

**EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT E DO
DESMATAMENTO NO SUCESSO REPRODUTIVO DE
UMA PALMEIRA AMAZÔNICA: *Oenocarpus bacaba*
MARTIUS.**

BIBLIOTECA DO INPA

NADJA LEPSCH-CUNHA

Orientador: DR. CLAUDE GASCON

**Tese apresentada ao Curso de Pós-
Graduação em Biologia Tropical e
Recursos Naturais do Convênio
INPA/FUA para a obtenção do título
de Doutor em Biologia, área de
concentração Ecologia.**

Manaus - AM

Fevereiro de 2003

T
584.50/15
L611e

**EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT E DO
DESMATAMENTO NO SUCESSO REPRODUTIVO DE
UMA PALMEIRA AMAZÔNICA: *Oenocarpus bacaba*
MARTIUS.**

BIBLIOTECA DO INPA

NADJA LEPSCH-CUNHA

**Tese apresentada ao Curso de Pós-
Graduação em Biologia Tropical e
Recursos Naturais do Convênio
INPA/FUA para a obtenção do título
de Doutor em Biologia, área de
concentração Ecologia.**

**Manaus - AM
Fevereiro de 2003**

Ao Henrique

AGRADECIMENTOS

Muitos amigos cooperaram com a execução desta tese. Henrique Nascimento foi comigo para o campo ajudar na coleta de dados, auxiliou-me nas análises de dados e no uso do programa SAS. Carlos Henrique Franciscon ajudou-me em hora de extrema necessidade, além de sempre ter sido um amigo companheiro nos momentos difíceis. Jefferson Cruz foi um grande colaborador, contribuindo de maneira indispensável para a realização dessa tese, passando sua experiência pregressa de campo com a bacaba. Muitas das análises aqui apresentadas foram uma adaptação de trabalho anterior dele. E por fim, o Elzivir, novo colega do Ministério da Ciência e Tecnologia, que no final e na maior correria, ajudou-me nas correções. A esses presentes da vida, eu agradeço de todo o coração!

Meu orientador, Dr. Claude Gascon, foi outro presente: ele consegue misturar competência, praticidade, mas tudo isso com muita docilidade. Agradeço sua orientação, sua amizade e sua compreensão.

Léo Marajó, técnico do PDBFF, foi meu braço direito (mas quase perdeu o pé!). Profissional de extrema competência, daqueles que participam do processo, apoiam e incentivam. Suas idéias e opiniões sobre o desenho e coleta de dados no campo fizeram parte integrante desse trabalho. Everaldo, seu filho Roger e o Flexinha trabalharam com extrema disposição na obtenção de dados e experimentação no campo, inclusive fazendo sacrifícios para que eu pudesse terminar em tempo o trabalho de campo. Essas pessoas fazem a vida mais colorida. Obrigada! Agradeço também ao Tio Romeu e ao Sr. Antonio Ribeiro, que apesar de pouco

tempo, ajudaram na coleta de dados e não mediram esforços em carregar sacos imensos de bacaba.

Ari Jorge foi de uma paciência comigo que não deu para acreditar, considerado o seu 'geniozinho'. Apoiou, conseguiu coisas impossíveis, economizou processos e caminhos. Esse tempo de convivência só fez aumentar uma velha amizade. As meninas, Eudalete, Cacá e Roseli eu agradeço todo o empenho em fazer a vida da gente mais fácil e mais rápida, ao bilhetes e as lembranças. Aos colegas do PDBFF e da Pós-Graduação do INPA, um beijo do tamanho do Universo pela amizade, pelas discussões e pelo carinho.

À minha família, pelas visitas a Manaus, por vezes, apoiando e dando muito amor. As minhas mestras, Jeanete Izagui, Cynthia e Ana Clarinda pela orientação espiritual e pelo carinho enorme.

Essa tese foi financiada através de bolsas da CAPES, bolsa sandwiche da CAPES e bolsa de treinamento a profissionais no exterior na área de conservação da WWF- Brasil. Teve apoio financeiro do PDBFF durante 3 anos e meio, Fundação o Boticário e Fundação Botânica Margaret Mee. O Dr. Matthew Hamilton deu apoio financeiro durante um ano e três meses em seu laboratório e pude utilizar a infra-estrutura da Georgetown University em Washington, DC. A todos eles devo extremado agradecimento pelo reconhecimento ao meu trabalho.

ÍNDICE

DEDICATÓRIA.....	iv
AGRADECIMENTOS.....	v
ÍNDICE.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	x
LISTA DE TABELAS.....	xiv
RESUMO.....	xxi
ABSTRACT.....	xxii

INTRODUÇÃO GERAL.....	01
JUSTIFICATIVA.....	05
1. Objetivos.....	09
2. Hipóteses.....	10
3. Organização tese.....	11

CAPÍTULO 1. ASPECTOS TEÓRICOS E EMPÍRICOS DO AUMENTO DA ENDOGAMIA EM POPULAÇÕES NATURAIS

INTRODUÇÃO.....	13
CONSIDERAÇÕES TEÓRICAS.....	18
1. Endogamia.....	17
2. Expurgação.....	22
EXISTE REALMENTE AMEAÇA GENÉTICA?.....	25
1. Revisões e análises multi-espécies recentes.....	29
SÍNTESE DA REVISÃO.....	35

CAPÍTULO 2. PADRÕES DE PRODUÇÃO DE FLORES, FRUTOS E CACHOS EM *Oenocarpus bacaba*: QUAIS OS FATORES QUE LIMITAM A PRODUÇÃO DE SEMENTES EM FLORESTA?

INTRODUÇÃO.....	37
METODOLOGIA.....	40

RESULTADOS.....	45
1. Produção de cachos.....	45
2. Produção de flores, frutos e sementes	52
DISCUSSÃO.....	66
1. Comparação das variáveis analisadas com trabalhos anteriores.....	66
2. Limitações à produção de cachos	66
3. Limitações à produção de flores, frutos e sementes.....	67
CONCLUSÃO.....	71

CAPÍTULO 3. EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT NA FENOLOGIA

REPRODUTIVA E NO SUCESSO REPRODUTIVO DE *Oenocarpus bacaba*

INTRODUÇÃO.....	75
METODOLOGIA.....	80
1. Área de estudo.....	80
2. A Espécie	81
3. Desenho experimental geral	85
4. Fenologia reprodutiva	87
5. Variações morfométricas e intensidade de luz recebida.....	88
6. Sucesso Reprodutivo	89
6.1. Produção de cachos.....	89
6.2. Produção e produtividade de flores e frutos.....	90
6.3. Viabilidade e germinação de sementes	93
7. Análise Estatística	94
RESULTADOS	96
1. Fenologia	96
2. Amostragem e densidade de árvores reprodutivas.....	99
3. Variações Morf. e intensidade de luz recebida.....	102
4. Sucesso Reprodutivo.....	114
4.1. Produção de cachos.....	114
4.2. Tamanho e número de ráquulas.....	126
4.3. Flores.....	130
4.4. Frutos	135
4.5. Produtividade de frutos e de sementes (fruit/seed set)	148

4.6. Tipos de sementes inviáveis	155
5. Peso e germinação de sementes	163
DISCUSSÃO	167
1. Fenologia	164
2. Densidade e tamanho das árvores.....	167
3. Produção de cachos.....	171
4. Ráquias e flores.....	177
5. Produção de frutos.....	178
6. Respostas de outras espécies à fragmentação e isolamento de..... árvores	179
7. Produtividade de frutos	190
8. Tipos de inviabilidade de sementes	196
CONCLUSÃO	206
CONCLUSÃO GERAL	209
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	215

LISTAS DE FIGURAS

CAPÍTULO 2.

Figura 1. Número médio de cachos (\pm dp) de *O. bacaba* de junho à outubro de 1999 nas reservas do PDBFF. Total = somatório de todos os tipos de cachos; Novo = cachos totais diminuídos dos velhos.....45

CAPÍTULO 3.

Figura 1. Reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestal na Amazônia Central, Manaus - AM. Toda reserva está representada por um conjunto de quatro algarismos: o primeiro algarismo refere-se ao sítio (Dimona, Porto Alegre, Cabo Frio, Km41, Colosso), o segundo ao tamanho da reserva (1 = 1 ha, 2 = 10 ha, e 3 = 100 ha, 4 = 1.000 ha, 5 = 10.000), e os dois últimos à réplica de cada tamanho de reserva.....82

Figura 2. Desenho experimental de campo nas reservas do PDBFF mostrando os sítios e réplicas de habitats estudados. Nas parcelas de 10 ha da floresta contínua, nas linhas de 100 x 1000 m de floresta contínua com borda e nos fragmentos de 1 e 10 ha, todos os indivíduos adultos foram observados (censo). Nos pastos, foi feito censo em parcelas de 10 ha e outras árvores dispersas ao redor de área experimental também foram observadas. Nas capoeiras, foi feita amostragem de árvores.....86

Figura 3. Número de frutos coletados no primeiro e segundo cacho de uma mesma árvore consecutivamente.....92

Figura 4. Coeficiente de variação do número de flores por cacho utilizando-se a contagem de flores em 10, 20 e 30 ráquias de *O. bacaba* em Mata Contínua e em Pasto.....92

Figura 5. Médias e desvios-padrão do peso de sementes de *O. bacaba* utilizando a pesagem 10, 20 e 30 sementes por cacho/árvore. Dados de J. Cruz.....94

Figura 6. Número de árvores e cachos observados por mês de *Oenocarpus bacaba* nas reservas do PDBFF (1999 - 2000).....97

Figura 7. Porcentagem de inflorescências imaturas e maduras de *O. bacaba* observadas por mês nas reservas do PDBFF durante 1999.....97

Figura 8. Porcentagem de cachos com frutos imaturos e maduros de *O. bacaba* observados por mês nas reservas do PDBFF durante 1999.....98

Figura 9. Porcentagem de cachos por árvores observada nas diferentes fenofases nos meses de maio a dezembro de 1999 nas reservas do PDBFF.....98

Figura 10. (a) Altura em m e (b) DAP em cm das árvores de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats do PDBFF. MC = mata contínua. Capo = capoeira.....	103
Figura 11. Medianas e quartis 1° e 3° de (a, c) altura (m) e (b, d) DAP (cm) de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats dentro de sítios (a, b) e nos diferentes habitats (c, d) das reservas do PDBFF.....	105
Figura 12. Distribuição de pontos de altura (m) X DAP (cm) de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF.....	109
Figura 13. Medianas e quartis de marcas reprodutivas (a, c) e luminosidade na copa (b, d) de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> . nos diferentes habitats dentro de sítios (a, b) e nos diferentes habitats (c, d) das reservas do PDBFF.....	111
Figura 14. Tendências lineares entre marcas reprodutivas no caule e a altura (a) e o DAP (b) de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> . nos diferentes habitats das reservas do PDBFF.....	112
Figura 15. Porcentagens de árvores de <i>O. bacaba</i> que reproduziram (%ArvReprod), abortaram cachos (%ArvAbort/ArvReprod) e apresentaram cachos velhos no caule (%ArvVel/Rep) por árvore reprodutiva nos diferentes habitats das reservas do PDBFF.....	115
Figura 16. Número de cachos totais, cachos saudáveis (bons) e abortivos por árvore reprodutiva de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. Postos de Wilcoxon, Teste de Wilcoxon-Kruskal Wallis, $P < 0.05$ para cachos totais. Letras iguais indicam que não houve diferenças significativas entre os habitats.....	115
Figura 17. (a) Média de cachos saudáveis/cachos novos e seus desvios padrão por habitat, (b) média de cachos saudáveis/cachos novos e seus desvios padrão por sítio dentro de habitats, (c) medianas e quartis de cachos saudáveis/cachos novos por habitat de árvores de <i>Oenocarpus bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	120
Figura 18. Número de cachos abortivos por cachos saudáveis produzidos por árvores de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats (a) e sítios por habitat (b) nas reservas do PDBFF.....	122
Figura 19. Número (a, c) e comprimento (b, c, d) de ráquias das árvores de <i>O. bacaba</i> (a, b), sítios dentro de habitat (c) e habitats (d) nas reservas do PDBFF. Testes de soma de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$. Letras iguais indicam que não houve diferenças significativas entre os habitats.....	128
Figura 20. Número de ráquias X número de flores femininas por cacho coletado de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF.....	129
Figura 21. Número médio de flores femininas/cacho e flores masculinas/cacho para árvores (a, b) e para habitats dentro de sítios (c) de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF. Razão flores femininas/masculinas para habitats dentro de sítios (d) e medianas do número de flores femininas e masculinas por cacho nos diferentes habitats (e, f). Valores = X 1000.....	132

Figura 22. No. médio de flores femininas e masculinas e a razão fem/mas de cachos de <i>O. bacaba</i> . Teste de médias de Tukey, $P < 0.05$. Letras iguais indicam que não houve diferenças significativas entre os habitats.....	133
Figura 23: Número de frutos e de sementes viáveis e inviáveis de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. Teste de médias Tukey para frutos totais e de postos Kruskal-Wallis para viabilidade ($P < 0.05$). Letras iguais indicam que não houve diferenças significativas entre os habitats.....	137
Figura 24. Número de frutos por cacho (b) e suas medidas de tendência central para habitats (a) e para habitats dentro de sítios (c, d) de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	140
Figura 25. Número de sementes viáveis por cacho (b) e suas medidas de tendência central para habitats (a) e para habitats dentro de sítios (c, d) de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	141
Figura 26. Número de sementes inviáveis por cacho (b) e suas medidas de tendência central para habitats (a) e para habitats dentro de sítios (c, d) de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	142
Figura 27. Representatividade da viabilidade de sementes na borda e no interior de fragmentos de 10-ha e 100-ha sem (a) e com (b) valores extremos de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	146
Figura 28. Porcentagens de sementes inviáveis e viáveis de <i>O. bacaba</i> e suas medidas de tendência central nos diferentes habitats das reservas do PDBFF.....	147
Figura 29. Distribuição de pontos (a) e medidas de tendência central para produtividade de sementes viáveis/flor feminina nos diferentes habitats do PDBFF (b) e sítios dentro de habitats (c, d). Teste de Kruskal-Wallis com postos de Wilcoxon dois a dois ($P < 0.05$) (b).....	152
Figura 30. Distribuição de pontos de sementes viáveis/inviáveis por cacho (a) e viáveis/flores masculinas por cacho (b), e medianas (c) e médias (d) para no sementes viáveis/inviáveis sem 'outliers' (=11346, 2193, 1925, 99.3, 98, 94.3, 88.4) nos diferentes habitats do PDBFF. Teste de postos de Wilcoxon-Kruskal-Wallis. Medianas (e) e médias (f) de sementes viáveis/inviáveis nos diferentes sítios dentro de habitat nas reservas do PDBFF.....	154
Figura 31. Medianas (a) e médias (b, c) para os diferentes tipos de inviabilidade de sementes com valores extremos (a, b) e sem valores extremos (c) e suas respectivas porcentagens (d) para cachos de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats do PDBFF	157
Figura 32. Comparações entre médias (a, c, e) e medianas (b, d, f) para os tipos de inviabilidade de sementes de <i>O. bacaba</i> - (a, b) abortivas, (c, d) vazias, (e, f) predadas, nos diferentes sítios dentro de habitats do PDBFF.....	158
Figura 33. Medianas e quartis 1° e 3° para os tipos de inviabilidade de sementes de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats do PDBFF: (a) sementes abortivas; (b) sementes vazias; (c) sementes predadas.....	161

Figura 34. Porcentagem de sementes vazias (a) e abortivas (b) em cachos de *O. bacaba*. nos diferentes sítios dentro de habitats nas reservas do PDBFF.....163

Figura 35. Peso das sementes (g) de *Oenocarpus bacaba* nos diferentes habitats (a) e nos diferentes sítios dentro de habitats nas reservas do PDBFF.....163

Figura 36. Porcentagem de germinação de sementes de *Oenocarpus bacaba* nos diferentes habitats (a) e nos diferentes sítios dentro de habitats nas reservas do PDBFF.....164

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2.

Tabela 1. Produção de cachos de *O. bacaba* em mata contínua, entre junho e outubro de 1999, nas reservas do PDBFF. Número total de árvores = 60.....46

Tabela 2. Produção de cachos de *O. bacaba* em mata contínua em outubro no ano de 1999, nas reservas do PDBFF. Número total de árvores = 116.....47

Tabela 3. Produção média de cachos por árvore, medidas de tamanho, incidência luminosa e marcas reprodutivas antigas no caule de árvores adultas de *O. bacaba* em mata contínua em outubro no ano de 1999, nas reservas do PDBFF. Número total de árvores = 116.....47

Tabela 4. Matrix de correlação entre as variáveis dependentes e independentes a serem utilizadas no modelo multivariado analisadas para *O. bacaba*. Valores de $p < 0.05 = *$, $< 0.01 = **$, $< 0.001 = ***$, $< 0.0001 = ****$ 48

Tabela 5. Regressões lineares simples para produção de cachos atuais (totais) com relação a recursos (alt, dap, luz) e reproduções no tempo (marca), e de reproduções no tempo (marcas reprodutivas) com relação a recursos. Na última coluna estão indicados o modelo e a causa de não ajuste às pressuposições do modelo linear. RQ = raiz quadrada; Marcas = marcas reprodutivas; Luz = Luminosidade recebida pela copa; R^2 = coeficiente de determinação.....49

Tabela 6. Modelos de regressões múltiplas para número de cachos totais com relação a recursos (altura, luz, dap) e a reproduções no tempo (marcas reprodutivas). Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward', coeficiente de determinação mínimo (R^2) e ajustado (R^2 ajustado). RQ = raiz quadrada; Marcas = marcas reprodutivas; Luz = Luminosidade recebida pela copa.....51

Tabela 7. Modelos de regressões múltiplas para número de marcas reprodutivas com relação a recursos (altura, luz, dap). Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward' e coeficiente de determinação mínimo (R^2) seguido da significância da probabilidade (Prob, $< 0.0001 = ****$). Luz = Luminosidade recebida pela copa.....51

Tabela 8. Médias das variáveis analisadas para a produção e produtividade ('fruitset') de flores, frutos e sementes. Valores dos "outliers" (total de 3 cachos) não incluídos para 1) flor feminina: 8036, 40683, 60411; 2) fruto: 10100; 3) fruto viável: 9797; 'Fruitset' total = frutos totais/flores femininas; 'Fruitset' viável = sementes viáveis/flores femininas; 'Fruitset' inviável = sementes inviáveis/flor feminina.....53

Tabela 9. Teste de normalidade (Ho Shapiro Wilk (SW) = normal), outliers retirados das análises e transformações de dados necessárias para aproximação à normalidade. RQ = raiz quadrada.....54

Tabela 10. Coeficientes de correlação de postos Spearman (r) para as variáveis independentes das árvores amostradas quanto ao número de flores, frutos e viabilidade de sementes; Prob $> r$ sob $H_0=0$; N° total de árvores = 33.....55

Tabela 11. Modelos de regressões múltiplas para número de flores femininas com relação a recursos (altura, luz, dap), reproduções atuais (cachos totais) e no tempo (marcas reprodutivas). Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward', coeficiente de determinação mínimo (R^2) e ajustado (R^2 ajustado). RQ(marcas) = raiz quadrada de marcas reprodutivas; Luz = Luminosidade recebida pela copa.....56

Tabela 12. Regressões lineares simples para flor feminina com relação a recursos (alt, dap, luz) e reproduções atuais (Cacho Total) e no tempo (marca). Dois 'outliers' retirados. Na última coluna estão indicados o modelo e a causa de não ajuste às pressuposições do modelo linear. RQ(marca) = raiz quadrada de marcas reprodutivas; Luz = Luminosidade recebida pela copa; R^2 = coeficiente de determinação.....57

Tabela 13. Modelos linear múltiplo e simples para flores masculinas com relação a recursos (altura, luz, dap), reproduções atuais (cachos totais) e no tempo (marcas reprodutivas). Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward', coeficiente de determinação mínimo (R^2) e ajustado (R^2 ajustado). RQ(marcas) = raiz quadrada de marcas reprodutivas; Luz = Luminosidade recebida pela copa.....58

Tabela 14. Modelos linear múltiplo e simples para sementes inviáveis com relação a recursos (altura, luz, dap), reproduções atuais (cachos totais), no tempo (marcas) e n° de flores femininas. Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward', coeficiente de determinação mínimo (R^2) e ajustado (R^2 ajustado). RQ(marcas) = raiz quadrada de marcas reprodutivas; Luz = Luminosidade recebida pela copa.....60

Tabela 15. Modelos linear múltiplo e simples para porcentagem de sementes viáveis com relação a recursos (altura, luz, dap), reproduções atuais (cachos totais), no tempo (marcas) e n° de flores femininas. Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward', coeficiente de determinação mínimo (R^2) e ajustado (R^2 ajustado). RQ(marcas) = raiz quadrada de marcas reprodutivas; Luz = Luminosidade recebida pela copa.....61

Tabela 16. Modelos linear múltiplo para peso de sementes com relação a recursos (dap), reproduções atuais (cachos totais) e 'fruitset' de sementes inviáveis. Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward', coeficiente de determinação mínimo (R^2) e ajustado (R^2 ajustado). Modelo linear simples para diversas variáveis. Luz = Luminosidade recebida pela copa; RQ(marcas) = raiz quadrada de marcas reprodutivas; Fruitsetot = frutos totais/flor feminina; Fruitsetvia = sementes viáveis/flores femininas; Fruitsetinvi = sementes inviáveis/flores femininas.....64

Tabela 17. Modelos linear múltiplo para porcentagem de germinação de sementes com relação a recursos (alt, dap, luz), reproduções no tempo (RQmarca), atuais (cachos totais), flores femininas e n° de frutos. Os valores referentes às variáveis independentes correspondem às probabilidades dos testes parciais F. Método de eliminação 'backward'. Modelo linear simples para diversas variáveis. (R ²) = coeficiente de determinação; Luz = Luminosidade recebida pela copa; RQ(marcas) = raiz quadrada de marcas reprodutivas.....	65
Tabela 18. Comparações da variáveis altura, dap e produção de cachos deste estudo com outros estudos para adultos de <i>O. bacaba</i>	66
Tabela 19. Coeficientes de correlações de Spearman, probabilidade e no. de cachos analisados.....	73
Tabela 20. Coeficientes de correlação de Spearman (r), probabilidade e número de cachos analisados. Fruitsetot = frutos totais/flor feminina; Fruitsetvia = sementes viáveis/flores femininas; Fruitsetinvi = sementes inviáveis/flores femininas.....	74

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Número de árvores, cachos e cachos por árvores de <i>Oenocarpus bacaba</i> observado por mês nas reservas do PDBFF (1999-2000).....	96
Tabela 2. Número de cachos por árvores observado por mês em diferentes fenofases de <i>Oenocarpus bacaba</i> nas reservas do PDBFF durante 1999.....	99
Tabela 3. Número de árvores observadas, cachos coletados (=árvores amostradas) e densidade de árvores de <i>O. bacaba</i> nos habitats e sítios amostrados nas reservas do PDBFF durante 1999-2000. A parcela (par) de mata contínua do Cabo Frio foi considerada como representante do sítio Porto Alegre, e a do Florestal, representante do Colosso. * somente cachos ensacados. B = borda, I = interior. A área considerada para os cálculos de densidade inclui a borda florestal dos fragmentos e está indicada.....	101
Tabela 4. Medidas de tendência central das características morfológicas e da luminosidade recebida pelas copas de árvores de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF. DP = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 = quartil 1°, Q3 = quartil 3°. Altura em m, DAP em cm. Luminosidade em categorias de 1 a 5 (ver metodologia). Marcas = marcas reprodutivas no caule.....	103
Tabela 5. Medidas de tendência central de altura (m) e DAP (cm) de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. N = número de árvores, DP = desvio padrão, CV = coeficiente de variação.....	104
Tabela 6. Altura (m) das árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda = B) e após 50m da borda florestal (Interior = I) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF. ANOVA/Teste de médias de Tukey (B X I).....	107
Tabela 7. DAP (cm) das árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda = B) e após 50m da borda florestal (Interior = I) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF. ANOVA/Teste de médias de Tukey (B X I).....	107

Tabela 8. Correlações de Spearman (r) entre Altura X DAP de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF.....	108
Tabela 9. Medidas de tendência central de marcas reprodutivas no caule e luminosidade recebida pela copas (1. sombra; 2. até 30% de luz; 3. 30 - 50% e luz difusa; 4. 50 - 70% e sob emergente; 5. > 70%) de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. N = número de árvores, DP = desvio padrão, CV = coeficiente de variação.....	110
Tabela 10. Correlações de Spearman (r) para altura X marcas reprodutivas de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. N = número de árvores.....	113
Tabela 11. Correlações de Spearman (r) entre DAP X LUZ de árvores adultas de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. N = número de árvores.....	113
Tabela 12. Número e porcentagens de árvores adultas observadas, reprodutivas e cachos em diferentes fenofases produzidos por árvore/habitat entre junho e outubro de 1999 nas reservas do PDBFF.....	116
Tabela 13. Medidas de tendência central de cachos totais por habitat e por árvores observadas (obs) e reprodutivas (Rep) de <i>O. bacabanas</i> reservas do PDBFF. Q1 e Q3= quartis 25% e 75%.....	117
Tabela 14. Medidas de tendência central de cachos saudáveis (Saud) por habitat e por árvores observadas (ArvObs) e reprodutivas (Reprod) de <i>O. bacabanas</i> reservas do PDBFF. Q1 e Q3= quartis 25% e 75%.....	117
Tabela 15. Medidas de tendência central para a razão cachos abortivos/cachos saudáveis, cachos saudáveis/cachos totais por habitat de árvores de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF. CV = Coeficiente de variação. Q1 e Q3= quartis 25% e 75%.....	120
Tabela 16. Medidas de tendência central de cachos abortivos por habitat e por árvores reprodutivas e abortivas de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF. CV = coeficiente de variação; Q1 e Q3= quartis 1° e 3°.....	121
Tabela 17. Medidas de tendência central de cachos velhos no caule por habitat e por árvores reprodutivas de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF. CV = coeficiente de variação; Q1 e Q3= quartis 1° e 3°.....	121
Tabela 18. Correlações entre tipos de cachos e variáveis morfológicas e ambientais das plantas-mães de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	124
Tabela 19. Medidas de tendência central do número de cachos totais das árvores reprodutivas de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda = B) e após 50 m da borda florestal (Interior = I) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF.....	125
Tabela 20. Medidas de tendência central do número de cachos saudáveis das árvores reprodutivas de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda = B) e após 50 m da borda florestal (Interior = I) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF. ANOVA/Teste de médias de Tukey (B X I).....	126

Tabela 21. Medidas de tendência central para número de cachos abortivos das árvores reprodutivas de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (BORDA) e após 50m da borda florestal (INTERIOR).....	126
Tabela 22. Comprimento e número de ráquias de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. CV = coeficiente de variação; dp = desvio padrão.....	127
Tabela 23. Coeficientes de Spearman (r) para correlações entre tamanho (cm) e número de ráquila com flores femininas (fem) e masculinas (masc) de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	129
Tabela 24. ANOVA para log do número de flores femininas de <i>O. bacaba</i> nas reservas do PDBFF.....	130
Tabela 25: Medidas de tendência central do número de flores femininas por cacho de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. Dp = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis 1° e 3°.....	131
Tabela 26. Medidas de tendência central do número de flores masculinas por cacho de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. Dp = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis 1° e 3°.....	131
Tabela 27. ANOVA para log no. de flores masculinas de <i>O. bacaba</i> . nas reservas do PDBFF.....	133
Tabela 28. ANOVA para log no. de flores totais de <i>O. bacaba</i> . nas reservas do PDBFF.....	133
Tabela 29. Medidas de tendência central para número (X 1000) de flores femininas/cacho por árvore reprodutiva de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda = B) e após 50m da borda florestal (Interior = I) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF. Teste de postos de Wilcoxon, Kruskal-Wallis $P < 0.05$	134
Tabela 30. ANOVA entre habitats para log do no. de frutos de <i>O. bacaba</i> . nas reservas do PDBFF.....	137
Tabela 31. Medidas de tendência central do número de frutos totais por cacho de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. DV = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis 1° e 3°.....	138
Tabela 32. Medidas de tendência central do número de sementes viáveis por cacho de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. DV = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis 1° e 3°.....	138
Tabela 33. Medidas de tendência central do número de frutos inviáveis por cacho de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. DV = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis 1° e 3°.....	139
Tabela 34. Medidas de tendência central da porcentagem de frutos viáveis por cacho de <i>O. bacaba</i> nos diferentes habitats das reservas do PDBFF. DV = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis 1° e 3°.....	139

Tabela 35. Diferenças na produção de frutos totais, viáveis e inviáveis entre bordas (< 50 m) e interior (> 50m) nos fragmentos florestais de 10-ha e 100-ha. Com 'outliers'. Teste Qui-quadrado. Dp = desvio padrão.....	143
Tabela 36. Medidas de tendência central para no. de frutos viáveis das árvores reprodutivas de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda) e após 50m da borda florestal (Interior) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF. Com outliers. Teste Qui-quadrado.....	144
Tabela 37. Medidas de tendência central para número de frutos inviáveis das árvores reprodutivas de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda) e após 50m da borda florestal (Interior) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF. Com outliers. Teste Qui-quadrado.....	145
Tabela 38. Medidas de tendência central para a porcentagem de sementes viáveis de <i>O. bacaba</i> nos primeiros 50 m (Borda) e após 50m da borda florestal (Interior) nos fragmentos de 10 e 100 ha das reservas do PDBFF. CV = Coeficiente de variação. Teste de postos de Wilcoxon, $P < 0.05$	148
Tabela 39. ANOVA não paramétrica de Kruskal-Wallis para efeito de sítio (Habitat (sítio)) com somas de postos de Wilcoxon, $P < 0.05$, para estimativas de produtividade de frutos/sementes viáveis para MC (N=29), Frag. 100-ha (N=10), Frag. 10-ha (N=39), Frag. 1-ha (N=16), capoeira (N=9) e pasto (N=11). Com 'outliers'. N = número de cachos.....	149
Tabela 40. Medidas de tendência central da produtividade de sementes (viáveis/flor feminina) para <i>Oenocarpus bacaba</i> nos diferentes habitats do PDBFF. Testes Kruskal-Wallis de soma de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$. DP = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis primeiro e terceiro. Com 'outliers'.....	150
Tabela 41. Medidas de tendência central da produtividade de sementes (viáveis/flor masculina) para <i>Oenocarpus bacaba</i> nos diferentes habitats do PDBFF. Testes Kruskal-Wallis de soma de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$. DP = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis primeiro e terceiro. Com 'outliers'.....	150
Tabela 42. Medidas de tendência central da produtividade de frutos (frutos totais/flores totais) para <i>Oenocarpus bacaba</i> nos diferentes habitats do PDBFF. Testes Kruskal-Wallis de soma de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$. DP = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis primeiro e terceiro. Com 'outliers'.....	151
Tabela 43. Medidas de tendência central da razão entre viabilidade/inviabilidade de sementes para <i>Oenocarpus bacaba</i> nos diferentes habitats do PDBFF. Testes Kruskal-Wallis de soma de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$. DP = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, Q1 e Q3 = quartis primeiro e terceiro. Sem 'outliers'.....	151
Tabela 44. ANOVA não paramétrica de Kruskal-Wallis para efeito de sítio (Habitat (sítio)) com somas de postos de Wilcoxon, $P < 0.05$, para estimativas dos tipos de inviabilidade de semente. Sem valores extremos.....	156

Tabela 45. Medidas de tendência central para sementes abortivas nos diferentes habitats do PDBFF. Sem valores extremos nos fragmentos de 10-ha: 5294, 1777, 1527. Testes de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$	159
Tabela 46. Medidas de tendência central para sementes vazias nos diferentes habitats do PDBFF. Sem valores extremos nos fragmentos - 1-ha: 3916 e 10-ha: 5461. Testes de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$	159
Tabela 47. Medidas de tendência central para sementes predadas nos diferentes habitats do PDBFF. Sem valores extremos para MC: 2343 e 1-ha: 2597. Testes de postos de Wilcoxon dois a dois, $P < 0.05$	159
Tabela 48. Porcentagem dos tipos de inviabilidade de sementes nos diferentes habitat do PDBFF para <i>O. bacaba</i> . DP = desvio padrão. Testes postos de Wilcoxon- Kruskal Wallis, $P > 0.05$	162

RESUMO

Muito pouco é conhecido sobre os efeitos da fragmentação na produção de flores, frutos, plântulas e no sucesso reprodutivo de árvores tropicais, apesar da importância desse conhecimento na conservação e manejo da biodiversidade. As predições quanto aos efeitos negativos da fragmentação do habitat no sucesso reprodutivo de plantas é resultante da expectativa de ocorrência de alteração no sistema de cruzamento e de reduções na diversidade polínica, modificando a produtividade de sementes. Alternativamente, também é esperada a ruptura das adaptações específicas ao habitat, resultando em plântulas com aptidão reduzida após dispersão em habitats perturbados. O objetivo deste doutorado foi determinar se a fragmentação do habitat e o desmatamento agem sobre a fenologia e o sucesso reprodutivo de *Oenocarpus bacaba* Mart., uma palmeira arbórea da Amazônia. Para isso, foram feitas quantificações da produção de cachos, flores, frutos, produtividade, viabilidade e germinação de sementes em árvores localizadas em fragmentos de 100, 10 e 1-ha, capoeiras, pastos e áreas controle de mata contínua. O trabalho de campo foi desenvolvido nas reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), 80 km de Manaus, AM. *O. bacaba* mudou o seu comportamento reprodutivo nos fragmentos e nos habitats que sofreram desmatamento. Árvores em pastos, capoeiras e bordas de fragmentos florestais reproduziram mais cedo, mais freqüentemente, e em maior quantidade que os outros habitats. Entretanto, esses mesmos locais produziram mais cachos abortivos e mais sementes inviáveis. Árvores de pastos produziram a menor quantidade de frutos e de sementes viáveis e também apresentaram o maior esforço reprodutivo e o menor sucesso em termos de viabilidade de sementes e produtividade de sementes (flores femininas/ semente viável, sementes viáveis/inviáveis). Mata contínua, fragmentos de 100-ha e 10-ha apresentaram o maior sucesso reprodutivo. As causas de inviabilidade de sementes e a correlação positiva com o número de cachos produzidos sugerem fortemente que espécie seja parcialmente auto-incompatível. Em fragmentos e capoeira, a fertilização por pólen mais aparentado é sugerida como explicação para o aumento de frutos com endosperma normal, mas sem embrião. Em pastos, a diminuição da carga polínica, presença de auto-pólen (geitonogamia), pólen exótico ou velho nos estigmas são sugeridos para explicar a presença de sementes vazias com testa anômala. Nos fragmentos maiores seria o parentesco maior de pólen, e não a falha nas polinizações, que estariam promovendo a maior quantidade de sementes abortadas.

ABSTRACT

Very little is known about the fragmentation effects on flower, fruit and seedling production and on reproductive success of tropical trees, besides the importance of this knowledge on the biodiversity conservation and management. The predictions that attempts to explain the negative fragmentation effects on plant reproductive success is that mating system alteration and reductions in pollen pool diversity modify seed set. Alternatively, is also expected the disruption of habitat-specific adaptation, resulting in seedlings with reduced fitness after dispersal into disturbed habitats. The objective of this thesis was to determine whether the habitat fragmentation and deforestation act on the reproductive phenology and reproductive success of the *Oenocarpus bacaba* Mart., an arboreal palm in Amazonia. For this, production of bunches, fruits, flowers, seed-set, viability and germination of seeds were quantified and measured in fragments of 100, 10 and 1-ha, second growth forests, pastures and control continuous forests. The field data were collected at the reserves of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDBFF), 80 km away from Manaus, Amazon, Brazil. *O. bacaba* has changed its reproductive behavior in disturbed habitat of BDBFF reserves. Trees in pasture and in second growth forest started to reproduce earlier, more frequently, and also produced larger amounts of both female and male flowers compared to fragments and continuous forests. However, those habitats produced more abortive bunches and unviable fruits. Pasture produced the smaller number of fruits and viable fruits per tree, and also showed the greatest reproductive effort and smaller success in terms of seed viability and seed set (female flower/viable fruit). Continuous forest, 100-ha and 10-ha fragments showed the greatest reproductive success. The cause of seed inviability and the positive correlation with number of bunches produced suggest strongly that the species is partially self-incompatible. In fragments and in second growth forest, the fertilization by inbred pollen is suggested as the explanation for the increased number of fruits with endosperm normal and without embryo. In pastures, the decreasing of pollen load, the presence of self-pollen (geitonogamy), old or exotic pollen on the stigmas are suggested to explain the presence of seedless fruits with abnormal seed coat. In the larger fragments, the closer pollen relationship, and not the lack of pollination, could be promoting the greatest proportion of aborted embryos.

INTRODUÇÃO GERAL

A depredação ambiental crescente trouxe uma nova reflexão sobre as funções ecológica e econômica das florestas mundiais. São vistas atualmente como fornecedoras de madeira e de muitos produtos não-madeireiros, como habitat para a maior parte da biodiversidade do mundo, e também como reguladoras do ambiente local, regional e global (Higuchi, 2001; Pearce et al., 2001). O uso da floresta pode significar tanto a causa parcial de desmatamento, como um recurso potencial de conservação se manejada responsavelmente (Nepstad et al., 2001). Portanto, é premente e essencial saber como e se as florestas do mundo poderão ser exploradas de forma mais sensata.

A busca por soluções sustentáveis no uso da floresta, em resposta às altas taxas de desflorestamento, tem focado sobre várias formas de manejo da floresta natural. A maneira de uso mais aceita ultimamente e aplicada nos projetos do governo brasileiro é o Manejo Florestal Sustentável (MFS), que envolve o corte de árvores permitindo a regeneração natural da floresta antes do próximo ciclo de corte. Em outras palavras, o MFS implica na força regenerativa inerente da floresta e na sustentabilidade, em oposição à intervenção silvicultural extensiva. O MFS pressupõe: 1) compatibilidade com a manutenção da biodiversidade, 2) viabilidade econômica, e 3) longo prazo na produção de madeira (Bawa & Seidler, 1998).

O conceito de sustentabilidade implica na manutenção da biodiversidade para as gerações seguintes. Ecologicamente, a

sustentabilidade das florestas tropicais exploradas, ou de uma paisagem organizada em fragmentos florestais, dependerá dos processos de sucessão, regeneração e adaptação das espécies às novas condições que sucedem à fragmentação, ao corte, à extração e à exploração. Economicamente, a sustentabilidade implica no fornecimento de produtos em patamares viáveis comercialmente. Muitos acham que esses dois conteúdos, sustentabilidade e economicidade, são conflitantes ou excludentes, recomendando proteção total (Bowles et al., 1998; Bruner et al., 2000; Vanclay, 2001). Outros defendem que proteção completa tem uma chance limitada de ser bem sucedida em face aos altos custos de proteção, à pressão ao uso da floresta para lucro e ao crescimento populacional humano (Pearce et al., 2001).

A viabilidade e a motivação ao manejo sustentável em florestas tropicais só poderá existir se os retornos excederem aqueles do uso alternativo da terra e dos custos do manejo (Pearce et al., 2001). Esses fatores se intensificam conforme os valores acoplados da floresta e seus serviços aumentam no tempo (i.e. valores do carbono e da biodiversidade). Segundo as análises dos mesmos autores, em cujos modelos foram incluídas variáveis ecológicas, econômicas e político-sociais, quanto mais pobre a nação, menor a probabilidade de florestas sustentáveis emergirem como uma opção viável ao uso da terra. Na prática, constata-se que as florestas continuarão inevitavelmente a ser cortadas em grandes escalas, e que o MFS poderá contribuir alternativamente para a conservação da biodiversidade de algumas florestas tropicais (Uhl et al., 1997).

No Brasil, essa discussão vem ocorrendo desde a Eco-92 e, como consequência, governo e instituições científicas criaram programas específicos que têm contribuído para a geração de conhecimentos e implementação de um modelo sustentável de florestas (i.e. PPG7¹, BIONTE², Jacaranda³, DENDROGENE⁴). Estudos populacionais sobre genética e ecologia reprodutiva são hoje priorizados nesses programas com o objetivo de se incorporarem nas atividades de planejamento e de extração dos produtos em questão. A sustentabilidade dos processos reprodutivos e a conservação da variabilidade genética são consideradas essenciais nesse sistema de florestas de produção. Baseado nessa concepção, o desenvolvimento de *estratégias de intervenção e de manejo*, que integrem eficiência ecológica e econômica, e o *desenvolvimento de critérios e indicadores* adequados ao uso sustentável da floresta são dois dos pontos fundamentais. Adicionalmente, é de extrema importância a busca por uma melhor compreensão do funcionamento dos ecossistemas manejados e aumento da oferta de técnicas de manejo compatíveis com a realidade regional amazônica, de forma a trazer subsídios à formulação de políticas públicas capazes de disseminar técnicas de manejo apropriadas ao desenvolvimento sustentável e a conservação da biodiversidade (www.mct.gov.br/prog/ppg7).

As diferentes formas de exploração da floresta, seja através do MFS, do extrativismo, entre outras, ocorrem numa paisagem que se já não fragmentada, tenderá, num futuro próximo, a estar fragmentada. Neste

¹ Programa Piloto para a Proteção de Florestas Tropicais do Brasil

² Biomassa e Nutrientes Florestais

³ Jacaranda - Pesquisa Florestal na Amazônia

sentido, o estudo das respostas reprodutivas das plantas à fragmentação florestal traz subsídios tanto para as estratégias de manejo sustentado na exploração quanto na conservação de florestas. Fragmentos florestais de diferentes tamanhos, capoeiras (florestas secundárias) e pastos são excelentes áreas para este tipo de estudo, já que as condições de estresse se modificam num gradiente de condições microclimáticas e populacional-demográficas desde próximas à mata contínua, até condições totalmente diferentes nos pastos.

Neste estudo serão apresentadas as respostas reprodutivas de *Oenocarpus bacaba* Martius, uma palmeira arbórea de grande potencial econômico na Amazônia, à fragmentação florestal e ao desmatamento. As palmeiras possuem características ecológicas e reprodutivas que permitem verificar questões importantes quanto ao diagnóstico de problemas ambientais porque muitas são comuns e dióico-funcionais⁵. No primeiro caso, permitem poder de análise e, no segundo, o acompanhamento das respostas e possíveis mudanças fenológicas e reprodutivas recentes quanto à fragmentação. Isto porque diocismo funcional pode ser um fator limitante à reprodução em locais com populações diminuídas e isoladas, mas podem também apresentar flexibilidade reprodutiva desconhecida. A fragmentação ou isolamento de árvores pode quebrar mecanismos de dioicismo-funcional através das mudanças bruscas nas condições abióticas e nas interações com polinizadores. Apesar da necessidade real e

⁴ Conservação Genética em Florestas Manejadas na Amazônia

⁵ Dioicismo funcional: Espécies monóicas (flores de sexos separados na mesma planta) com forte dicogamia (espaço temporal entre a maturação das flores femininas e masculinas, impedindo a fecundação entre flores da mesma planta).

da grande ênfase que têm sido dada às espécies arbóreas de baixa densidade nos estudos de conservação tropical (revisão em Lepsch-Cunha et al., 2001), até o momento pouco se sabe sobre o efeito da densidade de uma espécie comum no seu grau de ameaça à extinção local. Algumas questões importantes são: essas espécies comuns podem apresentar problemas reprodutivos com o aumento da endogamia, fenômeno esperado nesses tipos de ambientes mais estressados? A fragmentação e o isolamento de árvores alteram o sucesso reprodutivo em espécies comuns, em espécies de densidade relativamente alta nas florestas tropicais? As espécies comuns são realmente mais resilientes aos efeitos da fragmentação?

JUSTIFICATIVA

Hoje, fragmentos isolados, florestas manejadas e capoeiras são reconhecidos por seu valor na conservação da diversidade biológica (Chazdon & Coe, 1998). O conhecimento sobre o efeito da fragmentação e desmatamento na produção de flores, frutos, sementes e plântulas, ou no sucesso reprodutivo dos estágios iniciais de vida, responsável pela manutenção das populações de plantas em estágios posteriores, resume-se a poucas dezenas de espécies arbóreas tropicais estudadas (Murcia, 1995; Nason & Hamrick, 1997; Ghazoul et al., 1998; Gross & Mackay, 1998; Bruna, 1999; Gigord et al., 1999; Dick, 2001). Os resultados, no entanto, são diversificados, refletindo a própria riqueza de espécies e de interações bióticas das árvores tropicais, e também as características genético-reprodutivo-ecológicas das espécies estudadas. A influência da

procedência espacial e genética de sementes ou plântulas vindas de habitats fragmentados ou estressados também é um mecanismo pouco conhecido.

Perguntas importantes quanto à reprodução das espécies arbóreas tropicais devem ser respondidas para que conservação e manejo florestais sejam realizados de forma sustentável e conseqüentemente com menores riscos:

- Os fragmentos florestais, as capoeiras e os pastos são locais que propiciam produção de frutos saudáveis, sementes viáveis e plântulas vigorosas de forma a permitir a manutenção das populações locais?
- Como podem ser manejados de forma a produzirem sementes viáveis, que gerem plântulas vigorosas e que mantenham e gerem variabilidade genética contínua dentro das suas populações de plantas?

A fragmentação do habitat e a exploração florestal podem ocasionar extinção local e diminuição no sucesso reprodutivo. Uma das hipóteses de explicação para a diminuição do sucesso reprodutivo em locais fragmentados e/ou manejados com corte é a alteração na reprodução das plantas, que pode ser causada pela diminuição do recrutamento de pólen e pela redução da diversidade polínica na formação das sementes. Tais alterações podem promover declínios na produtividade de frutos e viabilidade de sementes, no estabelecimento de plântulas, os quais

dependerão, em grande parte, do sistema de compatibilidade e das respostas das espécies ao aumento de endogamia⁶.

Populações fragmentadas de plantas ou manejadas intensivamente podem sofrer com depósitos menores de pólen em resposta à diminuição populacional dos polinizadores (Kearns & Inouye, 1997). Podem sofrer também com qualidade nutricional diminuída de pólen, em resposta à disponibilidade menor de nutrientes, mudanças no microclima, entre outros fatores de estresse (Levin, 1981; Stephenson, 1981; Lovejoy et al., 1986; Lee, 1988; Camargo & Kapos, 1995; Gascon & Moutinho, 1998). Todos esses fatores promovem o aumento da endogamia, mas dependerão do potencial de manutenção e dispersão dos vetores polínicos, da efetividade e flexibilidade dos sistemas de incompatibilidade, e do chamado efeito Allee - cuja viabilidade populacional é desproporcionalmente reduzida com o declínio do tamanho populacional ou da densidade populacional (Kunin, 1997).

O MFS e a fragmentação florestal podem sofrer com a perda da diversidade genética, a qual pode gerar perdas posteriores através de impactos sobre um ou mais dos seguintes processos: 1) efeito de gargalo e deriva genética, ou perda de alelos e de variação genética; 2) redução no tamanho populacional e aumento das distâncias entre indivíduos reprodutores e, 3) seleção disgênica ou sistema de seleção preferencial (Jennings et al., 2001)⁷.

⁶Endogamia: autofecundação e/ou acasalamento entre indivíduos aparentados, tendo como principal efeito o aumento dos homozigotos à custa dos heterozigotos.

⁷ Por exemplo, corte de árvores maiores, com a melhor forma comercial, gera maior proporção na população residual de árvores de baixa qualidade que serão as fornecedoras de sementes para a regeneração posterior (Ratnan & Boyle, 2000). A coleta

A identificação de problemas reprodutivos e/ou genéticos podem fornecer as diretrizes para a prevenção de florestas empobrecidas, altamente susceptíveis ao desmatamento. Identificação das espécies mais problemáticas em termos de baixa resiliência futura economizará esforços em pesquisas e investimentos prioritários. Esse mesmo procedimento gera conhecimento para a produção de material biológico de qualidade para recuperação, enriquecimento e/ou replantio de florestas.

A importância de estudar espécies dióico-funcionais e comuns, representadas por muitas palmeiras tropicais, foi apresentada anteriormente. Muitas das palmeiras tropicais são econômicas ou potencialmente econômicas. Dentre as palmeiras arbóreas comuns consideradas importantes tanto do ponto de vista econômico quanto da manutenção das florestas (alta produção de frutos para animais), foi escolhida *Oenocarpus bacaba* Martius em detrimento do açaí (*Euterpe precatoria* Mart.) e do patuá (*Oenocarpus bataua*) porque essas últimas espécies distribuem-se preferencialmente em baixios e em igarapés, e a bacaba, em platôs. Esses locais mais úmidos são menos representados ou inexistentes em fragmentos, pastos e capoeiras. Provavelmente pelo mesmo motivo, tem sido observado que a bacabeira resiste melhor em capoeiras e pastos.

de frutos com tamanho e características comerciais desejáveis gera uma representatividade de frutos para a dispersão na mata diferente daquela original. O impacto da seleção disgênica será dependente da intensidade de corte e extração, da contribuição relativa das árvores residuais na regeneração e, crucialmente, na extensão em que caracteres indesejáveis possuam alta herdabilidade.

1. OBJETIVOS

1.1. Geral

Determinar se a fragmentação do habitat e o desmatamento agem sobre a fenologia reprodutiva e o sucesso reprodutivo de *Oenocarpus bacaba*.

1.2. Específicos

1. Para diferenciar a variação natural do sucesso reprodutivo daquela variação gerada pelo efeito da fragmentação e isolamento, analisar, primeiramente, no ambiente natural da espécie, a variação nos padrões de produção de flores, cachos, frutos e sementes de *Oenocarpus bacaba*. Verificar os fatores que limitam essa produção em árvores de mata contínua, analisando a influência dos recursos oferecidos pelas árvores-mãe e a disponibilidade de luminosidade nessa produção;
2. Quantificar e analisar o efeito da fragmentação e do desmatamento da espécie na produção de cachos, flores, frutos, viabilidade, produtividade e germinação de sementes.
3. Quantificar e analisar o efeito da fragmentação e do desmatamento da espécie no tamanho (altura, dap) e na frequência de reproduções no tempo (marcas reprodutivas);
4. Quantificar e analisar o efeito da fragmentação na densidade de indivíduos adultos;
5. Analisar o efeito de borda no sucesso reprodutivo em árvores localizadas em fragmentos florestais;

6. Fornecer subsídios ao manejo sustentado e à conservação da espécie quanto à propagação e manutenção das populações de *O. bacaba* em termos reprodutivos.

2. HIPÓTESES

A hipótese geral é que as populações de *Oenocarpus bacaba* sofrem modificações nos padrões de fenologia reprodutiva e alteração no sucesso reprodutivo em ambientes fragmentados e desmatados quando comparados com aqueles de mata contínua.

Outras hipóteses e predições quanto aos efeitos da fragmentação, baseados em dados analisados anteriormente Cruz (2001) são:

- 1) Que a produtividade maior de cachos em áreas mais estressadas numa mesma árvore pode promover geitonogamia⁸ em resposta à presença de cachos em fases maduras sexuais diferentes na mesma planta, fenômeno improvável de ocorrer na mata contínua;
- 2) Portanto, espécies comuns e dióico-funcionais podem experimentar aumento da endogamia em resposta às mudanças fenológicas da floração em ambientes perturbados;
- 3) Que há redução nos níveis de polinização e menor fluxo gênico de pólen, mas também diminuição no número de doadores de pólen na formação das sementes, fatores que promovem endogamia, além da geitonogamia. Isso só será possível de ser verificado após as análises genéticas de microssatélites de DNA;

⁸ Geitonogamia: fecundação entre flores masculinas e femininas de uma mesma planta.

- 4) As características da história evolucionária da espécie, como a forte dicogamia e assincronia floral, trazem uma expectativa alta de depressão endogâmica e sua expressão nos primeiros estágios de vida;
- 5) Como conseqüência, é esperado menor sucesso reprodutivo nos habitats fragmentados ou desmatados;

3. ORGANIZAÇÃO DA TESE

A tese está organizada nesta introdução geral, em três capítulos e na conclusão final.

No capítulo 1º foram revisados tanto os aspectos teóricos como empíricos sobre a endogamia aumentada em decorrência do isolamento e diminuição de populações de plantas, com uma ênfase em depressão endogâmica. Como o objetivo inicial desta tese incluía também análises genéticas, que não puderam ser finalizadas em tempo, a questão da endogamia/depressão endogâmica seria abordada diretamente (Lepsch-Cunha et al, 2003). Um dos efeitos da fragmentação do habitat e do isolamento de árvores mais discutidos na literatura é o aumento da endogamia e conseqüente diminuição no sucesso reprodutivo e aptidão ('fitness') nos estágios de vida posteriores à reprodução. Esses temas estão intrinsecamente relacionados e, por isso, o capítulo foi incluído como uma contribuição a assunto de extrema importância na compreensão das estratégias ecológica, genética e reprodutiva de plantas.

O capítulo 2º analisa os padrões de produção de flores, cachos, frutos e sementes de *Oenocarpus bacaba* em mata contínua e os fatores que limitam essa produção. Analisa a variação natural dos fatores que

podem estar influenciando na fecundidade da bacaba, de forma a permitir uma abordagem não tendenciosa dos efeitos da fragmentação.

O Capítulo 3º aborda as conseqüências da paisagem fragmentada, incluindo pastos e capoeiras, na densidade e morfologia de indivíduos adultos, na fenologia reprodutiva, na produção de cachos, flores, frutos e na produtividade e germinação de sementes. Os efeitos da fragmentação e isolamento de árvores no sucesso reprodutivo de *O. bacaba* são comparados com outras espécies e uma discussão geral sobre esses efeitos nas espécies arbóreas tropicais é apresentada.

Na conclusão final, estão incluídas recomendações quanto ao manejo e conservação de populações de *O. bacaba*.

CAPÍTULO 1. ASPECTOS TEÓRICOS E EMPÍRICOS DO AUMENTO DE ENDOGAMIA EM POPULAÇÕES NATURAIS

INTRODUÇÃO

Os efeitos prejudiciais de acasalamentos consanguíneos (endogâmicos) sobre características relacionadas à aptidão ('fitness'⁹) vêm há muito tempo sendo documentados, tanto em humanos quanto em organismos domesticados (Darwin, 1876; 1877). Darwin (1876) estudou o efeito da endogamia em 52 taxa de plantas através do acompanhamento de plântulas provenientes de cruzamentos endogâmicos e exogâmicos (Byers & Waller, 1999). As progênes originárias de plantas relacionadas sofriam mudanças constitucionais, e a fertilização cruzada era geralmente benéfica quando comparada à autofertilização. As progênes endogâmicas sofriam reduções em performance em quase todos os estágios de crescimento, mesmo nos taxa autocompatíveis ou férteis. No entanto, após algumas gerações de autofertilização, uma planta surpreendentemente vigorosa surgiu, a qual foi chamada de 'Hero'. Seus descendentes também mostraram um vigor incomum, levando Darwin a notar que mudanças deletérias produzidas por autofecundação poderiam ser melhoradas sob certas circunstâncias.

Hoje, essa redução no 'fitness' em progênes endocruzadas (autofecundação ou cruzamentos entre indivíduos aparentados) com relação àquelas exocruzadas é chamada de depressão endogâmica (DE)

⁹ 'Fitness': contribuição média de um alelo ou genótipo à próxima geração ou gerações bem sucedidas, comparada com outros genótipos ou alelos.

(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Lande, 1988, 1998; Barrett & Kohn, 1991; Ellstrand & Ellan, 1993). Em outras palavras, DE é o declínio no valor de uma característica por consequência da endogamia, ocasionado pela perda da heterozigosidade *per se* e pela segregação dos alelos deletérios na condição homozigota (Wright, 1977). Por outro lado, a performance superior ocasional de indivíduos endogâmicos como o 'Hero' e a redução da depressão endogâmica nas linhagens endogâmicas posteriores têm sido interpretadas como o resultado do 'purging' ou expurgação. Expurgação é, portanto, a eliminação preferencial de alelos recessivos deletérios nessas linhagens (Stebbins, 1957; Kimura, 1970; Wright, 1977; Lande & Schemske, 1985; Charlesworth & Charlesworth, 1987; Charlesworth et al., 1990; Crow & apud Byers & Waller, 1999).

Depressão endogâmica é realmente difundida entre espécies e tem sido investigada principalmente em plantas e animais domesticados durante todo o século passado (Wright, 1977). O impacto da endogamia sobre espécies ameaçadas só foi considerado em 1979 (Ralls et al., 1979 apud Ralls & Ballou, 1986) quando foi documentado que endogamia diminuía a sobrevivência de juvenis em 41 de 44 populações de ungulados cruzados em cativeiro-zoológico. Em trabalho posterior, 36 de 40 populações de cativeiro (38 espécies) exibiram viabilidade de juvenis diminuída nos animais endogâmicos, apesar da variação extensa entre as estimativas e da falta de significância estatística em algumas populações (Ralls & Ballou, 1986; Ralls et al., 1988).

Apesar da extensa literatura e das óbvias implicações teóricas dos níveis altos de DE à extinção populacional discutidas posteriormente

(Wright, 1977; Charlesworth & Charlesworth, 1987; Lande, 1988; Caughley, 1994), a atuação real da DE em populações naturais tem sido muito questionada. Como as predições teóricas considerando DE dependem de pressuposições e valores paramétricos, interesse considerável passou a existir quanto à verificação das respostas das populações reais à história de endogamia. Dados empíricos começaram a aparecer na década de 80, com maior concentração a partir da década de 90, gerando controvérsias (revisões e listas de espécies em Charlesworth & Charlesworth, 1987; Frankham, 1995 a, b; Husband & Schemske, 1996; Byers & Waller, 1999; Crnokrak & Roff, 1999; Hedrick & Kalinowski, 2000; Keller & Waller, 2002). A produção de trabalhos empíricos e a compilação em revisões com análises e meta-análises desses resultados têm trazido clareza e certa generalidade quanto aos efeitos da DE.

Em termos conservacionistas, a compreensão de como a endogamia afeta populações pequenas e/ou endogâmicas é de extrema importância. Por exemplo, a confiança no poder da expurgação fez com que pesquisadores recomendassem endogamia intencional como estratégia para reduzir DE em populações de cativeiro (Templenton et al., 1986; Ralls et al., 1988; Simberloff, 1988). O destino da expurgação, entretanto, pode ser outro se a seleção não reduzir consistentemente a carga genética¹⁰. Trabalho teórico recente sugere que a expurgação possa ser ineficiente em populações pequenas devido ao acúmulo de mutações (Lynch et al., 1995) e essa eficiência é fortemente afetada pelo grau de dominância, a distribuição dos efeitos mutacionais, as interações entre

inicialmente exemplos gerais são apresentados e, posteriormente, quatro grandes revisões são discutidas, as quais compilaram e analisaram dados empíricos publicados sobre o assunto: 1) Husband & Schemske (1996) tiveram como foco principal a relação entre DE e grau de autofertilização em populações naturais e sua expressão em diferentes fases da história de vida; 2) Crnokrak & Roff (1999) estimaram DE e suas conseqüências nas características de indivíduos vivendo em condições naturais; a partir daí, analisaram se o custo da endogamia difere entre populações naturais e aquelas de cativeiro; 3) Byers & Waller (1999) compararam os níveis de DE entre taxas, populações e linhagens com diferentes histórias de endogamia; 4) Keller & Waller (2002) avaliaram o questionamento sobre a importância da endogamia na manutenção da demografia e persistência de populações em seus ambientes naturais.

*A compreensão das expectativas teóricas de DE e o conhecimento dos resultados empíricos em populações naturais ampliam a capacidade de entendimento das respostas reprodutivas das espécies à fragmentação e desmatamento. Apesar de em muitos casos ser impossível afirmar se o problema é realmente de base endogâmica, a leitura desse capítulo proverá ao leitor uma abordagem mais crítica dos resultados obtidos aqui quanto ao sucesso reprodutivo de *O. bacaba*.*

CONSIDERAÇÕES TEÓRICAS

1. ENDOGAMIA

Endogamia é o termo usado para descrever vários fenômenos relacionados a situações de cruzamentos entre parentes, cujo resultado é

o aumento da homozigidade¹¹ nas populações (Jacquard, 1975). A diferença básica entre esses diferentes fenômenos é a população de referência considerada para o cálculo da endogamia (Wright, 1969). As conseqüências biológicas dos vários tipos de endogamia podem ser também bem diferentes (Wright, 1922). Segundo Keller & Waller (2002):

a) *Endogamia – pedigree*: um indivíduo é considerado endogâmico quando seus pais compartilham ancestrais. O valor do coeficiente de endogamia F é relacionado à quantidade de ancestralidade que esses pais compartilham. F é definido como a probabilidade de dois genes homólogos em um indivíduo serem iguais por descendência (IPD), significando que ambos foram derivados de um mesmo gene, de um ancestral comum. A média de todos indivíduos na população é igual ao F_{it} de Wright (1965) ou **endogamia total** da espécie.

b) *Endogamia como cruzamento não aleatório*: é o grau de relação entre reprodutores relativo a dois outros reprodutores escolhidos aleatoriamente na população. Também chamada de **endogamia dentro** de populações. Um indivíduo é considerado endogâmico se seus pais são mais relacionados que dois outros indivíduos escolhidos aleatoriamente. Esse tipo de endogamia é relativo a uma população de cruzamentos aleatórios de mesmo tamanho. Geralmente é medido pelo desvio da heterozigidade observada

¹¹ Homozigoto: um indivíduo que tenha o mesmo alelo em cada uma das suas duas cópias num mesmo loco gênico.

de um indivíduo relativo à heterozigosidade esperada sob cruzamento aleatório (Equilíbrio de Hardy-Weinberg) ou $F_{is} = 1 - H_o/H_e$. Deve-se considerar que, numa população pequena, mesmo cruzamentos aleatórios podem levar a cruzamentos entre parentes. Neste caso, enquanto F_{it} pode ser alto, F_{is} pode ser zero. Outro ponto importante é que somente uma geração de acasalamentos aleatórios pode retornar os valores de F_{is} próximos à zero. O mesmo não ocorre com os outros tipos de endogamia.

c) *Endogamia devida à subdivisão populacional*: Quando populações são subdivididas em grupos mais ou menos isolados, endogamia irá ocorrer simplesmente como resultado ao tamanho populacional restrito e à ação da deriva genética¹², que fixa e elimina alelos. Isso ocorre mesmo que os acasalamentos dentro das subpopulações sejam aleatórios, pois dentro das subpopulações os indivíduos tornam-se mais relacionados (Crow & Kimura, 1970). É o F_{st} de Wright que mede a endogamia relativa àquela esperada sob acasalamentos aleatórios na população total, também chamada de **endogamia entre populações**.

A endogamia total em uma coleção de subpopulações, F_{it} , é assim uma função da endogamia dentro e entre populações:

$$(1 - F_{it}) = (1 - F_{is})(1 - F_{st})$$

¹² Deriva genética: mudanças aleatórias nas frequências de dois ou mais alelos ou genótipos dentro de uma população.

Embora endogamia não mude as frequências alélicas na população, ela redistribui a frequência de genótipos, aumentando a proporção de homozigotos e, correspondentemente, diminuindo a de heterozigotos (Wright, 1977). Mutações deletérias ocorrem continuamente em populações e a maioria delas é parcialmente recessiva (Lande, 1988). Assim, o aumento da homozigose proporciona a expressão dessa carga genética, resultando em DE (Lande, 1994; Lynch et al., 1995). Alternativamente, se o heterozigoto for superior a ambos homozigotos em performance (sobredominância), a frequência reduzida de heterozigotos diminuirá a expressão dessa sobredominância ou desse vigor heterozigótico (Falk & Holsinger, 1991; Brock & White, 1992; Pray et al., 1994; Vrijenhoek, 1994). Evidências existem para ambos mecanismos, embora as mutações deletérias parcialmente recessivas¹³ tenham explicado a maioria da DE observada em *Drosophila* e plantas superiores (Charlesworth & Charlesworth, 1998; Crow, 1999). Metade da viabilidade reduzida em *Drosophila* é conseqüência do efeito de alelos letais e metade é devida a alelos detrimenais de muito menor efeito (Simons & Crow, 1977; Charlesworth & Charlesworth, 1987). Os alelos letais parecem ser completamente recessivos enquanto os detrimenais afetam substancialmente os heterozigotos. Tanto para dominância como para sobredominância, o 'fitness' declina em proporção ao aumento de F (coeficiente de endogamia). Interações epistáticas¹⁴ entre locos também podem ocasionar DE (Kempthorne, 1957; Bulmer, 1980; cit. em Byers &

¹³ Mutações recessivas e parcialmente recessivas

¹⁴ Epistasia: efeito sinérgico, sobre o fenótipo da aptidão, de dois ou mais locos gênicos, de forma que o efeito conjunto difere da soma dos locos tomados aleatoriamente.

Waller, 1999). Controvérsia sobre a importância da dominância ou sobredominância na DE tem persistido por todo esse século (Crow, 1999), e é consequência do fato dos alelos dominantes e benéficos poderem estar ligados a alelos recessivos detrimenais (revisto em Byers & Waller, 1999). Pares de tais locos ligados imitam locos sobredominantes únicos (Jones, 1939; Ohta, 1971), e tal associação sobredominante (pseudo) pode explicar as correlações positivas freqüentemente observadas entre 'fitness' e heteroziguidade (revisto em Mitton & Grant, 1984).

Assim, endogamia acontece via dois distintivos mecanismos (Keller & Waller, 2002): dentro e entre populações, considerados os efeitos de acasalamentos consaguíneos dentro de populações mas também deriva genética entre elas. Endogamia como consequência do isolamento populacional e da deriva genética pode ser verificada somente quando cruzamentos são feitos entre populações. Cada população endogâmica isolada pode se tornar fixada para muitos alelos deletérios. Quando são colocadas em contato, podem mostrar heterose ou o aumento no 'fitness'. Isso reflete que populações diferentes tendem a fixar diferentes subconjuntos de alelos deletérios que se mascaram quando as populações são cruzadas. Isso é chamado de carga de deriva (diferente da definição populacional de carga genética). Alelos deletérios e no mínimo parcialmente recessivos contribuem tanto para DE dentro de populações quanto para heterose em cruzamentos entre populações. Enquanto heterose resulta mais da acumulação de diferentes alelos de pequeno efeito, DE é influenciada mais por alelos de grande efeito.

Portanto, populações de vários tamanhos e diferentes histórias evolucionárias são prováveis de diferir fortemente na carga de deriva. Se as cargas genéticas nas populações ancestrais forem altas, subpopulações isoladas e pequenas experimentarão considerável carga de deriva, mesmo em curto prazo. Comparativamente ao efeito demográfico da entrada de imigrantes em populações pequenas, os quais impedem a extinção local pelo aumento da abundância nas populações recipientes ('rescue effect'), populações pequenas e semi-isoladas podem também experimentar o efeito de recuperação genética ('genetic rescue'). 'Genetic rescue' é a potencialidade da imigração de genes socorrer populações em extinção através do reestabelecimento da variação genética e redução da DE (Ingvarsson, 2001). No entanto, ao mesmo tempo que o fluxo gênico pode promover 'genetic rescue', pode também reintroduzir carga genética.

2. EXPURGAÇÃO

Modelos de genética de populações predizem que o aumento da homozigidade resultante de endogamia irá expor os alelos recessivos deletérios à seleção natural, dessa forma expurgando a carga genética (Waller, 1993). Endogamia, portanto, não causaria redução no 'fitness', ou esta redução seria pequena em resposta à expurgação. Como se espera que muitos sistemas naturais tenham sofrido períodos de tamanho populacional pequeno e, portanto, endogâmicos (definições a e c de endogamia), assume-se frequentemente que endogamia aja de forma a reduzir a carga genética em tais populações (Keller & Waller, 2002). Opostamente, a ausência de expurgação é algumas vezes considerada

para apoiar o mecanismo de sobredominância para a depressão endogâmica. No entanto, a eficiência e extensão da expurgação dependerão de fatores genéticos (Wang, 2000) e ambientais (Bijlsma et al., 1999 apud Keller & Waller, 2002), podendo ser limitada. Expurgação é muito mais provável de ser efetiva sob circunstâncias genéticas e demográficas restritas, como mostra a discussão abaixo.

A distribuição dos efeitos seletivos ou a força da seleção pode atuar de diferentes formas (Byers & Waller, 1999):

- a. Enquanto mutações letais e semiletais são eficientemente expurgadas (Lande & Schmske, 1985), expurgação contra mutações de efeitos menores é muito menos eficiente, particularmente quando afeta a performance heterozigótica (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Hedrick, 1994);
- b. Seleção é muito menos eficiente em populações endogâmicas e pequenas porque atua efetivamente somente contra mutações com efeitos seletivos grandes ($s > \frac{1}{2} Ne$) (Wright, 1977). Conforme o tamanho populacional efetivo (Ne) declina devido a fatores demográficos ou endogâmicos, uma maior proporção de alelos deletérios torna-se efetivamente neutra e invisível à seleção, reduzindo a taxa de eliminação e sujeitando esses alelos à deriva genética ou fixação. A expectativa é que a deriva fixe esses alelos em uma probabilidade igual às suas frequências iniciais. Uma vez fixadas, essas mutações adicionam-se à carga em um processo difícil de reverter, conhecido como 'Muller's ratchet' (Heller & Smith, 1978).

- c. Em adição, seleção forte contra letais e semi-letais pode incidentalmente fixar mutações brandamente deletérias, mesmo enquanto esses genes de grandes efeitos estão sendo expurgados. Ironicamente, uma vez fixadas, essas mutações decrescem o 'fitness' tanto das progênies endogâmicas como exogâmicas, reduzindo a diferença entre elas e assim entre qualquer estimativa de DE baseada em performance. Segundo os modelos desenvolvidos por Lande (1994) e Hedrick (1994), para populações com N_e de poucos indivíduos, mutações brandamente deletérias são muito mais importantes como causa na perda de 'fitness' e eventual extinção do que mutações letais e semi-letais. Populações endogâmicas também sofrem de diminuições na variação genética quantitativa e podem posteriormente aumentar o risco de extinção (Lande, 1995).
- d. Por último, dependendo do grau de isolamento populacional, os alelos deletérios expurgados serão ou não reintroduzidos por imigração.

Resumindo, se populações permanecem pequenas e isoladas por muitas gerações, alelos são perdidos ou fixados aleatoriamente na população por deriva genética, erodindo níveis de variação genética quantitativa necessárias para evolução adaptativa (Lande, 1995). Simultaneamente, mutações deletérias tenderão a se acumular, porque seleção é menos efetiva em populações pequenas (Lynch et al., 1995). Isso pode levar eventualmente a difusão mutacional para populações com tamanho efetivo $N_e < 100$. Ambos processos tendem a ser graduais e,

portanto, não ameaçam as populações em curto prazo. Em contraste, endogamia pode atuar rapidamente. Restringindo as oportunidades para cruzamento, pequenas populações adotam endogamia via cruzamento entre parentes. Simultaneamente, pequenas populações tendem a fixar apreciável fração da carga genética por deriva, resultando em endogamia entre populações. Ambas as formas de endogamia aumentam a frequência de indivíduos homozigotos para alelos idênticos por descendência. Essa endogamia resulta em redução no 'fitness' ou na expressão da DE. Embora qualquer um desses mecanismos genéticos possa ameaçar a persistência de populações, endogamia traz o risco mais imediato.

Dentro de populações, endogamia rapidamente exporá as mutações recessivas letais à seleção, causando expurgação mesmo em populações pequenas e isoladas. Alelos deletérios com efeito seletivo pequeno ($s < \frac{1}{2} Ne$), entretanto, serão invisíveis à seleção e assim facilmente fixados. Mesmo fluxo gênico limitado¹⁵ ($Nm < 1$) não prevenirá carga de deriva de acumular.

EXISTE REALMENTE AMEAÇA GENÉTICA?

Apesar da literatura relativamente extensa sobre as conseqüências teóricas do aumento de endogamia, a efetividade da depressão endogâmica como real ameaça às populações naturais começou a ser questionada. As duas principais razões comumente sugeridas da inefetividade da endogamia em populações naturais são: (i) animais e

¹⁵ Fluxo gênico : a incorporação de genes dentro de um conjunto gênico de uma ou mais populações. Migração de genes entre populações.

plantas evitam endogamia na natureza e, portanto, não apresentarão os efeitos deletérios no 'fitness'; (ii) mesmo que endogamia ocorra, as espécies têm mecanismos de lidar com os efeitos deletérios genéticos antes mesmo de serem manifestados no fenótipo, sendo a expurgação um deles.

A revisão de Charlesworth & Charlesworth (1987) informou que muitas populações de plantas e animais endogâmicos expressam níveis relativamente baixos de DE, mas outras mantêm quantidades substanciais. A partir dos dados compilados nessa revisão, predições e hipóteses sobre DE em populações naturais começaram a surgir e a serem testadas. Por exemplo, depressão endogâmica influencia criticamente tanto a evolução do sistema de cruzamento quanto a persistência de populações pequenas sujeitas ao acúmulo de mutações (Husband & Schemske, 1996). Se expurgação elimina muito da carga genética, esperar-se-á que populações endogâmicas tenham níveis reduzidos de DE. Se mutações recessivas são a principal causa de DE, uma relação negativa entre DE e taxa de autofecundação seria esperada, já que essas mutações seriam eliminadas. No entanto, essa relação negativa não é esperada sob modelos de sobredominância, e a DE pode mesmo aumentar com o aumento de endogamia. Os efeitos da DE podem também ser expressados diferencialmente ao longo do ciclo de vida (Schemske, 1983; Schoen, 1983; Charlesworth & Charlesworth, 1987) e, dessa forma, terão diferentes conseqüências no 'fitness'. Tanto a expressão no tempo, quanto a magnitude da DE, são esperadas evoluir com endogamia em populações naturais (Husband & Schemske, 1996).

Apesar da aplicação prática na biologia da conservação e na teoria evolucionária, o custo da depressão em populações naturais de plantas e animais permaneceu por muito tempo desconhecido (Crnokrak & Roff, 1999). Evolucionistas começaram, então, a examinar como endogamia diminui 'fitness' em populações naturais de plantas. A maioria desses estudos examinaram diferenças entre populações de tamanhos e isolamento contrastantes. Menges (1991) encontrou que a germinação de sementes declinou dramaticamente em populações isoladas com menos que 150 indivíduos de espécie perene nas pradarias dos EUA. Esses resultados foram explicados pela diminuição na polinização, mas também pelos prováveis efeitos maternos (e.g. solos pobres podem reduzir tamanho populacional e germinabilidade). Oostermeijer et al. (1995) encontraram que sementes, tamanho e sobrevivência de plântulas declinaram nas populações menores de *Gentiana pneumonanthe*, espécie perene e rara. Variação fenotípica também foi maior nas populações menores. Fischer & Matthies (1998) estudaram 23 populações de outra espécie rara perene, *Gentianella germanica* (bianual), registrando menor número de sementes por fruto e por planta nas populações menores. Demonstraram que em 11 dessas populações, a produção de sementes e a performance das plantas aumentaram nas populações com maior variação genética. Tamanho de semente, sucesso na germinação e resistência a estresse declinaram também em populações de *Ipomopsis aggregata* com menos de 100 plantas adultas (Heschel & Paige, 1995). Para testar o efeito da endogamia nas populações, os autores transferiram pólen para uma população distante dentro de subpopulações pequenas e grandes. A

massa de sementes e a germinabilidade aumentaram somente nas populações pequenas, demonstrando a presença de endogamia populacional e o potencial correspondente para 'genetic rescue' (definido anteriormente).

Newman & Pilson (1997) usaram uma abordagem experimental para examinar como os números de fundadores afetam a persistência populacional. Criaram populações artificiais de mesmo tamanho da anual *Clarkia pulchella*, mas com tamanhos populacionais efetivos (N_e) variáveis. Isso foi obtido pelo ajuste do número de parentes entre os fundadores. Após três gerações, as populações com N_e baixo (endogâmicas) apresentaram germinação de sementes e sobrevivência reduzidas. O 'fitness' dessas populações foi bem menor (21%) com relação às populações com N_e maiores. Somente 31% das populações com baixo N_e sobreviveram quando comparadas com 75% das populações com N_e altos. Esses resultados demonstraram que os efeitos da endogamia sobre a performance do indivíduo podem afetar fortemente a persistência populacional.

Já estudos comparando populações de espécies relacionadas, que diferiam em suas taxas de autofecundação ou nos coeficientes de endogamia, encontraram, em geral, associações negativas entre DE e esses estimadores (Holtsford & Ellstrand, 1990; Latta & Ritland, 1994; Johnston & Schoen, 1997). Esses resultados foram relacionados à expurgação de alelos deletérios. Estudos multigeracionais com endogamia controlada forneceram uma resposta menos clara. Schoen (1983), Dudash (1990) e Latta & Ritland (1994) não encontraram diferenças entre as

primeiras e as segundas gerações consecutivas de autofecundação em *Gilia angustifolia*, *Sabattia angularis* e *Mimulus nasutus*, respectivamente. Em contraste, 'fitness' em milho (Jones, 1939), fava (Monti & Frusciante, 1984), e *Tribolium* (Pray & Goodnight, 1995) declinou sobre gerações contínuas de endogamia, resultados esses atribuídos à expressão contínua de alelos recessivos deletérios (citações em Koelewijn 1998).

DE foi dramática em alguns casos: *Pinus taeda*, por exemplo, tem uma carga média de oito equivalentes letais no mínimo (Remington & O'Malley, 2000, cit. em Keller & Waller, 2002). Isso implica que ocorre DE considerável em 98% das progênes autofecundadas. Ironicamente, pode ser mais difícil detectar endogamia quando a DE é muito grande. Isso porque as sementes com letais e subletais abortam cedo e os indivíduos sobreviventes amostrados são heterozigotos, resultando em baixas estimativas de endogamia. Organismos com alta fecundidade e poliembrionia (como pinheiros) podem facilmente absorver e esconder DE.

1. REVISÕES E ANÁLISES MULTI-ESPÉCIES RECENTES:

Em resposta ao volume de resultados contrastantes e recentes, quatro grandes revisões foram publicadas a partir 1996, revisões essas que testaram hipóteses quanto às relações entre DE e os aspectos considerados importantes na sua expressão, como sistema reprodutivo, sistema de cruzamento, história de vida e tempo da expressão nos estágios de vida. Essas serão consideradas a seguir.

Husband & Schemske (1996) utilizaram estimativas de DE obtidas a partir da literatura - produção de sementes, germinação, sobrevivência

juvenil e crescimento/reprodução - com a finalidade de examinar a associação entre DE e grau de autofertilização em populações de plantas naturais e sua expressão em diferentes fases de vida. Foram consideradas 79 populações em 54 espécies. Encontraram uma correlação significativamente negativa entre DE cumulativa e taxa de autofecundação. DE média em espécies predominantemente autógamas ($\delta^{16} = 0,23$) foi significativamente menor (43%) que aquelas predominantemente alógamas ($\delta = 0,53$). A maioria das espécies autocruzadas - ou 14 de 18 espécies - expressaram a maior parte da DE nos estágios tardios do ciclo de vida (crescimento/reprodução), enquanto espécies alógamas expressaram muito da DE tanto cedo (produção de sementes - 17 de 40 espécies) quanto tarde (19 espécies). Para espécies com os quatro estágios examinados, espécies autogâmicas e exogâmicas diferiram na magnitude da DE nos estágios de produção de sementes (autogâmicas $\delta = 0,05$, $N=11$; exogâmicas $\delta = 0,32$, $N= 31$), germinação (autogâmicas $\delta = 0,02$; exogâmicas $\delta = 0,12$), e sobrevivência à reprodução (autogâmicas $\delta = 0,21$; exogâmicas $\delta = 0,27$). Esses resultados apoiaram predição teórica de que endogamia reduza a magnitude da DE, conforme os alelos deletérios são expressados e então expurgados através de seleção. Também apoiaram a hipótese de que as expressões da DE nos estágios iniciais e finais do ciclo de vida são, no primeiro caso, devidas a letais recessivos e podem ser expurgadas através de endogamia, e, no segundo, às mutações deletérias fracas, sendo essas muito difíceis de

¹⁶ DE: $\delta = 1 - W_s/W_o$, onde W_s e W_o referem-se ao 'fitness' de progênie autofecundada e exocruzada respectivamente, com o parâmetro variando de -1 à 1.

serem eliminadas, mesmo com endogamia extrema. Dados de angiospermas perenes foram extremamente escassos na amostragem e não existe praticamente informação sobre DE em espécies auto-incompatíveis.

A revisão de Crnokrak & Roff (1999) incluiu 35 espécies (20 animais e 15 plantas) e 169 estimativas de DE vindas a partir de 137 características. Nesta somente foram considerados trabalhos com espécies que foram amostradas em populações naturais ou espécies que foram artificialmente endocruzadas no laboratório, cujas progênes foram posteriormente reintroduzidas nas mesmas áreas de vida dos pais. O objetivo do trabalho citado foi estimar a DE média para espécies selvagens medidas em condições naturais. Especificamente, queriam medir as conseqüências da endogamia nos organismos vivendo em condições naturais e o custo da endogamia entre populações naturais e aquelas de cativeiro/viveiro. Os autores encontraram estimativas médias muito altas de DE para as espécies no ambiente natural. As estimativas foram altas em magnitude, ou seja, acima de valor crítico que define ameaça às populações (Smith, 1979; Frankham, 1995b). Dessa forma, foram consideradas biologicamente importantes. Além disso, a maioria das características foram diretamente associadas com 'fitness'. Os dados dos mamíferos foram comparados com aqueles de Ralls et al. (1988), com o objetivo de determinar se estimativas naturais de DE são maiores do que as de cativeiro, conforme predito na literatura. As estimativas das populações naturais apresentaram médias significativamente maiores quanto ao custo da endogamia quando $F = 0.25$. Das 169 estimativas de

δ , 90 foram significativamente diferentes de zero, indicando que espécies selvagens endogâmicas sob condições naturais freqüentemente exibem níveis moderados a altos de DE nas características do 'fitness'.

Koelewijn (1998) testou experimentalmente o efeito de diferentes níveis de endogamia no 'fitness' de progênies de *Plantago coronopus*, espécie parcialmente endogâmica. Comparou crescimento, sobrevivência, florescimento e produção de sementes de progênies com diferentes coeficientes de endogamia ($f = 0,0; 0,25; 0,50; 0,75$ e $0,85$) no viveiro e no habitat natural. Os resultados do experimento demonstraram DE substancial para todos os componentes do 'fitness' no campo, contrastando com o viveiro, onde não foi detectada DE significativa para nenhum dos caracteres. Embora em geral negativa, a resposta de plantas individuais à endogamia foi altamente variável, com conseqüente variação substancial na estimativas de DE. A análise foi congruente com o ponto de vista de que mutação de alelos fracamente deletérios é a causa primária de DE. Os resultados concordaram com as expectativas de Husband & Schenske (1996), por um lado, e de Crnokrak & Roff (1999), por outro. Correlação negativa forte ($r = -0,96$, $n = 4$, $P = 0,045$) entre 'fitness' relativo e coeficiente de endogamia e nenhuma evidência de expurgação nas primeiras gerações de endogamia foram observadas no campo.

Byers & Waller (1999) revisaram a teoria, os mecanismos de DE e analisaram 52 estudos de plantas, comparando níveis de DE entre taxa, populações e linhagens com histórias de endogamia diferenciadas. O objetivo foi acessar como DE responde às várias histórias de endogamia. Os estudos utilizados diferiam consideravelmente no desenho

experimental, escala e execução. Por isso, primeiramente, eles enumeraram o quanto freqüentemente ocorre expurgação nesses diferentes tipos de estudos. Posteriormente, exploraram como a extensão da expurgação varia em magnitude, usando regressão e meta-análises para determinar como o tipo de experimento, as características da planta e as características medidas afetam a observação da expurgação. Evidência significativa de expurgação foi encontrada em 14 de 34 estudos, consideradas comparações entre populações e espécies. Já dentro de populações, muitos estudos registraram variação entre famílias na DE, e em seis de 18 estudos foram encontradas evidências para expurgação entre linhagens. As análises de regressão sugeriram que expurgação é mais provável de atuar em características iniciais do ciclo de vida (6 estudos), mas esses declínios foram modestos (5 - 10%). Meta-análises dos resultados de 45 populações em 11 estudos não revelaram evidência geral significativa para expurgação, mas preferencialmente uma tendência oposta, com as populações mais endogâmicas experimentando DE em características iniciais. A probabilidade de observar endogamia não variou sistematicamente com o desenho experimental ou com as características consideradas iniciais ou tardias. Espécies perenes foram as menos prováveis de mostrar expurgação quando comparadas às anuais (2 de 10 vs. 7 de 14). Em alguns dos estudos, DE parecia declinar em populações mais endogâmicas, mas as relações não eram significativas. Concluíram que embora esses resultados reflitam variação nos parâmetros populacionais e genéticos, também sugerem que a expurgação mostra-se como uma força inconsistente dentro de populações. Embora houvesse

evidência para a expurgação, ela não foi consistente ou substancial o suficiente na maioria dos casos, mesmo em populações autogâmicas. A extensão em que a expurgação ocorre em populações mais endogâmicas depende fortemente de detalhes genéticos incluindo a distribuição de efeitos seletivos, o grau de dominância e interações entre locos. A eficiência com que a seleção pode expurgar populações de suas cargas genéticas depende do tamanho dos efeitos mutacionais, do grau de dominância, interações entre locos, sistema reprodutivo e tamanho populacional. Esses resultados não favorecem programas que utilizem esquemas de endogamia intencional em cruzamentos em pequenas populações com intuito de diminuir DE. Os muitos impedimentos teóricos quanto à eficiência da expurgação sugerem que não se deva esperar ocorrência comum em populações naturais e de cativeiro.

Keller & Waller (2002) revisaram trabalhos recentes, incluindo estudos em populações de plantas e animais, os quais utilizaram técnicas tradicionais e de genética molecular. O objetivo principal foi avaliar o questionamento sobre a importância da endogamia na manutenção da demografia e persistência de populações nos seus ambientes naturais. Segundo eles, dados novos de campo e de pedigree, mais as ferramentas analíticas e moleculares, aumentaram muito a habilidade em traçar padrões de parentesco e endogamia e detectar DE dentro e entre populações naturais. Da mesma maneira que as outras revisões (vários trabalhos em comum), DE variou através dos taxa, populações e ambientes, mas é geralmente substancial para afetar as performances individual e populacional. Dados de populações de pássaros e mamíferos

sugerem que DE freqüentemente afeta significativamente o peso de nascimento, sobrevivência, reprodução, resistência à doença, predação e estresse ambiental. Estudos com plantas, baseados principalmente na comparação entre populações de diferentes tamanhos e variação genética, também revelaram efeitos significativos de endogamia na produção de sementes, germinação, sobrevivência e resistência a estresses. Dados de borboletas, pássaros e plantas demonstraram que populações com diversidade genética reduzida freqüentemente experimentam crescimento reduzido e taxas de extinção maiores. Cruzamentos entre essas populações freqüentemente resultam em heterose. Esse efeito de 'genetic rescue' pode estar refletindo o mascaramento de mutações deletérias fixadas. Como conclusão básica, fluxo gênico entre habitats fragmentados é essencial para sustentar populações que são sensíveis à endogamia.

SÍNTESE DA REVISÃO

Evidências recentes sugerem que ambas, endogamia e depressão endogâmica, são mais difundidas e penetrantes em seus efeitos do que previamente previsto. Além disso, em muitas populações elas não podem ser evitadas e alguns estudos apontam a endogamia como uma ameaça importante, que pode diretamente afetar a persistência de populações. Em adição, a extensão da expurgação depende de muitos fatores que freqüentemente são ineficientes em promovê-la. A expectativa inicial esperançosa da eliminação dos alelos com efeitos negativos na aptidão hoje parece baixa (todas as revisões). Expurgação, embora possa ocorrer em certas populações sob certas circunstâncias, não parece ser uma força

consistente e efetiva o suficiente para seguramente reduzir depressão endogâmica dentro de populações naturais que se tornem pequenas ou endogâmicas. Em populações exogâmicas, a DE aparece tanto nos estágios de vida iniciais como tardios, i.e. na produção de sementes, no crescimento e na reprodução, enquanto que nas populações autogâmicas, a maior parte da DE é expressa nos estágios mais tardios (Charlesworth et al 1990; Husband & Schamske, 1996; Koelewijn, 1998; Byers & Waller, 1999). Espécies perenes, como as árvores tropicais, são as menos prováveis de expurgarem esses alelos e a extensão da eliminação da carga genética depende de fatores genéticos e populacionais, como variação na dominância, efeitos mutacionais e história de seleção, tornando impossível generalizações universais. Estágios de crescimento, sobrevivência, florescimento e produção de sementes declinam com o aumento de endogamia (F), e esses resultados têm sido mais severos no campo do que em ambientes controlados como viveiro (Dudash, 1990; Wolfe, 1993; Jimenez et al., 1994; Keller et al., 1994; Miller, 1994; Koelewijn, 1998).

A maioria das espécies arbóreas tropicais é principalmente exogâmica e perene, características que trazem alta expectativa de DE com o aumento da endogamia (Nason & Hamrick, 1997; Lepsch-Cunha et al., 2001). Árvores geralmente mostram possuir carga genética alta de alelos recessivos deletérios, de forma que endogamia, em particular autofecundação, pode levar a fertilidade reduzida (Boshier, 2000).

CAPÍTULO 2. PADRÕES DE PRODUÇÃO DE FLORES, FRUTOS E CACHOS EM *Oenocarpus bacaba*: QUAIS OS FATORES QUE LIMITAM A PRODUÇÃO DE SEMENTES EM FLORESTA?

INTRODUÇÃO

O desenvolvimento dos óvulos em sementes pode ser restringido pela insuficiência de recursos abióticos e maternos, incompatibilidade genética, ou barreiras ecológicas aos polinizadores (Cunningham, 1995). Os fatores que limitam a produção de frutos e os processos que causam sua variação têm sido discutidos em torno da dicotomia entre limitação de pólen e limitação de recursos (Cunningham, 2000). Enquanto o sucesso reprodutivo feminino pode ser mais limitado por recursos, o masculino, ou o acesso aos gametas masculinos, pode ser mais limitado pelo comportamento dos polinizadores, fenômeno esse hipotetizado pelo princípio de Bateman (1948). Exemplos empíricos mostram que limitação de recursos é mais importante para muitas espécies (Stephenson, 1981), mas pesquisas experimentais a partir de 1980 mostram que a limitação de pólen é também importante para outras espécies (Bierzychudek, 1981; Lee & Bazzaz, 1982; Piñero et al., 1982; Snow, 1986). Além disso, tanto pólen como recursos podem limitar diferencialmente as plantas numa mesma população como podem estar interagindo (Haig & Westby, 1988; Campbell & Halama, 1993). Para *Physalis longifolia*, por exemplo, enquanto

indivíduos pequenos foram limitados por pólen, indivíduos maiores foram limitados tanto por recursos como pólen (Lawrance, 1993)

A dicotomia original têm sido substituída por uma visão que considera as medidas de curto prazo do sucesso reprodutivo, mas também as de fecundidade de longo prazo na vida da planta (Herrera, 1991; Cunningham, 2000).

Conforme sugerido por Cunningham (1996), se a alocação de recursos limita a produção de frutos por inflorescência, um dos seguintes padrões seria esperado: i. plantas maiores ou plantas em locais mais ensolarados produzem mais frutos, demonstrando uma relação positiva entre parâmetros de reserva (carboidratos) e produção de frutos. ii. desenvolvimento de frutos em infrutescências atuais é reduzido em plantas que produziram muitos cachos em passado recente, devido à limitação de recursos; iii. o número de frutos declina após início de desenvolvimento devido ao aborto de frutos, mediado por recursos limitados que é maior em plantas que são menores, estão sombreadas, ou têm reproduzido freqüentemente em passado recente. Em contraste, se a produção de frutos por infrutescência é primariamente limitada por pólen, pode-se esperar que pequena ou ausência de relação exista entre parâmetros de reserva e desenvolvimento de frutos.

Níveis de luz no subosque de florestas chuvosas são tipicamente baixos e a variação na disponibilidade de luz têm influenciado a reprodução de palmeiras de subosque (Chazdon & Fetcher, 1984) e outras plantas em florestas tropicais e temperadas (Clark & Clark, 1987; Lepsch-Cunha & Mori, 1999).

Oenocarpus bacaba Mart. é uma palmeira arbórea, de sub-dossel, monóica, com forte dicogamia (Balick 1986). Dentre as palmeiras da Amazônia, *Oenocarpus bacaba* é a que produz mais frutos. Possui forte interação com a fauna, que se alimenta de pólen e frutos. São encontradas em pastos e capoeiras, sendo algumas vezes preservadas pelos caboclos nesses locais no momento de corte. As árvores de áreas de pastagem se distinguem morfologicamente daquelas de floresta por possuírem diâmetro e número de folhas maiores e altura menor, e fenologicamente, produzem mais cachos (Cruz, 2001). O vinho da bacaba, suco feito com seus frutos parecido ao suco de açaí, é regionalmente muito consumido. De seus frutos retira-se também óleo parecido ao azeite de oliva. Tem distribuição geográfica ampla pela Amazônia, permitindo que resultados obtidos aqui possam ser amplamente utilizados. Do ponto de vista econômico, é uma alternativa de produto não-madeireiro para uso sustentado de florestas, e, do ponto de vista conservacionista, pode ser considerada uma espécie-chave para a comunidade florestal, além de centro de dispersão de propágulos em pastos e capoeiras, facilitando a recuperação de áreas degradadas.

Dentro de um estudo mais amplo sobre os efeitos da fragmentação no sucesso reprodutivo de *O. bacaba* (Capítulo 3), é esclarecedor verificar, no ambiente natural da espécie, qual a influência dos recursos abióticos e maternos nos seus padrões de produção de flores, frutos e sementes. Para diferenciar entre a variação natural dos fatores que influenciam a fecundidade de *O. bacaba* daquela ocorrida após a fragmentação, as

seguintes questões foram levantadas quanto às plantas que habitam a mata contínua não perturbada:

- A variação na fecundidade de *O. bacaba* pode ser explicada pela quantidade de recursos armazenada (tamanho da árvore) ou recebida (luminosidade) pelas árvores?
- O número de reproduções na história de vida da planta (cachos produzidos com a idade) e atuais (número de cachos recentes) interferem na produtividade das árvores?
- Os fatores de limitação de recursos (tamanho e luminosidade), de maturidade (número de marcas reprodutivas) e de inibição de recursos (número de cachos atuais) interagem conferindo uma explicação para a produtividade?
- Um maior número de flores confere um número maior de frutos?
- Tamanho e germinação de sementes dependem das características da mãe e da disponibilidade de luz recebida?
- As variáveis analisadas explicam a variação na produtividade de sementes de *Oenocarpus bacaba* em seu ambiente natural?

METODOLOGIA

Este estudo foi feito conjuntamente com outro, apresentado nesta tese no Capítulo 3, que analisou o efeito da fragmentação e desmatamento no sucesso reprodutivo de populações de bacaba localizadas em fragmentos de diferentes tamanhos, capoeira e pasto, além de mata

contínua. O local de estudo e uma abordagem mais pormenorizada sobre a espécie estão descritos no Capítulo 3 supracitado.

Os padrões de produção de flores, frutos, cachos e viabilidade de sementes foram analisados em árvores de mata contínua e de fragmentos de 100-ha localizadas nas reservas do Km 41, Cabo Frio, Dimona e Porto Alegre pertencentes ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. Todas as árvores analisadas localizam-se a mais de 300 m da borda florestal, distância considerada limite ao efeito de borda (Laurance et al., 2000). As árvores de fragmentos de 100-ha distantes mais de 300 m da borda das reservas da Porto Alegre e Dimona foram incluídas nessas análises por não ter ocorrido significância nos testes de escores de Wilcoxon entre mata contínua (N= 39) e essas árvores (N=21), considerados o número de cachos totais ($X^2 = 0.75$; Pr < 0.39), número de cachos velhos no caule ($X^2 = 1.53$, Pr < 0.22), cachos abortados ($X^2 = 0.10$, Pr < 0.75) e cachos saudáveis ($X^2 = 0.11$, Pr < 0.75).

Cachos saudáveis são aqueles que não abortaram a maior parte de suas flores ou frutos imaturos durante as observações. Cachos doentes incluem cachos abortados, murchos e raquíticos. Como todos eles, em geral, abortam todas as flores ou frutos, foram chamados nas análises de *cachos abortivos*. Descrição pormenorizada dos tipos pode ser vista no Capítulo 3.

Cachos velhos são aqueles vistos no caule da planta, cujos frutos já foram totalmente dispersados. *Cachos totais* equivale à somatória de cachos saudáveis + cachos abortados + cachos velhos no caule. *Cachos novos produzidos* é igual ao número total de cachos - cachos velhos.

Como o número de árvores observadas no estudo geral (Cap. 3) era grande (~400), as observações das árvores foram alternadas durante os meses, mas em um intervalo que permitiu o acompanhamento das diferentes fases dos cachos em todas elas. Apesar dessa alternância, todos os diferentes habitats foram visitados mensalmente nos diferentes sítios, exceção às matas do Km41, Cabo Frio e pasto da Porto Alegre, observados somente duas vezes. No mês de junho todas as árvores foram observadas. As análises do número de cachos totais e de cachos doentes por árvore foram feitas utilizando esse mês como data inicial e o mês de outubro como data final; isso porque em outubro foi possível compilar os dados de todas as árvores e todos os cachos através das observações de outubro, mas também, por extrapolação, através das observações de agosto, setembro e novembro.

Em outubro de 1999 a maioria das árvores foi observada em função de maior esforço de campo (N = 116) e puderam ser consideradas quanto à produtividade de cachos e marcas reprodutivas. Dessas, 35 árvores/35 cachos foram coletadas durante o ano de coleta e puderam ser analisadas quanto aos aspectos da reprodução discutidos aqui. A maioria das análises feitas neste capítulo consideraram os dados fenológicos pontuais, somente deste mês. As observações entre os meses de junho e outubro de 1999 (N=60) foram aqui incluídas para confrontar com os dados pontuais de outubro e para informar melhor sobre o destino dos cachos.

Análises de regressão e regressão múltipla foram utilizadas para verificar a dependência entre as variáveis isoladamente e em conjunto de fatores independentes.

