

**Ecologia  
reprodutiva e  
conservação de  
*Virola*  
*surinamensis* (Rol.)  
Warb. na região do  
estuário amazônico**



Foto: José Sabino

**Fatima C. Márquez Piña-Rodrigues**  
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**  
1999





FATIMA CONCEIÇÃO MÁRQUEZ PIÑA-RODRIGUES

**ECOLOGIA REPRODUTIVA E CONSERVAÇÃO DE**  
*Viola surinamensis* (Rol.) Warb.  
**NA REGIÃO DO ESTUÁRIO AMAZÔNICO**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato a  
*Fátima Conceição Márquez*  
*Piña-Rodrigues*  
e aprovada pela Comissão Julgadora

*06/05/99 Fernando R. Martins*

Tese apresentada ao Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas  
para obtenção do título de Doutor em  
Ciências-área de concentração: Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama

Campinas/SP 1999

5921302

CHAMADA: UNICAMP  
P65c  
Ex. 1  
COMBO BC/ 39.645  
PROC. 229/99  
C  D   
PREÇO 25.11.00  
DATA 07-12-99  
Nº CPD

CM-00137474-3

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

**Pinã-Rodrigues, Fátima C. Márquez**  
P65c Ecologia reprodutiva e conservação de *Virola surinamensis*  
(Rol.) Warb. na região do estuário amazônico/Fátima C. Marquez  
Pinã-Rodrigues. -- Campinas, SP:[s.n.],1999.  
283f.:ilus.

Orientador: Paulo Yoshio Kageyama  
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia.

1. Ecologia reprodutiva. 2. Conservação. I. Kageyama, Paulo  
Yoshio II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.  
III. Título.

Campinas, 06 de maio de 1999.

**BANCA EXAMINADORA**

**TITULARES**

**Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama** (Orientador)

**Prof. Dr. Fernando Roberto Martins** (Presidente indicado) *Fernando R. Martins*

**Prof. Dr. Flávio Antonio Mães dos Santos** *Flávio Mães dos Santos*

**Prof. Dr. João Vasconcellos Neto** *João Vasconcellos Neto*

**Prof. Dr. João Semir** *João Semir*

**Dr. Rogério Gribel** *Rogério Gribel*

**SUPLENTES**

**Prof. Dr. George John Shepherd**

**Dr. Anthony Anderson**

# AGRADECIMENTOS

**A todos, que de uma forma ou de outra  
participaram nesta jornada**

**Aos meus filhos.  
Ontem crianças,  
hoje meus amigos e  
companheiros.**

**Ao meu parceiro,  
amigo, cúmplice e amor,  
Augusto  
que cuidou, criou e amou  
meus filhos  
enquanto eu cruzava igarapés**

Foto: Caçadores de Imagem

## AGRADECIMENTOS

Paulo Y. Kageyama	Pela orientação e por tudo
Anthony B. Anderson	Pela co-orientação e amizade
World Wildlife Fund-WWF/USA	Pelo apoio financeiro
EIDAI do Brasil Madeiras S.A.	Pelo apoio logístico, amizade e dedicação de seus funcionários, diretores, Presidentes e Vice-Presidentes e o pessoal do escritório de madeiras
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro PICD/CAPES Departamento de Silvicultura da UFRRJ	Por ter me possibilitado a realização do Doutorado Aos meus colegas que me apoiaram nesta jornada
Laboratório de Biologia Reprodutiva e conservação (LACON/UFRRJ)	A Jacyara e aos estagiários, em especial Aninha Euler, Luciano, Pablo, Marcelo, Tuim pela eterna pergunta: "e a tese como vai? Quer ajuda?"
Curso de Pósgraduação em Ecologia/UNICAMP	Em especial João Vasconcelos, Flávio Maes, João Semir, Thomas, Benson, Wesley, Luís Otávio, Marlies e Ivan Sazima e Hermógenes Leitão ( <i>in memoriam</i> )
Faculdade de Ciência Agrárias do Pará Departamento de Silvicultura	Por toda a amizade, cessão de equipamentos e pela acolhida. A Selma Ohashi, companheira neste projeto
Gilberto de Moraes e Castro	Companheiro de andanças, pelas febres, as doenças, as picadas de mosquito e pela eterna capacidade de pesquisar
Carlos Prost	Pelo empréstimo do Amazon Clipper
Caçadores de imagem	Ao Márcio e à Gao Maiolino pela amizade e pelas belíssimas fotos que ilustram este trabalho. E ao Zé Augusto por ter ensinado a "escalar" árvores
Família Silva Costa	Minha segunda família nestes anos, Ao Luís Gonzaga, Sônia & Cia por tudo.
Barcos São Benedito de Breves Casa de Breves	As tripulações de todos os barcos que andei nestes sete anos, pelo papo por tudo que me ensinaram e pela comida deliciosa. Dona Maria e Teresa e o pessoal de campo de Arapijô
Família Sato	Takushi Sato, Rosana, Romi, Tami e Karin amigos inseparáveis de todas as horas em Belém
Breves-Ilha de Marajó	Dona Maria e Josilda pela acolhida e amizade, aos inúmeros amigos e amigas pelas canções e consolo
Paulinho de Oliveira Jr FASE	Por tudo que ensinou do Marajó de Gurupá, pela amizade e por tudo que ainda haverá. Ah! Pela sua tese.
Pré-banca	Ademir Reis; Flávio Maes e Rogério Gribel Pelas proveitosas discussões durante a pré-banca
Moradores do Jurará, Mocões, Baquiá, rio Preto, Novo Ayrão e Dona Maria do rio Negro	Pela ajuda na colheita de sementes, acolhida e amizade
Cleo Mota	Estagiário companheiro, amigo de muitas horas olhando flores
Projeto Gurupá	Pela oportunidade de por em prática tudo o que aprendi durante esta tese
IBAMA/DIREN/DEREF	Ao colega José de Arimatéia Silva por ter acreditado e ajudado a transformar o sonho em realidade;
Japan Brazil Network-JBN	Yuta Harago pelas oportunidades e apoio

## ÍNDICE GERAL

DEDICATÓRIA.....	II
AGRADECIMENTOS.....	III
ÍNDICE GERAL.....	V
LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABELAS.....	XII
RESUMO.....	XV
SUMMARY.....	XIX

### Capítulo 1 INTRODUÇÃO GERAL

#### A virola no contexto do Estuário Amazônico

A LOCALIZAÇÃO DA REGIÃO DE ESTUDO.....	1.1
CARACTERIZAÇÃO EDAFOCLIMÁTICA DO ESTUÁRIO AMAZÔNICO.....	1.1
A HIDROLOGIA DO ESTUÁRIO.....	1.3
A VÁRZEA DO ESTUÁRIO AMAZÔNICO.....	1.5
DESCRIÇÃO BOTÂNICA.....	1.6
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA.....	1.9
PANORAMA GERAL DO USO COMERCIAL.....	1.12
A PRODUÇÃO EXTRATIVA.....	1.14
OS IMPACTOS DA EXPLORAÇÃO.....	1.18
OBJETIVO GERAL.....	1.22

### Capítulo 2

#### Fenologia de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em populações eqüianas no estuário amazônico (Belém-PA)

INTRODUÇÃO.....	2.1
CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	24
METODOLOGIA.....	2.5
1. FENOLOGIA REPRODUTIVA.....	2.5
2. ANÁLISE E CLASSIFICAÇÃO DOS PADRÕES FENOLÓGICOS.....	2.6
<i>Fluxo gênico e sincronia de florescimento</i> .....	2.6
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	2.10
1. FENOLOGIA REPRODUTIVA.....	2.10
<i>a. Mudanças foliares</i> .....	2.11
<i>b. Florescimento</i> .....	2.12
<i>c. Frutificação e dispersão de sementes</i> .....	2.15
2. PADRÕES FENOLÓGICOS DE <i>VIROLA SURINAMENSIS</i> (ROL.) WARB. NO ESTUÁRIO AMAZÔNICO.....	2.19
A. FLORESCIMENTO.....	2.20
<i>Frequência dos eventos fenológicos</i> .....	2.22

<i>Duração dos eventos fenológicos</i> .....	2.24
<i>Fluxo gênico e sincronismo de florescimento</i> .....	2.27
<b>B. FRUTIFICAÇÃO</b> .....	2.40
<i>Frequência dos eventos fenológicos</i> .....	2.40
<i>Duração dos eventos fenológicos</i> .....	2.41
<b>CONCLUSÕES</b> .....	2.46

### Capítulo 3

#### ECOLOGIA REPRODUTIVA

#### Biologia da polinização de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região do estuário amazônico

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	3.1
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	3.3
Eventos florais.....	3.4
Mecanismos de atração dos visitantes.....	3.4
Comportamento dos visitantes.....	3.5
<b>RESULTADOS</b> .....	3.6
Eventos florais.....	3.6
Mecanismos de atração dos visitantes.....	3.10
Comportamento dos visitantes.....	3.12
Horários de visitação.....	3.19
<b>DISCUSSÃO E CONCLUSÕES</b> .....	3.23

### Capítulo 4

#### Maturação e dispersão de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em áreas de várzea do estuário amazônico

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	4.1
<b>OBJETIVOS</b> .....	4.3
<b>METODOLOGIA</b> .....	4.3
ÁREAS DE COLHEITA.....	4.3
MATURAÇÃO DE SEMENTES.....	4.4
ZOOCORIA.....	4.5
<i>Comportamento dos visitantes em áreas equianas e povoamentos naturais</i> .....	4.5
<i>Comportamento alimentar de <i>Ramphastos vittelinus ariel</i> em cativeiro</i> .....	4.6
HIDROCORIA.....	4.7
<i>Dispersão em área de várzea baixa</i> .....	4.7
<i>Dispersão em área de várzea alta</i> .....	4.8

<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>4.9</b>
MATURAÇÃO DAS SEMENTES .....	4.9
ZOOCORIA.....	4.14
<i>Comportamento alimentar de Ramphastos vittelinus ariel</i> .....	4.16
HIDROCORIA .....	4.19
CONCLUSÕES.....	4.23
<i>Maturação, dispersão e o estabelecimento de VIROLA SURINAMENSIS</i> .....	4.23

**Capítulo 5**  
**Ecofisiologia da germinação de sementes de *Virola surinamensis***  
**(Rol.) Warb.**

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>5.1</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>5.4</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>5.4</b>
DORMÊNCIA DE SEMENTES .....	5.5
a. <i>Imaturidade do embrião</i> .....	5.5
b. <i>Presença de inibidores de germinação</i> .....	5.5
ECOFISIOLOGIA DA GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO INICIAL DE PLÂNTULAS DE <i>VIROLA SURINAMENSIS</i> .....	5.6
a. <i>Efeito da luz na germinação das sementes</i> .....	5.6
b. <i>Efeito do teor de umidade do substrato na germinação das sementes</i> .....	5.7
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>5.8</b>
DORMÊNCIA DE SEMENTES .....	5.8
a. <i>Imaturidade do embrião</i> .....	5.8
b. <i>Presença de inibidores de germinação</i> .....	5.18
b.1. <i>Efeito do arilo sobre a germinação</i> .....	5.18
b.2. <i>Efeito da água na indução de germinação</i> .....	5.23
ECOFISIOLOGIA DE GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO INICIAL DE PLÂNTULAS DE <i>VIROLA SURINAMENSIS</i> .....	5.28
a. <i>Efeito da luz na germinação e crescimento de plântulas</i> .....	5.28
b. <i>Efeito do teor de umidade do substrato na germinação das sementes</i> .....	5.38
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>5.44</b>
<b>CONCLUSÕES</b> .....	<b>5.46</b>

**Capítulo 6**  
**Padrões espaciais em populações de**  
***Virola surinamensis* (Rol.) Warb.**

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>6.1</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>6.5</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>6.5</b>
SELEÇÃO DE ÁREAS .....	6.5
REGENERAÇÃO NATURAL .....	6.7
PLANTAS ADULTAS .....	6.7

ANÁLISE DA ESTRUTURA DE TAMANHO .....	6.9
ANÁLISE DO POTENCIAL DE ESTABELECIMENTO .....	6.9
Taxa de recrutamento .....	6.9
DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL .....	6.10
Distância entre plantas .....	6.10
Métodos baseados na Variância .....	6.11
Métodos de medidas de distância .....	6.11
Aplicação dos métodos nas áreas de estudo .....	6.10
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>6.14</b>
ESTRUTURA DA POPULAÇÃO .....	6.14
Densidade de plantas .....	6.14
Estrutura de tamanho .....	6.22
DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL .....	6.33
Distância entre plantas .....	6.33
Padrão espacial .....	6.42
<i>Teste de Variância Quadrada Pareada (PQV)</i> .....	6.46
<b>CONSIDERAÇÃO FINAIS .....</b>	<b>6.58</b>

## CAPÍTULO 7

### CONCLUSÕES

Considerações sobre a ecologia reprodutiva de virola e propostas para sua conservação e manejo no estuário amazônico

<b>EXPLORAÇÃO, CONSERVAÇÃO E MANEJO .....</b>	<b>7.1</b>
<b>PROPOSTAS DE AÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO DAS POPULAÇÕES NATURAIS DE VIROLA NO ESTUÁRIO .....</b>	<b>7.8</b>
<i>A organização social das comunidades extrativas madeireiras .....</i>	<i>7.8</i>
<i>O zoneamento da exploração .....</i>	<i>7.9</i>
<i>Estabelecimento de áreas de conservação .....</i>	<i>7.10</i>
<i>A definição de parâmetros de impactos de exploração .....</i>	<i>7.11</i>
<i>A fiscalização .....</i>	<i>7.12</i>
<b>BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>7.15</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>7.31</b>

# Lista de Figuras

## Capítulo 1

- Figura 1. 1: Localização geográfica do estuário amazônico e das áreas de amostragem de populações de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região do estuário amazônico (Pará)..... 1.2
- Figura 1. 2: Distribuição natural de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb..... 1.11
- Figura 1. 3: Volume médio de madeira de *Virola surinamensis* exportado no Estado do Pará (Fonte: IBAMA/DIREN/DECOM)..... 1.14
- Figura 1. 4: Volume médio de madeira (m<sup>3</sup>) de *Virola surinamensis* extraído pelas indústrias de compensado, na região dos municípios de Breves, Macapá e Anajás, nos anos de 1983 a 1993..... 1.15
- Figura 1. 5: Operações de corte, derrubada (A), empuxo (B) e formação de jangada (C) na exploração manual de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb em área de várzea baixa do estuário amazônico (Ilha de Marajó-PA)..... 1.17
- Figura 1. 6: Representação esquemática da cadeia de comercialização de *Virola surinamensis*, na região de várzea do estuário amazônico, referente ao período de 1994-1996 (Reproduzido de Piña-Rodrigues 1998)..... 1.18

## Capítulo 2

- Figura 2. 1: Média mensal de precipitação (mm/mês), insolação (número médio de horas de brilho solar/mês) e umidade relativa-UR (%) obtidas nos intervalos de 1965-1990 (Brasil 1992) e 1992-1996..... 2.10
- Figura 2. 2: Número médio mensal de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. com brotações foliares. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996)..... 2.11
- Figura 2. 3: Fenograma de brotação e florescimento de plantas femininas e masculinas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em povoamento equiano, na região do estuário amazônico, no período de 1992 a 1996. F= plantas femininas; M= plantas masculinas; ND= não definidas..... 2.13
- Figura 2. 4: Percentual médio de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. com florescimento. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996)..... 2.15
- Figura 2. 5: Percentagem média mensal (%) de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em frutificação em população equiana no estuário amazônico. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996)..... 2.16
- Figura 2. 6: Percentagem média mensal (%) de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na fase de dispersão de sementes, em população equiana no estuário amazônico. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996)..... 2.17
- Figura 2. 7: Percentagem média mensal (%) de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em brotação, florescimento frutificação e dispersão de sementes dos indivíduos (n=34) em população equiana no estuário amazônico. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996)..... 2.19
- Figura 2. 8: Percentagem média mensal (%) de florescimento dos indivíduos masculinos (n=9) e femininos (n=14), em relação à população (n=28) em plantio equiano de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996)..... 2.21
- Figura 2. 9: Fenograma de florescimento de plantas femininas (F), masculinas (M) e de sexo não identificado (ND) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em população equiana no estuário amazônico, observadas no período de 1993 a 1994. POP= população; pl= plantas..... 2.26
- Figura 2. 10: Fenograma de florescimento de árvores masculinas (M) e femininas (F) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. durante os anos de 1993 e 1994, ordenadas em função de seus valores de Potencial reprodutivo médio (Pr)..... 2.32
- Figura 2. 11: (A) Percentagem de plantas com florescimento de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. do sexo feminino (n=14), masculino (n=9) e não identificadas (n=5), calculada em relação à população (n=28) e percentagem de plantas com flores, calculada em relação ao número total de plantas/sexo, no intervalo de 1993 a 1994..... 2.34
- Figura 2. 12: Percentual de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. do sexo feminino (n=14) e masculino (n=9) por classe de frequência de Taxa de sincronia (Ts) em relação ao total de plantas observadas no período de 1993-1994..... 2.37
- Figura 2. 13: Percentagem plantas femininas-Fem (n=14) e masculinas-Mas (n=9) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em sincronia de florescimento por mês. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996). Dados entre parênteses representam o número de plantas/sexo..... 2.38
- Figura 2. 14: Fenograma de frutificação e dispersão de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em população equiana no estuário amazônico, no período de 1992-1996..... 2.42

## Capítulo 3

Figura 3. 1: Número médio de flores femininas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. em estágio de abertura, antese e abertas, ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).	3.7
Figura 3. 2: Número médio de flores masculinas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. em estágio de botões florais, antese e abertas, dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).	3.8
Figura 3. 3: Volume total de néctar (mm <sup>3</sup> ) das flores femininas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. em estágio de antese dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).	3.11
Figura 3. 4: Taxa de visitação às flores masculinas e femininas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).	3.13
Figura 3. 5: Representação esquemática do comportamento de visitação de microhimenópteros às flores masculinas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995). Não foram respeitadas as proporções exatas entre planta e microhimenóptero.	3.16
Figura 3. 6: Representação esquemática do comportamento de visitação de <i>Camponotus crassus</i> (Hymenoptera: Formicidae) à flor masculina de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995). Não foram respeitadas as proporções exatas entre planta e visitante.	3.17
Figura 3. 7: Taxa de visitação em flores masculinas e femininas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).	3.20
Figura 3. 8: Taxa de visitação de Vespas (Hymenoptera: Vespidae) e formigas <i>Camponotus crassus</i> (Hymenoptera: Formicidae) em flores masculinas e femininas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).	3.21
Figura 3. 9: Taxa de visitação de microhimenópteros e <i>Trigona</i> sp. por horário de observação em flores masculinas e femininas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).	3.22

## Capítulo 4

Figura 4. 1: Velocidade de germinação de sementes de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. em diferentes estádios de maturação (Frutos verdes= fruto fechado, cor verde; Arilo branco= fruto fechado, verde-amarelado, com arilo branco; Arilo vermelho= fruto aberto e semente com arilo vermelho; Marrom= sementes dispersas, com arilo marrom, 1 a 2 dias na água; Sem arilo= sementes sem arilo, na água a 5-7 dias).	4.11
Figura 4. 2: Frutos e sementes de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. (Foto de José Sabino).	4.14
Figura 4. 3: Etograma do comportamento do tucano <i>Ramphastos toco</i> ; (A) ingestão de sementes (Reproduzido de Mikichi 1991).	4.17

## Capítulo 5

Figura 5. 1: Variação das características das sementes de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo de 40 dias de permanência em substrato úmido. Com= comprimento; Diam= diâmetro.	5.9
Figura 5. 2: Variação de tamanho do hipocótilo, dos cotilédones e do peso total do embrião de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. ao longo do período de observação de 40 dias. (Hipo= hipocótilo; cot= cotilédones; Peso= peso total do embrião).	5.10
Figura 5. 3: Embrião de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. e tamanho do embrião aos 20 dias. Cada marca equivale a 0,5 cm.	5.11
Figura 5. 4: Resultado do teste de flutuabilidade efetuado com sementes de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. Em diferentes estádios de desenvolvimento.	5.12
Figura 5. 5: Crescimento em tamanho total (mm) do embrião de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. desde a colheita até 20 dias após a instalação do teste de acompanhamento do desenvolvimento do embrião.	5.13
Figura 5. 6: Crescimento em tamanho do embrião de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. desde a fase de colheita até 40 dias após a instalação do teste.	5.13
Figura 5. 7: Percentagem de sementes deterioradas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. obtidas ao longo do teste de acompanhamento do desenvolvimento do embrião.	5.15
Figura 5. 8: Velocidade de germinação de sementes com e sem arilo de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb.	5.21
Figura 5. 9: Taxa de emergência média (%) de sementes de <i>Viola surinamensis</i> semeadas sem imersão em água, após 7 dias de imersão em água, sob fluxo contínuo e após 7 dias de imersão em água sem renovação.	5.24

Figura 5. 10: Velocidade de germinação de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. com e sem arilo, submetidas a imersão em água corrente por 7 dias e semeados diretamente sem imersão. ....	5.26
Figura 5. 11: Percentagem de germinação de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol) Warb submetida a diferentes comprimentos de onda (luz branca, escuro; luz vermelha e vermelho extremo). ....	5.29
Figura 5. 12: Velocidade de germinação de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol) Warb., representada pelo número de sementes germinadas por período, sob diferentes condições de luz. ....	5.33

## Capítulo 6

Figura 6. 1: Área de amostragem da distribuição espacial de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. na região no Município de Lábrea (Estado do Amazonas). ....	6.6
Figura 6. 2: Representação esquemática da distribuição das parcelas e subparcelas de levantamento da regeneração natural e de árvores de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb na região de Gurupá (Município de Gurupá- Ilha de Gurupá-PA). ....	6.8
Figura 6. 3: Representação esquemática da disposição no campo do Método T-quadrado (Ludwig & Reynolds, 1988). ....	6.12
Figura 6. 4: Percentagem de plantas por hectare de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. por classe de altura, nas regiões de Laguna (Ilha de Marajó-PA), Gurupá (Ilha de Gurupá-PA) várzea alta nas regiões de Laguna e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (Amazonas-AM).....	6.23
Figura 6. 5: Representação esquemática da área percentual representada pelo número de plantas em cada estágio de desenvolvimento de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. e <i>Euterpe oleraceae</i> Mart. ....	6.28
Figura 6. 6: Percentagem de plantas por classe de distância entre plantas jovens e adultas de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. na região de várzea baixa de Laguna (Ilha de Marajó-PA).....	6.35
Figura 6. 7: Percentagem de indivíduos por classe de distância ao vizinho mais próximo de plantas jovens (A) e adultas (B) de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. na região de várzea alta em Lábrea, rio Purús (AM).....	6.36
Figura 6. 8: Percentagem de indivíduos por classe de distância ao vizinho mais próximo de plantas jovens (A) e adultas (B) de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. na região de várzea alta em Anajás (Ilha de Marajó -PA).....	6.37
Figura 6.9: Percentagem de indivíduos por classe de distância das plantas jovens ao adulto mais próximo de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. na região de várzea alta em Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM) e na várzea baixa de Laguna (Ilha de Marajó-PA).....	6.38
Figura 6. 10: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plântulas e plantas jovens (plântulas+mudas+varas) e da população de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea baixa de Gurupá (Ilha de Marajó-PA).....	6.47
Figura 6. 11: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade mudas e de indivíduos adultos de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb, a diferentes distâncias, na região de várzea baixa de Gurupá (Ilha de Marajó-PA).....	6.48
Figura 6. 12: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plantas jovens e adultos de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea baixa de Laguna (Ilha de Marajó-PA).....	6.49
Figura 6. 13: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plantas jovens e adultos de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea alta de Anajás (Ilha de Marajó-PA). ....	6.50
Figura 6. 14: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plantas jovens e adultos de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea alta de Lábrea (AM).....	6.51
Figura 6. 15: Esquema proposto, baseado nos resultados dos testes PQV- Variância Pareada Quadrada- para representar o padrão de distribuição espacial em áreas de várzea baixa, nas regiões de Gurupá (Ilha de Gurupá-PA) e Laguna (Ilha de Marajó-PA). Não foram obedecidas as proporções exatas de distâncias e o número de plantas obtido/local.....	6.54
Figura 6. 16: Esquema proposto para representar o padrão de distribuição espacial em áreas de várzea alta, com e sem exploração, na região de Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). Não foram obedecidas as proporções exatas de distâncias e o número de plantas obtido/local, sendo A, B e C consideradas como subpopulações.....	6.56

## Lista de Tabelas

### Capítulo 1

- Tabela 1. 1: Caracterização dos sistemas de exploração observados nas regiões de extrativismo manual realizado na região de Anajás (Ilha de Marajó-PA) e do rio Preto (Município de Melgaço-Ilha de Marajó-PA). Dados de Anderson et al. (1994) e Piña-Rodrigues (1996).....1.20

### Capítulo 2

- Tabela 2. 1: Descritores empregados na análise de ocorrência dos estádios fenológicos observados em área de floresta eqüiana de *Virola surinamensis*, no estuário amazônico (Belém-PA), durante o período de 40 meses (1992-1996). Baseado em Newstrom et al. (1994).....2.7
- Tabela 2. 2: Valores de deficiência hídrica para a região de Belém (PA), determinados segundo Brasil (1992). Dados médios referentes aos intervalos 1965-1990 e 1992-1996. ....2.12
- Tabela 2. 3: Frequência (%) de florescimento observado para plantas femininas, masculinas e população de plantas masculinas e femininas (n=23) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., durante o período de estudo de 37 meses (1992-1996) sensu Newstrom et al. (1994). ....2.23
- Tabela 2. 4: Percentagem média (%) dos padrões de duração do florescimento dos indivíduos masculinos e femininos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996). ....2.24
- Tabela 2. 5: Número de dias (D) que cada indivíduo masculino esteve sincronizado com cada planta feminina de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. no ano de 1993. Pr= Potencial reprodutivo; Ts= Taxa de sincronismo. ; IR= Índice de reprodução.....2.30
- Tabela 2. 6: Número de dias (D) que cada indivíduo masculino esteve sincronizado com cada planta feminina de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. no ano de 1994. Pr= Potencial reprodutivo; Ts= Taxa de sincronismo; IR= Índice de reprodução.....2.30
- Tabela 2. 7: Potencial reprodutivo médio (%) de plantas femininas e masculinas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., relativo aos anos de 1993 e 1994. Resultado da análise de variância (teste F) e Coeficiente de Variação (CV).....2.33
- Tabela 2. 8: Percentagem de plantas (%) por padrões de frequência de frutificação de indivíduos femininos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).....2.41
- Tabela 2. 9: Percentual (%) da frequência de ocorrência de diferentes padrões de duração da frutificação de femininos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., observados durante a estação seca e úmida no período de 37 meses em população eqüiana (1992-1996). ....2.43
- Tabela 2. 10: Percentual (%) da frequência de ocorrência de diferentes padrões de duração de dispersão de sementes de plantas femininas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., observadas durante a estação seca e úmida no período de 37 meses em população eqüiana (1992-1996).....2.44
- Tabela 2. 11: Padrões de florescimento e frutificação de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., observadas durante a estação seca e úmida no período de 37 meses em população eqüiana (1992-1996), baseado em Newstrom et al. (1994), apresentando as épocas de pico de florescimento e de sincronismo entre sexos. ....2.46

### Capítulo 3

- Tabela 3. 1: Descrição dos eventos florais observados em flores de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em populações eqüianas na região do estuário amazônico. ....3.6
- Tabela 3. 2: Evolução dos estádios de desenvolvimento de flores femininas em inflorescências de *Virola surinamensis*, expressa em percentagem de flores/estádio ao longo do tempo .....3.9
- Tabela 3. 3: Caracterização do comportamento geral apresentado pelos visitantes às flores masculinas (M) e femininas (F) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. ....3.14

## Capítulo 4

Tabela 4. 1.: Quantidade de sementes de sementes de <i>Virola surinamensis</i> dispostas por ponto de amostragem e distância (m) a partir da foz do igarapé do rio Preto (Melgaço-Ilha de Marajó-PA).....	4.8
Tabela 4. 2.: Resultados dos parâmetros estatísticos descritivos e da análise de variância (F) aplicada à sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. em diferentes estádios de maturação.(Médias de germinação seguidas da mesma letra não apresentam diferenças estatísticas a nível de 5%).....	4.10
Tabela 4. 3: Distâncias percorridas e velocidade de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. (Rol.) Warb. dipostas ao longo de igarapé, afluente do rio Preto (Melgaço-Ilha de Marajó-PA); CV= coeficiente de variação.....	4.20
Tabela 4.4: Comparação entre os padrões de dispersão de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. (Rol.) Warb. pela água, em áreas de várzea baixa, no rio Preto (Melgaço-Ilha de Marajó-PA) e várzea alta (Anajás-Ilha de Marajó-PA). ....	4.22

## Capítulo 5

Tabela 5. 1: Variação nas características da semente e do embrião de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. durante o teste de acompanhamento de desenvolvimento. Resultado análise de Variância.....	5.9
Tabela 5. 2: Componentes químicos das sementes de <i>Virola surinamensis</i> . PI= possíveis inibidores de germinação; I= Inibidores de germinação; F= fruto; S= semente; A= arilo; E= endosperma (Baseada em Barata & Baker 1977; Barata <i>et al.</i> 1979; Howe & Vander Kechkove 1981; Paulino Filho 1985). ....	5.20
Tabela 5. 3: Taxa de emergência (germinação) e Índice de velocidade de germinação (IVG) de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. com arilo e sem arilo semeadas diretamente, sem imersão em água, após 7 dias de imersão em água corrente e em água sem renovação. Resultado da análise de variância (F) e do teste de Tukey. (*) significativo a 5%; (**) significativo a 1%.....	5.24
Tabela 5. 4: Percentagem de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. germinadas, dormentes e deterioradas sob diferentes condições de luz. Resultado da análise de variância (F) e teste de Tukey. (*) significativo a 5%.....	5.30
Tabela 5. 5: Índice de velocidade de germinação de sementes de <i>Virola surinamensis</i> submetida a diferentes condições de luz. Resultado do teste de Tukey. ....	5.33
Tabela 5. 6: Características espectrais médias qualitativas e quantitativas obtidas em área de floresta tropical úmida na Costa Rica, anos de 1983-1984 e 1985 (Chazdon & Fetcher 1984; Howe 1990) em áreas de cultivo de soja (Franco <i>at al.</i> 1996). e medidas radiométricas efetuadas na Califórnia, Costa Rica, Flórida, Panamá e Trinidad Tobago (Endler 1990). PV= fitocromo vermelho; PVE= fitocromo na forma vermelho extremo.....	5.35
Tabela 5. 7: Tamanho médio das plântulas de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. sob diferentes condições de luz. CV= coeficiente de variação.....	5.36
Tabela 5. 8: Percentagem de germinação de sementes de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. sob diferentes teores de umidade do substrato. CC= capacidade de campo.....	5.39

## Capítulo 6

Tabela 6. 1: Descrição das categorias e classes de regeneração natural das plantas de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. empregadas para a classificação das plantas nas áreas de Gurupá (Município de Gurupá-PA), Melgaço e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). Tamanho das parcelas implantadas na região de Gurupá (Rio Baquiá-Município de Gurupá-PA).....	6.8
Tabela 6. 2: Resultado dos levantamentos de campo e inventário florestal de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. realizados nas áreas de várzea alta nas regiões de Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (Amazonas, PA) e várzea baixa em Gurupá (Ilha de Gurupá, PA) e no rio Laguna (Ilha de Marajó-PA), nos anos de 1993-1994. ....	6.15
Tabela 6. 3: Dados de densidade/ha de espécies florestais da região amazônica.....	6.19
Tabela 6. 4: Número estimado/ha e percentagem de plantas por estádio de desenvolvimento de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. em áreas de várzea alta (Lábrea-AM e Anajás-PA) e várzea baixa (Gurupá-PA e Laguna-PA). Resultado do teste F.....	6.20
Tabela 6. 5: Correlação (r) entre o número de plantas por estádio de desenvolvimento de <i>Virola surinamensis</i> (Rol.) Warb. em áreas de várzea alta (Lábrea-AM e Anajás-PA) e várzea baixa (Gurupá-PA e Laguna-PA).....	6.21

Tabela 6. 6: Resultado do Coeficiente de Correlação (r) do número de plantas jovens de <i>Viola surinamensis</i> surinamensis (Rol.) Warb. em áreas de várzea alta (Lábrea-AM e Anajás-PA) e várzea baixa (Gurupá-PA e Laguna-PA). .....	6.24
Tabela 6. 6: Percentagem de indivíduos por classe de distância entre plantas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. nas regiões de Laguna e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). .....	6.33
Tabela 6. 7: Percentagem de indivíduos jovens e adultas por classe de distância entre plantas de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. nas regiões de Laguna e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). .....	6.34
Tabela 6. 8: Resultados dos Métodos de Distância para cálculo dos índices de Distância de Dispersão (I) e o T-quadrado (C) para os estádios jovens e adultos de populações de <i>Viola surinamensis</i> (Rol.) Warb. nas regiões de Laguna e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). Z= teste de distribuição normal para $P > 0.05$ . .....	6.43

# RESUMO

Com o objetivo de contribuir para a conservação e manejo de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.-virola, esse trabalho estudou aspectos referentes à fenologia, polinização, dispersão de sementes, germinação e padrão de distribuição espacial. Levantamentos realizados nas regiões das Ilhas de Gurupá e de Marajó permitiram verificar que o sistema de exploração florestal atualmente empregado poderá eliminar as últimas reservas remanescentes de virola no estuário. Na exploração as grandes clareiras abertas na mata podem impedir a regeneração natural de virola. Os danos causados não são computados nos planos de manejo para fins de reposição florestal. Em relação aos padrões fenológicos, durante 4 anos, foram selecionadas 28 árvores em população equiana localizada em Belém (PA). Quinzenalmente foram efetuadas observações anotando-se o sexo, número de plantas florescendo, frutificando ou em estágio vegetativo. Foi observada proporção de 39% de plantas femininas, 29% de masculinas e 32% que não apresentaram florescimento ao longo do período estudado. Os maiores picos de florescimento e frutificação ocorreram durante a estação seca (julho-setembro). Nas plantas masculinas registrou-se maior intensidade de florescimento, podendo apresentar até dois eventos no mesmo ano. No período das chuvas (dezembro-março) ocorre florescimento de outro grupo de plantas, originando um pico de menor intensidade. Foi constatado que existem plantas femininas e masculinas que apresentam florescimento simultâneo e único, com a formação de grupos de subpopulações de indivíduos que trocam fluxo gênico apenas entre si. Isto poderia levar ao seu isolamento reprodutivo. A nível de espécie, o padrão floração e frutificação foi anual à irregular. Porém, a nível de indivíduo foi regular. O estudo da biologia de polinização da

espécie demonstrou não haver especificidade de polinizador, tendo sido observados como prováveis polinizadores microhymenopteros e dípteros, vespas, abelhas do gênero *Trigona*, podendo também formigas do gênero *Camponotus* atuarem como eventuais polinizadores. Em relação à dispersão das sementes, foi testada a hipótese da hidrocoria também exercer papel na disseminação das sementes da espécie no estuário amazônico, além da ornitocoria. Os estudos abrangeram 3 anos e várias fases (a) observações naturalísticas no campo; (b) observações do comportamento do tucano *Ramphastos vitellinus* em cativeiro, alimentando-se de sementes e frutos de virola; (c) distância de dispersão de sementes pela água; (d) determinação da época de maturação das sementes; (e) desenvolvimento do embrião da semente e (f) ecologia da germinação. Em condições naturais cerca de 60-80% das sementes produzidas caem na água dos rios quando estas apresentam o arilo vermelho. A distância média percorrida pelas sementes em área de várzea baixa foi de 50 m/dia. Cerca de 20% das sementes transportadas pela água chegaram a atingir os rios e igarapés principais, percorrendo uma distância média de 500 m. As demais fixaram-se em locais próximos às margens e em raízes de outras plantas. Os tucanos, em área natural, visitam as árvores quando suas sementes apresentam o arilo vermelho. Permanecem cerca de 15-20 minutos em cada árvore e podem, a seguir, voar para outra vizinha ou para longe do grupamento de plantas. Em cativeiro foi observado que, entre a ingestão e regurgitação das sementes de virola, transcorrem em média 8,6 minutos. O tempo inferior ao dispendido nas árvores poderia possibilitar a dispersão próxima ou entre os grupamentos de plantas. A sua permanência em água foi um importante fator para completar o seu desenvolvimento do embrião da semente de virola. Nas condições do estuário, o tucano poderia ser um dispersor de curta distância, enquanto a água, o seria a maiores distâncias. Com base nos resultados obtidos sugere-se que a espécie apresenta evidências de

adaptações ecológicas para a hidrocoria, sendo que a água exerce também importante papel como promotor da germinação. Para testar a hipótese do arilo atuar como inibidor da germinação, sementes recém-colhidas, com e sem arilo foram semeadas em viveiro, imediatamente após a colheita e após permanecerem 7 dias em água corrente, seguindo-se o delineamento experimental fatorial inteiramente ao acaso. Não houve efeito significativo da presença do arilo sobre a germinação, obtendo-se 70% para as com arilo e 70,5% para sementes sem arilo. No entanto, a permanência em água promoveu aumento significativo da germinação. As sementes plantadas imediatamente após a colheita apresentaram germinação tardia, aos 15 dias, e continuou lenta e irregular, tanto com arilo (50%), quanto sem (53%). A estratificação em água corrente promoveu a aceleração e uniformização da germinação, iniciada aos 7 dias e com alta percentagem para sementes com e sem arilo (90%). O fato de não se obter efeito negativo da presença do arilo sobre a germinação sugere que as substâncias presentes no arilo não exerceriam atividade inibitória à germinação. Estudos realizados anteriormente, demonstraram que as sementes de virola apresentam indícios de dormência por imaturidade do embrião. Assim, a aceleração da germinação promovida pela água poderia estar ligada à lixiviação de inibidores ou em consequência da estratificação modificando as relações promotores/inibidores, induzindo à germinação e ativando o crescimento do embrião. Em relação à germinação das sementes, testes efetuados com diferentes qualidades de luz (branca, escuro, vermelha e vermelho-longo) e teor de umidade do substrato (seco, médio e encharcado) comprovaram o potencial da espécie para germinar em áreas com condições semelhantes à que ocorrem em pequenas clareiras na mata, tendo demonstrado sensibilidade ao ressecamento e encharcamento do substrato. Para avaliar em condições naturais o estabelecimento das mudas, foi estudado o padrão de distribuição espacial da espécie. Foram efetuados estudos em áreas de várzea alta, com

(Ilha de Marajó-PA) e sem exploração recente (Lábrea-AM) e várzea baixa explorada (Ilha de Marajó) e sem exploração (Ilha de Gurupá-PA). A distribuição espacial da população foi mais determinada pela distribuição dos grupamentos de plantas ou colônias. Em várzea baixa os grupamentos apresentaram dispersão homogênea na área. Em várzea alta a tendência foi a formação de grupamentos compostos por conjuntos de colônias, definidas como subpopulações, constituídas por conjuntos de colônias com alto padrão de agregação entre elas. A exploração causou efeito sobre a sua distribuição espacial. A virola apresentou um padrão ecológico de polinização à curta distância e dispersão de sementes à curta (ornitocoria e hidrocoria em várzea alta) e longa distância (hidrocoria). Para a conservação nas áreas onde a virola sofreu intensa exploração, como os rios Preto, Laguna e a região da ilha de Gurupá, deve ser efetuada de forma *ex-situ*, coletando-se o máximo possível das populações remanescentes. A conservação *in-situ*, com a criação de áreas de reserva, poderia ser viável nas regiões ainda em fase de exploração como os rios Anajás, Jurará e Mapuá. No entanto, devido ao crescimento da intensidade da exploração mecanizada e manual, paralelamente deve ser efetuada a conservação *ex-situ*. Considerando o volume/árvore obtido para estas regiões, a conservação deve aliar a finalidade de aproveitar o potencial local para o melhoramento e manejo florestal.

# SUMMARY

To contribute for the conservation and management of *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. -virola, were studied aspects of phenology, pollination, seed dispersion, germination and patterns of spacial distribution. Studies developed in Gurupá and of Marajó's Islands allowed to verify that the used system of forest exploration can eliminate natural population of virola remainders in the amazon estuary. During exploration gaps can reduce natural regeneration of virola. Phenological data were obtained during 4 years, from 28 selected trees in a population located in Belém (Pará-Brazil). Each 15 days were observed frequency of flowering of individual plants. About 39% of female plants flowered, 29% of masculine and 32% didn't present flowering. The largest flowering and frutification picks was in the dry period (July-September). Masculine plants presented larger flowering intensity than females, and could present up to two events in the same year. In the wet season (December-March) another group of plants flowered originating a pick of smaller intensity. Female and male plants present simultaneous flowering but with formation of groups of individuals' subpopulations with a restricted gene flow, that could take to their reproductive isolation. Flowering in the population was annual to irregular, but at individual's level went regular. Pollination was not specific having been observed as probable pollinators microhymenopteros, wasps and *Trigona*, also being able to pollinate *Camponotus* ants like eventual pollinator. Dispersion and seed germination studies were realized along 3 years. In natural conditions about 60-80% of the produced seeds drop in the rivers with a exposed red aril. Water average distance of transport in area of low floodplain forest was 50 m/dia. About 20% of the seeds were transported by the water and got to reach the rivers, with a average distance of distance of 500 m. Toucans, in natural area, visit the trees when their seeds present the red arilo. They stay about 15-20 minutes in each tree and they cannot, to proceed, to fly for another neighbor or for far away from the grouping of plants. Elapse time between the virola's seed ingestion and regurgitation is an average of 8,6 minutes, lower than the time spent in the trees by toucans. This could facilitate short distance dispersion or between close groups of plants. Seed maintainance in water was an important factor to complete embryo development. In natural conditions in the amazon estuary, toucan could be a dispersor of short distance, while the water, could be a larger distance dispersor. *Virola* demonstrated evidence of ecological adaptations for hidrocoory, and water also is an important promoter of seed germination. To test the hypothesis of the aril inhibit of the germination, seeds with and without aril were sowed in nursery, immediately after the crop and after they stay 7 days in water, There was not significant effect of the presence of the arilo on the germination, being obtained 70% for the with arilo and 70,5% for seeds without arilo. However, the permanence in water promoted significant increase on germination. The seeds sowed immediately after the crop presented late germination, to the 15 days, and it continued slow and irregular, so much with aril (50%), as without (53%). Seed imersion in water promoted acceleration and uniform germination, begun to the 7 days and with high percentage for seeds with and without arilo (90%). Previously studies, demonstrated that virola seeds could present dormancy probably due embryo immaturity. Thus, the acceleration of the germination promoted by the water could be estimated by lixiviation of inhibitors, inducing germination and activating embryo growth.

Virola seed germination was stimulated by far-red light and inhibited by red one, indicating its sensibility to the light conditions of large gaps in the forest. High intensity exploration could create larger gaps and reduce virola's seed germination and seedling establishment. In natural areas spacial distribution of the population was more determined by the distribution of grouping plants or colonies. In low floodplain forest groupments dispersion were homogeneous, while in high floodplain there were composed groups formed by colonies, defined as subpopulations, constituted by groups of colonies with high aggregation pattern among them. Virola presented an ecological pattern of short distance pollination and short seed dispersion by ornitocory and hidrocoory in high floodplain forest) and long distance (hidrocoory). Conservation in the areas where the virola suffered intense exploration, as rio Preto and Laguna and the area of the island of Gurupá, it should be made *ex-situ conservation*, being collected the possible maximum of remaining populations. *In-situ* conservation, with the creation of reservation areas, could still be viable in the areas in exploration phase as the rivers Anajás, Jurará and Mapuá. However, due to the growth intensity and mechanical and manual exploration, parallelly the conservation should be made *ex-situ*. Considering the volume/tree obtained for these areas, conservation should ally the purpose of taking advantage of the local potential for the improvement and forest management.

# CAPÍTULO 1

## Introdução Geral

### A virola no contexto do Estuário Amazônico

"As ondas, como línguas famélicas, infiltravam-se pelas rachaduras da ribanceira e, em pouco tempo, um bloco gigantesco de barro despencava-se do rio...Árvores possantes, tombadas pela enchente, passavam veiozes ao sabor da correnteza; Nada escapava à fúria das águas, que se agitavam e cresciam..Começou a chover, Jeovaldo ajeitou melhor a tolda da montaria e mandou que Marieta entrasse, não havia mais tempo a perder. O rio começava a subir. Agora as águas atingiam o assoalho do barraco, infiltrando-se ligeiras pelas brechas das paxiúbas....O caboclo desamarrou a canoa e foi remando devagar, sem saber ainda que rumo seguir."

Contos Amazônicos

*Arthur Engrácio*

### A localização da região de estudo

O estuário amazônico é denominado como a "região das Ilhas", abrangendo vasta área inserida entre os Estados do Pará e Amapá, na foz do rio Amazonas, até atingir as confluências com os rios Paru e Xingú, entre 48<sup>o</sup> e 52<sup>o</sup> de longitude e 0<sup>o</sup> e 4<sup>o</sup> de latitude Sul. Nela concentram se várias ilhas destacando-se, por suas dimensões, as de Marajó e Gurupá (Figura 1.1). Da extensão territorial total do Estado do Pará (1.248.042 Km<sup>2</sup>), o estuário representa cerca de 13%.

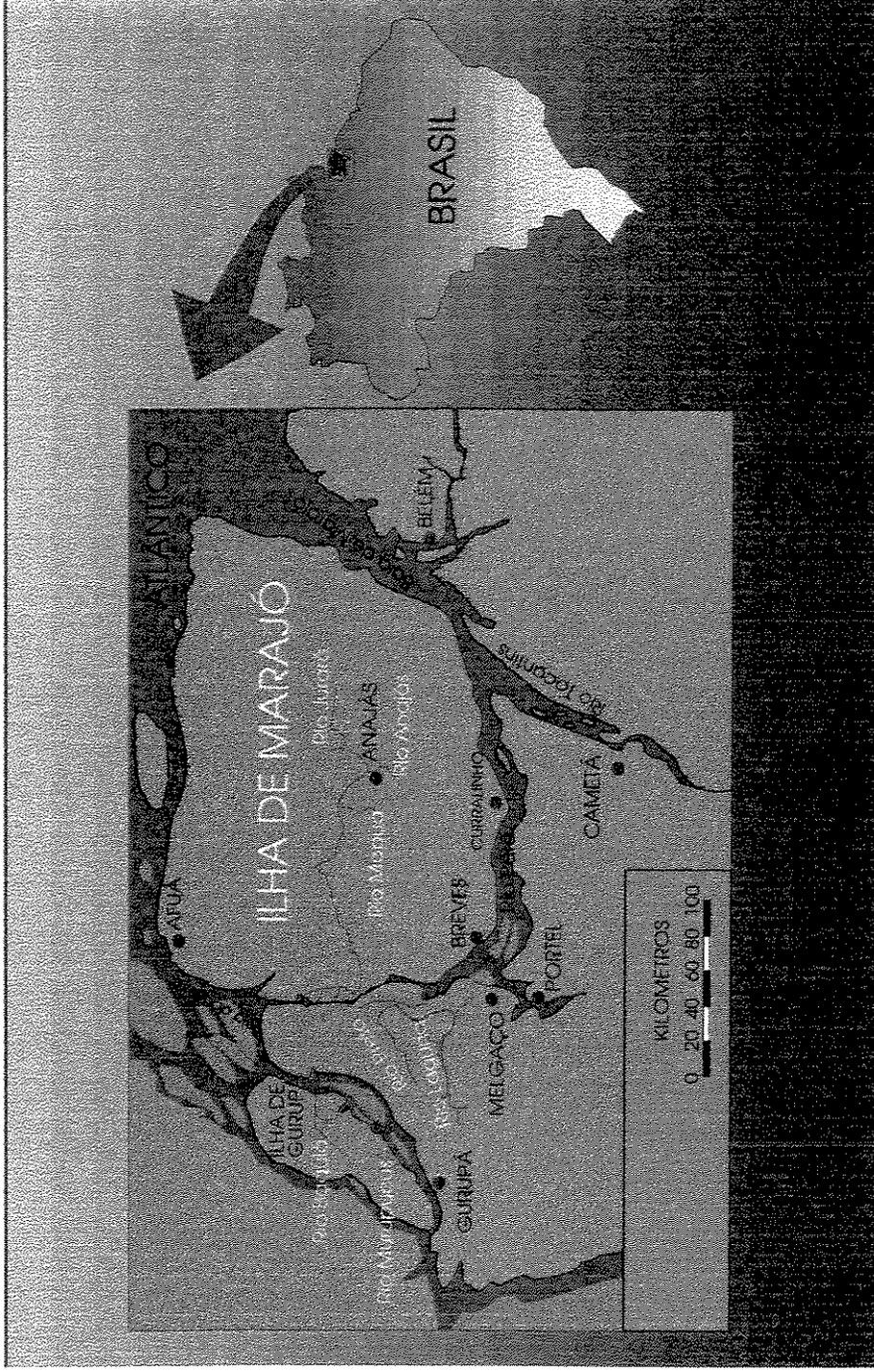


Figura 1. 1: Localização geográfica do estuário amazônico e das áreas de amostragem de populações de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb na região do estuário amazônico (Pará).

A Ilha de Marajó é considerada uma das maiores ilhas fluviais do mundo. Breves, conhecida como a "Capital das Ilhas", concentra a maior parte do comércio e intercâmbio de produtos entre as populações ribeirinhas do interior e os bens e insumos produzidos em Belém e outras regiões do País.

A Ilha Grande de Gurupá, embora menor que Marajó também é bastante representativa em termos territoriais e econômicos (Figura 1.1). Nela está estabelecido o município de Gurupá com área total de 9.306 Km<sup>2</sup> e população de 16.790 habitantes (SUDAM, 1988). A sua principal cidade é Gurupá, situada à margem direita do Rio Amazonas, localizada a 1°24'10" latitude Sul e 51°38'45" de longitude oeste.

## **Caracterização edafoclimática do estuário amazônico**

O clima na região estuarina, de modo geral, é do tipo tropical, quente e úmido, caracterizado por apresentar temperatura média mensal acima de 18°C. De acordo com a classificação climática de Köppen, predominam os subtipos climáticos *Am* e *Af*.

A temperatura apresenta pouca variação anual, com valores médios entre 24,7°C e 27,3°C, sendo as máximas de 30,1°C a 32,7°C e mínimas de 19,2°C a 24,2°C. A umidade relativa é bastante elevada com médias anuais variando entre 80 e 90%.

Os maiores valores de pluviosidade média, acima de 3000 mm anuais, ocorrem a noroeste da Ilha de Marajó, e em pequena parte do leste. Menores taxas de precipitação são observadas apenas na região de Ponta de Pedras, a sudeste da Ilha, em direção à cidade de Belém (Figura 1.1). Nesta região, totalmente contida no hemisfério sul, a época mais chuvosa ("inverno") ocorre de janeiro a junho (média mensal de 320 mm), enquanto a menos chuvosa ("verão") estende-se de julho a dezembro (média mensal de 120 mm)<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Calculado a partir de dados de Brasil (1993)

Na maior parte da região predominam solos de várzea, sujeitos aos efeitos da maré e das cheias dos rios. O relevo dominante é o plano a ligeiramente ondulado, com solos do tipo gley pouco úmido, mal drenado e, na maioria das vezes, ácido (pH 3,7 a 5,6), pouco profundo e textura pesada (Vieira & Santos, 1987), considerados como de alta fertilidade (Sioli, 1984). Sua fertilidade concentra-se na camada superficial, originária da deposição de sedimentos e substâncias em suspensão nas águas dos rios, que atingem estes solos durante o período das cheias. A CTC (capacidade de troca de cátions) destes solos é influenciada pela quantidade de matéria orgânica presente no seu perfil. Podem ser eutróficos ou distróficos com a CTC variando de 26,7 a 14,9 meq/100 g, respectivamente. São, em geral, solos recentes, imperfeitamente drenados.

## A hidrologia do estuário

"O pescador espera sempre. Espera a água arriar, que levante o tempo, que chegue a maré...espera que o peixe fique malhado na rede..Como todos os cabocios, o Marajó está esperando, paciente, a sua hora quando chegará um barco da linha confortável e seguro..

.As águas continuam brincando com a gente...."

Marajó, a ditadura da água.

*Pedro Cimmar Gallo*

Na densa rede hidrográfica que banha a região, destacam-se os rios Amazonas e seu afluente o Pará, que na sua desembocadura forma a Baía de Marajó (Figura 1.1).

Em toda região existe grande influência dos rios sobre os regimes de maré e cheias que são observados no estuário. O movimento sazonal das águas está ligado ao clima. O "inverno", de janeiro a junho, é a estação das chuvas, quando os rios sobem seu nível em até 4,0 m, chegando ao máximo no período de lançante<sup>2</sup>, que compreende os dias de lua cheia. Na maior parte da região se constata um período diário de maré alta ("preamar"), seguido de outro de baixa ("baixamar"), mas sempre superior ao nível das águas durante a estação menos chuvosa. O intervalo entre o pico máximo e mínimo varia de 6 a 8 horas, conforme o local.

A maioria dos rios da região são de águas barrentas, denominados de "rios de água branca". Estes rios estão cheios de sedimentos aluviais, formando várzeas ricas em sais minerais. Estudos realizados no rio Solimões, também com águas barrentas, indicaram pH em torno de 6,8 (Santos & Ribeiro, 1988). As várzeas formadas pela deposição do material suspenso pelos rios de águas brancas ou barrentas são mais férteis. Isto resulta dos sedimentos em suspensão, responsáveis por sua coloração, transportados pelas águas, oriundos da recente decomposição e erosão da crosta terrestre das áreas ao longo do seu curso.

Os rios formados por águas de cor escura e transparente nascem nos escudos arqueanos da Guianas e do Brasil Central, ou dos sedimentos terciários da Bacia Amazônica, onde o relevo é pouco acidentado e os

---

<sup>2</sup> Termo que corresponde ao período de pico das cheias, que ocorre durante a fase de lua-cheia.

processos erosivos são reduzidos, devido a densa cobertura da mata pluvial (Teixeira & Cardoso, 1991).

## A várzea do estuário amazônico

A várzea apresenta topografia plana, predominante nestas áreas de baixios, sendo entrecortadas pelos igarapés. São planícies de aluvião recentes, periodicamente recobertas pelas águas dos rios, que ali depositam seus nutrientes (Sioli, 1984).

Os solos de várzea são do tipo latossolo e podzólicos, férteis em decorrência das cheias dos rios, o que lhes confere uma alta produtividade primária (Falesi, 1986). Na região também se observam os igapós, áreas que se diferenciam das várzeas por apresentarem suas terras permanentemente inundadas, com solos menos férteis (Pereira Filho, 1991).

A várzea apresenta sub-domínios definidos em função das variações no regime das águas e de suas diferenças quanto ao relevo, solos e tipo de vegetação e são denominados de **várzea alta**, **várzea baixa**, **campos naturais** e **igapó** (Oliveira Jr, 1991).

A definição das tipologias das áreas inundáveis (**várzeas** e **igapós**) tem sido complexa e adotada de forma diferente por vários autores. Dubois (1970) definiu que as várzeas podem ser subdivididas em várzea de maré, várzeas de rios e várzeas de chuva, compreendendo todas as terras periodicamente inundadas. As várzeas de rio ocorrem ao longo dos cursos d'água, estando fora da área de ação das marés, com enchente apenas na época das chuvas e podem ser divididas em várzea alta ou baixa. Prance (1980) apresenta outras classificações que considera, além do nível da água, o tipo de vegetação que recobre a área.

A diferença entre a várzea alta e a baixa está basicamente relacionada com a cota topográfica do terreno. A **várzea alta** é uma faixa de terra de nível mais elevado, inundável no inverno, mas que seca completamente durante os meses menos chuvosos.

Em certos locais de cota mais alta o lençol freático é muito superficial e, embora não aflore, o alagamento ocorre em função do represamento da água das chuvas e, indiretamente, pela cheia dos rios, que eleva o nível do lençol. Esta tipologia pode ser caracterizada como **várzea de chuva**.

A **várzea baixa** permanece durante quase todo o ano inundada, estando situada em torno da cota de 30 cm a.n.m. Durante todo o inverno sua inundação é provocada pelas cheias dos rios e pelas chuvas, e no verão sofre diariamente o efeito da preamar. Abrange áreas maiores do que a várzea alta, podendo atingir larguras de até quilômetros das margens dos rios (Teixeira & Cardoso, 1991).

O **igapó** corresponde às áreas de cotas inferiores à várzea baixa, que permanece constantemente inundada e pantanosa. A água nestes locais é escura, pela decomposição da matéria orgânica, e seus solos são ácidos, de consistência aquosa (Oliveira Jr, 1991).

A cobertura vegetal das áreas de várzea varia de estádios juvenis a florestas maduras, cuja composição está intimamente relacionada ao gradiente topográfico da área e à duração dos eventos de alagamento e movimento das marés (Fanzeres, 1989).

De maneira geral, a cobertura florestal das áreas de várzea é do tipo densa, ombrófila aluvial (Brasil, 1982). As espécies predominantes são as palmeiras açai (*Futerpe oleracea*) e buriti (*Mauritia flexuosa*), e entre as arbóreas estão a virola (*Virola surinamensis*), sumaúma ou samaúma (*Ceiba pentandra*), andiroba (*Carapa guianensis*), anani (*Symphonia globulifera*), assacú (*Hura creptans*), seringueira (*Hevea brasiliensis*) e munguba (*Bombax munguba*). Essas diferenças de tipologia florestal na composição das florestas de várzea podem gerar padrões de ocupação e uso diferenciados. A virola ocorre tanto em áreas de várzea baixa e alta, quanto em igapós. No entanto, nas matas de várzea sua concentração é relativamente baixa quando comparada a observada nos igapós (Anderson *et al*, 1994).

As florestas de várzea revestem cerca de 60% da área total da Ilha de Marajó (Pandolfo, 1973) e 57,9% de Gurupá (Oliveira Jr, 1991), demonstrando sua importância na economia local. A produção madeireira das várzeas corresponde a 75% do total de madeiras comercializadas na

região Amazônica (Mercado & Campagnani, 1988), onde, até a década de 80, a virola representou 50% do volume de madeira extraído na região<sup>3</sup>.

Desde a década de 50 até o presente, as principais espécies madeireiras de várzea exploradas são a virola ou ucuúba (*Viola surinamensis*), sumaúma (*Ceiba pentandra*), assacú (*Hura crepitans*), anani (*Symphonia globulifera*), andiroba (*Carapa guianensis*), cedro-branco (*Cedrela* sp.) sucupira (*Diptotropis* sp) e tamaquaré-*Caraipa densifolia* (Mercado, 1980).

As características ecológicas da várzea tornam este ecossistema vulnerável à remoção total da floresta. No caso do extrativismo madeireiro, a exploração é realizada de forma seletiva, voltada para a retirada das espécies de interesse econômico. No entanto, extração seletiva pode prejudicar a regeneração e produtividade futura das espécies, em especial, da virola (Anderson *et al*, 1994).

---

<sup>3</sup> Dados de campo da autora, levantamentos anos 1980-1993.

## Descrição botânica

As espécies do gênero *Virola* pertencem à família Myristicaceae, considerada filogeneticamente como das mais primitivas, sendo incluída na ordem Magnoliales que agrega outras primitivas como Lauraceae, Magnoliaceae, Monimiaceae 265(Rodrigues, 1979).

Como a maioria das Myristicaceae, *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. é uma espécie lenhosa, arborescente. Suas árvores podem atingir 30 m ou mais de altura e cerca de 1 m de diâmetro do tronco. A copa é pequena, pouco ramificada, com ramos verticilares, quase horizontais, casca castanho-amarelada que exsuda líquido avermelhado. Ramos jovens glabros, com ápice pubescente (Rodrigues, 1972). 266

As folhas são alternas, simples, inteiras, coriáceas, elípticas ou obovóides ou elíptico oblonga, de margens não paralelas, sem estípulas. Acuminada no ápice, obtusa ou aguda na base, página inferior pálido-puberulenta, com pelos séssil-estrelados (Rodrigues, 1972; 1979). (265)

O fruto é uma drupa ovóide ou elipsóide, lenhosa, deiscente, com duas valvas (Figura 1.2.2.). Fruto subgloboso, ovóide ou elipsóide, com 15 a 25 mm de diâmetro, curto estipitado, quando jovem inteiramente semi-veludoso, mais tarde glabro, bivalvar, liso ou imperfeitamente impresso na sutura, obtuso ou arredondado no ápice (Loureiro & Silva, 1968; Paulino Filho, 1985).

As sementes são totalmente envolvidas por arilo de coloração vermelha, carnoso e fimbriado. O tegumento é pardo, constituído por uma camada exterior de células paliçádicas, uma segunda camada de fibras e uma terceira de células parenquimáticas. O endosperma é copioso e ruminado, de coloração esbranquiçada, com muitas estrias pardas. As estrias e a camada externa revestindo o endosperma constituem o perisperma, que penetra de forma irregular no endosperma. O embrião é pequeno, medindo cerca de 2 mm de comprimento e 1 mm de largura (Vieira & Piña-Rodrigues, 1985), do tipo anômalo, hipocotilar, com eixo radícula-hipocótilo desenvolvido, podendo atuar como órgão armazenador de reservas (Barroso, sd).

A madeira da virola é leve, com densidade de 0,48 g/cm<sup>3</sup>, de superfície áspera, de baixa resistência ao apodrecimento (Lorenzi, 1992), com cerne variando de bege-claro até castanho escuro (Pio Correia, 1969-1978).

## Distribuição geográfica

A família Myristicaceae distribui-se em toda região neotropical, alcançando os continentes asiático e africano. Composta por 17 gêneros e 420 espécies, formam grupos fitogeográficos que apresentam diferenças morfológicas entre si (Rodrigues, 1980). A bacia amazônica, na sua porção centro-oeste, concentra a maior parte das espécies, o que levaria a crer que esta área seria o centro de origem e dispersão da família, no continente americano (Paulino Filho, 1985).

Entre as espécies da família Myristicaceae, o gênero *Virola* é o que apresenta a mais ampla distribuição geográfica (Rodrigues, 1989). Concentra-se no continente americano e ocorre desde a Guatemala até a Bolívia, Peru, Venezuela e Brasil, predominando nas regiões tropicais, embora algumas espécies ocorram em áreas subtropicais.

Na Mata Atlântica encontra-se *Virola gardneri*, distribuída desde Pernambuco até São Paulo, a partir de onde passa a ocorrer *V. bicuhyba*, até o extremo nordeste do Rio Grande do Sul. *V. sebifera*, outra importante espécie, é constatada em áreas de cerrado do interior do Estado de São Paulo.

A espécie *Virola surinamensis* estende-se na América Central desde a Guatemala até o Panamá, prosseguindo para leste, no arquipélago das Antilhas, alcançando seu ponto extremo nas Ilhas de Guadalupe, Granada, Trinidad e Tobago (Figura 1.2). Na América do Sul atinge a Venezuela Meridional, Amazônia Colombiana e do Peru, Bolívia e Brasil.

No Brasil, a espécie concentra-se na Bacia Amazônica, atingindo todo o Estado do Amazonas, Pará, parte do Maranhão, Ceará e Goiás, onde predomina em locais alagados, nas margens dos rios, igarapés, furos e paranás, e em áreas que possam ser atingidas pelas cheias.

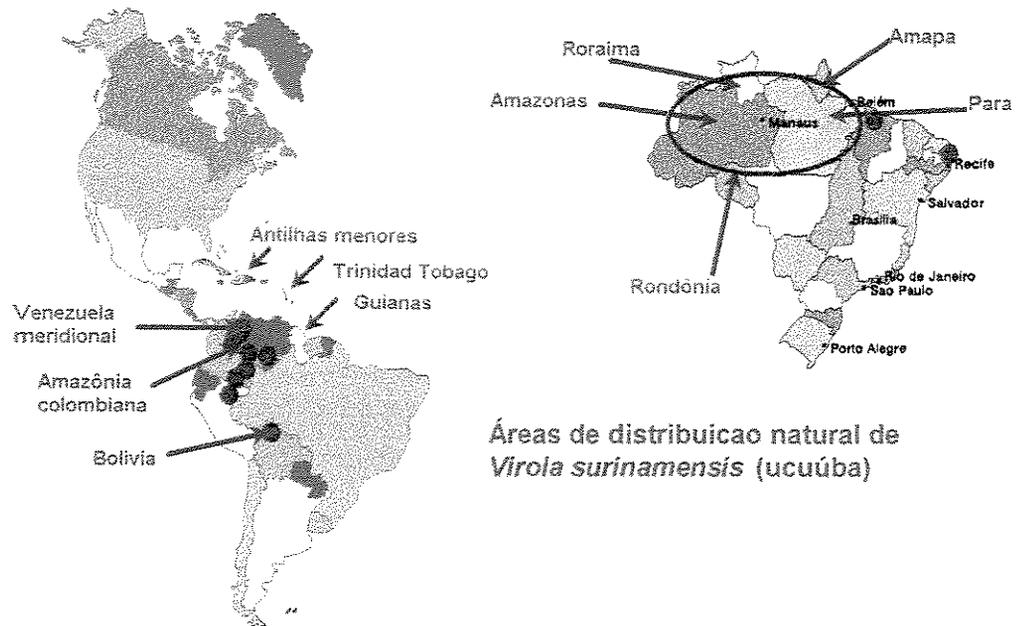


Figura 1. 2: Distribuição natural de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.

Espécie considerada como tipicamente amazônica, seu habitat é a várzea e os igapós (Leite & Lleras, 1993). Recebe no Brasil as denominações de ucuúba<sup>4</sup> ou ucuúba-de-várzea. Nas áreas mais elevadas não atingidas pelas águas, próximas à várzea, e em terra-firme recebe a designação de ucuúba-verdadeira (de terra-firme) ou ucuúba-casca-de-vidro. Em contraste com as pilosidades típicas das folhas jovens da ucuúba, apresenta as suas folhas glabras. Outra característica de destaque

<sup>4</sup> Ucuúba significa em tupi "árvore que produz substância gordurosa". Sua etimologia vem das palavras *uku* (gordura, graxa) e *uba* (árvore), conforme descreve Rodrigues (1972).

da ucuúba-casca-de-vidro é a casca dura, rica em sílica que proporciona maior dureza, dificultando seu corte. Willian Rodrigues, especialista em Myristicaceae, considera-as espécies diferentes, enquanto Leite & Lleras *op. cit.* afirmam que as variações morfológicas podem ser atribuídas à sua ampla distribuição geográfica, estando associadas às características do habitat onde ocorrem. Os autores citam também que *V. surinamensis* é também denominada de ucuúba-de-igapó, podendo apresentar dois tipos de coloração de lenho, sendo designada de ucuúba-branca (lenho branco) e urucurana (cor de lenho não especificada)<sup>5</sup>.

## Panorama geral do uso comercial

"Já houve ano em que compramos mais de 20.000 m<sup>3</sup> de virola, só aqui em Breves. Agora, se conseguimos 2.000, já ficamos contente. Não dá mais p'ra usar só a virola, temos que mudar..."

Sr. Celso,  
comprador de madeira  
Fevereiro de 1991

O uso da virola na região do estuário advém de antes da colonização, quando os indígenas utilizavam suas sementes e casca para a fabricação de alucinógenos. Até a década de 60 predominou o extrativismo de suas sementes, utilizadas na fabricação de produtos para as indústrias de vela e sabão.

A grande virada no extrativismo da virola ocorreu quando, em 1954, um piloto da força aérea americana detectou a grande concentração de virola na região da Ilha de Marajó e enviou toras para serem testadas pela empresa Georgia Pacific Co., nos Estados Unidos. Os testes realizados demonstraram a excelente qualidade da madeira para a indústria de compensados (Anderson et al, 1994). Paralelamente a esta constatação, os interesses internacionais tinham se voltado para a região estuarina em

---

<sup>5</sup> Observações de campo permitiram constatar-se a presença nas áreas de várzea árvores de dois tipos de lenho, o branco, denominada pelos habitantes locais como ucuúba-branca e a ucuúba-vermelha, com lenho da respectiva cor. Nas várzeas à oeste da Ilha de Marajó a ucuúba-casca-de-vidro é também denominada de ucuubarana, o que significa "falsa ucuuba". O sufixo "arana" designa a palavra indígena "falsa".

virtude da publicação na Europa, entre 1957 e 1960, dos levantamentos feitos pela FAO<sup>6</sup> em convênio com a SPVEA (Superintendência para o Plano de Valorização Econômica da Amazônia)<sup>7</sup>, responsável pela ocupação da área e desenvolvimento econômico-social.

Com o conhecimento obtido pelos estudos da FAO e devido às facilidades oferecidas pelo governo brasileiro, a Georgia Pacific Co. foi a primeira empresa a se instalar no estuário, entre os anos de 1956-1957, como controladora da empresa Amazônia Madeiras e Laminados (AMACOL), em Portel (PA). Posteriormente, em 1960, fundou também a MAGESA, situada em Breves (Ilha de Marajó-PA). Todos os incentivos recebidos impulsionaram estas empresas e outras que se instalaram posteriormente<sup>8</sup>, a atuarem na exploração das vastas reservas naturais de virola no estuário, alterando o mercado madeireiro da região. Estes fatos fizeram com que a produção nacional de compensados passasse de nono para primeiro lugar na pauta de exportação brasileira de madeira graças ao extrativismo de madeiras de várzea, em especial a virola, andiroba (*Carapa guianensis*) e sumaúma (*Ceiba pentandra*).

Todo este panorama foi o estopim para o início do processo de exaustão dos recursos naturais das espécies de várzea de alto valor comercial e, sobretudo, da virola.

---

<sup>6</sup> Food and Agriculture Organization

<sup>7</sup> Órgão criado em 1946 e instalado em 1953

<sup>8</sup> Ver Oliveira Jr (1993) e Anderson *et al* (1994)

## A produção extrativa

O Estado do Pará concentrava, até 1990, 80% da exploração de virola, atingindo o volume máximo exportado em 1988, equivalente a 50% da sua extração madeireira (Piña-Rodrigues 1998) (Figura 1.3). No estuário amazônico, a exploração abrangeu as regiões de Breves, Portel e Melgaço, Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Amapá (AP). A produção em Breves de 1985 a 1986 atingiu 15.000 m<sup>3</sup>/ano, decrescendo a seguir devido ao escasseamento da madeira (Figura 1.4). Até 1975 a retirada concentrava-se no estuário, em 1978 atingiu o médio Amazonas e em 1987 abrangeu as regiões de Benjamim Constant e Lábrea no rio Juruá e Purús (AM), cerca de 2.000 km distantes das indústrias (Anderson *et al.* 1994).

A busca de outras regiões para extração madeireira é um claro indicativo do esgotamento das fontes mais tradicionais, situadas no estuário amazônico (Piña-Rodrigues 1998). Isso tem levado as empresas a extrair madeira em locais cada vez mais distantes das fontes de consumo e produção.

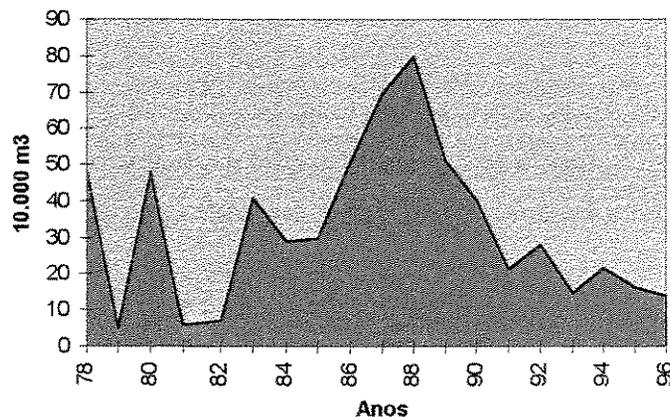


Figura 1. 3: Volume médio de madeira de *Virola surinamensis* exportado no Estado do Pará (Fonte: IBAMA/DIREN/DECOM)

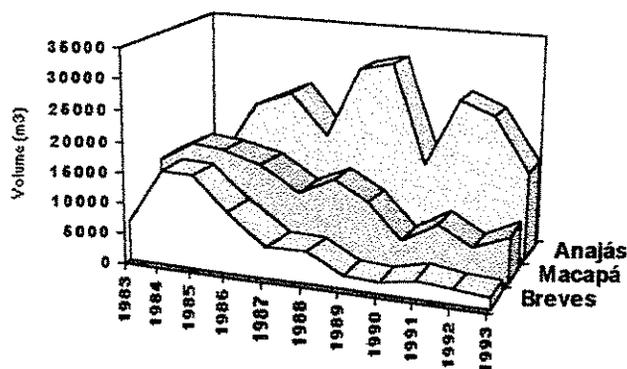


Figura 1. 4: Volume médio de madeira (m<sup>3</sup>) de *Virola surinamensis* extraído pelas indústrias de compensado, na região dos municípios de Breves, Macapá e Anajás, nos anos de 1983 a 1993.

## O Extrativismo

“- Quantos anos o Sr. tem?  
 - Não sei, mas acho que aí pelos 30 anos;  
 - Quando o Sr. começou a tirar madeira?  
 - Ah! Eu era *gitiño*, mas tinha força; é que nem esse mininos, divia tê dez, doze, num lembro bem....mas o *poraquê* acaba com a gente...se tiver mais um acho que não aguento...pior são as *samesugas*, num deixam agente rastar madeira...”

☐ *gitiño*= pequeno  
 ☒ *poraquê*= peixe elétrico  
 ☒ *samesugas*= sanguessugas

Entrevista de campo com tirador de madeira

*Ilha de Gurupá, 1993*

O extrativismo de virola concentra-se na estação das chuvas, quando o nível das águas possibilita o transporte das toras pelos rios, transportadas em jangadas de troncos (Piña-Rodrigues & Ferreira 1994). No estuário, a retirada de virola é manual sendo realizada em regime de grupo (*convidado*) de 10 e 12 pessoas. Cada pessoa do grupo retribui aos demais prestando serviço de retirada nas suas áreas. As operações desenvolvidas são as seguintes: (a) abertura das trilhas (400-600 m); (b) construção da estiva (trilho de madeira para deslocamento das toras); (c) derruba manual; (d) corte da árvore em toras de 4 a 6 m; (e) arraste das toras pela estiva; (f) empuxo na água até o ponto de comercialização e g) preparo das jangadas (Figura 1.5).

A cadeia de comercialização é simples (Figura 1.6). A madeira de virola extraída pode ser vendida ao patrão (dono das terras ou do empório comercial local), que pode ser fornecedor direto das empresas ou repassador a intermediários (compradores). Os tiradores abastecem-se nos empórios dos patrões, pagando os suprimentos com a madeira retirada na estação das chuvas, formando um ciclo vicioso em que é necessária a obtenção contínua de madeira para pagar o alimento consumido (Piña-Rodrigues 1998). Na região do Amazonas esse processo assemelha-se ao aviamento, existente no período de extração da borracha (Oliveira & Hummel 1996).

No processo extrativo ocorrente no estuário há uma forte dependência do ribeirinho, habitante local das várzeas, da atividade extrativa. No período de 1990-1992, cerca de 56% de sua renda foi obtida da atividade madeireira (Mousasticoshvilly Jr 1992).

Como a subida das águas dificulta o cultivo da terra, resta ao ribeirinho apenas a extração de madeira. Apesar da extração de virola ocupar apenas 4 meses, pode chegar a representar 70% da renda anual familiar (US \$1,000/ano). Os gastos com alimentação, compradas do dono da terra ou comprador de madeira, podem atingir 80 a 90% de toda a renda obtida da venda da madeira ao fornecedor. Cada família chega a extrair em média, 60 m<sup>3</sup>/ano (Piña-Rodrigues 1998). A produtividade dos ribeirinhos, com extração sob regime de *convidado* é menor do que a dos empregados diretos e indiretos de empresas e serrarias, quando comparados com dados obtidos por Barros & Uhl (1997). No entanto, apesar disso, a renda anual, apurada no período 1990-1991, foi maior.

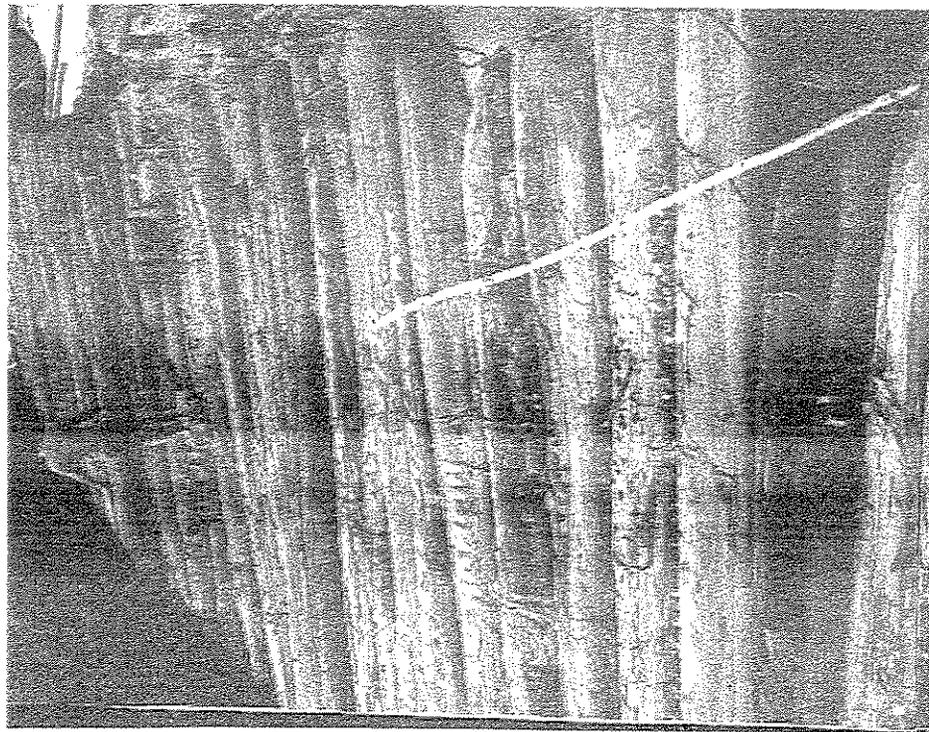


Figura 1. 5: Operações de corte, derrubada (A), empuxo (B) e formação de jangada (C) na exploração manual de *Viroia surinamensis* (Rol) Warb em área de várzea baixa do estuário amazônico (Ilha de Marajó-PA).

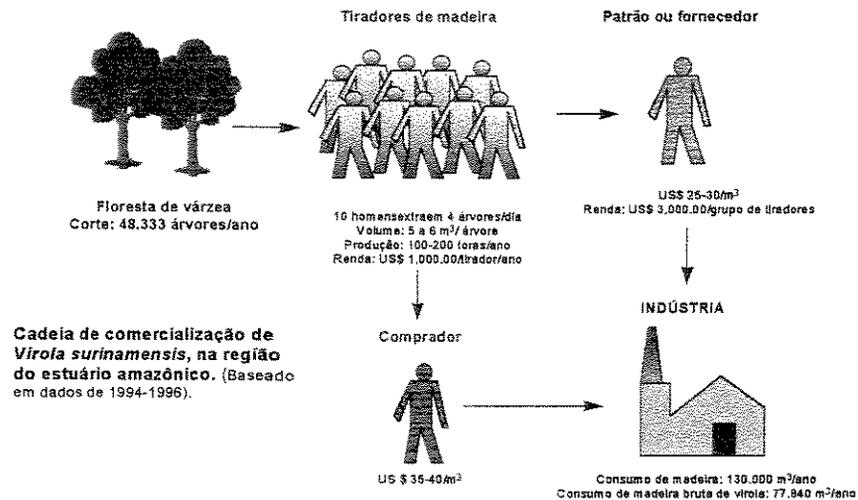


Figura 1. 6: Representação esquemática da cadeia de comercialização de *Virola surinamensis*, na região de várzea do estuário amazônico, referente ao período de 1994-1996 (Reproduzido de Piña-Rodríguez 1998).

## Os impactos da exploração

A intensidade de exploração e seus impactos são distintos em função das características da várzea. Na várzea alta estudos demonstraram que foram significativamente menores do que em várzea baixa e igapó, uma vez que as clareiras e trilhas são menores (Piña-Rodríguez 1996; 1998). A extração na várzea alta, onde ocorre menor número de árvores, mas com maior volume, provoca clareiras que correspondem a 23% da área explorada, enquanto em várzea baixa podem representar 60% da área de exploração. Na várzea alta, devido a baixa densidade de árvores de DAP > 30 cm (10-17/ha; 5-60 m<sup>3</sup>/ha), a exploração é **extensiva** (Anderson *et al.* 1994; Piña-Rodríguez 1998), requerendo áreas extensas o que, a longo prazo, gera impactos maiores (Tabela 1.1). Na várzea baixa e igapó em função do maior número de árvores ( $\bar{x}$  = 265/ha), mas de menor volume ( $\bar{x}$  = 150m<sup>3</sup>/ha), gera a exploração **intensiva** (Macedo & Anderson 1993), ocasionando clareiras

maiores. Apesar de não requerer áreas extensas, os impactos são severos, causando danos ao povoamento atual e sobre a regeneração futura de virola (Piña-Rodrigues 1996). A intensidade média de danos causados pela exploração foi de 0,75: 1 (0,75 árvores danificadas para cada uma extraída).

Para cada m<sup>3</sup> de virola extraída foram abertas na floresta 41,8 m<sup>2</sup> de trilhas, podendo esse valor ser utilizado como índice para estimar o impacto de exploração de virola em áreas de várzea. Para a construção das estivas de 400 m foram cortadas de 300 a 400 arboretas de virola (DAP < 20 cm). No corte e abertura das trilhas foram cortadas 30 a 40 arboretas, o que representa uma perda do estoque de regeneração natural. O panorama apresentado ilustra que, na quantificação dos impactos, devem ser considerados, além das árvores extraídas, os dados de clareiras abertas na mata e os efeitos da construção de estivas e danos à regeneração natural (Piña-Rodrigues 1996,1998). Esses dados são úteis para a inventários de impacto ambiental e deveriam ser incorporados para os cálculos das necessidades de reposição florestal.

Considerando que a área de ocorrência natural da virola no estuário amazônico abrange as várzeas alta, baixa e os igapós, o conhecimento dos impactos causados pelo extrativismo, em cada um desses ecossistemas, colabora para a proposição de medidas adequadas para sua conservação. Pelos dados obtidos, as populações naturais de virola estão sob constante pressão, de intensidade diferenciada, mas que vêm contribuindo para o esgotamento localizado de suas reservas naturais.

Tabela 1. 1: Caracterização dos sistemas de exploração observados nas regiões de extrativismo manual realizado na região de Anajás (Ilha de Marajó-PA) e do rio Preto (Município de Melgaço-Ilha de Marajó-PA). Dados de Anderson *et al.* (1994) e Piña-Rodriguez (1996).

Intensidade de exploração	Tipos de várzea	Local	Características	Dados e impactos, propostas de controle e manejo
<b>Extensiva</b>	Várzea alta	Rio Mocões	Baixa densidade de árvores/ha (10 arv/ha) Alto volume/árvore (> 0,90 m <sup>3</sup> , DAP > 0,50 cm) Baixa produtividade/ área (< 10 m <sup>3</sup> /ha) Menos de 50% do estoque de árvores em pé apresenta volume comercial Madeira destinada a empresas de compensado	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Impactos pequenos a curto prazo e maiores a longo prazo<sup>1</sup></li> <li>• Requer a exploração de grandes áreas, em função do baixo rendimento/área</li> <li>• Menor número de clareiras (&lt; 10% da área total)</li> <li>• O impacto extrativo é maior esgotando rapidamente o recurso em função da baixa densidade de árvores com volume comercial por área;</li> <li>• Requer a abertura de maior número de regos, comparativamente as áreas de igapó;</li> <li>• A abertura dos regos provoca redução do lençol freático na área, dificultando a exploração nos anos subsequentes à sua abertura;</li> <li>• Podem ser consideradas áreas extremamente sensíveis à atividade extrativa;</li> <li>• São áreas que estão demandando maior controle e fiscalização da retirada de madeira;</li> </ul>

<sup>1</sup> Anderson *et al* (1994).

Intensidade do manejo	tipo de várzea	Local	Características	Danos e impactos, propostas de controle e manejo
<b>Semi-intensiva</b>	Várzea alta	Rios Jurará e Mapuá	Média densidade de árvores/ha (> 15 árvores/ha) Alto volume/árvore (> 0,90; DAP> 0,50) Alta produtividade/área (> 30 m <sup>3</sup> /ha) Mais de 50% do estoque de árvores em pé apresenta volume comercial Madeira destinada a empresas de compensado	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Requer a exploração de menores áreas devido ao alto rendimento/ha</li> <li>• Clareiras de exploração ocupando mais de 10% da área</li> <li>• Apresenta potencial para o manejo sustentado, mas o recursos podem se esgotar rapidamente pela facilidade de extração e alta produtividade/área ;</li> <li>• Requer a abertura de maior número de regos, comparativamente às áreas de igapó;</li> <li>• A abertura dos regos provoca redução do lençol freático na área, dificultando a exploração nos anos subsequentes à sua abertura,</li> <li>• Podem ser consideradas áreas que suportariam o manejo e a exploração sustentada;</li> <li>• São áreas onde deve se iniciar o controle da fiscalização para prevenir a exaustão de seu potencial madeireiro;</li> <li>• Requer a exploração de menores áreas devido ao alto rendimento/ha</li> </ul>
	Igapó	Rio Preto	Alta densidade de árvores/ha (> 100 árvores/ha) Baixo volume/árvore (< 0,90; DAP < 0,50) Alta produtividade/área (> 30 m <sup>3</sup> /ha) Menos de 50% do estoque de árvores em pé apresenta volume comercial Madeira destinada a a serrarias e empresas de compensado	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Rápido esgotamento do potencial madeireiro, de forma concentrada pois os recursos se esgotam rapidamente pela facilidade de extração e alta produtividade/área ;</li> <li>• Maior número de clareiras de exploração (&gt; 50% da área de exploração)</li> <li>• Requer a abertura de menor número de regos, comparativamente as áreas de várzea;</li> <li>• Podem ser consideradas áreas com a aptidão futura para o manejo sustentado;</li> <li>• Áreas que requerem a proteção imediata pois apresentam seus recursos de virola reduzidos</li> </ul>
<b>Intensiva</b>				

## **Objetivo geral**

O objetivo desse trabalho foi estudar aspectos da fenologia, biologia da polinização, maturação, dispersão, germinação de sementes e da distribuição espacial da espécie *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. visando contribuir para a proposição de medidas que possam levar à sua conservação *in-situ* na região do estuário amazônico.

# ECOLOGIA REPRODUTIVA

## CAPÍTULO 2

### Fenologia de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em populações equianas no estuário amazônico (Belém-PA)

#### Introdução

Na definição clássica do Novo Dicionário Aurélio da Língua Portuguesa, a fenologia é a parte da ciência biológica que estuda a relação existente entre os fenômenos biológicos, como brotação, floração e frutificação, e as épocas em que estes ocorrem. A definição atual envolve a análise destes eventos e a sua interação com outros organismos vivos (Frankie *et al.* 1974; Jackson 1978; Matthes 1980; Lieberman 1982 e Morelato 1987).

Os estudos de fenologia são aplicáveis desde a aspectos práticos como a definição das épocas de colheita de sementes (Bonner 1976; Carvalho *et al.* 1980; Jesus & Piña-Rodrigues 1985) até os sobre ecologia de comunidades e populações (Heithaus *et al.* 1975; Durigan 1991; Costa *et al.* 1992; Ramirez 1993). No entanto, a grande parte dos trabalhos fenológicos é voltada para a análise das relações entre o clima e a ocorrência dos eventos reprodutivos (Liebman 1982; Alencar 1988; Carvalho 1980).

A sazonalidade dos eventos fenológicos em relação ao clima permite determinar os fatores abióticos que atuam na indução dos eventos, possibilitando seu manejo (Kageyama & Piña-Rodrigues 1993; Morelatto 1992). Isto porque as respostas à sazonalidade estão relacionadas às características ecológicas das espécies. Na estação seca, quando as condições facilitam a dispersão de sementes anemocóricas (Durigan 1991; Morelatto & Leitão Filho 1992), predomina a frutificação destas espécies, cujo comportamento tem sido mais associado a colonizadoras de áreas mais abertas (Hartshorn 1980; Jackson 1981). Para as espécies zoocóricas os padrões são mais irregulares. As respostas destas espécies à sazonalidade climática parecem estar mais ligadas à ocorrência de condições propícias ao estabelecimento da muda (Janzen 1967; Foster 1982).

Em regiões tropicais, a relação dos eventos fenológicos com os fatores climáticos são distintos da temperada, onde o clima apresenta estações definidas. Com isso, existe nos trópicos uma grande diversidade de padrões fenológicos, associados às características ecológicas das espécies. Para a classificação dos padrões, vários sistemas têm sido utilizados (Frankie *et al.* 1974; Bawa & Hadley 1990). No entanto, na maioria, não distinguem os níveis de análise de indivíduo e de população (Montagner & Yared 1983; Alencar 1988; Peres 1994). Outro aspecto pouco considerado nos estudos de fenologia diz respeito ao sexo das plantas. Considerando que nas florestas tropicais cerca de 22% das espécies apresentam dioicismo (Bawa 1980), a determinação dos padrões fenológicos relacionados a plantas de diferentes sexos atinge contornos relevantes.

A tendência observada nos padrões de florescimento de algumas plantas dióicas (Lloyd & Webb 1977; Bullock 1982; Bullock *et al.* 1983; Bawa 1981; 1983; Clark & Clark 1987; Piratelli *et al.* 1992) tem demonstrado diferentes comportamentos entre as plantas, provavelmente resultantes de pressões de seleção distintas. Na região amazônica, onde ocorrem muitas espécies dióicas, as pesquisas fenológicas têm se dedicado mais a estabelecer as relações entre os padrões e as variáveis climáticas, em trabalhos clássicos como os de Alencar *et al.* (1979), Carvalho (1980), Alencar (1988; 1990). A abordagem ecológica tem

sido mais recentemente incorporada na análise de padrões de variações fenológicos (Willson & Thompson 1982; Alencar 1990; Peres 1994).

O fluxo gênico entre populações pode ser afetado pelos padrões fenológicos. Alto sincronismo de florescimento entre indivíduos pode representar maior troca de pólen entre plantas e maior fluxo gênico (Primack 1980). A consequência é que o estudo fenológico deve procurar distinguir os padrões existentes entre plantas e não apenas da população como um todo.

Em função das peculiaridades que envolvem os estudos fenológicos de espécies tropicais, Newstrom *et al.* (1993) sugerem a adoção de padrões de interpretação que considerem estes comportamentos ao nível de comunidades, populações e indivíduos. Cada unidade seria analisada em relação à *freqüência, regularidade, duração, amplitude, sincronismo* e *época* em que os eventos ocorrem. Esta abordagem poderia facilitar a comparação e análise entre padrões obtidos para diferentes espécies tropicais.

O objetivo desse Capítulo foi analisar o comportamento fenológico da espécie dióica *Virola surinamensis* (Rol.) Warb, procurando distinguir os padrões existentes tanto a nível de população quanto de indivíduos, com a finalidade de colaborar para sua conservação.

## Caracterização da área de estudo

Os estudos de fenologia de *Virola surinamensis* foram realizados em uma área de povoamento implantado na região de Icoaraci (01° 27' S e 48° 28' W), situada a 32 km do município de Belém (PA).

O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é do subtipo Af2, sem estação seca definida, com precipitação do mês menos chuvoso igual ou superior a 60 mm e média anual variando de 2500 a 3000 mm (Brasil 1993). A temperatura máxima é de 31,4°C e a mínima 21,9°C, com UR de 84% e 2219 horas de insolação anual.

O período seco abrange os meses de junho a setembro, iniciando-se as chuvas mais intensas a partir de novembro.

A cobertura vegetal original apresentava, até a década de 70, vegetação típica de várzea alta, com a presença natural de virola. O povoamento estudado abrange uma área de 10,0 ha e foi plantado em 1975, empregando-se o espaçamento 3,0 x 2,0 m, com densidade de 1600 plantas/ha. No período de início dos estudos as árvores apresentavam 17 anos de idade.

As sementes empregadas para o plantio dos talhões foram obtidas de várias regiões do estuário, em especial, no município de Gurupá (Figura 1.1).

Todos os talhões estudados situavam-se contíguos à locais com a vegetação natural preservada. A seleção dessa área deveu-se ao fato de estar implantada em local onde a virola ocorria naturalmente e por se tratar de plantio equiano, o que eliminaria o efeito das diferenças de idade entre plantas.

# Metodologia

## 1. FENOLOGIA REPRODUTIVA

As observações fenológicas foram realizadas em intervalos mensais e quinzenais, variáveis conforme a época. Os estudos foram iniciados em outubro de 1992 e abrangeram as fenofases de florescimento, frutificação e alterações foliares durante o período de 37 meses (Out-1992 a Jan-1996). As observações foram efetuadas com auxílio de binóculos (7 x 50).

Para os estudos fenológicos foram marcadas, numeradas e mapeadas 34 plantas distribuídas ao acaso na área de estudo.

Os dados climáticos médios da região de estudo foram obtidos na Estação Meteorológica da EMBRAPA/CPATU, em Belém (PA) e em Brasil (1993).

As análises estatísticas e o coeficiente de correlação de Pearson foram calculados com o uso do Programa GENES, desenvolvido pelo Departamento de Genética da Universidade Federal de Viçosa. Para os cálculos estatísticos os dados foram transformados em:

$$\text{arc sen} \sqrt{p + 0,05}$$

A proporção de plantas em cada evento fenológico foi calculada com base no número de plantas/evento em relação ao número total de plantas observadas, calculando-se a média para o período de estudo, sendo apresentado como número médio mensal ou percentual médio.

## 2. ANÁLISE E CLASSIFICAÇÃO DOS PADRÕES FENOLÓGICOS

Os eventos fenológicos relacionados com a reprodução da espécie (florescimento e frutificação) foram classificados de acordo com o sistema proposto por Newstrom *et al.* (1994). Cada evento foi analisado a nível de população e individual.

Por este sistema foram determinadas a **freqüência e regularidade** com que os eventos ocorreram, a sua **duração, sincronia e época**. Na Tabela 2.1 são apresentados os critérios, definições e classes empregados na classificação e análise do padrão de comportamento fenológico de *Virola surinamensis*, na região de estudo.

A significância dos dados originais de freqüência foi testada empregando-se o teste de qui-quadrado, sendo apresentados nas tabelas e figuras em percentuais.

### ***Fluxo gênico e sincronia de florescimento***

O *fluxo gênico* segundo definição de Slatkin (1985) inclui todos os mecanismos que resultam na movimentação de alelos de uma população para outra. O fluxo gênico entre plantas de *Virola surinamensis* foi analisado sob o ponto de vista da caracterização dos mecanismos de florescimento individuais de plantas femininas e masculinas. Foi considerado que: ***o sincronismo de florescimento entre plantas de diferentes sexos aumentaria as possibilidades de movimentação de pólen entre elas.***

A sincronia entre plantas femininas e masculinas foi analisada a nível individual e em relação à população amostrada, durante os anos de 1993 e 1994.

Tabela 2.1: Descritores empregados na análise de ocorrência dos estádios fenológicos observados em área de floresta equiana de *Virola surinamensis*, no estuário amazônico (Belém-PA), durante o período de 40 meses (1992-1996). Bascado em Newstrom *et al.* (1994).

Descrição	Definição	Classes	Definição
<b>FREQUÊNCIA</b>	Número de ciclos, referentes a ocorrência de um evento, dentro de uma unidade definida de tempo	Continua Sub-anual Anual Supra-anual	quando o evento ocorre continuamente durante a unidade de tempo estudada, em geral o ano. ocorre mais de uma vez no mesmo ano o evento ocorre apenas uma vez no ciclo anual o evento ocorre a intervalos superiores a um ano permanece por período menor ou igual a 30 dias
<b>DURAÇÃO<sup>1</sup></b>	período de tempo em que uma unidade (indivíduos, população ou comunidade) permanece numa dada categoria do ciclo reprodutivo ou da fenofase	Curta Média Longa	período maior que 30 dias e menor do que 45 dias permanece por período superior a 45 dias
<b>AMPLITUDE</b>	define a intensidade ou quantidade de resposta obtida para cada evento		
<b>ÉPOCA</b>	Período do ano em que o evento ocorre	Estação seca Estação úmida	período de menor índice pluviométrico período de maior pluviometria
<b>SINCRONIA</b>	Refere-se a ocorrência simultânea de um evento		

<sup>1</sup> Período definido com base no estudo de fenofases de *Virola surinamensis*

Para se determinar a proporção individual de sincronismo foi calculada a Taxa de Sincronismo ( $Ts$ ), segundo a seguinte fórmula:

Onde:

$$Ts_i = \left( \frac{\sum_a^z d_i}{IR} \right) \cdot 100$$

$Ts_i$  = Taxa de sincronismo do indivíduo  $i$  em relação ao total de dias em que todos os indivíduos  $i$  até  $k$  estiveram sincronizados com as plantas  $a$  até  $z$ ;

$a$  até  $z$  = plantas do sexo oposto aos indivíduos  $i$  até  $k$ ;

$d_i$  = Número de dias que o indivíduo  $i$  esteve sincronizado com outra planta de sexo oposto de  $a$  até  $z$ ;

$IR$  (Índice de reprodução) = Total de dias de sincronia dos indivíduos  $i$  a  $k$  da população com as plantas de sexo oposto de  $a$  até  $z$ ;

Sendo:

$$IR = \sum_i^k d_i$$

$i$  até  $k$  = indivíduos da população

Para se estimar participação no fluxo gênico entre plantas de cada indivíduo, em relação a população amostrada, foi determinado um índice de POTENCIAL REPRODUTIVO ( $Pr$ ) calculado para os anos de 1993 e 1994, segundo a fórmula abaixo.

$$Pr_i = [ Ts_i ] \cdot n/N$$

onde:

$Pr_i$  = Taxa de sincronismo do indivíduo  $i$  com os demais indivíduos do sexo oposto das plantas  $A$  até  $Z$  corrigido em função do seu valor relativo ao número de plantas da população amostrada que participaram do sincronismo.

$Ts_i$  = Taxa de sincronismo do indivíduo  $i$  ;

$n$  = número de plantas que o indivíduo  $i$  esteve sincronizado com as plantas de sexo oposto de  $A$  até  $Z$ ;

$N$  = número total de plantas que apresentaram sincronismo entre si.

O potencial reprodutivo foi estabelecido em percentagem e corrigido em relação ao número de dias em que esteve sincronizado com outras plantas ( $n$ ), dentro da amostra total de plantas sincronizadas ( $N$ ). O  $Pr$  expressa o princípio de que o indivíduo com maior  $Pr$  seria aquele que apresentasse maior período de sincronismo com o maior número de plantas do sexo oposto, em relação aos demais indivíduos da população.

Embora o sincronismo entre plantas não represente a efetiva polinização, ele expressa a probabilidade que isto possa ocorrer a partir da sobreposição dos eventos de florescimento entre plantas femininas e masculinas.

# Resultados e discussão

## 1. FENOLOGIA REPRODUTIVA

Das 34 plantas marcadas foram identificadas 11 plantas masculinas, 16 plantas femininas, permanecendo as 7 demais em estágio vegetativo, sem apresentar florescimento desde o início das observações em outubro de 1992 (Anexo 1). As observações foram efetuadas continuamente, durante todo o período de 37 meses, em 28 plantas, sendo estas 14 plantas femininas, 9 masculinas e 5 plantas de sexo desconhecido.

As condições climáticas médias verificadas no período de estudo são apresentadas na Figura 2.1.

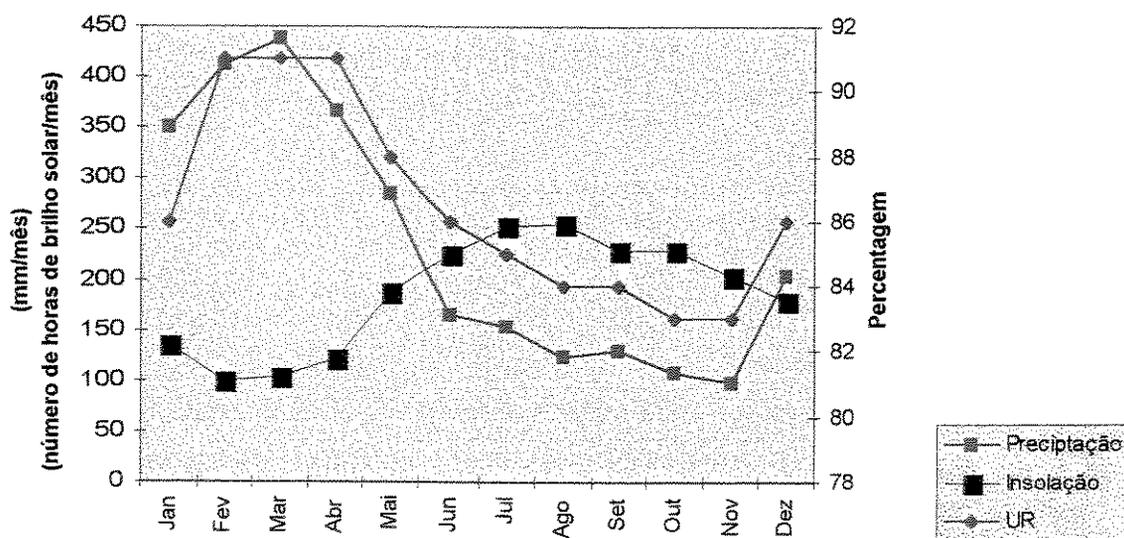


Figura 2. 1: Média mensal de precipitação (mm/mês), insolação (número médio de horas de brilho solar/mês) e umidade relativa-UR (%) obtidas nos intervalos de 1965-1990 (Brasil 1993) e 1992-1996.

### a. Mudanças foliares

A brotação demanda uma grande quantidade de nutrientes que as espécies retiram da serrapilheira. Em florestas mesófilas a brotação ocorre intensamente na transição da estação seca para a úmida, quando as espécies começam a brotar e florescer (Matthes 1980; Morelatto *et al.* 1990). Neste período cada espécie utilizaria as reservas de nutrientes acumuladas na estação seca.

Os eventos de brotação foram contínuos, ao longo de todo ano, reduzindo-se um pouco na estação seca, no período de maior déficit hídrico, nos meses de outubro e novembro (Figura 2.2; Tabela 2.2).

As observações periódicas permitiram constatar que as novas inflorescências somente surgiram em ramos novos. Durante os 37 meses de observação, mesmo as plantas que não apresentaram florescimento permaneceram 93% deste tempo emitindo brotações (Figura 2.3). Portanto, a presença de brotações não indicaria necessariamente que haveria florescimento.

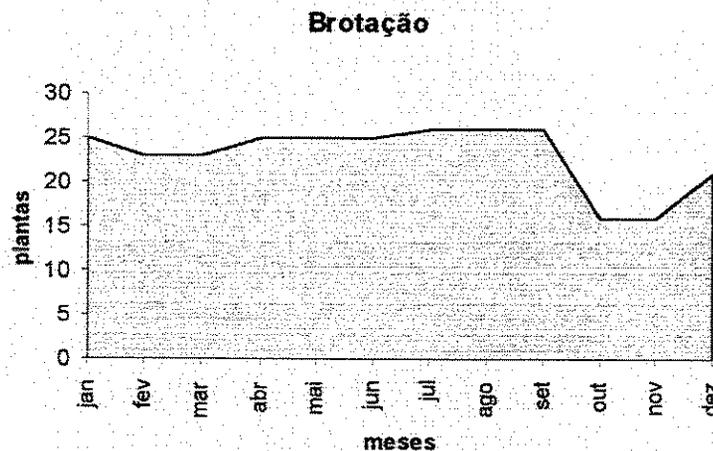


Figura 2. 2: Número médio mensal de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. com brotações foliares. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

Tabela 2. 2: Valores de deficiência hídrica para a região de Belém (PA), determinados segundo Brasil (1993). Dados médios referentes aos intervalos 1965-1990 e 1992-1996.

<i>Mes</i>	<i>Deficiência hídrica (mm)</i>	<i>Mes</i>	<i>Deficiência hídrica (mm)</i>
Janeiro	0	Julho	0
Fevereiro	0	Agosto	0
Março	0	Setembro	0
Abril	0	Outubro	4
Maiο	0	Novembro	15
Junho	0	Dezembro	0

### ***b. Florescimento***

Nos ramos novos foram produzidas de 2 a 3 inflorescências que duraram, em média, 15 dias.

Do total de plantas observadas continuamente ( $n=28$ ), 32%(9) floresceram regularmente em todos os anos de estudo, 7% (2) apenas em dois anos, 29%(8) somente em um ano e 32% (9) não floresceram.

As diferenças entre plantas, em relação ao número de eventos reprodutivos, podem ser atribuídas a possíveis variações genéticas individuais. Sob o ponto de vista fisiológico, Janzen (1983) considera que, como a alocação de recursos é intensa durante o florescimento, os intervalos permitiriam a recuperação das reservas nutricionais da planta. Em termos reprodutivos, os indivíduos com regularidade de florescimento poderiam demonstrar alta habilidade competitiva, sendo favorecidos na população e estariam maximizando a sua eficiência reprodutiva e capacidade de deixar descendentes (Grime 1983).

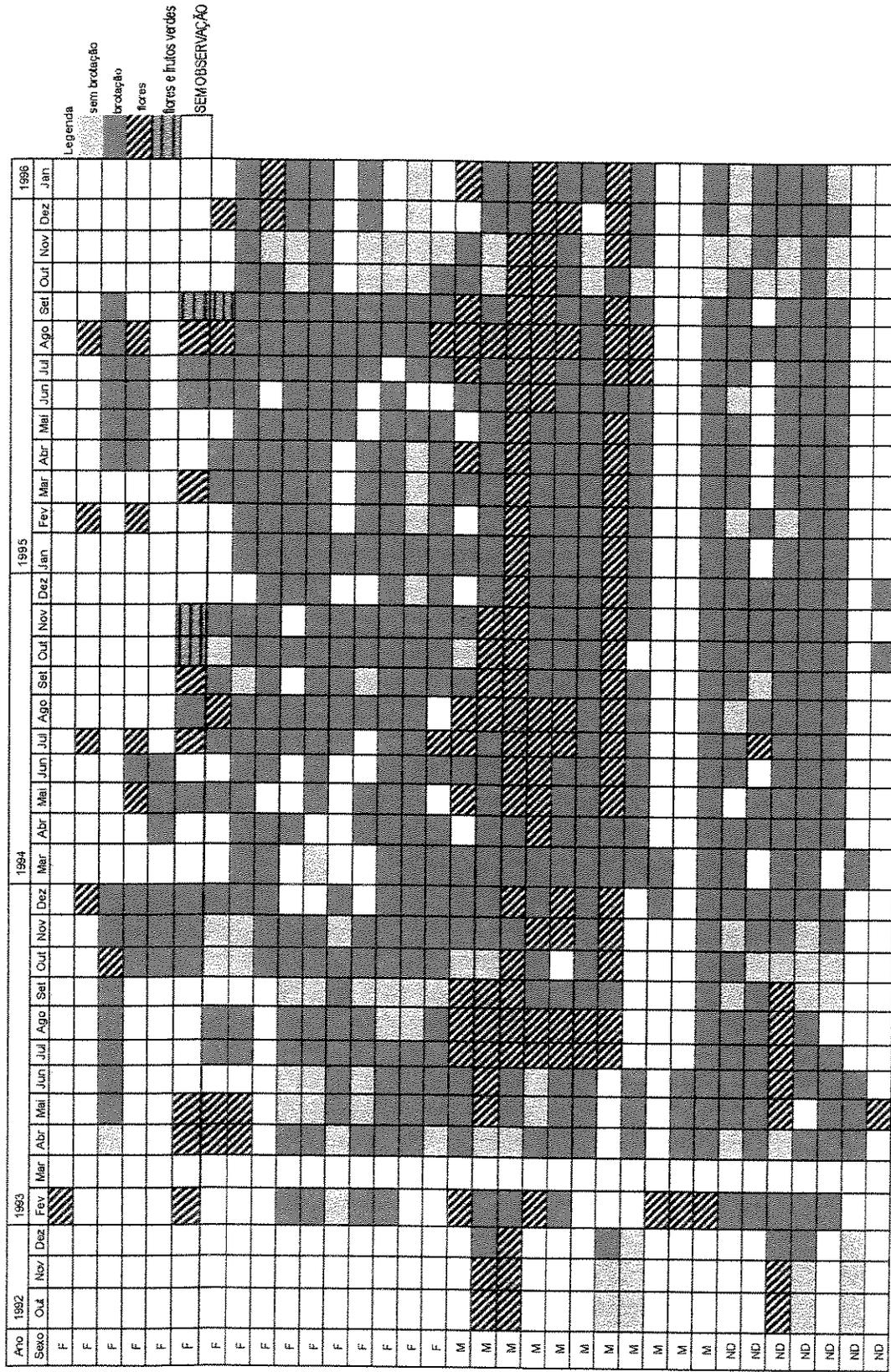


Figura 2. 3. Fenograma de brotação e florescimento de plantas femininas e masculinas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em povoamento equiano, na região do estuário amazônico, no período de 1992 a 1996. F= plantas femininas; M= plantas masculinas; ND= não definidas.

Na amostra estudada houve um percentual equivalente entre plantas que floresceram (32%) e sem florescimento (32%) no período de estudo. A ausência de florescimento também foi observada para várias plantas de diferentes espécies estudadas durante 16 anos<sup>1</sup>. No entanto, por se tratar de área natural, restava a dúvida em relação às diferenças individuais de idade e maturidade das plantas.

Na população de virola estudada, por se tratar de povoamento equiano, a ausência de florescimento poderia estar associada a diferenças individuais. A virola tem manifestado comportamento diferenciado em relação à idade inicial de florescimento, com alguns indivíduos se destacando por sua precocidade. Em testes de procedência-progênie conduzidos no estuário foi observado que alguns indivíduos iniciaram o florescimento a partir dos 2 anos de idade<sup>2</sup>, embora a grande maioria não tenha florescido até os 7 anos.

A população, de uma maneira geral, apresentou florescimento ao longo de todo ano, com variações no número de plantas/período (Figura 2.4). O maior número de plantas em florescimento ocorreu de julho à agosto, com o pico da ocorrência média mensal em agosto (32%) e julho (31%). Em fevereiro (22%) e maio (16%) foram verificados outros picos de menor intensidade.

---

<sup>1</sup> Dados da Reserva Florestal. Relatório sobre Fenologia de espécies arbóreas.

<sup>2</sup> Dados obtidos em teste de procedência progênie de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. instalados em Breves (Ilha de Marajó), com 7 anos de idade, em plantas oriundas da região da Ilha de Gurupá (PA) e Melgaço (PA).

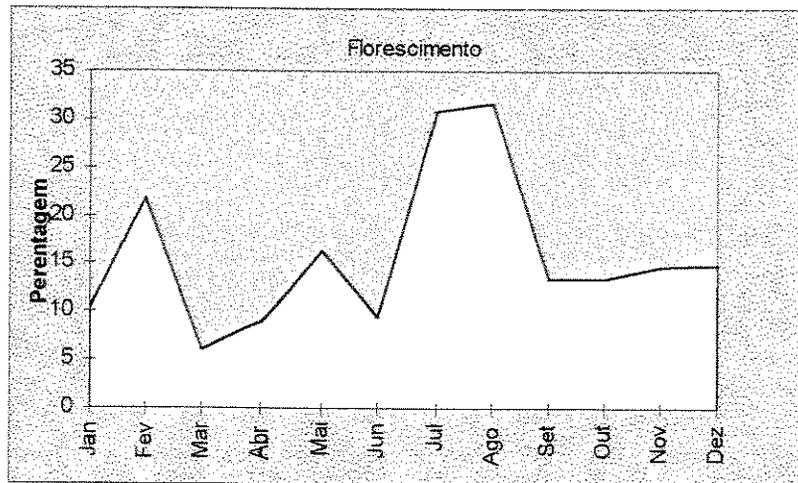


Figura 2. 4: Percentual médio de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. com florescimento. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

### **c. Frutificação e dispersão de sementes**

O aparecimento dos primeiros frutos verdes foi observado 30-45 dias (CV= 55%) após o início do florescimento, sendo que 23% das plantas apresentaram intervalo maior. O aumento na produção de frutos verdes foi observado na estação das chuvas, a partir de outubro, chegando ao seu máximo em dezembro-janeiro. Na estação seca (junho-agosto), ocorre outro pico, de menor intensidade (Figuras 2.1 e 2.5).

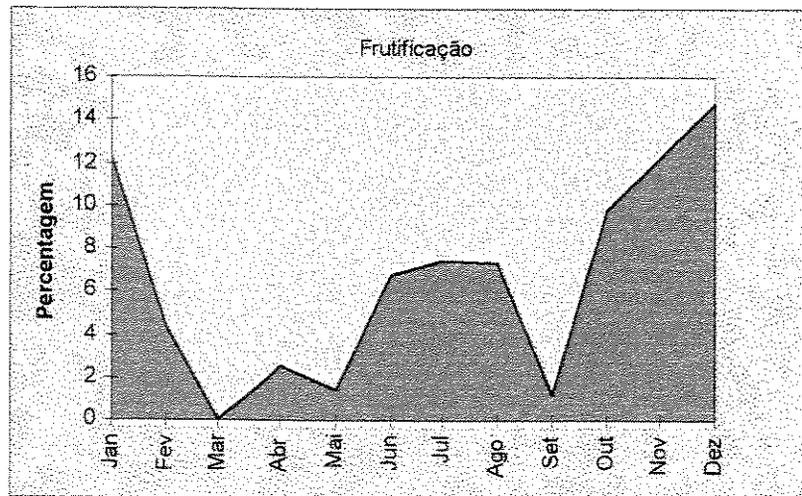


Figura 2. 5: Percentagem média mensal (%) de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em frutificação em população eqüiana no estuário amazônico. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

O intervalo médio entre o início de florescimento e a dispersão das sementes foi de 3 meses, (CV= 75%). A dispersão inicia-se com a abertura dos frutos e exposição das sementes recobertas pelo arilo vermelho-escarlate. Cada fruto recém-aberto permaneceu nesta condição por 7 a 10 dias, finda a qual a semente e/ou fruto se desprendia e caía ao solo.

A dispersão das sementes apresentou seu período de pico em setembro (50% das plantas femininas) e dezembro (43% das plantas femininas). Período de menor intensidade foram constatados em janeiro (Figura 2.6).

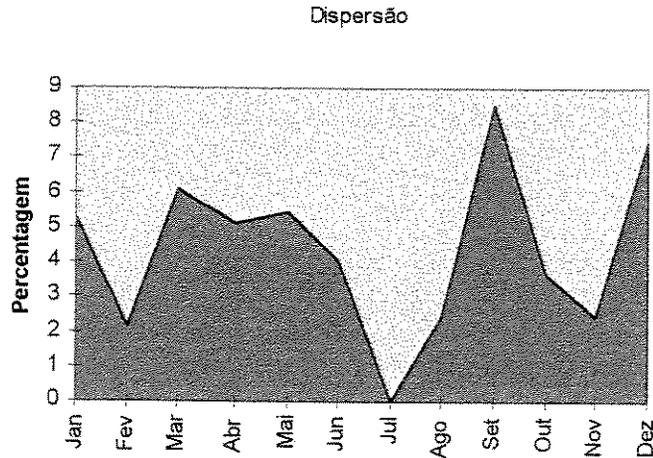


Figura 2. 6: Porcentagem média mensal (%) de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na fase de dispersão de sementes, em população equiana no estuário amazônico. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

As plantas que dispersaram suas sementes no intervalo de agosto-setembro, em plena estação seca, foram as mesmas que floresceram no período de abril-maio (Figura 2.3 e Anexo 1). Neste período 9% (abril) e 16% (maio) dos indivíduos da população apresentavam florescimento (Figura 2.4).

Os picos de dispersão observados de dezembro a janeiro foram resultantes das plantas que floresceram em julho e/ou agosto, quando houve maior proporção de plantas em floração (Figura 2.4). Do total de plantas que dispersaram sementes no período das chuvas (Figuras 2.1 e 2.6), de dezembro a janeiro, 66% floresceram em julho-agosto (período de pico de florescimento) e o restante em outubro (Anexo 1).

Foram constatados dois períodos distintos de dispersão: *(a)* na estação das chuvas, de dezembro a maio (precipitação > 200 mm mensais) e *(b)* na estação seca, de agosto-novembro, com precipitação < 200 mm (Figuras 2.1 e 2.6).

A estratégia reprodutiva de dispersão de sementes em épocas ecológicamente distintas poderia representar uma vantagem adaptativa para a espécie, possibilitando a colonização e estabelecimento das plântulas em épocas distintas. Dessa forma, aumentaria a sua capacidade de deixar descendentes. A presença de frutificação nas duas estações poderia resultar de indivíduos que apresentam padrões e comportamentos fenológicos distintos dentro da população.

Foster (1982) observou, em Barro Colorado (Costa Rica), a existência de 2 picos de frutificação na comunidade e considerou que este evento estaria fortemente relacionado com a época em que ocorrem condições favoráveis para a germinação das sementes.

Na população estudada, a dispersão das sementes de virola na época das chuvas propiciaria condições tanto para sua dispersão quanto para sua germinação. Em áreas naturais, por ser este o período em que as águas atingem seu maior nível, as sementes caem nos cursos d'água e são transportadas para outros locais.

Grande parte da regeneração natural de virola foi observada na estação das chuvas, logo após a dispersão das sementes (Capítulo 5), quando ocorrem condições propícias à sua germinação e estabelecimento.

A observação de ocorrência de dispersão de sementes na estação da seca poderia indicar a possibilidade da existência na população de indivíduos adaptados a se estabelecerem nesta condição. Em termos de melhoramento florestal, estes poderiam representar uma subpopulação bastante interessante para a seleção de plantas para o plantio comercial em área de terra-firme.

## 2. PADRÕES FENOLÓGICOS DE *VIOLA SURINAMENSIS* (ROL.) WARB. NO ESTUÁRIO AMAZÔNICO

Em relação aos eventos fenológicos, a população estudada de *Viola surinamensis* (Rol.) Warb. apresentou comportamento de brotação, florescimento e frutificação *contínuo*, com quebras esporádicas breves na sua ocorrência, ao longo dos 37 meses de estudo (Figura 2.7).

Os padrões fenológicos da espécie em relação ao florescimento e frutificação serão interpretados à luz de conceitos sugeridos por Newstrom *et al.* (1994), quanto à sua **frequência, duração e sincronismo** (Tabela 2.1).

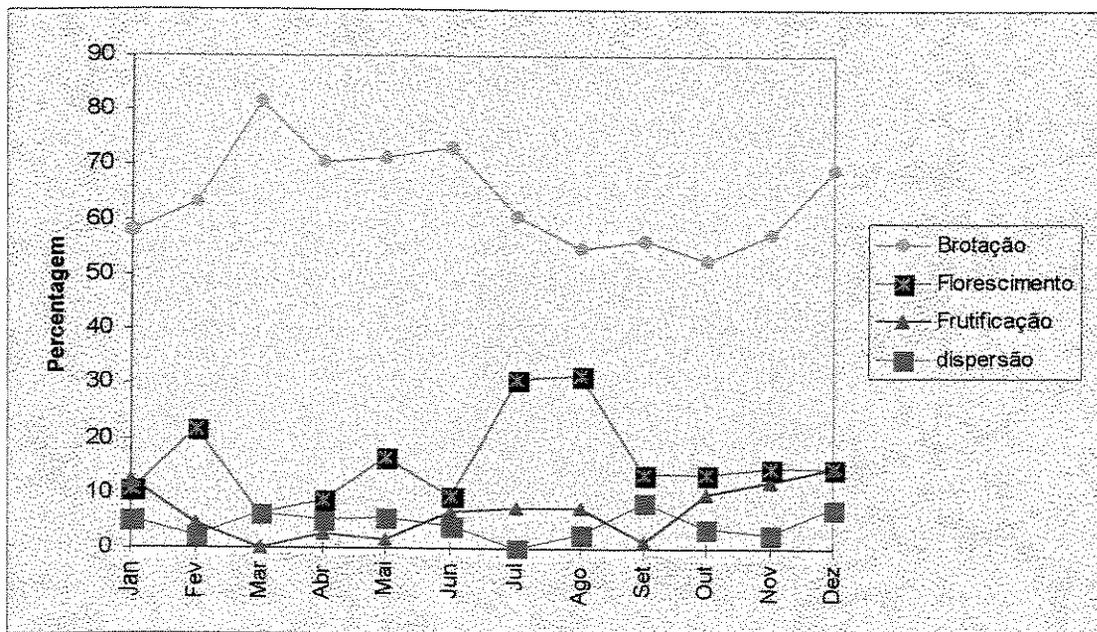


Figura 2. 7: Percentagem média mensal (%) de plantas de *Viola surinamensis* (Rol.) Warb. em brotação, florescimento frutificação e dispersão de sementes dos indivíduos ( $n=34$ ) em população equiana no estuário amazônico. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

## a. Florescimento

No caso da virola, muitas inferências efetuadas a nível de comunidades podem ser aplicadas para o estudo da população. Newstrom *et al.* (1994) consideram que existe uma forte interligação entre o padrão de florescimento contínuo em comunidades e a sua relação com guildas de polinizadores e o sincronismo entre plantas.

Em comunidades o florescimento das espécies é distribuído ao longo do ano, de modo que haja suprimento de pólen e néctar para os agentes polinizadores (Holtsforf 1985). Conforme foi comprovado por Wheelwright (1986) para 22 espécies simpátricas da família Lauraceae, espécies congêneres polinizadas pela mesma guilda de polinizadores apresentaram florescimento sequencial. Os polinizadores poderiam estar passando de uma espécie para outra a medida que o recurso fosse se exaurindo. (Bullock & Bawa 1981). Na população de virola estudada, o florescimento contínuo poderia permitir a permanência do polinizador na área, visitando indivíduos de ambos os sexos.

Estudos conduzidos por Bullock (1982) e Bullock *et al.* (1983), para populações das espécies dióicas *Campsonera sprucei* e *Guarea rhopalocarpa*, indicaram que, ambas apresentaram florescimento contínuo, mas que este era resultante de diferentes padrões de sincronismo entre os indivíduos, sendo determinado em função do sexo das plantas.

Embora a população de plantas masculinas e femininas tenha florescido continuamente, foram constatadas diferenças em relação ao padrão de florescimento de cada sexo no período estudado. Tanto as plantas masculinas ( $n=9$ ) quanto femininas ( $n=14$ ) de virola apresentaram florescimento contínuo ao longo do ano (Figura 2.8). As plantas masculinas apresentaram maior intensidade de florescimento do que as femininas (Piña-Rodrigues & Mota 1996), verificando-se picos coincidentes de floração envolvendo diferentes **quantidades de plantas** (Figura 2.8). Esta diferença na intensidade de florescimento da população de plantas masculinas foi também observada nas plantas dióicas estudadas por Bullock *et al.* (1983) e Bawa (1983).

Como constatado para a população de virola estudada, em julho-agosto, houve maior número de plantas masculinas e femininas em florescimento (Figura 2.8). Nesta época ocorreria o período onde maior número de plantas se cruzariam, aumentando o fluxo gênico. O florescimento contínuo das plantas masculinas e femininas teria reflexo direto na quantidade de cruzamentos e no fluxo gênico que ocorreria na população, aumentando a probabilidade de cruzamentos e o tamanho efetivo da população.

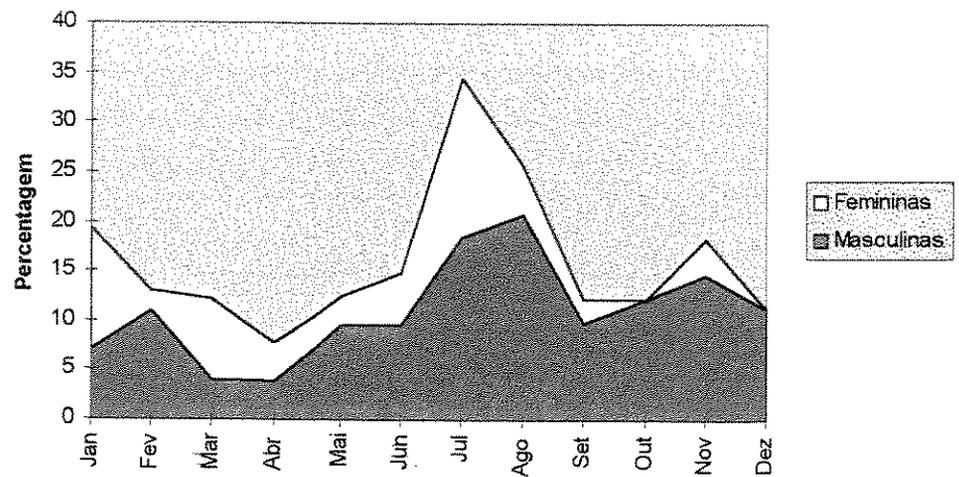


Figura 2. 8: Percentagem média mensal (%) de florescimento dos indivíduos masculinos ( $n=9$ ) e femininos ( $n=14$ ), em relação à população ( $n=28$ ) em plantio equiano de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

## ***Frequência dos eventos fenológicos***

Diferenças na frequência de florescimento entre plantas de diferentes sexos parece ser um padrão comum em plantas dióicas tropicais (Bawa 1983, Rathcke 1983 e Rathcke e Lacey 1985).

A frequência de florescimento entre plantas está ligada ao número de vezes e forma com que o evento se repete dentro de uma determinada escala de tempo. Durante o período de estudo (37 meses), em 44,5% das árvores masculinas foram observados mais de dois eventos anuais de florescimento, a intervalos aproximados de 4 a 6 meses, variável conforme a planta. O florescimento anual único, mas prolongado, com duração média a longa, foi observado em 22,2% das plantas masculinas de virola (Tabela 2.3). Do total de plantas que floresceram, 33,3% foram consideradas como **supra-anual**, tendo florescido apenas uma vez no período de estudo.

O florescimento duas vezes ao ano foi reportado por Alencar *et al.* (1979) para outra espécie do mesmo gênero, *Virola michelli*, embora os autores não tenham identificado o sexo das plantas em florescimento. O mesmo foi observado por estudos conduzidos na Ilha de Combú (PA) onde o florescimento ocorreu duas vezes ao ano para *V. surinamensis* (Mario Jardim, comunicação pessoal). No entanto, como no trabalho anterior, não foi identificado se este comportamento seria variável em função do sexo da planta.

As plantas masculinas de virola apresentaram predominância da **frequência subanual** enquanto as femininas apresentaram dois padrões distintos. Do total de plantas femininas, 42,9% delas apresentaram florescimento anual único e apenas 14,2% floresceram duas vezes no ano, a intervalos de 6 meses, nos períodos de fevereiro-maio e julho-agosto (Figura 2.3 e Anexo 1). Todas as que não floresceram no período de estudo- 42,9% (6 plantas) se apresentavam frutificando no início das observações (Anexo 1), o que poderia caracterizar uma frequência **supra-anual**. Dessa forma, 42,9% das plantas teriam apresentado padrão **anual** e a mesma proporção teriam frequência **supra-anual**.

Tabela 2. 3: Frequência (%) de florescimento observado para plantas femininas, masculinas e população de plantas masculinas e femininas ( $n=23$ ) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., durante o período de estudo de 37 meses (1992-1996) *sensu* Newstrom *et al.* (1994).

Frequência de florescimento	Plantas femininas (n=14)	Plantas masculinas (n=9)	População (n=23)
<b>CONTÍNUA</b> (evento ocorre continuamente durante o período de estudo)	0	0	0
<b>SUBANUAL</b> (ocorre mais de uma vez no mesmo ano)	14.2	44.5	26.1
<b>ANUAL</b> (ocorrência de florescimento apenas uma vez no ciclo anual)	42.9	22.2	34.8
<b>SUPRANUAL</b> (florescimento a intervalos superiores a um ano)	0	33.3	13.0
<b>NENHUMA</b> (Ausência de eventos de florescimento durante todo período de estudo)	42.9	0	26.1

Se considerarmos como **supra-anuais** as plantas com ausência de florescimento durante o período de estudos, 39,1% da população (13% das plantas com padrão supra-anual + 26,1% sem florescimento), esse seria o padrão dominante, sendo seguido por 34,8% dos indivíduos com frequência **anual**.

Embora as plantas femininas e masculinas tenham diferido em relação à frequência de florescimento, este fato, isoladamente, não explica ainda como isto se reflete no padrão contínuo de florescimento observado para a população. Assim, a continuidade de florescimento observada para a população de *V. surinamensis* poderia estar ligada não apenas à **frequência** em que este evento ocorre, mas também à sua **duração**.

## Duração dos eventos fenológicos

Enquanto as plantas masculinas que floresceram ( $n=9$ ) apresentaram padrão individual de florescimento de longa duração, com 88,9% ( $n=8$ ) das plantas florescendo por período maiores do que 45 dias, 62,5% ( $n=5$ ) das femininas que floresceram ( $n=8$ ) apresentaram períodos curtos, iguais ou menores do que 30 dias (Tabela 2.4). A duração de cada evento individual de floração das plantas masculinas foi variável, de 50 a 100 dias, e das femininas de 15 a 45 dias (Anexo 1).

Stephenson & Bertin (1983) consideram que a maior duração do período de florescimento das plantas masculinas pode ser resultante da competição entre plantas estaminadas, sendo comum entre plantas dióicas tropicais (Opler & Bawa 1978; Bullock & Bawa 1981).

Tabela 2. 4: Percentagem média (%) dos padrões de duração do florescimento dos indivíduos masculinos e femininos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

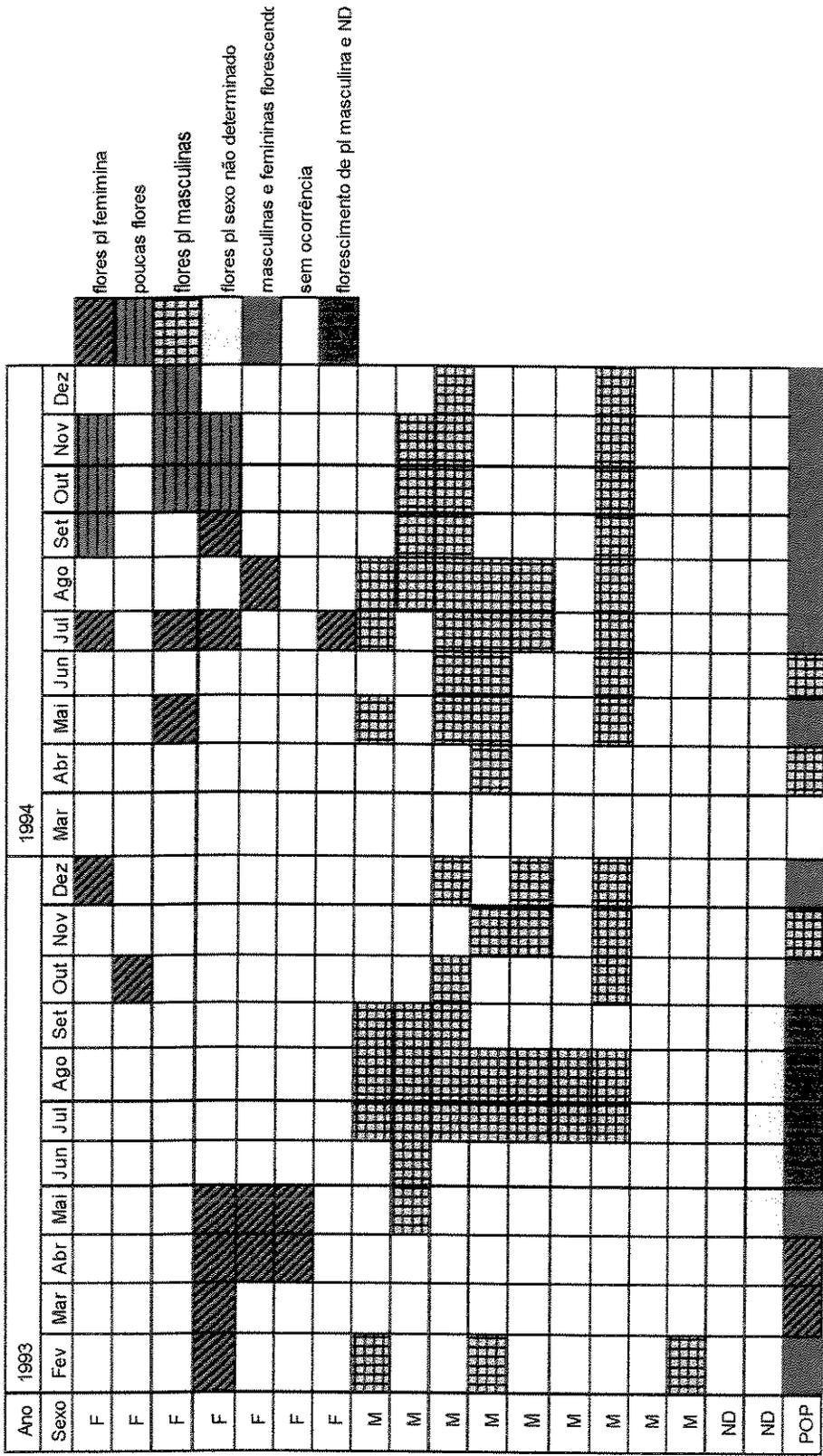
Duração do período de florescimento	Plantas masculinas ( $n=9$ )	Plantas femininas ( $n=8$ )	População ( $n=17$ )
<b>CURTA</b> (menor ou igual a 30 dias)	0	62.5	29.4
<b>MÉDIA</b> (maior que 30 dias e igual ou menor a 45 dias)	11.1	12.5	11.8
<b>LONGA</b> (maior do que 45 dias)	88.9	25	58.8

A maior duração do período de florescimento de plantas masculinas foi também constatado para as espécies dióicas *Jacaratia dolichaula* (Bawa, 1981) e *Jacaratia spinosa* (Piratelli *et al.* 1992). O florescimento quase contínuo das plantas masculinas manteria o polinizador ativo na área, mesmo na época em que não houvessem flores femininas disponíveis. A floração contínua das plantas masculinas seria um fator de atração do polinizador, “acostumando-o” a presença do recurso (Bawa 1980).

No caso da população de virola estudada, embora esta hipótese não tenha sido testada, a maior duração do florescimento poderia propiciar a atração do polinizador para as plantas masculinas, sendo mantidos na área pelo florescimento contínuo da população.

O padrão de florescimento contínuo também foi constatado por Freitas (1996) em população natural de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., na região do estuário amazônico (Ilha do Pará-PA). Segundo Pires O'Brien & O'Brien (1995), esse padrão pode ocorrer em plantas dióicas devido ao florescimento em fases diferentes dos indivíduos masculinos e femininos.

Na população de virola estudada, o padrão contínuo foi originado das diferenças entre os sexos e entre plantas de mesmo sexo. Nas plantas masculinas, o florescimento contínuo de virola, foi resultante da sobreposição de dois padrões de florescimento: (a) de plantas com florescimento de **duração prolongada** e (b) de plantas com a ocorrência de vários eventos/ano, com **frequência sub-anual** (Anexo 1; Figura 2.9). Ao contrário das masculinas, a continuidade no florescimento das femininas foi resultante da floração de diferentes plantas, em épocas distintas e por períodos de curta duração e que, em alguns períodos, se sobrepõem e se alternam com as masculinas, originando o padrão contínuo de florescimento da população (Figura 2.9).



flores pl feminina  
poucas flores  
flores pl masculinas  
flores pl sexo não determinado  
masculinas e femininas florescend  
sem ocorrência  
florescimento de pl masculina e ND

Figura 2. 9: Fenograma de florescimento de plantas femininas (F), masculinas (M) e de sexo não identificado (ND) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em população equiana no estuário amazônico, observadas no período de 1993 a 1994. POP= população; pl= plantas.

## ***Fluxo gênico e sincronismo de florescimento***

O fluxo gênico é o termo coletivo que designa todos os mecanismos que resultam em movimento de genes de uma população para outra (Slatkin, 1985). No caso de espécies arbóreas, o movimento gênico se faz através do transporte do pólen e da semente, nos processos de polinização e dispersão. Da quantidade de genes transportados apenas pequena parte se transforma efetivamente em fluxo gênico, já que muitos não têm sucesso em se reproduzir após seu estabelecimento em outra população (Futuyma 1992).

Os mecanismos ecológicos que afetam a disseminação do pólen e sementes têm o mesmo efeito sobre o fluxo gênico entre populações e indivíduos. Para algumas espécies, o fluxo gênico pode ser inferido diretamente da observação do processo de dispersão; no entanto, para outras, a distância de transporte supera o que se pode constatar com o estudo simples do processo dispersivo. Para estas, Slatkin (1985) sugere estudos que considerem os mecanismos de colonização e extinção de populações locais. O caminho mais adequado seria a observação direta dos padrões de dispersão de pólen e sementes em condições naturais, associados às suas propriedades demográficas.

Além da caracterização de como ocorre o fluxo gênico nas populações, outro problema tem sido a sua quantificação. Nesta etapa do trabalho pretende-se analisar e quantificar um dos componentes que contribuem indiretamente para a ocorrência do fluxo gênico via pólen: o **sincronismo de florescimento entre plantas**.

Dados de Bawa (1974) indicaram que em florestas tropicais, ocorrem cerca de 22% de espécies dióicas. Para essas, o sincronismo de floração pode representar o sucesso ou fracasso reprodutivo dos indivíduos. Partindo-se deste princípio, as plantas que apresentarem maior sincronismo de floração com as demais da população, terão maior probabilidade de apresentar sucesso reprodutivo.

O sincronismo de florescimento entre plantas é uma relevante informação para o estudo de estrutura genética e fluxo gênico entre populações naturais; no entanto existe a dificuldade de quantificá-lo. As

discussões têm abordado mais o ponto de vista qualitativo, devido a falta de parâmetros quantitativos que expressem os diversos comportamentos observados. Tentativas de quantificar os padrões fenológicos e de sincronismo de espécies tropicais foram desenvolvidos por Primack (1980) e Augspurger (1983) e, mais recentemente, Lepsch-Cunha (1995).

Vários termos têm sido empregados na definição de sincronismo (Longman & Jenik 1974; Frankie *et al.* 1974; Bawa 1983; Morelato 1991), mas os dados quantitativos restringem-se à extensão ou ao período em que o evento ocorre e, raramente, distinguem as interpretações individuais e de população.

A quantificação da proporção de sincronismo permite avaliar-se a sua relação direta com a probabilidade de ocorrência de fluxo gênico. Augspurger (1983) propôs um índice de sincronia para o indivíduo e outro para a população. O índice individual ( $M_i$ ) estabelece as proporções entre o número de dias em que ocorreu sincronia com outros da população em relação ao número total de dias em que o indivíduo esteve florescendo.

Por este índice, quando  $M_i = 1,0$ , haveria total sincronia, ou seja o indivíduo estudado teria permanecido sincronizado durante todos os dias de florescimento com as demais plantas da população. Ao contrário, quando  $M_i = 0$ , em nenhum dia do período de florescimento do indivíduo teria havido sobreposição de florescimento com as demais plantas.

O índice proposto por Augspurger *op cit.* deixa no entanto de considerar algumas questões importantes em relação ao fluxo gênico entre populações: (a) não permite distinguir diferenças quantitativas entre plantas de curto e longo período de florescimento; assim, indivíduos com curto período de florescimento, mas que tenham permanecido sincronizados com os demais durante todo seu período de florescimento terão  $M_i = 1,0$ , da mesma forma que plantas com longo período de florescimento, em igual situação; (b) não incorpora o valor relativo do número de plantas que participaram do período de florescimento, não considerando se a sincronia ocorreu apenas entre um ou mais indivíduos da população.

Como já foi analisado, na população de virola estudada, o sincronismo a nível de população foi contínuo, ou seja, durante todo o período de florescimento das plantas femininas houve sobreposição com as plantas masculinas (Figura 2.9). Para se procurar quantificar a importância relativa de cada indivíduo, no fluxo gênico da população, foi empregado o índice de *Potencial reprodutivo (Pr)*. Este procura expressar a participação de cada indivíduo em relação a ocorrência total de eventos de sincronismos entre plantas na população, levando em consideração o **número de plantas** que participaram do evento e a **duração individual** de cada evento de sincronismo.

Plantas apresentando maiores valores de *Pr* teriam, potencialmente, maior participação relativa no fluxo gênico entre plantas. Isto baseia-se nos pressupostos estabelecidos de que, maior sincronismo de plantas de diferentes sexos aumentaria a probabilidade de troca gênica e que, indivíduos cruzando com maior número de plantas teriam maior vantagem reprodutiva em relação aos demais.

Comparando-se os dados de Potencial Reprodutivo (*Pr*) entre plantas nos anos de 1993 e 1994 (Tabelas 2.5 e 2.6), não houve diferenças significativas entre os anos, tanto para as masculinas ( $F = 0,004; p > 0,05$ ), quanto femininas ( $F = 0,003; p > 0,05$ ). O valor de  $F < 1$  foi obtido em função das diferenças individuais do *Pr* entre plantas, não isoladas na análise de variância.

Tabela 2. 5: Número de dias (D) que cada indivíduo masculino esteve sincronizado com cada planta feminina de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. no ano de 1993. Pr= Potencial reprodutivo; Ts= Taxa de sincronismo. ; IR= Índice de reprodução.

Plantas masculinas	Plantas Femininas									D	Plantas masculinas	
	71	72	816	85	815	25	64	24	678		Pr (%)	Ts (%)
35	120	60	0	45	30	45	0	0	15	315	13.60	32
45	45	75	0	45	0	0	0	0	15	180	5.19	18
1	30	30	0	0	0	0	0	0	0	60	0.87	6
84	30	0	0	0	30	45	0	0	0	105	2.27	11
74	75	75	0	0	0	0	0	0	15	165	3.57	17
44	0	15	0	15	0	45	0	0	0	75	1.62	.8
2	30	30	0	0	0	0	0	0	0	60	0.87	6
73	30	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0.22	3
IR										990		
Ts (%) Plantas femininas	36,36	28,79	0	10,61	6,06	14	0	0	4,50			
Pr (%) Plantas femininas	20,78	14,39	0	2,27	0,87	2,92	0	0	0,97			

Tabela 2. 6: Número de dias (D) que cada indivíduo masculino esteve sincronizado com cada planta feminina de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. no ano de 1994. Pr= Potencial reprodutivo; Ts= Taxa de sincronismo; IR= Índice de reprodução.

Plantas masculinas	Plantas Femininas									D	Plantas masculinas	
	71	72	816	85	815	25	64	24	678		Pr (%)	Ts (%)
35	90	30	60	30	15	0	30	30	0	285	16.30	28
45	90	30	60	30	15	0	30	30	0	285	16.30	28
1	90	30	60	30	15	0	30	30	0	285	16.30	28
84	45	0	30	30	0	0	0	0	0	105	2.57	10
44	30	0	30	0	0	0	0	0	0	60	0.98	6
74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
IR										1020		
Ts (%) Plantas femininas	33,82	8,82	23,5	11,76	4,41	0	8,80	8,80	0			
Pr (%) Plantas femininas	14,10	2,21	9,80	3,90	1,10	0	2,21	2,20	0			

Em cada ano, cerca de três plantas masculinas e femininas apresentaram 80% (1993) a 92% (1994) do Potencial Reprodutivo de toda a população ( $n=28$ ), o que expressaria o seu maior **VALOR REPRODUTIVO**<sup>3</sup>. Dessa forma, pode-se indicar a existência de superioridade de alguns indivíduos sobre os outros, em termos de potencial reprodutivo, com destaque para as plantas identificadas como 71, 35, 45, 1 e 72 (Figura 2.10).

Como em 1993 e 1994 nem todas as plantas apresentaram o mesmo  $Pr$ , pode-se sugerir a existência de fluxo gênico restrito a alguns grupos de plantas.

Gilbert (1980) aplicou o conceito de “espécie-chave” para aquelas que florescem fora da época das demais e que são capazes de sustentar uma guilda de polinizadores. Para a população de virola estudada, poder-se-ia sugerir a existência de “plantas-chaves”, a maioria delas do sexo masculino, que floresceriam continuamente, sendo capazes de estarem sincronizadas, tanto com as femininas que floresceram no período de pico (julho), quanto nas demais épocas (Figura 2.10 e Anexo 1). O padrão fenológico destes indivíduos demonstra alto  $Pr$  ( $> 8\%$ ), alta  $Ts$  ( $> 10\%$ ) e florescimento subanual e regular (Figura 2.10 e Tabela 2.7). Apesar disto, as plantas dos diferentes sexos não apresentaram diferenças significativas em seu potencial reprodutivo, havendo taxas semelhantes de sincronismo entre elas (Tabela 2.7), podendo sugerir que não haveria superioridade de um dos sexos sobre o outro. No entanto, existe uma grande variação entre indivíduos quanto à taxa de sincronia, dado os altos valores obtidos de coeficiente de variação (CV).

---

<sup>3</sup> Valor reprodutivo de um determinado indivíduo com idade específica representa sua aparente contribuição para o crescimento da população (Futuyma 1992).

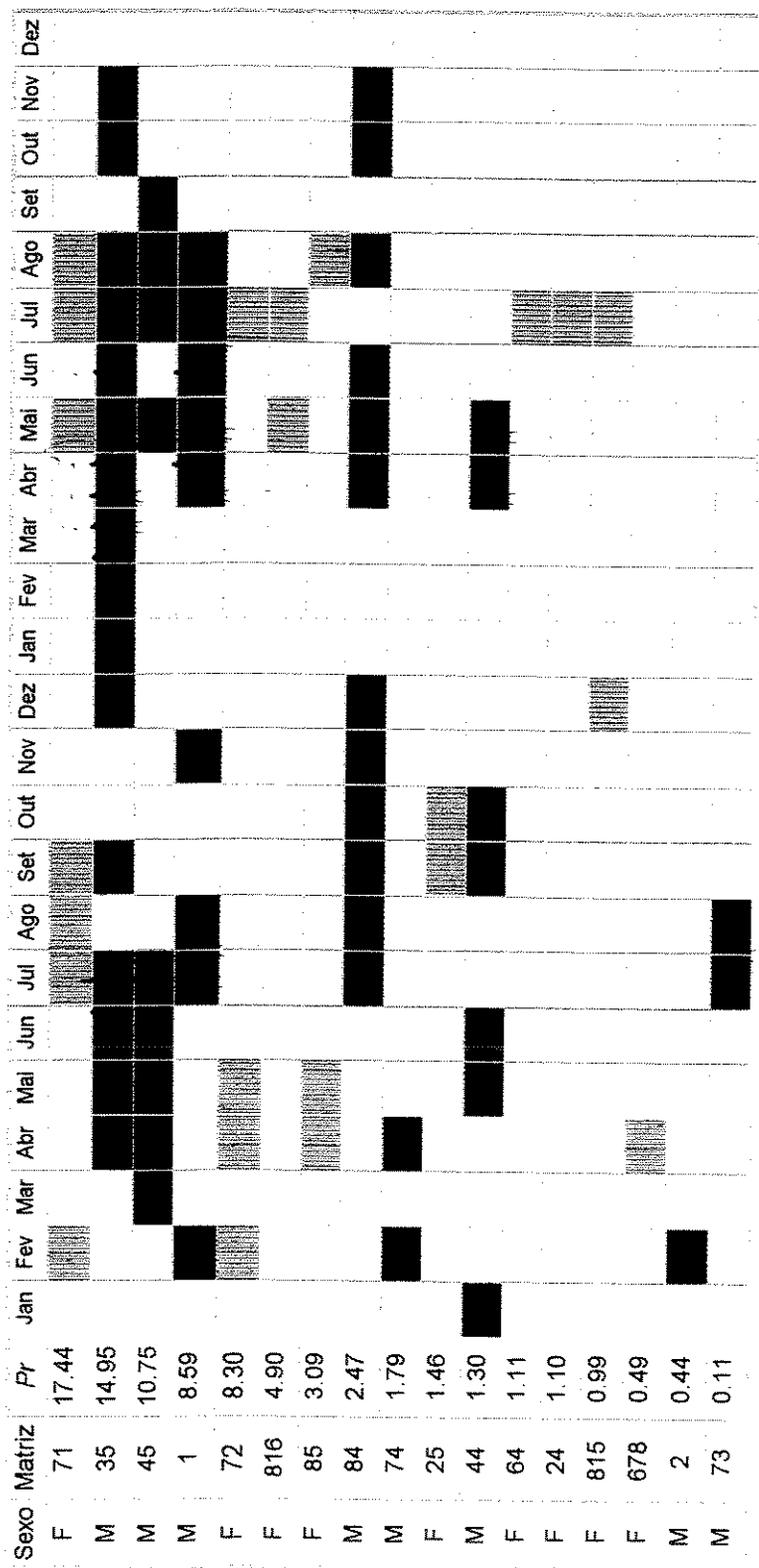


Figura 2. 10. Fenograma de florescimento de árvores masculinas (M) e femininas (F) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. durante os anos de 1993 e 1994, ordenadas em função de seus valores de Potencial reprodutivo médio (*Pr*).

Tabela 2. 7: Potencial reprodutivo médio (%) de plantas femininas e masculinas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., relativo aos anos de 1993 e 1994. Resultado da análise de variância (teste F) e Coeficiente de Variação (CV).

Matriz	Femininas		Masculinas		
	Pr(%)	Ts(%)	Matriz	Pr(%)	Ts (%)
71	17.4	35.1	35	15.0	30
72	8.3	18.66	45	10.7	23
816	4.9	11.9	1	8.6	17
85	3.1	11.2	84	2.4	10
25	1.5	6.7	74	1.8	8
815	1.0	5.22	44	1.3	7
24	1.1	4.5	2	0.4	3
64	1.1	4.5	73	0.1	1
678	0.5	2.2			
<b>Número médio de plantas em sincronia</b>		3			4
<b>CV para valores de Ts</b>		90%	<b>CV</b>		77%
<b>F calculado para Ts</b>				F = 0.065 ns	

Entre as plantas observadas continuamente (n=28), houve maior florescimento das plantas masculinas (n=9) do que femininas (Figura 2.11). Embora as femininas representem 50%(n=7) das plantas da população, 50% delas plantas não floresceram durante o período considerado para esta análise (anos 1993 e 1994). Apenas uma planta (11%) das masculinas deixou de florescer no mesmo intervalo. Conforme discutido, isto poderia ocorrer devido ao padrão de florescimento subanual e regular das masculinas e supra-anual a anual e irregular das femininas. Os indivíduos que não floresceram, tanto no intervalo considerado para o cálculo do *Pr* (1993-1994), quanto durante as observações fenológicas (1992-1996), poderiam apresentar um padrão de florescimento supra-anual, com intervalos superiores a 4 anos.

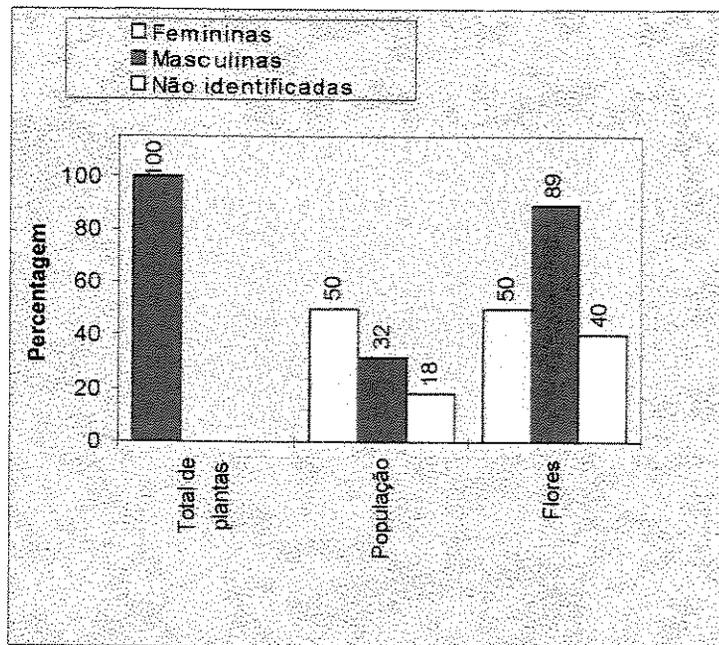


Figura 2. 11: (A) Percentagem de plantas com florescimento de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. do sexo feminino ( $n= 14$ ), masculino ( $n=9$ ) e não identificadas ( $n=5$ ), calculada em relação à população ( $n= 28$ ) e percentagem de plantas com flores, calculada em relação ao número total de plantas/sexo, no intervalo de 1993 a 1994.

As plantas masculinas poderiam apresentar maior VALOR REPRODUTIVO em relação às femininas devido a: *(a)* produzirem maior número de flores do que as femininas (Loureiro & Silva 1968; Piña-Rodrigues & Mota 1996), *(b)* apresentarem taxas de visitação dos polinizadores superior (ver Capítulo 3), *(c)* o período de floração foi mais longo, *(d)* floresceram várias vezes no ano e regularmente e *(e)* florescimento relativo de maior número de plantas (Figura 2.11).

A junção destes padrões é particularmente importante no fluxo de pólen e no comportamento de forrageamento dos polinizadores, em especial aqueles dependentes da densidade de recursos (Heinrich & Raven 1972; Frankie *et al.* 1976).

O florescimento assincrônico entre plantas da mesma comunidade poderia ter a função de permitir a oferta de alimentos durante período mais longo, mantendo o polinizador na área de ocorrência da espécie, garantindo desta forma a sua eficiência de polinização (Bawa 1983).

Janzen (1967) considera que a disponibilidade de recursos (flores) seria atrativo para polinizadores e visitantes oportunistas, embora Augspurger (1983) tenha constatado que o florescimento maciço de indivíduos atraiu grande número de visitantes às flores de *Hybanthus prunifolius*, mas que a maioria deles foi de polinizadores inefetivos.

Amaral (1993), estudando uma comunidade de plantas Bignoniaceae, verificou que o sincronismo entre indivíduos atraiu amplo espectro de polinizadores, em especial abelhas, concordando seus resultados com os obtidos por Gentry (1974) para outras espécies da mesma família. Este parece ser também o comportamento de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. que, durante o período de florescimento, foi visitada por vários grupos de insetos, principalmente Himenópteros, sendo que as masculinas atraíram maior variedade e quantidade de visitantes do que as femininas<sup>4</sup>.

O número de indivíduos que compartilham do fluxo gênico entre plantas pode determinar o nível de endogamia na população e, conseqüentemente, a variabilidade genética. Em espécies que ocorrem em pequenas colônias, a variabilidade genética tende a ser baixa quando comparada a outras de distribuição espacial mais ampla (Kageyama & Patiño-Valera 1985; Kageyama 1987a, 1987b). O agrupamento de plantas poderia atrair pequeno número de polinizadores, ocorrendo a auto-fecundação ou o cruzamento entre indivíduos aparentados, ou seja, a endogamia (Vianna 1987).

---

<sup>4</sup> Ver Capítulo 3

Em população natural de *Fouterpe edulis*, Reis (1995) constatou a ocorrência de endogamia proveniente de fatores independentes do sistema de cruzamento. Os dados obtidos demonstraram que, apesar do longo período de florescimento de 5 meses, a floração não foi sincronizada entre todos os indivíduos, com período inicial de poucos indivíduos, aumentando na fase intermediária. Outro fator apontado pelo autor foi a variação entre anos em relação à quantidade de indivíduos que se reproduzem e sincronizam sua floração.

Em relação à esse parâmetro, de acordo com a Taxa de sincronia ( $T_s$ ) da população de virola estudada, poucas plantas, tanto masculinas quanto femininas (3,1%), foram responsáveis por mais de 30% do total de sincronismo observado entre indivíduos da população (Figuras 2.10 e 2.12 e Tabela 2.7). Considerando os pressupostos estabelecidos, estas plantas seriam as responsáveis pela maior proporção de fluxo de pólen, detendo os maiores potenciais reprodutivos ( $Pr$ ).

Em levantamento realizado em área de fragmento florestal de 10 ha na floresta amazônica para uma espécie da mesma família da virola, *Osteophloem platyspermum* foi observado que apenas 50% das plantas femininas floresceram durante o ano de estudo e que apenas duas árvores masculinas foram responsáveis pela polinização de outras quatro plantas femininas. Para outra espécie, *Virola calophylla*, a densidade de árvores femininas foi inferior a 3 indivíduos/ha, muito abaixo da média da população em geral. Durante um ano de observação, entre as plantas de maior diâmetro, apenas 3 femininas (11%) e 4 (14%) masculinas floresceram, permanecendo 21 plantas (75%) sem apresentar floração.

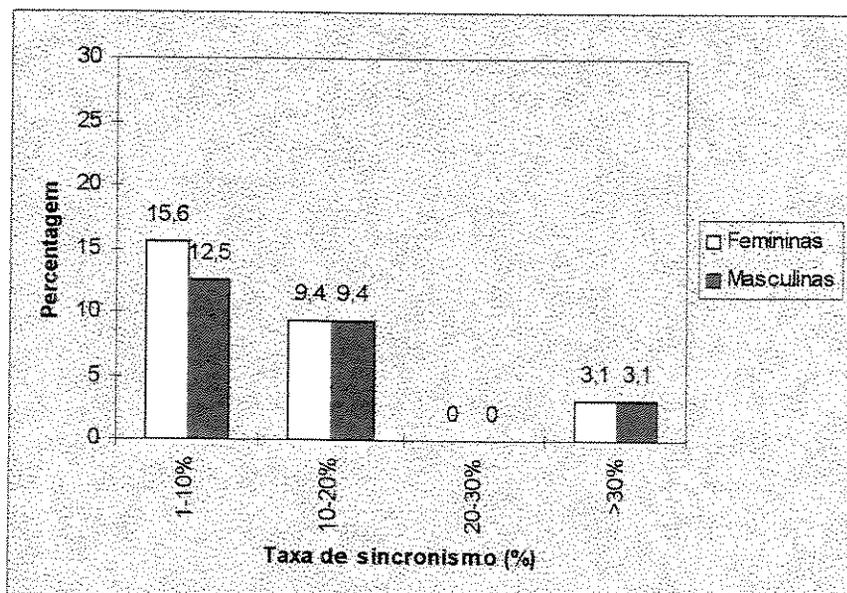


Figura 2. 12: Percentual de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. do sexo feminino ( $n=14$ ) e masculino ( $n=9$ ) por classe de frequência de Taxa de sincronia ( $T_s$ ) em relação ao total de plantas observadas no período de 1993-1994.

Poder-se-ia interpretar os dados apontando uma tendência do gênero *Virola* apresentar sincronismo restrito a uma parcela pequena de indivíduos. Como poucas plantas são responsáveis pela maioria da troca de pólen inter-indivíduos, poderia haver uma susceptibilidade da espécie para mecanismos que pudessem levar ao aumento da taxa de endogamia na população. Esse processo poderia ser gerado pelo cruzamento entre poucos indivíduos, cujas gerações poderiam se sobrepor, levando ao cruzamento entre plantas aparentadas. No entanto, a confirmação desta proposta somente pode ser efetuado através de estudos genéticos.

A sincronia entre plantas pode ainda sofrer variações em função da época do ano. Analisando-se os dados dos 37 meses de observação, a maior proporção de plantas sincronizadas foi constatada em agosto e fevereiro (Figura 2.13), envolvendo 21,4% ( $n=6$ ) das plantas da população ( $n=28$ ). Pode-se considerar que os períodos mais críticos para a reprodução das plantas foram na estação seca (agosto) e úmida (fevereiro), mas com diferenças entre os sexos. As plantas femininas

apresentaram maior proporção de plantas sincronizadas em fevereiro- 16%( $n= 3$ ) e as masculinas em agosto- 43% ( $n=4$ ) e fevereiro- 33% ( $n=3$ ). Apesar de, tanto em julho quanto em fevereiro, apresentarem também picos de florescimento (Figuras 2.4 e 2.8), efetivamente foi em agosto (55%) e fevereiro (49%) que se obteve maior sincronia entre plantas de diferentes sexos. Ressalte-se também a participação em maior proporção das plantas masculinas nos eventos de sincronia (Figura 2.13).

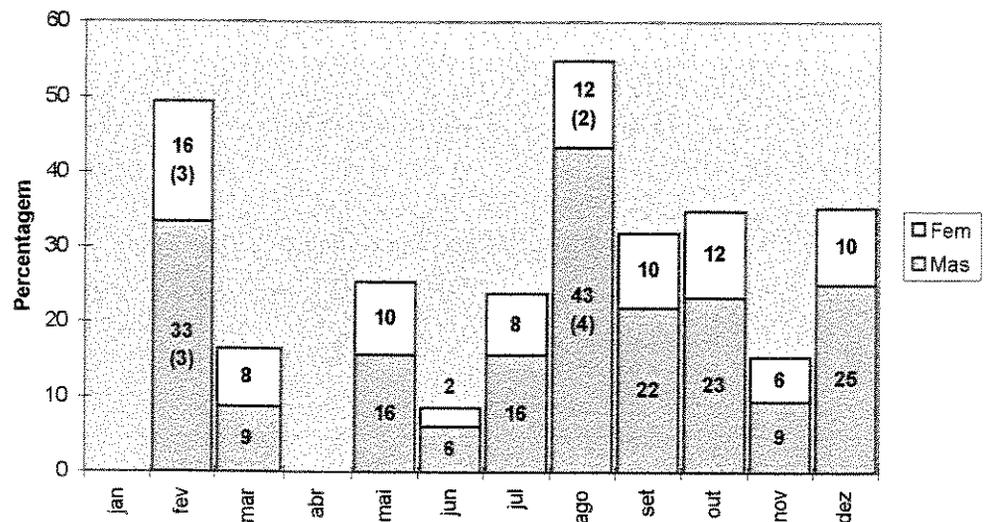


Figura 2. 13: Percentagem plantas femininas-Fem ( $n=14$ ) e masculinas-Mas ( $n=9$ ) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em sincronia de florescimento por mês. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996). Dados entre parênteses representam o número de plantas/sexo.

Ng (1983) verificou em florestas tropicais da Malásia que o grau de sincronismo entre plantas da população varia anualmente e que, apenas uma parcela pequena da população participa efetivamente de todos os processos reprodutivos. De 37 eventos de florescimento observados durante 4 anos, somente 13 deles envolveram 50% das plantas da população.

A simples análise da taxa de sincronismo entre indivíduos e o potencial reprodutivo, não se constitui em um método indireto de estimar o fluxo gênico ou a taxa de endogamia. A sincronia de florescimento não garante a ocorrência da fecundação que depende ainda do comportamento dos visitantes, da distribuição espacial das plantas, densidade de plantas, receptividade das flores entre muitos outros fatores bióticos e abióticos (Bawa 1974; Roche 1978; Augspurger 1983; Kageyama & Patiño-Valera 1985; Murawski & Hamrick 1992).

No entanto, a análise do potencial reprodutivo contribuiu para indicar padrões de sincronia de poucas plantas participando do processo de reprodução e dominância de alguns indivíduos sobre outros. A partir destas constatações são requeridos estudos genéticos que permitam estabelecer e quantificar o equilíbrio de endogamia, as estimativas de fluxo gênico efetivo, o tamanho e a área de vizinhança e a variabilidade intra e inter-populacional da espécie. Nesse aspecto, as ferramentas disponíveis e recomendadas seriam estudos isoenzimáticos, ou outros ao nível de frequência gênica e testes progênie-procedência.

A população estudada representa uma parcela ao acaso da população de virola, o que sugere que se possa inferir estas observações para as condições naturais. O fato de que poucas plantas foram responsáveis pela maior proporção de sincronismos entre indivíduos, tem reflexo nas consequências que as práticas atuais de extrativismo podem trazer na redução da probabilidade de cruzamento entre plantas.

Como exemplo poderíamos considerar uma área de várzea alta em exploração, com as características estudadas por Anderson *et al.* (1994), no rio Mocoões e do rio Jurará (Piña-Rodrigues 1998). A densidade média de árvores com DAP > 0,40 cm foi de 10 plantas/ha. Pelos dados obtidos de fenologia poderíamos levantar a hipótese de que, deste total, apenas 1 árvore/ha (< 3,1% da população-  $n=10$  árvores/ha) poderia representar mais de 30% do total de sincronismo entre plantas (Figura 2.12). A simples remoção deste indivíduo poderia causar uma drástica redução no número de plantas apresentando sincronismo de florescimento. Outro agravante refere-se ao período em que se promove

a extração de madeira, que coincide com a fase que foi determinada como crítica para o sincronismo inter-individual.

A análise deste parâmetro fornece mais um subsídio para se verificar as conseqüências negativas que a exploração em áreas de várzea podem trazer para a reprodução futura e conservação das populações naturais de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. nesses locais.

## **b. Frutificação**

A maioria da população de plantas femininas apresentou padrão de frutificação contínuo e dispersão de sementes durante todo o ano (Figuras 2.5 e 2.6). A continuidade de frutificação foi oriunda das diferenças individuais na época, frequência e duração do período de frutificação e dispersão de sementes (Figura 2.14).

### ***Frequência dos eventos fenológicos***

A frutificação supra-anual e a anual foram os padrões mais frequentes observados entre os indivíduos da população (Tabela 2.8), refletindo o padrão observado para o florescimento das plantas femininas (Tabela 2.3).

Tabela 2. 8: Percentagem de plantas (%) por padrões de frequência de frutificação de indivíduos femininos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Média mensal no intervalo de 37 meses (1992-1996).

Padrão	Frequência de frutificação	Plantas femininas (n=16)
<b>CONTÍNUO</b>	ANUAL (ocorrência de frutificação todos em todos os anos de estudo)	25%
	<b>SUB-ANUAL</b>	
	DUOANUAL (frutificação duas vezes no mesmo ano)	6%
	FREQUENTE (frutificação mais de duas vezes no mesmo ano)	0
<b>SUPRA-ANUAL</b>	SUPRA-ANUAL (Apenas uma vez ao longo do período de estudo)	69%
	NENHUMA (Ausência de eventos de frutificação durante todo período de estudo)	0%

### ***Duração dos eventos fenológicos***

As plantas femininas se caracterizaram por apresentar florescimento anual e curto. Em relação à frutificação, a maioria dos eventos constatados apresentaram duração variável, podendo o mesmo indivíduo apresentar frutificação curta em um ano e longa no outro (Tabela 2.9 e Figura 2.14). Em função disto, as análises dos padrões de frutificação foram efetuadas em relação à duração de cada evento e não baseado apenas no padrão apresentado por cada indivíduo.

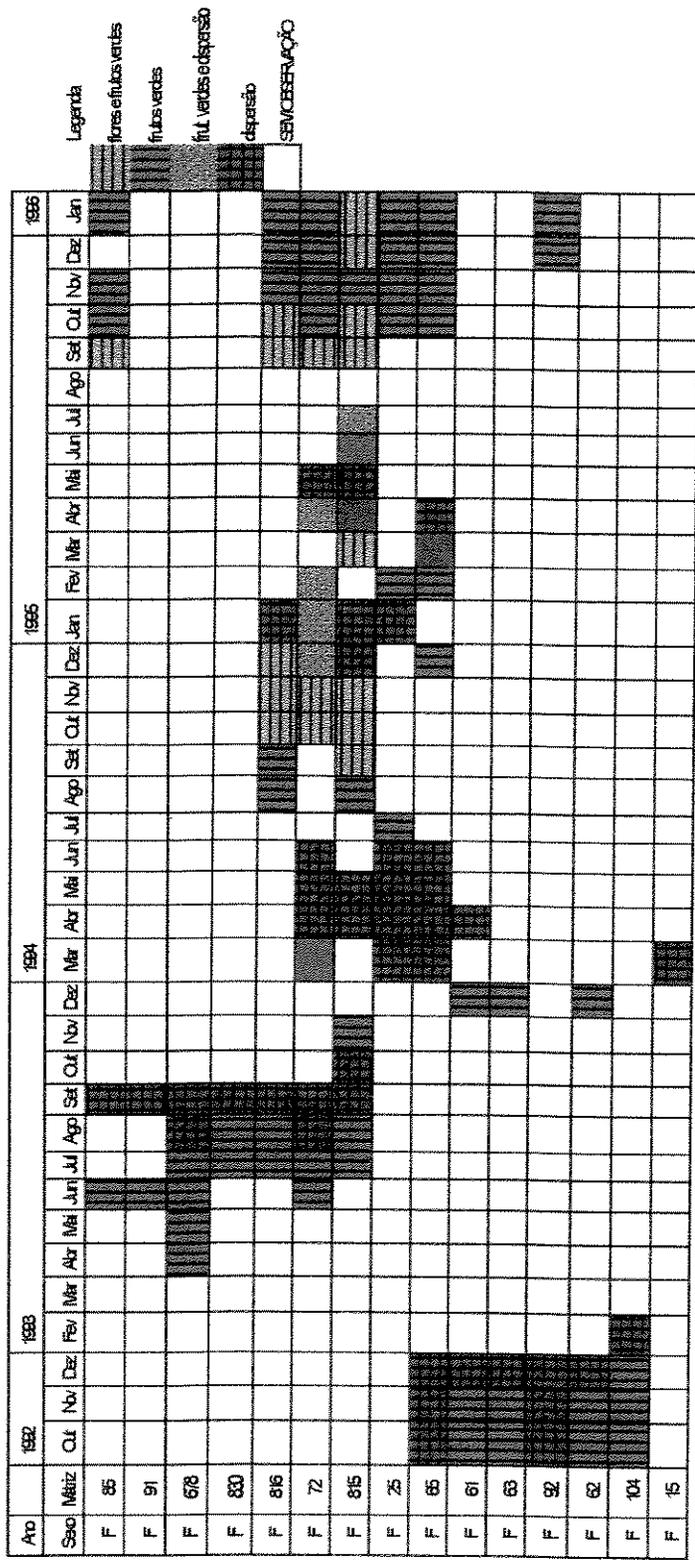


Figura 2. 14: Fenograma de frutificação e dispersão de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em população equiana no estuário amazônico, no período de 1992-1996.

Tabela 2. 9: Percentual (%) da frequência de ocorrência de diferentes padrões de duração da frutificação de femininos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., observados durante a estação seca e úmida no período de 37 meses em população eqüiana (1992-1996).

Duração do período de presença de frutos	Estação seca	Estação úmida
<b>CURTA (menor ou igual a 30 dias)</b>	44.4	60
<b>MÉDIA (maior que 30 dias e igual ou menor a 45 dias)</b>	0	20
<b>LONGA (maior do que 45 dias)</b>	55.6	20

A duração do período de presença de frutos verdes (CV= 51%) e de dispersão (CV=56,6%) apresentou grande variação, devido ao efeito individual. Durante a estação seca, foi constatada a ocorrência de eventos individuais de frutificação com curta e longa duração, mas, na estação úmida, a maioria dos eventos observados foi de curta duração (Tabela 2.9). Pode-se sugerir que, na estação úmida haveria uma tendência dos frutos apresentarem um desenvolvimento mais rápido e uniforme, fazendo com que a presença de frutos verdes fosse observada por um período mais curto, passando rapidamente para a fase de dispersão. Em relação à dispersão não houve diferença significativa da duração individual durante as duas estações (Tabela 2.10).

Tabela 2. 10: Percentual (%) da freqüência de ocorrência de diferentes padrões de duração de dispersão de sementes de plantas femininas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., observadas durante a estação seca e úmida no período de 37 meses em população equiana (1992-1996).

DURAÇÃO DO PERÍODO DE DISPERSÃO	ESTACÃO SECA	ESTACÃO ÚMIDA
<b>CURTA (menor ou igual a 30 dias)</b>	53.3	44.4
<b>MÉDIA (maior que 30 dias e igual ou menor a 45 dias)</b>	6.7	5.6
<b>LONGA (maior do que 45 dias)</b>	40	50
<b><math>X^2 = 0,33</math> ns</b>		
<b>(ns) Qui-quadrado não significativo</b>		

O padrão contínuo de frutificação da população seria resultante das plantas femininas que floresceram em épocas distintas e que apresentam variações individuais na velocidade do processo de maturação das sementes, somada a maior retenção dos frutos na estação seca. Dentro da mesma planta foi possível constatar a presença de frutos em diferentes estádios de maturação (frutos verdes até em dispersão). Este padrão de irregularidade na maturação tem sido observado em espécies de dispersão zoocóricas e, segundo Janzen (1983), permitiriam um escape da planta à predação, no espaço e no tempo.

Segundo Peres (1994), durante o período seco os frutos carnosos tornam-se raros ou inexistentes (Peres 1994). A presença de indivíduos de virola com sementes em fase de dispersão, tanto na estação seca quanto na úmida, pode sugerir a importância da espécie como chave para as comunidades, sendo capaz de produzir alimento durante a estação seca. O fato das sementes de virola serem utilizadas por uma grande quantidade de animais, em especial aves da família Ramphastidae e macacos, a alta densidade em que a virola ocorre em sua área natural (Macedo & Anderson 1993), a riqueza de nutrientes de suas sementes (Paulino Filho 1985) e a extensão do período de frutificação, indicam a possibilidade da

virola ser uma importante fonte de alimentos para muitos frugívoros generalistas. Soulé (1985) ressalta que a extinção de espécies-chave pode iniciar uma seqüência interligada que leva à extinção de outros grupos de organismos.

A oferta de alimentos resultaria da frutificação contínua da população de plantas femininas, a qual estaria mais dependente do *número de indivíduos frutificando* do que do *número de vezes que cada indivíduo frutifica* durante o ano (Figura 2.14). Este fato reforça a vulnerabilidade da população de plantas femininas, onde a sua eliminação poderia causar impactos sobre o potencial reprodutivo da população, além de sua inerente função de produtora de sementes.

## Conclusões

A população de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. apresentou comportamento fenológico que indica grande plasticidade para os eventos reprodutivos a nível de indivíduos. A caracterização dos padrões observados, com base em Newstrom *et al.* (1994) é apresentada na Tabela 2.11.

Tabela 2. 11: Padrões de florescimento e frutificação de plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., observadas durante a estação seca e úmida no período de 37 meses em população equiana (1992-1996), baseado em Newstrom *et al.* (1994), apresentando as épocas de pico de florescimento e de sincronismo entre sexos.

Descrição	Florescimento		Frutificação
	Plantas femininas	Plantas masculinas	
<b>Frequência</b>			
População	contínua	contínua	contínua
Indivíduos	anual e supra-anual	sub-anual	supra-anual a anual
<b>Duração</b>			
População	longa	longa	longa
Indivíduos	curta	longa	longa na estação seca e curta na estação úmida
<b>Época</b>	Estação seca (julho)	Estação seca (julho-agosto)	Estação úmida (dezembro-janeiro)
<b>Sincronismo</b>	Estação úmida (fevereiro)	Estação seca e úmida (agosto e fevereiro)	

A floração foi predominante durante a estação seca, de julho a agosto, e a dispersão das sementes destas plantas ocorreu na estação das chuvas quando as condições são propícias tanto para a dispersão de suas sementes pela água, quanto para sua germinação e estabelecimento.

A estratégia reprodutiva observada foi a produção de flores e frutos durante todo ano. Mas foi possível distinguir duas subpopulações: *(a)* aquelas que floresciam na estação seca e frutificavam na estação das chuvas e *(b)* as que floresciam em épocas variadas, e frutificavam na estação seca. No entanto, estas duas subpopulações não estariam isoladas, devido à probabilidade de cruzamento entre elas proporcionada pelas plantas masculinas. Estas, por apresentarem florescimento de longa duração e por florescerem mais de uma vez no mesmo ano, propiciariam o cruzamento com os dois subgrupos.

As plantas femininas apresentaram um comportamento predominante de florescimento curto, anual e supra-anual. A retirada destas plantas da população poderia vir a causar impacto sobre o fluxo gênico entre as duas subpopulações, podendo vir a isolá-las reprodutivamente.

A virola apresentou, tanto na fenofase de florescimento quanto de frutificação, características que poderiam qualificá-la como uma espécie-chave *sensu* Gilbert (1980) na manutenção de polinizadores e frugívoros nas comunidades, conforme foi também sugerido por Howe & Westley (1988). O efeito da sua retirada poderá não se restringir à própria espécie, mas poderá ter impactos diretos sobre a comunidade, tanto de plantas quanto de animais e suas consequências, infelizmente, são ainda imprevisíveis.

# CAPÍTULO 3

## Ecologia Reprodutiva

### Biologia da polinização de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região do estuário amazônico

#### Introdução

As características reprodutivas das plantas resultam de pressões seletivas, que atuam na sua história de vida e no sistema de cruzamento, no sentido de maximizar sua eficiência reprodutiva (Schemske 1980). A oferta de recursos serve de atrativo ao polinizador e pode afetar os seus padrões de deslocamento, tendo como resultado o sucesso reprodutivo das plantas (Carpenter 1979). Janzen (1977) considera que as plantas evolutivamente tendem a ajustar sua distribuição espacial, quantidade e qualidade de recursos para otimizar a movimentação inter-plantas pelos polinizadores.

As distâncias de fluxo de polinizadores em geral são curtas, com muitas visitas ocorrendo entre plantas vizinhas (Levin & Kester 1974; Waddington 1981). As características metabólicas e corporais dos visitantes podem interferir na distância de polinização e, por consequência, no fluxo gênico (Waser 1982; Thomson & Thomson 1989).

A distância de transporte do pólen tem sido reportada em relação às características de tamanho e de exigências nutricionais dos polinizadores (Heinrich & Raven 1972; Pyke 1991; Frankie *et al* 1974; Janzen 1983). Enquanto abelhas grandes podem transportar pólen a grandes distâncias, estabelecendo intenso fluxo de pólen entre colônias, abelhas pequenas, entre elas as do gênero *Trigona*, tendem a apresentar padrão curto de deslocamento (Roubik 1989).

O padrão de dispersão do pólen influencia o tamanho de vizinhança, nos quais as populações estarão subdivididas. Espécies que não apresentem especificidade de polinizadores poderão ter tamanhos de vizinhança mais complexos resultante do conjunto de comportamentos de cada agente. Assim, os diferentes polinizadores devem propiciar diferentes tamanhos de vizinhança, em especial por diferirem na distância de transporte do propágulo (Waser 1982).

Embora seja de uso corrente a definição das síndromes de polinização baseadas em características florais (Faegri & van der Pijl 1982; Howe & Westley 1982), muitas espécies podem ser visitadas e até polinizadas por vários outros organismos não relatados para a sua síndrome específica (Faegri & Vander Pijl 1982; Piratelli 1992; Piratelli *et al.* 1992). A não-especificidade de agentes polinizadores poderia estar associada à plantas de estádios sucessionais mais iniciais (Hamrick 1983), o que lhes permitiria a rápida colonização e reprodução em novos sítios.

A análise *a priori* das características morfológicas das flores de *Virola surinamensis* aponta para a síndrome de melitofilia. Por ser uma espécie dióica, a eficiência de sua reprodução depende da ação dos agentes polinizadores. Considerando que a dioícia é comum nos trópicos (Bawa 1974), podendo ocorrer tanto em espécies raras como comuns, é de se esperar que estas sejam polinizadas por agentes de longa distância, similar ao que ocorre com as espécies auto-incompatíveis (Janzen 1971).

O sistema de cruzamento alogâmico das espécies dióicas e o comportamento dos agentes polinizadores irão influenciar a distribuição do fluxo gênico nas populações naturais. O isolamento espacial dos co-específicos pode resultar em fluxo gênico limitado e endogamia, embora o sistema de cruzamento favoreça a fecundação cruzada (Bawa *et al* 1985).

O objetivo deste trabalho foi analisar o padrão de comportamento dos polinizadores de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em populações equianas do estuário amazônico.

## Material e Métodos

As plantas de *Virola surinamensis* são dióicas<sup>1</sup>, com flores dispostas em inflorescências paniculares axilares ou subaxilares. Panícula masculina de 5 a 10 cm de comprimento, com pedicelos laterais opostos. Fascículos com 8 a 15 flores na extremidade dos ramos da inflorescência (Loureiro & Silva, 1968). Flores pequenas, unissexuais, actinomorfas, monoclamídeas, com 3 tépalas. As flores masculinas possuem 10 a 14 estames concrecidos numa coluna sólida, com anteras (3) bitecas, extrosas, soldadas e deiscentes longitudinalmente. As femininas são raras, dispostas em racemos curtos, sésseis, campanuladas, tripartidas, com lobos oval agudos eretos, unipistiladas. Ambas as flores apresentam coloração amarelo pálida, sendo as femininas maiores. Apresentam ovário ovóide súpero unicarpelar, unilocular, uniovular, óvulo basal, anátropo; estilete curto, estigma emarginado, bifido, ereto<sup>2</sup>. O fruto é uma drupa ovóide ou elipsóide, lenhosa, deiscente, com duas valvas, com 15 a 25 mm de diâmetro, curto estipitado, quando jovem inteiramente semi-veludoso, mais tarde glabro, bivalvar, liso ou imperfeitamente impresso na sutura, obtuso ou arredondado no ápice (Loureiro & Silva, 1968; Paulino Filho, 1985).

---

<sup>1</sup> Espécie que apresenta plantas com sexos diferentes.

<sup>2</sup> Descrição baseada em Loureiro & Silva (1968); Rodrigues (1979) e observações de campo.

## **Eventos florais**

As observações foram efetuadas em 6 plantas, sendo três masculinas e três femininas, distribuídas ao acaso na área de plantio, distantes entre si no mínimo 100 m. O período de estudo estendeu-se de julho a outubro, nos anos de 1992 e 1993 e de julho a setembro nos anos de 1994 e 1995. Os dados obtidos para o período de estudo foram apresentados em valores de média/intervalo considerado. O intervalo foi definido com base nos estudos de fenologia (Capítulo 2).

Dados de morfologia das flores, horário e duração da antese floral, intensidade de florescimento, número de flores/planta e desenvolvimento do fruto foram registrados ao longo dos períodos de observação, a intervalos irregulares, devido a ocorrência de chuvas.

Para cada evento floral foi determinada a receptividade do estigma, de modo indireto, empregando-se SUDAM III, conforme técnicas descritas por Arruda & Sazima (1988).

A viabilidade do pólen foi analisada para os vários estádios de desenvolvimento da flor. O pólen foi colhido de pelo menos 10 flores/estádio, sendo depositado em lâminas e corado com carmim-acético (Radford *et al* 1974).

## **Mecanismos de atração dos visitantes**

A presença de odor nas flores foi avaliada pelo seu acondicionamento em recipientes fechados (Buzzato 1990). A presença de glândulas de odor ou nectários florais foi detectada através do teste de vermelho-neutro 1:1000 (Vogel 1983).

O volume de néctar produzido pelas flores foi determinado com o uso de microcapilares de diâmetro de 0,3 mm e 6 mm de altura. As inflorescências foram ensacadas no dia anterior à medição, amostrando-se 12 flores/inflorescência, sendo as amostragens realizadas a intervalos de uma hora.

## **Comportamento dos visitantes**

As observações sobre as visitas às flores de *Virola surinamensis* foram efetuadas nas mesmas plantas utilizadas para a determinação dos eventos florais, totalizando 53 horas para as masculinas e 45 horas para as femininas.

Procurou-se capturar o maior número possível de insetos, para a identificação e observação da presença de pólen através do exame em lupa (aumento 40 vezes). O comportamento dos visitantes foi analisado através de documentação fotográfica e observações naturalísticas contínuas e descontínuas (*sensu* Lehner 1979), com o auxílio de lupas de mão (aumento de 10 vezes). Os horários de observação descontínua foram divididos em turnos de 4 horas, sendo (a) **matinal** de 5:30 às 12:00 h; (b) **tarde** de 12:00 às 17:00 h e (c) **noturno**, das 17:00 às 22:00 h. As observações se concentraram nos períodos matinal e da tarde. Em três ocasiões foram efetuadas observações no período noturno. Para a verificação de ocorrência de visitantes noturnos, foi instalada na planta feminina uma armadilha para captura de insetos. A Taxa de visitação foi calculada dividindo-se o número de visitas/intervalo pelo número de observações efetuadas em cada intervalo horário de observação.

O comportamento dos visitantes foi descrito de acordo com os domínios de regularidade propostos por Drummond (1981). Os insetos capturados foram medidos e remetidos a especialistas para identificação e comparação com a coleção entomológica do Museu Paraense Emílio Goeldi (PA) e Centro de Pesquisa Agroflorestal do Trópico Úmido (CPATU)/Departamento de Entomologia.

## Resultados

### Eventos florais

O processo de antese, tanto das flores masculinas quanto femininas, foi semelhante. As pétalas se abrem e se rebatem em direção à base da corola. Nas masculinas as anteras mantêm-se agregadas, com os filetes eretos.

Durante a floração foram observados vários estádios de desenvolvimento floral, descritos na Tabela 3.1. O processo de antese nas flores femininas durou cerca de 4 horas e iniciava-se em torno da 07:30 h e a partir das 11:30 h praticamente todas as flores, que haviam iniciado a antese, já se encontravam totalmente abertas (Figura 3.1).

Tabela 3. 1: Descrição dos eventos florais observados em flores de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em populações equianas na região do estuário amazônico.

Eventos florais	Flores femininas	Flores masculinas
<b>Botões florais</b>	Botões florais com as pétalas fechadas, os lobos estigmáticos apresentando-se soldados, em posição ereta, com coloração branca.	botões florais fechados
<b>Flor em antese</b>	Flores em processo de abertura, com lobos estigmáticos brancos, rebatidos para trás, superfície do estigma úmida.	botões florais em antese, apresentando as anteras brancas
<b>Flores abertas</b>	Flores com pétalas totalmente rebatidas para trás, em direção à corola, bordas das pétalas brancas; estigma apresentando coloração branca a marrom, posição ereta.	Flores abertas, anteras com coloração branca a marrom
<b>Flores senescentes</b>	Flores abertas, bordas das pétalas com coloração marrom; lobos estigmáticos ausentes, resquícios do estigma ressecado, com coloração marrom.	Flores totalmente abertas, bordas das pétalas com coloração marrom, estames secos e com coloração marrom

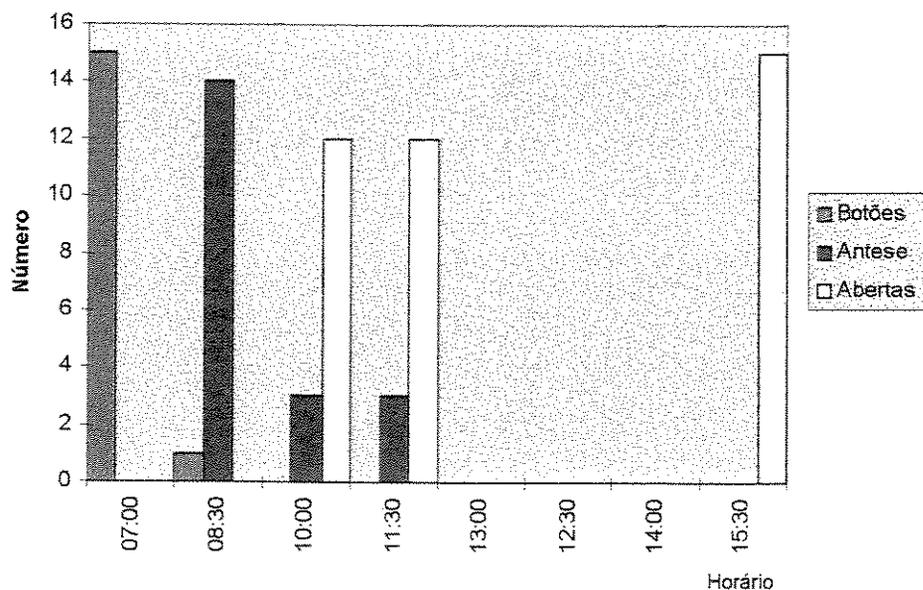


Figura 3. 1: Número médio de flores femininas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em estágio de abertura, antese e abertas, ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).

A antese das flores masculinas não apresentou um padrão tão definido quanto as femininas. Ao longo de todo dia ocorria a abertura de flores, que se iniciava às 07:30 h. Gradativamente, as flores passavam do estágio de botões fechados para abertos, atingindo o máximo de flores abertas às 16:30 h (Figura 3.2). No período da manhã, durante o intervalo entre 07:30 e 11:30 h, concentrou-se o período de maior oferta de pólen, com grande número de flores abertas, anteras brancas e carregadas de pólen. Após este horário, todas as flores abertas no período matinal apresentavam as anteras com coloração marrom, indicando que parte do pólen havia sido removido pela ação de visitantes. Dessa forma, durante o período matinal foi observada a oferta de pólen simultânea à abertura das flores femininas. Tanto a flor feminina quanto a masculina apresentaram antese diurna e permaneceram cerca de 3 a 4 dias na inflorescência.

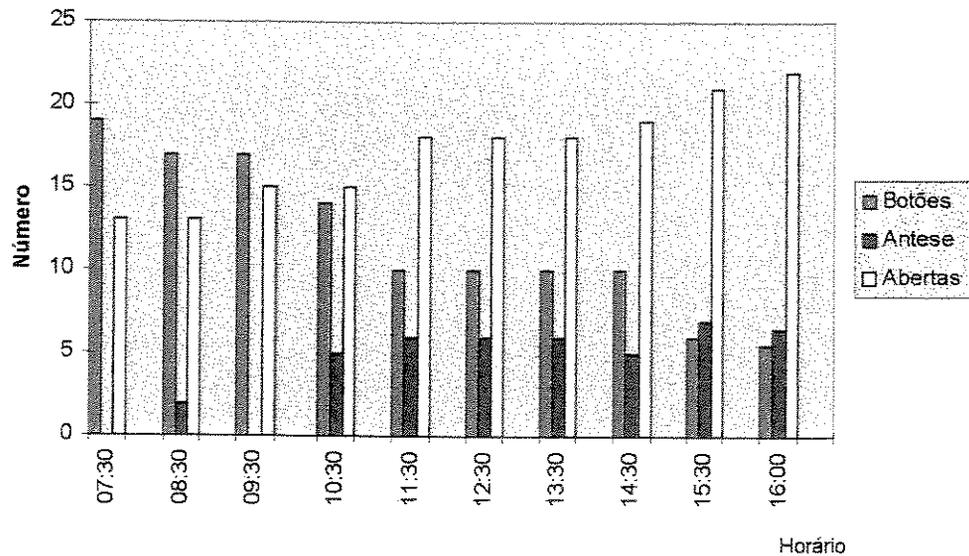


Figura 3. 2: Número médio de flores masculinas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em estágio de botões florais, antese e abertas, dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).

O início da receptividade do estigma, determinado através do teste de SUDAM III, ocorreu na fase em que os lobos estigmáticos, ainda eretos, iniciaram a sua abertura rebatendo-se para trás, correspondendo ao evento da flor em antese (Tabela 3.1). Estendeu-se até a fase em que os lobos se encontravam totalmente abertos, com a superfície estigmática ainda úmida, quando então a flor iniciou seu processo de abertura (flor aberta). O estigma deixou de estar receptivo 2-3 dias após a antese, quando os lobos estigmáticos já se apresentavam ressecados e com coloração marrom (flor em senescência).

Tabela 3. 2: Evolução dos estádios de desenvolvimento de flores femininas em inflorescências de *Virola surinamensis*, expressa em percentagem de flores/estádio ao longo do tempo

Tempo (dias)	Percentagem de flores/estádio			
	Botões fechados	Flores abertas e receptivas	Flores abertas	Flores senescentes
0	100			
3	60	38	2	
4	16	63	4	17
8		66	21	13
11		21	20	59
15				100

O período funcional das flores femininas, no qual encontram-se receptivas, foi de 2 a 3 dias (fases de flor em antese até flores abertas). No entanto, a vida média das flores variou de 4 a 5 dias, sendo que a inflorescência durou em média 15 dias (Tabela 3.2). Como as flores femininas são mais escassas do que as masculinas (Loureiro & Silva 1968; Piña-Rodríguez & Mota 1996), o maior período de receptividade compensaria o menor número de flores. As flores masculinas, por sua vez, tiveram curto período de disponibilidade de pólen após a abertura, mas apresentaram abertura contínua de flores ao longo de todo o dia, além de terem sido produzidas em grande número.

## **Mecanismos de atração dos visitantes**

### **a. Odor**

As flores mantidas em recipientes fechados exalaram odor semelhante, levemente acri-doce. A maior intensidade de odor, tanto entre plantas femininas quanto masculinas, foi percebida no horário entre 08:00 e 09:00 h, nos dias mais quentes.

Glândulas de odor e nectários florais são estruturas que oferecem aos visitantes recursos que os atraem e, quando ativas, colorem-se sob a ação do vermelho-neutro (Vogel 1983). As flores femininas em antese apresentaram coloração avermelhada na borda das pétalas. No ápice a coloração foi mais intensa, indicando a presença de glândulas nestes locais. A parte interna dos lobos estigmáticos e a região mediana do ovário, próxima ao ponto de inserção na corola, também exibiram colorido, menos intenso do que o observado para as pétalas, mas em pontos concentrados.

Nas flores masculinas, foram observados pequenos pontos avermelhados distribuídos na parte externa da corola, no pedúnculo da flor e mais intensamente na base e borda das pétalas e na zona de intersecção entre elas. A diferença de intensidade de coloração, entre as flores masculinas e femininas, indica que estas últimas apresentam maior concentração de glândulas de odor do que as masculinas. No campo foi perceptível o maior odor das plantas femininas, em especial no horário matinal, quando a temperatura atingia 25-27°C. A presença de odor indica que os polinizadores desta espécie poderiam utilizá-lo como forma de localizar o recurso. Em mariposas, borboletas e abelhas, o sentido olfativo é importante na busca de alimentos (Faegri & van der Pijl 1979; Brantjes & Bos 1980). A sinalização pelo odor seria mais funcional para atração dos polinizadores a longa distância, pois à curta este poderia se orientar por outros órgão do sentido, como a visão (Piratelli 1992).

## b. Néctar

O néctar é considerado o atrativo que melhor selecionaria os visitantes, sendo o principal recurso floral (Stiles 1978). No início da antese das flores femininas, foi constada a produção de pequeno volume de néctar (0,4 a 0,5 mm<sup>3</sup>), que rapidamente secava após as 8:30 (Figura 3.3). Vogel (1983) considera a disponibilidade de néctar no início da antese um evento comum, o que "acostumaria" o visitante com o alimento disponível. Embora seja um recurso presente nas flores femininas, em nenhuma etapa foi observada a produção de néctar nas flores masculinas.

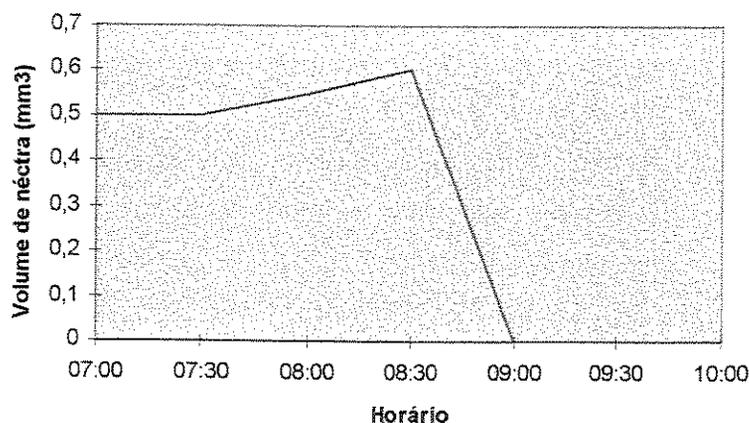


Figura 3. 3: Volume total de néctar (mm<sup>3</sup>) das flores femininas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em estágio de antese dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).

## Comportamento dos visitantes

Os visitantes foram definidos como animais que se dirigem a uma flor em busca de um recurso (Inouye 1980). De acordo com o comportamento de visita, estes podem ser polinizadores primários, quando efetivamente contactam anteras e estigmas (Linhart 1973). Alguns animais visitam as flores sem promover a polinização, são os furtadores, que retiram o néctar sem danificar os tecidos florais. Os pilhadores buscam o néctar e causam danos a flor (Inouye 1980). A classificação dos comportamentos observados em visitantes às flores de virola é apresentada na Tabela 3.3.

Os principais visitantes às flores masculinas foram *Andratobius* sp. e as formigas *Camponotus crassus*. O besouro *Andratobius* sp, apresentou comportamento de pilhador de pólen, não tendo sido observado na planta feminina (Figura 3.4 e Tabela 3.3). Formigas *Crematogaster* sp e *Camponotus crassus* (Hymenoptera: Formicidae), vespas (Hymenoptera: Vespidae), *Trigona* spp (Hymenoptera-Apidae) e insetos pequenos, tanto microhimenópteros quanto dípteros foram os principais visitantes às flores femininas e masculinas. Os microhimenópteros e dípteros foram agrupados na mesma categoria devido à dificuldade de identificá-los, separadamente, nas condições de estudo no campo.

O maior número de visitas ( $n=109$ ) foi obtido para as formigas, seguido do besouro *Andratobius* ( $n=66$ ) e dos microhimenópteros e dípteros ( $n=63$ ). O comportamento dos visitantes diferiu em função do sexo da planta, tendo o teste qui-quadrado ( $X^2 = 42,52; p > 0,01$ ) indicando diferenças significativas entre as taxas de visita obtidas para as plantas femininas e masculinas.

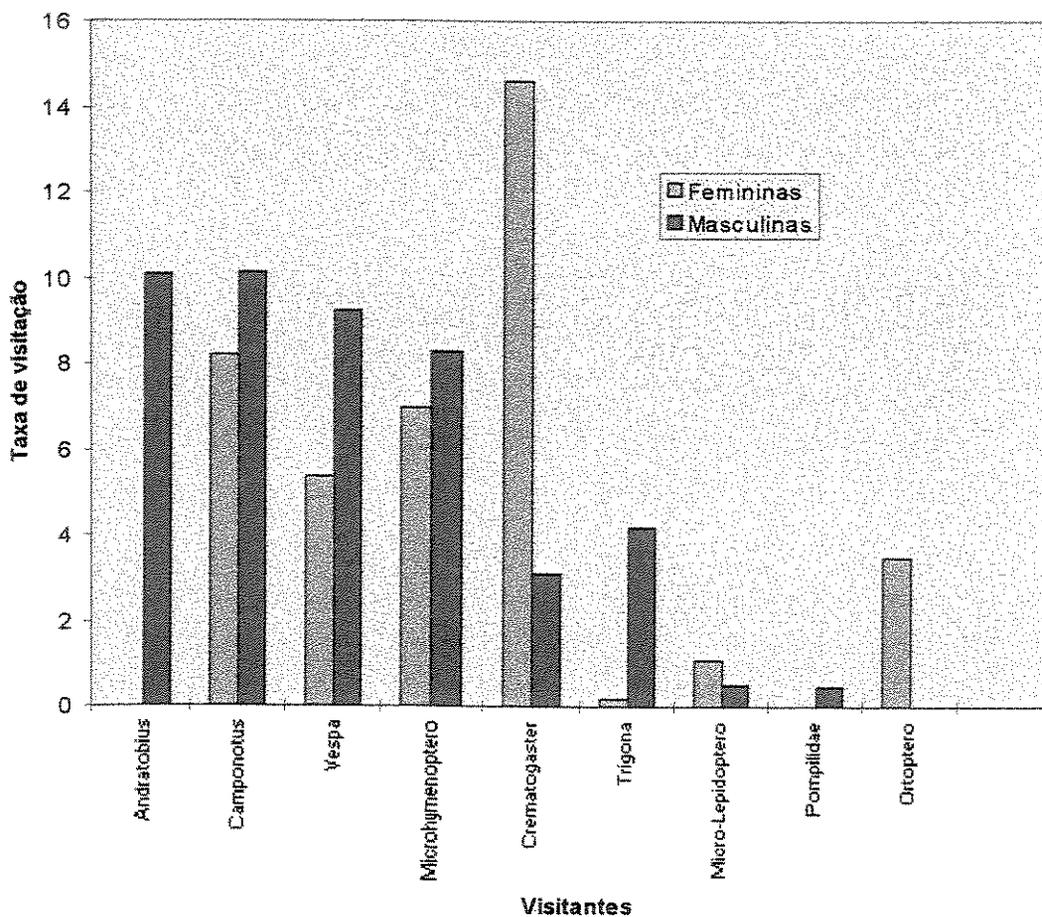


Figura 3. 4: Taxa de visitação às flores masculinas e femininas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).

O comportamento dos visitantes permitiu classificá-los dentro das categorias de *polinizadores*, *pilhadores* e de *visitantes*, representados por aqueles que não utilizam quaisquer recursos floral e não tocam os órgãos reprodutivos (Tabela 3.3).

Tabela 3. 3: Caracterização do comportamento geral apresentado pelos visitantes às flores masculinas (M) e femininas (F) de *Virola surinamensis* (Rol) Warb.

	Tamanho do tubo (mm)	Visitando para raspar o glândulas de odor	Coleta de pólen	Contatos com órgãos reprodutivos	Patrulha	Intensidade de visita	Número de indivíduos em cada visita <sup>1</sup>	Comportamento
Microhymenoptero dípteros	2-3	M/F ++		M/F +++		I	P	Provável polinizador
Andratobius sp.	4-5		M +++			I	P	Pilhador
Crematogaster sp.	6	M/F ++		M/F +	M/F	R	V	Eventual polinizador
Camponotus sp.	5-6	M/F +		M/F +	M/F	I	V	Potencial polinizador
Trigona sp.	7-10	M/F ++	M ++	M/F +		I	V	Eventual polinizador
Microlepidoptero	10-12			M/F +		R	P	Visitante
Vespas	10-12			M/F +		R	P	Provável polinizador
Pompilidae	9-12				M +	R	P	Visitante

(+) = apresentou comportamento em pelo menos 30% das visitas;  
 (++) = comportamento apresentado em 30-50% das visitas;  
 (+++) = comportamento apresentado em mais de 50% das visitas efetuadas.

<sup>1</sup> (R)= Rápida, apenas caminhou rapidamente sobre as flores ou inflorescências; (m)= média, caminhou sobre as flores, ocasionalmente tocou nos órgãos reprodutivos; (I)= Intensa, realizou repetidas visitas à várias flores da inflorescência.  
<sup>2</sup> (P)= Poucos, menos de 2 indivíduos por visita; (V)= mais de dois indivíduos a cada visita.

*Microhimenópteros + dípteros*- Entre os insetos pequenos apenas uma espécie de microhimenóptero<sup>3</sup> foi observada visitando as plantas de virola, sendo estes animais os de menor tamanho (Tabela 3.3). A identificação dos dípteros não foi obtida e o padrão de visita foi semelhante ao constatado para os microhimenópteros. As visitas foram efetuadas por indivíduos isolados. Aproximavam-se diretamente para as flores, penetrando no interior da corola. Por seu tamanho conseguiam penetrar com parte do corpo no interior das flores, contactando os órgãos reprodutivos das flores masculinas e femininas, com a parte ventral ou dorsal do abdome e com a parte superior ou inferior da cabeça (Figura 3.5). Em seguida, aproximavam-se das bordas das pétalas, nos locais onde foi identificada a presença de glândulas, e iniciavam raspagem utilizando as peças bucais. Eventualmente realizavam o mesmo movimento, especialmente nas flores femininas, na área da base do ovário, onde se concentram glândulas. A seguir, podiam voltar a mesma inflorescência ou dirigiam-se a uma flor de outra inflorescência próxima. O tempo de visita foi variável, podendo permanecer em ramos ou inflorescências próximas desde um minuto (tempo mínimo observado) até 30 minutos por visita (tempo máximo).

*Andratobius sp.*- Visitante freqüente apenas às flores masculinas, atuou como pilhador de pólen. Dirigia-se às flores em vôo irregular, pairando sobre as inflorescências. Na flor, executava movimentos de raspagem do pólen das anteras com as patas e peças bucais. Ao deixar as flores, foi possível constatar a retirada do pólen e alteração de coloração das anteras que tornavam-se levemente marrons.

---

<sup>3</sup> O material remetido ao especialista encontra-se ainda em identificação.

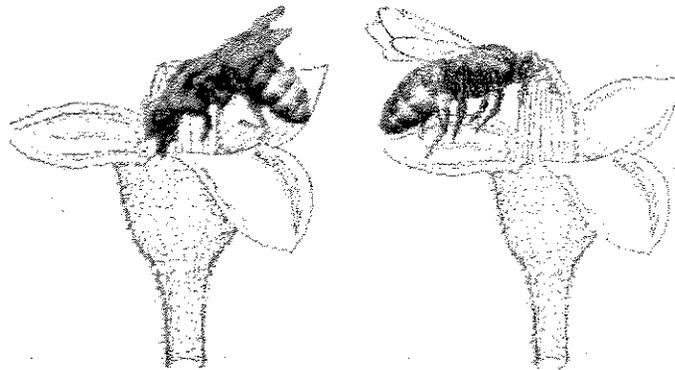


Figura 3. 5: Representação esquemática do comportamento de visitação de microhimenópteros às flores masculinas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995). Não foram respeitadas as proporções exatas entre planta e microhimenóptero.

Formigas *Crematogaster* sp e *Camponotus crassus* - Ambas visitaram tanto as flores femininas quanto masculinas e apresentaram padrão de comportamento semelhante. A principal diferença entre ambas foi a intensidade de visita, sendo que *Crematogaster* foi mais rara na masculina e mais freqüente na feminina. *Camponotus* esteve presente nas plantas durante 100% do tempo em que se realizaram as observações. A maior parte deste, realizou “patrulhamento” percorrendo ramos e inflorescências, podendo, em alguns momentos, tocar os órgãos reprodutivos com as patas ou abdome (Figura 3. 3.7). Durante o patrulhamento mais de um indivíduo percorria os ramos e flores. Ocasionalmente penetrava na flor, até o interior, com a cabeça em direção à base de inserção do ovário na flor ou do filete. Tocava as anteras ou o estigma com a parte anterior ou posterior da cabeça, realizando movimentos como se fosse de raspagem. Em observações feitas em laboratório, foi constatada a presença de pólen de virola aderido a parte distal do abdome recoberto de pelos da formiga *Camponotus*. No entanto, durante suas visitas às flores, tanto femininas quanto masculinas, apenas ocasionalmente tocou os órgãos reprodutivos da flor. O recurso procurado

nas plantas femininas seria o néctar ressecado, que as formigas retiravam através de movimentos de raspagem. O mesmo comportamento foi observado sendo realizado nas áreas de borda das pétalas das flores femininas e masculinas e na base dos órgãos reprodutivos. O provável recurso obtido provinha das glândulas de odor localizadas nestes locais e, nessa ocasião, a formiga contactava com os órgãos reprodutivos. Em 70% das visitas o comportamento observado foi o patrulhamento quando, apenas eventualmente, contactava com as patas os órgãos reprodutivos.

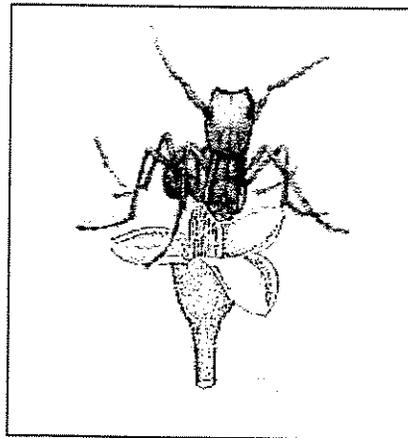


Figura 3. 6: Representação esquemática do comportamento de visitaç o de *Camponotus crassus* (Hymenoptera: Formicidae)   flor masculina de *Virola surinamensis* (Rol) Warb ao longo dos per odos de observa es (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).. N o foram respeitadas as propor es exatas entre planta e visitante.

**Abelhas *Trigona* spp.-** Visitaram mais freq entemente as flores masculinas sendo mais raras na flor feminina. Aproximavam-se das infloresc ncias, aparentemente procurando as flores em condi es “desej veis”. Nas flores masculinas faziam movimentos de raspagem com as pe as bucais nas anteras. Nessa ocasi o podiam tocar os  rg os reprodutivos tamb m com a cabe a e abdome. Uma vez acumulada uma certa quantidade nas mand bulas, levantavam v o e permaneciam pairando sobre a infloresc ncia, enquanto transferiam o material recolhido (p len) para as patas traseiras, nas corb culas. Ap s concluir, realizavam novo movimento retirando do corpo, com as patas dianteiras, o p len aderido

transferindo-o para a corbícula. Em seguida voltavam ou não à mesma inflorescência. As visitas a cada inflorescência duraram de 1 a 15 minutos. As visitas das *Trigona* sp. nas flores femininas foram curtas (menos de um minuto). Aproximavam-se das flores em vôo adejado pousando na flor e introduzindo a cabeça no interior da corola, tocando o estigma. Ao caminhar sobre a flor tocavam o estigma com o abdome. Pelo fato de tocarem os órgãos reprodutivos poderiam ser polinizadores, no entanto devido a baixa taxa de visitação foram considerados como polinizadores eventuais.

**Microlepidópteros-** A taxa de visitação tanto em flores femininas quanto masculina foi baixa. Dirigia-se à flor em vôo irregular, pousando na maioria das vezes na parte externa. Ocasionalmente pousa na borda das pétalas e toca os órgãos reprodutivos com a asa, ou introduzia a probóscide no interior da corola. As visitas foram rápidas e se restringiram a apenas um inseto por visita. Não apresentou características de polinizador, mas poderia fazê-lo incidentalmente.

**Vespas-** Dirigiam-se às flores femininas ou masculinas em vôo adejado irregular. Sobrevoavam as inflorescências e pousavam sobre as flores, contactando os órgãos sexuais com as patas e a parte distal do abdome. As visitas foram curtas (1 a 2 minutos), mas freqüentes, realizadas na maioria das vezes em grupos de 2 a 5 indivíduos que pousavam em flores ou inflorescências diferentes. Pela intensidade com que visitam as flores de virola, poderiam ser considerados prováveis polinizadores.

**Pompilidae-** Foram os visitantes de maior tamanho, no entanto em nenhum momento contactaram os órgãos reprodutivos, restringindo-se a caminhar sobre os ramos da inflorescência.

## Horários de visitação

Além de diferenças nas taxas de visitação, foram observados padrões distintos de visitação em relação ao horário e ao sexo da planta visitada.

O horário de maior pico de visitação foi o intervalo 12:00-13:00 (Figura 3.7), promovido pela alta taxa de visitação de vespas em plantas masculinas. Não houve sobreposição de suas visitas em plantas de diferentes sexos, uma vez que nas plantas femininas estas se concentraram no período entre 16:00 e 17:00.

As formigas *Camponotus* apresentaram atividade de visita distribuída ao longo de todo o dia, com maiores taxas de visitação nos horários de 10:00 às 11:00 hs e à tarde, entre 17:00 e 18:00 hs (Figura 3.8). As visitas de *Camponotus* ocorreram simultaneamente nas plantas femininas e masculinas.

Para os microhimenópteros+dípteros o padrão de visitação foi bastante semelhante às vespas, com horários diferenciados para cada sexo (Figura 3.8 e 3.9). Entre as femininas as visitas ocorreram no período matinal (9:00-11:00 hs) e vespertino (14:00-16:00 hs). Estes horários de pico não se sobrepõem aos das visitas em plantas masculinas, que ocorreram apenas no período vespertino (13:00-14:00 hs e 17:00-18:00 hs).

*Trigona* concentrou praticamente todas suas visitas às plantas masculinas, no período de 10:00 às 11:00 hs, com algumas visitação neste horário às femininas (Figura 3.9).

A distribuição da visitação ao longo do dia para os vários visitantes poderia evitar a competição entre polinizadores. Eventualmente foram observados encontros agonísticos entre vespas e *Trigona*, especialmente no horário de 1200 às 1300 hs, onde se concentravam as visitas das vespas. Os únicos picos coincidentes de atuação contínua ocorreram na planta feminina entre as formigas *Camponotus* e os microhimenópteros+dípteros, no período matutino (9:00-11:00 hs) e nas masculinas, no vespertino (17:00-18:00). Não foi observado qualquer comportamento agressivo por parte de ambos.

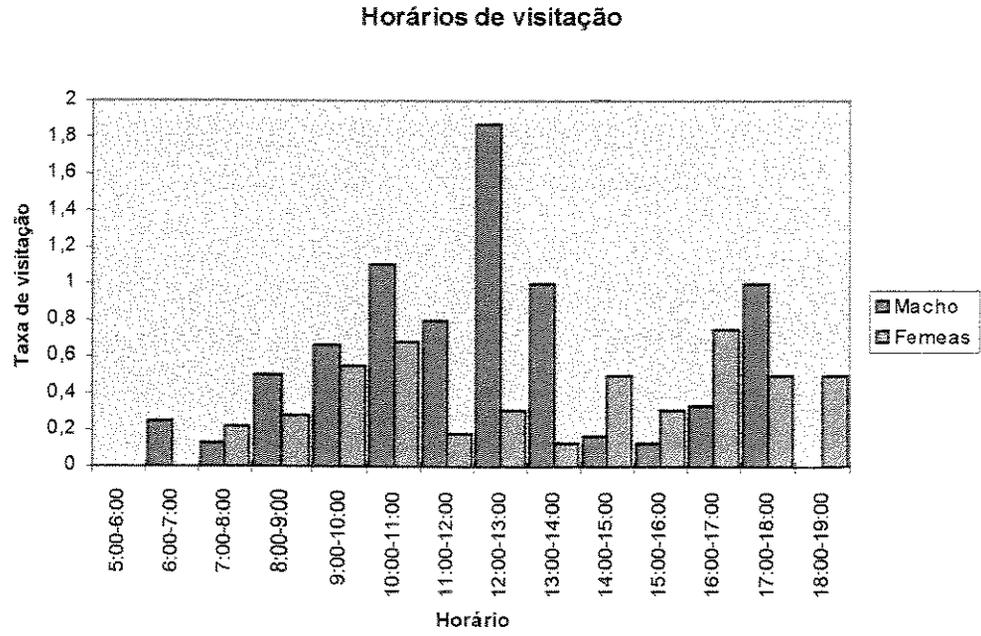


Figura 3. 7: Taxa de visitação em flores masculinas (macho) e femininas (fêmeas) de *Virola surinamensis* (Rol) Warb ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).

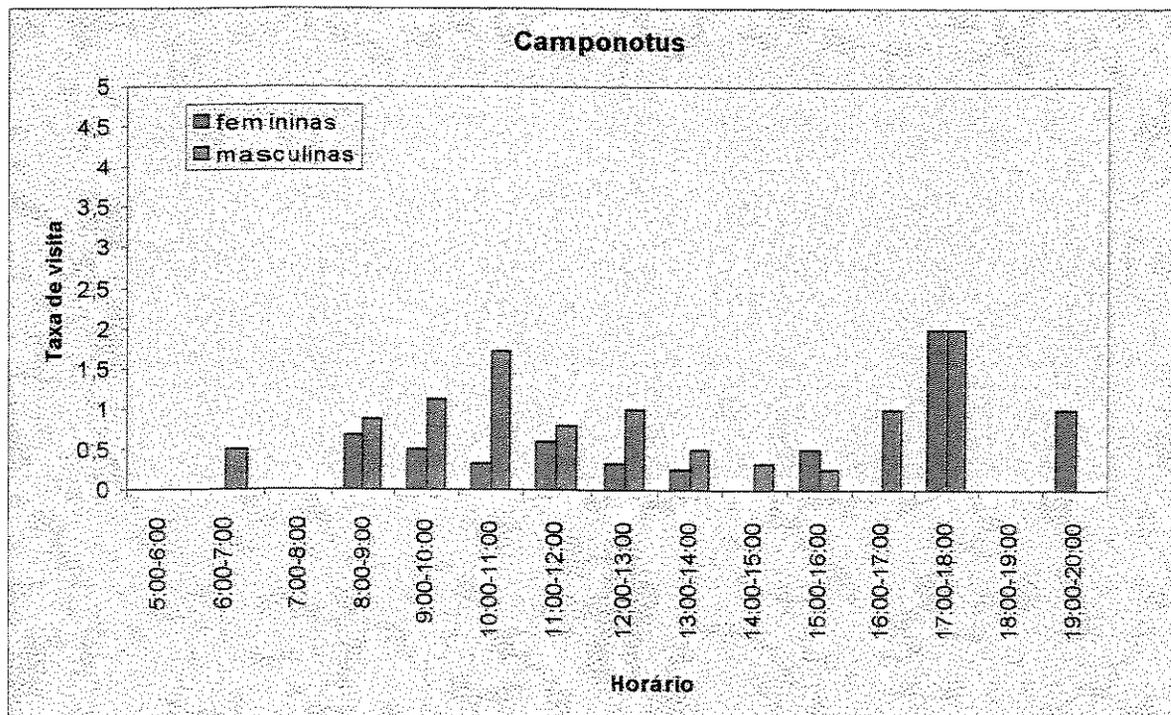
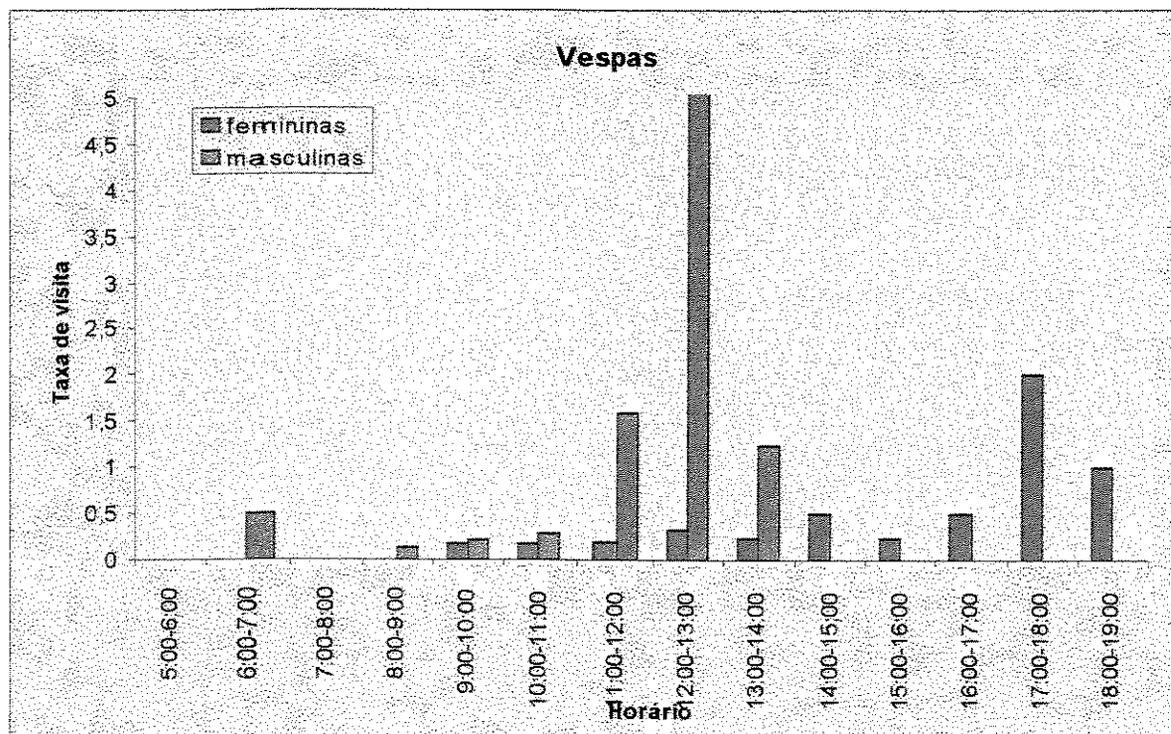


Figura 3. 8: Taxa de visitação de Vespas (Hymenoptera: Vespidae) e formigas *Camponotus crassus* (Hymenoptera: Formicidae) em flores masculinas e femininas de *Virola surinamensis* (Rol) Warb ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).

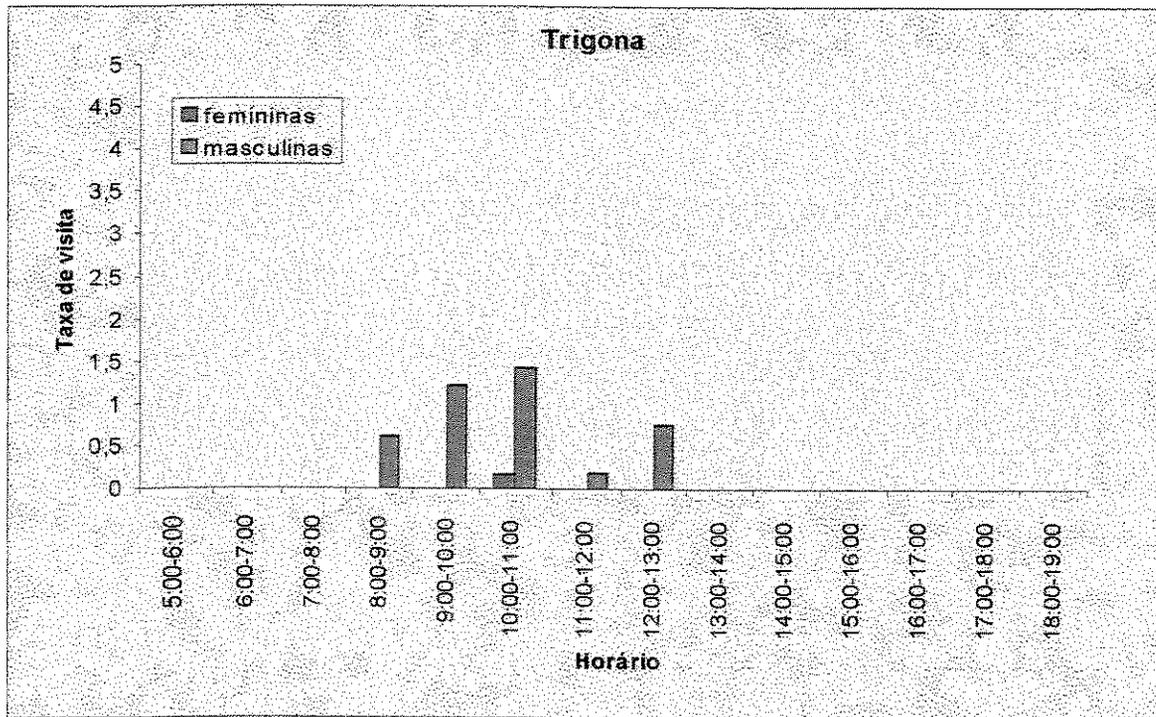
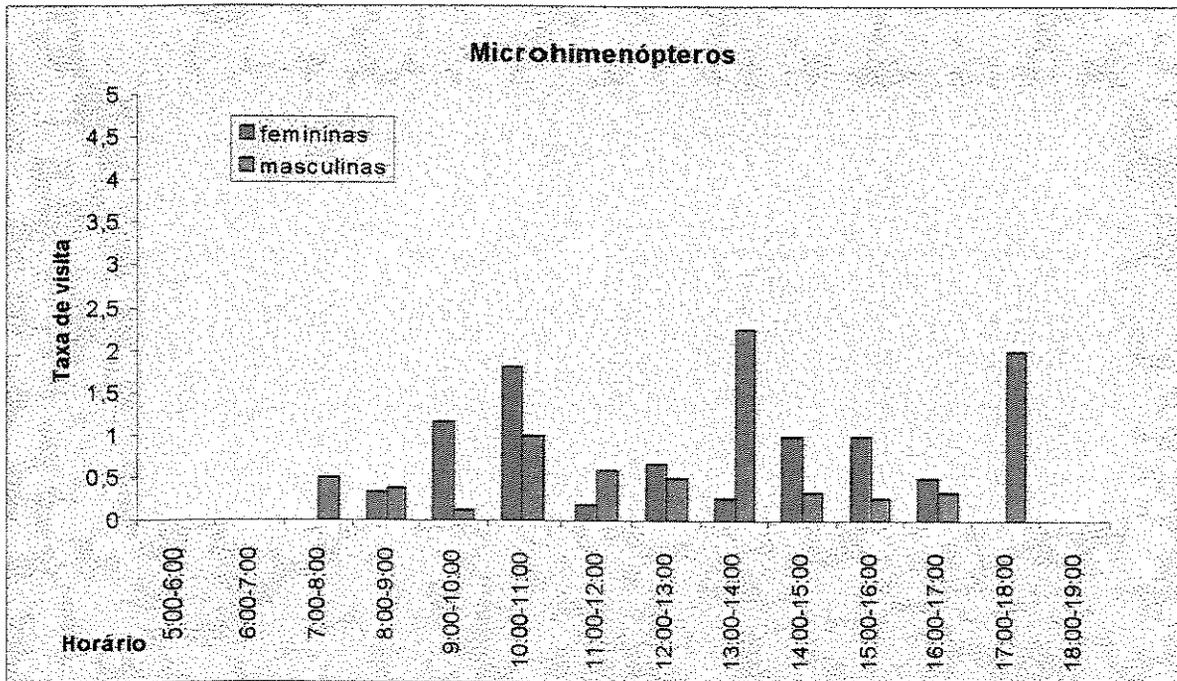


Figura 3. 9: Taxa de visitação de microhimenópteros+dípteros e *Trigona* sp. por horário de observação em flores masculinas e femininas de *Virola surinamensis* (Rol) Warb ao longo dos períodos de observações (julho-outubro de 1992-1993 e julho-setembro de 1994-1995).

## Discussão

As flores de *Virola surinamensis* possuem características que permitem associá-las à síndrome de polinização de melitofilia, descrita por Faegri & van der Pijl (1982). Suas flores têm cor clara, amarelada, presença de odor, néctar ou óleos e antese diurna.

Os padrões de antese florais têm sido associados ao hábito do polinizador (Faegri & van der Pijl 1982). Flores polinizadas por morcegos apresentam antese vespertina ou noturna (Sazima & Sazima 1974), enquanto as polinizadas por insetos tendem a apresentar antese matutina ou durante os horários mais quentes do dia (Noronha & Gottsberg 1980; Sazima & Sazima 1989). O comportamento floral de antese de *Virola surinamensis* indica uma estratégia que propicia a ocorrência de flores receptivas (femininas) e aptas a dispersarem pólen (masculinas) durante todo dia. As flores masculinas, mais abundantes e apresentando antese ao longo de todo dia, tornariam os recursos florais disponíveis por períodos maiores, garantindo a atração de vários polinizadores, em diferentes horários do dia.

A quantidade e qualidade de recursos disponíveis afetam a frequência de visita dos polinizadores e o seu comportamento (Pyke & Waser 1981).

As árvores masculinas apresentaram florescimento intenso e de longa duração. Associado ao amplo período de antese, esta característica poderia ter a função de manter o polinizador na área, mesmo quando não houvesse oferta de recursos de flores femininas.

A competição entre plantas por polinizadores pode gerar padrões diferentes de comportamento que levam as espécies, ou indivíduos, a evitar ou reduzir a competição (Waser 1983). A convergência das características florais entre as flores femininas e masculinas de virola pode aumentar a densidade de flores por área, propiciando a permanência e eficiência do polinizador na área, pelo aumento do número de visitas.

Provavelmente, o principal atrativo oferecidos aos visitantes pelas flores de virola foi o odor, comum às flores de ambos os sexos. Como o florescimento feminino foi menos intenso e a sua duração foi mais curta do que o masculino, a oferta de néctar funcionaria como atrativo "extra",

garantindo a visitação pelo polinizador. As flores femininas atrairiam o polinizador pela semelhança de forma e odor em relação às masculinas. Os visitantes procurariam a flor em busca do recurso (pólen e odor ou óleo), ao qual teriam sido "acostumados" pela floração contínua das plantas masculinas (Capítulo 2). A oferta de néctar aumentaria o tempo de permanência do visitante a cada flor feminina, mesmo sem o recurso pólen.

Este padrão de comportamento foi definido por Baker (1976) como "polinização por engano" (Mistake pollination). No caso estudado pelo autor, as flores masculinas de *Carica papaya* ofereciam o recurso (néctar) e as femininas, que não produziam néctar, eram visitadas devido à suas características semelhantes às masculinas. Para o funcionamento do modelo proposto, é preciso que as femininas mimetizem as masculinas.

O mimetismo de flores femininas é relatado em vários taxa (Gilbert 1975; Bawa 1977) e em várias espécies de Caricaceae (Baker 1976; Bawa 1980; Piratelli *et al.* 1993). Nas relações de mimetismo, os mímicos apresentam características semelhantes ao modelo (Ford 1975). Para manter-se estável na população os modelos (flores masculinas) devem existir em maior quantidade que os mímicos (flores femininas), sendo esse padrão observado em *V. surinamensis*.

O odor poderia funcionar como atrativo principal, mas os recursos florais mais procurados pelos visitantes foram o pólen, nas masculinas, e as glândulas de óleo ou odor presentes em ambos os sexos. Na feminina, embora haja oferta de néctar no período matutino, este seca rapidamente a partir da 9:00 hs. No entanto, a taxa de visitação foi constatada ao longo de todo dia, havendo picos de visita tanto no período matutino quanto vespertino, demonstrando que o néctar não seria o único recurso floral atrativo ao polinizador.

O comportamento mais freqüente observado entre os polinizadores foi o de raspagem nos locais onde se verificou a presença de glândulas. Talvez este, em conjunto com o odor, sejam os recursos que atuariam na atração dos vários polinizadores.

A polinização não demonstrou padrão preciso, pois o contato com o agente polinizador se deu em várias partes do corpo (patas, cabeça, abdome, asas). Espécies consideradas mais evoluídas apresentam

especificidade de agentes polinizadores (Stiles 1981), com características morfológicas relacionadas ao comportamento e padrões corporais do polinizador. A diversidade de recursos florais oferecidos, a intensidade de florescimento das flores masculinas e a disponibilidade constante de flores receptivas e com pólen indicam que a virola poderia não apresentar especialização de agente polinizador.

Entre os polinizadores de *Virola surinamensis* predominaram insetos pequenos, em especial Dípteros e Himenópteros (Tabela 3.3). Dentre eles, os microhimenópteros e dípteros, as vespas, formigas e *Trigona* possuem padrões de contato com os órgãos florais, que possibilitariam sua ação como polinizador. Confirmando a afirmativa de Stiles (1981), Paulino-Filho (1985) afirma que a família das Myristicaceae, a qual pertence a virola, está entre os grupos de plantas menos evoluídos.

O fato da espécie manter esta diversidade de polinizadores poderia ampliar suas chances de polinização, mesmo em habitats perturbados ou onde não ocorra naturalmente. Deve-se considerar que as observações foram efetuadas em plantio puro e equiano. Em condições naturais espera-se que a virola apresente padrão de polinização não específico, mas com a predominância de polinizadores pequenos e de curta distância.

Embora a virola tenha apresentado vários potenciais polinizadores, a distribuição da visitação ao longo do dia pode gerar uma redução na competição entre eles. Apenas ocasionalmente, conforme foi observado para *Trigonas* e vespas, houve encontros agonísticos, mas restrito a uma pequena parcela do tempo total de visitação.

Dentre todos os visitantes, a formiga *Camponotus* foi sem dúvida o mais freqüente e o que mais vezes entrou em contacto com os órgãos reprodutivos de ambos os sexos, tendo sido observados grãos de pólen aderidos ao seu abdome e patas.

As formigas apresentam em seu corpo glândulas metapleurais, cuja função seria o reconhecimento da espécie. Estas são exócrinas, situadas na porção posterior do metatórax, tendo comunicação com o exterior através de um orifício situado acima do terceiro par de patas, do qual a secreção flui continuamente. A substância produzida por essas glândulas tem atividade anti-microbiana sobre *Escherichia coli*, *Staphylococcus*

*aureus* e *Penicillium glaucum* (Diehl-Fleig 1995). A ação antibiótica destas glândulas poderia afetar a germinação e viabilidade do grão de pólen aderido às formigas. Estudos citados por Diehl-Fleig *op cit.* demonstraram que a germinação do pólen de *Acacia* e *Brassica oleraceae* foi inibida pela secreção das glândulas pleurais. A substância excretada causava desidratação do grão de pólen, impedindo sua germinação. Ambas as formigas *Crematogaster* e *Camponotus* segregam estas substâncias que utilizam na sua higiene individual, havendo a possibilidade de inibirem a germinação do grão de pólen de *Virola surinamensis*, especialmente aquele aderido na região de suas patas e abdome. Restariam ainda os grãos da parte superior e inferior da cabeça. Em função disto, levanta-se a hipótese da formiga poder ser um eventual polinizador, baseado em seu comportamento de visita, mas não um polinizador principal.

O comportamento social das formigas origina a formação de colônias que tendem a forragear em áreas próximas ao ninho, onde aquelas que se afastam estão sujeitas a intensa predação. Por este padrão, a atuação das formigas polinizadoras ficaria restrita à área de ação da colônia a que pertencem (Hölldobler & Wilson 1990).

Pelo comportamento apresentado, os principais polinizadores foram os microhimenópteros+dípteros, vespas sociais pequenas e abelhas do gênero *Trigona*. O polinizador eficiente é aquele que contacta anteras e estigmas, move-se rapidamente entre plantas e permanece constante à esta espécie, mesmo que outras estejam floridas (Feinsinger 1983; Feinsinger *et al.* 1988).

Entre os himenópteros, as abelhas e as vespas sociais são forrageiras que não se distanciam de seu ninho e área de forrageamento. No entanto, conforme constataram Noronha & Gottsberg (1980), as abelhas tendem a não ser “fiéis” na visitação à espécies florindo, podendo coletar pólen de várias espécies em uma única visita (Cottini *et al.* 1988).

Em geral, a distância de vôo é diretamente relacionada com o tamanho do inseto (Roubik 1989). Abelhas grandes como *Eufriesia surinamensis* foram reportadas como capazes de percorrer distâncias de até 23 km em torno do ninho (Janzen 1971), embora existam dúvidas a respeito deste dado (Myers & Loveless 1984).

Abelhas menores como *Cephalotrigona* e *Melipona* têm distâncias de vôo em torno de 1,7 a 2,4 km, respectivamente (Roubik & Aluja 1983) e pequenas abelhas asiáticas, de tamanho semelhante a *Trigona*, visitaram palmeiras situadas a 1,1 km de distância de seus ninhos (Appanah 1981; 1985). A distância média de vôo da abelha *Trigona* pode ser considerada com sendo 2 km (Marlies Sazima, comunicação pessoal).

Por suas características, tanto os microhimenópteros e dípteros, as vespas quanto *Trigona* spp. podem ser considerados como de vôo curto. O fato dos polinizadores observados na população eqüiana de virola serem de vôo curto ou de amplitude de ação limitada, como as formigas, tem implicância direta sobre a estrutura de sua população. No caso desse padrão se repetir em áreas naturais, a retirada excessiva de indivíduos na mata, devido à exploração, poderia vir a comprometer a continuidade e a reprodução da espécie, alterando seu processo biológico de polinização.

A relação planta-polinizador é efetiva quando apresenta características mutualísticas, em que ambos são favorecidos, a planta com o serviço de polinização e o animal, com o recurso floral (Howe & Westley 1988). Para a planta é importante que o polinizador percorra o maior número possível de indivíduos; no entanto, os animais tendem a ser sedentários, dispendendo o mínimo de recursos no seu forrageio. A polinização dependeria então de um balanço entre estas pressões seletivas (Feinsiger 1983).

O impacto do aumento da distância entre plantas poderia ter como consequência imediata dificultar a ação do polinizador. Indiretamente, ao permanecer na área menor número de indivíduos, florescendo sincronizadamente, poderia aumentar a probabilidade de cruzamentos entre plantas da população remanescente.

Além disso, com a redução do número de plantas por área reduz-se a oferta de alimentos, o que poderia levar o polinizador a buscar outros recursos mais abundantes. Considerando que a maior intensidade de floração de virola ocorre na estação seca, quando há também muitas outras espécies florindo, a maior oferta de recursos poderia levar o polinizador a buscar aqueles mais abundantes em detrimento da polinização da virola.

Espécies que têm polinizadores de curto alcance geralmente apresentam distribuição agrupada, o que facilitaria a sua ação (Kageyama 1990). Com isto, formam-se colônias que compartilham do mesmo "pool" genético. Considerando essa característica, o distanciamento entre plantas, provocado pela exploração e a redução do número de indivíduos, poderiam afetar a ação de seus polinizadores e a distribuição de gene na população. A partir deste conhecimento seria recomendável atuar nas áreas sob exploração de virola, no sentido de aumentar o número de plantas por área e iniciar sua conservação *in-situ*.

---

# CAPÍTULO 4

## Maturação e dispersão de sementes de *Virola surinamensis* (Rol) Warb. em áreas de várzea do estuário amazônico

### Introdução

Espécies zoocóricas tendem a apresentar mecanismos de atração dos agentes dispersores, sejam estes o conteúdo nutritivo das unidades de dispersão (arilo, fruto ou sementes) ou mesmo a sua coloração (Faegri & van der Pijl 1982). Estruturas coloridas dos frutos maduros envolvem a atração de agentes dispersores, em geral aves, capazes de identificar cores conspícuas na vegetação. Autores como Janzen (1983) e Wilson & Thompson (1982) consideram que teria havido um “ajuste” entre o tempo de maturação e o de dispersão. Esse fato levou Piña-Rodrigues & Aguiar (1993) a sugerirem a alteração de coloração como índice de maturação eficiente para espécies zoocóricas. A mudança de coloração funcionaria como uma *bandeira* (*sensu* Wilson & Thompson 1982), indicando a presença de frutos maduros, aptos para a dispersão.

A maturação fisiológica corresponde ao ponto em que a semente atinge sua máxima capacidade germinativa, máximo vigor, máxima velocidade de germinação e máximo peso seco (Popinigis 1984; Carvalho & Nakagawa 1980). Em algumas espécies, o ponto de maturação fisiológica pode coincidir com a fase de dispersão das sementes enquanto outras apresentam-se ainda imaturas no momento da dispersão (Piña-Rodrigues & Aguiar 1993).

A dispersão das sementes para longe da planta-mãe é um fator diretamente relacionado ao comportamento do dispersor. Fatores como a abundância de frutos, tamanho da semente (Foster 1990), sincronia de

frutificação e maturação (Wilson & Thompson 1982) podem alterar o padrão de dispersão de sementes. No Panamá, Howe (1983) constatou a dispersão de sementes de *Viola surinamensis* por aves de grande tamanho, em especial os tucanos, capazes de engolirem as sementes de virola. Plantas com sementes grandes apresentam vantagem adaptativa para seu estabelecimento, no entanto, tendem a apresentar especificidade de dispersor o que dificulta sua disseminação no ambiente (Wheelwright 1985; Howe & Westley 1988). Além dessa característica, a presença de toxinas no arilo de virola exclui grande variedade de aves e mamíferos como potenciais dispersores (Howe 1981; Howe & Vande Kerckhove 1981). Apesar dessa afirmação, Rodrigues *et al.* (1993) constaram que a presença de sementes de *Viola sebifera* em excrementos de anta, caracterizando uma provável dispersão à longa distância por endozoocoria.

Aves de menor porte (*Trogon masena*; *Baryphthengus martiii*) observadas por Howe *et al.* (1985), regurgitaram a semente sob a copa da árvore em um raio de 20 m, enquanto as maiores (*Penelope purpurascens* e *Ramphastos swainsonii*) foram capazes de transportar as sementes a mais de 45 m. Estudos de campo demonstraram que as sementes de virola próximas à planta-mãe foram quatro vezes mais atacadas por *Conotrachelus* sp (Curculionidae), do que aquelas à mais de 25 m (Howe & Smalwood 1982). Espécies com dispersão de sementes à curta distância podem apresentar uma estrutura familiar, com maior ocorrência de endogamia (Hamrick & Loveless 1986; Hamrick *et al.* 1991).

Os tucanos foram considerados por Howe (1981) e Howe & Westley (1988) como disseminadores de sementes de virola na floresta. No entanto, a grande oferta de frutos por árvore pode ser um fator limitante à mobilidade do agente dispersor. Segundo os autores, poucas árvores foram capazes de suportar muitos tucanos. Dessa forma, a oferta de frutos, associada ao comportamento do visitante, afetaria o padrão de disseminação de sementes no ambiente, que poderia propiciar a dispersão à curta distância.

## Objetivos

- Verificar se as sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. haviam atingido o ponto de maturação fisiológica no momento da dispersão;
- Estudar detalhadamente o comportamento alimentar do tucano *Ramphastos vittelinus ariel*, apontado como principal dispersor de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.
- Avaliar a distância de dispersão por hidrocoria das sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em áreas naturais de várzea alta e várzea baixa;

## Metodologia

### **Áreas de colheita**

As sementes foram colhidas em 52 matrizes de 9 localidades na região do estuário amazônico. As colheita foram realizadas em áreas localizadas nos rios Baquiá e Murupucus, na região de Gurupá (Ilha de Gurupá-PA); na região do Pacoval (Melgaço-Ilha de Marajó-PA), em Breves (Ilha de Marajó-PA) e no rio Piarim em Portel (Figura 1.1). O número de matrizes/local foi variável, estando estas distantes entre si no mínimo 100 m.

Todas as árvores matrizes situavam-se em várzea e as sementes foram colhidas na estação das chuvas (janeiro-fevereiro), quando as áreas se encontravam alagadas.

## **Maturação de sementes**

As sementes das matrizes foram misturadas para formar uma amostra composta, com no mínimo 5 matrizes/local. As amostras de cada local foram separadas em estádios ou classes de maturação, empregando-se índice de maturação baseado na coloração dos frutos e sementes. As classes obtidas foram *(a) frutos fechados com coloração verde*, ainda na copa das árvores; *(b) frutos fechados, amarelo-esverdeados*, com sementes apresentando arilo de coloração branca; *(c) frutos recém-abertos*, com as sementes expostas, apresentando arilo de coloração vermelho-intensa; *(d) semente marrom, com arilo*, já dispersas, que haviam permanecido cerca de 1 a 2 dias na água e *(e) sementes marrom, sem arilo*, colhidas diretamente na água, com 5 a 7 dias pós-dispersão.

A colheita de sementes foi realizada diretamente nas árvores, com auxílio de equipamentos de alpinismo (estádios *a*, *b* e *c*) ou na água da várzea (estádios *d* e *e*). Para a colheita das sementes na várzea, a área em torno de cada planta matriz foi circundada com redes abrangendo um área de diâmetro superior à copa, retirando-se todas as sementes que haviam caído anteriormente. Após cada intervalo correspondente aos estádios *d* e *e* foram retiradas todas as sementes flutuando na água.

As sementes, separadas em classes de maturação, foram semeadas em canteiros preparados em viveiro florestal situado em Icoaraci (Belém-PA), nos meses de março a julho de 1992 e 1993. O substrato utilizado foi uma mistura de areia, terra e composto de serragem (1:1:1). A germinação foi estimada através da taxa de emergência em percentagem, sendo apresentadas as médias para os dois anos de colheita.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado. O experimento foi instalado com 2 repetições/ano de colheita e 10 sementes/parcela. Os dados de percentagem foram transformados em  $\text{sen} \sqrt{p + 0,05}$ .

## **Zoocoria**

### **Comportamento dos visitantes em áreas eqüianas e povoamentos naturais**

Nos anos de 1993 e 1994, foram efetuadas observações de campo entre 05:00 e 11:00 h, em árvores frutificando na área de reflorestamento de *Virola surinamensis* localizada em Icoaraci (Belém-PA). O horário foi determinado após observações naturalísticas descontínuas efetuadas em anos anteriores indicando que neste intervalo ocorria a visitação dos tucanos às árvores frutificando de virola, na área de estudo. Posteriormente, foram observados, em 5 dias consecutivos, os visitantes aos frutos no período de 05:00 às 11:00 h, em árvores ocorrendo em área natural na região do rio Preto (Melgaço- Ilha de Marajó-PA). As árvores estudadas apresentavam intensa frutificação, com os frutos abertos expondo a semente com arilo vermelho intenso se destacando. Os dados obtidos foram comparados com os de Paulino Filho (1985).

## Comportamento alimentar de *Ramphastos vitellinus ariel* em cativeiro

Para o estudo detalhado do tucano *Ramphastos vitellinus ariel*, considerado por Paulino-Filho *op cit* como principal dispersor de sementes de virola, foram efetuadas observações sobre o comportamento alimentar em condições de cativeiro. O comportamento foi descrito com base nos domínios de regularidade de Drummond (1981). O estudo em cativeiro visou a obtenção de informações que são difíceis de serem avaliadas em áreas naturais, onde as árvores atingem até 30 m de altura, com as copas se entrelaçando, dificultando as observações mesmo com o uso de binóculos.

Aos tucanos foram oferecidas sementes colhidas de árvores do povoamento equiano localizado em Icoaraci (Belém-PA). Para a remessa foram selecionados frutos em fase de início de deiscência. Para o transporte, foram acondicionados em embalagens termo-isolantes, e dispostos em camadas intercaladas com papel umedecido, visando manter a umidade interna alta, evitando o dessecamento dos frutos. O material foi lacrado e remetido por via aérea, tendo chegado ao seu destino 48 horas após a colheita.

As sementes de virola, com arilo vermelho, foram oferecidas destacadas dos frutos em bandejas plásticas em um recinto de 20 x 4 m no Parque Ecológico Municipal de Americana (SP). Foi observado comportamento alimentar, o número de sementes ingeridas e regurgitadas e o tempo transcorrido.

Amostras das sementes enviadas foram semeadas com 4 repetições de 10 sementes cada, em canteiro, na área de viveiro da empresa EIDAI do Brasil Madeiras S.A. para avaliar-se a sua capacidade germinativa.

## **Hidrocoria**

A distância de dispersão de sementes pela água foi avaliada em duas condições: (a) **várzea baixa**, ao longo de um igarapé, com 2,5 km de extensão, afluente do rio Preto, no Município de Melgaço, na Ilha de Marajó-PA e (b) em área de **várzea alta** ou várzea de chuva no rio Laguna, no mesmo Município (Figura 1.1).

A velocidade média dos cursos d'água foi estimada anotando-se o tempo médio transcorrido para 25 sementes de virola percorrerem 100 m de área livre de obstáculos.

### **Dispersão em área de várzea baixa**

As sementes de virola foram pintadas com tinta óleo nas cores branca, coral, azul, vermelho, amarelo e verde fluorescente e lançadas no igarapé que desembocava no rio Preto (Melgaço). O igarapé selecionado apresentava cerca de 1,0 km de comprimento, medindo na foz 5,0 m de largura e 1,0 m nos pontos mais estreitos, a partir de 850 m da origem. Na foz foi instalada uma rede para captura das sementes. Foram marcados pontos a diferentes distâncias da foz, nos quais foram lançadas as sementes, sendo uma cor para cada ponto. O número de sementes por cor variou em função da distância da origem (Tabela 4. 1).

Tabela 4. 1.: Quantidade de sementes de sementes de *Virola surinamensis* dispostas por ponto de amostragem e distância (m) a partir da foz do igarapé do rio Preto (Melgaço-Ilha de Marajó-PA).

Cor	Número de sementes	Distância da foz (m)
Branca	100	30
Coral	100	66
Azul	150	126
Vermelha	200	271
Amarela	250	431
Verde	300	876

Após 24 horas, procedeu-se a contagem das sementes presas na rede e a recaptura de todas as sementes ao longo do igarapé. As sementes recapturadas foram consideradas como **fixadas** quando foram encontradas em locais considerados como propícios à germinação e estabelecimento (raízes de outras árvores, barrancos e vegetação ribeirinha), semelhantes àqueles nos quais se constata a ocorrência de regeneração natural.

### **Dispersão em área de várzea alta**

Na área de várzea alta, próxima ao rio Laguna, foram colocadas na água, próximas às raízes de uma árvore adulta, 20 sementes de cada cor empregada no experimento anterior (2 repetições de 10 sementes). A recaptura foi efetuada 24 horas após a distribuição.

## Resultados e discussão

### ***Maturação das sementes***

Comparando-se os diferentes estádios de maturação, os maiores valores de taxas de emergência foram obtidas para sementes de cor marrom, com arilo e dispersa a 1-2 dias (19,6%). Pelo teste de Tukey as sementes de cor marrom não diferiram significativamente daquelas com arilo vermelho (15,9%) e dispersas na água a 5-7 dias- com 13,8% de germinação (Tabela 4. 2).

O resultado da análise de variância ( $F= 0,557; p > 0,01$ ) indica que existem diferenças significativas entre os estádios de maturação. No entanto, pelo valor de  $F$  menor do que 1, pode-se supor que estas diferenças sofreram influência de algum fator que foi controlado pelo tipo de análise utilizado, mas que não foi passível de ter sua influência isolada. Pode-se sugerir que o alto coeficiente de variação obtido para os dados de germinação/estádio de maturação refletiria as diferenças entre plantas-matrizes e locais de colheita de sementes que não foram isolados pelo delineamento experimental empregado.

O fato de não terem sido obtidos todos os estádios de maturação nos locais de colheita, além da quantidade limitada de sementes por árvore, restringiam a instalação de delineamentos que permitissem o maior controle das fontes de variação.

Tabela 4. 2.: Resultados dos parâmetros estatísticos descritivos e da análise de variância (F) aplicada à sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em diferentes estádios de maturação. (Médias de germinação seguidas da mesma letra não apresentam diferenças estatísticas a nível de 5%)

<i>Estádio de maturação</i>	<i>Número de árvores/estádio</i>	<i>Número de locais de colheita de sementes</i>	<i>Porcentagem média de germinação</i>	<i>Coefficiente de variação (%)</i>
(a) frutos fechados com coloração verde, ainda na copa das árvores;	3	2	1.0c	57.73
(b) frutos fechados, amarelo-esverdeados, com sementes apresentando arilo de coloração branca;	17	4	2.7c	70.71
(c) frutos recém-abertos, com as sementes expostas apresentando arilo de coloração vermelho-intensa;	4	2	15.9a	66.52
(d) semente marrom, com arilo, já dispersas, que haviam permanecido cerca de 1 a 2 dias na água	19	5	19.6a	82.48
(e) sementes marrom, sem arilo, colhidas diretamente na água, com 5 a 7 dias pós-dispersão.	3	2	13.8a	74.25
<b>Total de árvores estudadas</b>	46			
<b>Total de pontos de colheita</b>		15		
<b>Análise de variância para diferenças entre os estádios de maturação</b>			F= 0,557**	

\*\* significativo a 1%

Para muitas espécies agrícolas, a dispersão corresponde ao ponto de maturação fisiológica, quando a semente atinge seu máximo tamanho, peso seco, vigor e germinação (Carvalho & Nakagawa 1980). Nos estádios *a* e *b*, anteriores à abertura dos frutos de virola, a germinação ainda não havia atingido o máximo (Tabela 4. 2). Essa condição somente foi obtida quando as sementes já haviam sido dispersas e permanecido por 1-2 dias na água. De acordo com os parâmetros descritivos de maturação adotados por Roberts (1973) e Popinigis (1984), a maturação fisiológica das sementes de virola teria se completado a partir do estágio de sementes com arilo vermelho.

O vigor, medido através da velocidade de germinação, pode ser empregado como índice de maturação (Popinigis 1984; Piña-Rodrigues & Valentini 1997). As sementes que permaneceram 1-2 dias na água apresentaram maior velocidade de germinação (Figura 4. 1).

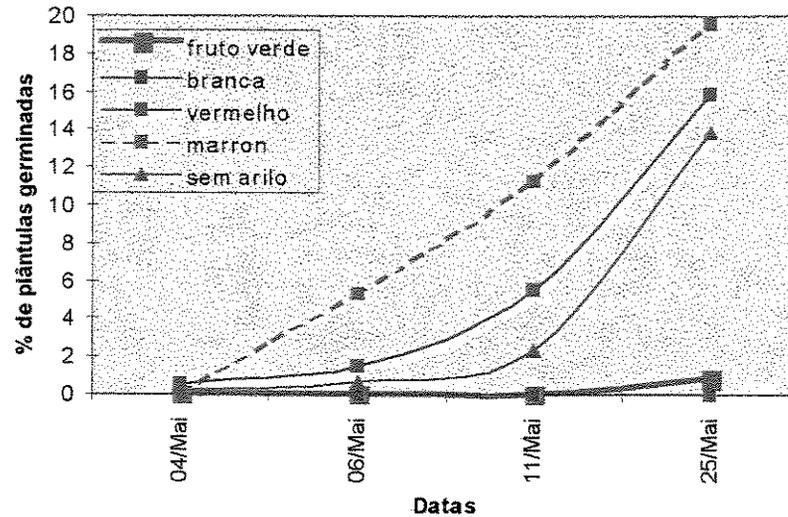


Figura 4. 1: Velocidade de germinação de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em diferentes estádios de maturação (Frutos verdes= fruto fechado, cor verde; Arilo branco= fruto fechado, verde-amarelado, com arilo branco; Arilo vermelho= fruto aberto e semente com arilo vermelho; Marron= sementes dispersas, com arilo marrom, 1 a 2 dias na água; Sem arilo= sementes sem arilo, na água a 5-7 dias).

Embora a virola seja citada como uma espécie com boa germinação, em torno de 80% (Cruz 1991 e Macedo 1996), as amostras de sementes estudadas apresentaram baixa germinação, com valores inferiores a 20% (Figura 4.1). Através de levantamento do processo de colheita citado pelos autores, foi constatado que as sementes a que estes se referiam, foram colhidas em cursos d'água. Isto significa que estas haviam permanecido na água algum tempo, desconhecido, antes da colheita e que, ao contrário da metodologia adotada neste trabalho, não foram colhidas imediatamente após a dispersão.

Como a permanência das sementes na água pode ter promovido aumento da germinação das sementes pode-se sugerir que as sementes de virola requeiram ser mantidas por determinado tempo nessa condição. A estratificação em água poderia permitir a continuidade do processo de maturação ou mesmo promover a quebra de dormência inata *sensu* Harper (1977).

Comportamento similar foi constatado para outra espécie do mesmo gênero, *Virola gardneri*, que dispersa sementes no início da estação das chuvas. As sementes apresentaram dormência e requereram permanecer por cerca de 60 dias em condições de substrato úmido, propiciado pela serrapilheira, antes de ocorrer a germinação. Assim, a dispersão no início da estação das chuvas permitiria a quebra de dormência e posterior estabelecimento das mudas (Piña-Rodrigues & Jesus 1993).

Janzen (1983) considera que a maturação é um processo relacionado com a dispersão. Segundo o autor, evolutivamente haveria um tempo ótimo de maturação, que propiciaria a dispersão das sementes quando condições adequadas à germinação ou estabelecimento ocorressem.

No caso da virola, sugere-se que a dispersão no período das chuvas possibilitaria que as sementes encontrassem condições propícias para atingirem máxima germinação. Na água, ou em meio úmido, estas sofreriam um processo de estratificação natural. Outra observação que contribui para respaldar essa sugestão refere-se ao fato da virola apresentar sementes sensíveis ao ressecamento, conforme foi comprovado por Cunha *et al.* (1992).

A permanência das sementes em água parece estar relacionada a algum mecanismo de quebra de dormência nas sementes recém-dispersas de virola. A dormência é um mecanismo ecofisiológico que inibe, impede ou retarda a germinação das sementes (Bewley & Black 1982; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1984).

A presença de dormência pós-dispersão para a virola pode ser sugerida ao se analisar os seguintes aspectos estudados isoladamente por vários autores e que se relacionam com mecanismos de dormência em sementes:

- (a) a espécie apresenta embrião pequeno, com características de imaturidade (Figliolia & Piña-Rodrigues 1993)- isso poderia indicar dormência por imaturidade do embrião (ver Capítulo 5);
- (b) a germinação no viveiro é lenta e irregular (Rodrigues 1972)- essa característica é apontada como uma das indicadores de presença de dormência (Roberts 1973; 1983);
- (c) a permanência das sementes recém-colhidas em água promove o aumento da capacidade germinação (Piña-Rodrigues & Pereira 1993) e
- (d) a observação, no presente trabalho, que as sementes recém-colhidas e recém-dispersas de virola apresentaram baixa germinação (inferior a 20%).

O comportamento observado para a virola, tanto na dispersão de sementes, quanto na maturação, e as características citadas, respaldam a hipótese de que as causas poderiam estar relacionadas a uma dormência endógena. As principais causas da dormência endógena são imaturidade do embrião ou a presença de inibidores de germinação (Bewley & Black 1982).

Embora Fisher *et al* (1991) afirmem que, nas áreas naturais de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em Barro Colorado (Panamá), as sementes germinam rapidamente, sem apresentar dormência, o comportamento observado para a virola na área do estuário amazônico, reforça em vários aspectos a hipótese da presença de dormência pós-dispersão. As diferenças observadas entre os locais podem estar relacionadas com a formação de raças locais ou indivíduos adaptados às condições ecológicas de cada habitat. Em Barro Colorado, os autores reportam que a espécie ocorre em áreas declivosas, em escarpas e ravinas, com solos úmidos, sendo as mudas sensíveis aos períodos de seca. Outra hipótese sugerida pelo Dr. Willian Rodrigues (*comunicação pessoal*), especialista brasileiro em Myristicaceae, é que a espécie estudada no Panamá por Fisher *op cit* e por H.F. Howe em seus vários trabalhos, seria a espécie *Virola nobillis*, bastante parecida com a *V. surinamensis*, mas que ocorre em áreas de terra-firme.

Baseado na interpretação dos resultados de germinação e no conjunto de pesquisas citadas, pode-se sugerir que o sucesso do estabelecimento e regeneração natural da espécie poderia estar relacionado com a dispersão de suas sementes em locais úmidos, típicos das áreas de várzea. Dessa forma, os agentes dispersores de sementes de virola mais “efetivos” seriam aqueles capazes de transportá-las a locais propícios à continuidade do processo de maturação e quebra de dormência de sementes e estabelecimento das plântulas.

## Zoocoria

O fruto de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. contém sementes envoltas por arilo vermelho-escarlate que contrasta com o pericarpo (Figura 4. 2). Ao se abrir exala odor característico de óleo essencial, que poderia torná-lo perceptível a longa distância pelo dispersor ou por predadores. As características apresentadas pelo fruto e semente enquadram-se na síndrome de ornitocoria, descrita por van der Pijl (1982).



Figura 4. 2: Frutos e sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Foto de José Sabino).

Paulino Filho (1985) verificou que os principais visitantes aos frutos de virola foram aves dos gêneros *Ramphastos* (tucanos), *Pteroglossus* (araçaris), *Selenidera* (araçari-poca) e das famílias Cotingidae, Trogonidae, Momotidae, Tyrannidae e Capitonidae.

Durante as observações efetuadas nas áreas de plantio equiano de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Belém) e em áreas naturais (Ilha de Marajó), os visitantes observados foram *Ramphastos vittelinus ariel* (tucano), *Pteroglossus aracari* (araçari) e o macaco *Saimiri sciureus* (macaco-de-cheiro).

Tanto o tucano quanto o araçari foram observados visitando as árvores no período da manhã, entre 05:00 e 06:30 h, raramente ultrapassando este intervalo ou retornando após isto. Conforme foi observado por Paulino-Filho (1985), no período matinal ocorre a maior proporção de frutos se abrindo. As aves visitaram diariamente as plantas e permaneceram 70% do período de observação numa mesma planta ou em plantas vizinhas a esta, nelas ficando por cerca de 15 a 30 minutos/visita, podendo realizar mais de uma visita na mesma planta em uma única manhã.

Durante as visitas os tucanos se dirigiam-se as sementes envoltas no arilo vermelho. Com o bico retiravam-nas do interior do fruto e com a ponta do bico jogavam-nas para cima, num rápido movimento de cabeça e engoliam em um só movimento.

O macaco-de-cheiro visitava diariamente as árvores em bandos de 3 a 4 animais, no horário entre 07:30 e 08:00 h, percorrendo sempre o mesmo caminho, provavelmente seguindo rotas de alimentação (*trap-line*). A visita a cada árvore durava cerca de 4 a 5 minutos. As sementes eram retiradas dos frutos e apenas parte do arilo era consumido, sendo então lançadas ao chão, próximas à planta-mãe, sem lhes causar qualquer dano aparente. Restos do arilo continuavam aderidos à semente, no chão.

Os dados de observação dos visitantes concordam com os obtidos por Paulino-Filho (1985) em populações naturais de virola na região do rio Tocantins (AM) e por Howe & Vande Kerkhove (1979 1981) no Panamá. Também na região do estuário amazônico o tucano *Ramphastos vittelinus ariel* é um dos dispersores de sementes de *Virola surinamensis*.

## Comportamento alimentar de *Ramphastos vittelinus ariel*

Considerando que Paulino Filho (1985) e Howe & Westley (1988) apontaram o tucano *Ramphastos vittelinus ariel* como principal dispersor das sementes de virola, optou-se por uma análise de seu padrão de comportamento alimentar. O comportamento de forrageamento de aves frugívoras pode influenciar no padrão espacial de plantas na floresta tropical (Lawton & Putz 1988). Experimentos realizados em cativeiro são úteis para se aferir o comportamento alimentar de animais e, indiretamente, permitem analisar os padrões de disseminação das sementes.

Certos padrões de comportamento alimentar são geneticamente determinados e não se alteram, tanto na natureza quanto no cativeiro (Krebs & Davies 1987). Trabalho desenvolvido por Mikichi (1991) confirmou que, no cativeiro, não houve alteração das categorias de comportamento de *Ramphastos toco*, ocorrendo apenas a redução das opções e “novidades”.

*Ramphastos vittelinus ariel* apresentou comportamento de ingestão de alimentos semelhante ao descrito por Mikichi *op cit.* Os tucanos apanhavam com o bico as sementes que lhes foram oferecidas ( $n= 35$ ), mandibulavam-nas e, com movimentos rápidos da cabeça, as engoliam no próprio local, próximo à bandeja ou voavam para poleiros próximos (Figura 4. 3).

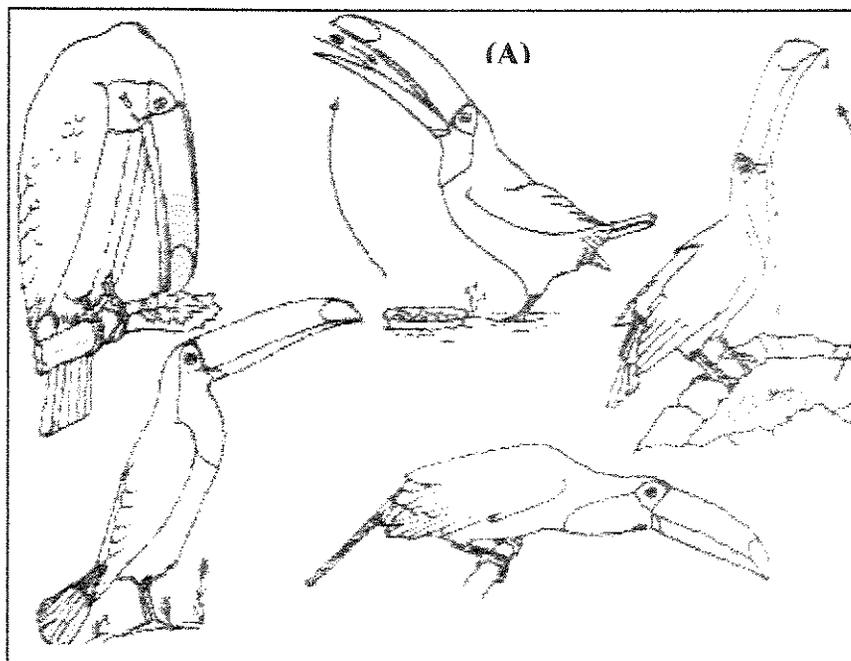


Figura 4. 3: Etograma do comportamento do tucano *Ramphastos toco* ; (A) ingestão de sementes (Reproduzido de Mikichi 1991).

Após a mandibulação, todas as sementes ingeridas eram regurgitadas. Para regurgitar, a ave mantém a cabeça inclinada para baixo e para frente, fecha e abre o bico enquanto faz movimentos musculares com o pescoço. O alimento sai e cai para a ponta do bico onde foi seguro, sendo solto logo em seguida.

Durante as observações as sementes foram regurgitadas desprovidas de arilo, em média em 6 min e 8 segundos ( $dp = 0,3$ ) após a ingestão. Esse resultado discorda com as observações efetuadas por Paulino-Filho *op cit* e Howe & Vande Kerkhove (1980; 1981) e Howe & Westley (1988). Os estudos de campo efetuados por esses autores indicaram que o tucano regurgita as sementes de virola cerca de 10 a 30 minutos após a ingestão.

No campo, a visualização do comportamento alimentar tende a ser mais complexa do que em cativeiro, devido às condições inerentes de altura e forma da árvore, horário de visitação em período de baixa luminosidade entre outros. A observação em cativeiro poderia refletir, de forma mais acurada, os padrões comportamentais da espécie observada.

A partir dessa consideração, como a duração das visitas observadas no nosso estudo foi de 15 a 30 minutos, esse tempo permitiria que a maioria das sementes de virola ingeridas tivessem a possibilidade de ser regurgitadas próximas ao próprio local de alimentação. Reforçando essa afirmação, no cativeiro o tucano consumiu as sementes no próprio local onde ela lhe foi oferecida (82% dos eventos de ingestão de sementes) e apenas em 18% das situações voou para outros locais, afastados do ponto de oferta das sementes.

Como durante todo período de visita às árvores o tucano ingeriu sementes de virola, este poderia, ao final do tempo de visita, voar para outras áreas com ainda algumas sementes a serem regurgitadas. No entanto, como a regurgitação requer extremo esforço (Mikichi 1991), talvez esta prática somente se dê quando pousado.

Em cativeiro não foi possível constatar a distância de vôo destas aves. Mas, devido ao tamanho e a forma de suas asas, Mikichi (1991) considerou que estes não conseguiriam vencer grandes distâncias voando. Pesquisadores como Rogério Gribel e Ademir Reis (*comunicação pessoal*) relatam que tucanos podem voar várias centenas de metros até distâncias de 500 m.

Pelo comportamento de visita e alimentar observado, propõe-se que o tucano poderia ser um dispersor de curta distância, regurgitando as sementes no próprio local de alimentação ou próximo a ele. O tucano, pelo padrão de comportamento apresentado, poderia ser um dispersor primário da *Virola surinamensis*, na região do estuário amazônico.

## **Hidrocoria**

Embora a dispersão de sementes de virola seja considerada como ornitocórica (Paulino-Filho 1985; Howe & Westley 1988), nas áreas de várzea do estuário amazônico, grande parte das sementes caem na água e nela permanecem por longo período. Ao cair na água, o arilo presente nas sementes de virola recém-dispersas é um forte atrativo para os peixes. Goulding (1979) relata que o peixe tambaqui, *Colossomum macrocarpum*, se alimenta de sementes de virola, embora devido ao formato de seus dentes possa causar danos.

Nessa etapa do trabalho foi estudado o padrão de distribuição de sementes de virola pela água, nas áreas de estudo do estuário.

### a. Dispersão em área de várzea baixa

Os estudos realizados na área do rio Preto demonstraram que as sementes percorreram em 24 horas uma distância de 32,5 m. A velocidade calculada das águas do igarapé foi de 1,1 km/h, o que teoricamente promoveria a disseminação a maiores distâncias do que a observada. Como ao longo das margens do igarapé crescem árvores que lançam suas raízes dentro da água, estas constituem-se em obstáculos ao livre fluxo das sementes. Nestes locais, onde se acumula solo e restos de vegetação, foram observadas sementes e mudas de regeneração de várias espécies, inclusive virola. Quando as águas elevam seu nível, as sementes presas à vegetação, flutuam na água e são levadas com a corrente para o interior da mata. Com a descida das águas, as sementes podem fixar-se em pontos mais altos do solo, ou na vegetação, onde germinam e podem formar agrupamentos de plântulas<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Esse padrão foi observado em todas as áreas estudadas, nos diversos anos de estudos (1992-1996).

As sementes encontradas em locais com estas características foram consideradas como **fixadas**. Do total de sementes lançadas ao rio 48% foram recapturadas, ou seja, poderiam ainda continuar sendo dispersas pelas águas do rio e 31,5% foram encontradas fixadas. A velocidade média das sementes foi de 1,4 m/h tendo variado conforme a quantidade de obstáculos ou locais de fixação em cada ponto do igarapé (Tabela 4. 3). Em locais mais livres de obstáculos as sementes percorreram cerca de 3,0 m/h.

Tabela 4. 3: Distâncias percorridas e velocidade de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Rol.) Warb. dipostas ao longo de igarapé, afluente do rio Preto (Melgaço-Ilha de Marajó-PA); CV= coeficiente de variação.

Cor das sementes	Número de sementes	distância da foz (m)	distância percorrida(m)	velocidade (m/h)	% de sementes aptas a continuarem sendo dispersas	% de sementes fixadas
<b>branca</b>	100	30	26	1,0	38	22
<b>coral</b>	100	66	6	0,25	-	7
<b>azul</b>	150	126	69,15	3,0	61	29
<b>vermelha</b>	200	271	30	1,25	68	27
<b>amarela</b>	250	431	40	1,7	68	30
<b>verde</b>	300	876	24	1,0	5	74.3
<b>TOTAL</b>	1100					
media			32,5	1,4	48	31,5
desvio			21,1	0,93		
CV (%)			65%	68%		

Em condições semelhantes às da área de estudo, típica dos igarapés onde a virola ocorre, haveria probabilidade das sementes percorrerem cerca de 1,0 km ao fim de 1 mês o que, pelo menos teoricamente, poderia representar 3 a 4 km ao fim do período de frutificação no inverno (janeiro-março).

O transporte a longas distâncias pela água, nesta situação, dependeria mais das sementes que alcançassem o leito do rio principal. Apenas as sementes dispostas até 100 m da foz do igarapé, aproximaram-se do rio principal. Das sementes lançadas a 30 m da foz, 40 % atingiram a rede.

Como grande parte das sementes ainda estavam em condições de continuar a ser transportadas pela água (48%), num intervalo maior de tempo, aumentariam as probabilidades destas atingirem o rio principal.

#### b. Dispersão em área de várzea alta

Ao contrário das áreas de várzea rivular, a várzea alta, ou várzea de chuva, não sofre efeito direto das enchentes provocadas pela subida dos rios. A água acumulada se deve principalmente ao volume de chuvas no período e a subida do lençol freático, esta sim, provocada pela cheia periódica dos rios.

Na área de várzea alta estudada o nível d'água atingia cerca de 50-60 cm, dependendo das cotas locais. A pesquisa foi realizada em fevereiro na semana correspondente ao lançante, ou seja, na lua cheia, quando as águas atingem altura máxima. A vegetação era composta por árvores de virola e anani (*Symphonia globulifera*) e moitas formadas por açai (*Euterpe edulis*). Junto às árvores e palmeiras localizavam-se os pontos do terreno de cota mais alta, onde o solo se acumulava, formando verdadeiras ilhas em toda extensão da várzea. O resto do solo permanecia completamente submerso durante todo período de cheias. Nessas ilhas concentrava-se a regeneração natural de virola.

Na área de várzea alta estudada, 90% das sementes foram encontradas fixadas em raízes e na vegetação em um raio de apenas 15 m da planta-mãe, onde as sementes foram depositadas. Nenhuma semente foi encontrada flutuando na água livremente. Nestas condições, a fixação das sementes ocorreu logo a seguir da dispersão, o que favoreceria a sua germinação e estabelecimento de forma agrupada, em moitas. A movimentação das sementes dependeria dos movimentos de subida e descida da água causados pelas chuvas e enchentes dos rios.

Conforme a Tabela 4.4, comparando-se as distâncias percorridas pelas sementes em áreas várzea baixa as sementes tendem a percorrer maiores distâncias, enquanto na alta concentram-se próximo à planta-mãe.

Tabela 4.4: Comparação entre os padrões de dispersão de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Rol.) Warb. pela água, em áreas de várzea baixa, no rio Preto (Melgaço-Ilha de Marajó-PA) e várzea alta (Anajás-Ilha de Marajó-PA).

	Várzea baixa	Várzea alta
Densidade de árvores/ha <sup>1</sup>	100	10-15
Distância média percorrida pelas sementes	32,5 m	15 m
Sementes estabelecidas em locais propícios a germinação	31,5%	90%
Sementes recapturadas	48%	10%
Velocidade média das sementes	1,4 km/h	0,63 m/h
Velocidade média estimada do igarapé	1,1 km/h	-
Velocidade estimada do Rio Preto	4 km/h	-

<sup>1</sup>Dados baseados em Anderson *et al.* (1994) e levantamentos de campo da autora

Os dados obtidos indicam que a água é, na área do estuário amazônico, um dos dispersores de sementes de virola, concordando com os dados de Gottsberg (1988). A distância de dispersão dependeria das características do local de disseminação das sementes pelas árvores.

## Conclusões

### ***Maturação, dispersão e o estabelecimento de *Virola surinamensis****

Vários estudos têm demonstrado que a pronta germinação pós-dispersão pode favorecer a sobrevivência das plântulas (Garwood 1983 1986). Como as sementes de arilo vermelho, consumidas pelos tucanos, não apresentavam sua máxima velocidade de germinação no momento da dispersão (Figura 4. 1), as plântulas oriundas daquelas que haviam permanecido por 1-2 dias na água poderiam ter maior vantagem no seu pronto estabelecimento.

Por este motivo, ao serem consumidas pelo tucano ou outro dispersor, estas sementes poderiam ser levadas por estes agentes a locais que propiciassem estas condições de umidade supostamente requeridas. Esse local seria a própria várzea. Pelo comportamento alimentar do tucano, haveria maior possibilidade da maioria das sementes consumidas serem lançadas no próprio grupamento de plantas visitado. O tucano é uma ave irrequieta, que se movimenta constantemente ao se alimentar, passando de um galho para outro. Nesta tarefa, as sementes de virola estariam sendo lançadas ao solo de várzea, ou na própria água, onde seu desenvolvimento poderia prosseguir.

A presença de sementes recobertas com arilo, altamente nutritivo, é relatada por Snow (1981) como uma estratégia de plantas que atraem frugívoros especialistas. Esses dependem dos frutos de que se alimentam e, por isso, usualmente são residentes em uma área limitada e conhecem as fontes de seus recursos alimentares.

Em se analisando a água como agente dispersor, a distância de dispersão seria variável em função das condições locais. Em várzea baixa, apenas o percentual destas que atingisse um braço principal de rio ou igarapé poderia ser transportado a longa distância. A dispersão pela água teria também o papel de aumentar a distância da semente da planta-mãe, transportando-a para longe da competição materna, aumentando a probabilidade de estabelecimento.

É interessante perceber que, em áreas de várzea alta, foram encontradas densidades de 10-15 árvores/ha (Anderson *et al.* 1994), inferiores a observada em várzea baixa (média de 100 árvores/ha, na região do Rio Preto<sup>2</sup>). A alta concentração de sementes próximas à planta-mãe, constatada na várzea alta, não resulta no estabelecimento da planta adulta (ver Capítulo 6) .

A qualidade da dispersão de sementes é determinada não apenas pela capacidade de remover as sementes para longe da planta-mãe, mas também pela sobrevivência pós-dispersão dessas sementes (Loiselle 1990). O destino das sementes em sua área natural é o fator mais crítico para a sobrevivência da regeneração natural e, como resultado, pode influenciar a densidade e o padrão espacial das espécies (Estrada & Coates 1986).

De maneira geral, a dispersão de sementes pelo tucano e pela água, nas áreas de várzea alta, seria a curta distância, o que poderia propiciar a formação de grupos familiares próximos. Nas áreas de várzea baixa as águas poderiam promover o distanciamento das sementes da planta-mãe.

---

<sup>2</sup> Dados obtidos em levantamentos de campo da autora.

# CAPÍTULO 5

## Ecofisiologia da germinação de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.

### Introdução

A floresta tropical é composta por um mosaico de clareiras, que proporcionam condições de luz, umidade e temperatura capazes de favorecer a germinação de sementes e o crescimento de espécies adaptadas a estes fatores (Seghese *et al.* 1995).

O mais importante efeito das clareiras na floresta é o aumento da duração e intensidade da luz direta incidente no estrato inferior da floresta (Chazdon & Fetcher 1984b). Isso porque pequenas diferenças no nível de luz no solo florestal podem causar importantes efeitos no balanço de carbono em plântulas (Denslow 1987).

Budowski (1965) analisou alguns desses aspectos da ecologia reprodutiva de espécies florestais tropicais e classificou-as em função de suas respostas às variações ambientais como pioneiras (intolerantes à sombra), secundárias e clímax (tolerantes à sombra). Espécies pioneiras caracterizam-se por cicatrizar áreas abertas, em geral grandes clareiras (Kageyama *et al.* 1992). Muitas apresentam respostas termo e fotoblásticas positivas que induzem a sua germinação. As pioneiras fotoblásticas absorvem a luz do tipo vermelho, predominante em condições de pleno sol, ativando o fitocromo com conseqüente germinação (Vásquez-Yanes & Orozco-Segovia 1989).

As clímax ou tolerantes germinam à sombra, em baixa relação vermelho/vermelho-extremo (Piña-Rodrigues *et al.* 1990). No sub-bosque, a luz vermelha é filtrada, havendo predominância de luz vermelho-extremo (Martinez-Ramos 1985). Espécies tolerantes à sombra geralmente apresentam sementes grandes que germinam prontamente após a dispersão (Puchet & Vásquez-Yanes 1987; Vásquez-Yanes & Orozco-Segóvia 1990b). Segundo Ng (1978) estas sementes, em geral, requerem alto teor de umidade para germinarem. Muitas espécies tolerantes à sombra apresentam sementes recalcitrantes<sup>1</sup>, típicas de regiões tropicais, onde as condições climáticas de alta umidade propiciam a sua pronta germinação (Ching 1989; Farrant *et al.* 1989).

Howe (1990) considera a virola tolerante à sombra. Suas sementes são grandes, com alto teor de umidade, curta longevidade natural e sensíveis ao dessecamento e à baixas temperaturas (Cunha *et al.* 1992). De acordo com Roberts (1973) este padrão permite caracterizar suas sementes como recalcitrantes. Apesar da pronta germinação da maioria das recalcitrantes, *Virola surinamensis* apresenta no viveiro irregularidade e lentidão de germinação. Howe (1990) constatou que suas sementes demoram de duas a três semanas para iniciar a germinação<sup>2</sup>. Cunha *et al.* (1987) propuseram que esta irregularidade estaria ligada à presença de dormência, embora Roberts & King (1980) tenham citado que espécies recalcitrantes de regiões tropicais não apresentam dormência.

Os relatos dos autores citados apontam questões que podem ser consideradas como contraditórias. A virola é considerada como tolerante à sombra e entre as características que reforçam esse ponto está o fato de possuírem sementes recalcitrantes. No entanto, a irregularidade e lentidão de germinação são fatores que permitem considerar que, mesmo sendo recalcitrantes, poderiam apresentar dormência. Na bibliografia especializada, este tipo de dormência é conhecida como promotora de *delayed germination* (Bewley & Black 1982; Laboriau 1983).

---

<sup>1</sup> Sementes de espécies recalcitrantes não toleram ressecamento e são sensíveis a temperaturas abaixo de 10°C (Roberts & King 1980).

<sup>2</sup> Observações de campo confirmaram períodos variáveis de 60 a 90 dias para obter-se a germinação de sementes de virola após a dispersão.

A causa de dormência foi proposta a partir da observação que as sementes de virola permaneciam por certo tempo em água ou em meio úmido após a dispersão (ver Capítulo anterior). Sementes que requerem permanecer em água ou meio úmido podem apresentar dormência endógena causada por **imaturidade do embrião** ou presença de **inibidores de germinação** (Bewley & Black 1982).

Nesse capítulo, o acompanhamento do desenvolvimento do embrião de virola, após a dispersão das sementes, permite que se possa testar a hipótese de imaturidade do embrião. Por outro lado, a presença de inibidores foi investigada através da verificação do efeito da presença do arilo na germinação das sementes. O arilo que recobre a semente de virola apresenta alta concentração de taninos, substâncias capazes de restringirem processos metabólicos (Maciel *et al* 1992), os quais poderiam atuar como inibidores da germinação. Dentro desta mesma abordagem, foi analisado o papel ecológico da permanência da semente na água para a indução de sua germinação. Foi considerado que, nas condições naturais, as sementes de virola são dispersas na estação das chuvas e que a sua permanência em água possibilita a conservação de sua viabilidade (Fanzeres 1992).

Além das questões referentes às causas e mecanismos de dormência, foram estudadas as suas respostas aos fatores de luz e umidade do solo. Isso permitiria avaliar se a virola apresenta, a nível de germinação de suas sementes, respostas consideradas como típicas de espécies tolerantes à sombra.

## Objetivos

- Avaliar a ocorrência de dormência em sementes de *Virola surinamensis* promovida por imaturidade do embrião e/ou presença no arilo de substâncias inibidoras da germinação;
- Analisar o papel exercido pela água na promoção de germinação de suas sementes;
- Determinar as respostas de germinação de sementes de virola sob diferentes condições de luz e umidade.

## Material e Métodos

As sementes de *Virola surinamensis* foram colhidas diretamente das árvores, quando apresentavam arilo vermelho, acondicionadas em embalagem termo-isolante e imediatamente remetidas ao Viveiro Florestal da empresa EIDAI do Brasil Madeiras S.A., localizado em Icoaraci, Belém (PA). Outras amostras foram remetidas por via aérea aos Laboratórios de Sementes Florestais do Setor de Dasonomia Florestal do Instituto Florestal de São Paulo e do Instituto de Botânica de São Paulo. Entre a colheita e a recepção das sementes nos laboratórios foram transcorridos três dias.

Todas as análises estatísticas foram efetuadas utilizando-se o programa GENES (UFV) e aplicando-se o teste de Tukey para comparação de médias. Os dados de percentagem foram transformados em  $\text{arc sen } \sqrt{p + 0,05}$ .

## ***Dormência de sementes***

### **a. Imaturidade do embrião**

Amostras de sementes recém colhidas (n=30) foram utilizadas para o corte em lupa de aumento 40x (Testemunha). No Laboratório de Sementes Florestais do Instituto Florestal de São Paulo o restante das sementes recém-chegadas foram mantidas à temperatura de 25°C, em substrato vermiculita umidecida, durante 45 dias, procurando-se simular as condições que ocorrem na mata, em locais propícios à germinação das sementes. A intervalos de 10 dias, foram obtidos dados de flutuabilidade das sementes em água, diâmetro, comprimento e peso de 10 sementes. A seguir, as sementes foram cortadas efetuando-se a medição do tamanho do embrião (cotilédones e hipocótilo) e descrição de seu aspecto.

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com 2 repetições de 10 sementes/parcela.

### **b. Presença de inibidores de germinação**

Sementes recém colhidas na região de Anajás (Ilha de Marajó) foram semeadas no viveiro em condições controladas de sombra e regas, sobre substrato misto de areia, argila e adubo orgânico na proporção 3:1:1.

As sementes foram separadas em dois lotes, sendo um com arilo e outro no qual o arilo foi completamente removido através de lavagem completa da semente. Parte de cada lote foi semeado imediatamente, enquanto o restante foi mantido em água corrente por 7 dias em tanques com fluxo contínuo de água.

Em cada tratamento utilizou-se 2 repetições de 30 sementes. O delineamento experimental adotado foi o inteiramente ao acaso. As avaliações foram efetuadas a intervalos semanais, determinando-se a taxa de emergência das sementes, sendo o experimento encerrado aos 45 dias.

O conceito de germinação adotado foi o prescrito nas Regras para Análise de Sementes (Brasil 1982), considerando-se como germinadas apenas as sementes que apresentavam a plântula com todas as suas estruturas completas.

O vigor das sementes foi calculado utilizando-se o método proposto por Popinigis (1984), através do Índice Velocidade de Germinação (IVG), calculado segundo a fórmula:

$$\text{IVG} = \frac{\sum \text{número de plântulas normais germinadas / dia}}{\text{número de dias de duração do teste}}$$

### ***Ecofisiologia da germinação e crescimento inicial de plântulas de *Virola surinamensis****

Os testes foram instalados no Laboratório de Sementes do Instituto de Botânica de São Paulo com sementes oriundas de Anajás (Ilha de Marajó-PA). Foi utilizado delineamento inteiramente ao acaso com 5 repetições de 16 sementes por tratamento, instalado de acordo com as prescrições de Brasil (1982).

#### **a. Efeito da luz na germinação das sementes**

Sementes foram postas a germinar em substrato vermiculita sob luz monocromática branca, vermelha, vermelho-extremo e escuro. O efeito da luz vermelha, com pico em 650 nm, foi obtido com lâmpada fluorescente e 2 camadas de papel de cor vermelha. Para o efeito do comprimento vermelho longo (770 nm), foi empregada lâmpada incandescente de 25 W e filtro de papel formado de duas camadas de papel vermelho e uma de azul, conforme procedimento efetuado por Valio & Joly (1979).

As contagens foram efetuadas sob luz verde de segurança (Randi 1980). As *plântulas completas* foram medidas, obtendo-se dados de tamanho da parte aérea, radícula e altura total.

## **b. Efeito do teor de umidade do substrato na germinação das sementes**

Sementes de virola foram postas a germinar sob substrato com diferentes teores de umidade, sendo: **(a) seco** (22 g vermiculita/40 ml de água); **(b) médio** (22 g vermiculita/90 ml de água e **(c) úmido** (22 g de vermiculita/ 120 ml de água). Cada tratamento correspondeu a diferentes índices em relação à capacidade de campo (CC) do substrato utilizado. No nível seco utilizou-se 25%, 50% para o médio e 100% para o úmido.

## **Resultados e discussão**

### ***Dormência de sementes***

#### **a. Imaturidade do embrião**

Cortes realizados nas sementes recém-colhidas (n=30) de virola indicaram a presença de um embrião medindo aproximadamente 2 mm de comprimento (CV= 42,3%) e 1 mm de largura, situado em posição basal, próximo à micrópila, e cotilédones com a forma de duas extensões laterais de igual tamanho. O embrião pode ser descrito como do tipo anômalo, hipocotilar, com eixo hipocótilo-radícula desenvolvido que atuaria como órgão armazenador.

Durante os 45 dias de duração do teste ocorreram alterações significativas nas características avaliadas das sementes e dos embriões entre as datas de avaliação. Houve diferenças significativas no diâmetro e peso da semente e no peso do embrião e tamanho dos cotilédones (Tabela 5.1). Observando-se a Figura 5. 1, contata-se que houve tendência de redução do peso das sementes, embora não tenha havido alteração significativa no seu comprimento (Tabela 5.1). Em relação às modificações do diâmetro da semente, houve tendência à sua redução a partir dos 35 dias.

Tabela 5. 1: Variação nas características da semente e do embrião de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. durante o teste de acompanhamento de desenvolvimento. Resultado análise de Variância.

CARACTERÍSTICAS	MÉDIA	F	CV (%)
<b>SEMENTE</b>			
Comprimento (mm)	14.87	2.0 ns	11.7
Diâmetro (mm)	13.77	0.87*	8
Peso (g)	1.47	0.93*	9
<b>EMBRIÃO</b>			
Tamanho hipocótilo (mm)	2.278	1.41ns	49
Tamanho cotilédones (mm)	2.919	0.77*	39.5
Peso do embrião (mg)	0.013	0.53*	2.5

F= Valor do Teste F da Análise de variância (ANOVA)  
 CV= coeficiente de variação da ANOVA.  
 ns= não significativo  
 (\*) = significativo a nível de 5% de probabilidade

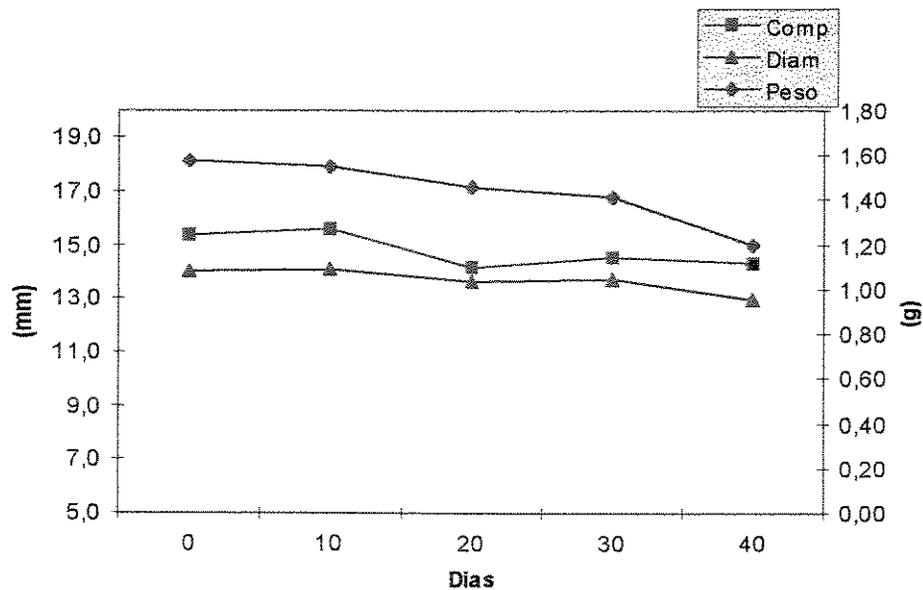


Figura 5. 1: Variação das características das sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. ao longo de 40 dias de permanência em substrato úmido. Com= comprimento; Diam= diâmetro.

No embrião foi observada uma tendência de aumento do tamanho dos cotilédones (Figura 5. 2). Na colheita apresentava em média 2,0 mm atingindo comprimento médio de 3,4 mm após 20 dias (Figura 5. 3). A medida em que se observava o crescimento dos cotilédones, reduzia-se o peso e o diâmetro das sementes (Figura 5. 1). Durante seu crescimento os cotilédones de virola expandiam-se, penetrando no interior do endosperma ruminado. Esse tipo de cotilédone presente na virola é classificado como haustorial e exerce a função de translocação dos nutrientes do endosperma para utilização no crescimento do eixo embrionário (Vieira & Piña-Rodrigues 1986).

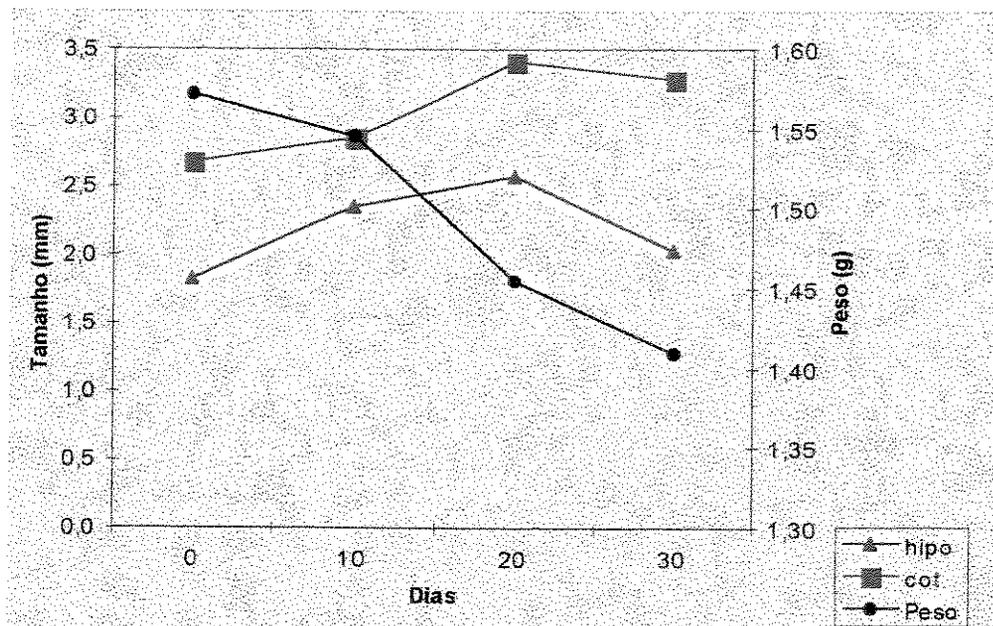


Figura 5. 2: Variação de tamanho do hipocótilo, dos cotilédones e do peso total do embrião de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. ao longo do período de observação de 40 dias. (Hipo= hipocótilo; cot= cotilédones; Peso= peso total do embrião).

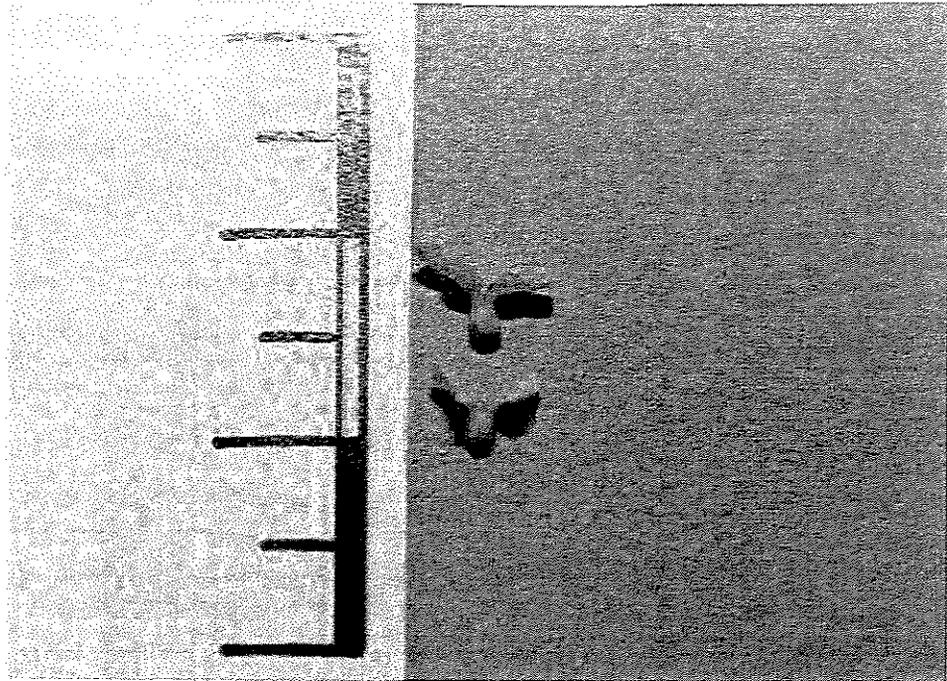


Figura 5. 3: Embrião de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. e tamanho do embrião aos 20 dias. Cada marca equivale a 0,5 cm.

Como consequência, isto poderia provocar a redução do peso das sementes pelo consumo das reservas do endosperma, o que explicaria o fato das sementes sadias flutuarem. As sementes sadias apresentariam embrião em fase de expansão dos cotilédones e consumo das reservas do endosperma.

Nos testes de flutuabilidade em água, as sementes que afundaram (69%) apresentaram embrião ou endosperma deteriorado ou em início de degradação. Do total (85%) de sementes que flutuaram, 54% encontravam-se sadias e 31% em início de germinação (Figura 5. 4). Com isto, as sementes que flutuam e são transportadas pela água seriam as que ainda apresentariam o embrião em pleno processo de desenvolvimento.

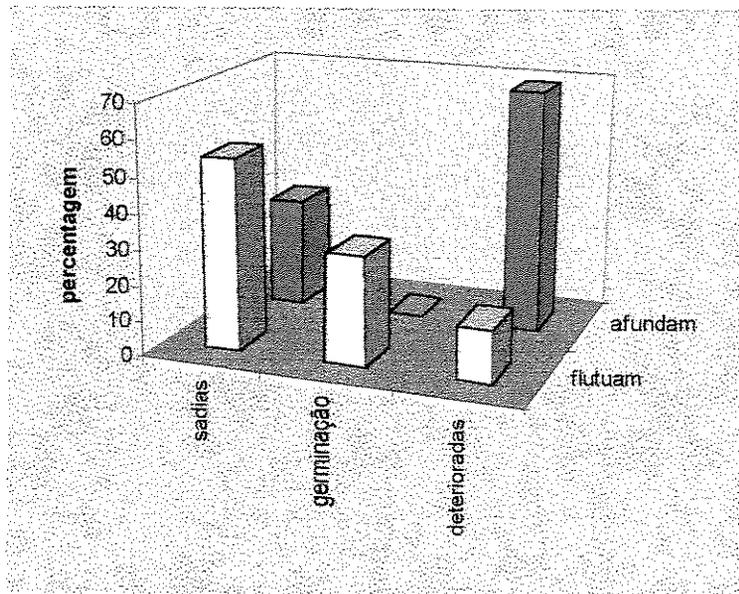


Figura 5. 4: Resultado do teste de flutuabilidade efetuado com sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. Em diferentes estádios de desenvolvimento.

Até aos 20 dias, tanto hipocótilo quanto os cotilédones apresentaram aumento de tamanho havendo em seguida a redução (Figura 5. 2). Nesta etapa o embrião estaria consumindo as reservas tanto do endosperma quanto do hipocótilo. Vieira & Piña-Rodrigues afirmam que o tipo de hipocótilo observado em virola atua como órgão armazenador, sendo consumido para o desenvolvimento do embrião, o que explicaria sua redução de tamanho. Para a maioria das espécies, na transição entre a maturação e germinação, o embrião sofre um processo de dessecação o que reduz seu tamanho (Roberts *et al* 1990). Nas sementes de virola isso ocorreu entre 20 e 30 dias.

Os primeiros sinais de germinação ocorreram entre 30 e 35 dias após o início do teste, com o desenvolvimento da radícula, tornando-se visível a olho nú aos 35 dias. Sob o ponto de vista fisiológico, a germinação estaria iniciando a partir deste ponto<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Segundo o conceito fisiológico a germinação ocorreria a partir da protusão da radícula (*sensu* Laboriau 1983).

Até aos 20 dias foi constatado o crescimento do embrião (Figura 5. 5), ocorrendo germinação somente quando o embrião atingiu tamanho total (cotilédones + hipocótilo) superior à 5,0 mm (Figura 5. 6). Houve um aumento de 250% no tamanho do embrião desde a colheita até o ponto onde se constatou o início da germinação, pela protusão da radícula, aos 35 dias.

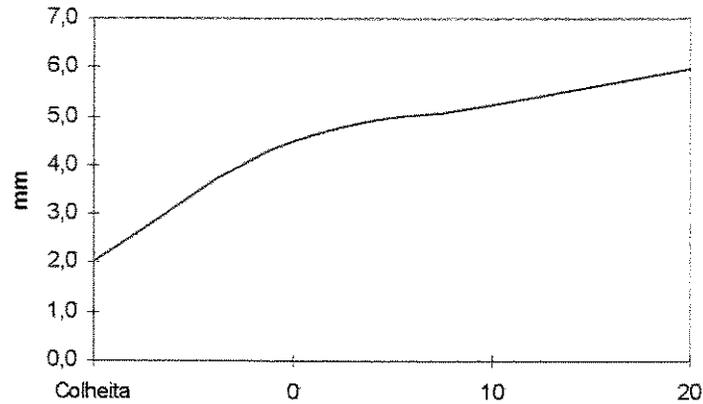


Figura 5. 5: Crescimento em tamanho total (mm) do embrião de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. desde a colheita até 20 dias após a instalação do teste de acompanhamento do desenvolvimento do embrião.

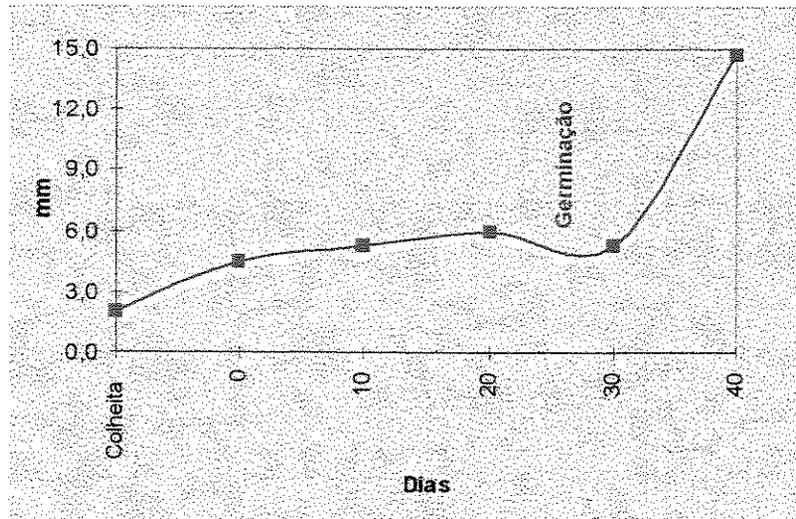


Figura 5. 6: Crescimento em tamanho do embrião de *Virola surinamensis* (Rol) Warb. desde a fase de colheita até 40 dias após a instalação do teste.

De maneira geral, o desenvolvimento do embrião de virola apresentou três etapas: (a) **FASE DE EXPANSÃO**- ocorrendo de 0 a 20 dias, representada pelo crescimento do tamanho do embrião; (b) **FASE PRÉ-GERMINATIVA**- caracterizada por uma pequena redução do tamanho do embrião, entre 20 e 30 dias e (c) **FASE DE GERMINAÇÃO**- etapa em que se observa a protusão de radícula, a partir dos 35 dias e uma rápida expansão do embrião (Figura 5. 6).

Na maturação cessa o crescimento do embrião, que só se reinicia na germinação com a emissão de radícula e formação dos primórdios foliares. Em algumas espécies o processo germinativo só se inicia após o embrião ter atingido determinado tamanho. Esse padrão é característico da presença de dormência causada por embrião imaturo (Heydecker 1973; Roberts 1983).

Baskin *et al.* (1993) identificaram embriões pouco desenvolvidos, com dormência morfofisiológica em sementes de *Zigademus densus* e *Z. Leimanthoides*. Para que o embrião completasse seu desenvolvimento tornava-se necessário um período de estratificação em meio úmido que possibilitava o crescimento do embrião de 0,43 para 2,47 mm, quando se iniciava o processo de germinação. Diferentemente destas espécies, o embrião de virola apresentou na colheita todas as suas estruturas morfológicas completas. No entanto seu tamanho na dispersão<sup>2</sup> foi menor do que o observado no início da germinação (Figura 5. 6). Por isso, baseado no conceito de Roberts (1983), pode-se sugerir que a virola apresentaria dormência por imaturidade do embrião, mas que esta seria fisiológica e não morfológica. Neste caso, o embrião de virola estaria morfológicamente formado, mas dormente.

A presença de dormência em espécies com sementes recalcitrantes é um caso raro na literatura, pelas próprias características de curta longevidade destas sementes (Neves 1992) e intolerância ao dessecamento (Berjack *et al.* 1984; 1990; 1992). Apesar disso, as sementes de virola têm características típicas de recalcitrantes (Cunha *et al.* 1992), mas podem

---

<sup>2</sup> As sementes de virola foram colhidas na fase correspondente ao início da dispersão de sementes, quando apresentam arilo vermelho.

apresentar dormência causada por imaturidade do embrião ou embrião dormente.

A adaptação das sementes de virola à permanência em água e sua curta longevidade natural (Rodrigues 1980) indicam que a dormência seria curta. Outro fato que colaborou para essa afirmação foi a constatação de que o processo de perda da viabilidade durante os testes efetuados foi rápido, já se observando aumento do número de sementes deterioradas após 20 dias (Figura 5. 7).

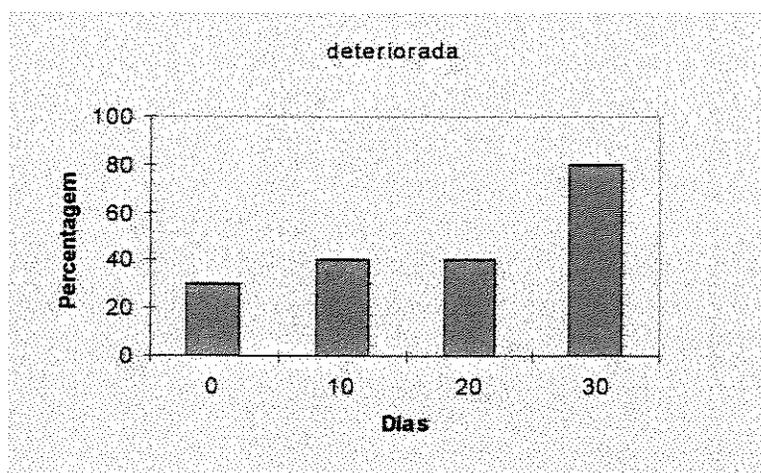


Figura 5. 7: Percentagem de sementes deterioradas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. obtidas ao longo do teste de acompanhamento do desenvolvimento do embrião.

Com base nessas observações sugere-se a possibilidade de haver uma categoria de espécies recalcitrantes em que ocorresse dormência. Nessa categoria também poder-se-ia incluir a espécie recalcitrante *Coccus nucifera* a qual apresenta dormência, requerendo 160 dias para germinar (Ching 1989). Outros estudos desenvolvidos por vários autores vêm reforçar a proposta efetuada. Berjak *et al.* (1990) relatam que entre espécies recalcitrantes é comum a presença de eixo embrionário indiferenciado, como é o caso de *Hevea brasiliensis*. Quando são dispersas, suas sementes não apresentaram o embrião totalmente diferenciado, mas germinaram rapidamente quando foram semeadas.

Em condições de viveiro as sementes de virola, colhidas na região do estuário amazônico, requereram de 45 a 90 dias para completarem o processo de germinação. No entanto, Fisher *et al.* (1991), trabalhando com sementes de *Virola surinamensis* colhidas na região de Barro Colorado, Panamá, reportaram que a espécie germina rapidamente, sem dormência, enquanto Howe (1990) afirmou, em estudos na mesma região, que a espécie apresenta curta dormência de duas semanas. As diferenças de resultados obtidos podem ser atribuídos a variações individuais, entre procedências ou locais de ocorrência natural da espécie. Dessa forma, a espécie poderia apresentar graus diferenciados de dormência entre plantas e áreas de ocorrência. Este padrão é bastante comum entre espécies florestais (Fonseca 1978).

A maioria das espécies recalcitrantes ocorrem na floresta madura, em estádios sucessionais mais avançados, onde o comum é a pronta germinação pós-dispersão (Bawa & Hadley 1990). Algumas espécies, no entanto, mesmo quando hidratadas não germinam, o que indicaria um complexo mecanismo endógeno de dormência, tal como a presença de embrião imaturo ou de substâncias inibidoras (Vásquez-Yanes & Orozco-Segóvia 1990a).

Em recalcitrantes a dormência fisiológica foi também reportada para outra Myristicaceae, a *Virola gardneri* (Piña-Rodrigues & Jesus 1993). O tratamento de estratificação apresentou resultados positivos no incremento da germinação, o que poderia estar relacionada a algum tipo de dormência endógena.

A estratificação em meio úmido é um procedimento utilizado para espécies que apresentam dormência fisiológica (Laboriau 1983). O efeito da estratificação remove o bloqueio à síntese de giberelina, causador da dormência, promovendo a germinação (Laboriau 1983; Bewley & Black 1985). Em condições naturais, a permanência da semente de virola no solo de várzea poderia promover efeito semelhante à estratificação. O fato de ocorrer dispersão das sementes no período das chuvas, levando à sua permanência na água (Paulino Filho 1985), poderia possibilitar que as sementes encontrassem condições propícias para completar seu desenvolvimento, sofrendo um processo de estratificação natural na água.

O fato de uma espécie recalcitrante como virola apresentar dormência, ou por imaturidade de embrião ou dormência do embrião, parece apontar para a possibilidade de haverem adaptações para seu estabelecimento em condições de várzea. As causas que levam a ocorrência de dormência na espécie devem ser investigadas.

## **b. Presença de inibidores de germinação**

Além da possibilidade de ocorrência de dormência causada por embrião imaturo ou dormente, deve-se considerar também a hipótese de substâncias inibidoras, sugerida por Vásquez-Yanes & Orozco-Segóvia (1990) como causadores da germinação lenta e irregular. Outra causa poderia ser a dormência provocada pela combinação de mais de um fator, baseado nos conceitos de Bewley & Black (1982). Salisbury & Ross (1994) afirmam que além do aumento de promotores de germinação, como a giberelina, a estratificação pode também promover a redução de inibidores, como o ácido abscísico.

Deve-se considerar que tanto as sementes quanto o arilo de *V. surinamensis* apresentam alto teor de taninos, substâncias capazes de atuarem como inibidores de germinação (Paulino Filho 1985). Para testar esta hipótese, o objetivo deste trabalho foi verificar se a presença do arilo poderia apresentar efeito inibitório sobre a germinação. Ao mesmo tempo, foi estudado se a permanência das sementes em água, conforme ocorre na fase pós-dispersão em sua área natural, teria algum papel decisivo na indução e uniformização da germinação das sementes e, portanto quebra de dormência.

### **b.1. Efeito do arilo sobre a germinação**

Dentre as substâncias presentes nos tecidos do arilo, fruto e semente de virola destacam-se os taninos (Lopes 1983). Sua presença tem sido associada a funções de proteção da planta, como substâncias redutoras de digestibilidade- SRDP (Howe & Westley 1988) e como antioxidantes, reduzindo a rancificação dos tecidos (Paulino Filho 1985).

Substâncias que agem como taninos estão presente no arilo e na semente de virola sob diferentes formas (Tabela 5. 2). Dentre estas, o ácido cinâmico e seus derivados, os flavonóides, taninos e alcalóides são substâncias não-orgânicas capazes de inibirem a germinação de sementes (Borges & Rena 1993).

Embora haja no arilo substâncias consideradas como inibidoras de germinação, a presença do arilo não afetou a germinação das sementes de *Virola surinamensis*. Tanto as sementes com arilo (69%) quanto sem arilo (70%) germinaram, não havendo diferença significativa entre as taxas de emergência obtidas ( $F= 1,0$ ;  $p > 0,01$ ). Houve ligeira tendência das sementes sem o arilo apresentarem maior velocidade (Figura 5. 8).

Embora existam controvérsias sobre o papel dos taninos, seja como protetores das plantas à herbivoria ou como inibidores do desenvolvimento de plântulas, vários estudos têm demonstrado que estes interferem nos processos biológicos das plantas (Swain 1979; Rosenthal & Jansen 1979; Maciel *et al.*, 1992). Os efeitos dos fenóis, ou taninos, foram também observados por Einhelling *et al.* (1982) reduzindo a germinação e o crescimento de plântulas de sorgo, enquanto Allain *et al.* (1996) verificaram que a concentração de taninos esteve relacionada com a resistência e dureza de folhas de *Kielmeyera coriacea*.

Tabela 5. 2: Componentes químicos das sementes de *Virola surinamensis*. PI= possíveis inibidores de germinação; I= Inibidores de germinação; F= fruto; S= semente; A= arilo; E= endosperma (Baseada em Barata & Baker 1977; Barata *et al.* 1982; Howe & Vander Kechkove 1981; Paulino Filho 1985).

Ação	Grupo	Subgrupo	F	S	A	E
	Açúcares	Ciclitóis Hexose				
PI	Terpenóides	Esteróides monoterpenos acíclicos monoterpenos cíclicos sesquiterpenos cíclicos Carotenóides (licopeno) Carotenóide esteróides				
PI	Ac. homogentísicos- terpenóides <sup>3</sup>	Tocotrienóis (tocoferol) <sup>1</sup> farnesil <sup>1</sup>				
	Policetideos lineares	triglicerídeos  ácidos graxos saturados cetonas alcóois (triglicerol) hidrocarbonetos				
I	Ácido cinâmico <sup>3</sup>	arilacil floroglucínóis <sup>1</sup>				
PI	Lignanas <sup>2</sup>	Diarilbutânicas Diarilbutiro lactônicas furofurânicas				
PI	Propenilfenóis <sup>3</sup>	alilfenóis				
I	Neolignanas <sup>2</sup>	Dioxiariltetrolinas dioxiaril-tetralinas dioxi-hidro-tetralinas tetraidrofurânicas diarilbutânicas <sup>1</sup> bifenilicas benzodioxânicas neolignanas				
PI	Policetideos aromáticos <sup>3</sup>	alquilacil floroglucínóis <sup>1</sup>				

<sup>1</sup> Subgrupo biossintético estruturais com constituintes fenólicos e que funcionam como taninos e antioxidantes

<sup>2</sup> Por correlação estrutural são considerados beta-taninos.

<sup>3</sup> Devido à presença de hidroxilas livres são considerados beta-taninos.

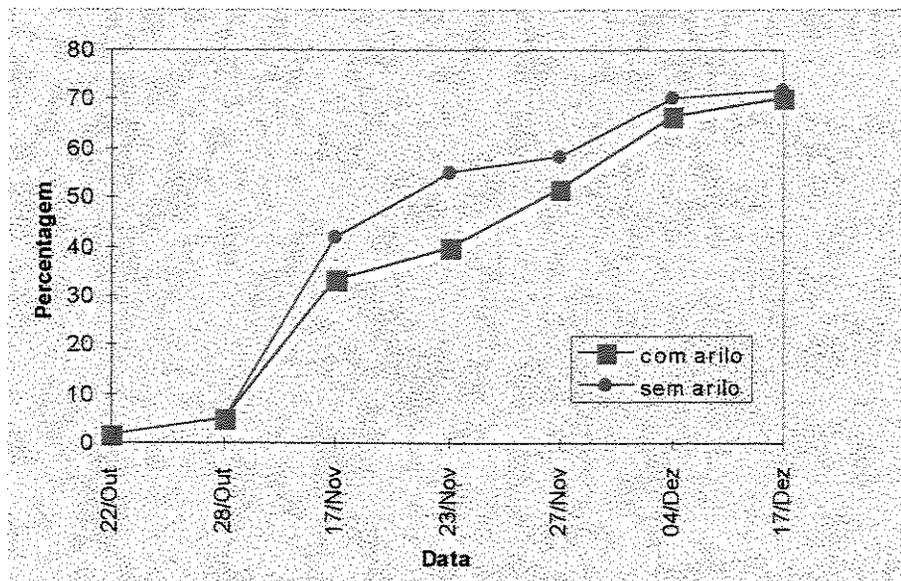


Figura 5. 8: Velocidade de germinação de sementes com e sem arilo de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.

Cunha *et al.* (1989) afirmam que as sementes de virola apresentam irregularidade de germinação devido à presença de inibidores. Tanto o arilo quanto o endosperma apresentaram composição química bastante semelhante, com substâncias que agem como taninos e anti-oxidantes (Tabela 5. 2). Apesar disto, as substâncias presentes no arilo não inibiram a germinação. Portanto, pode-se considerar que não estaria localizada no arilo os compostos inibitórios sugeridos por Cunha *op cit.* No entanto, isto não elimina a possibilidade destes compostos atuarem na fase pré-dispersão como inibidores do desenvolvimento do embrião.

Considerando que o arilo não atua como inibidor na germinação, pode-se sugerir que exerça, na fase pós-dispersão, a função ecológica de atração dos agentes dispersores (Howe & Vande Kerckhove 1979). Tanto a sua cor, conferida pela presença de licopeno, quanto a presença de óleos essenciais emitindo odor, tornam suas sementes perceptíveis aos seus agentes dispersores (Howe & Smallwood 1982). De recompensa, estes recebem estruturas como o próprio arilo e a semente com alto teor de proteína (Howe & Vande Kerckhove 1981).

A ação dos taninos em animais, inibindo a digestibilidade por sua capacidade de formar complexos de proteínas, torna-o menos agradável para mamíferos (Rosenthal & Jansen 1979). Tal comportamento poderia afetar a procura da semente por frugívoros generalistas, aumentando a de especialistas. Frutos mais ricos em componentes nutritivos tendem a ter dispersores mais especializados (Howe & Estabrook 1977). A dispersão por especialistas gera uma visitação mais “confiável” por agentes dispersores eficientes, capazes de deslocarem as sementes para sítios onde a espécie poderia ter condições de estabelecimento, compensando o alto investimento energético.

Como foi visto, tanto as aves quanto a água, dispersores das sementes de virola no estuário (Capítulo 4), apresentaram possibilidade de deposição das sementes em locais propícios ao desenvolvimento do embrião e posterior germinação. Assim, a presença do arilo rico em taninos exerceria função de atração de frugívoros especializados, que forneceriam a espécie o “serviço” de dispersão em locais apropriados para sua regeneração.

Os dados obtidos reforçam as hipóteses levantadas por Howe & Estabrook (1977), Howe & Vande Kerckhove (1980,1981) e Paulino Filho (1985) do arilo atuar como tecido de atração do dispersor e como defesa da planta. Os componentes fenólicos presentes no arilo podem restringir o conjunto de dispersores, excluindo os desperdiçadores (Paulino Filho 1985), mas não inibiram o estabelecimento da espécie. Por esta hipótese, os taninos e óleos essenciais presentes no arilo poderiam atuar mais nas funções de defesa, proteção contra a rancificação e atração dos agentes dispersores.

## **b.2. Efeito da água na indução de germinação**

A ausência de inibição de germinação pela presença do arilo mantém as seguintes questões: *o que estaria provocando a dormência por imaturidade do embrião? Onde estariam localizados os inibidores? Qual seria o efeito da permanência na água sobre a germinação das sementes?*

Independente da presença ou ausência de arilo, o fator mais relevante para a promoção da germinação da semente foi a sua permanência em água corrente. A imersão das sementes em água promoveu um aumento significativo da taxa de emergência das sementes (Tabela 5. 3 e Figura 5. 9). A imersão em água também promoveu a aceleração da velocidade de germinação, tanto para as sementes com quanto sem arilo (Figura 5. 8). No entanto, o estímulo à germinação somente ocorreu quando as sementes foram imersas em água corrente (Figura 5. 9). Quando recobertas por água sem renovação, não se constatou o desenvolvimento de microrganismos, mas houve deterioração dos embriões e da semente.

A semeadura direta, sem o período de imersão em água corrente, não foi impeditiva à germinação, mas inibiu algumas sementes, obtendo-se uma média de emergência menor do que as imersas em água. Outro efeito observado foi a menor velocidade de germinação e vigor, medidos através do IVG-índice de velocidade de germinação (Tabela 5. 3).

Tabela 5. 3: Taxa de emergência (germinação) e Índice de velocidade de germinação (IVG) de sementes de *Virola surinamensis* (Rot.) Warb. com arilo e sem arilo semeadas diretamente, sem imersão em água, após 7 dias de imersão em água corrente e em água sem renovação. Resultado da análise de variância (F) e do teste de Tukey. (\*) significativo a 5%; (\*\*) significativo a 1%.

EMERGÊNCIA			
TRATAMENTO	SEM IMERSÃO	COM IMERSÃO	
		ÁGUA CORRENTE	ÁGUA SEM RENOVAÇÃO
Com arilo	50% <sup>D</sup>	90% <sup>A</sup>	0% <sup>C</sup>
Sem arilo	51% <sup>D</sup>	90% <sup>A</sup>	0% <sup>C</sup>
F = 1,0. **			
ÍNDICE DE VELOCIDADE DE GERMINAÇÃO			
TRATAMENTO	SEM IMERSÃO	COM IMERSÃO	
		ÁGUA CORRENTE	ÁGUA SEM RENOVAÇÃO
Com arilo	0,09 <sup>B</sup>	1,47 <sup>A</sup>	0 <sup>C</sup>
Sem arilo	0,12 <sup>B</sup>	1,52 <sup>A</sup>	0 <sup>C</sup>
F = 0,31 *			
Médias seguidas da mesma letra, em cada parâmetro de avaliação, não apresentam diferença significativa entre si a nível de 5%.			

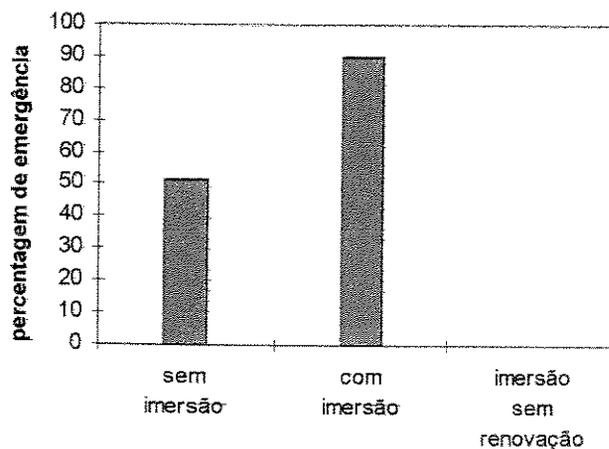


Figura 5. 9: Taxa de emergência média (%) de sementes de *Virola surinamensis* semeadas sem imersão em água, após 7 dias de imersão em água, sob fluxo contínuo e após 7 dias de imersão em água sem renovação.

A hipótese proposta é que a água corrente poderia atuar na lixiviação dos compostos inibidores à continuidade do desenvolvimento do embrião imaturo. Por isso, ao se manter as sementes em água sem renovação, não haveria a lixiviação, promovendo a permanência dos inibidores e levando à manutenção da dormência e posterior deterioração.

Considerando que os taninos são em sua maioria hidrosolúveis (Paulino *op cit.*), a permanência das sementes em água corrente, nas áreas de várzea, poderia atuar na sua solubilização e lavagem deste composto, permitindo a germinação.

Como foi visto, as substâncias presentes **no arilo** não inibiram a germinação, no entanto, isto não exclui a hipótese de que sua presença no endosperma ou no interior da semente poderia ser inibitória.

Testes realizados com sementes de virola conduzidos por Cunha *et al* (1992) indicaram que sementes sem tegumento apresentaram germinação significativamente superior as sementes com tegumento. Segundo os autores, o tegumento da semente seria possivelmente um fator inibidor da germinação.

Cunha *et al* (sd) consideram que o tegumento poderia ser uma barreira à lixiviação de compostos secundários presentes no endosperma ou embrião e que, a sua retirada, promoveria a germinação. No entanto, as sementes que sofreram desponte na região do embrião apresentaram germinação (55%), próxima a obtida para as sem testa (58%). Se o tegumento fosse uma barreira à lixiviação dos compostos, a germinação das sementes deveria ser superior para as sementes sem tegumento, em relação àquelas que sofreram apenas desponte. Esta observação leva a se supor que as causas de dormência poderiam estar relacionadas a presença de fatores que inibiriam a germinação, *dentro da semente*, e não apenas devido à impermeabilidade do tegumento à lixiviação. Poderia, neste caso haver uma combinação de causas gerando a dormência fisiológica.

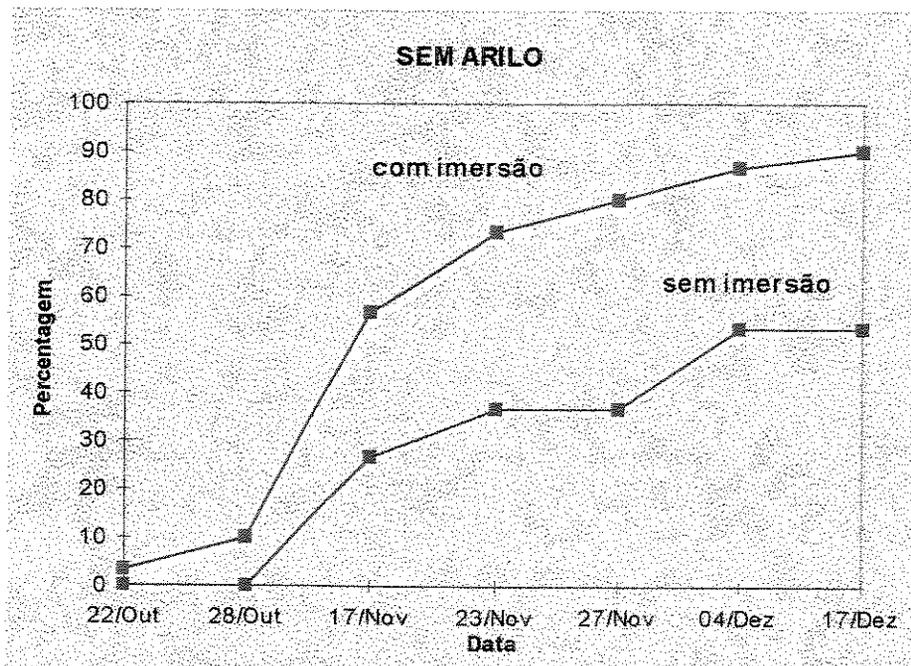
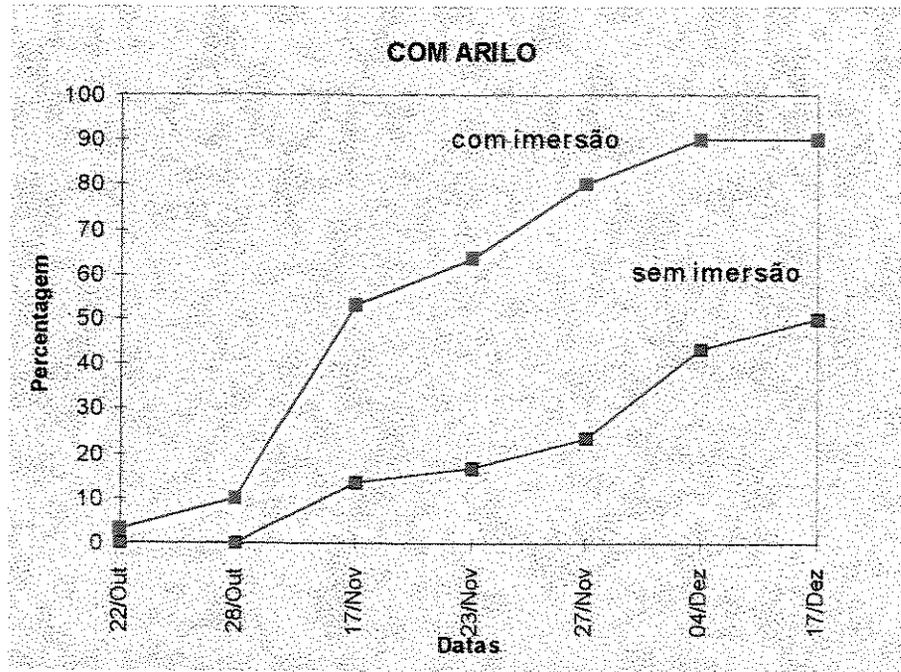


Figura 5. 10: Velocidade de germinação de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. com e sem arilo, submetidas a imersão em água corrente por 7 dias e semeados diretamente sem imersão.

Tanto endosperma quanto arilo possuem constituição química bastante semelhante (Tabela 5. 2), observando-se em ambos a presença de taninos e beta-taninos. Por ocasião da dispersão a água promove a pronta retirada do arilo, no entanto a lixiviação dos compostos presentes no endosperma poderia ser mais lenta, mas regulada pela presença do tegumento.

A inferência sobre a inibição da germinação das sementes, promovida por substâncias presentes na sementes ou no endosperma, foi efetuada de maneira indireta. Para comprovação direta deste fato sugere-se a extração destas substâncias do endosperma, do embrião e do tegumento, procedendo-se à análise de seu efeito sobre a germinação.

Os dados obtidos indicaram que a água teria não só papel ecológico na dispersão das sementes (Capítulo 4) como também promove a conservação de sua capacidade germinativa (Fanzeres, 1989), evitando o ressecamento que leva à perda de sua viabilidade (Cunha *et al.* 1994). Os dados obtidos indicam que, além destas funções, a água também poderia atuar como agente da quebra de dormência e da indução da germinação de suas sementes.

## ***Ecofisiologia de germinação e crescimento inicial de plântulas de Virola surinamensis***

### **a. Efeito da luz na germinação e crescimento de plântulas**

Howe (1990) afirma que a virola é uma espécie tolerante à sombra. Espécies deste grupo ecológico apresentam sementes grandes, com reservas nutricionais capazes de possibilitar o crescimento da plântula mesmo em condições de baixa luminosidade. Suas plântulas podem permanecer dormentes por longos períodos ou crescer lentamente até que se forme uma clareira (Denslow 1987; Forget 1991).

Em condições de clareira predomina a luz do tipo vermelho (650-680 nm), enquanto no sub-bosque a filtragem realizada pela copa das árvores leva ao predomínio da radiação vermelho extremo (700-750 nm) em relação à luz vermelha (Martinez-Ramos 1985). Nessas condições o comprimento de onda vermelho extremo pode inibir a germinação de sementes pioneiras, como por exemplo *Piper auritum* (Vázquez-Yanes & Orózco-Segóvia 1985). Na situação inversa, sementes de espécies tolerantes à sombra podem ter sua germinação inibida pela radiação vermelha, típica de clareiras e estimuladas pela radiação vermelho extremo.

A germinação das sementes de virola foi inibida pelo escuro e pela radiação do tipo vermelha e estimulada na vermelho extremo (Figura 5. 11). Apesar disto, a germinação não foi completamente inibida pelo vermelho, como se observa em pioneiras em relação ao vermelho extremo (Vásquez-Yanes & Orózco-Segóvia 1985; 1990; Denslow 1987; Kageyama & Gandara 1993).

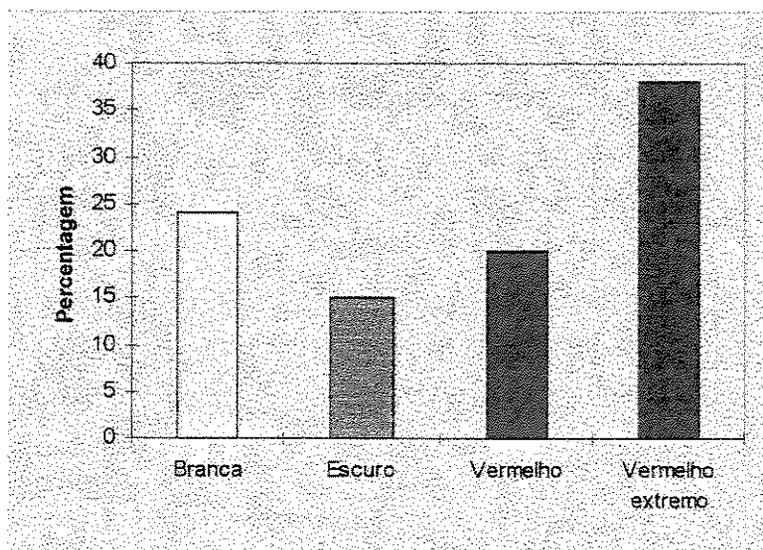


Figura 5. 11: Percentagem de germinação de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. submetida a diferentes comprimentos de onda (luz branca, escuro; luz vermelha e vermelho extremo).

Estudos realizados em sementes de espécies secundárias como o cedro (*Cedrela fissilis*), mogno (*Swietenia macrophylla*), jacarandá-caviúna (*Dalbergia nigra*), demonstraram que estas espécies também respondem positivamente, com incremento de germinação à luz do tipo vermelho extremo, mas não foram totalmente inibidas pela radiação vermelha (Euler *et al* 1995; Piña-Rodrigues *et al.* 1996). Outras espécies, também secundárias, *Tabebuia chrysotricha* (ipê-amarelo) e *Chorisia speciosa* (paineira), apresentaram padrões de respostas diferentes para a exposição à luz vermelha e vermelho extremo. Enquanto o vermelho extremo promoveu aumento da germinação para o ipê, não houve qualquer efeito para a paineira e para a espécie clímax *Esenbeckia leiocarpa*, consideradas como neutras e capazes de germinar tanto a pleno-sol como sob o dossel florestal (Seghese *et al.* 1995).

Kageyama & Viana (1991) relatam que as secundárias são espécies de fácil adaptação em relação à luz, possibilitando seu estabelecimento em diversas condições. Assim, espécies que respondem com incremento à germinação pelo vermelho extremo estariam mais próximas à definição de secundárias tardias. Para as secundárias iniciais seria esperado um

incremento com o vermelho e inibição parcial pela exposição ao vermelho extremo (Piña-Rodrigues *et al.* 1996).

A maior taxa de sementes dormentes de virola foi obtida para as sementes mantidas no escuro (25%), superior inclusive ao comprimento de onda vermelho (15%), o que demonstra seu efeito inibitório maior que a radiação vermelha (Tabela 5. 4). Essas características indicariam que a espécie requer luz para sua germinação e que sua dispersão em locais escuros, próximos às raízes de outras plantas, como se observa em sua área natural, afetaria a taxa de germinação das sementes.

Tabela 5. 4: Percentagem de sementes de *Virola surinamensis* (Rol) Warb. germinadas, dormentes e deterioradas sob diferentes condições de luz. Resultado da análise de variância (F) e teste de Tukey. (\*) significativo a 5%.

	% DE GERMINAÇÃO	% DE SEMENTES DORMENTES	% SEMENTES DETERIORADAS
Escuro	15c	25	60
Vermelha	20bc	15	65
Branca	24c	7,5	68,5
Vermelho extremo	38ab	7,5	54,5
	F= 2,15*	CV= 95%	

Médias seguidas da mesma letra não apresentam diferença significativa a 5 %

No escuro o fitocromo sofre um processo lento de fotoconversão (Laboriau 1983; Borges & Rena 1993). Há o acúmulo de fitocromo na forma ativa, levando a uma modificação nas suas concentrações da forma inativa (Pv) e ativa (PVE), o que afetaria a germinação das sementes.

A germinação é um mecanismo controlado pelo fitocromo (Bewley & Black 1982; Laboriau 1983; Salisbury & Ross 1992). A função ecológica primária do fitocromo é de atuar como um sensor do nível de sombreamento a que as plantas estão submetidas (Vásquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990). A radiação vermelha (650-680 nm) é fotoconversora do fitocromo na forma inativa vermelha (Pv) para a ativa vermelho extremo (PVE), o que induz a semente à germinação (Carvalho & Nakagawa 1983; Salisbury & Ross 1992). A radiação da semente com Vermelho extremo induz a conversão contrária de PVE para Pv, inibindo os processos controlados pelo fitocromo.

As sementes contém proporções equilibradas de fitocromo nas formas Pv e PVE e a germinação ocorre quando o fotoequilíbrio<sup>1</sup> é rompido pelo aumento da proporção de PVE (Smith 1982). As espécies cujas sementes germinam no escuro apresentam uma proporção não limitante de PVE, enquanto que as que necessitam de luz apresentam quantidades limitantes de PVE (Smith *op. cit.*).

A luz branca contém vários comprimentos de onda na faixa do 660 até 730 nm, portanto desde o vermelho ao vermelho extremo. A redução da germinação das sementes de virola sob luz branca, quando comparada às sementes irradiadas com luz vermelho extremo (Tabela 5. 4; Figura 5. 11) pode refletir a inibição provocada pela luz vermelha nela contida, ou de outros comprimentos como por exemplo o azul. Carvalho & Nakagawa (1980) afirmam que o comprimento de onda azul pode, em alguns casos, ter efeito semelhante à luz vermelha. Nesta situação, a luz branca apresentaria um efeito inibitório dos comprimentos vermelho e azul, semelhante ao que foi observado para virola.

---

<sup>1</sup> Fotoequilíbrio ( $\phi$ ) é a relação entre a quantidade de fitocromo na forma Pv e PVE, onde  $\phi = Pv / PVE$ .

Em áreas abertas e grandes clareiras existem radiações provenientes de várias fontes, principalmente do sol. A luz solar amarelada combina com a azulada do céu e produz a luz branca, onde predominam comprimentos de onda mais longos, enquanto a radiação proveniente do reflexo do céu é rica em comprimentos de onda curtos (Kiltie 1993).

O tipo de radiação também afetou a velocidade de germinação das sementes (Figura 5. 12). As sementes irradiadas com luz vermelho extremo (VE) germinaram mais rapidamente e de forma mais uniforme. O cálculo do Índice de velocidade de germinação (IVG) expressou o maior estímulo à germinação promovido pelo VE (Tabela 5. 4). Este valor exprime a sincronia de germinação entre as sementes, medida por uma maior homogeneidade fisiológica (Laboriau 1983). A promoção do sincronismo de germinação entre sementes favorece o pronto estabelecimento da espécie, quando as condições ambientais estejam propícias. Considerando que as sementes de virola são dispersas no período das águas, isto favoreceria a germinação das sementes e a formação de banco de plântulas, quando em condições de maior irradiação de vermelho extremo.

Longos períodos de radiação com altos valores de  $\phi$  foram observados na floresta apenas em grandes clareiras, onde germinam e crescem espécies pioneiras (Vásquez-Yanes & Orozco-Segóvia (1984), tais como *Cecropia obtusifolia* (Vásquez-Yanes 1980) e *Cecropia glaziovii* (Válio & Joly 1979).

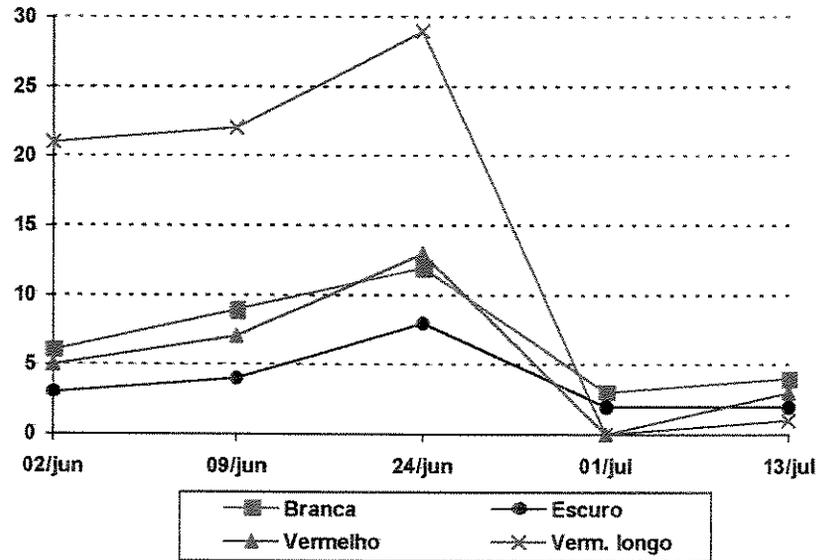


Figura 5. 12: Velocidade de germinação de sementes de *Virola surinamensis* (Rol) Warb., representada pelo número de sementes germinadas por período, sob diferentes condições de luz.

Tabela 5. 5: Índice de velocidade de germinação de sementes de *Virola surinamensis* submetida a diferentes condições de luz. Resultado do teste de Tukey.

LUZ	ÍNDICE DE VELOCIDADE DE GERMINAÇÃO
Vermelho extremo	0.910
Branca	0.365
Vermelha	0.330
Escuro	0.218

A abertura de grandes clareiras na floresta, como ocorre com a exploração florestal, propicia maior incidência de radiação do tipo vermelha, o que teria efeito de inibir parcialmente a germinação, e reduzir o sincronismo e a velocidade de germinação das sementes no solo. No entanto, o efeito inibitório da luz vermelha demonstrou ser inferior ao obtido para o escuro.

Pode-se sugerir que haveria uma proporção ideal no valor de  $\phi$  que favoreceria a germinação das sementes de virola. Valores muito baixos, tendendo a uma condição próxima à obtida no escuro, quando o fitocromo sofre também um processo de conversão acumulando-se na forma PVE, poderia levar à restrição do processo germinativo. Analisando-se os dados apresentados na Tabela 5. 6, estes valores poderiam se situar, em condição de floresta tropical, na faixa entre 0.80 e 0.40.

Tabela 5. 6: Características espectrais médias qualitativas e quantitativas obtidas em área de floresta tropical úmida na Costa Rica, anos de 1983-1984 e 1985 (Chazdon & Fetcher 1984; Howe 1990) em áreas de cultivo de soja (Franco *et al.* 1996), e medidas radiométricas efetuadas na Califórnia, Costa Rica, Flórida, Panamá e Trinidad Tobago (Endler 1990). PV= fitocromo vermelho; PVE= fitocromo na forma vermelho extremo.

	QUALIDADE DE LUZ		QUANTIDADE DE LUZ	
	RELAÇÃO PV/PVE ( $\phi$ )	QUALIDADE DA LUZ INCIDENTE	RADIACÃO EM RELAÇÃO A RADIACÃO TOTAL	Howe (1990)
Áreas abertas	1.23	1.21	branca	100%
Clareiras grandes > 400 m <sup>2</sup>		20% azul 33% verde 47% vermelho		
Áreas de borda de clareiras grandes	0.86	azulada ou azul-acinzentada	20-35%	2,7%
Clareiras (> 200- < 400 m <sup>2</sup> )	-	branca		6,8% <sup>3</sup>
Clareiras pequenas (< 200 m <sup>2</sup> )		avermelhada	1 a 2%	
Áreas de borda de clareiras pequenas		púrpura-avermelhada		
Sub-bosque		esverdeada ou verde-amarelada	< 2%	1,4%
raios de sol	0.99	25% azul; 26% verde 40% vermelho		
Sombra	0.42	-		
		0.199		

<sup>2</sup> Áreas maiores do que 5000 m<sup>2</sup>

<sup>3</sup> Áreas de 157 a 3142 m<sup>2</sup>

Além da germinação, a exposição das sementes à diferentes comprimentos de onda também afetou o desenvolvimento das mudas. Com a predominância da radiação vermelho extremo, as plântulas de virola apresentaram maior crescimento em altura e maior uniformidade no desenvolvimento das mudas (CV= 42,4%). Também ficou demonstrada sua capacidade de crescimento sob luz vermelha (CV=61,7%), embora mais desuniforme do que sob vermelho extremo (Tabela 5. 7). O crescimento foi mais restritivo e irregular no escuro (CV= 72,5), não havendo estiolamento das mudas.

O rápido desenvolvimento inicial das plântulas de virola, quando na condição de sub-bosque, pode ser importante na sua sobrevivência, podendo propiciar que estas mantenham-se acima do nível de subida das águas. Fisher *et al.* (1991) apontam este fator como essencial para o desenvolvimento do sistema radicular, propiciando a sobrevivência das mudas em épocas de seca sazonal.

Tabela 5. 7: Tamanho médio das plântulas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. sob diferentes condições de luz. CV= coeficiente de variação.

LUZ	TAMANHO MÉDIO DAS PLÂNTULAS (cm)	CV (%)
Verm. extremo	7.24 <sup>+/-</sup> 3,07	42.4
Vermelha	5,75 <sup>+/-</sup> 3,55	61.7
Branca	5.69 <sup>+/-</sup> 3,47	59.5
Escuro	4.79 <sup>+/-</sup> 3,39	72.5

Fisher *et al.* (1991) na Costa Rica constataram que o crescimento das mudas sob o dossel florestal foi menor do que para aquelas crescendo em condições de pequenas clareiras na mata. Sob o dossel, as mudas apresentaram menor desenvolvimento do sistema radicular e de altura, o que poderia ser a causa de sua maior mortalidade em condições de *stress* seco.

Clareiras pequenas, de raio até 200 m<sup>2</sup>, recebem de 1 a 2% do total da radiação obtida em áreas abertas (> 5.000 m<sup>2</sup>), enquanto as de 400 m<sup>2</sup> recebem de 20 a 35% desta radiação (Chazdon & Fetcher 1984). Dados obtidos na Costa Rica demonstraram que a qualidade espectral da luz também foi variável em função do tipo de clareira (Tabela 5. 6).

Em termos quantitativos de radiação incidente, clareiras grandes recebendo cerca de 6,8% da radiação solar total e em áreas de borda de mata com 2,7% promoveram maior crescimento de mudas de virola do que locais do sub-bosque onde houve incidência de apenas 1,4% (Howe 1990).

Em relação à qualidade de luz incidente, para a virola a permanência em condições iniciais de maior proporção de luz vermelho extremo favoreceu a germinação e o crescimento inicial das plântulas. Dados de Macedo & Anderson (1993) demonstraram que a abertura de clareiras na mata, no primeiro ano de exploração, favoreceu o estabelecimento de plântulas.

Pode-se sugerir que a germinação das sementes foi um processo influenciado mais pelo aspecto de qualidade de luz do que em termos de quantidade de luz incidente. Houve germinação das sementes tanto no claro (100% de luz incidente) quanto no escuro (0% de luz incidente), mas o desdobramento do aspecto qualitativo demonstrou o estímulo significativo à germinação promovido pela radiação vermelho extremo (Tabela 5. 4; Tabela 5. 7). De acordo com a Tabela 5. 6, esta condição ocorreria sob o dossel florestal e na borda de clareiras pequenas.

Em termos de manejo a virola poderia ter sua germinação favorecida pela abertura de pequenas clareiras, ou claros provocados pela morte de outras árvores. No entanto, grandes clareiras oriundas da exploração afetariam a germinação das sementes. O padrão geral de

comportamento de germinação indicam que a virola seria uma espécie tolerante à sombra, mas com características de secundária.

A recomendação para o manejo da espécie seria a abertura de pequenas clareiras na exploração, realizada durante ou logo após a dispersão das sementes. Esse procedimento dificultaria a germinação de sementes pioneiras invasoras, mas favoreceria a germinação das sementes de virola e o crescimento uniforme inicial de suas plântulas.

#### **b. Efeito do teor de umidade do substrato na germinação das sementes**

As condições de substrato com alta umidade e substrato seco inibiram a germinação das sementes de *Virola surinamensis*, enquanto o substrato com níveis médios proporcionou maior germinação das sementes (Tabela 5.8).

Em áreas naturais de várzea, Fanzeres (1989) constatou que a germinação das sementes de virola foi maior em locais de cotas mais altas, onde a inundação é menos freqüente. A autora sugeriu a hipótese de que as condições de várzea baixa seriam desfavoráveis à germinação das sementes, devido permanecerem grande parte do tempo inundadas, mantendo as sementes em condições anaeróbicas.

Tabela 5. 8: Percentagem de germinação de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. sob diferentes teores de umidade do substrato. CC= capacidade de campo.

TEOR DE UMIDADE DO SUBSTRATO	% DE GERMINAÇÃO
Seco (25% da CC)	0
Médio (50% da CC)	42
Úmido (100 % da CC)	0

Os dados de campo parecem concordar com os obtidos em laboratório, onde o teor de umidade demonstrou ser um importante fator para a germinação de sementes de virola.

Estudos efetuados por Vásquez-Yanes & Orózco-Segóvia (1990), em Los Tuxtlas, México, constataram que nas florestas tropicais úmidas as espécies são exigentes quanto ao teor de umidade do solo, em especial aquelas de estádios sucessionais mais tardios. Segundo Joshi *et al.* (1992) demonstraram, sementes de espécies de estádios finais de sucessão apresentaram maior sensibilidade ao stress hídrico do que as de estádios mais iniciais.

As sementes de virola são altamente sensíveis ao dessecamento, o que dificultaria seu estabelecimento nas condições de grandes clareiras. Suas sementes perdem rapidamente a viabilidade quando sua umidade é reduzida a valores inferiores à 18% (Cunha *et al.* 1992). Estas características permitem considerá-la como recalcitrante conforme definição de King & Roberts (1979) ou homohídrica (*homoiohydrous*) como definem Berjack *et al.* (1990). A perda de umidade é um dos fatores cruciais que levam à rápida degradação as sementes recalcitrantes (Farrant *et al.* 1985, 1986; Berjack *et al.* 1992). Na maturação as sementes de virola apresentam alto teor de umidade, em

ocasionando a deterioração rápida. Considerando este fato, a manutenção prolongada das sementes em meio excessivamente úmido, ou completamente imerso em água, poderia provocar a sua morte. Muitas espécies que ocorrem em áreas de várzea e que são transportadas por água tais como *Aldina latifolia*, *Mora paraensis* e *Swartzia polyphylla*, também não são resistentes a períodos de prolongada inundação. Suas plântulas foram observadas crescendo apenas em locais sujeitos à breves inundações (Kubitzki & Kubitzki 1994).

A germinação das sementes dependeria de um balanço entre a disponibilidade de umidade para a germinação e a concentração de O<sub>2</sub> para os processos metabólicos (Bewley & Black 1982). Nos microsítios úmidos da floresta tropical, a germinação das sementes sobre o solo ocorreria devido a um balanço entre o ganho de água e a evaporação do ar, regulando a sua velocidade de germinação (Foster 1986). Assim, em condições naturais, a germinação de virola poderia ser inibida durante o período em que a semente se mantivesse na água, requerendo atingir sítios mais elevados que propiciassem maior aeração.

Levantamentos de campo sobre a regeneração natural de virola, em área de várzea alta e baixa (Capítulo 6) constataram a presença de regeneração apenas em microsítios mais elevados, acima do nível das águas, mas que foram atingidos pela elevação diária das águas da maré.

As exigências tanto de luz quanto de umidade do substrato, para a germinação de sementes de virola, têm forte implicação nas práticas de manejo a serem adotadas para a espécie, assim como na análise dos fatores que podem levar à extinção local da espécie.

Experiências realizadas em Barro Colorado indicaram que mudas de virola são capazes de persistirem sombreadas sob o dossel florestal, continuando a crescer. Mesmo nesta condição, apresentaram alta mortalidade durante períodos de estiagem, manifestando crescimento acelerado em clareiras pequenas provocadas por queda de árvores (Fisher *et al.* 1991). Os autores revelaram que as secas sazonais foram críticas para o estabelecimento das mudas.

De acordo com Fisher *op. cit.*, a virola é uma espécie tolerante, capaz de germinar sob o dossel florestal, com um pequeno crescimento quando profundamente sombreada na floresta úmida. A ocorrência de clareiras seria uma vantagem de estabelecimento, que permitiria o crescimento suficiente das mudas para desenvolver um sistema radicular extenso, capaz de possibilitar sua sobrevivência na estação seca.

O nível de umidade na camada até 10 cm do solo é significativamente maior nas clareiras do que em áreas de subbosque adjacentes (Denslow 1987; Becker *et al.* 1988). Essas condições, Fisher *et al.* (1991) consideram propícias para o desenvolvimento do sistema radicular de plantas juvenis de virola. A maior sobrevivência das plântulas e mudas nas clareiras deve-se ao seu maior crescimento inicial e formação de denso sistema radicular, em comparação com aquelas do interior da floresta (Howe *et al.* 1985; Howe 1990).

A região de Barro Colorado apresenta período de seca definido, quando as mudas de virola sofrem alta mortalidade. No estuário amazônico, nas áreas de colheita de sementes, não se observam períodos de estação seca definida. Apesar disto, Macedo & Anderson (1993) também reportaram uma alta mortalidade de plântulas sob o dossel florestal. Os autores apontam como causa a dificuldade das plântulas em penetrar a camada de matéria orgânica depositada no solo.

A susceptibilidade à seca foi apontada por Howe (1990) como importante causa de mortalidade de grande número de plântulas e mudas sob o dossel florestal. Além deste fator, Howe *op cit* e Paulino-Filho (1985) afirmam que a predação foi também uma das principais causas de morte de mudas. Nas condições de Barro Colorado, a sobrevivência das mudas de virola, até os dois anos, depende da colonização de sítios favoráveis tais como bordas de mata e pequenas clareiras mais do que no interior da floresta. As secas nesta região estão afetando a regeneração e recrutamento de virola, que parece estar sofrendo um declínio em sua população (Hubbel & Foster 1983; 1987; Howe 1984; Fisher *et al* 1991).

Com base nos dados obtidos, pode-se inferir que as condições de sub-bosque, tanto de luz quanto de umidade, propiciam a germinação

rápida e uniforme das sementes de virola, mas o estabelecimento das mudas poderia ser favorecido pela abertura de pequenas clareiras.

## Considerações finais

Com base nas características de germinação das sementes e suas exigências quanto ao teor de umidade do substrato e tolerância à sombra (Howe 1980), a espécie *virola* apresenta tendência de comportamento classificado por Budowski (1965) como tolerante à sombra, confirmando o observado por Fisher *et al.* (1991).

O estímulo à germinação seria obtido em locais de clareiras pequenas, originados da queda de árvores ou outros eventos. Isto implica que a abertura de claros na floresta, resultante da exploração de indivíduos adultos, favoreceria a germinação das sementes dispersas no solo, ou na água, ou porventura transportadas por outros agentes bióticos.

Para o manejo de populações naturais seria recomendável a realização de desbastes seletivos de baixa intensidade por ocasião da dispersão das sementes de *virola*, o que proporcionaria o máximo aproveitamento do potencial reprodutivo da espécie.

Relacionando-se o aspecto da luz e das exigências em água na germinação, a abertura de grandes clareiras na floresta, como as que vêm sendo realizadas para a exploração manual e mecanizada da floresta, causa impacto na sua regeneração já na fase de sementes. A mudança das condições ecológicas locais provocaria uma drástica redução na quantidade de germinação, além de afetar seu processo de reprodução.

Os fatos observados reforçam a importância da água no processo de regeneração da espécie, em especial no estuário amazônico. De certa forma, essa íntima relação nos leva a questionar a dispersão biótica como a principal forma de dispersão da espécie. No estuário amazônico, os macacos, tucanos e demais aves poderiam não ser os únicos dispersores das sementes de *virola*. Como Janzen (1970) afirma, o dispersor eficiente seria aquele capaz de disseminar as sementes em locais propícios ao estabelecimento.

O comportamento observado apresenta evidências da adaptação da espécie também para a hidrocoria (dispersão abiótica). Essa consideração baseia-se nos seguintes fatos: *(a)* a espécie apresenta embrião imaturo na pós-dispersão que requer a permanência por certo período em água; *(b)* a água poderia promover a lixiviação dos solutos inibidores da germinação; *(c)* as sementes de virola mantêm sua viabilidade por até 4 meses quando conservadas em água corrente; *(d)* as sementes de virola flutuam à medida em que o embrião sadio completa seu desenvolvimento *(e)* suas sementes são recalcitrantes e perdem a viabilidade quando reduzem seu conteúdo de umidade; *(f)* pelo comportamento dos tucanos estes apresentaram tendência de serem dispersores a curta distância, próximo à planta-mãe ou à colônia de plantas, em locais de várzea, apropriados à germinação de sementes; *(g)* em locais mais altos e mais secos, o estabelecimento e germinação de sementes de virola foi praticamente nulo (Fanzeres 1989).

## Conclusões

- Existiria uma categoria de espécies recalcitrantes que podem apresentar dormência, na qual a *Virola surinamensis* se enquadraria
- O arilo da semente de *Virola surinamensis* não atuou como inibidor pós-dispersão da germinação de sementes, podendo desempenhar importante papel na atração de dispersores bióticos especialistas.
- As substâncias presentes no endosperma e no interior da semente podem atuar como inibidores da germinação e do desenvolvimento do embrião imaturo de *Virola surinamensis*.
- A dormência pode ser atribuída a uma possível combinação de causas endógenas, resultante da presença de embrião imaturo ou dormente e de substâncias com potencial de inibir a germinação das sementes.
- A permanência das sementes de virola em água corrente, por 7 dias, independente da presença do arilo, proporcionou a obtenção de maior proporção de sementes germinadas e a uniformização da germinação.
- A água exerce importante papel como promotor de germinação e na superação da dormência das sementes de *Virola surinamensis*.
- A germinação das sementes pode ser inibida pelas condições de luz e umidade do solo, que ocorrem em grandes clareiras na floresta;
- A abertura de grandes clareiras, resultante da exploração florestal realizada atualmente em áreas de várzea, pode prejudicar o estabelecimento da espécie e sua perpetuação no local;
- A prática de abertura de regos altera as condições de umidade dos solos de várzea alta, podendo afetar a disponibilidade de água para a germinação das sementes.

# CAPÍTULO 6

## Padrões espaciais em populações de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.

### Introdução

A distribuição espacial dos indivíduos na população pode ser determinada pela ação de fatores bióticos e abióticos gerada, entre outros, pela competição por recursos (Grace & Tilman 1990a), por alterações sazonais no tamanho das populações (Condit *et al.* 1996) ou por efeitos antrópicos (Kuusipalo *et al.* 1996).

Alguns autores têm associado o padrão espacial às características genéticas e de biologia reprodutiva das espécies (Appanah 1985; Bawa & Krugman 1991). As interações planta-polinizador podem promover alterações na estrutura das comunidades, afetando a sua distribuição temporal e espacial (Bawa 1990). Kageyama & Patiño-Valera (1985) sugerem que a distribuição espacial dos indivíduos de uma espécie está intimamente ligada aos mecanismos de polinização e dispersão de sementes. Espécies polinizadas por animais de vôo curto e dispersão à curta distância tenderiam a ter padrão espacial mais agrupado do que outras com polinizadores e dispersores de longa distância. Reis (1995) observou esse padrão para *Euterpe edulis* cuja distribuição espacial da regeneração natural foi agrupada e esteve associada ao mecanismo de dispersão de sementes à curta distância, com síndrome de polinização entomófila, também de curto alcance. Para *Chorisia speciosa* foi observado padrão espacial das árvores adultas distantes entre si cerca de 200 m, coincidente com o raio de dispersão de sementes (Ramirez-Castillo 1986).

Além dos mecanismos primários de polinização e dispersão de

sementes, também os padrões de estabelecimento das plantas, de distribuição da regeneração natural e a mortalidade de mudas irão ser determinantes para os padrões espaciais das plantas adultas (Howe 1990).

A maior mortalidade de plantas próxima da planta mãe foi reportada por vários autores (Hubbel 1980; Augspurger 1985; Howe 1990) e vieram embasar a hipótese proposta por Janzen (1970) e Connell (1971). Os autores formularam a teoria de “escape”, segundo a qual as plantas tenderiam a ter maior probabilidade de sobrevivência a distâncias maiores da planta-mãe. A consequência direta da maior taxa de mortalidade próxima às plantas adultas seria a geração de padrões de distribuição espacial aleatórios ou uniformes.

Apesar da hipótese de “escape”, o padrão mais comum de distribuição espacial nos trópicos tem sido o agregado (Hubbel & Foster 1987; Turner 1990), principalmente quando analisado a nível de indivíduos dentro de uma população. A agregação resulta de (a) respostas locais à microhabitats (Crawley 1990), (b) respostas a fatores de sazonalidade climática (Condit *et al.*, 1996); (c) de processos reprodutivos. Para algumas espécies o padrão agregado poderia favorecer a sobrevivência dos indivíduos, mas o tamanho da agregação estaria condicionado ao tamanho ótimo, acima do qual a competição por recursos promoveria efeitos prejudiciais (Odum 1985).

Apesar da agregação tender a aumentar a competição intra e interespecífica (Grace & Tilman 1990b), muitas espécies tropicais formam grupos que podem ser distribuídos de forma aleatória ou uniforme na área. A estimativa do grau de agregação deve ser capaz de distinguir entre a agregação de indivíduos dentro da população e entre populações.

As populações naturais possuem várias características, que podem ser expressas através de funções estatísticas, e que são propriedade exclusiva do grupo e não apenas dos indivíduos. As principais delas são a **densidade**, a **natalidade**, a **mortalidade**, a **distribuição etária**, o **potencial biótico**, a **distribuição espacial** e **forma de crescimento** (Mayr, 1977; Begon *et al.* 1996).

A densidade é definida como “número por unidade de área” e pode ser determinada através de contagem direta, amostragem ou de índices de abundância (Krebs 1989). A mortalidade e natalidade regulam a densidade e o tamanho das populações de plantas e podem influenciar na sua distribuição etária e espacial (Harper 1977).

O conjunto destas características e seu acompanhamento ao longo do tempo, se constituem nos estudos de dinâmica de populações. Apesar dos padrões não se manterem estáticos, são importantes análises que permitem a determinação dos padrões de **densidade** entre áreas, a distribuição de classes etárias e a **distribuição espacial** dos indivíduos nas populações (Santos 1991).

Ludwig & Reynolds (1988) propõem uma série de métodos estatísticos com propriedades diferentes, que são capazes de avaliar o grau de agregação e distribuição espacial dos indivíduos e das populações. A maioria dos métodos baseia-se nas relações entre média e variância. O princípio considera que, se a distribuição espacial for aleatória, a tendência será a média ser igual a variância. No caso de populações com variância maior que a média o padrão seria agregado e, se menor, esta seria uniforme.

A partir da definição e identificação dos padrões espaciais, pode-se partir para amostragens mais adequadas das populações e de entendimento da distância de fluxo gênico dentro e entre populações. A formulação de propostas de manejo e conservação genética deve ter por base estes dados de estrutura populacional.

No caso específico de *Virola surinamensis*, o manejo e a exploração florestal a que vem sendo submetida, há várias décadas, pode ter afetado os padrões espaciais e, por conseguinte, a estrutura de sua população. Os padrões de abundância e densidade de plantas, assim como a distribuição de tamanhos, estão ligados ao processo de estabelecimento e à distribuição e densidade de plantas adultas nas populações. A retirada de árvores pela exploração, mesmo seletiva, afeta diretamente a densidade de plantas e a distância entre indivíduos. Indiretamente alteram-se as condições microclimáticas. Clareiras são abertas, promove-se alta mortalidade de plantas e indivíduos em plena fase reprodutiva são removidos da população. De imediato considera-se que esta prática altera a estrutura da população e pode interferir nos mecanismos futuros de fluxo gênico e estabelecimento da regeneração natural.

## Objetivos

O objetivo desta etapa do trabalho foi analisar a estrutura populacional de *Virola surinamensis* em áreas de várzea alta e baixa, com e sem exploração florestal.

## Material e Métodos

### *Seleção de áreas*

Os trabalhos de levantamentos de campo foram realizados em áreas de várzea baixa nas regiões de Gurupá, em igarapé afluyente do Rio Baquiá (Ilha Grande de Gurupá-PA), Rio Laguna (Melgaço-Ilha de Marajó-PA), e em várzea alta nas regiões de Anajás, no igarapé Jurará (Ilha de Marajó-PA), todos no estuário amazônico, no Estado do Pará (Figura 1.1) e no Estado do Amazonas, na região de Lábrea, no rio Purús, igarapé São Quirino (Figura 6. 1).

Os rios das regiões de várzea baixa (Gurupá e Laguna) são caracterizados como de água “preta”, de cor escura e transparente, ácidos (pH 3,2-4,0) devido a decomposição da matéria orgânica, com solos pobres e de baixa CTC<sup>1</sup>. Na região de várzea alta (Anajás e Lábrea) os rios são de águas barrentas, denominados de “rios de água branca”, com solos ricos em sais minerais e pH alto, mais férteis do que os de água preta.

---

<sup>1</sup> Resultados de análise de solos realizadas na FCAP-Faculdade de Ciências Agrárias do Pará

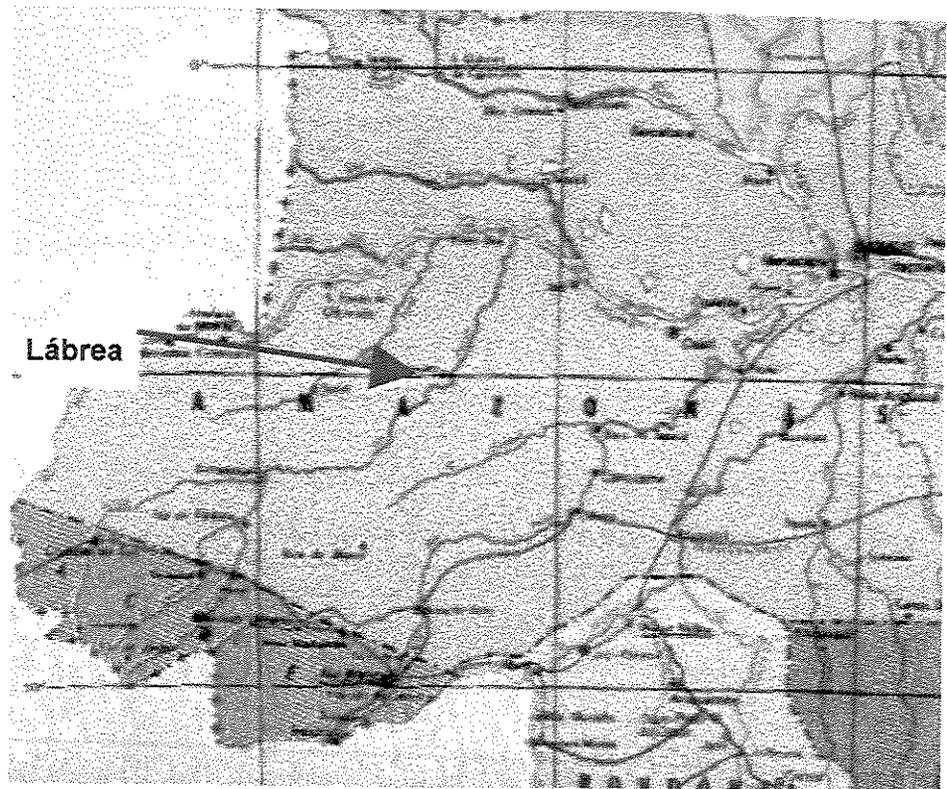


Figura 6. 1: Área de amostragem da distribuição espacial de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região no Município de Lábrea (Estado do Amazonas).

Para a seleção da área amostrada foi efetuado levantamento prévio com os moradores locais e empresas da região, durante 2 anos antes do início dos trabalhos. O critério utilizado foi a amostragem de populações de várzea alta e baixa, selecionadas em locais com e sem exploração recente.

As áreas de Gurupá (várzea baixa) e Lábrea (várzea alta) foram consideradas como sem exploração, por não terem sido submetidas a processo de retirada de madeira conhecido na região, no mínimo há 35 anos. As várzeas de Anajás (alta) e Laguna (baixa) foram exploradas há no mínimo 20 anos.

Em todas as áreas foram instalados transectos com seu eixo principal na direção do fluxo e refluxo da maré, com medidas variáveis de 100 a 160 m de comprimento, conforme o local, e de 10 m de largura, para amostragem da regeneração natural e variável de 20 a 30 m para amostragem das plantas adultas. Os transectos foram divididos em parcelas de diferentes tamanho de acordo com o objetivo pretendido.

Para análise da distribuição espacial, foram considerados todos indivíduos de *Virola surinamensis* encontrados na área, obtendo-se dados de altura e CAP para árvores e altura para a regeneração natural.

## **Estrutura da população**

### **Regeneração natural**

O levantamento da regeneração natural foi efetuado nos transectos com 10 m de largura, com comprimento variável de 100 a 160 m conforme o local de instalação. Para o estudo da distribuição espacial da regeneração natural foi efetuado o mapeamento das plantas dentro dos transectos.

A regeneração natural foi classificada em diferentes classes, descritas na Tabela 6.1. Na maioria das áreas as plântulas apresentavam-se em grupamentos, bastante próximas umas das outras. Nestes locais adotou-se a metodologia de medição da altura de 10 plântulas, contagem do número de plântulas/grupamento e localização do grupamento.

Devido as condições de apoio logístico local, apenas em Gurupá (Ilha de Gurupá-PA) foi adotada metodologia diferente de avaliação da regeneração natural. Foram efetuados levantamentos em subparcelas de diferentes tamanhos, para cada classe de regeneração natural (Tabela 6.1).

Tabela 6. 1: Descrição das categorias e classes de regeneração natural das plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. empregadas para a classificação das plantas nas áreas de Gurupá (Município de Gurupá-PA), Melgaço e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). Tamanho das parcelas implantadas na região de Gurupá (Rio Baquiá-Município de Gurupá-PA).

<i>Categoria</i>	<i>Classe</i>	<i>Descrição</i>	<i>Tamanho de parcela</i>	<i>Área</i>
JOVENS	Plântulas	altura menor ou igual a 20 cm	1 x 1 m	1 m <sup>2</sup>
	Mudas	altura > 20 cm e menor ou igual a 1 m	2,5 x 2,5 m	7,5 m <sup>2</sup>
	Varas	altura > 1 m e CAP < 30 cm	5 x 5 m	25 m <sup>2</sup>
ADULTOS	Árvores	CAP > 30 cm	10 x 20 m	200 m <sup>2</sup>

Cada transecto foi subdividido em parcelas de 10 x 20 m, onde foram instaladas as subparcelas de avaliação da regeneração natural. As avaliações foram efetuadas no início de cada parcela, sendo as subparcelas alocadas de forma alternada no lado esquerdo e direito do meio do transecto, totalizando 5 subparcelas ou pontos de amostragem (Figura 6. 2).

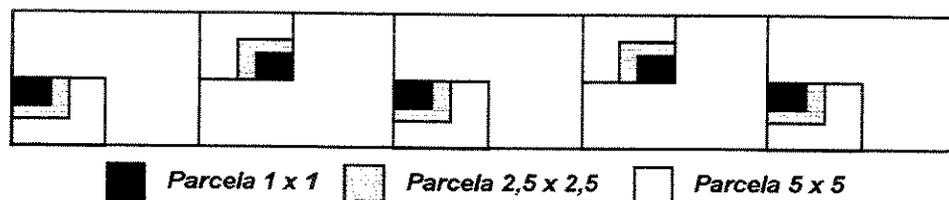


Figura 6. 2: Representação esquemática da distribuição das parcelas e subparcelas de levantamento da regeneração natural e de árvores de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região de Gurupá (Município de Gurupá- Ilha de Gurupá-PA).

## **Plantas adultas**

Para a amostragem das plantas adultas, enquadradas na classe de árvores, os transectos foram ampliados na largura, estendendo-se para 50 m, totalizando uma área de 7.500 m<sup>2</sup>. Todas as árvores foram medidas, obtendo-se dados de CAP e localização.

## **Análise da estrutura de tamanho**

Com base nos dados de altura, foi efetuada a distribuição de frequência do número e percentagem de plantas/classe de altura, para cada população estudada utilizando o método de classes agrupadas descrito por Sokal & Rohlf (1995).

## **Análise do potencial de estabelecimento**

### ***Taxa de recrutamento***

A proporção entre o número de plantas de diferentes categorias e classes de regeneração foi denominada como taxa de recrutamento (**Tr**). A taxa foi calculada com base na fórmula abaixo, sendo seus valores plotados em gráfico.

$$\text{Tr (\%)} = \left| \frac{(X_n)}{X_{n-1}} \right| \times 100$$

onde:

$X_n$  = Número de plantas na classe de distribuição de frequência n

$X_{n-1}$  = Número de plantas na classe de distribuição de frequência n - 1

## ***Distribuição espacial***

### **Distância entre plantas**

A distância entre plantas foi calculada pela seguinte fórmula:

$$D = \sqrt{(Y_n - Y_{n-1})^2 + (X_n - X_{n-1})^2}$$

sendo:

$Y_n$  = Valor da ordenada do indivíduo n

$Y_{n-1}$  = Valor da ordenada do indivíduo n-1

$X_n$  = Valor da abscissa do indivíduo n

$X_{n-1}$  = Valor da abscissa do indivíduo n-1

**D** = Distância entre os indivíduos n e n-1.

Para a análise do padrão espacial dos indivíduos, foram utilizados os dados dos transectos nos métodos baseados na **Variância**, que dependem da densidade de indivíduos e do tamanho da amostra. Em locais fora da área dos transectos, foram empregados os métodos de Medida de Distância baseados em **pontos-quadrantes**, dispostos aleatoriamente na área de distribuição natural da espécie.

A relação entre o padrão espacial das várias classes de regeneração estudadas, foi determinado com base em análise de Covariância e Correlação, com o auxílio do Programa Estatístico SYSTAT versão Windows.

## **Métodos baseados na Variância**

Os métodos empregados foram descritos por Ludwig & Reynolds (1988) e suas fórmulas são apresentadas no Anexo 2. Para o cálculo dos índices, foram utilizados os dados de número de indivíduos/classe de regeneração descrita na Tabela 6.1 Foi aplicado o Índice de Green (IG), baseado na relação entre média e a variância.

Considerando que as áreas estudadas poderiam apresentar diferentes históricos de exploração, foi empregado o método de Variâncias Quadradas Pareadas (PQV). O método se baseia nas variações das médias e da variância do número de indivíduos por unidade amostral, ao longo de uma faixa ou transecto de unidades amostrais, independente do tamanho de cada unidade amostral.

Para o cálculo de PQV, os dados dos levantamentos de campo de cada local foram plotados em um mapa, com base no sistema de coordenadas cartesianas, sendo locados todos os indivíduos observados. Os transectos foram re-divididos em cinco unidades amostrais com 30 m de comprimento e 10 m de largura, de forma sequencial, sendo a primeira de zero a 30 m, a segunda de 30 a 60 m, e assim sucessivamente até a quinta, compreendida entre 120 e 150 m. Foram obtidos o número de indivíduos/unidade amostral.

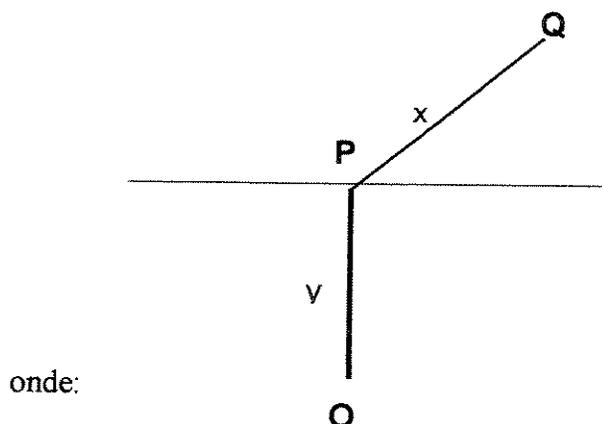
## **Métodos de medidas de distância**

Os métodos de medidas de distância são mais empregados quando os indivíduos ocorrem de forma esparsa, pois são eficientes em avaliar padrões aleatórios de distribuição espacial.

O método **T-quadrado** baseia-se na distância do indivíduo amostrado (**P**) ao ponto de amostragem (**O**), e na sua distância ao vizinho mais próximo (**Q**), situado acima de uma linha perpendicular à linha **OP**, conforme ilustra a Figura 6. 3.

O método de ponto quadrante foi utilizado em todas as áreas

estudadas, com exceção apenas de Gurupá. O padrão espacial foi estimado utilizando-se o Índice de Padrão espacial T-quadrado (C) e o Índice de distância de dispersão (I), apresentados no Anexo 2. A significância foi calculada obtendo-se os valores de  $z$  para cada índice (Ludwig & Reynolds 1988).



$x$  = distância do indivíduo  $P$  ao vizinho  $Q$

$y$  = distância do indivíduo  $P$  ao ponto  $O$

Figura 6. 3: Representação esquemática da disposição no campo do Método T-quadrado (Ludwig & Reynolds, 1988).

### Aplicação dos métodos nas áreas de estudo

Considerando que para a obtenção dos dados de campo foram utilizadas unidades amostrais de diferentes tamanhos, em função de suas características locais e do tempo disponível para a realização dos inventários, foram adotadas metodologias diversas para analisar o padrão espacial da espécie/local.

O índice IG foi calculado para Gurupá, onde não foi possível o uso dos métodos quadrantes de distância ao vizinho mais próximo.

Para Lábrea, Anajás e Laguna foram utilizados os Métodos de Distância, baseados na distância às plantas mais próximas,

calculando-se os índices de Distância de Dispersão (I) e o T-quadrado (C). Posteriormente, o Método de Quadrado da Variância (*Paired Quadract Variance*- PQV) foi adotado, por considerar separadamente a questão dos diferentes tamanhos da amostragem/local e da distância (Ludwig & Reynolds 1988). O método PQV analisa as distâncias entre amostras, permitindo que não se confunda o tamanho da amostra com a distância entre unidades amostrais. A aplicação desta metodologia possibilitou complementar a informação obtida pelos índices IG, I e C, analisando-se as variações do número de indivíduos por unidade amostral, ao longo de uma faixa de unidades amostrais de diferentes tamanhos.

O índice C foi empregado para analisar o padrão espacial das plantas dentro de cada grupamento de plantas e o índice I para analisar o padrão de distribuição espacial dos grupamentos em si. Isto porque, segundo Ludwig & Reynolds (1988) o índice C fornece informação sobre o padrão de distribuição espacial *dentro dos grupamentos*, uma vez que é sensível à distribuição espacial das plantas dentro do grupamento. O índice I é mais indicado para avaliar o padrão de *distribuição espacial dos grupamentos*, embora os autores afirmem que este não é capaz de distinguir entre indivíduos isolados e indivíduos nas bordas de grupamentos.

## Resultados e discussão

### *Estrutura da população*

#### Densidade de plantas

As áreas de várzea baixa apresentaram média de plantas jovens/ha (15.674 ) superior a várzea alta (8.803) (Tabela 6. 2). A várzea alta e baixa diferem significativamente em relação a todas as características de densidade de planta ( $F^{calc} = 0,03^*$ ;  $F^{tab} = 0,02$ ;  $p > 0,05$ ), concordando com o que foi relatado por Anderson *et al.* (1994). Os valores de  $F < 1$  indicam que, outros fatores, não controlados na análise de variância, poderiam estar tendo efeito nas diferenças de densidade entre as áreas. Foram obtidos altos coeficientes de variação para a densidade, tanto na várzea alta- Lábrea e Anajás (CV= 125,5%), quanto na várzea baixa- Gurupá e Laguna (CV=63%). Isso aponta para a existência de diferenças na densidade de plantas mesmo entre locais de várzeas com características semelhantes em relação ao fluxo de maré.

A taxa de recrutamento foi maior nas áreas de várzea baixa do que na várzea alta. Partindo-se da premissa que esse valor seria utilizado para expressar o potencial de estabelecimento em cada área, nas condições de várzea baixa estariam ocorrendo condições mais propícias ao estabelecimento e desenvolvimento das plantas.

A tendência geral observada foi a diferenciação entre as quatro áreas de estudo, com maior densidade de plantas na várzea baixa, em especial na região não explorada de Gurupá (Tabela 6. 2). As duas áreas de várzea alta apresentam grande diferença na densidade/ha de plantas adultas, sendo Anajás com 43 e Lábrea 17 e de jovens (12.723 e 4.882, respectivamente). No entanto, a taxa de recrutamento (TR) de ambas foi semelhante (Tabela 6. 2).

Tabela 6. 2: Resultado dos levantamentos de campo e inventário florestal de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. realizados nas áreas de várzea alta nas regiões de Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (Amazonas, PA) e várzea baixa em Gurupá (Ilha de Gurupá, PA) e no rio Laguna (Ilha de Marajó-PA), nos anos de 1993-1994.

	<i>Várzea alta</i>		<i>Várzea baixa</i>	
	Anajás-PA	Lábrea-AM	Gurupá-PA	Laguna-PA
Área amostrada jovens	1.500 m <sup>2</sup>	1.200 m <sup>2</sup>	variável*	1.600 m <sup>2</sup>
Número total de jovens	1938	586	4.051	270
Área amostrada adultos	3.500 m <sup>2</sup>	3.000 m <sup>2</sup>	1.000 m <sup>2</sup>	4.800 m <sup>2</sup> .
Número total de adultos	15	5	20	36
Número total de indivíduos	1953	591	4.071	306
Número de jovens/ha	12.723	4.882	29.600	1.747
Número de adultos/ha	43	17	200	75
Número de árvores c/ volume comercial (DAP > 0,40 m)	10	6	90	2
Porcentagem de árvores com volume comercial	23,3	35,3	45	2,7
Altura média dos jovens (m)	0,21	0,43	0,35	0,23
CV (%)	23,1	188	53,3	27,5
Altura média dos adultos (m)		14,4		12,5
CV (%)	-	74,6	-	55,9
Classe mais freqüente de altura (m) dos adultos	15-20		15-20	
Taxa de recrutamento (%)	0,34	0,35	0,68	4,29

(\* ) plântulas- 10 m<sup>2</sup>; Muda = 31,25m<sup>2</sup>; Vara 75 m<sup>2</sup>

Na várzea baixa, o nível de exploração pode ter afetado, mais a densidade de plantas/ha do que a TR, sendo 6% menor em Laguna (com exploração) em relação à Gurupá (não-explorada). A região de Laguna, onde houve pressão seletiva de exploração, apresentou menor estoque de plantas jovens/ha, mas com maior taxa de recrutamento<sup>1</sup> (4,29%), superior à todas as demais.

Considerando esses dados obtidos, sugere-se que as diferenças entre locais de mesmo tipo de várzea possam estar mais relacionadas a fatores locais, edáficos entre outros. As condições de exploração influenciariam mais a densidade de plantas, mas não o recrutamento das plantas jovens para adultas, que seria uma característica intrínseca de cada local.

Em relação a locais com históricos distintos de exploração, a principal diferença constatada foi em função do percentual de árvores da população com volume comercial.

Laguna e Anajás foram locais onde a exploração pode ter ocorrido há cerca de 20 ou mais anos, apresentando menores percentuais de árvores com volume comercial. Nas áreas que podem ser consideradas como ainda não exploradas, a proporção de plantas adultas com volume comercial foi maior, atingindo 45% em Gurupá e 35,3% em Lábrea.

Apesar da alta taxa de recrutamento, dentre todas, Laguna foi a área que apresentou o menor número de árvores com volume comercial. Este padrão pode estar relacionado com o seu histórico de exploração intensiva (Capítulo 1). Muitos dos indivíduos adultos observados devem ser remanescentes ou oriundos da regeneração natural, ocorrida durante e após o período exploratório. Cerca de 69% da população de adultos apresentou DAP inferior à 22 cm, o que poderia ser resultante da presença de indivíduos em crescimento. Dados de Piña-Rodrigues & Mota (1996) indicaram que, em plantios no estuário, a virola só atingiu volume comercial (DAP > 40 cm) entre 30-40 anos, tempo superior ao transcorrido desde a última exploração na região de Laguna.

As principais diferenciações entre as áreas de várzea alta e baixa podem ser atribuídas às diferenças edafoclimáticas entre esses

---

<sup>1</sup> A taxa de recrutamento representa a proporção entre o número de plantas adultas em relação ao número de jovens/local

ecossistemas. Fanzeres (1989) considera que as diferenças de florística, entre as áreas de várzea alta e baixa, estão relacionadas tanto com o regime de maré quanto em relação ao gradiente topográfico da área. De acordo com Teixeira & Cardoso (1991), áreas de rios com água barrenta, como os observados nas regiões de Anajás e Lábrea, formam várzeas de solos mais férteis do que os de água clara, como os de Gurupá e do rio Laguna. Segundo Prance (1980), o tipo de água pode determinar a composição florística das florestas inundáveis e, de acordo com Teixeira & Cardoso (1991), as características edáficas.

Embora teoricamente as áreas de várzea baixa de Gurupá e Laguna possam vir a ter solos mais pobres do que as de várzea alta<sup>2</sup> (Anajás e Lábrea), isto parece não ter afetado o número de plantas estabelecidas (Tabela 6. 2), mas pode ter influenciado no volume comercial/árvore. Este dado é confirmado por levantamentos efetuados em outras áreas de várzea alta, que apresentaram volume comercial/árvore de 2,82 m<sup>3</sup> a 5,32 m<sup>3</sup>, e enquanto na várzea baixa obteve-se apenas 0,92 m<sup>3</sup> (Piña-Rodrigues 1998)<sup>3</sup>.

Para explicar o menor volume/árvore e alta densidade de plantas nas áreas de várzea baixa, pode-se sugerir as seguintes hipóteses, as quais poderiam atuar isoladamente ou de forma combinada:

- (a) as plantas das áreas de várzea baixa, em especial na área de Laguna, seriam mais jovens do que as das áreas de várzea alta estudadas;
- (b) a várzea baixa seria propícia para o estabelecimento das plantas de *Virola surinamensis* mas, devido às suas condições edáficas, mais pobres, haveria menor crescimento em volume e,
- (c) o maior número de plantas/ha promoveria maior competição intraespecífica, por recursos afetando o desenvolvimento vegetativo das plantas.

De maneira geral, tanto na várzea alta quanto na baixa, as populações de *Virola surinamensis* se apresentaram com alta densidade de plantas por local. Comparativamente aos dados de densidade de várias espécies

---

<sup>2</sup> Ver Capítulo 1

<sup>3</sup> Capítulo 1, Tabela 1.1.

florestais, *Virola surinamensis* pode ser classificada como abundante, em região de várzea (Tabela 6.3). Estudos conduzidos na região de Barro Colorado (Panamá), por Hubbell & Foster (1990) em área de 50 ha, apresentaram densidade bastante inferior à várzea, com 4,78 plantas adultas/ha. Neste local Howe (1990) considera que a espécie tende a ser esparsa ou rara, No entanto, nas várzeas do estuário poderia ser classificada como uma espécie comum.

As diferenças entre as várzeas alta e baixa também foram observadas em relação aos estádios de desenvolvimento (Tabela 6. 4). A maior densidade de plântulas e mudas foi obtida nas áreas de várzea baixa (média de 8.340 plântulas/ha; 7.195 mudas/ha) em relação à várzea alta (3.827 plântulas/ha; 4.890 mudas/ha). O estoque de regeneração destas áreas poderia estar mais concentrado sob a forma de plântulas e mudas.

As diferenças entre locais, promovidas por fatores não testados ou de difícil isolamento na análise de variância, podem estar afetando a densidade de plantas em cada estágio de desenvolvimento de virola, o que é indicado pelo valor de  $F < 1$ . O resultado é um alto coeficiente de variação dos dados, com menores valores no teste de F. Haveria dificuldades em se fazer uma comparação definitiva entre os dois tipos de várzea devido à complexidade de isolar outras variáveis tais como as variações geográficas (várzea do estuário x várzea do alto amazonas), rios de diferentes colorações (várzea baixa rios de água preta e várzea alta, rios de água branca), além dos diferentes sistemas de exploração.

Tabela 6. 3: Dados de densidade/ha de espécies florestais da região amazônica.

<i>Espécie</i>	<i>Densidade (plantas adultas/ha)</i>	<i>Classificaçã o</i>	<i>Área de ocorrência</i>
<i>Cedrela fissilis</i> (cedro) <sup>a</sup>	0,125	rara	Terra firme
<i>Couratari guianensis</i> <sup>b</sup>	0,070	rara	Terra firme
<i>Couratari multiflora</i> <sup>b</sup>	0,106	rara	Terra firme
<i>Ceiba pentandra</i> (sumaúma)	0,4	rara	Várzea
<i>Virola surinamensis</i>	37-66	abundante	Várzea alta
<i>Virola surinamensis</i>	100-200	abundante	Várzea baixa
<i>Euterpe oleraceae</i> <sup>c</sup>	304 <sup>4</sup>	abundante	Várzea
<i>Euterpe edulis</i> <sup>d</sup>	56	abundante	Flor. Ombrófila

(a) Gandara (1996) (b) Lepsch-Cunha (1996) (c) Ohashi (1990) (d) Reis (1995)

Apesar disto, observou-se que os locais com maior concentração de plântulas e mudas foram os que apresentaram o maior número de plantas adultas (Tabela 6. 5). Embora tenha havido alta correlação entre a densidade de plântula ( $r = 0,88$ ) e de mudas ( $r = 0,81$ ) com a de árvores, estas necessariamente não indicariam o estoque futuro de árvores. Isto porque o maior número de plântulas e mudas poderia ser resultante do maior número de plantas matrizes lançando sementes na área, mas o número de árvores dependeria de outros fatores, como a abertura de clareiras e o aparecimento de condições propícias ao estabelecimento.

<sup>4</sup> A autora refere-se a número de touceiras de açai (*Euterpe oleraceae*)/ha

Tabela 6. 4: Número estimado/ha e percentagem de plantas por estágio de desenvolvimento de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em áreas de várzea alta (Lábrea-AM e Anajás-PA) e várzea baixa (Gurupá-PA e Laguna-PA). Resultado do teste F.

Tipo de várzea	Local	plântulas	mudas	varas	árvores	Total
		Altura <0,20 m	Alt >0,20 < 1,0 m	Alt > 1,0 m CAP > 0,30 m	CAP > 0,30 m	
VÁRZEA ALTA	LÁBREA	1331	3393	158,33	16,66	4899
	%	27,17	69,26	3,23	0,34	
	ANAJAS	6324	6386	13,3	42,86	12766
	%	49,54	50,02	0,10	0,34	
VÁRZEA BAIXA	GURUPA	16000	13440	160	200	29800
	%	53,69	45,10	0,54	0,67	
	LAGUNA	678,75	950	118,75	75	1823
	%	37,24	52,13	6,52	4,12	
TOTAL		24333,75	24169	450,38	334,52	
%		49,38	49,03	0,91	0,68	
	F <sub>LOCAIS</sub>	0,40*	0,30*	0,35*	0,26*	0,04*
	F várzea alta x baixa					0,035*

(\*) significativo a nível de 5%;  $p > 0,05$

A confirmação deste tipo de inferência somente poderia ser efetuada após estudos de dinâmica. O número de plântulas e de mudas representam a história recente da área, podendo ser influenciados nas variações dos fatores ambientais. As árvores são o resultado de pressões seletivas passadas, que originaram a atuais densidade e distribuição espacial, resultantes de processos biológicos passados.

Tabela 6. 5: Correlação ( $r$ ) entre o número de plantas por estágio de desenvolvimento de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em áreas de várzea alta (Lábrea-AM e Anajás-PA) e várzea baixa (Gurupá-PA e Laguna-PA).

<i>Estádios de desenvolvimento</i>	<i>PLÂNTULAS</i> n= 1.528	<i>MUDAS</i> n= 1.667	<i>VARAS</i> n= 61	<i>ÁRVORES</i> n= 75
PLÂNTULAS	-	0,99	0,13	0,88
MUDAS	-	-	0,15	0,81
VARAS	-	-	-	0,38

Santos (1991) enfatiza que a densidade de plântulas está relacionada com a chuva de sementes em anos anteriores. Conforme estudos efetuados por Howe (1986a), no Panamá, houve grande variação anual na produção de sementes na população e entre indivíduos. Árvores menos produtivas de *Virola surinamensis* representaram 0,015% das mais produtivas, sendo que o coeficiente de variação das médias anuais de frutos produzidos foi de 75%.

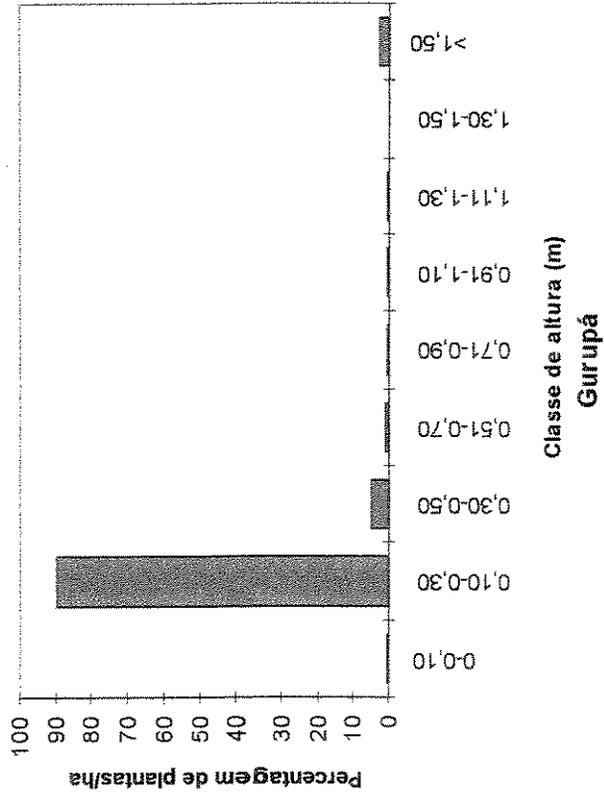
Embora não existam dados quantitativos da produção anual/árvore para a região do estuário estudada, espera-se que a espécie apresente esta característica de grande variabilidade na quantidade de frutos. Observações efetuadas durante os trabalhos de campo do Capítulo 3, permitiram constatar a diferença de produção entre árvores e entre anos. Durante os quatro anos de levantamentos, os anos seguintes aos de maior incidência de chuva foram determinantes para maior produtividade das árvores.

Os fatos observados demonstram o potencial diferenciado entre as áreas de várzea baixa e alta, em relação à densidade de indivíduos e ao estoque de regeneração e madeireiro. Estudos a nível de dinâmica de população seriam desejáveis, para buscar identificar os fatores causadores das diferenças de densidade de plantas entre os estádios jovens e adultos e, principalmente, os que estariam gerando o estabelecimento diferenciado nos dois tipos de várzea estudados.

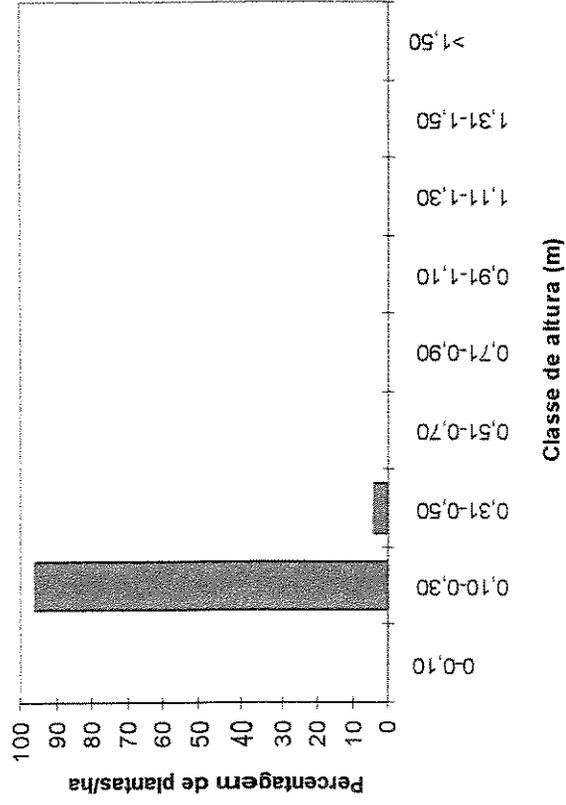
## Estrutura de tamanho

Nas populações estudadas, cerca de 98,41% do total de plantas foram amostradas nos estádios de plântula e muda, com altura inferior à 1,0 m (Tabela 6. 4). Nas áreas de Anajás e Laguna mais de 90% do estoque de regeneração foi constituído por plantas com tamanho inferior a 0,30 m e, para Lábrea e Gurupá, mais de 40%, por plantas com altura inferior a 0,50 m (Figura 6. 4). Anajás, Laguna e Gurupá apresentaram a estrutura de tamanho de jovens e da população (jovens+adultos) altamente correlacionadas (Figura 6.4 e Tabela 6.6). A quase inexistência ou baixa proporção de plantas em estádios mais avançados de desenvolvimento, acima de 0,50 m, pode vir a ser o reflexo da mortalidade diferenciada em cada local, em especial nas áreas exploradas de Laguna e Anajás. A hipótese sugerida é que, na população, estariam ocorrendo os chamados “estrangulamentos” ou “gargalos” (Harper 1981), resultantes da maior mortalidade nos estádios mais iniciais. Essas áreas também poderiam estar apresentando conseqüências da exploração, causando maior mortalidade nos estádios mais avançados da regeneração natural. Considerando o fato das populações de Anajás e Laguna não apresentarem indivíduos nas classes de tamanho mais avançados pode-se sugerir que, nestas áreas, os “gargalos” estariam ocorrendo em plantas maiores do que 0,30 m, nos estádios de mudas e de varas.

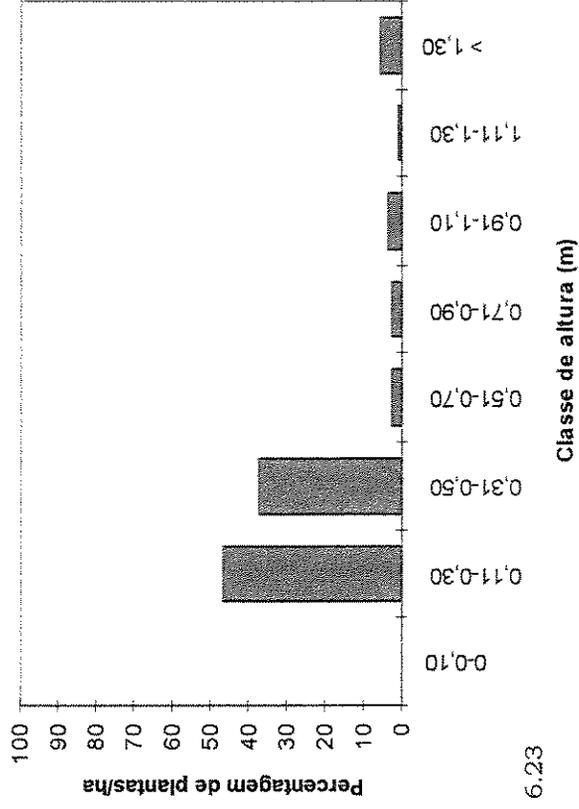
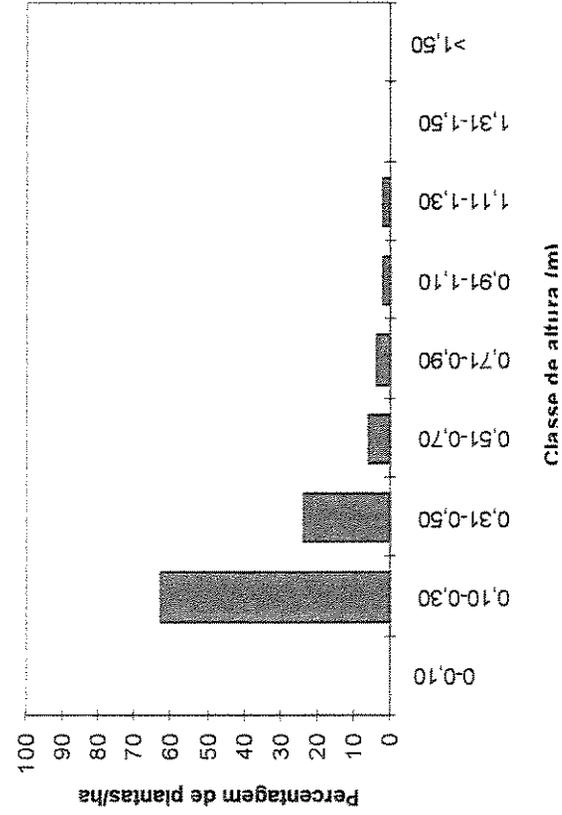
### Laguna



### Anajás



### Gurupá



6.23

Figura 6.4: Percentagem de plantas/ha de *Viroloia surinamensis* (Rol.) Warb. por classe de altura nas regiões de Laguna (Ilha de Marajó-PA), Gurupá (Ilha de Gurupá-PA), Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (Amazonas-AM).

Tabela 6. 6: Resultado do Coeficiente de Correlação (r) do número de plantas jovens de *Virola surinamensis surinamensis* (Rol.) Warb. em áreas de várzea alta (Lábrea-AM e Anajás-PA) e várzea baixa (Gurupá-PA e Laguna-PA).

	Áreas de ocorrência	JOVENS	ADULTOS	POPULAÇÃO
ANAJÁS	LÁBREA	-0,14	-0,05	-0,02
	GURUPÁ	0,95	0,69	0,92
	LAGUNA	0,99	0,41	0,99
LÁBREA	GURUPÁ	-0,24	0,38	-0,07
	LAGUNA	-0,13	0,38	-0,01
GURUPÁ	LAGUNA	0,95	0,88	0,92

Em áreas declivosas no Panamá, *Virola surinamensis* sofreu alta mortalidade nos primeiros 15 dias de vida (Howe *et al.* 1985). A seca foi apontada por Howe (1986a) como o fator que promoveu maior mortalidade de mudas de *Virola surinamensis*, limitando o seu estabelecimento a áreas de ravina úmida ou clareiras pequenas. Nenhuma das mudas em grupos sobreviveu. No entanto, mudas transplantadas e protegidas contra herbivoria apresentaram menor mortalidade. Em experimentos realizados em casa de vegetação e com semeadura artificial em áreas naturais, Howe (1990) constatou que mudas de *Virola surinamensis* não sobreviveram em densas agregações, sendo sua população regulada por mecanismos dependentes da densidade, em especial herbivoria.

Não houve a formação da distribuição de tamanho em “J” invertido nas áreas exploradas de Laguna e Anajás. Essa característica populacional tem sido associada a populações com padrão estável de regeneração (Santos 1991). O padrão observado poderia ser resultante da alta mortalidade dos estádios iniciais.

Embora as características ecológicas dos locais de várzea estuarina e de Barro Colorado (BCI-Panamá) sejam bastante distintas, a seca e herbivoria, propostas por Howe (1986a, 1990) não podem ser descartadas como causas de mortalidade na fase jovem. Condit *et al.* (1996) verificaram em BCI que nos últimos 25 anos a tendência marcante foi de seca gradual. O seu efeito tem afetado espécies associadas com sítios mais úmidos como *Virola surinamensis*. A população apresentou decréscimo de 300 árvores adultas para 239 em intervalo de 8 anos. Segundo os autores, isto indica que *Virola surinamensis* irá se extinguir em BCI, devido à sua inabilidade de tolerar longas estações secas.

Nas áreas de Laguna e Anajás o clima é do tipo *Am*, caracterizado por monção, com moderada estação seca de agosto à setembro, quando a precipitação média mensal é inferior a 60 mm. A região de Anajás está inserida no subtipo *Am<sub>2</sub>*, com precipitação média anual entre 2.500 a 3.000 mm e a região de Laguna no *Am<sub>3</sub>*, com 2.000 e 2.500 mm anuais (Brasil 1993). Aos 12 meses de idade, mudas de *Virola surinamensis* plantadas em áreas com condições climáticas semelhantes (clima *Ami*) apresentaram alta mortalidade, sendo de 53,5% para as oriundas do rio Preto (próximo a Laguna) e 46,5% para as de Anajás (Piña-Rodrigues & Mota 1996). Este comportamento foi atribuído pelos autores à susceptibilidade de *Virola surinamensis* a períodos de estiagem prolongada, com precipitação inferior a 60 mm.

Nas condições naturais, apenas a várzea alta de Anajás sofre rebaixamento do lençol freático durante o período de seca. Em Laguna, apesar da estiagem ocorrer, a área de várzea baixa mantém-se úmida durante todo ano, embora não tanto quanto as áreas de igapó, onde *Virola surinamensis* ocorre em alta densidade (Anderson *et al* 1994). Assim, a maior mortalidade na várzea alta de Anajás poderia estar relacionada a fatores ligados à seca.

Comparando-se as duas áreas de várzea baixa estudadas, através do coeficiente de correlação, Laguna e Gurupá foram as que apresentaram padrão de densidade de jovens ( $r=0,95$ ), adultos ( $r=0,88$ ) e da população ( $r=0,92$ ) mais semelhante, o mesmo não ocorrendo com as de várzea alta (Figura 6.4 e Tabela 6.6). Em Laguna foram observados padrões bastante semelhantes ao de Gurupá, onde não houve exploração. O resultado

obtido sugere que a seca poderia não ter sido o principal fator limitante ao estabelecimento de *Virola surinamensis* nas áreas de várzea baixa estudadas.

Apenas Lábrea, situada em área de várzea alta do Estado do Amazonas, apresentou padrão de distribuição distinto e não correlacionado com todas as demais.

Tanto em Lábrea quanto Gurupá, onde a exploração não foi efetuada, os indivíduos jovens apresentaram padrão de distribuição em altura na forma de “J” invertido, com mais da metade dos indivíduos nas primeiras classes de tamanho (Figura 6.4). Apesar das populações de Lábrea e Gurupá apresentarem distribuição em todas as classes de tamanho e de estágio de desenvolvimento, também foi constatado o efeito de “estrangulamento”. De acordo com Harper (1981) as populações apresentam pirâmides populacionais distintas em cada local, em relação à estrutura de tamanho, resultante das interações entre as aptidões individuais e as condições edafoclimáticas.

A comparação da área percentual representada pelo número de plantas de cada estágio de desenvolvimento, de *Virola surinamensis* com a espécie *Euterpe edulis* (Reis 1995) confirma a afirmativa de Harper *op cit.* (Figura 6. 5). Esta representação mostra diferentes formas de pirâmides conforme os locais e as espécies.

O “gargalo” nas populações de *Virola surinamensis* ocorre na transposição da fase de mudas para varas, enquanto para *Euterpe edulis* ocorreria na fase de plântulas para jovens. O estoque de regeneração para *Virola surinamensis*, a partir do qual ocorreria o recrutamento e o estabelecimento da espécie, estaria concentrado na fase de mudas, podendo haver o recrutamento rápido do estágio de plântula para mudas.

Os inventários florestais e levantamentos foram realizados no período de fevereiro a março, ou seja, durante a dispersão das sementes e subida das águas. Parte das plantas com altura inferior à 0,30 m (plântulas) foram oriundas da germinação das sementes do mesmo ano. Webb *et al.* (1972) afirmam que, espécies com distribuição “J” invertido, podem permanecer longos períodos com as plantas em estádios menores, apresentando rápido

desenvolvimento quando ocorrem condições propícias ao seu estabelecimento (queda de árvores, abertura de clareiras).

O padrão de “J” invertido poderia ser o esperado para espécies que se regeneram a partir de bancos persistentes de plântulas ou de mudas (Piña-Rodrigues *et al.* 1990). Por não apresentarem dormência ou possuírem dormência curta, as sementes caíam ao solo, germinando prontamente. O estoque de regeneração poderia ser continuamente renovado, a partir de novas chuvas de sementes, ou mantido sob a forma de banco de mudas.

Nas áreas de Lábrea, Anajás e Gurupá, apesar do grande estoque de plântulas e mudas, o “gargalo” foi mais acentuado do que em Laguna, denotando a possibilidade de maior mortalidade (Tabela 6. 2 ; Tabela 6. 4 e Figura 6. 5). Em Gurupá, embora tenha havido alta mortalidade nos estádios iniciais, foi constatada maior proporção de plantas adultas da população, provavelmente pelo fato das condições de várzea baixa serem propícias ao estabelecimento das plantas.

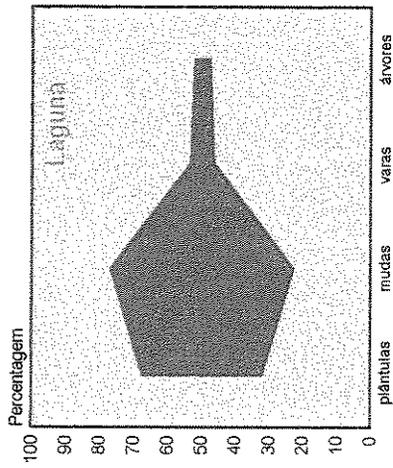
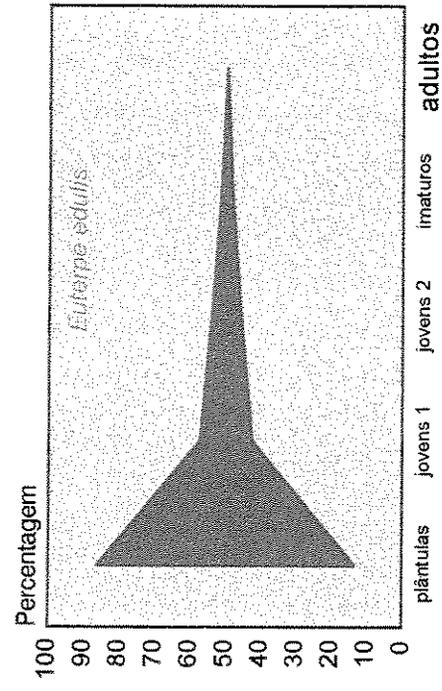
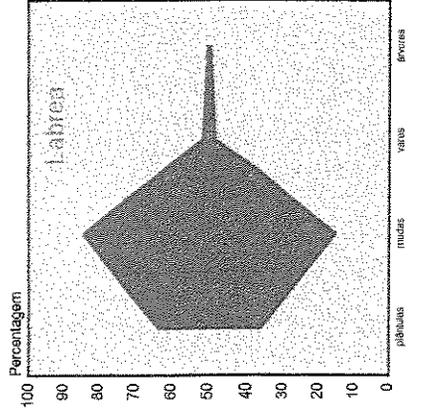
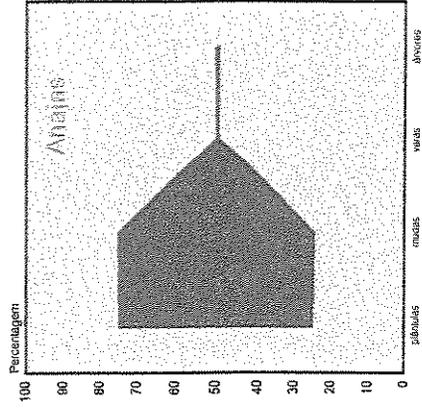
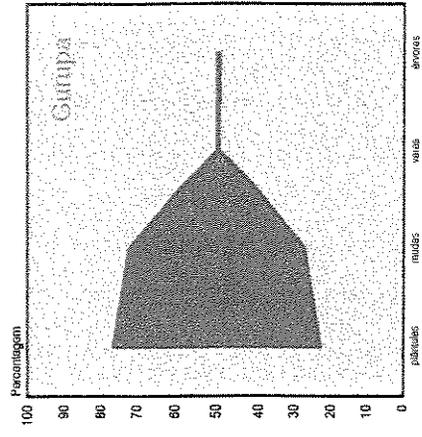


Figura 6. 5: Representação esquemática da área percentual representada pelo número de plantas em cada estágio de desenvolvimento de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. e *Euterpe oleraceae* Mart.

O maior recrutamento poderia estar ocorrendo na região de Laguna, onde foi observada maior proporção de varas e árvores em relação ao número de plântulas e mudas obtidos, caracterizado pelo menor estreitamento do “gargalo” (Figura 6. 5), representado pelos maiores valores de TR (Tabela 6. 2). Como este estudo foi realizado de maneira pontual, as diferenças observadas podem ser devidas a variações sazonais em fatores ambientais e bióticos.

A mortalidade diferenciada nos estádios reflete ações passadas e pressões seletivas ocorridas sobre a população local. Variações sazonais no clima podem levar a alterações na densidade de plantas, impondo taxas de mortalidade diferenciadas para cada estágio de desenvolvimento (Condit *et al.* 1992, 1996; Weiner 1998).

Nas áreas de Lábrea e Laguna foi constatado maior número de mudas do que plântulas. Este dado poderia ser devido a diferenças sazonais na produção de sementes ou resultante da sobreposição de vários anos com plantas de diferentes idades.

As características ecológicas de *Virola surinamensis*, com sementes grandes, dormência curta (Capítulo 4) e plântulas tolerantes à sombra (Howe 1990; Piña-Rodrigues & Mota 1996), são indicativas do fato das plantas poderem permanecer dormentes por longos períodos, ou crescer lentamente até que se forme uma clareira (Denslow 1987; Forget 1991).

Do total de plantas obtidas em Lábrea e Laguna, 87,5% apresentaram tamanho entre 0,10-0,30 m, enquanto na classe seguinte (0,30-0,50 m) foram observados apenas 4,68% dos indivíduos. Observações efetuadas no local possibilitaram constatar que as plantas de menor tamanho (< 0,30 m) foram oriundas da germinação de sementes recém-dispersas.

Santos (1991) observou padrão semelhante de distribuição de tamanho para a espécie *Copaifera langsdorffi*, sendo atribuído à variações sazonais na produção de sementes ou à alta mortalidade de indivíduos nas classes menores devido a fatores cíclicos no ambiente. Costa (1991) afirma que, entre todas as etapas de desenvolvimento, a fase de plântulas é a que está sujeita às maiores taxas de predação e mortalidade. Outra hipótese seria o fato da espécie apresentar na área rápido recrutamento das plantas

dos estádios de plântulas-mudas para árvores, o que justificaria a baixa densidade de plantas em tamanhos intermediários.

Este padrão foi o encontrado por Foster & Brokaw (1985) para espécies consideradas como “persistentes”, cujas mudas podem sobreviver na sombra por vários anos. A abertura de clareiras pequenas, de até 150 m<sup>2</sup>, foram suficientes para permitir o rápido recrutamento. Os autores afirmam que, indivíduos de tamanho intermediário de espécies persistentes são raros no sub-bosque, sendo necessária a abertura de clareiras para o crescimento das mudas (Hartshorn 1978).

A abertura de grandes clareiras de exploração extensiva e intensiva de virola (Capítulo 1) não favoreceu o estabelecimento das mudas nas áreas estudadas. O seu padrão de comportamento parece estar mais associado ao de espécies secundárias, colonizadoras de pequenas clareiras na floresta de acordo com conceito de Denslow (1980). Conforme Silva *et al.* (1996) constaram, o maior desenvolvimento das plantas de virola ocorreu em condições de 60-80% de sombra, sendo que a exposição à pleno-sol e até 40% de sombra inibiram seu crescimento em altura, até os 18 meses.

Por suas características ecológicas, a virola pode ser considerada como uma espécie capaz de germinar e se estabelecer em áreas de sombra (Capítulo 5), formando bancos persistentes de mudas, periodicamente renovados, mas que necessitariam da abertura de pequenas clareiras para o estabelecimento dos indivíduos adultos.

Desta forma, a ocorrência de plantas em estádios de desenvolvimento mais avançado dependeria da ocorrência aleatória de pequenos claros, resultando em uma distribuição assimétrica do tamanho das plantas da população.

Distribuições assimétricas podem ser atribuídas a pressões seletivas diferenciadas favorecendo determinados indivíduos (Sokal & Rohlf 1979). No caso observado, a maior pressão seletiva poderia estar ocorrendo na fase de mudas.

As populações de *Virola surinamensis* ocorrentes em áreas de várzea baixa poderiam estar encontrando condições mais propícias ao seu estabelecimento, garantindo ou uma menor mortalidade de plantas, como em Laguna, ou o estabelecimento de grande número de plantas, como em Gurupá (Tabela 6. 2).

Em populações naturais de *Euterpe edulis* foi constatada distribuição assimétrica das classes de tamanho, promovida pela mortalidade decrescente dos estádios iniciais aos mais avançados (Reis 1995). Weiner (1985), estudando plantas de ciclo anual, atribuiu a maior mortalidade de plantas nos estádios mais jovens à competição intra e interespecífica. Nos estádios jovens a maior densidade de plantas promoveu o aumento da competição e maior mortalidade das plantas dominadas.

Reis *op cit.* considera que a determinação das causas da distribuição assimétrica na estrutura de tamanho em comunidades florestais não pode ser determinada através de levantamentos pontuais da regeneração natural, sendo necessária a determinação do processo de dinâmica de estabelecimento. No entanto, estes estudos são importantes para caracterizar o processo de recrutamento e identificar a fonte do estoque de regeneração.

No caso de *Virola surinamensis* o estoque de regeneração foi observado, em todas as áreas, sob a forma de mudas, com o provável aporte periódico de plântulas. O padrão foi bastante distinto do obtido para *Euterpe edulis* onde o estoque de regeneração estaria contido sob a forma de plântulas (Figura 6. 5). Estas observações têm implicância direta nas práticas de manejo e conservação das populações naturais.

Considerando que a hipótese de Harper (1981) seja verdadeira, cada local teria sua pirâmide populacional característica para as condições ambientais a que está submetida a espécie. Embora não tenha sido possível identificar os fatores que estariam afetando a regeneração de *Virola surinamensis*, a distribuição de frequência dos tamanhos da regeneração natural pode ser uma ferramenta importante para analisar o potencial de exploração das áreas de várzea e a necessidade de conservação. A associação dos dados de distribuição de frequência e de pirâmide

populacional permitem comparar os estoques potenciais de regeneração e as tendências de sua estrutura de tamanho.

Com base neste parâmetro, as regiões de várzea alta, em especial a de Anajás, poderiam ser mais sensíveis à exploração do que as de várzea baixa. No entanto, dados obtidos por Oliveira & Hummel (1996) na região do médio rio Purús, próximo à Lábrea, demonstraram que a exploração de várzea pouco afetou o processo de sucessão e composição florística, uma vez que mudas e varas foram rapidamente recrutadas com a abertura das clareiras. Apesar de não serem apresentados dados sobre o tamanho médio das clareiras, este fato vem reforçar a necessidade de um estudo mais completo do processo de dinâmica da regeneração de *Virola surinamensis*, tanto em várzea alta quanto baixa.

Pergunta-se, até que ponto a abertura de pequenas clareiras por uma exploração de baixa intensidade não favoreceria o estabelecimento da espécie? Qual seria a intensidade desta exploração para que não fosse afetada a regeneração natural da espécie?

Embora respostas ainda tenham que ser obtidas, fica evidente que a metodologia de inventário florestal, empregada nos atuais planos de manejo<sup>5</sup>, não está apta a analisar o potencial de uma área, por desconsiderar aspectos ecológicos da regeneração das espécies. Para a análise de cada local deveriam ser incorporadas informações a nível da densidade de mudas, o que representaria o estoque potencial de regeneração. Independente destas características, deve-se considerar que as áreas de várzea alta podem ser mais sensíveis à exploração extensiva, em especial aquelas situadas em regiões com períodos de seca.

---

<sup>5</sup> Decreto 1282 de 28 de setembro de 1998.

## Distribuição espacial

### *Distância entre plantas*

Do total de indivíduos observados, 86,5% deles ocorreram à distâncias entre si de 0 a 15 m. Poucas plantas foram observadas a distâncias superiores à 20 m (Tabela 6. 6).

Tabela 6. 6: Percentagem de indivíduos por classe de distância entre plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. nas regiões de Laguna e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM).

<i>Distância entre plantas</i>	<i>Laguna</i>	<i>Anajás</i>	<i>Lábrea</i>
0-5	51,15	43,54	67,45
5-10	23,84	19,22	10,36
10-15	14,02	12,59	17,31
15-20	6,70	18,76	3,81
20-25	3,02	5,87	1,04
25-30	1	0	0
30-35	0	0	0

Plantas jovens apresentaram tendência a ocorrerem a distâncias menores em relação aos indivíduos de sua própria classe de tamanho (Tabela 6.7). Em Lábrea e Laguna a maioria dos indivíduos jovens foi constatada a distâncias entre si inferiores a 10 m (Figura 6. 6a e Figura 6. 7a) . Enquanto nestes locais o número de plantas tendeu a se reduzir com o aumento da distância, o mesmo não ocorreu em Anajás que apresentou um padrão de distância entre plantas jovens distinto das demais áreas (Figura 6. 8a).

Tabela 6. 7: Percentagem de indivíduos jovens e adultos por classe de distância entre plantas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. nas regiões de Laguna e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM).

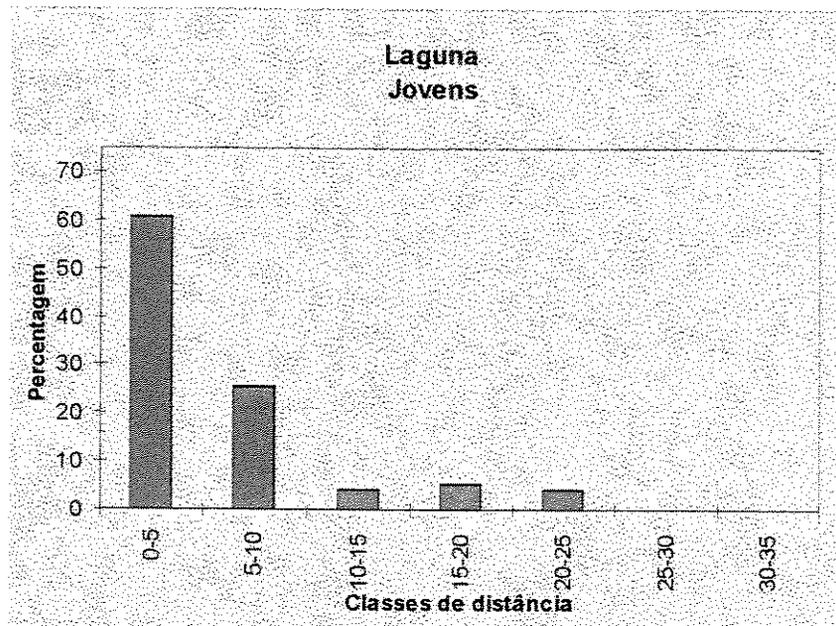
<i>Distância entre plantas</i>	<i>Jovens</i>	<i>Adultos</i>
0-5	51,83	56,26
5-10	17,68	17,94
10-15	11,96	17,32
15-20	15,46	4,05
20-25	2,88	3,74
25-30	0	0,66
30-35	0	0

As plantas adultas estão submetidas a pressões seletivas distintas das jovens, o que poderia determinar padrões de distribuição espacial diferentes. No entanto, a tendência observada foi a mesma, com grande concentração de plantas a menores distâncias (Tabela 6.7). Anajás e Laguna apresentaram decréscimo do número de plantas a medida em que aumentou a distância entre elas, mas em Lábrea houve maior regularidade da distância entre plantas (Figura 6. 6b; Figura 6. 7b e Figura 6. 8b).

Em relação à distância dos jovens à planta adulta mais próxima, os dados demonstraram a diminuição do número de jovens com o aumento da distância ao adulto, apenas com exceção de Anajás (Figura 6. 9). Em Laguna e Lábrea a maioria dos jovens situou-se até 10 m da planta adulta mais próxima (Figura 6. 9). A presença de indivíduos de classes mais jovens (plântulas, mudas e varas) a curta distância de adultos, poderia caracterizar a tendência da espécie de concentração de jovens junto à planta parental. Indiretamente estaria indicando um padrão de dispersão de jovens a curta distância.

Em Anajás o padrão obtido difere dos demais com a formação de agrupamento de plantas jovens cerca de 15 a 20 m das adultas, repetindo o padrão observado entre jovens (Figura 6. 8a).

(A)



(B)

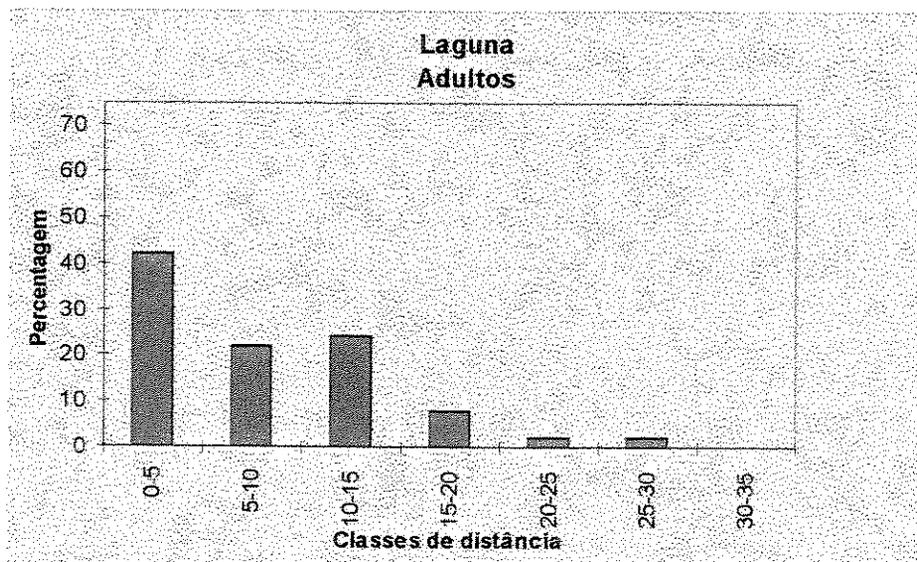
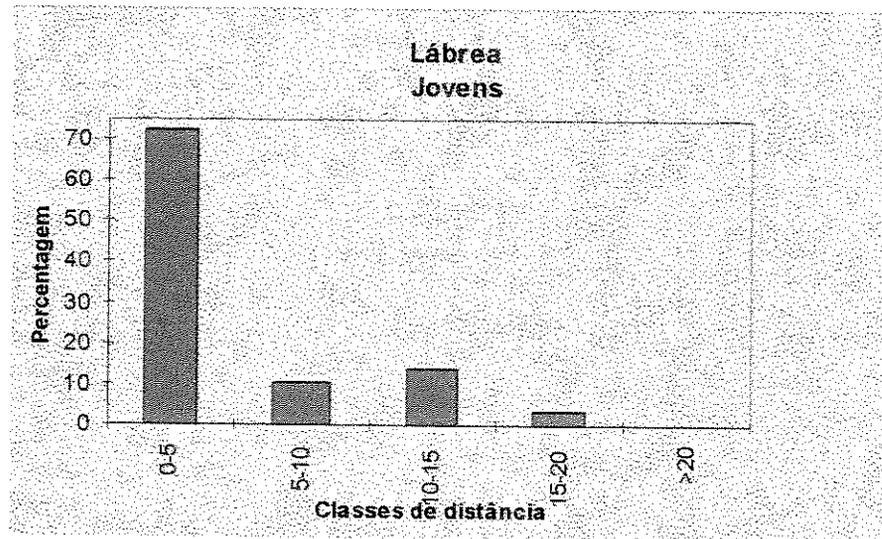


Figura 6. 6: Percentagem de plantas por classe de distância entre plantas jovens e adultas de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região de várzea baixa em Laguna (Ilha de Marajó-PA) .

(A)



(B)

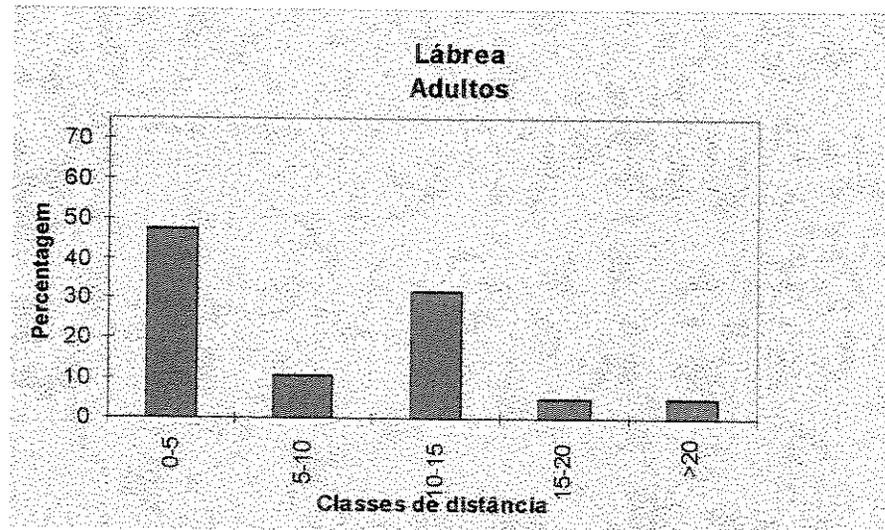
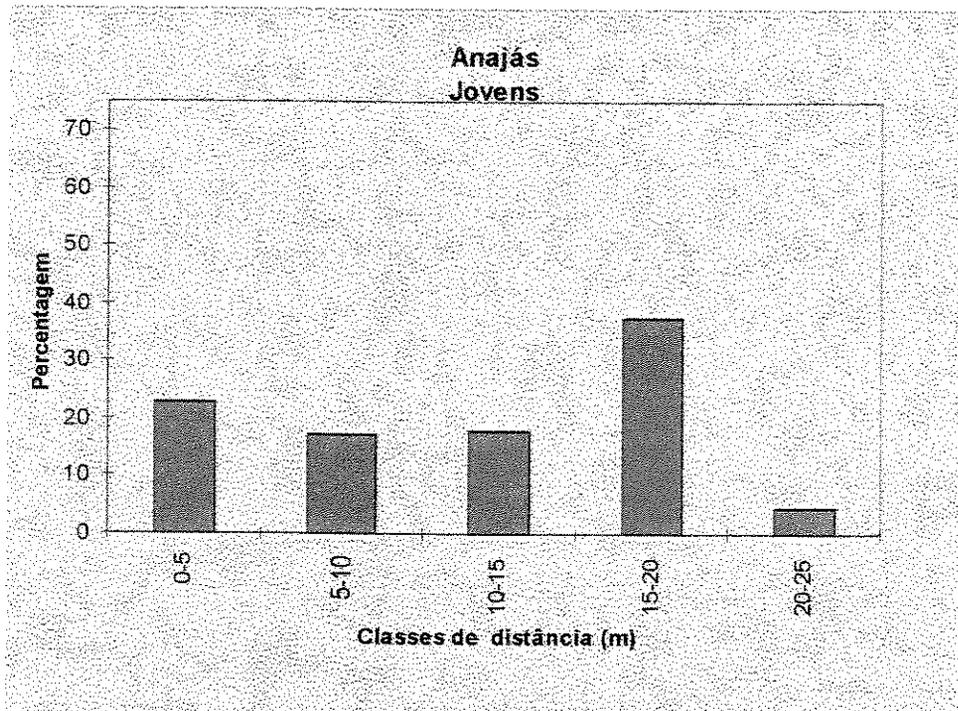


Figura 6. 7: Percentagem de indivíduos por classe de distância ao vizinho mais próximo de plantas jovens (A) e adultas (B) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região de várzea alta em Lábrea (rio Purús-AM).

(A)



(B)

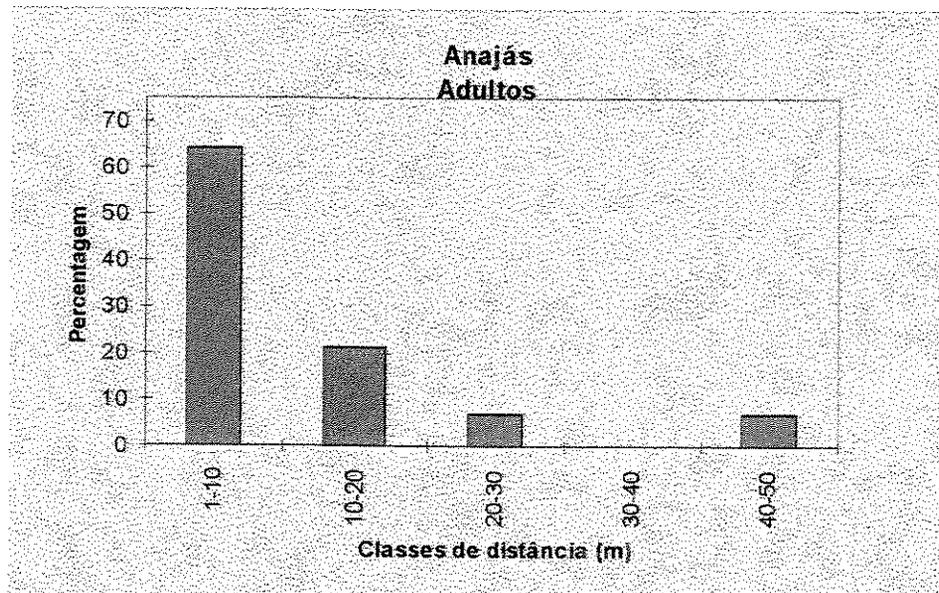
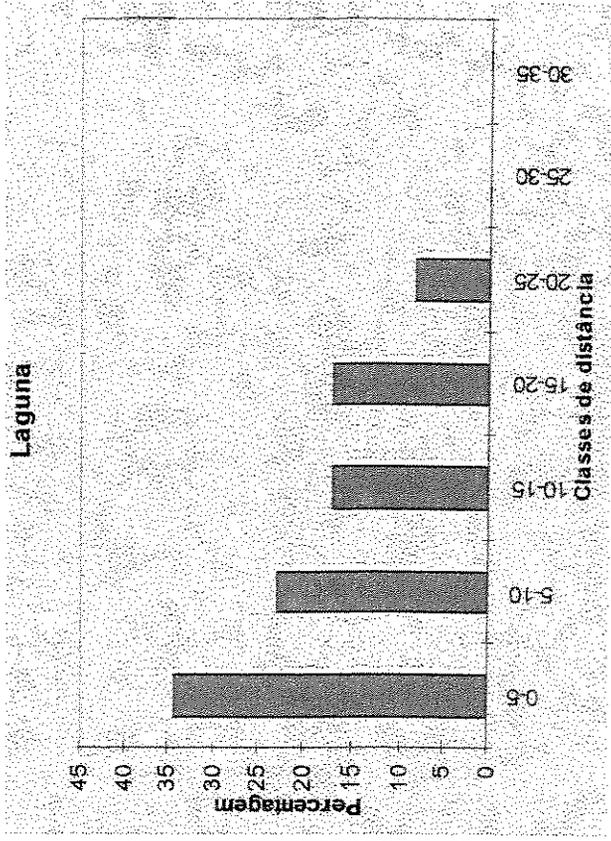
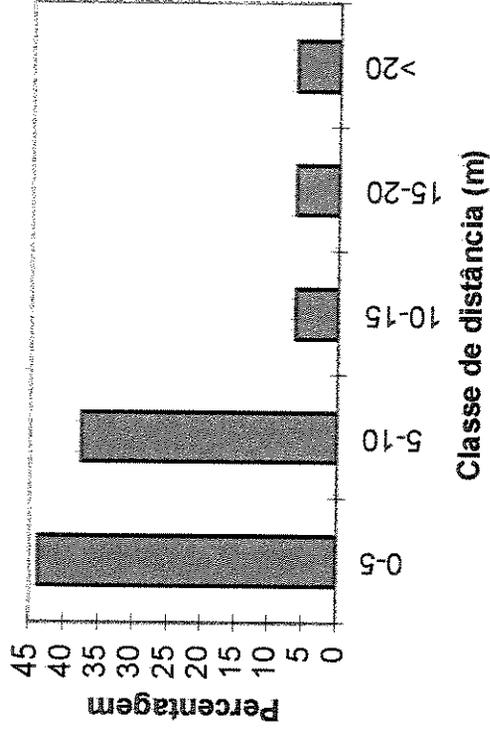


Figura 6. 8: Percentagem de indivíduos por classe de distância ao vizinho mais próximo de plantas jovens (A) e adultas (B) de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. na região de várzea alta em Anajás (Ilha de Marajó-PA).



### Lábrea



### Anajás

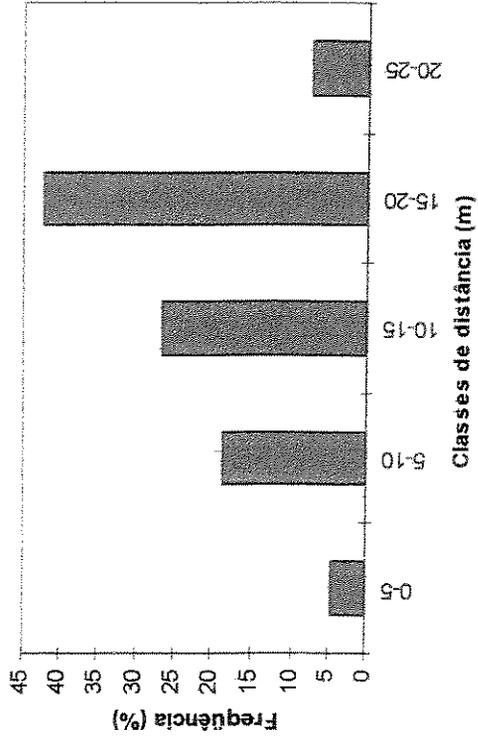


Figura 6. 9: Percentagem de indivíduos por classe de distância das plantas jovens ao adulto mais próximo de *Virota surinamensis* (Rol.) Warb. nas regiões de várzea alta em Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM) e várzea baixa de Laguna (Ilha de Marajó-PA).

Em Barro Colorado, Howe (1986b) verificou que a distância média entre plantas adultas foi de 34,5 m, enquanto a distância para qualquer outra co-específica, independente do tamanho, foi de apenas 19 m. O autor considerou que a mortalidade contínua nos estádios jovens, causada por fatores independentes da densidade promoveria o maior distanciamento entre as plantas adultas, gerando um padrão de distribuição espacial agrupado e de baixa densidade.

Comparativamente, os dados obtidos do estuário mostram um padrão distinto do obtido por Howe *op cit.*, principalmente em Laguna e Lábrea. No estuário a tendência foi a ocorrência de plantas jovens e adultas mais próximas, em maior densidade, com média de distância ao vizinho mais próximo inferior a 10 m. Isto representa o estabelecimento de muitos indivíduos mesmo próximos à planta-mãe e à copa das árvores vizinhas.

Em Barro Colorado a mortalidade de mudas devido a seca gerou a formação de agregados em áreas úmidas e clareiras. O mesmo processo poderia estar ocorrendo em Anajás que, além de se situar em região com período de déficit hídrico (Capítulo 1), foi submetida à exploração. Nessa região, os fatores locais poderiam estar levando a uma maior competição na fase de plantas jovens, favorecendo seu estabelecimento em *sites* apropriados. Apesar disso, a distância entre a maioria das plantas adultas manteve-se inferior à 20 m (Tabela 6.7).

Observações de campo permitiram verificar que, em áreas exploradas, a tendência tem sido a manutenção de poucas árvores adultas muitas vezes distanciadas mais de 100 m. Considerando que as plantas de virola, tanto na várzea alta quanto baixa, ocorrem a distâncias curtas, o atual sistema de exploração poderá levar ao isolamento entre plantas.

No Capítulo 3, foi observado que a virola não apresentou polinizador ou polinizadores especializados. Os principais agentes foram microhimenópteros, moscas, abelhas pequenas e vespas sociais, insetos que podem ser considerados como de vôo curto. A ocorrência das plantas próximas poderia facilitar o processo de polinização inter-indivíduos. O distanciamento entre plantas, causado pela exploração,

poderia ter reflexo na ação do polinizador e na sua busca pelo recurso, levando ao isolamento das populações e indivíduos, ou a redução da taxa de cruzamento.

Com polinizadores de vôo curto, de hábitos territorialistas e ou com áreas de vida menores, como é o caso das vespas sociais, a espécie pode apresentar um tamanho de vizinhança menor do que outra com polinizadores de vôo longo, como beija-flores ou morcegos.

A redução local do tamanho da população e o aumento da distância inter-plantas causa efeito no tamanho efetivo da população ( $N_e$ ), ou seja no número de plantas que efetivamente participam do processo reprodutivo (Nei *et al.* 1975). A redução do  $N_e$  pode levar ao aumento da taxa de endogamia ou à deriva genética. A consequência direta da endogamia é o aumento do número de homozigotos, e, em alguns casos, a perda do potencial de adaptação (*fitness*) da espécie, acima das taxas naturalmente observadas quando os acasalamentos ocorrem ao acaso (Slatkin 1977, 1987; Charlesworth & Charlesworth 1987).

A persistência da situação pode levar à uma deriva genética e à diferenciação entre populações (Slatkin 1987). A migração de sementes, via o seu aporte por dispersão, retoma o fluxo gênico e pode reduzir a diferenciação entre as populações. No entanto, se a recolonização ocorrer a partir do banco de sementes ou de mudas, o efeito da deriva se sobrepõe ao efeito do fluxo gênico e pode levar à uma maior diferenciação entre populações (Barret & Husband 1990).

O padrão constatado de regeneração da espécie demonstrou que a recolonização ocorreu a partir do banco de mudas do solo, onde haveria grande concentração de plantas jovens próximas à planta matriz. Dessa forma, o aumento do fluxo gênico deveria ocorrer pelo aporte de sementes, vindas de outras áreas próximas, dependente principalmente do transporte pela água.

Conforme foi observado no Capítulo 4, a dispersão por aves (tucanos) tende a ser mais localizada, próxima ao local de ingestão das sementes. Embora não esteja excluída a possibilidade do transporte entre populações pelas aves, a água parece estar exercendo este papel no estuário, transportando as sementes à longa distância e propiciando a

conservação de sua viabilidade. A tendência seria que, devido ao seu modo de regeneração e de distribuição dos indivíduos, o distanciamento entre plantas poderia agravar o isolamento reprodutivo da população. A consequência seria o aumento da endogamia, ou mesmo uma maior diferenciação entre as populações, com maior homogeneidade e grau de consanguinidade dentro da população e menor variabilidade dentro da população (ver Capítulo 3).

A espécie da Amazônia *Couratari multiflora*, de ocorrência rara, com menos de 1 planta a cada 10 ha, apresentou altos níveis de endogamia, mas alta diversidade genética. Lepsch-Cunha (1996) atribui esta característica ao fato da espécie possuir polinizadores especializados e de vôo longo, com expectativas de taxa de cruzamento altas e dispersão de pólen à longa distância. O acasalamento foi aleatório, proveniente de intenso fluxo gênico de longa distância.

O modo de polinização (polinizador de curto alcance), de dispersão, de regeneração natural e de distribuição espacial indicam a possibilidade da virola apresentar níveis maiores de diferenciação entre populações do que dentro das populações, onde se esperaria uma maior homogeneidade. Esta questão tem impacto direto sobre o manejo, a exploração e principalmente sobre a conservação da espécie.

A retirada e o distanciamento de plantas pode gerar um aumento da homozigose e da sua resiliência em consequência da alteração do padrão de distribuição espacial da espécie.

## ***Padrão espacial***

A forma em que se distribuem as densidades dos indivíduos dentro da amostra experimental (Pielou 1977) é o parâmetro principal utilizado pelos índices que avaliam o padrão espacial de populações naturais. De acordo com Ludwig & Reynolds (1988) o índice de Green, por ser independente do número de indivíduos da amostra, permite que se façam comparações entre diferentes comunidades.

Tanto para o IG quanto para os demais índices, as plantas adultas (árvores) em Lábrea apresentaram padrão uniforme (Tabela 6.9). Para o estágio jovem os padrões foram distintos entre áreas, devido provavelmente às restrições do IG. O índice de Green não possibilita distinguir entre a distribuição espacial dos indivíduos dentro dos agrupamentos e dos próprios agrupamentos, o que pode gerar resultados distintos dos obtidos com outros métodos de medidas de distribuição. Segundo Ludwig & Reynolds (1988) o índice C detecta o padrão espacial *dentro do grupamento*, enquanto o I é mais sensível ao padrão *entre grupamentos*.

A tendência à formação de grupamentos de plantas de virola pode ser proposta pelo fato de 51,83% das plantas jovens e 56,26% das adultas ocorrerem a menos de 5 metros de distância entre si (Tabela 6.7). Nas áreas de várzea alta o índice C apontou um padrão agregado para as plantas jovens dentro do agrupamento enquanto o índice I detectou padrão uniforme de distribuição dos agrupamentos (Tabela 6.9). Em Lábrea o padrão entre grupamentos de jovens foi semelhante ao obtido para as plantas adultas, podendo ser, cada agrupamento formado pelas plantas-mãe (adultos-uniformes) e suas proles (jovens-agregados). A distribuição dos jovens seria reflexo da dispersão à curta distância das sementes na várzea alta (Capítulo 4).

Tabela 6. 8: Resultados dos Métodos de Distância para cálculo dos índices de Distância de Dispersão (I) e o T-quadrado (C) para os estádios jovens e adultos de populações de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. nas regiões de Laguna e Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). Z= teste de distribuição normal para  $P > 0.05$ .

Métodos de distância	Jovens	Adultos
LÁBREA		
C	0,70 agregado	0,42 tendendo a uniforme
z	3,26*	-0,76*
I	0,06 uniforme	0,23 uniforme
z	-5,18*	-3,43*
IG	0,005 aleatório d= 83,04**	-0.0751 uniforme $\chi^2 = 1,20^*$
ANAJÁS		
C	0,85 agregado	1,92 agregado
z		12,03*
I	0,13 uniforme	4,62 agregado
z	6,2*	4,2*
IG	0,92 agregado	0,91 agregado
d	-2,47*	-2,53*
LAGUNA		
C	0,47 aleatório	0,37 uniforme
z	-0,50*	-2,70*
I	0,07 uniforme	0,11 uniforme
z	-5,17*	-4,23*
IG	0,02 aleatório	0,03 aleatório
d	379,1*	76,6*
GURUPÁ		
IG	0,17 aleatório d= -102**	0,04 aleatório $\chi^2 = 7,5^*$
IG= 0 máximo aleatório IG> 1 máxima agregação IG= negativo uniforme		
(**) significativo a 1% - $p > 0,01$ (*) significativo a 5% - $p > 0,05$		

Na várzea alta ocorre a fixação das sementes em pontos de maior cota no terreno e junto às raízes de virola e outras plantas<sup>1</sup>. Pode-se sugerir que a distribuição dessas áreas de cota mais alta poderia determinar o padrão espacial das plantas mas, em cada uma delas, a regeneração natural ocorreria agregada e os adultos tenderiam a aleatório a uniforme.

As plantas adultas apresentaram distribuição dentro e entre agrupamentos uniforme, com exceção apenas de Anajás, onde ocorreram agrupadas. O valor de C denota que os grupamentos tenderam a ser grandes e numerosos, com 63% das plantas adultas agrupadas ocorrendo a menos de 10 m de distância entre si (Figura 6. 8). Os grupamentos de plantas adultas ocorreram fortemente agregados, conforme indica o valor de I obtido (Tabela 6.9).

Embora sejam necessários maiores estudos para uma afirmação mais precisa, aparentemente, a exploração em Anajás poderia não ter afetado o padrão espacial das plantas jovens quando comparado à Lábrea mas, como foi discutido, poderia ter afetado no estabelecimento de plantas (Figura 6.5). Nesse local a distribuição dos adultos apresentou padrão agregado, podendo ser reflexo da concentração de plantas em *sites* adequados ao estabelecimento das plantas, o que já havia sido detectado para a distância entre plantas.

Nas áreas de várzea baixa, onde a dispersão de sementes pela água é efetuada a maiores distâncias do que a várzea alta, o padrão aleatório foi predominante para os jovens, repetindo-se a distribuição uniforme entre os grupamentos de plantas jovens, semelhante ao constatado para várzea alta.

De maneira geral, tanto na várzea baixa quanto na alta, os jovens apresentaram um padrão espacial que poderia estar associado ao processo de dispersão de sementes. No entanto, os padrões observados entre grupamentos de plantas e para plantas adultas resultariam de outros processos reguladores de população.

---

<sup>1</sup> Observações de campo da autora. Ver Capítulo 4.

A uniformidade observada entre agrupamentos de plantas jovens sugere a existência de mecanismos de competição intra-específica, levando à mortalidade diferenciada entre plantas. Becker *et al* (1988) consideram que, se a mortalidade não é intensa próxima à planta-mãe, pode-se originar um padrão tendendo de uniforme a aleatório.

Observa-se que a tendência geral foi de padrões agregados a uniformes nos estádios jovens, mas tendendo a uniforme nos estádios mais avançados (adultos). Os padrões de dispersão de sementes e de mortalidade de plantas jovens determinam os padrões de estabelecimento das plantas adultas. De acordo com a hipótese de Janzen (1970) e Connell (1971), a distribuição uniforme resultaria de intensa competição intraespecífica ou intensa predação próxima à planta-mãe, gerando alta mortalidade nos estádios mais jovens.

Quando há mortalidade desproporcional próxima a planta-mãe, a tendência é uma distribuição aleatória ou uniforme (Howe 1990). Quando não se observa mortalidade total sob as plantas parentais ou o estabelecimento é limitado pelas condições ambientais, as plantas adultas tendem a ocorrer agrupadas (Hubbell 1980).

No caso de Anajás, a abertura de grandes clareiras provocada pela exploração extensiva pode ter sido um fator mais limitante ao estabelecimento das plantas jovens do que na várzea baixa em Laguna. Para isto é preciso considerar que a espécie demonstrou menor aptidão ao estabelecimento em condições de várzea alta, tanto em termos de densidade de plantas quanto em relação a sua estrutura de tamanho. As clareiras alterariam as condições ambientais entre grupamentos de plantas, restringindo a sua colonização aos sítios mais aptos ao estabelecimento das plantas originando um padrão altamente agregado, tanto para jovens quanto adultos.

## Teste de Variância Quadrada Pareada (PQV)

O teste PQV é um importante método para avaliar a distância entre grupamentos de plantas e sua forma de ocorrência. Como não é afetado pela densidade de indivíduos dentro dos grupamentos, não confunde o tamanho da amostra e densidade de plantas com a distância entre plantas, condições que não são detectadas pelos demais índices de distância (Ludwig & Reynolds 1988). O uso do PQV permite analisar os efeitos da exploração sobre a distribuição espacial dos indivíduos, o que não seria possível apenas com o método quadrante.

Em relação ao modo de distribuição espacial dos indivíduos, pela análise do PQV, amostras com indivíduos agrupados tendem a apresentar picos de variância. No caso de picos agudos haveria o indicativo de um padrão agrupado de alta intensidade e altamente granuloso, com muitos indivíduos juntos, formando grupamentos distintos e grandes espaços abertos entre eles. Em todas as áreas de estudo as classes de regeneração (jovens e adultos) e seus estádios apresentaram picos característicos do padrão agregado (Figura 6. 10 a Figura 6. 14).

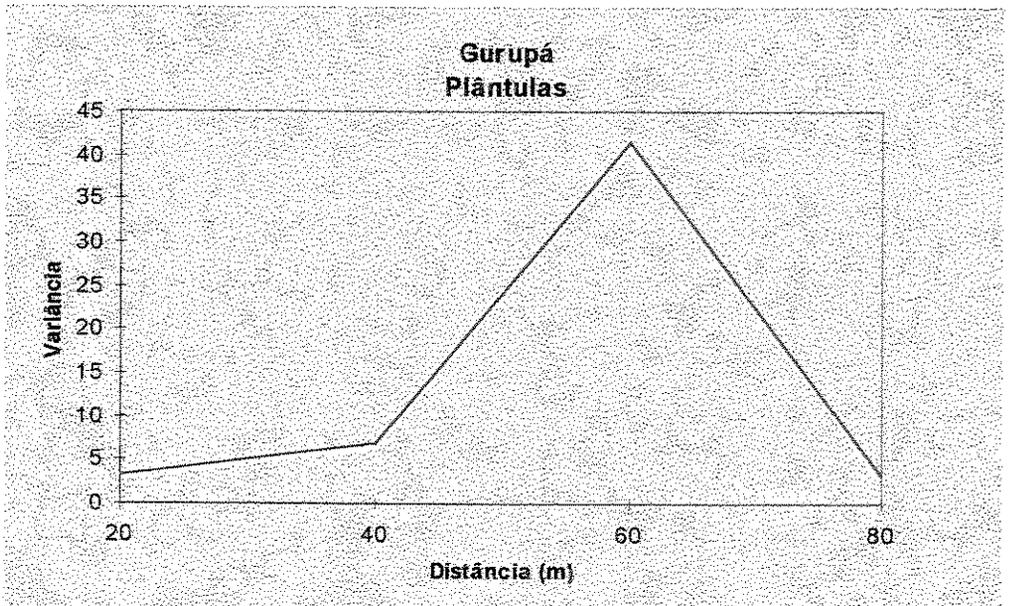
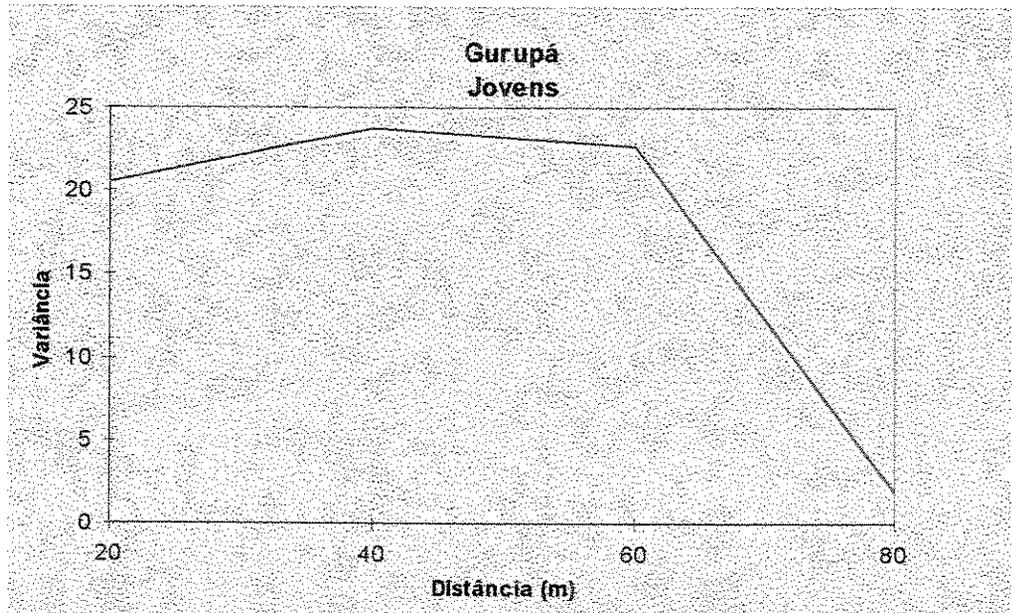


Figura 6. 10: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plântulas e plantas jovens (plântulas+mudas+varas) e da população de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea baixa de Gurupá (Ilha de Marajó-PA).

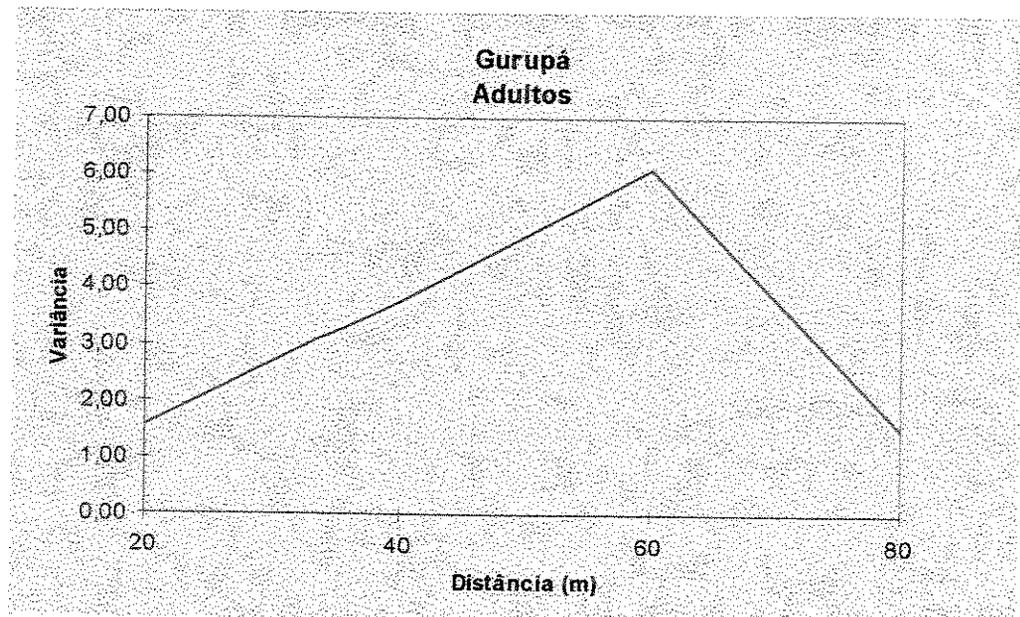
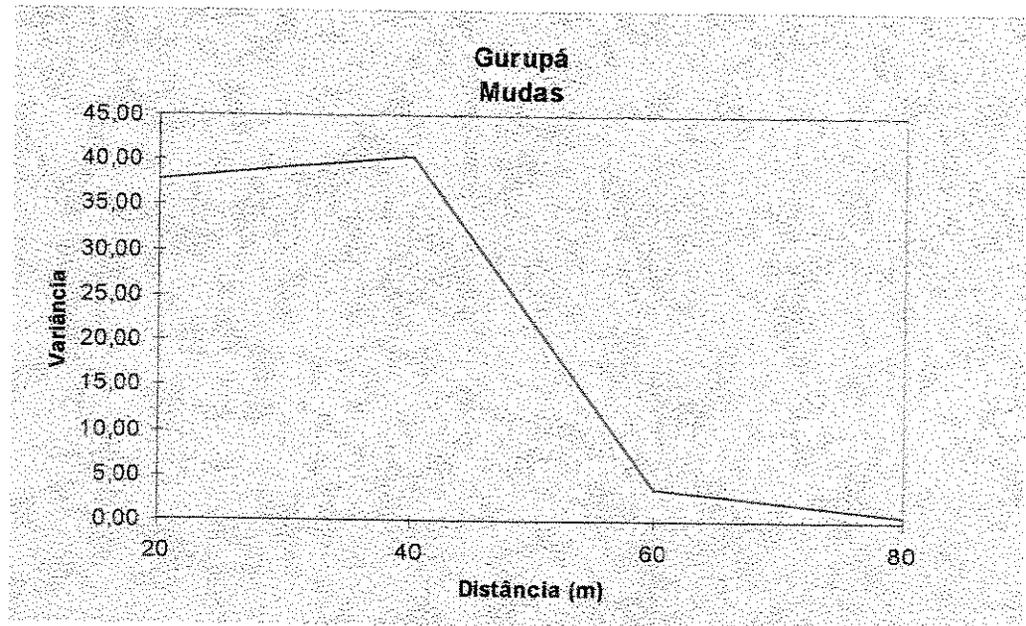


Figura 6. 11: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade mudas e de indivíduos adultos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb, a diferentes distâncias, na região de várzea baixa de Gurupá (Ilha de Marajó-PA).

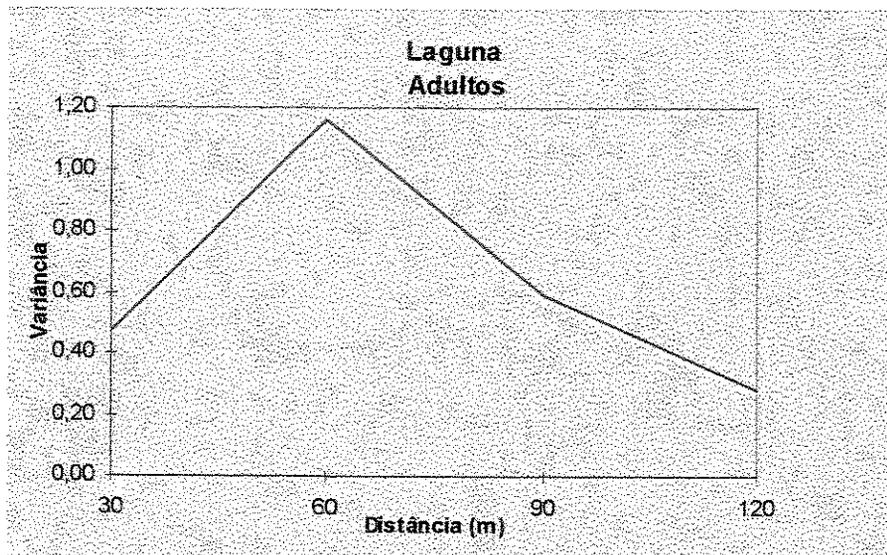
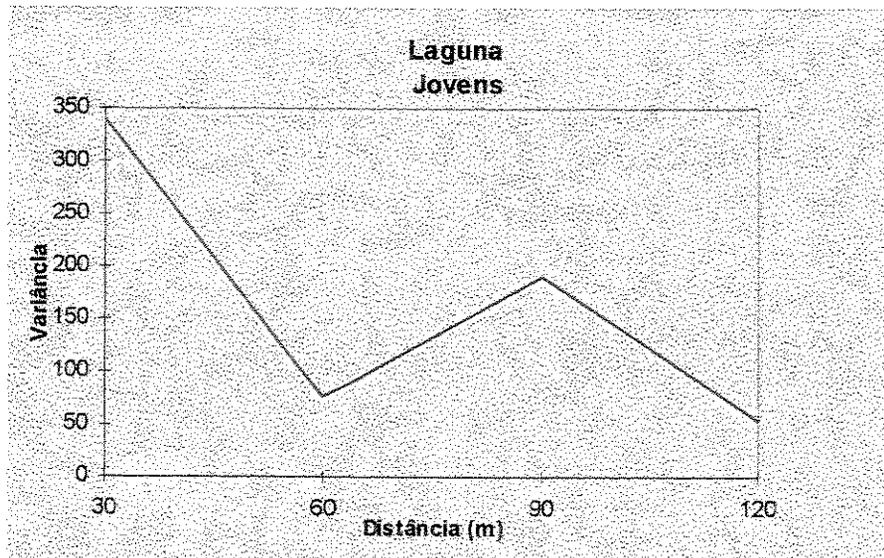


Figura 6. 12: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plantas jovens e adultos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea baixa de Laguna (Ilha de Marajó-PA).

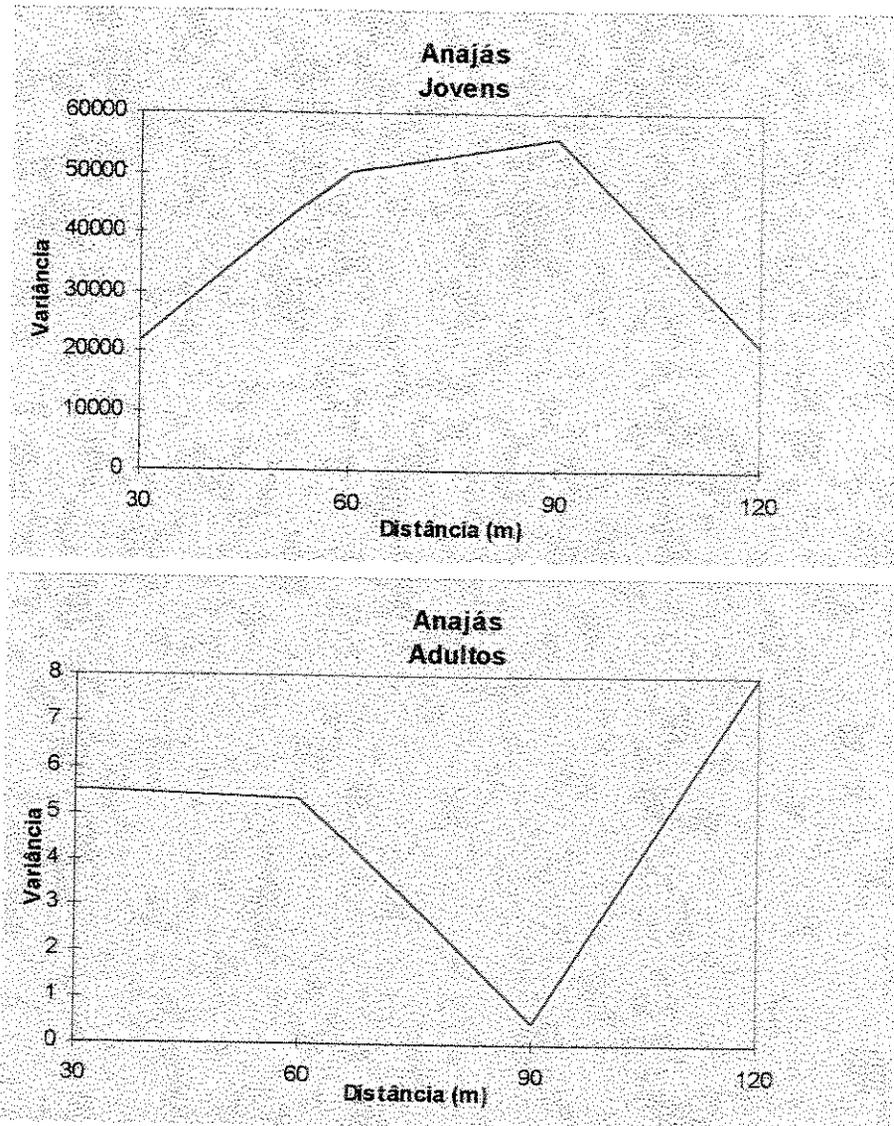


Figura 6. 13: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plantas jovens e adultos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea alta de Anajás (Ilha de Marajó-PA).

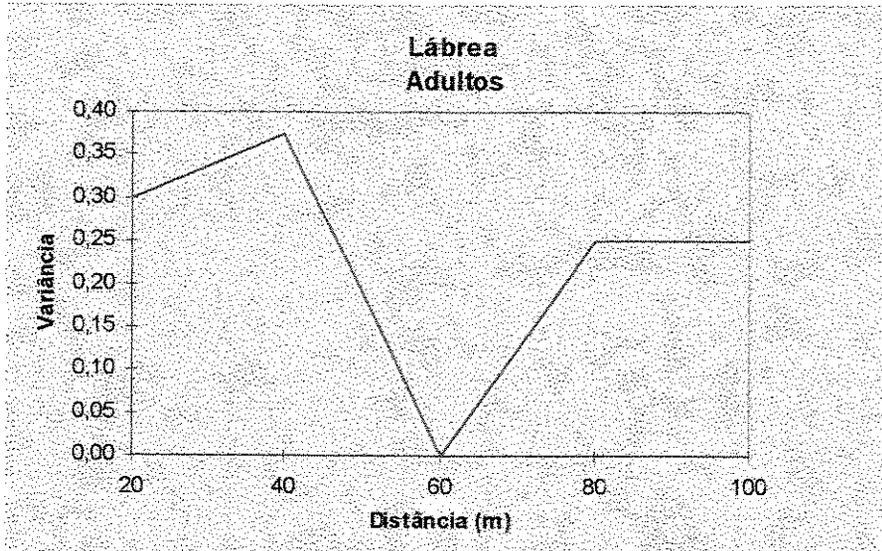
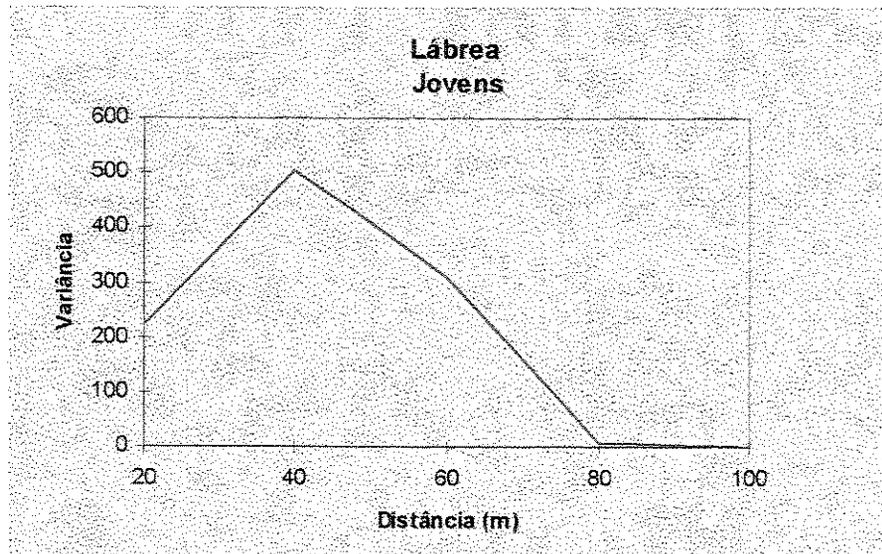


Figura 6. 14: Resultado do Método PQV- Variância Quadrada Pareada. Dados de variância média obtida para a densidade de plantas jovens e adultos de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. a diferentes distâncias, na região de várzea alta de Lábrea (AM).

A maior diferença entre a várzea alta e baixa ocorreu entre os jovens. Em Gurupá o padrão de distribuição das plântulas foi coincidente com o das plantas adultas, confirmando a formação de agrupamentos constituídos pelas plantas-mãe e sua prole (Figura 6. 10 e Figura 6. 11). No entanto, a curva de distribuição da variância para as mudas, indica que estas ocorreram agrupadas, mas com os agrupamentos distribuídos, com distâncias médias entre eles de 40 a 80 m. A sobreposição dos padrões das plântulas e mudas gerou uma distribuição regular de jovens na área, com espaçamentos entre eles variando de 40 a 120 m (Figura 6. 10).

Estes dados referendam os resultados obtidos para os índices IG, C e I, onde os jovens ocorreriam agregados dentro dos grupos os quais estariam distribuídos de forma uniforme a aleatória na área (Tabela 6.9).

Todas as áreas apresentaram padrão altamente agregado para plantas jovens, mas apenas nas áreas sem exploração como Gurupá e Lábrea, a distribuição de jovens e adultos foi coincidente (Figura 6. 10 e Figura 6. 14). Houve a formação de agrupamentos de 120 m (Gurupá) a 80 m (Lábrea) entre si.

A predação de sementes e plântulas tende a ser maior nas proximidades da planta-mãe (Connel 1971). Segundo a teoria de escape de Janzen (1970), teriam maiores probabilidades de sobrevivência os indivíduos dispersos longe da planta matriz. Apesar desta teoria, muitas espécies ocorrem de forma agregada na floresta tropical, tais como *Euterpe edulis* (Reis 1995), *Euterpe oleraceae* (Ohashi 1990). Hubbell (1979; 1980) e Hubbell & Foster (1986) constestam esta afirmativa e consideram que muitas plântulas de espécies mais comuns podem ser beneficiadas pela proximidade do co-específico adulto.

A alta mortalidade de plântulas ocorreu em todas as áreas de estudo, causando os “gargalos” na população (Figura 6.5). A mortalidade de plântulas por patógenos tem sido reportada como mais intensa entre plantas agregadas e aparentadas (Augspurger & Kelly 1984), gerando um alta especificidade patógeno-hospedeiro. A consequência seria uma mortalidade dependente da densidade que tenderia a gerar um padrão espacial dos adultos mais uniforme, como o

observado entre as plantas adultas dentro dos grupamentos e entre os grupamentos de adultos, com exceção de Anajás.

Além da predação e herbivoria (Augspurger 1990; Hubbell & Foster 1990), a competição intra-específica também é um fator gerador de mortalidade de plantas próximas à planta-mãe. Segundo Crawley (1990; 1996), se dois indivíduos competem pelos mesmos recursos e o utilizam da mesma maneira, a coexistência somente será possível se a distribuição for agregada.

Os dados de PQV indicaram, em Gurupá, a possibilidade da formação de agregados, compostos por pequenos grupos de plantas, no estágio árvores e plântulas, bastante próximas entre si ( $< 5$  m). Cada agregado estaria distante de outro cerca de 120 m sendo que, entre os agregados, seriam observadas distribuições contínuas de grupos de mudas, distribuídas aleatoriamente na área, distando cerca de 40-80 m entre eles (Figura 6. 10 e Figura 6. 11). A população se distribuiria de modo aleatório nesta faixa ( $IG=0,21$ ; Tabela 6.9) havendo, acima desta distância, grande redução do número de plantas ou de grupamentos.

Este padrão parece indicar a formação de grupos “familiares”. A verificação de que plântulas e árvores apresentaram distribuição espacial semelhante (Figura 6. 10 e Figura 6. 11), reforça a hipótese destas poderem ser originárias da distribuição de sementes a curta distância, formando grupos familiares. A sobreposição dos padrões obtidos nas áreas de várzea baixa permitem a composição da Figura 6. 15. Cada “unidade familiar”, representada como **A**, **B** e **C**, poderia ser considerada como sendo o conjunto formado pelas plântulas “filhas” das plantas-mãe e pelas próprias matrizes, distantes entre si em média 120 m (Figura 6. 10, Figura 6. 11 e Figura 6. 12). A ligação entre as “unidades familiares” seria efetuada pelas mudas, produzidas pela mistura de sementes oriundas de diferentes outras *unidades* e que “escaparam” da competição com a planta materna.

Nas populações estudadas o padrão espacial modificou-se de agregado na fase jovem para uniforme a aleatório na adulta. Assumindo-se que o estoque a partir do qual ocorre o recrutamento está na fase de mudas, essa estrutura poderia levar a formação de grupos com alta taxa de parentesco entre si. Considerando que a recolonização pelo banco de sementes ou de mudas, esse processo pode levar a redução da variabilidade dentro da população e a sua diferenciação de outras populações (Barret & Husband 1990).

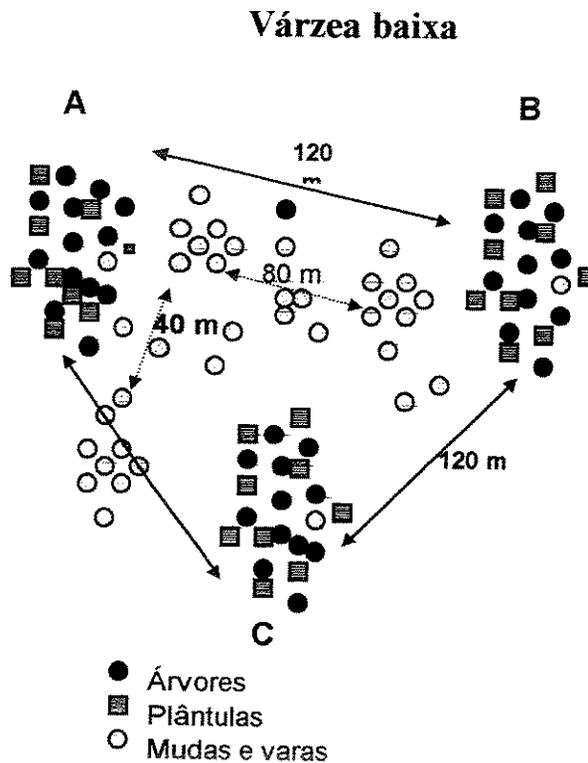


Figura 6. 15: Esquema proposto, baseado nos resultados dos testes PQV-Variância Pareada Quadrada- para representar o padrão de distribuição espacial em áreas de várzea baixa, nas regiões de Gurupá (Ilha de Gurupá-PA) e Laguna (Ilha de Marajó-PA). Não foram obedecidas as proporções exatas de distâncias e o número de plantas obtido/local.

Em relação à distribuição dos indivíduos adultos nas populações, as áreas de várzea baixa (Gurupá e Laguna) apresentaram padrão semelhante, com a formação de colônias definidas, distribuídas de forma uniforme, com distância entre elas de cerca de 120 m (Figura 6. 11 e Figura 6. 12). No entanto, para as áreas de várzea alta (Lábrea e Anajás) foi obtido um padrão bimodal de distribuição da variância (Figura 6. 14 e Figura 6. 15). Segundo Ludwig & Reynolds (1988), se ocorrem picos altos ao longo de várias distâncias, o padrão de agrupamento é de alta intensidade, mas as colônias são pouco definidas. Em Anajás o padrão obtido mostra a formação de colônias de adultos que distam entre si de 60 a 240 m e em Lábrea, a maioria com distância de 80-160 m.

Dentre os fatores que poderiam afetar o padrão espacial, deve se destacar a forma de dispersão de sementes. Conforme observado no Capítulo 4, a tendência das sementes em áreas de várzea baixa foi o deslocamento a maiores distâncias do que as de várzea alta, o que poderia levar à formação de colônias distintas. Na várzea alta isto não ocorreria, ficando as sementes com dispersão mais restrita, havendo maior sobreposição das “unidades familiares”.

Na várzea alta o padrão espacial foi a formação de conjuntos de plantas (*colônias*) que poderiam ocorrer de forma mais agregada (60 m em Anajás e 40-80 m em Lábrea), havendo grandes distâncias (120 a 240 m em Anajás e 160 m em Lábrea) que separariam estes agregados de colônias ou *subpopulações*. Com base nos dados de distância entre agrupamentos obtidas através do PQV, a ilustração desse padrão poderia ser representada pela Figura 6.16, onde o conjunto de colônias poderia compor subpopulações, distanciadas por 60, 120 a 240 m (Anajás) ou 40, 80 a 160 m (Lábrea).

Em Anajás, onde ocorreu exploração, a distância entre os agregados de colônias ou subpopulações foi maior do que a obtida em Lábrea. Conforme foi discutido anteriormente, clareiras abertas pela exploração poderiam formar microhabitats onde o estabelecimento seria restritivo.

## Várzea alta

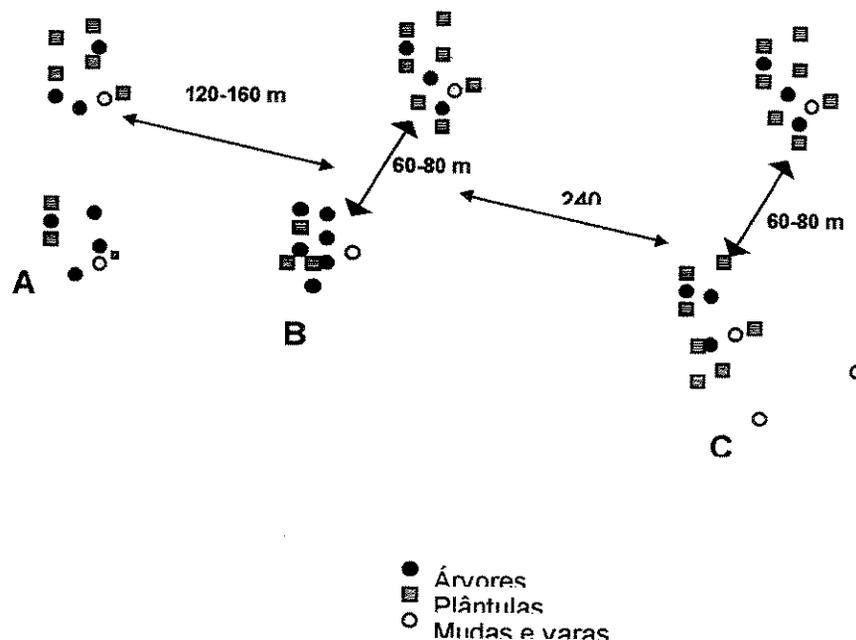


Figura 6. 16: Esquema proposto para representar o padrão de distribuição espacial em áreas de várzea alta, com e sem exploração, na região de Anajás (Ilha de Marajó-PA) e Lábrea (AM). Não foram obedecidas as proporções exatas de distâncias e o número de plantas obtido/local, sendo A, B e C consideradas como subpopulações

A hipótese de formação de subpopulações mais isoladas, em áreas de várzea alta, pode levar a mecanismos diferenciados de fluxo gênico em relação à várzea baixa onde as colônias tendem a ocorrer de forma mais regular.

Em Barro Colorado Island, as plântulas e mudas (*seedlings*) de virola são raras e não podem sobreviver em densa agregação (Howe 1990). Por isto dependem totalmente de seus agentes dispersores, em especial aves como tucanos, para promover o escape de seus propágulos para longe das plantas adultas.

Os resultados nas áreas do estuário amazônico diferem dos obtidos para a região de Barro Colorado (Howe 1990), tanto a nível de densidade como em relação ao grau e forma de agregação. Nas áreas de várzea, o padrão espacial não pode ser analisado a nível de indivíduo, mas sim da distribuição espacial dos grupamentos ou *colônias*. Por isso recomenda-se que o estudo do fluxo gênico de *Virola surinamensis* deve abordar não apenas como este se verifica entre indivíduos, mas sim entre as colônias. Ressalta-se a importância deste conhecimento a medida em que as colônias podem ser constituídas de plantas com alto nível de parentesco.

O grau de parentesco pode ser determinado pela distância média de dispersão de sementes de virola a qual, por sua vez, depende do agente dispersor e do local de ocorrência da espécie. A chuva formada pela sua disseminação mostra o alcance e o tamanho de cada unidade familiar.

A distribuição dos indivíduos jovens aponta para a possibilidade de ocorrerem, em especial em várzea alta, exigências das condições nos microsítios. Hubbell & Foster (1990) consideram a existência de “*nichos de regeneração*”, locais onde ocorrem condições efêmeras de luz, solo e disponibilidade de água que permitem o estabelecimento. Nestes locais haveria a tendência à agregação dos regenerantes.

Embora não fosse avaliada esta questão, os levantamentos de campo permitiram observar que esses “*nichos de regeneração*” ocorrem na área natural. Foram formados por pequenas ondulações no terreno que propiciaram a manutenção das mudas em pontos acima da zona de subida da maré (> 30 cm do nível do solo). A distribuição destes nichos não foi constatada, mas foi evidente que todas as mudas observadas encontravam-se nestes pontos mais elevados, embora nem todos eles apresentassem regeneração natural.

## ***Considerações finais***

A definição dos padrões de estrutura de populações e de distribuição espacial não deve envolver somente análises pontuais, efetuadas em um só local, por um período determinado (Reis 1995).

McCanny (1985), analisando os padrões populacionais de jovens e adultos em várias áreas, verificou que o recrutamento pode variar para a mesma espécie entre os locais onde esta ocorre. A realização de estudos em diferentes áreas com características ecológicas distintas, como foi o caso deste trabalho, colabora para que se observem padrões que podem ser típicos da espécie e que contribuam para o entendimento de sua estrutura populacional.

Em termos de estrutura de população, *Virola surinamensis* apresentou, em todas as áreas estudadas, um grande estoque de regeneração no do banco de mudas. Os indivíduos ocorrem formando colônias constituídas por árvores e plântulas. O padrão de distribuição destas colônias foi bastante distinto nas áreas de várzea alta e baixa.

Nas áreas de várzea alta a tendência foi a formação de grupamentos de conjuntos de colônias, o que se padronizou definir como “*subpopulações*”. Estas seriam formadas por conjuntos de colônias com alto padrão de agregação entre elas. Na área explorada de Anajás constatou-se um maior distanciamento entre as *subpopulações*, quando comparada a área não explorada de Lábrea.

A exploração também causou efeitos sobre a estrutura das populações e a distribuição espacial entre plantas. Distribuições normais de frequência de altura foram obtidas apenas nas áreas que não foram submetidas à exploração. Nas áreas exploradas, a tendência foi a menor densidade de plantas em estádios de desenvolvimento superiores a 50 cm.

As características ecológicas de virola permitiram o crescimento e permanência das mudas à sombra e evidenciaram a capacidade de suas sementes em germinar nas condições de sub-bosque e de pequenas clareiras. O fato das mudas responderem positivamente às condições próximas às propiciadas pela abertura de pequenas clareiras foi constatada no Capítulo 5 e por Piña-Rodrigues & Mota (1995). Pode-se sugerir que a abertura de pequenas clareiras, de baixa intensidade, poderiam favorecer o recrutamento da espécie. Essas clareiras poderiam atuar como *nichos* favorecendo o estabelecimento das mudas.

Na várzea baixa, embora tenha se constatado potencial de recuperação, a exploração afetou o estoque disponível de jovens para a regeneração natural. No entanto, a alta probabilidade de estabelecimento, dada às suas características ecológicas, pode não ter afetado o recrutamento, mesmo com a redução do número de mudas que compõem o seu estoque de regeneração. Foi no estoque de jovens que se constatou padrões mais contínuos de distribuição de jovens na área. Foi constatado que o estágio de muda, dentre os jovens, foi o que se distribuiu mais uniformemente na área, fazendo a ligação entre as colônias de virola. Estas colônias distribuíram-se uniformemente na área a distâncias de 120 m entre elas. Cada colônia foi formada por grande número de árvores e de plântulas.

Considerando as características da várzea alta, com menor distância de dispersão de sementes, menor densidade de plantas adultas/ha e menor probabilidade de estabelecimento, estas seriam áreas mais sensíveis à exploração. Na várzea alta pode ter havido a tendência de maior distanciamento entre agregados de colônias. Grandes áreas de clareiras de mais de 120 m foram formadas separando agrupamentos mais próximos de colônias de plantas.

A maior separação entre árvores poderia levar ao isolamento dos agrupamentos de colônias e à maior diferenciação entre eles, com redução do fluxo gênico.

---

# CAPÍTULO 7

## Conclusões

### Considerações sobre a ecologia reprodutiva de virola e propostas para sua conservação e manejo no estuário amazônico

"Filho da floresta, água e madeira vão na luz dos meus olhos e explicam este meu jeito de amar as estrelas e de carregar nos ombros a esperança."

Amazonas, Pátria da Água

*Thiago de Mello*

## Exploração, conservação e manejo

Sob 500 anos de exploração, as populações remanescentes de *Virola surinamensis* estão se esgotando, mas não deixaram de ter potencial comercial (Capítulo 1). Nesse momento, a proteção do que restou no estuário passa por duas ações: (a) conservação *in-situ* nas regiões onde foi intensamente explorada e (b) conservação *ex-situ* nas áreas sob pressão de exploração atual.

Em ambientes sob pressão, a conservação deve ser acompanhada de estudos genéticos e filogenéticos, que são essenciais para as tomadas de decisão sobre a conservação da diversidade genética, tanto de forma *ex-situ* quanto *in-situ* (CIIFAD 1992). No que tange à conservação de *Virola surinamensis* foram essenciais o estudo de populações envolvendo a análise de sua reprodução, distribuição espacial e os componentes de sua história vital para permitir embasar as ações de conservação a serem propostas.

Enquanto a conservação da natureza se preocupa com a preservação do ecossistema e/ou comunidades e em evitar a perda de espécies dentro destas, a conservação de recursos genéticos visa preservar uma proporção significativa do conjunto genético e da variabilidade genética das populações (Lleras 1992)<sup>1</sup>.

O estudo da variação é de particular importância para a conservação genética, pois permite entender-se como ela é distribuída e afetada pelas características do ambiente. Esse conhecimento é básico para que os recursos genéticos possam ser manejados (Kanashiro 1992).

A distribuição da variabilidade entre e dentro de populações, segundo Hamrick (1983), é influenciada por fatores como o tamanho efetivo da população, distribuição geográfica, modo de reprodução e cruzamento, forma de dispersão de sementes e tipo de comunidade onde a espécie ocorre.

O tamanho efetivo da população é representado pela quantidade de indivíduos que se acasalam livremente dentro de um limite de vizinhança (Bawa & Krugman 1991) e depende da forma como eles se cruzam na população (sistema de cruzamento) e de como o pólen e as sementes são distribuídos na sua área de ocorrência natural.

---

<sup>1</sup> A variabilidade genética representa a variação existente entre e dentro das populações de uma espécie para várias características resultantes das adaptações locais e individuais ao habitat em que ocorrem.

O sistema de cruzamento pode ser autogâmico, quando as plantas se autofecundam ou alogâmico quando há fecundação cruzada entre vários indivíduos da população. Nas populações autogâmicas, o tamanho efetivo é pequeno, pois os indivíduos cruzam consigo mesmo. Nas espécies alogâmicas há o cruzamento entre um maior número de indivíduos e, dependendo do agente polinizador, o tamanho de vizinhança ou tamanho efetivo da população é maior.

Hamrick (1983) demonstrou que populações alogâmicas, com fecundação cruzada, polinizadas por animais (zóofila) têm maior variação genética entre plantas da mesma população do que as polinizadas pelo vento (anemófila). Isto porque, a distância de transporte do pólen por animais, ou seja, o tamanho de vizinhança, é maior do que o promovido pelo vento. O mesmo ocorre em relação às plantas cujas sementes são dispersas por animais, transportadas a maiores distâncias do que aquelas dispersas pelo vento. Dessa forma, todos esses fatores da biologia reprodutiva da espécie vão interferir no tamanho de vizinhança, na sua estrutura genética e na maneira como deve ser realizada sua conservação.

Estudos realizados para estimar parâmetros genéticos em populações naturais têm confirmado a relação entre as características de história de vida e a ecologia reprodutiva com a diversidade genética (Lepsch-Cunha 1996). Espécies alógamas, comuns, tolerantes à sombra, com ampla distribuição geográfica, polinizadas e dispersas por animais, como a virola, tenderam a apresentar maiores proporções na diversidade genética (Hamrick & Loveless 1986; Loveless & Hamrick 1987; Murawski *et al* 1990; Hamrick *et al.* 1991; Murawski & Hamrick 1992; Hall *et al.* 1994). Em uma espécie dióica como a virola espera-se a alogamia onde a variação entre as procedências (populações) e entre as progênies (plantas) seja maior do que para as espécies que se autofecundam.

Kageyama (1990) alerta que não se deve ficar preso a esta dicotomia, entre autopolinização e polinização cruzada, pois muitas espécies tropicais apresentam fenômenos de autocompatibilidade, apomixia (produção assexuada de frutos), endogamia (cruzamento entre indivíduos aparentados) e um certo grau de autofecundação que afetam o tamanho de vizinhança.

O tamanho de vizinhança também é afetado pela retirada de indivíduos através da exploração florestal. A medida que os indivíduos próximos cruzam entre si, poderia aumentar a taxa de parentesco entre eles (endogamia), reduzindo-se a variabilidade genética a nível local. No caso da virola a exploração pode vir a causar maior distanciamento entre plantas e alterações na sua ocorrência e na distribuição espacial dos indivíduos (Capítulos 2, 3 e 6). Os impactos causados pela exploração também poderiam se refletir no comportamento do dispersor, afastando-o das áreas de ocorrência natural da espécie. O desaparecimento dos tucanos nas áreas sob exploração, pode vir a tornar a dispersão da espécie cada vez mais dependente da hidrocoria.

Na região do estuário amazônico, a interação água-planta-dispersor atua na sobrevivência e estabelecimento da espécie. Mesmo na dispersão ornitocórica, a água continua exercer forte papel (Capítulos 4 e 5). Assim sendo, o tucano, por seu comportamento de dispersão a curta e média distância, poderia atuar na disseminação destas sementes próximo à sua área de vida e de ocorrência, em locais úmidos propícios à espécie. A água teria, não só papel na lixiviação dos inibidores e promoção da germinação e manutenção da viabilidade das sementes, como também atuaria na disseminação de sementes a longa distância (Capítulo 4). Diferente do tucano e outras aves, a água poderia transportar as sementes de virola a maiores distâncias, ao mesmo tempo em que permitiria a conservação de sua viabilidade, promovendo o fluxo gênico entre locais, para longe das

colônias parentais.

Em termos de estrutura genética, baseado nos estudos de ecologia reprodutiva, sugere-se a hipótese de que a virola poderia apresentar maior homogeneidade dentro das colônias, com ocorrência de endogamia, e diferenciação entre colônias e entre populações. Por esta hipótese sugere-se maior variabilidade estaria contida entre as colônias e entre populações. No entanto, para identificar este padrão seriam necessários ensaios de progênie-procedência<sup>2</sup> ou estudos utilizando marcadores genéticos para avaliar a distribuição de variabilidade nas populações.

Em termos de conservação *ex-situ* de seus recursos genéticos, a amostragem para coleta de material (sementes) deveria ocorrer nas duas estações do ano, e não apenas na estação das chuvas. Tal procedimento garantiria uma amostragem mais significativa das variações individuais na época de produção de sementes observadas no Capítulo 2. Esse material poderia ser potencial para a seleção de indivíduos adaptados ao plantio em áreas de terra-firme, a partir de um processo de melhoramento florestal.

A conservação *in-situ* é um processo complexo e que demanda atitudes políticas como a demarcação de áreas de reserva. No entanto, considerando que a conservação é um processo dinâmico, a alternativa de se estabelecer áreas manejadas que se constituam ao mesmo tempo em reservas genéticas, seria uma situação mais viável para a região do estuário. Para sua efetivação são necessários conhecimentos sobre os métodos de manejo a serem empregados e como estes afetam a estrutura genética da população.

Embora a virola apresente excelente potencial para o manejo, com regeneração abundante nas áreas naturais e crescimento rápido (Anderson *et al* 1994; Macedo 1996; Capítulo 6), as práticas até o presente estão longe de possibilitar a produção sustentada. A sua potencialidade para se estabelecer em áreas de clareiras pequenas (Capítulo 5), indica a viabilidade da exploração de baixa intensidade/local, em especial nas áreas de várzea alta. Os resultados positivos de manejo obtidos no Suriname (Macedo 1996) reforçam o potencial da espécie para o uso silvicultural e no próprio manejo sustentado.

O conhecimento da estrutura demográfica da espécie, tanto em várzea alta quanto várzea baixa (Capítulo 6), pode ser utilizado como um instrumento indicador da capacidade de suporte para o manejo de cada área. A formação de curvas do tipo “J” invertido poderia ser aplicado como caracterizador do estado e capacidade de recuperação da área, procedendo-se ao manejo das plantas adultas para favorecer a regeneração natural. Esse tipo de curva seria um indicador de que os processos naturais de regeneração estariam ocorrendo (Capítulo 6). Nesse ponto ressalta-se a importância de que o corte de exploração seja efetuado após a dispersão das sementes para viabilizar a sua germinação (Capítulo 5).

É preciso considerar que as dificuldades de regeneração das áreas naturais podem estar ocorrendo em função da falta de propágulos, talvez causada pela remoção indiscriminada de plantas femininas e masculinas, ou mesmo pela alta mortalidade de sementes e plântulas. As condições de exploração podem alterar o solo e sua umidade, formam grandes clareiras que criam condições para o estabelecimento de pioneiras e afetam a qualidade da luz.

---

<sup>2</sup> Estão implantados ensaios de progênie-procedência em 3 regiões, estando os resultados previstos para serem divulgados em 1999 (Implantação de populações-base de *Virola surinamensis*).

A interação existente entre os mecanismos de germinação e de dispersão de sementes indicam os cuidados que devem ser adotados no manejo sustentado da espécie. Para garantir o estoque de plântulas, é preciso manter as condições de umidade do solo e da área de dispersão natural da espécie.

Na exploração florestal em área de várzea alta a metodologia empregada tem sido a construção de regos artificiais (Piña-Rodrigues & Ferreira 1994). A longo prazo foi observado que esta prática tem levado à redução do nível do lençol freático<sup>3</sup>. A manutenção desse sistema de exploração poderá, ao longo do tempo, prejudicar a germinação das sementes de virola nesses locais, dada a suas características discutidas no Capítulo 5.

O manejo e conservação de florestas de várzea alta e baixa devem apresentar padrões diferenciados. Na várzea baixa a abertura de clareiras de baixa intensidade pode favorecer o recrutamento e estabelecimento de plantas do banco de mudas. No entanto, desbastes de alta intensidade podem vir a afetar o estoque de regeneração local (Capítulo 6). Na várzea alta a intensidade do manejo deve enfatizar a distribuição homogênea das clareiras na área e uma exploração ou corte de manejo de baixa intensidade.

A realização da exploração no período posterior à dispersão das sementes pode vir a favorecer o estabelecimento e recrutamento das plantas, pelo fornecimento de condições de sítio apropriadas. No manejo ou exploração, as árvores dentro das colônias não devem ultrapassar distâncias de 20-25 m entre si, em função dos aspectos de polinização discutidos no Capítulo 3. As colônias devem ser mantidas a distâncias máximas de 120 m, tanto na várzea alta quanto baixa, procurando manter um padrão espacial próximo ao observado no Capítulo 6.

---

<sup>3</sup> Retornos anuais às áreas de exploração realizados de 1989 a 1998 confirmam essa observação.

## **Propostas de ações para a conservação das populações naturais de virola no estuário**

Os estudos de campo indicaram que a legislação atual não vem cumprindo o seu papel de impedir a atividade dilapidadora do patrimônio natural da espécie. A legislação é um dos instrumentos que se pode lançar mão para proteger o recurso florestal. Da maneira atual como se acha formulada, não protege a floresta, nem seus recursos naturais e muito menos a virola.

As propostas apresentadas fundamentam-se no panorama global traçado e nas experiências publicadas. A finalidade principal é dar subsídios à conservação das populações naturais de virola, o que não exclui o seu uso racional e sustentado.

### **A organização social das comunidades extrativas madeireiras<sup>4</sup>**

“Nós ajudamos vocês nas suas teses. O que vocês podem fazer por nós?”

Líder Comunitário da região de Gurupá, 1991  
*Deste diálogo nasce o “Projeto Gurupá: Manejo comunitário”*

Os fatores relacionados ao uso das áreas de várzea do estuário indicam que, uma das saídas para a questão, passa pela transformação dessas áreas, legalmente pertencentes à União, em florestas nacionais ou mesmo em reservas com algumas características das reservas extrativistas. Trata-se em viabilizar formas comunitárias de ação. A tradição de trabalho em comunidade, já efetuada pelos ribeirinhos, potencializa a sua viabilidade de sucesso<sup>5</sup>.

---

<sup>4</sup> Em 28 de dezembro de 1998 foi assinado pelo IBAMA as Portarias Normativas 4 e 5 que estabeleceram o Plano de Manejo Comunitário e o Plano de Manejo Simplificado, tornando possível a apresentação de plano de manejo pelas comunidades, organizadas em cooperativas e associações.

<sup>5</sup> Piña-Rodrigues & Ferreira (1994)

A organização dos locais de extração de madeira, seja em cooperativas ou associações de produtores e extratores, que fornecessem madeira para os consumidores (indústrias)<sup>6</sup> seria uma forma de incentivar a fixação do homem à terra, fazendo com que este pudesse controlar, e ele mesmo fiscalizar mais adequadamente, a exploração em sua região.

A grande maioria das áreas onde a virola é explorada trata-se de terras devolutas, onde a questão fundiária ainda não se acha esclarecida (Paulo de Oliveira Jr, informação pessoal). Os habitantes destes locais são, em geral, pequenos produtores, posseiros que num regime de quase escravidão retiram e vendem madeira para os fornecedores das indústrias (Piña-Rodrigues 1996b; 1998). A quebra deste sistema pode ser implementada pelo próprio IBAMA e Organizações Não-Governamentais<sup>7</sup>.

### **O zoneamento da exploração**

Anderson *et al* (1994) sugerem a limitação e o zoneamento das áreas de exploração de virola. Esta proposta contribuiria para a instalação das cooperativas extratoras de madeira nestas regiões, simplificando para o IBAMA o controle e fiscalização. Para os tiradores de madeira, esta opção facilitaria o controle do preço e da produção de madeira, hoje totalmente centralizada pelos fornecedores e grandes proprietários de terra. Os inventários florestais definiriam o volume anual de exploração para cada local.

---

<sup>6</sup> Para maiores detalhes ver Oliveira Jr (1991) e Piña-Rodrigues (1996b e 1998)

<sup>7</sup> Na região do estuário esta pesquisa de Tese originou o **PROJETO GURUPÁ** que envolve o manejo comunitário de áreas de terra-firme e várzea na Ilha de Gurupá (Realização FASE-PA/ Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Apoio Comunidade Econômica Européia e ICCO-Holanda).

## Estabelecimento de áreas de conservação

A formulação de estratégias políticas para a conservação dos recursos naturais tem um forte paradoxo: ecologicamente é mais fácil proteger um ecossistema do que restaurá-lo, mas, politicamente, é mais difícil protegê-lo do que restaurá-lo (CIIFAD 1992). Por isso, no mundo atual, os esforços de proteção têm vindo de grupos de pessoas que dependem diretamente dos recursos florestais, e não das agências governamentais ou empresas.

Diferentes táticas de conservação podem ser adotadas, dependendo do grau de integração social à nível local e o grau de intensidade de manejo. Por isso, a manutenção e delimitação de áreas para a conservação está ligada ao uso que se dá ao recurso florestal. Para a conservação das áreas de virola do estuário deve-se ter em conta que as populações locais dependem da atividade extrativa. No entanto, a grave crise em que se encontra o extrativismo já gerou mudança de atitudes, tanto nos fornecedores, quanto nos habitantes locais envolvidos diretamente com a extração madeireira.

A conservação nas áreas onde a virola sofreu intensa exploração, como os rios Preto, Laguna e a região da ilha de Gurupá, deve ser efetuada de forma *ex-situ*, coletando-se o máximo possível das populações remanescentes<sup>8</sup>.

A conservação *in-situ*, com a criação de áreas de reserva, poderia ser viável nas regiões ainda em fase de exploração como os rios Anajás, Jurará e Mapuá (Capítulo 1). No entanto, devido ao crescimento da intensidade da exploração mecanizada e manual (Piña-Rodrigues 1998), paralelamente deve ser efetuada a conservação *ex-situ*. Considerando o volume/árvore

---

<sup>8</sup> Parte do Projeto **Conservação de Recursos Genéticos de *Virola surinamensis***. Convênio Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro/EIDAI. Apoio WWF-USA (Grant 9569).

obtido para estas regiões (Capítulo 6), a conservação deve aliar a finalidade de aproveitar o potencial local para o melhoramento florestal.

### **A definição de parâmetros de impactos de exploração**

Uhl *et al* (1990) propuseram a definição de parâmetros ou índices de impacto, que poderia colaborar com as agências governamentais para avaliarem a questão da exploração. A principal proposta seria uma relação entre o  $m^2$  de estrada de exploração construída por volume ( $m^3$ ) de madeira extraída, partindo do princípio de que uma grande área de estrada aberta por unidade de volume seria indesejável. O mesmo padrão foi constatado para as áreas de várzea (Piña-Rodrigues 1996b). Um planejamento adequado da exploração poderia reduzir o número de trilhas abertas na mata, como também dos regos, em especial em áreas de várzea alta. Outro parâmetro a ser empregado na exploração de virola é a estimativa de danos provocados pela extração manual. A junção das estimativas de danos e de clareiras abertas seriam, então, consideradas no cálculo da necessidade de reposição florestal e nos planos de manejo.

## **A fiscalização**

Os sistemas atuais de fiscalização do extrativismo mostram que a limitação do diâmetro mínimo de corte de 45 cm<sup>9</sup> para árvores nativas é de difícil implementação, devido às dificuldades técnicas físicas e financeiras dos órgãos fiscalizadores. No entanto, pesquisas realizadas na região (Piña-Rodrigues 1996b; Barros & Uhl 1997) mostram que este é um caminho que deve ser aperfeiçoado, mas não excluído.

"Fica decretado que haverá girassóis em todas as janelas, e que as janelas devem permanecer abertas, o dia inteiro, abertas para o verde onde cresce a esperança."

Estatutos do Homem

*Thiago de Mello*

E assim, não havendo nada que o impeça, revogam-se todas as disposições em contrário.

---

<sup>9</sup> A renovação do Decreto 1963/96, discutida em dezembro de 1998 e a ser implementada em 1999, instituiu o DAP mínimo de corte de 40 cm.



*Vai meu Marajó,  
segue o teu caminho,  
procura a tua canoa,  
perdida no igarapé.*

**Marajó**  
*mbará-yó*  
o colecionador das águas

**Igarapé**  
*igará-apé*  
caminho da canoa

**Canoa**  
*yg-yara*  
dona da água

**Iara**  
*y- água*  
*ara- senhora*

## Bibliografia

- Aguiar, I.B., Piña-Rodrigues F.C.M., Figliolia, M.B. **Sementes Florestais Tropicais**. Brasília, Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes, 350p, 1993.
- Alencar, J.C. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazonia Central. IV. Interpretação de dados fenológicos em relação a elementos climáticos. *Acta Amazônica* 18(3/4): 199-209, 1988.
- Alencar, J.C. Interpretação fenológica de espécies lenhosas de campina na reserva biológica de campina do Inpa ao norte de Manaus. *Acta Amazônica* 20:145-183, 1990.
- Alencar, J.C.; Almeida, R.A.; Fernandes, N.P. Fenologia de espécies arbóreas em floresta tropical úmida de terra-firme na Amazonia Central *Acta Amazônica* 9(1): 163-198, 1979.
- Amaral, M.E.C. **Ecologia floral de dez espécies da tribo bignoniaceae (Bignoniaceae) em uma floresta semidecídua no município de Campinas, São Paulo**. Tese de doutorado, Univ. Est. De Campinas, 203p., 1992.
- Anderson, A.B.; Mousasticoshvily Jr., I. & Macedo, D.S. **Impactos ecológicos e socio-econômicos da exploração seletiva de virola no estuário Amazônico: Implicações para políticas florestais brasileiras**. Relatório Final, WWF. Rio de Janeiro. 52p. 1992.
- Anderson, A.B. ; Macedo, D.S & Mousastichoshvily, I. **Impactos ecológicos e sócio-econômicos da exploração seletiva de virola no estuário amazônico**. WWF, 1994.
- Andrade, A C.S. & Malavasi, M.M. Efeito do dessecamento sobre a viabilidade em sementes de plantio (*Euterpe edulis* Mart.). *Informativo ABRATES* 3 (3): 21, 1993.
- Appanah, S. General flowering in the climax rain forest of southweats Asia. *Journal of Tropical Ecology* 1:225-240, 1985.
- Appanah, S. Pollination in Malasyan primary forests. *Malaysian Forestry*, 44:37-42, 1981.
- Arruda, V.L.V. & Sazima, M. Polinização e reprodução de *Cellis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmeraceae), uma espécie anemófila. *Revta. Brasil. Bot.* 11:113-122p. 1988.
- Augspurger, C.K. & Kelly, C.A. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effect of dispersal distance, seedling density and light conditions. *Oecologia*, 61:211-217, 1984.
- Augspurger, C.K. Flowering sychrony of neotropical plants. *Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden* 10: 235-243p. 1985.
- Augspurger, C.K. The potencial impact of fungal pathogens on tropical plant reproductive ecology. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. Reproductive ecology of tropical forest plants. Paris, UNESCO, *Man and Biosphere Series* 7:237-246, 1990.
- Augspurger. C.K. Offspring recruitment around tropical trees: changes in the cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196, 1983.
- Baker, H.G. "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In: Burley, I.B. & Styles, B.T. (eds). **Tropical trees: variation, breeding and conservation**. Academic Press, London, pg. 161-169, 1976.
- Barata, L.E.S. e Baker, P.N. The type lignans from *Virola surinamensis*. *Anais Acad. Bras. Ciênc.*, 49:387, 1977.
- Barata, L.E.S. & Paulo, M.Q. Estudo fitoquímico das folhas da *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. e *Osteophloeum platyspermum* (A DC.) Warb. *Ciênc. Cult. (supl.)*: 33:445, 1982.
- Barrett, S.C.H. & Husband, B.C. The genetics of plant migration and colonization. In: Brown, A H.D. ; Clegg, M.T. ; Kahler, A L. & Weir, B.S. (eds). **Plant population genetics, breeding and genetic resources**. Sinauer, Sunderland, Mass. 254-277p., 1990.
- Barros , A.C. & Uhl, C. Padrões, problemas e potencial de extração madeireira ao longo do rio Amazonas e seu estuário. *Série Amazonas* 4, 42p., 1997.

- Baskin, C.C.; Baskin, J.M. & McDearman, W.W. Seed germination ecophysiology of two *Zigadenus* (Lillaceae) species. *Castanea* **58**(1): 85, 1993.
- Bawa, K. S.. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Ann. Revista Ecol. Syst.* **21**:399-422, 1990.
- Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. *Man and the biosphere* 7. UNESCO e The Parthenon Publishing Group, Paris, 1990.
- Bawa, K.S. & Krugman, S.L. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In: Gomez-pompa, A; Whitmore, T.C. & Hadley, M. (eds.). Rain Forest regeneration and management. *Man and Biosphere*(series): UNESCO. The Parthenon Group, Paris, 119-134p. 1991.
- Bawa, K.S. Breeding systems of tree species of a low land tropical community. *Evolution* **28**:85-92, 1974.
- Bawa, K.S. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**:15-39p. 1980.
- Bawa, K.S. *Jacaratia dolichaula* (Papaya Silvestre, Papaya de Venado, Will paya). *Species accounts*, **1**: 264-265p., 1981.
- Bawa, K.S. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). *Evolution* **34**:467-474, 1980.
- Bawa, K.S. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones, C.E. & Little, R. J., eds. **Handbook of experimental pollination biology**. Scientific and Academic Editions, New York. p. 394-410, 1983.
- Bawa, K.S. The reproductive biology of *Cupania guatemales* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* **31**:52-63p. 1977.
- Bawa, K.S.; Perry, D.R.; Beach, J.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer.J.Bot.* **72**(3): 331-345, 1985.
- Becker, P., Rabenoldi, P.E., Idol, J.R. & Smith, A.P. Water potencial gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forests dry season. *Journal of Tropical Ecology* **4**:173-184, 1988.
- Berjak, P.; Farrant, J.M.; Mycock, D.J.; Pammenter, N.W. Recalcitrant (homoiohydrous) seeds: the enigma of their dessication-sensivity. *Seed Sci. Technol.* **18**:297-310, 1990.
- Berjak, P.; Dini, M. & Pammenter, N.W. Possible mechanisms underlying the differing dehydration responses in recalcitrant and orthodox seeds: dessiccation-associated subcellular changes in propagules of *Avicennia marina*. *Seed Sci. Technol.* **12**:365-384, 1984.
- Berjak, P.; Pammenter, N.W.; Vertucci, C. Homoiohydrous (recalcitrant) seeds: developmental status, desiccation sensitivity and the state of water in axes of *Landolphia kirkii* Dyer. *Planta* **186**:249-261, 1992.
- Bewley, J.D.; Black, M. **Physiology and Biochemistry of Seeds**. Vol. 2. Springer-Verlag, Germany. 1982, 306 p.
- Bonner, F.T. Maturation of shumard and white oak acorns. *Forest Science*, **22** (2): 149-54, 1976.
- Borges, E.E.L. & Rena, A.B. Germinação de sementes. In: Aguiar, I.B., Piña-Rodrigues, F.C.M., Figliolia, M.B. **Sementes Florestais Tropicais**. Brasília, Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes, 350p, 1993.
- Brantjes, N.B.M. & Bos, J.J. Hawkmoth behaviour and flower adaptation reducing self pollination in two lilliflorae. *New Phytologist.*, **84**:139-143, 1980.
- Brasil, Ministério da Integração Social. **Estudos climatológicos do Estado do Pará, classificação climática (KÖPPEN) e deficiência hídrica (THORNTHWAITE, MATHER)**. Belém, 1993, 53 p.
- Brasil, Ministério da Agricultura. **Regras para Análise de Sementes**. Brasília, MA, 1982.
- Budowski, G. Distribution of tropical American rain forests species in the light of successional process. *Turrialba*, **15**:40-42, 1965.
- Bullock, S.H. & Bawa, K.S. Sexual dimorphism and annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. *Ecology*, **62**:1494-1504, 1981.
- Bullock, S.H. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious *Campsonera sprucei*. *Oecologia*; **55**:238-42, 1982.

- Bullock, S.H., Beach, J.H. & Bawa, K.S., Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rican rain forest. *Ecology* 64:851-61, 1983.
- Bullock, S.H. Breeding Systems in the Flora of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 17(4): 287-301, 1985.
- Buzato, S. **Ecologia da Polinização de duas espécies simpátricas de *Mendoncia* (Acanthaceae) na região de Campinas, SP.** Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas. 64p. 1990.
- Carpenter, F.L. Competition between hummingbirds and insects for nectar. *Amer. Zool.* 19:1105-1114, 1979.
- Carvalho, J.O P. Fenologia de espécies arbóreas de potencial econômico que ocorrem na Floresta Nacional de Tapajós. Belém, EMBRAPA/CPATU. *Boletim de Pesquisa* 20: 15p. 1980.
- Carvalho, N.M. & Nakagawa, J. **Sementes: ciência, tecnologia e produção.** Campinas, Fundação Cargill, 1980, 326p.
- Carvalho, N.M.; Souza Filho, J.F. Graziano, T.T. & Aguiar, I.B. Maturação fisiológica de sementes amendoim do campo. *Revista Brasileira de Sementes* 2(2):23-28, 1980.
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237-268, 1987.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. Light environments of tropical forests. In: E. Medina, H.A Mooney and Vasquez-Yanes, C. (Eds). **Physiological Ecology of Plants of the wet Tropics.** W. Junk, the Hague, 27-36p. 1984a.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72:553-564, 1984b.
- Chin, H.F. Recalcitrant seeds- a status report. *International board for plant genetic resources*, 1-28, 1988.
- Ching, H.F. Recalcitrant seeds. Food and fertilizer technology center, *Malaysia*, 1-17, 1989.
- CIIFAD, Cornell International Institute for Food, Agriculture and Development. **Sustainable development and biodiversity.** In: *Proceedings from Symposium and Workshops at Cornell University*, Ithaca, N.Y. 77p., 1992
- Clark, D.A. & Clark, D.B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree, evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124:769-788, 1984.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipterys panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19:236-244, 1987.
- Condit, R.; Hubbell, S.P. & Foster, R.B. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. *Tropical Ecology* 12:231-256, 1996.
- Condit, R.; Hubbell, S.P. & Foster, R.B. Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience* 42(11):822-828, 1992.
- Connell, J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. In: Den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds). **Dynamics of populations.** Wageningen, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, pp.298-312, 1971.
- Costa, L.G.S. **Estrutura genética de *Esembeckia leiocarpa* Engl: uma espécie arbórea clímax,** 50p. USP/Pós-graduação em Ecologia (monografia): 1992.
- Costa, M.L.M.Nº.; Pereira, T.S & Andrade, A.C.S. **Fenologia de algumas espécies da Mata Atlântica, Reserva Ecológica de Macaé de Cima (estudo preliminar).** In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 2, *Anais...* São Paulo, 226-239, 1992.
- Cottini, R.H., Pifia-Rodrigues, F.C.M.; Stark, E.M.L.M. & Fernandes, N.F. Formação de pasto para *Apis mellifera* L. com espécies do gênero *Eucalyptus* na região da baixada fluminense. In: Seminário Biental da Pesquisa da UFRRJ, 4, Rio de Janeiro. *Resumos...* Seropédica, Decanato de Pesquisa e Pós-graduação UFRRJ, 1988, p. 30.
- Crawley, M.J. **The population dynamics of plants.** Phil. Trans. R. Soc Lond. B. 330:125-140p., 1990.
- Cruz, E.C. Situação atual da silvicultura e do manejo florestal sustentado em áreas de várzea rivular. In: **O desafio das florestas neotropicais, Simpósio,** IUFRO/GTZ, Curitiba, PR, 59-76, 1991.

- Cunha, R.; Pereira, T. S. & Cardoso, M.A. **Observações preliminares sobre as sementes de *Virola surinamensis* (Rol) Warb.** Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 8p. 1989. (mimeografado).
- Cunha, R.; Aires, M.C.; Arcângela, C. F de Santanna; Pereira, T.S. Efeito do dessecamento sobre a viabilidade de sementes de *Virola surinamensis* (Rol) Warb. *Revista Brasileira de Sementes* **14**(1): 69-72, 1992.
- Cunha, R; Eira, M.T.S.; Rita, I. **Germination and desiccation studies on wild nutmeg seed (*Virola surinamensis*).** *Seed Sci. Technol.* 1-13, 1994.
- Denslow, J.S. Tropical Rainforest Gaps And Tree Species Diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **51**:430-451, 1987.
- Denslow, JS. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* **46**:18-21, 1980.
- Dewar, J.; Pammenter, N.W. & Berjack, P. **Germination and storage of the recalcitrant seeds of *Podocarpus henreli*.** Department of Biology, University of Natal, Durban. 19:65-66p. 1989.
- Diehl-Fleig, D. **Formigas cortadeiras.** Porto Alegre, UFRGS. 1995.
- Drummond, H. The nature and description of behaviour patterns. In: Bateson, P.P. & Klopfer, P.H.(eds.) **Perspectives in ethology.** Plenum Press, New York. 1-33p., 1981.
- Dubois, J. Características e distribuição geográfica das florestas naturais de folhosas no Brasil. Reflorestamento para produção de madeira de serraria: tendências e possibilidades. *Silvicultura em São Paulo*, **77**:111-126p. 1970.
- Durigan, G. **Análise comparativa do modo de dispersão das sementes das espécies de cerradão e de mata ciliar no município de Assis, SP.** In: Simpósio Brasileiro sobre Tecnologia de Sementes Florestais, 2, Atibaia, 1989. *Anais...*São Paulo, Instituto Florestal, 278p. 1991.(Série Documentos).
- Einhellig, F.A.; Schon, M.K.; Rasmussen, J.D. Synergistic effects of four cinnamid acid compounds on grain sorghum. *J. Plant* **4**: 251-258, 1982.
- Estrada, A; Coates-Estrada, R. Frugivory in howling monkeys (*Allouatta palliata*) at los Tuxtlas, Mexico, dispersal and fate of seeds. In: Estrada, A. & Fleming, T. **Frugivores and seed dispersal.** Dr W Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands, 93-104, 1986.
- Euler, A.M.C. Piña-Rodrigues, F.C.M. & Mendes, J. Ecofisiologia da germinação de sementes de angico (*Anadenanthera* sp.) e mogno (*Swietenia macrophylla*). *Informativo ABRATES* **5**(2):184, 1995.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. **The Principles of polination ecology.** London, Pergamon Press, 291p, 1982.
- Falesi, I.C. **Estado atual de conhecimento de solos da Amazônia Brasileira.** In: Simpósio Tropicó Úmido, 1, *Anais...*Belém, Pará, 168-191p., 1986.
- Fanzeres, A. **Efeito dos fatores edáficos no estabelecimento de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em um ecossistema de várzea, no estuário amazônico.** (Relatório WWF), Washington., 1989, 13p.
- Farrant, JM; Berjak, P & Pammenter, NW . The effect of drying rate on viability retention of recalcitrant propagules of *Avicennia marina*. *South Africa Jardim Botânico* **51**(6):430-438, 1985.
- Farrant, J.M.; Pammenter, N. W. & Berjak, P. Germination-associated events and the desiccation sensitivity of recalcitrant seeds- a study on three unrelated species. *Planta*, 189-198, 1989.
- Farrant, J.M.; Pammenter, N. W. & Berjak, P. The increase desiccation sensitivity of recalcitrant *Avicennia marina* seed with storage time. *Physiology Plant*, **67**:291-298, 1986.
- Feinsinger, P. Coevolution and pollination. In: Futuyama, D.J. & Slatkin, M. (eds). **Coevolution**, pp.282-310, 1983.
- Feinsinger, P; Busby, W.H.; Murray, K.G.; Beach, J.H.; Pounds, W.Z.; Linhart, Y.B. Mixed support for spatial heterogeneity in species interactions: hummingbirds in a tropical disturbance mosaic. *Am. Nat.*, **131**(1):33-57, 1988.
- Feinsinger, P; Beach, J.H.; Linhart, Y.B.; Busby, W.H & Murray, G. Disturbance pollinator predictability and pollination success among costa rican cloud forest plants. *Ecology*, **68**(5):1294-1305, 1987.

- Ferreira, S.A. N. & Santos, L.A. Efeito da velocidade de secagem sobre a emergência e vigor de sementes de pupunha (*Bactris gasipaes* kunt.). *Informativo ABRATES*, 3(3):27, 1993.
- Figliolia, M.B.; Piña-Rodrigues, F.C.M. Desenvolvimento pós-dispersão do embrião de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. *Informativo ABRATES*, 3(3):115, 1993.
- Figueiredo, F.J.C.; Carvalho, J.E.V. & Müller, C.H. Efeitos imediatos de secagem sobre a emergência e vigor de sementes do açaizeiro. *Informativo ABRATES*, 3(3):47, 1993.
- Fisher, B.L.; Howe, H.F.; Wright, S.J. Survival and growth of *Virola surinamensis* yearlings: water argumentation in gap and understory. *Oecologia*, 86:292-297, 1991.
- Fonseca, S.M. **Variações fenotípicas e genéticas em bracatinga (*Mimosa scrabella* Benth.)**. Piracicaba, SP, ESAQ/USP, 86p. (Dissertação de Mestrado), 1978.
- Ford, E.D. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *Journal of Ecology*, 63:311-333, 1975.
- Forget, P.M.; Milleron, T. Evidence of secondary seed dispersal by rodents in Panamá. *Oecologia*, 87:596-599, 1991.
- Foster, R.B. & Brokaw, N. General character of the vegetation. In: Leigh, E.G. Jr, Rand, A.S. & Windsor, D.S. (eds). **The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and longterm changes**. Smithsonian Institution Press, Washington, p.67-82, 1982.
- Foster, R.B. Arce, J. & Wächter, T. S. Dispersal and the sequential plant community in Amazonian Peru floodplain. In: Estrada, A. & Fleming, T.H. eds. **Frugivores and seed dispersal**. Junk Publishers, Dordrecht, p.357-370, 1986.
- Foster, R.B. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: Leigh Jr, E. G., Rand, A. S. & Windsor, D.W. (eds). **The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and longterm changes**. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 151-172, 1982.
- Foster, S.A. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical review* 52:260-299, 1986.
- Foster, M.S. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. *The Condor*, 92: 844-854, 1990.
- Frankie, G. W.; Baker, H. G. & Opler, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.*, 62:881-919, 1974.
- Freitas, J.L. **Fenologia de espécies arbóreas tropicais na Ilha do Pará-Pará, no estuário do Rio Amazonas**. Belém, FCAP, 1996, 106p.
- Futuyma, D.J. **Biologia evolutiva**. Ribeirão Preto, Soc. Bras. Genética, 1992, 646p.
- Gandara, F.B. **Diversidade genética, taxa de cruzamento e estrutura espacial dos genótipos de uma população de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae)**. Piracicaba, ESALQ/USP, 1996, 69p. (Dissertação de Mestrado).
- Garwood, N.C. Constraints on the timing of seed germination in a tropical forest. In: Estrada, A., Fleming, T.H. (eds). **Frugivores and seed dispersal**. The Netherlands, Dr. W. Junk Publishers, 347-355, 1986.
- Garwood, N.C. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53:159-181, 1983.
- Gentry, A.H. Flowering phenology and diversity in tropical bignoniaceae. *Biotropica*, 6:64-68, 1974.
- Gentry, A. Tropical forest biodiversity: distribution patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63:19-28, 1992.
- Gilbert, L. E. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Gilbert, L.E. & Raven, P.H. **Coevolution of animals and plants**. Austin, University of Texas Press, p.208-240, 1975.
- Gilbert, L.E. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (eds). **Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective**. Sunderland, Sunderland Massachusetts, Sinauer Associates, p.11-33, 1980.
- Golley, F.B. Nutrient cycling and nutrient conservation. In: Golley, F.B. **Tropical rain forests ecosystems-structure and function**. Oxford, Elsevier Scientific publishing Company, 1983.
- Gottsberger, G. The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon*, 37:630-643, 1988.
- Goulding, M. **Ecologia da pesca do rio Madeira**. CNPq, INPA, Manaus, 122p. 1979.

- Grime, J.P. **Plant strategies and vegetation processes**. New York, John Wiley & Sons., 1983; 222p.
- Hall, P. Orrel, L.C. & Bawa, K.S. Genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *American Journal of Botany*, **81** (9): 1104-1111, 1994.
- Hamrick, J.L. & Loveless, M.D. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. In: Estrada, A. & Fleming, T.H. (eds) **Frugivores and seed dispersal**. New York, Dr W. Junk Publishers, pp.211-223, 1986.
- Hamrick, J.L. The distribution of genetic variation within and among natural forest population. In: Schonewald-Cox, C.M.; Chambers, S.M.; MacBryde, B. & Thomas, W.L. (ed.). **Genetics and conservation**. Benjamin Press Cumm. Publ. Comp. 335-348p. 1983.
- Hamrick, J.L.; Murawski, D.A. & Nason, J. The influence of seed dispersal on the fine scale genetic structure of tropical trees populations. In: **Simposio Taller Frugivoria y dispersion de semillas**, 2, Los Tuxtlas, Mexico, UNAM, p.7., 1991.
- Harper, J.L. **Population biology of plants**. London, Academic Press, 1977. (1ª edição).
- Harper, J.L. **Population Biology of Plants**. London, Academic Press, 1981. 892 p. (2ª edição).
- Harshorn, G.S. Tree falls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. **Tropical trees as living systems**. Cambridge Press, London, 617-638, 1978.
- Hartshorn, G.S. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* (suppl.): 23-30, 1980.
- Hartshorn, G.S. Application of theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the peruvian amazon. *Ecology*, **70**(3): 567-569, 1989.
- Heinrich, B. Flowering phenologies: bog, woodland and disturbed habitats. *Ecology*, **57**:890-899, 1976.
- Heinrich, B. and Raven, P. H. Energetics and polination ecology. *Science*, **176**:596-602p. 1972.
- Heithaus, E.R.; Fleming, T.H. & Opler, P.A. Forage patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, **56**:841-854, 1975.
- Herrera, C.M. Frugivore and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed mediterranean habitats. *Oikos* **55**: 250-262, 1989.
- Heydecker, E.H. (ed.). **Seed Ecology**. London, Butterworth, 1973. 968p.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. **The ants**. Belknap Press. Cambridge, MA. 1990.
- Holtsford, T.P. Nonfruiting hermaphroditic flowers of *Calachorthus leichtlinii* (Liliaceae): potencial reproductive functions. *American Journal of Botany*, **72**:1687-1694, 1985.
- Homma, A.K.O. A sustentabilidade do sistema extrativo da Floresta Amazônica. **EMBRAPA/CPATU**, 27p., 1993
- Homma, A.K.O. **A dinâmica do extrativismo vegetal na amazonia: uma interpretação teorica**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária -EMBRAPA, Belém, 1990, 38 p.
- Homma, A.K.O. Esgotamento dos recursos finitos- o caso do extrativismo vegetal na Amazônia. *FBCN*, **18**:44-48, 1983.
- Hopkins, H.C. Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of *Parkia*. *J. Ecology*, **72**(1):1-23, 1984.
- Howe, H.F. Consequences of seed dispersal by birds: a case study from Central America. *Journal of the Bombay Natural History Society* (supplement) **83**:19-42, 1986b.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**:201-228, 1982.
- Howe, H.F. & Westley, L.C. **Ecological relationships of plants and animals**. New York, Oxford University Press, 1988.
- Howe, H.F. Annual variation in a neotropical seed dispersal system. In: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C. & Chadwick, P. (eds). **Tropical rain forest: ecology and management**. Oxford, Blackwell, p.221-227, 1983.
- Howe, H.F. Dispersal of a neotropical nutget (*Virola sebifera*) by birds. *Auk*, **98**:88-98, 1981.
- Howe, H.F. Seed dispersal by fruit eating birds and mammals. In: Murray, D.R. (ed). **Seed dispersal**. Sydney, Academic Press, pp.123-190, 1986a.

- Howe, H.F. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* **30**:261-281, 1984.
- Howe, H.F. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* **61**(4): 944-959, 1980.
- Howe, H.F. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *J. Trop. Ecol.*, **6**:259-280, 1990.
- Howe, H.F. & Estabrook, G.F. On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees. *The American Naturalist*, **111**(981): 817-832, 1977.
- Howe, H.F.; Schupp, W.; Westley, L.C. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree *Virola surinamensis*. *Ecology* **66**(3):781-791, 1985.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. Ecology of Seed Dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 201-228, 1982.
- Howe, H.F. & Vande Kerckhove, G.A. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* **60**(1):180-189, 1979.
- Howe, H.F. & Vande Kerckhove, G.A. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science*, **210**:925-927, 1980.
- Howe, H.F. & Vande Kerckhove, G.A. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* **62**(4):1093-1106, 1981.
- Hubbel, S.P. & Foster, R.B. The spacial context of regeneration in a neotropical forest. In: Crawley, M.; Edwards, P.J. & Gray, A. (eds.). **Colonization, succession and stability**. Oxford, England, Blackwell Scientific Publications, p. 395-442, 1985.
- Hubbel, S.P. & Foster, R.B. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implication for conservation. In: Sutton, S.L. Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (eds) **The tropical rain forest: ecology and management**, Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp.25-41, 1983.
- Hubbel, S.P. Seed predation and the coexistence of tree species in neotropical forest. *Oikos* **35**:214-229, 1980.
- Hubbel, S.P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* **203**:1299-1309, 1979.
- Hubbel, S. P. & Foster, R.B. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: Soulé, M. (ed). **Conservation biology: science of scarcity and diversity**. Sunderland, Massachussets Sinauer Associations, pp205-231, 1986.
- Hubbel, S.P. & Foster, R.B. Short term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* **63**:48-61, 1992.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster. The fate of juvenile trees in a neotropical forest implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris, UNESCO, **Man and biosphere series**, 7:317-344, 1990.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. In: Crawley, M.; Gray, A. & Edwards, P.J. (eds). **Colonization, succession and stability**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp.393-412, 1987.
- Hubbell, S.P. & Foster, R. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: Sutton, S.L. Whitmore, T.C. & Chadwick, A (eds.) **The tropical rain forest: ecology and management**. Oxford, Blackwell Scientific. 25-41p. 1983.
- Ianni, O. **Ditadura e agricultura: o desenvolvimento do capitalismo na Amazônia: 1964-1978**, Rio de Janeiro, Ed. Civilização Brasileira, 1986.
- Inouye, D.W. The terminology of floral lacency. *Ecology*, **61**(5): 1251-1253, 1980.
- Jackson, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, **10**:38-42.
- Jackson, J.F. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica*, **13**:121-130, 1981.
- Janzen, D.H. Why Bamboos wait so long to flower? *Ann. Rev. Ecology System*, **7**(4111):347-391, 1976.
- Janzen, D.H. **Ecologia vegetal nos trópicos**. São Paulo, EPU, 1980.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, **21**:620-37.

- Janzen, D.H. 1983. **Costa Rican natural history**. Chicago, University of Chicago Press, 1983, 816p.
- Janzen, D.H. Promising directions of study in tropical animal plant-interactions. *An. Mo Bot. Gard.* **64**: 706-36, 1977.
- Janzen, D. H.. Euglosine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science* ,**171**(3967): 203-205, 1971.
- Janzen, D.H. Herbivores and the number of trees in tropical forest. *American Naturalist*, **104**:501-528, 1970.
- Jesus, R.M. & Piña-Rodrigues, F.C.M. Determinação da época de colheita e índices de maturação das sementes de *Moldenhaurea floribunda* Schard. (Caingá). In: Congresso Brasileiro de Sementes, 4, Brasília, 5, 1985. *Resumo...* 14p. 1985. (Anexo).
- Jesus, R.M. & Piña-Rodrigues, F.C.M. Programa de produção e tecnologia de sementes florestais da Floresta Rio Doce S.A: uma discussão dos resultados obtidos. In: Simpósio Brasileiro de Tecnologia de Sementes Florestais, 2, *Anais...*, São Paulo, Instituto Florestal de São Paulo, 1989, 59-86p. 1991.
- Joshi, M., Joshi, H.; Singh, S.P. Response of water, temperature and light on germination behaviour of some successional species. *Tropical Ecology* **33**(1): 54-62, 1992.
- Junk, W.F. Áreas inundáveis: um desafio para a limnologia *Acta amazônica*, **10**(4):775-795, 1984.
- Kageyama, P. Y. & Gandara, F. B. Dinâmica de populações de espécies arbóreas: implicações para o manejo e a conservação. In: Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira, 3, Serra Negra-SP. *Anais...*, P 115-25, 1993.
- Kageyama, P.Y. & Piña-Rodrigues, F.C.M. Fatores que afetam a produção de sementes. In: Aguiar, I.B., Piña-Rodrigues F.C.M., Figliolia, M.B. **Sementes Florestais Tropicais**. Brasília, Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes, 1993, p. 19-46.
- Kageyama, P.Y. & Viana, V. Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies arbóreas tropicais. *Série Documentos*, **2**:197-215, 1991.
- Kageyama, P.Y. Genetic structure of Brazil tree species. In : Malaysia, Bangi. International Workshop on Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants, 1987a.
- Kageyama, P.Y. Conservação "in situ" de recursos genéticos de plantas. *IPEF*, **35**: 7-40, 1987b.
- Kageyama, P.Y. Genetic structure of tropical tree species of Brazil. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. Reproductive ecology of tropical forest plants. FAO, *Man and Biosphere Series* **7**:375-388, 1990.
- Kageyama, P.Y., Patiño, V.F. Conservación y manejo de recursos genéticos forestales: factores que influyen en la estructura y diversidad de los ecosistemas tropicales (Documento especial. Comisión Técnica 1, tema 4). In: Congresso Florestal Mundial, 9, *Actas...* FAO, México, **2**:492-507, 1985.
- Kageyama, P.Y.; Reis, M.S.; Mendes, F.B.G; Ferraz, E.; Souza, L. **Variación genética natural em populações de espécies arbóreas da florestas tropical atlântica visando estratégias de conservação**. Piracicaba, ESALQ/USP, 1992, 15p.
- Kanashiro, M. **Reproductive biology of *Cordia goeldiana* a neotropical heterostylous specie**. Raleigh, North Caroline State University, 60p, 1986. (Dissertação de Mestrado).
- Kanashiro, M. Genética e melhoramento de essências florestais nativas: aspectos técnicos e conceituais. *Revista do Instituto Florestal*, **4**(4):1160-1178, 1992.
- Kiltie, R.A. New light on forest shade. *Tree Planters' Notes*, **8**(2): 39-77, 1993.
- King, M.W. & Roberts, E.H. **The storage of recalcitrant seeds-achievements and possible approaches**. Rome, International Board for Plant Genetic Resources, 1979.
- Krebs, C.J. **Ecological Methodology**. New York, Harper & Row. 275p, 1989.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. **An introduction to behavioural ecology**. London, Blackwell Scientific Publications, 389p. 1987.
- Kubitzki, K. & Ziburski, A. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. *Biotropica*, **26**(1): 30-43, 1994.

- Kuusipalo, J.; Jafarsidik, Y.; Adjers, G. & Tuomela, K. Population dynamics of tree seedlings in a mixed dipterocarp rainforest before and after logging and crown liberation. *Forest ecology and management* **81**: 85-94, 1996.
- Labouriau, L. G. **A germinação das sementes**. OEA: Washington, 1983, 174p.
- Lawton, R.O; Putz, F.E. Natural disturbance and gap phase regeneration in a wind exposed tropical lower mountane rain forest. *Ecology*, **69**:764-777, 1988.
- Lehner, P. **Handbook of ethological methods**. New York, Garland STPM Press., 1979, 403p.
- Leite, A.M.C. & Lleras, E. Áreas prioritárias na Amazônia para a conservação dos recursos genéticos de espécies florestais nativas: fase preliminar. *Acta Botanica Brasílica*, **7**(1):61-94, 1993.
- Lepsch-Cunha, N. **Estrutura genética e fenologia de espécies raras de *Couratari* spp. (Lecythidaceae) na Amazônia Central**. Piracicaba, ESALQ/USP, 147p. (Dissertação de Mestrado), 1996.
- Levin, D. A & Kerster, H. W. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* , **7**: 139-220, 1974.
- Levin, D.A Local differentiation and the breeding structure of plant populations. *In*: Gottlieb, L. D. & Jain, S.K. (eds). **Plant Evolutionary Biology**. New York, Chapman & Hall, 305-329p, 1988.
- Levin, D. A & Kerster, H.W. Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. *The american naturalist*, **105**(944):345-354, 1971.
- Lieberman, D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.*, **70**:791-806, 1982.
- Lima Jr. M.J.V. & Alencar, J.C. Fenologia de duas espécies do gênero *Corythophora* da família **Lecythidaceae na Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM**. *In*: Congresso Nacional sobre essências nativas, 2, *Anais...* São Paulo, Instituto Florestal de São Paulo, **4**(1):233-240, 1992.
- Linhart, Y.B. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *American Naturalist* , **107**:511-523, 1973.
- Linhart, Y.B., Feinsinger, P., Beach, J.H. , Busby, W.H.; Murray, G.; Pounds, W.Z.; Kinsman, S.; Guindon, C.A . & Kooiman, M. Disturbance and predictability of flowering patterns in bird-pollinated cloud forest plants. *Ecology* , **68**:1696-1710, 1987.
- Lleras, E. Conservação de recursos genéticos florestais. *Revista do Instituto Florestal*, **4**(4): 1179-1184, 1992.
- Lloyd, D.G., and Webb. C.J. Secondary sex characters in seed plants. *Bot. Ver.*, **43**:177-216p. 1977.
- Loiselle, B.A . Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia*, **82**, 494-500, 1990.
- Loiselle, B.A. & Blake, J.B. Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *The condor* , **96**: 368-380, 1994.
- Longman, K. A and Jenik, J. **Tropical rain forest and its environment**. Longman, London, 1974.
- Longman, K.A . & Jenik, J. **Tropical forest and its environment**. Singapore, Longman Singapore Publishers, 1987.
- Lopes, L.M.X.. **Constituintes químicos de frutos de *Virola sebifera***. São Paulo, IQ/USP, 1983, 146p. (Tese de doutorado).
- Lorenzi, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa, Ed. Plantarum L.Toda, 1992.
- Loureiro, A.A. & Silva, M.F. **Catálogo das madeiras da Amazônia**. Belém, SUDAM, 1968.
- Loureiro, A.A; Freitas, M. C.; Vasconcelos, F.J. Estudo anatômico de 24 espécies do gênero *Virola* (Myristicaceae) da Amazônia. *Acta Amazônica*, **19**(único):415-465, 1989.
- Lovelles, M.D. & Hamrick, J.L. Distribución de la variación genética en espécies arbóreas tropicales. *Revista Biología Tropical* , **35**: 165-176, 1987.
- Ludwig, J.A & Reynolds, J.F. **Statistical ecology**. New York, John Wiley & Sons, 1998. 337p.
- Macedo, D.S.M.S. **Estrutura e manejo de uma floresta de várzea do estuário amazônico**. Piracicaba, São Paulo. 111p., 1996. (Dissertação de Mestrado).
- Macedo, D. S. & Anderson, A.B. Early seasonal changes associated with logging in an amazon floodplain forest. *Biotropica*, **25**(2):151-163, 1993.

- Maciel, A. S.; Borges, E.E.L.; Borges, R.C.G. Determinação da presença de fenóis em sementes de espécies florestais e sua relação com inibidores de germinação. *Revista Brasileira de Sementes*, 14(1):1-4, 1992.
- Martinez-Ramos, M. Claros vitales de los arboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: Gomez-Pompa, A. & Del Amo, S. (eds). **Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Vera Cruz, México**. México, Ed. Alhambra Mexicana, p. 191-240, 1985.
- Martins, N.V.L. **Estrutura genética de espécies florestais tropicais nativas**. Piracicaba, ESALQ/USP, (Manuscrito não publicado), 1987, 22p.
- Matheus, L.A.F. **Composição florística e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás, Campinas**. Campinas, Universidade Estadual de Campinas, 1980. (Dissertação de Mestrado).
- Mayr, E. **Populações, espécies e evolução**. São Paulo, Editora da Universidade da São Paulo, 1977, 485p.
- McCanny, S.J. Alternatives in parent-offspring relationship in plants. *Oikos*, 45:148-149, 1985.
- Mercado, R. S. and Campagnani, S. Exportações da Floresta amazônica. In: Anais do I Encontro Brasileiro de Economia Florestal, 1, *Anais...* Curitiba, Paraná. EMBRAPA-CNPQ. Curitiba, PR, p.43-73, 1988.
- Mercado, R.S. **Timber and marketing in the Brazilian Amazon**. Michigan, Michigan State University. 130p., 1980. (Tese de Doutorado).
- Miglioranza, E.; Takahashi, L.S.A.; Matsuo, T.; Homechin, M.; Fonseca, E.P. & Packer Jr., L. Armazenamento de sementes de palmito em diferentes ambientes. *Informativo ABRATES* 3(3): 46, 1993.
- Mikich, S.B. Etograma de *Ramphastos toco* em cativeiro (Piciformes: Ramphastidae). *Ararajuba*, 2: 3-17, 1991.
- Montagner, L.H. & Yared, J.A.G. Aspectos da fenologia de *Cordia goeldiana* Huber e suas relações com alguns parâmetros climáticos. EMBRAPA/CPATU. *Boletim de Pesquisa*, 54: 18p. 1983.
- Morelato, L.P.C. **Estudo comparativo da fenologia e dinâmica de duas formações florestais na Serra do Japi, Jundiá, SP**. Campinas, UNICAMP, 1987, 234p. (Dissertação de Mestrado).
- Morelato, L.P.C. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. Campinas, UNICAMP, 176p, 1991. (Tese de Doutorado).
- Morelato, L.P.C. & Leitão Filho, H.F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em florestas mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revta Brasil. Biol.*, 50:163-173, 1990.
- Morelato, L.P.C. Sazonalidade e dinâmica dos ecossistemas florestais da Serra do Japi. In: Morelato, L.P.C (ed). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas, Editora da Unicamp-Fapesp, 1992, 321p.
- Morelato, L.P.C. Nutrient cycling in two Southeastern Brazilian forests. I. Litter fall and litter standing crop. *J. Trop. Ecol.*, 8(2) 1992.
- Morelato, L.P.C. & Leitão Filho, H. L.F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: Morelato, L.P.C (ed). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas, Editora da Unicamp-Fapesp, 1992, 321p.
- Mori, A.S. & Prance, G.T. **Flora neotropica: Lecythidaceae**. Part I. monograph, 21, New York Botanical Garden, 170p. 1979.
- Mousastichoshvily Jr., I. Comercialização e industrialização da virola no estuário amazônico. Paraná, Universidade Federal do Paraná. 247 p, 1991. (Dissertação de Mestrado)
- Murawski, D.A.; Hamrick, J.L.; Hubbel, S.P. & Foster, R.B. Mating system of two bombacaceous trees of a neotropical moist forest. *Oecologia* 82:501-506, 1990.
- Murawski, D.A. & Hamrick, J.L. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. *Biotropica*, 24(1): 99-101, 1992.
- Myers, N. Tropical forests: much more than stocks of wood. *Tropical Ecology*, 4:209-221, 1988.
- Myers, N. & Loveless, M.D. Nesting aggregation of the Euglosine bee *Euplusia surinamensis* (Hymenoptera: Apidae) interactions and the advantages of living together. *Can. Entomol.*, 108: 1-6, 1984.

- Nei, M.; Maruyama, T. & Chakraborty, R. The Bottleneck effect and genetic variability in population. *Evolution*, **29**(1): 1-11, 1975.
- Neves, M.V. O. Exploração de madeira em várzea pelo método tradicional no paran Abufari no mdio rio Purus. *Boletim de pesquisa*, **101-7500**(7): 1-15, 1992.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at la selva, Costa Rica. *Biotropica*, **26**(2): 141-159, 1994.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.H.; Baker, H.G & Cowell, R.C. Phenology in the tropical rain forest at la Selva. In: McDade, L.A, Bawa, K.S.; Hartshorn, G.S. & Hespenthalde, H.A (eds). **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**. Chicago, University Press, 1993.
- Ng, F.S.P. Ecological principles of a tropical lowland rain forest conservation. In: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (ed) **Tropical rain forest: Ecology and Management**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 139-150p. 1983.
- NG, F.S.P. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: Tomlinson, P.B.; Zimmermann, M.H. (eds). **Tropical Trees as Living Systems**. London, Cambridge University Press. 130-162p. 1978.
- Noronha, M.R.P. & Gottsberger, G. A polonizao de *Aspilia florinbunda* (Asteraceae) e *Cochlospermum regium* (Cochlospermaceae) e a relao das abelhas visitantes com outras plantas de cerrado de Botucatu, Estado de So Paulo. *Rev. Bras Bot*, 01-11, 1980.
- Odum, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro, Interamericana. 445p. 1985.
- Ohashi, S.T. **Vario gentica em populaoes de aazeiro (*Euterpe oleraceae* Mart.) do esturio amaznico**. Piracicaba, ESALQ/USP. 119 p, 1990. (Dissertao de Mestrado).
- Oliveira Junior, P. H. B **Ribeirinhos e roceiros: gnese, subordinao e resistncia camponesa em Gurup-PA**. So Paulo, Universidade de So Paulo. 340 p, 1991. (Dissertao de Mestrado).
- Oliveira, M.V. & Hummel, A.C. Explorao de floresta de várzea na Amaznia. In: Reunio sobre Manejo sustentvel na Amaznia. Macap, IBAMA/DIREN, 9-12 de dezembro, 1996, 35p.
- Opler, P.A, and Bawa, K.S. Sex rations in tropical forest trees. *Evolution*, **32**:812-21p. 1978.
- Pammenter, N. W.; Vertucci, C.W.; Berjak, P. Homeohydrous (Recalcitrant) seeds: dehydration, the state of water and viability characteristics in *Landolphia kirkii*. *Plant Physiol.*, **96**, 1093-1098, 1991.
- Pandolfo, C. **A floresta amaznica brasileira: enfoque econmico e ecolgico**. Manaus, SUDAM. 118p., 1978.
- Paulino Filho, H. **Ecologia qumica da Famlia Myristicaceae**. So Paulo, USP, vo11, 336p, 1985. (Tese de Doutorado)
- Pereira Filho, M.F. Desenvolvimento e preservao de reas de várzea da amaznia brasileira. In: **Bases cientficas para estratgias de conservao e desenvolvimento da amaznia**. INPA, 1991.
- Peres, C.A. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, **26**(3): 285-294, 1994.
- Peres, C.A. Primate responses to phenological changes in an Amazonian Terra firme forest. *Biotropica*, **26**(1): 98-112, 1994.
- Pielou, E. **Mathematical ecology**. New York, J.S. Willey Publ., 1977.
- Pia-Rodrigues, F.C.M. & Mota, C.G. Impactos da extrao manual e mecanizada de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. no esturio amaznico. In: Congresso de ecologia do Brasil, 4, *Anais...*SBE, Braslia, 6-11 out, 1996, p.60.
- Pia-Rodrigues, F.C.M. & Ferreira, C.M. Caracterizao do extrativismo madeireiro em reas de várzea do esturio amaznico. REBRAFF, *Informativo agroflorestal*, **6**(2):1-5, 1994.
- Pia-Rodrigues, F.C.M. & Aguiar, I.B. Maturao e disperso de sementes. In: Aguiar, I.B., Pia-Rodrigues F.C.M., Figliolia, M.B. **Sementes Florestais Tropicais**. Braslia, Associao Brasileira de Tecnologia de Sementes, 350p, 1993.
- Pia-Rodrigues, F.C.M. & Jesus, R.M. Dormncia em sementes de *Virola gardneri* (A.DC.) e suas implicaoes ecolgicas. *Informativo ABRATES*, **3**(3):111, 1993.
- Pia-Rodrigues, F.C.M. & Mota, C. Induo da germinao em sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. *Informativo ABRATES*, **5**(2):165, 1995.

- Piña-Rodrigues, F.C.M. & Pereira, C.C.F. Comportamento germinativo de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. em diferentes estádios de maturação. *Informativo ABRATES*, 3(3):110, 1993.
- Piña-Rodrigues, F.C.M. & Piratelli, A. Padrões de dispersão de sementes de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb no estuário amazônico. *Informativo ABRATES*, 5(2):169, 1995.
- Piña-Rodrigues, F.C.M. **Silviculture and management possibilities of an amazonian potential specie: *Virola surinamensis* (Rol.) Warb.** JOFCA, Japan Oversea Forest Consultation Agency, Japan, 27p.1996.
- Piña-Rodrigues, F.C.M. **Virola: fatos e conseqüências do Decreto 1963/96.** IBAMA/DIREN/DEREF, 26p, 1998.
- Piña-Rodrigues, F.C.M. & Valentini, S.T. Vigor de sementes Florestais. In: Silva, A; Piña-Rodrigues, F.C.M. & Figliolia, M.B. **Manual Técnico de Sementes Florestais.** Instituto Florestal de São Paulo, SP, 68p., 1997.
- Piña-Rodrigues, F.C.M.; Reis, L.L. & Euler, A M.C. Padrões ecofisiológicos da germinação de sementes de espécies secundárias arbóreas. In: Seminários de Botânica de São Paulo, *Resumos...* Sociedade Botânica de São Paulo, 4 a 8 de novembro, 1996.
- Piña-Rodrigues, F.C.M.; Costa, L.S. & Reis, A Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: Congresso Florestal Brasileiro, 6, Campos do Jordão, SP, Sociedade Brasileira de Silvicultura, 1990. *Anais...*, 3:672-690.
- Piña-Rodrigues, F.C.M. & Mota, C.G. Comparação de crescimento entre procedências de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. In: Congresso Internacional de Madeiras e Compensados, Belém, PA, 1996., *Anais...*p.349-350, 1996.
- Pio Corrêa, M. Dicionários das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Brasília, IBAMA. 6 volumes. 1969-1978.
- Piratelli, A J.; Mendes, F.B.G.; Santos, E.M.G.; Piña-Rodrigues, F.C.M. & Costa L.G.S. Ecologia da polinização de *Jacaratia spinosa* (Aubl.) A D.C. (Caricaceae) em mata residual do sudeste brasileiro. In: seminário: mata de Santa Genebra - Conservação e pesquisa em uma reserva florestal urbana. *Resumos...* Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas SP, p.17, 1992.
- Piratelli, A J. **Ecologia comportamental de beija-flores em duas espécies de *Hippeastrum* Herb. (Amaryllidaceae) na região de Atibaia, Estado de São Paulo,** Universidade Estadual de Campinas, 128p. 1992. (Dissertação de Mestrado).
- Pires-O' Brien, M.J. & O'Brien, C.M. **Ecologia e modelamento de florestas tropicais.** Belém, FCAP, SDI, 1995, 400p.
- Popinigis, F. **Fisiologia da semente.** Brasília, Ministério da agricultura, AGIPLAN, 289p.,1984
- Prance, G.T. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas à inundação. *Acta Amazônica*, 10(3): 495-504, 1980.
- Primack, R.B. Phenological variation within natural populations: flowering in New Zealand montane shrubs. *J. Ecol.*, 68:849-862, 1980.
- Puchet, C.E. & Vásquez-Yanes, C. Heteromorfismo críptico en las semillas recalcitrantes de três espécies arbóreas de la selva tropical húmeda de Veracruz, México. *Phytologia*, 62:100-106, 1987.
- Pyke, G.H. & Waser, N.M. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13(4): 260-270. 1981.
- Pyke, G.H. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*, 350:58-59, 1991.
- Radford, A E.; Dickinson, W.C.; Massey, J.R. & Bell, C.R. **Vascular Plant Systematics.** Haper & Row Publishers, 1974. 891p.
- Ramirez, N. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica*, 25(1):46-60, 1993.
- Ramirez-Castillo, C.A. **Dispersão anemocórica de sementes de paineira (*Chorisia speciosa* St. Hil.) na região de Bauru, Estado de São Paulo.,** ESALQ/USP, Piracicaba, SP. 120p, 1986. (Dissertação de Mestrado).
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Revta. Ecol. Syst.*, 16:179-214, 1985.

- Rathcke, B.J., Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real, L. Pollination Biology. New York, Academic Press, 1983, p. 305-29.
- Reis, A. Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius (Palmae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana de encosta Atlântica em Blumenau - SC. Campinas, 1995. 154p. (Tese de Doutorado, UNICAMP)
- Roberts, E.H. and King, M.W. The characteristics of recalcitrant seeds. In: Chin, H.F. and Roberts, E.H. (ed.). **Recalcitrant Crop Seeds**. Malaysia, Tropical Press SDN, 1-5p. 1980.
- Roberts, E.H. Oxidative processes and the control of seed germination. In: Heydecker, E.H. **Seed Ecology**. London, Butterworth. 189-218p. 1973.
- Roberts, E.H. Loss of seed viability during storage. In: Roberts, E.H. (ed.) **Advances in researchs and technology of seeds**. 9-34, 1983.
- Roche, L.R. Fronsodas tropicales. In: **Metodologia de la conservación de los recursos genéticos forestales**. Fao, Roma, 133p. 1978.
- Rodrigues, M.; Olmos, F. & Galetti, M. Seed dispersal by tapir in Southwest Brazil. *Mammalia* 57(3):460-461, 1993.
- Rodrigues, W.A. A ucuúba de várzea e suas aplicações. *Acta Amazônica*, 2(2):29-47p. 1972.
- Rodrigues, W.A. Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazônica*, X. N. 1. mar. Supl. 127p. 1980.
- Rodrigues, W.A. Botânica sistemática das Myristicaceae do Brasil. *Ciência e Cultura*,. 12-17, 1979.
- Rodrigues, W.A. A new Venezuelan *Virola* (Myristicaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76:1163-1164, 1989.
- Rodriguez-M., J.A. Distribución de la ictiofauna en un sector del Río Puerto Viejo. Report, OTS 80-2:348-53. 1980.
- Rosenthal, G.A., and Jansen D.H. **Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites**. New York, Academic Press, 1979.
- Roubik, D.W. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge, Cambridge University Press, 1989, 514 pages.
- Roubik, D.W. & Aluja, M. Flight Ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *Journ. Kans. Entonol. Soc.*, 56: 217-222, 1983.
- Salisbury, F.B. & Ross, C.W. **Plant Physiology**. Belmont, Wadsworth Publishing Company, 1992. 682p.
- Santos, F.A M. **Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no Estado de São Paulo**. Campinas. 209p. 1991.
- Sazima, M. & Sazima, I. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* st. Hil.(Lythraceae), na serra do cipó, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Biologia*, 27(4). 405-416p. 1974.
- Sazima, I.; Sazima, M (1989): Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e conseqüências para polinização do maracujá (Passifloraceae). *Rev. Bras. Ent.* 33(1): 109-118, 1989.
- Schemske, D.W. The evolutionary significance of extrafloral néctar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Animal Ecology* , 68:959-967p. 1980.
- Schmitt, J. & Wulff, R.D. Light spacial quality, phytochrome and plant competition. *Tree*, 8: 47-51, 1993.
- Seghese, F.; Isshiki, K. & Vitti, A.P. Ecofisiologia da germinação de especies arboreas. *Série tecnica IPEF*, 9-10, 1995.
- Silva, R. Piña-Rodrigues, F.C.M. & Costa, L.G. **Comparação de crescimento de espécies arbóreas da amazônia**. In: Congresso Internacional de Madeiras e Compensados, 2, Belém, PA. p, 1996.
- Sioli, H. The Amazon and its main affluents: hydrography, morfology of the river courses and river types. In: Sioli, H. (ed.). **The Amazon Limnology and landscape ecology of a might tropical river and its basin**. Dorddrecht, Dr. W. Junk Publishers, 127-165p. 1984.
- Slatkin, M. The average number of sites separating DNA sequences drawn from a subdivided population. *Theoret. Popul. Biol.* 32:42-49p. 1987.
- Slatkin, M. Gene flow in natural populations. *Ecol. Syst.* 16, 393-430, 1985.

- Slatkin, M. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, **236**, 787-792, 1987.
- Saltkin, M. Gene flow and genetic drift in species subject to frequent local extinctions. *Theoret. Popul. Biol.* **12**:253-62, 1977.
- Smith, H. Light quality, photoperception and plant strategy. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **33**:481-518, 1982.
- Snow, D.W. **Coevolution of birds and plants**. In: Forey, P.L. (ed). The Evolving biosphere. London, British Museum (NH), 169-178, 1981.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. **Biometria: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica**. Madrid, H. Blumes Ediciones, 1979, 832 p.
- Soulé, M.E. What is conservation biology? *Bio Science* **35**(11): 727-734, 1985.
- Stephenson, A. G. & Bertin, R.I. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: Real, L. (ed.). **Pollination biology**. New York, Academic Press, 109-149p. 1983.
- Stiles, F.G. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*, **10**:194-210, 1978.
- Stiles, G. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **68**:323-351p, 1981.
- SUDAM/IBDF. **Alteração da cobertura florestal primitiva do Estado do Pará**. Superintendência para o Desenvolvimento da Amazônia/Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Belém. 1988.
- Swain, T. Biochemical aspects of plant and animal coevolution. In: Rosenthal, G.A & Jansen, D.H. **Herbivores: their interaction with secondary methabolites**. . New York, Academic Press, 718p. 1979.
- Teixeira, M.F.N. & Cardoso, A. **Várzeas da Amazônia: caracterização e uso na produção agrícola**. Belém, FCAP, Serviço de Documentação e Informação. 1991. 47p.
- Thomson, J.D. and Thomson, B.A Dispersal of *Erythronium grandiflorum* pollen by bumblebees: implications for gene flow and reproductive success. *Evolution*, **43**:657-661p. 1989.
- Turner, I.M. Tree seeding growth and survival in a malaysian rain forest. *Biotropica*, **22**:146-154p., 1990.
- Valio, I.F.M., and Joly, C.A Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glaziovii* Sneathlaga (Moraceae). *Z. Pflanzenphysiol. Bol.*, **915**:371-376, 1979.
- Van der Pijl, L. **Principles of dispersal in higher plants**. Berlin., Springer-Verlag. , 1982. 213p.
- Vásquez-Yanes, C.A. & Orozco-Segovia, A. Ecological significance of light controlled seed germination two contrasting tropical habitats. *Oecologia*, **83**:171-175, 1990a.
- Vásquez-Yanes, C.A. & Orozco-Segovia, A. Seed viability, longevity and dormancy in a tropical rain forest. In: Simpósio Brasileiro sobre Tecnologia de Sementes Florestais, 2, *Anais...*, Atibaia, SP, 175-196, 1989.
- Vásquez-Yanes, C.A. & Orozco-Segovia, A. Seed dormancy in the tropical rain forest. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. Reproductive ecology of tropical forest plants. FAO, *Man and Biosphere Series* **7**:247-260, 1990b.
- Vásquez-Yanez, C.A & Orozco-Segovia, A. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies de arboles pioneros: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus donnel-smithii* y *Piper auritum*. In: Gomez-Pompa, A. & Del-Amo, S. (eds). **Investigación sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, Mexico**. México Ed. Alhambra, **12**:241-254, 1985.
- Vásquez-Yanes, C.A. & Orozco-Segovia, A. Ecophysiology of seed germination in tropical humid forests of the world: a review. In: Medicina. E.; Mooney, H.A. & Vazquez-Yanes, C. A. (eds). **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. The Netherlands, Dr. Junk Publishers, 37-49, 1984.
- Vásquez-Yanes, C. A. Notas sobre la ecofisiología de la germinación de *Cecropia obtusifolia* Bertol. *Turrialba*, **29**:147-149, 1979.

- Viana, V.M. **Ecologia de populações e regeneração de florestas amazônicas: o banco de sementes do solo**. Projeto de Pesquisas. EMBRAPA/Centro de Pesquisas Agropecuária de Trópico Umido/Programa Nacional de Pesquisas Florestais, 1987, 45p. (Separata).
- Vieira, J.D. & Pifia-Rodrigues, F.C.M. **Estudo morfológico de sementes de *Virola surinamensis* (Rol) Warb. Nota prévia**. In: Congresso Florestal Brasileiro, 5, Recife. *Resumos...Recife*, SBS, 1986, 1p.
- Vieira, L.S. & Santos, P.C.T.C **Amazônia: seus solos e outros recursos naturais**. São Paulo, Agronômica CERES, 1988, 464p.
- Vogel, S. **Ecophysiology of zoophilic pollination**. In: Lange, O L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. & ZiEgler, H. (eds.). **Physiological plant Ecology**. Berlin, Springer-Verlag., 559-624,1983.
- Waddington, K.D. Factors influencing pollen flow in bumblebee-pollinated *Delphinium virescens*. *Oikos*, **37**:153-159, 1981.
- Waser, N.M. **Competition for pollinator and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence**. In: Jones, C.E. & Little, R.J. (eds). **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Scientific and Academic Editions, 277-293, 1983.
- Waser, N.M. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia*, **55**:251-257p. 1982.
- Webb, L.J.; Tracey G. & Willians, W.T. Regeneration pattern in the subtropical rain forest. *Journal of ecology*, **60**:675-695, 1972.
- Weiner, J. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, **66** (3): 743-752, 1985.
- Wheelwright, N. T. A seven-year study of individual variation in fruit production in tropical bird-dispersed tree species in the family Lauraceae. In: Estrada, A. and Fleming, T.H. (eds.) **Frugivores and seed dispersal**. The Netherlands, Dr. W. Junk, Publishers, 19-35 1986.
- Wheelwright, N.T. Fruit size, gaps width, and the diets of fruit eating birds. *Ecology*, **66**:808-818, 1985.
- Willson, M.F. & Thompson, J.N. Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when are ogreeno. *Can. J. Bot.*, **60**, 701-713, 1982.

# Anexos



Labrea 1994

10.526 horas a remo



## Anexo 2

### *Fórmulas empregadas na análise de distribuição espacial com os métodos de medidas de distância*

#### **T-quadrado (C)**

No campo foram obtidas as medidas de distância  $x$  e  $y$ . Sendo:

$x$  = distância do indivíduo **P** ao ponto **O**

$y$  = distância do indivíduo **P** ao vizinho mais próximo **Q**.

onde:

$$C = \frac{\sum [x_i^2 / x_i^2 + 1/2 Y^2]}{N}$$

$N$  = número total de pontos de amostragem

sendo:

VALOR DO ÍNDICE	PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO
$C = 1/2$	aleatório (ao acaso)
$C < 1/2$	uniforme
$C > 1/2$	agregado

### Cálculo da significância ( $\tilde{z}$ )

$$\tilde{z} = \frac{C - 0,5}{\sqrt{1/(12N)}}$$

$\tilde{z} = 1,96$  a 5% de probabilidade

### Índice de distância de dispersão (I)

$$I = (N + 1) \frac{\sum (X_i^2)^2}{[\sum (X_i^2)]^2}$$

sendo:

VALOR DO ÍNDICE	PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO
I = 2	aleatório (ao acaso)
I < 2	uniforme
I > 2	agregado

### Cálculo da significância ( $\tilde{z}$ )

$$\tilde{z} = \frac{I - 2}{\sqrt{4(N-1) / (N+2)(N+3)}}$$

## ***Índice de Green***

$$IG = \frac{(s^2 / \bar{x}) - 1}{N - 1}$$

onde:

$s^2$  = desvio padrão da média

$\bar{x}$  = média

N = número de indivíduos