

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**AUTO-ECOLOGIA DE ESPÉCIES DE *COURATARI* (LECYTHIDACEAE):  
UMA ABORDAGEM PARA O MANEJO E CONSERVAÇÃO**

**LILIAN COSTA PROCÓPIO**

**Manaus, Amazonas**

**Dezembro, 2010**

LILIAN COSTA PROCÓPIO

**AUTO-ECOLOGIA DE ESPÉCIES DE *COURATARI* (LECYTHIDACEAE):  
UMA ABORDAGEM PARA O MANEJO E CONSERVAÇÃO**

ISOLDE DOROTHEA KOSSMANN FERRAZ

PLÍNIO SIST

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

Manaus, Amazonas

Dezembro, 2010

**As bancas examinadoras, abaixo relacionadas, declaram seus pareceres à tese intitulada  
**AUTO-ECOLOGIA DE ESPÉCIES DE *COURATARI* (LECYTHIDACEAE): UMA  
 ABORDAGEM PARA O MANEJO E CONSERVAÇÃO, conferindo o título de doutor  
 em Biologia (Ecologia), a discente LILIAN COSTA PROCÓPIO.****

**Banca examinadora da tese escrita**

Alexandre Adalardo de Oliveira (USP)	Aprovada com correções
Flavio Antonio Maës dos Santos (UNICAMP)	Necessita revisão
José Luis Campana Camargo (INPA)	Aprovada com correções
Marcelo Tabarelli (UFPE)	Aprovada com correções
Milton Kanashiro (EMBRAPA Amazônia Oriental)	Aprovada

**Banca examinadora da defesa pública**

Michael John Gilbert Hopkins (INPA) 1° examinador	Aprovada
Gonçalo Ferraz (Smithsonian Institute - INPA) 2° examinador	Aprovada
José Júlio de Toledo (INPA) 3° examinador	Aprovada
Antônio Carlos Webber (UFAM) Suplente	Aprovada

Manaus, 06 de dezembro de 2010

P963t Procópio, Lilian Costa  
Auto-ecologia de espécies de *Couratari* (Lecythidaceae): uma  
abordagem para o manejo e a conservação / Lilian Costa  
Procópio. -- Manaus: [s.n.], 2010.  
xiii, 143f.: il.

Tese (doutorado)--INPA, Manaus, 2010.

Orientadora: Dra. Isolde Dorothea Kossmann Ferraz  
Co-orientador: Plínio Sist  
Área de concentração: Ecologia

1) Distribuição geográfica, 2) morfo-biometria funcional,  
3) germinação, 4) estratégia de crescimento, 5) manejo  
florestal I.Título

CDD 19ª ed. 583.42045

## **Sinopse**

Neste estudo foram definidas as áreas de distribuição e os padrões de distribuição de 16 espécies de tauari (*Allantoma* spp., *Cariniana* spp. e *Couratari* spp. Lecythidaceae) na Amazônia, dentre estas, 12 espécies de *Couratari*, destacando diferentes tipos de raridades. A morfo-biometria funcional de *Couratari atrovinosa*, *C. guianensis*, *C. longipedicellata*, *C. stellata* e *C. tauari* co-existentes na Amazônia Central forneceu bases para distinção das espécies através do fruto apontando a necessidade da revisão taxonomica do gênero e indicou as peculiaridades das espécies no processo de dispersão e no estabelecimento de plântulas. No aspecto fisiológico da germinação, foi determinado o comportamento tolerante-ortodoxo das sementes e a capacidade de germinar independente de luz. *Couratari guianensis* e *C. stellata*, apresentaram amplo intervalo de tolerância de temperatura (15 a 35 °C), enquanto as demais entre 20 e 30 °C. A temperatura ótima de germinação para todas as espécies foi a 25 °C. As estratégias de crescimento de *C. guianensis*, *C. multiflora* e *C. stellata* foram avaliadas com base em dados de aproximadamente 25 anos de monitoramento. Cada espécie tem sua própria estratégia de crescimento e, portanto, reações distintas à exploração florestal. O estudo indicou o comportamento secundário tardio das espécies de *Couratari*.

**Palavras-chave** - Distribuição geográfica, morfo-biometria funcional, germinação, estratégia de crescimento, manejo florestal

## AGRADECIMENTOS

Aos financiadores, CNPq pela bolsa concedida, ao INPA-FAPEAM (Projeto Produção e Propagação de espécies de interesse agroflorestal: ecologia e manejo)- e ao CIRAD (FFEM, Projetos Floresta em Pé e Ecofog).

Aos meus orientadores, Isolde Ferraz e Plínio Sist pelas discussões, paciência e amizade.

As instituições que forneceram os dados e o apoio logístico: Cikel, na figura de Evandro Ferreira e Sandra Balieiro; Mil Madeireiras, Julimara Monteiro; Maflops-ITTO-IBAMA Santarém e Embrapa-Amazônia Oriental (Milton Kanashiro, Ian Thompson e equipe do Proj. Dendrogene) e da Área de manejo experimental de Belterra (Ademir Ruschel e Olegário Carvalho, estagiárias de Santarém do Proj. Bom Manejo e mateiros, em especial a memória de Raimundo Feitosa); ao CPST-INPA (Niro Higuchi e Joaquim Santos, Valdecira, Alcione, Técnicos da ZF2, Técnicos do viveiro e os mateiros Edmilson e Cunha). CIRAD – Guiana Francesa e Montpellier (Lilian Blanc, Sylvie Gourlet-Fleury, Audrey Jolivot, Fabien Wagner, Pascal Petronelli e toda equipe de campo)

Aos Herbários INPA, IAN, MG e CAY e seus funcionários.

Amigos e professores da turma de mestrado ecologia 2006, em especial a Camila e aos pesquisadores Wilson Spironelo, Marcelo e Mariana Gordo, pela ajuda na identificação dos predadores das flores e frutos de tauari.

Aos amigos do Laboratório de Sementes II – CPST, Yêda, Maraike, Fabi, Gê, Aline e todos que passaram por lá, em especial a Daniel Oliveira e demais estudantes de iniciação científica, pelo companheirismo, discussões, festinhas e distrações pra adoçar a vida.

Ao Scott Mori pelas determinações das amostras, a Márcia Maués e a Nadja Lepsch-Cunha pelas discussões esclarecedoras. Ao Ademir Ruschel, sempre pronto a me socorrer nas horas de dúvidas e a Izildinha Miranda por incentivar a idéia do doutorado no INPA.

Minha formação profissional possui quatro pilares que me transmitiram perseverança, humildade, auto-estima, autocrítica, ousadia, amor pela sua profissão e, sobretudo amizade. Mike, Regina, Isolde e Marc, o final desta longa caminhada eu não teria alcançado sem vocês. Ao meu companheiro Marc, pelo apoio imensurável e ao Dario pelo sorriso de consolo nos momentos de desespero. A minha grande, gigante, imensa família pela torcida. A todos vocês muito obrigada!

Àquele que colocou no meu caminho as pessoas maravilhosas que compõem a minha grande e minha pequena família. Àqueles que fazem parte de mim, Marc e Dario, dedico.

Um dia alguém me disse que eu era “mateira com curso superior”. Esta pessoa nem imaginava o qual grande era o elogio que me fazia. Quem me dera tivesse eu a intimidade que os mateiros têm com as árvores que os permite reconhecê-las apenas com um olhar. Aos meus amigos-mestres mateiros, dedico.

## RESUMO

Tauari é a denominação popular das madeiras provenientes de várias espécies de Lecythidaceae e estão entre as mais exploradas na Amazônia. A auto-ecologia destas espécies é mal conhecida devido, em parte, ao agrupamento sob o mesmo nome vernacular. Este estudo determina as espécies de tauari ocorrentes nas florestas de terra firme do bioma Amazônia e os seus padrões de abundância e de distribuição geográfica; caracteriza aspectos da regeneração pela morfo-biometria funcional dos frutos e sementes e pela fisiologia da germinação e define as estratégias de crescimento das árvores (DAP > 10 cm). Dados de herbários e inventários (> 400 ha) no bioma Amazônia foram usados para caracterizar as abundâncias e distribuições geográficas específicas. Descrições morfo-funcionais e medições de frutos e sementes foram feitas a partir de coletas em árvores da Amazônia Central (Manaus e Belterra, Brasil). A morfologia da germinação foi descrita a partir de experimentos em viveiro. A fisiologia da germinação foi analisada a partir de ensaios de tolerância das sementes ao dessecamento, o fotoblastimo e a capacidade de germinar em diferentes temperaturas constantes entre 15 e 35 °C. Estratégias de crescimento foram definidas com base nas taxas de crescimento diamétrico anual (médias e máximas) das árvores durante ~25 anos em florestas exploradas sob diversas intensidades (Paracou, Guiana Francesa; Belterra-PA, Brasil). O nome vernacular tauari agrupa 14 espécies dos gêneros *Couratari*, *Cariniana* e *Allantoma*. Nove foram inventariadas no estudo. *Couratari guianensis* se destacou por sua maior área de distribuição e alta frequência nos inventários, porém sempre com abundância baixa (< 1 árvore/ha). *Cariniana micrantha*, *Couratari stellata*, *C. multiflora*, *C. oblongifolia* apresentaram ampla distribuição (> 1.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>), alta frequência e densidades localmente altas. *Couratari atrovinosa*, *C. longipedicellata* e *C. tauari* mostraram abundâncias baixas e distribuição regional ou restrita. O estudo traz novas informações sobre a carpologia de espécies pouco coletadas (*C. atrovinosa*, *C. tauari*, *C. longipedicellata*) e a primeira descrição do fruto de *C. atrovinosa*. A biometria apontou a necessidade de uma revisão das seções infragenéricas e/ou das variáveis dos frutos que determinam cada seção para cinco espécies simpátricas da Amazônia Central. A secagem lenta do fruto permite a dispersão gradual das sementes, única entre as Lecythidaceae. As plântulas das cinco espécies de *Couratari* com os cotilédones foliáceos fotossintetizantes e reservas no hipocótilo constituem um tipo morfo-funcional raro. O hipocótilo, dobrado abaixo da inserção dos cotilédones, era um tipo ainda não documentado. As sementes destas cinco espécies são tolerantes ao dessecamento, pois germinaram com teor de água abaixo de 7,9%. A germinação ocorreu na luz e no escuro. *Couratari guianensis* e *C. stellata* apresentavam germinação máxima entre 15 a 35 °C enquanto *C. longipedicellata* e *C. atrovinosa* germinaram menos, abaixo de 20 °C e acima de 25 °C. A época de dispersão das sementes (estação seca ou chuvosa) permite separar as espécies. O manejo das sementes e a propagação destas espécies são facilitados pela tolerância ao dessecamento, a germinação rápida, sem necessidade de luz, e a temperatura de 25 °C adequada para avaliação da qualidade das sementes. A estratégia de crescimento definida para *C. guianensis*, *C. multiflora* e *C. stellata*, foi intrínseca da espécie e relacionada à densidade da madeira e tamanho máximo das adultas. *Couratari stellata*, emergente, teve um potencial de crescimento (PC) fraco no sub-dossel e muito maior acima (DAP 10-19 cm: 4 mm/ano; > 30 cm: 16 mm/ano), com altas taxas de crescimento das maiores adultas (DAP > 30 cm; 4,6-5,9 cm/ano). Ao contrário, *C. multiflora*, espécie de dossel inferior, teve um PC negativamente correlato ao tamanho das árvores e o menor crescimento médio para as adultas (DAP > 30 cm: 1,8-2,3 mm/ano). O estímulo do crescimento pela exploração durou ~15 anos e foi maior nas áreas mais exploradas. O crescimento de *C. multiflora* foi positivamente correlato à intensidade da estação seca. As diferentes estratégias de crescimento têm conseqüências sobre o manejo florestal. Este trabalho permitiu classificar as espécies de *Couratari* estudadas como secundárias tardias na sucessão florestal.



## ABSTRACT

“Tauaris” are trees which belong to Lecythidaceae and are among the most logged timber species of Amazonia. However, their auto-ecology is poorly known, partly due to the use of only a few local names for all the species. This study defines, firstly, tauari species that occur in non-flooded forests of Amazonia and their patterns of abundance and geographic distribution. Then it characterizes regeneration aspects through functional morphology and biometry of fruits and seeds and germination physiology. Finally, the study defines the growth strategies of trees (DBH>10 cm). Data from herbaria and from >400 ha of inventory throughout the Amazonian biome were used to characterize the geographic ranges and the species abundances. Morpho-functional descriptions of fruits and seeds were based on material collected from trees of Central Amazonia (Manaus and Belterra, Brazil). The morphology of germination was described from experiments in the nursery. The physiology of germination was based on tests of seed tolerance to desiccation, photoblastism and germination at different constant temperatures between 15 and 35 °C. Growth strategies were defined through annual growth rates (average and maximum) based on 25-years monitoring in two forests logged under several cutting intensities (Paracou, French Guiana; Belterra-Pará, Brazil). The tauari group consists of 14 species of the three genus. Nine were inventoried in the study areas. *Couratari guianensis* has the largest geographic range and is most frequent in inventories, however always with low densities (<1 tree/ha). *Couratari stellata*, *C. multiflora*, *C. oblongifolia* and *Cariniana micrantha* showed large geographical ranges (>1.10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>), high frequencies and medium/high densities. *Couratari atrovinosa*, *C. longipedicellata* and *C. tauari* showed low abundances and regional or restricted ranges. The study provides new information about carpologia of poorly collected species (*C. atrovinosa*, *C. tauari*, *C. longipedicellata*) and the first description of the fruit of *C. atrovinosa*. For five sympatric *Couratari* species for Central Amazonia, biometric measurements pointed out the need for a revision of the sections and / or the variables of the fruit that determine each section. The slow drying of the fruit allows a gradual dispersal of seeds, unique among Lecythidaceae. Seedlings of the five *Couratari* species with foliaceous cotyledons and photosynthetic reserves in the hypocotyl are a rare morpho-functional type. The hypocotyl, folded below the insertion of the cotyledons, is a type that was still not documented. The seeds of each species showed desiccation tolerance, since germinated after reaching 7.9%, or less, of seed water content. Germination occurred in light and dark. *C. guianensis* and *C. stellata* had high germination rates at constant temperatures between 15 to 35 °C while *C. longipedicellata* and *C. atrovinosa* germinated significantly less below 20 °C and above 25 °C. The five species can be separated by the seed dispersal period (dry or rainy season). Temperature of 25 °C was appropriate for evaluation of seed quality of the five species. The group has characteristics that help management of seeds and species propagation species such as desiccation tolerance, fast germination, in every light conditions and temperature of 25 °C appropriate for seed quality evaluation. Growth strategies, described for *Couratari guianensis*, *C. multiflora* and *C. stellata*, were specific to each one and related to wood density and maximum size of the adults. *C. stellata*, emergent, had a weak growth potential (GP) in sub-canopy and much higher above (DAP 10-19 cm: 4 mm/ano; >30 cm: 16 mm/ano) and high growth rates for the largest adults (dbh>30 cm; 4,6-5,9 cm/year). In contrast, *C. multiflora*, lower canopy species, had a GP negatively correlated to tree size and the lowest average growth rate for adults (dbh>30 cm; 1,8-2,3 mm/year). Logging stimulated the growth of the three species during 15 years and growth increased with logging intensity. The growth of *C. multiflora* was positively correlated to the intensity of the dry season. The different growth strategies of the three species have consequences on the forest management. This work allowed to classify the species studied of *Couratari* as late secondary species.

## LISTA DAS TABELAS

### Artigo 1

Tabela 1 – Espécies de tauari na Amazônia (Prance & Mori 1979; Mori & Prance 1990; Mori & Lepsch-Cunha 1995; Gourlet-Fleury *et al.* 2004; Mori & Prance 2006). Fontes Comércio: ITTO 2005; IBAMA 2006; 2007; AIMEX 2008. Fonte grau de ameaça: IUCN 2010 – versão 2.3.

Tabela 2 – Densidades na Amazônia (árvores/ha). D: desconhecido; PQ: pontos quadrantes; BRA: Brasil; GUF: Guiana francesa.

Tabela 3 – Distribuição geográfica.  $N$ : número de coletas;  $N'$ : número de zonas de coletas;  $A$ : área de distribuição ( $\text{km}^2$ );  $A$ : média- superfície média dos polígonos de Voronoi ( $\text{km}^2$ );  $A_{\text{max}}$ - superfície do maior polígono ( $\text{km}^2$ );  $d_{\text{isolamento}}$  e  $d_{\text{próxima}}$  em km; \* coletas fora do bioma Amazônia foram descartadas.

### Artigo 2

Tabela 1 – Características gerais e morfológicas de frutos de cinco espécies de tauari (*Couratari* spp.)

Tabela 2 – Biometria comparativa de frutos e sementes de cinco espécies de tauari (*Couratari* spp.) com destaque para os valores máximos (negrito) e mínimos (sublinhado). Dimensões (cm); espessura (mm); massa (g); superfície ( $\text{cm}^2$ ); IDD em ( $\text{m}^2/\text{g}$ ). Diferenças estatísticas (testes de Tukey) entre as coletas indicadas por letras diferentes ( $P < 0,05$ ).

### Artigo 3

Tabela 1 – Período reprodutivo de espécies de tauari - *Couratari* spp. observado neste estudo (2007-2008) em comparação com informações da literatura –  $n$ = árvores observadas;  $N$ = árvores com eventos fenológicos. \* = flores; ● = frutos maduros; ○ = frutos vazios. Meses da estação seca destacados em cinza.

### Artigo 4

Tabela 1 – Taxas de crescimento anual  $\Delta Dm$  (mm/ano) e números de árvores por classes (com base no DAP na primeira medição de cada árvore). Em itálico: amostragem  $n < 5$ . Letras expoentes diferentes apontam diferenças significativas ( $P < 0,02$ ) entre os tratamentos, com base em comparações por pares simples (Mann-Whitney) ou múltiplas (Bonferroni post hoc).

Tabela 2 – Médias dos potenciais máximos individuais de crescimento (mm/ano) segundo o DAP em todas as subáreas e níveis de significância das diferenças (testes Kruskal-Wallis). Letras expoentes diferentes apontam diferenças significativas entre as classes de uma mesma espécie (Bonferroni post hoc  $P < 0,01$ ).

Tabela 3 – Relação da pluviosidade em Paracou com diferentes parâmetros climáticos (médias mensais) e o crescimento de *C. multiflora* em T0. Coeficientes de correlações Pearson  $r$  e nível de significância (\*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ; \*\*\*:  $P < 0,001$ ).

## LISTA DAS FIGURAS

### Artigo 1

Figura 1 – Localização das áreas selecionadas para este estudo (Mapa do bioma adaptado de PNUMA & OTCA 2008; relevo adaptado do GTOPO30, cortesia U.S. Geological Survey).

Figura 2 – A, B) Dois casos de definição do  $d_{isolamento}$  e da área de distribuição estimada através da determinação do menor perímetro contendo todas as zonas de coletas. C)

Diagramas de Voronoi: polígono em volta de uma zona de coleta corresponde ao território mais próximo desta zona.

Figura 3 – Distribuições das espécies de tauari a partir das zonas de coleta: a) esforço de coleta ilustrado com polígonos de Voronoi; b) todas as espécies; c) distribuição pan-amazônica; d-i) distribuição ampla; j-m) distribuição regional; n-p) distribuição endêmica.

Bioma adaptado do PNUMA-OTCA (2008)

Figura 4 – Estrutura diamétrica das populações de tauari ( $N > 15$ ) nas três áreas inventariadas a partir de 10 cm de DAP.

Figura 5 – Densidades relativas das espécies nas áreas estudadas.

Figura 6 – Distribuição dos DAP das espécies de tauari nas áreas estudadas.

### Artigo 2

Figura 1 – Diferença morfológica entre frutos de tauari: A: *Couratari stellata*; B: *C. atrovinosa*; C: *C. longipedicellata*; D: *C. tauari*; E: *C. guianensis*. cp- comprimento do pixídio; pe- pedicelo; es- estipe; la- largura da abertura; lp- largura máxima do pixídio; ca- calicina; ee-espessura do endocarpo; ls- largura da semente; cs- comprimento da semente; det- detalhe das manchas em *C. longipedicellata*; f- funículo; ce- comprimento do embrião; le- largura do embrião.

Figura 2 – *Couratari guianensis*, fruto em deiscência exibindo a liberação da semente e opérculos antes e após a secagem. p: pixídio; o: opérculo; s: semente; c: columela; lc: largura da columela; lo: largura do opérculo; co: comprimento do opérculo; etc: corte transversal da columela antes e após a secagem.

Figura 3 – Processo de germinação das espécies de *Couratari* estudadas exemplificada por *C. stellata*: A) semente intacta; A1-A3) embrião isolado; B) protrusão da radícula; C) desdobramento do hipocótilo e eclosão dos cotilédones; D) alongamento do hipocótilo e

expansão dos cotilédones; E) Plântula formada com vestígios da dobradura do hipocótilo; dh) dobradura do hipocótilo; ehr) eixo hipocótilo-radicular; cp) cotilédone plicado; cex) cotilédone expandido; h) hipocótilo; r) raiz primária.

Figura 4 – Desenvolvimento de plântulas de *Couratari guianensis* semeadas abaixo ou acima da serrapilheira ou sem serrapilheira, diretamente sobre argila ou areia. Letras correspondem às diferenças estatísticas entre os tratamentos (teste de Tukey; nível de significância:  $P < 0,04$ ).

Figura 5 – Tempo do processo de germinação das espécies de *Couratari* estudadas; barras apontando o dia inicial, mediana e dia final.

### Artigo 3

Figura 1 – Comparação do efeito da temperatura sobre o desempenho e tempo de germinação de espécies de *Couratari*. A: desempenho avaliado pelo Índice de Germinação relativa (IG: para uma espécie, taxa de protrusão da radícula ou da plântula formada em dada temperatura sobre a taxa máxima de protrusão ou plântula em todos os tratamentos. B: efeito de diferentes temperaturas sobre o tempo  $t$  de germinação avaliada pela razão  $1/(\text{tempo médio de protrusão da radícula ou de plântula formada})$ .

Figura 3 – Comparação do efeito da temperatura sobre o desempenho e tempo de germinação de espécies de *Couratari*. A: desempenho avaliado pelo Índice de Germinação relativa (IG: para uma espécie, taxa de protrusão da radícula ou da plântula formada em dada temperatura sobre a taxa máxima de protrusão ou plântula em todos os tratamentos. B: efeito de diferentes temperaturas sobre o tempo  $t$  de germinação avaliada pela razão  $1/(\text{tempo médio de protrusão da radícula ou de plântula formada})$ .

### Artigo 4

Figura 1 – Padrões de dispersão dos potenciais máximos individuais de crescimento (mm/ano) para cada espécie no conjunto das subáreas no período total dos monitoramentos.

Figura 2 – Correlações entre as taxas de crescimento médio anual  $\Delta D$  de cada árvore (média no período total) e o DAP (DAP médio da árvore no período total).

Figura 3 – Variação do crescimento em Paracou (médias bianuais das taxas inter-campanhas  $\Delta Dc_m$ ) e Belterra (taxas inter-campanhas  $\Delta Dc_m$ ) por tratamentos (A, C) e por classes (B, D).

Figura 4 – Dispersão por DAP das taxas de crescimento anual inter-campanhas ( $\Delta Dc$ ) em todas as parcelas no período total. A-B-C: todas as taxas entre medições consecutivas para cada árvore (com exceção de três valores extremos para *C. stellata*, visíveis em F); D-E-F: apenas a taxa máxima entre duas medições consecutivas para cada árvore.

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>13</b>
<b>OBJETIVO GERAL .....</b>	<b>17</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>18</b>
<b>As espécies de tauari (Lecythidaceae) em florestas de terra firme da Amazônia: padrões de distribuição geográfica, abundâncias e implicações para a conservação .....</b>	<b>21</b>
Resumo .....	22
Abstract.....	22
Introdução.....	23
Materiais e Métodos .....	25
Resultados.....	28
Discussão.....	33
Referências .....	39
Figuras e tabelas .....	47
<b>Funcionalidade morfo-biométrica de frutos, sementes e plântulas de espécies de <i>Couratari</i> – Lecythidaceae, com implicações para o manejo e conservação. ....</b>	<b>54</b>
Resumo .....	55
Abstract.....	55
Introdução.....	56
Material e métodos .....	58
Resultados.....	60
Discussão.....	65
Conclusão .....	68
Referências bibliográficas .....	69
Figuras e tabelas .....	73
<b>Período reprodutivo e germinação de <i>Couratari</i> spp. (Lecythidaceae): uma abordagem ecológica de espécies coexistentes como subsídio para a propagação ex- situ.....</b>	<b>78</b>
Resumo .....	79
Abstract.....	79
Introdução.....	80
Material e métodos .....	82
Resultados e discussão .....	85
Conclusões.....	89
Bibliografia citada .....	90
Figuras e Tabelas.....	95
<b>Estratégias de crescimento de três espécies de <i>Couratari</i> (Lecythidaceae) e reações ao manejo florestal na Amazônia .....</b>	<b>98</b>
Resumo .....	99
Destaques da pesquisa .....	99
Abstract.....	100
Research Highlights .....	100
1. Introdução.....	101
2. Material e Métodos.....	103
3. Resultados.....	105
4. Conclusões e discussão.....	109

Referências bibliográficas .....	115
Figuras e tabelas .....	121
<b>CONCLUSÃO GERAL .....</b>	<b>126</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS .....</b>	<b>128</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

Na Amazônia, caracterizada por uma alta diversidade alfa e baixa abundância da maioria das espécies arbóreas (Bawa e Ashton 1991; Clark e Clark 1994), há pouca informação sobre a área de distribuição e a abundância de cada espécie (Hopkins 2007). Entretanto, tais informações constituem a base indispensável para definição da necessidade de conservação (Bawa e Ashton 1991; Schulman *et al.* 2007) e da possibilidade e intensidade da exploração das espécies madeireiras (Schulze *et al.* 2008; Procópio *et al.* 2010; Gayot e Sist 2004). Trabalhos que fornecem informações específicas de auto-ecologia para um uso sustentável das espécies madeireiras da Amazônia (como por exemplo, Embrapa 2004 e Borges 2005 entre outros) são ainda escassos. Esta escassez é maior quando se faz referência à caracterização da regeneração destas espécies (Kageyama e Gandara 1998; Ferraz *et al.* 2004; Gourlet-Fleury *et al.* 2005; Leite 2007) quanto à dinâmica de suas populações (Gourlet-Fleury *et al.* 2004b; Clark e Clark 2010), o que resulta na impossibilidade de determinar a capacidade de regeneração das espécies em áreas alteradas e de prever uma reação da dinâmica dos adultos nestas áreas. Conhecer a área e o padrão de distribuição das espécies madeireiras, suas características de regeneração e sua dinâmica populacional ajudam a definir a vulnerabilidade específica e assegurar a conservação e/ou o seu manejo sustentável. Estes aspectos são também fundamentais na determinação do papel das espécies na sucessão florestal, no âmbito prático da conservação e do manejo e no quadro teórico do funcionamento do ecossistema.

A dificuldade de coleta destas informações é reforçada pelo agrupamento das espécies semelhantes ou/e filogeneticamente próximas, nos inventários devido à má-identificação e ao uso de nomes vernaculares (Martins-da-Silva *et al.* 2003; Gayot e Sist 2004; Procópio e Secco 2008) ou devido às escolhas metodológicas (Gourlet-Fleury *et al.* 2004a). Tal agrupamento das espécies sob nomes vernaculares é especialmente freqüente no setor da silvicultura tropical (Ferraz *et al.* 2004) o que leva a perda do conhecimento específico (Camargos *et al.* 2001; Martins-da-Silva *et al.* 2003) e portanto dificulta o estudo da conservação ou o manejo de cada espécie agrupada (Ferraz *et al.* 2004; Gayot e Sist 2004; Lacerda e Nimmo 2010).

Entre as arbóreas amazônicas, espécies agrupadas do gênero *Couratari* (Lecythidaceae) se destacam no mercado internacional madeireiro sob o nome vernacular tauari (ITTO 2005) estando entre as 10 madeiras mais comercializadas no Brasil no mercado de madeira serrada e madeira em tora (IBAMA 2006). No setor florestal, além de tauari, os nomes estopeiro ou cachimbeiro também são dados as espécies de *Couratari*, e tauari-cachimbo, tauari-vermelho e cerú são os nomes mais usados para *Cariniana micrantha* e

algumas espécies de *Allantoma* (*A. decandra*, *A. integrifolia* e *A. pauciramosa*; Camargo *et al.* 2001; Procópio e Secco, 2008, Procópio *et al.* 2010), que até o ano de 2008 eram determinadas como *Cariniana* (Huang *et al.* 2008). Na Guiana Francesa a madeira de *Couratari* é conhecida como maho-cigare (Gourlet-Fleury *et al.* 2004a) e na Guiana e no Suriname como ingie pipa ou wadara (Marin e Flores 2003).

O agrupamento geralmente ocorre nos inventários florestais (Martins-da-Silva *et al.* 2003; Procópio e Secco, 2008). A morfologia foliar bem distinta entre as espécies adultas de *Couratari* pode ser utilizada para evitar o agrupamento e a distinção das espécies pode ser assegurada se forem analisados, em conjunto, as características dendrológicas de folha e tronco (Procópio e Secco 2008).

Os tauaris são, na maioria, árvores de grande porte. Entre todas as espécies das Lecythidaceae, *Couratari stellata*, juntamente com *Cariniana micrantha* são consideradas as mais altas árvores alcançando entre 55 e 60m de altura (Mori e Swarthout 2007). Apresentam troncos com altas raízes tabulares (sapopemas) e casca fissurada (exceto *C. multiflora* que tem sapopemas pequenas e casca escamosa) com desprendimento fibroso; folhas coriáceas, simples e alternas. As flores são consideradas as mais especializadas da Lecythidaceae com androceu em forma de capuz duas vezes dobrado sobre si em forma de "s". Os frutos são pixídios que permanecem na copa por muito tempo e na maturação liberam o opérculo formado de uma longa columela, onde ficam fixadas as sementes. As sementes são as únicas na família que apresentam a ala que contorna completamente o embrião (Mori e Lepsch-Cunha 1995; Mori e Prance 1990). A permanência do pixídio na copa e o opérculo disperso no chão contribuem para sua identificação (*obs. pess.*).

O gênero *Couratari* Aubl. é composto por 19 espécies arbóreas de dossel ou emergentes. Destas, 12 espécies são típicas de florestas de terra firme do bioma Amazônia, sendo nove encontradas na Amazônia Brasileira (Mori e Prance 1990; Procópio e Secco 2008). A distribuição das espécies de *Couratari* abrange desde a América Central, Noroeste da América do Sul, Oeste dos Andes, atravessando a Colômbia, Venezuela, Suriname, Guianas e a Amazônia Brasileira até a costa do Brasil, nos estados da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro (Mori e Prance 1990). O gênero é especialmente diverso nas Guianas e na Amazônia Central onde as espécies aparecem frequentemente listadas nos inventários locais (Ribeiro *et al.* 1999; Oliveira e Amaral 2004; Luizão e Vasconcelos 2005; Azevedo 2008; Mori e Boom 1987; ter Steege 2000; Selaya 2007a).

Algumas espécies são endêmicas como *C. prancei* W.A. Rodrigues e outras apresentam distribuição muito ampla, sendo até pan-amazônica como *C. guianensis*. Contudo,



não há dados que permitam caracterizar os padrões das abundâncias das espécies nas suas áreas de distribuição. As últimas estimativas das áreas de distribuição foram descritas há 20 anos, na revisão taxonômica do gênero (Mori e Prance 1990). Assim, sendo a baixa densidade de certas espécies (Lepsch-Cunha *et al.* 1999) e a importância madeireira das espécies de *Couratari* exploradas sob um mesmo nome vernacular, uma atualização das áreas de distribuição e a caracterização do padrão de distribuição constituem a base para conservação e manejo das espécies deste gênero.

No contexto da auto-ecologia, a maioria das espécies de *Couratari* é caducifolia em época de floração, expondo a copa plena de flores assimétricas, cor-de-rosa, exceto *Couratari stellata* que retém as folhas e forma flores de cor branco-amarelada. Prance e Mori (1979) descreveram que, devido a complexa estrutura da flor, a polinização é feita principalmente pelas abelhas grandes e fortes da tribo Euglossini. Até então a única espécie do gênero de floresta de terra firme cuja polinização é conhecida é *C. atrovinosa* Prance, que foi observada sendo polinizada por *Eulaema meriana* (Olivier) (Prance e Mori 1978). A dispersão das sementes é anemocórica. Muitos frutos são quebrados e abertos e as sementes comidas ainda quando os frutos estão imaturos (*obs. pess.*). *Couratari guianensis* e *Couratari multiflora* (Sm.) Eyma sofrem uma considerada perda de sementes no período pré-dispersão devido à alta predação pelos Psitacídeos (araras e papagaios) e pelo macaco-prego (*Cebus apella* L.; Mitchell e Mori 1987; Peres 1991; Lepsch-Cunha e Mori 1999).

A escassez de informação sobre as estratégias de reprodução, sobre os agentes polinizadores, mecanismos de dispersão, predadores, bem como sobre os aspectos intrínsecos das espécies de *Couratari* na fase de estabelecimento inicial (germinação) dificulta a compreensão do seu processo de regeneração. Neste sentido, a morfo-biometria funcional dos frutos, sementes e plântulas pode ser considerada como uma ferramenta para o conhecimento da auto-ecologia. Através da observação do tamanho da semente e da morfologia da plântula, por exemplo, é possível prever a preferência da espécie por determinado habitat e a dependência de luz de algumas espécies na germinação e no estabelecimento da plântula (Primack 1990). Assim, a germinação aparece como um subsídio ao manejo de florestas nativas (Landgraf 1994), já que as perturbações provenientes da exploração afetam em particular o estabelecimento, crescimento e a sobrevivência das plântulas (Canham 1988). Estudos voltados à fisiologia da germinação de espécies arbóreas nativas podem direcionar a discussão sobre o ambiente ótimo (condição de luz, temperatura e umidade) para a primeira fase da regeneração, bem como fornece dados para a propagação *ex-situ* para posterior uso na recuperação de áreas já bastante afetadas pela exploração. Assim, o manejo florestal

ecologicamente sustentável envolve, além do estudo do impacto das mudanças no ambiente, o conhecimento da auto-ecologia e das populações das espécies exploradas.

Trabalhos prévios mostraram que espécies madeireiras geralmente agrupadas no manejo florestal podem ter dinâmica populacional distinta, o que prejudica a sustentabilidade da exploração (Gayot e Sist 2004). As dinâmicas populacionais refletem as estratégias de crescimento das espécies. Estas estratégias determinam a posição das espécies na dinâmica florestal e determinam as reações das árvores à exploração florestal. Vários traços funcionais já foram descritos como explicativos destas estratégias (Poorter *et al.* 2005; Chazdon *et al.*, 2010; Herault *et al.* 2010). Entre espécies de *Couratari*, são conhecidas as diferenças em traços funcionais como a densidade da madeira, o diâmetro e a altura das árvores (Mori e Boom 1987; Mori e Prance 1990; Lepsch-Cunha *et al.* 1999; Procópio e Secco 2008). É provável então que as espécies de tauari tenham estratégias de crescimento e comportamentos distintos e conseqüentemente não reagem igualmente à exploração florestal.

Considerando a ampla distribuição e a importância comercial de *Couratari* spp. no bioma amazônico, o presente estudo vem caracterizar três aspectos das espécies de terra firme deste gênero: as áreas de distribuição e as abundâncias na Amazônia, a fase de regeneração inicial e estabelecimento de plântulas e por fim, suas estratégias de crescimento. Como parte desta caracterização, o estudo define primeiro a composição do grupo de tauari em escala amazônica e vem abordar as seguintes questões: quais são as áreas e os padrões de distribuição geográfica dessas espécies? Baseada na morfo-biometria funcional dos frutos e sementes, há diferenças interespecíficas nos mecanismos de dispersão e estabelecimento das plântulas de espécies de *Couratari*? Existem diferenças interespecíficas na fisiologia das sementes do grupo tauari ocorrentes na região da Amazônia Central e quais são as condições adequadas para regeneração inicial? As espécies de *Couratari*, tendo sua própria estratégia de crescimento, apresentam resposta distinta à exploração? E por fim, a partir dos dados de auto-ecologia levantados neste estudo, é possível definir a posição das espécies na sucessão florestal?

### **Estrutura deste estudo**

Para abordar os aspectos de distribuição geográfica, botânicos, ecológicos e silviculturais, este estudo foi dividido em quatro capítulos apresentados em forma de artigos precedidos pela introdução geral da tese e a descrição geral da metodologia e seguidos pela conclusão geral do trabalho. O primeiro artigo foca na caracterização das áreas e dos padrões de distribuição geográfica das espécies comercializadas sob o nome tauari (*Allantoma* spp,

*Cariniana* spp. e *Couratari* spp. – Lecythidaceae), das abundâncias e das implicações para a conservação. O segundo e terceiro artigos abordam a auto-ecologia na fase da regeneração inicial de cinco espécies de *Couratari* coexistentes na Amazônia Central, abordando primeiro os aspectos da morfo-biometria funcional de frutos, sementes e plântulas e em seguida são descritos aspectos fisiológicos da germinação e as implicações para o estabelecimento inicial das plântulas. O quarto artigo trata das estratégias de crescimento de três espécies mais abundantes de *Couratari* em duas áreas de estudo de exploração de baixo impacto. A conclusão geral sintetiza os resultados dos diferentes artigos para caracterizar a posição destas espécies na sucessão florestal.

## **OBJETIVO GERAL**

A partir dos fatores acima descritos, este estudo teve por objetivo descrever a auto-ecologia das espécies arbóreas de florestas de terra firme do bioma Amazônia, comercialmente determinadas como “tauari” e assim fornecer subsídio ao manejo e conservação destas espécies enfatizando a identificação das espécies que compõem o grupo, a sua distribuição no bioma; a caracterização da dinâmica de crescimento das populações mais abundantes e a definição da sua estratégia de regeneração através de alguns aspectos da eco-morfo-fisiologia do fruto, semente e plântulas.

### **Objetivos específicos**

- caracterizar a composição do grupo comercializado sob o nome “tauari” e definir a área e o padrão de distribuição geográfica de cada espécie;
- distinguir as espécies de *Couratari* pela morfologia dos frutos e descrever a dispersão das sementes e o processo de germinação;
- verificar as diferenças entre as espécies de *Couratari* co-existentes na Amazônia Central, quanto à tolerância das sementes ao dessecamento e quanto às exigências térmicas e fotoblásticas da germinação;
- caracterizar o crescimento das espécies de maior distribuição geográfica e caracterizar sua reação aos distúrbios, considerando a ontogenia e a variabilidade intra-específica.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Áreas de estudo

Com fim de amostrar o grupo tauari em escala amazônica, o estudo foi desenvolvido em sete áreas de ocorrência do tauari que perfazem um trecho leste-oeste no bioma. Uma área está localizada na Amazônia setentrional (Guiana Francesa) e as demais na Amazônia oriental (Paragominas e Belterra) e central (Manaus e Itacoatiara). Três foram exploradas com técnicas de baixo impacto e três outras correspondem a zonas de projetos de experimentos silviculturais (ver Figura 1, p47).

#### *Breve descrição das áreas de estudo*

I – *Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST-ZF2; Projeto Bionte; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA)*. A área inventariada, situada no km 45 da BR-174 Km 45, próximo à Manaus-AM (02°37'-02°38'S, 60°09'-60°11'W), conta com três parcelas quadradas de 1 ha em platô.

II – *Fazenda Saracá (empresa Precious Woods–Mil Madeireira)*. Situada entre Itacoatiara-AM e Silves-AM (2°43'-3°04'S, 58°31'-58°57'W). A área consiste em uma parcela de 150 ha (250 m x 400 m) com relevo em platô, vertente e baixio inventariada antes de sua exploração.

III – *Floresta Nacional Tapajós-km67 (Projeto Bom Manejo; Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária da Amazônia Oriental - EMBRAPA)*. A área inventariada, situada na BR-163, km 67 (2°53'S, 54°55'W), próxima a Belterra-PA, conta com três grupos de 18 parcelas quadradas de 0,25 ha, somando 13,5 ha, em platô. Dois grupos foram explorados em 1979 com técnicas de baixo impacto e monitoradas desde 1981 para avaliar a dinâmica da floresta (Costa *et al.* 2007; Ruschel 2008).

IV – *Floresta Nacional Tapajós-km83 (Projeto Dendrogene, empresa madeireira Maflops)*. Situada na BR-163, km 83 (2°45'S, 55°00'W) próxima a Belterra-PA, a área consiste em uma parcela quadrada de 100 ha em platô, inventariada antes de sua exploração.

V – *Fazenda Rio Capim (Projeto Dendrogene, empresa madeireira Cikel Brasil Verde)*. Situada em Paragominas-PA, BR-010, 320 Km de Belém. (3°35'S, 48°38'W), a área de estudo corresponde a uma parcela de 100 ha. em platô, inventariada antes de sua exploração.

VI – *Estação experimental de Paracou (Centro de Cooperação Internacional em Pesquisas Agronômicas para o Desenvolvimento - CIRAD)*. A área, situada próximo à Sinnamary na Guiana Francesa (5°15'N; 52°55'O), conta 75 ha divididos em quatro grupos

de parcelas quadradas de 6,25 ha, totalizando 18,75 ha. Três destes grupos foram explorados com tratamentos distintos em 1986-1988. Todos os grupos estão sendo monitoradas desde 1984 para avaliar a dinâmica da floresta (Gourlet-Fleury *et al.* 2004a). Nesta mesma área, uma parcela quadrada adicional de 25 ha, não explorada foi também inventariada.

VII – *Reserva Florestal Adolpho Ducke - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA)*, situada em Manaus-AM (03°00'00"-03°08'00"S, 59°52'40"-59°52'00"O). Nesta área, foram visitadas somente árvores de *Couratari* com flores ou com frutos e catalogadas pelo Projeto Flora da Reserva Ducke, com material botânico depositado no Herbário INPA (Hopkins 2005).

### **Coleta e análise dos dados**

Os inventários dos tauaris foram feitos entre 2005 e 2008 com exceção nas áreas madeiras Maflops e Cikel, inventariadas em 2003 no âmbito do Projeto Dendrogene. Os inventários de conferência da identificação botânica seguiram as listas das árvores denominadas como “tauari” e seus derivados (tauari cachimbo, tauari branco, etc.), fornecidas pelas empresas madeiras e instituições de pesquisa responsáveis de cada área. A fim de não descartar a possibilidade de que outros nomes locais também tivessem sido usados para as espécies dos gêneros *Allantoma*, *Cariniana* e *Couratari*, todas as árvores destes gêneros encontradas no campo foram examinadas. Quando necessário, foram coletadas amostras e determinadas em herbário (IAN e CAY) e, em casos duvidosos, revisadas pelo especialista das Lecythidaceae Dr. Scott Mori junto à coleção do INPA. Detalhes dos métodos dos inventários são dados nos capítulos 1 e 4.

A definição das espécies compondo o grupo tauari e o levantamento dos dados de ocorrência e distribuição geográfica destas espécies foi baseada na literatura sobre os gêneros *Allantoma*, *Cariniana* e *Couratari* e na revisão das coleções de amostras destes gêneros depositadas em herbários. As áreas e padrões de distribuição geográfica específicas foram feitas com base no mapeamento destes registros e a determinação das abundâncias das espécies foi feita com base na literatura e nos dados dos inventários das áreas deste estudo (exceto a Reserva Ducke). Os parâmetros usados para caracterizar as áreas e os padrões de distribuição geográfica são descritas no artigo 1.

O estudo da auto-ecologia foi restrito as espécies de *Couratari* co-existent na Amazônia Central, com foco na fase de reprodução e propagação destas espécies. Para o conhecimento do período reprodutivo e o planejamento de coleta de frutos e sementes foi feito o levantamento prévio do período reprodutivo em coleções dos herbários amazônicos

INPA, IAN e MG. A partir do qual foi feito o monitoramento da frutificação no período de 2007 a 2008 na EEST-ZF2, na Reserva Ducke e na Floresta Nacional do Tapajós Km 83. Os frutos e sementes coletados foram utilizados nas descrições morfo-biométricas e nos testes de germinação. O aspecto funcional dos frutos e sementes para descrição do processo de dispersão e da morfologia do estabelecimento de plântulas foi descrito no artigo 2.

O monitoramento da germinação das sementes coletadas foi realizada no laboratório e viveiro da Coordenação de pesquisa em silvicultura tropical do eINPA (Manaus-AM) em diferentes condições de umidade, temperatura e substrato e duas condições de luminosidade. Os parâmetros avaliados foram as percentagens de sementes germinadas e a velocidade do processo de germinação e de formação de plântulas (medido em dias) baseado em Ranal e Santana (2006). Mais detalhes dos ensaios de germinação são dados no capítulo 3.

O crescimento das populações foi analisado com base nos inventários de duas áreas (na Floresta Nacional Tapajós e na Guiana Francesa) onde os efeitos de experimentos silviculturais são monitorados desde aproximadamente 25 anos. O crescimento foi avaliado com base no incremento anual segundo as espécies, o DAP, os tratamentos silviculturais, o tempo e a pluviometria.

**As espécies de tauari (Lecythidaceae) em florestas de terra firme da Amazônia: padrões de distribuição geográfica, abundâncias e implicações para a conservação**

*Artigo aceito para publicação na revista Acta Botanica Brasilica, formatado de acordo com as normas desta revista*

## 1 **Resumo**

2 (As espécies de tauari (Lecythidaceae) em florestas de terra firme da Amazônia: padrões de  
3 distribuição geográfica, abundâncias e implicações para a conservação). Conhecer a  
4 distribuição de uma espécie é essencial para o conhecimento de sua ecologia e conservação.  
5 Neste estudo, foram levantadas a composição, a abundância, a estrutura diamétrica e a  
6 distribuição geográfica das espécies de tauari (Lecythidaceae), um dos grupos de árvores mais  
7 explorados na Amazônia. Foram utilizados dados de herbários para definir a área de  
8 distribuição das espécies e inventários em seis áreas do bioma (totalizando 401,25 ha) para  
9 estimar abundâncias e estruturas diamétricas. Das 14 espécies ocorrentes na Amazônia, nove  
10 foram encontradas nos inventários. *Couratari guianensis* apresentou a maior área de  
11 distribuição contínua, porém sempre com densidades baixas. *Couratari stellata* apresentou a  
12 segunda maior área de distribuição, porém disjunta e, em geral, com densidades altas.  
13 *Cariniana micrantha* e *Couratari multiflora* apresentaram ampla distribuição e densidades  
14 variáveis, enquanto a maioria das demais espécies mostrou distribuição regional ou endêmica,  
15 e densidades menores que um indivíduo por hectare. A classificação das espécies em relação  
16 ao tipo de raridade divergiu daquelas descritas para *Couratari guianensis* e *C. multiflora*. Os  
17 resultados ressaltam a escassez de dados sobre espécies madeireiras nas regiões mais  
18 desmatadas da Amazônia, a necessidade do levantamento da abundância populacional local e  
19 regional para a melhor caracterização do seu padrão de distribuição e fornecem bases para a  
20 revisão das categorias e critérios de ameaças das espécies de *Couratari* na lista vermelha da  
21 IUCN.

22 **Palavras-chave:** *Couratari*, espécies madeireiras, espécies raras, estrutura diamétrica, manejo  
23 florestal.

24

## 25 **Abstract**

26 (Patterns of geographic distribution, abundances, and implications for conservation: the tauari  
27 species (Lecythidaceae) example in non-flooded Amazon forest). Understanding the range of  
28 a species is essential to the knowledge of its ecology and conservation. In this study we  
29 collected data about the composition, abundance, diametrical and geographic distribution of  
30 tauari species (Lecythidaceae), which are among the most exploited timbers of the Amazonian  
31 forest. We used herbarium data to define the areas of distribution and inventories of 401.25 ha  
32 from six areas of Amazonia to list the species for estimating abundances and diametrical  
33 structures. Among the 14 species that occur in the biome, nine were also found in the  
34 inventories. *Couratari guianensis* presented the largest continuous area of distribution, but



35 always with low densities. *Couratari stellata* presented the second largest distribution, but  
36 discontinuous and usually with high densities. *Cariniana micrantha* and *Couratari multiflora*  
37 presented wide distribution and variable densities; whereas most of the other species showed  
38 regional or restricted range and densities below one individual per hectare. The classification  
39 of species according to the kind of rarity they fit diverged from that described for *Couratari*  
40 *guianensis* and *C. multiflora*. These results point out the lack of data from timber species in  
41 the most deforested regions of Amazonia, the need of local and regional abundance  
42 investigation for better understanding their patterns of distributions, and provide support for  
43 reviewing the categories and criteria of threats of *Couratari* species in IUCN red list.

44 **Key words:** *Couratari*, diametrical distribution, rare species, forest management, timber  
45 species.

46

## 47 **Introdução**

48 No Brasil, tauari é o nome vernacular corresponde às espécies de três gêneros de  
49 Lecythidaceae: *Allantoma*, *Cariniana* e *Couratari*, que são agrupadas no comércio madeireiro  
50 devido às suas características dendrológicas (Procópio & Secco 2008). Este estudo está  
51 focado nas espécies das florestas de terra firme da Amazônia popularmente conhecidas como  
52 tauari, nome oficial dessas espécies quando vendidas no mercado internacional (ITTO 2005),  
53 mas que também são conhecidas por nomes locais correspondentes, como maho-cigare na  
54 Guiana Francesa (Gourlet-Fleury *et al.* 2004), ingie-pipa no Suriname e wadara na Guiana  
55 (Marín & Flores 2003). Em 2000, no Estado do Amazonas, a madeira de tauari foi a décima  
56 quarta mais utilizada na indústria de laminado (Lima *et al.* 2005); em 2006, já aparecia entre  
57 as 10 mais comercializadas no mercado de madeira serrada e madeira em tora (IBAMA  
58 2006).

59 No geral, as espécies de tauari incluem árvores de grande porte; *Couratari stellata* e  
60 *Cariniana micrantha* são consideradas as árvores mais altas dentre as Lecythidaceae,  
61 alcançando até 60 m de altura (Mori & Swarthout 2007) e se destacando entre as emergentes  
62 em algumas regiões da Amazônia (Mori & Boom 1987; Hopkins 2005). No campo, elas são  
63 reconhecidas pelas folhas simples e alternas, casca fibrosa e fissurada (exceto *Couratari*  
64 *multiflora*, espécie de porte médio, com casca escamosa) e pela forma da base do tronco, que  
65 também distingue os gêneros: em *Couratari*, a base apresenta raízes tabulares altas e estreitas;  
66 em *Cariniana*, a base é cilíndrica ou dilatada; e, em *Allantoma*, é frequentemente cilíndrica  
67 (Huang *et al.* 2008; Procópio & Secco 2008). A casca, se cortada, é vermelha a rosada em  
68 *Cariniana* e branca a amarelada em *Allantoma* e *Couratari* (Procópio & Secco 2008). Todos

69 os gêneros apresentam frutos tipo pixídio, cilíndricos ou campanulados, que permanecem na  
70 copa por muito tempo após a dispersão das sementes (Prance & Mori 1979; Mori & Prance  
71 1990; Mori & Lepsch-Cunha 1995; Procópio & Secco 2008). A casca fibrosa e o tipo de fruto  
72 possibilitam o reconhecimento do tauari até mesmo por identificadores com pouca  
73 experiência. No entanto, as características do tronco e das folhas, quando analisadas em  
74 conjunto, permitem a diferenciação das espécies (Procópio & Secco 2008).

75 O agrupamento de espécies por mateiros, juntamente com a desatualização da  
76 nomenclatura botânica nas listas de inventários, pode ter consequências ecológicas e  
77 comerciais importantes (Martins-da-Silva *et al.* 2003; Gayot & Sist 2004; Procópio & Secco  
78 2008). Por exemplo, *Couratari pulchra* Sandwith, sinônimo de *Couratari guianensis* (Mori &  
79 Prance 1990), vinha sendo citada nos relatórios oficiais de controle de comercialização da  
80 madeira até 2008 (IBAMA 2007; IDEFLOR 2008). Huang *et al.* (2008) transferiram  
81 *Cariniana decandra* Ducke, *C. integrifolia* Ducke e *C. pauciramosa* W.A. Rodrigues para o  
82 gênero *Allantoma*; a primeira foi citada como tauari por Procópio & Secco (2008) e as outras  
83 duas são citadas na lista vermelha da IUCN (2010) como vulneráveis e em perigo de extinção,  
84 respectivamente, sem atualização da nomenclatura.

85 Na Amazônia, os inventários de espécies arbóreas destacam Lecythidaceae,  
86 juntamente com Burseraceae e Sapotaceae, como predominantes em riqueza e abundância  
87 (Oliveira 1997; Oliveira & Amaral 2004; Hopkins 2005; Luizão & Vasconcelos 2005;  
88 Azevedo 2006; ter Steege *et al.* 2006). Contudo, dados de inventários florestais na Amazônia  
89 central e oriental (Prance & Mori 1979; Mori & Lepsch-Cunha 1995; Procópio & Secco  
90 2008) mostraram que pode haver diferenças locais importantes em relação à distribuição  
91 espacial, à dispersão e à abundância das espécies de Lecythidaceae. Considerando as  
92 dimensões da Amazônia e a heterogeneidade geomorfológica e climática que contribuem para  
93 os padrões de distribuição geográfica das espécies, os estudos populacionais para fins de  
94 conservação devem ter dimensão continental (Oliveira 1997; ter Steege 1998).

95 Muitas propostas de subdivisão fitogeográfica da Amazônia (Daly & Prance 1989) e  
96 de definição de áreas de conservação (ter Steege 1998) estão baseadas em informações sobre  
97 a distribuição geográfica das espécies e os endemismos. Assim como a distribuição e a  
98 abundância das populações somam critérios determinantes para sua caracterização ecológica  
99 (Bawa & Ashton 1991) funcionam também como indicador de vulnerabilidade de espécies  
100 arbóreas de interesse madeireiro (Martini *et al.* 1998). Todavia, ainda são poucos os trabalhos  
101 que avaliam esses parâmetros em grande amplitude geográfica (Oliveira 1997; Ruokolainen *et*  
102 *al.* 2002).

103           Registros de herbários são fontes confiáveis para mapear a distribuição das espécies.  
104    Contudo, a definição de áreas de distribuição com base em dados de coletas apresenta riscos;  
105    o principal deles é que esses mapas estejam refletindo basicamente o esforço amostral em vez  
106    da real distribuição das espécies (Mori & Prance 1990; Schulman *et al.* 2007). A  
107    consequência mais evidente deste artefato amostral pode ser uma riqueza subestimada em  
108    regiões pouco coletadas. No nível de espécie, outro problema é a pequena amostragem em  
109    relação à ocorrência de espécies de baixa abundância local ou geral, o que pode levar à  
110    definição de populações reduzidas ou falsamente fragmentadas. Assim, ao aproximar áreas e  
111    padrões de distribuição das espécies com base em amostras de herbário é necessário ter em  
112    mente essas limitações do método.

113           Considerando que coletas botânicas são geralmente realizadas de maneira casual, é  
114    possível admitir que o esforço de coleta em escala amazônica, embora geograficamente  
115    desigual (Hopkins 2007), é feito independentemente das espécies de tauari e, assim, possam  
116    embasar uma primeira comparação das áreas de distribuição dessas espécies. Além disso, os  
117    inventários de caracterização e monitoramento da estrutura das populações são fundamentais  
118    para suprir lacunas nos campos da silvicultura, manejo e conservação das espécies (Leite  
119    2007).

120           Tendo em vista a relevância das conseqüências do agrupamento das espécies de tauari,  
121    para o conhecimento da flora amazônica e no mercado madeireiro, este trabalho pretende  
122    caracterizar a composição, a abundância e a ocorrência geográfica de suas espécies em  
123    diferentes regiões do bioma para definir o padrão de distribuição das espécies e propor  
124    medidas para a conservação no âmbito do manejo florestal e do desmatamento. Nesse  
125    contexto, as seguintes perguntas foram abordadas: Como estão distribuídas as espécies  
126    agrupadas sob o nome de tauari na Amazônia? É possível definir a área de distribuição  
127    geográfica dessas espécies? Existem diferenças de abundância entre populações? É possível  
128    caracterizar a estrutura diamétrica dessas populações?

129

## 130 **Materiais e Métodos**

131           Foram selecionadas seis áreas, com o fim de amostrar o grupo tauari em escala  
132    amazônica: três de institutos de pesquisas (IP) de manejo florestal e três de empresas  
133    madeireiras (EM). Esta seleção foi embasada: 1) na localização, de modo a amostrar  
134    diferentes regiões do bioma amazônico; e 2) na existência de inventários incluindo a  
135    localização das árvores de tauari com suas respectivas medidas de DAP. Nas áreas de  
136    pesquisas (IP) os inventários estabelecidos pelas instituições foram feitos em indivíduos com

137 DAP $\geq$  10 cm e nas áreas das empresas madeireiras (EM) foram inventariados indivíduos com  
138 DAP $\geq$  45 cm. Das seis áreas selecionadas, uma está localizada em Sinnamary (Guiana  
139 Francesa – GF), na Amazônia setentrional, e as demais estão distribuídas do norte de Manaus  
140 até o sul de Belém (Figura 1), abrangendo assim também regiões da Amazônia central e  
141 oriental. Ao todo, foram 401,25 ha inventariados, dos quais 51,25 ha em áreas de pesquisa  
142 florestal e 350 ha em áreas de empresas madeireiras. O tamanho das áreas variou de 3 a 43,75  
143 ha para as áreas de pesquisa e de 100 a 150 ha para as áreas madeireiras.

144 Os parâmetros ambientais das áreas estudadas estão descritos em Costa & Magnusson  
145 (2003), Higuchi (2003) e Ferreira *et al.* (2006) para Manaus-AM [IP]; Costa *et al.* (2007) para  
146 Belterra-PA [IP]; e Gourlet-Fleury *et al.* (2004) para Sinnamary-GF [IP]. Para as áreas de  
147 madeireiras, estão descritos por Sebbenn *et al.* (2008) para Belterra-PA [EM], Smartwood &  
148 Imaflora (2005) para Itacoatiara-AM [EM] e Francez *et al.* (2007) e Hirai *et al.* (2007) para  
149 Paragominas-PA [EM].

150

#### 151 *Descrição das áreas de pesquisa*

152 Manaus-AM [IP] – Estação Experimental de Silvicultura Tropical (Projeto Bionte;  
153 EEST-ZF-2, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA). A área, situada na BR-  
154 174 (02°37'-02°38'S, 60°09'-60°11'W), conta com três parcelas quadradas próximas, não  
155 exploradas, de 1 ha cada, em platô.

156 Belterra-PA [IP] – Floresta Nacional Tapajós (Projeto Bom Manejo; Empresa  
157 Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA Amazônia Oriental). A área, situada no  
158 Km 67 da BR-163 (2°53'S, 54°55'W), próxima a Belterra, conta com 18 parcelas quadradas  
159 próximas, não exploradas, de 0,25 ha, somando 4,5 ha, em platô.

160 Sinnamary-GF [IP] – Estação experimental de Paracou (Centro de Cooperação  
161 Internacional em Pesquisas Agronômicas para o Desenvolvimento – CIRAD). A área  
162 estudada (5°15'N, 52°55'W) conta com 13 parcelas quadradas próximas, não exploradas, 12  
163 delas de 6,25 ha e uma de 25 ha, totalizando 43,75 ha, em platô, vertente e baixo.

164

#### 165 *Descrição das áreas madeireiras*

166 Itacoatiara-AM [EM] – Fazenda Saracá da empresa Precious Woods–Mil Madeireira.  
167 A zona é localizada nos municípios de Itacoatiara e Silves (2°43'-3°04'S, 58°31'-58°57'W).  
168 Para este estudo, foi verificado o inventário de uma área de 150 ha (250 m x 400 m), em  
169 platô, vertente e baixo, antes de sua exploração.

170 Belterra-PA [EM] – Área de exploração da empresa Maflops (no âmbito do Projeto  
171 Dendrogene-IBAMA-ITTO), situada na Floresta Nacional Tapajós, Km 83 da BR-163  
172 (2°45'S, 55°00'W), próxima a Belterra. Neste estudo, foi inventariada uma área quadrada de  
173 100 ha, em platô, antes de sua exploração.

174 Paragominas-PA [EM] – Fazenda Rio Capim da empresa Cikel Brasil Verde,  
175 localizada no município de Paragominas, 320 km ao Sul de Belém, próximo à BR-010  
176 (3°35'S, 48°38'W), onde foi verificado o inventário de uma área quadrada de 100 ha, em  
177 platô, antes de sua exploração.

178

### 179 *Levantamento e análise dos dados*

180 A área de ocorrência das espécies de tauari está baseada na revisão das coleções de  
181 *Allantoma*, *Cariniana* e *Couratari* depositadas nos herbários amazônicos do Instituto  
182 Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA/AM), Museu Paraense Emílio Goeldi – (MG/PA),  
183 Embrapa Amazônia Oriental - (IAN/PA) e do IRD- Institut de Recherche pour le  
184 Développement - (CAY/Guiana Francesa) e no banco de dados de Lecythidaceae (The  
185 Lecythidaceae Pages – Mori & Prance 2006).

186 A fim de estimar a área de distribuição de cada espécie, os registros foram mapeados.  
187 A área *A* de distribuição das espécies foi delimitada pelo menor perímetro juntando todos os  
188 pontos de coleta (Figura 2 ). Esta delimitação foi feita sem considerar eventuais  
189 descontinuidades da área de distribuição dentro do bioma (presença de rios, montanhas, etc.).

190 Coletas com menos de 50 km de distância foram agrupadas em apenas um ponto,  
191 chamado de “zona de coleta”. Em seguida, foi aplicado o princípio dos polígonos de Voronoi  
192 (Schulman *et al.* 2007): cada polígono (cuja superfície é denominada  $A_v$ ) mostra o território  
193 mais próximo da “zona de coleta” que está dentro deste polígono (Figura 2 c) e permite  
194 identificar regiões onde coletas poderão melhorar a amostragem das populações. Depois  
195 disso, foi medida a maior distância ( $d_{isolamento}$ ) separando grupos de “zonas de coleta”, pois  
196 qualquer conjunto de zonas de coleta pode ser separado em pelo menos dois grupos segundo a  
197 premissa de que cada zona do primeiro grupo fique a mais que  $x$  km dos pontos do outro  
198 grupo. O maior valor para  $x$  capaz de criar dois grupos corresponde à distância  $d_{isolamento}$   
199 (Figura 2 ). Esta distância indica uma população disjunta ou falta de coletas. Assim, quando a  
200  $d_{isolamento}$  foi superior 1000 km, as áreas foram classificadas como disjuntas. Por outro lado, a  
201 distância média  $d_{próxima}$  à zona de coleta mais próxima foi calculada a fim de retratar a  
202 continuidade da população. Na Figura 3a, a distância entre os pontos de coleta foram

203 destacadas em cinza, sendo mais forte o tom de cinza quanto menor a distância entre os  
204 pontos.

205 A probabilidade das espécies ocorrerem onde não houve coletas foi simbolizada em  
206 mapas com base em duas premissas: no caso geral, 1 - em um dado território, a probabilidade  
207 de encontrar uma espécie aumenta com o número de zonas de coleta desta espécie em volta  
208 deste território, e 2 - quanto maior a distância do local de coleta, mais duvidosa a presença da  
209 espécie (Schulman *et al.* 2007).

210

211 O levantamento nas parcelas consistiu na verificação dos inventários botânicos  
212 realizados pelas instituições de manejo e atualização das identificações botânicas nas bases de  
213 dados. As árvores inventariadas como “tauari” e seus derivados (tauari-cachimbo, tauari-  
214 branco, etc.) foram verificadas sob seus aspectos dendrológicos e sua identificação  
215 confirmada com a coleta de material botânico quando necessário. Não foi descartada a  
216 possibilidade de que outros nomes locais também tivessem sido usados para essas espécies,  
217 por isso todas as árvores pertencentes aos gêneros *Allantoma*, *Cariniana* e *Couratari* foram  
218 verificadas.

219 O material botânico coletado foi identificado, registrado e depositado nos herbários  
220 amazônicos. Exsicatas com identificação dúvidosa foram verificadas pelo especialista da  
221 família junto à coleção do INPA. Após a atualização da base de dados, foram analisados, para  
222 cada área, os seguintes parâmetros, com comparações intra e interespecíficas das populações  
223 (teste H de Kruskal-Wallis, teste U de Mann-Whitney): 1- Riqueza em espécies de tauari –  
224 definida como o número de espécies deste grupo em cada área inventariada; 2- Abundância –  
225 estimada pela densidade absoluta  $D_{abs}=N_i/n_a$ , sendo  $N_i$  o número total de indivíduos de uma  
226 espécie  $i$  e  $n_a$  a unidade de área, dada em indivíduos/hectare (ind./ha), e densidade relativa  
227  $D_r=100 (N_i/N_t)$ , dada pela porcentagem de indivíduos de cada espécie pelo total de indivíduos  
228 de todas as espécies (Pires-O’Brien & O’Brien 1995) do grupo tauari; 3- Área basal –  
229  $\sum(DAP/2)^2$ , dada em  $m^2/ha$  (Brower *et al.* 1997); 4- Estrutura diamétrica – distribuição dos  
230 indivíduos por classe diamétrica e 5- Diâmetro máximo –por espécies, em centímetros.

231

## 232 **Resultados**

### 233 *Composição específica do grupo tauari*

234 O levantamento nos herbários indicou a ocorrência de 16 espécies do grupo tauari na  
235 Amazônia, 12 pertencentes ao gênero *Couratari*, três ao *Allantoma* e uma ao *Cariniana*;  
236 *Couratari prancei*, no Acre, e *C. sandwithii*, na Venezuela, Guiana e Suriname, não possuem

237 nome vernacular registrado, mas podem ser confundidas com as demais (Mori & Prance  
238 1990) e por isso também foram incluídas (Tabela 1).

239 O conjunto das seis áreas de estudo corresponde às regiões onde já existiam registros  
240 de coleta de 14 das 16 espécies (Fig. Figura 1 e Figura 3). Após a verificação dos inventários,  
241 nove das 14 espécies foram encontradas, sete delas pertencentes ao gênero *Couratari*, uma ao  
242 *Allantoma* e outra ao *Cariniana* (Tabela 2). *Couratari tauari* foi encontrada apenas no  
243 entorno das parcelas de estudo de Belterra-PA [IP], sendo assim registrada pela primeira vez a  
244 ocorrência desta espécie fora da sua região de distribuição conhecida (Figura 3i). *Couratari*  
245 *guianensis*, *C. stellata* e *C. oblongifolia* foram encontradas em quatro das seis áreas  
246 estudadas. No entanto, *C. guianensis* foi observada nas proximidades das parcelas das seis  
247 áreas, embora esta observação não tenha sido considerada nos cálculos. *Couratari multiflora*  
248 foi encontrada apenas em duas áreas, Manaus-AM [IP] e Sinnamary-GF [IP] (Tabela 2).

249 A heterogeneidade dos desenhos das parcelas estudadas e dos DAP de inventários  
250 impossibilitou a comparação da riqueza entre as áreas. No entanto, o grupo de espécies  
251 encontradas em cada área nunca foi o mesmo, até entre as duas áreas próximas em Belterra.  
252 Os altos números de espécies apareceram tanto em pequenas como em grandes áreas,  
253 mostrando a ausência de relação entre riqueza e tamanho amostral (Tabela 2).

254

#### 255 *Área de distribuição geográfica*

256 Um terço das 1426 exsicatas depositadas nos herbários das 16 espécies de tauari são  
257 registros de *Couratari guianensis*. Após o agrupamento destas coletas no raio de até 50 km de  
258 distância, 382 zonas de coleta foram definidas, delimitando uma área total superior a 4,5  
259 milhões de km<sup>2</sup>. A distribuição geográfica das zonas de coleta é altamente heterogênea, com a  
260 maioria concentrada na região do Acre e no seu entorno, ao longo da BR-319, no entorno de  
261 Manaus e de Belém e na região das Guianas (Figura 3a-b). As regiões do sudeste da  
262 Amazônia, das bacias dos rios Purus, Juruá, Negro até o sul da Colômbia, por outro lado, se  
263 destacam pelo baixo número de coletas.

264 No nível específico, as áreas *A* variaram consideravelmente: cerca de 900 km<sup>2</sup> para  
265 *Couratari calycina* até cerca de 4 milhões de km<sup>2</sup> para *C. guianensis*, englobando a área de  
266 distribuição de todas as espécies de tauari, exceto de *C. macrosperma*, que ocorre também na  
267 Mata Atlântica. *Couratari guianensis*, que se estende até a Costa Rica, e *C. macrosperma*, são  
268 as únicas que também ocorrem fora da Amazônia. No entanto, devido a barreiras ecológicas  
269 (norte de cadeia andina para *C. guianensis* e cerrados extensos para *C. macrosperma*), as  
270 populações extra-amazônicas foram desconsideradas neste estudo.

271 Algumas espécies de *Couratari* (*C. atrovinosa*, *C. macrosperma*, *C. stellata* e *C.*  
 272 *sandwithii*) tiveram sua área *A* disjunta, com zonas de coleta (ou conjuntos de zonas)  
 273 separadas das demais dentro desta área *A*, o que foi ilustrado por altos valores de  $A_v$  (>200  
 274 milhões km<sup>2</sup>) e de  $d_{isolamento}$  (>1000 km, inclusive para *C. sandwithii*) (Tabela 3).

275 Os mapas e as características das áreas de distribuição específicas permitem distinguir  
 276 quatro tipos de distribuição (Tabela 3): pan-amazônica (Figura 3c), ampla (Fig. 3d-i), regional  
 277 (Figura 3j-m) e endêmica (Figura 3n-p). *Couratari guianensis* foi observada em quase toda a  
 278 Amazônia e com a menor distância  $d_{isolamento}$  ( $\approx 325$  km) das espécies com  $A > 1$  milhão de km<sup>2</sup>,  
 279 sendo sua área de distribuição classificada como pan-amazônica contínua.

280 Seis espécies apresentam ampla área de distribuição; dentre elas, *Couratari stellata* e  
 281 *C. macrosperma* são disjuntas. Todas mostram regiões com maiores concentrações de coleta:  
 282 *Allantoma decandra* e *C. macrosperma*, no oeste e no sudoeste da Amazônia,  
 283 respectivamente, e *C. multiflora* e *C. oblongifolia*, no nordeste e leste do bioma. *Couratari*  
 284 *stellata* distinguiu-se por ocorrer em todas as grandes regiões: central, setentrional,  
 285 meridional, ocidental e oriental, mas apresenta grandes áreas sem coletas ( $A_v$ , média = 35.590  
 286 km<sup>2</sup>, maior valor dentre as 16 espécies; Figura 3d). Ao contrário, *C. macrosperma*, embora  
 287 tivesse duas zonas de coleta remotas (norte e leste da Amazônia), mostrou a distribuição mais  
 288 agregada em uma área, ilustrada pelo menor valor  $d_{proxima}$  das espécies de distribuição maior  
 289 que 1 milhão de km<sup>2</sup> (96 km vs. 197 km para *C. stellata*; Figura 3g).

290 Entre as espécies de distribuição regional ( $A < 500.000$  km<sup>2</sup>), *Couratari sandwithii* e *C.*  
 291 *atrovinosa* se destacam pelo isolamento das coletas. As demais espécies (*C. calycina* e *C.*  
 292 *longipedicellata*) mostraram distribuição endêmica, com áreas *A* inferiores a 10.000 km<sup>2</sup>.

293

#### 294 *Abundância e estrutura diamétrica*

295 A maior densidade absoluta de árvores do grupo tauari foi encontrada em Belterra-PA  
 296 [IP] e a menor em Sinnamary-GF [IP], considerando as árvores com  $DAP \geq 10$  cm nas três  
 297 áreas de pesquisa (respectivamente, 14,44 e 5,58 ind./ha), ou as árvores com  $DAP \geq 45$  cm em  
 298 todas as áreas (2,44 e 0,21 ind./ha) (Tabela 2). A média variou em torno de 0,86 ind./ha, com  
 299 desvio padrão de 0,85 ind./ha ( $DAP \geq 45$  cm). Não foi evidenciada correlação entre a variação  
 300 da abundância do grupo e a variação das riquezas locais em espécies de tauari (coeficiente de  
 301 correlação de Spearman  $\rho = 0,289$ ;  $P = 0,49$ ;  $n = 6$ ).

302 A variação das abundâncias locais do grupo resultou das diferenças de abundâncias  
 303 locais das espécies. Assim, no conjunto das áreas de pesquisa ( $DAP \geq 10$  cm), a média das  
 304 densidades absolutas foi de 2,64 ind./ha com desvio padrão de 4,39. Este desvio padrão, junto



305 com a baixa mediana de 0,57 ind./ha, reflete a dominância de uma espécie em cada uma das  
306 áreas. Por exemplo, a densidade total de árvores de tauari em Manaus-AM [IP] é de 6,33  
307 ind./ha, sendo que *Couratari stellata*, com 5,33 ind./ha, foi a espécie dominante em relação à  
308 *Cariniana micrantha*, *Couratari longipedicellata* e *C. multiflora*. Este padrão de dominância  
309 ocorreu também no conjunto das áreas das empresas madeireiras ( $DAP \geq 45$  cm), onde a  
310 mediana das densidades específicas (0,05 ind./ha) foi muito abaixo da média (0,20 ind./ha,  
311 desvio-padrão 0,32 ind./ha), devido às espécies dominantes (Figura 4).

312 Três espécies apresentaram abundâncias relativamente altas, densidades acima de 4  
313 ind./ha com  $DAP \geq 10$  cm para *Couratari stellata* e *C. multiflora*, e acima de 0,4 ind./ha com  
314  $DAP \geq 45$  cm para *Cariniana micrantha* (Tabela 2). A Figura 4 compara as densidades  
315 relativas das espécies, mostrando que pelos menos 60% dos indivíduos de tauari pertencem a  
316 uma só espécie em todas as áreas e que, em quatro delas, essa proporção alcançou 80%.  
317 *Couratari stellata* foi a dominante em três das quatro áreas onde ocorreu, Manaus-AM [IP],  
318 Belterra-PA [IP], Belterra-PA [EM], representando entre 89% e 92% dos indivíduos  
319 inventariados de tauari, as três maiores taxas de dominância local do estudo. *Couratari*  
320 *multiflora* dominou em Sinnamary-GF [IP] (82% dos indivíduos de tauari com  $DAP \geq 10$  cm) e  
321 *Cariniana micrantha* em Itacoatiara-AM [EM] (65% dos indivíduos de tauari com  $DAP \geq 45$   
322 cm). *Couratari oblongifolia* e *C. guianensis* apresentaram densidades baixas, com máximas  
323 próximas a 1 ind./ha (considerando  $DAP \geq 10$  cm). As demais espécies foram ainda mais  
324 escassas, particularmente as espécies com distribuição endêmica: *C. longipedicellata* e *C.*  
325 *calycina* (Tabela 2).

326 A baixa abundância das espécies (densidade menor que 1 ind./ha) somada ao pequeno  
327 tamanho amostral das áreas de pesquisa limitou o estudo das estruturas diamétricas ( $DAP > 10$   
328 cm) a quatro populações de *Couratari*: uma de *C. guianensis*, uma de *C. multiflora* e duas de  
329 *C. stellata* (Figura 5). *Couratari stellata* e *C. multiflora* apresentaram estruturas semelhantes,  
330 mostrando um nítido padrão "J-reverso", estando o maior número de indivíduos presentes nas  
331 menores classes (10 a 30 cm) enquanto *C. guianensis* mostrou uma estrutura mais homogênea  
332 entre as classes (Figura 5). Apesar da dominância de indivíduos na menor classe de *C.*  
333 *stellata*, sua abundância foi três vezes maior na população de Belterra-PA [IP], com  
334 representantes em todas as classes diamétricas. Na população de Manaus-AM [IP], a maior  
335 parte dos indivíduos não ultrapassou a classe de  $DAP = 30$  cm, com ausência de representantes  
336 nas classes  $DAP = 50, 70$  e  $80$  cm (Figura 5). A população de *C. multiflora* Sinnamary-GF  
337 [IP], baseada também em indivíduos até a classe  $DAP = 30$  cm apareceu dominando em  
338 densidade cada classe diamétrica da população de *C. guianensis* da mesma área.

339

340 *Caracterização dos DAP e área basal*

341 No campo, foi observado que *Cariniana micrantha*, *Couratari stellata* e *C.*  
342 *oblongifolia* alcançam DAP maiores do que os anteriormente registrados para estas espécies,  
343 em particular *C. stellata* (175 cm vs. 80 cm). Com base nas medianas dos DAP das  
344 populações, foi feita uma classificação das espécies nas áreas madeireiras: *Cariniana*  
345 *micrantha* e *Couratari oblongifolia* (DAP=80 cm) > *C. stellata* (DAP= 77 cm) > *C.*  
346 *guianensis* (DAP=55 cm) > *Allantoma decandra* (DAP=54 cm); esta última, porém com uma  
347 árvore de DAP = 190 cm encontrada em Belterra-PA [EM]. Nas áreas de pesquisa, a maior  
348 espécie foi *Couratari oblongifolia* (DAP=51 cm), seguida por *C. guianensis* (DAP=28 cm) e  
349 *C. stellata* (DAP=19 cm), e as duas menores foram *C. multiflora* (DAP=20 cm) e *C. calycina*  
350 (DAP=15 cm). No caso de *C. stellata* nas áreas de pesquisa, a baixa mediana dos DAP é  
351 resultado da grande proporção de árvores na primeira classe (DAP= 10-20 cm; Figura 6).

352 A maior área basal foi observada para *Couratari stellata* na região de Belterra-PA  
353 (0,701 a 1,255 m<sup>2</sup>/ha; DAP≥45 cm), onde esta espécie ocorreu com alta densidade (1,1  
354 ind./ha, DAP≥45 cm) e apresentou quase 50% de árvores de DAP≥80 cm.

355

356 *Verificação dos inventários das áreas estudadas*

357 Em três das seis áreas, foram encontradas pelo menos duas vezes mais espécies do que  
358 o previsto (Tabela 2). Por consequência, as abundâncias reais das espécies de tauari foram  
359 inferiores às abundâncias esperadas com base nos inventários preliminares, limitando assim as  
360 análises.

361 As áreas madeireiras estudadas comercializam oficialmente sob o nome “tauari”  
362 *Cariniana micrantha* e *Couratari guianensis*, *C. oblongifolia* e *C. stellata* (AIMEX 2008;  
363 Smartwood & Imaflora 2005). Neste estudo, quatro outras espécies de tauari, *Allantoma*  
364 *decandra*, *Couratari calycina*, *C. longipedicellata* e *C. tauari*, foram observadas, sendo a  
365 última encontrada somente no entorno das parcelas inventariadas. Nas áreas de pesquisa, duas  
366 outras espécies foram encontradas como tauari: *Couratari calycina* e *C. longipedicellata*.

367 Tanto nas áreas de pesquisa como nas madeireiras, a composição das comunidades de  
368 tauari mudou após a verificação dos inventários que antecederam este estudo. Em Belterra-PA  
369 [IP], a única espécie inicialmente listada era *Couratari oblongifolia*, porém 93% dos  
370 indivíduos correspondem a *C. stellata* (Figura 4). Em Sinnamary-GF [IP], o inventário inicial  
371 identificou 99% dos espécimes como *C. multiflora*, porém verificou-se que apenas 82%  
372 pertencem a esta espécie (Figura 4). *Couratari gloriosa*, inicialmente citada, não foi

373 encontrada e uma espécie a mais, *C. calycina*, foi identificada. Em Paragominas-PA [EM],  
374 todos os espécimes de tauari haviam sido identificados como *Couratari guianensis*, porém  
375 35% destes são de fato *C. oblongifolia*. Em Belterra-PA [EM], cuja lista comercial descreveu  
376 tauari como *C. oblongifolia*, possui 90% dessas árvores correspondendo à *C. stellata*, e as  
377 demais pertencendo a quatro espécies (Tabela 2). Em Itacoatiara-AM [EM], os espécimes de  
378 tauari foram identificados como *Cariniana micrantha* e *Couratari guianensis*, mas as duas  
379 espécies representam apenas 65% e 1% dos espécimes de tauari, respectivamente, as demais  
380 correspondem às espécies *Allantoma decandra* (25%) e *Couratari stellata* (7%; Figura 4).  
381 *Cariniana micrantha* recebeu ainda outros dois nomes: castanha-de-macaco em Manaus-AM  
382 [IP] e tauari-vermelho em Itacoatiara-AM [EM].

383

### 384 **Discussão**

385 O número de espécies de tauari nas áreas de estudo refletiu o padrão geral esperado a  
386 partir do levantamento nos herbários (Figura 3c-p), sendo maior em três regiões: em torno de  
387 Manaus, na bacia do rio Madeira e na Guiana Francesa (Figura 3b). Tais regiões são  
388 conhecidas por sua riqueza florística (ter Steege *et al.* 2003b), explicada por várias teorias  
389 (e.g., teoria dos refúgios, Prance 1982; Haffer & Prance 2002; no caso de Manaus, pela  
390 confluência de domínios fitogeográficos, Oliveira 1997; qualidade dos solos e pluviosidade  
391 regional, ter Steege *et al.* 2003b).

392 Mori & Prance (1990) sugeriram que a maior riqueza florística nas áreas das Guianas e  
393 da Amazônia central estaria sendo superestimada pelo maior esforço amostral nessas regiões.  
394 Portanto, mapas de distribuição devem considerar esta tendência. As regiões do bioma com  
395 menor número de espécies de tauari são o sudeste da Amazônia, as bacias dos rios Purus e  
396 Negro até o sul da Colômbia (Figura 3a-b) e correspondem, também, a regiões com lacunas  
397 de coleta (Hopkins 2007). As áreas de distribuição de todas as espécies de tauari mostraram  
398 ausências ou poucas coletas justamente nessas regiões (Figura 3a-b), inclusive para *Couratari*  
399 *guianensis*, com distribuição pan- e extra-amazônica. Isso, somado às novas ocorrências de  
400 espécies pouco abundantes em regiões bem coletadas, como *C. tauari* na Flona Tapajós,  
401 corrobora as observações de Hopkins (2007) e Schulman *et al.* (2007), de que as áreas  
402 extrapoladas com base em amostras de herbário dependem ainda fortemente do esforço de  
403 coleta.

404 Embora os dados de ocorrência permaneçam fragmentados, as áreas de distribuição do  
405 tauari na Amazônia, junto com os dados de abundância e as propriedades de estrutura  
406 diamétrica das populações levantadas neste estudo, permitem propor uma caracterização do

407 padrão de distribuição geográfica das espécies estudadas aqui, levando em conta as tendências  
408 mencionadas acima.

409 *Couratari stellata* apresentou uma distribuição ampla, com grandes áreas sem coleta e  
410 o maior índice  $d_{isolamento}$ . A espécie ocorreu com densidades de até 13,3 ind./ha com  $DAP \geq 10$   
411 cm, e dominância local sobre as demais espécies de tauari. Quando considerados este estudo e  
412 outros inventários onde a espécie ocorreu (Mori & Boom 1987, na Guiana Francesa; Mori &  
413 Lepsch-Cunha 1995, na região de Manaus; Bánki *et al.* 2003, em duas áreas no Suriname; ter  
414 Steege *et al.* 2003a, no Suriname; Duque *et al.* 2003, perto de Caquetá, Colômbia; Salomão *et*  
415 *al.* 2007, na região do Xingu), *C. stellata* sempre aparece como dominante, exceto em  
416 Itacoatiara-AM [EM] e no Xingu. Os dados de Mori & Boom (1987), Bánki *et al.* (2003) e ter  
417 Steege *et al.* (2003a) mostraram que *C. stellata* esteve também entre as dez espécies arbóreas  
418 mais abundantes, dominando não somente as demais espécies de tauari, mas também a  
419 comunidade arbórea como um todo. Essa observação, junto com a alta variação na abundância  
420 entre áreas próximas na região de Manaus ou na Guiana Francesa (Tabela 2), sugere que a  
421 espécie ocorre de forma agregada em escala regional, com abundâncias locais altas. Esse  
422 padrão explicaria a grande variação na abundância e as vastas áreas sem coleta dentro de sua  
423 extensa distribuição no bioma, retratando a dificuldade de se amostrar em escala amazônica  
424 uma espécie com ocorrência agregada. No entanto, a escassez de coletas não permite ainda  
425 descartar a possibilidade de uma distribuição geográfica fragmentada para *C. stellata*.

426 *Couratari stellata* se destacou das outras espécies de tauari pelo grande diâmetro de  
427 suas árvores, apresentando a maior área basal do grupo, o que concorda com as observações  
428 de Mori & Boom (1987). Ela possui também a maior densidade da madeira de tauari (0,65  
429  $\text{g/cm}^3$ , Chave *et al.* 2006; 0,63  $\text{g/cm}^3$ , IBAMA/LPF 2008) e está entre as duas espécies mais  
430 altas de Lecythidaceae (depois de *Cariniana micrantha*; Mori & Swarthout 2007). Tais  
431 características, juntamente com sua ampla distribuição e alta abundância em certas áreas,  
432 fazem de *C. stellata* uma espécie estruturante da floresta e um importante componente do  
433 dossel amazônico, mas também alvo do mercado madeireiro.

434 *Couratari guianensis* é a espécie de tauari mais coletada em toda a Amazônia, com o  
435 menor valor de  $d_{próximo}$ , permitindo uma extrapolação segura de sua área de distribuição, a  
436 qual abrange quase todo o bioma amazônico, chegando até a Costa Rica. Sua presença fica  
437 apenas duvidosa na região sudeste da Amazônia, cuja baixa amostragem florística já foi  
438 apontada por Hopkins (2007). Ela é a única espécie que coexiste com todas as demais  
439 espécies de tauari na Amazônia, sugerindo uma alta plasticidade fenotípica. Contudo, tanto  
440 neste estudo quanto na literatura, não há registros de altas densidades (até 2 ind./ha,  $DAP \geq 20$

441 cm, área inventariada: 1 ha; Tabela 2). Ter Steege *et al.* (2003a) consideraram esta espécie  
442 ocasional na Guiana. Ao contrário de *C. stellata*, as numerosas zonas de coleta em toda a  
443 Amazônia e os valores mais homogêneos de abundância em relação às outras espécies de  
444 tauari, embora fracos, levam a considerar que esta espécie tem uma distribuição pan-  
445 amazônica, porém disjunta. Tal distribuição torna questionável a classificação de *Couratari*  
446 *guianensis* como espécie vulnerável com base no possível declínio de 30% de sua população  
447 em dez anos ou de sua área de distribuição em dez anos (Pires-O'Brien 1998), a qual foi  
448 estimada no presente trabalho acima de 4 milhões de km<sup>2</sup>. Ademais, essa espécie é  
449 reconhecidamente secundária de vida longa (ter Steege 2000; Selaya 2007) sendo geralmente  
450 encontrada, como *Couratari oblongifolia* (Alvino *et al.* 2005) em florestas secundárias  
451 antigas, o que sugere uma maior resistência em matas alteradas. Esses fatores somados à sua  
452 estratégia de regeneração, à diversidade de ambientes onde ocorre e à grande amplitude  
453 geográfica indicam *C. guianensis* como a espécie de tauari mais generalista (Procópio 2010).  
454 No entanto, devido às suas árvores emergentes, com diâmetros relativamente grandes (embora  
455 menores que os de *C. stellata*), esta espécie tem alto valor comercial e deve ser manejada  
456 levando em consideração seus baixos valores de abundância. Schulze *et al.* (2008) mostraram  
457 que a exploração de espécies com densidades baixas (<0,03 ind./ha, DAP>50 cm, como foi o  
458 caso em duas áreas madeireiras deste estudo) pode levar a um substancial declínio local a  
459 médio prazo (30 anos). Além disso, no contexto de fragmentação florestal, o aparecimento de  
460 endogamia, devido à incapacidade de seus polinizadores (abelhas euglossines, no caso das  
461 *Couratari*) atravessarem áreas intensamente alteradas, pode aumentar a vulnerabilidade da  
462 espécie (Lepsch-Cunha *et al.* 1999).

463 *Couratari multiflora* tem a terceira maior área de distribuição A, com numerosas  
464 zonas de coleta na região nordeste da Amazônia. Sua distribuição apresenta áreas  
465 relativamente grandes com escassez de coletas em regiões cuja flora permanece pouco  
466 amostrada (Hopkins 2007). No entanto, a presença da espécie no entorno das bacias dos rios  
467 Branco, Madeira e Solimões, sugere que ela ocorra nessas regiões. Sua densidade variou em  
468 torno de 1 ind./ha, exceto em Sinnamary-GF [IP], onde ela foi a dominante dentre as espécies  
469 de tauari (Figura 4). Em escala local, Lepsch-Cunha *et al.* (1999) e Collinet (1997) mostraram  
470 um padrão agregado de distribuição para *C. multiflora*. No entanto, embora os dados de  
471 abundância sejam escassos, é possível observar que a espécie tem um padrão de distribuição  
472 amplo, contínuo, porém não uniforme, mais próximo àquele de *C. stellata* do que ao de  
473 *C. guianensis*.

474 Enquanto Mori & Lepsch-Cunha (1995) e Lepsch-Cunha *et al.* (1999) classificaram  
475 *Couratari multiflora* como emergente, neste estudo foram observadas apenas árvores de  
476 subdossel ou dossel e com o menor DAP dentre as espécies de tauari, superando apenas os  
477 indivíduos de *C. calycina*. A pressão e o impacto da exploração madeireira sobre suas  
478 populações são reduzidas pela conjunção de um baixo DAP máximo com uma estrutura  
479 diamétrica rica nas menores classes (Gayot & Sist 2004), como observada em Sinnamary-GF  
480 [IP]. Ademais, a madeira de *C. multiflora* apresenta a menor densidade documentada (0,48  
481 g/cm<sup>3</sup>, Chave *et al.* 2006), o que diminui seu interesse madeireiro quando comparada a outras  
482 espécies de tauari. Como para *C. guianensis*, a baixa abundância da espécie em certas áreas  
483 deve ser considerada no manejo florestal, tendo em vista o seu importante papel ecológico,  
484 pois pertence às poucas espécies que frutificam na estação seca, fornecendo recursos  
485 alimentares importantes para a fauna durante este período (Lepsch-Cunha & Mori 1999).

486 *Cariniana micrantha* tem uma área de distribuição ampla e contínua, localizada  
487 principalmente nas regiões centro e sudoeste da Amazônia, com provável ocorrência na região  
488 dos rios Purus e Juruá, onde a amostragem botânica ainda é pequena (Hopkins 2007). Tanaka  
489 (1998) observou alta abundância desta espécie no extremo sul da Amazônia e ter Steege  
490 (2000) a cita entre as árvores mais abundantes no sul da Guiana, porém Huang *et al.* (2008)  
491 relataram a ausência de espécies de *Cariniana* nessa região. Neste estudo, *C. micrantha* foi  
492 mais abundante em Itacoatiara-AM [EM], onde dominou sobre as outras espécies de tauari, e  
493 apareceu entre as dez espécies arbóreas mais abundantes na área (Heinrich & Camino 1997).  
494 Nas outras áreas estudadas, as baixas densidades (Tabela 2) sugerem uma repartição pouco  
495 uniforme em escala amazônica.

496 Quanto a densidade da madeira, *Cariniana micrantha* apresenta a segunda maior do  
497 grupo tauari (0,60 g/cm<sup>3</sup>, Chave *et al.* 2006; 0,58 g/cm<sup>3</sup>, IBAMA/LPF 2008) e o maior DAP  
498 máximo. Esta espécie, bem como *C. stellata*, pode ser localmente um componente importante  
499 do dossel (Hopkins 2005; Mori & Swarthout 2007), com muitas árvores de DAP  $\geq 80$  cm,  
500 porém tal característica também a torna de alto valor madeireiro. Seu manejo florestal deve  
501 levar em conta não somente a dinâmica da espécie, marcada pelo crescimento lento  
502 (Chambers *et al.* 1998) e a grande longevidade (Laurance *et al.* 2004; Chambers *et al.* 1998,  
503 embora o dado máximo encontrado – 1400 anos – seja discutido na literatura, Brien 2005),  
504 mas também a variação de sua abundância nas diferentes regiões.

505 *Couratari oblongifolia* foi muito coletada na parte leste da Amazônia ( $d_{\text{próximo}} \approx 100$   
506 km), e tem a menor área de ocorrência dentre as espécies de tauari de ampla distribuição  
507 (Tabela 3). Depois de *C. macrosperma*, é a espécie cuja maior proporção da distribuição está

508 situada em regiões com altas taxas de desmatamento (Maranhão, leste do Pará e norte do  
509 Tocantins, no arco de desmatamento; Ricardo & Campanili 2007). Suas árvores alcançam  
510 grandes diâmetros, o que aumenta seu valor madeireiro. Na ausência de outros dados, esses  
511 aspectos sugerem que esta espécie seja a mais vulnerável dentre as discutidas acima.

512 *Couratari macrosperma* não foi encontrada neste trabalho, porém o levantamento nos  
513 herbários indicou uma distribuição peculiar. Além da população da Bahia, e duas coletas  
514 remotas na Amazônia, todas as coletas de *C. macrosperma* foram concentradas no sul do  
515 bioma (uma zona de coleta a cada 60 km). Esta espécie parece rara ou ausente em regiões  
516 muito coletadas, próximas à BR-319 e a Manaus. Assim, é possível que sua área real de  
517 distribuição seja menor do que sua área  $A_v$  aqui calculada. Isso implicaria que a principal área  
518 de distribuição de *C. macrosperma* esteja reduzida às regiões altamente desmatadas: leste do  
519 Acre e Rondônia, região de maior registro também para *Allantoma decandra*, cuja área de  
520 distribuição é a mais ocidental entre as espécies de tauari.

521 Para as demais espécies de tauari, apesar dos poucos indivíduos encontrados, os dados  
522 permitiram apontar a distribuição regional de *Couratari tauari* e endêmica de *C.*  
523 *longipedicellata* e *C. calycina*. Todas elas estão na lista vermelha da IUCN (2010; Tabela 1)  
524 por apresentarem áreas de ocorrência menores que 100 km<sup>2</sup> (Pires-O'Brien 1998). No entanto,  
525 o levantamento nos herbários indicou que a suposta vulnerabilidade de *C. tauari* deve ser  
526 revisada, já que depois do registro de novas ocorrências em Paragominas-PA [EM] (Procópio  
527 & Secco 2008) e neste estudo em Belterra-PA [IP], sua área de ocorrência é 1.000 vezes  
528 maior do que aquela considerada até então (Tabela 3). *Couratari calycina* está na lista  
529 vermelha por ter registros somente na Guiana (World Conservation Monitoring Centre 1998).  
530 A coleta desta espécie em Sinnamary-GF [IP] foi o primeiro registro para região, apontando  
531 que o erro na identificação prévia limitava a área de ocorrência da espécie.

532 A maioria das espécies estudadas aqui mostrou abundância inferior a 1 ind./ha,  
533 confirmando a baixa abundância observada para a maioria das espécies arbóreas da Amazônia  
534 (Rankin-de-Merona & Ackerly 1987; Oliveira 1997; Pitman *et al.* 2001). Bawa & Ashton  
535 (1991) consideraram espécies com menos de uma árvore adulta por hectare como raras e  
536 apontaram a necessidade de se conhecer o tipo de raridade considerando o tamanho e a  
537 distribuição das populações, bem como sua auto-ecologia (Leite 2007) para a conservação da  
538 variabilidade genética.

539 Bawa & Ashton (1991) descreveram quatro tipos de raridade nos trópicos: 1) espécies  
540 uniformemente raras ao longo de sua área de distribuição; 2) espécies comuns em certas áreas,  
541 mas raras fora delas; 3) espécies endêmicas locais; e 4) espécies que ocorrem de forma

542 agregada, mas com abundância populacional baixa. Neste último tipo, quanto maior a  
543 abundância no agregado, mais perto do tipo 2 é sua raridade. *Couratari longipedicellata* e *C.*  
544 *calycina*, ambas endêmicas e com baixa abundância, pertencem provavelmente ao tipo 3.  
545 *Couratari tauari*, presente em várias áreas deste estudo, mas cuja raridade não permitiu  
546 amostrá-la, parece pertencer ao tipo 4. *Couratari micrantha*, *C. stellata*, *C. multiflora* e  
547 possivelmente *C. oblongifolia* mostraram variações de abundância e dominância local que  
548 sugerem sua classificação no tipo 2. O padrão de distribuição contínuo de *C. guianensis*,  
549 porém com abundâncias baixas e bastante homogêneas, se assemelha mais ao tipo 1. Lepsch-  
550 Cunha *et al.* (1999) classificaram *C. multiflora* e *C. guianensis* nos tipos 1 e 2,  
551 respectivamente, o que diverge das conclusões deste estudo. Essa discordância ressalta a  
552 necessidade de mais inventários locais e regionais para que os padrões de distribuição das  
553 espécies amazônicas possam ser apropriadamente caracterizados (Bawa & Ashton 1991;  
554 Hopkins 2007; Schulman *et al.* 2007).

555       Várias das espécies de tauari estudadas aqui se distinguem dentre as espécies  
556 amazônicas pela ampla distribuição geográfica (e.g. *Couratari guianensis*), dominância local  
557 em abundância e estatura emergente de destaque (*Couratari stellata* e *Cariniana micrantha*)  
558 ou características fenológicas peculiares (e.g. *Couratari multiflora*), além de serem frequentes  
559 em florestas secundárias antigas (Chambers *et al.* 1998; ter Steege 2000; Pena-Claros 2001).  
560 Essas características, em conjunto, mostram que as espécies de tauari possuem um importante  
561 papel na estrutura e no funcionamento da floresta amazônica. Contudo, todas as espécies de  
562 tauari de terra firme são exploradas pela madeira ou/e possuem áreas de distribuição  
563 suscetíveis à redução. Quando agrupadas como tauari, elas compõem um grupo de alto valor  
564 comercial devido à sua grande abundância (neste estudo, até 14,4 ind./ha). Neste trabalho, foi  
565 observado que o agrupamento mascara a riqueza das áreas, as abundâncias reais, as estruturas  
566 diamétricas específicas e a variação do conjunto desses parâmetros entre as áreas. Esses  
567 parâmetros podem e devem ser levantados localmente para o manejo adequado das espécies a  
568 fim de se estabelecer regras como, por exemplo, a definição de taxas e diâmetros mínimos de  
569 corte por espécie. O padrão de distribuição geográfica, determinante para a conservação das  
570 espécies, deve ser considerado no manejo e para isso é fundamental se distinguir as espécies.

571       Tendo em vista o avanço das fronteiras agrícolas e o aquecimento global, a  
572 determinação do padrão de distribuição das espécies torna-se fundamental. Se *Couratari*  
573 *stellata* ocorre realmente em macro-agregados, deve-se assegurar sua permanência onde não  
574 for abundante para não isolar suas populações. Por outro lado, espécies generalistas como *C.*  
575 *guianensis*, apesar da baixa abundância, parecem menos vulneráveis que espécies com



576 subpopulações menores localizadas em áreas mais ameaçadas. Ainda assim, o desequilíbrio  
577 geográfico nos inventários e coletas botânicas, conforme demonstrado por Hopkins (2007) e  
578 Schulman *et al.* (2007) e confirmado neste estudo, é particularmente prejudicial na região do  
579 arco de desmatamento. Segundo os dados do IBAMA (2007), 70% da madeira tauari é  
580 proveniente dos três principais estados abrangidos pelo arco (Pará, Mato Grosso, Rondônia),  
581 onde as espécies são menos conhecidas e a falta de dados impede que sejam realizadas  
582 avaliações seguras sobre o grau de ameaça para o grupo tauari.

583

#### 584 **Agradecimentos**

585 Ao CNPq, pela bolsa de doutorado cedida a primeira autora; à FAPEAM-INPA (Proj.  
586 Ecologia e Manejo de Sementes e Mudanças) e ao CIRAD (Projeto Floresta em Pé), pelos  
587 recursos para coleta de dados. Às instituições de pesquisa: INPA-CPST (Dr. Niro Higuchi e  
588 sua equipe), Embrapa Amazônia Oriental (Dr. Ademir Ruschel e equipe do Projeto Bom  
589 Manejo e ao Dr. Milton Kanashiro e equipe do Projeto Dendrogene), IBAMA, núcleo  
590 Santarém e ao CIRAD, núcleo Kurou (Dr. Lilian Blanc e equipe do Projeto ECOFOG); e às  
591 empresas madeireiras Precious Woods/Mil Madeireiras, Maflops e Cikel, pelo apoio logístico,  
592 pela disponibilização dos dados de inventário e pela atenção dispensada a este trabalho; aos  
593 assistentes de campo (mateiros) das seis áreas inventariadas, em especial à memória de  
594 Raimundo Feitosa (Raimundinho da Flona); ao Dr. Scott Mori, pela determinação das  
595 amostras e atenção imediata diante das dúvidas e aos revisores que enriqueceram o conteúdo  
596 deste artigo.

597

#### 598 **Referências**

- 599 AIMEX (Associação das Indústrias Exportadoras de madeira do Estado do Pará). 2008.  
600 **Catálogo florestal.** <http://www.aimex.com.br/catalogoflorestal/tauari> (Acesso em:  
601 24/09/2008).
- 602 Alvino, F.O.; Silva, M.F. & Rayol, B.P. 2005. Potencial de uso das espécies arbóreas de uma  
603 floresta secundária na Zona Bragantina, Pará, Brasil. **Acta Amazonica** 35: 413-420.
- 604 Azevedo, C.P. 2006. **Dinâmica de florestas submetidas a manejo na Amazônia Oriental:  
605 experimentação e simulação.** Tese de doutorado, Universidade Federal do Paraná.  
606 Pp. 62-204.
- 607 Bánki, O.S.; ter Steege, H.; Jansen-Jacobs, M.J. & Raghoenandan, U.P.D. 2003. **Plant  
608 diversity of the Nassau Mountains, Suriname.** Report of the 2003 Expedition.  
609 Utrecht. 52p.

- 610 Bawa, K.S. & Ashton, P.S. 1991. Conservation of rare trees in tropical rain forests: a genetic  
611 perspective. p. 62-74. *In*: Falk D.A. & Holsinger K.E. (Eds). **Genetics and**  
612 **conservation of rare plants**. New York, Oxford University Press.
- 613 Brienen, R.J.W. 2005. Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain  
614 forest trees. **PROMAB Scientific Series 10**. PROMAB-Riberalta, Beni. 144p.
- 615 Brower, J.E.; Zar, J.H. & Ende, C.N. 1997. **Field and laboratory methods for general**  
616 **ecology**. 4 ed., WCB/McGraw-Hill, Boston. 273p.
- 617 Chambers, J.Q.; Higuchi, N. & Schimel, J.P. 1998. Ancient trees in Amazonia. **Nature** 39:  
618 135-136.
- 619 Chave, J.C.; Muller Landau, H.C.; Baker, T.R.; Easdale, T.A.; ter Steege, H. & Webb, C.O.  
620 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical  
621 tree species. **Ecological Applications** 16: 2356-2367.
- 622 Collinet, F. 1997. **Essai de regroupements des principales especes structurantes d'une**  
623 **foret dense humide apres l'analyse de leur repartition spatiale (Paracou-Guyane)**.  
624 Tese de doutorado, Université Claude Bernard Lyon 1. 301p.
- 625 Costa, D.H.M.; Carvalho, J.O.P. & Berg, E. 2007. Crescimento diamétrico de maçaranduba  
626 (*Manilkara huberi* Chavalier) após a colheita da madeira. **Amazônia: Ciência &**  
627 **Desenvolvimento** 3: 65-76.
- 628 Costa, F.R.C. & Magnusson, W.E. 2003. Effects of selective logging on the diversity and  
629 abundance of flowering and fruiting understory plants in a Central Amazonian forest.  
630 **Biotropica** 35: 103-114.
- 631 Daly, D.C. & Prance, G.T. 1989. Floristic inventory of the Brazilian Amazon. Pp. 401-426.  
632 *In*: Campbell, D.G.; Hammond, D. (Eds). **Floristic inventory of tropical countries**.  
633 New York, New York Botanical Garden.
- 634 Duque, A.; Cavalier, J. & Posada, A. 2003. Strategies of tree occupation at a local scale in  
635 terra firme forests in the Colombian Amazon. **Biotropica** 35: 20-27.
- 636 Favrichon, V, 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la  
637 réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue*  
638 *d'Ecologie. (La Terre et la Vie)*, 49, 379-403.
- 639 Ferreira, S.J.F.; Luizão, F.J.; Miranda, S.A.F.; Silva, M.S.R. & Vital, A.R.T. 2006. Nutrientes  
640 na solução do solo em floresta de terra firme na Amazônia Central submetida à  
641 extração seletiva de madeira. **Acta Amazonica** 36: 59-68.

- 642 Francez, L.M.B.; Carvalho, J.O.P. & Jardim, F.C.S. 2007. Mudanças ocorridas na composição  
643 florística em decorrência da exploração florestal em uma área de floresta de terra firme  
644 na região de Paragominas, PA. **Acta Amazonica** 37: 219-228.
- 645 Gayot, M. & Sist, P. 2004. Vulnérabilité des espèces de maçaranduba face à l'exploitation en  
646 Amazonie brésilienne: nouvelles normes d'exploitation à définir. **Bois et Forêts des**  
647 **Tropiques** 208: 75-90.
- 648 Gourlet-Fleury, S.; Guehl, J.M. & Laroussinie, O. (eds). 2004. Ecology and management of a  
649 neotropical rainforest – Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental  
650 research site in French Guiana. Paris, Elsevier SAS. 311p.
- 651 Haffer, J. & Prance, G.T. 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o  
652 Cenozóico: sobre a Teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. **Estudos Avançados**  
653 16: 175-206.
- 654 Heinrich, R. & Camino, R. 1997. Environmentally sound forest harvesting: testing the  
655 applicability of the FAO Model Code in the Amazon in Brazil. **Forest harvesting**  
656 **case-study** 8. Rome, FAO.
- 657 Higuchi, N. 2003. Crescimento e incremento de uma floresta de terra-firme manejada  
658 experimentalmente e ecofisiologia de suas espécies comerciais. Resumo de Projeto  
659 PPD-MCT. <http://ftp.mct.gov.br/prog/ppg7/projetos/30.htm> (Acesso em 20/11/ 2008).
- 660 Hirai, E.H.; Carvalho, J.O.P. & Pinheiro, K.A.O. 2007. Comportamento populacional de  
661 cupiúba (*Goupia glabra* Aubl.) em floresta de terra-firme na fazenda Rio Capim,  
662 Paragominas (PA). **Revista Ciências Agrárias** 47: 89-101.
- 663 Hopkins, M.J.G. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. 2005. **Rodriguesia** 56: 9-  
664 25.
- 665 Hopkins, M.J.G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon  
666 basin. **Journal of Biogeography** 34: 1400-1411.
- 667 Huang Y.; Mori, S.A & Prance, G.T. 2008. A phylogeny of *Cariniana* (Lecythidaceae) based  
668 on morphological and anatomical data. **Brittonia** 60: 69-81.
- 669 IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). 2006.  
670 **Documento de origem florestal – DOF, 10 espécies mais comercializadas por**  
671 **Estado (tora, madeira serrada),** 12/11/2006.  
672 <http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cgref/publicacoes> (Acesso em 10/12/2006).
- 673 IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). 2007.  
674 Relatório de qualidade de meio ambiente. **Biodiversidade-Flora** 12.

- 675 <http://www.ibama.gov.br/ojs/index.php/rqma/issue/view/127/showToc> (Acesso em  
676 30/09/2007).
- 677 IBAMA/LPF (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais  
678 Renováveis/Laboratório de produtos florestais) 2008. **Base de dados de madeiras  
679 brasileiras.** <http://www.ibama.gov.br/lpf/madeira/caracteristicas> (Acesso em  
680 20/09/2008).
- 681 IDEFLOR (Instituto de Desenvolvimento Florestal do Pará). 2008 – **Instrução normativa N°  
682 003/2008 de 20 de fevereiro de 2008.** [http://www.ideflor.pa.gov.br/files/u1/  
683 IN\\_003\\_1.pdf](http://www.ideflor.pa.gov.br/files/u1/IN_003_1.pdf) (Acesso 30/09/2008).
- 684 ITTO (International Tropical Timber Organization). 2005. Utilization of lesser used wood  
685 species in Guyana. **Booklet PD 344/05 2(I).** 21p.
- 686 IUCN (International Union for Conservation Nature). 2010. **IUCN Red List of Threatened  
687 Species.** Version 2010.1. <http://www.iucnredlist.org> (Acesso em 28/05/2010).
- 688 Laurance, W.F.; Oliveira, A.A.; Laurance, S.G.; Condit, R.; Nascimento, H.E.M.; Sanchez-  
689 Thorin, A.C.; Lovejoy, T.E.; Andrade, A.; D'Angelo, S.; Ribeiro, J.E. & Dick, C.W.  
690 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests.  
691 **Nature** 428: 171-175.
- 692 Leite, E.J. 2007. State-of-knowledge on *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze  
693 (Lecythidaceae) for genetic conservation in Brazil. **Research Journal of Botany** 2:  
694 138-160.
- 695 Lepsch-Cunha, N. & Mori, S.A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in low  
696 density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia.  
697 **Journal of Tropical Ecology** 15: 97-1212.
- 698 Lepsch-Cunha, N.; Kageyama, P.Y. & Venconvsy, R. 1999. Genetic diversity of *Couratari  
699 multiflora* and *Couratari guianensis* (Lecythidaceae): consequences of two types of  
700 rarity in central Amazonia. **Biodiversity and Conservation** 8: 1205-1218.
- 701 Lima, J.R.A; Santos, J. & Higuchi, N. 2005. Situação das indústrias madeireiras no estado do  
702 Amazonas em 2000. **Acta Amazonica** 35: 125-132.
- 703 Luizão, F.J. & Vasconcelos, H.L. A 2005. **Floresta tropical úmida (Manaus).**  
704 <http://www.icb.ufmg.br/~peld/site01.html> (Acesso em 28/10/2005).
- 705 Marín, W.A. & Flores E.M. 2003. *Couratari guianensis* Aubl. In: Vozzo, J.A. (Ed). **Tropical  
706 tree seed manual – section Species Descriptions.** Washington, DC, US Department  
707 of Agriculture, Forest Service. <http://www.rngr.net/Publications/ttsm> (Acesso em  
708 20/12/2007).

- 709 Martini, A.; Rosa, N.A. & Uhl, C. 1998. Espécies de árvores potencialmente ameaçadas pela  
710 atividade madeireira na Amazônia. **Série Amazônia 11**. Belém, IMAZON. 34p.
- 711 Martins-da-Silva, R.C.V.; Hopkins, M.J.G. & Thompson, I.S. 2003. **Identificação botânica**  
712 **na Amazônia: situação atual e perspectivas**. Embrapa Amazônia Oriental.  
713 Documento 169. Belém. 81p.
- 714 Mori, S.A. & Boom, B.M. 1987. The forest. *In*: The Lecythidaceae of a lowland neotropical  
715 forest. La Fumée mountain, French Guiana. **Memoirs of the New York Botanical**  
716 **Garden 44**: 9-29.
- 717 Mori, S.A. & Lepsch-Cunha, N. 1995. The Lecythidaceae of a central amazonian moist forest.  
718 **Memoirs of the New York Botanical Garden 75**: 5-29.
- 719 Mori, S.A. & Prance, G.T. 1990. Flora Neotropica Lecythidaceae- Part II (*Couroupita*,  
720 *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweilera* & *Lecythis*), with a study of  
721 secondary xylem of Neotropical Lecythidaceae. **Flora Neotropica 21**: 376.
- 722 Mori, S.A. & Prance, G.T. 2006. **The Lecythidaceae Pages**. New York, The New York  
723 Botanical Garden. <http://sweetgum.nybg.org/lp/index.html> (Acesso em: 20/03/2010).
- 724 Mori, S.A. & Swarthout, D. 2007. Brazil nut family (Lecythidaceae) in the New World. *In*:  
725 Cleveland, C.J. (ed). **Encyclopedia of Earth**. Washington, D.C., Environment  
726 information coalition. National council for science and environment.  
727 [http://www.eoearth.org/article/Brazil\\_nut\\_family\\_\(Lecythidaceae\)\\_in\\_the\\_New\\_Word](http://www.eoearth.org/article/Brazil_nut_family_(Lecythidaceae)_in_the_New_Word)  
728 (Acesso em 15/03/2010).
- 729 Oliveira, A.A. 1997. **Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma**  
730 **floresta de terra firme de Manaus, Amazonas**. Tese de Doutorado, Universidade de  
731 São Paulo. 187p.
- 732 Oliveira, A.N. & Amaral, I.L. 2004. Florística e fitossociologia de uma floresta de vertente na  
733 Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica 34**: 21-34.
- 734 Pélissier, R.; Dray, S. & Sabatier, D. 2002. Within-plot relationships between tree species  
735 occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana  
736 investigated through canonical correlation analysis. **Plant Ecology 162**: 143-156.
- 737 Pena-Claros, M. 2001. Secondary forest succession: processes affecting the regeneration of  
738 Bolivian tree species. **PROMAB. Scientific Series 3**. Riberalta. PROMAB. 170p.
- 739 Pires-O'Brien, J. 1998. *Couratari guianensis*, *Couratari longipedicellata*, *Couratari tauari*.  
740 *In*: IUCN 2010. **IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1**.  
741 [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (Acesso em 28/05/2010).

- 742 Pires-O'Brien, M.J. & O'Brien, C.M. 1995. **Ecologia e modelamento de florestas tropicais**.  
743 Pp. 109-143. Serviço de informação e documentação. Belém, Faculdade de Ciências  
744 Agrárias do Pará.
- 745 Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.W.; Silman, M.R.; Percy Nunez, V.; Neill, D.A.; Ceron, C.E.;  
746 Palacios, W.A. & Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in  
747 upper Amazonian terra firme forests. **Ecology** 28: 2101-2117.
- 748 PNUMA & OTCA. 2008. Geo Amazônia – Perspectiva do meio ambiente na Amazônia. *In*:  
749 **Relatório do Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente e da**  
750 **Organização do Tratado de Cooperação Amazônica**. Coord. Universidad Del  
751 Pacífico – Centro de investigación. www.pnuma.org (Acesso em 24/09/2008).
- 752 Prance, G.T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate  
753 changes in the neotropics. **Annals of Missouri Botanical Garden** 69: 594-624.
- 754 Prance, G.T. & Mori, S.A. 1979. Lecythidaceae: The actinomorphic-flowered New World  
755 (*Asteranthos*, *Gustavia*, *Grias*, *Allantoma* & *Cariniana*). **Flora Neotropica** 21: 271
- 756 Procópio, L.C. 2010. **Auto-ecologia de espécies de *Couratari* (Lecythidaceae): uma**  
757 **abordagem para o manejo e conservação**. Tese de doutorado. INPA. Manaus. 143p.
- 758 Procópio, L.C. & Secco, R.S. 2008. A importância da identificação botânica nos inventários  
759 florestais: o exemplo do “tauari” (*Couratari* spp. e *Cariniana* spp. – Lecythidaceae)  
760 em duas áreas manejadas no Estado do Pará. **Acta Amazonica** 38: 31-44.
- 761 Rankin-de-Merona, J.M. & Ackerly, D.D. 1987. Estudos populacionais de árvores em  
762 florestas fragmentadas e as implicações para conservação *in situ* das mesmas na  
763 floresta tropical da Amazônia Central. **IPEF** 35: 47-59.
- 764 Ricardo, B. & Campanili, M. 2007. **Almanaque Brasil Socio Ambiental 2008**. São Paulo,  
765 ISA.
- 766 Ruokolainen, K.; Tuomisto, H.; Vormisto, J. & Pitman, N. 2002. Two biases in estimating  
767 range sizes of Amazonian plant species. **Journal of Tropical Ecology** 18: 935-942.
- 768 Salomão, R.P.; Vieira, I.C.G.; Suemitsu, C.; Rosa, N.A.S.; Almeida, S.S.; Amaral, D.D. &  
769 Menezes, M.P.M. 2007. As florestas de Belo Monte na grande curva do rio Xingu,  
770 Amazônia Oriental. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais**  
771 2: 57-153.
- 772 Schulman, L.; Toivonen, T. & Ruokolainan, K. 2007. Analysing botanical collecting effort in  
773 Amazonia and correcting for it in species range estimation. **Journal of Biogeography**  
774 34: 1388-1399.

- 775 Schulze, M.; Grogan, J. & Vidal, E. 2008. Forest certification in Amazonia: standards matter.  
776 **Oryx** 42: 229-239.
- 777 Sebbenn, A.M.; Degen, B.; Azevedo, V.C.R.; Silva, M.B.; Lacerda, A.E.B.; Ciampi, A.Y.;  
778 Kanashiro, M.; Carneiro, F.S.; Thompson, I. & Loveless, M.D. 2008. Modelling the  
779 long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure  
780 of four tropical tree species in the Amazon forest. **Forest Ecology and Management**  
781 254: 335-349.
- 782 Selaya, N.G. 2007. Sprinting, climbing and persisting: light interception and carbon gain in a  
783 secondary tropical forest succession. **PROMAB Scientific Series 11**. Riberalta,  
784 PROMAB. 158p.
- 785 Silva, U.S.C. 2003. **Fitossociologia do componente arbóreo e não arbóreo de uma floresta**  
786 **tropical em Cantá – RR**. Dissertação. Universidade Federal Rural da Amazônia-  
787 UFRA. Belém – PA. 63p.
- 788 Smartwood & Imaflora. 2005. **Resumo público de certificação – Mil Madeireira Ltda**  
789 **(Precious Woods Amazon)** – anexo lista de espécies exploradas. Estado do  
790 Amazonas. <http://www.rainforest-alliance.org/forestry/documents.pdf>. (Acesso em  
791 20/03/2008).
- 792 Tanaka, A. 1998. **Ecofisiologia do estabelecimento de plântulas em plantios de**  
793 **enriquecimento em Novo Aripuanã**. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de  
794 Pesquisa da Amazônia. 113p.
- 795 ter Steege, H. 1998. The use of forest inventory data for a National Protected Area Strategy in  
796 Guyana. **Biodiversity and Conservation** 7: 1457-1483.
- 797 ter. Steege, H. 2000. Plant diversity in Guyana. With recommendations for a National  
798 Protected Area Strategy. **Tropenbos Series** 18. Wageningen, The Tropenbos  
799 Foundation.
- 800 ter Steege, H.; Laumans, B.; Laumans-Bus, D.; Bongers, F.J.J.M. & Zondervan, G. 2003a.  
801 Long-term effects of timber harvesting in Mapane - North Suriname. Pp. 79-94. *In*: ter  
802 Steege, H. (ed) **Long-term changes in tropical tree diversity: studies from the**  
803 **Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia (Tropenbos series 22)**. Wageningen,  
804 Tropenbos International.
- 805 ter Steege, H.; Pitman, N.; Sabatier, D.; Castellanos, H; van der Hout, P.; Daly, D.C.; Silveira,  
806 M.; Phillips, O.; Vasquez, R., van Ande, T., Duivenvoorden, J., Oliveira, A.A., Renske  
807 Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., van Essen, J., Baider, B., Maas, P., Mori, S.,  
808 Terborgh, J., Nunez Vargas, P., Mogollón, H. & Morawetz, W. 2003b. A spatial

809 model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. **Biological Conservation**  
810 12: 2255-2277.

811 ter Steege, H.; Nigel, C.A.; Pitman, P.O.L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J.-F.;  
812 Prévost, M.-F.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; Hildebrand, P. & Vásquez, R. 2006.  
813 Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia.  
814 **Nature** 443: 444-447.

815 World Conservation Monitoring Centre 1998. *Couratari calycina*. In: IUCN (Eds). **IUCN**  
816 **Red List of Threatened Species. Version 2010.1**. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. (Acesso  
817 em 26/05/2010).



## Figuras e tabelas

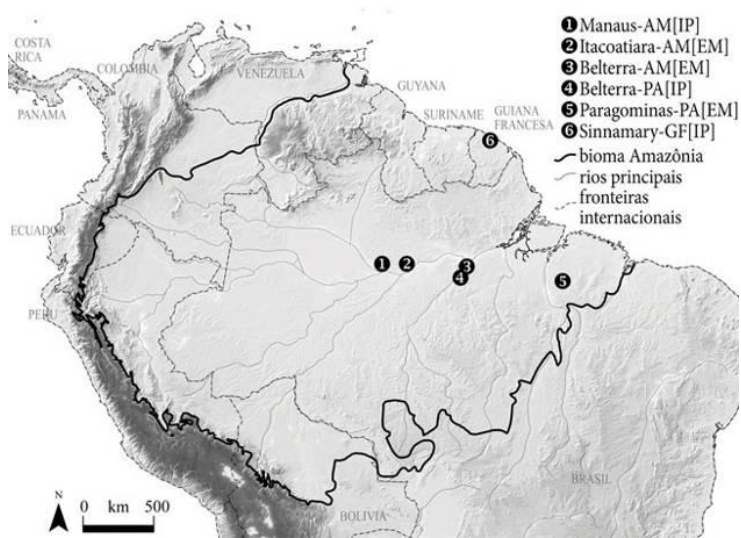


Figura 1 – Localização das áreas selecionadas para este estudo (Mapa do bioma adaptado de PNUMA & OTCA 2008; relevo adaptado do GTOPO30, cortesia U.S. Geological Survey).

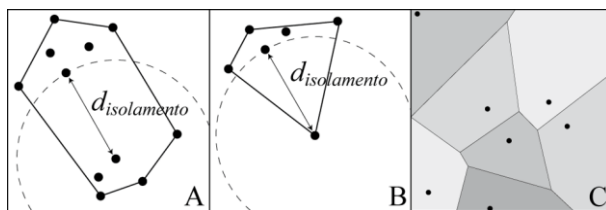


Figura 2 – A, B) Dois casos de definição do  $d_{isolamento}$  e da área de distribuição estimada através da determinação do menor perímetro contendo todas as zonas de coletas. C)

Diagramas de Voronoi: polígono em volta de uma zona de coleta corresponde ao território mais próximo desta zona.

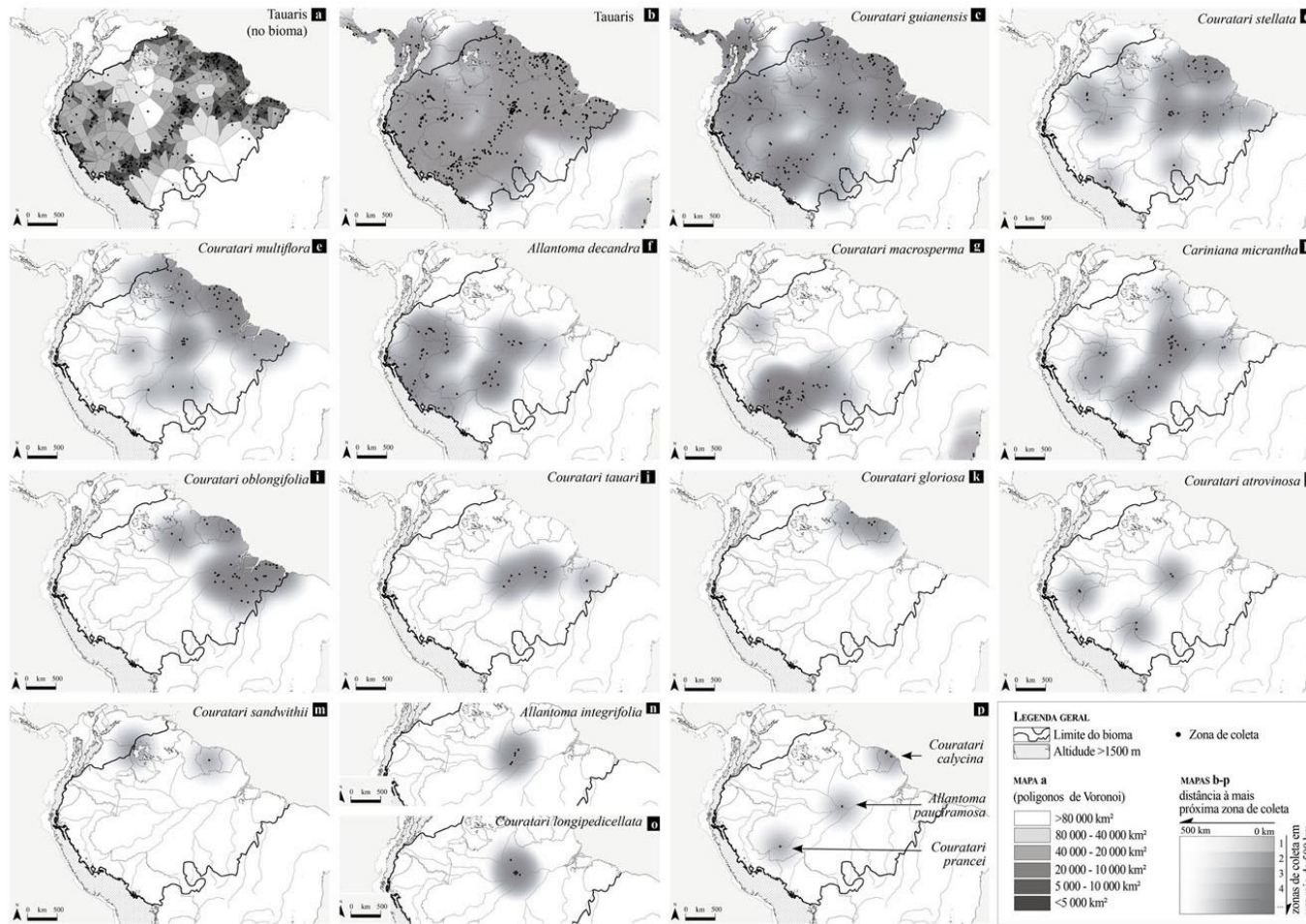


Figura 3 – Distribuições das espécies de tauari a partir das zonas de coleta: **a)** esforço de coleta ilustrado com polígonos de Voronoi; **b)** todas as espécies; **c)** distribuição pan-amazônica; **d-i)** distribuição ampla; **j-m)** distribuição regional; **n-p)** distribuição endêmica. Bioma adaptado do PNUMA-OTCA (2008)

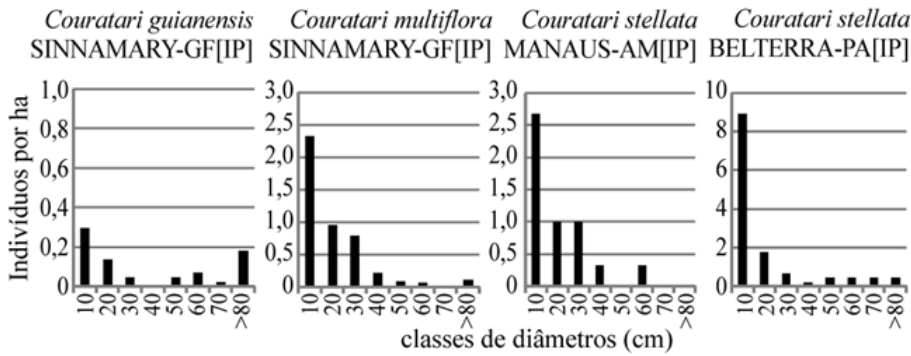


Figura 4 – Estrutura diamétrica das populações de tauari (N>15) nas três áreas inventariadas a partir de 10 cm de DAP.

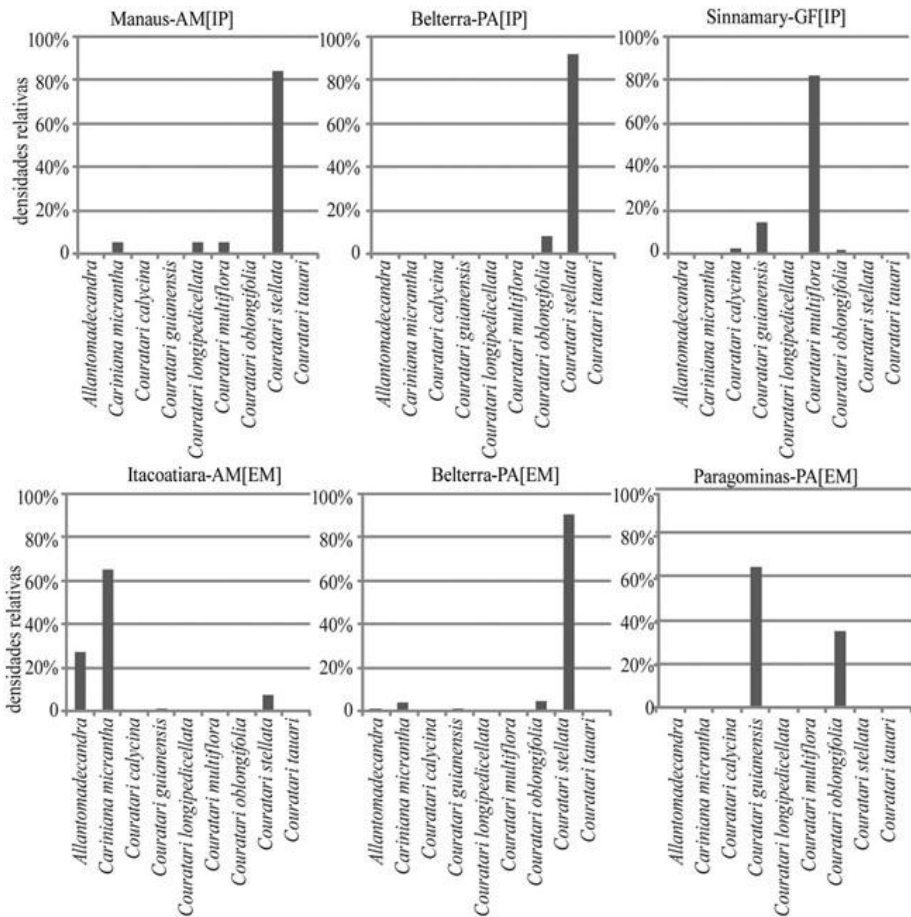


Figura 5 – Densidades relativas das espécies nas áreas estudadas.

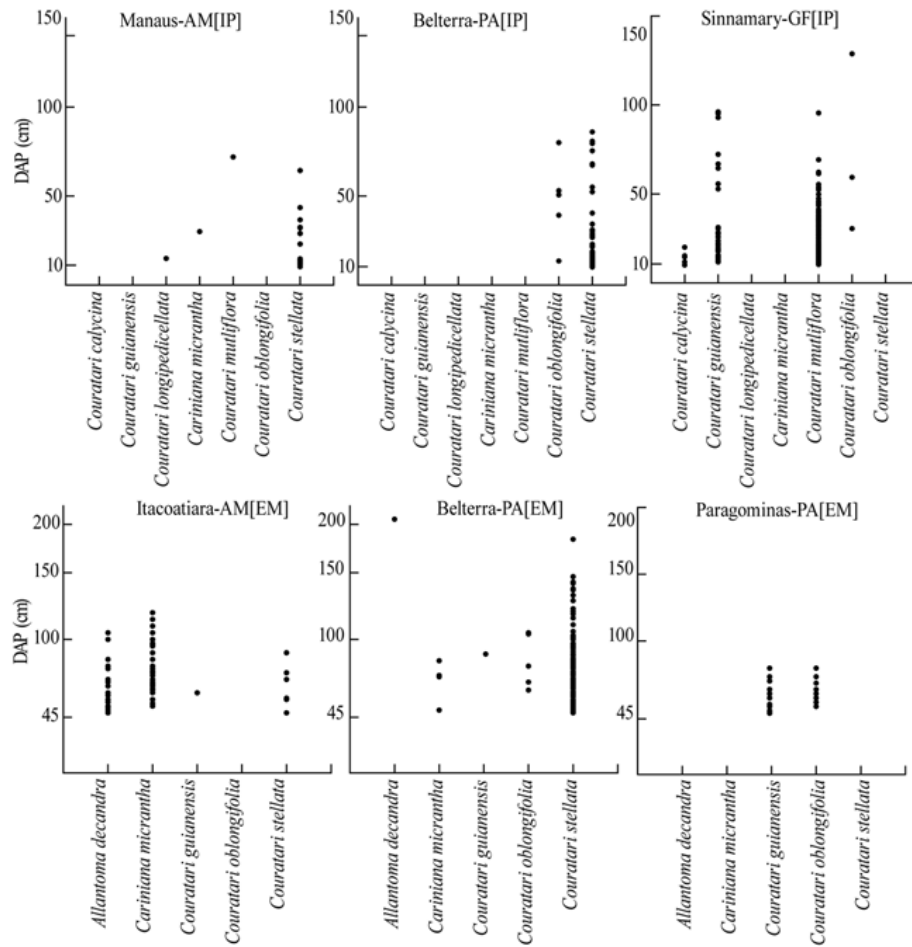


Figura 6 – Distribuição dos DAP das espécies de tauari nas áreas estudadas.

Tabela 1 – Espécies de tauari na Amazônia (Prance & Mori 1979; Mori & Prance 1990; Mori & Lepsch-Cunha 1995; Gourlet-Fleury *et al.* 2004; Mori & Prance 2006). Fontes Comércio: ITTO 2005; IBAMA 2006; 2007; AIMEX 2008. Fonte grau de ameaça: IUCN 2010 – versão 2.3.

Espécies ocorrentes no bioma Amazônia	Nomes vernaculares (BRA: Brasil; GUF: Guiana Francesa)	Espécies inventariadas neste estudo	Espécies citadas pelo comércio	Categoria de Ameaça	Critérios de ameaça
<i>Allantoma decandra</i> (Ducke) S.A. Mori, Y.-Y. Huang & Prance*	BRA: tauari, tauari vermelho	X	X		
<i>Allantoma integrifolia</i> (Ducke) S.A. Mori, Y.-Y. Huang & Prance*	BRA: tauari, jequitibá do Amazonas		X	Vulnerável	B1+2c
<i>Allantoma pauciramosa</i> (W.A. Rodrigues) S.A. Mori, Y.-Y. Huang & Prance*	BRA: tauari			Em perigo	B1+2c
<i>Cariniana micrantha</i> Ducke	BRA: castanha-de-macaco, tauari, tauari-vermelho, jequitibá-rosa e castanha-vermelha	X	X		
<i>Couratari atrovinosa</i> Prance	BRA: tauari			Em perigo	B1+2d
<i>Couratari calycina</i> Sandw.	GUF: maho-cigare	X		Vulnerável	D2
<i>Couratari gloriosa</i> Sandw.	GUF: maho-cigare				
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	BRA: tauari, tauari-branco, cachimbeiro GUF: maho-cigare	X	X	Vulnerável	A2bcde
<i>Couratari longipedicellata</i> W.A. Rodrigues	BRA: tauari	X		Vulnerável	B1+2c, D1
<i>Couratari macrosperma</i> A.C. Sm.	BRA: tauari		X		
<i>Couratari multiflora</i> (Sm.) Eyma	BRA: tauari, GUF: maho-cigare	X	X		
<i>Couratari oblongifolia</i> Ducke & R. Knuth	tauari, tauari-branco BRA, maho-cigare GUF	X	X		
<i>Couratari prancei</i> W.A. Rodrigues	-			Criticamente em perigo	B1+2d
<i>Couratari sandwithii</i> Prance	-			Vulnerável	D2
<i>Couratari stellata</i> A.C. Sm.	BRA: tauari, GUF: maho-cigare	X	X		
<i>Couratari tauari</i> O. Berg	BRA : tauari		X	Vulnerável	D2

Tabela 2 – Densidades na Amazônia (árvores/ha). D: desconhecido; PQ: pontos quadrantes; BRA: Brasil; GUF: Guiana francesa.

Áreas estudadas	Região	DAP min. (cm) de inventário		<i>Allantoma decandra</i>	<i>Cariniana micrantha</i>	<i>Couratari calycina</i>	<i>Couratari guianensis</i>	<i>Couratari longipedicellata</i>	<i>Couratari multiflora</i>	<i>Couratari oblongifolia</i>	<i>Couratari stellata</i>	<i>Couratari tauari</i>	Total Tauari	Número de espécies	
		Área (ha)												Antes da verificação botânica	Após verificação
Manaus-AM [IP]	Amazonas, BRA	10	3		0,33			0,33	0,33		5,33	6,33		D	4
		45									0,33			0,33	D
Belterra-PA [IP]	Pará, BRA	10	4,5							1,11	13,3	14,44		1	2
		45								0,67	1,78			1	2
Sinnamary-GF [IP]	Sinnamary, GUF	10	43,75			0,11	0,80		4,59	0,07		5,58		4	4
		45				0,07	0,11		0,02	0,21		3		3	
Itacoatiara-AM [EM]	Amazonas, BRA	45	150	0,17	0,42		0,01				0,05	0,65		2	4
Belterra [EM]	Pará, BRA	45	100	0,01	0,04		0,01			0,05	1,10	1,21		1	5
Paragominas-PA [EM]	Pará, BRA	45	100				0,22			0,12		0,34		1	2
Dados bibliográficos															
Catu <sup>1</sup>	Pará, BRA	15	4,8				0,83						0,83		
Aurá <sup>1</sup>	Pará, BRA	15	5				0,40						0,40		
Mocambo <sup>1</sup>	Pará, BRA	15	5,7				1,58						1,58		
Bragança <sup>2</sup>	Pará, BRA	5	1,5				1,33			14,7			16,03		
Manaus (Reserva 1501) <sup>3</sup>	Amazonas, BRA	10	100	0,40	0,29		0,21	0,14	0,24		0,77	0,03	1,36		
Manaus (Reserva 1501) <sup>4</sup>	Amazonas, BRA	20	3	0,33			0,67	0,67			0,67		2,34		
Manaus (Reserva 1501) <sup>5</sup>	Amazonas, BRA	20	400						0,10				0,10		
Manaus (Suframa) <sup>6</sup>	Amazonas, BRA	20	1				2,00				3,00		5,00		
Rodv. Manaus-Itacoatiara <sup>7</sup>	Amazonas, BRA	15	1				1,00						1,00		
Cantá <sup>8</sup>	Roraima, BRA	30	3,6							0,56			0,56		
Naussau Mountains <sup>9</sup>	Suriname	10	5,5					0,55			3,45		4,00		
Naussau Mountains <sup>10</sup>	Suriname	30	107,9								2,8		2,8		
Saül <sup>11</sup>	GUF	10	PQ						1,50		10,8				
Saint-Elie <sup>12</sup>	GUF	10	10						1,20						

<sup>1</sup> Prance & Mori 1979; <sup>2</sup> Alvino *et al.* 2005; <sup>3</sup> Mori & Lepsch-Cunha 1995; <sup>4</sup> Oliveira 1997; <sup>5</sup> Lepsch-Cunha & Mori 1999; <sup>6</sup> Silva *et al.* 2008; <sup>7</sup> Prance *et al.* 1976 in Prance & Mori 1979; <sup>8</sup> Silva 2003; <sup>9</sup> Bánki *et al.* 2003; <sup>10</sup> Milde & Inglis 1974 in Bánki *et al.* 2003; <sup>11</sup> Mori & Boom 1987; <sup>12</sup> Pélissier *et al.* 2002.

Tabela 3 – Distribuição geográfica.  $N$ : número de coletas;  $N'$ : número de zonas de coletas;  $A$ : área de distribuição (km<sup>2</sup>);  $A_v$ : média- superfície média dos polígonos de Voronoi (km<sup>2</sup>);  $A_v$  max- superfície do maior polígono (km<sup>2</sup>);  $d_{isolamento}$  e  $d_{próxima}$  em km; \* coletas fora do bioma Amazônia foram descartadas.

Espécies	$N$	$N'$	$A$	$A_v$ média ( $A/N'$ )	$A_v$ max	$d_{isolamento}$	$d_{próxima}$	Padrão de distribuição	Continuidade da distribuição
<i>Couratari guianensis</i> *	461	113	4 057 286	35 905	155 582	325	155	Pan-amazônica	Contínua
<i>Couratari stellata</i>	237	33	2 500 132	75 762	274 029	1158	197	Amplo	Disjunta
<i>Couratari multiflora</i>	157	42	2 111 533	50 275	190 367	656	161	Amplo	Contínua
<i>Allantoma decandra</i>	140	36	1 387 246	38 535	136 406	500	116	Amplo	Contínua
<i>Couratari macrosperma</i> *	142	29	1 326 646	45 746	374 346	1103	96	Amplo	Disjunta
<i>Cariniana micrantha</i>	56	24	1 285 623	53 568	159 663	563	153	Amplo	Contínua
<i>Couratari oblongifolia</i>	86	35	801 803	23 582	85 151	519	100	Amplo	Contínua
<i>Couratari atrovinosa</i>	16	6	425 839	70 973	234 136	1528	62	Regional	Disjunta
<i>Couratari tauari</i>	26	9	142 681	15 853	36 047	700	166	Regional	Contínua
<i>Couratari gloriosa</i>	40	6	52 768	8 795	18 854	365	137	Regional	Contínua
<i>Couratari sandwithii</i>	4	3	15 486			1256	55	Regional	Disjunta
<i>Couratari longipedicellata</i>	23	6	6 419	1 070	3 256	214	64	Endêmico	
<i>Allantoma integrifolia</i>	21	4	2 751	688	1 170	140	85	Endêmico	
<i>Couratari calycina</i>	8	3	1224			113		Endêmico	
<i>Allantoma pauciramosa</i>	5	1						Endêmico	
<i>Couratari prancei</i>	6	1						Endêmico	

**Funcionalidade morfo-biométrica de frutos, sementes e plântulas de espécies de *Couratari* – Lecythidaceae, com implicações para o manejo e conservação.**

*Artigo formatado de acordo com as normas da revista Annals Missouri Botanical Garden para publicação após tradução ao inglês*



## Resumo

Aspectos morfo-funcionais dos frutos e sementes de cinco espécies arbóreas de *Couratari*, conhecidas no mercado de madeira como tauari, foram estudados em relação à dispersão e germinação. As descrições e medições de frutos e sementes foram baseados em 30-100 frutos, de acordo com a espécie e 100 sementes selecionadas aleatoriamente de cada árvore coletada em florestas de terra firme da Amazônia Central (Manaus e Santarém, Brasil). A morfologia da germinação foi descrita a partir de experimentos em viveiro. As sementes de todas as espécies foram semi-enterradas em vermiculita, e as de *C. guianensis* foram semeadas também sobre argila, areia e semeadas acima e abaixo de serrapilheira. Este estudo vem complementar as informações sobre a carpologia de espécies pouco coletadas (*C. atrovinosa*, *C. tauari*, *C. longipedicellata*) e a primeira descrição do fruto da *C. atrovinosa*. A morfologia representa ferramenta eficaz na distinção as espécies. A biometria mostrou a proximidade da seção *Microcarpa* (*C. atrovinosa*) com a seção *Couratari* (*C. guianensis*) e da seção *Couratari* (*C. guianensis*) com a seção *Echinata* (*C. stellata*). Estes dados apontam a necessidade de uma revisão taxonômica de cada seção e/ou uma nova definição das variáveis dos frutos que determinam cada seção. A redução da columela durante a secagem permite uma liberação gradual das sementes antes da queda do opérculo, o que é único entre as Lecythidaceae. A semente com o hipocótilo dobrado abaixo da inserção dos cotilédones, é um tipo morfológico ainda não documentado. O estabelecimento está condicionado às semeaduras e substratos que permitem o desdobramento do hipocótilo. A plântula de *Couratari* spp. com os cotilédones foliáceos fotossintetizantes e o hipocótilo com reservas constitui um tipo morfo-funcional raro.

**Palavras-chave:** *Couratari*, regeneração, dispersão, morfologia da germinação, estabelecimento de plântulas

## Abstract

Morpho-functional aspects of the fruits and seeds of five tree species of *Couratari*, known on timber market as tauari, were studied in relation to dispersion and germination. For each species, descriptions and measurements of fruits and seeds were based on 30-100 fruits and 100 randomly selected seeds of each tree collected in terra-firme forests of Central Amazon (Manaus e Santarém, Brasil). Morphology of germination was described from experiments in nursery. Seeds of all species were half-buried in vermiculite, and seeds of *C. guianensis* were also deposited on clay, sand and spread above and below ground litter. This study presents

new informations about carpology of poorly collected species (*C. atrovinosa*, *C. longipedicellata* and *C. tauari*) and the first description of the fruit of *C. atrovinosa*. The fruit morphology represents an effective tool in distinguishing the species. The biometric datas showed the proximity of *Microcarpa* section (*C. atrovinosa*) with *Couratari* section (*C. guianensis*) and of *Couratari* section (*C. guianensis*) with *Echinata* section (*C. stellata*). These datas pointed out the necessity of a taxonomical revision of each section and/or a new definition of the fruit variables that define each section. The reduction of the columella while drying allows a gradual release of the seeds before the fall of the operculum, which is unique among Lecythidaceae. The seedlings, with hypocotyl folded below the insertion of the cotyledons, are a morphological type that was not yet documented. The establishment of seedlings is dependent of sowing and substrates that allow the hypocotyl unfolds. The seedlings of *Couratari*, with foliaceous and photosynthetic cotyledons and storage in the hypocotyls, is a rare morpho-functional type.

**Key words:** *Couratari*, regeration, dispersion, morphology of germination, establishment of seedlings

## Introdução

Entre as arbóreas de interesse madeireiro, as espécies de *Couratari* Aubl. compõem o grupo comercial chamado “tauari” (ITTO, 2005) cuja madeira é uma das dez mais comercializadas no mercado de madeira serrada do Brasil (IBAMA, 2006). *Couratari* Aubl. é composto por 19 espécies arbóreas de distribuição que abrangem a América Central e a Amazônia e algumas espécies também são presentes na mata Atlântica (Mori & Prance, 1990). Doze espécies são co-existentes em florestas de terra firme, sendo nove encontradas na Amazônia brasileira e destas, seis na Amazônia Central. Algumas espécies são endêmicas, como *Couratari longipedicellata* W.A. Rodrigues na região de Manaus outras apresentam distribuição pan-amazônica até a América Central como *C. guianensis* Aubl. (Mori & Prance, 1990; Procópio et al., 2010 *no prelo*).

O agrupamento das espécies de *Couratari* sob o mesmo nome comercial “tauari” ocasiona prejuízos econômicos e ecológicos: mascara as informações sobre a diversidade e densidade das espécies, impossibilita o conhecimento de estrutura das populações e o planejamento do manejo florestal sustentável e conseqüentemente, compromete a confiabilidade do comércio dos produtos certificados (Procópio & Secco, 1990).

As espécies de *Couratari* são agrupadas em três seções: *Echinata*, *Microcarpa* e *Couratari*, definidas principalmente pelos caracteres de flor e fruto (Mori & Prance, 1990). Algumas espécies como *Couratari multiflora* (Sm.) Eyma e *Couratari oblongifolia* Ducke & R. Knuth, florescem após soltarem as folhas e outras frutificam pouco antes de liberarem as folhas (Mori & Prance, 1990). *Couratari stellata* A.C. Sm. é a única perenifolia entre as espécies de terra-firme. Dentre as espécies, *C. guianensis* tem sido indicada como apropriada para manejo florestal (Marin & Flores, 2003). No entanto, a falta de folhas na época de reprodução resulta em amostras incompletas que dificultam a identificação correta para embasar o planejamento da exploração.

Os frutos são do tipo pixídio lenhoso ou coriáceo com opérculo fibroso que permanecem na copa e no chão por muito tempo, mesmo depois da dispersão das sementes. Desta forma, a descrição morfo-biométrica dos frutos pode representar uma ferramenta de distinção das espécies em período reprodutivo.

Apesar da co-existência de nove espécies na Amazônia Central (Procópio et al. *no prelo*), somente a morfologia externa dos frutos, sementes e plântulas de duas espécies *C. guianensis* (Prance & Mori, 1978; Mori & Prance, 1990; Marin & Flores, 2003) e *Couratari stellata* (Mori & Prance, 1990; Cruz & Carvalho, 2003) foram descritas. A morfologia do processo de germinação nunca foi descrito. No caso de espécies endêmicas e pouco abundantes, as observações morfológicas foram baseadas em poucas amostras, às vezes incompletas, pela ausência do fruto, como em *Couratari atrovinosa* Prance (Mori & Prance, 1990).

A morfologia das sementes e o tipo de germinação e plântulas podem apontar as limitações no estabelecimento e regeneração natural de algumas espécies (Hladik & Miquel, 1990; Garwood, 1996; Kozłowski, 2002). No processo germinativo, a massa e o tamanho da semente são parâmetros que podem afetar na dispersão e predação de sementes e no estabelecimento, crescimento e sobrevivência de plântulas (Michaels et al., 1988). Do ponto de vista funcional, a exposição, posição e conteúdo dos cotilédones são variáveis. Esta variação foi utilizada por Garwood, (1996) na classificação das plântulas em cinco tipos, que definem também o tipo de germinação. Nesta classificação o tipo fanero-epígea determinado por Duke & Pholhill (1981) foi dividido em dois grupos: as de cotilédones com reserva ou “phanero-epigeal-reserva – PER” e as de cotilédones foliáceos ou “phanero-epigeal-foliáceo - PEF” diferenciados pela função dos cotilédones de fazer fotossíntese ou de estocar reservas. Assim, as diversas características morfológicas das plântulas refletem adaptações específicas

aos fatores bióticos e abióticos e podem indicar sua estratégia de regeneração (Garwood, 1996).

Neste contexto, este trabalho propõe complementar informações carpológicas e de sementes, com enfoque morfo-funcional, visando a distinção das espécies, além de descrever a dispersão das sementes e o processo de germinação de espécies de *Couratari* que apresentam diferentes padrões de distribuição na Amazônia: duas de ampla distribuição (*C. guianensis* e *C. stellata*), duas de distribuição restrita (*C. longipedicellata* e *Couratari tauari* O. Berg) e uma espécie endêmica (*C. atrovinosa*), todas co-existent em florestas de terra-firme na Amazônia Central

### Material e métodos

Os frutos e sementes das espécies de *Couratari* foram coletados em duas áreas na região da Amazônia Central (Manaus, Amazonas) e duas áreas na região da Amazônia Oriental (Belterra, Pará). Ao norte de Manaus, a 26 km da rodovia AM-10, está localizada a Reserva Florestal Adolpho Ducke (RD, 03°00'00"- 03°08'00"S; 59°52'40"- 59°58'00"O) e a 45 km da BR-174 a Estação Experimental de Silvicultura Tropical da ZF2 (EEST-ZF2, 02°37'-02°38'S, 60°09'-60°11'O). Nesta região o clima predominante é do tipo Afi no sistema de Köppen-Geiger (Kottek et al., 2006), com chuvas abundantes e bem distribuídas ao longo do ano e precipitação anual variando de 1800 a 2900 mm. Em Belterra, na Floresta Nacional do Tapajós, ao longo da BR-163 está localizada a área do Projeto Bom Manejo (km 67 - 2°53'00"S; 54°55'32"O) e a área do Projeto Dendrogene (km 83 - 2°45'00"S; 2°55'00"O), onde o clima é do tipo Ami no sistema de Köppen-Geiger (Kottek et al., 2006) com predominância de chuvas de monção e precipitação anual de 1900 a 2100 mm. Nas duas regiões, o período de março a maio consiste na estação chuvosa mais intensa e agosto a outubro na estação mais seca (Luizão & Vasconcelos, 2005; Pinto et al., 2008; Sebbenn et al., 2008); a temperatura média anual é de 26 °C com variação térmica anual inferior a 5 °C e umidade relativa média anual variando entre 84 e 90% (Ribeiro, 1976; Costa et al., 2007).

Das árvores amostradas foram feitas exsicatas e depositadas nos herbários do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e da Embrapa Amazônia Oriental (IAN). Sendo duas árvores de *C. guianensis* (A1 na Reserva Florestal Adolfo Ducke – INPA, Procópio 707 e A2 na EEST-ZF2 - INPA, Procópio 708) e de *C. stellata* (A1 e A2, - IAN, Procópio 735 e 736, ambas na Floresta Nacional do Tapajós) e uma árvore de *C. atrovinosa*, *C.*

*longipedicellata* e *Couratari tauari* (na Reserva Florestal Adolfo Ducke – INPA, Procópio 714; 713 e 710 respectivamente). Quando maduros, os frutos liberam os opérculos fibrosos que não possuem atrativos aos dispersores e cujo peso condiciona a queda a curtas distâncias. Assim, foi possível estimar a produção de frutos por árvore através da contagem dos opérculos caídos em uma área com raio duas vezes o tamanho da copa marcada abaixo das duas árvores de *C. guianensis*. A contagem foi feita até que todos os opérculos da copa foram liberados.

Nas descrições morfo-biométricas foram utilizados 30 a 100 frutos e 100 sementes coletadas aleatoriamente de cada árvore. No pixídio a mensuração feita com paquímetro digital definiu o comprimento, a largura, a largura da abertura e a espessura do endocarpo (Figura 1). No opérculo, foi mensurado o comprimento (incluindo a columela), a largura e a largura da columela (Figura 2). Das 100 sementes selecionadas foram medidos o comprimento e a largura total (incluindo a ala) e no embrião o comprimento, largura e espessura (Figura 3). Frutos maduros, coletados fechados, foram secados sobre ventilador em posição natural de dispersão e pesados imediatamente após a liberação espontânea dos opérculos. A massa fresca (MF) foi determinada em balança analítica (precisão de 0.001g) após a dispersão e a massa seca após a secagem em estufa a  $105 \pm 3$  °C. A massa seca das sementes foi obtida de uma subamostra de 10 sementes com ala. A perda de massa na secagem foi calculada pela diferença da massa fresca com a massa seca dos pixídios e opérculos e das sementes. Considerando a forma similar das sementes das espécies selecionadas e a premissa de que sementes mais leves com alas maiores alcançam maior distância de dispersão, foi calculada a razão entre a superfície da semente e a massa fresca da semente com ala para verificar a possibilidade. A superfície foi obtida pelo programa *ImagiJ*®1.4g baseada em fotografias em alta resolução.

A descrição morfológica dos frutos, sementes e do processo germinativo foi baseada na terminologia de Martin (1946), Mori & Prance (1990), Barroso et al. (1999) e Camargo et al. (2008). O processo germinativo foi descrito a partir de um ensaio de germinação com duas replicas de 20 sementes semeadas em viveiro aberto e coberto por telhas transparentes do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia em Manaus (INPA) com temperatura que variou entre 26 °C mínimo a 36 °C máximo com UR  $85 \pm 10$  %. As sementes foram semi-enterradas na posição lateral em vermiculita de granulação média depositada em recipientes plásticos (18 x 28 x 5 cm) cobertos com vidro para retenção da umidade na fase inicial da germinação. O

ensaio foi regado e monitorado três vezes por semana. A semente foi considerada germinada quando emitia 5 mm da radícula e a plântula considerada estabelecida quando os cotilédones estavam completamente expandidos.

Devido à morfologia peculiar do processo germinativo, foi feita a análise do estabelecimento de plântulas de *C. guianensis* sobre substrato de areia e argila e com adição de serrapilheira em quatro tratamentos de semeadura, sendo: T1 – sobre areia; T2 - sobre argila; T3 - abaixo da serrapilheira sobre argila; e T4 – acima da serrapilheira sobre argila. Cada tratamento foi montado com quatro replicas de 25 sementes em caixas plásticas (55 x 40 x 20 cm) contendo cerca de 10 cm de cada substrato além de 10 cm de serrapilheira. Os substratos e a serrapilheira fina foram coletadas em floresta mista de sub-bosque localizada próximo ao viveiro do INPA. O ensaio foi montado em ambiente de sombra natural de condições semelhantes ao sub-bosque florestal durante a estação chuvosa. O processo foi monitorado de fevereiro a maio, no período de dispersão das sementes e finalizado quando constatada a formação das plântulas ou mortalidade de todas as sementes semeadas.

A diferença entre as variáveis biométricas e os tratamentos foi verificada pela análise de variância, após verificação dos preceitos de normalidade (Teste de Shapiro-Wilk) e homogeneidade (Teste de Levene) dos dados, seguido do Teste de Tukey com intervalo de confiança de 95% (ou  $P < 0,05$ ).

## Resultados

### *Os frutos das espécies de Couratari*

As cinco espécies selecionadas representam as três seções taxonômicas definidas por Mori & Prance (1990) para o gênero *Couratari*: seção *Echinata* (*C. stellata*), seção *Microcarpa* (*C. atrovinosa*), e seção *Couratari* (*C. guianensis*, *C. longipedicellata* e *C. tauari*; Figura 1, Tabela 1). A descrição carpológica de *C. atrovinosa* complementou as informações para caracterização desta espécie na seção *Microcarpa*, sendo que até então o fruto não tinha sido descrito.

As variáveis morfológicas do fruto que melhor diferenciaram as cinco espécies de *Couratari* estão resumidas na Tabela 1 sendo: a forma do pixídio, a presença e posição do estipe, a presença evidente ou ausência do anel da calicina, a textura da superfície externa, a presença de linhas longitudinais (Figura 1), a forma da abertura do pixídio e a forma do opérculo. Na biometria os valores das variáveis se sobrepuseram entre as espécies, não sendo

confiáveis na diferenciação das mesmas. Entretanto, a biometria somada a morfologia constituem a base da definição das seções taxonômicas. Assim, foi possível distinguir *C. stellata* (seção *Echinata*) pelo pixídio campanulado de abertura geralmente quadrangular, pela ausência do estipe, pela posição central da inserção do estipe e pela textura cartácea e externamente crustácea com o anel da calicina evidente (Figura 1A). Esta espécie apresentou os frutos mais leves (20 g) entre as espécies estudadas e os menores pixídios e opérculos (6.4 e 6.3 cm respectivamente;  $F=173$ ;  $gl=6$ ;  $P<0.0001$ ; Tabela 2). *C. atrovinosa* (seção *Microcarpa*), assemelhou-se a *C. tauari* (seção *Couratari*) no pixídio campanulado a cônico com abertura circular revoluta, na inserção lateral do estipe em ângulo de 45°, pela presença de linhas longitudinais e anel da calicina evidente. Contudo, no pixídio de *C. tauari* se destaca a região supra-calicina de coloração mais clara que a região infra-calicina (Figura 1D). No opérculo, *C. atrovinosa* foi radialmente fissurado, enquanto *C. tauari*, apresentou uma protrusão central que ocorreu apenas nesta espécie. Em dimensões, o pixídio de *C. atrovinosa* apresentou comprimento (10 cm) próximo aos das espécies da seção *Couratari* (9.8--14.1 cm), porém foi o mais estreito entre as cinco espécies, tendo a menor largura (3 cm;  $F=161$ ;  $gl=6$ ;  $P<0.0001$ ; Tabela 2) e abertura pequena do pixídio (2.6 cm). *C. tauari* se destaca por ter o fruto de maior massa entre as cinco espécies (51.4g MF e 37.6 g MS) com pixídio e opérculo grandes (14.8 x 4.4 cm e 11.6 x 3.3 cm respectivamente) e endocarpo espesso (5.2g). Na seção *Couratari*, o pixídio cilíndrico a triangular de *C. longipedicellata* distinguiu-se de *C. guianensis* por ser mais anguloso e largo no meio (Figura 1C) e pelo endocarpo mais fino (2.5 mm;  $F=71.1$ ;  $gl=6$ ;  $P=0.0001$ ); o opérculo mais pesado (9.3 g MS;  $F=31.03$ ;  $gl=6$ ;  $P=0.0001$ ) com columela maior em largura (2.5 cm;  $F=50.3$ ;  $gl=6$ ;  $P=0.0001$ ) entre as espécies estudadas. Os frutos de *C. guianensis* foram distintos dos demais pela forma cilíndrica com o anel da calicina pouco visível, pela inserção central, algumas vezes lateral, do estipe no pixídio e a textura lenhosa com lenticelas discolores evidentes (Figura 1E). Nesta espécie houve diferença significativa na biometria entre as matrizes A1 (Reserva Ducke) e A2 (ZF-2), especialmente no tamanho do pixídio (comprimento de 9.8 e 14.1cm;  $F= 173$ ;  $gl=6$ ;  $P<0.001$  e largura de 3.6 cm e 4.8 cm;  $F= 161$ ;  $gl=6$ ;  $P<0.001$  respectivamente). Além de maiores, os frutos da matriz A2 continham também um número maior de sementes (26, versus 18 da matriz A1). No entanto, esta matriz produziu em 2007 menos frutos (2121 frutos com produção estimada em aproximadamente 55000 sementes) que a matriz A1 (2607 frutos e aproximadamente 46000 sementes). A menor quantidade média de sementes (11,6

sementes/fruto) por fruto foi observada em *C. atrovinosa* e *C. longipedicellata*. As diferenças biométricas inter e intra-específicas apontadas no teste de Tukey estão indicadas na Tabela 2.

#### *As sementes das espécies de Couratari*

As sementes das espécies estudadas são muito similares e em geral, apresentaram forma achatada, plana, variando entre elíptica, oblonga, oval a obovada (Figura 1); ala de coloração marrom clara de textura muito fina e membranosa e o funículo proeminente que circunda completamente o embrião (Figura 1A). Na superfície da semente de *C. longipedicellata* manchas escuras se destacaram sobre o tegumento marrom-claro, mas há necessidade de confirmar esta observação em outros indivíduos. As sementes de *C. stellata* se destacaram pelo maior peso (0.36g MF; 0.22g MS), pela forma curta e larga (6.0 x 1.9 cm) e pelo maior embrião (3.5 x 1.0 cm). As sementes de *C. atrovinosa* se destacaram pela menor superfície (5,3 cm<sup>2</sup>) e pelo embrião espesso (1.7 mm). Ao contrário, as de *C. tauari* apresentaram a maior superfície devido à ala grande.

Internamente, as sementes apresentaram o embrião envolvido apenas por uma película hialina. Segundo Martin (1946) que considera tamanho e forma, o embrião é do tipo curvado total, pois seu volume ocupa toda dimensão da semente. O eixo hipocótilo-radicular contém reservas e apresenta uma dobradura, localizada a cerca de um quarto abaixo da inserção dos cotilédones, sendo uma característica peculiar em todas as espécies estudadas. (Figura 3A<sub>3</sub>). Os cotilédones foliáceos são plicados opostos, inicialmente esbranquiçados e tornam-se verdes e fotossintetizantes na expansão (Figura 3A<sub>1</sub>-A<sub>3</sub>).

Nas plântulas o hipocótilo, ainda com reservas, apresenta forma bilateralmente achatada e, em corte transversal, oval e emarginada com superfície verde clara, em *C. stellata* algumas vezes avermelhada; lisa e glabra, mantendo o vestígio da dobradura evidente (Figura 3E). Os cotilédones expandidos apresentam pecíolo muito curto (até 1 mm), ou são sésseis; forma ovada a lanceolada em *C. stellata* e orbicular nas demais espécies, a margem inteira e a venação pinada, broquidódroma com veia secundária impressa, conspícua e superfície bulata. O epicótilo curto (2 a 5 mm) apresenta forma circular em corte transversal, glabro em *C. stellata*, *C. atrovinosa*, *C. longipedicellata*. Em *C. guianensis* a pubescência ferrugínea está presente no epicótilo e nas nervuras das primeiras folhas. Na venação broquidódroma com terciárias oblíquas e impressas, as primeiras folhas assemelham-se às folhas de árvores adultas, porém se diferencia na margem serreada. As primeiras folhas de *C. atrovinosa*, *C. longipedicellata*, *C. stellata* foram semelhantes entre si pela forma elíptica ou obelíptica,



ápice acuminado e margem levemente a fortemente serreada e sem peculiaridade na venação, não podendo ser diferenciadas e comparadas às adultas.

#### *Funcionalidade dos frutos - Proteção e dispersão das sementes*

Os frutos, com o endocarpo lenhoso ou coriáceo quando maduros, e mole ou pouco rígido quando imaturos não representaram atrativo comestível. Porém, em todas as árvores foi observado um alto número de frutos danificados com vestígios de danos causados principalmente por aves (*Psittacidae*), que rasgaram os pixídios fibrosos para comer a sementes. Além destas aves, macacos (*Ateles paniscus*, *Cebus apella* e *Saimiri sciureus*) foram observados nas copas de *C. atrovinosa*, *C. longipedicellata*, *C. oblongifolia* e *C. tauari*. Entre as espécies estudadas, somente *C. guianensis* foi coletada com frutos sem danos. De cerca de 100.000 opérculos coletados nas duas matrizes, nenhum foi notado com dano. O endocarpo de *C. guianensis* não apresentou espessura maior que as demais espécies. Assim esta variável não pode ser a causa da ausência de predação nos frutos desta espécie.

A dispersão das sementes ocorreu de forma gradual (Figura 2). O mecanismo consistiu na abertura do pixídio na fissura do opérculo, mas devido à forma da columela, longa e larga na região central, o opérculo permaneceu preso ao pixídio, deixando uma fresta por onde as sementes mais próximas da abertura foram liberadas, uma a uma. A disposição das fibras dos pixídios e principalmente do opérculo (Figura 2) proporcionou a secagem gradual que controlou a abertura do fruto. Conforme a secagem do opérculo a columela se afinou e caiu quando o seu diâmetro foi menor que a abertura do pixídio, liberando assim, as sementes restantes. Pixídios maduros possuem o teor de água que varia de 12 a 45 %; a secagem resultou na perda de 18 a 68% do seu volume total e, em relação ao pixídio, os opérculos perderam mais que o dobro de seu volume variando de 49 a 75% (Tabela 2). *C. atrovinosa* e *C. longipedicellata* apresentaram alta perda de água tanto no pixídio como no opérculo (61 e 69%; 68 e 57%, respectivamente). Os pixídios de *C. guianensis*, *C. stellata* e *C. tauari* não apresentaram grandes perdas após secagem. No opérculo, porém *C. guianensis* apresentou diferença significativa (75%; Tabela 2) em relação às outras espécies.

A forma e tamanho da ala, o peso das sementes, além da altura das árvores e o vento determinam a distância de dispersão. Assim, apesar da morfologia similar das sementes, as variáveis biométricas podem indicar uma vantagem de *C. guianensis* sobre as demais espécies devido a razão entre a sua grande superfície e o seu menor peso (77 cm<sup>2</sup>/g). Ao contrário, *C.*

*atrovinosa* e *C. stellata* apresentaram pequenas superfícies e embriões relativamente pesados, resultando numa razão de 25 cm<sup>2</sup>/g para ambas.

#### *Morfologia do embrião e o estabelecimento de plântulas*

Considerando a classificação de Miquel (1987), a germinação é do tipo epígea fanerocotiledonar com formação de plântulas do tipo PEF (Phanero-epigeal-foliacea), porém com o hipocótilo com reserva. O processo iniciou com a protrusão da radícula em um pólo da semente e da emergência dos cotilédones lateralmente através do rompimento do tegumento membranoso, permanecendo o hipocótilo dobrado e geralmente coberto pelo tegumento (Figura 3C). A raiz primária grossa se alonga muito, antes da formação das raízes secundárias. Somente após sua fixação no substrato, o hipocótilo consegue elevar os cotilédones que por sua vez, iniciam a expansão antes do desdobramento completo e alongamento do hipocótilo (Figura 3A<sub>3</sub>). A marca da dobradura com vestígios do tegumento permanece, muitas vezes, até a formação das primeiras folhas (Figura 3D-E).

A necessidade de desdobramento do hipocótilo para o estabelecimento apontou obstáculos na regeneração inicial: o tipo de substrato e a profundidade de semeadura. Quando comparada a germinação acima de dois substratos, areia e argila e acima e abaixo da serrapilheira, a baixa porcentagem de plântulas formadas no substrato arenoso apontou a particularidade do estabelecimento de plântulas de *Couratari* (Figura 4). Para ficar reto e elevar os cotilédones, há a necessidade da penetração da raiz no substrato. Na semeadura acima do substrato, a raiz primária muito grossa apresentou dificuldade em penetrar em areia e argila. No entanto, a raiz não apresentou dificuldade de penetrar na serrapilheira, a qual forneceu estabilidade à plântula para erguer a parte aérea. Quando semeada abaixo da serrapilheira, o peso deste substrato aparentemente forneceu um apoio que possibilitou a penetração da raiz na argila. A serrapilheira leve com muito espaço não prejudicou o desdobramento do eixo hipocótilo-radicular e permitiu a elevação dos cotilédones acima do substrato, refletido no alto percentual de estabelecimento de plântulas (Figura 5).

Quanto a profundidade de semeadura, *Couratari guianensis* semeada a mais de 2 cm de profundidade em vermiculita de granulação média resultou em alto índice de mortalidade pela incapacidade de elevação dos cotilédones (75% de sementes mortas; *dados não publ.*). Desta forma, foi adotada a semeadura semi-enterrada, posicionando as sementes lateralmente no substrato que resultou no sucesso de formação de plântulas no viveiro (82% das sementes de *C. guianensis* semeadas). Comparando o estabelecimento das cinco espécies nesta

condição, foi observado que *C. guianensis* apresentou a maior velocidade, iniciando o processo no 24° dia e finalizando no 53° dia. *C. stellata* necessitou do maior período com formação de plântulas iniciando no 44° dia e finalizando no 105° dia após a semeadura. As demais espécies ocuparam posição intermediária entre estas duas (Figura 4). Assim, existe sobreposição dos tempos de germinação e o grupo em geral germinou entre o 24° e 105° dia, indicando o período de dormência das espécies e a impossibilitando de distinção das espécies pelo tempo de germinação (Figura 4).

## Discussão

### *Contribuição da morfo-biometria na taxonomia do gênero*

A divisão de *Couratari* concebida por Mori & Prance, (1990) baseada em variáveis da flor e do fruto como a presença/ausência do estipe no pixídio, a textura, o tamanho e o peso, teve como objetivo agrupar as espécies taxonomicamente próximas em três grupos. As variáveis morfológicas utilizadas na distinção das cinco espécies estudadas (forma do pixídio; a forma da abertura; presença e posição do estipe; presença evidente do anel da calicina; textura da superfície externa; presença de linhas longitudinais e forma do opérculo) contribuíram na melhor definição dos grupos, principalmente da seção *Microcarpa*, com a primeira descrição do fruto de *C. atrovinosa*.

Os frutos de *C. atrovinosa* descritos neste trabalho ultrapassaram as medidas biométricas estabelecidas por Mori & Prance (1990) para a seção *Microcarpa*, mostrando a necessidade de revisão do gênero baseado em maior amostragem e inclusão das variáveis sugeridas para os frutos.

A seção *Couratari* é constituída pelas espécies: *C. guianensis*, *C. longipedicellata*, *C. prancei*, *Couratari calycina* Sandw., *C. gloriosa* Sandw. e *C. tauari*, sendo as três últimas consideradas bem distintas e taxonomicamente isoladas. (Mori & Prance, 1990). A morfologia do fruto apontou semelhanças entre *C. tauari* (seção *Couratari*) e *C. atrovinosa* (seção *Microcarpa*) e a biometria a aproximação de *C. atrovinosa* (seção *Microcarpa*) a *C. longipedicellata* (seção *Couratari*). As variações biométricas intra-específicas de *C. guianensis* (seção *Couratari*) indicaram que tamanho e peso do fruto só podem ser considerados como complemento da morfologia, já que uma das matrizes apresentou dimensões próximas a *C. stellata*. (seção *Echinata*). Os resultados reforçaram a seção *Couratari* com a adição de informações de frutos e sementes das espécies endêmicas pouco amostradas, *C. longipedicellata* e *C. tauari*.

### *Morfo-biometria e predação*

Espécies com dispersão anemocórica aproveitam das condições mais favoráveis da estação seca para deiscência e liberação das sementes (Croat, 1969). No entanto, o final da estação chuvosa até o meio da estação seca é relatado como o período de maior escassez de frutos, onde os macacos e outros predadores concentram a predação sobre poucas espécies disponíveis (Peres, 1994). Um alto índice de predação das sementes na estação seca foi observado em *Cariniana micrantha*, outra espécie de dispersão anemocórica entre as Lecythidaceae e em *Couratari guianensis* na região do Rio Urucu (Tefé, Amazonas; Peres, 1991) e na região de Manaus (Lepsch-Cunha et al., 1999) e em *Couratari multiflora* nas proximidades de Manaus (Amazonas; Lepsch-Cunha & Mori, 1999). Neste estudo, entre as cinco espécies coletadas, *C. guianensis* e *C. stellata* foram coletadas no pico da estação chuvosa e de todas as espécies, apenas os frutos de *C. guianensis* foram observados sem danos. Assim, independente da espessura, forma ou textura do pixídio, a disponibilidade de frutos de outras espécies em árvores próximas parece ser o único fator que determina a predação das sementes das espécies de *Couratari*.

### *Morfo-biometria e dispersão*

Dentre as espécies de Lecythidaceae, apenas *Couratari* spp. e *Cariniana* spp. apresentam frutos com columela alongada e sementes dispersas pelo vento (Mori & Prance, 1990). Em *Cariniana* spp. a columela é lenhosa, diferente da columela fibrosa de *Couratari* spp. Desta forma, a dispersão das sementes das espécies de *Cariniana* ocorre de forma abrupta, após a ruptura da fissura do opérculo, enquanto nas espécies de *Couratari* ocorre de forma gradual.

As sementes das *Carinianas* são de formato ovóide e possuem ala unilateral (Camargo et al. 2008), com peso em um extremo, definindo a trajetória espiralada da dispersão, contrapondo a trajetória plana da dispersão das espécies de *Couratari*.

Em *C. guianensis*, as sementes leves com o embrião pequeno e ala grande, protegidas por um grande fruto pode indicar o maior investimento na dispersão que na germinação. Ao contrário, o fruto pequeno a baixa desidratação do opérculo; a menor razão superfície/peso e o maior volume do embrião de *C. stellata*, podem ser traduzidos em um maior investimento na germinação que na dispersão. Contudo, *C. stellata* se destaca entre as Lecythidaceae pela

altura emergente das árvores (Mori & Swarthout, 2007), o que favorece a dispersão de suas sementes.

#### *Sementes e plântulas de Couratari*

Na morfologia as sementes e a germinação de *Couratari* apresentam peculiaridade que o destacam na família Lecythidaceae. A presença de ala na semente ocorre apenas nos representantes de *Cariniana* e *Couratari*, sendo que em *Cariniana* o funículo é disposto em forma de veia ao longo da ala, enquanto em *Couratari* o funículo contorna completamente o embrião (Mori & Prance, 1990). Os cotilédones foliáceos estão presentes nos representantes de *Cariniana*, *Couratari* e *Couroupita* Aubl. (Mori & Prance, 1990), mas somente em *Cariniana* (Camargo et al., 2003) e em *Couratari* estes cotilédones são acompanhados do hipocótilo com reservas na fase embrionária e somente em *Couratari* esta reservas persistem durante todo o estabelecimento da plântula até a formação das folhas secundárias. Em *Cariniana*, o embrião é curvado com eixo hipocótilo-radicular sobreposto ao cotilédone. A germinação unipolar ocorre com protrusão da radícula seguida do alongamento do hipocótilo e conseqüente elevação dos cotilédones (Camargo et al., 2008). A peculiaridade do embrião de *Couratari* consiste em ser curvado, com uma dobradura, a um quarto da altura do hipocótilo, que se desdobra resultando na protrusão e elevação dos cotilédones. O tipo curvado de *Cariniana*, na inserção dos cotilédones foi citado por Martin (1946), mas o tipo de *Couratari*, curvado no meio do eixo não tinha sido descrito ainda.

Os cotilédones de *Couratari* persistem por um longo tempo após a protrusão, mesmo após a formação das folhas secundárias e somente nesta fase, o hipocótilo começa a reduzir sua espessura utilizando suas reservas (*obs. pess.*). Garwood (1996) sugere um sistema de classificação de plântulas que enfatiza a morfo-funcionalidade das estruturas onde destaca a raridade da plântula cujo cotilédone tem função fotossintética e o hipocótilo de estocagem de reserva ( $P_{C}R_{H}$ - photosynthesis cotyledon; reserves stored hypocotyl). Para este autor, a única espécie conhecida mais próxima desta classificação era *Chrysochlamys eclipes* (Clusiaceae), uma pequena árvore com funções estruturais ainda pouco esclarecidas.

Plântulas do tipo PEF (phanero-epigeal-foliáceo) são tipicamente de espécies pioneiras. Contudo, cotilédones foliáceos, largos e persistentes têm sido observados, em algumas espécies tolerantes a sombra nos sub-bosques de florestas tropicais (Ng, 1978; Hladik & Miquel, 1990; Okali & Onyeachusim, 1991).

O grau de tolerância a sombra no estabelecimento não tem sido relacionado à massa da semente de espécies arbóreas (Augspurger, 1984), mas o tamanho da semente tem apresentado forte relação com o tipo de plântula (Gardwood, 1996). Plântulas do tipo faneroepigial ocorrem em apenas 50% das espécies com sementes maiores que 20 mm (Ng, 1978) e as do tipo PEF ocorre em apenas 5% das espécies com sementes maiores que 40 mm (Ng, 1978). O comprimento das sementes das espécies de *Couratari* deste estudo variou entre 24 e 35 mm (sem ala). Neste contexto, as sementes de *Couratari* estão no limite do tamanho para PEF, maior que *Cariniana micrantha* com 15 mm (Camargo et al., 2003).

Devido ao tamanho e à forma plana da ala, após a dispersão as sementes se dispõem em posição lateral do embrião na superfície do substrato. O tamanho considerável do embrião e a necessidade do seu desdobramento impedem que a germinação ocorra se as sementes são enterradas ou dispostas abaixo de substratos pesados. Porém se forem coberta por material orgânico leve como a serrapilheira, conseguem germinar e se erguer. A ausência de luz não inibe da germinação, pois as sementes mostraram alta porcentagem de germinação no escuro (Procópio, *no prelo*).

O processo de estabelecimento da plântula dependendo das condições adequadas ao desdobramento do hipocótilo pode ser visto como entrave para a regeneração *Couratari*. Contudo, a reserva do hipocótilo atuando no alongamento das raízes e a serrapilheira funcionando como suporte para o desenvolvimento da plântula mostra a adaptação destas espécies a ambientes alterados, já que solos argilosos com acúmulo de liteira são típicos de clareiras (Bazzaz & Pickett, 1989) e ambientes de floresta em sucessão tardia.

## **Conclusão**

A morfo-biometria dos frutos permitiu a distinção entre as espécies, ao passo a morfologia das sementes, o processo e o período de germinação foram similar entre as mesmas.

A descrição morfológica do fruto de *Couratari atrovinosa* (da seção *Microcarpa*) mostra a relação desta espécie com as da seção *Couratari* e a análise dos dados biométricos indicou a necessidade de uma revisão dos táxons em cada seção e nova definição das variáveis que definem cada seção.

Aparentemente, peculiar aos representantes de *Couratari*, é o mecanismo de dispersão, com a liberação gradual das sementes condicionada pela secagem dos frutos e o processo de germinação, onde a dobradura no eixo hipocótilo-radicular do embrião representa limitações

indicando a dependência da matéria orgânica depositada sobre o substrato mineral e da profundidade de semeadura para o sucesso do estabelecimento da plântula.

### **Agradecimentos**

Ao CNPq pela bolsa cedida a primeira autora, a FAPEAM-INPA (Proj. Ecologia e Manejo de Sementes e Mudanças) e ao CIRAD (Projetos FFEM e Floresta em Pé) pelos recursos para coleta de dados. Agradecemos ao INPA-CPST, a equipe do Laboratório de sementes II-CPST-INPA, em especial ao bolsista Daniel Oliveira. Ao Dr. Niro Higuchi e sua equipe e a Embrapa Amazônia Oriental Dr. Ademir Ruschel e equipe do Projeto Bom Manejo e equipe do Projeto Dendrogene pelo apoio no trabalho de campo na ZF2 e em Belterra, respectivamente. Aos assistentes de campo e em memória, a Raimundo Feitosa

### **Referências bibliográficas**

- Augspurger, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedling: a comparative study of grown and survival. *J. ecol.* 72: 777-795.
- Barroso, G. M., M. P. Amorim, Peixoto A. L., C. L. F. Ichaso. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. UFF, Viçosa. 443p.
- Bazzaz, F. A. & S. T. A. Pickett. 1989. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- Camargo, J.L.C.; Ferraz, I.D.K.; Sampaio, P.T.B. 2003. *Cariniana micrantha* Ducke. *Manual de Sementes da Amazônia*. v. 2. INPA. Manaus.
- Camargo, J. L. C.; I. D. K. Ferraz, M. R. Mesquita, B. A. Santos & H. D. Brum. 2008. Guia de Propágulos e Plântulas da Amazônia. Vol. 1. INPA. Manaus- AM. 168p.
- Costa, D. H. M., J. O. P. Carvalho & E. Van den Berg. 2007. Crescimento diamétrico de maçaranduba (*Manilkara huberi* Chavaliere) após a colheita da madeira. *Amazônia: Ci. & Desenv.* 3: 65-76.
- Croat, T. B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Ann. Miss. Bot. Garden.* 56: 295-307.
- Cruz, E.D, J. E. U. de Carvalho. 2003. Biometria de frutos e germinação de sementes de *Couratari stellata* A. C. Smith (Lecythidaceae). *Acta Amazonica.* 33: 381-388.
- Duke, J. A. & R. M. Polhill. 1981. Seedling of Leguminosae. *In*. Polhill, R. M. & Raven, R. M. (eds.) *Proceedings of the International Legume Conference*. Kew, 1978. V.2: Advances in Legume Systematics. Royal Botanic Garden. Kew. Part. 2. Pp. 941-949.

- Garwood, N. C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. Pp. 56--129. *in* Swaine, M. D. (Ed.) The ecology of tropical forest tree seedling. Man and The Biosphere series. Vol. 17. UNESCO/ Pantenon, Paris.
- Hladik, A. & S. Miquel. 1990. Seedling types and plant establishment in African rain forest. In Bawa, K.S. and Hadley, M. (eds) Reproductive ecology of Tropical Plants, UNESCO/ Pantenon, Paris. Pp. 261-282.
- Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) 2006. Documento de origem florestal – DOF, 10 espécies mais comercializadas por Estado (tora, madeira serrada). Novembro de 2006.  
<http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cgref/publicacoes>. (Acesso 10/12/2008).
- ITTO (International Tropical Timber Organization). 2005. Utilization of lesser used wood species in Guyana. Booklet PD 344/05 2(I). 21p.
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf & F. Rubel. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. DOI: 10.1127/0941-2948/2006/0130. Meteorol. Zeitung. 15: 259-263.
- Kozłowski, T. T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. Forest Ecol. Manage. 158: 195-221.
- Lepsch-Cunha, N. & S. A. Mori. 1999. Reproductive phenology and mating potential in low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythydaceae) in Central Amazonia. J. Trop. Ecol. 15: 97-1212.
- Lepsch-Cunha, N., P. Y. Kageyama & R. Venconvsy. 1999. Genetic diversity of *Couratari multiflora* and *Couratari guianensis* (Lecythydaceae): consequences of two types of rarity in central Amazonia. Biodivers. Conserv. 8: 1205-1218.
- Luizão, F. J. & H. L. Vasconcelos. 2005. Floresta tropical úmida (Manaus)  
<http://www.icb.ufmg.br/peld/site01.html>. (Acesso em 28/10/2005).
- Marin, W. A. & E. M. Flores 2003. *Couratari guianensis* Aubl. *in* Vozzo J. A. Tropical tree seed manual – section Species Descriptions. USA Department of Agriculture Forest Service. <http://www.rngr.net/Publications/ttsm>. (Acesso 20/12/2007).
- Martin, A. C. 1946. The Comparative Internal Morphology of Seeds. Am. Mid. Nat. 36: 513-660.
- Michaels, H. J., B. Benner, A. P. Hartgerink, T. D. Lee & S. Rice. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates. Evol. Ecol. 2: 157-166.



- Miquel, S. 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. 4<sup>o</sup> edição. Adansonia 9: 101-121.
- Mori, S. & D. Swarthout. 2007. Brazil nut family (Lecythidaceae) in the New World. in Cutler J. (Eds). *Encyclopedia of Earth*. Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment. Cleveland.
- Mori, S. A. & G. T. Prance. 1990. Flora Neotropica Lecythidaceae - Part II (*Couroupita*, *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweileira* & *Lecythis*), with a study of secondary xylem of Neotropical Lecythidaceae. *Flora Neotrop.* 21: 376.
- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. Pp. 129--162 in Tomlinson, P. B. & M. H. Zimmermann (eds.). *Tropical tree as living systems*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Okali, D. U. U & H. D. Onyeachusim. 1991. The ground flora and rain Forest regeneration at Omo Forest Reserve, Nigeria. Pp. 273--283 in Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore & M. Hadley (Eds.). *Rain forest regeneration and management*. UNESCO/Pantheon, Paris.
- Peres, C. A. 1991. Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by Brown Capuchin monkeys in Central Amazonia. *Biotropica*. 23: 262-270.
- Peres, C. A. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 98–112.
- Pinto, A. M., L. P. C. Morellato & A. P. Barbosa. 2008. Fenologia reprodutiva de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia central. *Acta Amazonica*. 38: 643-650.
- Prance, G. T. & S. A. Mori. 1978. Observation on the fruits and seeds of Neotropical Lecythidaceae. *Brittonia* 30: 21-33.
- Procópio, L. C., M. Gayot, P. Sist & I. D. K. Ferraz. 2010. As espécies de tauari (Lecythidaceae) em florestas de terra firme da Amazônia: padrões de distribuição geográfica, abundâncias e implicações para a conservação. *Acta Bot. Bras.* 24 (4):883-897.
- Ribeiro, M. N. G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica* 6: 229-233.
- Sebbenn, A. M., B. Degen, V. C. R. Azevedo, M. B. Silva, A. E. B. de Lacerda, A. Y. Ciampi, M. Kanashiro, F. da S. Carneiro, I. Thompson & M. D. Loveless. 2008. Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and

demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest. *Forest Ecol. Manage.* 254: 335-349.

Swaine, M. D. & T. C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant ecol.* 75: 81-86.

Tsou, C-H. & Mori, S. A. 2002. Seed coat anatomy and its relationship to seed dispersal in subfamily Lecythidoideae of the Lecythidaceae (The Brazil Nut Family). *Bot. Bull. Acad. Sinica.* 43: 37-56.

## Figuras e tabelas

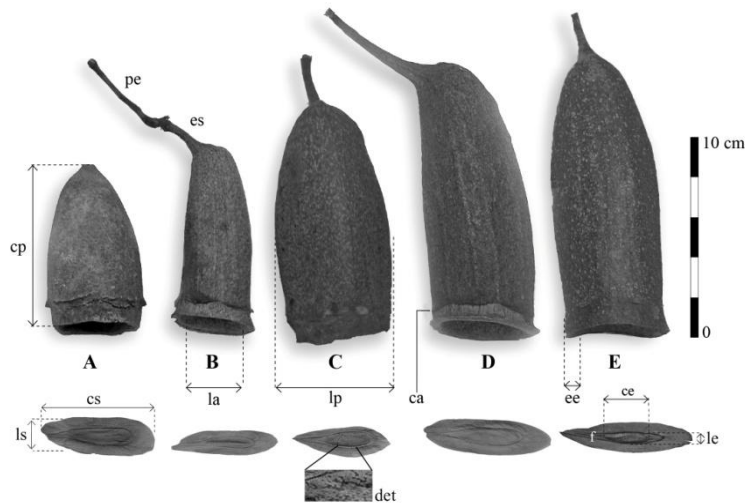


Figura 1 – Diferença morfológica entre frutos de tauari: A: *Couratari stellata*; B: *C. atrovinosa*; C: *C. longipedicellata*; D: *C. tauari*; E: *C. guianensis*. cp- comprimento do pixídio; pe- pedicelo; es- estipe; la- largura da abertura; lp- largura máxima do pixídio; ca- calicina; ee-espessura do endocarpo; ls- largura da semente; cs- comprimento da semente; det- detalhe das manchas em *C. longipedicellata*; f- funículo; ce- comprimento do embrião; le- largura do embrião.

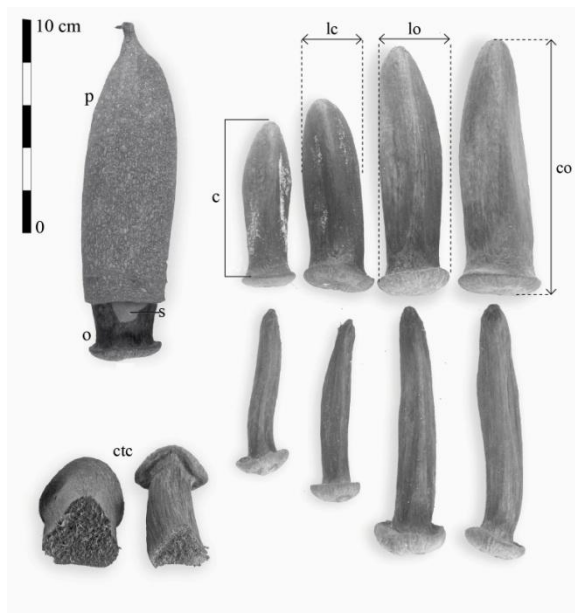


Figura 2 – *Couratari guianensis*, fruto em deiscência exibindo a liberação da semente e opérculos antes e após a secagem. p: pixídio; o: opérculo; s: semente; c: columela; lc: largura da columela; lo: largura do opérculo; co: comprimento do opérculo; etc: corte transversal da columela antes e após a secagem.

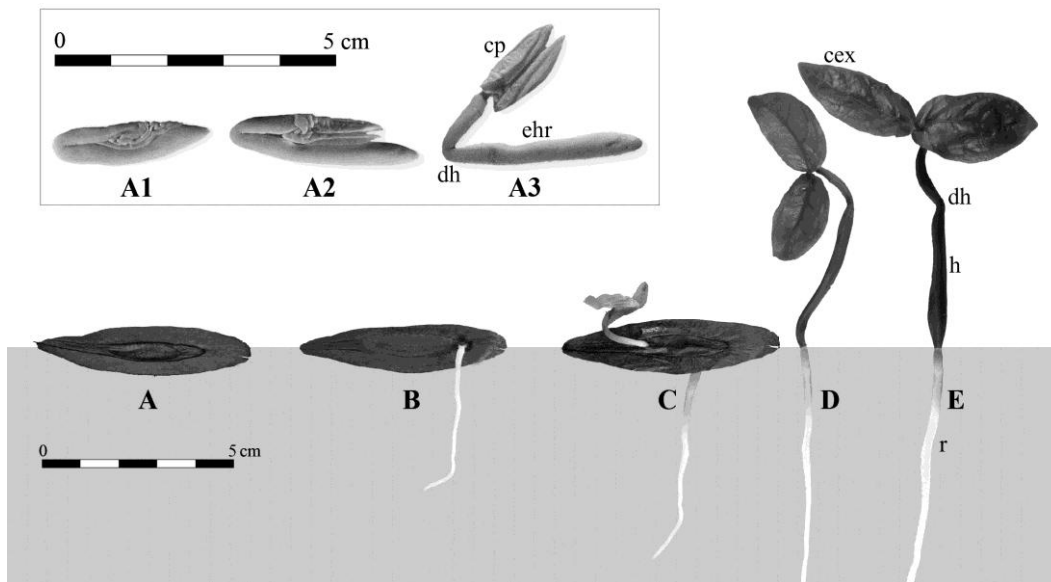


Figura 3 – Processo de germinação das espécies de *Couratari* estudadas exemplificada por *C. stellata*: A) semente intacta; A1-A3) embrião isolado; B) protrusão da radícula; C) desdobramento do hipocótilo e eclosão dos cotilédones; D) alongamento do hipocótilo e expansão dos cotilédones; E) Plântula formada com vestígios da dobradura do hipocótilo; dh) dobradura do hipocótilo; ehr) eixo hipocótilo-radicular; cp) cotilédone plicado; cex) cotilédone expandido; h) hipocótilo; r) raiz primária.

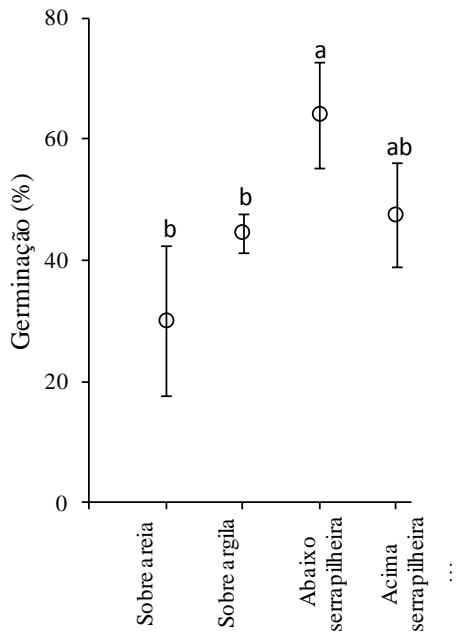


Figura 4 – Desenvolvimento de plântulas de *Couratari guianensis* semeadas abaixo ou acima da serrapilheira ou sem serrapilheira, diretamente sobre argila ou areia. Letras correspondem às diferenças estatísticas entre os tratamentos (teste de Tukey; nível de significância:  $P < 0,042$ ).

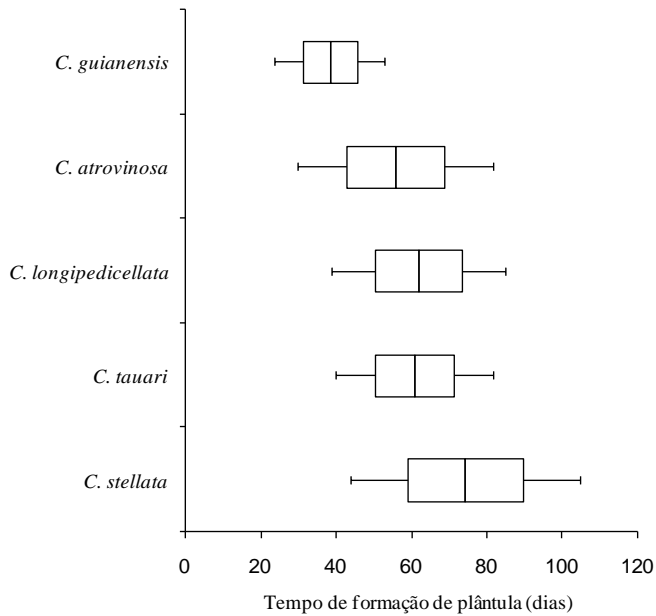


Figura 5 – Tempo do processo de germinação das espécies de *Couratari* estudadas; barras apontando o dia inicial, mediana e dia final.

Tabela 1 – Características gerais e morfológicas de frutos de cinco espécies de tauari  
(*Couratari* spp.)

	<i>Couratari atrovinosa</i>	<i>Couratari stellata</i>	<i>Couratari longipedicellata</i>	<i>Couratari Tauari</i>	<i>Couratari guianensis</i>
<i>Características gerais</i>					
Filogenia, seção	Microcarpa	Echinata	Couratari	Couratari	Couratari
Distribuição geográfica *	regional	ampla	Restrita	Regional	pan-amazônica
<i>Morfologia do fruto</i>					
Forma do pixídio	campanulado a cônico	campanulado assimétrico	cilíndrico a triangular	campanulado a cônico	cilíndrico
Presença, posição e ângulo do pedicelo	presente, lateral, 45°	ausente	presente, lateral, 45°	presente, lateral, 45°	presente, central e lateral
Anel da calicina	muito visível	muito visível	pouco visível	muito visível	pouco visível
Textura externa do pixídio	lenticelada concolor discreta	forte crustáceo	lenticelada discolor evidente	lenticelada concolor discreta	lenticelada discolor evidente
Linhas longitudinais no pixídio	muito visível	ausentes	ausentes	muito visível	ausentes
Forma abertura do pixídio	circular revoluta	quadrangular	circular	circular revoluta	triangular
Forma do opérculo	radialmente fissurado, forte depressão central	não fissurado, crustáceo com forte depressão central	radialmente fissurado, com forte depressão central	radialmente fissurado, com protrusão central	radialmente fissurado com leve depressão central

\* Segundo Procópio *et al.* 2010

Tabela 2 – Biometria comparativa de frutos e sementes de cinco espécies de tauari (*Couratari* spp.) com destaque para os valores máximos (negrito) e mínimos (sublinhado). Dimensões (cm); espessura (mm); massa (g); superfície (cm<sup>2</sup>); IDD em (m<sup>2</sup>/g). Diferenças estatísticas (testes de Tukey) entre as coletas indicadas por letras diferentes ( $P<0,05$ ).

Fruto completo	<i>Couratari stellata</i>		<i>Couratari atrovillosa</i>		<i>Couratari longipedicellata</i>		<i>Couratari tauari</i>		<i>Couratari guianensis</i>					
	Árvore 1	Árvore 2							Árvore 1	Árvore 2				
Massa fresca do fruto completo	Indet.	27,9		40,6		44,3		51,4		32,4	<b>61,4</b>			
Massa seca do pixídio com opérculo	Indet.	12,9		18,5		22,8		<b>37,6</b>		17,0	29,9			
Nº sementes por fruto	Indet.	17±6	b	12±4	C	12±4	c	Indet.		18±6	<b>26±10</b>	a		
Massa fresca das sementes por fruto	Indet.	<b>6,3</b>		2,7		1,9		Indet.		2,4	3,2			
<b>Pixídio</b>														
Comprimento	6,4±1,4	d	8,2±0,6	c	10,1±1,5	b	10,1±1,6	b	<b>14,8±2,1</b>	a	9,8±1,4	b	14,1±1,3	a
Largura	3,8±0,5	d	4,3±0,3	bc	3,0±0,3	E	4,1±0,4	c	4,4±0,4	b	3,6±0,5	d	<b>4.8±0.4</b>	a
Largura da abertura	2,9±0,7	c	3,3±0,4	b	2,7±0,3	d	3,2±0,4	b	3,1±0,3	bc	2,4±0,3	e	<b>4.1±0.4</b>	a
Espessura do endocarpo	5,1±0,7	a	3,8±1,2	b	3,9±0,8	b	2,5±0,5	c	<b>5,2±1</b>	a	4,1±1	b	3,0±0,8	c
Massa fresca	Indet.	e	12,4±2,8	de	33,8±15,1	d	<b>45,2±16</b>	c	36,3±10,	a	14,3±3,4	cd	30,2±9,5	b
Massa seca	Indet.		9±2,0		11,5±2,9		13,5±2,9		<b>29,2±8,5</b>		11,6±2,8	cd	24,3±7	
Perda de massa na secagem (%)	Indet.		27±6	b	61±17	A	<b>68±8</b>	a	19±7	c	18±2	c	19±7	c
<b>Opérculo</b>														
Comprimento total	6,3±0,9	f	6,8±1	ef	8,8±1,4	C	7,5±1,4	d	<b>11,6±1,1</b>	a	7,9±0,8	d	10,5±1,6	b
Largura	3,2±0,4	b	3,2±0,2	ab	<b>3,5±0,5</b>	A	3,0±0,4	c	3,3±0,3	ab	2,5±0,3	d	3,3±0,5	ab
Largura da columela	1,3±0,3	d	1,6±0,5	d	2,0±0,4	b	<b>2,5±0,5</b>	a	1,8±0,2	c	1,8±0,3	c	2,2±0,6	b
Massa fresca	Indet.		9,4±5,3	c	24,4±8,6	A	25,3±11	a	15,0±4,1	b	16,0±1,3	b	<b>27,9±2,4</b>	a
Massa seca	Indet.		3,9±1,0	d	7,0±1,8	bc	<b>9,3±2,4</b>	a	8,4±2,1	ab	5,4±1,3	c	5,6±17,5	c
Perda de massa na secagem (%)	Indet.		49±18	cd	69±11	ab	57±18	c	43±6	d	64±9	bc	<b>75±13</b>	a
<b>Semente com ala</b>														
Comprimento embrião	Indet.	<b>3,5±4</b>	a	2,8±3	C	2,4±3	d	3,3±3	b	2,7±3	c	2,4±3	d	
Largura embrião	Indet.	<b>1,0±1,3</b>	a	0,7±1	C	0,8±1	b	0,7±1,1	c	0,8±0,5	b	0,6±1,1	d	
Espessura embrião	Indet.	1,5±0,2	b	<b>1,7±0,3</b>	A	1,1±0,3	d	1,3±0,1	c	1,1±0,2	d	0,9±0,2	e	
Comprimento total	Indet.	6,0±6	b	5,5±8	C	4,9±5	d	<b>7,5±7</b>	a	6,2±6	b	7,4±12	a	
Largura total	Indet.	<b>1,9±2</b>	a	1,3±1	E	1,5±1,3	d	1,7±1,6	b	1,6±1,4	c	1,7±2,1	b	
Superfície	Indet.	8,8±1,5	ab	5,3±0,8	C	5,3±0,8	c	<b>9,7±1,4</b>	a	7,4±1	b	9,4±2,2	a	
Massa fresca	Indet.	<b>0,36±0,1</b>	a	0,22±0,0	bc	0,16±0,0	c	0,27±0,0	b	0,14±0,0	c	0,12±0,0	c	
Massa seca	Indet.	<b>0,22±0,0</b>	a	0,14±0,0	b	0,14±0,0	b	0,15±0,0	b	0,13±0,0	bc	0,13±0,0	bc	
IDD (cm <sup>2</sup> /g)	Indet.	25±6		25±4		34±9		37±6		53±6		<b>77±12</b>		

**Período reprodutivo e germinação de *Couratari* spp. (Lecythidaceae): uma abordagem ecológica de espécies coexistentes como subsídios para a propagação ex-situ**

*Artigo formatado de acordo com as normas da revista Acta Amazonica para publicação após tradução ao inglês*



## 1 **Resumo**

2 Em vista da necessidade do uso racional de espécies madeireiras em plantios comerciais e  
3 com intuito de aprofundar o conhecimento sobre espécies próximas e coexistentes foram  
4 levantados os períodos reprodutivos e comparadas às exigências fisiológicas da semente na  
5 germinação de cinco espécies amazônicas comercializadas sob o nome tauari  
6 (*Couratari atrovínosa*, *C. guianensis*, *C. longipedicellata*, *C. stellata* e *C. tauari* -  
7 Lecythidaceae). Para cada espécie foram feitos ensaios sobre a tolerância das sementes ao  
8 dessecação, a capacidade de germinação no escuro e sob temperaturas constantes entre 15 e  
9 35°C. Os frutos foram coletados na época de dispersão das sementes nas proximidades de  
10 Manaus (Amazonas) e Belterra (Pará) e os ensaios foram iniciados no máximo dois dias após  
11 a coleta. As sementes das cinco espécies apresentaram tolerância ao dessecação, pois  
12 germinaram após ter atingido um teor de água menor ou igual a 7,9%. A germinação ocorreu  
13 na luz e no escuro. *C. guianensis* e *C. stellata* apresentavam germinação máxima nas  
14 temperaturas constantes entre 15 a 35 °C enquanto *C. longipedicellata* e *C. atrovínosa*  
15 germinaram significativamente menos abaixo de 20 °C e acima de 25 °C. As cinco espécies  
16 podem ser separadas pela época de dispersão das sementes (estação seca ou chuvosa). O  
17 grupo apresentou características que facilitam o manejo das sementes e a propagação das  
18 espécies, como tolerância das sementes ao dessecação, germinação rápida, sem necessidade  
19 de luz, e a temperatura de 25 °C como adequada para avaliação da qualidade das sementes.

20 **Palavras-chave:** tauari, fisiologia da germinação, tolerância à dessecação, fotoblastismo,  
21 temperatura de germinação

22

## 23 **Abstract**

24 In view of the need for rational use of timber species in commercial plantations and in order  
25 to deepen the knowledge about closely related sympatric species, reproductive periods of five  
26 Amazonian tree species traded as tauari (*Couratai atrovínosa*, *C. guianensis*, *C.*  
27 *longipedicellata*, *C. stellata* and *C. tauari* - Lecythidaceae) were studied and physiological  
28 needs for seed germination were then compared. For each species, seed tolerance to  
29 desiccation and ability to germinate in the dark and under constant temperatures between 15  
30 and 35 °C were tested. Fruits were collected during the seed dispersal period near Manaus  
31 (Amazonas, Brazil) and Belterra (Para, Brazil). Experiments were started in two days after  
32 collection. The seeds of each species showed desiccation tolerance, since germinated after  
33 reaching 7.9%, or less, of seed water content. Germination occurred in light and dark. *C.*

34 *guianensis* and *C. stellata* had high germination rates at constant temperatures between 15 to  
35 35 °C while *C. longipedicellata* and *C. atrovinosa* germinated significantly less below 20 °C  
36 and above 25 °C. The five species can be separated by the seed dispersal period (dry or rainy  
37 season). Temperature of 25 °C was appropriate for evaluation of seed quality of the five  
38 species. The group has characteristics that help management of seeds and species propagation  
39 species such as desiccation tolerance, fast germination, in every light conditions and  
40 temperature of 25 °C appropriate for seed quality evaluation.

41 **Key words:** tauari, germination physiology, desiccation tolerance, photoblastism,  
42 germination temperature

43

44

## 45 **Introdução**

46 Na floresta de terra firme da Amazônia brasileira ocorrem 10 espécies do gênero  
47 *Couratari* que se destacam por serem arbóreas que geralmente alcançam ou ultrapassam o  
48 dossel (Mori e Prance 1990). Algumas são endêmicas na Amazônia Central, como *C.*  
49 *atrovinosa* e *C. longipedicellata* e outras com distribuição ampla em toda região Amazônica  
50 como *C. stellata* e *C. guianensis* (Mori e Prance 1990; Procópio e Secco 2008). No comércio  
51 madeireiro estas espécies aparecem entre as dez espécies madeireiras mais comercializadas no  
52 Brasil (IBAMA 2006; 2007), sendo comercializadas agrupadas sob o nome tauari (ITTO  
53 2005; IBAMA 2006; AIMEX 2008). Não existem plantios destas espécies e até agora  
54 somente *C. guianensis* foi indicada para reflorestamento (Marin e Flores 2003).

55 Entre as espécies de *Couratari* que ocorrem na Amazônia Central, cinco são de fácil  
56 distinção pela morfologia dos frutos. Porém, as sementes são muito similares, tanto em  
57 tamanho como em forma (Procópio 2010), com a ala membranosa que contorna  
58 completamente o embrião sendo esta uma particularidade do gênero (Mori e Prance 1990;  
59 Procópio 2010). De outro lado podem existir diferenças na fisiologia da germinação ou em  
60 outras características importantes para o manejo das sementes e a propagação das espécies.

61 A velocidade e porcentagem de germinação são diretamente afetadas pela temperatura  
62 e cada espécie apresenta um limite de temperatura fora do qual a capacidade germinativa  
63 diminui (Labouriau e Pacheco 1978). Neste contexto, a temperatura considerada mais  
64 adequada, ou temperatura ótima de germinação, consiste naquela onde a maior taxa é  
65 alcançada em menor tempo (Mayer e Poljakoff-Mayber 1989). O conhecimento destas  
66 condições térmicas é um pré-requisito fundamental para a avaliação e certificação da

67 qualidade das sementes, necessária para sua comercialização. Em 30 espécies arbóreas,  
68 coexistentes em floresta de terra-firme da região de Manaus foram observadas diferenças nas  
69 exigências térmicas da germinação (Ferraz e Varela 2003). A temperatura ótima de  
70 germinação é geralmente relacionada com as condições climáticas durante a época de  
71 dispersão e germinação das sementes (Probert 1992; Ferraz e Varela 2003). A frutificação de  
72 *C. guianensis* foi observada na estação chuvosa (ter Steege e Persaud 1991). Ao contrário, *C.*  
73 *multiflora* frutificou na estação seca (Lepsch-Cunha e Mori 1999; ter Steege e Persaud 1991).  
74 Diferente das outras espécies de *Couratari* que apresentam caducifolia, *C. stellata* mantém as  
75 folhas entre a floração a frutificação (Mori e Prance 1990).

76 Algumas espécies requerem luz para ativar a germinação (Orozco-Segovia e Vásquez-  
77 Yanes 1992; Bewley e Black 1994). Foi observada que esta necessidade é reduzida  
78 proporcionalmente ao aumento da massa da semente (Milberg *et al.* 2000). As sementes de  
79 *Couratari* apresentam massa fresca entre 120 mg (*C. guianensis*) e 360 mg (*C. stellata*;  
80 Procópio 2010) e podem se diferenciar neste aspecto. A tolerância da semente ao  
81 dessecação é outra característica intrínseca da espécie. Esta tolerância é normalmente  
82 adquirida ao final da maturação da semente e perdida irreversivelmente após iniciar a  
83 germinação, geralmente com a protrusão da raiz (De Castro *et al.* 2004). Algumas sementes  
84 são capazes de tolerar uma perda de água de até 95% da sua massa fresca. Nesta condição, as  
85 sementes chamadas ortodoxas ou tolerantes ao dessecação, apresentam um metabolismo  
86 muito reduzido e são capazes de passar por estresses ambientais; quando o ambiente fornecer  
87 condições apropriadas, podem retomar a atividade metabólica com a embebição (Pritchard *et*  
88 *al.* 2004). Ao contrário, nas sementes recalcitrantes ou intolerantes ao dessecação, não se  
89 observa um período de dessecação ao final da maturação e as sementes são dispersas com  
90 alto teor de água (Hong e Ellis 1996; De Castro *et al.* 2004). Sementes recalcitrantes morrem  
91 quando secas e, portanto, não podem ser armazenadas por longo período (Roberts 1973).  
92 Conhecer a tolerância das sementes ao dessecação é uma das informações mais importantes  
93 para o manejo das sementes, pois desde a coleta até o armazenamento há exigências  
94 divergentes das sementes destes dois grupos (Roberts 1973; Prichard *et al.* 2004). Espécies  
95 florestais do mesmo gênero podem apresentar comportamento tolerante ou intolerante ao  
96 dessecação, i.e. em *Acer* (Dickie *et al.* 1991; Hong e Ellis 1996) e em *Araucaria*;  
97 (Tompsett 1983). Alguns autores têm relacionado este fato ao tamanho variável das sementes  
98 (Tompsett 1987; Gleiser *et al.* 2004); a diferença na estação de dispersão (Bonner 1984 *in*  
99 Willan 1985) ou a região de ocorrência e à aproximação taxonômicas (Tompsett 1983), como

100 em espécies do mesmo gênero. Devido ao fato das espécies de *Couratari* se distinguirem pela  
101 época de frutificação (Lepsch-Cunha e Mori 1999) e pelo tamanho das sementes (Procópio  
102 2010), além de pertencerem a diferentes seções taxonômicas (Mori e Prance 1990), podem  
103 apresentar comportamentos distintos. Assim, este trabalho teve como objetivo verificar as  
104 possíveis diferenças entre as espécies de *Couratari* coexistentes na Amazônia Central, em  
105 alguns aspectos fisiológicos da semente como: tolerância ao dessecamento, exigências  
106 térmicas e fotoblásticas da germinação; além de fornecer subsídios para avaliação da  
107 qualidade das sementes e indicar os períodos de coleta de sementes das espécies do grupo  
108 tauari.

109

## 110 **Material e métodos**

### 111 *Áreas de coleta e obtenção das sementes*

112 As sementes de *Couratari* foram coletadas em duas áreas na região da Amazônia  
113 Central (Reserva Florestal Adolpho Ducke - RD e Estação Experimental de Silvicultura  
114 Tropical - EEST-ZF2), próximas de Manaus-Amazonas e duas áreas na Floresta Nacional do  
115 Tapajós (FNT) em Belterra-Pará. A RD está localizada ao norte de Manaus com entrada no 26  
116 km da rodovia AM-10 (03°00'00"- 03°08'00"S; 59°52'40"- 59°58'00"O) e a EEST-ZF2 no  
117 45 km da BR-174 (02°37'-02°38'S, 60°09'-60°11'O). Nesta região o clima predominante é  
118 do tipo Af<sub>i</sub> no sistema de Köppen-Geiger (Kottek *et al.* 2006), com chuvas abundantes e bem  
119 distribuídas ao longo do ano e precipitação anual variando de 1800 a 2900 mm. Em Belterra,  
120 na Floresta Nacional do Tapajós, ao longo da BR-163 está localizada a área do Projeto Bom  
121 Manejo (km 67 - 2°53'00"S; 54°55'32"O) e a área do Projeto Dendrogene (km 83 -  
122 2°45'00"S; 2°55'00"O), onde o clima é do tipo Am<sub>i</sub> no sistema de Köppen-Geiger (Kottek  
123 *et al.* 2006) com predominância de chuvas de monção e precipitação anual de 1900 a 2100  
124 mm. Nas duas regiões, o período de março a maio consiste na estação chuvosa mais intensa e  
125 agosto a outubro na estação mais seca (Luizão e Vasconcelos 2005; Pinto *et al.* 2008;  
126 Sebbenn *et al.* 2008); a temperatura média anual é de 26 °C com variação térmica anual  
127 inferior a 5 °C e umidade relativa média anual variando entre 84 e 90% (Ribeiro 1976; Costa  
128 *et al.* 2007).

129 A coleta dos frutos e sementes foi planejada após levantamento das exsiccatas férteis  
130 dos herbários amazônicos do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), do Museu  
131 Paraense Emílio Goeldi (MG) da Embrapa Amazônia Oriental (IAN) e consulta das duas  
132 revisões botânicas do gênero: Mori e Prance (1990) e Mori e Lepsch-Cunha (1995). O

133 monitoramento das fases reprodutivas foi feito entre janeiro de 2007 e novembro de 2008 para  
134 28 árvores pertencentes a sete espécies do gênero, sendo 19 nas duas áreas da Amazônia  
135 Central e nove na Amazônia Oriental. Das árvores em observação foram retiradas amostras  
136 botânicas e depositadas nos herbários INPA e IAN. Sendo de duas árvores de *C. guianensis*  
137 (A1 na RD – INPA, Procópio 707; A2 na EEST-ZF2 - INPA, Procópio 708) e de *C. stellata*  
138 (A1 e A2, - IAN, Procópio 735 e 736, ambas na FNT) e uma árvore de *C. atrovinosa*,  
139 *C. longipedicellata* e *C. tauari* (na RD – INPA, Procópio 714; 713 e 710 respectivamente).

140 No período de dispersão natural foram coletados frutos ainda fechados na copa e  
141 sementes abaixo das matrizes. O material foi transportado em sacos de papel. Os frutos foram  
142 secados sobre ventiladores em posição natural de dispersão até a abertura completa e  
143 liberação espontânea dos opérculos e sementes. As sementes foram armazenadas em  
144 recipientes plásticos fechados em câmara escura a 15 °C por um período de 24 horas até a  
145 realização dos ensaios, exceto para *C. stellata*, cujas sementes foram coletadas em Belterra e  
146 transportadas durante dois dias até Manaus.

147

#### 148 *Ensaio de germinação*

149 Os ensaios foram desenvolvidos no Laboratório e viveiro na sede do INPA em  
150 Manaus - Amazonas. No laboratório foram utilizadas câmaras de germinação com  
151 temperatura constante (entre 15 e 40 °C) com precisão de  $\pm 2$  °C da marca Fanem® (Mod. 347  
152 CDG) ajustadas com fotoperíodo de 12h com lâmpadas fluorescentes de luz branca fria com  
153 aproximadamente  $42 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  Radiação Fotossinteticamente Ativa. As sementes foram  
154 semeadas lateralmente conforme recomendação de Procópio (2010), semi-enterradas em  
155 vermiculita de granulação média umedecida com água destilada na proporção 1:2, em  
156 recipientes de vidro (28,5 x 17,0 x 4,0 cm), envoltos em sacos plásticos para reduzir a  
157 desidratação durante o experimento. Para cada temperatura foram feitas quatro replicas de 25  
158 sementes.

159 No ensaio sem luz, os recipientes foram envolvidos com duas folhas de papel alumínio  
160 e mantidos na câmara a 25 °C temperatura constante, e semeadas paralelamente ao tratamento  
161 com fotoperíodo na mesma temperatura. O ensaio foi avaliado somente uma vez, quando a  
162 germinação na luz alcançou seu potencial germinativo. A percentagem de sementes  
163 germinadas foi utilizada para calcular o índice de germinação relativa à luz (Relative Light  
164 Germination - RLG) segundo Milberg *et al.* (2000), baseado na razão da percentagem de  
165 sementes germinadas na luz sobre a soma da percentagem de germinação na luz e no escuro.

166 A relação entre o RLG e a massa da semente foi analisada pelo coeficiente de correlação de  
167 Pearson ( $r$ ) (Milberg *et al.* 2000).

168 O ensaio de tolerância ao dessecamento seguiu o protocolo de Pritchard *et al.* (2004),  
169 adaptado, comparando a germinação de sementes recém-coletadas, com sementes secadas,  
170 primeiramente sobre ventilação em sala com ar-condicionado ( $25 \pm 2$  °C e UR 50-60%) até  
171 entrar em equilíbrio com ambiente, em seguida acima de sílicagel, em quantidade equivalente  
172 ao peso das sementes, em vidros hermeticamente fechados por sete dias para alcançar um teor  
173 de água  $< 10,0$  %. Após a secagem seguiu uma reidratação lenta ( $25$  °C  $\pm 2$  °C e UR  $\geq 95\%$ )  
174 durante sete dias, para evitar possíveis danos da reidratação (Hong e Ellis 1992). Durante o  
175 período de secagem do tratamento dois, sementes do terceiro tratamento ficaram armazenadas  
176 em câmara a  $15$  °C, e as sementes condicionadas em sacos plásticos perfurados contendo  
177 vermiculita de granulação média seca em peso equivalente ao das sementes. As sementes do  
178 tratamento 2 e 3 foram semeadas ao mesmo tempo. O ensaio de germinação transcorreu sobre  
179 bancadas em viveiro, coberto com telas transparentes com temperatura média mínima de  
180  $24$  °C e máxima de  $36$  °C e UR de  $85 \pm 10\%$ . As sementes foram semeadas, como no  
181 laboratório, na posição lateral, semi-enterradas em vermiculita úmida de granulação média em  
182 caixas plásticas retangulares ( $18 \times 28 \times 5$  cm), cobertos com vidro. Para cada tratamento,  
183 foram semeadas duas repetições de 20 sementes.

184 O teor de água foi determinado das com duas repetições de cinco sementes seguindo  
185 as Regras de Análise de Sementes do Brasil (Brasil 2010) na temperatura de  $105 \pm 3$  °C, com  
186 pesagem da massa seca repetida a cada 24 horas até as amostras atingirem o peso constante.

187 No laboratório foram considerados dois critérios de germinação: a protrusão da  
188 radícula com no mínimo 5 mm de comprimento e a formação da plântula normal quando  
189 houve a completa expansão dos cotilédones e as demais estruturas em perfeito  
190 desenvolvimento com alta chance de estabelecimento no campo (Brasil 2010). No viveiro, os  
191 critérios foram a emergência do hipocótilo acima do substrato e a formação da plântula  
192 normal conforme mencionada para o laboratório.

193 Na análise estatística foram avaliados o índice de germinação relativa (IG) e a  
194 velocidade média de germinação ( $v$ ) dada por Labouriau (1983):  $v = 1/t$ ; onde:  $t$ = tempo  
195 médio de germinação =  $\Sigma(n_i.t_i) / \Sigma n_i$ , em que  $n_i$  = número de sementes germinadas no  
196 intervalo de tempo  $t_i$  (em dias)

197 O Índice de Germinação relativa (IG) foi desenvolvido para facilitar a comparação dos  
198 resultados das quatro espécies que diferiram no potencial máximo de germinação. IG = ( $g^r$  ou

199  $g^p / g_{max}$ , sendo  $g^r$ , a percentagem de protrusão da radícula;  $g^p$  a formação de plântula de  
200 determinada espécie em dada temperatura e  $g_{max}$ , a percentagem máxima de protrusão da raiz  
201 ou da formação de plântula alcançada entre todas as temperaturas avaliadas. Neste índice o  
202 valor 1 corresponde à maior percentagem de germinação de cada espécie, independente do  
203 valor absoluto alcançado.

204 A diferença entre os tratamentos foi testada pela análise de variância seguido do teste  
205 de Tukey, após verificação dos preceitos de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade  
206 (Teste de Levene) dos dados. Dados não paramétricos foram analisados com teste de Kruskal-  
207 Wallis, seguido por comparações múltiplas por pares (teste Bonferroni). Em todos os testes  
208 foi considerada a significância  $P < 0,05$ .

209

## 210 **Resultados e discussão**

### 211 *Período reprodutivo*

212 A compilação dos dados fenológicos para Amazônia Central e as observações de  
213 campo sugerem duas estratégias de reprodução: florescer na estação seca e frutificar na  
214 estação chuvosa (espécies-de-chuva) e o inverso, com floração na estação chuvosa e  
215 frutificação na estação seca (espécies-de-seca). Estas estratégias podem ser afirmadas para as  
216 espécies mais abundantes, enquadradas como espécies-de-chuva, *C. stellata* (informações  
217 sobre 107 árvores), *C. guianensis* (n=40) e como espécie-de-seca *C. multiflora* (n=48). Para  
218 as espécies menos abundantes o levantamento permitiu apenas indicar a estratégia mais  
219 provável, incluindo *C. oblongifolia* (n=7) no grupo das espécies-de-chuva e *C. tauari* (n=10),  
220 *C. longipedicellata* (n=6) e *C. atrovinosa* (n=6) no grupo das espécies-de-seca. Sendo que  
221 este é o primeiro registro de frutificação de *C. atrovinosa*. As matrizes desta espécie e de *C.*  
222 *tauari* foram as únicas a frutificar duas vezes durante os 22 meses de monitoramento, no final  
223 e no início da estação seca (outubro de 2007 e junho de 2008, respectivamente; Tabela 1).

224 Na Amazônia Central, há somente informações fenológicas detalhadas para *C.*  
225 *multiflora* (Lepsch-Cunha e Mori 1999). Os autores observaram que a floração ocorre na  
226 estação chuvosa a frutificação entre abril e setembro, com pico em maio e agosto, período  
227 definido como o início e meio da estação seca. As flores de *C. multiflora* foram observadas  
228 sendo comidas pela preguiça real (*Choloepus didactylus* – obs. Pess.) em Paracou  
229 (Sinnamary, Guiana Francesa). Lepsch-Cunha e Mori (1999) relataram também uma alta  
230 predação dos frutos durante a maturação, além da frutificação assíncrona que resultou na  
231 baixa produção de frutos maduros. O levantamento nos herbários do presente estudo sugere

232 que a frutificação pode abranger toda a estação seca, o que foi observado também para esta  
233 espécie por Prance e Mori (1978) na Guiana Francesa.

234

#### 235 *Capacidade das sementes em tolerar o dessecação*

236 As sementes de *Couratari* apresentaram, no momento da abertura do opérculo, o teor  
237 de água de no mínimo 24,4% (*C. tauari*) até no máximo 34,4% (*C. longipedicellata*; Figura  
238 1). Sementes tolerantes ao dessecação são geralmente dispersas com teor de água entre 20 e  
239 49% (Hong e Ellis 1996), valores mais baixos do que as intolerantes ao dessecação. Desta  
240 forma o teor de água na abertura do opérculo pode indicar que houve redução do grau de  
241 umidade na final da maturação, característica das sementes ortodoxas.

242 A protrusão da radícula levou em média 32 (*C. atrovinosa*) a 49 dias (*C. tauari*; Figura  
243 1) indicando que as mesmas não apresentam dormência. As sementes frescas e secas de  
244 *C. longipedicellata*, *C. atrovinosa* e *C. tauari* apresentaram a mesma percentagem de  
245 germinação final, sem diferença estatística. Desta forma, podem ser classificadas como  
246 tolerantes ao dessecação. Em *C. guianensis*, a percentagem de germinação tanto das  
247 sementes secas (88%) como das sementes armazenadas a 15 °C (88%) aumentou  
248 significativamente em comparação das sementes frescas (40%;  $F= 4,8$ ;  $gl=1$ ;  $P=0,01$ ), o que  
249 pode ser interpretado como um efeito de maturação pós-colheita, ocorrido durante o período  
250 de 35 dias de secagem ou armazenamento antes da sementeira. Nas sementes de *C. stellata* a  
251 germinação diminuiu significativamente de 53 % nas sementes frescas para 25% nas sementes  
252 secas ( $F= 20,3$ ;  $gl=2$ ;  $P=0,0001$ ). Os frutos desta espécie apresentaram um teor de água de  
253  $49\pm 18\%$  no momento da abertura do opérculo. A alta umidade pode ter favorecido o início da  
254 germinação das sementes durante os dois dias de transporte dos frutos, ainda fechados, até o  
255 laboratório em Manaus. Assim, é provável que com o avanço do processo de germinação,  
256 algumas sementes tenham perdido a capacidade de tolerar o dessecação. Pois é conhecido,  
257 que a tolerância ao dessecação, quando presente, se manifesta somente na fase final de  
258 maturação das sementes na planta mãe e é irreversivelmente perdida com avanço da  
259 germinação (por exemplo Hong e Ellis 1996). Mesmo assim, a quantidade considerável das  
260 sementes que toleraram um teor de água  $\leq 7,9\%$  confirma o caráter tolerante ao dessecação  
261 de todas as espécies de *Couratari* estudadas (Figura 1).

262 Dentre as espécies de Lecythidaceae foram classificadas sementes tolerantes  
263 (*Couroupita guianensis* Aubl.; Daws *et al.* 2005); *Couratari guianensis* (Marin e Flores 2003)  
264 e intolerantes ao dessecação (*Gustavia superba* (Kunth.) O. Berq.; Daws *et al.* 2006) e uma



265 espécie (*Cariniana micrantha* Ducke) foi citada como intermediária (Camargo *et al.* 2003).  
266 Este estudo confirmou os resultados de *C. guianensis* e acrescentou informações inéditas  
267 sobre mais quatro espécies do gênero, todas foram tolerantes ao dessecamento  
268 independentemente da época de dispersão e do tamanho das sementes.

269

#### 270 *Fotoblastimo*

271 As quatro espécies germinaram no escuro com percentagem semelhante na luz: 59 e  
272 50% em *C. stellata*; 63 e 70% em *C. longipedicellata*; 88 e 73% em *C. guianensis* e 92,5 e  
273 96,3% em *C. atrovinosa* (escuro e luz, respectivamente). A germinação relativa à luz também  
274 não revelou uma correlação com a massa da semente  $y = -0,00x + 0,556$  ( $R^2=0,458$ ; Figura 2).  
275 Para espécies herbáceas de clima temperado com peso de 0,01 a 22,2 mg foi demonstrada  
276 uma correlação negativa entre a demanda de luz para germinação (germinação relativa a luz)  
277 e a massa das sementes (Milberg *et al.* 2000; Jankowska-Blaszczuk e Daws 2007). A massa  
278 fresca das sementes de *Couratari* variou de 120 mg (*C. guianensis*) a 360 mg (*C. stellata*),  
279 aparentemente com este peso a necessidade de luz para germinação não adiciona benefícios  
280 para o estabelecimento.

281 Orozco-Segovia e Vásquez-Yanes (1992), classificaram as sementes em três grandes  
282 grupos: 1- fotoblásticas positivas, que não germinam no escuro, sendo características de  
283 plantas heliófilas ou intolerantes a sombra, adaptadas a habitats abertos exigindo luz intensa  
284 para crescer; 2- fotoblásticas negativas ou tolerantes a sombra, cuja germinação é inibida pela  
285 luz; e 3- indiferentes à luz, características de árvores de sub-bosques e plantas de sombra.  
286 Neste último grupo se encaixaram as sementes das quatro espécies estudadas, apesar de todas  
287 serem árvores emergentes ou do dossel da floresta tropical na fase adulta.

288 Apesar do fotoblastismo indiferente, recomenda-se que as sementes destas espécies  
289 sejam semeadas na superfície do substrato ou semi-enterradas em posição lateral. Pois o  
290 embrião mostra uma morfologia única, sendo o eixo hipocótilo-radicular dobrado a um quarto  
291 abaixo da inserção dos cotilédones. Quando enterrada, mesmo a poucos centímetros de  
292 profundidade, o desdobramento do eixo pode ser inibido pelo peso do substrato e a  
293 emergência acima do substrato é prejudicada (Procópio 2010).

294

#### 295 *Geminação em diferentes temperaturas*

296 As quatro espécies podem ser diferenciadas pela germinação (protrusão da radícula)  
297 através do gradiente de temperaturas constante: *C. guianensis* e *C. stellata* se destacaram por

298 manter a germinação máxima em uma faixa de temperatura, entre 15 a 35 °C, o que indica  
299 alta plasticidade à variação de temperatura (Figura 3A). Ao passo que *C. longipedicellata*  
300 apresentou máxima germinação somente entre 20 a 30 °C e *C. atrovinosa* foi ainda mais  
301 restrita as temperaturas de 20 e 25 °C. Considerando a maior velocidade para a protrusão da  
302 raiz pode ser indicada a temperatura de 20 °C para *C. stellata*; 25 °C para *C. guianensis* e *C.*  
303 *longipedicellata* e as duas temperaturas para *C. atrovinosa* (Figura 3 B). Na avaliação da  
304 qualidade das sementes, há necessidade de observar o desenvolvimento até a formação de  
305 plântulas normais (Brasil 2010). Neste caso, a temperatura de 25 °C pode ser indicada para  
306 todas as quatro espécies (Figura 3 B). Nesta temperatura o tempo médio de formação de  
307 plântulas não ultrapassou 47 dias (*C. guianensis* 33 dias, *C. stellata* 37 dias; *C.*  
308 *longipedicellata* 39 dias e *C. atrovinosa* 44 ou 47 dias, sem diferença estatística). Em 25 °C o  
309 tempo médio para a protrusão da radícula ficou menor ou igual a 25 dias (*C. stellata* 16 dias;  
310 *C. guianensis* 19 dias; *C. longipedicellata* 20 dias e *C. atrovinosa* 25 dias).

311 Baseado em um estudo com 30 espécies arbóreas da Amazônia Central, a temperatura  
312 ótima mais frequente (87% das espécies) para a protrusão da raiz foi de 30°C (Ferraz e Varela  
313 2003). Esta temperatura causou, nas quatro espécies de *Couratari* deste estudo, uma  
314 diminuição significativa na velocidade de germinação, tanto na protrusão da radícula como na  
315 formação de plântulas. Ainda segundo o estudo de Ferraz e Varela (2003), um grande  
316 intervalo de temperaturas que permite a germinação máxima como em *C. stellata*, entre 15 e  
317 35 °C, e em *C. guianensis*, entre 15 a 30 °C foi observada somente em apenas três das 30  
318 espécies (*Carapa procera* D.C., *Couma guianensis* Aubl. e *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd).  
319 *Couratari atrovinosa* e *C. longipedicellata* estariam dentro de um grupo com comportamento  
320 mais frequente semelhante à *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don que apresentou germinação  
321 máxima apenas a 25 °C.

322

### 323 *Aspectos ecológicos da germinação de Couratari*

324 Vários estudos relacionaram a temperatura de germinação com a distribuição  
325 geográfica da espécie (i.e. Thompson 1970; Baskin e Baskin 1998; Thompson e Cox 1998;  
326 Ferraz e Varela 2003). A capacidade de alcançar germinação máxima em um grande intervalo  
327 de temperatura pode indicar maior plasticidade, característica esperada para espécies com  
328 ampla distribuição, ao passo que espécies com germinação limitada a um intervalo de  
329 temperatura restrita possuem menor plasticidade e apresentam distribuição geográfica mais  
330 restrita. Neste estudo as duas espécies com germinação máxima a um grande intervalo de

331 temperaturas foram *C. guianensis* e *C. stellata*, (Figura 3) espécies conhecidas pela ampla  
332 distribuição geográfica, abrangendo todo bioma Amazônia (Procópio *et al.* 2010). Já *C.*  
333 *atrovinosa* e *C. longipedicellata* apresentam distribuição restrita (Procópio *et al.* 2010) e a  
334 germinação máxima foi restrita a um intervalo de temperatura entre 20-25 °C ou 20-30 °C  
335 respectivamente (Figura 3). A temperatura restrita pode indicar vulnerabilidade para estas  
336 espécies endêmicas da Amazônia Central ao aumento de temperatura na região. Porém, há  
337 necessidade de comparação dos resultados com sementes coletadas fora da Amazônia Central,  
338 pois a tolerância a temperaturas subotimais, depende também do vigor das sementes (Maguire  
339 1962).

340 Baseados em características ecológicas e tecnológicas de sementes de 60 espécies  
341 arbóreas madeireiras, Ferraz *et al.* (2004) atribuíram o comportamento “oportunista na  
342 sucessão florestal” para espécies com as características encontradas também em *Couratari*:  
343 sementes de tamanho médio com dispersão anemocórica, sem dormência e tolerantes ao  
344 dessecação. Em florestas da Guiana, *C. guianensis* foi classificada como pioneiras de  
345 longa-vida, sempre presentes nos primeiros anos de sucessão florestal, ocupando inicialmente  
346 o sub-bosque e alcançando um pico de abundância em florestas secundárias de 30 a 100 anos  
347 (ter Steege 2000). Em outro levantamento nesta região, *C. guianensis* foi notada em florestas  
348 alteradas com cerca de 40 anos de sucessão (Selaya *et al.* 2007). Na Amazônia Oriental, *C.*  
349 *guianensis* e *C. oblongifolia* foram registradas em florestas secundárias de 12 (Araújo *et al.*  
350 2005) e 30 anos (Alvino *et al.* 2005). *C. guianensis* foi notada como uma das árvores  
351 emergentes com regeneração sucessiva em clareiras e grande capacidade de adaptação nestes  
352 ambientes (Bazzaz e Pickett 1989). Nas parcelas exploradas a mais de 25 anos em Belterra-  
353 Pará foi observada a dominância de plântulas (DAP<5 cm) de *C. stellata* (Ruschel, *com.*  
354 *pess.*).

355

## 356 **Conclusões**

357 O trabalho comparou algumas características das sementes e sua germinação de cinco  
358 espécies de *Couratari* cuja madeira é comercializada sob o nome tauari. O grupo estudado  
359 contém espécies abundantes com distribuição ampla, restritas e localmente raras, além de ser  
360 distintas na época de frutificação (estação chuvosa e seca). Foram encontradas diferenças  
361 significativas entre as espécies na tolerância as temperaturas abaixo de 20 °C e acima de 25  
362 °C para a germinação e formação de plântulas normais. Entretanto, estes dados necessitam ser  
363 comparados com sementes de outras regiões amazônicas para confirmar a relação da

364 temperatura de germinação com a distribuição das espécies. Mesmo assim, foi possível  
365 concluir que, as sementes de *Couratari* estudadas são de fácil manejo quando visada a sua  
366 comercialização e a propagação das espécies, podendo ser aplicado os mesmos procedimentos  
367 a todas as espécies. Aparentemente o grande obstáculo inicial vai ser a obtenção de sementes,  
368 principalmente das espécies menos abundantes e com frutificação irregular.

369

370

### 371 **Agradecimentos**

372 Ao CNPq pela bolsa de doutorado cedida a primeira autora e pelos recursos para coleta  
373 de dados proveniente do Edital Universal (Processo: 485-756/2007-2), juntamente com  
374 recurso cedidos pelo CIRAD (Projeto Floresta em Pé). Agradecemos aos auxiliares de campo  
375 do INPA-CPST, lotados na ZF-2 e da Embrapa Amazônia Oriental (equipe do Projeto Bom  
376 Manejo) lotados em Belterra e em memória ao assistente do IBAMA-Santarém Raimundo  
377 Feitosa. A equipe Laboratório de sementes II-CPST-INPA, em especial Daniel Oliveira.

378

### 379 **Bibliografia citada**

380 AIMEX (Associação das Indústrias Exportadoras de madeira do Estado do Pará). 2008.

381 Catálogo florestal. <http://www.aimex.com.br/catalogoflorestal/tauari> (Acesso em:  
382 24/09/2008).

383 Alvino, F.O.; Silva, M.F.; Rayol, B.P. 2005. Potencial de uso das espécies arbóreas de uma  
384 floresta secundária na Zona Bragantina, Pará, Brasil. *Acta Amazonica* 35: 413-420.

385 Araújo, M.M.; Tucker, J.M.; Vasconcelos, S.S.; Zarin, D.J.; Oliveira, W.; Sampaio, P.D.;  
386 Rangel-Vasconcelos, L;G.; Oliveira, F.A.; Coelho, R.F.R; Aragão, D.V. & Miranda, I.  
387 2005. Padrão e processo sucessionais em florestas secundárias de diferentes idades na  
388 Amazônia Oriental. *Ciência Florestal*. 15: 343-357.

389 Baskin, C. C.; Baskin, J. M. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy*  
390 *and germination*. San Diego, Academic Press, 666p.

391 Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1989. Physiological ecology of tropical succession: A  
392 comparative review. *Annu. Rev. Eco. Syst.* 11: 287-310.

393 Bewley, J.D.; Black, M. 1994. *Seeds: physiology of development and germination*. New  
394 York: Plenum Press, 445p.

395 Brasil. 2010. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. *Regras para análise de sementes*.  
396 Brasília. MAPA, 365 p.

- 397 Camargo, J.L.C.; Ferraz, I.D.K.; Sampaio, P.T.B. 2003. *Cariniana micrantha* Ducke. *Manual*  
398 *de Sementes da Amazônia*. vol. 2. INPA. Manaus.
- 399 Costa, D.H.M.; Carvalho, J.O.P.; Van den Berg, E. 2007. Crescimento diamétrico de  
400 maçaranduba (*Manilkara huberi* Chavalier) após a colheita da madeira. *Amazônia: Ci.*  
401 *& Desenv.* 3: 65-76.
- 402 Daws, M.I.; Garwood, N.C.; Pritchard, H.W. 2005. Traits of recalcitrant seeds in a semi-  
403 deciduous tropical forest in Panamá: some ecological implications. *Funct. Ecol.* 19:  
404 874-885.
- 405 Daws, M.I.; Garwood, N.C.; Pritchard, H.W. 2006. Prediction of desiccation sensitivity in  
406 seeds of woody species: A probabilistic model based on tow seed traits and 104  
407 species. *Ann. Bot-London.*, 97: 667-674.
- 408 De Castro, R.D.; Bradford, K.J.; Hilhorst, H.W. 2004. Desenvolvimento de semente e  
409 conteúdo de água *In*: Ferreira, A.G & Borhetti (Eds). *Germinação – Do básico ao*  
410 *aplicado*. Artmed. Porto Alegre. Pp. 51-67.
- 411 Dickie, J.B.; May, K.; Mooris, S. V. A; Stley, S. E. 1991. The effects of desiccation on seed  
412 survival in *Acer platanoides* L. and *Acer pseudoplatanus* L. *Seed Sci. Res.*  
413 Wallingford. 1: 149-162.
- 414 Ferraz, I.D.K.; Varela, V.P. 2003. Temperatura ótima para a germinação de sementes de trinta  
415 espécies florestais da Amazônia. *In*: Higuchi, N.; Santos, J.; Sampaio, P.T.B.;  
416 Marengo, R.A.; Ferraz, J.; Sales, P.C.; Saito, M.; Matsumoto, S. *Projeto Jacaranda.*  
417 *Fase II: Pesquisas Florestais na Amazônia Central*. Manaus: CPST/INPA, 2003.  
418 p.117-127.
- 419 Ferraz, I.D.K.; Leal Filho, N.; Imakawa, A.M.; Varela, V.P.; Piña-Rodrigues, F.C.M. 2004.  
420 Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies  
421 madeiras da floresta de terra firme. *Acta Amazonica.* 34: 621-633.
- 422 Gleiser, G.; Picher, M.C.; Veintimilla, P.; Martinez, J.; Verdu, M. 2004. Seed dormancy in  
423 relation to seed storage behaviour in *Acer*. *Bot. J. Linn. Soc.* 145: 203–208.
- 424 Hong, T. D.; Ellis R. H. 1992. The survival of germinating orthodox seeds after desiccation  
425 and hermetic storage. *J. Exp. Bot.* 43 (247): 239-247.
- 426 Hong, T.D.; R.H. Ellis. 1996. A protocol to determine seed storage behaviour. *IPGRI*  
427 *Technical Bulletin No. 1*. (J.M.M. Engels; J. Toll, eds.) International Plant Genetic  
428 Resources Institute, Rome, Italy.

- 429 IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) 2006.  
430 Documento de origem florestal – DOF, 10 espécies mais comercializadas por Estado  
431 (tora, madeira serrada). Novembro de 2006. [http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/  
432 cgref/publicacoes](http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cgref/publicacoes). (Acesso 10/12/2008).
- 433 IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). 2007.  
434 Relatório de qualidade de meio ambiente. Biodiversidade-Flora 12.  
435 <http://www.ibama.gov.br/ojs/index.php/rqma/issue/view/127/showToc> (Acesso em  
436 30/09/2007).
- 437 ITTO (International Tropical Timber Organization). 2005. Utilization of lesser used wood  
438 species in Guyana. Booklet PD 344/05 2(I). 21p.
- 439 Jankowska-Blaszczuk, M.; Daws, M.I. 2007. Impact of red:far red ratios on germination of  
440 temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the  
441 soil. *Funct. Ecol.* 21: 1055-1062.
- 442 Kottek, M.; Grieser, J.; Beck, C.; Rudolf, B.; Rubel F. 2006. World Map of the Köppen-  
443 Geiger climate classification updated. DOI: 10.1127/0941-2948/2006/0130. *Meteorol.  
444 Zeitung.* 15: 259-263.
- 445 Labouriau, L.G. 1983. A germinação das sementes. Organização dos Estados Americanos.  
446 Programa Regional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. *Série de Biologia.  
447 Monografia 24.* 174p.
- 448 Labouriau, L.G.; Pacheco, A. 1978. On the frequency of iso-thermal germination in seeds of  
449 *Dolichos biflorus* L. *Plant & Cell Physiol.* 19: 507-512.
- 450 Lepsch-Cunha, N. e Mori, S. A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in low  
451 density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia.  
452 *J. Trop. Ecol.* 15: 97-1212.
- 453 Luizão, F.J.; Vasconcelos, H.L. 2005. Floresta tropical úmida (Manaus) [http://www.icb.ufmg.  
454 br/peld/site01.html](http://www.icb.ufmg.br/peld/site01.html). (Acesso em 28/10/2005).
- 455 Maguire, J.D. 1962. Seed of germination-aid in selection and evaluation for seedling  
456 emergence and vigor. *Crop Sci.* 2: 176-177.
- 457 Marin, W.A.; Flores, E.M. *Couratari guianensis* Aubl. in Vozzo, J.A. 2003. Tropical tree seed  
458 manual – section species descriptions. USA Department of Agriculture Forest  
459 Service. Disponível em <http://www.rngr.net/Publications/ttsm>. Acessado em dezembro  
460 de 2007.

- 461 Mayer, A.M.; Poljakoff-Mayber, A. 1989. *The germination of seeds*. Pergamon Press, Oxford.  
462 270p.
- 463 Milberg, P.; Andersson, L.; Thompson, K. 2000. Large seeded species are less dependent on  
464 light for germination than small seeded ones. *Seed Sci. Res.* 10: 99-104.
- 465 Mori, S.A.; Lepsch-Cunha N. 1995. *The Lecythidaceae of a Central Amazonian Moist Forest*,  
466 Memoirs of the New York Botanical Garden - New York, USA. 55p.
- 467 Mori, S.A.; Prance, G.T. 1990. Flora Neotropica Lecythidaceae- Part II (*Couroupita*,  
468 *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweileira* & *Lecythis*), with a study of  
469 secondary xylem of Neotropical Lecythidaceae. *Flora Neotrop.* 21(II): 376.
- 470 Orozco-Segovia A.; Vásquez-Yanes, C. 1992. Los sentidos de las plantas: la sensibilidad de  
471 las semillas a la luz. *Ciência*, 43: 399-411.
- 472 Pinto, A.M.; Morellato, L.P.C.; Barbosa, A.P. 2008. Fenologia reprodutiva de *Dipteryx*  
473 *odorata* (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia central. *Acta*  
474 *Amazonica.* 38: 643-650.
- 475 Prance, G.T. e Mori, S.A. 1978. Observation on the fruits and seeds of Neotropical  
476 Lecythidaceae. *Brittonia.* 30: 21-33.
- 477 Pritchard, H.W.M.; Wood, C.B.; Hodges, S.; Vautier, H.J. 2004. 100-seed test for desiccation  
478 tolerance and germination: a case study on eight on eight tropical palm species. *Seeds*  
479 *Sci. Technol.* 32: 393-403.
- 480 Probert, R.J. 1992. *The role of temperature in germination ecophysiology*. In: M. Fenner.  
481 Seed: the ecology of regeneration in plant communities. UK, CAB International. Pp.  
482 285-325.
- 483 Procópio, L.C. 2010. *Auto-ecologia de espécies de Couratari (Lecythidaceae): uma*  
484 *abordagem para o manejo e conservação*. Tese de doutorado. INPA. Manaus. 143p.
- 485 Procópio, L.C.; Gayot, M.; Sist, P.; Ferraz, I.D.K. 2010. As espécies de tauari  
486 (Lecythidaceae) em florestas de terra firme da Amazônia: padrões de distribuição  
487 geográfica, abundâncias e implicações para a conservação. *Acta bot. bras.* 24. No  
488 prelo.
- 489 Procópio, L.C.; Secco, R. de S. 2008. A importância da identificação botânica nos inventários  
490 florestais: o exemplo do “tauari” (*Couratari* spp e *Cariniana* spp – Lecythidaceae) em  
491 duas áreas manejadas no Estado do Pará. *Acta Amazonica.* 38: 31-44.
- 492 Ribeiro, M.N.G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta amazonica.* 6: 229-233.
- 493 Roberts, E.H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Sci. and Technol.* 1:499-514.

- 494 Sebbenn, A.M.; Degen, B.; Azevedo, V.C.R.; Silva, M.B.; Lacerda, A.E.B. de; Ciampi, A.Y.;  
495 Kanashiro, M.; Carneiro, F. da S.; Thompson, I.; Loveless, M.D. 2008. Modelling the  
496 long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure  
497 of four tropical tree species in the Amazon forest. *Forest Ecology and Management*.  
498 254: 335-349.
- 499 Selaya, N.G.; Anten, N.P.R.; Oomen, R.J.; Matthies, M.; Werger, M.J.A. 2007. Above-  
500 ground Biomass Investments and Light Interception of Tropical Forest Trees and  
501 Lianas Early in Succession. *Ann. Bot-London*. 99: 141-151.
- 502 ter Steege, H. 2000. Plant diversity in Guyana. With recommendations for a National  
503 Protected Area Strategy. *Tropenbos Series 18*. Wageningen, The Tropenbos  
504 Foundation.
- 505 ter Steege, H.; Persaud, C.A. 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation  
506 of a century of observations. *Vegetatio*. 95: 177-198.
- 507 Tompsett, P.B. 1983. Handling and storage of *Agathis* and *Araucaria* seed. *Sylvicultura* 30:  
508 290-293.
- 509 Tompsett, P.B. 1987. Desiccation and storage studies on *Dipterocarpus* seeds. *Ann. Appl.*  
510 *Biol.* 110: 371-379
- 511 Thompson, P.A. 1970. Characterization of the germination response to temperature of species  
512 and ecotypes. *Nature* 225: 827-831.
- 513 Thompson, P.A.; Cox, S.A. 1998. Germination of bluebell (*Hyacinthoides non-scripta* (L.)  
514 Chouard) in relation to its distribution and habitat . *Annals of Botany* 42: 51-62.
- 515 Willan, R.L. 1985. A Guide to Forest Seed Handling. FAO Forestry 20/2. DANIDA, Food  
516 and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- 517



## Figuras e Tabelas

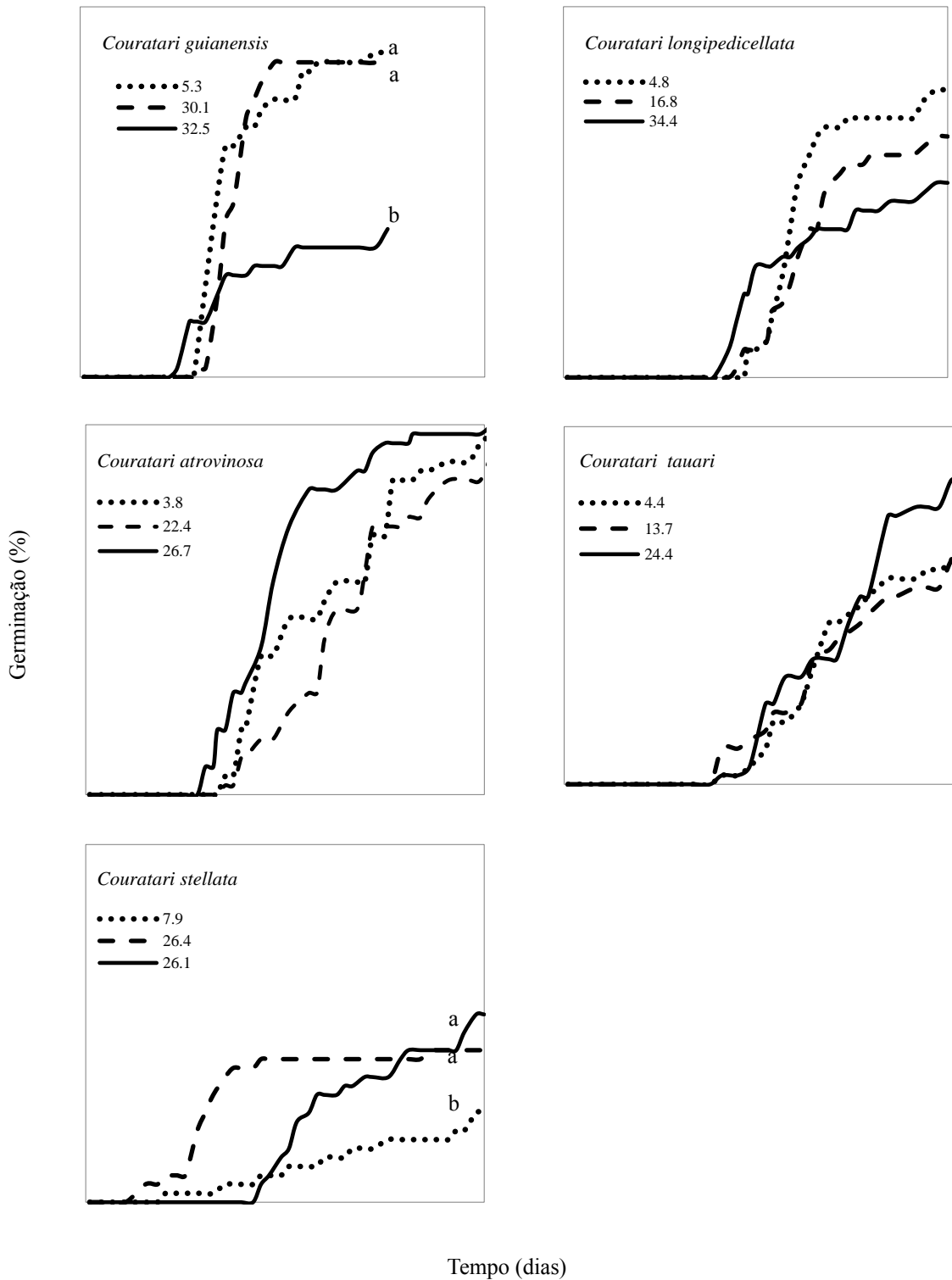


Figura 1 – Germinação, segundo o critério da protrusão da radícula de sementes recém-colhidas (—); após secagem (·····) e após armazenamento úmido a 15°C (----) durante o mesmo

período da secagem. O teor de água de cada tratamento é indicado em % da base úmida. Diferenças estatísticas entre os tratamentos são indicadas com letras diferentes.

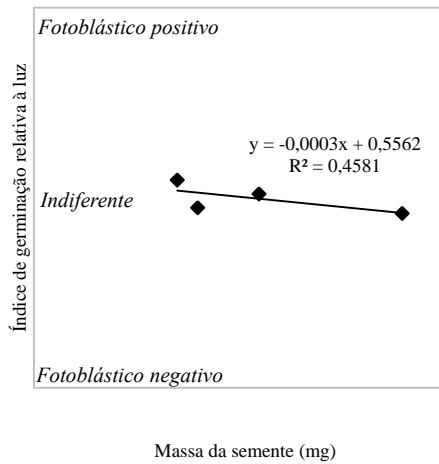


Figura 2 – Relação e equação de regressão entre massa da semente e o Índice de Germinação Relativa à Luz (GRL). *C. guianensis* (140 mg), *C. longipedicellata* (160 mg), *C. atrovinosa* (220 mg) e *C. stellata* (360 mg).

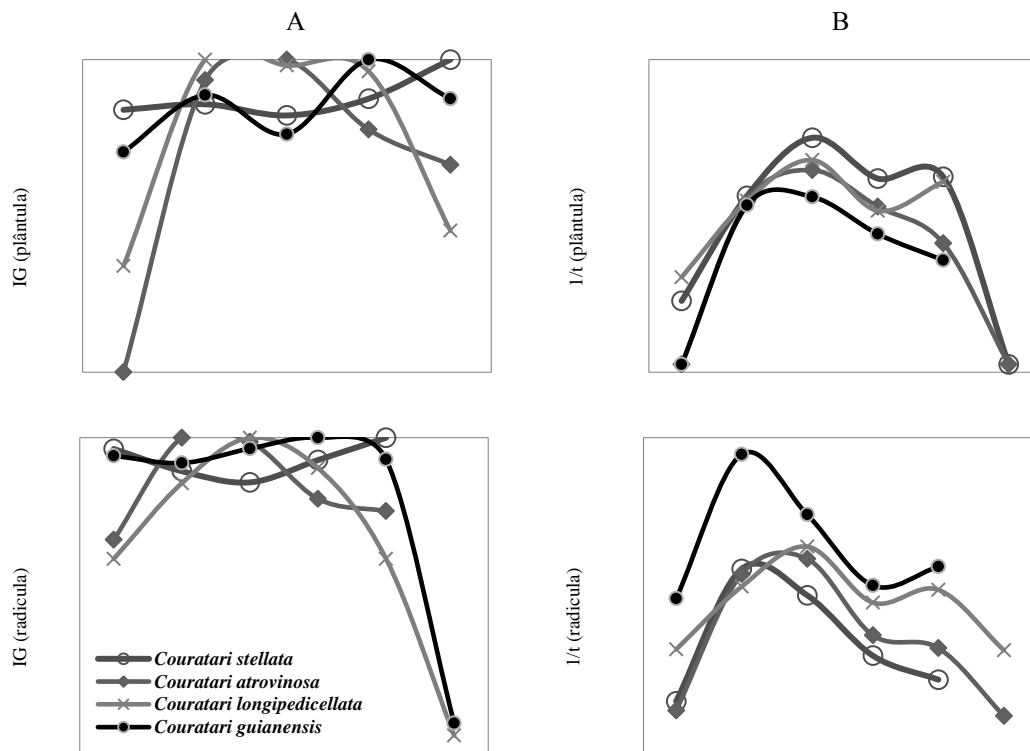


Figura 3 – Comparação do efeito da temperatura sobre o desempenho e tempo de germinação de espécies de *Couratari*. A: desempenho avaliado pelo Índice de Germinação relativa (IG: para uma espécie, taxa de protrusão da radícula ou da plântula formada em dada temperatura sobre a taxa máxima de protrusão ou plântula em todos os tratamentos. B: efeito de diferentes

temperaturas sobre o tempo t de germinação avaliada pela razão  $1/(\text{tempo médio de protrusão da radícula ou de plântula formada})$ .

Tabela 1 – Período reprodutivo de espécies de tauari - *Couratari* spp. observado neste estudo (2007-2008) em comparação com informações da literatura – n= árvores observadas; N= árvores com eventos fenológicos. \*= flores; ●= frutos maduros; ○= frutos vazios. Meses da estação seca destacados em cinza.

Espécies / Local	n	N	jan	Fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez
<i>Couratari guianensis</i>														
Manaus-AM-ZF-2	3	1	●	●	●	●	○	○				*		*
Manaus- AM-RD	2	1		●	●	●	○							
Amazônia central <sup>1</sup>	21	?									*	*		*
Amazônia brasileira <sup>2</sup>	14	?							*	*		○		●
<i>Couratari oblongifolia</i>														
Belterra-PA-Flona	3	1	●	●	○			*				*		●
Amazônia brasileira <sup>2</sup>	4	?			○				*		○			
<i>Couratari stellata</i>														
Belterra-PA-Flona	5	2			●	○								
Manaus-AM-ZF-2	5	1				●	●			○				
Manaus- AM-RD	2	1			●							*	*	*
Amazônia central <sup>1</sup>	77	?	*					●			*	*	*	*
Amazônia brasileira <sup>2</sup>	18	?			*	●						*	*	*
<i>Couratari multiflora</i>														
Manaus-AM-ZF-2	2	1					*			○				
Manaus- AM-RD	1	0						*		○				
Amazônia central <sup>1</sup>	24	?	*	*	*				●	●	●	●		●
Amazônia brasileira <sup>2</sup>	21	?	*	●	*	*	*	*	*/●	●				
<i>Couratari longipedicellata</i>														
Manaus-AM-ZF-2	1	0												
Manaus- AM-RD	1	1									●	●	○	
Amazônia brasileira <sup>2</sup>	4	?			*		*	○	●				○	●
<i>Couratari atrovinosa</i>														
Manaus- AM-RD	1	1					*	●			*	●		
Amazônia brasileira <sup>2</sup>	5	?				*	*							
<i>Couratari tauari</i>														
Belterra-PA-Flona	1	1							●					
Manaus- AM-RD	1	1						●				●		
Amazônia central <sup>1</sup>	3	?					*					●		*
Amazônia brasileira <sup>2</sup>	5	?					*/●	●				○		●

<sup>1</sup>: Mori & Lepsch-Cunha 1995 e Lepsch-Cunha & Mori para *C. multiflora*; <sup>2</sup>: Mori & Prance 2006

**Estratégias de crescimento de três espécies de *Couratari* (Lecythidaceae) e reações ao manejo florestal na Amazônia**

*Artigo formatado de acordo com as normas da revista Forest Ecology and Management para publicação após tradução ao inglês*

## Resumo

Há poucos dados sobre as estratégias de crescimento das árvores ao nível específico na Amazônia, o que dificulta o entendimento e a previsão da dinâmica florestal. Este estudo define as estratégias de crescimento de três espécies madeireiras de *Couratari* de ampla distribuição na Amazônia, com base no monitoramento do seu crescimento diamétrico durante cerca de 25 anos em duas florestas exploradas sob diversas intensidades com técnicas de baixo impacto (Paracou, Guiana Francesa, 75 ha; Belterra-PA, Brasil 9 ha). Para cada espécie, foram calculadas as taxas de crescimento médio no período total segundo o tamanho dos indivíduos e o ambiente (intensidade de exploração, pluviosidade) e as taxas máximas entre duas medições, as quais refletem o potencial de crescimento (PC). O crescimento das três espécies de *Couratari* aumentou com o tamanho das árvores e a intensidade da exploração, a qual o estimulou durante cerca de 15 anos. *Couratari multiflora*, a espécie de menor porte, teve o crescimento médio mais lento (0,9-2,1 mm/ano) e um PC negativamente correlato ao tamanho das árvores, sendo então maior no sub-dossel (10-19 cm: 7,0 mm/ano). *Couratari stellata*, a espécie de maior porte, cresceu em média mais de 2,2 a 2,6 mm/ano, com um PC fraco no subdossel (DAP 10-19 cm: 4,0 mm/ano) e muito maior no dossel e acima (>30 cm: 15,9 mm/ano). *Couratari guianensis* apresentou uma estratégia intermediária, com um crescimento médio de 1,4-3,7 mm/ano sempre maior que *C. multiflora*, especialmente para as maiores árvores, com um PC alto para as árvores com DAP > 20 cm (20-30 cm: 11,4 mm/ano). O crescimento de *C. multiflora* foi positivamente correlato à intensidade da estação seca. Os resultados evidenciam que as três espécies se distinguem entre si por suas reações aos distúrbios segundo o tamanho das árvores e suas estratégias de crescimento distintas. Estas diferenças podem ser relacionadas a certos traços funcionais das espécies como a densidade da madeira e o tamanho das árvores. Os resultados apontam também o interesse madeireiro diferente de cada espécie.

**Palavras-chave:** estratégia de crescimento, *Couratari*, traços funcionais, estação seca, manejo florestal, Amazônia

## Destaques da pesquisa

- *Couratari stellata*, *C. multiflora* e *C. guianensis* têm estratégias de crescimento distintas
- As espécies têm reações distintas aos distúrbios
- Crescimento médio e potencial do crescimento são relatos à densidade da madeira e à altura
- O crescimento de *C. multiflora* é positivamente correlato à intensidade da estação seca

- A identificação botânica é crucial para ter dados dinâmicos e funcionais confiáveis em parcelas permanentes

### **Abstract**

Few data on Amazonian tree growth strategies are available to the species level, what hinders understanding and forecast of forest dynamics. This study defines the growth strategies of three timber species of *Couratari*, which have very large range through Amazonia, based on 25-years monitoring in two forests logged under several cutting intensities and reduced-impact logging techniques (Paracou, French Guyana, 75 ha; Belterra-Pará, Brazil 9 ha). For each species, we calculated two growth indicators: the average growth rates over the whole period, according to tree sizes and logging intensities (and rainfall for *C. multiflora*) and the maximum growth rates between two measurements, which reflect the growth potential (GP). The growth of the three species increased with tree size and logging intensity. Logging stimulated the growth during 15 years. The smallest species, *C. multiflora*, showed the slowest average growth (0,9-2,1 mm/ano) and a GP negatively correlated to the tree size and then higher in sub-canopy (10-19 cm dbh class: 7,0 mm/year). The tallest species, *C. stellata*, showed average growth of 2,2-2,6 mm/ano, a weak GP in sub-canopy (10-19 cm: 4,0 mm/ano), very higher in the canopy and above (>30 cm: 15,9 mm/ano). *C. guianensis* showed an intermediate growth strategy, with higher average growth (1,4-3,7 mm/ano) than *C. multiflora*, especially for the larger trees, and a high GP for >20 cm dbh trees (20-30 cm: 11,4 mm/ano). The growth of *C. multiflora* was positively correlated to the intensity of the dry season. The results showed that each species have his own growth strategy with distinctive growth potential, both related to the specific functional traits: wood density and maximal adult tree size. These differences pointed have consequences on the forest management and pointed out the necessity of more investment in the botanical identification during the forest inventories.

**Key words:** tree growth strategy, *Couratari*, forest management, functional traits, dry season, Amazon forest

### **Research Highlights**

- *Couratari stellata*, *C. multiflora* and *C. guianensis* have distinct growth strategies
- The species have distinct responses to logging
- Their average growth and potential growth are related to wood density and height
- *C. multiflora* radial growth is positively correlated to dry season strength

- Botanical checking is necessary to get reliable dynamic and functional data's from permanent plots

## 1. Introdução

Compreender o crescimento das árvores tropicais é um pré-requisito imprescindível para entender e prever a dinâmica das florestas tropicais intactas ou manejadas (Clark e Clark, 1999; Gourlet-Fleury e Picard, 2004; Peña-Claros et al., 2008; Poorter et al., 2008). O crescimento pode variar segundo as espécies, mas também segundo as características inerentes das árvores, e.g. a fase ontogênica, e o ambiente, o acesso à luz (Clark e Clark, 1999; Silva et al., 1995; da Silva et al., 2002; Hérault et al., 2010). O conjunto destas variações para uma espécie permite definir sua estratégia de crescimento.

O ambiente de uma árvore é marcado por diferentes eventos florestais como, por exemplo, quedas de árvores vizinhas. Tais distúrbios no seu entorno podem influenciar fortemente seu crescimento (Oldeman e Van Djik, 1991). A variabilidade intra-específica do crescimento no caso destes distúrbios é uma informação valiosa, pois retrata o potencial de crescimento da espécie (Clark e Clark, 1999). Este potencial é também relacionado à fase ontogênica das árvores (Poorter et al., 2005). Assim, para caracterizar a estratégia de crescimento de uma espécie, é necessário avaliar o crescimento e sua variabilidade segundo os indivíduos em condições ambientais estáveis e no caso de distúrbios.

Na Amazônia, sendo o fraco crescimento diamétrico anual das árvores em (geralmente  $<1$  cm/ano; et al., 1995; Clark e Clark, 1999; Brienen e Zuidema, 2006; Gourlet-Fleury e Picard, 2004; Sist e Ferreira, 2008, Mazzei et al., 2010), a alta variabilidade interanual do crescimento (Clark e Clark, 1999; da Silva et al., 2002) e a natureza estocástica no tempo e no espaço dos eventos florestais, caracterizar *in vivo* a estratégia de crescimento de uma espécie necessita medições frequentes em longos prazos (e.g. medição anual sobre períodos  $\geq 10$  anos). Ademais, a alta diversidade das espécies arbóreas associada à fraca abundância da maioria destas (Oliveira e Mori, 1999; ter Steege et al., 2003; Hopkins, 2007), é um entrave à coleta de dados. Esta coleta necessita também um esforço na identificação botânica que esta sendo desenvolvido somente recentemente (Gourlet-Fleury et al., 2004; Procópio e Secco, 2008; Hérault et al., 2010). Por essas razões, há ainda poucos dados na Amazônia que permitem caracterizar o crescimento das árvores ao nível específico, e ainda menos quando considerando a variabilidade intra-específica do crescimento segundo a fase do desenvolvimento (ontogenia) e os distúrbios (da Silva et al., 2002; Clark e Clark, 2010; Hérault et al., 2010).

Essa falta de dados compromete fortemente a compreensão da dinâmica florestal, e consequentemente as previsões de estoques na exploração sustentável. Ademais, há fortes suspeitas que a variação do crescimento segundo a ontogenia seja particularmente alta nos distúrbios e interfere fortemente na dinâmica florestal (Hubbell et al., 1999). A falta de dados é particularmente prejudicial quando consideradas as espécies arbóreas madeireiras cuja alta abundância as torna determinantes na dinâmica florestal e no potencial madeireiro de uma área. Entre estas espécies, as árvores de *Couratari* spp. chamadas de "tauari" no mercado madeireiro (ITTO, 2005) compõem um grupo de destaque. A madeira tauari foi entre as 10 mais comercializadas no mercado brasileiro de madeira serrada e em tora no ano de 2006 (IBAMA, 2006). Três das doze espécies de terra firme do grupo (*C. guianensis*, *C. stellata* e *C. multiflora*) se sobressaíam por sua distribuição muito ampla na Amazônia (Procópio et al., 2010). *Couratari stellata* é uma das maiores árvores do dossel amazônico (Mori e Boom, 1987; Mori e Swarthout, 2007) e pode ser, assim como *C. multiflora*, muito abundante localmente (Procópio et al., 2010). É previsível que estas espécies desempenham papel importante no funcionamento e na dinâmica das florestas amazônicas (Procópio et al., 2010).

Ademais, as espécies de *Couratari* são geralmente agrupadas nos inventários florestais (Procópio et al., 2010), o que reflete um fato comum na Amazônia, onde muitas espécies filogeneticamente próximas são agrupadas por engano (Martins-da-Silva, 2003; Gayot e Sist, 2004), por motivos metodológicos práticos (Gourlet-Fleury et al., 2004) ou por compartilharem propriedades madeireiras similares. Porém, já foram evidenciadas diferenças entre algumas espécies de *Couratari*, especialmente na densidade da madeira, no diâmetro e na altura das árvores (Mori e Boom, 1987; Mori e Prance, 1990; Lepsch-Cunha et al., 1999; Procópio e Secco, 2008). Estes três parâmetros são frequentemente citados como traços funcionais parcialmente explicativos das estratégias de crescimento (Poorter et al., 2005; Chazdon et al., 2010; Hérault et al., 2010) e usados para definir o comportamento das espécies (e.g. tolerância a sombra; Poorter et al., 2005; Delcamp et al., 2008). É provável então que as espécies de *Couratari* tenham estratégias de crescimento e comportamentos distintos e consequentemente não reagem igualmente à exploração florestal.

Considerando a grande abundância, a ampla distribuição e a importância comercial das espécies de *Couratari* no bioma amazônico, o presente estudo vem caracterizar o crescimento de das três espécies de maior distribuição geográfica (*C. guianensis*, *C. multiflora* e *C. stellata*) e sua reação aos distúrbios, levando em conta o tamanho das árvores e a variabilidade intra-específica, com base nos monitoramentos de árvores em parcelas intactas ou exploradas em duas regiões do bioma Amazônia. A partir destes resultados, o trabalho vem



responder às seguintes perguntas: cada espécie tem sua própria estratégia de crescimento, induzido uma resposta distinta à exploração? O tipo de estratégia específica pode ser relacionado com certos traços funcionais?

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Espécies e áreas de estudo

Foram estudadas as populações das três espécies de *Couratari* (Lecythidaceae) mais abundantes em duas áreas de floresta tropical de terra firme onde as espécies são monitoradas acerca de 25 anos em experimentos de exploração florestal, sendo *C. guianensis*, *C. multiflora* e *C. stellata*. A primeira área está situada em Paracou (5°18'N, 52°53'W), próxima à Sinnamary, na Guiana Francesa, com pluviosidade média de 3041 mm com máxima em maio e mínima em setembro durante a grande estação seca (meados de agosto até meados de novembro). O relevo apresenta uma sucessão de colinas separadas por baixios estreitos com solos hidromórficos. A altitude varia entre 5 a 45 m. Os solos são metamórficos, caracterizados por xisto, arenito e pedras de pegmatito, aplito e quartzo (Bariteau, 1992). O experimento silvicultura, estabelecido em 1984, consiste em 75 ha divididos em 12 parcelas de 6,25 ha (Gourlet-Fleury et al., 2004). Três tratamentos silviculturas foram definidos, cada um sendo aplicado em uma subárea de três parcelas. As três parcelas restantes serviram como subárea testemunha (T0). Nas três subáreas, foram cortadas cerca de 10 árvores/ha com  $DAP \geq 50$  cm pertencentes a 58 espécies, ou grupos de espécies, com importância comercial. Na subárea T2, foram também aneladas, com aplicação de produtos químicos tóxicos, as espécies não comerciais (ENC) com  $DAP \geq 40$  cm (~30 árvores/ha) e nas árvores com importância comercial, mas com características indesejáveis para a indústria madeireira. Na subárea T3, foram também cortadas todas as ENC com DAP de 40-50 cm (~15 árvores/ha) e aneladas todas as ENC com  $DAP \geq 50$  cm (~20 árvores/ha). Árvores foram cortadas de outubro de 1986 até maio de 1987 e aneladas um ano depois. Apesar de pertencer às espécies comerciais, nenhum *Couratari* foi explorado. Árvores com  $DAP \geq 10$  cm foram medidas em estação seca, a cada ano até 1995 e a cada dois anos depois. A pluviosidade anual, registrada desde 1979 a cerca de 6 km da área de Paracou, foi calculada entre o início de duas campanhas de medição. Dados de insolação e de temperaturas mínima e máxima diárias foram coletados em Paracou em 1989-1991 e 1995-2001.

A outra área de estudo está situada em Belterra-Pará, Brasil (54° 55'32-50''W; 2° 53'00-35''S), na Floresta Nacional do Tapajós, Km 67 da Rodovia Cuiabá-Santarém- BR 163. A pluviosidade anual é de 2100 mm, com um período seco de julho a agosto (Costa et

al., 2007). O relevo em platô (altitude de ~200 m) é predominado por latossolos amarelos distróficos (Silva et al., 1995). Nesta área, em 1945, houve corte seletivo de *Cordia goeldiana* Huber, *Cedrela odorata* L. e *Aniba dukei* Kostermans que segundo Costa Filho (1980) não causou grande impacto. Em 1979, árvores correspondentes a 63 madeiras comerciais foram cortadas segundo duas intensidades de exploração: 1) todas com  $DAP \geq 55$  cm em uma subárea de 24 ha; 2) todas com  $DAP \geq 45$  cm em outra subárea de 39 ha. Não há dados de número de indivíduos explorados por subárea, mas a intensidade total de exploração foi de 20,6 árvores/ha e nenhum tauari foi explorado dentro das parcelas permanentes (Costa e Filho, 1980). Em 1981, 18 parcelas permanentes de 0,25 ha foram estabelecidas em cada subárea, somando 9 ha. Neste estudo, E1 e E2 se referem aos 4,5 ha amostrados na subárea de 24 e 39 ha respectivamente. As árvores com  $DAP \geq 10$  cm foram medidas nessas parcelas em 1981, 1982, 1983, 1985, 1987, 1992, 1997 e 2007.

## 2.2 Coleta e análise de dados

Nos inventários de Belterra (Procópio et al., 2010) e de Paracou (Gourlet-Fleury et al., 2004; Procópio et al., 2010), as espécies de *Couratari* estavam agrupadas localmente sob um mesmo nome vernacular: tauari e maho-cigare. Cada árvore foi então reidentificada no campo em 2007, após o último monitoramento com amostras testemunhos de cada área depositadas nos herbário IAN e CAY, respectivamente.

Com base no incremento diamétrico de cada árvore ( $ID$ ) durante o tempo  $\Delta t$  (dias entre duas medições/365), foi calculada a taxa anual de crescimento individual  $ID/\Delta t$  em mm/ano. Esta taxa foi notada  $\Delta D$  quando calculada entre a primeira e última medição de uma árvore em um intervalo dado (e.g. o intervalo desde a exploração até 2007) sem considerar medições intermediárias eventuais. A taxa exprime o crescimento médio da árvore no intervalo. A média das  $\Delta D$  de um grupo de árvores dado foi notada  $\Delta D_m$ . A taxa de crescimento individual quando calculada entre duas medições consecutivas, ou  $\Delta D_c$  (e a média:  $\Delta D_{c_m}$ ), corresponde ao crescimento inter-campanhas de uma árvore. Esta taxa permite mostrar as variações do crescimento diamétrico de uma população ao longo do tempo. Para cada árvore, o valor máximo desta taxa define também o potencial máximo de crescimento do indivíduo. A média destes potenciais permite avaliar o potencial de crescimento (PC) para uma população ou por classes, considerando o conjunto das subáreas de cada área. Clark e Clark (1999) embasaram o cálculo do potencial específico na média dos cinco valores máximos, mas isto requer amostragens maiores que as deste estudo para *C. stellata* e *C. guianensis*. No cálculo das taxas de crescimento, e portanto dos PC, foram excluídas árvores

danificadas pela exploração ou cuja medição do DAP foi estimada ou modificada no período total e árvores mortas antes da reidentificação botânica.

Devido a não-normalidade dos dados coletados, verificada com o teste Shapiro-Wilk, testes não paramétricos foram usados (Kruskal-Wallis, Mann-Whitney), com significância a  $P < 0,05$ , seguidos por comparações múltiplas por pares (teste Bonferroni).

### 3. Resultados

#### 3.1 Paracou – Caracterização das populações de *Couratari* após confirmação da identificação botânica

No período total, 371 árvores de *Couratari* foram inventariadas, sendo 322 *C. multiflora*, 33 *C. guianensis* (Tabela 1), 14 *C. calycina*, 2 *C. oblongifolia* e 19 mortas não-identificadas. Em 2007, a abundância de *C. multiflora* variou de 2,6 (T3) a 5,9 árvores/ha (T0), com média de 4,3 árvores/ha e área basal de 0,21 m<sup>2</sup>/ha. Antes dos tratamentos, com exclusão das árvores mortas, *C. guianensis* se diferenciou de *C. multiflora* por sua distribuição diamétrica com menor proporção de pequenas árvores (10-19 cm): 38% versus 55% ( $\chi^2=8,02$ ; gl: 3;  $P=0,046$ ; classes 10-19, 20-29,  $\geq 30$  cm). Suas árvores alcançavam também DAP maiores, com base no percentil 95% (notado DAP95): 66,8 versus 43,0 cm para *C. multiflora* ( $P=0,026$ ; Teste Mann-Whitney).

#### 3.2 Paracou – *C. multiflora*

A dispersão do conjunto das taxas de crescimento intercampanhas máximas de cada árvore (Figura 1 –) ilustra os limites do crescimento potencial de *C. multiflora*. A espécie mostrou um crescimento geralmente abaixo de 10 mm/ano (95% das taxas máximas individuais; coeficiente de variação  $c_v=0,43$ ) e pouco variável nos maiores diâmetros. De fato, o potencial de crescimento da espécie foi inversamente correlato ao DAP (Coeficiente de correlação de Pearson  $r=-0,325$ ;  $n=109$ ;  $P < 0,0001$ ; Figura 2), sendo maior na classe 10-19 cm (7,0 mm/ano), com diferenças significativas entre as classes ( $P=0,0146$  teste Kruskal-Wallis; Tabela 2).

No conjunto das subáreas, antes da exploração (1984-1986), a taxa de crescimento médio das árvores  $\Delta Dm$  foi de 0,3 mm/ano, sem diferenças significativas entre as subáreas ( $P=0,602$  teste Kruskal-Wallis; Tabela 1). Na subárea controle, no período do após exploração (1987-2007), a taxa aumentou significativamente para 0,9 mm/ano ( $P < 0,0001$  teste Kruskal-Wallis; Tabela 1) e, quando considerando o período total, quanto maior a árvore, maior o crescimento médio ( $r=0,276$ ;  $n=110$ ;  $P=0,004$ ; Figura 2). A classe 10-19 cm

apresentou a menor taxa de crescimento ( $\Delta Dm$  0,6 mm/ano), sendo significativamente inferior às das demais classes ( $P < 0,0001$  Teste Kruskal-Wallis; com Bonferroni post hoc  $P < 0,01$ ). O menor crescimento destas árvores foi constante durante todo o monitoramento (Figura 3).

Nas demais subáreas, após exploração, as árvores cresceram significativamente mais rápido ( $P < 0,001$  testes Mann-Whitney para cada subárea), como observado também no controle. Contudo, os aumentos foram maiores, especialmente nas subáreas mais intensamente exploradas, com taxa  $\Delta Dm$  máxima em T3 (2,1 mm/ano) e diferenças significativas entre todas as subáreas ( $P < 0,001$  teste Kruskal-Wallis; Tabela 1).

Quando considerado o tamanho das árvores, a forte correlação DAP- $\Delta D$  observada no controle diminuiu com a intensidade dos tratamentos mais intensos, não sendo mais significativa (Figura 2). Isto reflete a reação diferente das árvores segundo a classe de DAP já apontada pelas diferenças de PC entre as classes. Sendo que, apesar do crescimento médio de todas as classes ter acelerado após exploração, especialmente em T3 (Tabela 1), o estímulo foi maior para as menores árvores. Assim, as árvores cresceram significativamente mais rápido nas subáreas tratadas que no controle apenas na classe 10-19 cm, com taxas distintas das demais em T2 (1,2 mm/ano) e T3 (1,8 mm/ano;  $P < 0,003$  teste Kruskal-Wallis; com Bonferroni post hoc  $P < 0,01$ ; Tabela 1).

Em relação ao tempo (Figura 3A), os tratamentos estimularam o crescimento durante cerca de 15 anos, exceto no tratamento T1 onde o efeito foi fraco e curto (~8 anos). Após estes prazos respectivos, não houve mais diferenças significativas de crescimento entre cada subárea tratada e o controle ( $P > 0,244$  testes Mann-Whitney). O estímulo foi maior e mais rápido em T3, com máximas de 3,5 mm/ano versus 2,4 (T1) e 2,8 (T2) mm/ano. Considerando o DAP, a classe 10-19 destacou-se pelo seu crescimento lento em todo o período no controle, mas após exploração, particularmente em T2 e T3 o crescimento foi tão rápido quanto nas demais classes. As três classes alcançaram assim os mesmos máximos em T3: ~3,4 mm/ano (Figura 3B).

A variação interanual do crescimento mostra a influência de fatores externos se sobrepondo aos tratamentos, o que pode explicar o aumento do crescimento após exploração em T0 (Figura 4A). O maior crescimento das árvores de *C. multiflora* nos anos mais secos levou a investigar sua relação com a pluviosidade. Entre 1984 e 1995 (período de medições anuais do crescimento), a correlação entre crescimento e pluviosidade anual foi fraca ( $P = 0,210$ ; Tabela 3; Figura 4B). Contudo, o crescimento pode ser também relacionado a outros fatores climáticos interligados à pluviosidade. Em Paracou, a pluviosidade é significativamente correlata à insolação e às temperaturas diárias mínimas e máximas no ano

e na estação seca, porém não na estação chuvosa (Tabela 3). Conclui-se que a estação seca é determinante no balanço anual destes quatro parâmetros. Assim, quando focar apenas nas estações, a correlação entre crescimento e pluviosidade é significativa e negativa na estação seca (Tabela 3; Figura 4B) e fraca na estação chuvosa ( $r=-0,197$ ). Ademais, comparando a pluviosidade mensal a cada ano entre 1984 e 1995 com o crescimento anual, houve uma correlação negativa clara nos meses mais secos, especialmente setembro e outubro (Figura 4C). Após 1995, as medições foram bianuais e são então menos eficientes para avaliar as relações entre crescimento e pluviosidade. Porém, o crescimento de *C. multiflora* continuou pouco correlato à pluviosidade anual ( $P=0,132$ ) e significativamente à intensidade da estação seca ( $P=0,003$ ; Tabela 3). O fraco crescimento das árvores de *C. multiflora* em T0 antes da exploração pode estar relacionado ao fato de que as três estações secas menos intensas foram nos três primeiros anos do monitoramento (Figura 4A). Isto pondera também a interpretação da amplitude do aumento das taxas de crescimento após exploração nas subáreas exploradas.

### 3.3 Paracou – *C. guianensis*

As taxas máximas de crescimento individuais foram na maioria (95%) abaixo de 14 mm/ano ( $c_v=0,63$ ). Ao contrário de *C. multiflora*, quanto maior a árvore, maior o potencial de crescimento ( $r=-0,470$ ;  $n=26$ ;  $P<0,0153$ ; Figura 1 –). Sendo assim, as árvores de *C. guianensis* mostraram o menor potencial de crescimento que as de *C. multiflora* quando pequenas (10-19 cm;  $P=0,048$ ; 20-29 cm;  $P<0,0001$ ;  $\geq 30$  cm;  $P=0,036$ ; testes Mann-Whitney; Tabela 2), com máximo na classe intermediária 20-29 (11,4 mm/ano).

Nas quatro subáreas, antes da exploração, a taxa de crescimento médio  $\Delta Dm$  foi de 0,9 mm/ano, sem diferenças claras entre subáreas ( $P=0,834$  teste Kruskal-Wallis; Tabela 1). Após exploração, as árvores cresceram mais rápido em cada subárea, com aumentos significativos em T2 e T3 ( $P\leq 0,023$  testes Mann-Whitney para cada subárea) e taxas de crescimento maiores nos tratamentos mais intensos, com diferenças significativas entre T0 (1,4 mm/ano) e T3 (3,7 mm/ano;  $P=0,016$  teste Mann-Whitney; Tabela 1). Considerando o tamanho das árvores, a fraca amostragem dificulta a análise. Porém, ao contrário de *C. multiflora*, houve uma correlação clara DAP- $\Delta D$  em T3 ( $R^2=0,652$ ;  $n=8$ ;  $P=0,015$ ; Figura 2).

Em relação ao tempo, o crescimento aumentou logo após exploração (Figura 3A), com picos de crescimento entre 1988 e 1992 de 6,1 (T1), 7,1 (T2) e 7,0 mm/ano (T3). Após cerca de 15 anos, as taxas de crescimento pós-exploração não foram mais distintas entre subáreas exploradas e controle ( $P>0,366$  testes Mann-Whitney), como observado para *C. multiflora*,

exceto em T3 onde continuavam significativamente diferentes em T0 ( $P < 0,0214$  teste Kruskal-Wallis).

De forma geral, quando comparado com *C. multiflora*, as árvores de *C. guianensis* cresceram sempre mais rápidas, tanto antes da exploração no conjunto das subáreas ( $P = 0,037$  teste Mann-Whitney) quanto depois da exploração em cada subárea ( $P < 0,001$ ; Testes Kruskal-Wallis).

### 3.3 Belterra – Caracterização das populações de *Couratari* após confirmação botânica

No período total, 119 *Couratari* foram inventariadas, sendo: 93, *C. stellata* (Tabela 1); 3, *C. oblongifolia*; 2, *C. guianensis*; 1, *C. tauari* e 20 mortas não identificadas. *C. stellata* apresentou abundância e área basal em 2007 de 8,4 árvores/ha com 0,68 m<sup>2</sup>/ha (E1) e 12,0 árvores/ha com 1,02 m<sup>2</sup>/ha (E2). No conjunto dos dois tratamentos e com exclusão das mortas, a distribuição diamétrica foi marcada por uma alta predominância da classe 10-19 cm, representando 59% das árvores de *C. stellata* em 1981, sem diferenças significativas entre E1, e E2;  $\chi^2 = 0,95$ ; gl: 3;  $P = 0,8$ ) e pelo alto DAP95: 70,3 cm.

### 3.4 Belterra – *C. stellata*

As taxas máximas de crescimento individuais foram na maioria (95%) abaixo de 19 mm/ano, sendo mais dispersas que para as duas espécies de *Couratari* de Paracou ( $c_v = 1,04$ ). O DAP e o PC foram fortemente e positivamente correlatos ( $r = -0,538$ ;  $n = 72$ ;  $P < 0,0001$ ; Figura 2). O PC foi significativamente diferente entre as classes, com máximo na classe  $\geq 30$  cm (15,7 mm/ano; Tabela 2;  $P < 0,0001$  teste Kruskal-Wallis; com Bonferroni post hoc  $P < 0,01$ ).

No período total, a exploração não afetou o crescimento das árvores de *C. stellata* de forma claramente diferente entre os tratamentos, apesar das menores taxas  $\Delta D_m$  em E1: 2,2 mm/ano que em E2: 2,6 mm/ano ( $P = 0,79$  teste Mann-Whitney; Tabela 1). Em cada tratamento, o crescimento aumentou com o DAP, sendo fortemente correlato em E2 onde árvores com  $DAP \geq 50$  cm cresceram muito rápido, com crescimento médio máxima de 12,3 mm/ano, de acordo com o maior PC das grandes árvores (E1:  $r = 0,500$ ;  $n = 24$ ;  $P = 0,013$  e E2:  $r = 0,691$ ;  $n = 52$ ;  $P < 0,001$ ; Figura 2). De fato, as árvores de cada classe cresceram de forma distinta das demais em cada tratamento, com taxas máximas na classe  $\geq 30$  cm (E1: 4,6; E2: 6,1 mm/ano;  $P \leq 0,012$  testes Kruskal-Wallis com Bonferroni post hoc).

Em relação ao tempo, o decréscimo quase constante da taxa  $\Delta D_{c_m}$  em ambos os tratamentos, com máximos em 1982 (6,6 e 6,3 mm/ano, E1 e E2 respectivamente; Figura 3C)

indica que as árvores de *C. stellata* reagiram provavelmente logo após a exploração de 1979. Como esperado, a estabilização pós-exploração do crescimento foi mais rápida no menor distúrbio (em torno de 1997) e as árvores mostraram um comportamento diferente segundo o DAP (Figura 3D). Árvores pequenas (DAP 10-19 cm) foram pouco e brevemente sensíveis aos diferentes distúrbios (<10 anos;  $\Delta Dc_m$  máximas de 3,3 mm/ano em E1 e E2). Árvores com DAP 20-29 cm reagiram de forma semelhante à classe inferior ao menor distúrbio, porém em E2, o aumento do crescimento foi sensível e duradouro (máximo: 8 mm/ano; decrescendo até 2007). Árvores maiores com  $DAP \geq 30$  cm reagiram claramente à exploração, alcançando  $\Delta Dc_m$  máximas de 20,6 e 13,3 mm/ano (E1 e E2 respectivamente), com estímulo duradouro do crescimento, especialmente no caso de maior distúrbio (2,9 versus 4,6 mm/ano em 2007, E1 e E2 respectivamente). Entre os tratamentos, o crescimento foi significativamente diferente apenas para classe 20-29 cm ( $P=0,006$ ; Teste Mann-Whitney).

### 3.5 Estratégias de crescimento

Considerando a variação do crescimento médio, segundo a exploração e o potencial de crescimento segundo o DAP, foram evidenciadas diferenças entre as espécies nas reações à exploração, que refletem estratégias de crescimento distintas. Assim, *C. multiflora*, a menor espécie, tem o crescimento médio mais lento e um potencial de crescimento limitado, maior no sub-bosque (<30 cm de DAP) e negativamente correlato ao tamanho das árvores, o que sugere também que as maiores árvores crescem devagar nas fases finais da ontogenia. Ao contrário, a maior espécie, *C. stellata*, cresceu em média mais rápido, com um PC fraco no subdossel, especialmente na classe de DAP 10-19 cm, e muito maior quando o seu DAP é superior a 30 cm (provavelmente no dossel e acima), alcançando valores extremos nos maiores diâmetros. *C. guianensis* apresentou uma estratégia intermediária, com um crescimento médio sempre maior que *C. multiflora*, especialmente nas maiores árvores, e um PC alto, expresso logo em torno de 20 cm de DAP e permanecendo alto nos maiores indivíduos. O crescimento rápido e o PC maior de certas grandes árvores de *C. stellata* e *C. guianensis* indicam também que árvores podem continuar a crescer mesmo em fase muito avançadas de sua ontogenia.

## 4. Discussão e conclusões

Poucos estudos nos neotrópicos descrevem o crescimento das árvores ao nível específico com ênfase nas suas variações segundo o DAP e as características do ambiente (Clark e Clark, 2010; Hérault et al., 2010). Neste contexto, o presente estudo descreve as

estratégias de crescimento de espécies de alta importância comercial, geralmente agrupadas nos inventários florestais. Estas estratégias, intrínsecas da espécie, determinam sua resposta aos distúrbios. A definição destas estratégias das espécies de *Couratari* estudadas é, então um passo importante para entender o seu papel na dinâmica florestal e direcionar o seu manejo.

#### 4.2 Traços funcionais distintos, estratégias próprias?

As estratégias de crescimento podem ser relacionadas aos traços funcionais das espécies (Héroult et al., 2010). Alguns traços explicam uma parte importante da variabilidade do crescimento das árvores (Westoby, 1998; Weiher et al., 1999; Poorter et al., 2005; Poorter et al., 2008; Chazdon et al., 2010; Héroult et al., 2010): a altura e o diâmetro máximo, a posição no dossel, a densidade da madeira (DM), a área foliar, a arquitetura do tronco, as sementes (volume, peso). No caso das três espécies, a arquitetura do tronco (*obs. pess.*) e as sementes (Procópio, 2010) são muito semelhantes. Quanto à área foliar, que pode variar na ontogenia, sua influência no crescimento é pouco clara sobre árvores com DAP > 10 cm (Poorter et al., 2008).

Em Paracou Héroult et al., (2010) consideraram o DAP máximo e a massa das sementes como melhores indicadores do crescimento médio das espécies e a altura máxima como um bom indicador das respostas das árvores ao crescimento. Altura e diâmetro máximos das árvores tropicais são fortemente correlatos (Rich et al., 1986; O'Brien, 1995), inclusive em Paracou (Héroult et al., 2010). Neste estudo, com base no DAP95 e observações empíricas de campo, *C. multiflora* pode ser caracterizada como espécie de dossel inferior; *C. guianensis* de dossel superior às vezes emergente e *C. stellata* emergente. Esta mesma classificação foi dada tanto na Amazônia quanto nas Guianas (ter Steege, 2003; Mori e Swarthout, 2007; Procópio et al., 2010). A posição emergente de *C. stellata* é também confirmada em Belterra, pois a espécie teve o maior DAP95 da comunidade em uma área intata vizinha às exploradas (30 ha; espécies com  $n \geq 20$ ; DAP  $\geq 10$  cm; dados não publicados). Para as espécies com adultos emergentes, o crescimento médio maior é uma observação frequente nos neotrópicos (Silva et al., 1995; Clark e Clark, 1999; Hubbel et al., 1999; da Silva et al., 2002; Poorter et al., 2008; Héroult et al., 2010), que vem sendo explicada principalmente pela maior captação de luz das grandes árvores, além de uma capacidade superior de expansão da madeira no tronco (Hubbel et al., 1999). Isto corrobora com os crescimentos médios das três espécies e respectivos DAP e posição no dossel.

A DM é frequentemente estimada como o traço mais indicativo do crescimento (Poorter et al., 2008). Árvores com madeira menos densa crescem de forma mais rápida



(Condit et al., 1993; Köhler et al., 2000; King et al., 2005). Contudo, em Paracou, Herault et al. (2010) não observaram esta relação para um grupo de 43 arbóreas, porém consideram que a DM é um fator influenciando na resposta das árvores aos distúrbios. Ademais, na comunidade arbórea de Belterra, a DM e o crescimento médio foram claramente correlatos entre quatro e oito anos após exploração ( $r=-0,563$ ;  $n=23$ ;  $P=0,005$ ; espécies com  $n \geq 20$  e  $DAP \geq 10$  cm em E1/E2; dados não publicados; valores de DM de Chave et al., 2006). No entanto, ao longo do tempo esta correlação diminuiu e deixou de ser significativa após 28 anos (1987:  $r=-0,480$  e  $P=-0,010$ ; 1997:  $r=-0,436$ ; 2007:  $r=-0,356$ ). Tal declínio indica que a densidade da madeira retrata mais o potencial de crescimento que o crescimento médio, corroborando as conclusões de Herault et al. (2010). No caso das *Couratari*, *C. multiflora*, a espécie com menor DM ( $0,48 \text{ cm}^3$  versus  $0,51 \text{ g/cm}^3$  para *C. guianensis* e  $0,62 \text{ g/cm}^3$  para *C. stellata*; Chave et al., 2006) teve o crescimento médio mais lento. Por outro lado, *C. multiflora* mostrou o maior PC no sub-bosque (10-19 cm). Este maior PC de *C. multiflora* nos pequenos diâmetros é ultrapassado nos diâmetros superiores pelas duas outras espécies de maior DM, quando as árvores captam mais luz. De fato, à medida que crescem, as árvores captam mais luz, o que vem contrabalançar a limitação do potencial de crescimento (e do crescimento médio) pela DM e permite, por exemplo, a *C. stellata* de expressar, especialmente quando alcança o dossel, um alto PC independentemente da sua madeira mais densa. Portanto, a DM torna-se um indicador menos eficiente do crescimento médio nos estratos superiores. Assim, enquanto estudos procuram ligar a DM com o crescimento médio (Köhler et al., 2000; Delcamp et al., 2008; Poorter et al., 2008), a relação desta variável com o potencial de crescimento específico segundo o DAP ou estrato arbóreo, deveria ser mais investigada.

No entanto, a relação da DM e da altura máxima dos adultos descritos aqui, não explica 1) o maior crescimento médio de *C. guianensis* comparada a *C. multiflora*, mesmo no subdossel e 2) o leve declínio do PC de *C. multiflora* acima de 30 cm. Diferentes hipóteses podem ser levantadas: as DM de *C. multiflora* e *C. guianensis* são próximas; portanto outros traços funcionais como, por exemplo, a área foliar maior em *C. guianensis* (*obs. pess.*), que favorece a capacidade de captação de luz (Sterck e Bongers, 2001), podem ser de alta relevância para distinguir o crescimento das duas espécies. A altura máxima dos adultos indica também que, para um mesmo diâmetro, as árvores das espécies com grandes adultos podem ser mais altas que espécies de menor porte e, portanto, captar mais luz (Poorter et al., 2008). Relativamente às espécies de maior porte, isto torna as espécies de menor porte, como *C. multiflora*, menos competitiva a medida que crescem em DAP.

#### 4.4 Manejo florestal

A taxa de crescimento das três espécies de *Couratari* aumentou com o tamanho das árvores e o grau de distúrbio. A reação à exploração destas espécies foi no geral semelhante à já descrita para outras arbóreas de Belterra e Paracou (Silva et al., 1995; Gourlet-Fleury e Picard, 2004; Ruschel, 2008). O aumento das taxas de crescimento logo após exploração, corresponde ao aumento brutal da luz disponível devido à abertura do dossel provocada pela exploração florestal. O fechamento progressivo do dossel explica o decréscimo lento até um nível estável das taxas nos quinze anos seguintes. O mesmo processo explica o fraco e curto efeito do tratamento T1 sobre as *C. multiflora*, pois a abertura do dossel foi menor, sendo rapidamente reconstituída e então pouco benéfica para estas árvores de porte menor e pertencendo em maioria a classe 10-19 cm.

De fato, com as estratégias descritas acima, torna-se previsível, a partir de então, que a exploração favoreça, por exemplo, o crescimento de árvores pequenas, como *C. multiflora* especialmente em caso de aberturas suficientes para afetar de modo durável as condições de luz no sub-bosque. Ao contrário, a exploração mesmo pouco intensa, vai estimular mais o crescimento das maiores árvores de *C. stellata* ou das árvores >20 cm de *C. guianensis*.

Antes da exploração, na comunidade de Paracou, *C. guianensis*, e sobretudo, *C. multiflora*, se situaram entre as espécies de crescimento mais lento (57ª e 80ª, entre 86 espécies e grupos de espécies; T2/T3; 1984-1986; Gourlet-Fleury e Picard, 2004). Contudo, após exploração (1991-1994), *C. guianensis* classificou-se no 20º lugar e *C. multiflora* no 58º. Em Belterra, *C. stellata* passou da 11ª posição no período 1981-1987 à 14ª em 1987-1997 a 17ª em 1997-2007 entre 31 espécies arbóreas (espécies com  $n \geq 20$  durante todo o monitoramento). Estes dados mostram que as três espécies de *Couratari*, relativamente às demais arbóreas, foram favorecidas pela abertura do dossel. Em particular *C. stellata* e *C. guianensis*, que pertenceram na sua comunidade respectiva, às espécies que crescem mais rápido nos primeiros anos após exploração. Em primeira análise, este fator somado ao maior crescimento das grandes árvores destas espécies, acelerou a reconstituição dos estoques explorados.

Sendo que as espécies têm estratégias de crescimento diferentes, se permanecerem agrupadas desde o primeiro censo, não será possível calcular taxas reais de recrutamento de árvores comerciais. Neste caso, um risco previsível é, por exemplo, a superestimação dos estoques de árvores exploráveis numa área onde são simpátricas *C. multiflora*, espécie

potencialmente abundante, mas que não alcança regularmente diâmetros exploráveis, e *C. guianensis*, espécie sempre pouco abundante (<1 ind./ha; Procópio e Secco, 2008).

#### 4.5 Crescimento e chuva

Com base no caso de *C. multiflora*, bem amostrada em Paracou, foi evidenciado que estações secas intensas podem ser associadas a um maior crescimento anual das árvores em floresta de terra firme da Amazônia com pluviosidade >3000 mm. Tal resultado é apoiado pela observação recente da modificação, durante estação seca severa em Paracou, do balanço respiração/fotossíntese que induz uma maior estocagem de carbono no ecossistema (Bonal et al., 2008). Ademais, isto aponta um efeito negativo da pluviosidade (direto ou ligado a seus parâmetros associados) sobre o crescimento.

A relação entre pluviosidade e crescimento das árvores é ainda discutida nos trópicos. Uma alta pluviosidade pode limitar a produtividade primária líquida anual dos ecossistemas muito chuvosos (>2400 mm/ano; Schuur, 2003). Em florestas muito úmidas (chuva >3000 mm/ano e estações secas <2 meses), foram evidenciadas correlações negativas, indiretas ou diretas, entre pluviosidade anual e crescimento de árvores como, na Costa Rica (Clark e Clark, 1994) e em Paracou (Gourlet-Fleury e Picard, 2004, excluindo os anos sem estação seca marcada).

Em Paracou, situada próxima a linha do equador, a duração dos dias varia pouco ( $\pm 16$  min.). A pluviosidade, pela nebulosidade associada, é então o principal fator controlador da insolação e das temperaturas diárias e noturnas, o que confirmou as correlações entre estes parâmetros em Paracou e corroborou com as observações de Bonal et al., (2008). Neste contexto, a pluviosidade torna-se então um indicador eficiente das variações climáticas anuais que podem afetar o crescimento. Alguns mecanismos responsáveis pelo menor crescimento das árvores ligado à alta pluviosidade em florestas muito úmidas foram sugeridos ou medidos: em solos saturados a respiração é limitada e a fotossíntese reduzida (Vieira et al., 2005); a lenta decomposição limita os nutrientes disponíveis (Schuur e Matson, 2001) e, sobretudo, a maior nebulosidade reduz a insolação e, portanto, a fotossíntese (Clark et al., 2003; Graham et al., 2003; Vieira et al., 2005; Laurance et al., 2009).

No entanto, a falta de dados climáticos, exceto para pluviosidade, no período de medições interanuais (1984-1995) não permite distinguir a influência própria destes mecanismos ao nível das árvores. Ademais, precisaria medir o crescimento secundário sazonal das árvores, mas isto é dificultado pelas variações de umidade do tronco, responsáveis

em Paracou por incrementos diamétricos maiores na estação chuvosa que na seca (Stahl et al., 2010).

#### 4.6 Distinguir primeiro, agrupar depois

Apesar dos esforços na identificação botânica recentemente desenvolvidos (Gourlet-Fleury et al., 2004; Procópio e Secco, 2008), certas espécies permanecem agrupadas nos inventários (Gourlet-Fleury et al., 2004; Procópio et al., 2010; este estudo). Este agrupamento desperdiça informações de dinâmica extremamente valiosas (e.g. dados de recrutamento e mortalidade específicos das espécies de *Couratari* durante cerca de 25 anos), prejudica a previsão dos estoques atuais e futuros no âmbito do manejo florestal e impede definir estratégias de crescimento das espécies e destacar seus traços funcionais (ver classificações diferentes da posição de *Couratari* spp. no dossel em uma mesma área; Favrichon, 1994; Köhler et al., 2000; este estudo). As consequências podem ser muito prejudiciais, pois *C. stellata*, pelo seu porte dominante e sua potencial abundância local, é uma espécie estruturante da floresta (Procópio et al., 2010) e deve ter maior influência na dinâmica geral da floresta.

Dispositivos de parcelas permanentes estão sendo reunidas em redes para estudos em macro-escala (e.g. RAINFLOR, REDEFLO, PPBIO; Malhi et al., 2002; Losos et al., 2004) e usadas para criar bancos de dados de traços funcionais específicos (Ollivier et al., 2007). Tais dados embasam cada vez mais estudos ecológicos e são considerados promissores para determinar as estratégias de crescimento (Poorter et al., 2008), sendo já incluídos em novos modelos de dinâmica global da vegetação ("DGVMs"; Prentice et al., 2007). A fim de maximizar a pertinência e a utilidade destes dispositivos caros de instalar e monitorar, é urgente distinguir as espécies nos inventários antes de junta-las em grupos funcionais ou de determinar a influência de traços funcionais ao nível específico.

#### Agradecimentos

Ao CNPq pela bolsa de doutorado cedida a primeira autora, a FAPEAM e ao CIRAD (FFEM e Floresta em Pé) pelos recursos para coleta de dados. Agradecemos as instituições de pesquisa: a Embrapa Amazônia Oriental (Dr. Ademir Ruschel e equipe e Dr. Milton Kanashiro e equipe), ao IBAMA, núcleo Santarém e ao Cirad, núcleo Kourou (Dr. Lilian Blanc e equipe Ecofog) pelo apoio logístico e pela disponibilização dos dados de inventário. Aos assistentes de campo das duas áreas inventariadas, em especial à memória do assistente Raimundo Feitosa (Raimundinho da Flona, † 02/10/2008).

### Referências bibliográficas

- Bariteau, M., 1992. Régénération naturelle de La forêt tropicale humide de Guyane: étude de la répartition spatiale de *Qualea rosea* Aublet, *Eperua falcata* Aublet et *Symphonia globulifera* Linnaeus. Ann. For. Sci. 49, 369-382.
- Bonal, D., Bosc, A., Ponton, S., Goret, J.-Y., Burban, B., Gross, P., Bonnefond J.-M., Elbers, J., Longdoz, B., Epron, D., Guehl, J.-M., and Granier, A., 2008. Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana, Glob. Change Biol., 14, 1917–1933.
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. J. Ecol. 94, 481–493.
- Chave, J.C., Muller Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., ter Steege, H., Webb, C.O., 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. Ecol. Appl. 16, 2356-2367.
- Chazdon, R.L., Finegan, B., Capers, R.S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., Norden, N., 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. Biotropica 42, 31–40.
- Clark, D.A., Clark, D.B., 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. J. Ecol. 82, 865–872.
- Clark, D.A., Clark, D.B., 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. Ecol. Appl. 9, 981–997.
- Clark, D.A., Clark, D.B., 2010. Assessing Tropical Forests' Climatic Sensitivities with Long-term Data. Biotropica doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00654.
- Clark, D.A., Piper, S.C., Keeling, C.D., Clark, D.B., 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. Proc. Natl. Acad. Sci. 100, 5852–5857.
- Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B., 1993. Mortality and growth of a commercial hardwood “el cativo”, *Prioria copaifera* in Panama. Forest Ecol. Manage. 62:107-122.
- Costa Filho, P.P., Costa, H.A., Aguiar, O.R. de., 1980. Exploração mecanizada na floresta tropical úmida sem babaçu. Belém: Circular Técnico 9. EMBRAPA-CPATU-PNPF. 38 pp.
- Costa, D.H.M., Carvalho, J.O.P., Van den Berg, E., 2007. Crescimento diamétrico de maçaranduba (*Manilkara huberi* Chavalier) após a colheita da madeira. Amazônia: Ci. & Desenv. 3, 65-76.

- Delcamp, M., Gourlet-Fleury, S., Flores, O., Garnier, E., 2008. Can functional classification of tropical trees predict population dynamics after disturbance?. *J. Veg. Sci.* 19, 209-220.
- Gayot, M., Sist, P., 2004. Vulnérabilité des espèces de maçaranduba face à l'exploitation en Amazonie brésilienne: nouvelles normes d'exploitation à définir. *Bois Forêt Trop.* 208, 75-90.
- Favrillon, V., 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie. (La Terre et la Vie)* 49, 379-403.
- Gourlet-Fleury, S., Picard, N., 2004. Growth behavior of trees and relationship with some descriptors of the environment. In: Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.M., Laroussinie, O. (Eds.), *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana.* Ecofog. Elsevier SAS. pp. 229-253.
- Gourlet-Fleury, S., Ferry, B., Molino, J.F., Petronelli, P., Schmitt, L., 2004. Experimental plots: key features. Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.M., Laroussinie, O. (Eds.), *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana.* Ecofog. Elsevier SAS. pp. 3-60.
- Graham, E.A., Mulkey, S.S., Wright, S.J., Kitajima, K., Philips, N.G., 2003. Cloud cover limits productivity in a rainforest tree during tropical rainy seasons. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 100, 572-576.
- Hérault, B., Ouallet, J., Blanc, L., Wagner, F., Baraloto, C., 2010. Growth responses of neotropical trees to logging gaps. *J. Appl. Ecol.* 47, 821-831
- Hopkins, M.J.G., 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon basin. *J. Biogeogr.* 34, 1400-1411.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., de Lao, S.L., 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283, 554-557.
- IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis), 2006. Documento de origem florestal – DOF, 10 espécies mais comercializadas por Estado (tora, madeira serrada), 12/11/2006. <http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cgref/publicacoes> (Acesso em 10/12/2006).
- ITTO (International Tropical Timber Organization), 2005. Utilization of lesser used wood species in Guyana. Booklet PD 344/05 2(I). 21p.

- King, D.A., Davies, S.J., Nur Supardi, M.N., Tan, S., 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Funct. Ecol.* 19, 445–453.
- Köhler, P., Ditzer, T., Huth, A., 2000 Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *J. Trop. Ecol.* 16, 591-602.
- Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Nascimento H.M., Andrade, A., Fearnside, P.M., Rebello, E.R.G., Condit, R., 2009. Long-term variation in Amazon forest dynamics. *J. Veg. Sci.* 20, 323–333.
- Lepsch-Cunha, N., Kageyama, P.Y., Venconvsy, R., 1999. Genetic diversity of *Couratari multiflora* and *Couratari guianensis* (Lecythidaceae): consequences of two types of rarity in central Amazonia. *Biodivers. Conserv.* 8, 1205-1218.
- Losos, E.C., Loo de Lao, S., 2004. Forest Dynamics Plots. In: Losos, E.C., Giles, J.L.E. (Eds.), *Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a large-scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 433-450.
- Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., Arroyo, L., Frederiksen, T., Grace, J., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, W.F., Leano, C., Lewis, S.L., Meir, P., Monteagudo, A., Neill, D., Vargas, P.N., Panfil, S.N., Patino, S., Pitman, N., Quesada, C.A., Rudas-Ll, A., Salomao, R., Saleska, S., Silva, N., Silveira, M., Sombroek, W.G., Valencia, R., Martinez, R.V., Vieira, I.C.G., Vinceti, B., 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *J. Veg. Sci.* 13, 439-450.
- Martins-da-Silva, R.C.V., Hopkins, M.J.G., Thompson, I.S., 2003. Identificação botânica na Amazônia: situação atual e perspectivas. Embrapa Amazônia Oriental. Documento 169. Belém. 81p.
- Mazzei, L., Sist, P., Ruschel, A., Putz, F.E., Marco, P., Pena, W, Ferreira, J.E.R., 2010. Above-ground biomass dynamics after reduced-impact logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecol. Manage.* 259, 367-373
- Mori, S.A., Boom, B.M., 1987. The forest. In: *The Lecythidaceae of a lowland neotropical forest. La Fumée mountain, French Guiana. Memoirs of the New York Botanical Garden* 44, 9-29.
- Mori, S.A., Prance, G.T., 1990. Flora Neotropica Lecythidaceae- Part II (*Couroupita*, *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweilera* & *Lecythis*), with a study of secondary xylem of Neotropical Lecythidaceae. *Flora Neotrop.* 21, 376.

- Mori, S.A., Swarthout, D., 2007. Brazil nut family (Lecythidaceae) in the New World. In: C.J. Cleveland (Ed.), *Encyclopedia of Earth*. Washington, D.C., Environment information coalition. National council for science and environment.  
[http://www.eoearth.org/article/Brazil\\_nut\\_family\\_\(Lecythidaceae\)\\_in\\_the\\_New\\_World](http://www.eoearth.org/article/Brazil_nut_family_(Lecythidaceae)_in_the_New_World) (Acesso em 15/03/2010).
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, R., Foster, R.B., 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76:1926–1939.
- Oliveira, A.A. de, Mori, S.A., 1999. High tree species richness on poor soils. I. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodivers. Conserv.* 8, 1219-1244.
- Ollivier, M., Baraloto, C., Marcon, E., 2007. A trait database for Guianan rain forest trees permits intra- and inter-specific contrasts. *Ann. For. Sci.* 64, 781–786.
- Peña-Claros, M., Peters, E.M., Justiniano, M.J., Bongers, F., Blate, G., Fredericksen, T.S., Putz, F.E., 2008. Regeneration of commercial tree species following silvicultural treatments in a moist tropical forest. *Forest Ecol. Manage.* 255, 1283–1293.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J., Wöll, H., 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *J. Ecol.* 93, 256–267.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manriques, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Pena-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I.J., 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- Prentice, I.C., Bondeau, A., Cramer, W., Harrison, S., Hickler, T., Lucht, W., Sitch, S., Smith, B., Sykes, M.T., 2007. Dynamic global vegetation modeling: quantifying terrestrial ecosystem responses to large-scale environmental change. In: Canadell, J.G.; Pataki, D.E.; Pitelka, L.F. (Eds.), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer, Berlin. pp. 175–192.
- Procópio, L.C., Secco, R.S., 2008. A importância da identificação botânica nos inventários florestais: o exemplo do “tauari” (*Couratari* spp. e *Cariniana* spp. – Lecythidaceae) em duas áreas manejadas no Estado do Pará. *Acta Amazonica* 38, 31-44.
- Procópio, L.C. 2010. Auto-ecologia de espécies de *Couratari* (Lecythidaceae): uma abordagem para o manejo e conservação. Tese de doutorado. INPA. Manaus. 143p.
- Procópio, L.C., Gayot, M., Sist, P., Ferraz, I.D.K., 2010. As espécies de tauari (Lecythidaceae) em florestas de terra firme da Amazônia: padrões de distribuição



- geográfica, abundâncias e implicações para a conservação. *Acta bot. bras.* 24 (4):883-897.
- Rich, P.M., Helernum, K., Kearns, D., Morse, S.R., Palmer, M.W., Short L., 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 113, 241-246.
- Ruschel, A.R., 2008. Dinâmica da composição florística e do crescimento de uma floresta explorada há 18 Anos na Flona Tapajós, PA. Belém, Embrapa Amazônia Oriental. Documento 341. 57p.
- Schuur, E.A.G., Matson, P.A., 2001. Aboveground net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128, 431-442.
- Silva, J.N.M., Carvalho, J.O.P. de, Lopes, J. do C.A., Almeida, B.F. de, Costa, D.H.M., Oliveira, L.C. de, Vanclay, J.K., Skovsgaard, J.P., 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the brazilian amazon 13 years after logging. *Forest Ecol. Manage.* 71, 267-274.
- da Silva, R.R., dos Santos, J., Tribuzy, E.S., Chambers, J.Q., Nakamura, S., Higuchi, N., 2002. Diameter increment and growth patterns for individual trees growing in central Amazon, Brazil. *Forest Ecol. Manage.* 166, 295-301.
- Sist, P., Ferreira, F.N. 2007. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecol. Manage.* 243, 199- 209.
- Stahl, C., Burban B., Bompuy F., Jolin, Z.B., Sermage, J., Bonal, D., 2010. Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 26, 393-405.
- Sterck, F.J., Bongers, F., 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *J. Ecol.* 89, 1-13.
- ter Steege, H., Laumans, B., Laumans-Bus, D., Bongers, F.J.J.M., Zondervan, G., 2003. Long-term effects of timber harvesting in Mapane - North Suriname. In: ter Steege, H. (Ed.), Long-term changes in tropical tree diversity: studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia (Tropenbos series 22). Wageningen, Tropenbos International. pp. 79-94.
- Vieira, S., Trumbore, S., Camargo, P.B., Selhorst, D., Chambers, J.Q., Higuchi, N. & Martinellis, L.A. 2005., Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 102, 18502-18507.

- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10, 609–620.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213–227.

Figuras e tabelas

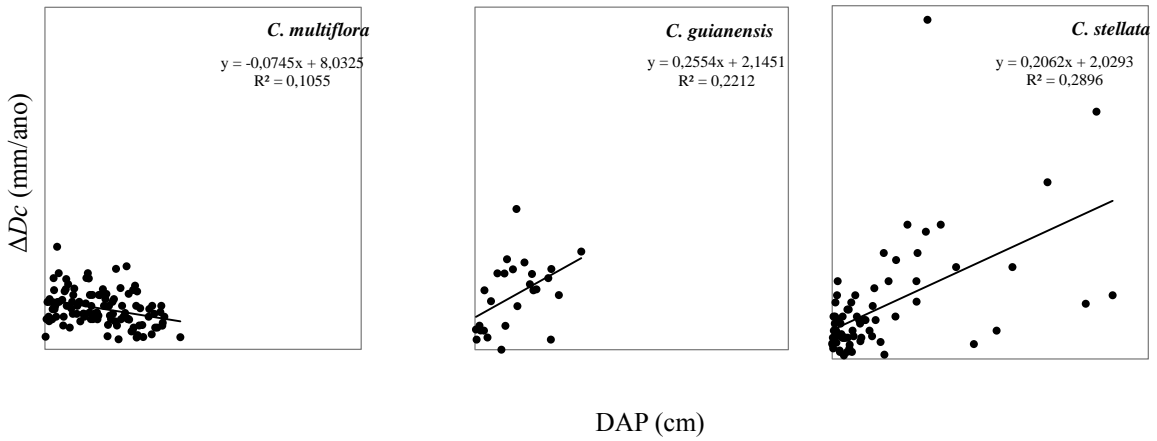
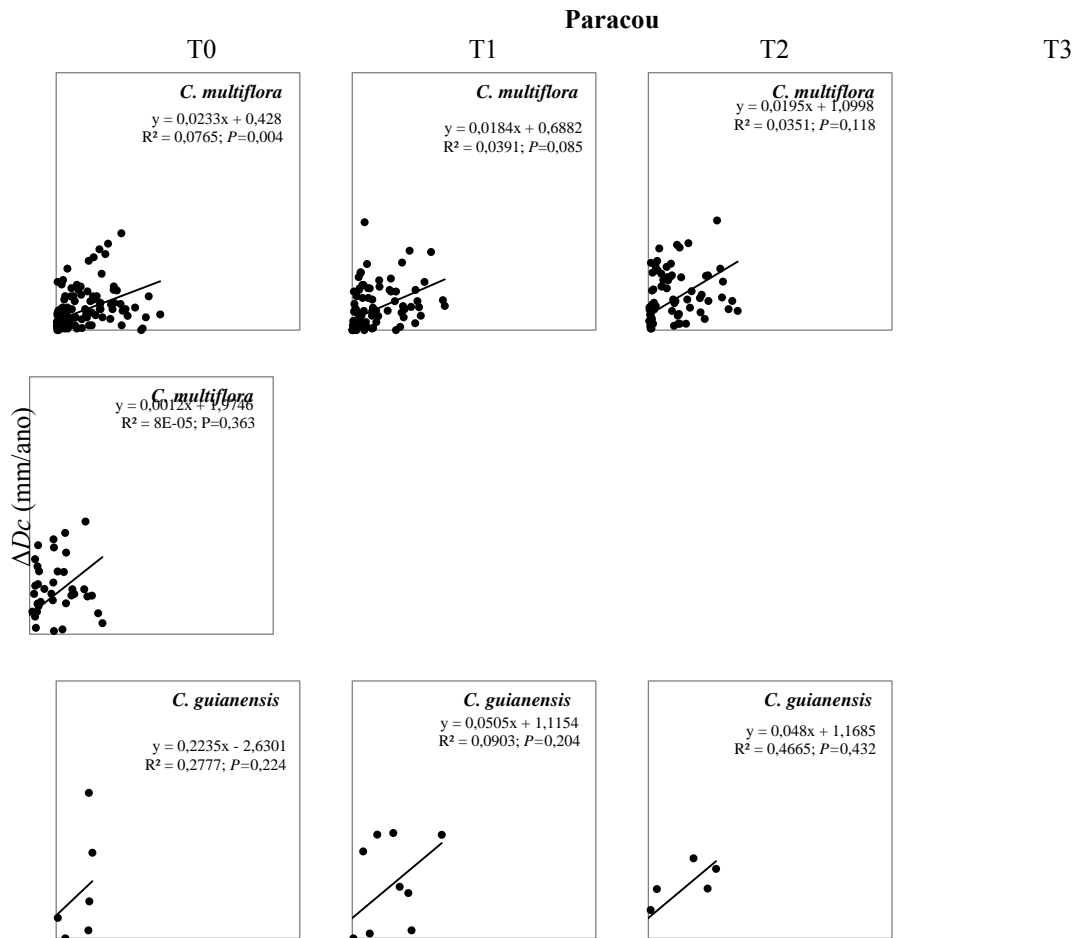


Figura 1 – Padrões de dispersão dos potenciais máximos individuais de crescimento (mm/ano) para cada espécie no período total dos monitoramentos.



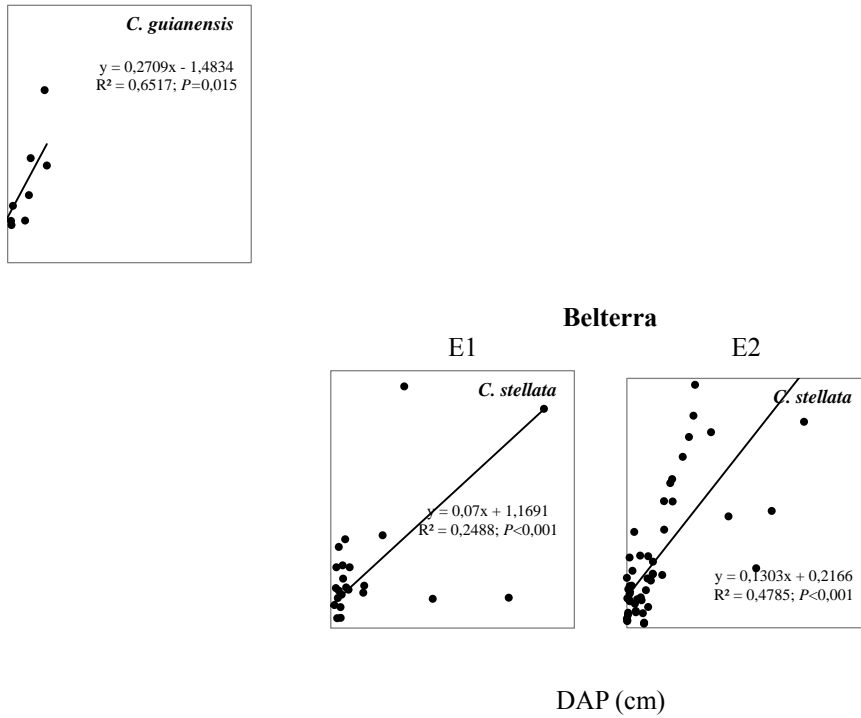
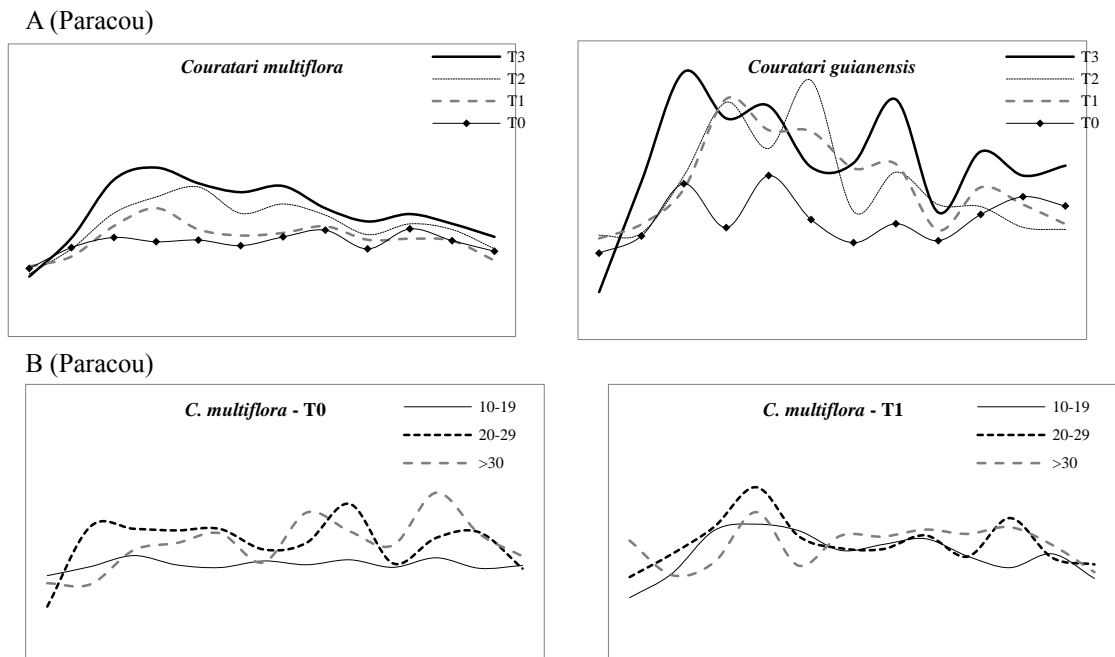


Figura 2 – Correlações entre as taxas de crescimento médio anual  $\Delta D$  de cada árvore (média no período total) e o DAP (DAP médio da árvore no período total).



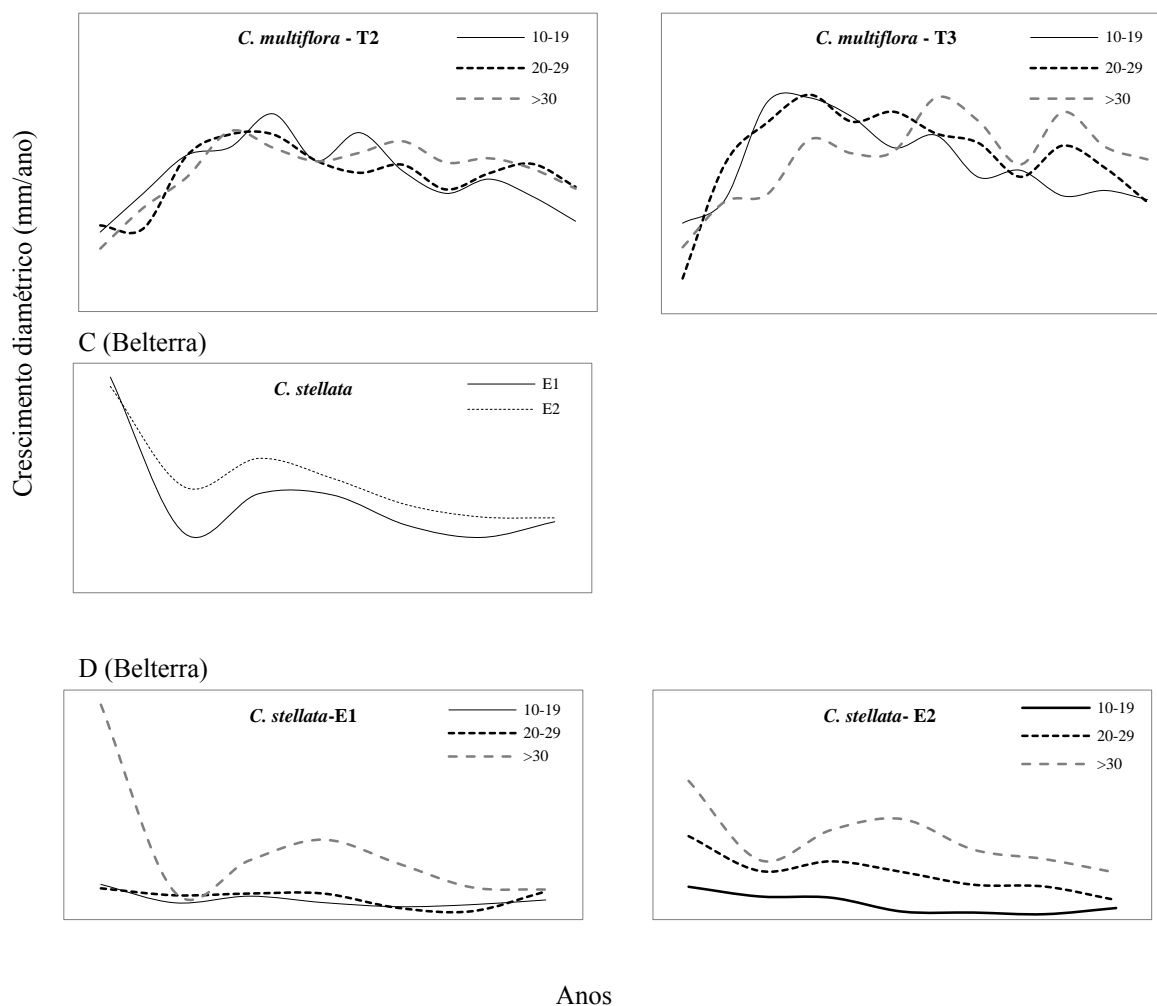


Figura 3 – Variação do crescimento em Paracou (médias bianuais das taxas inter-campanhas  $\Delta Dc_m$ ) e Belterra (taxas inter-campanhas  $\Delta Dc_m$ ) por tratamentos (A, C) e por classes (B, D).

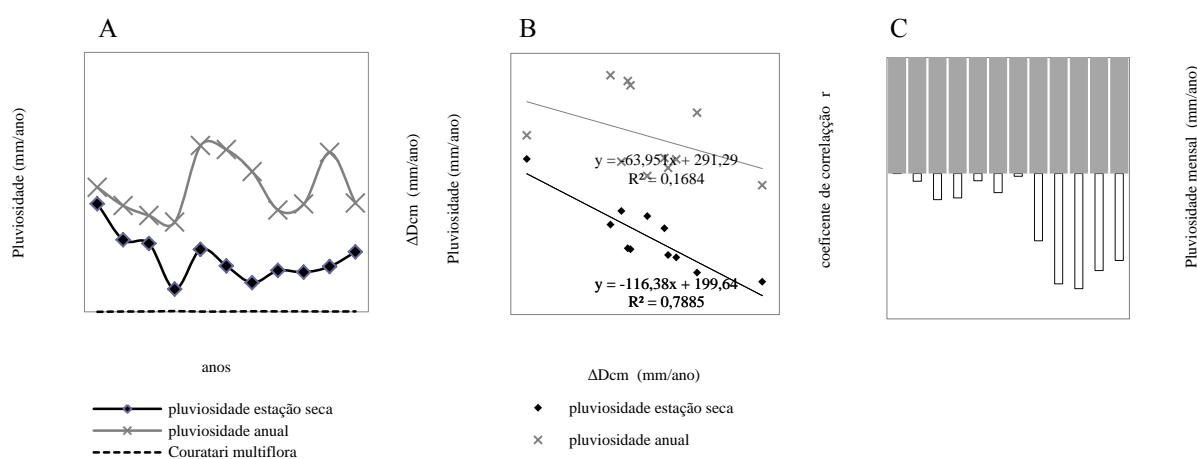


Figura 4 – Relações entre crescimento anual de *C. multiflora* ( $\Delta Dc_m$ , em T0) e pluviosidade (1984-1995 em Paracou). A) variações da pluviosidade e do crescimento; B) crescimento em função da pluviosidade (regressões: ano completo,  $y = -63,95x + 291,29$ ;  $R^2 = 0,168$ ; estação seca,  $y = -116,3x + 199,6$  com  $R^2 = 0,788$ ). C) coeficientes de correlação  $r$  entre o crescimento anual e

a pluviosidade de cada mês ao longo dos anos; em preto:  $P < 0,05$ ; em cinza: pluviosidade (média para cada mês no período 1984-1995).

Tabela 1 – Taxas de crescimento anual  $\Delta Dm$  (mm/ano) e números de árvores por classes (com base no DAP na primeira medição de cada árvore). Em itálico: amostragem  $n < 5$ . Letras expoentes diferentes apontam diferenças significativas ( $P < 0,02$ ) entre os tratamentos, com base em comparações por pares simples (Mann-Whitney) ou múltiplas (Bonferroni post hoc).

	<i>N</i> (período total)				$\Delta Dm$ pré-exploração				$\Delta Dm$ pós-exploração			
	Total	10-19	20-29	$\geq 30$	Total	10-19	20-29	$\geq 30$	Total	10-19	20-29	$\geq 30$
<i>C. multiflora</i> (Paracou)												
T0	<b>110</b>	63	27	20	<b>0,4</b>	0,5	0,3	-0,3	<b>0,9<sup>a</sup></b>	0,6 <sup>a</sup>	1,2	1,8
T1	<b>85</b>	54	11	20	<b>0,4</b>	0,1	0,6	0,9	<b>1,2<sup>ab</sup></b>	1,0 <sup>ab</sup>	1,2	1,2
T2	<b>78</b>	50	13	15	<b>0,1</b>	0,3	0,4	-0,3	<b>1,5<sup>bc</sup></b>	1,2 <sup>b</sup>	1,7	2,0
T3	<b>49</b>	28	12	9	<b>0,5</b>	0,2	0,6	1,2	<b>2,1<sup>c</sup></b>	1,8 <sup>b</sup>	2,3	2,3
Total	<b>322</b>	195	63	64	<b>0,3</b>	0,3	0,4	0,3				
<i>C. guianensis</i> (Paracou)												
T0	<b>10</b>	4	3	3	<b>1,0</b>	2,0	-0,2	-	<b>1,4<sup>a</sup></b>	0,1	1,1	2,0
T1	<b>5</b>	2	1	2	<b>1,2</b>	-0,7	-	2,7	<b>2,0</b>	2,0	-	3,0
T2	<b>10</b>	4	3	3	<b>0,8</b>	1,5	0,2	0,7	<b>2,9</b>	1,3	3,1	3,3
T3	<b>8</b>	7	1	-	<b>-0,2</b>	-0,3	2,3	-	<b>3,7<sup>b</sup></b>	1,9	5,6	4,9
Total	<b>33</b>	17	8	4	<b>0,9</b>	0,9	0,5	1,5				
<i>C. stellata</i> (Belterra)												
E1	<b>39</b>	29	5	5					<b>2,2</b>	1,5	2,3	4,6
E2	<b>54</b>	36	11	7					<b>2,6</b>	1,0	2,1	5,9
Total	<b>93</b>	65	16	4								

Tabela 2 – Médias dos potenciais máximos individuais de crescimento (mm/ano) segundo o DAP em todas as subáreas e níveis de significância das diferenças (testes Kruskal-Wallis). Letras expoentes diferentes apontam diferenças significativas entre as classes de uma mesma espécie (Bonferroni post hoc  $P < 0,01$ ).

	10-19 cm	20-29 cm	$\geq 30$ cm		$\geq 10$ cm
<i>Couratari multiflora</i> (Paracou)	7,0 <sup>b</sup>	6,3 <sup>ab</sup>	5,1 <sup>a</sup>	$P=0,0146$	8,0
<i>Couratari guianensis</i> (Paracou)	4,7 <sup>a</sup>	11,4 <sup>b</sup>	9,2 <sup>ab</sup>	$P=0,0058$	5,9
<i>Couratari stellata</i> (Belterra)	4,0 <sup>a</sup>	6,4 <sup>a</sup>	15,7 <sup>b</sup>	$P < 0,0001$	7,1
	$P=0,0002$	$P=0,0017$	$P < 0,0001$		$P=0,132$

Tabela 3 – Relação da pluviosidade em Paracou com diferentes parâmetros climáticos (médias mensais) e o crescimento de *C. multiflora* em T0. Coeficientes de correlações Pearson  $r$  e nível de significância (\*:  $P < 0,05$ ; \*\*:  $P < 0,01$ ; \*\*\*:  $P < 0,001$ ).

Período	Temperatura diária mínima	Temperatura diária máxima	Insolação (dias)	Taxas de crescimento ( $\Delta Dc_m$ )	
				1984-1995	1984-2007

---

Ano	0.891***	-0.802**	-0.822**	-0,410	-0.379
Estação chuvosa (dez-jul)	0.677	-0.226	-0.482	-0.197	-0.21
Estação seca (ago-nov)	0.793	-0.825*	-0.956*	-0,888***	-0.671**

---

## CONCLUSÃO GERAL

Este trabalho, através do exemplo das espécies comercializadas como tauari, reforça a necessidade de distinguir as espécies agrupadas sobre um mesmo nome vernacular para apontar as características intrínsecas que influenciam no manejo sustentável e na conservação das espécies, tais como sua distribuição geográfica, sua regeneração e sua dinâmica populacional.

A síntese das informações levantadas sobre a auto-ecologia permitiu também definir a posição das espécies de *Couratari* dentro do contínuo de sucessão florestal e assim melhor entender seu papel na dinâmica florestal. Várias características convergem para classificar estas espécies como sendo secundárias tardias, ou seja, espécies que caracterizam os ambientes alterados após o primeiro estágio de sucessão dominado pelas pioneiras de curta vida. Certas características, apresentadas pelas *Couratari*, indicam geralmente um comportamento pioneiro, como o tamanho das sementes  $<0,5 \text{ cm}^3$ , a tolerância ao dessecação ou a anemocoria. As plântulas mostraram morfologia favorável à germinação em florestas alteradas e, quando comparadas com as demais espécies florestais, as espécies apresentaram alta capacidade de crescer em ambiente alterado. Contudo, as *Couratari* apresentam também outras características geralmente consideradas como próprias de espécies não pioneiras: porte alto e grande DAP, plagiotropismo e ausência de dormência das sementes. A coexistência do conjunto destas características indica um comportamento intermediário das *Couratari* entre pioneiras de curta vida e espécies de sucessão muito tardia, confirmado por características como: 1) a indiferença à luz na germinação das sementes e a presença de reservas no hipocótilo, ambos permitindo uma germinação e um estabelecimento em diferentes condições ambientais e 2) a madeira de densidade média ( $0,340$  à  $0,740 \text{ g/cm}^3$ ) que permite o crescimento com grande eficiência e baixo custo em caso de maior disponibilidade de luz, o que pode ser traduzido como um caráter oportunista.

Os resultados indicaram também que existem variações de comportamento interespecífico entre os tauaris, mostrando que estes ocupam diferentes posições da faixa contínua de sucessão florestal. Assim, *Couratari stellata* se distinguiu de *C. guianensis* pelas suas sementes maiores, sua maior densidade da madeira, seu maior DAP95 e um potencial de crescimento máximo mais tardio. Tais características indicam que a espécie tem menor capacidade que *C. guianensis* a se instalar e crescer em ambiente alterado. A menor



representatividade de jovens observada na distribuição diamétrica de *C. guianensis*, embora em área diferente que *C. stellata*, é coerente com tal conclusão.

No termo do estudo, foi possível avaliar de forma mais clara a vulnerabilidade das *Couratari*. O maior fator de vulnerabilidade continua sendo a fraca abundância da maioria das espécies junto com uma distribuição restrita. As espécies cuja alta taxa de germinação foi limitada a um estreito intervalo de temperatura (25 e 30° C) serão também previsivelmente mais afetadas por mudanças climáticas eventuais. Portanto, as espécies endêmicas ocorrentes próximas aos centros urbanos (como *C. longipedicellata* e *C. atrovinosa*) são as mais ameaçadas. Ao contrário, as espécies com maior distribuição e alta taxa de germinação em um amplo intervalo de temperatura, como *C. stellata* ou *C. guianensis* (classificada como vulnerável pela IUCN 2010) são menos vulneráveis. Contudo, para o conjunto dos tauaris, o comportamento "secundário tardio" evidenciado permite o manejo destas espécies, pois garante a adaptação em ambientes florestais alterados.

A alta capacidade de adaptação destas espécies em ambientes alterados permite destacar a importância do seu papel na reconstituição do dossel após os distúrbios naturais ou artificiais da floresta. Ademais, *C. stellata* tem sido considerada espécie estruturante do dossel devido a sua abundância potencial e porte emergente e, portanto, influencia fortemente a dinâmica florestal. Certas espécies do grupo (i.e. *C. multiflora* e *C. longipedicellata*) disponibilizam também flores e frutas para fauna em estações de escassez de recursos alimentares. Assim, considerando a baixa abundância da maioria das espécies do grupo tauari e que esta essência está entre as mais exploradas da Amazônia, o importante papel ecológico das espécies de *Couratari* deveria ser considerado no manejo florestal sustentável.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS

- AIMEX (Associação das Indústrias Exportadoras de madeira do Estado do Pará). 2008. *Catálogo florestal*. <http://www.aimex.com.br/catalogoflorestal/tauari> (Acesso em: 24/09/2008).
- Alvino, F.O.; Silva, M.F.; Rayol, B.P. 2005. Potencial de uso das espécies arbóreas de uma floresta secundária na Zona Bragantina, Pará, Brasil. *Acta Amazonica* 35: 413-420.
- Araújo, M.M.; Tucker, J.M.; Vasconcelos, S.S.; Zarin, D.J.; Oliveira, W.; Sampaio, P.D.; Rangel-Vasconcelos, L.G.; Oliveira, F.A.; Coelho, R.F.R.; Aragão, D.V.; Miranda, I. 2005. Padrão e processo sucessionais em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia Oriental. *Ciência Florestal*. 15: 343-357.
- Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedling: a comparative study of grown and survival. *J. Ecol.* 72: 777-795.
- Azevedo, C.P. 2006. *Dinâmica de florestas submetidas a manejo na Amazônia Oriental: experimentação e simulação*. Tese de doutorado, Universidade Federal do Paraná. 179p.
- Azevedo, C.P.; Sanquetta, C.R.; Silva, J.N.M.; Machado, S.A. 2008. Efeito da exploração de madeira e dos tratamentos silviculturais no agrupamento ecológico de espécies. *Rev. Floresta* 38: 53-69.
- Bánki, O.S.; ter Steege, H.; Jansen-Jacobs, M.J.; Raghoenandan, U.P.D. 2003. *Plant diversity of the Nassau Mountains, Suriname*. Report of the 2003 Expedition. Utrecht. 52p.
- Bariteau, M. 1992. Régénération naturelle de La forêt tropicale humide de Guyane: étude de la répartition spatiale de *Qualea rosea* Aublet, *Eperua falcata* Aublet et *Symphonia globulifera* Linnaeus. *Ann. For. Sci.* 49: 369-382.
- Barroso, G.M.; Amorin, M.P.; Peixoto, A.L.; Ichaso, C.L.F. 1999. *Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas*. UVF, Viçosa. 443p.
- Baskin, C. C.; Baskin, J. M. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, Academic Press, 666p.
- Bawa, K.S.; Ashton, P.S. 1991. Conservation of rare trees in tropical rain forests: a genetic perspective. p. 62-74. In: Falk, D.A.; Holsinger, K.E. (Eds). *Genetics and conservation of rare plants*. New York, Oxford University Press.

- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1989. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annu. Rev. Eco. Syst.* 11: 287-310.
- Bewley, J.D.; Black, M. 1994. *Seeds: physiology of development and germination*. New York: Plenum Press, 445p.
- Bonal, D.; Bosc, A. , Ponton, S.; Goret, J.-Y.; Burban, B.; Gross, P.; Bonnefond J.-M.; Elbers, J.; Longdoz, B.; Epron, D.; Guehl, J.-M.; Granier, A. 2008. Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana, *Glob. Change Biol.* 14: 1917–1933.
- Borges, M. 2005. *Características ecológicas e genéticas de Bagassa guianensis Aubl. (Moraceae): elementos para o manejo florestal*. Tese de doutorado. Universidade federal do Pará.
- Brasil. 2009. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. *Regras para análise de sementes*. Brasília. MAPA, 365 p.
- Brienen, R.J.W. 2005. Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees. *PROMAB Scientific Series 10*. PROMAB-Riberalta, Beni. 144p.
- Brienen, R.J.W.; Zuidema, P.A. 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *J. Ecol.* 94: 481–493.
- Brower, J.E.; Zar, J.H.; Ende, C.N. 1997. *Field and laboratory methods for general ecology*. 4 ed.; WCB/McGraw-Hill, Boston. 273p.
- Camargos J.A.A., Coradin V.T.R., Czarneski C.M., Oliveira D., Meguerditchian I. 2001. *Catálogo de árvores do Brasil*. Edições IBAMA, Brasília. 896p.
- Camargo, J.L.C.; I. D. K. Ferraz, M. R. Mesquita, B. A. Santos; H. D. Brum. 2008. *Guia de Propágulos e Plântulas da Amazônia*. Vol. 1. INPA. Manaus-AM. 168p.
- Camargo, J.L.C.; Ferraz, I.D.K.; Sampaio, P.T.B. 2003. *Cariniana micrantha* Ducke. *Manual de Sementes da Amazônia*. v. 2. INPA. Manaus.
- Canham, C.D. 1988. Un index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69 (5):1634-1638.
- Chambers, J.Q.; Higuchi, N.; Schimel, J.P. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature* 39: 135-136.

- Chave, J.C.; Muller Landau, H.C.; Baker, T.R.; Easdale, T.A.; ter Steege, H.; Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecol. Appl.* 16: 2356-2367.
- Chave, J; Coomes, D; Jansen, S; Lewis, S.L; Swenson, N.G; Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Chazdon, R.L.; Finegan, B.; Capers, R.S.; Salgado-Negret, B.; Casanoves, F.; Boukili, V.; Norden, N. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42: 31–40.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *J. Ecol.* 82: 865–872.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecol. Appl.* 9: 981–997.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 2010. Assessing Tropical Forests' Climatic Sensitivities with Long-term Data. *Biotropica* doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00654.
- Clark, D.A.; Piper, S.C.; Keeling, C.D.; Clark, D.B. 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 5852–5857.
- Collinet, F. 1997. *Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide après l'analyse de leur répartition spatiale (Paracou-Guyane)*. Tese de doutorado, Université Claude Bernard Lyon 1. 301p.
- Condit, R.; Hubbell, S.P.; Foster, R.B. 1993. Mortality and growth of a commercial hardwood “el cativo”, *Prioria copaifera* in Panama. *Forest Ecol. Manage.* 62:107-122.
- Costa Filho, P.P.; Costa, H.A.; Aguiar, O.R. de. 1980. *Exploração mecanizada na floresta tropical úmida sem babaçu*. Belém: Circular Técnico 9. EMBRAPA-CPATU-PNPF. 38 pp.
- Costa, D.H.M.; Carvalho, J.O.P.; Van den Berg, E. 2007. Crescimento diamétrico de maçaranduba (*Manilkara huberi* Chavaliere) após a colheita da madeira. *Amazônia: Ci. & Desenv.* 3: 65-76.

- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E. 2003. Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a Central Amazonian forest. *Biotropica* 35: 103-114.
- Croat, T. B. 1969. Seasonal flowering behaviour in Central Panama. *Ann. Miss. Bot. Garden* 56: 295-307.
- Cruz, E.D.; de Carvalho, J.E.U. 2003. Biometria de frutos e germinação de sementes de *Couratari stellata* A. C. Smith (Lecythidaceae). *Acta Amazonica* 33: 381-388.
- da Silva, R.R.; dos Santos, J.; Tribuzy, E.S.; Chambers, J.Q.; Nakamura, S.; Higuchi, N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual trees growing in central Amazon, Brazil. *Forest Ecol. Manage.* 166: 295-301.
- Daly, D.C.; Prance, G.T. 1989. Floristic inventory of the Brazilian Amazon. p. 401-426. In: Campbell, D.G.; Hammond, D. (Eds). *Floristic inventory of tropical countries*. New York, New York Botanical Garden.
- Daws, M. I.; Garwood, N. C.; Pritchard, H. W. 2005. Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: some ecological implications. *Funct. Ecol.* 19: 874–885.
- Daws, M.I.; Garwood, N.C.; Pritchard, H.W. 2006. Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species: A probabilistic model based on tow seed traits and 104 species. *Ann. Bot-London.*, 97: 667-674.
- De Castro, R.D.; Bradford, K.J.; Hilhorst, H.W. 2004. Desenvolvimento de sementes e conteúdo de água. p. 51-67. In: Ferreira, A.G.; Borghetti F. (Eds). *Germinação – Do básico ao aplicado*. Artmed. Porto Alegre.
- Delcamp, M.; Gourlet-Fleury, S.; Flores, O.; Garnier, E. 2008. Can functional classification of tropical trees predict population dynamics after disturbance?. *J. Veg. Sci.* 19: 209-220.
- Dickie, J.B.; May, K.; Mooris, S. V. A; Stley, S. E. 1991. The effects of desiccation on seed survival in *Acer platanoides* L. and *Acer pseudoplatanus* L. *Seed Sci. Res.* Wallingford. 1: 149-162.
- Duke, J.A.; Polhill. R.M. 1981. Seedling of Leguminosae. In. Polhill, R. M.; Raven, R. M. (Eds) *Proceedings of the International Legume Conference*. Kew, 1978. V.2: Advances in Legume Systematics. Royal Botanic Garden. Kew. Part. 2. Pp. 941-949.

- Duque, A.; Cavalier, J.; Posada, A. 2003. Strategies of tree occupation at a local scale in terra firme forests in the Colombian Amazon. *Biotropica* 35: 20-27.
- Embrapa. 2004. *Espécies Arbóreas da Amazônia, fichas 1-7*. Embrapa Amazônia Oriental, Belém.
- Favrichon, V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie. (La Terre et la Vie)*, 49: 379-403.
- Ferraz, I.D.K.; Varela, V.P. 2003. Temperatura ótima para a germinação de sementes de trinta espécies florestais da Amazônia. In: Higuchi, N.; Santos, J.; Sampaio, P.T.B.; Marengo, R.A.; Ferraz, J.; Sales, P.C.; Saito, M.; Matsumoto, S. *Projeto Jacaranda. Fase II: Pesquisas Florestais na Amazônia Central*. Manaus: CPST/INPA, 2003. 117-127p.
- Ferraz, I.D.K.; Leal Filho, N.; Imakawa, A.M.; Varela, V.P.; Piña-Rodrigues, F.C.M. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme. *Acta Amazonica* 34: 621-633.
- Ferreira, S.J.F.; Luizão, F.J.; Miranda, S.A.F.; Silva, M.S.R.; Vital, A.R.T. 2006. Nutrientes na solução do solo em floresta de terra firme na Amazônia Central submetida à extração seletiva de madeira. *Acta Amazonica* 36: 59-68.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends Ecol. Evol.* 11: 119-124.
- Francez, L.M.B.; Carvalho, J.O.P.; Jardim, F.C.S. 2007. Mudanças ocorridas na composição florística em decorrência da exploração florestal em uma área de floresta de terra firme na região de Paragominas, PA. *Acta Amazonica* 37: 219-228.
- Garwood, N.C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. p. 56-129. In: Swaine, M. D. (Ed) *The ecology of tropical forest tree seedling*. Man and The Biosphere series. Vol. 17. UNESCO/ Pantenon, Paris.
- Gayot, M.; Sist, P. 2004. Vulnerabilité des espèces de maçaranduba face à l'exploitation en Amazonie brésilienne: nouvelles normes d'exploitation à définir. *Bois Forêts Trop.* 208: 75-90.
- Gleiser, G.; Picher, M.C.; Veintimilla, P.; Martinez, J.; Verdu, M. 2004. Seed dormancy in relation to seed storage behaviour in Acer. *Bot. J. Linn. Soc.* 145: 203-208.

- Gourlet-Fleury, S.; Ferry, B.; Molino, J.F.; Petronelli, P.; Schmitt, L. 2004a. Experimental plots: key features. p. 3-60. In: Gourlet-Fleury, S.; Guehl, J.M.; Laroussinie, O. (Eds). 2004. *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Ecofog. Elsevier SAS.
- Gourlet-Fleury, S.; Picard, N. 2004b. Growth behavior of trees and relationship with some descriptors of the environment. p. 229-253. In: Gourlet-Fleury, S.; Guehl, J.M.; Laroussinie, O. (Eds). 2004. *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Ecofog. Elsevier SAS.
- Gourlet-Fleury, S.; Cornu, G.; Jéssel, S.; Dessard, H.; Jourget, J.G.; Blanc, L.; Picard, N. 2005. Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: A case study from French Guiana. *Forest Ecol. Manage.* 209: 69-85.
- Graham, E.A.; Mulkey, S.S.; Wright, S.J.; Kitajima, K.; Philips, N.G. 2003. Cloud cover limits productivity in a rainforest tree during tropical rainy seasons. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 100: 572-576.
- Haffer, J.; Prance, G.T. 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a Teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados* 16: 175-206.
- Heinrich, R.; Camino, R. 1997. *Environmentally sound forest harvesting: testing the applicability of the FAO Model Code in the Amazon in Brazil, Forest harvesting case-study* 8. Rome, FAO.
- Héroult, B.; Ouallet, J.; Blanc, L.; Wagner, F.; Baraloto, C. 2010. Growth responses of neotropical trees to logging gaps. *J. Appl. Ecol.* 47: 821-831
- Higuchi, N. 2003. *Crescimento e incremento de uma floresta de terra-firme manejada experimentalmente e ecofisiologia de suas espécies comerciais*. Resumo de Projeto PPD-MCT. <http://ftp.mct.gov.br/prog/ppg7/projetos/30.htm> (Acesso em 20/11/ 2008).
- Hirai, E.H.; Carvalho, J.O.P.; Pinheiro, K.A.O. 2007. Comportamento populacional de cupiúba (*Goupia glabra* Aubl.) em floresta de terra-firme na fazenda Rio Capim, Paragominas (PA). *Rev. Ciênc. Agrár.* 47: 89-101.

- Hladik, A.; S. Miquel. 1990. Seedling types and plant establishment in African rain forest. In Bawa, K.S. and Hadley, M. (Eds) *Reproductive ecology of Tropical Plants*, UNESCO/Pantemon, Paris. Pp. 261-282.
- Hong, T.D.; Ellis R.H. 1992. The survival of germinating orthodox seeds after desiccation and hermetic storage. *J. Exp. Bot.* 43: 239-247.
- Hong, T.D.; R.H. Ellis. 1996. *A protocol to determine seed storage behaviour*. IPGRI Technical Bulletin No. 1. IPGRI, Rome. 64p.
- Hopkins, M.J.G. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. 2005. *Rodriguesia* 56: 9-25.
- Hopkins, M.J.G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon basin. *J. Biogeogr.* 34: 1400-1411.
- Huang Y.; Mori, S.A; Prance, G.T. 2008. A phylogeny of *Cariniana* (Lecythidaceae) based on morphological and anatomical data. *Brittonia* 60: 69-81.
- Hubbell, S.P.; Foster, R.B.; O'Brien, S.T.; Harms, K.E.; Condit, R.; Wechsler, B.; Wright, S.J.; de Lao, S.L. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554–557.
- IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) 2006. *Documento de origem florestal – DOF, 10 espécies mais comercializadas por Estado (tora, madeira serrada). Novembro de 2006.* <http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cgref/publicacoes>. (Acesso 10/12/2008).
- IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). 2007. *Relatório de qualidade de meio ambiente. Biodiversidade-Flora 12.* <http://www.ibama.gov.br/ojs/index.php/rqma/issue/view/127/showToc> (Acesso em 30/09/2007).
- IBAMA/LPF (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis/Laboratório de produtos florestais) 2008. *Base de dados de madeiras brasileiras.* <http://www.ibama.gov.br/lpf/madeira/caracteristicas> (Acesso em 20/09/2008).
- IDEFLOR (Instituto de Desenvolvimento Florestal do Pará). 2008 – *Instrução normativa N° 003/2008 de 20 de fevereiro de 2008.* [http://www.ideflor.pa.gov.br/files/u1/IN\\_003\\_1.pdf](http://www.ideflor.pa.gov.br/files/u1/IN_003_1.pdf) (Acesso 30/09/2008).



- ITTO (International Tropical Timber Organization). 2005. *Utilization of lesser used wood species in Guyana*. Booklet PD 344/05 2(I). 21p.
- IUCN (International Union for Conservation Nature). 2010. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.1. <http://www.iucnredlist.org> (Acesso em 28/05/2010).
- Jankowska-Blaszczuk, M.; Daws, M.I. 2007. Impact of red:far red ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Funct. Ecol.* 21: 1055-1062.
- Kageyama, P.; Gandara, F.B. 1998. Consequências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. *Série Técnica IPEF* 12: 65-70.
- King, D.A.; Davies, S.J.; Nur Supardi, M.N.; Tan, S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Funct. Ecol.* 19: 445-453.
- Köhler, P.; Ditzer, T.; Huth, A. 2000 Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *J. Trop. Ecol.* 16: 591-602.
- Kottek, M.; Grieser, J.; Beck, C.; Rudolf, B.; Rubel F. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. DOI: 10.1127/0941-2948/2006/0130. *Meteorol. Zeitung.* 15: 259-263.
- Kozłowski, T.T. 2002 – Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecol. Manage.* 158: 195-221.
- Labouriau, L.G. 1983. A germinação das sementes. Organização dos Estados Americanos. Programa Regional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. *Série de Biologia. Monografia* 24. 174p.
- Labouriau, L.G.; Pacheco, A. 1978. On the frequency of iso-thermal germination in seeds of *Dolichos biflorus* L. *Plant & Cell Physiol.* 19: 507-512.
- Lacerda, A.E.; Nimmo, E.R. 2010. Can We Really Manage Tropical Forests without Knowing the Species within? Getting Back to the Basics of Forest Management through Taxonomy. *Forest. Ecol. Manage.* 259: 995-1002.
- Landgraf, P. R. C. 1994. Germinação de sementes de guarea (*Guarea guidonea* (L.) Sleumer), maçaranduba (*Persea pyrifolia* Nees & C. Mart.) e peito de pombo (*Tapirira*

- guianensis* Aubl.). Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, MG. 91p.
- Laurance, S.G.W.; Laurance, W.F.; Nascimento H.M.; Andrade, A.; Fearnside, P.M.; Rebello, E.R.G.; Condit, R. 2009. Long-term variation in Amazon forest dynamics. *J. Veg. Sci.* 20: 323–333.
- Laurance, W.F.; Oliveira, A.A.; Laurance, S.G.; Condit, R.; Nascimento, H.E.M.; Sanchez-Thorin, A.C.; Lovejoy, T.E.; Andrade, A.; D'Angelo, S.; Ribeiro, J.E.; Dick, C.W. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428: 171-175.
- Leite, E.J. 2007. State-of-knowledge on *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (Lecythidaceae) for genetic conservation in Brazil. *Res. J. Bot.* 2: 138-160.
- Lepsch-Cunha, N.; Mori, S. A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 15: 97-1212.
- Lepsch-Cunha, N.; Kageyama, P.Y.; Venconvsy, R. 1999. Genetic diversity of *Couratari multiflora* and *Couratari guianensis* (Lecythidaceae): consequences of two types of rarity in central Amazonia. *Biodivers. Conserv.* 8: 1205-1218.
- Lima, J.R.A.; Santos, J.; Higuchi, N. 2005. Situação das indústrias madeireiras no estado do Amazonas em 2000. *Acta Amazonica* 35: 125-132.
- Losos, E.C.; Loo de Lao, S. 2004. Forest Dynamics Plots. p. 433-450. In: Losos, E. C.; Giles, J.L.E. (Eds). *Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a large-scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Luizão, F.J.; Vasconcelos, H.L. 2005. *Floresta tropical úmida (Manaus)* <http://www.icb.ufmg.br/peld/site01.html>. (Acesso em 28/10/2005).
- Maguire, J.D. 1962. Seed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Sci.* 2: 176-177.
- Malhi, Y.; Phillips, O.L.; Lloyd, J.; Baker, T.; Wright, J.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Frederiksen, T.; Grace, J.; Higuchi, N.; Killeen, T.; Laurance, W.F.; Leano, C.; Lewis, S.L.; Meir, P.; Monteagudo, A.; Neill, D.; Vargas, P.N.; Panfil, S.N.; Patino, S.; Pitman, N.; Quesada, C.A.; Rudas-Ll, A.; Salomao, R.; Saleska, S.; Silva, N.; Silveira, M.; Sombroek, W.G.; Valencia, R.; Martinez, R.V.; Vieira, I.C.G.; Vinceti, B. 2002.

- An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *J. Veg. Sci.* 13: 439-450.
- Marin, W.A.; Flores, E.M. *Couratari guianensis* Aubl. in Vozzo, J.A. 2003. *Tropical tree seed manual – section species descriptions*. USA Department of Agriculture Forest Service. Disponível em <http://www.rngr.net/Publications/ttsm>. Acessado em dezembro de 2007.
- Martin, A.C. 1946. The Comparative Internal Morphology of Seeds. *Am. Mid. Nat.* 36: 513-660.
- Martini, A.; Rosa, N.A.; Uhl, C. 1998. Espécies de árvores potencialmente ameaçadas pela atividade madeireira na Amazônia. *Série Amazônia 11*. Belém, IMAZON. 34p.
- Martins-da-Silva, R.C.V.; Hopkins, M.J.G.; Thompson, I.S. 2003. Identificação botânica na Amazônia: situação atual e perspectivas. Embrapa Amazônia Oriental. *Documento 169*. Belém. 81p.
- Mayer, A.M.; Poljakoff-Mayber, A. 1989. *The germination of seeds*. Pergamon Press, Oxford. 270p.
- Mazzei, L.; Sist, P.; Ruschel, A.; Putz, F.E.; Marco, P.; Pena, W, Ferreira, J.E.R. 2010. Above-ground biomass dynamics after reduced-impact logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecol. Manage.* 259: 367-373
- Michaels, H. J.; B. Benner, A. P. Hartgerink, T. D. Lee; S. Rice. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates. *Evol. Ecol.* 2: 157-166.
- Mitchell, J.D.; Mori, S.A. 1987. Chapter X. Ecology. In: Mori, S.A. & Collaborators, *The Lecythidaceae of a lowland Neotropical forest: La Fumée Mountain*, French Guiana. Mem. New York Bot. Gard. *Mem. New York Bot. Gard.* 44: 113-123.
- Milberg, P.; Andersson, L.; Thompson, K. 2000. Large seeded species are less dependent on light for germination than small seeded ones. *Seed Sci. Res.* 10: 99-104.
- Miquel, S. 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. 4<sup>o</sup> edição. *Adansonia* 9: 101-121.
- Mori, S.A.; Boom, B.M. 1987. The forest. In: The Lecythidaceae of a lowland neotropical forest. La Fumée mountain, French Guiana. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 44: 9-29.

- Mori, S.A.; Lepsch-Cunha, N. 1995. The Lecythidaceae of a central amazonian moist forest. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 75: 5-29.
- Mori, S.A.; Prance, G.T. 1990. Flora Neotropica Lecythidaceae- Part II (*Couroupita*, *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweileira* & *Lecythis*), with a study of secondary xylem of Neotropical Lecythidaceae. *Flora Neotrop.* 21: 376.
- Mori, S.A.; Prance, G.T. 2006. The Lecythidaceae Pages. New York, The New York Botanical Garden. <http://sweetgum.nybg.org/lp/index.html> (Acesso em: 20/03/2010).
- Mori, S.A.; Swarthout, D. 2007. Brazil nut family (Lecythidaceae) in the New World. In: C.J. Cleveland (Ed). *Encyclopedia of Earth*. Washington, D.C.; *Environment information coalition*. National council for *Science* and environment. [http://www.eoearth.org/article/Brazil\\_nut\\_family\\_\(Lecythidaceae\)\\_in\\_the\\_New\\_Word](http://www.eoearth.org/article/Brazil_nut_family_(Lecythidaceae)_in_the_New_Word) (Acesso em 15/03/2010).
- Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. p129-162. In: Tomlinson, P. B.; M. H. Zimmermann (Eds). *Tropical tree as living systems*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp. 129-162.
- O'Brien, S.T.; Hubbell, S.P.; Spiro, P.; Condit, R.; Foster, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76: 1926–1939.
- Okali, D.U.U; Onyeachusim, H.D. 1991. The ground flora and rain Forest regeneration at Omo Forest Reserve, Nigeria. p. 273-283. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T.C.; Hadley, M. (Eds). *Rain forest regeneration and management*. UNESCO/Pantheon, Paris.
- Oliveira, A.A. 1997. *Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 187p.
- Oliveira, A.A. de, Mori, S.A. 1999. High tree species richness on poor soils. I. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodivers. Conserv.* 8: 1219-1244.
- Oliveira, A.N.; Amaral, I.L. 2004. Florística e fitossociologia de uma floresta de vertente na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 34: 21-34.
- Ollivier, M.; Baraloto, C.; Marcon, E. 2007. A trait database for Guianan rain forest trees permits intra- and inter-specific contrasts. *Ann. For. Sci.* 64: 781–786.

- Orozco-Segovia A.; Vásquez-Yanes, C. 1992. Los sentidos de las plantas: la sensibilidad de las semillas a la luz. *Ciência*, 43: 399-411.
- Pélissier, R.; Dray, S.; Sabatier, D. 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant ecol.* 162: 143-156.
- Peña-Claros, M. 2001. Secondary forest succession: processes affecting the regeneration of bolivian tree species. *PROMAB. Scientific Series 3*. Netherlands. 170p.
- Peña-Claros, M.; Peters, E.M.; Justiniano, M.J.; Bongers, F.; Blate, G.; Fredericksen, T.S.; Putz, F.E. 2008. Regeneration of commercial tree species following silvicultural treatments in a moist tropical forest. *Forest Ecol. Manage.* 255:1283-1293.
- Peres, C.A. 1991. Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by Brown Capuchin monkeys in Central Amazonia. *Biotropica* 23: 262-270.
- Peres, C.A. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 98-112.
- Pinto, A.M.; Morellato, L.P.C.; Barbosa, A.P. 2008. Fenologia reprodutiva de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia central. *Acta Amazonica* 38: 643-650.
- Pires-O'Brien, J. 1998. *Couratari guianensis*, *Couratari longipedicellata*, *Couratari tauari*. In: IUCN (Eds). *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1*. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (Acesso em 28/05/2010).
- Pires-O'Brien, M.J.; O'Brien, C.M. 1995. *Ecologia e modelamento de florestas tropicais*. Pp. 109-143. Serviço de informação e documentação. Belém, FCAP. 400p.
- Pitman, N.C.A; Terborgh, J.W.; Silman, M.R.; Percy Nunez, V.; Neill, D.A.; Ceron, C.E.; Palacios, W.A.; Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 28: 2101-2117.
- PNUMA; OTCA. 2008. Geo Amazônia – Perspectiva do meio ambiente na Amazônia. In: *Relatório do Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente e da Organização do Tratado de Cooperação Amazônica*. Coord. Universidad Del Pacífico – Centro de investigación. [www.pnuma.org](http://www.pnuma.org) (Acesso em 24/09/2008).
- Poorter, L.; Bongers, L.; Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87: 1289–1301.

- Poorter, L.; Bongers, F.; Sterck, F.J.; Wöll, H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *J. Ecol.* 93: 256–267.
- Poorter, L.; Wright, S.J.; Paz, H.; Ackerly, D.D.; Condit, R.; Ibarra-Manríques, G.; Harms, K.E.; Licona, J.C.; Martínez-Ramos, M.; Mazer, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Penabaz-Carros, M.; Webb, C.O.; Wright, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89: 1908–1920.
- Prance, G.T.; Mori, S.A. 1978. Observation on the fruits and seeds of Neotropical Lecythidaceae. *Brittonia*. 30: 21-33.
- Prance, G.T.; Mori, S.A. 1979. Lecythidaceae: The actinomorphic-flowered New World (*Asteranthos*, *Gustavia*, *Grias*, *Allantoma* & *Cariniana*). *Flora Neotrop.* 21: 270.
- Prance, G.T. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the neotropics. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 69: 594-624.
- Prentice, I.C.; Bondeau, A.; Cramer, W.; Harrison, S.; Hickler, T.; Lucht, W.; Sitch, S.; Smith, B.; Sykes, M.T. 2007. Dynamic global vegetation modeling: quantifying terrestrial ecosystem responses to large-scale environmental change. p. 175-192. In: Canadell, J.G.; Pataki, D.E.; Pitelka, L.F. (Eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer, Berlin.
- Primack, R.B. 1990. Regeneration-Commentary. In *Reproductive ecology of tropical rain forest plants*. K. Bawa and M. Hadley, eds. Pp. 285-289. UNESCO, Paris and Parthenon Publishing Group, Conforth.
- Pritchard, H.W.M.; Wood, C.B.; Hodges, S.; Vautier, H.J. 2004. 100-seed test for desiccation tolerance and germination: a case study on eight on eight tropical palm species. *Seeds Sci. Technol.* 32: 393-403.
- Probert, R.J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. p. 285-325. In: M. Fenner (Ed). *Seed: the ecology of regeneration in plant communities*. UK, CAB International.
- Procópio, L.C. 2010. *Auto-ecologia de espécies de Couratari (Lecythidaceae): uma abordagem para o manejo e conservação*. Tese de doutorado. INPA. Manaus. 143p.
- Procópio, L.C.; Gayot, M.; Sist, P.; Ferraz, I.D.K. *no prelo*. As espécies de tauari (Lecythidaceae) em florestas de terra firme da Amazônia: padrões de distribuição

- geográfica, abundâncias e implicações para a conservação. *Acta bot. bras.* 24 (4):883-897.
- Procópio, L.C.; Secco, R. de S. 2008. A importância da identificação botânica nos inventários florestais: o exemplo do “tauari” (*Couratari* spp e *Cariniana* spp – Lecythidaceae) em duas áreas manejadas no Estado do Pará. *Acta Amazonica* 38: 31-44.
- Ranal, M.A.; Santana, D.G. 2006. How and why to measure the germination process? *Rev. Bras. Bot.* 29: 1-11.
- Rankin-de-Merona, J.M.; Ackerly, D.D. 1987. Estudos populacionais de árvores em florestas fragmentadas e as implicações para conservação *in situ* das mesmas na floresta tropical da Amazônia Central. *IPEF* 35: 47-59.
- Ribeiro, J. E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme da Amazônia Central*. Manaus: INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 816 p.
- Ribeiro, M.N.G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica* 6: 229-233.
- Ricardo, B.; Campanili, M. 2007. *Almanaque Brasil Socio Ambiental 2008*. São Paulo, ISA.
- Rich, P.M.; Helernum, K.; Kearns, D.; Morse, S.R.; Palmer, M.W.; Short L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 113: 241-246.
- Roberts, E.H. 1973. Predicting the storage life of seeds. *Seed Sci. and Technol.* 1: 499-514.
- Ruokolainen, K.; Tuomisto, H.; Vormisto, J.; Pitman, N. 2002. Two biases in estimating range sizes of Amazonian plant species. *J. Trop. Ecol.* 18: 935-942.
- Ruschel, A.R, 2008. Dinâmica da composição florística e do crescimento de uma floresta explorada há 18 Anos na Flona Tapajós, PA. Belém, Embrapa Amazônia Oriental. *Documento 341*. 57p.
- Salomão, R.P.; Vieira, I.C.G.; Suemitsu, C.; Rosa, N.A.S.; Almeida, S.S.; Amaral, D.D.; Menezes, M.P.M. 2007. As florestas de Belo Monte na grande curva do rio Xingu, Amazônia Oriental. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais* 2: 57-153.

- Schulman, L.; Toivonen, T.; Ruokolainen, K. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *J. Biogeogr.* 34: 1388-1399.
- Schulze, M.; Grogan, J.; Vidal, E. 2008. Forest certification in Amazonia: standards matter. *Oryx* 42: 229-239.
- Schuur, E.A.G.; Matson, P.A. 2001. Aboveground net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128: 431-442.
- Sebbenn, A.M.; Degen, B.; Azevedo, V.C.R.; Silva, M.B.; Lacerda, A.E.B. de; Ciampi, A.Y.; Kanashiro, M.; Carneiro, F. da S.; Thompson, I.; Loveless, M.D. 2008. Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest. *Forest Ecol. Manage.* 254: 335-349.
- Selaya, N.G. 2007a. Sprinting, climbing and persisting: light interception and carbon gain in a secondary tropical forest succession. *PROMAB Scientific Series 11*. Riberalta, PROMAB. 158p.
- Selaya, N.G.; Anten, N.P.R.; Oomen, R.J.; Matthies, M.; Werger, M.J.A. 2007b. Above-ground Biomass Investments and Light Interception of Tropical Forest Trees and Lianas Early in Succession. *Ann. Bot-London.* 99: 141-151.
- Silva, J.N.M.; Carvalho, J.O.P. de, Lopes, J. do C.A.; Almeida, B.F. de, Costa, D.H.M.; Oliveira, L.C. de, Vanclay, J.K.; Skovsgaard, J.P. 1995. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. *Forest Ecol. Manage.* 71: 267-274.
- Silva, U.S.C. 2003. *Fitossociologia do componente arbóreo e não arbóreo de uma floresta tropical em Cantá – RR*. Dissertação. Universidade Federal Rural da Amazônia-UFRA. Belém – PA. 63p.
- Sist, P.; Ferreira, F.N. 2007. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecol. Manage.* 243: 199- 209.
- Smartwood; Imaflora. 2005. Resumo público de certificação – Mil Madeireira Ltda (Precious Woods Amazon) – anexo lista de espécies exploradas. Estado do Amazonas. <http://www.rainforest-alliance.org/forestry/documents.pdf>. (Acesso em 20/03/2008).



- Stahl, C.; Burban B.; Bompy F.; Jolin, Z.B.; Sermage, J.; Bonal, D. 2010. Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 26: 393-405.
- Sterck, F.J.; Bongers, F. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *J. Ecol.* 89: 1–13.
- Swaine, M.D.; Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant ecol.* 75: 81-86.
- Tanaka, A. 1998. *Ecofisiologia do estabelecimento de plântulas em plantios de enriquecimento em Novo Aripuanã*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia. 113p.
- ter Steege, H. 1998. The use of forest inventory data for a National Protected Area Strategy in Guyana. *Biodivers. Conserv.* 7: 1457-1483.
- ter Steege, H. 2000. Plant diversity in Guyana. With recommendations for a National Protected Area Strategy. *Tropenbos Series* 18. Wageningen, The Tropenbos Foundation.
- ter Steege, H.; Laumans, B.; Laumans-Bus, D.; Bongers, F.J.J.M.; Zondervan, G. 2003a. Long-term effects of timber harvesting in Mapane - North Suriname, p. 79-94. In: ter Steege, H. (Ed). *Long-term changes in tropical tree diversity: studies from the Guiana Shield, Africa, Borneo and Melanesia (Tropenbos series 22)*. Wageningen, Tropenbos International.
- ter Steege, H.; Nigal, C.A.; Pitman, P.O.L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J.-F.; Prévost, M.-F.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; Hildebrand, P.; Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.
- ter Steege, H.; Persaud, C.A. 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. *Vegetatio.* 95: 177-198.
- ter Steege, H.; Pitman, N.; Sabatier, D.; Castellanos, H; van der Hout, P.; Daly, D.C.; Silveira, M.; Phillips, O.; Vasquez, R.; van Ande, T.; Duivenvoorden, J.; Oliveira, A.A.; Renske Ek, R.; Lilwah, R.; Thomas, R.; van Essen, J.; Baider, B.; Maas, P.; Mori, S.;

- Terborgh, J.; Nunez Vargas, P.; Mogollón, H.; Morawetz, W. 2003b. A spatial model of tree a-diversity and tree density for the Amazon. *Biol. Conserv.* 12: 2255-2277.
- Thompson, P.A. 1970. Characterization of the germination response to temperature of species and ecotypes. *Nature* 225: 827-831.
- Thompson, P.A.; Cox, S.A. 1998. Germination of bluebell (*Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard) in relation to its distribution and habitat . *Annals of Botany* 42: 51-62.
- Tompsett, P.B. 1983. Handling and storage of *Agathis* and *Araucaria* seed. *Sylvicultura* 30: 290-293.
- Tompsett, P.B. 1987. Desiccation and storage studies on *Dipterocarpus* seeds. *Ann. Appl. Biol.* 110: 371-379
- Tsou, C-H.; Mori, S.A. 2002. Seed coat anatomy and its relationship to seed dispersal in subfamily Lecythidoideae of the Lecythidaceae (The Brazil Nut Family). *Bot. Bull. Acad. Sinica.* 43: 37-56.
- Vieira, S.; Trumbore, S.; Camargo, P.B.; Selhorst, D.; Chambers, J.Q.; Higuchi, N.; Martinellis, L.A. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 102: 18502–18507.
- Weiher, E.; van der Werf, A.; Thompson, K.; Roderick, M.; Garnier, E.; Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10: 609–620.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213–227.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest tree. *Ecology* 70: 536–538.
- Willan, R.L. 1985. *A Guide to Forest Seed Handling*. FAO Forestry 20/2. DANIDA, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- World Conservation Monitoring Centre. 1998. Couratari calycina. In: IUCN (Ed). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. (Acesso em 26/05/2010).
- Zanne, A.E; Lopez-Gonzalez, G; Coomes, D.A; Ilic, J; Jansen, S; Lewis, S.L; Miller, R.B; Swenson, N.G; Wiemann, M.C; Chave, J. 2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. doi:10.5061/dryad.234