

**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-Graduação em Ecologia – PPG-ECO**

**Conseqüências da poliembrionia e monoembrionia no desenvolvimento e
estabelecimento das plântulas em sementes de *Carapa surinamensis* Miq.
(Meliaceae)**

Débora Najara de Souza Ferreira

**Manaus, Am
Setembro de 2015**

Débora Najara de Souza Ferreira

Conseqüências da poliembrionia e monoembrionia no desenvolvimento e estabelecimento das plântulas em sementes de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae)

Dra. Isolde Dorothea Kossmann Ferraz
Dr. José Luís Campana Camargo

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Am
Setembro de 2015

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-Graduação em Ecologia – PPG-ECO

Comissão examinadora:

Dr. Carlos Eduardo de Araújo Barbosa
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Dra. Regina Caetano Quisem
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Dra. Yêda Maria Boaventura Corrêa Arruda
Universidade Federal do Amazonas

F383 Ferreira, Débora Najara de Souza .
Consequências da poliembrião e monoembrião no desenvolvimento e estabelecimento das plântulas em sementes de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliceae) / Débora Najara de Souza Ferreira. --- Manaus: [s.n.], 2015.
51 f. : il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2015.
Orientador : Isolde Dorothea Kossmann.
Coorientador : José Luís Campana Camargo.
Área de concentração : Ecologia.

1. Poliembrião. 2. Carapa. 3. Sementes. I. Título.

CDD 583.25

Sinopse:

A poliembrião das sementes de *Carapa surinamensis* foi caracterizada através de uma série de experimentos para sua quantificação e avaliação de sua influência sobre o desenvolvimento das plântulas. Além disso, esta característica foi analisada como sendo estratégia da espécie para reduzir os danos causados pela manipulação das sementes realizada por animais.

Palavras-chave: andiroba, herbivoria, coevolução

*Dedico a todos os meus amores,
partes externas do meu eu.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao INPA e PPGeco pela oportunidade de realização deste trabalho, à CAPES pela concessão da bolsa e ao Projeto REDEBIO/FAPEAM pelo apoio técnico e financeiro. Sem estes eu não estaria redigindo este documento.

Agradeço prioritariamente à pachamama, pela vida, mistério e toda beleza.

A toda minha família pelo amor e cuidado distante, e por toda a confiança.

Aos meus orientadores Dra. Isolde Ferraz e Dr. José Luís Camargo por todo apoio durante essa jornada e pelos ensinamentos valiosos. Agradeço também à Manoela Meyersiek Jardim por me doar esse trabalho tão legal.

Aos amigos queridos do Laboratório de Sementes, que me ajudaram e agüentaram todo meu mau humor e falta de amor pra dar e em especial minha marida Semirian Amoêdo (companheira andirobeira), o Dr. Gêangelo Calvi (o rei), a Lydiane Bastos (a doida), o Danilo Ferreira (o fuleiro) e o Adriano Didonet (o pensador). A cabritinha agradece muito todos vocês!

Aos meus companheiros na vida manauara, Gilberto Fernández, meu marido querido, Tainara Sobroza, Mariane Bolshon, Monique Maia, Marina Carvalho, Camila Pacheco, Angélica Nunes, Renata Xavier, minhas amigas queridas.

Aos amigos que vivem longe, mas sempre por perto, Diego Shimizu, Viviana Sanches, Larissa Ikeda, Natasha Meneghin, Rafael Guerreiro, Danilo Frascareli, Rafael Perroni, sem vocês, sabe-se lá o que seria da Najara.

Gratidão a todos que de alguma forma fizeram parte dessa longa caminhada que me trouxe até aqui.

"Existe uma teoria que diz que, se um dia alguém descobrir exatamente para que serve o universo e porque ele está aqui, ele desaparecerá instantaneamente e será substituído por algo ainda mais estranho e inexplicável.

Existe uma segunda teoria que diz que isso já aconteceu."

RESUMO

“Conseqüências da poliembrião e monoembrião no desenvolvimento e estabelecimento das plântulas em sementes de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae)”

Um fenômeno comum em angiospermas é a poliembrião, isto é, a diferenciação e desenvolvimento de múltiplos embriões em uma única semente. A poliembrião pode aumentar o número de embriões produzidos com a mesma quantidade de recursos investida, além de aumentar a chance de pelo menos uma plântula se estabelecer no ambiente devido à emergência de mais de uma plântula por semente, o chamado “bethedging”. Além disso, a poliembrião favorece a ocorrência de grupos de indivíduos que resultaria numa ocupação mais eficiente do espaço, facilitando o estabelecimento e crescimento das plântulas. Entretanto, a presença da poliembrião não é exclusivamente vantajosa. Como a massa média por embrião é reduzida, pode haver redução na emergência e sobrevivência dos embriões, além da competição entre as plântulas que pode dificultar o estabelecimento em relação a plântulas provenientes de sementes monoembriônicas. No presente trabalho, observou-se as possíveis vantagens e desvantagens da ocorrência de poliembrião em sementes de *Carapa surinamensis* (Meliaceae). Para isso, por conta da falta de informações sobre esta característica para a espécie, realizou-se a quantificação da ocorrência de poliembrião nas sementes de *C. surinamensis* através da sementeira de três repetições contendo 100 sementes cada e encontramos cerca de metade das sementes apresentando esta característica. Para avaliar possíveis vantagens da poliembrião, foram simulados dois níveis de herbivoria, simulando manipulação que roedores realizam nas sementes a fim de evitar a perda das reservas contidas na semente para a plântula em desenvolvimento. Testamos a hipótese de que a poliembrião permitiria o estabelecimento de novos indivíduos mesmo após a manipulação, entretanto, observamos que o tratamento realizado pelos animais é uma estratégia efetiva de redução das perdas do alimento para consumo posterior, impedindo o estabelecimento de novas plântulas. Além disso, realizamos a comparação do desenvolvimento das plântulas em situação de monoembrião (natural ou através de manipulação) com aquelas em sementes poliembriônicas, com duas plântulas germinadas. Nossos resultados demonstram que plântulas que se desenvolvem em sementes poliembriônicas se desenvolvem menos do que aquelas em situação monoembriônica (natural ou manipuladas), mesmo quando as plântulas foram separadas entre si, de modo que evitasse a competição pelas reservas da semente e pelo espaço.

Palavras-chave: poliembrião, sementes, *Carapa*, consumo de sementes, competição.

ABSTRACT

“Consequences of polyembryony and monoembryony in the development and establishment of seedlings in seed of *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae)”

A common phenomenon in angiosperms is the polyembryony, i.e. the differentiation and development of multiple embryos in a single seed. The polyembryony can increase the number of embryos produced with the same amount of resources invested, in addition to increasing the chance of at least one seedling settle in the environment due to the emergence of more than one seedling per seed, called "bethedging". In addition, polyembryony favors the occurrence of groups of individuals that would result in a more efficient space occupation, facilitating the establishment and growth of seedlings. However, the presence of polyembryony is not exclusively beneficial. As the average mass per embryo is reduced, there may be reduction in emergence and survival of embryos, as well as competition between seedlings that may hinder the establishment about the seedlings from monoembryonic seeds. In this study, the possible advantages and disadvantages of occurrence of polyembryony in seeds of *Carapa surinamensis* (Meliaceae). For that, due to the lack of information on this feature for the species, quantification of occurrence of polyembryony in seeds of *C. surinamensis* by sowing of three repetitions containing 100 seeds each and found about half the seeds showing this feature. To assess potential benefits of polyembryony, were simulated two levels of herbivory, simulating manipulation that rodents carry out the seeds in order to avoid the loss of the reservations contained in the seed to seedling in development. We tested the hypothesis that polyembryony would allow the establishment of new individuals even after the manipulation, however, we observe that the treatment for animals is an effective strategy for reducing the losses of food for later consumption, preventing the establishment of new seedlings. In addition, we performed a comparison of the development of seedlings in situation of monoembryony (natural or through handling) with those in poliembryonics, with two seeds germinated seedlings. Our results show that plants that develop in poliembryonics seeds develop less than those in monoembryonic situation (natural or handled), even when the seedlings were separated from each other, in order to avoid the competition for seed reserves and space.

Key-words: polyembryony, seeds, *Carapa*, seed consumption, competition.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	1
OBJETIVO GERAL	4
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	4
RESUMO	5
CAPITULO 1.....	5
MATERIAL E MÉTODOS.....	10
Organismo estudado.....	10
Coleta e beneficiamento	10
Caracterização da poliembrionia em <i>Carapa surinamensis</i>	11
Simulação de consumo em sementes de <i>C. surinamensis</i> e <i>C. guianensis</i>	12
Conservação das reservas em sementes não regeneradas.....	13
Análises estatísticas.....	13
RESULTADOS	5
Caracterização da poliembrionia em sementes de <i>Carapa surinamensis</i>	14
Simulação de consumo em sementes de <i>C. surinamensis</i> e <i>C. guianensis</i>	19
DISCUSSÃO.....	5
CONCLUSÃO.....	25
REFERÊNCIAS:	26
CAPITULO 2.....	29
INTRODUÇÃO.....	30
MATERIAL E MÉTODOS.....	33
Coleta e beneficiamento	33
Comparação do desenvolvimento de plântulas em sementes poliembriônicas e monoembriônicas..	33
Análises estatísticas.....	36
RESULTADOS	37
DISCUSSÃO.....	43
CONCLUSÃO.....	46

REFERÊNCIAS	47
SINTESE.....	49
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50

Lista de figuras

Figura 1: Mapa da localização das áreas de coleta na região da Amazônia central.....	11
Figura 2: Estádios de desenvolvimento das plântulas no momento dos cortes: (A) um meristema e (B) dois meristemas	12
Figura 3: Sementes de <i>C. surinamensis</i> após coloração com Tetrazólio realizada após seis meses do corte dos meristemas. Semente viável (A) e inviável (B)	13
Figura 4 Número de plântulas germinadas por sementes de <i>Carapa surinamensis</i>	15
Figura 5: Massa das sementes de <i>Carapa surinamensis</i> e número de plântulas germinadas. Valores médios e desvio padrão. (F=0.0244, CV% = 36.77) (n=127 sementes).....	16
Figura 6: Frequência dos intervalos temporais entre a primeira e a última germinação em sementes poliembriônicas (2 a 5 plântulas/semente) de <i>Carapa surinamensis</i> (n=127 sementes).....	17
Figura 7: Intervalo de tempo entre a primeira e a última germinação de plântulas em sementes poliembriônicas de <i>Carapa surinamensi</i> em relação ao número de plântulas germinadas de cada semente.....	18
Figura 8 Respostas das plântulas após simulação da manipulação pelos animais: após a emissão da radícula (retirada de um meristema) ou após a formação da plântula (retirada de dois meristemas) de <i>Carapa surinamensis</i> (C.s.) e <i>Carapa guianensis</i> (C.g.).	20
Figura 9: Sementes de <i>C. surinamensis</i> (esq.) e <i>C. guianensis</i> (dir.) com calo formado após corte.....	20
Figura 10: Plântulas marcadas com fitas coloridas indicando a sequência temporal de emergência.....	34
Figura 11: Esquema dos seis tratamentos realizados após a desenvolvimento do primeiro par de folhas nas plântulas recém formadas. M – Con: sementes com apenas uma plântula germinada e mantida ligada à semente (<i>Controle</i>); M – Sep: sementes com uma plântula germinada e separada da semente (<i>Separada</i>); P→M: sementes com duas plântulas germinadas, mas com exclusão da segunda plântula e manutenção da primeira plântula ligada à semente, P→M – Sep: sementes com duas plântulas germinadas, mas com exclusão da segunda plântula , e separação da primeira plântula da semente, P – Con (1 e 2): sementes com duas plântulas germinadas e mantidas ligadas à semente e P – Sep (1 e 2): sementes com duas plântulas germinadas separadas da semente e entre si.....	35
Figura 12: Plântulas em vasos individuais após transplante.....	35
Figura 13 Variação da altura (cm) das plântulas de <i>Carapa surinamensis</i> após 6 meses sob os seis diferentes tratamentos.	40
Figura 14: Variação da biomassa seca das plântulas de <i>Carapa surinamensis</i> sob os diferentes tratamentos.	41
Figura 15: Variação da razão raiz/parte aérea dos diferentes tratamentos.	42

INTRODUÇÃO GERAL

A distribuição e abundância de espécies consumidas por outras é afetada pelas espécies que as consomem e vice-versa (Begon et al., 2006). As interações de herbivoria e consumo de sementes estabelecidas entre plantas, mamíferos, aves, insetos e seus inimigos naturais são cruciais para a manutenção da diversidade arbórea nas florestas neotropicais, com efeitos negativos e positivos sobre o recrutamento de novos indivíduos (DeMantia et al., 2004; Knight, 2004). Os efeitos da herbivoria são dependentes das espécies envolvidas, de quais partes das plantas são afetadas, do estágio de desenvolvimento em que ocorre, além das respostas das plantas, que podem tolerar os danos ou resistir ao consumo (Begon et al., 2006).

As plantas podem resistir ao consumo quando possuem mecanismos de defesa que evitam ou dificultam que ele ocorra. Estes mecanismos podem ser físicos, como a presença de espinhos (Gowda, 1996) e tricomas, químicos, por exemplo a produção de ácidos impalatáveis (Gianoli e Niemeyer, 1997) ou ainda diferenças nas estratégias de crescimento, como plantas com menor estatura que apresentam maior quantidade de defesas químicas (Palo et al., 1993) e ainda espécies que apresentam menor quantidade de nutrientes para inibir a herbivoria (Danell et al., 1994; McNaughton, 1981).

Tolerância vegetal é a habilidade que certas plantas possuem de rebrotar e/ou reproduzir após a herbivoria e pode ser expressa pelo incremento nas taxas de crescimento, capacidade de armazenamento, flexibilidade nas taxas fotossintéticas, ou ainda espécies que possuem mais de um embrião por semente (poliembrião), o que pode conferir vantagem reprodutiva e/ou competitiva, uma vez que aumenta a probabilidade de ao menos um indivíduo se estabelecer em situação de herbivoria (Danell et al., 1994; Strauss e Agrawal, 1999; Ladd e Capuccino, 2005). A tolerância varia entre as espécies, desde casos onde o desempenho de plantas é reduzido significativamente por perderem até 10% da área foliar, até plantas que não apresentam diferença no desenvolvimento mesmo com 25% de perda de sua área foliar (Lehtilä e Strauss, 1999; McArt et al., 2013).

O consumo de estruturas reprodutivas de uma planta é muitas vezes uma relação mutualística, na qual o animal que se alimenta de frutos beneficia o indivíduo parental e a semente que será dispersa (Bascompte, 2009). Alguns animais coletam sementes e as enterram em locais seguros para acumular alimento para estações com menor disponibilidade de recursos (Jansen e Forget, 2001). Esta relação pode ser mutualística quando se assume que os esconderijos são distantes da planta mãe e sabe-se que a sobrevivência dos propágulos é proporcional a essa distância (Janzen, 1971). Também há a possibilidade dos locais seguros não serem novamente localizados pelos animais, ou ainda que estes animais acumulem mais

sementes do que necessitam e conseqüentemente não se alimentem de todas as sementes. Estes propágulos enterrados podem estar em situações ótimas para germinarem e se estabelecerem (Jansen e Forget, 2001).

A relação entre plantas e herbívoros se torna negativa quando a plântula e o animal passam a competir pelas reservas contidas na semente. Para evitar esta competição, as espécies de plantas podem apresentar estratégias evolutivas que minimizam as perdas geradas pelo consumo de sementes. Entre as estratégias estão a antecipação da germinação para um período prévio à exploração dos esconderijos pelos animais juntamente com a transferência rápida das reservas da semente para a plântula. Uma estratégia alternativa é o retardo da germinação até o próximo período de abundância de alimentos, quando os roedores já abandonaram os antigos esconderijos (Jansen e Forget, 2001).

A poliembrionia poderia ser vista como uma estratégia para redução de perdas em algumas plantas, na qual múltiplos embriões se desenvolvem em uma única semente. A poliembrionia pode se originar do zigoto, mas também pode surgir por embriogênese adventícia como, por exemplo, de células do nucelo. Dependendo da origem, os embriões podem ser geneticamente diferentes (Bewley et al., 2013, Ganeshaiah et al., 1991). Pouco se sabe sobre a origem e conseqüências desta característica reprodutiva, que pode contribuir para aumentar o *fitness* da planta mãe através do aumento das chances no estabelecimento de pelo menos uma das plântulas germinadas das sementes poliembriônicas (*bet hedging*) (Blanchard et al., 2010, Ganeshaiah et al., 1991, Ladd and Cappuccino, 2005). Poliembrionia também pode ser vista como uma característica vantajosa quando é considerado que mais plântulas serão produzidas com o mesmo investimento de recursos pela planta (Uma-Shaankeer and Ganeshaiah, 1997). Porém, a disposição de reservas para cada embrião é reduzida, o que pode gerar uma redução na emergência e sobrevivência das plântulas, além de causar competição entre as plântulas-irmãs durante seu desenvolvimento inicial. Nesse caso, a competição entre plântulas pode ser ainda mais intensa porque elas tendem a usar os recursos de maneira similar (Cheplick, 1992, Ladd and Cappuccino, 2005, Mendes-Rodrigues et al, 2012).

Os animais, por sua vez, também possuem estratégias para aumentar a disponibilidade de sementes para consumo. Em diversos ecossistemas é conhecido que alguns animais apresentam comportamento de manipulação de sementes que reduzem ou impedem sua germinação (Jansen et al., 2006). Por exemplo, sabe-se que o esquilo cinza (*Sciurus carolinensis*), que ocorre nos Estados Unidos, remove o embrião de sementes de carvalho branco (*Quercus alba*) antes de enterrá-las (Fox 1982). Comportamento similar é observado na China com o esquilo *Callosciurus erythraeus* que realiza incisão no embrião de sementes

de *Castanea henryi* e *Quercus variabilis* (Xiao, et al., 2009). Também na China, sabe-se que outras quatro espécies de roedores (*Niviventer confucianus*, *N. fulvescens*, *Rattus flavipectus* e *Maxomys surifer*) manipulam as sementes de *Pittosporopsis kerrii* de maneira análoga (Cao et al., 2011).

O mesmo tipo de comportamento foi registrado por Jansen et al. (2006) para as florestas da Guiana Francesa. Roedores da família Dasyproctidae (*Myoprocta exilis*) removem os brotos de sementes germinadas de *Carapa procera* evitando, desta forma, o esgotamento das reservas da semente pela plântula em desenvolvimento. Os cotilédones das sementes manejadas pelos roedores permaneceram fisiologicamente ativos, como “sementes zumbis”, e puderam ser utilizadas como fonte de alimento até 10 meses após esta manipulação pelos animais.

Na Amazônia Central ocorre a mesma associação entre roedores da família Dasyproctidae e sementes de árvores do gênero *Carapa*. Andiroba (*Carapa* sp.) denomina espécies vegetais que ocorrem nas várzeas e áreas alagáveis ao longo dos igapós em toda a bacia Amazônica, com sementes oleaginosas, com muitas reservas, e são consumidas por animais (Ferraz et al. 2002).

No presente estudo utilizamos como espécie-modelo a *Carapa surinamensis* que possui germinação do tipo hipógea e criptocotiledonar e suas sementes apresentam cotilédones fundidos (conferruminados) formando uma massa de reserva. Os frutos podem conter entre 1 e 20 sementes, com grande variação em relação ao tamanho das sementes, que podem pesar entre 1 – 40g (Ferraz et al., 2002; Ferraz, 2003; Fisch et al., 1995). Árvores da espécie *Carapa surinamensis* (anteriormente identificada como *Carapa procera*, ver Kenfack, 2011a) podem produzir sementes poliembriônicas (Fisch et al. 1995).

Considerando a ausência de informações sobre a poliembrião de *C. surinamensis*, este trabalho caracterizou e avaliou os efeitos da poliembrião sobre o desenvolvimento inicial de plântulas de *Carapa surinamensis*, além de verificar possíveis vantagens conferidas por esta característica frente à manipulação realizada nas sementes por roedores que as consomem.

OBJETIVO GERAL

Avaliar os efeitos da poliembrionia das sementes de *Carapa surinamensis* no desenvolvimento inicial e estabelecimento de plântulas e verificar possíveis vantagens e desvantagens desta característica frente ao consumo e propagação da espécie.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Quantificar a poliembrionia nas sementes de *Carapa surinamensis* e determinar o tempo entre a emergência das plântulas de sementes com um ou vários embriões.
- Analisar efeitos da simulação de herbivoria (retirada parcial ou total da plântula) no estabelecimento inicial e verificar se a poliembrionia pode proporcionar uma vantagem reprodutiva para a espécie.
- Avaliar a manipulação realizada nas sementes por roedores (retirada da plântula emergida) como estratégia de manejo das reservas contidas nas sementes para consumo posterior
- Comparar o desenvolvimento (biomassa seca, número de folhas e folíolos e altura) de plântulas provenientes de sementes poliembriônicas e monoembriônicas (natural ou artificialmente), em situações com presença e ausência de competição entre elas.

Capítulo 1

Ferreira, D. N. S., Camargo, J. L. C., Ferraz, I. D. K. 2015.
Consequências ecológicas das sementes poliembrionicas de *Carapa surinamensis*
Miq.(Meliaceae): recursos alimentares de longo prazo *versus* estabelecimento de plântulas.
Manuscrito em preparação para a revista *OIKOS*.

RESUMO

O gênero *Carapa* ocorre principalmente em áreas regularmente alagadas ao longo de várzeas e igapós, além de florestas de terra firme em toda a bacia Amazônica, na África e na Índia. As árvores produzem frutos com grandes sementes oleaginosas que são apreciadas por animais. Sementes não consumidas germinam ao longo de poucas semanas após a dispersão. As plântulas têm crescimento inicial rápido que esgota rapidamente as reservas das sementes. Roedores podem remover os brotos na fase inicial de germinação. Estas sementes se tornam incapazes de produzir plântulas, entretanto podem manter o metabolismo ativo, evitando a deterioração dos tecidos. Estas “sementes zumbis” passam a ser uma importante fonte de alimentos para os animais por vários meses. Dentre as espécies de *Carapa*, *C. surinamensis* apresenta poliembrionia na região de Manaus, que pode conferir vantagens, caso o dano causado pelos animais não atinja todos os meristemas. Avaliamos a poliembrionia nas sementes de *C. surinamensis* pela quantificação das plântulas emergidas ao longo do tempo e em relação ao tamanho das sementes. Simulamos a manipulação dos roedores e comparamos a recuperação dos danos das sementes poliembriônicas de *C. surinamensis* com sementes monoembriônicas de *C. guianensis*. Encontramos poliembrionia em mais de 50% das sementes de *C. surinamensis* e até 5 plântulas germinadas por semente. A massa das sementes variou de 1,7 a 39,5g e não esteve relacionada ao número de plântulas. O intervalo entre a primeira e última germinação na mesma semente foi de até 46 dias. A manipulação pós-germinativa foi uma estratégia efetiva de manter os tecidos de reservas viáveis por 6 meses em até 80% das sementes nas condições tropicais. As duas espécies apresentaram formação de “sementes zumbis”. A poliembrionia das sementes de *C. surinamensis* não proporcionou vantagem para recuperação das plântulas após manipulação em relação às sementes monoembriônicas de *C. guianensis*.

Palavras-chave: Poliembrionia, *Carapa*, consumo de sementes.

INTRODUÇÃO

As interações entre animais e plantas, pela herbivoria, consumo de sementes e partes vegetais, são cruciais para a manutenção da diversidade arbórea nas florestas neotropicais, pois afetam o recrutamento e a distribuição das plantas (DeMantia et al., 2004; Knight, 2004). Tais interações possuem efeitos negativos ou positivos e depende das espécies envolvidas, do estágio de desenvolvimento e das partes afetadas, além das respostas das plantas em tolerar ou resistir aos danos provocados pelo consumo (Begon et al., 2006, Davidson, 1993).

Consumo e dispersão dos frutos são geralmente interações mutuamente benéficas, nas quais o animal além de se alimentar, tende a beneficiar a planta ao dispersar a semente (Bascompte, 2009). Alguns animais enterram sementes em lugares seguros para armazenar alimento para períodos com menor disponibilidade de recursos (Jansen e Forget, 2001). Esta relação pode ser mutualística quando se assume que os lugares seguros são distantes da planta mãe e, em geral, conforme postulou classicamente Janzen (1971), a sobrevivência dos propágulos pode ser proporcional a essa distância. Também há a possibilidade dos locais seguros não serem localizados posteriormente pelos animais, ou ainda que os animais armazenem mais sementes do que necessitam e, conseqüentemente, não as consomem completamente. Sementes enterradas em condições adequadas para germinar podem ter maior probabilidade de sucesso no estabelecimento de plântulas (Jansen e Forget, 2001).

Algumas estratégias evolutivas que minimizam as perdas geradas pelo consumo de sementes e pela herbivoria das plântulas são conhecidas. Entre tais está a antecipação da germinação para um período prévio à realocização e consumo pelos animais, juntamente com a transferência rápida das reservas da semente para a plântula. Uma estratégia alternativa pode ser o retardo da germinação até o próximo período de abundância de alimentos, quando os roedores já abandonaram os antigos locais aonde esconderam as sementes (Jansen e Forget, 2001).

Várias sementes em uma única unidade de dispersão pode ser considerada também como estratégia ou resposta evolutiva à interação com animais. Foi observado que propágulos com múltiplas sementes possuem maiores chances de germinar após manipulação ou consumo parcial por animais e insetos do que aqueles com apenas uma semente (Bradford and Smith, 1977; Garrison and Augspurger, 1983 e McEuen and Steele, 2005).

De maneira similar, a presença de poliembrionia, na qual mais de um embrião se desenvolve em uma única semente, sugere proporcionar as mesmas vantagens do que unidades de dispersão com múltiplas sementes. A poliembrionia pode se originar do zigoto,

mas também por embriogênese adventiciadas, por exemplo, de células do nucelo. Dependendo da origem, os embriões podem ser geneticamente diferentes (Bewley et al., 2013, Ganeshaiah et al., 1991). Pouco se sabe sobre as conseqüências desta característica reprodutiva, que parece contribuir para aumentar a aptidão da planta-mãe por aumentar as chances no estabelecimento de pelo menos uma das plântulas germinadas das sementes poliembriônicas (*bet hedging*) (Blanchard et al., 2010, Ganeshaiah et al., 1991, Ladd and Cappuccino, 2005). Poliembria pode também se apresentar vantajosa, considerando que mais plântulas serão produzidas com o mesmo investimento de recursos da planta mãe (Uma-Shankeer and Ganeshaiah, 1997). Por outro lado, os embriões dividem as reservas, que pode resultar em uma redução da germinação, do vigor e da sobrevivência das plântulas, além de causar competição entre as plântulas-irmãs. A competição pode ser ainda mais intensa porque indivíduos da mesma espécie tendem a usar os recursos de maneira similar (Cheplick, 1992, Ladd and Cappuccino, 2005, Mendes-Rodrigues et al, 2012).

Os animais também possuem estratégias para aumentar a disponibilidade de sementes para o seu consumo. A manipulação de sementes para reduzir ou impedir a germinação foi observada em diversos locais (Jansen et al., 2006). A forma mais conhecida é a manipulação das sementes ainda antes da germinação. Na América do Norte foi observado que os frutos do carvalho branco (*Quercus alba*) foram mordidos na região do eixo embrionário antes de serem enterrados pelo esquilo cinza (*Sciurus carolinensis*) (Fox 1982). Comportamento similar foi observado na China com esquilos (*Callosciurus erythraeus*) que realizaram incisão na região do eixo embrionário em *Quercus variabilis* e em *Castanea henryi* (Xiao, et al., 2009). Outros quatro roedores (*Niviventer confucianus*, *N. fulvescens*, *Rattus flavipectus* e *Maxomys surifer*) manipularam as sementes de *Pittosporopsis kerrii* de maneira análoga (Cao et al., 2011).

Uma manipulação pós-germinativa foi observada em floresta tropical úmida na Guiana Francesa. Em *Carapa procera* D.C., os brotos emergidos das sementes foram removidos por cutiarias (*Myoprocta exilis* - Dasyproctidae) que evitaram, desta forma, o esgotamento das reservas pela plântula em desenvolvimento (Jansen et al., 2006). Os tecidos de reserva permaneceram vivos após a manipulação, e estas sementes “zumbis” se tornaram uma fonte de alimento de longo prazo para os animais.

Na Amazônia Central, as sementes de duas espécies de *Carapa* são também consumidas por cutias. Como característica em comum, suas sementes possuem todas as reservas nos cotilédones fusionados, formando um único tecido de reservas, no qual um minúsculo eixo embrionário está inserido (Harshberger, 1902). Na região de Manaus, as

árvores de *Carapa surinamensis* Miq. (anteriormente identificada como *Carapa procera*, ver [Kenfack, 2011a](#)) podem produzir sementes poliembriônicas. Esta característica já foi mencionada por [Fisch et al. \(1995\)](#), entretanto nunca foram avaliadas a frequência, o número de plântulas que germinam por semente e o intervalo de tempo entre as germinações na mesma semente.

Desta forma, neste estudo avaliamos a poliembrião nas sementes de *C. surinamensis* pela quantificação das plântulas emergidas ao longo do tempo e em relação ao tamanho das sementes. Avaliamos, também, possíveis vantagens da poliembrião frente a uma manipulação por roedores. Ampliamos os estudos pioneiros de Jansen e colaboradores para mais uma espécie do gênero (*C. guianensis*), testando a hipótese de que a manipulação pós-germinativa das sementes pode ser uma estratégia efetiva de conservar as reservas da semente para consumo posterior, mesmo sob condições tropicais.

MATERIAL E MÉTODOS

Organismo estudado

Carapa denomina um gênero de espécies arbóreas que ocorrem em florestas de várzeas e áreas alagáveis ao longo dos igapós em toda a bacia Amazônica. Produzem sementes oleaginosas com muitas reservas, que são consumidas por animais (Ferraz et al. 2002). Os frutos de *C. surinamensis* podem conter entre 1 e 20 sementes e o peso das sementes pode variar consideravelmente entre 1 e 40 g. A germinação é do tipo hipógea e criptocotiledonar com reservas nos cotilédones (CHR) (Fisch et al., 1995; Ferraz et al., 2002).

A organização taxonômica do gênero ainda se encontra em discussão. Desde 1878 foram realizadas várias revisões (De Candolle, 1878; Harms, 1940; Staner, 1941; Noamesi, 1958; Styles, 1981) com reduções e ampliações no número de espécies para o gênero. Em 1981, Pennington e colaboradores limitaram o gênero em apenas duas espécies: *C. guianensis* Aublet e *C. procera* de Candolle. Entretanto, em revisão recente, Kenfack (2011a) utilizando análise molecular filogenética e observação de características morfológicas foliares, florais e de sementes, considerou a existência de 27 morfo-espécies que se distribuem nas florestas neotropicais, mas também na África e na Índia. Na região da Amazônia Central é relatada a presença de três destas espécies: *C. guianensis* Aubl., *C. surinamensis* Miq. e *C. vasquezii* Kenfack (Kenfack, 2011a; Kenfack, 2011b). Até 2011, quando apenas duas espécies eram reconhecidas para a Amazônia Central, considerava-se que a poliembriônia estava presente apenas nas sementes de *C. procera* (Fisch et al., 1995). Baseado em exsicatas depositadas em herbário e na descrição de Kenfack (2011a), assumimos que a denominação atual desta planta é *C. surinamensis*, outrora identificada como *Carapa procera*.

Coleta e beneficiamento

Apesar do interesse principal em estudar as características poliembriônicas das sementes de *C. surinamensis*, sementes de *C. guianensis*, reconhecidas como monoembriônicas, foram também coletadas a fim de se comparar as respostas de sementes poliembriônicas e monoembriônicas.

As sementes de ambas as espécies foram coletadas de pelo menos 5 matrizes de cada área de coleta localizadas ao norte e nordeste de Manaus (Figura 1): na Reserva Florestal Adolpho Ducke - RFAD (02° 55'S, 59°59'W) e na Estação Experimental de Silvicultura Tropical - EEST (02° 35' 55,5" S, 60° 02' 14,8" O), áreas administradas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), além de duas propriedades rurais privadas localizadas no

município de Manaus – AM (02° 45' 19''S, 59° 55' 58'') e no município de Silves – AM (02° 47'32,2''S, 58° 24'21,9''O).

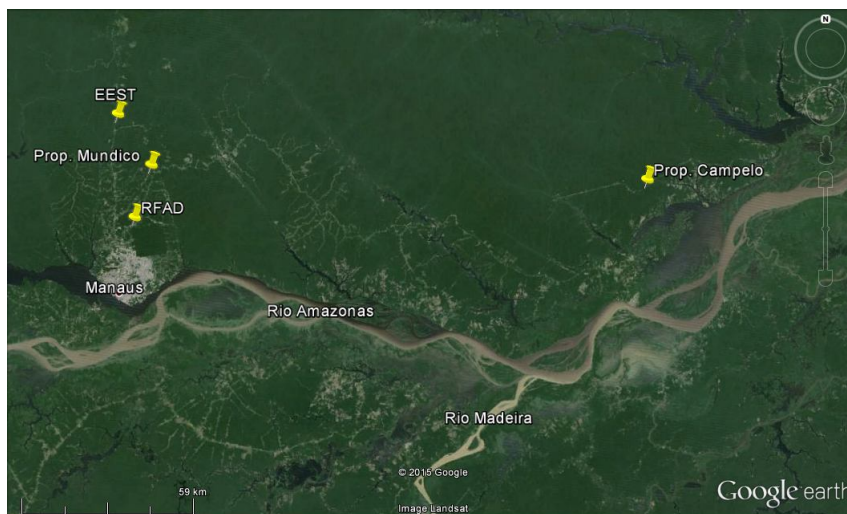


Figura 1: Mapa da localização das áreas de coleta na região da Amazônia central

Frutos recém-caídos foram coletados embaixo das árvores durante a época de dispersão natural (entre abril e junho de 2014) e, devido ao caráter recalcitrante das sementes (Connor et al., 1998) foram transportados para o laboratório em sacos de plástico. A extração das sementes foi feita de forma manual, retirando-as das valvas. Para evitar deterioração, as sementes foram mantidas em sacos de plástico a 15 °C por período inferior a sete dias até o início dos experimentos. Os lotes foram homogeneizados e antes da semeadura as sementes foram submersas em água por um período de 24 h, procedimento recomendado para inibir por afogamento as atividades das larvas de *Hypsipyla* sp., inseto da ordem Lepidoptera, conhecido como “broca das sementes” (Ferraz e Sampaio, 1996).

Caracterização da poliembriõnia em *C. surinamensis*

Três repetições de 100 sementes de massa fresca individual conhecida foram semeadas em caixas de plástico (55 x 25 x 15 cm) a 2 cm de profundidade em vermiculita de granulação média (Brasil Minérios®). As caixas foram acomodadas em casa de vegetação, com temperatura diurna entre 20 e 35 °C, umidade relativa média de 80% e radiação luminosa entre 0,12 e 3,53 x 10 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Diariamente, a data da emergência de cada plântula foi individualmente registrada, independentemente se uma semente produzia uma (semente monoembriônica) ou mais plântulas (semente poliembriônica), caracterizando assim a frequência da poliembriõnia em relação ao peso das sementes. Ao final de 60 dias foi avaliada a viabilidade das sementes não germinadas pelo teste de corte (Poulsen et al., 1998).

Simulação de consumo em sementes de *C. surinamensis* e *C. guianensis*

O efeito do consumo das partes emergidas de sementes de *C. surinamensis*, foi comparado com sementes sempre monoembriônicas de *C. guianensis*. Baseadas nas descrições de Jansen et al., 2006, duas intensidades de danos, simulando o consumo, foram testadas:

- Corte da raiz primária após alongamento de 5 mm (= retirada de 1 meristema) (Figura 2 A)
- Corte da plântula após alongamento de 5 cm do epicótilo (= retirada de 2 meristemas) (Figura 2 B).

Os resultados foram comparados com sementes que não sofreram nenhuma manipulação (controle).

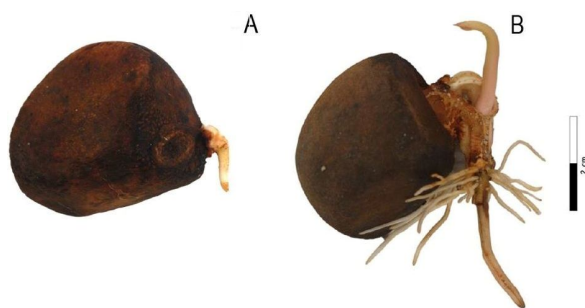


Figura 2: Estádios de desenvolvimento das plântulas no momento dos cortes: (A) um meristema e (B) dois meristemas .

Cada nível de simulação foi feito com 100 sementes de ambas as espécies. A semeadura ocorreu sobre o substrato (vermiculita expandida de granulação média, Brasil Minérios®) em bandejas (30 x 22 x 7 cm) em sala de germinação com temperatura controlada (25 ± 2 °C) e fotoperíodo de 12 h (lâmpadas fluorescentes) e radiação luminosa entre $0,14$ e $0,22 \times 10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Para evitar dessecação excessivo, as bandejas foram envoltas em sacos de plástico finos e transparentes.

As observações foram diárias e as sementes regeneradas com alongamento do epicótilo em 5 cm foram transferidas para bandejas maiores (55 x 25 x 15 cm), enterradas na vermiculita e alocadas na casa de vegetação, nas mesmas condições descritas anteriormente. O desenvolvimento das plântulas foi acompanhado por 15 dias , tempo suficiente para o estabelecimento das plântulas, e aquelas que possuíam todas as estruturas necessárias para um estabelecimento normal com pelo menos duas folhas fotossinteticamente ativas, foram consideradas como recuperadas dos danos.

Conservação das reservas em sementes não regeneradas

As sementes que não apresentaram regeneração após a simulação de consumo permaneceram durante 180 dias na sala de germinação com temperatura constante de 25 ± 2 °C. Este período foi utilizado para avaliar se as sementes permaneceriam como fonte de alimento até próxima estação de alta disponibilidade de recursos no ambiente. Após esse período foi avaliada a viabilidade dos tecidos de reserva por coloração topográfica com 2,3,5-trifenil cloreto de tetrazólio (tetrazólio) (Leist e Krämer, 2011). Sementes cortadas em quatro partes foram submersas por 3 h em solução de tetrazólio (0,1%), a 30 ± 2 °C no escuro, baseado no protocolo elaborado para esta espécie (Amoêdo, 2015). Os tecidos foram considerados viáveis quando apresentaram coloração rosa intensa a vermelho (Figura 3 A) e inviáveis quando não houve pigmentação alguma (Figura 3 B). As sementes foram classificadas com reservas ainda aptas para consumo de animais, quando pelo menos a metade da área foi pigmentada.



Figura 3: Sementes de *C. surinamensis* após coloração com Tetrazólio realizada após seis meses do corte dos meristemas. Semente viável (A) e inviável (B)

Análises estatísticas

A poliembrião foi avaliada por uma análise descritiva dos resultados e pela porcentagem média e desvio padrão do número de plântulas formadas por semente. A relação entre a massa das sementes e o número de plântulas foi avaliada através de uma ANOVA simples. Para as sementes poliembriônicas, foi calculado o tempo percorrido entre os eventos germinativos da mesma semente. Em seguida, foi avaliada a frequência dos intervalos temporais entre a primeira e a última germinação. Na simulação de herbivoria, o teste de Fisher foi aplicado para comparar o controle com as duas intensidades de danos da simulação, e ainda para as duas espécies.

RESULTADOS

Caracterização da poliembrião em sementes de *C. surinamensis*

A porcentagem de germinação das sementes de *C. surinamensis* foi de 83% (n = 249) e um total de 1 a 5 plântulas foram desenvolvidas por semente, sendo que 33% das sementes apresentaram duas plântulas, 13% três, 3% quatro e 1% cinco plântulas, desta forma, cerca de 50% das sementes eram poliembriônicas (Figura 4).

A massa média das sementes foi 16,7 g (desvio padrão: 6,1 g). A menor semente germinada apresentou 1,65 g, com germinação de duas plântulas e a maior 39,5 g, com apenas uma plântula. Não houve relação entre a massa da semente e o número de plântulas desenvolvidas ($F = 0,0244$, $CV\% = 36,77$) (Figura 5).

Nas sementes poliembriônicas, a primeira e última germinação na mesma semente ocorreram no mesmo dia ou em um período de até 46 dias. Para 72% destas sementes poliembriônicas, a primeira e a última germinação aconteceram até o 10º dia após a semeadura (Figura 6). Observando este intervalo de tempo, as sementes com duas plântulas demoraram de 0 a 34 dias, as com três plântulas de 1 a 46 dias, as com quatro plântulas entre 12 e 39 dias e as com cinco demoraram 39 dias (Figura 7).

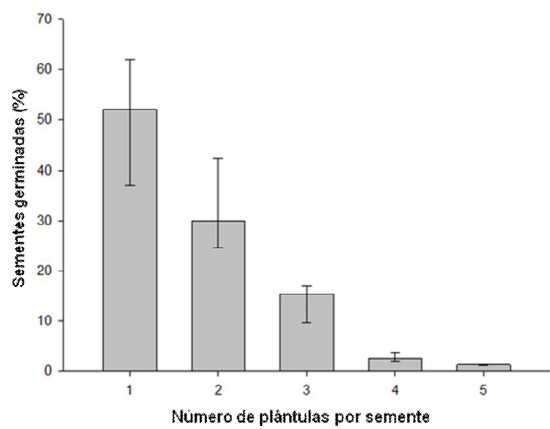


Figura 4 Número de plântulas germinadas por sementes de *Carapa surinamensis* (em %) caracterizando ocorrência de poliembrião na espécie. Valores médios e desvio padrão (n=249 sementes).

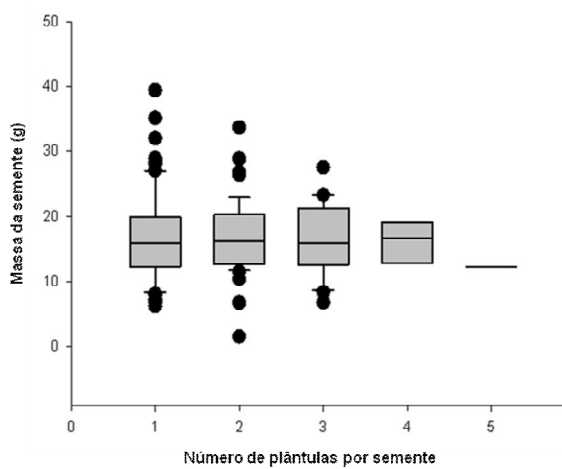


Figura 5: Massa das sementes de *Carapa surinamensis* e número de plântulas germinadas. Valores médios e desvio padrão. ($F=0.0244$, $CV\% = 36.77$) ($n=127$ sementes)

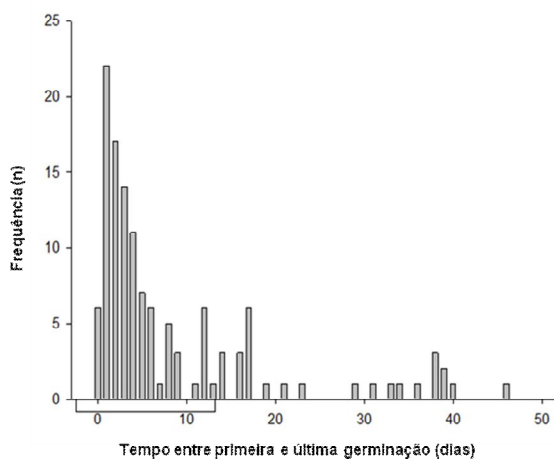


Figura 6: Frequência dos intervalos temporais entre a primeira e a última germinação em sementes poliembriônicas (2 a 5 plântulas/semente) de *Carapa surinamensis* (n=127 sementes).

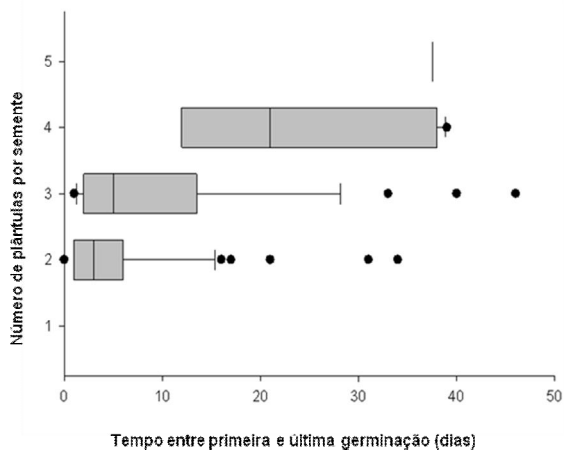


Figura 7: Intervalo de tempo entre a primeira e a última germinação de plântulas em sementes poliembriônicas de *Carapa surinamensis* em relação ao número de plântulas germinadas de cada semente.

Simulação de consumo em sementes de *C. surinamensis* e *C. guianensis*

Nas sementes sem manipulação (controle), um total de 88% de *C. surinamensis* e 93% de *C. guianensis* desenvolveram plântulas. Nos tratamentos de simulação, o corte da raiz (retirada de um meristema) reduziu a formação de plântulas para 45% em *C. surinamensis* e para 57% em *C. guianensis*. Em ambas as espécies, nenhuma plântula foi formada após corte em estágio mais avançado do desenvolvimento, ou seja, quando foi cortada toda a plântula (retirada dos dois meristemas) (Figura 8).

Em *C. surinamensis* a simulação de consumo dobrou o número de sementes mortas após a remoção dos dois meristemas, e o aumentou uma vez e meia após eliminação do meristema radicular, quando comparado ao controle, no qual as plântulas germinadas não passaram por nenhuma interferência. Em *C. guianensis* observou-se um padrão similar, mas a mortalidade de sementes que tiveram um meristema retirado foi quatro vezes maior e quase três vezes maior quando dois meristemas foram retirados quando comparado às sementes que não passaram por nenhuma interferência (Figura 8).

Além das sementes mortas e as que conseguiram se regenerar foi constatada uma terceira categoria: sementes que mantiveram os tecidos de reserva metabolicamente ativos por seis meses após a manipulação. Esta categoria não ocorreu no controle e só foi observada após o corte dos meristemas. Após a retirada da raiz, esta categoria foi encontrada em 36% das sementes de *C. surinamensis* e em 16% de *C. guianensis* e aumentou para 76% em *C. surinamensis* e 81% de *C. guianensis* após a retirada da plântula (Figura 8).

Comparando as duas espécies, o padrão de germinação e mortalidade foi similar nas sementes que não passaram por manipulação (controle, $p = 0,33$). Plântulas que tiveram apenas um meristema cortado apresentaram proporções de formação da plântula diferenciadas entre as espécies ($p = 0,0049$), no qual *C. guianensis* apresentou maior recuperação. Porém, não houve uma diferença ($p = 0,49$) no número de plântulas formadas entre ambas as espécies quando tiveram os dois meristemas cortados. As respostas a cada um dos níveis de simulação e o controle foram significativamente diferentes entre si ($p < 2.2e-16$).

No local do corte foi observada a formação de uma cicatriz (“calo”) tanto em *C. guianensis* como em *C. surinamensis* (Figura 9). Este calo parece ter tido um efeito positivo em manter os tecidos de reserva metabolicamente ativos por até seis meses.

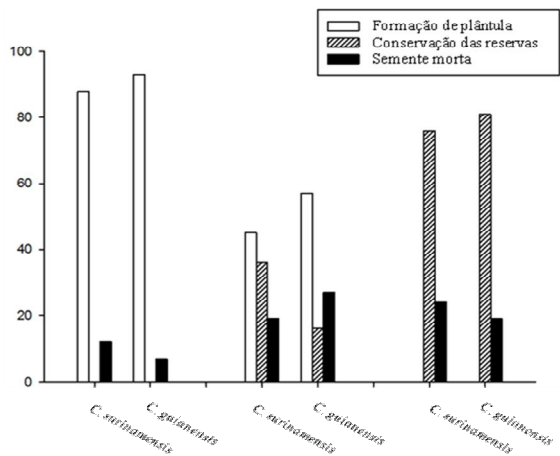


Figura 8 Respostas das plântulas após simulação da manipulação pelos animais: após a emissão da radícula (retirada de um meristema) ou após a formação da plântula (retirada de dois meristemas) de *Carapa surinamensis* (C.s.) e *Carapa guianensis* (C.g.).



Figura 9: Sementes de *C. surinamensis* (esq.) e *C. guianensis* (dir.) com calo formado após corte.

DISCUSSÃO

A poliembriõnia não foi mencionada nas revisões taxonômicas mais recentes do gênero, e não temos conhecimento de outras espécies de *Carapa* com esta característica. A observação de poliembriõnia exclusivamente em *C. surinamensis* na região de Manaus, indica a necessidade de estudos taxonômicos mais aprofundados para estas populações. Existem relatos que a mono ou poliembriõnia das sementes pode ocorrer em proporções distintas a nível individual, como por exemplo, em *Eriotheca pubescens* (Malvaceae), uma árvore do cerrado brasileiro, que possui sementes geralmente poliembriônicas, mas alguns indivíduos produzem estritamente sementes monoembriônicas (Mendes-Rodrigues et al., 2005). Desta forma, é possível que as sementes coletadas de *Carapa surinamensis*, foco principal deste estudo, venham de uma população com características únicas ou até represente uma variedade ou espécie nova.

Em comparação com outras espécies, o número de poliembriões de *C. surinamensis* foi alto, com 2 a 5 plântulas encontradas por semente em mais da metade da amostra avaliada, entretanto, já observamos até seis plântulas oriundas da mesma semente em outras observações. *Eriotheca pubescens* (Malvaceae), por exemplo, apresenta até três embriões (Mendes-Rodrigues, et al., 2011), *Vincetoxicum rossicum* (Asclepiadaceae) até quatro (Ladd e Cappuccino, 2005) e até oito embriões já foram encontrados em sementes de *Handroanthus serratifolius* e *H. ochraceus* (Bignoniaceae) (Mendes-Rodrigues et al., 2012).

Considerando a morfologia incomum da semente de *C. surinamensis*, no qual vários eixos embrionários ficam inseridos em um tecido cotiledonar conferruminado, sem diferenciação dos dois cotilédones (Harshberger, 1902), aliada à grande variação do peso das sementes, esperava-se que sementes maiores pudessem produzir maior número de plântulas do que sementes com menor massa, entretanto não houve essa relação e a menor semente germinada (1,65 g) apresentou mais de uma plântula desenvolvida e a maior (39,5 g), apenas uma. Os múltiplos embriões podem competir pelas reservas das sementes como foi mostrado para várias espécies (Hotchkiss et al., 2008, Mendes-Rodrigues et al., 2011, Mendes-Rodrigues et al., 2012). Este aspecto será tratado no segundo capítulo desta dissertação.

O intervalo entre a primeira e a última germinação da mesma semente foi de 46 dias, tempo maior do que encontrado, por exemplo, em *Vincetoxicum rossicum* cuja germinação entre a primeira e a terceira plântula apresentou um intervalo de 2,5 a 20 dias (Blanchard et al., 2010, Ladd and Cappuccino, 2005). O longo período permitiria uma segunda germinação mesmo após a retirada ou consumo da primeira plântula germinada e poderia incrementar a

aptidão da planta mãe. Já observamos que a morte de uma das plântulas em *C. surinamensis* não impede a germinação e o desenvolvimento das demais plântulas na mesma semente.

Em diversos ecossistemas é conhecido que animais possuem o hábito de acumular e enterrar sementes no solo para consumi-las em períodos de escassez e por conta disso podem contribuir com a dispersão, quando as sementes não são localizadas novamente e consumidas. Entretanto, quando estas sementes germinam, as reservas são utilizadas pela plântula em desenvolvimento e o animal perde sua fonte de alimento (Fox, 1982). Em zonas temperadas, as sementes são enterradas durante o inverno em temperaturas mais baixas, condições que inibem ou prolongam a germinação e desenvolvimento das plântulas. Esta situação é diferente nos trópicos úmidos, nos quais a temperatura varia pouco ao longo do ano e o ambiente está sempre favorável ao crescimento vegetal, ao mesmo tempo em que a matéria orgânica é rapidamente decomposta e sementes não germinadas podem perder a viabilidade em pouco tempo (Jansen et al., 2006).

Algumas espécies animais são conhecidas por realizar manipulações nas sementes que consomem com o propósito de matar o embrião ou a plântula em desenvolvimento antes de enterrá-las nos esconderijos a fim de prevenir ou adiar a germinação (Jansen et al., 2006). Fox (1982) relata este comportamento para o esquilo cinza (*Sciurus carolinensis*) que remove parte da região do eixo embrionário de sementes de carvalho branco (*Quercus alba*) no outono, antes de enterrar as sementes destinados ao consumo durante o inverno. Estas sementes permaneceram frescas e não deterioradas quando desenterradas após três meses. Analisando as respostas de *Castanea henryi* e *Quercus variabilis* à simulação da incisão na região do embrião e do eixo embrionário, respectivamente, realizada pelo esquilo *Callosciurus erythraeus*, Xiao et al. (2009) encontraram que a germinação foi inibida em 75 e 80% das sementes, respectivamente, e que as sementes não germinadas permaneceram viáveis e sem infestação de fungos por até cinco meses.

Simulando comportamento de quatro espécies de roedores (*Niviventer confucianus*, *Rattus flavipectus*, *Maxomys surifer* e *N. fulvescens*) nas sementes de *Pittosporopsis kerrii* (Icacinaceae) na China, Cao et al. (2011) observaram que a formação de raiz e estabelecimento de plântulas é significativamente reduzido pela remoção de parte da semente na região da radícula, mas a alta capacidade de regeneração do cotilédone permitiu altas probabilidades de formação de raiz (89%) e emergência de plântulas (39%). Em *Aesculus californica* (Sapindaceae), na Califórnia, a manipulação realizada naturalmente por roedores (*Sciurus* sp.) reduziu a germinação das sementes (53,2%) em relação às sementes intactas

(97,5%) e apenas 72% das sementes com algum dano que germinaram, conseguiram se desenvolver (Mendonza e Dirzo, 2009).

Manipulações após germinação foram observadas na floresta tropical úmida (Guiana Francesa). Jansen et al., 2006 observaram que roedores da família Dasyproctidae removeram as partes emergidas em sementes de *Carapa procera*. Simulando a manipulação dos animais, os autores encontraram recuperação da plântula e desenvolvimento normal em 60% das sementes, quando houve corte após emergência da raiz, enquanto em fases mais avançadas do desenvolvimento reduziu a recuperação a apenas 20% das sementes. (Jansen et al., 2006). Neste estudo, a recuperação das plântulas foi similar após retirada da raiz, ocorrendo em 45% das sementes de *C. surinamensis* e 57% de *C. guianensis*. Entretanto, em estágio pós-germinativo mais avançado, a retirada da plântula com a eliminação dos dois meristemas impossibilitou a recuperação da plântula.

Nestas sementes sem regeneração, as reservas das sementes não apresentaram deterioração, tornando a manipulação uma estratégia efetiva de conservação do recurso alimentar para consumo posterior. Jansen et al. (2006) denominaram essas sementes de “sementes zumbis”, por não apresentarem possibilidade posterior para a formação de um indivíduo, apesar de possuírem tecidos vivos. Neste trabalho, encontramos que após a retirada da raiz, 36% das sementes de *C. surinamensis* e 16% das de *C. guianensis* se tornaram “zumbis” e após a retirada de dois meristemas, 76% das sementes de *C. surinamensis* e 81% de *C. guianensis*. Estas sementes são sensíveis ao dessecamento (Connor et al, 1998), e conseguiram manter no ambiente úmido seus tecidos de reserva metabolicamente ativos sem deterioração, seis meses após a manipulação.

Em regiões tropicais, onde a decomposição de matéria orgânica é rápida, a formação de sementes zumbis poderia ser vantajosa para os animais por manter estas sementes ricas em óleo (Connor et al., 1998) comestíveis durante um longo período. Nossos resultados são semelhantes ao de outra espécie tropical (*Pittosporopsis kerrii*), na qual a manipulação das sementes conseguiu adiar a decomposição das sementes, entretanto por apenas cinco semanas (Cao et al., 2011).

A vantagem de ter mais do que uma opção para germinar em uma única unidade de dispersão foi observada em várias espécies, como, por exemplo, em *Quercus alba* em que a manipulação por roedores afetou a germinação e apenas sementes de frutos atípicos com múltiplas sementes conseguiram formar plântulas (McEuen e Steele, 2005). Várias sementes em uma unidade de dispersão também são observados em *Schelea* sp. e a probabilidade de uma plântula se desenvolver e escapar do consumo por roedores e dos danos causados por

coleópteros da família Buchidae foi proporcional ao número de sementes por fruto (Bradford e Smith 1977). Nossos resultados, entretanto, indicam que a poliembrião das sementes de *C. surinamensis* não proporcionou vantagem em comparação à espécie monoembriônica *C. guianensis*.

Em *Q. mongolica*, a capacidade de tolerar o dano foi atribuída ao comprimento do eixo embrionário que nesta espécie é maior do que nas outras do gênero e permitiu que o meristema apical fique mais protegido no interior da semente e não sofra danos pela manipulação (Zhang et al., 2014). Os eixos embrionários de *C. surinamensis* são inseridos no tecido cotiledonar e alguns são mais no interior da semente do que outros (Amoêdo, 2015), no entanto não houve recuperação dos danos.

A formação de um calo no local do corte, observado neste estudo nas sementes que não conseguiram regenerar após os danos, foi descrito anteriormente por Jansen et al. (2006). Verificamos que até 80% das sementes permaneceram potencialmente aptas para o consumo animal até o encerramento do experimento após seis meses. A formação do calo, em ambas as espécies, pode contribuir para manter os tecidos viáveis e impedir a entrada de patógenos nos ferimentos. Este calo pode ter também impedido a germinação dos demais embriões contidos na semente, uma vez que já observamos o desenvolvimento normal dos poliembriões mesmo com a morte de uma das plântulas germinadas (Capítulo 2 desta dissertação).

Os resultados encontrados neste trabalho, juntamente com aqueles de Jansen et al. (2006) e os demais resultados encontrados na literatura contribuem para a hipótese de que interação entre roedores que consomem sementes e as espécies de plantas que são consumidas por eles coevoluiu de maneira similar nos diferentes ecossistemas temperados e tropicais (Jansen e Forget, 2001), e de que a capacidade de formar “sementes zumbis” não é um fenômeno isolado e pode ser mais freqüente em espécies com germinação do tipo criptocotiledonar, hipógea e com reservas nos cotilédones (CHR).

CONCLUSÃO

Os resultados obtidos neste trabalho permitem concluir que:

- Metade das sementes de *Carapa surinamensis* na região de Manaus são poliembriônicas, apresentando entre 1 e 5 plântulas por semente e o número de plântulas não está relacionado à massa das sementes
- Plântulas da mesma semente não emergem simultaneamente, entretanto a maioria das germinações ocorre em um intervalo de poucos dias
- Poliembria não conferiu vantagem reprodutiva à espécie frente a manipulação das sementes. A retirada apenas do meristema radicular permitiu a regeneração da plântula e seu desenvolvimento tanto na espécie monoembriônica quanto na poliembriônica, entretanto, a retirada de dois meristemas impediu formação de plântula nas duas espécies
- Formação de calo pode ter impedido germinação dos múltiplos embriões, mas protege semente de infestações por patógenos.
- Manipulação após germinação é efetiva para conservação das reservas das sementes por até seis meses em ambas as espécies *C. surinamensis* e *C. guianensis*.
- Formação de sementes-zumbis pode ser comum em espécies com germinação do tipo CHR.
- Estudos anatômicos e morfológicos são necessários para entender o papel do calo na preservação das reservas das sementes e se este tecido pode impedir a germinação dos múltiplos embriões em *C. surinamensis*
- Estudos sobre a origem dos embriões podem contribuir para melhor entendimento da poliembria e suas consequências no estabelecimento de *C. surinamensis* e também podem contribuir na discussão sobre a taxonomia do gênero.

REFERÊNCIAS:

- Amoêdo, S. C. 2015. Avaliação da viabilidade das sementes e amplitude térmica de germinação de duas espécies arbóreas amazônicas (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa surinamensis* Miq. – Meliaceae). Master thesis, INPA.
- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. - *Front Ecol Environ.* 7: 429–436.
- Begon, M. et al., 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems.* Blackwell Publishing.
- Bewley, J. D. et al. 2013. *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy.* – Springer Science.
- Blanchard, M. L. et al. 2010. Does polyembryony confer a competitive advantage to the invasive perennial vine *Vincetoxicum rossicum*(Apocynaceae)? – *Am. J. Bot.* 97: 251 – 260.
- Bradford, D. F. e Smith, C. C. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. - *Ecology* 58: 667 – 673.
- Cao, L. et al. 2011. High regeneration capacity helps tropical seeds to counter rodent predation.- *Oecologia* 166: 997 – 1007.
- Cheplick, G. P. 1992. Sibling competition in plants. - *Journal of Ecology* 80: 567 – 575.
- Connor, K.F. et al. 1998. Effects of desiccation on seeds of *Carapa guianensis* Aubl. and *Carapa procera* D. C.- *Seed Technology* 20: 71 – 82.
- Davidson, D. W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. – *Oikos* 68:23 – 35.
- DeMantia, E. A. et al. 2004. Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds. - *Ecology* 85: 2161-2170.
- De Candolle, C. 1878. Meliaceae. – In Cogniaux, A et al. (eds.), *Monographiae phanegamarum.* G. Masson, pp. 398 – 758.
- Ferraz, I. D. K. e Sampaio, P. T. B. 1996. Métodos simples de armazenamento das sementes de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D. C. – Meliaceae). – *Acta Am.* 26: 137 – 144.
- Ferraz, I. D. K. et al. 2002. Sementes e plântulas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D. C.): aspectos botânicos, ecológicos e tecnológicos. – *Acta Amaz.* 32: 647 – 661.
- Fisch, S. T. V. et al. 1995. Distinguishing *Carapa guianensis* Aubl. from *Carapa procera* D.C. (Meliaceae) by morphology of young seedlings. - *Acta Amaz.* 25: 193 - 200.
- Fox, J. F. 1982. Adaptation of gray squirrel behavior to autumn germination by white oak acorns. - *Evolution*, 36: 800 – 809.

- Ganeshiah, K. N. et al. 1991. Evolution of polyembryony: Consequences to the fitness of mother and offspring. – J. Genet. 70: 103 - 127.
- Garrisson, W. J. e Augspurger, C. K. 1983. Double and single-seeded acorns of bur Oak (*Quercus macrocarpa*): Frequency and some ecological consequences. - B. of the T. Botanical Club 110:154 - 160.
- Harms, H. 1940. Meliaceae. – In Engler, A. and Prantl, K. (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. W. Engelmann, pp. 1 -172.
- Harshberger, J. W. 1902. The Germination of the Seeds of *Carapa guianensis* Aubl - Pr. of the Academy of Nat. Sci. of Philadelphia 54: 122 - 126.
- Hotchkiss, E. E. et al. 2008. Survival and performance of the invasive vine *Vincetoxicum rossicum* (Apocynaceae) from seeds of different embryo number under two light environments. – Am. J. Bot. 95: 447 – 453.
- Jansen, P.A. e Forget, P. M. 2001. Scatterhoarding rodents and tree regeneration. – In Bongers, F. et al (eds.), Nouragues: Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest. - Kluwer Academic Publishers, pp. 275-288.
- Jansen, P. A. et al. 2006. Tropical rodents change rapidly germinating seeds into long-term food supplies. – Oikos 113: 449 - 458.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 465 – 492.
- Kenfack, D. 2011a. Resurrection in *Carapa* (Meliaceae): a reassessment of morphological variation and species boundaries using multivariate methods in a phylogenetic context. – Bot. J. of Linnean Society 165: 186 – 221.
- Kenfack, D. 2011b. *Carapa vasquezii* (Meliaceae), a new species from western Amazonia. - Brittonia, 63: 7–10.
- Knight, T. M. 2004. The effects of herbivory and pollen limitation on a declining population of *Trillium grandiflorum*. - Ecological Applications 14: 915-928.
- Ladd, D. e Cappuccino, N. 2005. A field study of seed dispersal and seedling performance in the invasive exotic vine *Vincetoxicum rossicum*. - Can. J. Bot. 83: 1181 – 1188.
- Leist, N. e Krämer, S. 2011. ISTA Working Sheets on Tetrazolium Testing, Volume II: Tree and Shrub Species. - ISTA
- McEuen, A. B. e Steele, M. A. 2005. Atypical acorns appear to allow seed escape after apical notching by squirrels. - Am. Midl. Nat. 154: 450 – 458.
- Mendes- Rodrigues, C. et al. 2005. Polyembryony and apomixis in *Eriotheca pubescens* (Malvaceae – Bombacoideae). Plant biology 7: 533 – 540.

- Mendes-Rodrigues, C. et al. 2011. Does polyembryony reduce seed germination and seedling development in *Eriotheca pubescens* (Malvaceae: Bombacoideae)? - *Am. Journal of Botany* 10: 1613 – 1622.
- Mendes-Rodrigues, C. et al. 2012. Polyembryony increases embryo and seedling mortality but also enhances seed individual survival in *Handroanthus* species (Bignoniaceae). – *Flora* 207: 264 – 274.
- Mendonza, E. e Dirzo, R. 2009. Seed tolerance to predation: evidence from the toxic seeds of the buckeye tree (*Aesculus californica*; Sapindaceae). - *Am. J. Bot.* 96: 1255–1261.
- Noamesi, G.K. 1958. A revision of Xylocarpae (Meliaceae). PhD Thesis, University of Wisconsin
- Pennington, T. D. et al. 1981. Meliaceae, with Accounts of Swietenioideae and Chemotaxonomy. – *Flora neotropica* 28: 1- 470.
- Poulsen, K. M. et al. 1998. ISTA tropical and sub-tropical tree and shrub seed handbook. International Seed Testing Association.
- Staner, P. 1941. Les Méliacées du Congo Belge. – *Bull. J. bot. de l'État a Bruxelles* 16: 109 - 251.
- Styles, B.T. 1981. Swietenioideae. In Pennington, T. D. Styles, B. T, Taylor, D. A. H., Meliaceae. *Floraneotropica*. Monograph 28. N. Y. Bot. Garden Press, pp. 359 –420
- Uma-Shaankeer, R. e Ganeshaiah, K. N. 1997. Conflict between parent and offspring in plants: Predictions, processes and evolutionary consequences. – *Curr. Sci.* 72: 932 – 939.
- Xiao, Z. et al. 2009. Behavioral adaptation of Pallas's squirrels to germination schedule and tannins in acorns. - *Behavioral Ecology* 20: 1050 – 1055.
- Zhang, M. et al. 2014. Acorns containing deeper plumule survive better: how white oaks counter embryo excision by rodents. – *Ecology and evolution* 4: 59-66.

Capítulo 2

Ferreira, D. N. S., Camargo, J. L. C. Ferraz, I. D. K., 2015.
Poliembrionia no desenvolvimento inicial das plântulas de
Carapa surinamensis Miq. (Meliaceae). Manuscrito
formatado nas normas da Acta Amazonica.

RESUMO

Um fenômeno comum em angiospermas é a poliembrião, isto é, a diferenciação e desenvolvimento de múltiplos embriões em uma única semente. Esta característica pode aumentar o número de embriões produzidos com a mesma quantidade de recursos investida, além de aumentar a chance de pelo menos uma plântula se estabelecer no ambiente devido à emergência de mais de uma plântula por semente. Além disso, a poliembrião pode gerar a ocorrência do “allee effect”, fenômeno que favoreceria a ocorrência de grupos de indivíduos cujo agrupamento resultaria numa ocupação mais eficiente do espaço, facilitando o estabelecimento e crescimento das plântulas. Entretanto, a presença da poliembrião não é exclusivamente vantajosa. Como a massa média por embrião é reduzida, pode haver uma redução na emergência e sobrevivência dos embriões. Além disso, a poliembrião gera competição entre as plântulas, podendo dificultar o estabelecimento em relação a plântulas provenientes de sementes monoembriônicas. No presente trabalho, observou-se as possíveis vantagens e desvantagens da ocorrência de poliembrião em sementes de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae). Para isso, realizamos a comparação do desenvolvimento das plântulas em situação de monoembrião (natural ou artificialmente) com aquelas em sementes poliembriônicas, com duas plântulas germinadas. Além disso, comparamos o desenvolvimento de plântulas mantidas conectadas às sementes com plântulas separadas delas, afim de eliminar a competição entre plântulas irmãs. Nossos resultados demonstram que plântulas que se desenvolvem em sementes poliembriônicas se desenvolvem menos do que aquelas em situação monoembriônica (natural ou artificialmente), mesmo quando a competição pelas reservas da semente e pelo espaço foram eliminadas.

Palavras-chave: poliembrião, andiroba, competição, plântulas

INTRODUÇÃO

Na região da Amazônia Central é conhecida a existência de três espécies do gênero *Carapa*, *C. guianensis*, *C. vasquezii* e *C. surinamensis*, denominadas popularmente por andiroba e que ocorrem, preferencialmente, nas várzeas e áreas alagáveis ao longo dos igapós, mas também nas florestas de terra firme (Kenfack, 2011a; Kenfack, 2011b).

O óleo extraído das sementes é tradicionalmente utilizado por possuir propriedades medicinais (Pinto, 1956) e com potencial comercial para fabricação de cosméticos (Boufleuer, 2004). Além disso, sua madeira é muito empregada pela indústria madeireira na construção civil, fabricação de móveis e caixotaria (Souza *et al.*, 2006). As três espécies possuem germinação do tipo hipógea e criptocotiledonar, suas sementes apresentam cotilédones fundidos (conferruminados), formando uma massa de reserva única (Harshberger, 1902). *C. surinamensis* apresenta poliembrionia, característica não relatada em outras espécies do gênero (Fisch *et al.*, 1995; Ferraz *et al.*, 2002; Ferreira *et al.*, (Capítulo 1 desta dissertação)).

Poliembrionia é o desenvolvimento de múltiplos embriões em uma única semente. Os múltiplos embriões podem ter origens diversas, como do zigoto, mas também podem surgir por embriogênese adventícia a partir de células do nucelo ou outros tecidos celulares. Por conta desta origem diversa, os embriões podem ser geneticamente diferentes (Bewley *et al.*, 2013, Ganeshaiah *et al.*, 1991).

Esta característica reprodutiva origina custos e benefícios para a planta mãe e para os indivíduos que se desenvolvem destas sementes. A poliembrionia pode proporcionar um aumento nas chances de estabelecimento de pelo menos um indivíduo através de efeito de cobertura (*bet hedging*), o que incrementa a aptidão (*fitness*) do indivíduo parental (Blanchard *et al.*, 2010, Ganeshaiah *et al.*, 1991, Ladd and Cappuccino, 2005). Além disso, pode haver uma otimização dos recursos, se considerarmos o aumento no número de plântulas produzidas com a mesma quantidade de reservas (Uma-Shaankeer and Ganeshaiah, 1997). Mas, por consequência, individualmente, os embriões passam a dispor de menos reservas, o que pode gerar uma redução na emergência e sobrevivência das plântulas, além de haver competição entre as plântulas-irmãs durante seu desenvolvimento inicial, que nesse caso, pode ser ainda mais intensa porque estes indivíduos tendem a usar os recursos de maneira similar (Cheplick, 1992, Ladd and Cappuccino, 2005, Mendes-Rodrigues *et al.*, 2012).

Não são conhecidas as consequências da poliembrionia em sementes de *C. surinamensis* no desenvolvimento e estabelecimento das plântulas. Desta forma, o objetivo deste estudo foi avaliar os efeitos da poliembrionia no desenvolvimento inicial das plântulas. Para isso, verificamos as seguintes hipóteses:

1. Plântulas em sementes poliembriônicas apresentam menor sobrevivência e menor desenvolvimento do que aquelas em sementes monoembriônicas.
2. Manipulação simulando monoembrionia aumenta desenvolvimento de plântulas em sementes poliembriônicas.
3. Plântulas separadas das sementes apresentam desenvolvimento superior àquelas conectadas a sementes poliembriônicas pela eliminação da competição entre elas.
4. Primeira plântula germinada em sementes poliembriônicas apresenta desenvolvimento superior à segunda plântula.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e beneficiamento

As sementes de *C. surinamensis* utilizadas neste estudo foram provenientes de locais próximos a Manaus, de no mínimo cinco matrizes de cada localidade: Reserva Florestal Adolpho Ducke (02° 55'S, 59°59'W) e na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (02° 35' 55,5"S, 60° 02' 14,8" O), áreas administradas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), além de uma propriedade rural privada localizada 20 km ao norte de Manaus – AM (02° 45' 19''S, 59° 55' 58'') (Figura 1).

Frutos e sementes recém caídos foram coletados embaixo das matrizes e, devido ao caráter recalcitrante das sementes (Connor et al., 1998), foram transportados para o laboratório em sacos de plástico. A extração das sementes foi feita de forma manual, através de uma leve batida para abrir as valvas e com auxílio de uma faca. Imediatamente após a liberação das sementes do fruto, foi determinada em balança (0,001 g) a massa individual de 1000 sementes utilizadas nos experimentos. Quando não foi possível montar os experimentos imediatamente, para evitar deterioração, as sementes foram acondicionadas em sacos de plástico e armazenadas em câmara a 15 °C por período máximo de sete dias. Antes do estabelecimento dos experimentos, as sementes foram submersas em água por um período de 24 h para eliminação, por afogamento, das larvas de *Hypsipyla* sp. (Lepidoptera), conhecido como “broca das sementes” que em muitas ocasiões infestam os frutos e danificam as sementes de andiroba (Ferraz & Sampaio, 1996; Ferraz et al., 2002).

Comparação do desenvolvimento de plântulas oriundas de sementes monoembriônicas e poliembriônicas e

Germinação: Foram semeadas 1000 sementes em substrato de vermiculita expandida de granulação média em caixas de plástico (55 x 25 x 15 cm). As caixas foram organizadas em viveiro coberto com telhas transparentes (temperatura máx. de $37,9 \pm 2,6$ °C e mín. de $25,6 \pm 2,5$ °C). Diariamente foi observada a emergência da parte aérea e cada plântula foi marcada com fita colorida, permitindo registrar a seqüência temporal das germinações (Figura 10).



Figura 10: Plântulas marcadas com fitas coloridas indicando a sequência temporal de emergência.

Transplante e tratamentos: Após a expansão dos primeiros eófilos, as sementes com suas respectivas plântulas foram distribuídas em seis tratamentos: M – Con: sementes com apenas uma plântula germinada e mantida ligada à semente (*Controle*); M – Sep: sementes com uma plântula germinada e separada da semente (*Separada*); P→M: sementes com duas plântulas germinadas, mas com exclusão da segunda plântula e manutenção da primeira plântula ligada à semente, P→M –Sep: sementes com duas plântulas germinadas, mas com exclusão da segunda plântula, e separação da primeira plântula da semente, P – Con (1 e 2): sementes com duas plântulas germinadas e mantidas ligadas à semente e P –Sep (1 e 2): sementes com duas plântulas germinadas separadas da semente e entre si (Figura 11). O experimento foi planejado para ter 30 sementes por tratamento, mas como não era possível prever o número de plântulas por semente, alguns tratamentos obtiveram amostras menores, entretanto foram incluídos nas análises por apresentarem resultados significativos (Tabela 1). Sementes que apresentaram germinação de mais de duas plântulas não foram utilizadas nos experimentos.

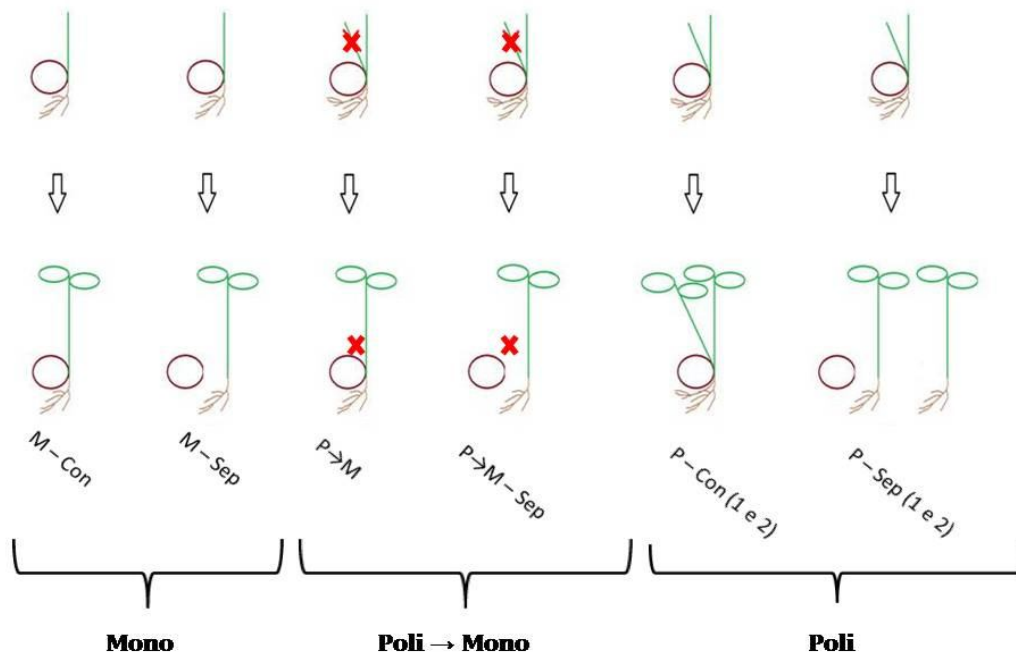


Figura 11: Esquema dos seis tratamentos realizados após o desenvolvimento do primeiro par de folhas nas plântulas recém formadas. M – Con: sementes com apenas uma plântula germinada e mantida ligada à semente (*Controle*); M – Sep: sementes com uma plântula germinada e separada da semente (*Separada*); P→M: sementes com duas plântulas germinadas, mas com exclusão da segunda plântula e manutenção da primeira plântula ligada à semente, P→M – Sep: sementes com duas plântulas germinadas, mas com exclusão da segunda plântula, e separação da primeira plântula da semente, P – Con (1 e 2): sementes com duas plântulas germinadas e mantidas ligadas à semente e P – Sep (1 e 2): sementes com duas plântulas germinadas separadas da semente e entre si.

A exclusão das plântulas foi realizada manualmente, evitando danos à semente e demais plântulas. O transplante foi realizado para vasos individuais de 1,7 L contendo substrato de vermiculita (Figura 12). Por conta do transplante ter sido realizado em substrato inerte e pelo fato de que em alguns tratamentos as plântulas foram separadas das sementes, quinzenalmente foi aplicada adubação foliar em todas as plântulas, seguindo recomendações do fabricante (Yogen®, 2 gL⁻¹ NPK 30:10:10).



Figura 12: Plântulas em vasos individuais após transplante

Coleta de dados: Após 180 dias do transplante, foi medida a altura das plântulas vivas e realizada contagem do número de folhas e folíolos. Nesta avaliação final, a parte aérea e a raiz de todas as plântulas foram separadas. Após lavagem cuidadosa, o material foi seco em estufa a 75 °C até a estabilização da massa seca (0,001g) conferida a cada 24 horas.

Análises estatísticas

Para verificar a relação entre a massa das sementes e a quantidade de plântulas, foi realizado um teste t de Student. Para comparação da sobrevivência das plântulas sob os diferentes tratamentos, foi utilizado o teste de χ^2 .

Para comparação dos resultados obtidos nos tratamentos, foi realizada Análise de variância seguida de teste Tukey a 5% quando as premissas de homogeneidade e normalidade foram atendidas, e Kruskal-Wallis quando essas premissas não foram atendidas, como no caso de altura, número de folhas e folíolos e para razão biomassa raiz/parte aérea.

A regressão linear foi utilizada para verificar a relação entre a biomassa das plântulas e a massa inicial das sementes, a relação entre altura das plântulas e sua biomassa e, também, a relação entre biomassa da raiz em relação à biomassa da parte aérea.

RESULTADOS

A massa das sementes variou entre 6,4 e 28,4 g e não estava relacionada com o número de plântulas desenvolvidas por semente ($t = -1,822$, $df = 98$, $p = 0,071$), ou seja, sementes maiores não apresentaram necessariamente maior quantidade de plântulas ($n=56$ sementes monoembriônicas e 74 poliembriônicas).

A sobrevivência das plântulas ficou acima de 60% para todos os tratamentos, mas foi significativamente diferente entre eles ($\chi^2 = 23,61$, $df = 7$, $p < 0,05$) (Tabela 1). As plântulas que foram mantidas ligadas às sementes (M – Con, P→M e P – Con (1 e 2)) apresentaram sobrevivência acima de 85%, com ligeira redução nas segundas plântulas germinadas de sementes poliembriônicas (P – Con (2)). Entretanto, se considerarmos a função da semente de permitir o estabelecimento de um novo indivíduo, sementes poliembriônicas apresentaram incremento de 1,8 plântulas à população, ou seja, mais de uma plântula por semente (P – Con (1) + P – Con (2)). A separação das plântulas das sementes (M – Sep, P→M – Sep e P – Sep (1 e 2)) reduziu a sobrevivência entre 2 e 28% em relação àquelas que foram mantidas ligadas às sementes. As segundas plântulas germinadas e separadas de sementes poliembriônicas (P – Sep (2)) apresentaram menor sobrevivência entre todos os tratamentos, mas considerando o somatório das duas plântulas germinadas, plântulas separadas de sementes poliembriônicas também mantiveram produção acima de um indivíduo por semente.

A altura das plântulas variou pouco entre os tratamentos ($p < 0,01$, $F = 9,2568$, $CV\% = 20,16$) (Figura 13). Plântulas únicas, natural ou através de manipulação, ligadas ou não à semente (M – Con (média = $38,5 \pm 6,4$), P→M (média = $43 \pm 5,7$), M – Sep (média = $40,1 \pm 8,9$) e P→M – Sep (média = $38,4 \pm 6,2$)) apresentaram alturas estatisticamente similares entre si e similares à primeira plântula germinada de sementes poliembriônicas mantidas ligadas ou separadas das sementes (P – Con (1) (média = $34,9 \pm 5,4$) e P – Sep (1) (média = $37 \pm 6,4$)). Apenas as segundas plântulas das sementes poliembriônicas, ligadas ou não à semente, apresentaram valores reduzidos de altura (P – Con (2) (média = $26,8 \pm 9,1$) e P – Sep (2) (média = $28,8 \pm 8,8$)).







O número médio de folhas (Kruskal-Wallis; $H = 20,1782$) e folíolos (Kruskal-Wallis; $H = 32,1662$) variou entre os tratamentos (Tabela 1) entretanto não houve relação com o número de plântulas germinadas de cada semente, ou em relação à separação ou não destas plântulas das sementes.

É possível que outras variáveis que exemplifiquem o desenvolvimento das estruturas como, por exemplo, a área foliar, ou taxa de crescimento relativo, poderiam explicar melhor essa relação, entretanto não foram avaliadas neste estudo.

A biomassa seca das plântulas não estava relacionada com a massa inicial das sementes ($F = 3,583$, $p = 0,061$, $R^2 = 0,027$) e variou em relação ao número de plântulas desenvolvidas (Figura 14). Plântulas únicas, natural ou através de manipulação, mantidas ligadas ou não às sementes apresentaram valores de biomassa similares entre si (M – Con: média = $13 \pm 6,9$, M – Sep: média = $14,6 \pm 6,2$, P→M: média = $16 \pm 4,4$ e P→M – Sep: média = $13,4 \pm 6,2$) e também similares às primeiras plântulas germinadas de sementes poliembriônicas (P – Con (1): média = $10,9 \pm 4,9$ e P – Sep (1): média = $10,3 \pm 4,9$). Já as segundas plântulas desenvolvidas de sementes poliembriônicas apresentaram valores de biomassa inferiores aos demais tratamentos (P – Con (2): média = $6 \pm 4,9$ e P – Sep (2): média = $4,3 \pm 2,3$).

Por fim, a razão raiz/parte aérea foi a única variável que distinguiu plântulas desenvolvidas de sementes monoembriônicas daquelas de sementes poliembriônicas (Figura 15). Plântulas únicas, natural ou através de manipulação, ligadas ou não às sementes apresentaram valores similares para a razão entre 0,5 e 0,7 (M – Con: $0,7 \pm 0,2$; M – Sep: $0,5 \pm 0,1$; P→M: $0,6 \pm 0,1$ e P→M – Sep: $0,6 \pm 0,1$) e estes valores foram inferiores e significativamente diferente do encontrado nas plântulas duplas ligadas à semente com 0,8 (P – Con (1): $0,8 \pm 0,3$; P – Con (2): $0,8 \pm 0,4$) ou separadas das sementes 0,5 e 0,6 (P – Sep(1): média = $0,6 \pm 0,1$; P – Sep (2): média = $0,5 \pm 0,1$).

Tabela 1: Tamanho amostral (n), sobrevivência, número de folhas, número de folíolos e biomassa da raiz e da parte aérea dos diferentes tratamentos

	n	Sobrevivência (%)	Folhas (n)		Folíolos (n)		Biomassa raiz (g)		Biomassa aérea (g)	
 M - Con	30	100	7,4 ± 2,2	b	10,2 ± 4,4	abc	5,3 ± 3,2	a	7,6 ± 3,8	abc
 M - Sep	26	77	8,3 ± 1,9	ab	12,6 ± 4,9	ab	4,9 ± 2,4	a	9,6 ± 4,0	ab
 P→M	7	99	8,7 ± 0,5	a	12 ± 2,0	a	6,2 ± 1,7	a	9,8 ± 2,8	a
 P→M - Sep	27	90	8,3 ± 3,5	b	11,2 ± 4,3	ab	5,0 ± 2,4	a	8,4 ± 3,9	abc
 P - Con	22		6,7 ± 1,6		8,7 ± 3,1		-		-	
P - Con(1)	22	91	6,7 ± 1,3	b	9,2 ± 2,7	bc	4,8 ± 2,4	ab	6,1 ± 2,9	acd
P - Con(2)	21	87	6,6 ± 1,8	b	8,2 ± 3,4	bc	2,6 ± 2,4	bc	3,4 ± 2,6	d
 P - Sep	18		7,7 ± 1,7		9,2 ± 2,9		-		-	
P - Sep(1)	18	90	7,9 ± 1,8	ab	10,1 ± 3,2	ab	3,9 ± 1,9	abc	6,4 ± 3,1	abcd
P - Sep(2)	11	60	7,3 ± 1,3	b	7,8 ± 1,8	c	1,6 ± 0,9	c	2,9 ± 1,4	d

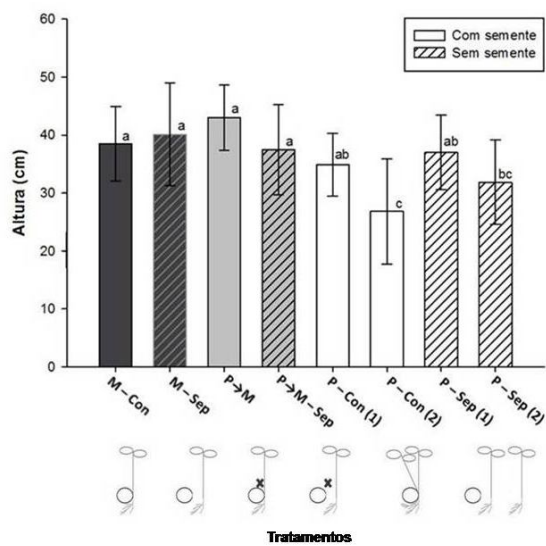


Figura 13 Variação da altura (cm) das plântulas de *Carapa surinamensis* após 6 meses sob os seis diferentes tratamentos.

As plântulas únicas natural (M - Con e M - Sep) ou artificialmente (P->M e P->M - Sep) apresentaram maior altura do que aquelas duplas (P - Con (1 e 2) e P - Sep (1 e 2)). Nos tratamentos com duas plântulas, as primeiras que germinaram tiveram maior altura (P- Con (1) e P - Sep(1)). Letras iguais indicam ausência de diferença estatística.

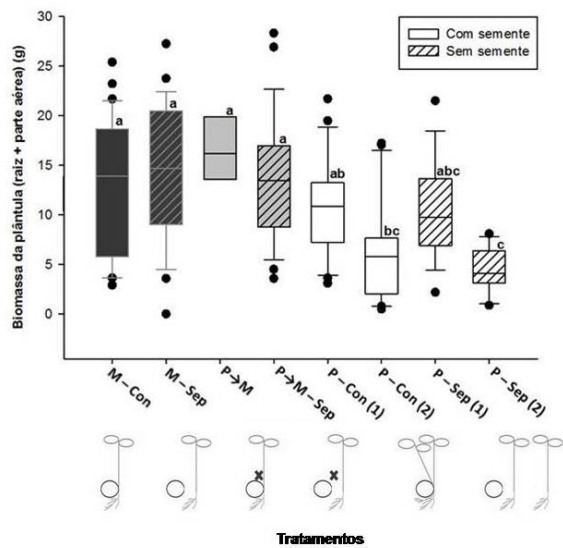


Figura 14: Variação da biomassa seca das plântulas de *Carapa surinamensis* sob os diferentes tratamentos.

As plântulas únicas natural (M - Con e M - Sep) ou artificialmente (P->M e P->M - Sep) apresentaram maior biomassa do que as duplas (P - Com (1 e 2) e P - Sep (1 e 2)). Nas plântulas duplas, as primeiras plântulas que germinaram (5 a e 6 a) apresentaram maior biomassa do que as segundas (5 b e 6 b). Letras iguais indicam ausência de diferença estatística.

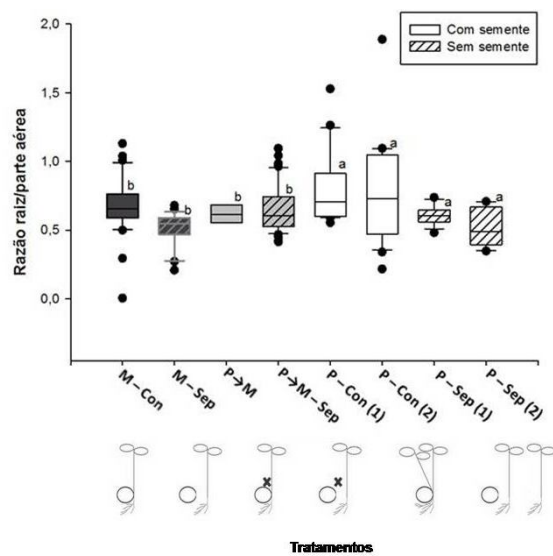


Figura 15: Variação da razão raiz/parte aérea dos diferentes tratamentos.

As plântulas duplas (P – Con (1 e 2) e P – Sep (1 e 2)) apresentaram maiores valores do que plantas únicas natural (M – Con e M - Sep) ou por manipulação (P->M e P->M - Sep). Letras iguais indicam ausência de diferença estatística.

DISCUSSÃO

Em uma revisão realizada em 1997 por [Carman](#), poliembriõnia foi encontrada em 115 das 348 famílias vegetais estudadas e embriõnia adventícia em 52. Esta característica pode proporcionar vantagens reprodutivas às espécies, entretanto, poucos estudos tentaram relacionar tal característica à competição intraespecífica dos indivíduos provenientes da mesma semente ou ainda à quantidade de embriões por semente ([Blanchard et al., 2010](#)).

O número de plântulas germinadas por semente não afetou a sobrevivência ao longo de três anos em *Vincetoxicum rossicum* ([Hotchkiss et al., 2008](#)), entretanto, em *C. surinamensi* a sobrevivência das plântulas duplas foi reduzida após seis meses, induzindo que o compartilhamento das reservas contidas na semente e a competição entre as plântulas-irmãs nos estádios iniciais de desenvolvimento pode ser prejudicial aos indivíduos. Uma redução da sobrevivência de plântulas de sementes poliembriônicas foi relatado em *Handroanthus chrysotrichus*, entretanto os autores apontam que as sementes poliembriônicas apresentaram maior chance de que ao menos uma plântula sobreviva de cada semente até 44 dias após a semeadura ([Mendes-Rodrigues et al., 2012](#)). Esse foi também o caso no estudo atual em que, após seis meses, além da primeira plântula germinada, entre 87 e 60% das segundas plântulas germinadas também sobreviveram.

Os resultados deste estudo indicam que plântulas provenientes de sementes poliembriônicas crescem menos, mas esta redução é significativa apenas na segunda plântula germinada destas sementes. Resultados distintos foram encontrados no cipó *Vincetoxicum rossicum* por [Blanchard et al. \(2010\)](#). Os autores observaram que plântulas desenvolvidas em duplas apresentaram biomassas similares à biomassa encontrada em plântulas únicas, e plântulas provenientes de trios apresentaram maiores valores de biomassa do que nas duas outras classes de embriões, desta forma, a poliembriõnia parece ser vantajosa para o desenvolvimento das plântulas desta espécie. Entretanto, outros estudos relataram que a competição reduziu o crescimento avaliando diversas variáveis, por exemplo, tamanho foliar em plântulas de *Taraxacum* sp. ([Koven e Jong, 2001](#)), altura das plântulas em *Handroanthus chrysotrichus* ([Mendes-Rodrigues et al., 2012](#)) e várias medidas (número de folhas, altura e diâmetro do caule, diâmetro da raiz, biomassa da parte aérea, raiz e plântula) das plântulas de *Eriotheca pubescens* ([Mendes-Rodrigues et al., 2011](#)).

A redução no desenvolvimento da segunda plântula germinada pode ser devido ao tempo menor que a segunda plântula teve para o seu desenvolvimento, já que este período variou de zero, quando as plântulas germinam no mesmo dia, até 46 dias (Capítulo 1 desta dissertação). Neste tempo, a primeira plântula também pode reduzir as reservas disponíveis

para o desenvolvimento da segunda plântula. [Jansen et al. 2006](#) observaram que o esgotamento das reservas contidas nas sementes pelo desenvolvimento das plântulas de *C. procera* ocorre por volta de dois meses após a germinação, desta forma, a segunda plântula pode ter nutrientes insuficientes para o desenvolvimento inicial.

A alocação da biomassa no desenvolvimento da plântula também podem ser modificada pela competição entre plântulas irmãs. Em *Quercus macrocarpa*, plântulas que se desenvolvem sozinhas apresentam maior biomassa da raiz do que aquelas que se desenvolvem em duplas ([Garrison e Augspurger, 1983](#)). Em *C. surinamensis*, ocorreu uma alteração da razão raiz/parte aérea quando comparadas plântulas únicas (natural ou por manipulação) com as duplas. Nestas últimas, a razão raiz/parte aérea foi aumentada, devido a uma menor alocação de biomassa para a parte aérea. Desta forma, a poliembriõnia afeta a maneira como ocorre o desenvolvimento da plântula. Já foram observadas alterações na relação raiz/parte aérea em outras espécies e com resultados distintos do encontrado aqui. A competição entre plântulas causou uma redução nesta relação em indivíduos de várias espécies da família Commelinaceae ([Burns e Winn, 2005](#)), entretanto, a competição intraespecífica não causou alteração na alocação de biomassa de duas espécies arbustivas (*Erica tetralix* e *Colluna vulgaris*) e uma gramínea (*Molinia caerulea*) ([Aerts et al. 1991](#))

Apesar das desvantagens relativas ao desenvolvimento individual das plântulas, a poliembriõnia pode proporcionar vantagens no incremento de novos indivíduos à população, como observado em *V. rossicum* ([Hotchkiss et al., 2008](#)) e *Handroanthus* sp. ([Mendes Rodrigues et al., 2012](#)), em que o maior número de embriões aumentou a probabilidade de que ao menos uma planta se estabeleça de cada semente. O mesmo foi observado em *C. surinamensis* em que a porcentagem de plântulas formadas, e conseqüentemente, a probabilidade de que uma delas se estabeleça foi aumentada pela poliembriõnia.

Também já foi observado que a poliembriõnia permite que plântulas podem se estabelecer, mesmo após danos causados às sementes, como por exemplo em *Quercus alba* que, apenas as sementes com mais de um embrião apresentaram formação de plântulas após a manipulação por roedores que danificam as sementes na área da protrusão da raiz ([McEuen e Steele, 2005](#)). Entretanto, este benefício não foi observado na espécie deste estudo. Em *C. surinamensis* tanto sementes monoembriônicas quanto poliembriônicas não se recuperaram após manipulação pós-germinativa ([Ferreira et al., 2015, Capítulo 1 desta dissertação](#)).

Há ainda um aspecto aplicado neste estudo. Em estudo paralelo, poliembriõnia ocorreu em 50% das sementes com entre 2 e 5 plântulas por semente ([Ferreira et al., 2015, Capítulo 1](#)

desta dissertação). A partir de uma amostragem de $n=249$ sementes, foram obtidos um total de 438 embriões, perfazendo uma média de 1,8 plântulas por sementes.

Estes resultados indicam que o produtor de mudas pode optar entre eliminar germinações subseqüentes para deixar a primeira plântula mais vigorosa, desta forma ele aplicaria o tratamento $P \rightarrow M$, podendo também optar por separar as plântulas irmãs e aumentar consideravelmente (1,8 vezes) a quantidade de mudas e, como o estudo demonstrou, a primeira plântula se desenvolverá igual a uma planta de uma semente monoembrionica e a segunda, apesar do crescimento reduzido, pode gerar uma planta com desenvolvimento considerado normal.

CONCLUSÕES

1. Poliembriõnia gera competiçãõ intraespecífica entre plântulas de *C. surinamensis* durante o desenvolvimento inicial.
2. Competiçãõ nos primeiros dias (<15 dias) afeta desenvolvimento por até 6 meses.
3. Eliminaçãõ de germinações subseqüentes permite que primeira plântula seja mais vigorosa.
4. Desenvolvimento inferior da segunda plântula que germina pode ser causado pelo tempo entre germinaçãõ da primeira e segunda plântulas.
5. Alocaçãõ de biomassa é alterada pela competiçãõ entre plântulas de sementes poliembriõnicas.
6. Separaçãõ das plântulas possibilita aumento no número de mudas produzidas, apesar do desenvolvimento reduzido da segunda plântula.
7. Manejo adequado das plântulas pode proporcionar vantagens econõmicas ao produtor que pode produzir até o dobro de mudas com a mesma quantidade de sementes.

REFERÊNCIAS

- Aerts, R. *et al.* 1991. The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia*, 87: 551-559.
- Bewley, J.D. *et al.* 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*. 3. ed. Springer, New York, 2013.
- Blanchard, M. L. *et al.*, 2010. Does polyembryony confer a competitive advantage to the invasive perennial vine *Vincetoxicum rossicum* (apocynaceae)? *Am. Journ. of Botany*, 97: 251 – 260.
- Boufleuer, N. T. 2004. Aspectos ecológicos de andiroba (*Carapa guianensis* Aublet., Meliaceae), visando seu manejo e conservação. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Acre. 72p.
- Burns, J. H.; Winn, A. A. 2006. A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions*, 8: 797–807.
- Carman, J. G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. *Biol. J. of the Linnean Society*, 61:51 -94.
- Cheplick, G. P. 1992. Simbling competition in plants. *Journal of ecology*, 80: 567-575.
- Ferraz, I. D. K. *et al.* 2002. Sementes e plântulas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D. C.): aspectos botânicos, ecológicos e tecnológicos. *Acta Amazonica*, 32: 647-661.
- Ferraz, I. D. K.; Sampaio, P. T. B. 1996. Métodos simples de armazenamento das sementes de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. E *Carapa procera* D. C. – Meliaceae). *Acta Amazonica*, 26: 137 – 144.
- Fisch, S. T. V. *et al.* 1995. Distinguishing *Carapa guianensis* Aubl. From *Carapa procera* D. C. (Meliaceae) by morphology of young seedlings. *Acta Amazonica*, 25: 193-200.
- Ganeshiah, K. N. *et al.* 1991. Evolution of polyembryony: Consequences to the fitness of mother and offspring. *J. Genet.*, 70: 103 – 127.
- Hotchkiss, E. E. *et al.* 2008. Survival and performance of the invasive vine *Vincetoxicum rossicum* (apocynaceae) from seeds of different embryo number under two light environments. *Am. Journal of Botany*, 95:447-453.
- Kenfack, D. 2011a. Resurrection in *Carapa* (Meliaceae): a reassessment of morphological variation and species boundaries using multivariate methods in a phylogenetic context. *Bot. J. of the Linnean Society*, 165: 186–221.
- Kenfack, D. 2011b. *Carapa vasquezii* (Meliaceae), a new species from western Amazonia. *Brittonia*, 63: 7 – 10.

Koven, C. G. F.; Jong, G. 2001. The Effect of Intra-Specific Competition on Seedlings of Sexual and Apomictic *Taraxacum officinale*. *Oikos*, 95: 25-30.

Ladd, D.; Cappuccino, N. 2005. A field study of seed dispersal and seedling performance in the invasive exotic vine *Vincetoxicum rossicum*. *Can. J. Botany*, 83: 1181-1188.

Mendes-Rodrigues, C. *et al*, 2012. Polyembryony increases embryo and seedling mortality but also enhances seed individual survival in *Handroanthus* species (Bignoniaceae). *Flora*, 207: 264- 274.

Mendes-Rodrigues, C. *et al*. 2011. Does polyembryony reduce seed germination and seedling development in *Eriotheca pubescens* (Malvaceae: Bombacoideae)? *Am. Journal of Botany*, 98: 1613: 1622.

Pinto, G. P. 1956. Contribuição ao estudo químico do óleo de andiroba. *Boletim Técnico do Instituto Agronômico do Norte*, 31: 195 – 206.

Souza, C. R. *et al.*, 2006. Andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.). Embrapa Amazônia Ocidental, Manaus, Amazonas. 23p.

Uma-Shaankeer, R.; Ganeshiah, K. N. 1997. Conflict between parent and offspring in plants: Predictions, processes and evolutionary consequences. *Current Science*, 72: 932-939.

SÍNTESE

- Cerca de metade das sementes de *Carapa surinamensis* são poliembriônicas, com até cinco plântulas na mesma semente.
- Sementes poliembriônicas não apresentam vantagens sobre as monoembriônicas frente à manipulação das sementes.
- Formação de sementes-zumbis pode ser comum em espécies com germinação do tipo CHR.
- Formação de calo pode ter impedido germinação dos múltiplos embriões, mas cicatriz protege semente de infestações.
- Plântulas de sementes poliembriônicas apresentam desenvolvimento reduzido em relação a plântulas únicas.
- Poliembrioniaproporciona vantagens na produção de mudas.
- Manipulação das plântulas e eliminação de germinações subseqüentes permite que primeira plântula seja mais vigorosa.
- Plântulas separadas das sementes continuam normalmente processo de desenvolvimento.
- Estudos sobre a origem dos embriões podem contribuir para melhor entendimento da poliembrionia e suas consequências no estabelecimento de *C. surinamensis* e também podem contribuir na discussão sobre a taxonomia do gênero.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. - *Front Ecol Environ.* 7: 429–436.
- Begon, M. et al., 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed. Blackwell Publishing, United Kingdom, 2006, 738 p.
- Bewley, J. D. et al. 2013. *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy*. – *Springer Science*.
- Blanchard, M. L. et al., 2010. Does polyembryony confer a competitive advantage to the invasive perennial vine *Vincetoxicum rossicum* (apocynaceae)? *Am. Journ. of Botany*, 97: 251 – 260.
- Cao, L. et al. 2011. High regeneration capacity helps tropical seeds to counter rodent predation. *Oecologia* 166: 997 – 1007.
- Cheplick, G. P. 1992. Simbling competition in plants. *Journal of ecology*, 80: 567-575.
- Danell, K. et al. 1994. Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. *J. Mammal.* 75: 833–844.
- DeMantia, E. A. et al. 2004. Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds. *Ecology* 85: 2161-2170.
- Ferraz, I. D. K. et al. 2002. Sementes e plântulas de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl. e *Carapa procera* D. C.): aspectos botânicos, ecológicos e tecnológicos. *Acta Amazonica*, 32: 647-661.
- Ferraz, I.D.K. 2003. Andiroba *Carapa procera* Aubl..Informativo Técnico Rede de sementes da Amazônia (ISSN 1679-8058 <http://www.rsa.ufam.edu.br>), Manaus-AM. No 1, 2p.
- Fisch, S. T. V. et al. 1995. Distinguishing *Carapa guianensis* Aubl. from *Carapa procera* D. C. (Meliaceae) by morphology of young seedlings. *Acta Amazonica*, 25: 193-200.
- Fox, J. F. 1982. Adaptation of gray squirrel behavior to autumn germination by white oak acorns. *Evolution*, 36: 800 – 809.
- Ganeshiah, K. N. et al. 1991. Evolution of polyembryony: Consequences to the fitness of mother and offspring. *J. Genet.*, 70: 103 – 127.
- Gianoli, E., Niemeyer, H.M., 1997. Lack of costs of herbivory-induced defenses in a wild wheat: integration of physiological and ecological approaches. *Oikos*, 80: 269–275.
- Gowda, J.H., 1996. Spines of *Acacia tortilis*: What Do They Defend and How? *Oikos* 77: 279–284.
- Jansen, P. A. et al. 2006. Tropical rodents change rapidly germinating seeds into long-term food supplies. – *Oikos* 113: 449 - 458.

- Jansen, P.A. and Forget, P. M. 2001. Scatterhoarding rodents and tree regeneration. – In Bongers, F. et al (eds.), *Nouragues: Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. - *Kluwer Academic Publishers*, pp. 275-288.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465 – 492.
- Kenfack, D. 2011a. Resurrection in *Carapa* (Meliaceae): a reassessment of morphological variation and species boundaries using multivariate methods in a phylogenetic context. *Bot. J. of the Linnean Society*, 165: 186–221.
- Knight, T. M. 2004. The effects of herbivory and pollen limitation on a declining population of *Trillium grandiflorum*. - *Ecological Applications* 14: 915-928.
- Ladd, D.; Cappuccino, N. 2005. A field study of seed dispersal and seedling performance in the invasive exotic vine *Vincetoxicum rossicum*. *Can. J. Botany*, 83: 1181-1188.
- Lehtilä, K., Strauss, S.Y., 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80, 116–124.
- McArt, S.H., Halitschke, R., Salminen, J.-P., Thaler, J.S., 2013. Leaf herbivory increases plant fitness via induced resistance to seed predators. *Ecology* 94: 966–975.
- McNaughton, S.J., 1981. Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329–336.
- Mendes-Rodrigues, C. et al. 2012. Polyembryony increases embryo and seedling mortality but also enhances seed individual survival in *Handroanthus* species (Bignoniaceae). *Flora*, 207: 264- 274.
- Palo, R.T. et al. 1993. Species height and root symbiosis , two factors influencing antiherbivore defense of woody plants in East African savanna. *Oecologia* 93: 322–326.
- Strauss, S.Y., Agrawal, A.A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 14: 179–185.
- Uma-Shaankeer, R.; Ganeshiah, K. N. 1997. Conflict between parent and offspring in plants: Predictions, processes and evolutionary consequences. *Current Science*, 72: 932-939.
- Xiao, Z. et al. 2009. Behavioral adaptation of Pallas’s squirrels to germination schedule and tannins in acorns. - *Behavioral Ecology* 20: 1050 – 1055.



AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): DÉBORA NAJARA DE SOUZA FERREIRA
 Curso: ECOLOGIA
 Nível: Mestrado
 Orientador(a): Dra. Iselde Dorothea Kessmann Ferraz (INPA)

Título:

"Consequências da poliembrionia e monoembrionia no desenvolvimento e estabelecimento das plântulas em sementes de *Carapa procera* D. C. (Meliaceae)"

BANCA JULGADORA:

TITULARES:

ARI DE FREITAS HIDALGO (UFAM)
 ANGELA MARIA MENDES (UFAM)
 MARIA TEREZA FERNANDES PIEDADE (INPA)

SUPLENTES:

FLÓRIAN KARL WITMANN (INPA)
 ANDRÉIA BARRONCAS OLIVEIRA (INPA)

PARECER	ASSINATURA
ARI DE FREITAS HIDALGO (UFAM) <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
ANGELA MARIA MENDES (UFAM) <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
MARIA TEREZA FERNANDES PIEDADE (INPA) <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
FLÓRIAN KARL WITMANN (INPA) <input type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	
ANDRÉIA BARRONCAS OLIVEIRA (INPA) <input type="checkbox"/> Aprovado <input type="checkbox"/> Reprovado	

Manaus(AM), 04 de Abril de 2014

OBS: _____

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA INPA
 PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA PPG-ECO
 Av. Efigênio Sales, 2329 - Bairro: Alípio - Caixa Postal: 2223 - CEP: 69.090-020, Manaus/AM
 Fone/Fax: (+55) 92 3643-1909 / 1838

site: <http://pg.inpa.gov.br>

e-mail: ppgecologia@gmail.com



Ministério de
Ciência, Tecnologia
e Inovação



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 14 dias do mês de agosto do ano de 2015, às 9h00min, no Auditório do LBA - INPA/Campus II/Aleixo. Reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). Carlos Eduardo de Araújo Barbosa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). Regina Caetano Quisen, da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA e o(a) Prof(a). Dr(a). Yêda Maria Boaventura Corrêa Arruda, da Universidade Federal do Amazonas - UFAM, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Newton Leal Filho, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). Rafael Leandro de Assis, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **DÉBORA NAJARA DE SOUZA FERREIRA**, intitulado: "Conseqüências da poliembrião e monoembrião no desenvolvimento e estabelecimento das plântulas em sementes de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae)" Orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). Isclide Dorothea Kossmann Ferraz do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, e Co-Orientado pelo(a). Prof(a). Dr (a). José Luis Campana Camargo do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A)

REPROVADO(A)

POR UNANIMIDADE

POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a).Dr(a). Carlos Eduardo de Araújo Barbosa



Prof(a).Dr(a). Regina Caetano Quisen



Prof(a).Dr(a). Yêda Maria Boaventura Corrêa Arruda



Prof(a).Dr(a). Newton Leal Filho

Prof(a).Dr(a). Rafael Leandro de Assis


Coordenação PPG-ECO/INPA