



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI**



**FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO DA COMUNIDADE ARBÓREA NA ZONA
DE PRESERVAÇÃO DA VIDA SILVESTRE BASE 4, TUCURUÍ, PARÁ:
PADRÕES GERAIS E VARIAÇÕES ENTRE ESPÉCIES**

ANTONIA GLEISSIANE ALVES ARAÚJO PEREIRA

BELÉM – PA

2008



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI



**FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO DA COMUNIDADE ARBÓREA NA ZONA
DE PRESERVAÇÃO DA VIDA SILVESTRE BASE 4, TUCURUÍ, PARÁ:
PADRÕES GERAIS E VARIAÇÕES ENTRE ESPÉCIES**

ANTONIA GLEISSIANE ALVES ARAÚJO PEREIRA

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Botânica, área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de **MESTRE**.

Orientadora:

Bióloga Prof^ª. Maria Aparecida Lopes, Ph. D.

BELÉM – PA

2008



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI



**FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO DA COMUNIDADE ARBÓREA NA ZONA
DE PRESERVAÇÃO DA VIDA SILVESTRE BASE 4, TUCURUÍ, PARÁ:
PADRÕES GERAIS E VARIAÇÕES ENTRE ESPÉCIES**

ANTONIA GLEISSIANE ALVES ARAÚJO PEREIRA

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Botânica, área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de **MESTRE**.

BANCA EXAMINADORA

Maria Aparecida Lopes, Ph.D. – Orientadora
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ

Rodolfo Aureliano Salm, Doutor – 1º Examinador
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ

Ana Luisa Kerti Mangabeira Albernaz, Doutora – 2ª Examinadora
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

Mário Augusto Gonçalves Jardim, Doutor – 3º Examinador
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

Izildinha de Souza Miranda, Doutora – 4ª Examinadora
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

Dedico

A Deus, por tudo...

Aos meus pais (*in memoriam*) por todo exemplo e ensinamento, plantado muitas vezes na dor.

À minha família, para que nenhum jamais desista de seus sonhos. A vitória é de todos.

À Cida Lopes, cuja solidariedade tem sido presente desde o início da minha formação acadêmica.

Agradecimentos

Em primeiro lugar ao meu Deus, meu consolo, meu sustento, meu Mestre e amigo. A Ele toda a Glória e todo Louvor pelas maravilhas que realizou e realiza na minha vida. À Maria Santíssima, tantas vezes minha Mãe.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal Rural da Amazônia através do Programa de Pós – Graduação em Botânica Tropical.

Ao CNPq pela bolsa concedida (130011/2007-0) e financiamento de parte da pesquisa através do Edital Universal (processo 476648/2003-3), e a ELETRONORTE por todo apoio logístico e pelos dados de precipitação cedidos para as análises.

A minha orientadora Profa. Dra. Cida Lopes por todo apoio, amizade, carinho, pelos ensinamentos acadêmicos e de vida durante estes anos, por suportar meus melindres e pirraças. Só Deus poderá compensá-la por tudo que você fez por mim durante todo esse tempo de formação.

Aos professores – pesquisadores do Museu Emílio Goeldi que deixaram suas contribuições. Ao Dr. Márcio Pietrobom por todo ensinamento sobre as Pteridófitas. Ao Dr. João Ubiratan (Bira) por toda compreensão, auxílio e momentos descontraídos também. À Dagmar nossa querida secretária. Nossa Dag você é mil!!!

Aos funcionários do Centro de Proteção Ambiental de Tucuruí que sempre atendiam as minhas solicitações nas viagens de campo. Aos agentes ambientais da ZPVS Base 4 e Ilha de Germoplasma pelas conversas e brincadeiras e, claro, aos nossos cozinheiros. Valeu Tarzan! Valeu Pitácio! Agradeço especialmente aos auxiliares de campo Pepino (Juscelino) e Luís Alves que me auxiliaram desde o início deste trabalho. Obrigada por tudo que vocês me ensinaram. Sem a ajuda de vocês teriam sido difíceis os dias de campo.

Ao Sr. Manoel Cordeiro, técnico da EMBRAPA, pela identificação das espécies no campo.

À galera do Laboratório de Ecologia e Conservação de Florestas Tropicais Deborah, Lêda, Leonardo, Raquel, Tatyana e Vivian, pela amizade, risos, brincadeiras e pela oportunidade de trabalharmos juntos.

A todos os meus colegas de turma durante o mestrado.

Ao Ministério Universidades Renovadas por me ensinar a sonhar “*Um sonho de Amor para o mundo*”. Aos meus queridos amigos Jorgielly (jojoquita, jojobolinha), Márcia, minha amiga e companheira nas “agonias” do mestrado, Luiz (qual é mesmo o teu sinal?),

Júnior, amigo guerreiro desde a graduação, Edu e Keyla (coisa feia hein, interrompendo o beijo dos outros!), Bruno (e aí Tuc já tirou o teu cochilo de oito horas?), Angelina (e aí Gê, precisa de um lenço?), Milene (ei Mi, comendo muito ainda pra manter o corpo de Barbie?), Lorena (nossa ministra!), Eli (tua mão desceu sobre mim...), meu querido Nilo e a Lorena Limão (aê Loli!!! Tcha, tcha, tcha...). Obrigada a todos vocês e àqueles que não foram citados, mas que tiveram e têm grande importância na minha vida. Obrigada por todo carinho, ensinamentos, discussões e construções. Obrigada seu Totó e tia Berê.

Aos meus amigos e companheiros “cantantes” e “tocantes” Agostinho, Amalia, Danilo, Eliane, Iara, Moisés, Robson e San. Obrigada por todo exemplo e companheirismo nestes anos.

À minha avó Santa pelo amor, cuidado, pelos poemas quando eu era criança, pelos cafunés, pelo “baião” e pelas tantas cantigas que cantou para eu ouvir. Aos meus irmãos e irmãs esta vitória também é para vocês. À Amélia e Socorro pela paciência, amizade durante todos esses anos, por cuidarem do meu pai, quando ele ainda estava entre nós, pra que eu pudesse estudar e por não me deixarem desistir diante dos obstáculos – e olha que eles foram muitos. Aos meus sobrinhos, lindos e lindas, pela admiração e carinho, que eles aproveitem as oportunidades que seus pais não tiveram. Enfim, a toda a minha família.

Tuus totus ego sum, et omnia mea tua sunt.

SUMÁRIO

LISTA DE QUADROS E TABELAS.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	vii
RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	3
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	5
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	11
CAPÍTULO 1: Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea na Zona de Preservação da Vida Silvestre Base 4, Tucuruí, Pará.....	16
ABSTRACT.....	18
RESUMO.....	19
Introdução.....	20
Material e métodos.....	21
Resultados.....	26
Discussão.....	33
Referências bibliográficas.....	36
Apêndice.....	41
CAPÍTULO 2: Fenologia reprodutiva de palmeiras arborescentes no leste do estado do Pará.....	64
ABSTRACT.....	66
RESUMO.....	67
Introdução.....	68
Material e métodos.....	69
1. <i>Área de estudo.....</i>	<i>69</i>

2. Coleta de dados.....	70
2.1. Amostragem das palmeiras e observações fenológicas	70
3. Análise dos dados	70
3.1. Variáveis fenológicas	70
3.2. Comparação entre anos.....	71
3.3. Correlação com os fatores climáticos	71
Resultados.....	72
1. Composição e estrutura das palmeiras.....	72
2. Variáveis fenológicas.....	72
3. Correlação com os fatores climáticos	76
Discussão.....	77
1. Composição e estrutura das palmeiras.....	77
2. Variáveis fenológicas e sazonalidade	77
Referências bibliográficas	80
Apêndice.....	84
CONSIDERAÇÕES FINAIS	86

LISTA DE QUADROS E TABELAS

Tabela 1.1: Porcentagens de espécies nas fenofases flor e fruto maduro nos anos de 2005 e 2006 por estação na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará.	29
Tabela 1.2: Análise de estatística circular para testar a ocorrência de sazonalidade no comportamento fenológico das espécies na comunidade arbórea, nos anos de 2005 e 2006, da ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará. O teste de Rayleigh indica a significância dos ângulos médios ou datas médias.	30
Tabela 1.3: Correlações de Spearman entre as fenofases flor aberta e fruto maduro e a precipitação e insolação mensais durante os anos de 2005 e 2006 na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará. Correlações na região sombreada foram significativas. Prec 0: precipitação no mês do evento fenológico; Prec 1: precipitação no mês anterior; Prec 2: precipitação dois meses antes.	32
Tabela 2.1: Densidade das populações, média e desvio padrão das medidas de DAP e altura das espécies na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil. P1, P2, etc. = parcelas amostrais	72
Quadro 2.1: Comparações com o teste múltiplo de Dunn, letras iguais indicam que as médias não foram significativamente diferentes ($Q_{0,05}$). As abreviações em itálico se referem à primeira letra do gênero e às duas primeiras letras da segunda palavra do nome da espécie. As comparações foram feitas com as espécies com pelo menos cinco indivíduos reproduzindo.....	73
Tabela 2.2. Variáveis fenológicas de cinco espécies de palmeiras na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil. As abreviações em itálico se referem às espécies e são formadas pela primeira letra do gênero e as duas primeiras letras da segunda palavra do nome da espécie. Fl = flor aberta, % = porcentagem de indivíduos na fenofase, DP = desvio padrão. Valores são dados em meses.....	75
Tabela 2.3: Variáveis fenológicas de fruto imaturo e maduro de cinco espécies de palmeiras na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil. As abreviações em itálico se referem às espécies e são formadas pela primeira letra do gênero e as duas primeiras letras da segunda palavra do nome da espécie. Fi = fruto imaturo, Fm = fruto maduro, % = porcentagem de indivíduos na fenofase, DP = desvio padrão. Valores são dados em meses.....	76

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa da área de estudo e parcelas amostrais. Fonte: Google Earth 2008	20
Figura 1.1: Dados climatológicos para o período do estudo (novembro/2004 a abril/2007). Insolação na latitude 03°. Fontes: Estação do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia) em Tucuruí (temperatura e insolação) e Estação Meteorológica da Eletronorte (precipitação). ...	22
Figura 1.2: Porcentagens de espécies e indivíduos nas fenofases reprodutivas botão e flor aberta durante o período do estudo na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará.	27
Figura 1.3: Porcentagens de espécies e indivíduos nas fenofases reprodutivas fruto imaturo e fruto maduro durante o período do estudo na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará.	28
Figura 2.1: Dados climatológicos para o período do estudo (novembro/2004 a abril/2007). Insolação na latitude 03°. Fontes: INMET – Instituto Nacional de Meteorologia, Estação de Tucuruí (temperatura e insolação) e Estação Meteorológica da Eletronorte (precipitação). ...	69
Figura 2.2: Porcentagens de indivíduos nas fenofases flor aberta (esquerda) e fruto imaturo e fruto maduro (direita) durante o período do estudo na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil.....	74

RESUMO

(Floração e frutificação da comunidade arbórea na Zona de Preservação da Vida Silvestre Base 4, Tucuruí, Pará: padrões gerais e variações entre espécies)

O estudo dos padrões fenológicos é de grande importância para a compreensão da estrutura e do funcionamento dos ecossistemas naturais. Apesar da grande variedade de padrões, o entendimento da periodicidade de flores e frutos nas florestas tropicais é limitado. O objetivo deste trabalho foi conhecer o ritmo de produção de flores e frutos da comunidade arbórea em uma floresta ombrófila aberta na área de influência do reservatório da UHE Tucuruí, e na família Arecaceae, em particular, devido à grande importância de seus componentes para a fauna de frugívoros. As seguintes questões foram examinadas: 1) Quais os padrões de floração e frutificação apresentados pelas espécies arbóreas na comunidade local? 2) Esses padrões se repetem entre os anos? 3) Os eventos fenológicos de floração e frutificação estão relacionados às variações na precipitação, insolação e temperatura? 4) Quais os padrões apresentados pelas espécies de palmeiras na comunidade local? 5) Existe variação fenológica intra e interespecífica na família? A região possui duas estações bem definidas – chuvosa e seca – sendo agosto e setembro os meses de menor precipitação. As temperaturas médias mensais são $> 24^{\circ}\text{C}$ e a pluviosidade anual > 2.500 mm. Foram monitorados mensalmente os indivíduos com $\text{DAP} \geq 10$ cm em sete parcelas de um hectare e anotadas presença (ou ausência) de botões florais, flores, frutos imaturos e maduros de novembro/2004 a abril/2007. O número de espécies e indivíduos em atividade fenológica foi comparado entre anos. Correlações foram realizadas com a precipitação até dois meses antes, e com insolação e temperatura do mês do evento. Para caracterizar a fenologia das espécies na comunidade e na família Arecaceae, foram calculadas primeira ocorrência, sincronia (dentro de Arecaceae), pico e duração das fenofases flor aberta, fruto imaturo (apenas Arecaceae) e fruto maduro. Foram acompanhados 2.982 indivíduos distribuídos em 49 famílias, 152 gêneros e 295 espécies, sendo 331 palmeiras pertencentes a cinco espécies. O período com maior porcentagem de espécies com flor foi durante a estação seca e com frutos maduros no início da estação chuvosa. As datas de início e pico das fenofases não foram significativamente diferentes entre os anos, na comunidade geral. Floração apresentou correlações positivas com insolação e temperatura e negativa com precipitação. Frutificação foi negativamente correlacionada com insolação e precipitação. As espécies de palmeiras diferiram no grau de sazonalidade da reprodução, mas de maneira geral apresentaram longos períodos de frutificação. Extensos períodos de frutificação é o padrão comumente encontrado em

palmeiras e pode estar relacionado a uma maior probabilidade de sucesso na dispersão de sementes e germinação. Entre as palmeiras, a maioria das variáveis fenológicas analisadas não ocorreu no mesmo período entre as espécies e não foram encontradas evidências de restrições filogenéticas entre as espécies. Os padrões fenológicos encontrados na comunidade local são semelhantes aos encontrados em outras florestas tropicais. Devido à ausência de estudos anteriores à implantação da Usina, não foi possível verificar se as mudanças na paisagem local afetaram os padrões fenológicos apresentados pela comunidade. Nós sugerimos, entretanto, que estes padrões não foram alterados no nível da comunidade, mas algumas mudanças podem estar ocorrendo em nível populacional, possivelmente devido a alterações nos processos de polinização e dispersão em algumas espécies.

Palavras-chave: Amazônia oriental, sazonalidade, floração, frutificação, sincronia, diversidade de palmeiras, floresta ombrófila aberta.

ABSTRACT

(Flowering and fruiting of a tree community at the Zona de Preservação da Vida Silvestre Base 4, Tucuruí, Pará: general patterns and variations among species)

Knowledge of phenological patterns is of great importance for understanding the structure and functioning of natural ecosystems. Despite the great variety of patterns, knowledge of flowering and fruiting periodicity in tropical forests is limited. The objective of this study was to determine general patterns of flower and fruit production of a tree community in an open rainforest within the area of influence of the UHE Tucuruí Reservoir, and focus in particular on the Arecaceae family due to its importance as a resource for frugivorous fauna. The following questions were examined: 1) What flowering and fruiting patterns are presented by tree species in the local community? 2) Are these patterns repeated among years? 3) Are flowering and fruiting events related to variations in precipitation, insolation and temperature? 4) What patterns do palm species present? 5) Is there intra and interespecific phenological variation within the palm family? The region possesses two well defined seasons, a rainy and a dry one, August and September have the lowest precipitation. Average monthly temperatures are $> 24^{\circ}\text{C}$ and the annual rainfall $> 2,500$ mm. In seven one-hectare plots, all individuals with a DBH ≥ 10 cm were marked and monitored for the presence of flower buds, open flowers, unripe and ripe fruits each month from November/2004 to April/2007. The number of species and individuals in phenological activity was compared between years. Correlations with precipitation up to two months before, and insolation and temperature at the month of the event were undertaken. To characterize the phenology of the species in the community the first occurrence, synchrony (within Arecaceae), peak and duration of open flowers, immature (only Arecaceae) and mature fruits phenophases were calculated. During the study, 2,982 individuals distributed in 49 families, 152 genera and 295 species, including 331 palms belonging to five species were monitored. The dry season was the period with the largest percentage of species in flower, while for fruits it was the beginning of the rainy season. Phenophase start dates and peaks were not significantly different between years in the community as a whole. Flowering was positively correlated with insolation and temperature and negatively with precipitation while fruiting was negatively correlated with insolation and precipitation. The palm species differed in their degree of reproductive seasonality, but in general, they presented long fruiting periods. Extensive fruiting periods are commonly found in palms and can be related to a higher probability of seed dispersal and germination success. Among the palm species here,

the majority of phenological variables analyzed did not occur at the same period and no evidence was found of phylogenetic constraints among species. The phenological patterns found in the local community are similar to those found in other tropical forests. Due to the absence of studies before the implantation of the UHE dam it was not possible to verify if changes at the local landscape level had affected phenological patterns. We suggest, however, that patterns have not been modified at the community level, but some may be occurring at population levels, possibly due to alterations in pollination and seed dispersal processes of some species.

Key words: Eastern Amazonian, seasonality, flowering, fruiting, synchrony, palm diversity, open rainforest.

INTRODUÇÃO GERAL

Fenologia

A fenologia estuda a ocorrência de eventos biológicos repetitivos ao longo do período de vida das plantas e sua relação com os fatores bióticos e abióticos, buscando entender como ocorre a sazonalidade dos fenômenos biológicos e como estes estão relacionados à história dos ambientes (MORELLATO et al., 1989; MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1990). Conhecer e compreender os padrões fenológicos de espécies em ecossistemas naturais é de grande importância para os estudos ecológicos sobre diversidade, produtividade e organização das comunidades e das interações animal-plantas.

Flores e frutos são importantes recursos alimentares para muitas espécies animais que, por sua vez, influenciam a sobrevivência das populações vegetais através de processos como polinização, predação e dispersão de sementes. O estudo da fenologia permite saber os tipos de frutos, quando e em que quantidades estão disponíveis aos frugívoros em uma determinada área, visto que, mesmo nas regiões tropicais de clima mais uniforme, há uma variação temporal na oferta desses recursos (van SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993; GALETTI; PIZO; MORELLATO, 2003).

Entender como a distribuição dos recursos vegetais no ambiente afeta a abundância dos animais e como os animais influenciam as populações vegetais é de suma importância para o desenvolvimento de programas de conservação e manejo da vida silvestre e regeneração de áreas florestadas. Neste contexto, estudos fenológicos fornecem informações ecológicas básicas para a formulação de propostas de manejo visando à conservação da floresta e dos recursos naturais (MOONEY et al., 1980; GALETTI; PIZO; MORELLATO, 2003).

As florestas tropicais apresentam grande variedade de padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos, tanto em pequena como em grande escala (MORELLATO et al., 2000). Apesar dessa variedade de padrões, o entendimento da periodicidade de flores e frutos ou da queda e produção de folhas das árvores de florestas tropicais é limitado (BENDIX et al., 2006). Embora a maioria dos estudos aponte para a importância dos fatores ambientais na determinação dos eventos fenológicos (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; OPLER; FRANKIE; BAKER, 1976; HILTY, 1980; KOPTUR et al., 1988; van SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993; MORELLATO et al., 1989; 2000; BRENES; D'STEFANO, 2001; PAROLIN, 2002), vários autores têm levantado hipóteses não adaptativas, como fatores endógenos, a história de vida das plantas e limitações filogenéticas para explicar tais eventos (BORCHERT, 1983; ERIKSON et al., 1983; KOCHMER; HANDEL, 1986).

Os estudos realizados em florestas tropicais sazonais têm apontado a periodicidade das secas e mudanças na disponibilidade de água como os principais fatores controladores dos ritmos dos eventos fenológicos nessas florestas (OPLER; FRANKIE; BAKER, 1976; BORCHERT, 1983; REICH; BORCHERT, 1984; REICH, 1995). Já nas florestas tropicais não sazonais a relação entre clima e fenologia não é clara e os padrões de ocorrência e disponibilidade de recursos como folhas, flores e frutos são ainda desconhecidos (MORELLATO et al., 2000).

Os estudos sobre fenologia de árvores tropicais podem ser divididos em dois grupos: os que procuram entender o comportamento intrapopulacional de determinada espécie em relação a fatores ambientais; e aqueles que buscam demonstrar a fenologia de guildas ou comunidades, a fim de revelar padrões de florescimento, frutificação e foliação no nível da comunidade ou averiguar a disponibilidade de alimentos para os consumidores (van SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993; NEWSTROM; FRANKIE; BAKER, 1994). Para van Schaik; Terborgh; Wright (1993) é essencial considerar como cada um dos fatores, bióticos e abióticos, influencia a fenologia. Segundo estes autores, quando processos bióticos favorecem a convergência fenológica, é a força desses processos que determina a amplitude ou a intensidade da resposta, enquanto fatores climáticos determinam o período em que o evento ocorrerá.

Em florestas tropicais sazonais, a floração na maioria das espécies ocorre geralmente na estação seca (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974) ou início da estação chuvosa (MORELLATO et al., 1989; van SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993), alcançando algumas vezes altas taxas nos dois períodos (van SCHAIK, 1986). Já os picos de frutificação ocorrem em maior proporção na segunda metade da estação seca, como em florestas da Costa Rica (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974), de Sumatra (van SCHAIK, 1986) e do sudeste do Brasil (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1996; RUBIM, 2006), e na estação chuvosa em florestas do centro-oeste do Brasil (REYS; GALETTI; MORELLATO, 2005). Em florestas não-sazonais, ou fracamente sazonais a frutificação não parece tão associada à estação chuvosa (van SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993). Morellato et al. (2000), por exemplo, não encontrou uma sazonalidade significativa, em florestas tropicais não-sazonais, sendo a frutificação distribuída ao longo do ano.

Na região Amazônica diversos padrões foram encontrados: maior proporção de espécies frutificando na estação seca, com o amadurecimento dos frutos durante o período chuvoso (ALENCAR; ALMEIDA; FERNANDES, 1979; ARAÚJO, 1970); ocorrência tanto

na estação seca como na chuvosa (ALENCAR, 1990) e Wallace e Painter (2002) encontraram padrões de frutificação diversos entre habitats em uma mesma região na Amazônia boliviana.

Areaceae

Nas florestas pluviais neotropicais, as palmeiras formam uma das famílias mais diversas e proeminentes e estão entre as espécies arbóreas mais abundantes nos trópicos (PERES, 1994a, SCARIOT, 1999, SVENNING, 1999). Elas se apresentam em uma variedade de formas de crescimento e ocorrem desde o sub-bosque até o dossel da floresta em todos os tipos de solo e formações topográficas (KAHN; CASTRO, 1985; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2007). Segundo Henderson; Galeano; Bernal (1995), as florestas tropicais têm uma das mais altas diversidades de palmeiras do mundo com 66 gêneros e 550 espécies. No Brasil, a Amazônia é o bioma que abriga maior diversidade com 35 dos 42 gêneros e cerca de 150 das 208 espécies nativas reconhecidas (HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; LORENZI et al., 2004).

Dentre os gêneros que ocorrem na Amazônia 22 têm sua distribuição restrita à região (FERREIRA, 2005). Além da alta diversidade local, a composição de espécies difere entre habitats (KAHN; de GRANVILLE, 1992; PERES, 1994a), principalmente em função de fatores edáficos (CLARK et al., 1995), posição topográfica (KAHN; CASTRO, 1985; SVENNING, 1999) e heterogeneidade dos microhabitats (SVENNING, 1999). Kahn; Mejia; Castro (1988), em seu estudo no baixo rio Tocantins próximo à cidade de Tucuruí, encontraram 3.446 indivíduos em todos os estágios de crescimento, distribuídos em 12 espécies e 8 gêneros em 3,84 ha. Em outro trabalho realizado na área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica de Tucuruí (OHASHI et al. dados não publicados) foram registrados 576 indivíduos ($DAP \geq 25$ cm) distribuídos em cinco espécies e quatro gêneros, em uma área amostral de 20 ha.

As palmeiras, assim como a maioria das plantas tropicais, exibem variação sazonal na produção de flores e frutos, tanto no nível da comunidade como de espécies, mesmo em florestas com poucas variações climáticas (DE STEVEN et al., 1987; FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; van SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993; ADLER; LAMBERT, 2008). Apesar de sua grande abundância, elas são extremamente susceptíveis à fragmentação de habitat (SCARIOT, 1999; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2007), porque muitas espécies realizam reprodução cruzada de forma obrigatória e dependem de insetos altamente especializados para a polinização (HENDERSON, 1986; LISTABARTH, 2001). Seus frutos são bastante variáveis no tipo, cor, tamanho e forma. Na maioria das espécies eles

são do tipo drupa, mas alguns são considerados do tipo baga, por serem carnosos, com uma a três sementes envoltas por um endocarpo mole (LORENZI et al., 2004).

Visto que algumas espécies de palmeiras têm seus períodos de frutificação separados de outras plantas na comunidade e/ou possuem longos períodos de frutificação, em nível individual e populacional, elas são consideradas recursos-chave para os frugívoros em tempos de escassez (TERBORGH, 1986; GALETTI; ALEIXO, 1998; SPIRONELO, 1991; PERES, 1994b). Os frutos das palmeiras são consumidos e dispersados por um grande número de animais, como mamíferos de pequeno (ADLER; LAMBERT, 2008), médio (PIRES, 2006) e grande porte (ZONA; HENDERSON, 1989; PERES, 1994b), aves (GALETTI; ALEIXO, 1998), répteis, peixes e insetos (ZONA; HENDERSON, 1989) e que auxiliam no estabelecimento de novos indivíduos (SMYTHE, 1989).

Além de seu papel ecológico, as palmeiras têm enorme importância econômica no comércio local e também no mercado mundial (TOMLINSON, 1979; SCARIOT, 1999; SVENNING, 1999; VORMISTO, 2002; CLEMENT; LLERAS; van LEEUWEN, 2005). A importância e utilidade das palmeiras têm sido registradas em vários estudos (PRANCE et al., 1987; ROCHA; SILVA, 2005). Muitas espécies são utilizadas pelas populações humanas para alimentação (palmito, sucos, frutos, etc.), construções, extração de fibras, óleos, utensílios, ceras, látex, bebida alcoólica, venenos, usos medicinais, além de terem um considerável valor estético (TOMLINSON, 1979; VORMISTO, 2002).

Contexto local e objetivos deste estudo

Até o momento, estudos fenológicos em nível de comunidade na Amazônia oriental não foram encontrados na literatura científica, apesar da necessidade urgente de informações ecológicas básicas que auxiliem na elaboração de programas de conservação e manejo da vida silvestre nesta região. Esta é uma área crítica do ponto de vista da conservação do bioma, devido a seu longo histórico de ocupação e à concentração de grandes projetos de desenvolvimento como Carajás e a Usina Hidrelétrica de Tucuruí (UHE Tucuruí) (UHL; BEZERRA; MARTINI, 1997).

A implantação da UHE Tucuruí em 1985 e a consequente fragmentação da paisagem dividiu a comunidade natural entre as diversas ilhas (entre 1.600 e 1.700) que se formaram no lago. As ilhas comportam conjuntos diferentes de espécies definidos por suas distribuições por ocasião do enchimento do reservatório e pelas características das próprias espécies. Em ilhas muito pequenas, espécies podem eventualmente se extinguir ou podem ocorrer mudanças de seu comportamento. Silva (2003) em seu estudo sobre cuxiús

(*Chiropotes*) em uma ilha de 16,25 ha observou um consumo de flores maior que o de outros cuxiús em ambientes não fragmentados, o que pode trazer conseqüências deletérias para as populações das espécies consumidas.

Portanto, o conhecimento dos ritmos fenológicos na área de influência do reservatório é de suma importância para o desenvolvimento de estratégias de conservação tanto da comunidade natural como um todo, como de espécies – seja de plantas ou animais – em particular. No presente estudo foram investigadas as seguintes questões, na área de influência do reservatório da UHE Tucuruí, na Zona de Preservação da Vida Silvestre Base 4 em sete hectares de floresta, cinco em diferentes ilhas e duas na margem (Figura 1): 1) Quais os padrões de floração e frutificação apresentados pelas espécies arbóreas na comunidade local? 2) Esses padrões se repetem entre os anos? 3) Os eventos fenológicos de floração e frutificação estão relacionados às variações na precipitação e insolação? 4) Quais os padrões apresentados pelas espécies de palmeiras na comunidade local? 5) Existe variação fenológica intra e interespecífica? Espera-se que as fenofases na comunidade sejam sazonais ao longo do ano, com os eventos reprodutivos relacionados às variações no clima, tanto do mês do evento como dos meses anteriores. Espera-se encontrar também, para a maioria das espécies, algum grau de sincronia inter e intra-específica na produção de flores e frutos.

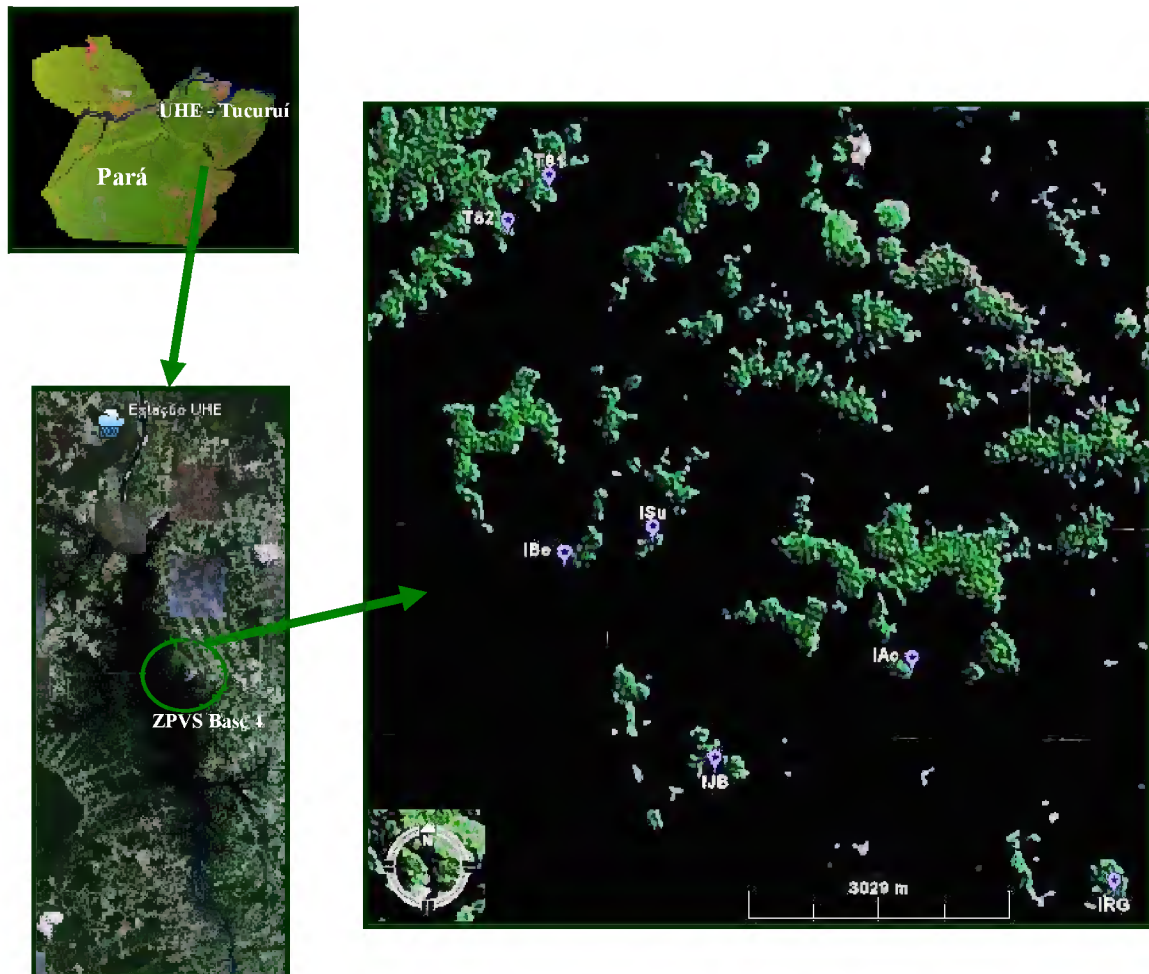


Figura 1: Área de estudo e parcelas amostrais. Fonte: Google Earth 2008

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADLER, G.H. & LAMBERT, T.D. Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. **Plant Species Biology**, 23: 9-17. 2008.
- ALENCAR, J.C. Interpretação fenológica de espécies lenhosas de Campina na Reserva Biológica de Campina do INPA ao norte de Manaus. **Acta Amazônica**, 20: 145-183. 1990.
- ALENCAR, J.C., ALMEIDA, R.A. & FERNANDES, N.P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. **Acta Amazônica**, 9(1): 163-198. 1979.
- ARAÚJO, V.C. Fenologia de essências florestais amazônicas I. **Boletim do INPA**, 4: 25p. 1970.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., AGUIRRE, A., BENÍTEZ-MALVIDO, J. & MANDUJANO, S. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. **Biological Conservation**, 138: 198-206. 2007.
- BENDIX, J., HOMEIER, J., ORTIZ, E., EMCK, P., BRECKLE, S., RICHTER, M. & BECK, E. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. **International Journal of Biometeorology**, 50(6): 370-384. 2006.
- BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica**, 15: 81-89. 1983.
- BRENES, C. & D'STEFANO, J. Comportamiento fenológico del árbol *Elaeagia uxpanapensis* (Rubiaceae), en un bosque pluvial premontano de Costa Rica. **Revista de Biología Tropical**, 49: 989-998. 2001.
- CLARK, D., CLARK, D., SANDOVAL M., R. & CASTRO C., M. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. **Ecology**, 76(8): 2581-2594. 1995.
- CLEMENT, C., LLERAS, E. & van LEEUWEN, J. O potencial das palmeiras tropicais no Brasil: acertos e fracassos das últimas décadas. **Agrociência**, 9(1-2): 67-71. 2005.
- DE STEVEN, D., WINDSOR, D., PUTZ, F. & LEÓN, B. D. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. **Biotropica**, 19(4): 342-356. 1987.
- ERIKSSON, O., INGHE, O., JERLING, L., TAPPER, P., TELENIUS, A. & TORSTENSSON, P. A note on non-adaptation hypothesis in plant ecology. **Oikos**, 41: 155-156. 1983.

- FERREIRA, E. Diversidade e importância econômica das palmeiras da Amazônia brasileira. In: **Anais do Congresso Nacional de Botânica, Conservação da Flora Brasileira**. Curitiba, PR: Sociedade Botânica do Brasil. 2005.
- FRANKIE, G., BAKER, H. & OPLER, P. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 62: 881-919. 1974.
- GALETTI, M. & ALEIXO, A. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, 35: 286-293. 1998.
- GALETTI, M., PIZO, M. & MORELATTO, L. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: CULLEN JR, L. & PÁDUA, C. R. **Métodos de estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre**. Curitiba: Editora da UFPR, Fundação O Boticário. 2003. pp. 395-422.
- HENDERSON, A. A review of pollination studies in the Palmae. **The Botanical Review**, 52(3): 222-259. 1986.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. Princeton: Princeton University Press. 1995.
- HILTY, S. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. **Biotropica**, 12: 292-306. 1980.
- KAHN, F. & CASTRO, A. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. **Biotropica**, 17(3): 210-216. 1985.
- KAHN, F. & de GRANVILLE, J. Palms in forest ecosystems of Amazonia. **Ecological Studies** 95. Berlin: Springer-Verlag. 1992.
- KAHN, F., MEJIA, K. & CASTRO, A. Species richness and density of palms in terra firme forest of Amazonia. **Biotropica**, 20(4): 266-269. 1988.
- KOCHMER, J. & HANDEL, S. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. **Ecological Monographs**, 56: 303-325. 1986.
- KOPTUR, S., HABER, W., FRANKIE, G. & BAKER, H. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, 4: 347-359. 1988.
- LISTABARTH, C. Palm pollination by bees, beetles and flies – why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Arecaceae, Euterpeinae). **Plant Species Biology**, 16: 165-181. 2001.

- LORENZI, H., SOUZA, H., COSTA, J., CERQUEIRA, L. & FERREIRA, E. **Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas**. Nova Odessa, São Paulo: Instituto Plantarum. 2004. 416p.
- MOONEY, H., BJORKMAN, O., HALL, A., MEDINA, E. & TOMLINSOM, P. The study of physiological ecology of tropical plants - current status and needs. **BioScience**, 30: 22-26. 1980.
- MORELLATO, L. & LEITÃO-FILHO, H. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, 50: 163-173. 1990.
- MORELLATO, L. & LEITÃO-FILHO, H. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian Forest. **Biotropica**, 28(2): 180-191. 1996.
- MORELLATO, L., RODRIGUES, R., LEITÃO-FILHO, H. & JOLY, C. Estudo fenológico comparativo de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, 12: 85-98. 1989.
- MORELLATO, L., TALORA, D., TAKAHASI, A., BENCKE, C., ROMERA, E. & ZIPARRO, V. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, 32(4b): 811-823. 2000.
- NEWSTROM, L., FRANKIE, G., & BAKER, H. (1994). A new classification for plant phenology base on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26: 141-159.
- OPLER, P., FRANKIE, G., & BAKER, H. (1976). Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, 3: 231-236.
- PAROLIN, P. Life history and environment of *Cecropia latiloba* in Amazonian floodplains. **Revista de Biologia Tropical**, 50: 531-545. 2002.
- PERES, C. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. **Biotropica**, 26(3): 285-294. 1994a.
- PERES, C. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. **Biotropica**, 26(1): 98-112. 1994b.
- PIRES, A. Perda de diversidade de palmeiras em fragmentos de mata Atlântica: padrões e processos. **Tese de Doutorado**. Rio Claro, São Paulo: Universidade Estadual Paulista. 2006.
- PRANCE, G., BALÉE, W., BOOM, B. & CARNEIRO, R. Quantitative ethnobotany and the case for conservation in Amazonian. **Conservation Biology**, 4: 296-310. 1987.

- REICH, P. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. **Canadian Journal of Botany**, 73: 164-174. 1995.
- REICH, P. & BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, 72: 61-74. 1984.
- REYS, P., GALETTI, M. & MORELLATO, L. Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no rio Formoso, Mato Grosso do Sul. **Biota Neotropica**, 5(2): 309-318. 2005.
- ROCHA, A. & SILVA, M. Aspectos fitossociológicos, florísticos e etnobotânicos das palmeiras (Arecaceae) de floresta secundária no município de Bragança, PA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 19(3): 657-667. 2005.
- RUBIM, P. Padrões fenológicos de espécies arbóreas em um fragmento de floresta semidecídua no estado de São Paulo: definição de padrões sazonais e comparações entre anos. **Dissertação de Mestrado**. Rio Claro, São Paulo: Universidade Estadual Paulista. 2006.
- SCARIOT, A. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. **Journal of Ecology**, 87: 66-76. 1999.
- SILVA, S. Comportamento alimentar do cuxiú-preto (*Chiropotes satanas*) na área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica de Tucuruí - Pará. **Dissertação de Mestrado**. Belém, Pará: Universidade Federal Rural da Amazônia/Museu Paraense Emílio Goeldi. 2003.
- SMYTHE, N. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. **Biotropica**, 21: 50-56. 1989.
- SPIRONELO, W. Importância dos frutos de palmeiras na dieta de um grupo de *Cebus apella* na Amazônia Central. **A Primatologia no Brasil**, 3: 285-296. 1991.
- SVENNING, J. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. **Journal of Ecology**, 87: (55-65). 1999.
- TERBORGH, J. **Five New World primates: a study in comparative ecology**. Princeton: Princeton University Press. 1983.
- TERBORGH, J. (1986). Keystone plant resources in the tropical forest. In: M. SOULÉ, *Conservation Biology* (pp. 330-340). Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- TOMLINSON, P. Systematics and ecology of the Palmae. **Annual Review Ecology and Systematic**, 10: 85-107. 1979.
- UHL, C., BEZERRA, O. & MARTINI, A. Ameaça à biodiversidade da Amazônia Oriental. **Série Amazônica N° 06**. Belém: Imazon. 1997. 34p.

- van SCHAIK, C. Phenological changes in a Sumatran rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, 2: 327-347. 1986.
- van SCHAIK, C., TERBORGH, J., & WRIGHT, J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review Ecology and Systematic*, 24: 353-377.
- VORMISTO, J. Palms as rainforest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? **Biodiversity and Conservation**, 11: 1025-1045. 2002.
- WALLACE, R. & PAINTER, L. Phenological patterns in a southern Amazonian tropical forest: implications for sustainable management. **Forest Ecology and Management**, 160: 19-33. 2002.
- ZONA, S. & HENDERSON, A. A review of mediated seed dispersal of palms. **Selbyana**, 11: 6-21. 1989.

CAPÍTULO 1

**Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea na Zona de Preservação da Vida
Silvestre Base 4, Tucuruí, Pará**

Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea na Zona de Preservação da Vida Silvestre

Base 4, Tucuruí, Pará¹.

ANTONIA GLEISSIANE ALVES² & MARIA APARECIDA LOPES^{2,3}

Titulo resumido: Fenologia reprodutiva em Tucuruí

§Artigo seguindo as normas da Revista Brasileira de Botânica

¹ Parte da dissertação de mestrado da primeira autora, Programa de Pós-Graduação em Botânica Tropical, convênio Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém – PA.

² Instituto de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Conservação de Florestas Tropicais, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa, 01 – Guamá. CEP: 66075- 110, Belém, Pará, Brasil.

³ Autor para correspondência maria@ufpa.br

ABSTRACT**(Reproductive phenology of a tree community at the Zona de Preservação da Vida Silvestre Base 4, Tucuruí, Pará)**

Knowledge of phenological patterns is of great importance for understanding the structure and functioning of natural ecosystems. The objective of this study was to determine general patterns of flower and fruit production of a tree community in an open rainforest within the area of influence of the UHE Tucuruí Reservoir. The region possesses two well defined seasons, a rainy and a dry one, August and September have the lowest precipitation. Average monthly temperatures are $> 24^{\circ}\text{C}$ and the annual rainfall $> 2,500$ mm. In seven on-hectare plots, all individuals with a $\text{DBH} \geq 10$ cm were marked and monitored for the presence of flower buds, open flowers, unripe and ripe fruits each month from November/2004 to April/2007. The number of species and individuals in phenological activity was compared between years. Correlations with precipitation up to two months before, and insolation and temperature at the month of the event were undertaken. During the study, 2,982 individuals distributed in 49 families, 152 genera and 295 species were monitored. The dry season was the period with the largest percentage of species in flower while for fruits it was the beginning of the rainy season. Phenophases start dates and peaks were not significantly different between years, in the community as a whole. Flowering was positively correlated with insolation and temperature and negatively with precipitation while fruiting was negatively correlated with insolation and precipitation. The phenological patterns found in the local community are similar to those found in other tropical forests.

Key words: Eastern Amazonian, seasonality, flowering, fruiting, phenological patterns

RESUMO

(Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea na Zona de Preservação da Vida Silvestre Base 4, Tucuruí, Pará)

O estudo dos padrões fenológicos é de grande importância para a compreensão da estrutura e do funcionamento dos ecossistemas naturais. O objetivo deste trabalho foi conhecer o ritmo de produção de flores e frutos da comunidade arbórea em uma floresta ombrófila aberta na área de influência do reservatório da UHE Tucuruí. A região possui um período chuvoso e outro seco, sendo agosto e setembro os de menor precipitação. As temperaturas médias mensais são $> 24^{\circ}\text{C}$ e a pluviosidade anual > 2.500 mm. Foram monitorados mensalmente os indivíduos com $\text{DAP} \geq 10$ cm em sete parcelas de um hectare e anotadas presença (ou ausência) de botões florais, flores, frutos imaturos e maduros de novembro/2004 a abril/2007. O número de espécies e indivíduos em atividade fenológica foi comparado entre anos. Correlações foram realizadas com a precipitação de até dois meses antes, e a insolação e temperatura do mês do evento. Foram acompanhados 2.982 indivíduos distribuídos em 49 famílias, 152 gêneros e 295 espécies. O período com maior porcentagem de espécies florescendo foi durante a estação seca e frutos maduros no início da estação chuvosa. As datas de início e pico das fenofases não foram significativamente diferentes entre os anos. Floração apresentou correlações positivas com insolação e temperatura e negativa com precipitação. Frutificação foi negativamente correlacionada com insolação e precipitação. Os padrões fenológicos locais são semelhantes aos encontrados em outras florestas tropicais.

Palavras chave: Amazônia oriental, sazonalidade, floração, frutificação, padrões fenológicos

Introdução

A fenologia é o estudo dos eventos biológicos repetitivos ao longo do período de vida das plantas. Estudos fenológicos no nível de comunidades procuram revelar padrões de florescimento, frutificação e foliação, além de averiguar a disponibilidade de alimentos para os consumidores (van Schaik *et al.* 1993, Newstrom *et al.* 1994).

Flores e frutos são importantes recursos alimentares para muitas espécies animais que, por sua vez, influenciam a sobrevivência das populações vegetais através de processos como polinização e dispersão de sementes. Portanto, saber que tipos de frutos, quando e em que quantidades eles estão disponíveis aos frugívoros em uma determinada área é de grande importância no fornecimento de informações ecológicas básicas para a formulação de propostas de manejo visando à conservação da floresta e dos recursos naturais (Mooney *et al.* 1980, Galetti *et al.* 2003).

O entendimento da fenologia das árvores de florestas tropicais ainda é limitado (Bendix *et al.* 2006), apesar de alguns padrões gerais já serem conhecidos. Nas florestas tropicais sazonais, a periodicidade das secas, mudanças na disponibilidade de água (Opler *et al.* 1976, Borchert 1983, Reich e Borchert 1984, Reich 1995) e sazonalidade nos níveis de insolação (Wright e van Schaik 1994, Hamann 2004), têm sido apontados como os principais fatores controladores dos ritmos fenológicos. Já nas florestas tropicais não sazonais, a relação entre clima e fenologia não é clara (Morellato *et al.* 2000), sendo sugerida maior influência de interações bióticas, como a correlação entre ocorrência e disponibilidade de flores e frutos e a de polinizadores, dispersores e predadores de sementes (van Schaik *et al.* 1993, Boubli & Couto-Santos 2007).

Em florestas com climas mais sazonais a floração da maioria das espécies ocorre na estação seca (Frankie *et al.* 1974) ou início da estação chuvosa (Morellato *et al.* 1989, van Schaik *et al.* 1993), alcançando algumas vezes altas taxas nos dois períodos (Rathcke & Lacey 1985, van Schaik 1986). Quanto à frutificação, os picos ocorrem em maior proporção na segunda metade da estação seca, como em florestas da Costa Rica (Frankie *et al.* 1974), de Sumatra (van Schaik 1986) e do sudeste do Brasil (Morellato & Leitão-Filho 1996), ou na estação chuvosa como em florestas do

centro-oeste brasileiro (Reys *et al.* 2005). Em florestas não-sazonais ou fracamente sazonais Morellato *et al.* (2000) não encontraram uma sazonalidade significativa, sendo a frutificação, distribuída ao longo do ano.

Em florestas de terra firme na Amazônia central, Alencar *et al.* (1979) e Araújo (1970) encontraram maior proporção de espécies frutificando na estação seca, com frutos amadurecendo durante o período chuvoso. Já em campinas de terra firme, Alencar (1990) encontrou espécies lenhosas frutificando tanto na estação seca como na chuvosa. Wallace e Painter (2002) encontraram padrões de frutificação diversos em diferentes habitats em uma região na Amazônia boliviana.

Estudos fenológicos na Amazônia oriental ainda são relativamente escassos e enfocam populações de apenas algumas espécies (por exemplo, Batista & Jardim 2006, Jardim & Mota 2007). Estudos em nível de comunidades ainda não estão disponíveis na literatura, apesar da necessidade urgente de informações ecológicas básicas que auxiliem na elaboração de programas de conservação e manejo da vida silvestre nesta região. Esta é uma área crítica do ponto de vista da conservação do bioma, devido a seu longo histórico de ocupação e à concentração de grandes projetos de desenvolvimento como Carajás e a Usina Hidrelétrica de Tucuruí (UHE Tucuruí) (Uhl *et al.* 1997).

No presente estudo, investigamos a fenologia reprodutiva da comunidade arbórea na área de influência do reservatório da UHE Tucuruí visando contribuir para o desenvolvimento de estratégias de conservação, tanto da comunidade natural como um todo, como de espécies em particular. As seguintes questões foram enfocadas: 1) Quais os padrões de floração e frutificação apresentados por espécies arbóreas na comunidade local? 2) Esses padrões se repetem entre os anos? 3) Os eventos fenológicos de floração e frutificação estão relacionados às variações na precipitação e insolação?

Material e métodos

Área de estudo – Este trabalho foi realizado na Zona de Preservação da Vida Silvestre (ZPVS) Base 4, situada no lado direito do reservatório da UHE Tucuruí (Figura 1, Capítulo 1). A ZPVS Base 4 faz parte do Mosaico de Unidades de Conservação do Lago de Tucuruí, criado em 2002, que inclui ainda a ZPVS Base 3, a APA Lago de Tucuruí e duas Reservas de Desenvolvimento Sustentável – RDSs Alcobaça e Pucuruí-Ararão (ELETRONORTE, acesso 2007). A ZPVS Base 4 possui cerca de 19.700 ha, incluindo água, ilhas e “continente” (margem contínua). A cobertura vegetal predominante é a floresta ombrófila aberta com palmeiras, mas ocorrem trechos de capoeira, campinas, igapós e ilhas. De maneira geral, a vegetação é bem conservada com uma rica diversidade de espécies (Leão *et al.* 2005).

O clima local possui um período chuvoso (dezembro – maio) atingindo totais mensais de 500 – 600 mm; e um período seco (junho – novembro) com uma estiagem pronunciada em agosto e setembro, quando a precipitação é de 30 mm/mês (Figura 1.1). As temperaturas são altas o ano inteiro (médias mensais >24°C) e a pluviosidade anual é superior a 2.500 mm (Fisch *et al.* 1990, Sanches & Fish 2005). Os dados climáticos foram cedidos pela Estação Meteorológica da ELETRONORTE, junto à barragem da UHE Tucuruí e pela Estação Meteorológica do INMET em Tucuruí.

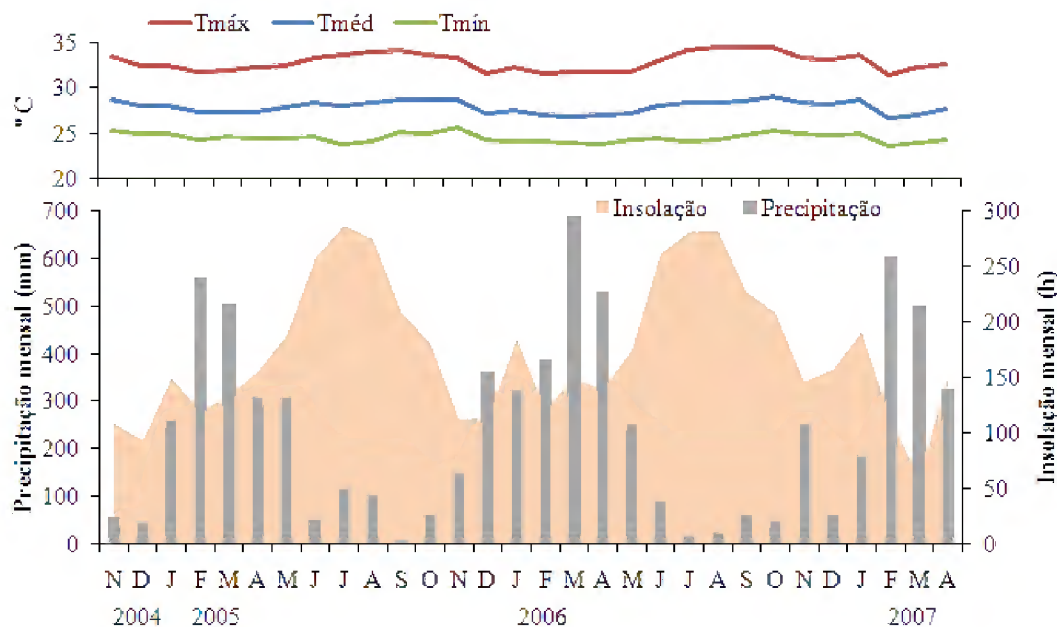


Figura 1.1: Dados climatológicos para o período do estudo (novembro/2004 a abril/2007). Insolação na latitude 03°. Fontes: Estação do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia) em Tucuruí (temperatura e insolação) e Estação Meteorológica da Eletronorte (precipitação).

Coleta dos dados – Os indivíduos com DAP ≥ 10 cm foram monitorados mensalmente de novembro de 2004 a abril de 2007, quanto à presença ou ausência de botões florais, flores abertas, frutos imaturos e frutos maduros, em sete parcelas de um hectare na floresta ombrófila, duas no continente e cinco em diferentes ilhas (ver Figura 1). Flores e frutos caídos sob a copa da árvore foram utilizados como indicadores da atividade fenológica de cada indivíduo. As observações foram feitas com auxílio de binóculos (8x40). Para as análises estatísticas, floração foi definida como a presença de flores abertas e frutificação como a presença de frutos maduros. Os indivíduos que morreram durante o período do estudo foram retirados das análises ($\pm 7\%$, $n = 229$).

O número de indivíduos por espécie variou de 1 a 222 ($10,07 \pm 22,26$). As espécies com menos de cinco indivíduos não foram retiradas do estudo, pois embora sejam sugeridos de cinco a dez indivíduos por espécie como um bom tamanho amostral (Fournier & Charpantier 1975), os mesmos autores concordam que nas florestas com alta diversidade florística, compostas por populações de baixa frequência, é difícil encontrar estes números para cada espécie. Portanto, a

inclusão de todas as espécies é sugerida, mesmo que representadas por apenas um indivíduo, já que este fornece informações importantes sobre a comunidade. As espécies foram identificadas no campo com a ajuda de um parataxonomista, através de consulta à literatura especializada e por comparação com material de herbário. As espécies foram identificadas no campo e apenas aquelas com dúvidas na identificação foram coletadas para comparação com material de herbário. Utilizou-se neste trabalho as famílias reconhecidas pelo sistema *Angiosperm Phylogeny Group* (APG II 2003). Os nomes científicos das espécies seguem o MOBOT, com exceção das palmeiras que seguem Lorenzi *et al.* (2004).

Análise dos dados – Para caracterizar a fenologia das espécies na comunidade, algumas variáveis fenológicas foram calculadas seguindo Morellato *et al.* (2000): a) Data da primeira floração/frutificação – primeiro mês no qual a espécie floresceu/frutificou; b) Data do pico de floração/frutificação – mês de intensidade máxima (pico de atividade); c) Duração total e média da floração/frutificação – número de meses que a espécie passou florescendo/frutificando. Estas variáveis foram calculadas a partir do número de indivíduos florescendo/frutificando (≥ 1) por mês para cada espécie (Morellato *et al.* 2000, SanMartin-Gajardo & Morellato 2003). Cada mês foi identificado com um número de 1 a 12 para as análises estatísticas, sendo o primeiro janeiro.

Foi realizada análise estatística circular (Zar 1999) para testar a ocorrência de sazonalidade no nível da comunidade (Morellato *et al.* 2000). Para calcular os parâmetros da estatística circular, os meses foram convertidos em ângulos, de 0° = janeiro (n° 1) a 330° = dezembro (n° 12) em intervalos de 30° . A frequência de ocorrência das espécies em cada variável fenológica dentro de cada ângulo foi calculada e os seguintes parâmetros estimados (segundo Zar 1999): ângulo médio α , dispersão angular, limites de confiança da distribuição de frequência para cada variável fenológica e o vetor r , uma medida de concentração em torno do ângulo médio. As análises foram feitas utilizando o Software Oriana 2.0 (Kovach 2006).

O ângulo médio α , ou data média, é o período do ano em torno do qual as datas de uma dada fenofase ocorrem para a maioria das espécies. A significância do ângulo médio é determinada pelo teste de Rayleigh (z). As hipóteses testadas foram: H_0 = as datas estão distribuídas uniformemente ao longo do ano, portanto não há sazonalidade; H_A = as datas não estão distribuídas uniformemente ao longo do ano, ou seja, existe um ângulo médio ou direção média significativa e, conseqüentemente, existe alguma sazonalidade. Se H_0 for rejeitada, a intensidade de concentração ao longo do ângulo médio, indicada por r , pode ser considerada uma medida do nível de sazonalidade. O vetor r não tem unidade e pode variar de 0 (quando a atividade fenológica está distribuída uniformemente ao longo do ano) a 1 (quando a atividade fenológica está concentrada em torno de uma única data ou período do ano). Se H_0 não for rejeitada, significa que $r = 0$ e uma distribuição bimodal é investigada (Zar 1999). Quando não houve uma distribuição bimodal concluiu-se que os dados não exibiram sazonalidade significativa (Morellato *et al.* 2000). Os ângulos médios significativos de cada variável fenológica foram comparados com o teste de Watson-Williams (F), para testar se elas apresentaram o mesmo padrão sazonal e se ocorreram no mesmo período entre os anos (Zar 1999, Morellato *et al.* 2000).

Para determinar se existiu diferença significativa no número de espécies e indivíduos em floração/frutificação entre os anos (2005 e 2006), foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis (H) (Zar 1999, Ayres *et al.* 2007). Para isso foi somado o número de espécies e indivíduos reproduzindo em cada mês formando duas seqüências de 12 meses (um ano cada), que foram então comparadas entre si. O teste foi aplicado para as fenofases flor aberta e fruto maduro. Para cada espécie foi determinada a estação na qual um evento fenológico ocorreu com maior intensidade (data do pico de atividade). As espécies foram agrupadas então em estação seca (junho a novembro) e estação chuvosa (dezembro a maio). As espécies que mostraram o pico de atividade na transição entre as estações (maio-junho ou novembro-dezembro) foram consideradas em atividade nos dois períodos. Aquelas nas quais não foi possível determinar um pico de atividade foram excluídas desta análise.

Correlações de Spearman (r_s , Zar 1999, Ayres *et al.* 2007) foram calculadas entre o número de espécies em floração ou frutificação e: a) precipitação; e b) insolação do mês de ocorrência do evento para os anos de 2005 e 2006 ($n = 12$). Como as plantas podem apresentar respostas fenológicas atrasadas a um dado estímulo ambiental (Marques *et al.* 2004), correlações foram feitas entre a precipitação de um a dois meses antecedentes (prec 0 = precipitação no mês de ocorrência do evento fenológico; prec 1 = precipitação no mês anterior; e prec 2 = precipitação dois meses antes). Correlações também foram realizadas entre: a) o número de espécies nas variáveis fenológicas a e b por mês e os fatores climáticos; b) o número de espécies iniciando floração/frutificação por mês (variável a) e o número de espécies na variável fenológica b. Testes não-paramétricos foram utilizados porque a maioria dos dados não obteve distribuição normal. Foi utilizado Shapiro-Wilk W para testar a normalidade (Ayres *et al.* 2007). Estas estatísticas foram feitas usando o *Bioestat 5.0* (Ayres *et al.* 2007).

Resultados

Foi avaliada a fenologia reprodutiva de 2.982 indivíduos distribuídos em 49 famílias, 152 gêneros e 295 espécies (Apêndice 1.1).

Padrões fenológicos na comunidade – Durante todo o período do estudo foram encontradas espécies produzindo botão e flor, entretanto as maiores porcentagens tanto de indivíduos como de espécies ocorreram no meio da estação seca (Figura 1.2). Mais de 40% das espécies não produziram flor nos anos de 2005 e 2006, e entre as que floresceram mais de 30% foram na estação seca (Tabela 1.1). A porcentagem de espécies com flores abertas aumentou do final da estação chuvosa até meados da estação seca atingindo as maiores porcentagens em agosto, e declinando novamente no início da estação chuvosa. Durante os 30 meses do estudo 93% das espécies e 85% dos indivíduos que produziram botão também produziram flor. A duração média das espécies na fenofase flor foi de 2,4 meses ($\pm 1,5$; $n = 176$) sendo que em 60% delas a duração total foi de um a dois meses. Não houve diferença significativa no número de espécies em flor aberta (Kruskal-Wallis $H = 0,188$, g.l. = 1, $p = 0,66$) comparando-se os anos de 2005 e 2006 e nem no número de indivíduos no mesmo período (Kruskal-Wallis $H = 0,001$, g.l. = 1, $p = 0,98$).

Frutos imaturos e maduros também ocorreram durante todo o período do estudo, sendo que fruto imaturo apresentou um acréscimo nas porcentagens de indivíduos e espécies na transição da estação chuvosa até meados da estação seca, enquanto que as maiores porcentagens de indivíduos e espécies com fruto maduro ocorreram nos primeiros meses da estação chuvosa (novembro a janeiro) e as menores porcentagens nos meses de junho e julho quando menos de 1% dos indivíduos foram encontrados nesta fenofase (Figura 1.3). Mais de 60% das espécies não foram encontradas com frutos maduros nos anos de 2005 e 2006, e entre as que foram registradas nesta fenofase 10% ocorreram na transição da estação seca para a estação chuvosa (Tabela 1.1). Apenas 67% das espécies e 56% dos indivíduos que foram encontradas com fruto imaturo amadureceram seus frutos durante os 30 meses do estudo.

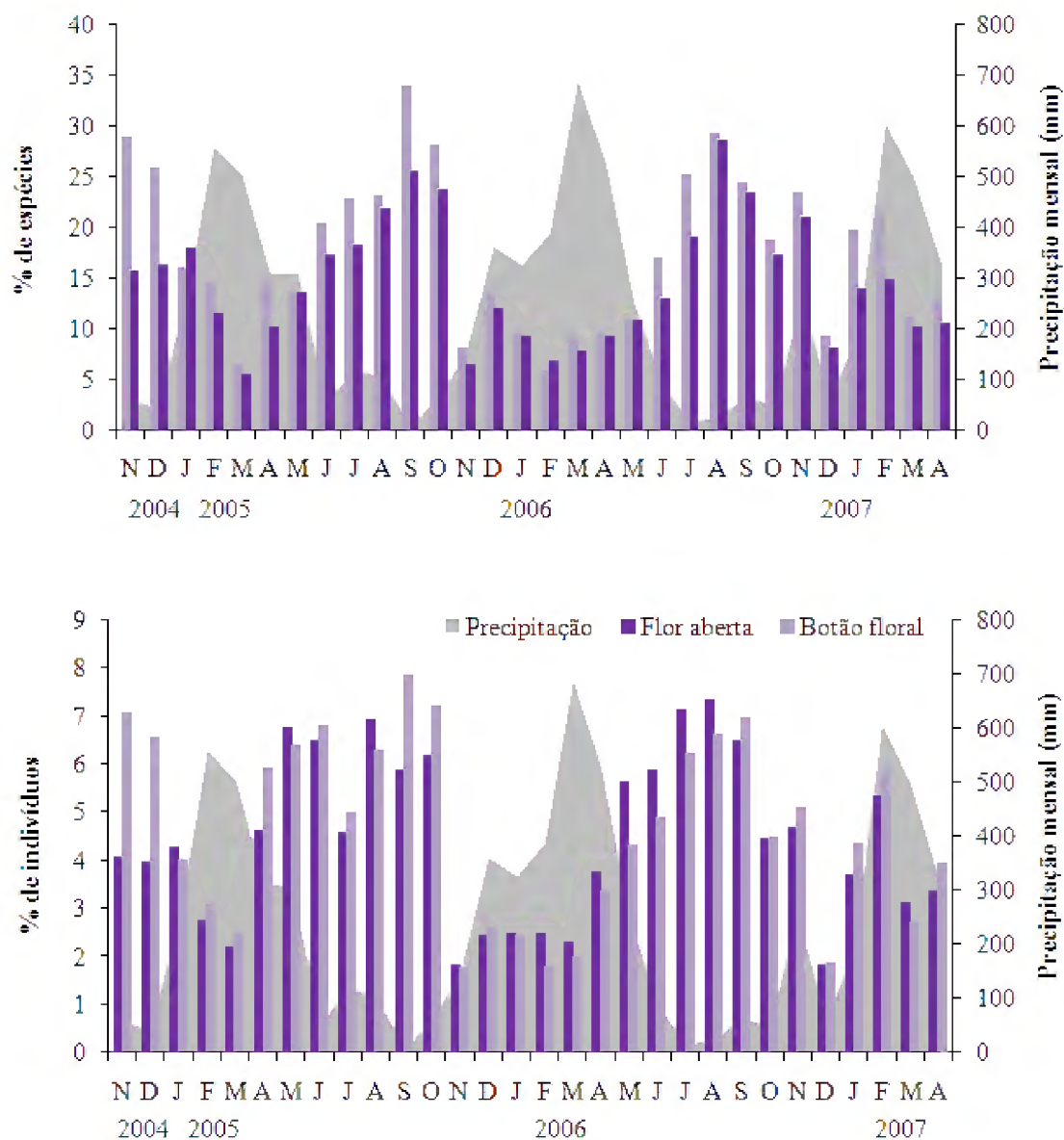


Figura 1.2: Porcentagens de espécies e indivíduos nas fenofases reprodutivas botão e flor aberta durante o período do estudo na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará.

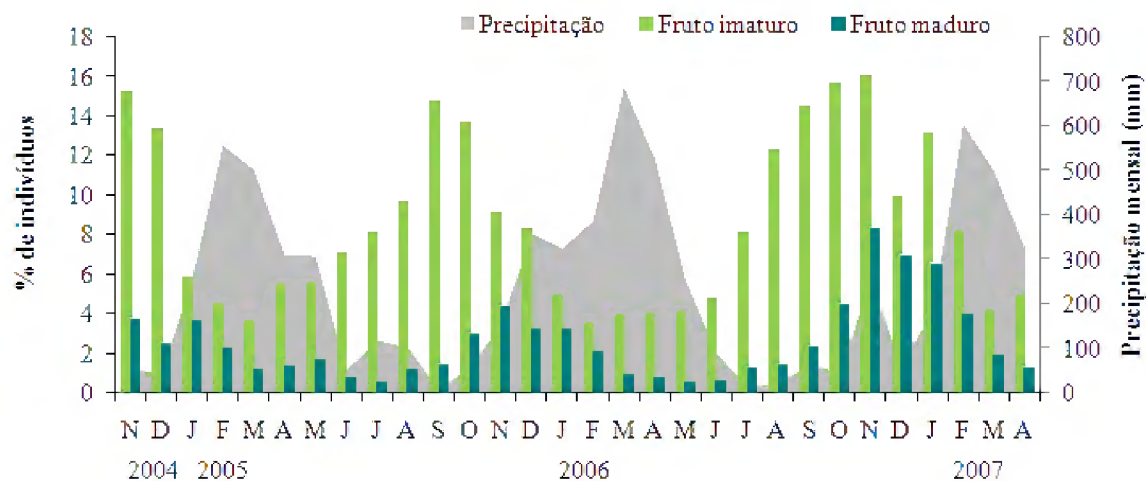
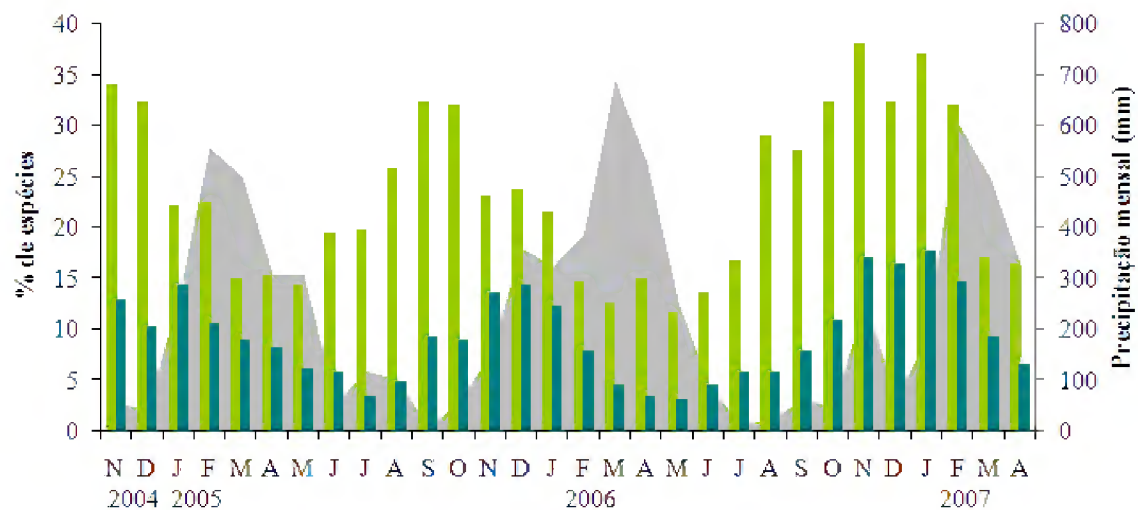


Figura 1.3: Porcentagens de espécies e indivíduos nas fenofases reprodutivas fruto imaturo e fruto maduro durante o período do estudo na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará.

A duração média das espécies na fenofase fruto maduro foi de 2,2 meses ($\pm 1,3$; $n = 130$) sendo que em 50% delas a duração total foi de apenas um a dois meses. Não houve diferença significativa no número de espécies com frutos maduros (Kruskal-Wallis $H = 0,704$, g.l. = 1, $p = 0,40$) entre os anos de 2005 e 2006, nem no número de indivíduos no mesmo período (Kruskal-Wallis $H = 0,030$, g.l. = 1, $p = 0,86$).

Tabela 1.1: Porcentagens de espécies nas fenofases flor e fruto maduro nos anos de 2005 e 2006 por estação na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará.

Estação de reprodução	Flor (%)		Fruto maduro (%)	
	2005	2006	2005	2006
Não reproduziram	40	46	63	63
Seca e chuva	3	1	4	2
Seca	32	36	8	11
Chuva	11	3	16	9
Transição chuva/seca	7	4	2	1
Transição seca/chuva	3	6	5	10
Contínua	3	3	2	3
Totais	100	100	100	100

Teste para a ocorrência de sazonalidade – As datas médias das variáveis fenológicas primeira floração e pico de floração foram significativamente sazonais nos anos de 2005 e 2006 (Tabela 1.2). O grau de sazonalidade demonstrado pelo vetor \mathbf{r} para as variáveis primeira floração e pico de floração foi maior em 2006 que em 2005. As datas médias de primeira floração (Watson-Williams $F = 0,30$; $p = 0,59$) e pico da floração (Watson-Williams $F = 0,84$; $p = 0,36$) não foram significativamente diferentes entre os anos. Quando comparadas entre si, apresentaram diferenças significativas em 2005 (Watson-Williams $F = 12,20$; $p < 0,001$) e em 2006 (Watson-Williams $F = 9,15$; $p = 0,003$), refletindo o período de floração relativamente longo.

Para fruto maduro as datas médias das variáveis fenológicas primeira frutificação e pico de frutificação foram significativamente sazonais nos dois anos do estudo (Tabela 1.2). Os valores

apresentados pelo vetor r foram menores em 2005 do que em 2006 indicando sazonalidade da fenofase mais acentuada neste ano. As datas médias de primeira frutificação e de pico da fenofase não foram significativamente diferentes entre os anos (Watson-Williams $F = 0,08$; $p = 0,77$ e $F = 0,003$; $p = 0,95$, respectivamente). As datas médias de primeira frutificação não diferiram significativamente das datas de pico da fenofase em 2005 (Watson-Williams $F = 0,849$; $p = 0,36$) nem em 2006 (Watson-Williams $F = 2,99$; $p = 0,09$), indicando a proximidade temporal entre estas variáveis.

Tabela 1.2: Análise de estatística circular para testar a ocorrência de sazonalidade no comportamento fenológico das espécies na comunidade arbórea, nos anos de 2005 e 2006, da ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará. O teste de Rayleigh indica a significância dos ângulos médios ou datas médias.

2005	Variáveis fenológicas			
	Primeira floração	Pico floração	Primeira frutificação	Pico de frutificação
Observações (N)	149	132	83	82
Ângulo médio (a)	204,337°	242,255°	315,629°	329,284°
Data média	22-jul	29-ago	10-nov	24-nov
Desvio padrão circular	87,171°	78,65°	89,664°	82,648°
Comprimento do vetor médio (r)	0,31	0,39	0,29	0,35
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
2006	Primeira floração	Pico floração	Primeira frutificação	Pico de frutificação
Observações (N)	135	122	99	84
Ângulo médio (a)	209,756°	233,983°	311,837°	329,996°
Data média	27-jul	20-ago	6-nov	24-nov
Desvio padrão circular	66,895°	56,392°	72,298°	62,299°
Comprimento do vetor médio (r)	0,51	0,62	0,45	0,55
Teste Rayleigh de uniformidade (p)	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001

Correlações com fatores climáticos e entre as variáveis fenológicas – O número de espécies com flor aberta apresentou correlação negativa significativa com a precipitação do mês de ocorrência do evento nos dois anos, e com a precipitação de um mês antecedente em 2005, e correlações positivas significativas com a insolação e temperatura nos dois anos (Tabela 1.3). Primeira floração foi negativamente correlacionada com precipitação (2005: $r_s = -0,74$, $p = 0,006$; 2006: $r_s = -0,70$, $p = 0,011$), e positivamente com insolação (2005: $r_s = 0,92$, $p < 0,001$; 2006: $r_s = 0,81$, $p = 0,001$), nos dois anos, e com temperatura apenas em 2005 ($r_s = 0,61$, $p = 0,034$). Pico de floração também mostrou correlação negativa com precipitação (2005: $r_s = -0,82$, $p = 0,001$; 2006: $r_s = -0,83$, $p = 0,001$) e positiva com insolação (2005: $r_s = 0,78$, $p = 0,003$; 2006: $r_s = 0,67$, $p = 0,018$) e temperatura (2005: $r_s = 0,66$, $p = 0,019$; 2006: $r_s = 0,65$, $p = 0,022$) nos dois anos. As correlações também foram fortes entre a primeira floração e o pico da fenofase (2005: $r_s = 0,91$, $p < 0,001$; 2006: $r_s = 0,86$, $p < 0,001$).

O número de espécies com fruto maduro apresentou correlação negativa significativa com a precipitação de um e dois meses anteriores apenas em 2006 e com a insolação em 2005, mas não com temperatura (Tabela 1.3). Primeira frutificação e pico de frutificação não mostraram correlações significativas com a precipitação em nenhum dos anos ($p > 0,05$), mas exibiram correlação negativa com insolação em 2005 (primeira frutificação, $r_s = -0,58$, $p = 0,05$; pico, $r_s = -0,64$, $p = 0,02$) e positiva com temperatura em 2006 (pico, $r_s = 0,59$, $p = 0,045$). Entre as variáveis fenológicas as correlações foram significativas nos dois anos (2005: $r_s = 0,69$, $p = 0,01$; 2006: $r_s = 0,87$, $p < 0,001$).

Tabela 1.3: Correlações de Spearman entre as fenofases flor aberta e fruto maduro e a precipitação e insolação mensais durante os anos de 2005 e 2006 na ZPVS Base 4, Tucuruí, Pará. Correlações na região sombreada foram significativas. Prec 0: precipitação no mês do evento fenológico; Prec 1: precipitação no mês anterior; Prec 2: precipitação dois meses antes.

	Flor aberta			Fruto maduro		
	Prec. 0	Prec. 1	Prec. 2	Prec. 0	Prec. 1	Prec. 2
2005	$r_s = -0,78$ $p = 0,003$	$r_s = -0,63$ $p = 0,03$	$r_s = 0,01$ $p = 0,98$	$r_s = 0,36$ $p = 0,25$	$r_s = -0,2105$ $p = 0,51$	$r_s = -0,56$ $p = 0,06$
	Insolação		Temperatura	Insolação		Temperatura
	$r_s = 0,70$ $p = 0,011$		$r_s = 0,66$ $p = 0,019$	$r_s = -0,84$ $p = 0,001$		$r_s = 0,17$ $p = 0,59$
2006	$r_s = -0,85$ $p = 0,001$	$r_s = -0,49$ $p = 0,10$	$r_s = -0,10$ $p = 0,76$	$r_s = -0,06$ $p = 0,84$	$r_s = -0,71$ $p = 0,01$	$r_s = -0,81$ $p = 0,002$
	Insolação		Temperatura	Insolação		Temperatura
	$r_s = 0,58$ $p = 0,05$		$r_s = 0,68$ $p = 0,015$	$r_s = -0,52$ $p = 0,08$		$r_s = 0,45$ $p = 0,14$

Discussão

Os padrões de florescimento e frutificação das árvores na ZPVS Base 4 foram significativamente sazonais. O florescimento foi concentrado durante a estação seca com o pico ocorrendo no mês de agosto. Picos de floração na estação seca foram encontrados em outros estudos em florestas tropicais sazonais na Costa Rica (Frankie *et al.* 1974, Borchert *et al.* 2004), Barro Colorado (Wright & Calderón 1995, 2006), Austrália (Boulter *et al.* 2006), Amazônia boliviana (Wallace & Painter 2002), estado do Amazonas (Alencar *et al.* 1979, Alencar 1990), e mesmo em florestas não sazonais, os picos ocorreram nos períodos menos chuvosos, como encontrado por Boubli & Couto-Santos (2007) no Pico da Neblina, Amazonas.

O maior número de espécies frutificando se concentrou na transição da estação seca para a chuvosa, com os picos ocorrendo em novembro nos dois anos. Resultados semelhantes foram encontrados em outras florestas sazonais por Mitani (1999) no Camarão, por Muhanguzi *et al.* (2003) em Uganda, Wallace & Painter (2002) na Amazônia boliviana, Stevenson *et al.* (1998) na Colômbia e por Alencar *et al.* (1979) e Araújo (1970) no estado do Amazonas. Boubli & Couto-Santos (2007) também encontraram picos de frutificação no início do período mais chuvoso, em três sítios no Pico da Neblina, mesmo na ausência de uma sazonalidade marcada na precipitação e temperatura. A frutificação no início da estação chuvosa, nas florestas com sazonalidade, é explicada como adaptação ao momento ótimo para germinação. Este argumento assume que permanecer no solo em estado de dormência implica em maior custo energético; que ao germinarem logo, as sementes ficam menos tempo expostas a predadores; ou ainda que as plântulas germinando neste período têm mais tempo para desenvolver seus sistemas radiculares necessários para sobreviver à estação seca seguinte e experimentam uma mortalidade menor que aquelas que germinam mais tarde (van Schaik *et al.* 1993).

As correlações de floração foram positivamente significativas com os níveis de insolação e temperatura, e negativamente com a precipitação do mês de ocorrência do evento e até um mês antes. Wright & van Schaik (1994) ao revisarem trabalhos em florestas tropicais sazonais ou com

pouca sazonalidade, encontraram um maior número de espécies em floração nos meses com pico de luz solar, sendo que nas florestas fortemente sazonais, essa resposta das plantas à insolação depende também de sua tolerância à seca. Nos estudos de Frankie *et al.* (1974) e Croat (1975) no Barro Colorado e Hamann (2004) nas Filipinas, tanto o início da estação seca como o da chuvosa iniciaram florescimento em muitas espécies, demonstrando que elas podem responder de maneira diferente às mesmas variações ambientais. Hamann (2004) encontrou que algumas espécies atrasaram seus períodos de florescimento em função de um atraso no início das chuvas, sendo que, para a maioria das outras espécies não houve nenhuma alteração em seus períodos de atividade fenológica, sugerindo o envolvimento de outros fatores.

A frutificação foi correlacionada negativamente tanto com a insolação como com a precipitação, mas não com temperatura. Embora as correlações com precipitação sejam negativas há uma clara associação entre os picos de frutificação e início das chuvas como mostrado anteriormente. Este é um padrão comum para muitas florestas sazonais (ver van Schaik *et al.* 1993). Outros autores têm encontrado correlações positivas dos picos de frutificação com a insolação (Hamann 2004, Bendix *et al.* 2006).

Devido à ausência de estudos, anteriores à implantação da Usina, não foi possível verificar se as mudanças na paisagem local afetaram os padrões fenológicos, apresentados pela comunidade. Nós sugerimos, entretanto, que estes padrões não foram alterados no nível da comunidade, devido à ausência de alterações climáticas locais com a formação do reservatório (Sanches & Fisch 2005), ou à fragmentação da floresta. Na Amazônia central, por exemplo, Laurance *et al.* (2003) não encontraram diferenças significativas na fenologia de algumas espécies em função do efeito de borda a partir da fragmentação.

Mudanças podem estar acontecendo, entretanto, em nível populacional devido a possíveis alterações nos processos de polinização, como sugerido por Aizen & Feinsinger (1994) e Murcia (1996). Este parece ser o caso de *Fusaea longifolia* (Aubl.) Saff. (22 ind.) que floresceu durante todo o tempo, mas não produziu fruto durante o período do estudo. Aumento de predação de frutos

imaturos parece ser outra alteração que pode estar ocorrendo, como em *Vouacapoua americana* Aubl. que produziu frutos imaturos regularmente durante o período do estudo, mas os frutos não chegaram a amadurecer (observação pessoal). Trabalhos de biologia reprodutiva das espécies são, entretanto, necessários para confirmar essas observações, assim como, indicar suas causas, e para identificar outras alterações nos processos de interações ecológicas na comunidade local.

Agradecimentos

As autoras agradecem ao CNPq pelo financiamento do início da pesquisa através do Edital Universal (processo 476648/2003-3) e pela bolsa de mestrado concedida a A.G. Alves (130011/2007-0); à Eletronorte por todo o apoio logístico; à UFRA e Museu Paraense Emílio Goeldi e a R. Salm, M.A.G. Jardim e A.L.K.M. Albernaz pela leitura e sugestões no manuscrito.

Referências Bibliográficas

- AIZEN, M. & FEISINGER, P. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- ALENCAR, J.C. 1990. Interpretação fenológica de espécies lenhosas de Campina na Reserva Biológica de Campina do INPA ao norte de Manaus. *Acta Amazônica* 20: 145-183.
- ALENCAR, J.C., ALMEIDA, R.A. & FERNANDES, N.P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazônia*, 9(1): 163-198.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of Linnean Society* 141: 399–436.
- ARAÚJO, V.C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas I. *Boletim do INPA* 4: 25p. Manaus.
- AYRES, M., AYRES JR., M., AYRES, D.L. & SANTOS, A.S. dos. 2007. *BioEstat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biológicas e Médicas*. Sociedade Civil Mamirauá/MCT/IOEP, Belém, Pará.
- BATISTA, F. J. & JARDIM, M. A. G. 2006. Notas sobre a morfologia floral e a fenologia do bacurizeiro (*Platonia insignis* Mart.) - Clusiaceae, no município de Bragança, Estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Série Ciências Naturais* 1(1): 183-186.
- BENDIX, J., HOMEIER, J., ORTIZ, E.C., EMCK, P., BRECKLE, S.W., RICHTER, M. & BECK, E. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *International Journal of Biometeorology* 50(6): 370-384.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- BORCHERT, R., MEYER, S., FELGER, R., & PORTER-BOLLAND, L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13: 409-425.

- BOUBLI, J. & COUTO-SANTOS, F. 2007. Phenology of canopy trees in the ever-wet lowland forest mosaic of Pico da Neblina National Park, Amazonas, Brazil. *Ecotropica* 13: 17-26.
- BOULTER, S., KITCHING, R. & HOWLETT, B. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *Journal of Ecology* 94: 369-382.
- CROAT, T. 1975. Phenological behavior of habitat and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7: 270-277.
- ELETRONORTE. Implementação do Mosaico de Unidades de Conservação do Lago de Tucuruí-PA. Disponível em: [http://www.eln.gov.br/NovoAmbiente/Unidades Conservacao. asp#3](http://www.eln.gov.br/NovoAmbiente/Unidades%20Conservacao.asp#3). Acesso em: 04/01/2007.
- FISCH, G. F., JANUÁRIO, M., SENNA, R. C. 1990. Impacto ecológico em Tucuruí (PA): Climatologia. *Acta Amazonica* 20: 49 - 60.
- FOURNIER, L.A. & CHARPANTIER, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25: 45-48.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- GALETTI, M., PIZO, M. A. & MORELLATO, P. L. 2003. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. *In Métodos de estudo em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre* (L. Cullen Jr. & C.V. Pádua & R. Rudran, org.). Ed. da UFPR, Fundação O Boticário, Curitiba, p. 395-422.
- HAMANN, A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology* 92: 24-31.
- JARDIM, M. A. G. & MOTA, C. G. 2007. Biologia floral de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae). *Revista Árvore* 31: 1155-1162.
- KOVACH. 2006. Oriana versão 2. Kovach Computing Services, Wales, UK.

- LAURANCE, W. F., MERONA, J. M.-d., ANDRADE, A., LAURANCE, S., D'ANGELO, S., LOVEJOY, T. & VASCONCELOS, H.L. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology* 19: 343-347.
- LEÃO, N.V.M., OHASHI, S.T., VIEIRA, I.C.G. & GUILHARD-JR, R. 2005. Ilha de Germoplasma de Tucuruí: uma reserva da biodiversidade para o futuro. Eletronorte, Brasília, 232p.
- LORENZI, H., SOUZA, H.M., COSTA, J.T.M., CERQUEIRA, L.S.C. & FERREIRA, E. 2004. Palmeiras Brasileiras e Exóticas Cultivadas. Instituto Plantarum, Nova Odessa, São Paulo, 416p.
- MARQUES, M.C.M., ROPER, J.J. & SALVALAGGIO, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203–213.
- MITANI, M. 1999. Does fruiting phenology vary with fruit syndrome? An investigation on animal-dispersed tree species in an evergreen forest in south-western Cameroon. *Ecological Research* 14: 371-383.
- MOONEY, H. A., BJORKMAN, O., HALL, A. E., MEDINA, E. & TOMLINSON, P. B. 1980. The study of physiological ecology of tropical plants – current status and needs. *BioScience* 30: 22-26.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1996. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28(2): 180-191.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUES, R.R., LEITÃO-FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo fenológico comparativo de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.
- MORELLATO, L.P.C., TALORA, D.C., TAKAHASI, A., BENCKE, C.S.C., ROMERA, E.C. & ZIPPARRO, V. 2000. Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32 (Special Issue): 811-823.
- MUHANGUZI, H., OBUA, J., ORYEM-ORIGA, H., & VETAAS, O. 2003. Tree fruiting phenology in Kalinzu Forest, Uganda . *African Journal of Ecology* 41: 171-178.

- MURCIA, M. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. *In* Forest patches in tropical landscapes (J. S. Chelhas & R. Greenberg). Island Press, Washington, D.C., USA, p. 19-36.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.M. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- RATHCKE, B. & LACEY, E. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review Ecology and Systematic* 16: 179-214.
- REICH, P.B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73:164-174.
- REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- REYS, P., GALETTI, M. & MORELLATO, L.P.C. 2005. Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no rio Formoso, Mato Grosso do Sul. *Biota Neotropica* 5(2): 309-318.
- SANCHES, F. & FISCH, G. 2005. As possíveis alterações microclimáticas devido a formação do lago artificial da hidrelétrica de Tucuruí-PA. *Acta Amazônica* 35(1): 41 – 50.
- SANMARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, P.C.L. 2003. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Revista de Biologia Tropical* 51(3-4): 691-698.

STEVENSON, P., QUINONES, M. & AHUMADA, J. 1998. Annual variation in fruiting pattern using two different methods in a lowland tropical forest, Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 30(1): 129-134.

UHL, C., BEZERRA, O. & MARTINI, A. 1997. Ameaça à Biodiversidade na Amazônia Oriental. Série Amazônia N° 06. Imazon, Belém.

van SCHAIK, C.P. 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 2: 327-347.

van SCHAIK, C.P., TERBORGH, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences of consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.

WALLACE, R.B. & PAINTER, L.E. 2002. Phenological patterns in a southern Amazonian tropical forest: implications for sustainable management. *Forest Ecology and Management* 160: 19-33.

WRIGHT, S. & CALDERON, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology* 83: 937-948.

WRIGHT, S. & CALDERÓN, O. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology letters* 9: 35-44.

WRIGHT, S. & van SCHAIK, C. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143(1): 192-199.

ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4^a ed. Prentice-Hall, New Jersey.

APÊNDICE

APÊNDICE 1.1: Espécies estudadas com o número de indivíduos e a estação de ocorrência de pico para as fenofases flor aberta e fruto maduro, nos anos de 2005 e 2006, na ZPVS Base 4, em Tucuruí, Pará. N = Número de indivíduos, S = estação Seca, C = estação Chuvosa, SC = transição Seca – Chuvosa, CS = transição Chuvosa – Seca, - = ausência de fenofases, * = reprodução nas duas estações e Conti. = fenofase Contínua.

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
ANACARDIACEAE					
<i>Anacardium giganteum</i> W. Hancock ex. Engl.	4	-	-	-	-
<i>Anacardium spruceanum</i> Benth. ex. Eng.	1	-	-	-	-
<i>Anacardium tenuifolium</i> Ducke	4	S	CS	-	-
<i>Astronium gracile</i> Engl.	8	CS	S	S	S
<i>Astronium lecointei</i> Ducke	1	-	S	-	-
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	16	S	S	-	SC
<i>Thyrsodium paraense</i> Huber	5	S	S	-	-
ANNONACEAE					
<i>Annona montana</i> Macfad.	1	C	CS	-	S
<i>Bocageopsis</i> cf. <i>multiflora</i> (Mart.) R.E.	4	-	-	-	-
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schltdl.	1	-	-	-	-
<i>Duguetia cadaverica</i> Huber	1	SC	SC	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
<i>Duguetia calycina</i> Benoist	6	S	S	*	S
<i>Fusaea longifolia</i> (Aubl.) Saff.	22	Cont.	Cont.	-	-
<i>Guatteria paraensis</i> R.E. Fr.	7	S	S	C	SC
<i>Guatteria poeppigiana</i> Mart.	52	Cont.	Cont.	C	C
<i>Onychopetalum</i> sp.	4	S	S	C	C
<i>Oxandra</i> sp.	2	*	-	-	-
<i>Rollinia exsucca</i> (DC. ex Dunal) A. DC.	3	C	SC	C	-
<i>Trigynaea ecuadorensis</i> R.E. Fr.	3	C	S	CS	-
<i>Unonopsis guatterioides</i> (A. DC.) R.E. Fr.	2	CS	SC	-	C
<i>Xylopia nitida</i> Dunal	7	S	SC	-	-
<i>Xylopia polyantha</i> R.E. Fr.	7	S	S	-	SC
APOCYNACEAE					
<i>Aspidosperma auriculatum</i> Markg.	6	C	-	S	S
<i>Aspidosperma desmanthum</i> Benth. ex Müll. Arg.	6	S	-	-	-
<i>Aspidosperma nitidum</i> Benth. ex Müll. Arg.	2	-	-	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
		2005	2006	2006	
<i>Geissospermum vellosii</i> Allemão	7	S	S	-	-
<i>Himatantus sucuiba</i> (Spruce ex Müll. Arg.) Woodson	3	-	-	-	-
<i>Parahancornia amapa</i> (Huber) Ducke	2	C	SC	-	-
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin	40	CS	C	S	S
<i>Maximiliana maripa</i> (Correa) Burret	6	CS	S	C	S
<i>X Maximibignya dahlgreniana</i> (Bondar) Glassman	6	Cont.	Cont.	C	Cont.
<i>Orbignya phalerata</i> Mart.	31	Cont.	Cont.	C	Cont.
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	65	Cont.	Cont.	C	Cont.
<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.	222	S	S	C	C
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	1	S	S	SC	*
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	22	S	S	-	SC
<i>Cordia exaltata</i> Lam.	1	-	-	-	-
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	6	CS	S	C	SC
<i>Cordia scabrifolia</i> A. DC.	10	S	S	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
		CS	S	*	
<i>Cordia tetandra</i> Aubl.	23	CS	S	*	SC
BURSERACEAE					
<i>Crepidospermum goudotianum</i> (Tul.) Triana & Planch	3	-	-	-	-
<i>Protium apiculatum</i> Swart	10	S	-	SC	*
<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) Marchand	1	-	-	-	S
<i>Protium niloi</i> Pires	1	-	-	-	-
<i>Protium pilosum</i> (Cuatrec.) Daly	1	C	-	C	S
<i>Protium robustum</i> (Swart) D.M. Porter	10	S	S	-	-
<i>Protium sagotianum</i> Marchand	20	S	S	C	C
<i>Protium subserratum</i> (Engl.) Engl.	1	-	-	-	C
<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	42	S	S	SC	SC
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	29	S	S	C	C
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	1	-	-	-	-
<i>Tetragastris paraensis</i> Cuatrec.	1	-	-	-	-
<i>Trattinnickia burserifolia</i> Mart.	52	C	-	-	S

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
<i>Licania kanthiana</i> Hook. f.	77	-	SS	-	-
<i>Licania macrophylla</i> Benth.	19	CS	CS	Cont.	SC
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	4	S	S	-	*
<i>Licania paraensis</i> Prance	33	S	S	-	C
Não identificada	1	S	S	-	-
CLUSIACEAE					
<i>Garcinia acuminata</i> Planch. & Triana	1	S	CS	SC	SC
<i>Garcinia macrophylla</i> Mart.	1	-	-	-	-
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	3	S	-	-	-
<i>Tovomita choisyana</i> Planch. & Triana	2	-	S	-	-
COMBRETACEAE					
<i>Buchenavia parvifolia</i> Ducke	1	S	CS	-	-
CONNARACEAE					
<i>Connarus erianthus</i> var. <i>stipitatus</i> Elmer	1	-	-	-	-
<i>Connarus perrottetii</i> (DC.) Planch.	14	C	-	-	-
DICHAPETALACEAE					
<i>Tapura amazonica</i> Poepp.	5	S	S	C	C
EBENACEAE					
<i>Diospyros melinonii</i> (Hiern) A.C. Sm.	3	CS	CS	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros	
		2005	2006	2005	2006	2006
<i>Bauhinia macrostachya</i> Benth.	3	S	S	C	-	-
<i>Cassia fastuosa</i> Willd. ex Vogel	1	-	-	S	S	S
<i>Cassia multijuga</i> Rich.	1	-	-	-	-	-
<i>Copaifera reticulata</i> Ducke	1	S	CS	S	C	C
<i>Dialium guianensis</i> (Aubl.) Sandwith	25	-	-	-	-	S
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	7	CS	*	Cont.	Cont.	Cont.
<i>Sclerolobium micropetalum</i> Ducke	9	S	S	CS	CS	CS
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vogel	1	CS	-	-	-	-
<i>Sclerolobium paraense</i> Huber	15	-	-	-	-	-
<i>Sclerolobium</i> sp.	14	C	-	-	-	-
<i>Tachigali myrmecophila</i> (Ducke) Ducke	57	S	S	-	-	-
<i>Alexa grandiflora</i> Ducke	77	-	S	-	-	-
<i>Bowdichia nitida</i> Spruce ex Benth.	1	S	S	SC	SC	SC

FABACEAE:
FABOIDEAE

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
		2005	2006	2006	
<i>Diptrotropis purpurea</i> (Rich.) Amshoff	1	S	-	-	C
<i>Diptrotropis racemosa</i> (Hoehne) Amshoff	1	-	C	-	CS
<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	3	-	S	-	-
<i>Hymenolobium modestum</i> Ducke	1	-	-	-	-
<i>Ormosia coccinea</i> (Aubl.) Jacks.	1	-	-	-	-
<i>Ormosia flava</i> (Ducke) Ducke	1	-	-	-	-
<i>Ormosia nobilis</i> Tul.	2	-	S	-	-
<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	3	S	-	-	-
<i>Poecilanthæ effusa</i> (Huber) Ducke	20	-	-	-	-
<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	1	S	-	S	-
<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	5	-	-	-	-
<i>Vatairea paraensis</i> Ducke	5	S	-	-	-
<i>Youacapoua americana</i> Aubl.	37	-	-	-	-
<i>Zollernia paraensis</i> Huber	1	C	SC	CS	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005 2006 2005 2006			
		2005	2006	2005	
FABACEAE: MIMOSOIDEAE					
<i>Abarema cochleata</i> (Willd.) Barneby & J.W. Grimes	3	-	-	-	-
<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton & Killip	7	S	S	C	C
<i>Dinizia excelsa</i> Ducke	3	S	S	-	-
<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	5	C	-	S	C
<i>Inga Alba</i> (Sw.) Willd.	27	S	S	-	-
<i>Inga auristellae</i> Harms	3	CS	S	SC	SC
<i>Inga capitata</i> Desv.	22	-	-	-	-
<i>Inga cinnamomea</i> Spruce ex Benth.	2	S	S	C	C
<i>Inga crassiflora</i> Ducke	1	S	-	-	-
<i>Inga edulis</i> Mart.	2	-	-	-	-
<i>Inga gracilifolia</i> Ducke	1	S	CS	-	-
<i>Inga marginata</i> Willd.	3	-	-	-	-
<i>Inga rubiginosa</i> (Rich.) DC.	8	S	S	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005 2006 2005 2006 2005 2006			
		S	S	S	
<i>Inga stipularis</i> DC.	1	S	S	-	-
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	5	C	-	-	-
<i>Parkia multijuga</i> Benth.	2	CS	CS	*	C
<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Benth. ex Walp.	3	-	-	-	-
<i>Pithecellobium racemosum</i> Ducke	2	-	-	-	-
<i>Pseudoptadenia psilostachya</i> (DC.) G. P. Lewis & M. P. Lima	3	S	-	-	-
<i>Pseudoptadenia suaveolens</i> (Miq.) J.W. Grimes	4	-	-	-	-
<i>Stryphnodendron guianense</i> (Aubl.) Benth.	1	*	-	CS	-
<i>Stryphnodendron paniculatum</i> Poepp.	2	-	-	-	-
<i>Stryphnodendron polystachyum</i> (Miq.) Kleinhoonte	1	-	-	-	-
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr.	1	-	-	-	-
<i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barneby & J.W. Grimes	5	-	-	-	-
GOUPIACEAE <i>Goupia glabra</i> Aubl.	8	S	S	*	-
HUMIRIACEAE <i>Endopleura uchi</i> (Huber) Cuatrec.	2	CS	S	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
		2005	2006	2005	
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	8	-	-	-	-
HYPERICACEAE					
<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana & Planch.	1	S	S	SC	SC
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.	8	-	-	-	-
LAMIACEAE					
<i>Vitex triflora</i> Vahl	1	S	S	S	S
LAURACEAE					
<i>Aniba burchellii</i> Kosterm.	3	S	S	SC	-
<i>Aniba canelilla</i> (Kunth) Mez	10	CS	CS	-	-
<i>Licaria brasiliensis</i> (Nees) Kosterm.	34	-	-	S	C
<i>Licaria guianensis</i> Aubl.	1	Cont.	SC	-	S
<i>Licaria</i> sp.	1	-	-	-	-
<i>Mezilaurus itauba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	3	S	S	C	-
<i>Mezilaurus lindaviana</i> Schwacke & Mez	1	-	-	-	-
<i>Nectandra</i> cf. <i>kunthiana</i> (Nees) Kosterm.	2	-	-	-	-
<i>Nectandra lucida</i> Nees	1	C	-	-	-
<i>Nectandra</i> sp.	1	-	-	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
		C	S	*	
<i>Ocotea caudata</i> (Nees) Mez	17	C	S	*	C
<i>Ocotea cf. cernua</i> (Nees) Mez	1	C	S	-	-
<i>Ocotea costulata</i> (Nees) Mez	10	-	-	-	-
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	7	-	S	C	SC
<i>Ocotea opifera</i> Mart.	1	C	-	-	-
<i>Ocotea petalanthera</i> (Meisn.) Mez	19	-	-	C	-
<i>Ocotea</i> sp.2	23	S	*	C	C
<i>Ocotea</i> sp.3	3	S	S	Cont.	Cont.
<i>Ocotea</i> sp.4	1	-	-	-	S
<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.	7	-	-	-	-
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	17	Cont.	SC	C	C
<i>Couratari oblongifolia</i> Ducke & R. Knuth	1	CS	S	S	S
<i>Couratari stellata</i> A.C. Sm.	1	S	S	S	S
<i>Eschweilera amazonica</i> R. Knuth	3	CS	CS	-	-

LECYTHIDACEAE

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
		S	S	-	
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A. Mori	79	S	S	-	*
<i>Eschweilera parviflora</i> (Aubl.) Miers	5	S	S	SC	SC
<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S.A. Mori	14	S	-	-	-
<i>Eschweilera</i> sp.1	2	S	S	SC	SC
<i>Eschweilera</i> sp.2	1	C	-	-	-
<i>Eschweilera subglandulosa</i> (Steud. ex O. Berg) Miers	183	-	-	-	-
<i>Gustavia angusta</i> L.	142	CS	Cont.	SC	SC
Lecythidaceae 1	2	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.
<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	8	-	S	-	C
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A. Mori	1	SC	SC	-	-
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	1	-	-	-	-
<i>Lecythis</i> sp.	2	-	-	-	-
MALPIGHIACEAE	8	S	S	-	C
MALVACEAE	1	C	C	S	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros	
		2005	2006	2005	2006	2006
<i>Apeiba echinata</i> Gaertn.	3	-	-	-	-	-
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	1	-	S	S	S	S
<i>Bombax globosa</i> (Aubl.) Rob.	1	-	-	-	-	-
<i>Bombax longipedicellatum</i> Ducke	2	-	-	-	-	-
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	1	-	-	-	-	-
<i>Lueheopsis duckeana</i> Burret	1	-	-	S	-	-
<i>Quararibea guianensis</i> Aubl.	6	S	-	C	C	S
<i>Sterculia elata</i> Ducke	2	C	SC	C	C	S
<i>Sterculia pruriens</i> (Aubl.) K. Schum.	11	C	-	-	-	-
<i>Theobroma grandiflorum</i> (Willd. ex Spreng.) K. Schum.	33	-	S	C	-	-
<i>Theobroma speciosum</i> Willd. ex Spreng.	19	S	S	C	C	SC
MELASTOMATACEAE						
<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	33	S	S	S	*	C
<i>Miconia surinamensis</i> Gleason	7	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.	Cont.
<i>Mouriri brachyanthera</i> Ducke	1	S	S	S	S	SC

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros	
		2005 2006 2005 2006 2005 2006				
		2005	2006	2005		2006
<i>Mouriri callocarpa</i> Ducke	1	-	S	-	-	-
MELIACEAE <i>Carapa guianensis</i> Aubl.	4	S	C	*	-	-
<i>Guarea carinata</i> Ducke	25	CS	Cont.	-	S	-
<i>Guarea guidonia</i> Standl. & L.O. Williams	9	S	S	C	C	C
<i>Guarea macrantha</i> A. Juss.	5	S	S	-	-	-
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	7	S	S	S	-	-
<i>Guarea sylvatica</i> C. DC.	7	S	S	C	*	C
<i>Trichilia guianensis</i> Klotzsch ex C. DC.	1	*	S	C	C	C
<i>Trichilia lecointei</i> Ducke	16	C	-	-	-	-
<i>Trichilia micrantha</i> Benth.	25	S	S	S	S	S
MENISPERMACEAE <i>Abuta grandifolia</i> (Mart.) Sandwith	1	S	S	C	S	S
MORACEAE <i>Brosimum acutifolium</i> Huber	1	C	-	-	-	-
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	5	-	-	-	-	-
<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	5	-	-	-	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração		Estação com frutos maduros	
		2005	2006	2005	2006
<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke	7	-	C	-	S
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	1	-	*	-	-
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	4	SC	-	-	-
<i>Ficus gameleira</i> Standl.	1	-	S	-	-
<i>Helicostylis pedunculata</i> Benoist	2	C	-	S	-
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	8	C	-	-	-
<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke) C.C. Berg	12	C	-	C	C
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	25	-	-	-	-
MYRISTICACEAE					
<i>Iryanthera paraensis</i> Huber	1	S	S	SC	S
<i>Iryanthera sagotiana</i> (Benth.) Warb.	3	-	-	-	-
<i>Viola calophylla</i> (Spruce) Warb.	4	S	S	-	-
<i>Viola michelii</i> Heckel	15	-	-	-	-
<i>Viola multicosata</i> Ducke	2	S	SC	-	-
<i>Viola sebifera</i> Aubl.	1	*	S	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
MYRSINACEAE	2	-	-	-	-
MYRTACEAE	1	S	-	-	-
	3	S	-	SC	-
	2	*	S	C	-
	1	C	-	S	-
	3	S	S	-	S
NYCTAGINACEAE	1	CS	C	CS	-
	5	-	-	-	-
	9	SC	SC	-	-
OLACACEAE	1	SC	SC	C	-
	2	-	-	-	-
PHYLLANTHACEAE	1	-	-	-	-
	1	-	-	-	-
QUIINACEAE	1	-	-	C	CS

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005 2006 2006			
		2005	2006	2006	
<i>Lacunaria jenmani</i> (Oliv.) Ducke	3	S	S	-	SC
<i>Quiina paraensis</i> Pires & Fróes	10	-	S	-	-
<i>Amatoua guianensis</i> Aubl.	3	*	S	-	-
<i>Chimarrhis turbinata</i> DC.	13	C	SC	-	-
<i>Duroia duckei</i> Huber	1	CS	Cont.	S	Cont.
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	1	S	-	-	-
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	3	-	C	-	S
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	1	C	-	-	-
<i>Casearia ultimifolia</i> Vahl ex Vent.	1	S	-	-	-
<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	19	-	-	-	-
<i>Cupania diphylla</i> Vahl	6	-	-	S	S
<i>Cupania scrobiculata</i> Rich.	11	SC	SC	C	S
<i>Pseudima frutescens</i> (Aubl.) Radlk.	4	S	SC	C	-
<i>Sapindus saponaria</i> L.	64	-	S	-	-

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros	
		2005	2006	2005	2006	2005
<i>Talisia carinata</i> Radlk.	4	S	S	S	S	S
<i>Talisia diphylla</i> Standl.	1	C	S	-	-	-
<i>Talisia longifolia</i> (Benth.) Radlk.	1	-	-	-	-	-
<i>Talisia micrantha</i> Radlk.	1	S	S	S	S	SC
<i>Talisia microphylla</i> Uittien	5	-	-	-	-	-
<i>Talisia retusa</i> R.S. Cowan	3	-	-	-	-	-
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	3	-	-	-	-	-
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Chevalier	25	S	S	S	C	SC
<i>Micropholis acutangula</i> (Ducke) Eyma	2	CS	C	C	C	C
<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre	3	S	S	S	C	-
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	4	S	-	-	-	-
<i>Pouteria anibifolia</i> (A.C. Sm.) Baehni	1	-	S	-	-	-
<i>Pouteria bilocularis</i> (H. Winkl.) Baehni	1	-	-	-	-	-
<i>Pouteria</i> cf. <i>gongrijpii</i> Eyma	4	-	-	-	-	-

SAPOTACEAE

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros		
		2005	2006	2005	2006	2005	2006
<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	16	C	S	-	-	-	-
<i>Pouteria decorticans</i> T.D. Penn.	10	S	S	C	C	SC	SC
<i>Pouteria elegans</i> (A. DC.) Baehni	6	*	-	-	-	SC	SC
<i>Pouteria engleri</i> Eyma	5	-	S	-	-	-	-
<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.	31	S	S	-	-	C	C
<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	20	SC	S	-	-	S	S
<i>Pouteria hispida</i> Eyma	2	SC	SC	-	-	-	-
<i>Pouteria lasiocarpa</i> (Mart.) Radlk.	51	S	S	-	-	SC	SC
<i>Pouteria laurifolia</i> (Gomes) Radlk.	11	SC	SC	C	C	SC	SC
<i>Pouteria macrophylla</i> (Lam.) Eyma	4	C	S	-	-	-	-
<i>Pouteria oblanceolata</i> Pires	4	S	S	-	-	-	-
<i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke) Baehni	2	C	-	-	-	SC	SC
<i>Pouteria</i> sp.2	1	C	*	*	*	-	-
SIMAROUBACEAE	7	-	-	-	-	-	-
<i>Simaba cedron</i> Planch.							

FAMÍLIA / ESPÉCIE	N	Estação de floração			Estação com frutos maduros
		2005	2006	2005	
<i>Simaba guianensis</i> Aubl.	1	-	-	-	-
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	6	-	-	-	-
SIPARUNACEAE <i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	9	S	S	C	C
ULMACEAE <i>Ampelocera edentula</i> Kuhl. m.	4	-	-	C	-
URTICACEAE <i>Cecropia sciadophylla</i> Mart.	1	-	-	S	-
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	11	-	-	-	-
<i>Pourouma velutina</i> Mart. ex Miq.	2	S	S	C	S
49 FAMÍLIAS	295 espécies				
	2982				

CAPÍTULO 2

Fenologia reprodutiva de palmeiras arborescentes no leste do estado do Pará

Fenologia reprodutiva de palmeiras arborescentes no leste do Pará¹

Titulo resumido: Fenologia reprodutiva de palmeiras

Antonia Gleissiane Alves² & Maria Aparecida Lopes^{2,3}

§Artigo seguindo as normas da Revista Biota Neotropica.

¹ Parte da dissertação de mestrado da 1ª autora, Programa de Pós-Graduação em Botânica Tropical, convênio Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém – PA.

² Instituto de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Conservação de Florestas Tropicais, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Corrêa, 01, Guamá. CEP: 66075-110, Belém – PA.

³ Autor para correspondência: maria@ufpa.br

ABSTRACT

(Reproductive phenology of arborescent palms in Eastern Pará)

Palm species are important components of tropical forests as their fruits are consumed and dispersed by several animals. The composition, structure and reproductive phenology of arborescent palms was examined in open rainforest, on the mainland and islands of the UHE-Tucuruí Reservoir, Pará. The local climate presents a well-defined dry season (June-November) and annual rainfall exceeds 2,500 mm. In seven one-hectare plots, all individuals with a DBH ≥ 10 cm were marked and monitored each month for the presence of flower buds, open flowers unripe and ripe fruits during 30 months. Phenological variables were calculated to characterize species phenology and phenological phases were correlated with precipitation and insolation. Five species of palm were identified, occurring at a density of 48.57 ind.ha⁻¹, the number of individuals per species ranged from six to 222, all species showed seasonal reproduction, with extensive fruiting periods. Flowering peaks occurred in the dry season, and were correlated with climatic factors. Unripe fruit peaks occurred during the driest period and were correlated with precipitation and insolation, while ripe fruit was negatively correlated with insolation, and fruiting peaked at the beginning of the rainy season. The abundance and year-round availability of palm fruits mean they are important sources of food and can be considered keystone resources for local fauna.

Key words: palm diversity, flowering, fruiting, open rainforest, seasonality, synchrony

RESUMO

(Fenologia reprodutiva de palmeiras arborescentes no leste do estado do Pará)

As palmeiras são componentes importantes das florestas tropicais sendo seus frutos consumidos e dispersados por vários animais. Foi avaliada a composição, estrutura e fenologia reprodutiva da comunidade de palmeiras arborescentes em floresta ombrófila aberta, na margem e em ilhas do reservatório da UHE Tucuruí, Pará. O clima local possui uma estação seca bem definida (junho-novembro) com pluviosidade anual > 2.500 mm. Foram marcados os indivíduos com $DAP \geq 10$ cm em sete parcelas de um hectare e realizadas observações mensais para presença (ou ausência) de botão, flor, fruto imaturo e maduro durante 30 meses. Variáveis fenológicas foram calculadas para caracterizar a fenologia das espécies. Correlações com precipitação e insolação foram realizadas. A densidade das palmeiras foi de $48,57 \text{ ind. ha}^{-1}$, pertencentes a cinco espécies, e o número de indivíduos variou de 6 a 222. Todas as espécies apresentaram reprodução sazonal, com longos períodos de frutificação. Picos de floração ocorreram na estação seca e mostraram correlação significativa com os fatores climáticos. Pico de frutos imaturos ocorreram no período mais seco e apresentaram correlação com a precipitação e insolação, enquanto frutos maduros foram negativamente correlacionados com insolação, tendo os picos de atividades no início da estação chuvosa. As palmeiras são importantes fontes de alimento devido a sua abundância e à disponibilidade de seus frutos durante a maior parte do ano, podendo ser consideradas recursos-chave para a fauna local.

Palavras-chave: diversidade de palmeiras, floração, floresta ombrófila aberta, frutificação, sazonalidade, sincronia.

Introdução

Variações nos eventos fenológicos das plantas têm sido explicados como adaptações a mudanças nos fatores abióticos como precipitação (Opler et al. 1976, van Schaik et al. 1993), insolação (Wright & van Schaik 1994, Borchert et al. 2004), comprimento do dia (Morellato et al. 2000) e disponibilidade de água (Opler et al. 1976), e a interações bióticas, principalmente competição por polinizadores e dispersores (De Steven et al. 1987, Cunningham 1995, Adler & Lambert 2008). Estes fatores podem atuar como fatores distantes e próximos na determinação do momento, frequência e duração dos eventos fenológicos (van Schaik et al. 1993).

Alguns autores têm considerado também hipóteses não adaptativas como restrições filogenéticas (Kochmer & Handel 1986, Bawa et al. 2003) para explicar as variações nos eventos fenológicos. Para Boulter et al. (2006) as variações na fenologia das plantas não resultam de apenas um fator, mas da combinação de fatores abióticos, bióticos e evolucionários. As palmeiras, assim como a maioria das plantas tropicais, exibem variação sazonal na produção de flores e frutos, tanto no nível da comunidade como de espécies, mesmo em florestas com poucas variações climáticas (De Steven et al. 1987, Frankie et al. 1974, van Schaik et al. 1993, Adler & Lambert 2008).

Arecaceae é uma das famílias mais diversas e proeminentes das florestas pluviais neotropicais e estão entre as espécies arbóreas mais abundantes nos trópicos (Peres 1994a, Scariot 1999, Svenning 1999). Elas exibem uma variedade de formas de crescimento e são encontradas do sub-bosque ao dossel da floresta em todos os tipos de solo e formações topográficas (Kahn & Castro 1985, Arroyo-Rodríguez et al. 2007). As florestas neotropicais têm uma das mais altas diversidades de palmeiras do mundo com 66 gêneros e 550 espécies (Henderson et al. 1995). No território brasileiro a Amazônia é o bioma que abriga maior diversidade de palmeiras com 35 dos 42 gêneros e 208 espécies nativas reconhecidas (Henderson et al. 1995; Lorenzi et al. 2004).

As palmeiras desempenham um papel muito importante como fonte de alimento para a fauna de frugívoros nas florestas tropicais. Seus frutos, imaturos e maduros, são consumidos e dispersados por um grande número de animais como, mamíferos, incluindo os de pequeno, médio e grande porte, aves, répteis, peixes, insetos e morcegos (Zona & Henderson 1989, Galetti & Aleixo 1998, Galetti et al. 2006, Pires 2006, Adler & Lambert 2008). Algumas espécies de palmeiras têm seus períodos de frutificação separados de outras plantas na comunidade e/ou frutificam durante um longo tempo, sendo por isso consideradas recursos-chave para os frugívoros em tempos de escassez (Spironelo 1991, Peres 1994b, Galetti & Aleixo 1998). Segundo Adler & Lambert (2008) os longos períodos de frutificação podem aumentar a probabilidade de sucesso na dispersão de sementes e germinação.

Além de seu papel ecológico, as palmeiras têm enorme importância econômica, com alguns de seus produtos sendo valorizados não só no comércio local, mas também no mercado mundial (Tomlinson 1979, Scariot 1999, Svenning 1999, Vormisto 2002, Clement et al. 2005). Muitas espécies são utilizadas pelas populações humanas para alimentação, na forma de frutos, sucos, palmito, óleos, bebida alcoólica, para usos medicinais, como fonte de fibras para confecção de utensílios, extração de látex, material para construções, além de terem um considerável valor estético (Tomlinson 1979, Vormisto 2002). As palmeiras são alvos importantes para a conservação devido a sua riqueza e abundância, por ocorrer em todos os estratos da floresta, além da sua grande importância como fonte de alimento não só para os animais silvestres (Terborgh 1983, Spironelo 1991, Scariot 1999, Baez & Balslev 2007), mas também para as comunidades humanas (Vormisto 2002, Clement et al. 2005).

No presente estudo foram analisados os padrões fenológicos reprodutivos de espécies arbóreas da família Arecaceae em um trecho de floresta ombrófila aberta, na área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica de Tucuruí no leste do estado do Pará. As seguintes questões foram investigadas: 1) Como é a variação sazonal na produção de flores e frutos apresentada pelas palmeiras na comunidade local? 2) Os eventos reprodutivos estão correlacionados às variações na precipitação e insolação? 3) Existem diferenças fenológicas entre as espécies? 4) Estes padrões são constantes entre os anos?

Material e métodos

1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Zona de Preservação da Vida Silvestre (ZPVS) Base 4, que está inserida na Área de Proteção Ambiental (APA) Lago de Tucuruí criada em 2002. A APA Lago de Tucuruí possui uma área de 568.667 ha – dos quais 51% são de água – e engloba todo o entorno do reservatório da UHE Tucuruí e mais de 1.600 ilhas que foram formadas. Tanto a APA como as outras unidades de conservação (ZPVS Base 3 e Base 4 e duas Reservas de Desenvolvimento Sustentável – RDSs Alcobaça e Pucuruí-Ararão) formam o Mosaico de Unidades de Conservação do Lago de Tucuruí (ELETRONORTE acesso em 2007).

A ZPVS Base 4 situa-se no lado direito do rio Tocantins, possui cerca de 19.700 ha, incluindo água, ilhas e margem contínua. A cobertura vegetal predominante é a floresta ombrófila aberta com palmeiras, mas ocorrem também trechos de capoeira, campinas, igapós, ilhas. De maneira geral, a vegetação é bem conservada com uma rica diversidade de espécies (Leão et al. 2005).

O clima de Tucuruí possui duas estações bem definidas: um período chuvoso (dezembro – maio) atingindo totais mensais de 500-600 mm; e outro período seco (junho – novembro) com uma estiagem pronunciada em agosto e setembro, quando a precipitação pode ser menor que 30 mm.mês⁻¹ (Figura 2.1). As temperaturas são altas o ano inteiro (médias >24°C mês⁻¹) e a pluviosidade anual é superior a 2.500 mm (Fisch et al. 1990, Sanches & Fisch 2005).

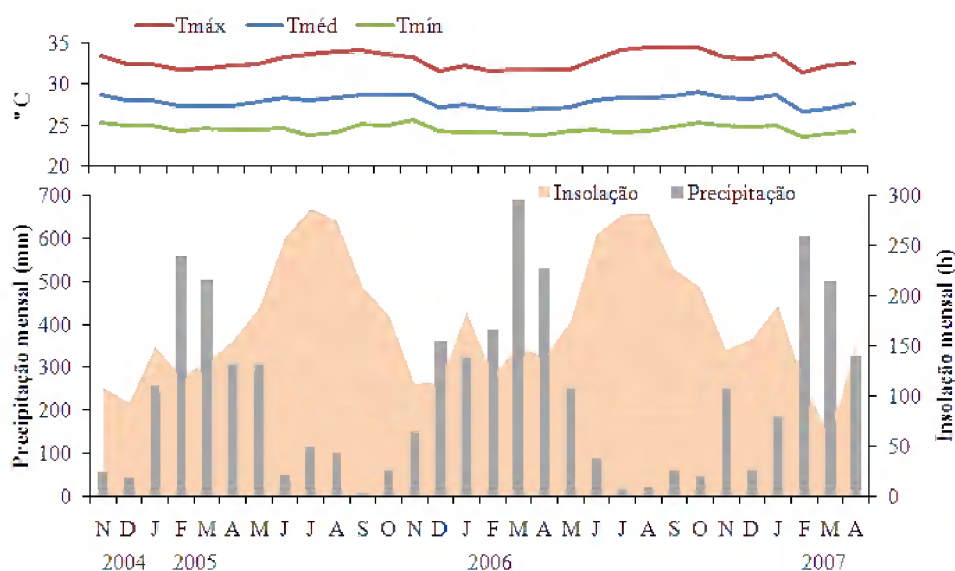


Figura 2.1. Dados climatológicos para o período do estudo (novembro/2004 a abril/2007). Insolação na latitude 03°. Fontes: INMET – Instituto Nacional de Meteorologia, Estação de Tucuruí (temperatura e insolação) e Estação Meteorológica da Eletronorte (precipitação).

Figure 2.1: Climatic level data for the study period (November/2004 to April/2007). Insolation in 03° latitude. Sources: INMET – Instituto Nacional Meteorologia, Tucuruí Station (temperature and insolation) and Meteorological Station of Eletronorte (precipitation).

2. Coleta de dados

2.1. Amostragem das palmeiras e observações fenológicas

As espécies apresentadas neste trabalho fizeram parte de um inventário botânico realizado na ZPVS Base 4 em 2004 (dados não publicados). Os indivíduos foram observados mensalmente (novembro/2004 a abril/2007) em sete parcelas de um hectare, duas na margem contínua do rio e cinco em diferentes ilhas (Apêndice 2.1 – coordenadas das parcelas). Nestas parcelas, todas as palmeiras arbóreas com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 10 cm foram marcadas e medidas (DAP e altura total) e foram avaliadas as fenofases: cachos com bainhas fechadas (espatas) e botão, flores, frutos imaturos e frutos maduros. Flores e frutos caídos sob a copa da árvore foram utilizados como indicadores da atividade fenológica de cada indivíduo. As observações foram feitas com auxílio de binóculos (8x40). A época de ocorrência de cada fenofase foi avaliada separadamente, por espécie e para a família como um todo.

A ocorrência de botão floral e/ou flor aberta foi inferida quando botões estiveram ausentes em um mês, mas flores ou frutos verdes estavam presentes no mês subsequente. Frutos maduros também foram inferidos quando frutos imaturos totalmente desenvolvidos desapareceram entre meses sucessivos. Frutos desaparecidos devido à provável amadurecimento foram diferenciados de frutos imaturos predados atribuindo-se um período mínimo de desenvolvimento para cada espécie baseado nas observações do período do florescimento até frutos maduros. Indivíduos cujos frutos verdes desapareceram antes deste intervalo foram tidos como falhos para frutos maduros (baseado em De Steven et al. 1987 e Henderson et al. 2000). Quando um indivíduo foi encontrado em mais de um estágio fenológico todos foram registrados. Aqui serão apresentadas as análises de flor aberta, fruto imaturo e fruto maduro. As espécies foram identificadas no campo com a ajuda de literatura especializada e os nomes científicos seguem Lorenzi (2004). Os dados de precipitação, temperatura e insolação foram obtidos da Estação Meteorológica da ELETRONORTE, junto à barragem da UHE Tucuruí e da Estação Meteorológica do INMET em Tucuruí.

3. Análise dos dados

3.1. Variáveis fenológicas

As fenofases flor aberta, fruto imaturo e fruto maduro foram analisadas separadamente para cada espécie. Para cada fenofase foram calculadas as seguintes variáveis fenológicas (Augspurger 1983; Morellato *et al.* 2000; SanMartin-Gajardo & Morellato 2003): a) data da primeira ocorrência; b) data do pico da fenofase; c) sincronia da data de pico – desvio padrão da média das datas de pico de florescimento e frutificação das espécies; d) duração da fenofase, baseadas no número de indivíduos na fenofase por mês; e) duração média – tempo médio, em meses, que uma espécie passou na fenofase, que corresponde à duração da fenofase de cada indivíduo dividida pelo número total de indivíduos da espécie; f) sincronia da data da primeira ocorrência – desvio padrão da média das datas da primeira ocorrência dos indivíduos de uma espécie. Para as variáveis c e f, valores altos de desvio padrão indicam baixa sincronia entre indivíduos e/ou espécies e zero indica sincronia máxima; g) índice de sincronia de um dado indivíduo com seu coespecífico ($X_i = \sum_{j \neq i} ij / (N - 1) f_i$), onde: ij é o número de meses que os indivíduos i e j produziram sincronicamente, f_i é o número de meses que o indivíduo i esteve na fenofase, N é o número de indivíduos da população. Quando $X = 1$ ocorre sincronia perfeita, quando $X = 0$ não há sincronia; h) índice de sincronia da população ($Z = \sum X_i / N$), onde: N é o número de indivíduos da população, X_i é o índice de sincronia para o indivíduo i . Quando $Z = 1$ significa que a sincronia é perfeita, quando $Z = 0$ significa que não há sincronia. Para verificar se as diferenças entre as variáveis fenológicas de cada espécie foram significativas utilizamos o teste de Kruskal-Wallis (H) para aquelas com pelo menos cinco indivíduos na fenofase. Foram comparadas as variáveis, data da primeira ocorrência, duração da fenofase e sincronia (X_i). Quando encontrada diferença significativa, o Teste de Dunn (Zar 1999) foi usado para comparação entre pares de espécies. As variáveis foram calculadas para cada ano separadamente, e para verificar se a sazonalidade foi regular para cada espécie entre os anos, foi calculada uma média dos valores individuais de desvio padrão (ver métodos em De Steven et al.

1987). Seguindo Morellato et al. (2000) e Newstrom et al. (1994) foram retirados os indivíduos considerados intermitentes (vários eventos no ano) e/ou contínuos (mais que oito meses). *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. foi retirada das análises estatísticas por apresentar apenas um indivíduo.

3.2. Comparação entre anos

Foi utilizado Shapiro-Wilk (W) para testar a normalidade dos dados (Ayres et al. 2007). Como a maioria não obteve distribuição normal, foram utilizados testes não-paramétricos. As estatísticas foram feitas usando o Bioestat 5.0 (Ayres et al. 2007). Para determinar se existiu diferença no número indivíduos em atividade fenológica entre os anos (2005 e 2006) foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis (H) (Zar 1999; Ayres et al. 2007). O número de indivíduos em atividade fenológica por mês em cada ano foi somado, e os anos foram então comparados entre si para cada fenofase. O teste foi aplicado por espécie para as fenofases botão floral, flor aberta, fruto imaturo e fruto maduro.

3.3. Correlação com os fatores climáticos

Coefficientes de correlação de Spearman (r_s , Zar 1999; Ayres et al. 2007) foram calculados entre o número de indivíduos em cada fenofase e a precipitação e insolação do mês de ocorrência do evento para todos os meses do estudo ($N = 30$ meses) e para 2005 e 2006 separadamente ($N = 12$).

Resultados

1. Composição e estrutura das palmeiras arborescentes

Um total de 330 palmeiras com DAP ≥ 10 cm foram amostradas e representam, depois de Lecythidaceae, a segunda família mais abundante em número de indivíduos no local (Lopes & Alves, dados não publicados) perfazendo um total de 11%. O número de indivíduos por espécie variou de 6 a 222 ($55,17 \pm 85,19$), e estão distribuídos em cinco espécies, uma das quais é um híbrido que ocorre naturalmente em locais onde há sobreposição das populações de *Maximiliana maripa* (Correa) Burret e *Orbignya phalerata* Mart. A densidade total das palmeiras foi de $47,14 \text{ ind. ha}^{-1}$, e por parcela variou de 17 a 82 ind. ha^{-1} (Tabela 2.1). Apenas *Oenocarpus distichus* Mart. e *Oenocarpus bacaba* Mart. ocorreram em todas as parcelas. Em termos de diâmetro os indivíduos variaram de 10 a 77 cm com predominância entre 20 e 22 cm e na altura a variação foi de 4 a 28 m, com predominância nas classes de 14 a 16 m (Tabela 2.1, médias e desvios).

Tabela 2.1: Densidade das populações, média e desvio padrão das medidas de DAP e altura das espécies na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil. P1, P2, etc. = parcelas amostrais.

Table 2.1: Population density, species DBH and height (mean and standard deviation) at the ZPVS Base 4, Eastern Para, Brazil. P1,P2, etc. = sample plots.

Espécies	Número de indivíduos	Indivíduos por parcela							DAP (cm) média \pm DP	ALT (m)
		Margem		Ilhas						
		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7		
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	1	1	-	-	-	-	-	-	11,6	17
<i>XMaximiliana dahlgreniana</i> (Bondar) Glassman	6	1	5	-	-	-	-	-	$30,1 \pm 2,5$	$18,2 \pm 5,9$
<i>Maximiliana maripa</i> (Correa) Burret	6	2	3	-	1	-	-	-	$34,2 \pm 21,1$	$16,7 \pm 6,0$
<i>Orbignya phalerata</i> Mart.	31	4	27	-	-	-	-	-	$34,0 \pm 4,1$	$16,9 \pm 4,4$
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	65	25	19	5	9	1	4	2	$20,9 \pm 4,3$	$17,2 \pm 6,1$
<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.	222	9	13	77	68	25	13	17	$19,4 \pm 3,6$	$13,7 \pm 4,1$
Total	331	42	67	82	78	26	17	19	$21,5 \pm 6,6$	$14,8 \pm 4,9$

2. Variáveis fenológicas

Todas as espécies floresceram durante o período do estudo e a porcentagem de indivíduos produzindo flores abertas variou de 15% em *O. distichus* a 50% em *M. maripa* e *XM. dahlgreniana*. Flores foram observadas durante todo o estudo, mas as maiores porcentagens de indivíduos (17%) ocorreram na estação seca, não foi encontrado um período com maior número de espécies (Figura 2.2). O Kruskal-Wallis mostrou diferenças significativas entre as espécies em data da primeira ocorrência (2005: $H = 10,19$, $p = 0,006$; 2006: $H = 13,53$, $p = 0,001$) nos dois anos, sincronia ($H = 13,37$; $p = 0,004$) apenas em 2006, e em duração da fenofase as diferenças não foram significantes. Nas comparações entre pares de espécies foi possível separar grupos em data da primeira ocorrência em 2006 (Quadro 2.1).

A maioria das espécies não diferiu muito na duração total da fenofase flor, mas diferiu na duração média (Tabela 2.2). Os valores de desvio padrão para duração desta fenofase foram, em sua maioria, baixos. As datas de primeira ocorrência

apresentaram altos valores de desvio padrão indicando baixa sincronia nesta fenofase, o que foi confirmado pelos índices de sincronia na população (Z), que para a maioria das espécies ficou abaixo de 30%. Os picos de florescimento também foram diferentes entre as espécies resultando em um alto valor de desvio padrão em 2005 (2,19, $n = 5$). Em 2006, três espécies não apresentaram picos, e os valores de desvio padrão foram baixos (0,71, $n = 2$). A média entre anos dos valores de desvio padrão foram altas para primeira ocorrência ($> 1,6$), e baixas para duração da fenofase ($< 0,7$), exceto em *XM. dahlgreniana* (1,7).

Todas as espécies apresentaram frutos imaturos e frutos maduros durante o período do estudo, sendo que a porcentagem de indivíduos em produção por espécie variou de 33 a 100% para fruto imaturo e 20 a 100% para fruto maduro (Figura 2.2). A produção de frutos imaturos foi mais intensa (número de indivíduos) em agosto-setembro, período de maior estiagem. Frutos maduros permaneceram disponíveis durante a maior parte do ano (agosto-março), com picos de atividades ($>$ número de indivíduos) em janeiro (2005) e novembro (2006).

As diferenças entre as espécies foram significativas em data da primeira ocorrência (2005: $H = 14,45$, $p = 0,001$; 2006: $H = 8,53$, $p = 0,014$) e sincronia (2005: $H = 48,27$, $p < 0,0001$; 2006: $H = 19,35$, $p = 0,0002$) nos dois anos e duração da fenofase ($H = 14,13$, $p = 0,001$) só em 2005, para fruto imaturo. Em relação a fruto maduro, duração da fenofase ($H = 11,64$; $p = 0,003$) apresentou diferenças significativas em 2005 e sincronia ($H = 13,79$; $p = 0,001$) em 2006, e data da primeira ocorrência não foi significativa em nenhum dos anos. Nas comparações entre pares de espécies foram encontrados grupos para data da primeira ocorrência, duração da fenofase e sincronia em 2005, mas não em 2006, para fruto imaturo. Para fruto maduro ocorreram agrupamentos apenas nas comparações para duração da fenofase em 2005 e sincronia em 2006 (Quadro 2.1).

Quadro 2.1: Comparações com o teste múltiplo de Dunn, letras iguais indicam que as médias não foram significativamente diferentes ($Q_{0,05}$). As abreviações em itálico se referem à primeira letra do gênero e às duas primeiras letras da segunda palavra do nome da espécie. As comparações foram feitas com as espécies com pelo menos cinco indivíduos reproduzindo.

Figure 2.1: Comparisons with the Dunn multiple test, same letters indicate that means had not been significantly different ($Q_{0,05}$). The italic abbreviations relate to the first letter of the genus and the two first letters of the second word of the species name. Comparisons had been made only with species that had presented at least five individuals reproducing during the study.

Variáveis fenológicas		Comparações	
		2005	2006
Flor	Início	<i>Oph^a Oba^{ab} Odi^b</i>	<i>Oph^a Oba^b Odi^b</i>
	Duração	<i>Oph^a Oba^a Odi^a</i>	<i>Oba^a Odi^a Oph^a</i>
	Sincronia (X_i)	<i>Oph^a XMd^a Oba^a Mma^a Odi^a</i>	<i>Oph^a XMd^{ab} Oba^{ab} Odi^b</i>
Fruto imaturo	Início	<i>Oph^a Oba^b Odi^b</i>	<i>Oph^a Oba^{ab} Odi^b</i>
	Duração	<i>Odi^a Oba^b Oph^b</i>	<i>Oba^a Odi^a Oph^a</i>
	Sincronia (X_i)	<i>XMd^a Oba^a Odi^a Oph^b</i>	<i>XMd^a Odi^{ab} Oph^{bc} Oba^c</i>
Fruto maduro	Início	<i>Oba^a Odi^a Oph^a</i>	<i>Oba^a Odi^a Oph^a</i>
	Duração	<i>Oba^a Odi^a Oph^b</i>	<i>Oba^a Odi^a Oph^a</i>
	Sincronia (X_i)	<i>Oba^a Odi^a Oph^a</i>	<i>Oba^a Odi^a Oph^b</i>

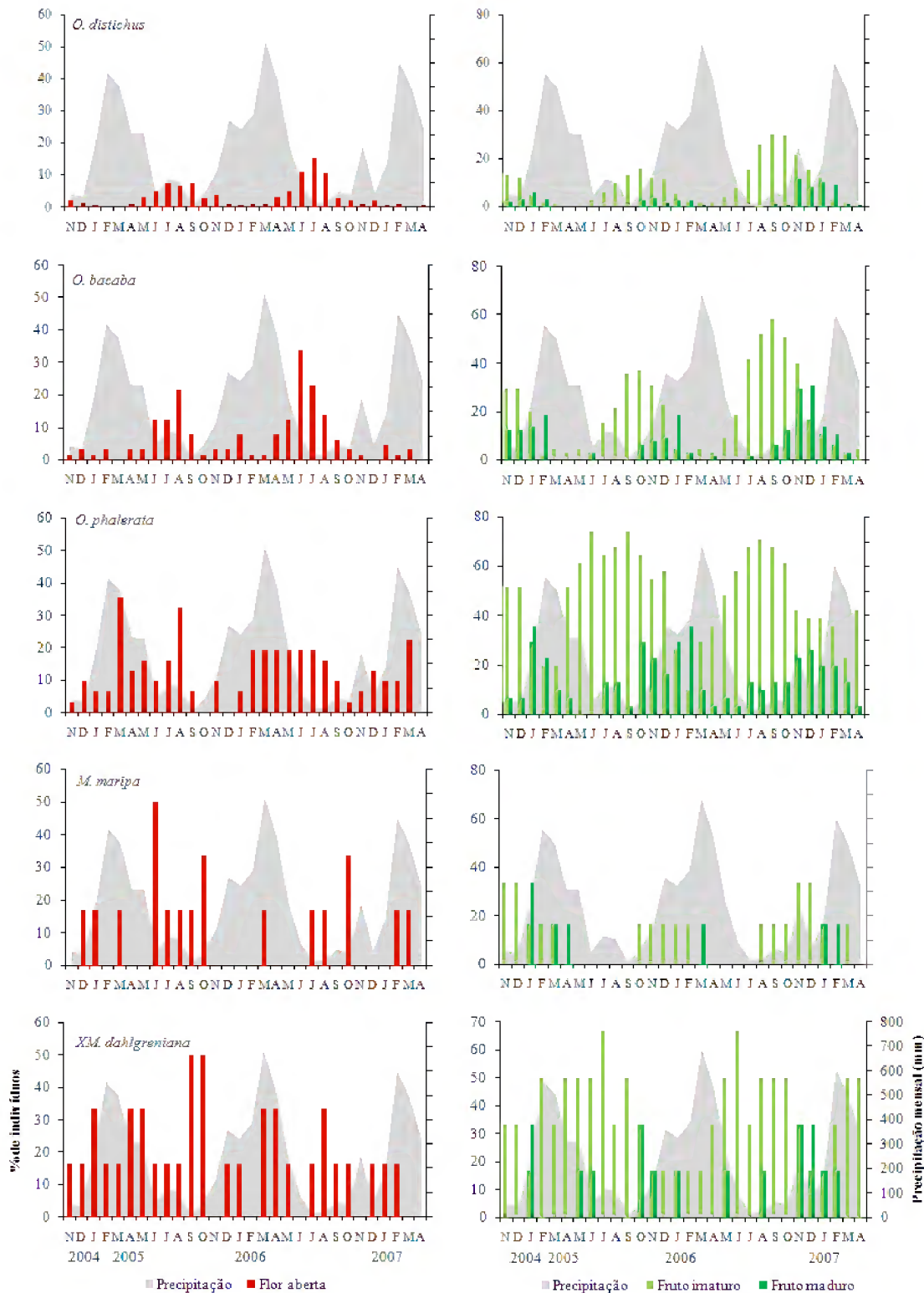


Figura 2.2: Porcentagens de indivíduos nas fenofases flor aberta (esquerda) e fruto imaturo e fruto maduro (direita) durante o período do estudo na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil.

Figure 2.2: Percentages of individuals in phenophases open flower (left) and unripe and ripe fruits (right) during the period of the study at ZPVS Base 4, Eastern Pará, Brazil.

Apenas *Maximiliana maripa* diferiu na duração total de fruto imaturo nos dois anos, já em fruto maduro ocorreram maiores diferenças entre anos para todas as espécies (Tabela 2.3). Em relação à duração média as maiores diferenças foram em fruto imaturo. Os valores de desvio padrão foram altos para a variável data da primeira ocorrência tanto em fruto imaturo como em fruto maduro, tendo este último menor sincronia. O índice de sincronia na população (Z) foi maior que 50% para fruto imaturo e menor que 40% para fruto maduro confirmando que existe menor sincronia entre os indivíduos nesta fenofase. Os valores de desvio padrão dos picos de fruto imaturo das espécies foram altos nos dois anos (2005: 1,53; 2006: 1,41; n = 4) e baixos para pico de fruto maduro em 2005 (0,45, n = 5) e 2006 (0,71, n = 2). A média entre anos dos valores de desvio padrão foram altos para data da primeira ocorrência (> 1,5) e duração da fenofase (> 1,4) para as espécies em fruto imaturo. Para as espécies em fruto maduro, as médias foram altas para data da primeira ocorrência (> 3,7) e baixas em duração da fenofase (< 0,7), com exceção de *O. phalerata* (1,3).

O teste de Kruskal-Wallis não mostrou diferenças significativas no número de indivíduos em nenhuma das fenofases entre os anos de 2005 e 2006, nem para espécies individuais e nem no nível da família.

Tabela 2.2: Variáveis fenológicas de cinco espécies de palmeiras na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil. As abreviações em itálico se referem às espécies e são formadas pela primeira letra do gênero e as duas primeiras letras da segunda palavra do nome da espécie. Fl = flor aberta, % = porcentagem de indivíduos na fenofase, DP = desvio padrão. Valores são dados em meses.

Table 2.2: Phenological variables of five palm species at ZPVS Base 4, Eastern Pará, Brazil. The italic abbreviations relate to the species and are formed by the first letter of the genus and the two first letters of the second word of the species name. Fl = open flower, % = percentage of individuals in phenophase, DP = standard deviation. Values in months.

		2005				
Espécies		<i>Mma</i>	<i>Oba</i>	<i>Odi</i>	<i>Oph</i>	<i>XMd</i>
Fenofases		Fl	Fl	Fl	Fl	Fl
Variáveis						
% de indivíduos		83	43	23	77	83
Duração total		7	10	10	10	11
Duração média (DP)		1,3 (0,6)	1,6 (0,8)	1,4 (0,8)	1,1 (0,4)	3,3 (2,3)
Média da primeira data* (DP)		7,3 (2,3)	6,5 (1,9)	7,3 (1,5)	4,3 (2,1)	2,7 (1,5)
Índice de sincronia (Z)		0,23	0,25	0,21	0,21	0,23
		2006				
% de indivíduos		50	43	37	81	83
Duração total		4	10	12	12	9
Duração média (DP)		1,0 (-)	1,5 (0,6)	1,3 (0,5)	1,7 (0,5)	2,0 (1)
Média da primeira data* (DP)		10 (-)	6,3 (1,5)	6,8 (1,7)	4,0 (1,6)	4,0 (3,0)
Índice de sincronia (Z)		0,25	0,29	0,25	0,18	0,13
Regularidade sazonal	Primeira data – Média de DP 2005-2006	-	1,7	1,6	1,9	2,3
	Duração – Média de DP 2005-2006	-	0,7	0,6	0,4	1,7

* Refere-se ao número do mês.

Tabela 2.3: Variáveis fenológicas de fruto imaturo e maduro de cinco espécies de palmeiras na ZPVS Base 4, leste do Pará, Brasil. As abreviações em itálico se referem às espécies e são formadas pela primeira letra do gênero e as duas primeiras letras da segunda palavra do nome da espécie. Fi = fruto imaturo, Fm = fruto maduro, % = porcentagem de indivíduos na fenofase, DP = desvio padrão. Valores são dados em meses.

Table 2.3: Phenological variables of unripe and ripe fruit of five palm species at ZPVS Base 4, Eastern Pará, Brazil. The italic abbreviations relate to the species and are formed by the first letter of the genus and the two first letters of the second word of the species name. Fi = unripe fruit, Fm = ripe fruit, % = percentage of individuals in phenophase, DP = standard deviation. Values in months.

		2005									
Espécies		<i>Mma</i>		<i>Oba</i>		<i>Odi</i>		<i>Oph</i>		<i>XMd</i>	
Variáveis	Fenofases	Fi	Fm	Fi	Fm	Fi	Fm	Fi	Fm	Fi	Fm
	% de indivíduos		33	50	49	46	23	15	77	74	83
Duração total		6	3	12	6	12	9	12	10	12	5
Duração média (DP)		5,0	2,0	4,1	1,2	3,8	1,1	6,7	2,9	5,0	1,5
		(-)	(-)	(1,3)	(0,4)	(1,5)	(0,6)	(1,0)	(1,8)	(2,7)	(0,7)
Média da primeira data* (DP)		10	3,0	7,8	5,5	8,4	5,3	4,2	8,6	3,5	7,5
		(-)	(-)	(1,7)	(4,8)	(1,6)	(4,8)	(2,1)	(2,9)	(2,6)	(3,5)
Índice de sincronia (Z)		-	0,33	0,51	0,26	0,53	0,22	0,77	0,27	0,44	0,15
		2006									
% de indivíduos		33	17	65	59	36	23	81	81	83	67
Duração total		4	1	12	8	12	10	12	12	12	5
Duração média (DP)		4,5	1,0	4,4	1,6	4,5	1,5	5,6	1,6	5,3	2,3
		(0,7)	(-)	(1,4)	(0,8)	(1,9)	(0,8)	(3,2)	(0,9)	(1,7)	(0,6)
Média da primeira data* (DP)		9	3,0	7,3	8,3	7,6	8,0	5,4	6,6	4,5	7,3
		(1,4)	(-)	(1,6)	(4,6)	(1,4)	(4,4)	(2,5)	(4,0)	(2,9)	(3,8)
Índice de sincronia (Z)		0,45	-	0,68	0,38	0,58	0,32	0,65	0,24	0,40	0,21
Regularidade sazonal	Primeira data – Média de DP 2005-2006	-	-	1,6	4,7	1,5	4,6	2,3	3,5	2,8	3,7
	Duração – Média de DP 2005-2006	-	-	1,4	0,6	1,7	0,7	2,1	1,3	2,2	0,6

* Refere-se ao número do mês

3. Correlação com os fatores climáticos

A correlação de Spearman foi negativa e significativa entre o número de indivíduos em flor e a precipitação ($r_s = -0,43$, $p = 0,019$) e a insolação ($r_s = 0,65$, $p < 0,0001$). Nas comparações por ano, o número de indivíduos em flor apresentou correlação negativa significativa com a precipitação em 2005 ($r_s = -0,66$, $p = 0,020$), e correlação positiva significativa com a insolação nos dois anos (2005: $r_s = 0,82$, $p = 0,001$; 2006: $r_s = 0,60$, $p = 0,039$).

O número de indivíduos na fenofase fruto imaturo mostrou correlação negativa com a precipitação ($r_s = -0,83$, $p < 0,0001$) e positiva com a insolação ($r_s = 0,39$, $p = 0,032$) durante o período do estudo, e fruto maduro apresentou correlação negativa significativa apenas com insolação ($r_s = -0,42$, $p = 0,020$). Comparando-se cada ano, fruto imaturo apresentou correlação negativa significativa com a precipitação (2005: $r_s = -0,68$, $p = 0,014$; 2006: $r_s = -0,82$, $p = 0,001$) nos dois anos, e correlação positiva com a insolação em 2006 ($r_s = 0,64$, $p = 0,024$), enquanto fruto maduro foi significativamente correlacionado apenas com a insolação em 2005 ($r_s = -0,70$, $p = 0,012$).

Discussão

1. Composição e estrutura das palmeiras arbóreas

As palmeiras são um componente importante da comunidade arbórea local e a segunda família mais abundante, sendo *O. distichus* a espécie de maior densidade (31,7 ind.ha⁻¹), entre todas as famílias, nas parcelas estudadas. No estudo de Campbell et al. (1986), no rio Xingu, Arecaceae também aparece como a segunda família mais abundante, como terceira em Balée & Campbell (1990) e Costa & Magnusson (2003) na Amazônia central, e em Peres (1994a), no rio Urucu ocupa o sexto lugar em termos de abundância. Gentry & Terborgh (1990) em Cocha Cashu no Peru, encontraram que, das cinco espécies de árvores mais comuns três foram palmeiras. O número de espécies arbóreas encontradas neste e nos outros estudos foram semelhantes (6 a 9 espécies), mas as densidades foram diferentes. *Oenocarpus distichus* e *O. bacaba* foram as espécies de palmeiras mais abundantes na ZPVS Base 4, mas não em estudos de Campbell et al. (1986), Balée & Campbell (1990), Peres (1994a), Rocha & Silva (2005), Montufar & Pintaud (2006), assim como as altas densidades de *M. maripa* encontradas em Rocha & Silva (2005) e Montufar & Pintaud (2006) não se repetiram aqui. Segundo Kahn et al. (1988) a Amazônia oriental possui menores densidades de palmeiras que a Amazônia central e ocidental e se assemelham àquelas encontradas na Guiana Francesa. Os indivíduos se concentraram nas classes intermediárias de DAP e altura e os valores foram semelhantes para algumas espécies em outros estudos no estado do Pará (Salomão et al. 1995, Salm 2004, Jardim et al. 2007).

As diferentes densidades e ocorrências das espécies podem estar associadas a variações naturais como heterogeneidade espacial (Kahn & Castro 1985, Scariot 1999) que provocam mudanças na ecologia de espécies que são amplamente distribuídas ao longo de uma região (Montufar & Pintaud 2006), mas também ao nível de preservação da floresta e intervenção humana que podem favorecer (Kahn & de Granville 1992, Salm et al. 2005) ou prejudicar (Clark et al. 1995, Scariot 2001) o desempenho de algumas espécies, como a fragmentação de hábitat e alterações dos processos de interação ecológica (Scariot 1999, Pires 2006, Arroyo-Rodríguez et al. 2007, Baez & Balslev 2007). Com exceção de *O. distichus* e *O. bacaba* que ocorreram em todas as parcelas, as demais espécies ocorreram apenas na área de floresta contínua, com apenas um indivíduo de *M. maripa* em uma das ilhas (Tabela 1), corroborando os achados de Scariot (1999), Pires (2006), Arroyo-Rodríguez et al. (2007) e Baez & Balslev (2007) de que os pequenos fragmentos contêm menor riqueza e menores densidades de palmeiras adultas (ver Apêndice 3.1 para tamanho dos fragmentos).

2. Variáveis fenológicas e sazonalidade

Durante todo o ano foram encontrados indivíduos nas fenofases botão e flor na comunidade de palmeiras, sendo que as maiores porcentagens de indivíduos ocorreram na transição entre as estações chuvosa e seca e na seca, respectivamente. Em De Steven et al. (1987) e Costa & Magnusson (2003) estas fenofases também ocorreram no mesmo período, mas a maioria das espécies foi encontrada em flor no meio da estação chuvosa. Ibarra-Manríquez (1992) encontrou picos de florescimento na estação seca, enquanto Henderson et al. (2000) não encontrou nenhum pico sazonal no nível da comunidade. Estes resultados demonstram que nos neotrópicos sazonais as espécies podem florescer tanto na estação seca como na estação chuvosa (Rathcke & Lacey 1985).

Frutos foram encontrados durante todo o ano, mas o maior número de indivíduos com fruto maduro ocorreu na estação chuvosa, o que é esperado em ambientes mais sazonais para espécies dispersadas por animais, segundo Rathcke & Lacey (1985). Apenas *O. phalerata* e *XM. dahlgreniana* apresentaram frutos maduros sem distinção de época do ano, com apenas um acréscimo no número de indivíduos na estação chuvosa. Adler & Lambert (2008) no canal do Panamá, encontraram picos de frutificação das espécies ao final da estação seca até os dois primeiros meses da chuvosa, semelhante ao encontrado aqui, enquanto, De Steven et al. (1987) e Costa & Magnusson (2003) encontraram picos de fruto maduro ao final da estação chuvosa, e Peres (1994b) no rio Urucu, encontrou picos de frutificação na estação seca. As diferenças, tanto nos períodos de florescimento como de frutificação, podem ser devido às diferentes composições específicas apresentadas pelas comunidades

estudadas. Como as palmeiras tendem a ter seus eventos reprodutivos distribuídos ao longo do ano, as estações de pico podem não coincidir em função de diferenças ambientais ou de variações nas espécies, no caso de condições ambientais semelhantes.

A data da primeira ocorrência e a sincronia da fenofase flor foram diferentes entre as espécies, embora esta última apenas em 2005, mas as espécies não diferiram significativamente na duração da fenofase. De Steven et al. (1987) e Henderson et al. (2000), encontraram alta regularidade na floração entre os anos nas espécies que estudaram. Neste estudo as espécies apresentaram baixa previsibilidade na floração demonstrada pelos altos valores de desvio padrão da data da primeira ocorrência para todas as espécies e duração para *O. phalerata*. Os padrões de frutificação também foram diferentes entre as espécies e entre os anos, menos para fruto maduro em duração da fenofase em 2006, sincronia em 2005 e data da primeira ocorrência nos dois anos. Os altos valores de desvio padrão nas fenofases fruto imaturo e fruto maduro demonstram a baixa previsibilidade das espécies para estas fases, principalmente em data da primeira ocorrência. Em De Steven et al. (1987), ao contrário, frutificação mostrou os menores valores, portanto maior previsibilidade devido à alta sincronia.

Segundo a hipótese de restrições filogenéticas (Kochmer & Handel 1986), espécies da mesma família deveriam florescer em datas similares, limitadas a uma parte de determinada estação. Este padrão não observado no presente estudo, onde as fenofases ocorreram durante quase todo o ano. *O. distichus* e *O. bacaba* foram relativamente mais sazonais que as outras espécies, concentrando suas atividades em determinado período do ano, mas não exclusivamente. Em termos de floração, ambas apresentaram pico próximos, mas uma sempre antes da outra (Figura 2.2.). *O. phalerata*, *M. maripa* e *XM. dahlgreniana* estiveram em atividade durante boa parte do ano, com apenas um aumento de atividade durante as mesmas estações das outras duas espécies. Outros estudos fenológicos realizados com espécies de uma mesma família (Gentry 1974 – Bignoniaceae, Opler et al. 1975 – Boraginaceae, Fleming 1985 – Piperaceae, Wheelwright 1985 – Lauraceae, De Steven et al. 1987, Henderson et al. 2000 – Arecaceae, SanMartin-Gajardo & Morellato 2003 – Rubiaceae) também encontraram comportamentos fenológicos diferentes entre as espécies. Entretanto, Gressler (2005) encontrou evidências de restrições filogenéticas para a família Myrtaceae na floresta Atlântica.

A hipótese de competição por polinizadores, que tem sido levantada por alguns autores, pode não se aplicar no caso destas espécies de palmeiras, já que as mesmas aparentemente não compartilham os mesmos agentes polinizadores (Henderson 1986, Anderson et al. 1988). Mais do que um efeito da competição por polinizadores, o florescimento disperso, caracterizado por baixos índices de sincronia, seria uma estratégia para evitar transferência de pólen entre espécies, fator que leva à diminuição de sucesso reprodutivo (Boulter et al. 2006). Este parece ser o caso de *O. phalerata* e *M. maripa* apesar da formação de híbridos – em baixas densidades – nos locais onde suas populações se sobrepõem, como ocorre na área do estudo.

Apesar de frutos maduros ficarem disponíveis durante todo o ano, padrão determinado principalmente por *O. phalerata*, os picos de amadurecimento das cinco espécies ocorrem na estação chuvosa e no mesmo mês para três delas, sugerindo estratégias para atrair dispersores (Rathcke & Lacey 1985, van Schaik et al. 1993). Burns (2005) mostrou que mesmo que o período da disponibilidade de frutos seja virtualmente o mesmo, as espécies podem aumentar o acesso aos dispersores através de diferenças nas datas de maturação dos seus frutos e duração dos mesmos, já que a probabilidade de remoção dos frutos de uma espécie é maior nos períodos de menor sobreposição. Os extensos períodos de frutificação podem ser explicados pelos baixos níveis de sincronia entre os indivíduos (Rathcke & Lacey 1985), como neste estudo; e podem também estar relacionados a estratégias para aumentar a probabilidade de sucesso na dispersão de sementes e germinação (Ferraz et al. 1999, Adler & Lambert 2008), como por exemplo, através da visita de agentes não previsíveis (Mitani 1999) como *Pecari* e *Tayassu* (Beck & Terborgh 2002, Beck 2006).

As correlações significativas entre o número de indivíduos em cada uma das fenofases (antese, fruto imaturo e fruto maduro) e os fatores ambientais foram diferentes entre os anos. Flor aberta (2005) e fruto imaturo (2005 e 2006) mostraram correlação negativa com a precipitação, e todos foram correlacionados com a insolação em pelo menos um dos anos. Embora

as palmeiras floresçam e/ou frutifiquem durante todo o ano há um período no qual se concentra um maior número de indivíduos sugerindo a importância dos fatores ambientais.

Alguns trabalhos têm destacado a importância da insolação e precipitação como sinalizador para eventos reprodutivos. Wright & van Schaik (1994) apontam um maior número de espécies em floração nos meses com pico de luz solar ao avaliar trabalhos realizados em florestas fracamente sazonais em Manaus e Itabuna no Brasil, La Selva na Costa Rica, e na Guiana Francesa, nas quais a água não é um fator limitante. Os autores afirmam ainda que, mesmo em florestas fortemente sazonais, as espécies respondem à insolação, embora essas respostas dependam também de seus sistemas radiculares e da tolerância à seca.

De Steven et al. (1987) e Henderson et al. (2000) não consideram o início das chuvas ou mesmo qualquer outro fator abiótico como sinal para florescimento nas palmeiras, porque as espécies apresentaram floração amplamente distribuída ao longo do ano e os padrões encontrados não diferiram entre os anos. No presente estudo as espécies também florescem e frutificam em todas as épocas do ano, entretanto apresentam diferenças na regularidade sazonal entre os anos, demonstrada pelos valores de desvio padrão, sugerindo o papel importante de fatores abióticos como precipitação e insolação, sem excluir a relação com outros fatores abióticos e fatores evolutivos (van Schaik et al. 1993). Segundo Boulter et al. (2006), o clima atua como fator próximo e distante para os padrões de florescimento, pois a coincidência do florescimento com a variação ambiental sazonal também coincide com o aumento na atividade dos polinizadores, especialmente de insetos.

As palmeiras desempenham um papel de grande importância na estrutura da comunidade local devido a sua abundância e representatividade, e também como importante fonte de alimento para os animais já que seus frutos ficam disponíveis durante a maior parte do ano. Embora os períodos de amadurecimento dos frutos de palmeiras na área de estudo coincidam com a maioria das outras espécies na comunidade (veja CAPÍTULO II), elas podem ser consideradas recursos-chave, segundo alguns dos critérios apresentados por Peres (2000), como o fato de serem consumidas por um grande número de vertebrados, devido a sua abundância local e o fato de as palmeiras reproduzirem todos os anos.

Agradecimentos

As autoras agradecem ao CNPq pelo financiamento do início da pesquisa através do Edital Universal (processo 476648/2003-3) e pela bolsa de mestrado concedida a A. G. Alves (130011/2007-0); à Eletronorte por todo o apoio logístico; à UFRA e Museu Paraense Emílio Goeldi e a R. Salm, M.A.G. Jardim e A.L.K.M. Albernaz pela leitura e sugestões no manuscrito.

Referências bibliográficas

- ADLER, G. & LAMBERT, T. 2008. Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. *Plant Spec. Biol.* 23:9-17.
- ANDERSON, A., OVERAL, W. & HENDERSON, A. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil. *Biotropica* 20(3):192-205.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., AGUIRRE, A., BENÍTEZ-MALVIDO, J. & MANDUJANO, S. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biol. Conserv.* 138:198-206.
- AUGSPURGER, C. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15(4):257-267.
- AYRES, M., AYRES JR, M., AYRES, D. & SANTOS, A.D. 2007. BioEstat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biológicas e Médicas. Sociedade Civil Mamirauá/MCT/IOEP, Belém.
- BAEZ, S. & BALSLEV, H. 2007. Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador. *Biodivers. Conserv.* 16:2201-2211.
- BALÉE, W. & CAMPBELL, D. 1990. Evidence for the successional status of liana forest (Xingu river basin, Amazonian Brazil). *Biotropica* 22(1):36-47.
- BAWA, K., KANG, H. & GRAYUM, M. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *Am. J. Bot.* 90(6):877-887.
- BECK, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *J. Mammal.* 87(3):519-530.
- BECK, H. & TERBORGH, J. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *J. Trop. Ecol.* 18:275-288.
- BORCHERT, R., MEYER, S., FELGER, R. & PORTER-BOLLAND, L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 13:409-425.
- BOULTER, S., KITCHING, R. & HOWLETT, B. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *J. Ecol.* 94:369-382.
- BURNS, K. 2005. Is there limiting similarity in the phenology of fleshy fruits? *J. Veg. Sci.* 16:617-624.
- CAMPBELL, D., DALY, D., PRANCE, G. & MACIEL, U. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38(4):369-393.
- CLARK, D., CLARK, D., SANDOVAL M., R. & CASTRO C. M. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76(8):2581-2594.
- CLEMENT, C., LLERAS, E. & van LEEUWEN, J. 2005. O potencial das palmeiras tropicais no Brasil: acertos e fracassos das últimas décadas. *Agrociência* 9(1-2):67-71.
- COSTA, F. & MAGNUSSON, W. 2003. Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a central Amazonian forest. *Biotropica* 35(1):103-114.
- CUNNINGHAM, S. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivore, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *Am. J. Bot.* 82(12):1527-1536.

- DE STEVEN, D., WINDSOR, D., PUTZ, F. & LEÓN, B. D. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19(4):342-356.
- ELETRONORTE. <http://www.eln.gov.br/NovoAmbiente/UnidadesConservacao.asp#3> (último acesso em 04/01/2007).
- FERRAZ, D., ARTES, R., MANTOVANI, W. & MAGALHAES, L. 1999. Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. *Rev. Bras. Biol.* 59(2):305-317.
- FISCH, G., JANUÁRIO, M. & SENNA, R. 1990. Impacto ecológico em Tucuruí (PA): Climatologia. *Acta Amazon.* 20:49-60.
- FLEMING, T. 1985. Coexistence of five sympatric Piper (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66(3):688-700.
- FRANKIE, G., BAKER, H. & OPLER, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.
- GALETTI, M. & ALEIXO, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *J. Appl. Ecol.* 35:286-293.
- GALETTI, M., DONATTI, C., PIRES, A., GUIMARÃES JR, P. & JORDANO, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Bot. J. Linn. Soc.* 151:141-149.
- GENTRY, A. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6(1):64-68.
- GENTRY, A. & TERBORGH, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. In *Four Neotropical Rainforests* (A. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven and London, p.542-564.
- GRESSLER, E. 2005. Floração e frutificação de Myrtaceae de floresta Atlântica: limitações ecológicas e filogenéticas. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo.
- HENDERSON, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Bot. Rev.* 52(3):222-259.
- HENDERSON, A., FISCHER, B., SCARIOT, A., PACHECO, M. & PARDINI, R. 2000. Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. *Brittonia* 52(2):149-159.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. 1992. Fenologia de las palmas de una selva cálida húmeda en México. *Bull. Inst. Fr. Étud. Andin.* 21:669-683.
- JARDIM, M., SANTOS, G., MEDEIROS, T. & FRANCEZ, D. 2007. Diversidade e estrutura de palmeiras em floresta de várzea do estuário Amazônico. *Amazônia: Ci. & Desenv.* 2(4):67-84.
- KAHN, F. & CASTRO, A. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17(3):210-216.
- KAHN, F. & de GRANVILLE, J. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Ecological Studies 95. Springer-Verlag, Berlin.
- KAHN, F., MEJIA, K. & CASTRO, A. 1988. Species richness and density of palms in terra firme forest of Amazonia. *Biotropica* 20(4):266-269.
- KOCHMER, J. & HANDEL, S. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecol. Monogr.* 56(4):303-325.

- LEÃO, N.V.M., OHASHI, S.T., VIEIRA, I.C.G. & GUILHARD JR, R. 2005. Ilha de germoplasma de Tucuruí: uma reserva da biodiversidade para o futuro. Eletronorte, Brasília.
- LORENZI, H., SOUZA, H., COSTA, J., CERQUEIRA, L. & FERREIRA, E. 2004. Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas. Instituto Plantarum, Nova Odessa, São Paulo.
- MITANI, M. 1999. Does fruiting phenology vary with fruit syndrome? An investigation on animal-dispersed tree species in an evergreen forest in south-western Cameroon. *Ecol. Res.* 14:371-383.
- MONTUFAR, R. & PINTAUD, J. 2006. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. *Bot. J. Linn. Soc.* 151:127-140.
- MORELLATO, L., TALORA, D., TAKAHASI, A., BENCKE, C., ROMERA, E. & ZIPARRO, V. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32(4b):811-823.
- NEWSTROM, L., FRANKIE, G. & BAKER, H. 1994. A new classification for plant phenology base on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OPLER, P., BAKER, H. & FRANKIE, G. 1975. Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7(4):234-247.
- OPLER, P., FRANKIE, G. & BAKER, H. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3:231-236.
- PERES, C. 1994a. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26(3):285-294.
- PERES, C. 1994b. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26(1):98-112.
- PERES, C. 2000. Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. *J. Trop. Ecol.* 16:287-317.
- PIRES, A. 2006. Perda de diversidade de palmeiras em fragmentos de mata Atlântica: padrões e processos. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo.
- RATHCKE, B. & LACEY, E. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16:179-214.
- ROCHA, A. & SILVA, M. 2005. Aspectos fitossociológicos, florísticos e etnobotânicos das palmeiras (Arecaceae) de floresta secundária no município de Bragança, PA, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 19(3):657-667.
- SALM, R. 2004. Stem density and growth of *Attalea maripa* and *Astrocaryum aculeatum*: implications for arborescent palms distributions across Amazonian forest. *Biota Neotrop.* 4(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v4n1/pt/abstract?article+BN00104012004> (último acesso em 28/07/2008).
- SALM, R., JALLES-FILHO, E. & SCHUCK-PAIM, C. 2005. A model for the importance of large arborescent palms in the dynamics of seasonally-dry Amazonian forests. *Biota Neotrop.* 5(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?article+BN02705022005> (último acesso em 28/07/2008).
- SALOMÃO, R., ROSA, N., NEPSTAD, D. & BAKK, A. 1995. Estrutura diamétrica e breve caracterização ecológica econômica de 108 espécies arbóreas da floresta Amazônica brasileira - I. *Interciência* 20(1):20-29.
- SANCHES, F. & FISCH, G. 2005. As possíveis alterações microclimáticas devido a formação do lago artificial da hidrelétrica de Tucuruí - PA. *Acta Amazon.* 35(1):41-50.

- SANMARTIN-GAJARDO, I. & MORELLATO, L. P. C. 2003. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Rev. Biol. Trop.* 51(3-4):691-698.
- SCARIOT, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *J. Ecol.* 87:66-76.
- SCARIOT, A. 2001. Weedy and secondary palm species in Central Amazonian forest fragments. *Acta Bot. Bras.* 15:271-280.
- SPIRONELO, W. 1991. Importância dos frutos de palmeiras na dieta de um grupo de *Cebus apella* na Amazônia Central. In *A Primatologia no Brasil – 3* (A.B. Rylands & A.T. Bernardes, eds). Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, v. 3, p.285-296.
- SVENNING, J. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *J. Ecol.* 87: (55-65).
- TERBORGH, J. 1983. *Five New World primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- TOMLINSON, P. 1979. Systematics and ecology of the Palmae. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10:85-107.
- van SCHAIK, C., TERBORGH, J. & WRIGHT, J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:353-377.
- VORMISTO, J. 2002. Palms as rainforest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodivers. Conserv.* 11:1025-1045.
- WHEELWRIGHT, N. 1986. A seven-year study of individual variation in fruit production in tropical bird-dispersed tree species in the family Lauraceae. In *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada & T. Fleming, eds.). Dr W. Junk Publisher, Dordrecht, p. 19-35.
- WRIGHT, S. & van SCHAIK, C. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *Am. Nat.* 143(1):192-199.
- ZAR, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.
- ZONA, S. & HENDERSON, A. 1989. A review of mediated seed dispersal of palms. *Selbyana* 11: 6-21.

APÊNDICE

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os padrões fenológicos encontrados na comunidade arbórea da ZPVS Base 4 são semelhantes aos encontrados em outras florestas tropicais sazonalmente secas e também aos resultados encontrados em outros estudos na floresta Amazônica, mesmo onde o clima não é sazonal. Os picos de floração ocorreram na estação seca e apresentaram correlações positivas com insolação e temperatura, e negativa com precipitação. A frutificação ocorreu ao longo do ano e os picos principalmente no início da estação chuvosa, considerado o melhor período para a germinação. Os picos reprodutivos na família *Arecaceae* foram semelhantes aos encontrados na comunidade geral, e diferiram de outros estudos, nos quais os picos de frutificação ocorrem nos períodos de escassez na comunidade.

Há uma alta previsibilidade na ocorrência das fenofases no nível da comunidade o que é importante para o conhecimento da oferta temporal de recursos como flores, frutos e sementes, para os animais – incluindo polinizadores e dispersores – na comunidade. A família *Arecaceae* tem uma grande importância na definição dos padrões fenológicos locais e na disponibilidade de flores e frutos devido sua abundância e também pela duração particularmente da frutificação que, na maioria das espécies, foi maior que cinco meses.

Os fatores abióticos são conhecidos como influenciadores dos padrões de floração e frutificação e, na comunidade local, eles foram mais claramente relacionados com floração do que com frutificação, principalmente insolação. Fatores bióticos como interações com polinizadores e dispersores podem estar afetando a fenologia de algumas espécies como *Fusaea longifolia* e *Vouacapoua americana*, entretanto estes processos não foram investigados neste estudo.

Apesar dos diversos estudos fenológicos realizados nos últimos anos em florestas tropicais, o papel e a importância dos diversos fatores desencadeadores dos eventos fenológicos não são claros. Há ainda a necessidade de estudos em longo prazo que nos levem a compreender o comportamento das espécies ao longo dos anos, e também suas relações com os fatores abióticos, já que, como encontrado aqui, estas relações podem ser diferentes entre os anos, assim como a resposta das espécies às mesmas variações ambientais, como encontrado em outros estudos. Ressaltamos a importância de estudos em nível populacional na área do estudo para investigar possíveis interrupções dos processos de polinização e/ou dispersão em algumas espécies.