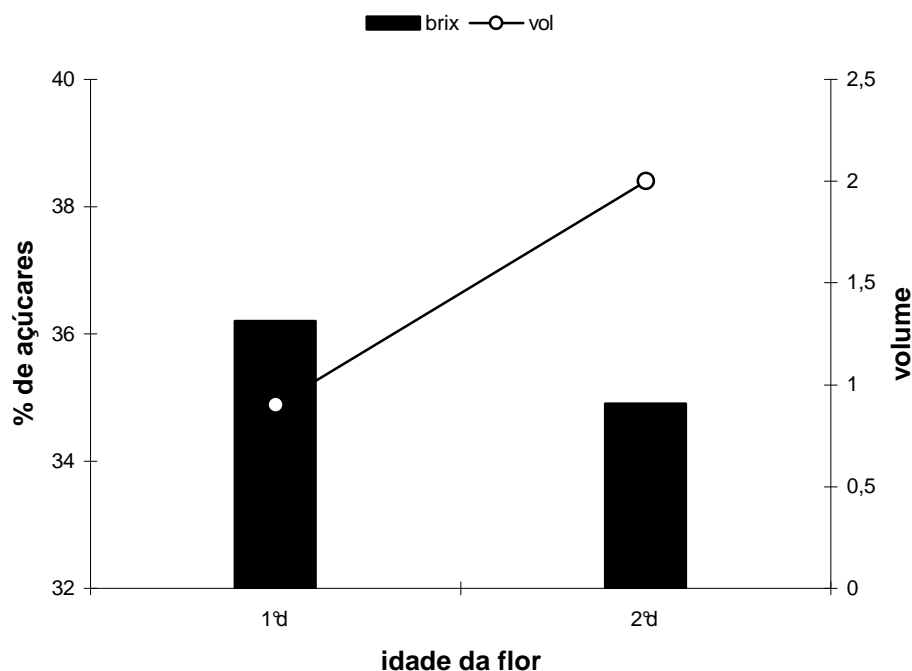


Figura 18. Quantidade do néctar produzido no primeiro e segundo dia de abertura das flores de *Dipteryx odorata*, expresso em volume ( $\mu\text{l}$ ) (colunas) e grau brix, expresso em percentual (%) de açúcares (linhas).

A estimativa de grãos de pólen por flor foi de  $16.391,7 \pm 5.155,31$  ( $n = 60$ ). Considerando que o gineceu é uniovular, esse mesmo valor aplica-se a razão pólen/óvulo. A relação pólen/óvulo obtida sugere o sistema reprodutivo de xenogamia obrigatória, de acordo com a classificação de Cruden (1977). A apresentação do pólen ocorre paralelamente à abertura da flor, através da deiscência longitudinal completa das anteras.

### 3.2.3. Agentes polinizadores e visitantes florais

Foi constatada a presença de uma elevada riqueza de abelhas da família Apidae visitando as flores de *D. odorata* (tabela 4). As abelhas aproximavam-se em vôo direto, ou sobrevoando em reconhecimento antes de pousarem nas flores, usando a pétala estandarte como apoio, abraçando as pétalas do tipo carena com o primeiro par de pernas, de forma que permitisse o seu afastamento e introdução da cabeça e/ou das peças bucais para coletar néctar. Algumas vezes um leve movimento vibratório era verificado, provavelmente auxiliando na coleta do pólen. Após cerca de 5 a 8 segundos, as abelhas afastavam-se em busca de outras flores da mesma planta ou saíam em vôo em linha reta. As abelhas que permaneciam na mesma árvore, visitavam entre 2 e 5 flores antes de ir embora.

Os coleópteros da subfamília Rutelinae foram os visitantes que realizaram as visitas mais demoradas e duas das espécies, *Cnemida retusa* e *C. leprieuri*, com um comportamento peculiar. Esses insetos permaneciam entre 5 e 30 minutos, muitas vezes observando-se macho e fêmea de *C. retusa* em cópula, alimentando-se de pólen. Os demais representantes da subfamília apenas visitavam as flores para coleta de pólen, em visitas curtas de 5 a 10 segundos (Fig. 19).

Os lepidópteros foram visitantes freqüentes em durante o dia todo. As visitas duravam em média 6 segundos, registrando-se uma riqueza de oito espécies pertencentes a cinco famílias.

Os beija-flores faziam visitas curtas, em um número pequeno de flores de uma mesma planta, desapareciam por 10 a 15 minutos e retornavam para outra seqüência de visitas. Estas visitas sequenciais foram observadas principalmente no final da tarde, entre as 16:00 h e 17:30 h, porém ocorreram também visitas matinais.

Dentre os visitantes florais observados nas flores de *D. odorata*, os principais polinizadores foram abelhas da família Apidae, tais como: *Bombus transversalis*, *Cephalotrigona femorata*, *Centris lanipes*, *C. hyptidis*, *Epicharis*. (*Amepicharis*) *nigricollis*, *E. (Hoplepicharis) affinis*, *E. rustica*, *Epicharis* sp., *Eufriesea* sp., *Eulaema meriana*, *E. nigrita*, *Partamona testacea*, *Partamona* sp., *Trigona williana*, *T. truculenta*; e Halictidae (*Augochloropsis* sp.). Outras abelhas da tribo Meliponina, tais como *Plebeia minima*, *Cephalotrigona femorata* e *Trigonisca* sp., foram considerados polinizadores ocasionais, devido a baixa freqüência de visitas e incompatibilidade entre seu tamanho corporal diminuto com as flores de *D. odorata*.

Dentre os coleópteros da família Scarabaeidae, subfamília Rutelinae, uma espécie foi considerada como polinizador um efetivo, *Cnemida retusa*, enquanto os demais foram polinizadores ocasionais (*Cnemida leprieuri*, *Pelidnota prasina*, *Macraspis* sp., *Canthon* sp.). Outros polinizadores ocasionais foram alguns lepidópteros das famílias Papilionidae (*Heraclides chiansiades*), Hesperíidae (*Astrapes fulgurator*, *Proteides mercurius*, *Aguna* sp.) e Nymphalidae (*Hamadryas arinome*, *Philaetria dido*).

A presença dos visitantes florais foi observada a partir das 6:00 h, iniciando com a presença dos lepidópteros. A maioria das abelhas iniciou a visitação nas flores a partir das 8:00 h. O período de maior atividade dos polinizadores foi entre 10:00 h até 12:00 h, que foi também o período de maior concentração de açúcares no néctar.



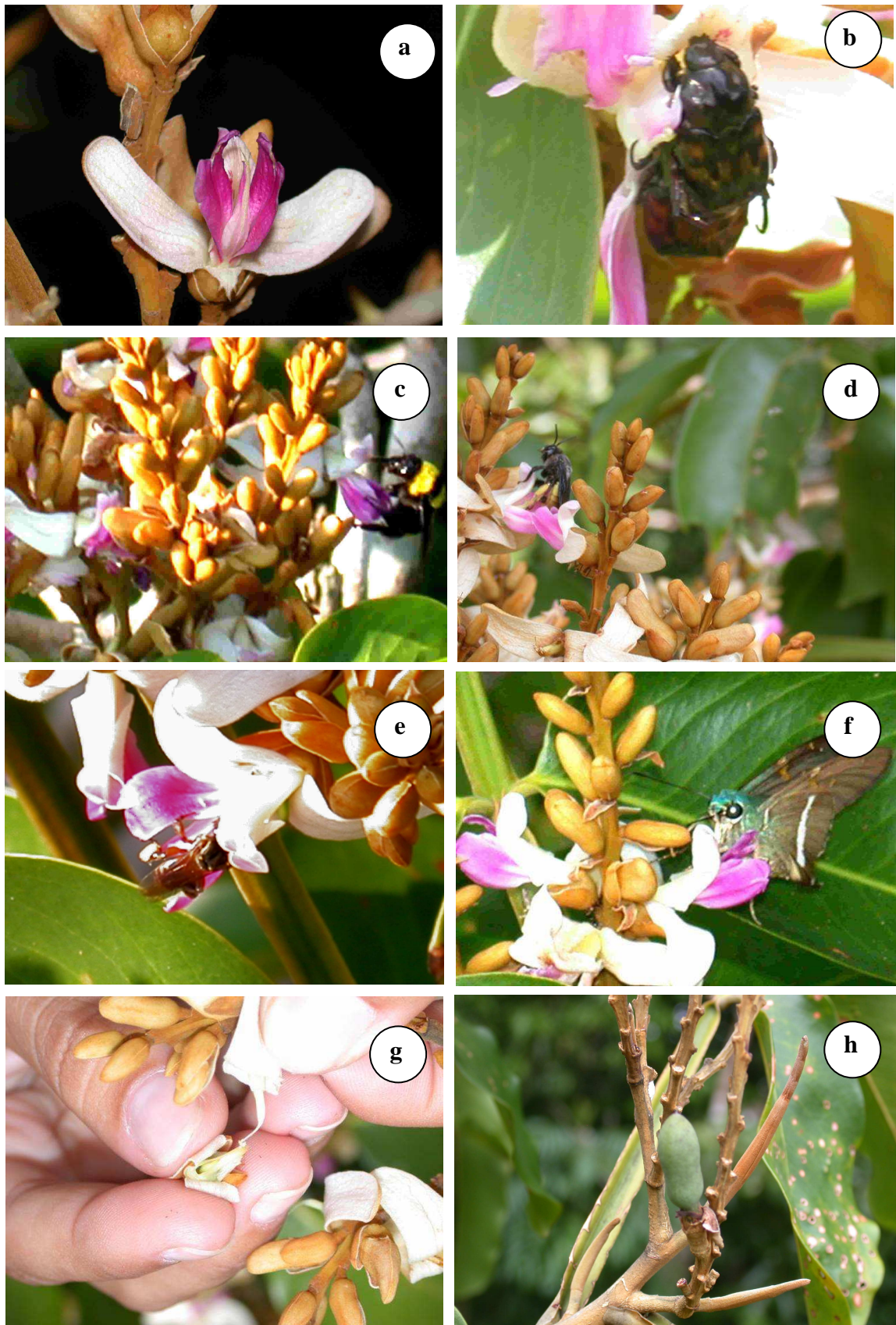


Figura 19. Características florais e polinizadores de *Dipteryx odorata*. a) Flor aberta; b) *Cnemida retusa*, c) *Bombus transversalis*; d) *Epicharis affinis*; e) *Partamona* sp.; f) *Aguna* sp.; g) polinização manual; h) fruto imaturo (cinco semanas).

Tabela 4. Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Dipteryx odorata* na FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004.

Visitantes florais	Local	Categoria*	Recurso <sup>+</sup>
<b>INSECTA</b>			
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>Apidae</b>			
<i>Bombus transversalis</i> (Oliver, 1789)	Bel/Tap	P	N
<i>Centris (Hemisiella) lanipes</i> (Fabricius, 1775)	Tap	P	
<i>Centris (Paracentris) hyptidis</i> (Ducke, 1988)	Tap	P	
<i>Centris</i> sp.1	Bel	P	N, P
<i>Cephalotrigona femorata</i> (Smith, 1854)	Tap	O	
<i>Ceratina</i> sp.	Tap	P	
<i>Epicharis (Amepicharis) nigricollis</i> (Friese, 1924)	Tap	P	
<i>Epicharis (Epicharis) rustica</i> (Olivier, 1789)	Bel	P	N
<i>Epicharis (Hoplepicharis) affinis</i> (Smith, 1874)	Bel	P	N
<i>Epicharis</i> sp. 1	Bel	P	N
<i>Epicharis</i> sp. 2	Bel	P	N
<i>Eufriesea</i> sp. 1	Tap	P	
<i>Eulaema meriana</i> (Olivier, 1789)	Bel	P	N
<i>Eulaema nigrata</i> (Lepeletier, 1841)	Bel	P	N
<i>Meliponina</i> (+ 5 espécies não identificadas)	Tap	O	N, P
<i>Partamona</i> sp. 1	Bel/Tap	P	
<i>Partamona testacea</i> (Klug, 1807)	Tap	P	
<i>Plebeia minima</i> (Gribodo, 1893)	Tap	O	
<i>Trigona truculenta</i> (Almeida, 1984)	Tap	P	
<i>Trigona williana</i> (Friese, 1900)	Tap	P	
<i>Trigonisca</i> sp. 1	Tap	O	P
<i>Xylocopa frontalis</i> (Oliver, 1789)	Bel	O	N
<b>Halictidae</b>			
<i>Augochloropsis</i> sp. (Halictidae)	Tap	O	
<b>Vespidae</b>			
<i>Polybia</i> sp.	Tap	R	P
<i>Polybia quadricincta</i> de Saussure, 1854	Tap	R	P
<i>Synoeca virginea</i> Fabricius, 1804	Tap	R	P
<b>COLEOPTERA</b>			
<b>Chrysomelidae</b>			
2 espécies não identificadas	Bel/Tap	O	P
<b>Scarabaeidae</b>			
<i>Canthon</i> sp. 1	Tap	O	
<i>Cnemida leprieuri</i> Arrow, 1899	Tap	P	
<i>Cnemida retusa</i> (Fabricius, 1801)	Tap	P	
<i>Macraspis</i> sp. 1	Bel	O	
<i>Pelidnota prasina</i> Burmeister 1844	Tap	O	
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>Papilionidae</b>			
<i>Heraclides chiansiades</i> (Westwood, 1872)	Tap	O	N
<b>Hesperiidae</b>			
<i>Aguna</i> sp. 1	Tap	O	N
<i>Astrapes fulgerator</i> Walch. 1775	Tap	O	N
<i>Proteides mercurius</i> (Fabricius, 1787)	Tap	O	N

<b>Nymphalidae</b>				
	<i>Hamadryas arinome</i> (Lucas, 1853)	Tap	O	N
	<i>Philaetria dido</i> (Linnaeus, 1763)	Tap	O	N
<b>AVES</b>				
<b>Trochilidae</b>				
	<i>Florisuga mellivora</i> (Linnaeus, 1758)	Tap	O	N
	<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin, 1788)	Bel/Tap	P	N
		Tap	P	N

Bel = Belém; Tap = Floresta Nacional do Tapajós  
 \* p = polinizador legítimo; o = polinizador ocasional; r = pilhador de pólen/néctar  
 † Recursos florais utilizados pelos visitantes/polinizadores (N = néctar; P = pólen)

### 3.2.4. Sistema reprodutivo

Tanto os pistilos submetidos à polinização cruzada ( $n = 3.091$ ) quanto os pistilos autopolinizados manualmente ( $n = 3.206$ ) iniciaram a formação de frutos, apresentando 465 (15%) frutos originados de polinização cruzada e 268 (8,3%) frutos autopolinizados até a quarta semana, o que indicou a ocorrência de autocompatibilidade em *D. odorata*. Entretanto, foi verificado que os frutos que estavam sendo formados a partir de autopolinizações foram abortados espontaneamente até a 17ª semana de desenvolvimento, resultando em apenas cinco frutos maduros do total inicial de 268 frutos, ou o equivalente a 0,15% do total de flores polinizadas. Para os 465 frutos formados a partir de polinização cruzada, essa taxa foi de 4,1% (127 frutos), estando mais de 10 vezes acima da taxa natural de frutificação, uma vez que para 6.477 flores marcadas como controle ou polinização aberta, apenas 19 frutos maduros foram formados, o equivalente a 0,3% do total de flores. No teste de autopolinização espontânea, onde 8.255 flores foram protegidas da ação dos polinizadores, houve a formação de dois frutos, representando 0,02% do total de flores (tabela 5).

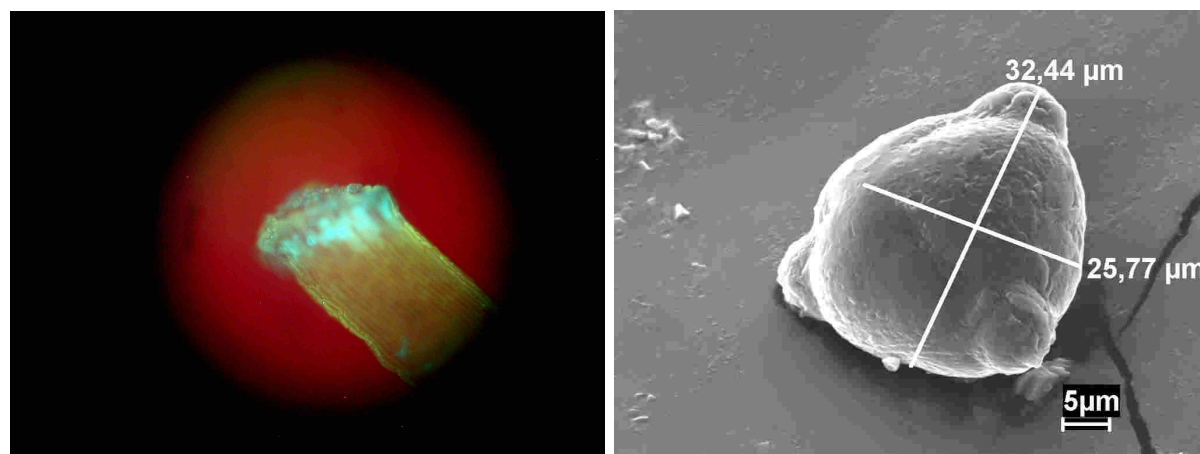


Figura 20. a) Estigma visto sob iluminação ultravioleta ; e b) Fotomicrografia do pólen em Microscópio Eletrônico de Varredura (aumento de 1.830 x) de *Dipteryx odorata*.

Tabela 5. Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de polinização controlada (manual) e polinização aberta ou natural (controle) em *Dipteryx odorata*. Os dados correspondem a frutos iniciados e frutos maduros (percentual de frutos formados e número absoluto de frutos formados em cada tratamento), índice de auto-incompatibilidade (ISI) e índice de eficácia reprodutiva (RE).

Tratamento	Nº de flores usadas	Frutos iniciados	Frutos maduros
Autopolinização espontânea	8.255	0,19% (16)	0,02% (2)
Autopolinização induzida	3.206	8,35% (268)	0,15% (5)
Polinização cruzada	3.091	15,04% (465)	4,10% (127)
Controle	6.477	3,52% (228)	0,29 (19)
ISI			0,03
RE			0,14

Os resultados dos experimentos de polinização controlada comprovaram que essa espécie é xenogâmica obrigatória, apesar de ter ocorrido uma taxa bastante reduzida de autocompatibilidade. A taxa de autofecundação inicial de 8,3% confirmou a ocorrência de autofertilização, porém drástica redução na taxa de frutos maduros (0,15%) refletiu a presença de uma barreira na formação de frutos através de autopolinização. Os grãos de pólen dos pistilos submetidos à autopolinização induzida germinaram em um período de 72h após as polinizações, porém com uma velocidade de germinação bastante lenta. Este mesmo período de germinação foi encontrado nos pistilos das flores com polinização aberta no campo. Por outro lado, os grãos de pólen encontrados nos pistilos submetidos à polinização cruzada germinaram a partir de 48 horas. Observou-se que a velocidade de crescimento do tubo polínico foi mais rápida nas flores submetidas à polinização cruzada em relação às submetidas à autopolinização, embora em ambos os casos tenha ocorrido fertilização do óvulo e iniciação de formação de frutos. A presença de tubos polínicos e de óvulos fertilizados evidenciados através dos testes de microscopia de fluorescência e o desenvolvimento inicial de frutos oriundos de pistilos autofertilizados indicam que não existe um sistema de auto-incompatibilidade clássico que impeça o processo de fertilização do óvulo em *D. odorata*.

O Índice de Auto-Incompatibilidade (ISI) igual a 0,03 indicou que *D. odorata* é uma espécie auto-estéril, e a estimativa da eficácia da polinização natural (controle) através do Índice de Eficácia Reprodutiva (RE) foi de 0,14.

### 3.3. Biologia reprodutiva de *Carapa guianensis* Aubl. – Meliaceae (andiroba)

#### 3.3.1. Fenologia reprodutiva

O período de florescimento de *C. guianensis* seguiu um padrão anual assincrônico na FLONA do Tapajós, durante todo o período de monitoramento das fases fenológicas, com maior intensidade entre os meses de setembro a abril, observando-se dois picos bem definidos nos meses de novembro de 2001, quando até 98,2% árvores monitoradas possuíam flores abertas e em fevereiro de 2003, com 88,6% de florescimento. Nos meses de junho e julho foi registrada uma drástica redução nessa fenofase, com no máximo 17,6% de florescimento nos indivíduos monitorados. A floração prolongou-se praticamente pelo ano todo na população, sendo discretamente mais intensa no período de menor precipitação pluviométrica (Fig. 21a).

O período de desenvolvimento dos frutos foi registrado entre os meses de outubro a julho e a dispersão das sementes ocorreu durante o período de maior intensidade de chuvas, nos meses de janeiro a abril (Fig. 21b). Os frutos maduros são do tipo cápsula septígraga com com quatro a cinco valvas de consistência sublenhosa, com rugosidades ao longo das valvas, medindo 9,6 cm de comprimento por 8,8 cm de diâmetro, sendo praticamente esférico. A dispersão é principalmente barocórica, ou seja, os frutos maduros caem pela força da gravidade, sendo dispersos secundariamente por mamíferos de médio a grande porte. Em ambientes com cursos d'água próximos às árvores, ocorre também a dispersão hidrocórica.

As árvores são perenifólias, com uma fase de mudança foliar que antecede a fenofase de florescimento, principalmente observada entre os meses de maio a outubro no ano de 2002, abril a outubro de 2003 e janeiro a junho de 2004 (Fig. 21c).

De acordo com a classificação de Gentry (1974), *C. guianensis* segue o padrão *steady-state*, uma vez que são encontrados indivíduos com flores praticamente ao longo do ano todo; ou subanual, segundo os padrões propostos por Newstrom *et al.* (1994a, 1994b).

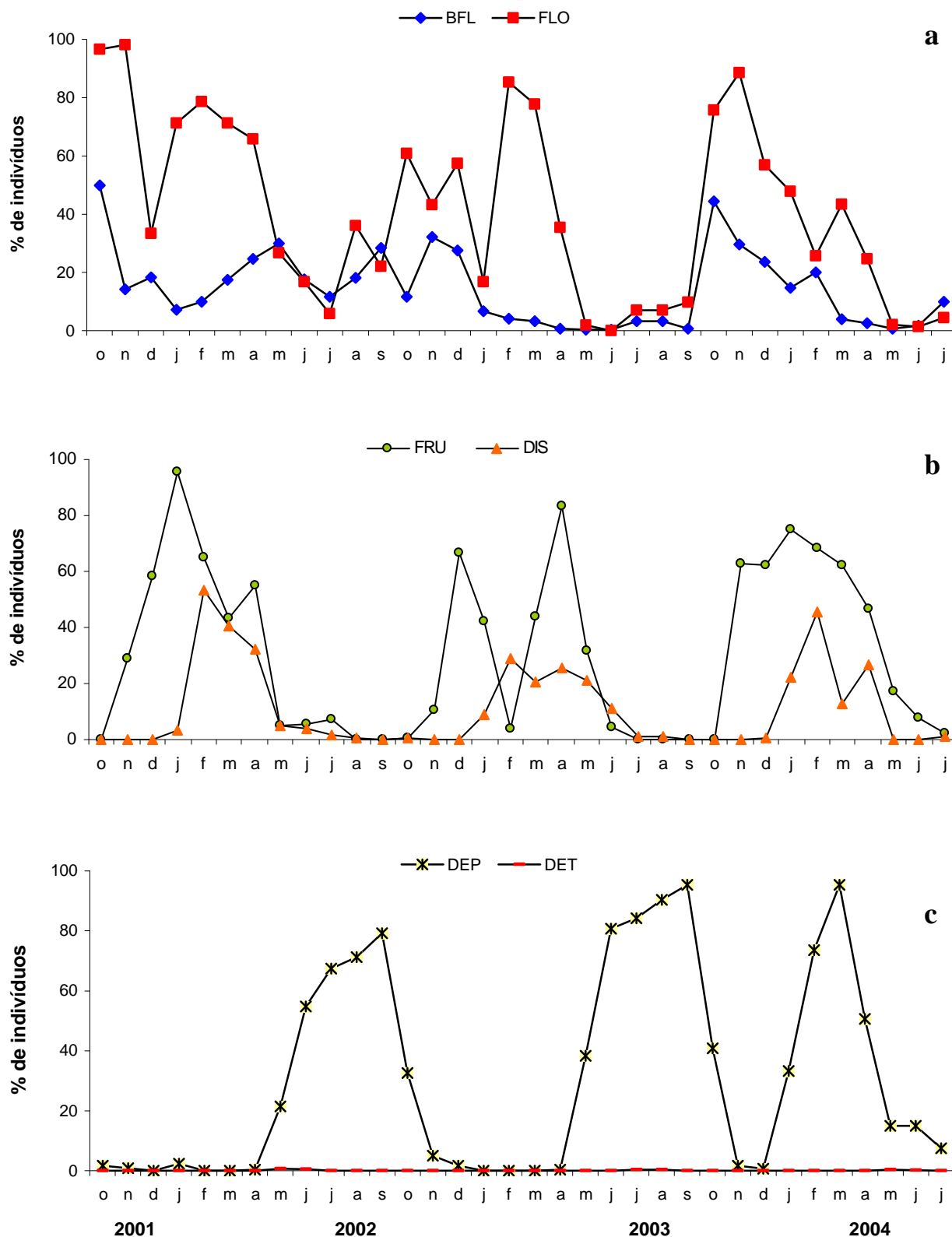


Figura 21. Fenologia de *Carapa guianensis* durante o período de outubro de 2001 a julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total).

### 3.3.2. *Biologia floral*

*Carapa guianensis* possui inflorescências amplo-espalhadas, espiraladas, ramificadas, axilares ou subterminais, subtendidas por brácteas estéreis subuladas, com tamanho bastante variável, devido ao seu crescimento contínuo por até seis meses, tendo sido encontradas inflorescências variando entre 36 cm até 73 cm de comprimento ( $54,8 \pm 10,1$  cm,  $n = 18$ ), no auge da produção de flores com um número extremamente variado de flores abertas, sendo em média 132 flores abertas por dia ( $\pm 16,9$ ;  $n = 7$ ), ainda contendo em média 32,7 botões ( $\pm 21,6$ ;  $n = 7$ ). O primeiro par de ráquulas é oposto e os demais estão dispostos de forma espiralada.

As flores são unissexuais, cartáceas, muitas vezes sésseis, algumas vezes subsésseis, ou, muito raramente, pediceladas, com pedicelo robusto, glabro ou esparso pubescente; cálice tetralobado com duas sépalas menores posicionadas mais externamente e duas maiores internas, de coloração verde, imbricadas, com frisos avermelhados nas bordas; corola predominantemente com quatro (raro cinco) pétalas coguladas, com a face interna verde clara e a face externa variando entre totalmente verde claro à metade verde claro e metade com frisos longitudinais marrom-avermelhados; o androceu nas flores masculinas com tubo estaminal cilíndrico ou urceolado dividido no ápice em oito (raramente nove) lóbulos truncados, emarginados ou irregularmente lobados, glabros, alternando-se com oito (raro nove) estames funcionais com anteras de 0,5 mm ( $0,5 - 0,6$  mm;  $n = 50$ ) de comprimento, com deiscência longitudinal, subsésseis, dorsifixas, bitecas, inclusas no tubo e pistilóide delgado, com lóculos bem desenvolvidos e óvulos vestigiais diminutos; as flores femininas apresentam o pistilo com ovário súpero, quadrangular, glabro e amplo, parcialmente submerso no nectário, com quatro (raro cinco) lóculos, placentação axial, geralmente com quatro (raro dois ou três) óvulos por lóculo, sendo em média 15 óvulos por flor ( $\pm 2,7$ ; variando entre 8 – 20,  $n = 25$ ), estilete terminal curto e estigma discóide, úmido, com uma película em toda superfície, medindo aproximadamente 1,7 mm ( $1,6 - 1,7$  mm;  $n = 30$ ) de diâmetro; tubo estaminal formado como na flor masculina, diferenciando-se pela presença de anteróides indeiscentes (anteras não funcionais) (Fig. 22).

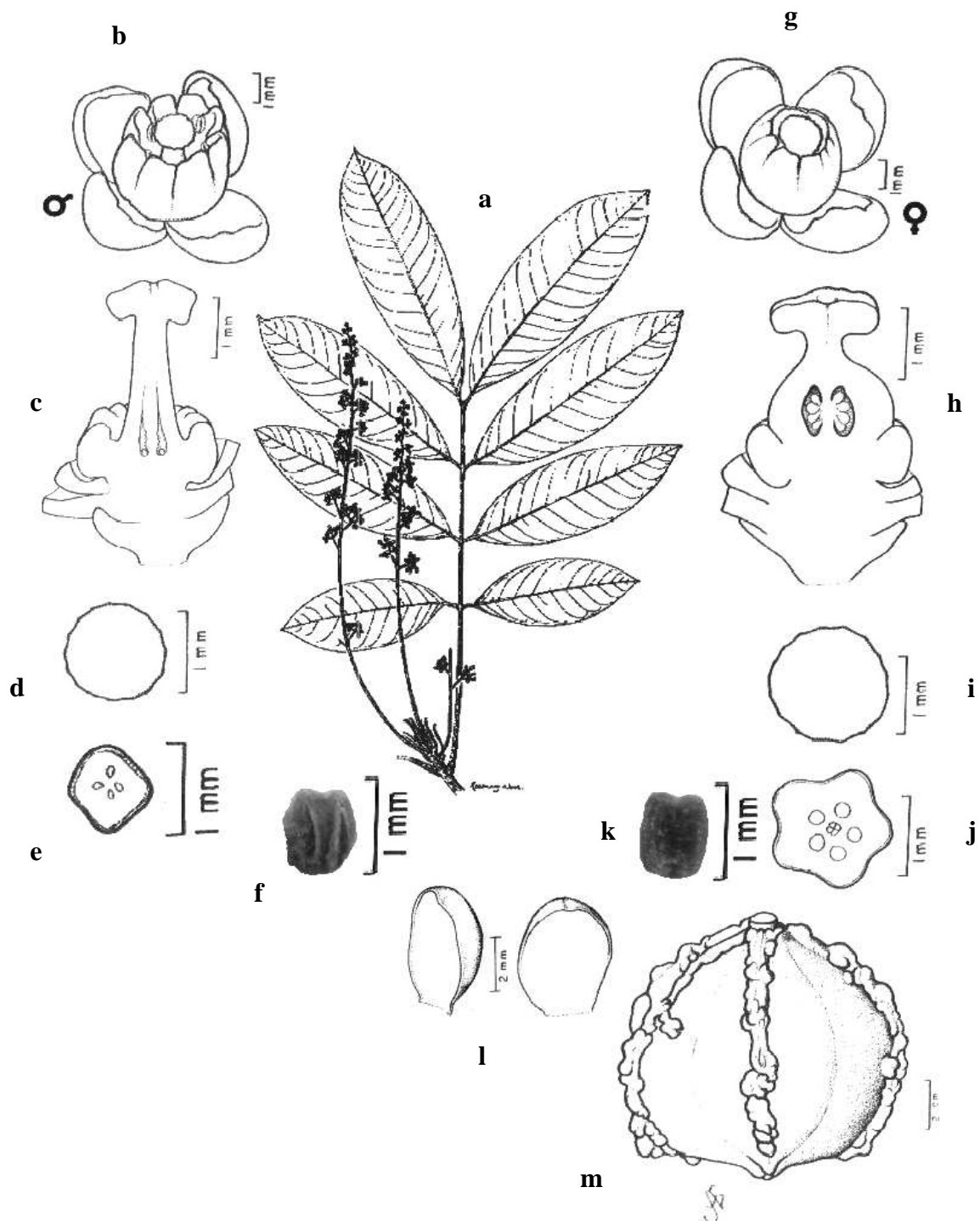


Figura 22. Representação esquemática das características florais de *Carapa guianensis*. a) Inflorescência e folha; b) Flor estaminada; c) Corte longitudinal da flor estaminada; d) Pistilóide (vista superior); e) Corte transversal do pistilóide; f) Antera; g) Flor pistilada; h) Corte longitudinal da flor pistilada; i) Estigma (vista superior); j) Corte transversal do ovário; k) Anteróide; l) Pétalas; m) Fruto. (ilustrador: A. E. Rocha)



Os frutos podem ser considerados deiscentes do tipo cápsulas septífragas globulares a 4-anguladas, com 6,5 cm a 10 cm de diâmetro, contendo entre 12 a 16 sementes grandes, angulares, semelhantes em textura à cortiça, com cerca de 3,8 cm de diâmetro e 4,7 cm de comprimento, pesando cerca de 25 g. Alguns autores classificam os frutos como indeiscentes, uma vez que abertura das valvas não é suficiente para liberar as sementes angulosas que se separam do fruto geralmente após a queda.

*C. guianensis* é uma planta monóica, com flores estaminadas e pistiladas (Figs. 23a, 23b), dispostas em uma mesma inflorescência. As flores femininas são mais longevas e persistentes, durando de dois a três dias sem sinais aparentes de senescência, que começa a ser notada entre o terceiro e quarto dia, com a mudança na coloração das pétalas para um tom mais escuro, amarelo-alaranjado, associada à perda do viço, porém permanecendo firmemente inseridas nas ráquulas por até 15 dias. As flores masculinas têm longevidade de, no máximo, um dia, e sua abscisão ocorre espontaneamente ou a partir de um leve toque após esse intervalo de tempo.

A abertura das flores é noturna. Cerca de oito horas antes da abertura da flor feminina já se observava um ligeiro afastamento das pétalas, deixando um pequeno orifício no centro do botão floral, por onde o estigma é exposto. A antese é concluída entre as 19:00 h e 20:00 h. As flores estaminadas abrem no mesmo horário que as pistiladas, e a deiscência das anteras ocorre um pouco antes da flor estar totalmente aberta, por entre as 18:30 h e 19:30h. No momento da exposição do pólen as anteras têm cor amarela claro, mas com o passar das horas observa-se uma alteração na coloração, passando para o amarelo escuro. O pólen também tem coloração amarelada.

A receptividade do estigma inicia na fase de pré-antese, prolongando-se por até 72 horas. A região de maior receptividade concentra-se na bordadura do estigma discóide, seguida pela porção mediana lateral do disco. Verificou-se a presença de exsudado na metade inferior da área lateral do estigma, onde os grãos de pólen ficam aderidos. O pistilóide da flor masculina não reagiu com nenhum dos testes realizados, dessa forma não evidenciando receptividade.

Os grãos de pólen são médios, oblato-esferoidais (aproximadamente 26  $\mu\text{m}$ ), isopolares, 4-colporados, brevicolpados e superfície finamente ondulada-reticulada (Fig. 23g). A estimativa média de grãos de pólen por flor foi de 6.132 grãos (3.000 - 11.120,  $n = 14$ ). Os grãos de pólen são expostos após a deiscência total das anteras, constituindo um aglomerado facilmente separável, ligeiramente exerto.

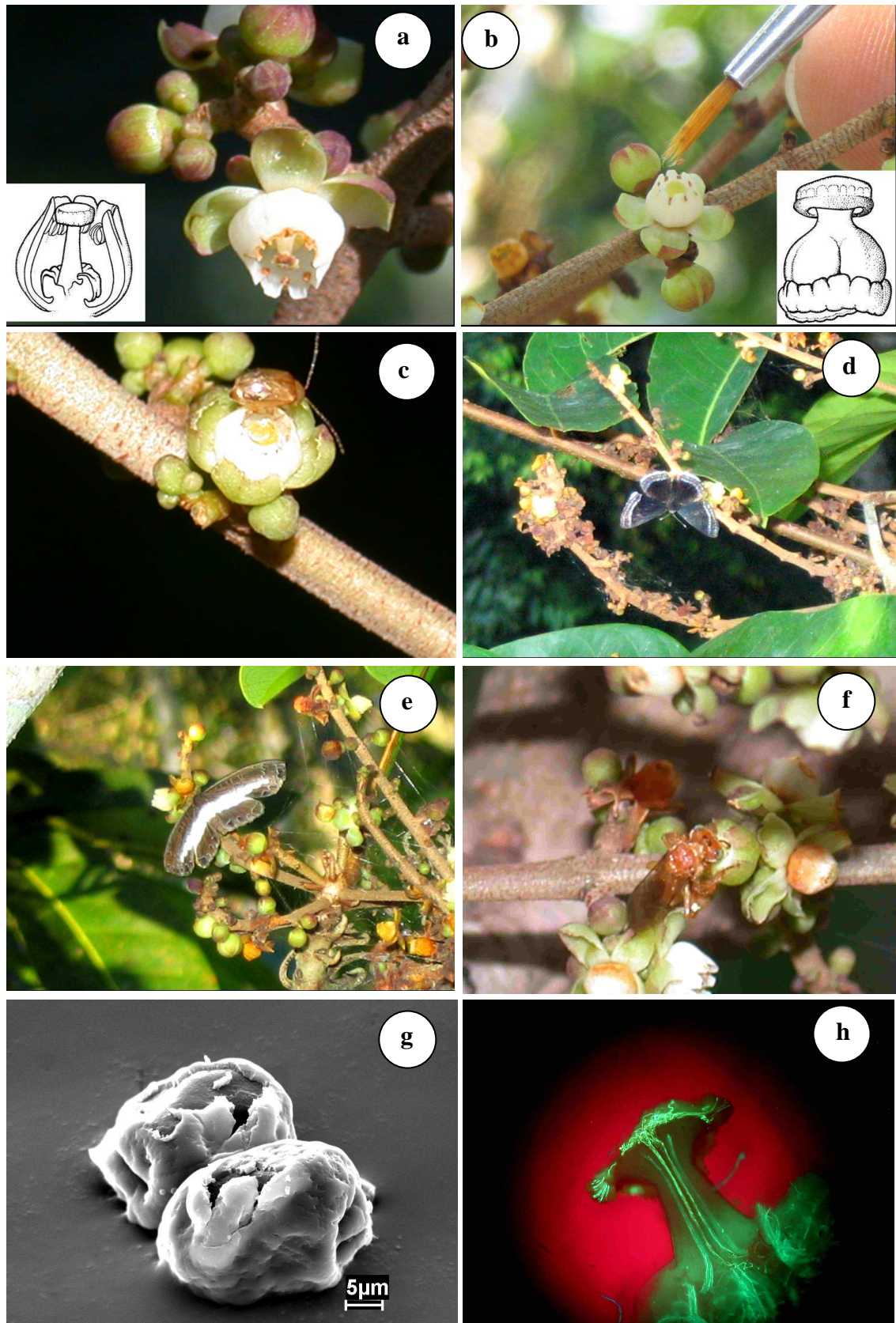


Figura 23. Características florais de *Carapa guianensis*: a) Flor masculina; b) Flor feminina; c) Chrysomelidae em flor masculina; d – e) Riodinidae em flor feminina; f) *Partamona* em flor masculina; g) Fotomicrografia do pólen (32.230x); h) Pistilo sob fluorescência com grãos de pólen na superfície do estigma emitindo tubos polínicos através do estilete.

A viabilidade média ficou acima de 80%, desde a abertura até cerca de 14:00 h, período em que as flores estaminadas começavam a sofrer abscisão ao menor toque (Fig. 24). A razão pólen/óvulo foi de 408,8, classificando a espécie como xenógama facultativa *sensu* Cruden (1977).

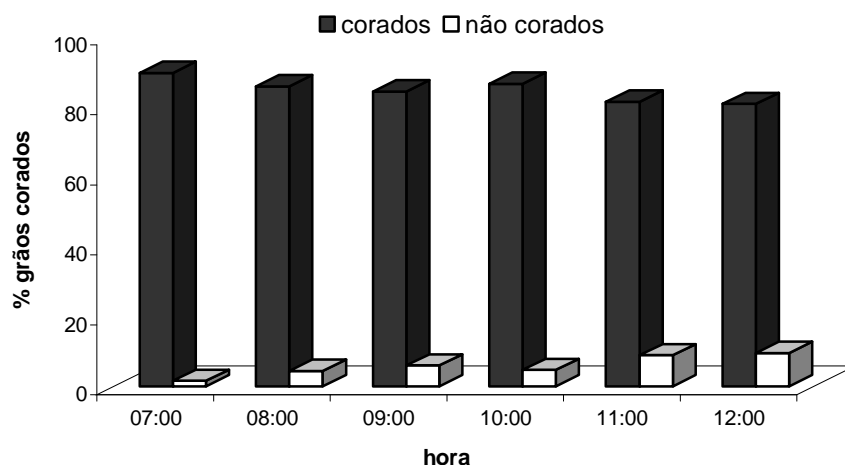


Figura 24. Viabilidade do pólen de *Carapa guianensis* expresso em percentual de grãos corados e não corados.

As flores masculinas e femininas exalam um aroma agradável, forte e adocicado, semelhante ao aroma de jasmim, desde a abertura, sendo mais intenso entre as 5:00 h e 6:30 h da manhã (cerca de 10 a 12 horas após a antese). Nos testes com vermelho neutro, foram localizados osmóforos na borda do estigma das flores femininas e nas pétalas, as quais apresentaram pontuações vermelho-intenso, bem próximas uma das outras, principalmente na metade superior, bem como na base do tubo estaminal e nos nectários. A base do tubo estaminal das flores masculinas e as pétalas das flores masculinas e femininas coraram mais intensamente.

Além do pólen, as flores de andiroba ofertam néctar aos visitantes, porém esse recurso é produzido em porções bastante reduzidas, sendo encontrado nas flores pistiladas como um exudato levemente perceptível, na base das pétalas, pelo lado interno da câmara corolínica circundando o ovário. Não foi possível coletar o néctar para avaliar a concentração de açúcares e o volume.

### 3.3.3. Agentes polinizadores e visitantes florais

Os visitantes florais foram pouco frequentes e basicamente constituídos por insetos de pequeno porte das classes Hymenoptera e Lepidóptera (Fig. 23).

Tabela 6. Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Carapa guianensis* na FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004.

Visitantes florais	Local	Categoria*	Recurso <sup>†</sup>
<b>INSECTA</b>			
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>Apidae</b>			
<i>Cephalotrigona</i> cfr. <i>femorata</i> (Smith, 1854)	Tap	O	P
<i>Plebeia</i> sp. 1	Tap	O	P
<i>Tetragona clavipes</i> (Fabricius, 1804)	Tap/Bel	O	N, P
<i>Tetragonisca angustula</i> (Lepelletier, 1811)	Tap/Bel	O	N, P
<i>Trigona fulviventris</i> (Guérin, 1848)	Tap/Bel	R	N
<i>Trigona</i> sp. 1	Tap	O	N, P
<i>Trigona</i> sp. 2	Tap	O	N, P
<i>Trigona</i> sp. 3	Tap	O	N, P
<i>Trigona williana</i> (Friese, 1900)	Tap	O	N, P
<b>Vespidae</b>			
<i>Polybia</i> sp. 1	Tap	R	P
<i>Synoeca virginea</i> (Fabricius, 1804)	Bel/Tap	R	P
<b>Sphecidae</b>			
1 espécie não identificada	Tap	R	N
<b>COLEOPTERA</b>			
<b>Chrysomelidae</b>			
2 espécies não identificadas	Bel/Tap	O	P
<b>DIPTERA</b>			
<b>Syrphidae</b>			
<i>Ornidia obesa</i> (Fabricius, 1775)	Tap	O	N, P
<b>Sarcophagidae</b>			
1 espécie não identificada	Tap	O	P
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>Riodinidae</b>			
4 espécies não identificadas	Tap	P	N, P
<b>Lycaenidae</b>			
3 espécies não identificadas	Tap	P	N, P
<b>ORTHOPTERA</b>			
<b>Blatellidae</b>			
1 espécie não identificada	Tap	O	P

Bel = Belém; Tap = Floresta Nacional do Tapajós

\*p = polinizador legítimo; o = polinizador ocasional; r = pilhador de pólen/néctar

†Recursos florais utilizados pelos visitantes/polinizadores (N = néctar; P = pólen)

Foram encontrados lepidópteros da família Riodinidae e Lycaenidae, que são borboletas de tamanho variando entre 2,5 cm e 3 cm (envergadura da asa), representadas por sete espécies distintas. Esses insetos visitavam as flores em um horário bastante específico,

entre as 5:30 h e 6:30 h da manhã, coincidindo com o período de que as flores apresentaram maior intensidade de fragrância, que deve ser um atrativo a esses visitantes. Observou-se que tanto os Riodinidae quanto os Lycaenidae visitavam flores pistiladas e estaminadas indiscriminadamente, para coleta de néctar e pólen, em visitas que duravam até três minutos. O seu comportamento foi compatível com o de polinizadores legítimos.

O outro grupo mais relevante de visitantes florais foi constituído por abelhas nativas sem ferrão, Apidae – Meliponina, visitando principalmente as flores masculinas em busca de pólen. Essas abelhas visitavam as flores entre as 5:30 h da manhã até cerca de 10:00 horas, em visitas de até 15 s de duração. Raramente as meliponinas visitavam as flores femininas, portanto sua atuação como polinizadores legítimos é questionada, apesar da compatibilidade de tamanho com as flores de *C. guianensis*. O horário de visitas coincide com o período de liberação do pólen e receptividade do estigma, mas a frequência reduzida e a falta de visitação nas flores pistiladas não as tornam polinizadores eficientes.

Outros visitantes menos frequentes foram os representantes das famílias Chrysomelidae, Sarcophagidae e Blatellidae, que fizeram visitas noturnas, na maioria das vezes para coleta de pólen, não sendo encontrados nas flores femininas. *Ormidia obesa*, *Synoeca virginea*, *Polybia* sp. e os Sphecidae visitaram as flores masculinas durante o dia para coletar néctar e pólen, mas não foram considerados polinizadores, ao contrário, as vespas foram pilhadoras de pólen. A lista de visitantes florais consta da tabela 6.

#### **3.3.4. Sistema reprodutivo**

Em nenhuma das 1.919 flores destinadas à autopolinização espontânea, bem como nas 759 flores usadas nos testes de autopolinização induzida, houve germinação do pólen na superfície do estigma, e, conseqüentemente, não houve formação de frutos. Dentre as 324 flores usadas nos testes de xenogamia em condições de laboratório (polinização cruzada *in vitro*), foram encontrados 192 pistilos com pólen germinado, correspondendo a 59,3% do total de flores manipuladas, e desse total, 52,1% (100 pistilos) exibiram crescimento do tubo polínico e fertilização dos óvulos. Como os testes de xenogamia foram realizados em laboratório, não foi possível obter o percentual de frutos formados com esse tratamento.

A taxa de polinização natural foi de 1,7%, registrando-se a formação de 49 frutos dentre as 2.812 flores destinadas a esse tratamento (tabela 7).

Tabela 7. Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de polinização controlada (manual) e polinização aberta ou natural (controle) em *Carapa guianensis*. Os dados correspondem a percentual de pólen germinado, pistilos fertilizados e frutos maduros (percentual de frutos formados e número absoluto de frutos formados em cada tratamento).

<b>Tratamento</b>	<b>Nº de flores</b>	<b>Pólen germinado</b>	<b>Pistilos fertilizados</b>	<b>Frutos maduros</b>
Autopolinização espontânea	1.919	0	0	0
Autopolinização induzida	759	0,1% (1)	0	0
Polinização cruzada*	324	59,3% (192)	30,9% (100)	na
Controle	2.812	na	na	1,7% (49)

\**in vitro*; na = não avaliado

Foi constatado que a exclusão de visitas de agentes de polinização no teste de autopolinização espontânea impediu a formação de frutos, mostrando a dependência do serviço prestado pelos polinizadores para a reprodução da espécie. Além disso, há fortes indícios de que *C. guianensis* é uma planta obrigatoriamente alógama, uma vez que ocorreu inibição da germinação do pólen em 99,9% dos pistilos autopolinizados.

### 3.4. Biologia da polinização de *Symphonia globulifera* L.f. – Clusiaceae (anani)

#### 3.4.1. Fenologia reprodutiva

Na FLONA do Tapajós, o florescimento de *S. globulifera* nos anos de 2002 a 2004 ocorreu anualmente, com dois eventos distintos, sendo o primeiro menos expressivo, registrado durante o período chuvoso, entre os meses de fevereiro e junho e o segundo, com maior intensidade e sincronismo, registrado entre os meses de julho a novembro. No ano de 2002, foram registrados três picos de florescimento nos meses de março (64,1%), junho (35,1%) e outubro (49,2%). Em 2003 e 2004, o florescimento durante o período chuvoso foi mais discreto, atingindo no máximo 9,1% em abril de 2003 e 7,7% em maio de 2004. Nesse intervalo, a floração mais expressiva foi observada em setembro de 2003, quando até 73,2% das árvores monitoradas estavam com flores (Fig. 25a).

O desenvolvimento dos frutos ocorreu entre os meses de julho de 2002 a fevereiro de 2003, com maior representatividade no mês de novembro de 2002 (63%) e entre os meses de setembro de 2003 a março de 2004, como maior percentual registrado também no mês de novembro (78,7%). Durante o florescimento no período de menor precipitação pluviométrica, era comum encontrar frutos em avançado estágio de maturação que haviam sido formados na floração do primeiro semestre (Fig. 27b). Os frutos são do tipo drupa, com estigma marcescente, medindo 2 a 4 cm de diâmetro (esféricos), de coloração verde a amarelada quando maduros, com uma a três sementes elipsóides. A maturação dos frutos ocorreu principalmente no mês de março, registrando-se até 55,8% de disseminação de frutos maduros em 2004, coincidindo com o período de maior intensidade de chuvas na região. A dispersão é zoocórica, com uma grande variedade de animais consumindo os frutos maduros ainda na copa das árvores (macacos, ave, morcegos) e após sua queda (mamíferos de pequeno a médio porte). As árvores são perenifólias, observando-se a de troca de folhas principalmente nos meses de fevereiro e julho, antecedendo as fases de floração.

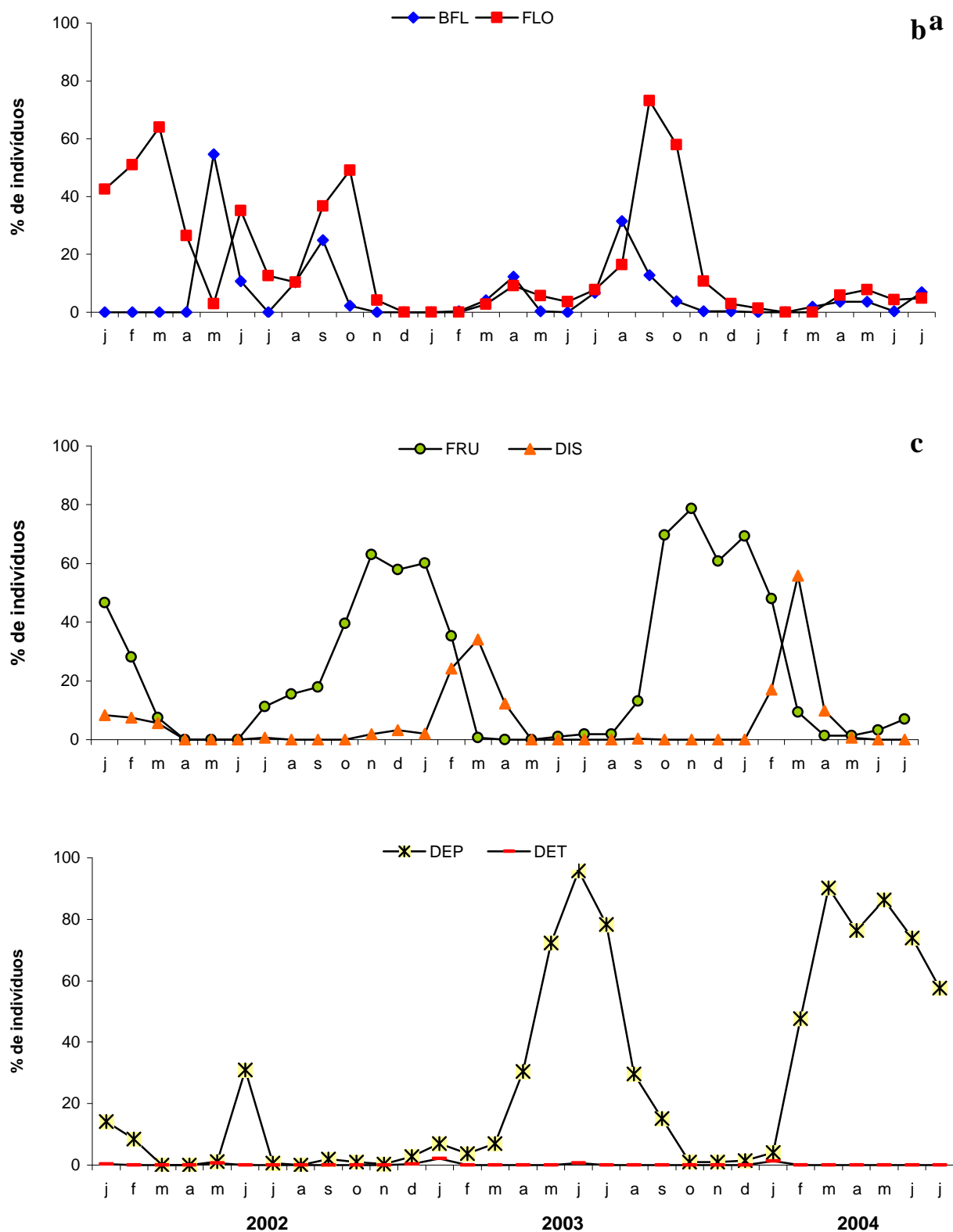


Figura 25. Fenologia de *Symphonia globulifera* durante o período de outubro de 2001 a julho de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total).



### 3.4.2. *Biologia floral*

*Symphonia globulifera* apresenta inflorescências cimosas subumbeliformes com média de 5,7 ( $\pm$  4,8; 1 – 14 flores; n = 30) flores abertas por dia, de um total de até 23 flores por inflorescência. As flores são actinomorfas, diclamídeas, hermafroditas, globosas a subglobosas, com 22,9 mm de comprimento por 35,3 mm de diâmetro; cálice dialisépalo, quincuncial, com cinco lóbulos mais largos que longos, de coloração esverdeada com bordas avermelhadas, medindo cerca de 5 mm de comprimento; corola pentâmera, dialipétala, sendo as pétalas rígidas, fortemente imbricadas, rotundas, de cor vermelho intenso a vermelho claro, às vezes com bandas esbranquiçadas, sendo a porção distal vermelho-escuro a vinho, com cerca de 10 mm de diâmetro, curvadas para o ápice formando uma câmara globosa onde o néctar é armazenado; androceu com filetes monadelfos terminando em cinco lobos triangulares de cor vermelho escuro a marrom, com 3-(4) anteras em cada, adnatas aos lobos do tubo estaminal, extrorsas, com deiscência valvar, liberando pólen envolvido em uma substância pegajosa, como um tipo de resina; gineceu com estilete e ovário inclusos no tubo estaminal, cinco lóculos e dois óvulos por lóculos, estigma seco, pentalobado, com lobos em forma de cones curvados, de cor bege claro a marfim, com um orifício apical em cada. O estilete mede cerca de 4 mm de comprimento.

As flores estão orientadas quase totalmente em uma posição vertical em relação ao eixo do ramo onde as inflorescências ficam inseridas (Fig. 26). Após a antese estar completa, as anteras e o estigma posicionam-se acima do nível da corola, e cada lobo do estigma se projeta acima e por entre as duas anteras adjacentes, de modo que as superfícies do estigma e das anteras fiquem no mesmo nível. Há um nectário bem desenvolvido circundando a base do tubo estaminal.

As flores são extremamente vistosas à distância, devido ao vermelho vivo das pétalas, e sua morfologia lembra o formato de uma coroa. Não foi detectado nenhum aroma perceptível ao olfato humano nas flores abertas, portanto não foi aplicado o teste olfativo. Na presença do vermelho neutro, apenas as anteras ficaram pigmentadas de cor-de-vinho.

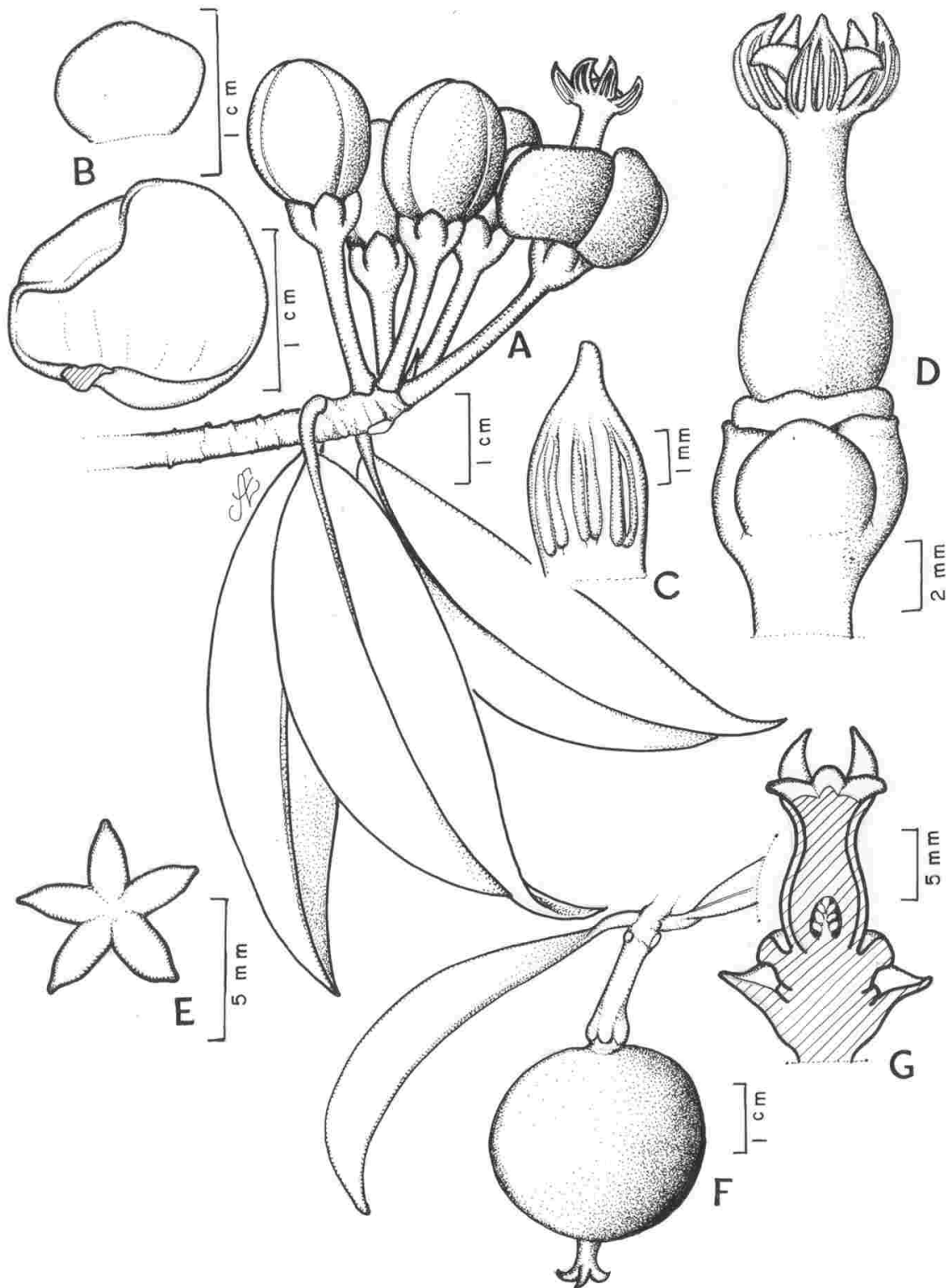


Figura 26. Representação esquemática das características florais de *Symphonia globulifera*: a) Ramo fértil; b) Pétalas; c) Antera; d) Flor sem a corola; e) Vista superior do estigma; f) Fruto; g) Corte longitudinal da flor. (ilustrador: A. E. Rocha)

A antese é noturna, ocorrendo entre 0:00 h e 4:00 h. O néctar é produzido copiosamente, podendo atingir 25,7  $\mu\text{l/hora}$ , com três picos distintos ao longo do dia (Fig. 27). Quando não visitadas para coleta de néctar, este recurso transborda das flores, gotejando como chuva ao balançar os ramos. O grau brix variou entre 9,1% até 10,8%. Apesar da existência de pólen e resina, o atrativo primário aos visitantes é o néctar, salvo no caso das visitas de abelhas pilhadoras de pólen. (Fig. 28).

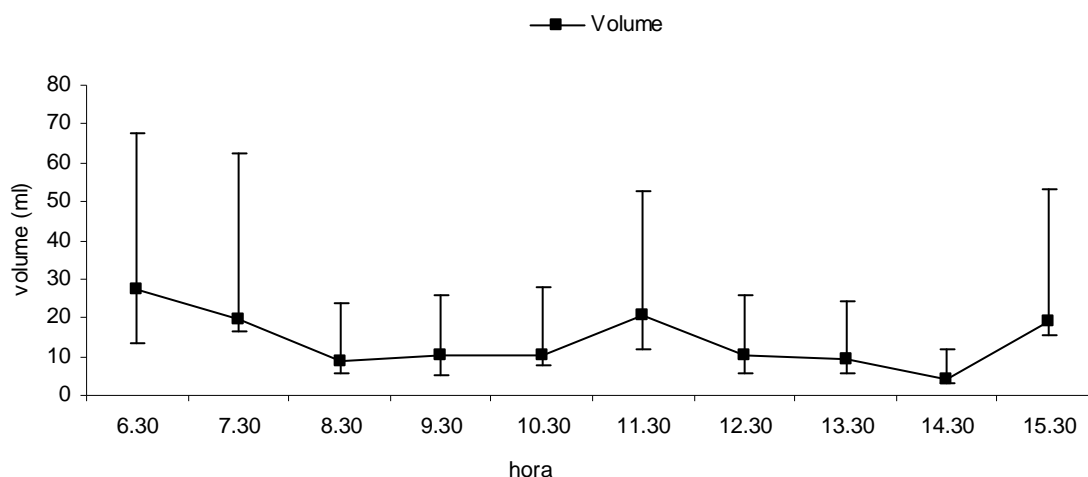


Figura 27. Variação da produção do néctar das flores de *Symphonia globulifera* (volume + DP) no período das 6:30h às 15:30h, na FLONA do Tapajós.

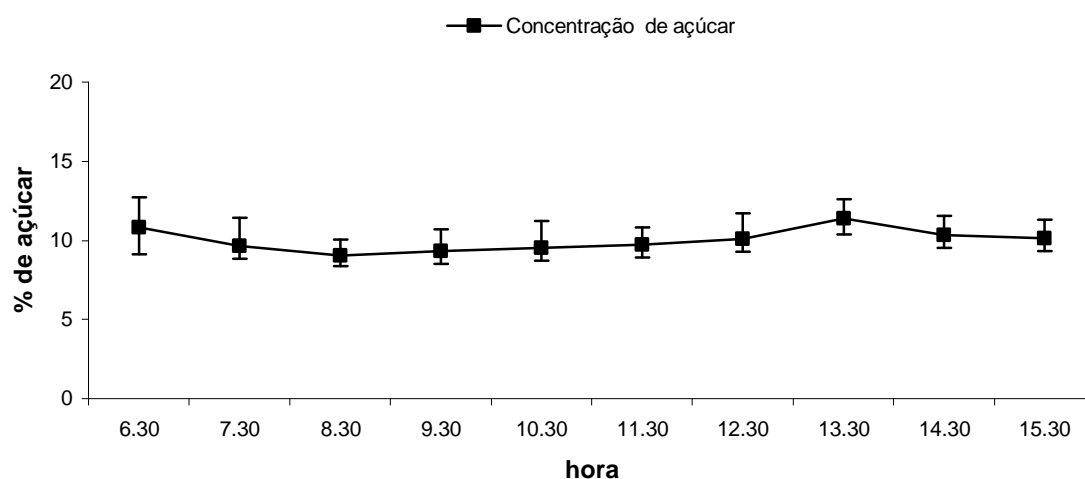


Figura 28. Variação da concentração de açúcares (grau brix + DP) do néctar das flores de *Symphonia globulifera* (%) no período das 6:30h às 15:30h, na FLONA do Tapajós.

A deiscência das anteras ocorreu a partir das 6:00 h até cerca de 7:00 h. Uma vez que o pólen está envolto numa substância pegajosa, não há meios de ocorrer a transferência e deposição de pólen nos lobos estigmáticos pelo vento ou gravidade, seja entre flores distintas ou na mesma flor. É obrigatória a existência de um vetor biótico para promover o fluxo de pólen.

As flores continuam íntegras durante aproximadamente um dia, entrando em senescência 24 horas após a antese, iniciada com o desprendimento das pétalas e conseqüente abscisão da corola, permanecendo o gineceu e androceu desprotegidos por vários dias (até duas semanas), desidratando gradativamente e caindo na ausência de fecundação.

A viabilidade do pólen é bastante elevada, atingindo até 100% entre as 8:00 h e 10:00 h, iniciando desde a antese e prolongando-se até o dia posterior, quando apresenta uma discreta redução, ficando em 94%. Os grão de pólen são envoltos por substância viscosa, evidente nas fotomicrografias em Microscópio Eletrônico de Varredura. Os grãos são relativamente grandes (cerca de 44,3  $\mu\text{m}$ ), esferoidais, isopolar-radiosimétricos, estefanoporados (5-6 porados), com exina tectada. Devido à apresentação do pólen envolto na substância pegajosa, não foi possível fazer a contagem para estimar sua quantidade por flor, e, conseqüentemente, obter a razão pólen/óvulo. A receptividade do estigma concentra-se no ápice dos lobos, mais especificamente nos poros, ocorrendo desde a antese até o dia seguinte.

### 3.4.3. *Agentes polinizadores e visitantes florais*

Os visitantes observados foram aves de pequeno porte pertencentes a seis famílias, predominando os da classe Passeriformes. Na FLONA do Tapajós houve uma riqueza de 21 espécies de aves (Tabela 8), sendo as mais freqüentes *Cyanerpes caeruleus* (saí-de-perna-amarela), *Cyanerpes cyaneus* (saíra-beija-flor), *Dacnis cayana* (saí-azul), *Chlorophanes spiza* (saí-verde), *Hemithraupis guira* (saíra-de-papo-preto), *Lamprospiza melanoleuca* (pipira-de-bico-vermelho), *Melanerpes cruentatus* (benedito-da-testa-vermelha), *Psarocolius viridis* (japu-verde), *Tachyphonus cristatus* (tiê-galo), *Tangara punctata* (saíra-negra) e *Tangara velia* (saíra-diamante) todos considerados polinizadores legítimos de *S. globulifera*. Os beija-flores *Anthracothorax nigricollis* (beija-flor-de-veste-preta), *Florisuga melivora* (beija-flor-azul-de-rabo-branco), *Heliothryx auritus* (beija-flor-de-bochecha-azul), *Hylocharis sapphirina* (beija-flor-safira), *Thalurania furcata* (beija-flor-tesoura-verde) e *Threnetes leucurus* (balança-rabo-de-garganta-preta) também foram classificados como polinizadores, embora pareçam ser menos eficientes que os passeriformes. As espécies *Pyrrura picta* (tiriba-de-testa-aul), *Aratinga*

*leucophthalma* (periquitão-maracanã), *Brotogeris chrysoptera* (periquito-de-asa-dourada), *Celeus grammicus* (picapauzinho-chocolate) e *Pteroglossus* sp. (araçari), foram classificados como polinizadores ocasionais. Os psitacídeos foram menos freqüentes que todos os demais, porém seu comportamento na coleta de néctar acarretava a deposição de pólen no bico e na fronte, tornando-os aptos a atuarem como polinizadores. Os pica-paus, por sua vez, foram bastante habituais, mas considerados pouco eficientes devido ao seu tamanho avantajado em relação às flores, apesar de realizarem visitas de longa duração, como no caso de *Celeus grammicus*, que passavam até 30 minutos numa mesma árvore, visitando cerca de 50 flores, recebendo pólen na porção mediana a distal do bico. O pica-pau *Melanerpes cruentatus* foi outro visitante assíduo, realizando visitas de média duração (até 10 minutos), e seu tamanho foi mais compatível com a flor do anani do que o tamanho de *C. grammicus*.

Os beija-flores foram visitantes assíduos, realizando visitas bastante rápidas, de 3 a 4 s para cada flor, visitando entre cinco e seis flores de cada inflorescência por vez, exibindo comportamento territorialista entre indivíduos da mesma espécie ou de espécies distintas, demonstrado através de interações agonísticas com perseguições e contato corporal violento. Cada conjunto de visitas durava entre 5 a 20 minutos. Durante as coletas, essas aves aproximavam-se das flores pairando no ar ao inserirem o bico entre o tubo estaminal e as pétalas, até alcançarem o nectário. O contato entre o bico dos beija-flores e as anteras ocorria freqüentemente. Observou-se que as flores visitadas pelos beija-flores foram, preferencialmente, as que estavam localizadas mais expostas na copa da árvore, recebendo mais raios solares.

As visitas dos passeriformes iniciavam por volta das 5:30 h e geralmente ocorriam em grupos de até 12 aves de três a quatro espécies diferentes, quase sempre representados por casais. Esses passarinhos pousavam nos galhos mais próximos das inflorescências, usando-os como poleiro para se aproximarem das flores, inserindo o bico por entre o tubo estaminal e as pétalas para coletar néctar e com esse movimento recebiam uma amostra de pólen na cabeça e/ou fronte e na parte distal do bico. As visitas duravam entre 5 e 15 minutos, sendo que para cada flor o período de visita durava de 1 a 2 minutos. Cada ave visitava cerca de 20 a 30 flores no total, percorrendo o maior número possível de flores abertas numa inflorescência e depois passando para outras, onde repetia o mesmo comportamento. Após um conjunto de visitas, as aves se afastavam da copa de *S. globulifera* até uma nova assembléia chegar nas inflorescências. Os intervalos entre as visitas desses bandos duravam entre 20 a 40 minutos. Observou-se que durante as visitas os passeriformes vocalizavam bastante (Fig. 29).



Figura 29. *Symphonia globulifera*: a) Inflorescências; b) Flor e fruto; c – h) Polinizadores; (*Cyanerpes caeruleus*, *Tachyphonus cristatus*, *Celeus grammicus*, *Chlorophanes spiza*, *Lamprospiza melanoleuca*, *Thalurania furcata*) (continua...)

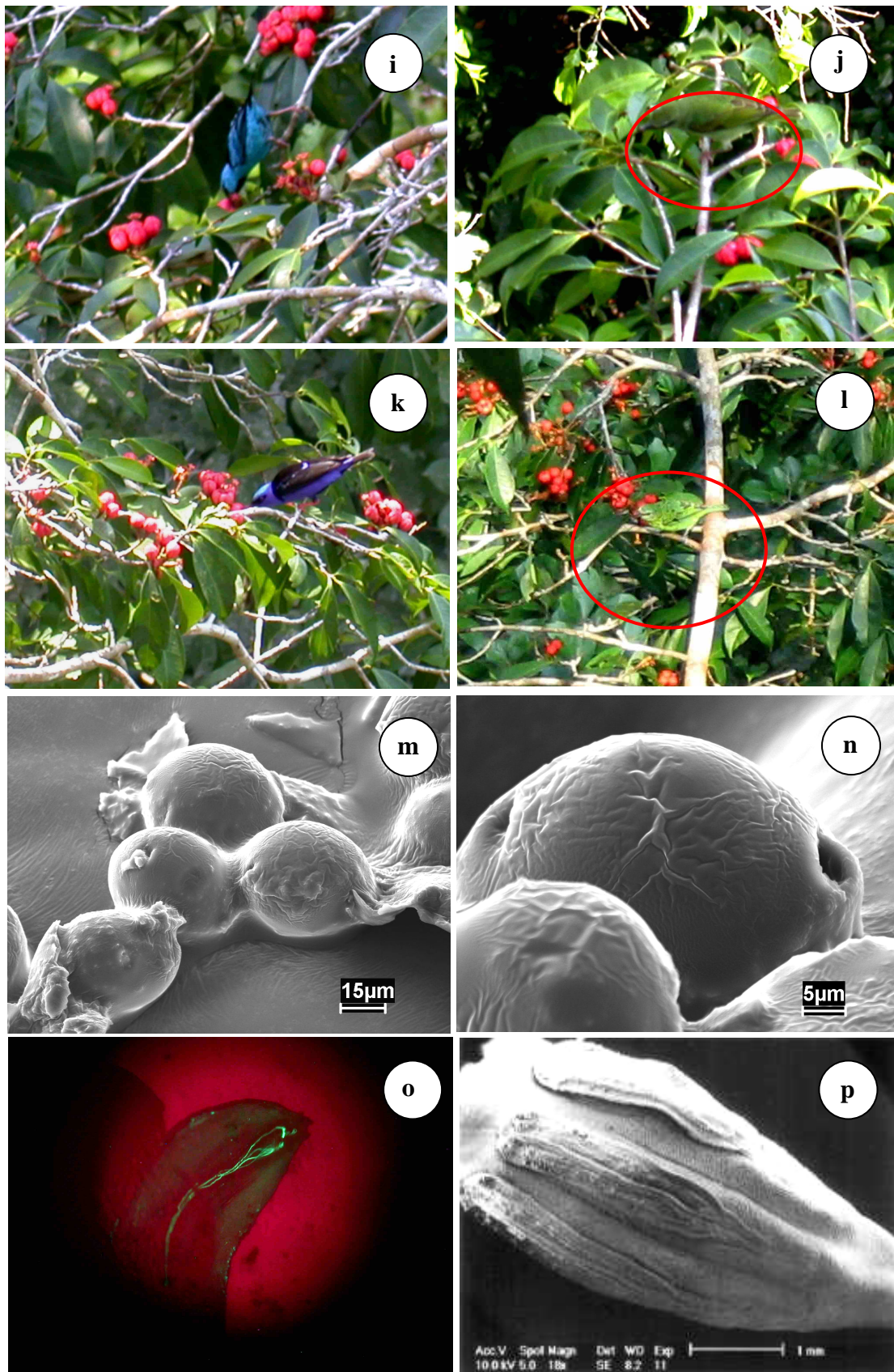


Figura 29. j – l) Polinizadores, *Thalurania furcata*, *Dacnis cayana* ♂, *Dacnis cayana* ♀, *Cyanerpes cyaneus*, *Tangara punctata*

Foram observadas visitas de insetos das ordens Hymenoptera e Lepidoptera nas flores abertas. As abelhas coletavam néctar ou pólen, quase sempre perfurando a corola para ter acesso ao néctar. As borboletas muitas vezes utilizavam os orifícios abertos pelas abelhas ou coletavam o néctar que gotejava das flores. Nenhum foi considerado polinizador, uma vez que suas visitas foram claramente ilegítimas.

Em Belém, as espécies mais frequentes foram *Ramphocelus carbo carbo* (bico-de-prata) e *Thraupis episcopus episcopus* (saí-guaçu-azul), seguidos por *Thalurania furcata* e *Florisuga mellivora*. Os passeriformes visitavam as flores pela manhã e pela tarde, pousando nos ramos próximos às flores para coletar o néctar. Os beija-flores foram mais frequentes no período da manhã, comportando-se de maneira característica para coletar néctar, pairando no ar e inserindo o longo bico no exíguo espaço entre as pétalas e o tubo estaminal, em visitas rápidas (2 a 4 segundos). Não se observou superposição de visitas intra ou interespecificamente.

Tabela 8. Visitantes florais e agentes polinizadores coletados em *Symphonia globulifera* na FLONA do Tapajós e Belém, no Estado do Pará, nos anos de 2002 a 2004.

Visitantes florais	Local	Categoria*	Recurso <sup>+</sup>
<b>AVES</b>			
<b>APODIFORMES</b>			
<b>Trochilidae</b>			
<i>Anthracothorax nigricollis</i> (Vieillot, 1817)	Tap	P	N
<i>Florisuga mellivora</i> (Linnaeus, 1758)	Bel/Tap	P	N
<i>Heliothryx auritus</i> (Gmelin, 1788)	Tap	P	N
<i>Hylocharis sapphirina</i> (Gmelin, 1788)	Tap	P	N
<i>Thalurania furcata</i> (Gmelin, 1788)	Bel/Tap	P	N
<i>Threnetes leucurus</i> (Linnaeus, 1766)	Tap	P	N
<b>PASSERIFORMES</b>			
<b>Thraupidae</b>			
<i>Chlorophanes spiza</i> (Linnaeus, 1758)	Tap	P	N
<i>Cyanerpes caeruleus</i> (Linnaeus, 1758)	Tap	P	N
<i>Cyanerpes cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	Tap	P	N
<i>Dacnis cayana</i> (Linnaeus, 1766)	Tap	P	N
<i>Hemithraupis guira</i> (Linnaeus, 1766)	Tap	P	N
<i>Lamprospiza melanoleuca</i> (Vieillot, 1817)	Tap	P	N
<i>Ramphocelus carbo carbo</i> (Pallas, 1674)	Bel	P	N
<i>Tachyphonus cristatus</i> (Linnaeus, 1766)	Tap	P	N
<i>Tangara punctata</i> (Linnaeus, 1766)	Tap	P	N
<i>Tangara velia</i> (Linnaeus, 1758)	Tap	P	N
<i>Thraupis episcopus episcopus</i> (Linnaeus, 1766)	Bel	P	N
<b>Icteridae</b>			
<i>Psarocolius viridis</i> (Statius Muller, 1776)	Tap	O	N
<b>PICIFORMES</b>			
<b>Picidae</b>			
<i>Ceuleus grammicus</i> (Natterer & Malherbe, 1845)	Tap	O	N



<i>Melanerpes cruentatus</i> (Boddaert, 1783)	Tap	O	N
<b>Ramphastidae</b>			
<i>Pteroglossus</i> sp.	Tap	O	N
<b>PSITTACIFORMES</b>			
<b>Psittacidae</b>			
<i>Aratinga leucophthalma</i> (Statius Muller, 1776)	Tap	O	N
<i>Brotogeris chrysoptera</i> (Linnaeus, 1766)	Tap	O	N
<i>Pyrrhura picta</i> (Statius Muller, 1776)	Tap	O	N
<b>INSECTA</b>			
<b>LEPIDOPTERA</b>			
<b>Papilionidae</b>			
<i>Heraclides chiansiades</i> (Westwood, 1872)	Tap	R	N
<b>Pieridae</b>			
<i>Phoebis trite</i> (Cramer, 1777)	Tap	R	N
<b>Nymphalidae</b>			
<i>Hamadryas arinome</i> (Lucas, 1853)	Tap	R	N
<i>Philaetria dido</i> (Linnaeus, 1763)	Tap	R	N
<b>HYMENOPTERA</b>			
<b>Apidae</b>			
<i>Trigona truculenta</i> (Almeida, 1984)	Tap	R	N
<i>Trigona williana</i> (Friese, 1900),	Tap	R	P, N

Bel = Belém; Tap = Floresta Nacional do Tapajós

\* p = polinizador legítimo; o = polinizador ocasional; r = pilhador de pólen/néctar

† Recursos florais utilizados pelos visitantes/polinizadores (N = néctar; P = pólen)

Quanto ao sistema reprodutivo, apesar de não terem sido feitos testes de campo com polinização controlada nesse estudo, Bittrich & Amaral (1996) sugeriram que a espécie possui autocompatibilidade facultativa, uma vez que dentre 118 autopolinizações realizadas, houve a formação de 28 frutos. Entretanto, estudos realizados por Degen *et al.* (2004) na Guiana Francesa, mencionam uma elevada taxa de cruzamento multiloco ( $t_m = 0,920$ ), indicando que a espécie é preferencialmente alógama, apesar da existência de uma parcela significativa de endogamia biparental ( $t_m - t_s = 0,156$ ), que os autores interpretaram como resultado de uma dispersão de pólen limitada na área de estudo.

### 3.5. Biologia da polinização de *Bagassa guianensis* Aubl. – Moraceae (tatajuba)

#### 3.5.1. Fenologia reprodutiva

*Bagassa guianensis* tem um padrão anual de florescimento anual, entretanto a percepção da ocorrência de flores abertas nas inflorescências pistiladas é praticamente impossível de ser feita a partir de observações visuais com binóculo, pois a estrutura da inflorescência em fase não fértil (quando existem apenas “botões florais”) pouco difere da sua fase fértil, verificada quando ocorre a emissão de estigmas. Para se ter certeza da fase de floração nas plantas femininas, foi necessário coletar inflorescências e examiná-las de perto para verificar a presença de estigmas. Nas plantas masculinas não havia esse problema, uma vez que as inflorescências em forma de espiga denotavam claramente a ocorrência de florescimento. Observou-se um sincronismo no florescimento de plantas pistiladas e estaminadas, sendo que o período de ocorrência dessa fenofase foi mais longo para as plantas estaminadas (junho a dezembro, com algumas plantas florescendo entre fevereiro e abril), do que o registrado para as plantas femininas (julho a novembro, com maior intensidade no mês de agosto), conforme observado na figura 30a e 30b.

A dificuldade de identificar a fase de florescimento nas árvores femininas torna-se patente quando verificamos que a frutificação foi registrada em até 100% das árvores monitoradas no mês de novembro de 2002 e 91,2% no mês de setembro de 2003, enquanto que se registrou apenas 39% de árvores com flores em setembro de 2002 e 17,8% em agosto de 2003, períodos que deveriam estar com percentuais equivalente de indivíduos com flores (Fig. 31a).

A fase de frutificação estendeu-se de maio de 2002 a fevereiro de 2003 e de dezembro de 2003 a fevereiro de 2004. O ponto máximo de disseminação de frutos ocorreu nos meses de janeiro de 2002 (72,7%), janeiro de 2003 (67,2%) e janeiro de 2004 (83,3%), na época de maior precipitação pluviométrica na região do Baixo Amazonas (Fig. 31b).

Foi observada a ocorrência de caducifolia total em até 43,7% simultaneamente nas árvores femininas e em 24,2% das árvores masculinas, no mês de julho, precedendo o início da floração (Fig. 31c).

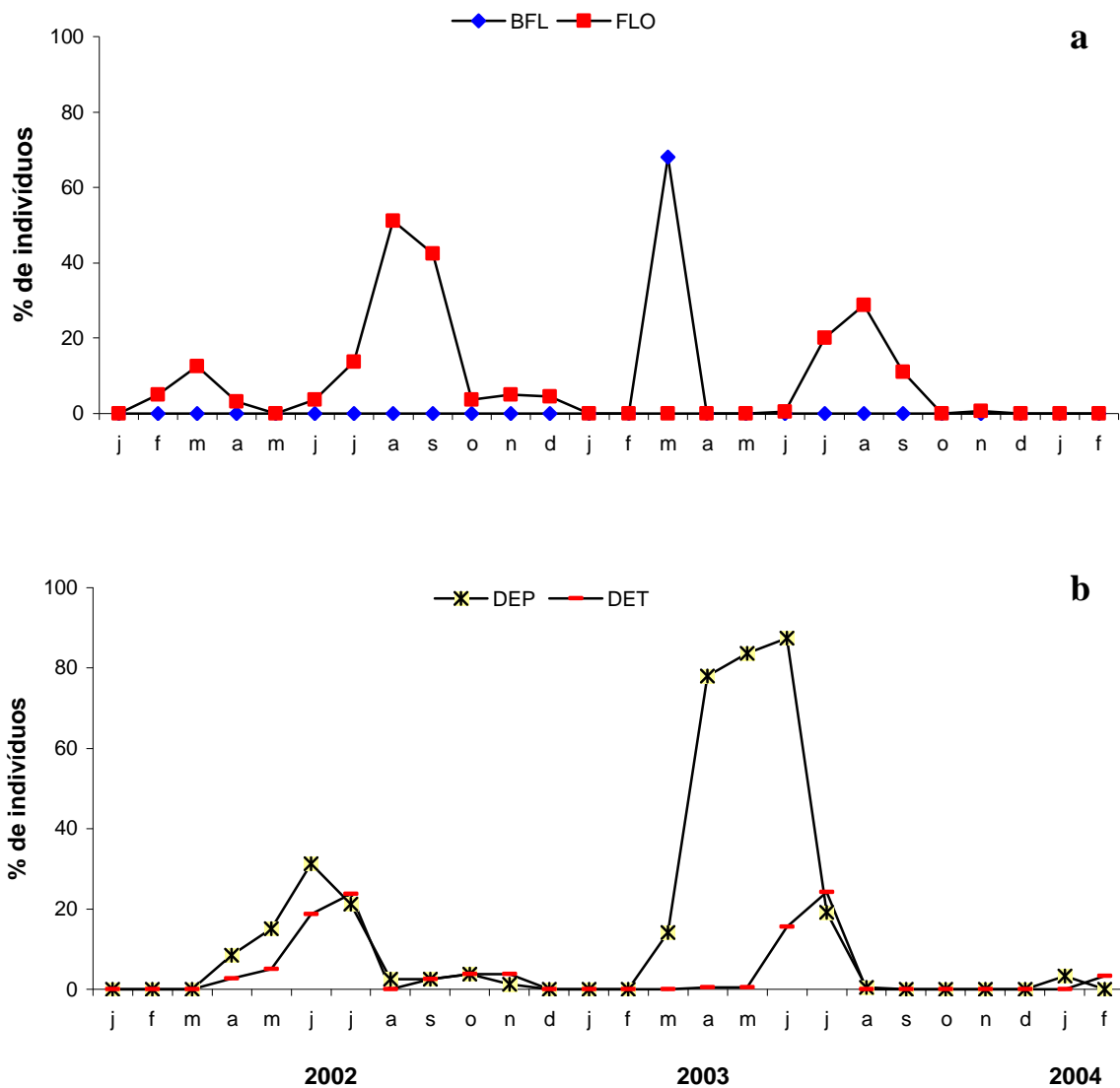


Figura 30. Fenologia de árvores masculinas de *Bagassa guianensis* durante o período de janeiro de 2002 a fevereiro de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total).

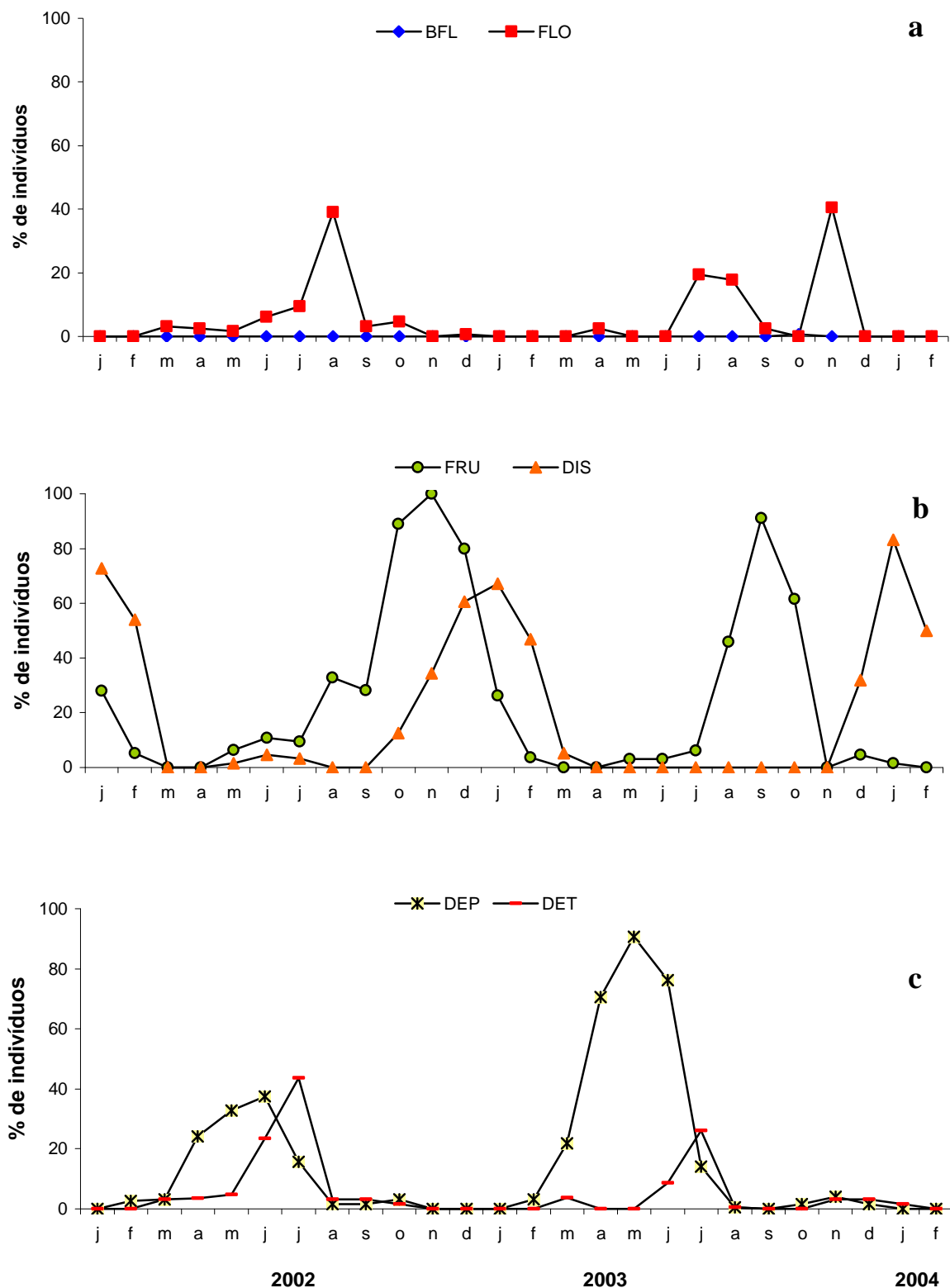


Figura 31. Fenologia de árvores femininas de *Bagassa guianensis* durante o período de janeiro de 2002 a fevereiro de 2004, na Floresta Nacional do Tapajós: a) Floração (BFL = botão floral, FLO = flor); b) Frutificação (FRU = fruto, DIS = dispersão); c) Mudança foliar (DEP = desfolha parcial, DET = desfolha total).

### 3.5.2. *Biologia floral*

*Bagassa guianensis* é uma planta dióica. As árvores femininas têm inflorescências pedunculadas globosas, do tipo capítulo, medindo entre 1 a 2,5 cm de diâmetro, reunindo centenas de flores contíguas com perianto tepalóide carnosos tetralobado e pubérulo, de cor verde, ovário monocarpelar, com um único óvulo, estigma filiforme bipartido e pubérulo a tomentoso, medindo entre 1 a 1,5 mm, sendo um lóbulo mais curto que o outro. As inflorescências femininas são formadas por um conjunto de flores adnatas com um eixo central carnosos, sendo reconhecidas como flores pela emissão do estigma (Fig. 32). Que ocorre praticamente simultaneamente numa inflorescência e em até 10 dias numa árvore. As inflorescências permanecem com flores em “antese” (estágio onde as flores ficam com estigmas expostos) permanecem nesse estágio por até duas semanas. O estigma é seco, hialino e filiforme, conferindo uma aparência pubescente ao capítulo, observando-se o escurecimento dos estigmas ao final do ciclo, seguido de sua abscisão. A fase de maturação do fruto é denotada pelo intumescimento do perianto sepalóide, que confere um formato irregular à superfície do capítulo, que nessa fase está se transformando em uma infrutescência.

As árvores masculinas apresentam inflorescências do tipo espiga medindo entre 3,5 a 12 cm de comprimento, com centenas de flores estaminadas perfiladas com perianto tepalóide membranoso tetrapartido ou tetralobado, pubérulo, com dois estames livres e exsertos, anteras basifixas, e um pistilóide. A coloração predominante é verde, mas as anteras que à princípio são rosadas mudam para marrom quando entram em senescência, alterando a cor das inflorescências para um tom entre o verde e o marrom. As anteras abrem quase todas ao mesmo tempo, liberando o pólen seco e pulverulento durante vários dias. A duração de uma inflorescência pistilada é longa, de até três semanas, não sendo registrada a abscisão das anteras e sim da inflorescência como um todo, ficando depositadas no solo, sob a copa das árvores por um período muito longo, sendo possível encontrar inflorescências secas sob o folhiço da floresta, provenientes do florescimento do ano anterior. Tanto as inflorescências femininas quanto as masculinas estão posicionadas nas axilas foliares, sendo opostas, solitárias ou em dupla (Fig. 33).

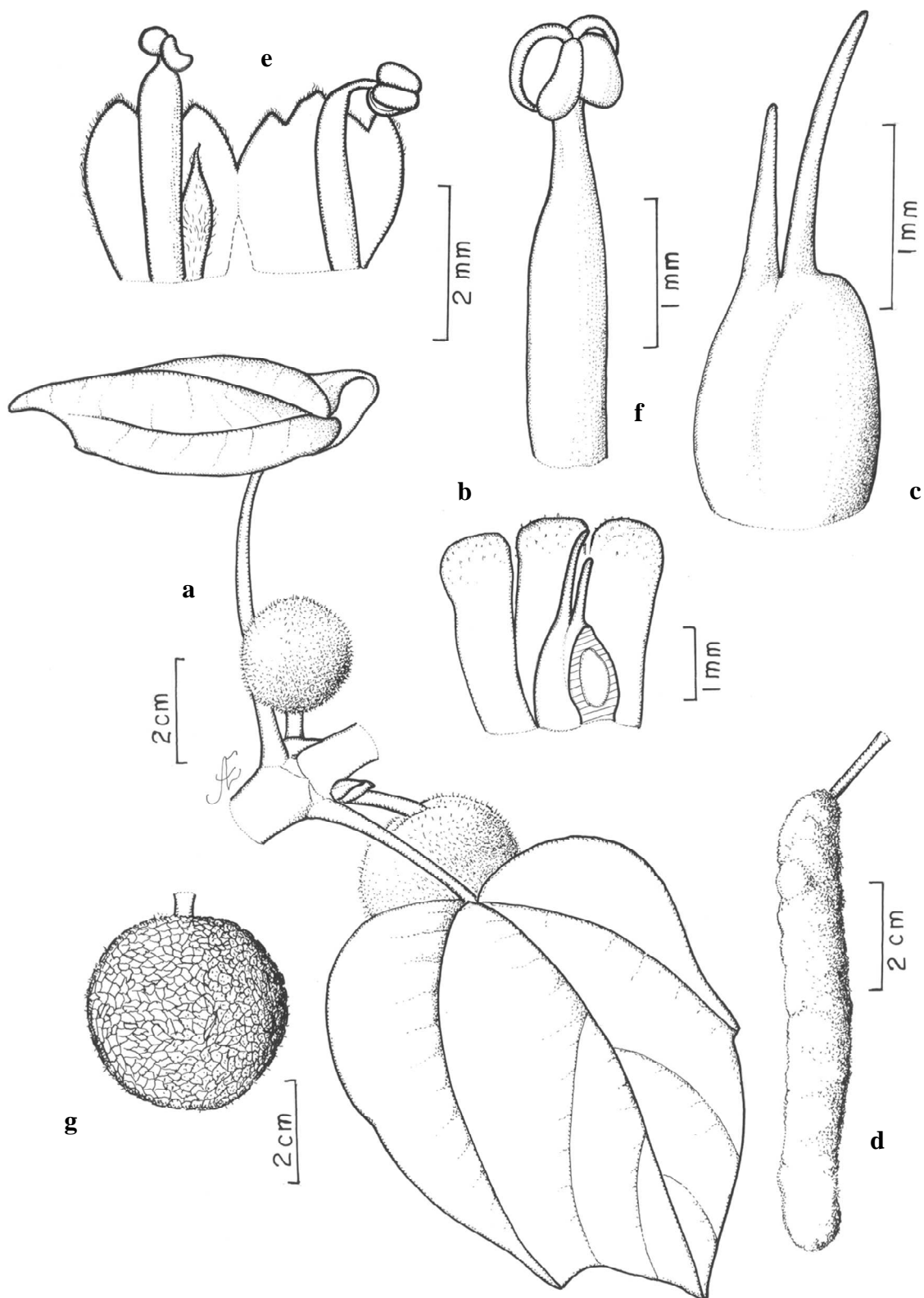


Figura 32. Representação esquemática das características florais de *Bagassa guianensis*. a) Inflorescência pistilada e folha; b) Flor pistilada aberta e corte longitudinal do ovário; c) Pistilo; d) Inflorescência estaminada; e) Flor estaminada aberta com estames e pistilóide; f) Estame; g) Fruto. (ilustrador: A. E. Rocha)

As observações ao nível da copa foram feitas principalmente nas árvores femininas, em função da realização dos testes sobre o sistema reprodutivo e eventos associados à polinização. Assim, observou-se que na fase de plena antese das flores femininas, um suave odor bastante agradável é liberado nas primeiras horas da manhã, entre às 5:30 e 7:30 horas. A receptividade dos estigmas tem também longa duração, uma vez que os testes com Peroxtesto KO revelaram a presença atividade enzimática em inflorescências com diferentes períodos de tempo decorridos desde a emissão dos estigmas, sugerindo que o tempo prolongado de exposição dos estigmas é compatível com a sua funcionalidade.

As inflorescências estaminadas oferecem pólen em abundância aos visitantes florais. Por outro lado, não foi encontrado nenhum recurso primário ofertado nas inflorescências pistiladas. Os grãos de pólen são muito pequenos (cerca de 5 x 7  $\mu\text{m}$ ), diporados, oblato-esferoidais, com sexina granulada.

### **3.5.3. Agentes polinizadores e visitantes florais**

Foi observado que os únicos visitantes nas flores de *Bagassa guianensis* foram diminutos insetos pertencentes à família Thripidae, conhecidos popularmente como tripes ou lacerdinhas. Esses insetos medem cerca de 2 a 3 mm de comprimento e são facilmente transportados pelo vento.

Sua presença nas inflorescências pistiladas foi registrada em diversas ocasiões ao longo do dia, sempre em grandes aglomerados que eram trazidos por lufadas de vento através do dossel da FLONA do Tapajós, permanecendo nas inflorescências em grupos de até cinco indivíduos por cerca de 5 minutos em média. O horário de visita dos tripes foi notado, na maioria das vezes, entre as 8:00 e 11:00 horas da manhã. A presença desses insetos não foi observada todos os dias, mas considerando-se o longo tempo de disponibilidade de flores abertas com estigma receptivo, sua atuação como polinizadores coadjuvantes, associados ao vento, é considerada relevante para o sucesso reprodutivo de *B. guianensis*. Os mesmos insetos foram também coletados nas inflorescências masculinas, reforçando a hipótese de sua importância como co-polinizadores.

A constância dos tripes nas inflorescências indica que esses insetos são atraídos pelas flores, provavelmente devido ao aroma emitido pelas mesmas. Nas inflorescências masculinas, esses agentes podem coletar pólen como recompensa floral, mas nas inflorescências femininas, aparentemente não há recompensa aos visitantes (pólen ou néctar), portanto acredita-se que sua atração a essas inflorescências pode ocorrer “por engano”

(*mistake-pollination*), devido ao aroma exalado ser o mesmo que nas inflorescências masculinas. Esse equívoco acaba por favorecer a polinização de *B. guianensis*.

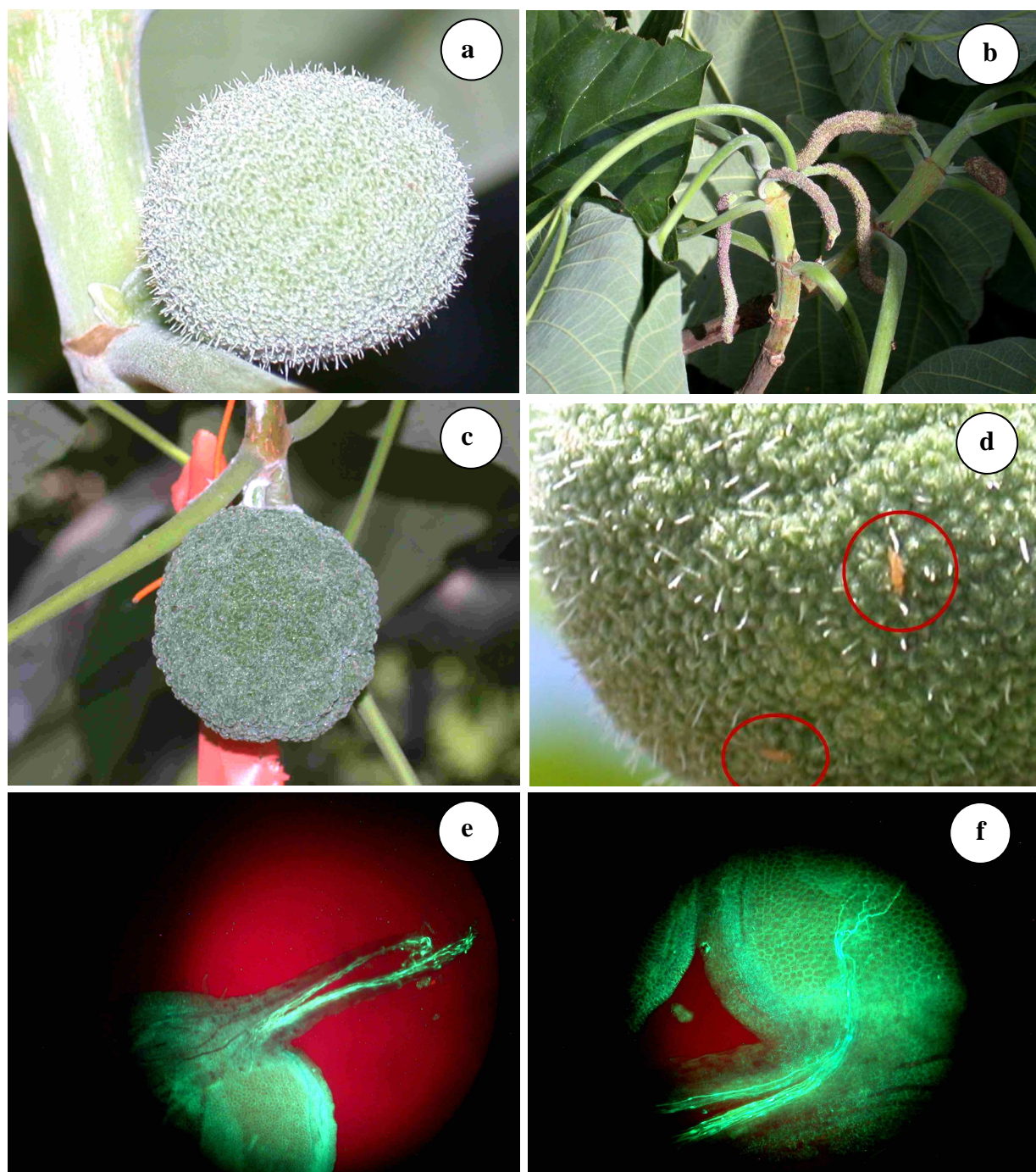


Figura 33. Características florais de *Bagassa guianensis*: a) Inflorescência feminina; b) Inflorescências masculinas; c) Fruto; d) Inflorescência feminina visitada por Thysanoptera; e – f) Pistilo sob fluorescência com tubos polínicos percorrendo o estilete e penetrando no óvulo.



### 3.5.4. Investigação sobre o sistema de polinização por anemofilia em *Bagassa guianensis*

A ocorrência de transporte de pólen mediado pelo vento na área de estudo, medido através da instalação de armadilhas para captura de pólen do tipo *Megastigmata* mostraram forte evidências de anemofilia.

Esse experimento foi feito no auge do período de florescimento da espécie, nos meses de julho e agosto de 2004. Os resultados confirmaram que o pólen da tatajuba estava sendo disperso pelo vento e chegava até as inflorescências pistiladas, uma vez que as armadilhas instaladas ao nível da copa de árvores femininas apresentaram pólen aderido em sua superfície. As análises em laboratório revelaram a presença de diversos tipos polínicos sendo transportados pelo vento na FLONA do Tapajós, e o pólen de *Bagassa guianensis* foi identificado em 238 das 574 amostras analisadas conforme consta da figura 34.

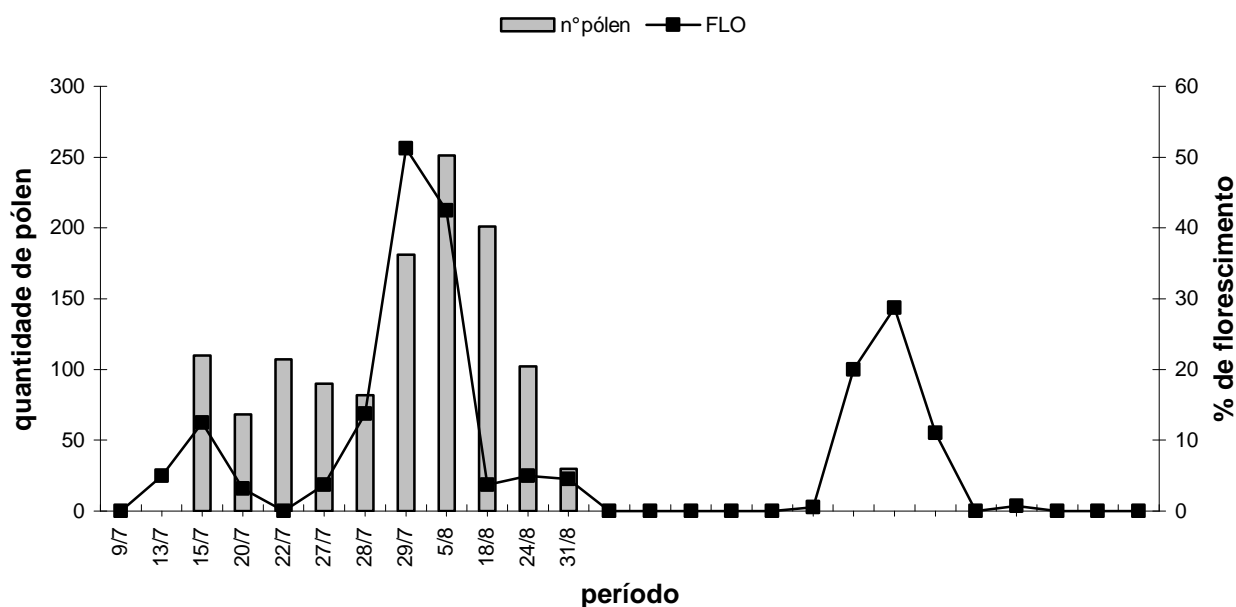


Figura 34. Quantidade de grãos de pólen capturados com a armadilha *Megastigmata* em árvores femininas de *Bagassa guianensis* no período de julho e setembro de 2004 (colunas) e percentual de árvores masculinas em fase de floração no período de janeiro de 2002 a fevereiro de 2004 (linhas), na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará.

Foram encontrados entre 30 e 251 grãos de pólen aderidos às palhetas usadas na armadilha *Megastigmata* nos 12 dias em que o experimento foi realizado, com uma média de 19,8 ( $\pm$  12,2) grãos por amostra. Dessa maneira, verifica-se claramente que o pólen da tatajuba é transportado pelo vento e, 40,7% do pólen encontrado nas armadilhas instaladas sob a copa de árvores femininas é pólen conspécífico.

Além do experimento de captura de pólen, os resultados da exclusão de pólen em inflorescências femininas com três tipos distintos de material (sacos de tecido, papel impermeável e polietileno perfurado), comparado a um grupo de inflorescências marcadas como controle da polinização natural (aberta), mostraram que a taxa de polinização aberta é bastante elevada, uma vez que das 58 inflorescências etiquetadas como controle do experimento, 63,8% resultaram em infrutescências maduras. Com relação às inflorescências isoladas, registrou-se a formação de apenas uma infrutescência (3,3%) dentre as 30 que foram protegidas com sacos de pano, e o mesmo foi registrado para aquelas isoladas com sacos de acetato perfurado. Nas 30 inflorescências protegidas com sacos de papel impermeável não houve formação de infrutescências (Tabela 9).

Tabela 9. Percentagem (%) de frutificação através de tratamentos de isolamento de inflorescências de *Bagassa guianensis* com três tipos distintos de material (sacos de tecido fino do tipo “voal”, sacos de papel impermeável e sacos de polietileno perfurado) na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará, em 2004, expresso em quantidade de infrutescências formadas e percentual de frutificação.

<b>Tratamento</b>	<b>n° inflorescências</b>	<b>n° infrutescências</b>	<b>% frutificação</b>
Pano	30	1	3,3
Papel	30	0	0
Acetato	30	1	3,3
Controle	58	37	63,8

Dessa maneira, observa-se claramente que a barreira imposta pelo material impermeável (sacos de papel), impediu completamente a entrada de pólen e, conseqüentemente, a formação de frutos. Por outro lado, os sacos de pano impediam a entrada dos agentes bióticos (tripes), mas não impediram a entrada do pólen, e os sacos de polietileno perfurados não impediam nem a entrada dos insetos, nem de pólen trazido pelo vento, mas ambos resultaram no mesmo percentual de formação de frutos.

Com base nesses resultados, podemos inferir que *Bagassa guianensis* comportou-se como uma planta preferencialmente anemófila (Faegri & van der Pijl, 1979), com uma reduzida participação de agentes bióticos, através dos insetos da ordem Thysanoptera, família Thripidae, uma vez que estes insetos foram encontrados tanto nas inflorescências femininas quanto nas masculinas, mas sua participação na transferência eficiente de pólen ainda é questionada.

## 4. Discussão

### 4.1. Fenologia:

Padrões fenológicos reprodutivos de espécies tropicais arbóreas são definidos pela época de ocorrência, duração e frequência do florescimento (Gentry, 1974; Newstrom *et al.*, 1994a, 1994b; Bawa *et al.*, 2003). O sistema de classificação de Gentry (1974), descreve cinco padrões de florescimento e os associa aos sistemas de polinização. Newstrom *et al.* (1994a; 1994b) propuseram uma nova classificação de padrões fenológicos baseados na frequência de ocorrência, duração, amplitude, período de ocorrência, sincronia e regularidade dos episódios, que vem sendo adotada mais recentemente. Os padrões propostos por esses autores são baseados em uma escala de tempo anual, como segue: a) *Contínuo* (florescimento interrompido por intervalos curtos e escassos); b) *Sub-anual* (florescimento em ciclos múltiplos e irregulares na maioria dos anos); c) *Anual* (florescimento concentrado em um único ciclo principal no ano); *Supra-anual* (florescimento em ciclos multianuais). Essa classificação foi usada no estudo de Sakai *et al.* (1999) para espécies arbóreas da Malásia.

A vasta literatura sobre a fenologia reprodutiva de plantas tropicais tem abordado principalmente a época de ocorrência associada à sazonalidade do florescimento em nível de comunidades (Frankie *et al.*, 1974; Opler *et al.*, 1980; Newstrom *et al.*, 1994a; 1994b), mas alguns estudos vincularam a fenologia de florescimento a diferentes grupos de polinizadores (Dulmen, 2001).

Nesse estudo, foi observado que três das espécies (*Jacaranda copaia*, *Carapa guianensis* e *Bagassa guianensis*) apresentaram um padrão de florescimento anual (Newstrom *et al.*, 1994a; 1994b), enquanto *Dipteryx odorata* e *Symphonia globulifera* tiveram um padrão sub-anual de florescimento. O padrão anual é o mais previsível e comum nas plantas tropicais, e geralmente ocorre na mesma época a cada ano, podendo ser dividido em três subclasses: a) *Anual breve*: chamado *big bang* por Gentry (1974), com duração de quatro semanas, no máximo; b) *Anual intermediário*: chamado *cornucópia* por Gentry (1974) e *sazonal* por Frankie *et al.* (1974), com duração de dois a três meses; e c) *Anual estendido*: com duração acima de três meses, sendo comum encontrar nessa subclasse espécies com florescimento *anual intermediário* em nível de indivíduo e *anual estendido* em nível de população (Newstrom *et al.*, 1994b).

Dentre as espécies anuais, o período de maior percentual de florescimento na população foi sincronizado com os meses de menor precipitação pluviométrica (agosto a

novembro). Em *J. copaia*, esse evento fenológico teve duração de até quatro semanas por árvore e flores com longevidade de um dia, inserindo-se na classificação de florescimento breve (Newstron *et al.*, 1994b) ou *big bang*, (Gentry, 1974), porém ao nível de população o florescimento pode ser considerado anual intermediário (Newstron *et al.*, 1994b) ou *cornucópia* (Gentry, 1974). *C. guianensis* teve um comportamento distinto, com florescimento bastante prolongado e intermitente, sendo considerado anual estendido *sensu* Newstron *et al.* (1994b) ou *multiple bang* (Gentry, 1974). *B. guianensis* apresentou uma variação no padrão *cornucópia*, pois a fase de “flor aberta” dos capítulos (inflorescências) das árvores femininas durou entre três a quatro semanas para cada árvore, e, por conseguinte, as flores tiveram a mesma longevidade, mas nas árvores masculinas as inflorescências tiveram uma longevidade maior, entre seis a oito semanas por árvore. Dessa forma foi classificada como anual intermediária *sensu* Newstron *et al.* (1994b)

Em *D. odorata* as plantas estudadas mostraram um padrão assincrônico de florescimento, com no máximo 34,3% indivíduos florescendo em sincronia na época chuvosa (2002) e 33,7% (2003) florescendo na época de estiagem, com uma alternância de épocas de floração entre os anos de monitoramento. Uma vez que o florescimento ocorreu mais de uma vez ao longo do ano na população de árvores estudadas, a espécie teve um padrão de florescimento sub-anual, de acordo com Newstron *et al.* (1994b). Por outro lado, *S. globulifera* apresentou três picos de florescimento no ano de 2002, com 64,1% em março, 35,1% em junho e 49,2% em setembro, e apenas um pico em 2003, com 73,2% em setembro, sendo encontrado, de fato, as mesmas árvores florescendo duas vezes ao ano. Essa espécie foi também classificada como sub-anual *sensu* Newstron *et al.* (1994b), que consideram esse padrão o menos previsível entre as árvores tropicais, apresentando episódios múltiplos de florescimento na maioria dos anos, com ciclos altamente irregulares, tendo sido chamado de *multiple-bang* (Gentry, 1974), *episódico* (Bullock *et al.*, 1983), *intermitente* (Berg, 1989) e *periódico* (Haber & Frankie, 1989).

Esses padrões de floração têm relação direta com os processos reprodutivos e sistemas de polinização, interferindo na competição e manutenção dos polinizadores (Newstron *et al.*, 1994b). Para os polinizadores, a duração do florescimento é importante no sentido de permitir o estabelecimento de áreas de forrageamento baseadas em imagens visuais. Dessa forma, há dois padrões claramente associados a diferentes grupos de polinizadores, o *florescimento estendido* (FE), relacionado à polinizadores que utilizam linhas de coleta (*trapliners*) e o *florescimento massal* (FM), ligado aos polinizadores oportunistas. O primeiro tipo (FE) pode ser associado aos padrões contínuo, sub-anual e anual, enquanto que

o segundo tipo (FM), está mais ligado aos padrões sub-anual, anual breve ou supra-anual *sensu* Newstrom *et al.* (1994a, 1994b). O florescimento estendido favorece a polinização em plantas com baixa densidade populacional, possibilitando o forrageamento à longa distância. Para *D. odorata*, *C. guianensis* e *S. globulifera*, a presença de polinizadores *trapliners* (abelhas, mariposas e aves, respectivamente) é vantajosa para a manutenção da integridade dos processos reprodutivos. No caso das outras espécies, *J. copaia*, o florescimento massal e sincronizado resulta na atração de uma grande variedade de polinizadores, e a abundância de flores apesar de induzir os polinizadores a permanecerem forrageando na mesma planta, também promove interações agonísticas entre os mesmos, que estimula a movimentação desses agentes entre diferentes árvores em florescimento (Newstrom *et al.*, 1994b).

Na Amazônia, o período de menor precipitação pluviométrica concentra o florescimento da maioria das espécies arbóreas (Carvalho, 1980; Alencar, 1988; 1994; Leão, 1990; Leão & Yared, 1999; Oliveira & Leão, 1999). Todas as cinco espécies estudadas tiveram episódios de florescimento mais intensos nesse período, sendo que duas floresceram exclusivamente na época de estiagem (*J. copaia* e *B. guianensis*). Entretanto, as demais espécies (*D. odorata*, *S. globulifera* e *C. guianensis*) floresceram na época chuvosa e no período de estiagem. Estudos anteriores feitos com as mesmas espécies, mostraram resultados similares. *B. guianensis* floresceu nos terços finais do período e transição chuvas/estiagem, entre os meses de junho a setembro na FLONA do Tapajós (PA) (Silva, 2005). Estudos realizados na Amazônia têm mostrado grandes variações nos períodos de florescimento de *D. odorata*, com registros de florescimento tanto no período chuvoso (Alencar *et al.*, 1979; Alencar, 1998; Leão & Carvalho, 2001) quanto na época de estiagem (Carvalho, 1999). *S. globulifera* floresceu entre maio a setembro, coincidindo com o final do período chuvoso e início de período de estiagem, no estuário do rio Amazonas (PA) (Freitas *et al.*, 1998). Na região de Manaus, *C. guianensis*, apresentou um período de florescimento mais intenso na época chuvosa (dezembro a março) e no período de menor pluviosidade (outubro e novembro) o florescimento foi mais discreto (Ferraz *et al.*, 2002). Dessa forma, os resultados aqui descritos são corroborados pelos estudos acima mencionados.

A fase de maturação e disseminação dos frutos das cinco espécies ocorreu, principalmente, no final do período de estiagem e início do período chuvoso, com exceção de *D. odorata*, que apresentou um fluxo contínuo de formação e disseminação de frutos.

As espécies *J. copaia* e *B. guianensis* foram classificadas como caducifólias, uma vez que as árvores perderam completamente a folhagem em um determinado período do ano.

As demais espécies apresentaram uma fase de troca de folhagem antecedendo o florescimento, sendo mais pronunciada em *D. odorata*.

A época de ocorrência dos eventos fenológicos pode afetar profundamente a sobrevivência e sucesso reprodutivo das árvores em florestas tropicais (Sakai *et al.*, 2005). A predominância de florescimento das espécies na época de menor pluviosidade está de acordo com os estudos feitos em outras florestas tropicais, explicados como uma estratégia de seleção que evita o florescimento em dias de chuva intensa, que pode ocasionar danos às flores e inibir a atividade dos polinizadores, que são resguardados com o florescimento em períodos de estiagem, quando a chuva costuma ocorrer somente no período vespertino, não interferindo nas interações entre os polinizadores e as flores (Newstrom *et al.*, 1994b). Em florestas tropicais, o clima é continuamente quente e úmido, por isso os determinantes dos ciclos fenológicos parecem estar relacionados a mudanças periódicas no regime de chuvas, causadas por movimentos nas zonas intertropicais de convergência, um evento sazonal nos trópicos, ao invés das diferenças na temperatura e duração do dia, como ocorre em florestas tropicais secas. Os picos na irradiação solar podem influenciar os picos na queda de folhas e florescimento (van Shaik *et al.*, 1993), o que se observou com a maior intensidade de florescimento das cinco espécies estudadas na época de estiagem. Além disso, o florescimento em época seca e a dispersão na época chuvosa podem ter um caráter fortemente adaptativo, uma vez que a disponibilidade de água é um fator fundamental a germinação das sementes e sobrevivência das plântulas nos trópicos, onde é ampla a ocorrência de sementes recalcitrantes (van Shaik *et al.*, 1993). Esses fenômenos formam uma importante estratégia de preservação dos ciclos reprodutivos das espécies arbóreas tropicais.

#### **4.2. Biologia floral:**

As espécies estudadas apresentaram três tipos diferentes de sistema sexual e flores associadas a quatro sistemas ou síndromes de polinização. Três espécies têm flores perfeitas ou hermafroditas (*Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata* e *Symphonia globulifera*), uma é monóica (*Carapa guianensis*) e última (*Bagassa guianensis*), dióica.

As flores polinizadas por agentes bióticos específicos (flores zoofílicas) ou agentes abióticos (anemófilas) apresentam um conjunto de características que convergem para uma determinada síndrome de polinização, que pode funcionar como uma ferramenta importante na predição do tipo de polinizador adaptado às características da flor (Endress, 1994). As interações planta-polinizador indicam haver uma relação mutualística com fortes

evidências de co-evolução (Feisinger, 1983), que levaram as plantas a desenvolver uma variedade de adaptações para atrair diferentes visitantes de maneira a torná-los polinizadores eficientes (Endress, 1994).

Dentre os atributos característicos típicos de flores de abelhas exibidos por *J. copaia*, destacam-se a presença de flores com antese diurna, aroma discreto e agradável, coloração lilás, recursos florais e órgãos sexuais protegidos, néctar produzido em quantidade reduzida e com elevado teor de açúcar, convergindo dessa forma para a síndrome de melitofilia (Faegri & van der Pijl, 1979; Proctor *et al.*, 1996), consistente com o sistema de polinização encontrado. Para Gentry (1974), as flores dessa espécie são do tipo *Anemopaegma*, polinizadas por abelhas de médio a grande porte. A razão pólen/óvulo *sensu* Cruden (1977) indicou que a espécie é autocompatível. Considerando que os grãos de pólen não ficam expostos, sendo liberados gradativamente pelas anteras que, apesar de terem abertura longitudinal, as valvas não ficam totalmente abertas, observou-se que a liberação do pólen é feita em pequenos agregados, que são expelidos das anteras através da movimentação dos visitantes. Esse processo evita desperdícios e prolonga a disponibilidade de pólen aos visitantes florais, e pode ser a razão da baixa quantidade de pólen produzida pelas flores. Em *Arrabidea conjugata* Correia *et al.* (2005) observaram esse mesmo padrão de liberação do pólen.

Uma peculiaridade presente nas flores de *J. copaia* é o estaminódio, responsável pela atração visual e olfativa dos visitantes e pelo estreitamento do caminho no interior da flor Endress (1994), restringindo o acesso ao néctar a abelhas de língua longa (Proctor *et al.*, 1996; Walker-Larsen & Harder, 2000). Outros autores têm atribuído diferentes funções para esse órgão. Morawetz (1982) citado por Bittencourt (2003) relacionou a mudança de coloração do estaminódio com a senescência da flor, sendo um indicativo da ausência de néctar. Vieira *et al.* (1992) sugeriram uma tripla função para o estaminódio de *J. caroba*: a) Orientação visual devido ao contraste na cor do estaminódio e da corola; b) Guia olfativo devido a presumível liberação de aroma pelos tricomas glandulares encontrados em toda sua extensão; e c) Facilitador no contato entre o polinizador e os órgãos sexuais, devido à diminuição do espaço interno da corola. Aliado a essas funções, Bittencourt (2003) propôs uma quarta função, que seria a ampliação do espectro de polinizadores, uma vez que o estaminódio é usado como guia de nectário por abelhas de pequeno porte, como os halictídeos, que podem assim atuar como polinizadores. O estaminódio de *J. copaia* reúne



todas essas funções, sendo considerado um atributo fundamental na atratividade e seleção dos polinizadores.

As flores de *D. odorata* por sua vez, possuem coloração branca a rosada, antese diurna, presença de uma pétala modificada (vexilo) funcionando como plataforma de pouso, forte odor adocicado, recursos florais e verticilos reprodutivos protegidos, produção de néctar inclusive em flores no segundo dia após antese e grande quantidade de pólen, convergindo do mesmo modo para a síndrome de polinização por abelhas (melitófila). O horário da oferta dos recursos florais e a concentração de açúcares no néctar foram compatíveis com o tipo de flores atrativas a abelhas. A intensidade do aroma exalado pelas flores abertas, do tipo adocicado lembrando frutas frescas, também é um atrativo para esses polinizadores (Robacker *et al.*, 1988). As flores de *Dipteryx panamaensis* apresentam características muito semelhantes às encontradas em *D. odorata*, com exceção da quantidade de néctar produzido pelas flores de *D. panamaensis*, que pode alcançar até 12 microlitros (Perry & Starret, 1980).

As demais espécies apresentaram características totalmente distintas. *C. guianensis* é uma planta com atributos que a qualificam para a polinização por mariposas, pois diversas características encontradas nas suas flores são comuns em flores polinizadas por mariposas, tais como a antese noturna, aroma forte (perceptível à longa distância) e agradável, coloração branca ou creme, néctar e pólen produzidos em pequenas quantidades (Faegri & van der Pijl, 1979). Apenas a forma tubular, tão característica de flores polinizadas por esses agentes, não observada na espécie, o que possibilita a sua polinização por outros insetos compatíveis com a morfologia floral. As espécies do gênero *Carapa* foram pouco estudadas quanto as suas características reprodutivas, com exceção de alguns trabalhos sobre dispersão de sementes realizados por Forget *et al.* (1999), Guariguata *et al.* (2002) com *Carapa procera* e Ferraz *et al.* (2002) com *C. guianensis* e *C. procera*.

No caso de *S. globulifera*, as flores reúnem diversos atributos característicos de ornitofilia (Faegri & van der Pijl, 1979; Proctor *et al.*, 1996), tais como: coloração vermelho-escarlate, extremamente atrativa a pássaros a curta e longa distância; ausência de aroma, néctar produzido em abundância com baixa concentração de açúcares e armazenado na flor por capilaridade; disponibilidade diurna de recursos; ovário protegido; estrutura dos tecidos do perianto, gineceu e androceu bastante rígida e resistente; estames unidos; órgãos reprodutivos expostos e posicionados longe da região de armazenamento de néctar; ausência de aroma; e pólen envolto em um tipo de óleo-resina que facilita a aderência em superfícies lisas como o bico dos pássaros.

Essa última característica trata-se de um fenômeno raro entre as árvores tropicais, oferecendo vantagem no transporte e proteção contra pilhadores, fungos e ressecamento (que leva à perda da viabilidade) (Bittrich & Amaral 1996). Observou-se que a viabilidade do pólen permaneceu elevada nos testes realizados com flores de até dois dias reforçando esta hipótese. Essa propriedade já foi descrita para outras espécies da família Clusiaceae. No caso de *Platonia insignis* Mart., o pólen disponível em grande quantidade está envolto em óleo, impedindo o transporte pelo vento e facilitando a aderência no bico e região frontal da cabeça dos polinizadores que pertencem à família Pisittacidae (Maués & Venturieri 1996, 1997), da mesma maneira que em *Moronobea coccinea* Aubl. (Vicentini & Fischer 1996). A presença de óleo e resina em flores tropicais é geralmente associada à visita de grupos especializados de abelhas que utilizam estes recursos na alimentação da prole e calafetagem do ninho (Endress 1994). O gênero *Clusia* tem oito espécies com flores secretoras de resina (Armbruster 1984). Em *Clusia nemorosa* G.Mey. os polinizadores são abelhas da família Euglossinae (Lopes & Machado 1998). A resina produzida pelas anteras do anani atraiu abelhas Melipinina do gênero *Trigona*.

O estigma de *S. globulifera*, caracterizado pela presença poros no ápice dos lóbulos pode corresponder ao tipo descrito por Schill *et al.* (1985) citado por Endress (1994), chamado “*Röhrennarben*” = estigma tubular, no qual a superfície receptiva está relativamente oculta em um tubo. A zona de maior receptividade do estigma sendo concentrada nos poros de cada lobo, coincide com o local de penetração dos tubos polínicos verificado em *Platonia insignis* (Maués & Venturieri, 1996). Bittrich & Amaral (1996) relatam a presença de um pequeno canal partindo dos poros estigmáticos de *S. globulifera*, formado vários dias antes da antese, cujas paredes apresentam diversas camadas de células alongadas ricas em citoplasma, servindo possivelmente como um tecido transmissor para o crescimento do tubo polínico. O néctar diluído de *S. globulifera*, produzido em quantidade abundante caracteriza as flores como do tipo “*nectar-flower* = flor nectarífera” *sensu* Endress (1994).

A espécie *B. guianensis* apresentou diversos atributos favoráveis à polinização anemófila *sensu* Faegri & van der Pijl (1979), como por exemplo, a presença de inflorescências femininas e masculinas com centenas flores diminutas, com corola tepalóide reduzida, sem atrativos visuais, sendo as flores pistiladas com estigma filiforme, semelhantes à tricomas e as flores estaminadas com pólen pequeno e seco, produzido em grande quantidade, dispostas em inflorescências pendentes e facilmente movimentadas pelo vento. A anemofilia pode ser um fenômeno mais freqüente em espécies Neotropicais arbóreas, como se

observa em duas espécies da família Moraceae, *Chlorophora tinctoria* e *Throphis racemosa* (Bullock, 1994). Para Datwyler & Weiblen (2004), a dioicia das Moráceas é uma condição ancestral, e a monoicia teria evoluído independentemente entre duas a quatro vezes na família, a partir de um ancestral dióico, ao contrário do que é geralmente aceito para outros grupos. Quanto aos sistemas de polinização, os autores mencionam a ocorrência de dois tipos básicos, entomofilia e anemofilia, destacando a ocorrência de uma condição aparentemente plesiomórfica relacionada com a anemofilia, condicionada à presença de estames inflexos nos botões florais, os quais liberam o pólen explosivamente no momento da deiscência das anteras, encontrada nos gêneros *Bagassa*, *Sorocea* e *Maclura*. As características morfológicas do pólen fortalecem os indícios de anemofilia, uma vez que os grãos são secos, tem um tamanho extremamente reduzido (cerca de 5 x 7 µm), são esferoidais-ovalados e não possuem escultura conspícua na exina.

Outra característica que merece atenção diz respeito aos tipos polínicos de cada espécie e sua relação com o estigma e tipos de polinizadores. Foram encontrados cinco tipos diferentes de grãos de pólen, variando entre diminutos grãos diporados (*B. guianensis*), a grãos médios tricolpados (*J. copaia*), tricolporados (*D. odorata*), 4-colporados (*C. guianensis*) e estefanocolporados (*S. globulifera*). A ornamentação da exina foi sempre discreta, na maioria tectada (*J. copaia*, *D. odorata*, *S. globulifera*), ondulada-reticulada (*S. globulifera*) e granulada (*B. guianensis*). William & Adam (1999) mencionam que a escultura do pólen pode estar relacionada ao modo de dispersão do pólen e a especializações para o seu transporte pelos polinizadores, onde grãos ricamente ornamentados seriam transportados preferencialmente por abelhas e grãos com superfície lisa e seca seriam transportados pelo vento (Faegri & van der Pijl, 1979). Na prática, tem sido constatado que abelhas não coletam sempre pólen ornamentado (Roubik, 1989).

Descobertas recentes têm mostrado que o tecido do estigma é capaz de discriminar grãos de pólen, reconhecendo pólen conspecífico e rejeitando pólen de espécies alheias, e esta seletividade é acompanhada por uma tremenda diversidade na superfície celular das estruturas reprodutivas masculinas e femininas (Edlund *et al.*, 2004). Os principais pontos envolvidos nesse processo são a adesão pólen-estigma, a hidratação e germinação do pólen e a emergência e crescimento do tubo polínico (Edlund *et al.*, 2004), que estão relacionados aos tipos básicos de estigma: secos e úmidos (Heslop-Harrison & Shivana, 1977). Os estigmas de plantas auto-incompatíveis rejeitam auto-pólen através da inibição da hidratação, germinação, e crescimento do tubo polínico. O tipo e número de aberturas estão relacionados á

vulnerabilidade a desidratação, que limita a viabilidade e germinabilidade (Edlund *et al.*, 2004). Nesse sentido, o pólen de *J. copaia* seria mais vulnerável a perda da funcionalidade que o pólen de *D. odorata*, *B. guianensis*, *S. globulifera* e *C. guianensis*, mesmo sabendo que o pólen dessas duas últimas espécies possui mais de três aberturas, entretanto ambos possuem um invólucro que deve protegê-los da desidratação.

### 4.3. Polinização:

De fato as características florais foram compatíveis com a lista de visitantes observados e coletados nas flores de todas as espécies.

As duas espécies melitófilas, *Jacaranda copaia* e *Dipteryx odorata*, atraíram uma vasta diversidade de visitantes florais, mas a primeira restringiu os polinizadores efetivos de acordo com o tamanho corporal ou tamanho da língua, visto que abelhas de médio porte (p. ex. *Centris*, *Euglossa*, *Eulaema* e *Epicharis*) foram os grupos mais eficientes na polinização. Essas abelhas têm comportamento de forrageamento do tipo “*traplining*”, ou seja, seguem uma rota de coleta que é percorrida diariamente. Isso favorece o fluxo de pólen na população e a polinização cruzada. A câmara corolínica das flores de parapará é compatível com abelhas de pequeno a médio porte, sendo assim um fator limitante à entrada de abelhas corpulentas. Essas abelhas, por sua vez, representadas por algumas espécies de *Epicharis*, *Bombus* e *Oxaea* até conseguiram penetrar na câmara, mas com alguma dificuldade. No caso de *Xylocopa frontalis*, seu tamanho era completamente incompatível com o tamanho da flor, e o comportamento registrado de pilhagem de néctar através de um orifício feito na base da corola já foi registrado em muitas outras espécies da família Bignoniaceae (Vieira *et al.*, 1992; Galetto, 1995; Correia *et al.*, 2005).

Os visitantes florais de *D. odorata* foram mais diversificados, sendo encontradas abelhas de pequeno, médio e grande porte, besouros, borboletas, mariposas, vespas e moscas. Porém, as abelhas dos gêneros *Bombus*, *Centris*, *Epicharis*, *Eulaema*, *Eufriesea*, *Partamona* e *Trigona* foram os polinizadores legítimos, devido à compatibilidade entre seu tamanho e comportamento na coleta dos recursos florais. Foram encontradas 27 espécies de abelhas nas flores de *D. odorata*, uma diversidade semelhante à encontrada por Perry & Starret (1980) em *D. panamaensis*. Flores que atraem abelhas de médio a grande porte tendem a apresentar cores contrastantes, além de serem morfológicamente especializadas, como se encontra nas famílias Bignoniaceae, Fabaceae (Leg-Papilionoideae), Melastomataceae e Orchidaceae (Bawa, 1990). As abelhas de grande porte dos gêneros *Eulaema* (Apinae, Apini, Euglossina),

*Centris* (Apinae, Centridini), *Xylocopa* (Xylocopinae) e *Epicharis* (Apinae, Centridini), assim como *Partamona* (Apinae, Meliponina) têm mostrado uma tendência a forragear no estrato superior das florestas tropicais, e essa capacidade de suportar altas temperaturas e exposição ao sol pode estar condicionada a fisiologia, anatomia interna e termorregulação das abelhas de grande porte e coloração clara nas abelhas de pequeno porte abelhas (Roubik, 1993). Essa diversidade de polinizadores legítimos é vantajosa para a espécie, pois permite a manutenção dos serviços de polinização na ausência de um dos grupos de polinizadores.

*Carapa guianensis* teve um grupo mais restrito de visitantes florais, constituído principalmente por microlepidópteros da família Riodinidae e abelhas-sem-ferrão (Apidae, Meliponina). Não houve uma síndrome floral clássica direcionando para um grupo ou para outro, por isso considerou-se a espécie simplesmente entomófila.

*Symphonia globulifera* foi a única espécie ornitófila do grupo. Dentre os visitantes, foram observadas cinco famílias, Trochilidae, Thraupidae, Icteridae, Picidae, Ramphastidae e Psittacidae, com 24 espécies distintas. As aves da família Thraupidae, ou passeriformes, foram os mais frequentes, seguidos pelos beija-flores. Passarinhos de copa de 11 espécies foram considerados os polinizadores legítimos mais importantes, pela sua frequência de visitas e maneira de contato com os verticilos reprodutivos. Essas aves utilizam poleiros para coletar recursos florais. Assim, a arquitetura das árvores de anani favorece a sua visitação, proporcionando pequenas hastes próximas às flores para o pouso.

Estudos sobre a biologia da polinização de *S. globulifera* realizados na Amazônia Central (Bittrich & Amaral, 1996) e Guiana Francesa (Gill *et al.*, 1998) compararam a eficiência entre os passeriformes e beija-flores na polinização, chegando a conclusões diferentes. Bittrich & Amaral (1996) afirmaram que os principais polinizadores foram os beija-flores, mas os outros autores discordam, afirmando que os passeriformes são os polinizadores legítimos. As observações realizadas na região de Belém coincidem com os resultados de Gill *et al.* (1998). Os passeriformes realizavam visitas mais demoradas e frequentes que os beija-flores e outros grupos, principalmente no período da manhã, pousando nos ramos das árvores em busca do néctar armazenado nas flores.

Casos de ornitofilia em espécies arbóreas da Amazônia são relatados para *Moronobea coccinea* (Vicentini *et al.*, 1996), *Platonia insignis* (Maués & Venturieri, 1997), envolvendo psitacídeos como polinizadores legítimos para as duas espécies. Os demais estudos estão restritos a polinização de plantas herbáceas por beija-flores, como em *Heliconia*

*acuminata* (Bruna *et al.*, 2004). Para Bittrich & Amaral (1996), plantas polinizadas por beija-flores raramente têm porte arbóreo, em contraposição a plantas polinizadas por passeriformes.

Foram ainda registradas visitas de insetos (abelhas e borboletas) em *S. globulifera*, mas esses visitantes apenas pilhavam os recursos florais, não contribuindo para a polinização. As abelhas muitas vezes perfuravam as a base das pétalas para alcançar o néctar o coletavam o pólen envolto em óleo das anteras.

Algumas espécies da família Moraceae têm mecanismos complexos e especializados de polinização, tais como o mutualismo entre vespas da família Agaonidae e *Ficus* (Kjelberg *et al.*, 2001), moscas galhadoras da família Cecidomyiidae, fungos zigomicetos e *Artocarpus* (Sakai *et al.*, 2000), assim como tripes e *Castilla elastica* (Sakai, 2001). A tribo Morae, que inclui a espécie *Bagassa guianensis* como proposto por (Datwyler & Weiblen, 2004), possui uma condição aparentemente plesiomórfica quanto à presença de estames inflexos na fase de botão floral, geralmente associados a um pistilóide. À medida que o filete dos estames é alongado ainda na fase de botão, as anteras são orientadas ao longo do pistilóide, de forma que com a abertura da flor estaminada as anteras são arremetidas e abrem explosivamente, liberando o pólen em uma nuvem. Essa característica é associada à polinização anemófila. Os resultados do experimento para captura de pólen em *B. guianensis* evidenciaram nitidamente a presença de pólen aderido à armadilha *Megastigmata*, que foram transportados pelo vento na área de estudo. Os testes de exclusão de pólen com sacos impermeáveis (papel), semipermeáveis (pano) e permeáveis (polietileno) ao pólen, corroboraram a importância do vento no sucesso reprodutivo da espécie. A presença de tripes nas inflorescências masculinas e femininas levanta a possibilidade desses insetos serem coadjuvantes no processo de polinização, atuando em co-participação na polinização. A ocorrência de dois vetores efetivos de polinização, vento e insetos, é chamada *ambofilia* por Bullock (1994), sendo encontrada em espécies anemófilas cujas flores permitem o acesso a insetos visitantes. Entretanto, algumas flores anemófilas podem ser exploradas por insetos que não contribuem para a polinização. A polinização anemófila é uma característica frequente na família Moraceae, e, como sugeriu Stebbins (1970) citado por Bullock (1980), deve ter sido um atributo evoluído a partir de ancestrais anemófilos adaptados a ambientes de clima tropical seco, que invadiram ambientes tropicais úmidos e desenvolveram adaptações secundárias à polinização entomófila.

As evidências de anemofilia em *B. guianensis* foram reforçadas pelas seguintes características:

- *B. guianensis* é uma árvore emergente, cuja copa ultrapassa o estrato superior da floresta (dossel), atingindo entre 45-55 metros de altura;
- As inflorescências femininas são do tipo globoso e reúnem flores pistiladas diminutas, praticamente aclamídeas (com corola tepalóide reduzida), estigma filiforme bipartido, conferindo um aspecto pubescente ao capítulo;
- As inflorescências masculinas são do tipo espiga, pedunculadas, com flores estaminadas diminutas praticamente nuas (com corola tepalóide reduzida), com duas anteras basifixas rimosas;
- As inflorescências femininas permanecem entre duas e três semanas na fase de “flor” – com os estigmas expostos – e quase não há diferença morfológica entre as fases com botões florais, flores ou frutos, a não ser pela presença dos estigmas na fase com flores e o aumento do tamanho dos capítulos – transformando-se em infrutescências – na fase de desenvolvimento dos frutos;
- As inflorescências estaminadas são pendentes e facilmente movidas pelo vento;
- O pólen é pequeno e seco, e é liberado copiosamente pelas centenas de flores estaminadas;
- Os estigmas filiformes e curtos ajudam a capturar o pólen e a longevidade das flores pistiladas, de até três semanas, aumentam as chances de fertilização;
- Não há atrativos visuais nas flores estaminadas e pistiladas, ambas têm cor esverdeada a marrom, sem se destacarem da folhagem das árvores;
- O florescimento coincide com o período de menor pluviosidade e maior intensidade de vento na região;
- A visita de agentes bióticos resumiu-se a presença episódica de nuvens de minúsculos insetos da família Thripidae, que pousavam nas flores pistiladas trazidos pelo vento, sendo também encontrados nas flores estaminadas.

#### **4.4. Sistema reprodutivo:**

As três espécies estudadas quanto ao sistema reprodutivo, *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, apresentaram barreiras a autofecundação, ou seja, foram auto-incompatíveis quando as flores foram polinizadas com pólen do mesmo indivíduo. A auto-incompatibilidade (AI ou SI, do inglês *Self-incompatibility*) traduz-se na incapacidade de plantas com flores hermafroditas férteis frutificarem através da autopolinização. Existem

três tipos mais comumente estudados de sistemas de auto-incompatibilidade em plantas tropicais, todos regulados em nível alélico, que são (1) Auto-incompatibilidade Homomórfica Esporofítica (SSI, do inglês *Sporophytic Self-incompatibility*); (2) Auto-incompatibilidade Homomórfica Gametofítica (GSI, do inglês *Gametophytic Self-incompatibility*); e (3) Auto-incompatibilidade Heteromórfica ou Heterostilia (HetSI, do inglês *Heteromorph Self-incompatibility*) nos quais o crescimento do tubo polínico é inibido na superfície estigmática (SSI), no tecido de transmissão do estilete (GSI), ou por mecanismos relacionados à distília (quando envolve dois morfos distintos na população) (Gibbs, 1990), todos por meio de mecanismos fisiológicos controlados geneticamente, ou seja, pré-zigóticos (Gibbs & Bianchi, 1999). Os dois tipos anteriores, SSI e GSI também são pré-zigoticamente controlados.

Além desses mecanismos, Seavey & Bawa (1986) já haviam proposto a existência de um sistema de AI ovariana chamado Auto-incompatibilidade de Ação Tardia (LSI, do inglês *Late-acting Self-incompatibility*), que se apresenta em quatro categorias: (1) inibição ovariana de tubos polínicos incompatíveis antes de alcançarem o óvulo; (2) inibição da pré-fertilização no óvulo; (3) rejeição pós-zigótica do embrião; e (4) inibição em nível do óvulo, para a qual detalhes citológicos ainda não foram bem estabelecidos. Tudo indica que em *J. copaia* o mecanismo de AI pode ser classificado como ovariano ou de ação tardia, estando de acordo com a primeira categoria proposta por Seavey e Bawa (1986), onde ocorre a inibição da fertilização do óvulo. Por outro lado, a ausência de um mecanismo específico de impedimento do crescimento dos tubos polínicos no estigma e estilete e atraso no aborto dos pistilos autopolinizados torna difícil diferenciar a auto-incompatibilidade de ação tardia (LSI) de processos de depressão endogâmica (Gibbs *et al.* 1999)

Estudos preliminares restritos a testes de campo (Maués *et al.*, 2004) conduziram a uma conclusão errônea de que *J. copaia* teria o sistema de auto-incompatibilidade homomórfico esporofítico (SSI), uma vez que os pistilos submetidos a autopolinizações sofreram abscisão após 24 a 48 horas. Somente a partir das análises de pistilos usados nos testes de polinização através de microscopia de fluorescência, detalhes importantes do sistema de incompatibilidade em *J. copaia* se revelaram, evidenciando um fenômeno diferente do que se esperava somente com base nas observações no campo. Assim, comprovou-se em laboratório que o sistema de auto-incompatibilidade era do tipo ovariano, de ação tardia (LSI), uma vez que os tubos polínicos de auto-pólen cresciam normalmente até alcançarem o ovário, e só então havia a rejeição, não penetrando no óvulo. Descartou-se a ocorrência de GSI, uma vez que nesse caso o crescimento dos tubos polínicos é inibido ainda no estilete, o que não foi



o caso. A família Bignoniaceae possui várias espécies com esse sistema de auto-incompatibilidade, como está descrito para *Chorisia* e *Tabebuia* (Gibbs & Bianchi, 1993); *Dolichandra cynanchoides* e *Tabebuia nodosa* (Gibbs & Bianchi, 1999), *Tabebuia aurea* e *T. ochracea* (Barros, 2001); *Jacaranda macrantha* (Bittencourt, 1981 citado por Bittencourt, 2003); *Jacaranda racemosa* (Bittencourt, 2003). Estudos realizados por James *et al.* (1998) comprovaram a auto-esterilidade de *J. copaia*, evidenciando taxas de polinização cruzada multilocus ( $t_m = 0.943 \pm 0,044$ ).

O mesmo tipo de sistema de auto-incompatibilidade (LSI) foi encontrado em *D. odorata*, com a diferença que os frutos originados a partir de autopolinização induzida foram gradativamente abortados até a 17<sup>a</sup> semana de desenvolvimento, apesar de que a maioria sofreu abscisão na primeira semana após a fertilização. A distinção nesse caso, é que ocorria a fertilização dos óvulos nos pistilos autopolinizados, de acordo com a terceira categoria proposta por Seavey & Bawa (1986), onde ocorre a rejeição pós-zigótica. Esses resultados foram bastante similares aos encontrados por Perry & Starret (1980) em *D. panamensis*, onde foi verificada a ocorrência de um mecanismo de auto-incompatibilidade ovariana, atuando tardiamente na rejeição de frutos originários de flores submetidas a autofertilizações, e queda dos frutos imaturos até a oitava semana após as polinizações. Os resultados dos testes de polinização controlada evidenciaram ainda que houve 10 vezes mais frutos formados nos testes de polinização cruzada do que nos testes de autopolinização e polinização aberta (controle). Em *D. panamensis* ocorreu uma baixa taxa de autopolinização (0,02%; n= 109) comparado à polinização cruzada (0,28%; n = 77) e as flores expostas à visitação de insetos (controle) resultaram em 0,04% (n = 68) de frutificação (Perry & Starret 1980).

Em um estudo de simulação proposto por Roubik & Degen (2004) para a mesma comunidade arbórea da Floresta Nacional do Tapajós (PA), *J. copaia* e *D. odorata* foram consideradas auto-estéreis. Para *J. copaia*, a distância média de dispersão de pólen foi de 147,9 m ( $\pm 42$  m), considerando que a distribuição espacial da espécie nesse local é regular (1,8 árvores  $\geq 20$  cm DAP por hectare), e para *D. odorata* a distancia média de dispersão do pólen foi duas vezes maior (335,6 m  $\pm 72,5$  m), e sua distribuição espacial randômica (0,16 árvores  $\geq 20$  cm DAP por hectare), ou seja, apresentando uma densidade populacional dez vezes menor que *J. copaia*. A diversidade de polinizadores de longo alcance de vôo seria uma garantia à manutenção da saúde reprodutiva dessas espécies.

No caso de *Carapa guianensis*, não houve germinação do pólen nos pistilos autopolinizados. A rejeição do pólen na superfície estigmática permite inferir que a espécie

apresenta um sistema de auto-incompatibilidade esporofítica (SSI), apesar de que seriam necessários estudos mais acurados para comprovar esse pressuposto. Estudos realizados por Hall *et al.* (1994) na Costa Rica, mostraram que *C. guianensis* é uma espécie auto-estéril, uma vez que a taxa de polinização cruzada multilocus foi muito próxima a 1 ( $t_m = 0,967$  e  $t_m = 0,986$ , em duas populações distantes entre si). Os testes reprodutivos através de polinização manual revelaram total rejeição de auto-pólen nas flores submetidas ao teste de autopolinização, o que foi corroborado pelo aborto dos pistilos usados nesse tratamento e pelas análises em microscópio com epifluorescência. Nos pistilos submetidos à polinização cruzada, o índice de germinação do pólen e crescimento dos tubos polínicos foi bastante elevado (59,3%) após as primeiras 24 horas, e a taxa de pistilos fertilizados, com a penetração dos tubos polínicos nos óvulo (30,9%) também foi bastante expressiva. Não foi possível realizar esses testes de polinização cruzada no campo, portanto não temos dados sobre o percentual de frutos que resultariam desse tratamento, mas acredita-se que pelos valores iniciais de germinação de pólen e fertilização dos óvulos, bem superior ao encontrado para as demais espécies acima mencionadas, *J. copaia* (21,7%) e *D. odorata* (15,4%), poderia indicar uma tendência a uma taxa de frutificação também elevada.

*Bagassa guianensis*, por tratar-se de uma espécie dióica, é, conseqüentemente exclusivamente alógama. Na Parcela de Estudo Intensivo da Floresta Nacional do Tapajós (PA), uma área de 500 hectares, a proporção de ocorrência de árvores do sexo feminino e masculino (razão sexual) foi 1,13, considerando indivíduos com DAP  $\geq 45$  cm, sendo 36 árvores masculinas e 31 árvores femininas, e a distância máxima e mínima entre árvores de sexos diferentes foi de 187 ( $\pm 282$ ) a 342 ( $\pm 282$ ) metros, respectivamente.

## 5. Considerações finais

De uma forma geral todas as espécies aqui estudadas são xenógamas, o que requer a presença de um vetor de polinização que faça a transferência eficiente de pólen entre as árvores. Com exceção das evidências de anemofilia em *Bagasa guianensis*, houve predominância de vetores de polinização bióticos, representados principalmente por abelhas, além dos lepidópteros e aves. Existem diversos estudos apontando uma crise na polinização de plantas tropicais devido, principalmente, à fragmentação do habitat, expansão agrícola, uso de herbicidas e pesticidas, introdução de abelhas exóticas e as mudanças climáticas globais (Kearns *et al.*, 1998). A fragmentação do habitat tem o potencial de interferir negativamente nas interações planta-polinizador, resultando em visitas menos eficientes e frequentes, bem como baixa resposta reprodutiva em remanescentes de florestas nativas, devido a mudanças causadas nas comunidades de polinizadores (Harris & Johnson, 2004).

Considerando a saúde reprodutiva das espécies estudadas, o efeito da Exploração de Impacto Reduzido de espécies comercialmente importantes poderia afetar mais as espécies com polinizadores de baixa mobilidade, florescimento assíncrono e irregular, baixa densidade populacional e obrigatoriamente xenógamas. Nesse sentido, *C. guianensis* seria uma espécie mais susceptível, não fosse sua elevada densidade populacional, que conferiria uma maior resiliência à manutenção da capacidade reprodutiva nas florestas manejadas. *D. odorata* e *S. globulifera*, da mesma forma, seriam também mais sensíveis às mudanças na estrutura populacional, considerando que sua densidade populacional já é bastante reduzida em florestas primárias, e diminuiria ainda mais após a EIR. Essas três espécies parecem reunir maiores evidências de susceptibilidade à exploração madeireira, e merecem atenção especial nos planos de manejo. É importante atentar também para *B. guianensis*, que por ter baixa densidade populacional e ser além disso dióica, deve sofrer maiores efeitos de um planejamento de exploração que desconsidere essas características.

O sistema reprodutivo de uma planta determina sua dependência do polinizador (Dafni, 1992). Plantas alógamas são inteiramente dependentes de um vetor para mediar a transferência de pólen e, por conseqüência, alcançar o sucesso na fertilização (Bawa, 1990). O grau de compatibilidade de uma planta pode afetar a probabilidade de sucesso na fertilização, em função da escassez de seu polinizador, assim, a auto-incompatibilidade reduz o pool de doadores potencias de pólen, aumentando a probabilidade de troca inadequada de pólen compatível (Burd, 1994). Assim, além dos cuidados na preservação de estoques viáveis de

espécies arbóreas em florestas manejadas, capazes de manter os processos reprodutivos com a manutenção do fluxo de pólen compatível entre árvores distintas, é fundamental atentar para a conservação dos polinizadores, que são os principais responsáveis por mediar o transporte do pólen e realizar a polinização cruzada nas árvores tropicais.

## 6. Referências bibliográficas:

- Aizen, M. A. & Feisinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, p. 330-351.
- Alencar, J. C. 1988. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne Leguminosae, na Amazônia Central. IV. Interpretação de dados fenológicos em relação a elementos climáticos. **Acta Amazonica**, v. 18, n. 3-4, p. 199-209.
- Alencar, J. C. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke. Manaus, AM. **Acta Amazonica**, v. 23, n. 3-4, p. 161-182.
- Armbruster, W. S. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. **American Journal of Botany**, v. 71, p. 1149-1160.
- Barlow, J.; Peres, C. A.; Henriques, L. M. P.; Stouffer, P. C. & Wunderle, J. M. 2006. The responses of understory birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. **Biological Conservation** v. 28, p. 182-192.
- Barros, M. G. 2001. Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 3, p. 255-261.
- Bawa, K. S. 1990a. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 21, p. 399-422.
- Bawa, K. S. 1990b. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. p.: 119-136. **In:** Gomes-Pompa, A.; Whitmore, T. C. & Hadley, M. (eds.) **Rain Forest Regeneration and Management**. Man and the Biosphere Series. v. 6.
- Bawa, K. S.; Kang, H. & Grayum, M. H. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. **American Journal of Botany** v. 90, n. 6, p. 877-887.
- Bawa, K. S.; Bullock, S. H.; Perry, D. R.; Coville, R. E. & Grayum, M. H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 3, p. 346-356.

- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. **Journal of Tropical Ecology** v. 17, p. 115-126.
- Berg, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. **Experientia (Basel)** v. 45, p. 605-611.
- Berg, C. C. 2001. Moreae, Artocarpeae, and Dorstenia (Moraceae) – With introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to Flora Neotropica Monograph 7. **Flora Neotropica Monograph N° 83**. New York Botanical Garden, Bronx, New York. 347 pp.
- Bittencourt, N. S. B. Jr. 2003. **Auto-incompatibilidade de ação-tardia e outros sistemas reprodutivos em Bignoniaceae**. Tese de Doutorado. UNICAMP. 286p.
- Bittrich, V. & Amaral, M. C. E. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). **Plant systematics and evolution**, v. 200, p. 101-110.
- Brienza Junior, S.; Yared, J. A. G. & Jarvis, P. G. 1991. Agroforestry systems as an ecological approach in the Brazilian Amazon development. **Forest Ecology and Management**. Special issue. Agroforestry: principles and practices, v. 45, n. 1-4, p. 319-323.
- Bruna, E. M; Kress, W. J.; Marques, F. & Silva, O. F. 2004. *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. **Acta Amazonica** v. 34, n. 3, p. 467-471.
- Bullock, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest. **Biotropica**, v. 17, p. 287-301.
- Bullock, S. H. 1994. Wind pollination of Neotropical dioecious trees. **Biotropica** v. 26, n. 2., p. 172-179.
- Bullock, S. H.; Beach, J. H. & Bawa, K. S. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* Radlk. (Meliaceae) in a Costa Rican rain forest. **Ecology** v. 64, p. 851-862.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. **Botanical Review** v. 60, p. 83-139.
- Butterfield, R.P. 1996. Early species selection for tropical reforestation: a consideration of stability. **Forest Ecology and Management**, v. 81, n. 1-3, p. 161-168.

- Carvalho, J. O. P. 1980. Fenologia de espécies florestais de potencial econômico que ocorrem na floresta nacional do Tapajós. Belém. EMBRAPA/CPATU. **Boletim de Pesquisa da EMBRAPA/CPATU**, nº 20, 15p.
- Carvalho, J. O. P. 1992. **Structure and dynamics of a logged over Brazilian Amazonian rain Forest**. Oxford: University of Oxford. Tese de Doutorado. 280p.
- Carvalho, J. O. P. 1999. Fenologia de cinco espécies arbóreas de interesse econômico na Floresta Nacional do Tapajós. Belém. EMBRAPA/CPATU. **Comunicado técnico da EMBRAPA/CPATU**, nº 102, 2p.
- Carvalho, J. O. P. 2001. Estrutura de matas altas sem babaçu na Floresta Nacional do Tapajós. **In: Silva, N.; Carvalho, O. & Yared, J. G. (eds.). A silvicultura na Amazônia Oriental. Contribuições do projeto Embrapa / DFID**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental. p.: 277-290.
- Cascante, A.; Quesada, M.; Lobo, J. J. & Fuchs, E. A. 2002. Effects of dry Forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. **Conservation Biology**, v. 16, n. 01, p. 137-147.
- Corrêa, A. D. A. 1985. Essências papeleiras de reflorestamento: 8 madeiras nativas da Amazônia. **Acta Amazonica**, v. 15, p. 371-402.
- Correia, M. C. R.; Pinheiro, M. C. B. & Lima, H. A. 2005. Biologia floral e polinização de *Arrabidaea conjugata* (Vell.) Mart. (Bignoniaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 3, p. 501-510.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution**, v. 31, p. 31-46.
- Dafni, A. 1992. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford: IRL, 250p.
- Dafni, A. & Maués, M. M. 1998. A rapid and simple method to determine stigma receptivity. **Sexual Plant Reproduction**, v.11, p. 117-180.
- Dafni, A.; Kevan, P. G. & Husband, B. C. 2005. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canada, 590p.
- Datwyler, S. L. & Weiblen, G. D. 2004. On the origin of the fig: phylogenetic relationships of Moraceae from *NDHF* sequences. **American Journal of Botany**, v. 91, n. 5, p. 767-777.

- Degen, B. & Roubik, D. W. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica** v. 36, n. 2, p. 165-179.
- Degen, B.; Bandou, E. & Caron, H. Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. **Heredity** v. 93, p. 585-591.
- Dubois, J. C. L. 1976. **Preliminary forest management guidelines for the National Forest of Tapajós**. Belém, IBDF-PRODEPEF. 42 p.
- Ducke, A. 1939. **O cumaru na botânica sistemática e geográfica**. Ministério da Agricultura – Serviço Florestal. Serviço de Publicidade Agrícola. Rio de Janeiro, p. 3-6.
- Dulmen, A. van 2001. Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colômbia. **Plant Ecology** v. 153, p. 73-85.
- Edlund, A. F.; Swanson, R. & Preuss, D. 2004. Pollen and stigma structure and function: the role of diversity in pollination. **The Plant Cell** v. 16, p. S84-S97.
- Embrapa Amazônia Oriental. 2004a. **Espécies arbóreas da Amazônia Nº 5. Tatajuba, *Bagassa guianensis***
- Embrapa Amazônia Oriental. 2004b. **Espécies arbóreas da Amazônia Nº 1. Parapará, *Jacaranda copaia***.
- Embrapa Amazônia Oriental. 2004c. **Espécies arbóreas da Amazônia Nº 7. Cumaru, *Dipteryx odorata***
- Embrapa Amazônia Oriental. 2004d **Espécies arbóreas da Amazônia Nº 2. Andiroba, *Jacaranda copaia***
- Endress, P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, Cambridge, 511p.
- Espírito-Santo, F. D. B.; Shimabukuro, Y. E.; Aragão, L. E. O. C. & Machado, E. L. M. 2005. Análise da composição florística e fitossociológica da floresta nacional do Tapajós com o apoio geográfico de imagens de satélite. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 2, p. 155-173.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The Principles of Pollination Ecology**. London, Pergamon Press, 219 p.



- Feisinger, P. 1983. Coevolution and pollination. **In:** Futuyma, D. J. & Slatkin, M. (eds.) **Coevolution** p. 282-310. Sunderland, Mass: Sinauer.
- Ferraz, I. D. K.; Camargo, J. L. C. & Sampaio, P. T. B. 2002. Sementes e plântulas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D. C.): aspectos botânicos, ecológicos e tecnológicos. **Acta Amazonica** v. 32, n. 4, p. 647-661
- Forget, P. M.; Mercier, F. & Collinet, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) at Paracou, French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** v. 15, p. 301-313.
- Fournier, L. A. 2002. *Carapa guianensis* Aubl. p.: 360-361. **In:** J. A. Vozzo (ed.) **Tropical Tree Seed Manual – Part II – Species Descriptions**. Washington DC: USDA. Forest Service, Agriculture Handbook 721.
- Fournier, L. A. 2002. *Symphonia globulifera* L.f. p. 732-733. **In:** J.A. Vozzo (ed.) **Tropical Tree Seed Manual – Part II – Species Descriptions**. Washington DC: USDA. Forest Service, Agriculture Handbook 721.
- Fournier, L. A. & Charpentier, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. **Turrialba**, v. 25, n. 1, p. 45-48.
- Frankie, G. F., Baker, H. G. & Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, n. 3, p. 881-913.
- Freitas, J. L.; Oliveira, F. a. & Barros, P. L. C. 1998. Processos fenológicos de *Symphonia globulifera* L. e *Calycophyllum spruceanum* (Benth) K. Schum. Em ecossistemas florestais de várzea na Ilha do Pará, município de Afuá, no Estado do Pará. **Boletim da FCAP** v. 29, p. 49-71.
- Galetto, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. **Plant Systematics and Evolution**, v. 196, p. 99-121.
- Gentry, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 61, n. 3, p. 728-759.
- Gentry, A. H. 1992. Bignoniaceae – Part II (Tribe Tecomeae). **Flora Neotropica Monograph** 25 (II).

- Gibbs, P. E. & Bianchi, M. B. 1993. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. **Botanica Acta**, v. 106, p. 67-71.
- Gibbs, P. E. & Bianchi, M. B. 1999. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra synanchoides* and *Tabebuia nodosa*. **Annals of Botany**, v. 84, p. 449-457.
- Gibbs, P. E.; Oliveira, P. E. & Bianchi, M. B. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae – Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian Cerrados. **International Journal of Plant Science** v. 160, n. 1, p. 72-78.
- Gill, G. E.; Fowler, R. T. & Mori, S. A. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) in Central French Guiana. **Biotropica**, v. 30, n. 1, p. 139-144.
- Gribel, R.; Gibbs, P. & Queiróz, A. L. 1999.. Flowering Phenology and Pollination Biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, n. 3, p. 247-263.
- Guariguata, M. R. 1995. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Serie Técnica. **Informe Técnico No. 304. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Publicación No. 14.** 27p.
- Guariguata, M. R.; Arias-Le Claire, H. & Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. **Biotropica** v. 34, n. 3, p. 405-415.
- Haber, W. A. & Frankie, G. W. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rica dry forest Sphingidae. **Biotropica** v. 21, p. 155-172.
- Henriques, L. M. P.; Wunderle, J. M. & Willig, M. R. 2003. Birds of the Tapajós National Forest, Brazilian Amazon: a preliminary assessment. **Ornitologia Neotropical**. v. 14, p. 1-32.
- Heslop-Harrison, Y. & Shivana, K. R. 1977. The receptive surface of angiosperm stigmas. **Annals of Botany** v. 41, p. 1233-1258.
- Hopkins, H. C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of *Parkia*. **Journal of Ecology**, v. 72, p. 1-23.
- INPA – Instituto de Nacional de Pesquisa da Amazônia. 2000.  
<<http://mapara.inpa.gov.br/madeira/>>

- James, T.; Vege, S. & Aldrich, P. 1998. Mating systems of three tropical dry forest tree species. **Biotropica** v. 30, n. 4, p. 587-594.
- Kanashiro, M. 1986. **Reproductive Biology of *Cordia goeldiana*; a Neotropical heterostylous species**. Master Thesis, Department of Forestry, North Carolina State University, Raleigh, NC.
- Kanashiro, M.; Thompson, I. S.; Yared, J. A. G.; Loveless, M. D.; Coventry, P.; Martins-da-Silva, R. C. V.; Degen, B. & Amaral, W. 2002. Improving conservation values of managed forests: the Dendrogene Project in the Brazilian Amazon. **Unasylva**, v. 53, p. 25- 33.
- Kearns, C. A. & Inouye, D. W. 1993. **Techniques for pollination biologists**. University Press of Colorado. 583p.
- Kjelberg, F.; Jusselin, E.; Bronstein, J.; Patel, A.; Yokoyama, J. & Rasplus, J. Y. 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. **Proceedings of the Royal Society of London** v. 268, p. 1113-1121.
- Köppen, W. 1923. **Die klimate der Erde**. Berlin: Walter de Gruyter & Co.
- Leão, N. V. M. 1990. **Disseminação de sementes e distribuição espacial de espécies arbóreas na Floresta Nacional do Tapajós, Santarém, Pará**. Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luis de Queiroz" / Universidade de São Paulo - Dissertação de Mestrado. 129 p.
- Leão, N. V. M. & Yared, J. A. G. 1999. Fenofases reprodutivas de seis espécies da família Vochysiaceae que ocorrem na Floresta Nacional do Tapajós, Pará. **In: Simpósio Silvicultura na Amazônia Oriental: Contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. Resumos Expandidos**. Belém: Embrapa-CPATU/DFID. p.: 74-78. (**Embrapa-CPATU. Documentos, 123**).
- Lentini, M.; Pereira, D.; Celentano, D. & Pereira, R. 2005. **Fatos Florestais da Amazônia 2005**. Belém: Imazon. 141 p
- Lopes, J. C. A. 1993. **Demografia e flutuações temporais da regeneração natural após uma exploração florestal: FLONA do Tapajós, PA**. Dissertação de Mestrado, ESALQ-USP. Piracicaba-SP. 133p.

- Lopes, A. & Machado, I. C. 1998. Floral biology and reproductive ecology of *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) in northeastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution** v. 213, n. 1-2, p. 71-90
- Loveless, M. D. & Hamrick, J. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 65-95.
- Loureiro, A. A.; Silva, M. F. & Alencar, J. da C. 1979. **Essências madeireiras da Amazônia. Volume I**. Manaus, Amazonas, INPA. 187p.
- Kearns, D. M. Missouri Botanical Garden – <http://www.mobot.org/MOBOT/research/ven-guayana/clusiaceae/symphoni.html> acessado em 15 de fevereiro de 2006.
- Kearns, C. A.; Inouye, D. W. & Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 29, p. 83-112.
- Martin, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technology**, v. 34, p. 125-128.
- Maués, M. M. & Venturieri, G. C. 1997. Pollination ecology of *Platonia insignis* Mart. Clusiaceae, a fruit tree from eastern Amazon region. Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination. **Acta horticulturae**. v. 437, p. 255-259. Lethbridge, Alberta, Canada,
- Maués, M. M. & Santos, L. F. C. 1999a. 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, p.: 20-24. (**Embrapa-CPATU. Documentos**, v.123).
- Maués, M. M.; McQueen, D. & Santos, L. F. C. 1999b. 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, 1999. P.: 116-120. (**Embrapa-CPATU. Documentos**, v. 123).
- Maués, M. M.; MacQueen, D.; Santos, L. F. C. & Martins-da-Silva, R. C. V. Biologia floral de anani (*Symphonia globulifera* L. Clusiaceae). **In: Simpósio Silvicultura na Amazônia Oriental: Contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. Resumos**

- Expandidos. Belém: Embrapa-CPATU/DFID, 1999. P.: 31-35. (**Embrapa-CPATU. Documentos**, v. 123).
- Maués, M. M.; Souza, M. S. & Kanashiro, M. 2004. The importance of solitary bees on the reproductive biology of timber trees at the Tapajós National Forest, Brazil. p.: 241-254. **In:** B. Freitas & J. O. P. Pereira (eds.) **Solitary Bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination**. Proceedings of the International Workshop on Solitary Bees. Beberibe, Ceará, Brasil. 2004. Universidade Federal do Ceará, Imprensa Universitária.
- Michener, C. D. 2000. **The bees of the world**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. 913p.
- MMA/Ibama – Projeto OIMT – ITTO PD 68/89. 2004. <http://www.ibama.gov.br/projetotapajos/index.htm> acessado em 21 de janeiro de 2006.
- Mori, S. A. & Boeke, J. D. 1987. Pollination. p. 137-155. **In:** Mori, S. A. (ed.) **The Lecythidaceae of a Lowland Neotropical Forest: La Fumée Mountain, French Guiana**. Memoirs of The New York Botanical Garden; v. 44.
- Montagnini, F. 1992. Mixed tree plantations: experiments with native trees in Costa Rica and Argentina. **Agroforestry Today**, v. 4, n. 3, p. 4-5.
- Nepstad, D. C.; Veríssimo, A.; Alencar, A.; Nobre, C.; Lima, E.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P.; Potter, C.; Moutinho, P.; Mendoza, E.; Cochrane, M.; Books, M. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature** v. 398, p. 505-508.
- Nepstad, D. C.; Capobianco, J. P.; Barros, A. C.; Carvalho, G.; Moutinho, P.; Lopes, U. & Lefebvre, P. 2000. **Avança Brasil: os custos ambientais para a Amazônia**. Belém: Editora Alves, 24 p.
- Nepstad, D. C.; Carvalho, G.; Barros, A. C.; Alencar, A.; Capobianco, J. P.; Boshop, J.; Moutinho, P.; Lefebvre, P.; Silva Jr., U. L. & Prins, E. 2001. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 395-407.
- Newstrom, L. E. G.; Frankie, G. W. & Baker, H. G. 1994a. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** n. 26, p. 141-159.

- Newstrom, L. E. G.; Frankie, G. W.; Baker, H. G. & Colwell, R. K. 1994b. Diversity of long-term flowering patterns. **In:** L. A. McDade; K. S. Bawa; H. A. Hespenheide & G. S. Hatshorn (eds.) **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. P.: 142-160. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Oliveira, F. C. & Leão, N. V. M. 1999. Fenofases reprodutivas de cinco espécies da família Leguminosae que ocorrem na Floresta Nacional do Tapajós, Pará. **In:** Simpósio Silvicultura na Amazônia Oriental: Contribuições do Projeto Embrapa/DFID, 1999, Belém, PA. Resumos Expandidos. Belém: Embrapa-CPATU/DFID. p.: 79-82. (**Embrapa-CPATU. Documentos, 123**).
- Opler, P. A.; Frankie, G. W. & Baker, H. G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology** n. 68, p. 167-188.
- Parrotta, J. A., Francis, J. K. & Almeida, R. R. 1995. **Trees of the Tapajós – A photographic field guide**. United States Department of Agriculture, Forest Service and International Institute of Tropical Forestry, Rio Piedras, Puerto Rico. General Technical Report IITF-1, 371pp.
- Peck, R.B. & Bishop, J. P. 1992. Management of secondary tree species in agroforestry systems to improve production sustainability in Amazonian Ecuador. **Agroforestry Systems**, v. 17, n. 1, p. 53-63.
- Pennington, T. D. 1981. Meliaceae. **Flora Neotropica Monograph N° 28** (with accounts of Swietenioideae by Brian T. Styles). 421pp.
- Peres, C. A.; Schiesare, L. C. & Dias-Leme, C. L. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the Escape Hypothesis. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 1, p. 69-79.
- Perry, D. R. & Starrett, A. 1980. The pollination ecology and blooming strategy of a Neotropical emergent tree, *Dipteryx panamensis*. **Biotropica**, v. 12, n. 4, p. 307-313.
- Plowden, C. 2004. The ecology and harvest of andiroba seeds for oil production in the Brazilian Amazon. **Conservation & Society**, v. 2, n. 2, p. 251-272.
- Prance, G. T. & Mori, S. A. 1998. Pollination and dispersal of Neotropical Lecythidaceae. p.: 12-27. **In:** Hopkins; H. C. F.; Huxley, C. R.; Pannell, C. M.; Prance, G. T. & White, F.

**The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants.** RBG Kew, London.

- Proctor, M.; Yeo, P. & Lack, A. 1996. **The Natural History of Pollination.** The New Naturalist Series. HarperCollins Publishers. London. 479p.
- Quesada, M.; Stoner, K. E.; Rosas-Guerrero, V.; Palácios-Guevara, C. & Lobo, J. A. 2003. Effects of habitat disruption on the activities of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of a Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. **Oecologia** v. 135, p. 400-406.
- RADAMBRASIL, 1976. Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM) **Folha AS.21 – Santarém: Geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra.** Rio de Janeiro: DNPM, 510p.
- Radford, A. E.; Dickson, W. C.; Masey, J. R.; Bell, C. R. 1974. **Vascular plant systematics.** New York: Harper & Row Publ. 891 p.
- Realino, B. D. & Bueno, C. R. 1979. Durabilidade da madeira natural avaliada através de ensaios de campo. **Científica**, v. 7, p. 9-13.
- Ribeiro, J. E. L. S.; Hopkins, M. J. G.; Vicentini, A.; Sothers, C. A.; Costa, M. A. S.; Brito, J. M.; Souza, M. A. D.; Martins, L. H. P.; Lohman, L. G.; Assunção, P. A. C. L.; Pereira, E. C.; Silva, C. F.; Mesquita, M. R. & Procópio, L. C. 1999. **Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta da terra-firme da Amazônia Central.** INPA/DFID. Manaus, INPA. 800p.
- Robacker, D. C.; Meeuse, B. J. D. & Erickson, E. H. 1988. Floral aroma: how far will plants go to attract pollinators? **BioScience** v. 38, n. 6, p. 390-398.
- Roosmalen, M. G. M. 1985. **Fruits of the Guianan flora.** Wageningen: Institute of Systematic Botany: University of Utrecht-Department of silviculture.
- Rodriguez-Riano, T. & Dafni, A. 2000. A new procedure to assess pollen viability. **Sexual Plant Reproduction**. v. 12, p. 242-244.
- Roubik, D. W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees.** Tropical Biology Series, Cambridge University Press, New York, New York.
- Roubik, D. W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum “preferences”. **Journal of Insect Behavior** v.6, n. 6, p. 659-673.

- Ruiz, T. Z. & Arroyo, M. T. K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest. **Biotropica**, v. 10, p. 221-230.
- Sakai, S. 2001. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical forest. **American Journal of Botany** v. 88, n. 9. p. 1527-1534.
- Sakai, S.; Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Nagamasu, H.; Hamid, A. A. & Nakashizuka, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest. Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany** v. 86, p. 1414-1436.
- Sakai, S.; Kato, M. & Nagamasu, H. 2000. *Artocarpus* (Moraceae) gall midge pollination mutualism mediated by a male-flower parasitic fungus. **American Journal of Botany** v. 87, n. 3, p. 440-445.
- Sakai, S.; Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Nagamasu, H.; Hamid Karin, A. A.; Nakashizuka, T & Inoue, T. 2005. Plant reproductive phenology and general flowering in a mixed Dipterocarp forest, p. 35-50. **In: Roubik, D. W.; Sakai, S. & Hamid Karin, A. A. (eds.) Pollination ecology and the rain forest – Sarawak Studies. Ecological Studies, Vol. 174.** Springer, New York, USA.
- Seavey, S. R. & Bawa, K. S. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. **Botanical Review**, v. 52, p. 152-219.
- Shanley, P.; Luz, L. & Swingland I. R. 2002. The faint promise of a distant market: a survey of Belém's trade in non-timber forest products. **Biodiversity and Conservation**, v. 11, n. 4, p. 615-636.
- Sick, H. **Ornitologia Brasileira**. Edição revista e ampliada por J. F. Pacheco. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Silva, J.N.M. 1989. **The behaviour of the tropical rain forest of the Brazilian Amazon after logging**. Oxford. Tese de Doutorado. 303 p.
- Silva, J. N. M.; Carvalho, J. O. P. & Lopes, J. C. A. 1985. Inventário florestal de uma área experimental na Floresta nacional do tapajós. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Curitiba, v. 10/11, p. 30-110.



- Silva, M. B. 2005. **Características ecológicas e genéticas de *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae): elementos para o manejo florestal.** Universidade Federal do Pará. Tese de Doutorado. 150p.
- Soares, E. S. 2004. **Desafios, Resultados, Ameaças e Oportunidades em uma Unidade de Conservação na Amazônia: “A Floresta Nacional do Tapajós”.** Santarém: IBAMA-Pro-Manejo, 169 p.
- Stevens, W. D.; C. Ulloa; A. Pool & Montiel, O. M. 2001. **Flora de Nicaragua.** Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri, USA
- van Shaik, C. P.; Terborg, J. W. & Wright, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 24, p. 353-377.
- Vasconcelos, F. J. 2001. **Madeiras tropicais de uso industrial no Maranhão: características tecnológicas.** Manaus, INPA/UFMA 40p.
- Vattimo, I. de Espécies críticas de *Jacaranda* Jussieu ( Bignoniaceae – Seção Monolobos P. DC.): *Jacaranda copaia* (Aublet) D. Don, *Jacaranda amazonensis* Vattimo e *Jacaranda paraensis* (Huber) Vattimo. **Rodriguesia**, v. 32, n. 55, p. 47-63.
- Vega, L. 1976. *Bagassa guianensis* Aubl. Una especie forestal de rapido crecimiento del tropico americano. **Boletín del Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación**, Mérida, v. 50, p. 3-28.
- Vicentini, A. & Fischer, E. A. 1999. E. Pollination of *Moronobea coccinea* Aubl. (Clusiaceae) by the Golden-winged Parakeet in Central Amazon. **Biotropica**, v. 31, n. 4, p. 154-158.
- Vieira, M. F.; Meira, M. R. S. A.; Queiroz, I. P. & Neto, J. A. A. M. 1992. Polinização e reprodução de *Jacaranda caroba* (Vell.) DC. Bignoniaceae, em área de cerrado no sudeste do Brasil. In: **Anais do 8º Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo**, p. 13-19.
- Thorp, R. W. 2000. The collection of pollen by bees. **Plant Systematics and Evolution** v. 222, p.: 211-223.
- Tomazello Filho, M.; Couto, H. T. Z. D.; Chimelo, J. P.; Garcia, P. V. 1983. Madeiras de espécies florestais do estado do Maranhão: I - Identificação e aplicações. **IPEF**, v. 23, p. 21-28.

- Wunderle, J. M.; Willig, M. R. & Henriques, L. M. P. 2005. Avian distribution in treefall gaps and understorey of *terra firme* forest in the lowland Amazon. **Ibis**, v. 147, p. 109-129.
- Walker-Larsen, J. & Harder, L. D. 2000. The evolution of staminodes in Angiosperms: patterns of stamen loss, reduction, and functional re-invention. **American Journal of Botany** v. 8, n. 10, p. 1367-1384.



## CAPÍTULO 3

### III. EFEITO DA EXPLORAÇÃO DE IMPACTO REDUZIDO NO FLUXO DE PÓLEN E NA FREQUÊNCIA E COMPOSIÇÃO DOS GRUPOS DE POLINIZADORES DE CINCO ESPÉCIES ARBÓREAS IMPORTANTES PARA O MANEJO FLORESTAL NA FLORESTA NACIONAL DO TAPAJÓS (PA)

#### Resumo:

Nesse estudo foi acompanhado o efeito da Exploração de Impacto Reduzido (EIR) sobre aspectos relacionados ao processo reprodutivo de *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae – Papilionoidae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae) e *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae) na Floresta Nacional do Tapajós, oeste do Pará. Investigou-se a transferência do pólen na polinização natural, através da quantidade de pólen depositado na superfície estigmática, o percentual de pistilos com pólen nos quais houve germinação do pólen e/ou fertilização dos óvulos, bem como a composição e frequência dos grupos de polinizadores que visitaram as flores. Essas investigações foram realizadas em duas situações de manejo, floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE), numa área de 500 ha de floresta ombrófila densa, buscando evidências do efeito da EIR. Foi obtida a taxa de deposição de pólen (TDP = n° total de pólen encontrados no estigma / pelo n° total de estigmas analisados em cada espécie) e o percentual de fertilização dos pistilos (PFP = n° de estigmas com tubos polínicos penetrando nos óvulos / n° total de estigmas com presença de pólen na amostra de cada espécie). Os resultados foram comparados individualmente para cada espécie e para todas as espécies em conjunto, por meio da análise de variância ANOVA. Os polinizadores foram observados durante o período de maior florescimento das espécies *J. copaia*, *D. odorata* e *S. globulifera*, em turnos de seis horas, com observação direta do seu comportamento e número de flores visitadas durante 15 minutos a cada hora. Foram considerados nove grupos principais de visitantes: a) Abelhas de pequeno a médio porte; b) Abelhas de grande porte; c) Vespídeos; d) Dípteros; e) Lepidópteros; f) Coleópteros; g) Passeriformes; h) Beija-flores; i) Outras aves. Os resultados quanto à TDP das cinco plantas investigadas mostraram que, de um modo geral, houve diferenças na quantidade de pólen recebida nas flores dois ambientes da floresta (FNE e FE), sendo que em *D. odorata* a TDP foi maior ( $F_{1, 11} = 4,96$ ;  $p = 0,05$ ) na floresta explorada, enquanto que para *S. globulifera* a

TDP foi maior ( $F_{1,13} = 4,59$ ;  $p = 0,05$ ) na floresta não explorada. Para *J. copaia*, *C. guianensis* e *B. guianensis* não foi possível detectar diferença significativa entre a área explorada e não-explorada quanto à TDP. Com relação ao PFP, foi verificado que na floresta explorada, de uma maneira geral, houve um efeito negativo significativo da EIR no percentual de fertilização das espécies após a exploração da floresta ( $F_{1,4} = 5,74$ ;  $p = 0,018$ ). As flores de *J. copaia* e *D. odorata* receberam os mesmos visitantes, com variações em nível de espécies. *S. globulifera* foi visitada por três grupos de aves. As três espécies mostraram diferenças na composição dos grupos de visitantes florais entre as duas situações de manejo florestal, sendo que *D. odorata* apresentou a variação mais acentuada na composição dos grupos de polinizadores. As mudanças na frequência e composição de polinizadores das espécies estudadas podem interferir na eficiência da polinização. A remoção de árvores diminuiu a densidade populacional das espécies e aumentou a distância média entre indivíduos reprodutivos, o que pode ter levado a mudanças na capacidade dos vetores de polinização realizar a transferência de pólen da mesma maneira que ocorria antes da EIR

**Palavras-chave:** Exploração de Impacto Reduzido, fluxo de pólen, fertilização, polinizadores.

**Abstract:**

This study examined the effect of Low Impact Logging (LIL) on aspects related to the reproductive process of *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Leguminosae – Papilionoidae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae) and *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae), at the Tapajós National Forest, Western Amazon region. Investigations on the pollen flow from open pollination were carried out, by means of the amount of pollen grains deposited at the stigma surface. The percentage of pistils with pollen germination and ovule penetration, as well as the frequency and composition of pollinators were verified. The study was conducted under two situations, non-logged forest (NLF) and logged forest (LF), in a 500 ha plot. The results covered the pollen deposition rate (PDR = n° of total pollen on the stigma / total n° of stigmas analyzed per species) and the percentage of stigma fertilization (PSF = % of stigmas with pollen tubes penetrating the ovules / total n° of stigmas with pollen per species). These data were compared individually for each species and for all the species together, using analysis of variance ANOVA. The pollinators were monitored during the main flowering period of *J. copaia*, *D. odorata* and *S. globulifera*, in six hours schedules. Visual observation

of the number of visits per flower and behavior of the pollinators were accomplished each our, for 15 min, considering nine groups: 1) Small to middle sized bees; 2) Large bees; 3) Wasps; 4) Dipterans; 5) Lepidoterans; 6) Beetles; 7) Passeriformes; 8) Hummingbirds; 9) Other birds. The results showed that pollen deposition at the pistil were different at the two situations when all the species were analyzed together. Separetely, the PDR of *D. odorata* increased significantly at the logged forest ( $F_{1,11} = 4,96$ ;  $p = 0,05$ ), but *S. globulifera* showed the opposite answer, with a significant decrease of PDR at the logged site ( $F_{1,13} = 4,59$ ;  $p = 0,05$ ). In the remaining species no significant difference was detected. Concerning the PSF, there was an overall significant negative effect at the logged forest ( $F_{1,4} = 5,74$ ;  $p = 0,018$ ). Considering the floral visitors, *J. copaia* and *D. odorata* attracted the same groups of visitors, with differences at the species level. *J. copaia*, *C. guianensis* and *B. guianensis* showed differences in the composition of the floral visitors groups in both management conditions, strongly noticed in *D. odorata*. The changes in the frequency and composition of pollinator guilds may affect the pollination efficiency. The removal of trees decreased the population density and increased the distance of flowering trees, which may have lead to changes on the pollinators' ability to properly transfer the pollen grains among the remnant trees.

**Key words:** Low Impact Logging, pollen flow, fertilization, pollinators.

## 1. Introdução:

Há um consenso generalizado de que a rápida antropização do habitat em paisagens tropicais está afetando as delicadas interações mutualísticas entre plantas e polinizadores, levando ao declínio do sucesso reprodutivo (Kearns *et al.*, 1998; Cunningham, 2000; Harris & Johnson, 2003).

A floresta amazônica já perdeu cerca de 30% de sua cobertura vegetal desde a intensificação da ocupação humana iniciada na década de 70 (Lentini *et al.*, 2005), e a exploração madeireira constitui um dos principais fatores de fragmentação da floresta (Nepstad *et al.*, 2002). A manutenção da diversidade genética e processos correlacionados em populações arbóreas em florestas manejadas têm sido amplamente discutidos, e pesquisadores têm questionado a sustentabilidade do manejo florestal (Bawa & Seidler, 1998) e a certificação florestal (Bennet, 2000). Os Planos de Manejo Florestal Sustentado (PMFSs) em vigor atualmente no Brasil, incorporam poucas regulamentações específicas que resguardecam a sustentabilidade das intervenções florestais futuras (Silva, 2001).

A exploração madeireira reduz a densidade de árvores e aumenta a distância entre os indivíduos remanescentes. Caso a mobilidade dos vetores de polinização não possa garantir adequadamente o fluxo de pólen entre os indivíduos remanescentes, o número de árvores doadoras de pólen será reduzido (Roubik & Degen, 2004), pois a diminuição na densidade dos indivíduos em florescimento numa população afetaria o fluxo efetivo de pólen (Murawski & Hamrick, 1991). Além disso, as síndromes zoofílicas predominam tanto na polinização quanto na dispersão de sementes nas florestas tropicais, com fortes evidências de casos de co-evolução entre árvores e polinizadores ou dispersores, representando uma elevada especialização que pode ser extremamente sensível a perturbações externas (Harris & Johnson, 2004).

A Exploração de Impacto Reduzido (EIR), ou Exploração de Baixo Impacto (EBI) é menos prejudicial à floresta, já que através dessa intervenção são retirados somente de dois a três indivíduos por hectare ou até 19m<sup>3</sup>/ha, em contraposição aos 10 indivíduos/ha e danos de até 2m<sup>3</sup> por metro cúbico extraídos na exploração convencional (Veríssimo *et al.*, 1992). Entretanto, a remoção de árvores de grande porte pode favorecer a colonização de espécies pioneiras, alterando a composição original (Whitmore, 1997).

Diversos estudos têm mostrado que, de uma maneira geral, a fragmentação das florestas tropicais afeta negativamente a reprodução de espécies vegetais, devido à redução na

atividade dos polinizadores (Aizen & Feisinger, 1994; Cunningham, 2000), na deposição de pólen compatível (Cunningham 2000; Ghazoul *et al.*, 1998, 2000; Cascante *et al.*, 2002), e na produção de frutos e sementes (Aizen & Feisinger, 1994; Cascante *et al.*, 2002; Cunningham, 2000; Fuchs *et al.*, 2002; Ghazoul *et al.*, 1998, 2000). Esses impactos são menos evidentes nas plantas polinizadas por vetores de grande mobilidade, capazes de percorrer longas distâncias e, dessa forma, manter a conectividade entre os indivíduos isolados, como mostram os trabalhos de Dick *et al.* (2003), Gribel & Gibbs (2002) e Herrerias-Diego *et al.* (2006).

Investigações sobre o impacto da EIR na reprodução de espécies arbóreas tropicais ainda são escassas. Assim, esse estudo avaliou o efeito da EIR sobre o fluxo de pólen e grupos de polinizadores em cinco espécies arbóreas na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará, através da determinação de alterações na quantidade de pólen depositado na superfície estigmática, germinação e fertilização dos óvulos, bem como na frequência de visitas e composição dos grupos de polinizadores que ocorreram em uma área explorada e outra área não explorada dessa floresta.

Dessa forma, esse estudo buscou responder as seguintes perguntas:

1) A Exploração de Impacto Reduzido reduz a quantidade de pólen depositada nos estigmas de *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis*?

2) A Exploração de Impacto Reduzido altera a composição e a frequência dos grupos de agentes polinizadores de *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata* e *Symphonia globulifera*?



## 2. Materiais e Métodos

### 2.1. Áreas de estudo e espécies selecionadas:

A Floresta Nacional do Tapajós encontra-se na Região do Baixo Amazonas, no oeste da Amazônia (2.89°S 54.95°W), e compreende uma área de aproximadamente 600.000 hectares de floresta ombrófila densa. Está localizada a cerca de 90 m acima do nível do Rio Tapajós. O tipo de solo predominante é o *Oxisol (Haplustox)*, que tem predominância de argila mineral do tipo kaolinita, livre de concreções ou óxido de ferro nos primeiros 12 metros da camada superior (Nepstad *et al.*, 2002). O tipo climático de acordo com a classificação de Köppen é AmW, caracterizado por apresentar um período anual de estiagem de 2 a 3 meses e precipitação anual média de 2.000 mm (600 mm a 3.000 mm) (Espírito-Santo *et al.*, 2005). A temperatura média anual é de 25 °C (18,4 °C a 32,6 °C) (Carvalho, 1992).

Essa floresta tem sido submetida a intervenções florestais e estudos de manejo florestal sustentado (Silva *et al.*, 1985; Carvalho, 2001; Kanashiro *et al.*, 2002). Desde 1999 até 2004, um projeto de Exploração Florestal de Impacto Reduzido (EIR) foi conduzido em 3.222 hectares pela Empresa Agropecuária Treviso Ltda, sob a supervisão do Instituto Brasileiro de Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) e da *International Tropical Timber organization* (ITTO) (MMA/Ibama – Projeto OIMT – ITTO PD 68/89, 2004 <<http://www.ibama.gov.br/projetotapajos/index.htm>>).

Os estudos foram realizados em uma área de 500 hectares que foi denominada Parcela de Estudo Intensivo (PEI) ou *Intensive Study Plot (ISP)*, uma vez que nesse local foram realizados estudos sobre ecologia e genética de *Bagassa guianensis* Aubl. Moraceae (tatajuba), *Carapa guianensis* Aubl. Meliaceae (andiroba), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. Leguminosae – Papilionoidae (cumaru), *Hymenaea courbaril* L. Leguminosae – Caesalpinioideae (jatobá), *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don Bignoniaceae (parapará), *Manilkara huberi* (Ducke) Standley Sapotaceae (maçaranduba) e *Symphonia globulifera* L.f. Clusiaceae (anani), e denominadas espécies-modelo, no âmbito do projeto *Dendrogene* – Conservação Genética em Florestas Manejadas na Amazônia, coordenado pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA, Amazônia Oriental) em convênio com o Departamento para o Desenvolvimento Internacional do Reino Unido (DFID).

Nessa parcela, foi realizado um inventário florestal incluindo todas as espécies arbóreas com importância madeireira igual ou acima de 45 cm de Diâmetro à Altura do Peito (DAP), sendo que para as sete espécies-modelo do projeto Dendrogene, o inventário incluiu

todos os indivíduos com DAP igual ou acima a de 20 cm, descendo a 10 cm em uma subparcela de 100 ha (Kanashiro *et al.*, 2002). A PEI foi submetida à EIR no ano de 2003, onde foram retirados até 40 m<sup>3</sup> de madeira por hectare. O diâmetro mínimo permitido para a remoção de árvores por espécie foi de 45 cm para *C. guianensis* e 55 cm para as demais espécies (*J. copaia*, *D. odorata*, *S. globulifera* e *B. guianensis*).

Uma área contígua a PEI, com 100 hectares de extensão, foi usada nesse estudo como “área testemunha” ou “controle” (Floresta Não Explorada – FNE) para as coletas de flores usadas na determinação da TDP e PFP. A área apresenta as mesmas características físicas e biológicas descritas para a área de floresta explorada.

Dentre as sete espécies-modelo do Projeto *Dendrogene*, foram selecionadas cinco espécies (*Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis*) para os estudos do impacto da EIR sobre o fluxo de pólen e grupos de polinizadores.

### **2.1.1. Sistemas de polinização e distribuição espacial das espécies:**

Todas as espécies acima relacionadas apresentam sistemas reprodutivos com xenogamia obrigatória e diferentes grupos de polinizadores que podem funcionar como grupos funcionais ou guildas, dependendo de alguns fatores tais como a partilha de recursos. *J. copaia* é polinizada principalmente por abelhas de médio porte, como os Euglossina e Centridini; *D. odorata* reúne uma variedade de polinizadores mais ampla, destacando-se abelhas nativas (Euglossina, Meliponina, Centridini), várias famílias de lepidópteros e coleópteros (Scarabaeidae: Rutelinae); *C. guianensis* é polinizada por abelhas nativas sem ferrão (Meliponina) e microlepidópteros (Riodinidae e Lycaenidae); *S. globulifera* é polinizada por aves (passeriformes e beija-flores) e *B. guianensis* reúne fortes indícios de ser polinizada por um vetor abiótico, o vento, com co-participação de diminutos insetos da ordem Thysanoptera (ver capítulo 2).

Quanto à densidade populacional, levantamentos realizados na mesma floresta para árvores com DAP  $\geq$  45 cm, mostraram que *C. guianensis* tem distribuição agregada e até 3,8 indivíduos/ha; *J. copaia* tem distribuição regular, com 0,3 indivíduos/ha; *D. odorata* e *B. guianensis* apresentam distribuição espacial randômica, com 0,1 indivíduos/ha e 0,2 indivíduos/ha, respectivamente (Silva *et al.*, 1985). *S. globulifera* não teve representantes com essa classe diamétrica, mas é encontrada em classes inferiores (DAP  $\geq$  10 cm), com até 0,2 indivíduos/ha (Espírito-Santo *et al.*, 2005). Num levantamento realizado em 100 ha da PEI em

2001, para indivíduos com DAP  $\geq 20$  cm, foram encontrados os seguintes resultados: *C. guianensis* = 6,14 indivíduos/ha; *J. copaia* = 1,8 indivíduos/ha; *S. globulifera* = 0,81 indivíduos/ha; *D. odorata* = 0,13 indivíduos/ha; e, *B. guianensis* = 0,34 indivíduos/ha (J. C. Lopes, dados não publicados).

A caracterização detalhada dos processos reprodutivos das espécies acima relacionadas, incluindo a fenologia, biologia floral, sistema reprodutivo e agentes polinizadores consta do Capítulo 2 dessa tese.

## 2.2. Análise da deposição de pólen:

Para determinar o efeito da Exploração de Baixo Impacto na deposição de pólen, foram amostradas flores de pelo menos seis árvores de cada espécie em uma área de floresta não explorada e outras seis árvores, no mínimo, em uma área de floresta explorada, na Floresta Nacional do Tapajós, como segue:

- *Jacaranda copaia*: nove árvores na floresta não explorada (350 pistilos) e sete árvores na floresta explorada (450 pistilos);
- *Dipteryx odorata*: sete árvores na floresta não explorada (330 pistilos) e nove árvores na floresta explorada (390 pistilos);
- *Carapa guianensis*: nove árvores na floresta não explorada (232 pistilos) e seis árvores na floresta explorada (199 pistilos);
- *Symphonia globulifera*: nove árvores na floresta não explorada (500 pistilos) e seis árvores na floresta explorada (300 pistilos);
- *Bagassa guianensis*: seis árvores na floresta não explorada (460 pistilos) e sete árvores na floresta explorada (600 pistilos);

As coletas das flores foram feitas de forma aleatória no campo, durante o pico de florescimento de cada espécie. Para alcançar as inflorescências, foi utilizada a técnica de alpinismo arbóreo (*Single Rope Technique – SRT*), como descrito por Perry (1978). Após as coletas, foram preservadas em etanol a 70% somente as flores senescentes, com pelo menos um dia após a antese, para minimizar as chances de tempo insuficiente para ter havido a deposição de pólen. O tamanho das amostras variou de acordo com a espécie, em função da disponibilidade de flores e boas condições de acesso à copa das árvores em floração.

No laboratório, os pistilos foram removidos, lavados em água corrente e tratados com solução de NaOH 8N para suavizar, clarificar e facilitar a penetração do corante, utilizando uma estufa Yamato DX 600 à temperatura de 60 °C. O tempo de permanência dos pistilos na solução de NaOH variou entre 20 a 90 minutos, de acordo com a espécie (*J. copaia* = 20 min; *D. odorata* = 30 min; *C. guianensis* = 30 min; *S. globulifera* = 60 min; e *B. guianensis* = 90 min). Em seguida, os pistilos foram lavados em água corrente e submersos em solução 0,1% de Azul de Anilina, diluída em tampão de fosfato por 4 a 12 horas (Martin, 1959). Após esse procedimento, os pistilos foram dispostos em lâminas de microscopia e cobertos com lamínula, sendo suavemente pressionados para permitir o afastamento do tecido do estilete e facilitar a visualização do pólen e tubos polínicos em microscópio com epifluorescência Leica DMLS. Os seguintes parâmetros foram registrados: a) quantidade (número) de grãos de pólen depositados na superfície estigmática; b) presença de tubo(s) polínico(s) no tecido de transmissão do estilete; e c) penetração (fertilização) do(s) tubo(s) polínicos no(s) óvulo(s). Com os resultados, foi obtida a taxa de deposição de pólen (TDP), considerando o número total de pólen encontrados na superfície de cada estigma dividido pelo número total de estigmas analisados em cada espécie nos dois ambientes, separadamente (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE) e o percentual de fertilização (PFP) dos pistilos, considerando a presença de tubos polínicos penetrando nos óvulos de cada estigma dividido pelo número total de estigmas com presença de pólen na amostra de cada espécie nas duas situações de manejo da floresta, separadamente (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE).

Os dados relativos à taxa de deposição de pólen foram comparados considerando-se as duas situações da floresta (FNE e FE), individualmente para cada espécie, por meio de GLM (*General Linear Model*) ANOVA (análise de variância). Os dados foram transformados (função logarítmica) visando à homogeneidade das variâncias, sendo confirmada pelo teste de Levene. O teste de Levene foi utilizado para verificar possíveis diferenças na heterogeneidade, pois esse teste compara a homogeneidade das variâncias de duas amostras e, em relação a outros métodos empregados para este mesmo fim, é menos sensível aos preceitos de normalidade dos dados (Zar, 1998). Os registros de fertilização dos pistilos foram analisados por meio de ANOVA fatorial, e previamente transformados em arco seno da raiz quadrada dos valores originais. Todas as análises foram feitas por meio do software STATISTICA for Windows, versão 5.5 (*Stat Soft. Inc.*, EUA).

### 2.3. Composição e frequência dos grupos de polinizadores:

Os visitantes florais foram registrados visualmente por um mesmo observador para minimizar erros de amostragem, e estão relacionados nas tabelas 2, 4 e 8 do Capítulo 2. Para acesso ao dossel, foram usadas torres de madeira com 30 a 40 metros de altura, providas de uma plataforma de 2 m<sup>2</sup> no topo (Fig. 4, Capítulo 2). As observações foram realizadas em dois momentos, no ano de 2002, antes da EIR e no ano de 2004, após a EIR, Dessa forma, foram considerados dois ambientes, floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE).

Durante o pico de florescimento de cada espécie, foram feitas observações diretas sobre os a atividade de visitas dos principais polinizadores, iniciando imediatamente após a antese das flores e prolongando-se por todo o período de exposição das flores abertas. Quando necessário, foram usados binóculos com 10x25 de aumento e câmera fotográfica para o registro dos visitantes. O monitoramento da frequência e duração das visitas dos polinizadores foi feito em intervalos de 15 minutos a cada hora, em períodos de seis horas de trabalho, adaptando-se a metodologia descrita por Dafni *et al.* (2005), considerando nove grupos principais de visitantes: a) Abelhas de pequeno a médio porte (Anthophorini – Tapinotaspidini, Centridini, Euglossina, Halictidae, Megachilidae, Meliponina); b) Abelhas de grande porte (*Xylocopa*, *Eulaema*, *Eufriesea*, *Epicharis*); c) Vespídeos; d) Dípteros; e) Lepidópteros; f) Coleópteros; g) Passeriformes; h) Beija-flores; i) Outras aves.

As observações visuais totalizaram aproximadamente 48 horas de monitoramento para cada espécie arbórea, em cada ambiente, sem contar as observações adicionais que incluíram a coleta dos visitantes para a identificação taxonômica realizada previamente.

### 3. Resultados:

#### 3.1. Taxa de deposição de pólen e percentual de fertilização dos pistilos

##### 3.1.1. Taxa de deposição de pólen (TDP)

Os resultados encontrados quanto à TDP na superfície estigmática das cinco espécies investigadas mostraram que, de um modo geral, houve diferenças na quantidade de pólen recebida nas flores dois ambientes (floresta não explorada e floresta explorada). Para *J. copaia* e *S. globulifera* houve uma redução na quantidade de pólen encontrada nos estigmas das flores da floresta explorada, enquanto que para *D. odorata*, *C. guianensis* e *B. guianensis* houve um aumento na quantidade de pólen depositada nas flores do mesmo tipo de floresta. Entretanto, esses resultados referem-se aos valores absolutos, desconsiderando as variações na amostragem e diferenças na quantidade de pólen encontrada em cada pistilo isoladamente, já que em todas as espécies analisadas, foram encontradas flores que receberam uma carga maior de pólen do que outras, resultando em um amplo espectro como mostra a tabela 1.

Tabela 1. Média da taxa de deposição de pólen (TDP) e percentual de fertilização do pólen (PFP) encontrado na superfície estigmática de cinco espécies arbóreas em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE) + o erro padrão (EP).

Espécies	FNE		FE	
	TDP + EP	PFP + EP	TDP + EP	PFP + EP
<i>Jacaranda copaia</i>	31,75 ± 6,45	23,11 ± 4,3	25,97 ± 4,7	20 ± 3,77
<i>Dipteryx odorata</i>	0,62 ± 0,14	13,85 ± 5,44	1,1 ± 0,33	5 ± 1,63
<i>Carapa guianensis</i>	9,41 ± 1,92	28,22 ± 5,2	14,88 ± 1,7	37,83 ± 3,42
<i>Symphonia globulifera</i>	5,09 ± 1,65	35,33 ± 8,42	1,56 ± 0,73	35,33 ± 8,42
<i>Bagassa guianensis</i>	0,52 ± 0,26	23,8 ± 9	0,9 ± 0,23	35 ± 8,8

A taxa de deposição de pólen, o percentual de pistilos que receberam pólen e o percentual de fertilização dos pistilos polinizados apresentaram grande variação entre as espécies, em função das diferenças na biologia reprodutiva de cada uma, como consta na tabela 1.

Quando foram analisadas as taxas de deposição de pólen (TDPs) em cada espécie separadamente, a análise de variância mostrou que em *D. odorata* a TDP foi maior ( $F_{1, 11} = 4,96$ ;  $p = 0,05$ ) na floresta explorada (tabela 3), tendência já constatada com a contagem do

pólen na superfície estigmática das flores coletadas na área de floresta não explorada (Tabela 1). Já para *S. globulifera*, ocorreu o inverso, a TDP foi maior ( $F_{1,13} = 4,59$ ;  $p = 0,05$ ) na floresta não explorada, como registrado na tabela 3, e detectado na contagem do pólen nos estigmas das flores coletadas nesse ambiente (Tabela 2, Fig. 1).

Tabela 2. Análise de variância da taxa de deposição de pólen (TDP) em *Dipteryx odorata* e *Symphonia globulifera* na Floresta Nacional do Tapajós, PA sob duas condições de manejo (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE), e analisadas separadamente para cada condição.

efeito	SS	gl	MS	F	p
<i>Dipteryx odorata</i>	2,889	1, 11	2,889	4,962	0,047**
<i>Symphonia globulifera</i>	6,013	1, 13	6,013	4,596	0,051**

ns = Não significativo; \*\*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,01$ . Fatorial ANOVA GLM (*General Linear Model*); Dados com transformação logarítmica.

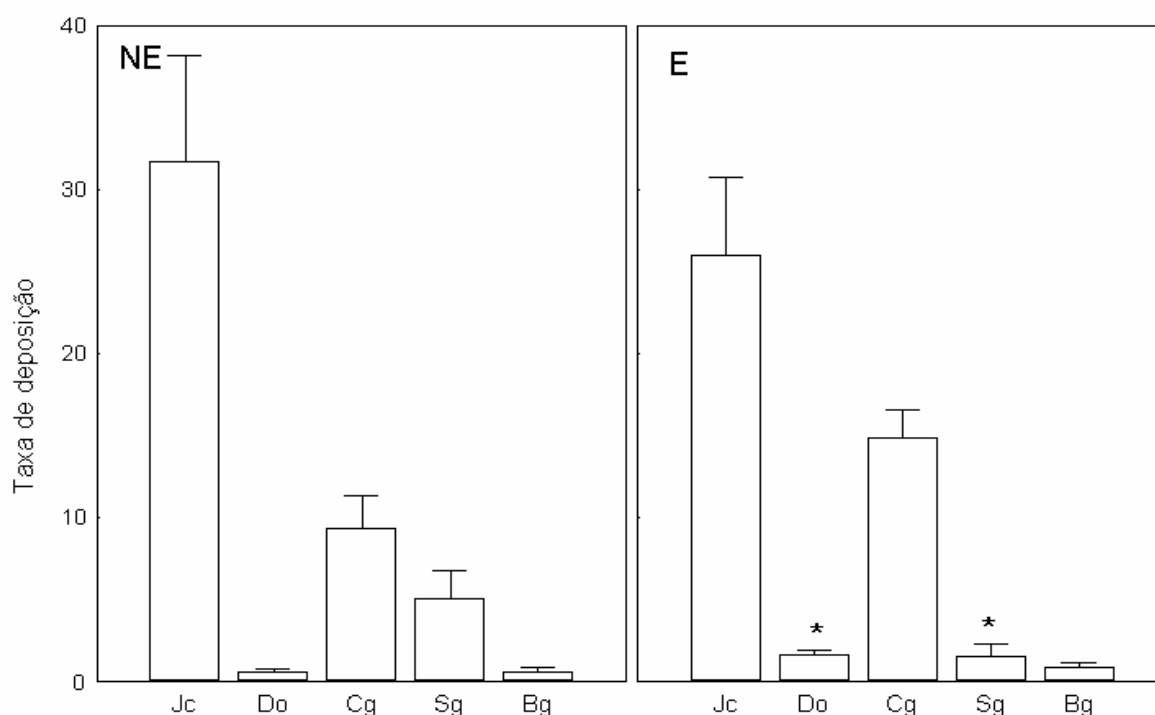


Figura 1. Taxa média + EP da deposição de pólen em cinco espécies arbóreas em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE). Jc = *Jacaranda copaia*; Do = *Dipteryx odorata*; Cg = *Carapa guianensis*; Sg = *Symphonia gloulifera*; Bg = *Bagassa guianensis*. Os asteriscos mostram diferenças significativas dentre as duas situações de manejo da floresta, dentro da mesma espécie (\*\* $p < 0,05$ ).

Para as outras três espécies, *J. copaia*, *C. guianensis* e *B. guianensis*, não foi possível detectar diferença significativa entre a área explorada e não-explorada quanto à taxa de deposição de pólen, apesar de aparentemente existir essa diferença ao se analisar a figura 1, porém é importante atentar para o elevado erro padrão encontrado nas análises (Tabela 1).

A análise de variância da TDP de todas as espécies analisadas em conjunto, em relação às duas situações de manejo da floresta, mostrou que houve diferença significativa entre a floresta não explorada e floresta explorada ( $F_{1, 59} = 5,74$ ;  $p = 0,01$ ), conforme consta da tabela 3.

Tabela 3. Análise de variância da taxa de deposição de pólen (TDP) em *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis* na Floresta Nacional do Tapajós, PA sob duas condições de manejo (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE), e analisadas em conjunto das espécies para cada condição.

<b>Efeito</b>	<b>SS</b>	<b>gl</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Espécie	110,18	4	27,545	27,535	0,000***
Floresta	0,966	1	0,966	0,966	0,329 <sup>ns</sup>
Espécies*floresta	12,909	4	3,227	3,226	0,018*
Erro Padrão	59,021	59	1,000		

ns = Não significativo; \*\*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,01$ . Fatorial ANOVA GLM (*General Linear Model*); Dados com transformação logarítmica.

### 3.1.2. Percentual de fertilização dos pistilos (PFP)

Com relação ao PFP, constatou-se também uma grande diferença entre as espécies, como está representado na figura 2. Analisando-se cada espécie separadamente, verificou-se que após a EIR o PFP de *J. copaia* e *D. odorata* diminuiu consideravelmente. O oposto foi constatado em *C. guianensis* e *B. guianensis*, com o aumento do PFP. Em *S. globulifera* não houve diferença perceptível.



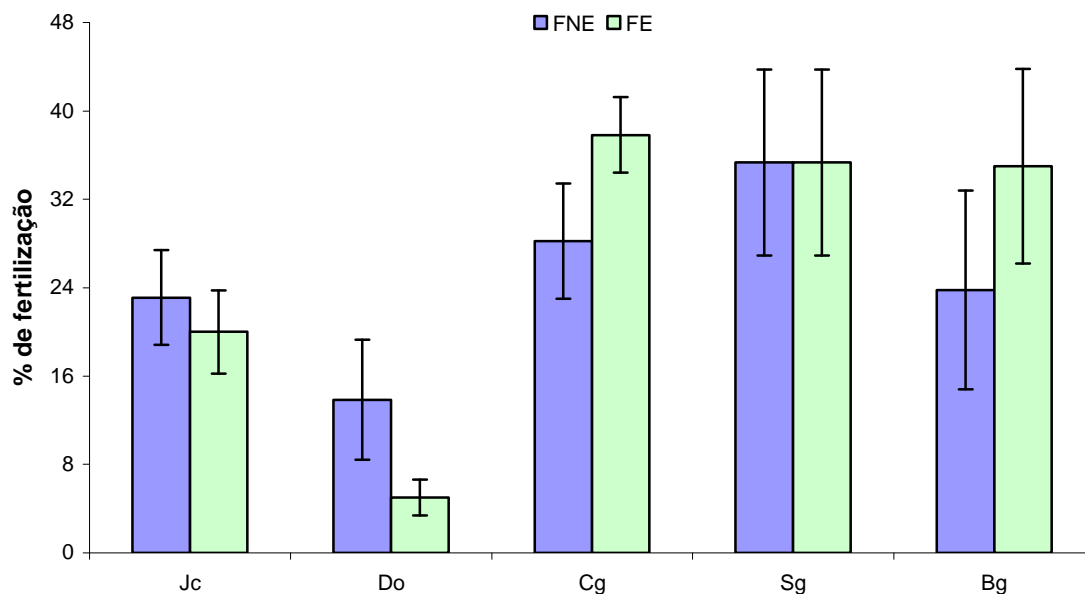


Figura 2. Percentual de fertilização + EP dos pistilos de cinco espécies arbóreas em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE). Jc = *Jacaranda copaia*; Do = *Dipteryx odorata*; Cg = *Carapa guianensis*; Sg = *Symphonia globulifera*; Bg = *Bagassa guianensis*.

As análises de variância mostraram que houve diferença significativa entre as duas situações de manejo. Foi verificado que na floresta explorada, de uma maneira geral, houve uma redução na fertilização dos pistilos analisados, comprovada com a análise estatística, que mostrou um efeito negativo significativo no PFP das espécies após a exploração da floresta ( $F_{1,4} = 5,74$ ;  $p = 0,018$ ), conforme se observa na tabela 4 e figura 3.

Tabela 4. Análise de variância do percentual de fertilização dos pistilos (PFP) em *Jacaranda copaia*, *Dipteryx odorata*, *Carapa guianensis*, *Symphonia globulifera* e *Bagassa guianensis* na Floresta Nacional do Tapajós, PA sob duas condições de manejo (floresta não explorada – FNE e floresta explorada – FE), e analisadas em conjunto das espécies para cada condição.

Efeito	SS	gl	MS	F	p
Espécies	1,114	4	0,278	4,519	0,002**
Floresta	0,354	1	0,354	5,741	0,019**
Espécies*floresta	0,215	4	0,053	0,874	0,485 <sup>n.s.</sup>
Erro padrão	3,638	59	0,061		

ns = Não significativo; \*\*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,01$ . Fatorial ANOVA GLM (*General Linear Model*); Dados com transformação arco-seno.

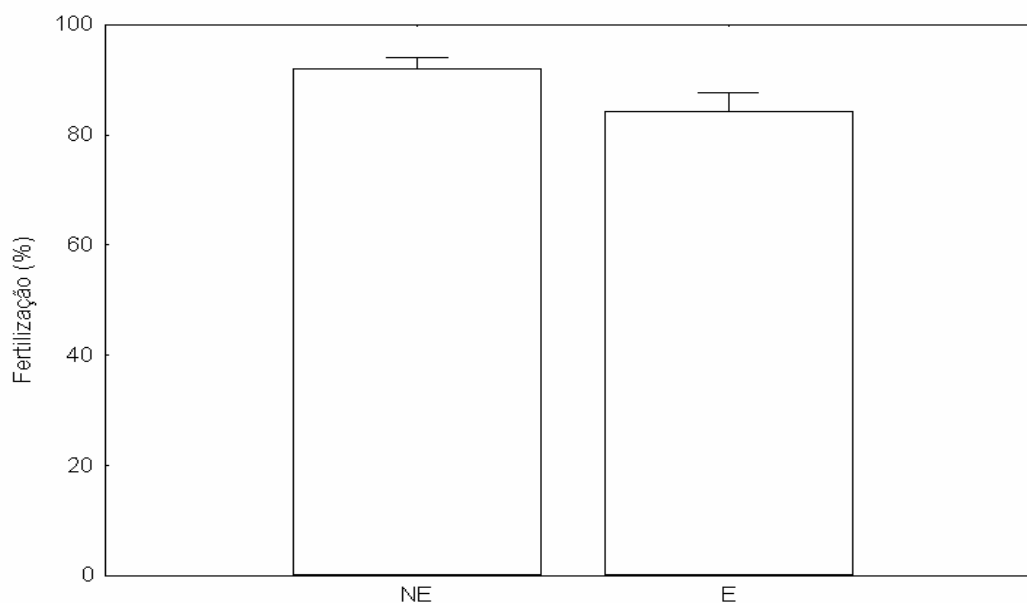


Figura 3. Percentual de fertilização + EP de cinco espécies arbóreas em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE).

### 3.2. Composição e frequência dos grupos de polinizadores

Foram registradas visitas de cerca de 140 espécies distintas de visitantes nas flores das cinco espécies na Floresta Nacional do Tapajós, os quais foram reunidos em nove grupos em função da frequência de visitas. O monitoramento dos visitantes envolveu apenas três das cinco espécies (*J. copaia*, *D. odorata* e *S. globulifera*), as quais tiveram a maior riqueza de espécies de polinizadores e frequência de visitas bem distribuídas ao longo do dia.

De uma maneira geral, observou-se que as flores de *J. copaia* e *D. odorata* foram visitadas pelos mesmos grupos visitantes, com variações em nível de espécies, sendo representadas por sete grupos: abelhas grandes, abelhas pequenas, vespas, dípteros, lepidópteros, coleópteros e beija-flores. No caso de *J. copaia*, tanto na floresta não explorada, quanto na explorada, houve uma predominância de abelhas pequenas (69,9% e 76,9%, respectivamente), observando-se um discreto aumento de visitas desses insetos na floresta explorada. O segundo grupo mais freqüente foi a de abelhas grandes, com 14,1% na floresta não explorada e 7,9% na floresta explorada, seguida por lepidópteros, que mostraram uma tendência inversa, com 8,4% na floresta não explorada e 14,1% na floresta explorada e beija-flores, com 8,6% na floresta não explorada, reduzindo drasticamente para 1,1% na floresta explorada. Vespas, dípteros e coleópteros foram encontradas em percentuais abaixo de 1%, e somente na floresta não explorada (Fig. 4).

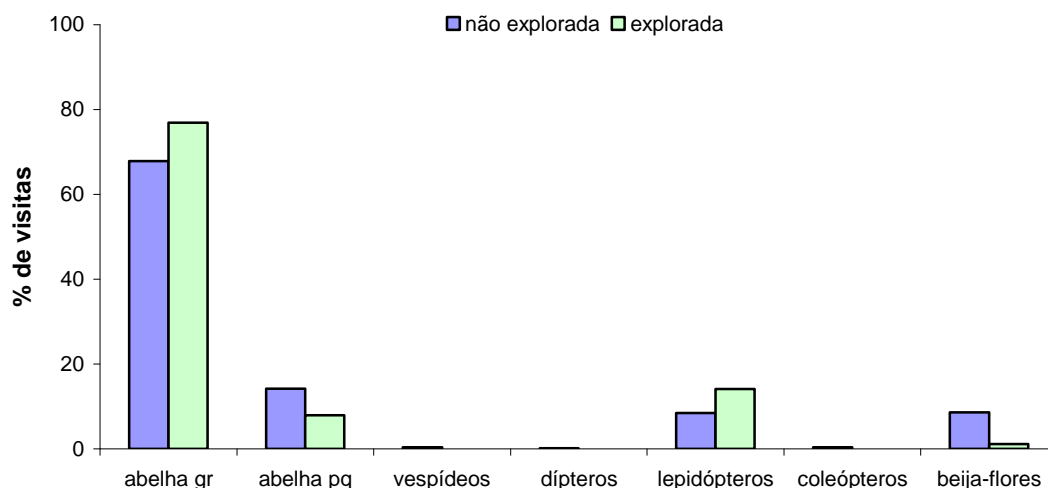


Figura 4. Percentual de visitas de sete grupos de polinizadores de *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA, floresta não explorada e floresta explorada.

Foi observado que as abelhas visitaram as flores em todos os horários, indiscriminadamente. Os lepidópteros foram mais freqüentes no período vespertino, assim como os beija-flores. As vespas e os coleópteros só ocorreram na floresta não explorada, os primeiros no período da manhã e os demais no período da tarde. Os beija flores foram mais assíduos no período vespertino (Fig. 5).

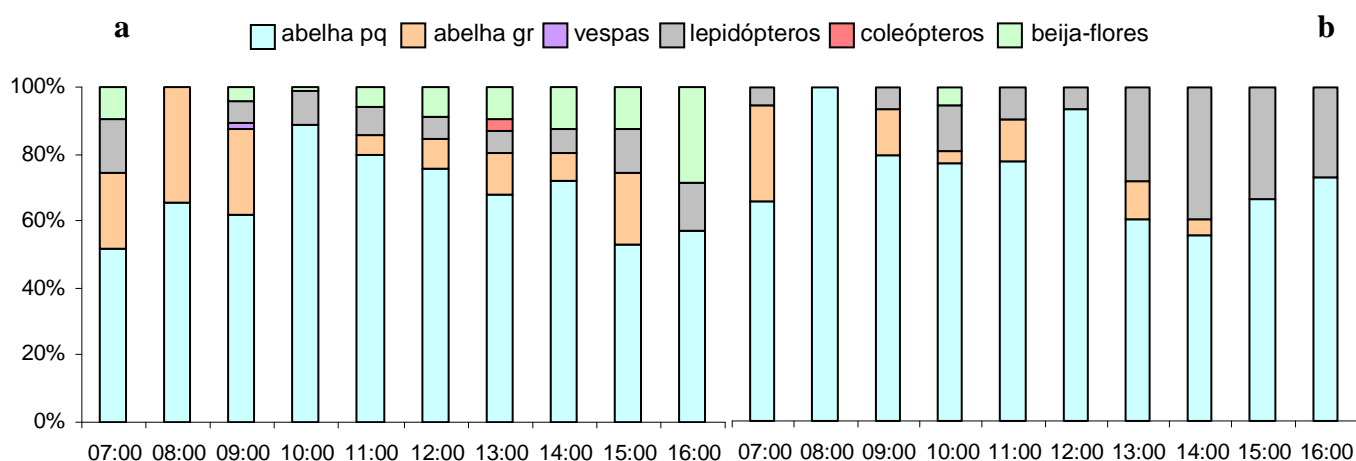


Figura 5. Distribuição da freqüência de visitas dos sete grupos de visitantes florais em flores de *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) ao longo do dia, expressa em percentuais de visitas por grupo de visitantes em cada horário, na Floresta Nacional do Tapajós, PA. (a) Floresta não explorada; (b) Floresta explorada.

Quanto a *D. odorata*, houve uma mudança acentuada na composição e frequência dos visitantes de acordo com o tipo de ambiente, uma vez que na floresta não explorada, o grupo com maior frequência de visitas foi a de abelhas pequenas (45,1%), seguido por abelhas grandes (23,5%) e lepidópteros (18,7%). Na floresta explorada, as frequências de visitas dos grupos mudaram bastante, constatando-se uma predominância de visitas de beija-flores (39,4%), seguidos pelos lepidópteros (30,6%) e pelas abelhas pequenas (13,1%). Vespas, dípteros e coleópteros foram menos frequentes, variando entre 0,6 a 7%, de acordo com o ambiente (Fig. 6).

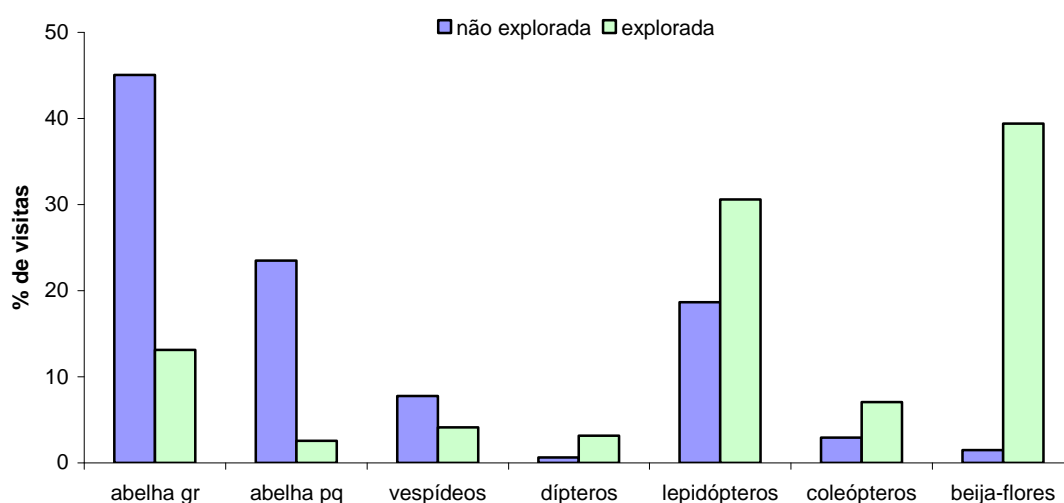


Figura 6. Percentual de visitas de sete grupos de polinizadores de *Dipteryx odorata* (Leg – Papilionoidae) em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA, floresta não explorada e floresta explorada.

Quanto à distribuição das visitas ao longo do dia, os primeiros horários imediatamente após a antese (entre 5:00 h e 7:00h) foram dominados por visitas de abelhas. As abelhas permaneceram como os visitantes mais assíduos em todos os horários no ambiente de floresta não explorada, mas na floresta explorada as visitas foram mais concentradas no período da manhã. Os lepidópteros foram mais frequentes a partir das 10:00 h, nos dois ambientes e os beija-flores exibiram um aumento de visitas entre as 8:00 h e 11:00h e no final da tarde. Os demais grupos de visitantes, vespas, dípteros e coleópteros, ocorreram principalmente pelo período da manhã (Fig. 7).

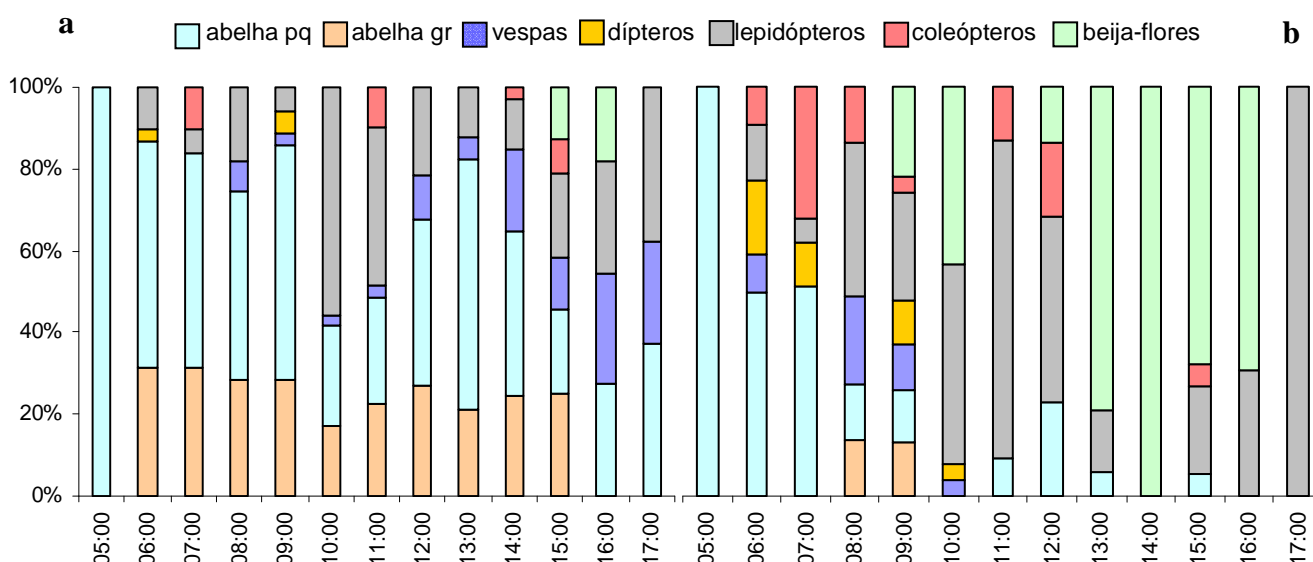
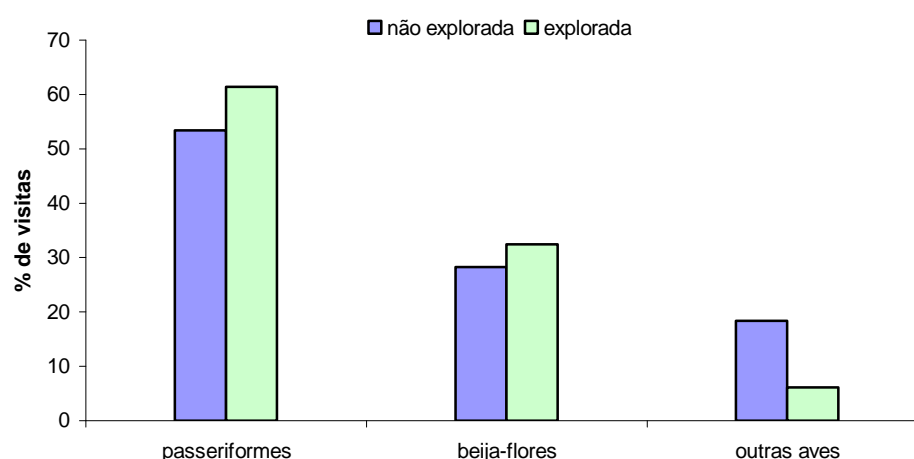


Figura 7. Distribuição da frequência de visitas dos sete grupos de visitantes florais em flores de *Dipteryx odorata* (Leg-Pap.) ao longo do dia, expressa em percentuais de visitas por grupo de visitantes em cada horário, na Floresta Nacional do Tapajós, PA. (a) Floresta não explorada; (b) Floresta explorada.

Com relação a *S. globulifera*, apenas três grupos de visitantes participaram de fato no processo de polinização, os passeriformes, os beija-flores e uma categoria que incluiu aves de outras famílias, com exceção de Thraupidae e Trochilidae. Foi observado que os passeriformes foram os visitantes mais assíduos, seguidos pelos beija-flores e demais aves. De uma maneira geral, o tipo de ambiente não alterou substancialmente as frequências de visitas. Foi observado um discreto aumento no percentual de visitas dos passeriformes e beija-flores na floresta explorada, em detrimento de visitas de outras aves, pois os passeriformes passaram de 53,4% para 61,4% na floresta explorada e os beija-flores passaram de 28,3% para 32,4% no mesmo ambiente. As demais aves reduziram o percentual de visitas de 18,4% registrado na floresta não explorada, para 6,1% após a intervenção na floresta (Fig. 8).

Figura 8. Percentual de visitas de três grupos de polinizadores de *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) em dois ambientes da Floresta Nacional do Tapajós, PA, floresta não explorada e floresta explorada.



A distribuição das visitas durante o período de observações mostrou que os passeriformes e beija-flores ocorreram indiscriminadamente em todos os horários monitorados na floresta não explorada, com uma pequena alteração na floresta explorada, onde se observou um aumento na frequência de visitas de beija-flores no período vespertino. Os visitantes pertencentes ao grupo das “outras aves” foram mais frequentes no período da manhã (Fig. 9).

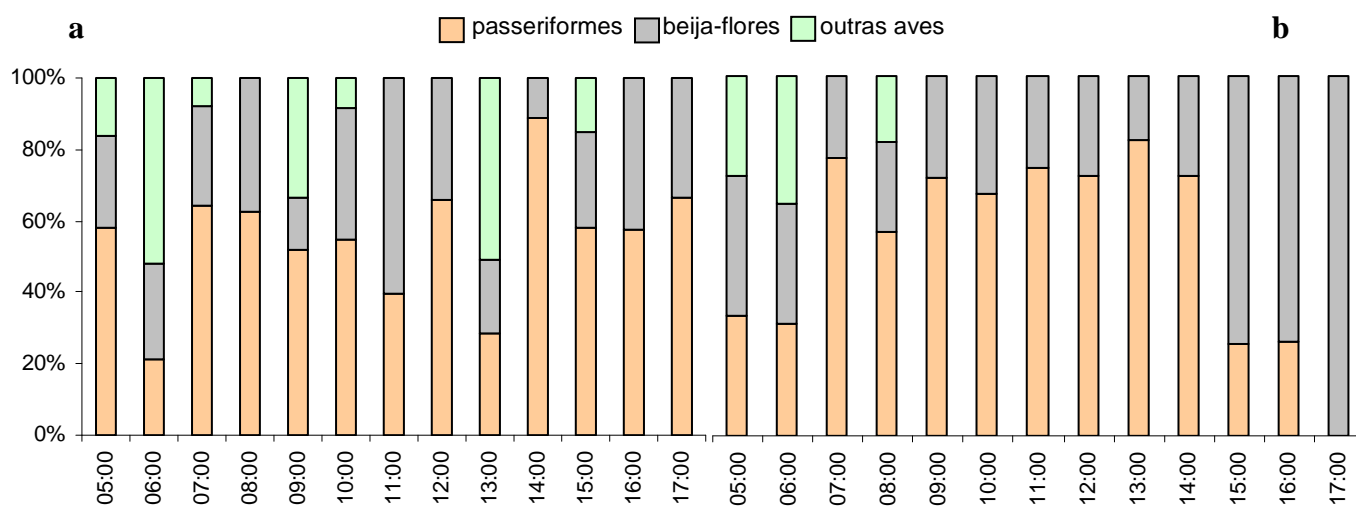


Figura 9. Distribuição da frequência de visitas dos sete grupos de visitantes florais em flores de *Symphonia globulifera* (Clusiaceae.) ao longo do dia, expressa em percentuais de visitas por grupo de visitantes em cada horário, na Floresta Nacional do Tapajós, PA. (a) Floresta não explorada; (b) Floresta explorada.

#### 4. Discussão

A exploração madeireira de impacto reduzido (EIR) vem sendo considerada uma importante atividade econômica nas florestas tropicais (Veríssimo *et al.*, 1992; Lentini *et al.*, 2003). Esse tipo de manejo da floresta tem sido foco de estudos econômicos e ecológicos, e é apontada como uma alternativa de uso da terra financeiramente viável com danos ambientais reduzidos (Pearce *et al.*, 1999). Entretanto, a fragmentação da floresta pode afetar diretamente os processos reprodutivos de espécies arbóreas devido à redução da população de agentes polinizadores causada pela perda de locais de nidificação (Eltz *et al.*, 2003), ou indiretamente, pela diminuição na população de árvores doadoras de pólen (Cascante *et al.*, 2002; Fuchs, *et al.* 2003).

Esse estudo mostrou que a EIR na Floresta Nacional do Tapajós afetou tanto a taxa de deposição de pólen (TDP) nas flores das cinco espécies arbóreas analisadas, quanto a formação inicial de frutos, avaliada através do percentual fertilização dos pistilos (PFP) nos pistilos das flores que receberam pólen. Houve uma diferença negativa significativa entre as duas situações da floresta (floresta não explorada e floresta explorada) com relação aos dois parâmetros, TDP e PFP, quando foram analisadas todas as cinco espécies em conjunto. Essa tendência foi comprovada com os resultados das análises estatísticas da TDP para duas das cinco espécies (*D. odorata* e *S. globulifera*), que mostraram uma redução significativa na quantidade de pólen depositada na superfície estigmática na floresta submetida à EIR. Essas duas espécies são encontradas em baixa densidade populacional na área de estudo, e são polinizadas por vetores distintos, insetos e aves, respectivamente. A remoção de árvores diminuiu a densidade populacional das espécies e aumentou a distância média entre indivíduos reprodutivos, o que pode ter levado a mudanças na capacidade dos vetores de polinização realizar a transferência de pólen da mesma maneira que ocorria antes da EIR.

Considerando que os polinizadores visitam as flores em busca de recursos (pólen e néctar), mudança no tamanho e densidade populacional da vegetação pode afetar a frequência de visitas às flores, reduzindo o fluxo de pólen, que por sua vez conduz a limitação na capacidade reprodutiva e, conseqüentemente, na manutenção da população em si (Harris & Johnson, 2004). Esse processo pode atingir proporções alarmantes em casos extremos, sendo chamado de “Efeito de Allee”, como mostra o estudo de Lamont *et al.* (1993) com *Banksia goodii*, onde a indivíduos em populações de tamanho muito reduzido (<200 m<sup>2</sup>) não produziam mais sementes.

Alguns autores sugerem que o Efeito de Allee é mediado pelos polinizadores, sendo resultado da redução nos serviços de polinização, quando determinadas plantas ocorrem em populações de tamanho reduzido ou esparsas (Forsyth, 2003). Estudos realizados por Ghazoul *et al.* (1998) com *Shorea surinamensis* sugerem que o elevado sucesso reprodutivo da espécie é dependente de polinização cruzada mediada pelo polinizador legítimo (*Trigona* sp.) em áreas alteradas, e por isso a espécie poderia estar sujeita a este efeito, com conseqüências na estrutura genética da população.

Guariguata (1998) mostrou que a produção de frutos e sementes é menor em florestas exploradas e que a remoção de indivíduos de uma determinada espécie pode aumentar o nível de endogamia nos indivíduos remanescentes, o que refletiria na quantidade e qualidade (viabilidade) das sementes produzidas, comprometendo a manutenção da capacidade reprodutiva das espécies exploradas. *D. odorata*, uma espécie melitófila auto-incompatível, poderia até ser susceptível a esse efeito, considerando-se o assincronismo no período de florescimento da população e a baixa densidade dos indivíduos na floresta, porém, paradoxalmente, a TDP foi significativamente maior na floresta explorada. Constatou-se uma mudança acentuada na composição e freqüência dos grupos de polinizadores após o corte de madeira, com drástica diminuição na presença dos polinizadores legítimos (abelhas) e um aumento nas visitas de polinizadores ocasionais (lepidópteros e beija-flores). Situação semelhante foi encontrada por Dick (2001) com *Dinizia excelsa* na Amazônia Central, onde se verificou a substituição dos polinizadores nativos em fragmentos florestais por um polinizador exótico, *Apis mellifera*, que manteve o fluxo de pólen entre indivíduos distantes entre si por até 3,2 km. Em *Swietenia humilis*, marcadores moleculares revelaram fluxo de pólen entre fragmentos distantes até 4,5 km, mostrando que a fragmentação não representou uma barreira para a reprodução das árvores remanescentes (Boshier, 2004).

Para *S. globulifera*, apesar dos dados mostrarem que houve um impacto negativo na taxa de deposição de pólen, os polinizadores são aves nectarívoras de dossel que costumam forragear em bandos cobrindo grandes distâncias, e, conseqüentemente, mediando o transporte de pólen entre indivíduos isolados. A redução na taxa de deposição de pólen encontrada na área de floresta explorada pode estar relacionada a alterações na composição das guildas de aves na área de estudo e sua eficiência na polinização, uma vez que Barlow *et al.* (2006) e Wunderlee *et al.* (2005) mostraram claramente que a exploração florestal na Floresta Nacional do Tapajós alterou a composição das comunidades de aves. Até mesmo pequenas diferenças na composição e abundância de guildas de polinizadores podem ter um



impacto demográfico mensurável nas populações vegetais, uma vez que espécies diferentes de polinizadores, ainda que dentro da mesma guilda, transportam quantidades diferentes de pólen (Thomson, 2001).

Para as demais espécies não houve diferença significativa nas TDPs entre as duas áreas de floresta (FNE e FE), o que pode estar relacionado à densidade populacional e alcance de vôo dos polinizadores. *J. copaia* tem densidade média e é polinizada por abelhas solitárias, *Centris* e *Euglossa*, principalmente. Os Euglossini costumam fazer vôos de longa distância, com raio de ação de vários quilômetros (Janzen, 1971; Janzen *et al.*, 1982), dessa forma o fluxo de pólen em árvores remanescentes de *J. copaia* após a EIR continuaria sendo feito satisfatoriamente. *C. guianensis* é polinizada por microlepidópteros e meliponinas, que têm uma mobilidade mais restrita do que as abelhas que polinizam *J. copaia*, abelhas nativas de pequeno porte, como os meliponíneos, têm um raio de ação muito menor, variando de 1,5 a 1,2 km para as espécies *Cephalotrigona capitata* e *Melipona panamica*, respectivamente (Roubik & Aluja, 1983). Entretanto a elevada densidade populacional apresentada por *C. guianensis* compensaria a reduzida mobilidade dos seus polinizadores, assegurando a manutenção do fluxo de pólen entre os indivíduos remanescentes após a intervenção florestal.

No caso de *B. guianensis*, apesar de ser uma espécie dióica com fortes evidências de anemofilia e baixa densidade populacional, não foi detectado nenhum efeito negativo da EIR sobre a taxa de deposição de pólen. Analisando o sistema de cruzamento de *B. guianensis*, Silva (2005) encontrou uma distância média de dispersão de pólen de 850 m. Considerando-se ainda que a espécie ocupa o estrato emergente do dossel da floresta, o transporte do pólen à longa distância mediado pelo vento minimizaria o efeito negativo da remoção de árvores no fluxo de pólen.

O PFP apresentou diferença significativa entre as duas situações de manejo, quando as espécies foram analisadas em conjunto, evidenciando um efeito negativo da EIR. A fertilização está condicionada à presença de pólen compatível no estigma e sua germinação, sendo um indicativo da formação inicial de frutos. Foi verificado que todas as espécies, com exceção de *B. guianensis* foram afetadas de maneira significativa pela EIR. Observando-se que não houve diferença na TDP entre as duas situações, mas houve uma redução significativa na fertilização dos pistilos para *J. copaia* e *D. odorata*, podemos inferir que houve um aumento na deposição de auto-pólen nos indivíduos da área explorada, situação também observada em *Shorea surinamensis* por Ghazoul & McLeish (2001), na qual os polinizadores visitavam as árvores isoladas e seguiam diretamente para a colônia, ao invés de

visitarem outras árvores, reduzindo a taxa de polinização cruzada. No caso de *C. guianensis* e *S. globulifera*, o aumento no PFP pode até indicar um fato positivo numa análise inicial, mas seria preciso analisar as progênes formadas a partir desses cruzamentos para saber como seria a estrutura genética da população de árvores remanescente dessas espécies após a EIR. Schulze *et al.* (2005) mostraram através de modelos de simulação sobre o impacto da exploração madeireira de três espécies amazônicas (*Manilkara huberi*, *Hymenaea courbaril* e *Tabebuia impetiginosa*) que ao se aplicar ciclos de exploração de 30 anos, a quantidade de indivíduos disponíveis para a exploração será drasticamente mais baixa a cada corte. Silva (2005) sugere que a EIR poderá afetar a proporção entre indivíduos masculinos e femininos, caso ocorra uma exploração maior em um dos dois grupos de árvores, e esse desequilíbrio na proporção de irmãos-completos poderá aumentar nas descendências das árvores maternas remanescentes ao corte, o que poderá implicar na perda de diversidade genética nos descendentes originados após a exploração madeireira.

A eficiência do polinizador é determinada por um conjunto de fatores incluindo sua morfologia (aparelho bucal, pilosidade, tamanho corporal), comportamento de visita às flores (contato com anteras e superfície estigmática) e padrões de movimentação entre as flores (constância e fidelidade de visitas) (Herrera, 2000). Há fortes evidências que após a EIR os polinizadores aumentaram as visitas nas flores de uma mesma árvore, depositando auto-pólen nas flores, em detrimento das visitas às flores de árvores distintas, e como as espécies estudadas são alógamas, a polinização foi afetada negativamente, com redução no percentual de formação inicial de frutos.

## 5. Considerações finais

A susceptibilidade quanto à ruptura dos processos reprodutivos das cinco espécies estudadas em relação à EIR foi investigada em diferentes aspectos. De uma maneira geral, todas as espécies são alógamas, apresentando mecanismos de auto-incompatibilidade distintos, o que requer a polinização cruzada entre indivíduos distintos mediada por vetores de polinização.

*J. copaia* foi menos susceptível que as demais espécies, provavelmente devido a características ecológicas, tais como o fato de ser uma espécie pioneira, com floração massiva e sincronizada, polinizada por abelhas que voam longas distâncias. *C. guianensis* igualmente foi pouco afetada pela alteração no habitat, apesar de ser uma espécie monóica, com florescimento prolongado na população, polinizada por agentes de curto alcance de vôo em comparação com as demais espécies, porém, o fato de ser uma espécie com alta densidade populacional, mesmo a retirada de alguns indivíduos com a EIR não foi suficiente para interferir na dinâmica de fluxo de pólen entre os indivíduos remanescentes. O mesmo observou-se para *B. guianensis*, que pode ter sido favorecida em um primeiro momento por ocupar o estrato emergente do dossel e ser polinizada pelo vento, mas que no longo prazo pode ter mais cruzamentos aparentados, pois aumentariam as chances de desbalanço na proporção entre indivíduos masculinos e femininos após a EIR. Por outro lado, *D. odorata* e *S. globulifera* mostraram-se mais sensíveis às alterações promovidas pela EIR, o que deve chamar a atenção para sua exploração de forma a preservar sua saúde reprodutiva nas florestas manejadas.

Assim, a EIR afetou negativamente o processo reprodutivo de duas das espécies estudadas (*D. odorata* e *S. globulifera*), provavelmente devido às alterações na eficiência do transporte de pólen inter-árvores mediado pelos polinizadores presentes na floresta após a exploração madeireira.

A sustentabilidade ecológica dos planos de manejo nas florestas tropicais deve incluir critérios e indicadores que garantam a manutenção da variabilidade genética das espécies e processos correlacionados. O conhecimento da ecologia reprodutiva de espécies arbóreas importantes para o manejo pode dar embasamento para avaliar a susceptibilidade dessas espécies quanto à exploração florestal, visando a manutenção da capacidade reprodutiva e da diversidade genética dessas populações.

Considerando que a maioria das espécies vegetais tropicais é polinizada por vetores bióticos, sendo que as abelhas constituíram o grupo mais freqüente dentre os polinizadores, sua preservação no âmbito das áreas remanescentes de florestas manejadas é vital para a saúde reprodutiva do estrato arbóreo das florestas tropicais. Do mesmo modo, é importante abrir canais de discussão sobre as condições favoráveis a nidificação das abelhas, de forma que durante o processo de retirada de madeira, parte das árvores que potencialmente abrigariam colônias de abelhas seja preservada, como forma de garantir a presença desses polinizadores nas áreas remanescentes de floresta e assegurar a manutenção da diversidade genética da população arbórea. Tais polinizadores têm um papel importantíssimo pelos serviços ambientais prestados às florestas tropicais e devem assim ser reconhecidos e preservados para assegurar a continuidade das espécies sob exploração seletiva e a sustentabilidade do manejo florestal.

## 6. Referências Bibliográficas

- Aizen, M. A. & Feisinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. **Ecology**, v. 75, p.: 330-351.
- Barlow, J.; Peres, C. A.; Henriques, L. M. P.; Stouffer, P. C. & Wunderle, J. M. 2006. The responses of understory birds to forest fragmentation, logging and wildfires: an Amazonian synthesis. **Biological Conservation** v. 28, p. 182-192.
- Bawa, K. S. & Seidler, R. 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. **Conservation Biology** v. 12, n. 1, p. 46-55.
- Bennett, E. L. 2000. Timber certification: where is the voice of the Biologists? **Conservation Biology**, v. 14, n. 4, p. 921-923.
- Boshier, D. H. 2004. Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species? *In*: Schroth, G.; Fonseca, G. A. B.; Harvey, C. A.; Gascon, C.; Vasconcelos, H. L. & Izac, A-M. N. (Eds). **Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes**. Island Press, Washington, DC. p. 290-314
- Carvalho, J. O. P. 2001. Estrutura de matas altas sem babaçu na Floresta Nacional do Tapajós. *In*: Silva, N.; Carvalho, O. & Yared, J. G. (eds.). **A silvicultura na Amazônia Oriental. Contribuições do projeto Embrapa / DFID**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental. p.: 277-290.
- Cascante, A.; Quesada, M.; Lobo, J. J. & Fuchs, E. A. 2002. Effects of dry Forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. **Conservation Biology**, v. 16, n. 01, p.: 137-147.
- Cunningham, S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. **Proceedings of the Royal Society of London B** v. 267, p.: 1149-1152.
- Dafni, A.; Kevan, P. G. & Husband, B. C. 2005. **Practical Pollination Biology**. Cambridge, Ontario, Canada, 590p.
- Dick, C. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 268, p. 2391-2396.

- Dick, C; Etchelecu, G. & Austerlitz, F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rain forest. **Molecular Ecology** v. 12, p.: 753-764.
- Eltz, T.; Bruhl, C. A.; Imiyabir, Z. & Linsenmair, E. K. 2003. Nesting and nest trees of stingless bees (Apidae: Meliponini) in lowland Dipterocarp forests in Sabah, Malaysia, with implications for forest management. **Forest Ecology and Management**, v. 172, p. 301-313.
- Espírito-Santo, F. D. B.; Shimabukuro, Y. E.; Aragão, L. E. O. C. & Machado, E. L. M. 2005. Análise da composição florística e fitossociológica da floresta nacional do Tapajós com o apoio geográfico de imagens de satélite. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 2, p. 155-173.
- Forsyth, S. A. 2003. Density-dependent seed set in Haleakala silversword: evidence for an Allee effect. **Oecologia** v. 136, p. 551-557.
- Fuchs, E.J.; Lobo, J.A. & Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the dry forest tree *Pachira quinata*. **Conservation Biology**, v. 17, n. 1, p. 149-157
- Ghazoul, J.; Liston, K. A. & Boyle, T. J. B. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. **Journal of Ecology** v. 86, p.: 462-474.
- Ghazoul, J. & McLeish, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. **Plant Ecology** v. 153, p.: 335-345.
- Gribel, R. & Gibbs, P. E. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae) **Journal of Plant Ecology** v, 163, n. 6, p.: 1035-1046.
- Groom, M. J. 1998. Alle effects limit population viability of an annual plant. **American Naturalist** v. 151, p. 487-496.
- Harris, L. F. & Johnson, S. D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. **International Journal of Topical Insect Science** v. 24, n. 1, p.: 29-43.
- Herrera, C. M. 2000. Flower-to-seedling consequences of different pollination regimes in na insect-pollinated shrub. **Ecology** v. 81, p. 15-29.

- Herrerias-Diego, Y.; Quesada, M.; Stoner, K. E. & Lobo, J. E. 2006. Effects of forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aescutifolia* **Conservation Biology** (*in press*).
- Janzen, D. H., P. J. DeVries, M. L. Higgins & Kimsey, L. S. 1982. Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forests. **Ecology** v. 63, p. 66-74.
- Jennings, S. B.; Brown, N. D.; Boshier, D. H.; Whitmore, T. C. & Lopes, J. C. A. 2001. Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainably managed tropical rain forests. **Forest Ecology and Management**. v. 154, p. 1-10.
- Kearns, C. A.; Inouye, D. W. & Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annul Review of Ecology and Systematics** v. 29, p.: 83-112.
- Kanashiro, M.; Thompson, I. S.; Yared, J. A. G.; Loveless, M. D.; Coventry, P.; Martins-da-Silva, R. C. V.; Degen, B. & Amaral, W. 2002. Improving conservation values of managed forests: the Dendrogene Project in the Brazilian Amazon. **Unasyuva**, v. 53, p.: 25- 33.
- Lamont, B. B.; Klinkhamer, P. G. L. & Witkowski, E. T. F. 1993. Population fragmentation may reduce to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. **Oecologia** v. 94, n. 3, p. 446-450.
- Lentini, M.; Pereira, D.; Celentano, D. & Pereira, R. 2005. **Fatos Florestais da Amazônia 2005**. Belém: Imazon. 141 p
- Martin, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain Technology**, v. 34, p. 125-128.
- Murawski D. A. & Hamrick, J. L. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. **Heredity** v. 67, p. 167-174.
- Nepstad, D. C.; McGrath, D.; Barros, A. C.; Alencar, A.; Santilli, M. & Diaz, M. C. 2002. Forntier governace in Amazonia. **Science**, v. 295, p. 629-630.
- Pearce, D.; Putz, F. E. & Vanclay, J. 1999. A sustainable forest future. Working paper. CEC 99-15. Centre for Social and Economic Research on Global Environment, Norwich, UK.

- Perry, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. **Biotropica** v. 10, p.: 155-157.
- Roubik, D. W. & Degen, B. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica**, v. 36, n. 2, p. 165-179.
- Schulze, M.; Vidal, E.; Grogan, J.; Zweede, J. & Zarin, D. 2005. Madeiras nobres em perigo. **Ciência Hoje**, v. 36, n. 214, p. 66-69.
- Silva, J. N. M. 2001. **Manejo florestal**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 42 p.
- Silva, J. N. M.; Carvalho, J. O. P. & Lopes, J. C. A. 1985. Inventário florestal de uma área experimental na Floresta nacional do tapajós. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Curitiba, v. 10/11, p. 30-110.
- Thomson, J. D. 2001. Using pollination déficits to infer pollinator declines: can theory guide us? **Conservation Ecology** v. 5, n. 6 [online] URL: <<http://www.consecol.org/vol5/iss1/art6>> acessado em 19.05.2006
- Veríssimo, A.; Barreto, P.; Mattos, M.; Tarifa, R. & Uhl, C. 1992. Logging impacts and propescts for sustainable Forest management in an old Amazonian frontier: the case of Paragominas. **Forest Ecology and Management**, v. 55, p. 169-199.
- Zar, J. H. 1998. **Biostatistical Analysis** (4th ed.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Wunderle, J. M.; Willig, M. R. & Henriques, L. M. P. 2005. Avian distribution in treefall gaps and understorey of *terra firme* forest in the lowland Amazon. **Ibis**, v. 147, p. 109-129



## 7. Anexos:

Tabela 1. Distribuição da visitas dos sete grupos de polinizadores de *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) no período das 07:00 h às 16:00 h em dois ambientes da FLONA do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE)\*.

grupos	abelha pq		abelha gr		vespas		dípteros		lepidópteros		coleópteros		beija-flores	
Hora**	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE
07:00	16	35	7	15	0	0	0	0	5	3	0	0	3	0
08:00	23	51	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
09:00	74	47	30	8	2	0	0	0	8	4	0	0	5	0
10:00	62	84	0	4	0	0	0	0	7	15	0	0	1	6
11:00	39	50	3	8	0	0	1	0	4	6	0	0	3	0
12:00	34	70	4	0	0	0	0	0	3	5	0	0	4	0
13:00	42	32	8	6	0	0	0	0	4	15	2	0	6	0
14:00	51	24	6	2	0	0	0	0	5	17	0	0	9	0
15:00	29	16	12	0	0	0	0	0	7	8	0	0	7	0
16:00	24	11	0	0	0	0	0	0	6	4	0	0	12	0
<b>total</b>	<b>394</b>	<b>420</b>	<b>82</b>	<b>43</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>49</b>	<b>77</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>50</b>	<b>6</b>
%	67,9	76,9	14,1	7,9	0,3	0,0	0,2	0,0	8,4	14,1	0,3	0,0	8,6	1,1

\* total de horas de observação: 46 na FNE e 48 na FE

\*\* número de visitas registradas durante 15 minutos de observação a cada hora

Tabela 2. Distribuição da visitas dos sete grupos de polinizadores de *Dipteryx odorata* (Leg – Papilionoidae) no período das 05:00 h às 17:00 h em dois ambientes da FLONA do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE)\*.

grupos	abelha pq		abelha gr		vespas		dípteros		lepidópteros		coleópteros		beija-flores	
Hora**	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE	FNE	FE
05:00	13	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
06:00	21	11	12	0	0	2	1	4	4	3	0	2	0	0
07:00	35	19	21	0	0	0	0	4	4	2	7	12	0	0
08:00	18	7	11	7	3	11	0	0	7	19	0	7	0	0
09:00	20	6	10	6	1	5	2	5	2	12	0	2	0	10
10:00	10	0	7	0	1	3	0	3	23	38	0	0	0	34
11:00	8	5	7	0	1	0	0	0	12	41	3	7	0	0
12:00	15	5	10	0	4	0	0	0	8	10	0	4	0	3
13:00	35	6	12	0	3	0	0	0	7	16	0	0	0	84
14:00	26	0	16	0	13	0	0	0	8	0	2	0	0	36
15:00	5	2	6	0	3	0	0	0	5	8	2	2	3	25
16:00	6	0	0	0	6	0	0	0	6	4	0	0	4	9
17:00	3	0	0	0	2	0	0	0	3	3	0	0	0	0
<b>total</b>	<b>215</b>	<b>67</b>	<b>112</b>	<b>13</b>	<b>37</b>	<b>21</b>	<b>3</b>	<b>16</b>	<b>89</b>	<b>156</b>	<b>14</b>	<b>36</b>	<b>7</b>	<b>201</b>
%	45,1	13,1	23,5	2,5	7,8	4,1	0,6	3,1	18,7	30,6	2,9	7,1	1,5	39,4

\* total de horas de observação: 48 na FNE e 48 na FE

\*\* número de visitas registradas durante 15 minutos de observação a cada hora

Tabela 3. Distribuição da visitas dos três grupos de polinizadores de *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) no período das 05:00 h às 17:00 h em dois ambientes da FLONA do Tapajós, PA: floresta não explorada (FNE) e floresta explorada (FE)\*.

<b>grupos</b>	passeriformes		beija-flores		outras aves	
	<b>Hora**</b>	<b>FNE</b>	<b>FE</b>	<b>FNE</b>	<b>FE</b>	<b>FNE</b>
05:00	32	6	14	7	9	5
06:00	21	14	27	15	52	16
07:00	87	65	38	19	11	0
08:00	43	56	26	25	0	18
09:00	65	79	18	31	42	0
10:00	51	45	34	22	8	0
11:00	17	32	26	11	0	0
12:00	29	18	15	7	0	0
13:00	24	14	18	3	43	0
14:00	56	47	7	18	0	0
15:00	42	9	19	26	11	0
16:00	27	5	20	14	0	0
17:00	18	0	9	8	0	0
<b>total</b>	<b>512</b>	<b>390</b>	<b>271</b>	<b>206</b>	<b>176</b>	<b>39</b>
<b>%</b>	<b>53,4</b>	<b>61,4</b>	<b>28,3</b>	<b>32,4</b>	<b>18,4</b>	<b>6,1</b>

\* total de horas de observação: 46 na FNE e 48 na FE

\*\* número de visitas registradas durante 15 minutos de observação a cada hora



#### IV - A COMPLEXA INTEGRAÇÃO ENTRE A BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E O MANEJO FLORESTAL: ESTAMOS AVANÇANDO?

Esse estudo caracterizou a fenologia reprodutiva, biologia floral, sistemas de cruzamento e agentes polinizadores de cinco espécies arbóreas importantes ecológica e economicamente na Amazônia brasileira, buscando a integração desses conhecimentos como base conservacionista ao manejo florestal sustentado. As espécies selecionadas para o estudo foram: *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don Bignoniaceae (parapará), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. Leguminosae – Papilionoidae (cumarú), *Carapa guianensis* Aubl. Meliaceae (andioba), *Symphonia globulifera* L.f. Clusiaceae (anani) e *Bagassa guianensis* Aubl. Moraceae (tatajuba).

O estudo buscou levantar evidências da vulnerabilidade do processo reprodutivo dessas espécies em função da Exploração de Impacto Reduzido (EIR), também conhecida como de Exploração de Baixo Impacto, em uma parcela de 500 hectares classificada como floresta ombrófila densa, na Floresta Nacional do Tapajós, Estado do Pará. Essa parcela estava inserida na área do projeto Manejo da Floresta Nacional do Tapajós para Produção Sustentada de Madeira Industrial (ITTO PD 68/89), do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), submetida à exploração florestal no ano de 2003, obedecendo a parâmetros que estabeleceram até 40 m<sup>3</sup> de madeira cortada por hectare.

As informações obtidas com os estudos de campo e laboratório das cinco espécies selecionadas revelaram diversas particularidades quanto à fenologia, sistema sexual, biologia floral, sistemas de incompatibilidade e agentes polinizadores. Dentre os principais resultados, destacam-se:

- ✓ O padrão fenológico anual foi encontrado em três espécies estudadas (*J. copaia*, *D. odorata* e *B. guianensis*), com a ocorrência sincronizada de florescimento na população em *J. copaia* e *B. guianensis*, e assincronizada em *D. odorata*. Duas espécies floresceram pelo menos duas vezes ao ano, seja de forma assincrônica na população (*Carapa guianensis*) ou sincronizada (*Symphonia globulifera*). Os padrões fenológicos têm relação estreita com a dinâmica de forrageamento dos polinizadores e as interações que possam advir entre esses organismos pela competição por recursos florais. A duração do florescimento é importante no estabelecimento de áreas de forrageamento

baseadas em imagens visuais, estimulando a constância dos polinizadores nas árvores em floração.

✓ Com relação à época de florescimento, todas as espécies floresceram com maior intensidade no período de menor precipitação pluviométrica e dispersaram frutos e sementes no período chuvoso, o que parece aumentar as chances de sucesso reprodutivo e estabelecimento de suas progênes. Essa estratégia protege as flores das intensas chuvas comuns no período chuvoso das regiões tropicais, preservando também as interações com os polinizadores, que reduzem sua atividade de forrageamento durante as chuvas. A disseminação dos frutos na época chuvosa favorece a germinação e o recrutamento de plântulas, aparentando ser caráter extremamente vantajoso às condições climáticas dos trópicos, visando à preservação dos ciclos reprodutivos das espécies arbóreas tropicais;

✓ Três espécies estudadas são hermafroditas (*J. copaia*, *D. odorata* e *S. globulifera*), uma espécie é monóica (*C. guianensis*), e uma é dióica (*B. guianensis*), porém todas são obrigatoriamente xenógamas, ou seja, dependentes da presença de um vetor para mediar o transporte do pólen entre árvores distintas. Dentre esses vetores, quatro espécies foram polinizadas por animais e apenas uma (*B. guianensis*) teve o auxílio de um vetor abiótico, o vento, atuando como polinizador efetivo e mediando a participação de diminutos insetos da ordem Thysanoptera na polinização;

✓ Os agentes bióticos de polinização foram identificados em cada espécie arbórea e representaram grupos distintos, sendo a maioria constituída por insetos. O sistema de polinização foi identificado, permitindo classificar as espécies em melitófilas, ou polinizadas principalmente por abelhas (*J. copaia* e *D. odorata*); ornitófilas, ou polinizadas por aves (*S. globulifera*); e para uma das espécies (*C. guianensis*), não foi determinado um sistema de polinização específico, uma vez que foi encontrada uma guilda de visitantes florais constituída principalmente por insetos de pequeno porte, meliponinas e microlepidópteros, polinizando as flores;

✓ O sistema reprodutivo teve fortes evidências de auto-incompatibilidade em todas as espécies, com pequenas variações quanto ao sítio de incompatibilidade, que

demonstrou ser pré-zigótico em *C. guianensis* e pós-zigótico em *J. copaia* e *D. odorata*, que foram as espécies estudadas quanto a esse tópico. Este sistema de incompatibilidade foi constatado em *J. copaia* e *D. odorata* pelos desenvolvimentos de frutos em estágios iniciais e posterior aborto dos mesmos em cruzamentos ou testes de auto-fecundação. O controle pós-zigótico é considerado primitivo em relação ao sistema pré-zigótico, assim *C. guianensis* pode ocupar uma posição mais evoluída em relação às outras espécies, quanto a esse aspecto;

✓ Após a exploração madeireira, houve uma diferença significativa na quantidade de pólen que estava sendo depositado nos estigmas, indicando alterações no fluxo de pólen mediado pelos agentes de polinização. Em *J. copaia* e *S. globulifera* houve uma diminuição taxa de deposição de pólen (TDP), e em *D. odorata* e *C. guianensis* a TDP aumentou, mantendo-se sem alteração em *B. guianensis*. Essas alterações mostram que a EIR afetou o fluxo de pólen entre as espécies polinizadas por agentes bióticos;

✓ Houve também uma diferença negativa significativa no percentual da fertilização dos pistilos (PFP) que receberam cargas de pólen, o que poderá resultar em mudanças na taxa de frutificação, uma vez que a fertilização está diretamente ligada à formação inicial de frutos, refletindo no sucesso reprodutivo da espécie;

✓ A composição dos grupos de polinizadores também sofreu mudanças após a EIR. Em *J. copaia* foi registrado um aumento da frequência de lepidópteros (polinizadores ocasionais e/ou pilhadores de néctar) e redução na frequência de abelhas de grande porte (polinizadores legítimos) e beija-flores (polinizadores ocasionais); em *D. odorata* houve um aumento na frequência de lepidópteros, dípteros e beija-flores (polinizadores ocasionais) e redução na frequência das abelhas (polinizadores legítimos); e em *S. globulifera* os passeriformes (polinizadores legítimos) foram menos frequentes que os beija-flores (polinizadores ocasionais). Dessa forma, observou-se que os polinizadores legítimos encontrados antes da exploração madeireira foram, em parte, substituídos pelos polinizadores ocasionais (ilegítimos), o que poderá afetar a eficiência na transferência de pólen entre as árvores remanescentes após a EIR;

As espécies selecionadas nesse estudo poderão representar espécies arbóreas com características reprodutivas semelhantes, permitindo a aplicação dos resultados desse estudo para outras espécies importantes para o manejo florestal. Foi verificado que, mesmo as práticas recomendadas de Exploração de Impacto Reduzido, podem ser prejudiciais para espécies alógamas com baixa densidade populacional, polinizadas por vetores de baixa mobilidade, e ciclos de florescimento assincrônicos. Dentre as espécies investigadas, não obstante a alta densidade populacional de *C. guianensis* e grande diversidade de polinizadores de longo alcance de vôo em *D. odorata*, constatou-se que essas foram as espécies mais afetadas pela EIR.

As análises do fluxo de pólen em árvores das cinco espécies sob duas condições de manejo florestas (floresta não explorada e floresta explorada), mostraram duas situações contrastantes, com o aumento na taxa de deposição de pólen em *D. odorata* e a redução dessa taxa em *C. guianensis*. Entretanto, a fertilização dos pistilos de ambas espécies diminuiu após a EIR. Considerando a alteração na composição dos grupos de polinizadores em *D. odorata*, tal mudança pode ter aumentado a probabilidade de deposição de auto-pólen nas flores de uma mesma árvore, resultando em maiores taxas de rejeição de pistilos autopolinizados.

Esses resultados indicam a necessidade de aprofundar os estudos sobre o impacto das práticas de exploração madeireira, nos processos biológicos das espécies arbóreas amazônicas. O conjunto dos dados apresentados nesse estudo mostra a complexidade dos processos biológicos que permeiam as interações planta-animal, bem como das plantas e animais com o meio físico. Portanto, a intensidade e constância das alterações causadas pelo homem ou por processos naturais, podem afetar esses processos, interferindo na história evolutiva desses organismos e, por conseguinte, do ecossistema.

Do ponto de vista da conservação dos polinizadores em florestas manejadas, verificou-se que a EIR interferiu na dinâmica da polinização, alterando a composição dos grupos de polinizadores e, conseqüentemente, a distribuição do pólen entre as árvores que permanecem na floresta após a exploração.

Os Planos de Manejo Florestal Sustentado em vigor atualmente não consideram as especificidades reprodutivas das espécies arbóreas, aplicando as mesmas normas para espécies com características distintas. Na busca da sustentabilidade ecológica dos planos de manejo nas florestas tropicais, devem ser, portanto, incluídos critérios e indicadores que garantam a manutenção da variabilidade genética das espécies e processos correlacionados. O conhecimento da ecologia reprodutiva cada vez maior de espécies arbóreas envolvidas no

manejo pode e deve dar embasamento para avaliar a susceptibilidade dessas espécies quanto à exploração florestal, visando a manutenção de suas capacidades reprodutivas.

Considerando que a maioria das espécies é polinizada por vetores bióticos, sendo que as abelhas constituíram o grupo mais freqüente dentre os polinizadores, a proteção de seus habitats, no âmbito das áreas remanescentes de florestas manejadas é vital para a saúde reprodutiva do estrato arbóreo das florestas tropicais. Do mesmo modo, é importante abrir buscar alternativas viáveis para assegurar condições favoráveis a sua nidificação de forma que durante o processo da retirada de madeira, parte das árvores que potencialmente abrigariam colônias de abelhas seja preservada, como forma de garantir a presença desses polinizadores nas áreas remanescentes de floresta e assegurando assim a manutenção da diversidade genética da população arbórea.

Esses resultados, embora para poucas espécies, mostram uma tendência geral de impacto negativo da EIR sobre o fluxo de pólen, com reflexos na fertilização dos pistilos. As práticas de EIR afetaram o sucesso reprodutivo das espécies estudadas provavelmente devido às alterações na eficiência do transporte de pólen inter-árvores mediado pelos polinizadores presentes na área explorada.

As cinco espécies investigadas têm representantes nos três grupos ecológicos principais das florestas tropicais: pioneiras (*J. copaia* e *B. guianensis*), clímax de crescimento rápido ou demandantes de luz (*D. odorata* e *C. guianensis*) clímax de crescimento lento ou tolerantes à sombra (*S. globulifera*). O processo reprodutivo é o primeiro passo no estabelecimento das plantas numa comunidade vegetal, e qualquer interferência em qualquer das etapas desse processo trará conseqüências negativas às gerações futuras. Aspectos como a regeneração de clareiras e ciclos de corte que atendam as necessidades da floresta se recompor em termos de estrutura e composição florística, devem ser analisados sob a ótica dos processos biológicos que regulam a saúde reprodutiva dos estoques remanescentes de árvores.

A Lei nº 4.776/05 que regulamenta a gestão de florestas públicas, sancionada pela Presidência da República em março desse ano, prevê o uso das florestas públicas para o Manejo Florestal Sustentável - MFS, e, neste contexto, a real integração entre as informações biológicas e as boas práticas de manejo florestal constitui um grande desafio a ser alcançado, face à pressão humana crescente, resultando em taxas alarmantes de fragmentação do habitat. A preservação dos serviços ambientais da Amazônia sejam esses os recursos genéticos, seqüestro de carbono, ciclagem de nutrientes, regulação do clima e de gases, prevenção da



erosão e de incêndios florestais, incluindo inclusive a polinização e seus diversos vetores, entre outros, depende de estratégias de conservação e uso racional da biodiversidade da região. A adoção de uma política de desenvolvimento com foco na floresta, seus produtos e sua valorização representa a melhor opção de uso da terra na maior parte Amazônia Brasileira e possivelmente para os outros países, com quem dividimos este valioso patrimônio natural.



*Meus sinceros  
agradecimentos a todos  
aqueles que me ajudaram a  
realizar esse trabalho.*

*Belém, junho de 2006*

