ASPECTOS DA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE UMA POPULAÇÃO
NATURAL DE AÇAIZEIRO (Euterpe oleracea Mart.) NO
ESTUÁRIO AMAZÔNICO

MÁRIO AUGUSTO GONÇALVES JARDIM

Engenheiro Florestal

Orientador: Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama

Dissertação apresentada a Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Agronomia, área de concentração: Ciências Florestais.

PIRACICABA

Estado de São Paulo - Brasil

Outubro - 1991

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Livros da
Divisão de Biblioteca e Documentação - PCAP/USP

J37a Jardim, Mário Augusto Gonçalves
Aspectos da biologia reprodutiva de uma população na
tural de açaizeiro (Euterpe oleracea Mart.) no estuário
Amazônico. Piracicaba, 1991.
90p.

Diss.(Mestre) - ESALQ
Bibliografia.

1. Açaí - Biologia 2. Açaí - População 3. Açaí - Repro
dução I. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz,
Piracicaba

CDD 634.6

ASPECTOS DA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE UMA POPULAÇÃO
NATURAL DE AÇAIZEIRO (*Euterpe oleracea* Mart.) NO
ESTUÁRIO AMAZÔNICO

MÁRIO AUGUSTO GONÇALVES JARDIM

Aprovado em: 17/10/91

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. PAULO YOSHIO KAGEYAMA

ESALQ/USP

Prof. Dr. EVÔNEO BERTI FILHO

ESALQ/USP

Dra. MARILENE LEÃO ALVES BOVI

IAC/SP

PAULO YOSHIO KAGEYAMA

Orientador

Para Fernando e Domingas,
meus pais,
DEDICO

AGRADECIMENTOS

Dentre as pessoas e instituições que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, desejo agradecer:

Ao Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama, pelos ensinamentos, pela amizade e respeito e pela orientação neste trabalho;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq e ao Museu Paraense Emílio Goeldi pela liberação institucional para a realização do curso de mestrado;

À CAPES, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior, pela bolsa concedida durante um ano;

Aos pesquisadores Anthony B. Anderson, Pedro Luiz B. Lisboa e Léa Maria M. Carreira pela confiança e amizade e pelo apoio na realização do curso de Pós-graduação;

Ao Pesquisador John Rombold, Coordenador do Projeto Estuário, pelo apoio logístico durante a realização do trabalho de campo e a Lyliane Theodoro por toda orientação na digitação dos dados;

Às amigas de Pós-graduação Vanda Toth, Sandra Florsheim, Izabel Tsutsumi e Noemi Viana que sempre apoiaram com sua amizade e carinho durante todo o curso;

Às Sra. Sueli e Elza e Srta. Lúcia, pela amizade e apoio durante o curso de Pós-graduação;

Aos funcionários da Biblioteca do Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF), Marialice Metzker Poggiani e Sueli Dresano pelo apoio sempre concedido;

A todos os funcionários do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP pelo apoio oferecido no decorrer do curso;

Um agradecimento especial a amiga Selma Toyoko Ohashi, que sempre me apoiou em todos os momentos do curso de Pós-graduação até o término deste trabalho.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	x
RESUMO	xi
SUMMARY	xiii
 1. INTRODUÇÃO	 1
 2. REVISÃO DE LITERATURA	 4
2.1. ASPECTOS GERAIS DAS MATAS DE VÁRZEA	4
2.2. CONSIDERAÇÕES BOTÂNICAS DA ESPÉCIE	6
2.3. REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES ÁRBOREAS	13
2.3.1. FENOLOGIA DE FLORAÇÃO E FRUTIFI- CAÇÃO	13
2.3.2. BIOLOGIA FLORAL	16
2.3.3. SISTEMA REPRODUTIVO DE ESPÉCIES ÁRBOREAS	20
2.3.4. BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DO GÊNERO <u>Euterpe</u>	24
 3. MATERIAL E MÉTODOS	 28
3.1. MATERIAL	28
3.1.1. DESCRIÇÃO DA ÁREA E CARACTERIZAÇÃO CLIMÁTICA	28
3.1.2. SOLO DA ÁREA EM ESTUDO	33
3.1.3. VEGETAÇÃO DA ÁREA EM ESTUDO	34

3.2. MÉTODOS	34
3.2.1. FENOLOGIA DE FLORAÇÃO E FRUTIFI- CAÇÃO	34
3.2.2. AVALIAÇÃO SOBRE A BIOLOGIA FLORAL	35
3.2.3. DETERMINAÇÃO DO SISTEMA DE REPRO- DUTIVO	38
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	40
4.1. FENOLOGIA DE FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO ...	40
4.2. AVALIAÇÃO DA	50
4.2.1. ANTESE E AVALIAÇÃO DOS TESTES BIOQUÍMICOS	51
4.2.2. INSETOS VISITANTES DA INFLORES- CÊNCIA	60
4.3. AVALIAÇÃO DO SISTEMA REPRODUTIVO	73
5. CONCLUSÕES	78
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	80

LISTA DE FIGURAS

FIGURAS	Página
1. Aspectos morfológicos de (<u>Euterpe oleracea</u> Mart.): A) aspecto da raquíla; B) flor estaminada após antese; C) flor pistilada; D) Fruto	10
2. Mapa de localização geográfica da Ilha do Combu, Município de Acará (PA), onde foi realizado o presente estudo	29
3. Mapa de localização da área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará...	30
4. Dados de precipitação mensal em m.m.mês durante o período de janeiro de 1988 a dezembro de 1989, na Ilha do Combu, Município de Acará (PA)	31
5. Dados de temperatura em °C durante o período de janeiro de 1988 a dezembro de 1989, na Ilha do Combu, Município de Acará (PA)	32
6. Localização e distribuição espacial das touceiras de açazeiro (<u>Euterpe oleracea</u> Mart.) na área experimental de 1,5 ha	36
7. Número médio de inflorescências e infrutescências por estipe e respectivos desvios padrões na área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará (PA), ano de 1988 e 1989	42

8. Número médio de inflorescências e infrutescências por touceira e respectivos desvios padrões na área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará (PA), ano de 1988 e 1989	43
9. Porcentagem média de germinação de grãos de pólen de submetidas a diferentes concentrações de sacarose (5, 10, 15, 20, 25, 30 e 35%)	56
10. Prováveis insetos polinizadores de inflorescências de (<u>Euterpe oleracea</u> Mart.)	69-70

LISTA DE TABELAS

TABELAS	Página
1. Variação da distância média efetiva entre touceiras nos diferentes períodos de floração na área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará (PA)	45
2. Variação da distância média efetiva entre touceiras nos diferentes períodos de frutificação na área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará (PA)	46
3. Porcentagem de germinação de grãos de pólen de (<u>Euterpe oleracea</u> Mart.) submetidos a concentrações de 5, 10, 15, 20, 25, 30 e 35% de sacarose durante o tempo de vida das flores masculinas (dias)	55
4. Relação pólen/óvulo em inflorescências de (<u>Euterpe oleracea</u> Mart.)	59
5. Insetos visitantes das inflorescências de (<u>Euterpe oleracea</u> Mart.) e suas respectivas frequência e classificação	61
6. Resultado do experimento efetuado para verificação do sistema reprodutivo de (<u>Euterpe oleracea</u> Mart.)	74

ASPECTOS DA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE UMA POPULAÇÃO
NATURAL DE AÇAIZEIRO (Euterpe oleracea Mart.) NO
ESTUÁRIO AMAZÔNICO

Autor: Mário Augusto Gonçalves Jardim

Orientador: Prof.Dr. Paulo Yoshio Kageyama

RESUMO

O presente estudo avalia aspectos da biologia reprodutiva de uma população natural de açaizeiro (Euterpe oleracea Mart.) no Estuário Amazônico. Foram estudados aspectos da fenologia de floração e frutificação, da biologia floral e do sistema reprodutivo. O trabalho de campo foi realizado na Ilha do Combu, Município de Acará (PA), (48°25'W, 1°25'S). O período de estudo foi de dois anos (janeiro de 1988 a dezembro de 1989).

Os resultados mostraram que E.oleracea floresce em maior pico nos meses de fevereiro a maio e frutifica em maior pico nos meses de junho a dezembro. Durante os eventos de floração e frutificação, em diferentes épocas (chuvosa e seca), constatou-se variações na distância média entre touceiras reprodutivamente ativas, o que conseqüentemente influencia na atuação dos polinizadores e dispersores nas diferentes épocas.

A espécie produz altas quantidades de grãos de pólen com alto grau de fertilidade. Provavelmente seria uma estratégia da planta para saciar visitantes ocasionais e predadores, além de manter insetos polinizadores.

E. oleracea apresenta um sistema reprodutivo predominantemente alogâmico, com uma alternativa para uma pequena produção de frutos por autogamia.

As características florais da espécie a enquadram na síndrome de cantarofilia, onde considerou-se quatro insetos coleopteros como prováveis polinizadores.

ASPECTS OF THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF A NATURAL
POPULATION OF THE AÇAÍ PALM (Euterpe oleracea Mart.)
IN THE AMAZON ESTUARY

Author: Mário Augusto Gonçalves Jardim

Adviser: Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama

SUMMARY

This study examines aspects of the reproductive biology of a natural population of the açai palm (Euterpe oleracea Mart.) in the Amazon Estuary. The emphases of the study were açai flowering and fruiting cycle, floral biology and reproductive system. Fieldwork was conducted on Combu Island, Municipality of Acará, State of Pará, Brasil (48°25'W, 1°25'S).

The results showed that E.oleracea flowers mainly from February until May and fruits between June and December. It was found that the average distance between inflorescences increased during the dry season, which resulted in different arrays of pollinators and dispersers between the two seasons.

The açai palm produces large quantities of pollen grains with a high degree of fertility. This is probably a strategy of the plant to feed predators and occasional visitors, while maintaining pollinators.

E.oleracea has a predominantly allogamous reproductive system. Autogamy is an alternative "açaí" reproductive strategy, through which a small number of fruits can be produced.

The floral characteristics of this species correspond to the pollinator syndrome of cantharophily. Four species of beetles were identified as the probable pollinators.

1. INTRODUÇÃO

As informações sobre a biologia reprodutiva de árvores em florestas tropicais são escassas, devendo-se ressaltar a necessidade desses conhecimentos, por estarem associados a dois aspectos importantes: a baixa densidade populacional e a ampla distribuição espacial das espécies (BAWA *et alii*, 1985). A biologia reprodutiva afeta o fluxo de genes e, em consequência, a diferenciação genética de populações, indispensáveis para explicar a alta diversidade de espécies nos trópicos (SCARIOT, 1987 e COSTA, 1988).

Conforme LEVIN & KERSTER (1974), o fluxo gênico é constituído por dois processos básicos nas angiospermas, caracterizados através da polinização e da dispersão de sementes que, devido a dificuldade de se medir as distâncias em que o pólen e as sementes são dispersados, limitam as informações sobre o fluxo gênico em populações de plantas.

Quando se refere a biologia reprodutiva, devem ser enfocados eventos diretamente associados a evolução reprodutiva das plantas, tais como: eventos fenológicos, biologia floral, sistema de reprodução e a distribuição

espacial, que são fatores essenciais ao entendimento da estrutura genética das populações de plantas.

As informações fenológicas podem ser usadas para o entendimento da ecologia de ecossistemas e de comunidades, através das interações planta-animal, as quais auxiliam a polinização, a dispersão e a predação de sementes. Por outro lado, a biologia floral está inserida num contexto mais amplo na ecologia de polinização, visando avaliar todos os eventos que ocorrem na flor, desde a formação das gemas florais até sua fecundação.

O sistema reprodutivo de espécies arbóreas têm sido muito discutido nos últimos tempos, desde que BAWA (1974) mostrou a predominância da fecundação cruzada em floresta tropical, contrariando a idéia predominante de autogamia como principal forma de reprodução das árvores nos trópicos.

A associação da síndrome de polinização e o sistema reprodutivo resulta na produção de sementes, que está associada, segundo KAGEYAMA & PATINO (1985), à distribuição espacial das espécies arbóreas, considerando comportamentos distintos de flores e polinizadores.

Dessa forma, os estudos de biologia reprodutiva evidenciam condições para um entendimento global das espécies em seu habitat natural, justamente por envolver eventos bioecológicos das plantas, ou seja, podem abranger desde a formação das gemas florais até a sobrevivência e mortalidade de plântulas. Por isso, estes conhecimentos

devem ser buscados e utilizados na elaboração de planos de manejo florestal, priorizando assim o uso racional das espécies. Estes estudos poderão auxiliar, também, na preservação e conservação de recursos genéticos florestais, pois os métodos desenvolvidos com e para espécies cultivadas têm sido ineficazes para espécies perenes tropicais, que possuem estrutura populacional e sistema reprodutivo mais complexos.

O açaizeiro (Euterpe oleracea Mart.) é uma espécie de grande importância para a população amazônica constituindo parte das matas de terra firme e ocorrendo em alta frequência nas matas de várzea no estuário amazônico. Esta espécie influencia, principalmente, nas atividades alimentícia e sócio-econômica das comunidades ribeirinhas do estuário amazônico.

Até o momento, pouco se conhece sobre a biologia reprodutiva do açaizeiro (Euterpe oleracea); esses estudos são necessários para um maior entendimento de sua distribuição espacial, reprodução e sobrevivência em habitat natural, além de fornecer subsídios para o entendimento genético da espécie.

Este trabalho visa contribuir com estudos sobre a biologia reprodutiva de uma população natural de açaizeiro (Euterpe oleracea Mart.) no estuário amazônico, enfocando aspectos da biologia floral e sistema reprodutivo, associando-os com a sua fenologia de reprodução.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. ASPECTOS GERAIS DAS MATAS DE VÁRZEA

Denomina-se "várzea" as áreas onde o excesso de umidade é sempre freqüente em virtude das constantes inundações, representadas pelas áreas inundáveis, planas, baixas, de formação sedimentar. Tem como principal tipo de solo o gley pouco úmido, pertencente ao grupo dos hidromórficos, constituindo as várzeas do baixo Amazonas e estuário. Nessas áreas, a vegetação é caracterizada por uma diversidade relativamente reduzida e uma dominância acentuada de poucas espécies. Muitas dessas espécies têm alto valor econômico, tais como: o açaí (Euterpe oleracea), a seringueira (Hevea brasiliensis), o taperebá (Spondias mombin) e a andiroba (Carapa guianensis), dentre outras (ANDERSON *et alii*, 1985).

Nessas matas existe abundância de sapopemas, raízes aéreas, pneumatóforos, lenticelas, que parecem ser adaptações as condições peculiares do solo. As enchentes periódicas das marés exercem uma forte influência sobre o solo e a vegetação; devido a esse fator, grandes áreas sofrem inundações diárias durante a estação chuvosa e, nas

épocas de marés altas, estas áreas ficam totalmente inundadas (LIMA, 1959).

Além de leve salinização vinda do Oceano Atlântico, as águas das marés são carregadas de sedimentos ricos em N, P, Ca, Mg e K; a baixa infiltração e a falta de relevo desses solos determinam que essas áreas sejam mal drenadas e conseqüentemente pobres em oxigênio (VIEIRA *et alii*, 1971).

Segundo PIRES & PRANCE (1984), as matas de várzea são habitadas por pessoas conhecidas vulgarmente no estuário amazônico por "caboclos". Os caboclos seguem práticas econômicas predominantes entre a população rural em todo estuário amazônico, tendo como principais atividades a pesca, a criação de animais e o aproveitamento extrativista de muitas espécies florestais. O açaizeiro é a espécie dominante nestas áreas, viabilizando força ativa para o extrativismo, concentrado nos seus frutos e no palmito. Esses recursos permitem condições de subsistência econômica e alimentar para estas comunidades.

LIMA (1959) relata que a vegetação das áreas de várzea possui características florísticas variáveis em comparação com as de terra firme, com diferenças em áreas próximas umas das outras, que provavelmente estão relacionadas com o relevo, natureza do solo e o regime de inundação. Estando fatores subordinados a um sistema hidrográfico influenciando diretamente o fluxo de marés, é natural que venham acarretar modificações na distribuição

das espécies e na formação de diversos tipos de associações vegetais.

O regime de inundação é o fator que mais influi na composição florística das áreas inundáveis, pois um grande número de sementes de plantas são transportadas pelas águas dos rios; e em função delas é que se criam condições favoráveis ou desfavoráveis ao crescimento de determinadas espécies e à evolução dos diferentes agrupamentos botânicos.

2.2. CONSIDERAÇÕES BOTÂNICAS DA ESPÉCIE

(Euterpe oleracea Mart.)

Segundo a classificação internacional, E.oleracea Mart. pertence a divisão Magnoliophyta (=angiospermae); classe Liliopsida (=monocotyledoneae); subclasse Arecidae (=espadiciflorae); superordem Arecanae; ordem Arecales (=príncipes); família Arecaceae (=palmae); subfamília Arecoidae; tribo Areceae; subtribo Eureceae (Salomon, 1887; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981) citados por ALVES & DEMATTE (1987).

É conhecido vulgarmente como "palmitero"; "pina" e "tukaniey" pelos índios Curuahes (CORREA, 1926); "açai"; "açai do Pará"; "açai do baixo Amazonas" na região Norte; "juçara" no Maranhão; nas Guianas é denominado pelos franceses como "palmeira pinot"; "Euterp palm" pelos ingleses e por "manaca" pelos venezuelanos (CALZAVARA, 1972).

O caule é denominado de estipe, com formato cilíndrico, anelado, ereto, não possui ramificações, podendo atingir de 25 a 30 metros de altura, de natureza fibrosa. Os feixes vasculares são numerosos, partindo das raízes chegando até as folhas, espatas e pedúnculos, variando de espessos a capilares, e nascem dentro da casca na parte jovem do estipe. Os feixes diminuem ou até se extinguem à medida que envelhece renovando-se somente nas partes superiores, tornando a espessura do estipe mais constante (COSTA, 1973).

As folhas são os órgãos mais vistosos desta palmeira, caracterizando-se por uma bainha que envolve o caule, comumente com pecíolo distinto e limbo, com pronunciado eixo central (ráquis). As folhas mais novas recebem a denominação de "flecha" e concentram-se em posição ereta no ápice da copa. Após a abertura, as folhas apresentam-se em posição alternada no estipe, de forma arqueada, com bainha forte e pouco persistente, pecíolo e ráquis lisos sem espinhos ou acúleos (CALZAVARA, 1972).

Espata do tipo fusiforme, intrafoliar, com 80-90cm de comprimento, 13-15 cm de largura; de consistência coréacea, persistente, externamente lisa, de coloração esverdeada quando imatura e amarelo-claro quando madura. Denominada vulgarmente de "facção", sua ruptura para liberação da inflorescência se dá por meio de rachaduras longitudinais provocada por excesso de umidade e acúmulo de

vapor de água, que ao se expandir rompe a espata (CALZAVARA, 1972).

Inflorescência andrógina, interfoliar, protegida pela espata, formada por um eixo central chamado "ráquis" e vários eixos secundários denominados "ráquias"; ráquis com 40-50 cm de comprimento; pedúnculo entre 11-30 cm de comprimento; raquíias 60-90, entre 15-30cm de comprimento; flores pistiladas dispostas alternadamente e ladeadas por 2 flores estaminadas compondo a tríade (Figura 1A).

Flores estaminadas com pétalas de 3,0-3,4mm de comprimento e de 1,8 a 2,0mm de largura, alongadas, ponteadas na fase de botão; 3 sépalas distintas, desiguais, assimétricas, valvadas; 6 estames, filamentos curtos, linear, algumas vezes largo na base, anteras alongadas e sagitadas, coloração clara; pistilódio atrofiado, com 3,0 a 3,8mm de comprimento (Figura 1B).

Flores pistiladas, globoso-ovóides, com pétalas de 2,5 a 3,0mm de comprimento e 2,0mm de diâmetro, sésseis, trímeras; com as 3 pétalas recobrimdo o ovário e quase completamente o pistilo; estigma trifido; ovário tricapelar, trilocular; coloração clara; estigma de coloração róseas-brilhosas, passando a marrom escuro quando receptivo (Figuras 1C).

O fruto é uma baga globosa, de coloração verde quando imaturo, mudando gradativamente até atingir a coloração violácea, fase final de maturação. A semente

encontra-se envolvida pelo mesocarpo com aproximadamente 1,0- 1,5 mm de espessura, constituindo sua parte comestível, e mais externamente o epicarpo de forte consistência (Figura 1D).

A principal característica do açaizeiro é a de produzir perfilhamentos sempre presente na base do estipe adulto (COSTA, 1973; BOVI & CARDOSO, 1984).

O conjunto foliar (capitel) é formado na sua parte superior e central por folhas jovens que ainda não se abriram, conhecidas popularmente como "flecha", a qual indica o crescimento gradativo do estipe e formação de novas folhas. As folhas jovens, à medida que vão amadurecendo passam por estágios sucessivos de desenvolvimento, até secarem e desprenderem-se do estipe. As folhas adultas chegam a alcançar dois metros de comprimento, compostas de 70 a 80 pares de folíolos (CORREA, 1926; COSTA, 1973).

Segundo CALZAVARA (1972), a inflorescência apresenta um envoltório de constituição lignificada conhecida por "facão" ou "espata", cuja ruptura para liberar a inflorescência dá-se através das estrias longitudinais, desprendendo-se a seguir e caindo ao solo. É formada por um eixo central chamado "ráquis" e vários eixos secundários chamados "ráquias", constituído de flores masculinas e femininas, conjunto conhecido por "cacho". COSTA (1973) descreve a inflorescência como um cacho envolvido por uma estrutura foliar de consistência coriácea denominada "espata", que protege as flores antes de sua antese. Após a

Figura 1. Aspectos morfológicos de (*Euterpe oleracea* Mart.):

A) aspecto da raquíla; B) flor estaminada após antese; C) flor pistilada; D) Fruto.

queda da espata o cacho apresenta flores sésseis e monóicas, dispostas em um espádice ramoso, no qual encontram-se flores masculinas e femininas.

BOVI *et alii* (1986), através de observações sistemáticas, caracterizam *E. oleracea* como espécie monóica, dicógama e protândrica; quando adulta possui de 1 a 5 inflorescências em diferentes fases de desenvolvimento. Estas compõem-se de uma ráquis principal e de 48 a 102 ráquulas. Ao longo delas estão dispostas flores sésseis, unissexuais, em tríade (2 masculinas laterais e 1 feminina central); a antese é gradativa ocorrendo desordenadamente ao longo das ráquulas. As flores femininas são menores e se desenvolvem progressivamente até a receptividade do estigma.

Os frutos quando maduros fornecem a bebida comumente conhecida por "vinho de açaí" (CORREA, 1926). A semente encontra-se envolvida por uma massa sucosa com aproximadamente 1 a 1,5mm de espessura, constituindo em sua parte comestível e mais externamente por uma película consistente, a casca.

O gênero *Euterpe* apresenta cerca de 49 espécies, distribuídas desde a Guatemala até a Argentina (GLASSMAN, 1972). Possuem distribuição significativa em grandes concentrações na Colômbia (19 espécies), na Venezuela (9 espécies) e no Brasil (10 espécies).

LLERAS *et alii* (1983) afirmam que o gênero *Euterpe* apresenta maior diversidade em áreas alagadas e em grandes altitudes, podendo observar-se dois centros

principais: o primeiro ocorre a Noroeste da Colômbia nos Estados de Antióquia e Chocó, com espécies desde o nível do mar até mais de 3.000m de altitude na costa ocidental úmida dos Andes; o segundo coincide com as montanhas do escudo das Guianas e alto rio Negro em áreas bastante úmidas.

CORREA (1926) cita a ocorrência de oito espécies nativas de Euterpe distribuídas no Brasil. Em revisão do trabalho de DAHLGREEN (1936), GLASSMAN (1972) enumera 10 espécies de ocorrências frequentes no Brasil. Destas espécies apenas E. edulis Mart. e E. oleracea Mart. são mais conhecidas como produtoras comerciais de palmito (CALZAVARA, 1972; BOVI & CARDOSO, 1974).

A espécie E. oleracea distribui-se por toda Amazônia brasileira, estendendo-se até o Estado da Bahia (CORREA, 1926). Por outro lado, DUCKE & BLACK (1954) afirmam que o açaizeiro em estado natural alcança somente ¹Obidos (PA) no lado norte e atinge até o interior de Parintins no Amazonas. CALZAVARA (1972) relata ainda que o açaizeiro distribui-se naturalmente pelos Estados do Amazonas, Maranhão e Território Federal do Amapá e Pará, chegando a atingir as Guianas e a Venezuela. No Estado do Pará, a palmeira açaí é de ampla ocorrência no estuário amazônico, próximo de igarapés, terrenos de baixada e áreas cuja umidade é permanente (PIRES & PRANCE, 1984).

2.3. REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS

2.3.1. FENOLOGIA DE FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO

As informações sobre fenologia de floração e frutificação estão diretamente relacionadas aos aspectos reprodutivos das espécies, sendo essenciais para o entendimento da ecologia de ecossistemas e de comunidades, por meio das interações planta-animal, assim como para o manejo de florestas, para a produção de sementes e para hibridação (FRANKIE *et alii*, 1974).

Em florestas tropicais, há necessidade de maiores pesquisas que associem os eventos fenológicos com as condições climáticas, bióticas e fisiológicas, para que tenhamos melhor compreensão da dinâmica das florestas. Apesar de seu grande valor para análise de organização biológica das comunidades e ecossistemas, são ainda raros os estudos sobre fenologia de espécies em ambientes tropicais, especialmente no Brasil (MATTHES, 1980).

JANZEN (1976) afirma que diferentes espécies de árvores apresentam períodos variados quanto a ocorrência do florescimento e frutificação, podendo uma árvore não formar nenhum fruto em dado período de floração. Segundo o autor, a sincronia de frutificação não é uma consequência fisiológica obrigatória da sincronia de florescimento, pois para muitas árvores individuais a importância adaptativa total ou parcial do florescimento é a polinização de outras árvores e, por isso, o número de frutos não produzidos não podem medir o sucesso do evento sexual.

Em relação aos padrões de fenologia do florescimento, estes podem apresentar grande variação quanto a época, duração e frequência. Em termos de época, existem espécies adaptadas para florescimento em período seco, úmido ou indiferente; para a duração, as espécies podem apresentar florescimento em um dia, um mês ou um ano; em termos de frequência, as espécies podem apresentar florescimento único ou múltiplo no seu tempo de vida (BAWA, 1983). Essa variação tem implicações na organização e estrutura de comunidades e na biologia de população, influenciando diretamente no fluxo gênico entre plantas, determinado pelo comportamento de polinizadores e na evolução de estratégias reprodutivas (FRANKIE, 1975).

Os padrões de florescimento refletem diferentes modos de resolver os conflitos envolvendo a polinização e a produção de flores para atrair os polinizadores, mas não o suficiente para saciá-los e assim permitir os movimentos entre plantas e efetivar a polinização cruzada (PIJL, 1961).

Segundo JANZEN (1980a) e BAKER (1978), citados por KAGEYAMA (1987), a ocorrência de co-evolução nos sistemas planta x polinizador deve ter ocorrido em muitas espécies de plantas. Sendo assim, tanto a concentração e composição de açúcar ou de aminoácidos visam mostrar o papel adaptativo da especificidade do polinizador, principalmente nas regiões tropicais. Do ponto de vista animal, a

polinização é um produto oferecido em recipientes denominados flores e que atendem suas necessidades; do ponto de vista da planta, a polinização é uma forma de aumentar ao máximo o fluxo gênico e permitir com isso sua sobrevivência.

Para TAKHTAJAN (1980), os processos de florescimento nas angiospermas têm caracterizado a evolução de muitas espécies de plantas, através de mecanismos que efetivamente participam da seleção natural, principalmente quando uma população apresenta grande número de indivíduos. Estes mecanismos podem ser avaliados quanto à época de ocorrência dos eventos, na variação de ocorrência dos eventos entre árvores e na própria árvore, e nas características particulares de cada espécie.

JANZEN (1967) e STILES (1978), citados por BORCHET (1983), ressaltam que os ecologistas tropicais estão considerando os padrões de florescimento como resultado da evolução das espécies arbóreas com seu polinizador específico e com o predador das sementes, em consequência da relação de ocorrência dos picos de florescimento e a alta atividade de polinizador/predador.

A complexidade da relação entre grupos de diferentes espécies, induzindo a padrões de florescimento, mostram o efeito de constelação de espécies associadas no fenômeno da polinização. Na adaptação das plantas à um grupo de polinizadores, existem evidências de uma organização entre elas para que floresçam em períodos diferentes e

sequeenciados, reduzindo a competição pelo mesmo polinizador (FRANKIE, 1973).

Diante da importância dos processos de florescimento na formação de frutos e, conseqüentemente no início de todas as relações existentes entre polinizador/predador, as espécies vegetais procuram evidenciar em formas alternadas o seu período de florescimento. As atividades definidas pela planta visando favorecer agentes visitantes e/ou polinizadores, atraindo-os por meio de recursos florais.

2.3.2. BIOLOGIA FLORAL

Todas as interrelações que ocorrem entre flor/visitante/polinizador estão diretamente relacionadas com os recursos florais oferecidos pela planta. Contudo, esses recursos podem ser variáveis e específicos conforme a espécie vegetal.

As flores apresentam duas principais funções: de fertilização e produção de sementes. Para que ocorra o processo de polinização é importante que elos móveis atuem como responsáveis pela troca de material gênico, seja por meio de insetos, pássaros, mamíferos, etc... A presença desses elos móveis nas flores requer investimentos energéticos da planta no intuito de atraí-los e recompesá-los. Com estas interações entre flores x recursos florais x elos móveis é que ocorre a síndrome de polinização.

Como elementos prioritários na polinização, as flores são os atrativos para vetores de polinização, através das características presentes nas suas estruturas florais. A polinização para o animal é um produto secundário de um recurso largamente espalhado (pólen e/ou néctar) oferecido nas flores; para a planta é uma forma de recepção de genes de outras plantas (JANZEN, 1980).

O autor complementa que a estrutura biológica das flores, associada as recompensas florais oferecido aos visitantes, mostra claramente que cada grupo de animais está associado a um conjunto de características florais. As flores polinizadas por beija-flores são geralmente tubulares, de cor vermelha a laranja; as flores polinizadas por morcegos são noturnas, de cor esverdeada, branca ou roxa e com grande quantidade de néctar; as flores polinizadas por insetos pequenos apresentam tamanhos pequenos e algumas vezes colorações fortes.

Segundo PILJ (1960), já se considerava nesta época pesquisas sobre biologia floral seriam subsídios novos para explicar a importância evolucionária da especificidade do polinizador; pois desde os fins do século passado, a biologia floral e a importância da polinização cruzada, de polinizadores específicos e seleção natural, foram colocadas em dúvidas por vários autores, principalmente por fisiologistas que achavam as estruturas de uma flor puramente necessidades fisiológicas e que estas estariam condicionadas as leis fisiológicas. Atribuíam a

variabilidade das flores somente a fisiologia, ignorando a genética e a ecologia floral. Dentro deste contexto, eles não conseguiam explicar a função de certos órgãos.

Ressalta ainda o autor, que a diferenciação nas flores de plantas superiores, discutidas pelos anti-Darwinistas, que colocaram em dúvida a natureza adaptativa das estruturas florais especializadas, foram descritas em pesquisas, onde nem a morfologia e fisiologia foram suficientes para explicar tanta variabilidade e o caráter funcional dos órgãos adaptativos. Isto mostra que os conceitos ecológicos de Darwin levam em consideração a importância dos polinizadores em relação as características de certas classes florais.

Para BAKER (1983), os aspectos mais importantes são os atrativos florais, a recompensa floral e os impedimentos que podem evitar a exploração dos recursos florais pelos visitantes; durante o processo de visita dos polinizadores as plantas, estes recebem uma espécie de recompensa que pode incluir químicos provedores de energia, químicos construtores do corpo e, em algumas situações, químicos voláteis que podem ser usados para marcação de território pelas abelhas ou mesmo para atrair outras abelhas para a área.

A recompensa cedida pelas plantas aos visitantes dividem-se em categorias distintas como corpos sólidos (brácteas, sépalas, pétalas e pólen) e recompensas líquidas (secreções estigmáticas e néctar). Dentre as

recompensas sólidas, o pólen é de maior importância, pois pode ser usado na alimentação de visitantes e o elemento fecundante das flores (BAKER, 1983).

LEVIN & ANDERSON (1970) comentam que a distribuição da atividade do polinizador entre espécies dependem da atração dos "sinais florais" e da disponibilidade de pólen e néctar. Apesar dos polinizadores possuírem preferências baseadas nas características de suas espécies de alimentação, estas preferências estão sujeitas a mudanças se a abundância dessas espécies for alterada.

Dentro do contexto de biologia floral CRUDEN *et alii* (1983) relatam que os néctários florais são depósitos de alimentos que estreitam a relação entre a planta e o polinizador. Os nectários contêm açúcares que os visitantes utilizam como fontes energéticas.

A importância dos nectários é evidenciada por OPLER (1983) que mostrou as vantagens da planta em investir recursos energéticos na produção de néctar para uma ou mais classes de agentes visitantes; além de estarem associados a modificações nas estruturas florais como odores na corola, posicionamento das partes sexuais, período de antese; visando auxiliar na polinização.

FAEGRI & PIJL (1976) associam variados eventos e características florais, que vão desde ofertas por meio de recursos florais até modificações nas estruturas florais, como uma maneira de interagir a flor e o polinizador. Essas interações podem ser observadas através de atrativos

primários (pólen, néctar, óleos, outras substâncias, atração sexual) e atrativos secundários (odores, atraentes visuais, temperatura, sinais de atração), que poderão ser direcionados ou optativos na flor, conforme os agentes visitantes, estreitando as relações entre flor x polinizador.

Todas as interrelações entre flor x polinizador por meio de recompensas florais têm sido bastante abordadas por JANZEN (1980 a), que relata a ocorrência de coevolução nos sistemas planta x polinizador. Esta coevolução é reforçada por BAKER (1978), enfatizando que a concentração e composição de açúcar e aminoácidos visam atender a especificidade dos polinizadores, o que explicaria certas variações genéticas em espécies vegetais.

As pesquisas com estudos de biologia floral em espécies arbóreas têm sido fundamentais para se entender o fluxo gênico em virtude da interação planta x animal e da sua contribuição no sistema de reprodução das espécies, como trabalhos relatados por BAWA (1974); BAKER (1978); JANZEN (1980 b); CATHARINO *et alii* (1982); CRESTANA (1983); CRESTANA *et alii* (1984); KAGEYAMA & PATINO (1985); COSTA (1988).

2.3.3. SISTEMA REPRODUTIVO DE ESPÉCIES ÁRBOREAS

O sistema reprodutivo, ou a forma como os indivíduos trocam material genético na população, é o primeiro passo para o conhecimento genético de uma espécie,

caracterizando o tipo de estrutura genética que aparecerá em suas populações (KAGEYAMA & SOUZA DIAS, 1982).

O sistema reprodutivo em espécies arbóreas vem caracterizar um aspecto muito discutido por vários autores, sobre o que predomina nas espécies, se a autogamia ou a alogamia, assim como seus impactos sobre a diferenciação, especiação e, conseqüentemente na estrutura genética das populações.

Para a realização desses estudos, algumas técnicas têm sido adotadas para verificar a forma de reprodução das plantas, inicialmente com plantas cultivadas e atualmente em espécies arbóreas; aplicadas através de experimentos para determinar se uma planta é de autopolinização ou de polinização controlada. Estes experimentos consistem de exame da estrutura floral (já obtidas na biologia floral) e, em seguida, no isolamento de flores com observações se há ou não produção de sementes. A não produção de sementes indica certamente de que a espécie é alógama (ALLARD, 1960).

Estes testes de cruzamento visam determinar a predominância do sistema de reprodução das espécies. Anteriormente, muitos autores consideravam que as espécies arbóreas apresentavam autofecundação, principalmente por se constituírem de flores hermafroditas não levando em consideração que estas flores poderiam estar em sincronismo com seus polinizadores.

Entre os trabalhos clássicos sobre sistema reprodutivo de espécies arbóreas tropicais, BAWA (1974) estudou 34 espécies na floresta tropical da Costa Rica, caracterizando 27 espécies como auto-incompatíveis e 7 como autocompatíveis, sendo que todas espécies auto-incompatíveis apresentaram um sistema de incompatibilidade homomórfico. Contudo, é possível que em muitas espécies autocompatíveis, um certo grau de cruzamento natural ocorra por dicogamia.

BAWA (1976) cita que entre os principais componentes do sistema genético que influenciam no fluxo gênico e, portanto, na estrutura genética das populações estão o sistema de cruzamento e os padrões de dispersão de pólen e de sementes.

Anteriormente, embora se considerasse que as espécies arbóreas teriam a predominância da autogamia, SOLBRIG & SOLBRIG (1979) ressaltam que as plantas sempre apresentaram grande diversidade e alterações no sistema de reprodução, envolvendo desde a reprodução assexual até as com endogamia completa e alogamia.

EDWARD & WRATTEN (1980) citam que em espécies arbóreas tropicais existe alta predominância da polinização cruzada feita principalmente por insetos. Da mesma forma, JANZEN (1980) aponta que a maioria das árvores da floresta tropical apresenta flores hermafroditas e é predominantemente de polinização cruzada, demonstrando que certos tipos de polinizadores podem fazer a polinização cruzada à longas distâncias.

BAKER *et alii* (1983) relatam a existência de mecanismos físicos e de sincrônismo, facilitando os cruzamentos. Tais separações físicas das anteras e estigma (hercogamia), afirmam os autores, aumenta a possibilidade de polinização; ainda, a deiscência das anteras e receptividade do estigma pode ser separada no tempo (dicogamia) com liberação do pólen precedendo a receptividade do estigma (protandria), assim como ao contrário (protoginia).

HAMRICK (1983) verificou que em populações naturais existe alta associação entre o sistema reprodutivo e o fluxo de genes com a estrutura genética das espécies. Ressalta, ainda, que a dispersão de pólen e sementes é um importante processo que afeta o fluxo gênico entre e dentro de populações e, conseqüentemente altera a estrutura genética das populações.

BAWA *et alii* (1985), através de síndromes florais, observou que a grande maioria das espécies arbóreas da floresta tropical da Costa Rica era polinizada por animais que efetuavam a fecundação cruzada, confirmando a alogamia nestas espécies.

KAGEYAMA & PATINO (1985) enfocam o relacionamento entre árvores e animais, onde há grande interação no que se refere a polinização e dispersão de sementes, estando associado com a estrutura genética das populações florestais. Acrescentam que a estrutura genética de uma espécie, considerada como seu padrão de variação existente dentro e entre populações, é determinada por

numerosos fatores complexos e que parece existir um consenso de que os padrões de fluxo gênico através de dispersão de pólen e sementes têm alta correlação com os padrões de variação genética nas populações.

BAWA & KRUGMAN (1991) relatam que a diversidade nos mecanismos de polinização em árvores da floresta tropical é marcada pela alta variação nos sistemas sexuais para efetivar a fecundação cruzada. Caracterizam o sistema reprodutivo como um meio de estimar a alogamia, determinando parâmetros que define o tamanho efetivo da população, o fluxo gênico e a estrutura genética das populações.

2.3.4. BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES DO GÊNERO

Euterpe

A ecologia de palmeiras têm sido pouco estudada, talvez devido a alguns fatores limitantes, tais como: altura e localização, principalmente as que ocorrem em áreas alagadas (BANNISTER, 1970). Os estudos estão mais voltados à taxonomia ou concentrados em palmeiras de pequeno porte, utilizadas em áreas de paisagismo. Pouca atenção está voltada para as espécies normalmente encontradas na floresta tropical.

Poucos são os trabalhos realizados com espécies do gênero Euterpe que enfocam aspectos reprodutivos. Atualmente, os estudos estão voltados para

três espécies que possuem o palmito como principal produto: E.globosa Gaertn.; E.edulis Mart. e E.oleracea Mart.

BANNISTER (1970) estudou alguns aspectos do ciclo de reprodução de E.globosa Gaertn., abrangendo desde a fenologia de floração e frutificação até a dispersão e germinação de sementes. O estudo foi realizado na Serra das palmeiras, na Estação Experimental de Luquillo na Costa Rica.

No Brasil, pesquisas com E.edulis Mart. estão sendo desenvolvidas na Seção de Plantas Tropicais do Instituto Agrônomo de Campinas, fazendo parte do programa "palmito". Essas pesquisas já acumularam uma série de resultados com respeito à biologia floral, sistema reprodutivo, germinação, sistema radicular e hibridação interespecífica (BOVI, 1984).

Com E.oleracea Mart., não existem pesquisas que discorram sucintamente sobre seus aspectos reprodutivos, principalmente em populações naturais.

CALZAVARA (1972) relata que o sistema reprodutivo do açazeiro é de fecundação cruzada, sendo que a polinização é realizada por insetos da ordem Hymenoptera durante o período diurno. Ressalta, ainda, que a espécie apresenta assincronia no florescimento, pois as flores masculinas iniciam sua antese da base para o ápice das ráquulas, logo após o desprendimento da bráctea; depois de alguns dias é que inicia a antese feminina. Portanto, considera o açazeiro uma espécie protandrica.

COSTA (1973) descreveu a inflorescência do açazeiro como um cacho de flores sésseis monóicas. HENDERSON (1986) fez descrições da morfologia floral e algumas observações sobre prováveis polinizadores da espécie.

BOVI *et alii* (1986), estudando a fenologia de floração de E.oleracea Mart., determinou dois picos definidos de florescimento: abril -junho e outubro - dezembro, em áreas na faixa litorânea do Estado de São Paulo. Nestes períodos foram realizadas observações na biologia floral e insetos visitantes. Constataram que a espécie é monóica, dicógama e protandrica e que suas inflorescências são visitadas por diversos insetos, tais como: Plebeia droryana, Apis mellifera, Nannotrigona testaceicornis, Partamona cupira, Neocorynura fucunda e Habralictus sp., insetos de ordem Hymenoptera.

Com relação ao período de floração e frutificação, CALZAVARA (1972) considera necessários estudos mais profundos. Segundo o autor, é sabido que a emissão da inflorescência na Região Norte, ocorre continuamente na mesma localidade. Em função disso, definiu-se duas épocas de frutificação; a safra de inverno que se estende de janeiro a junho e a safra de verão de julho a dezembro.

JARDIM & ANDERSON (1987) estudando a fenologia de floração e frutificação do açazeiro (E.oleracea Mart.) em condições naturais, constataram um padrão nítido de floração máxima na estação chuvosa (especialmente nos meses

de fevereiro a abril) e frutificação máxima na estação seca (especialmente nos meses de setembro a outubro). O manejo de populações naturais visando a produção de frutos deve levar em consideração a influência dos eventos fenológicos, o que poderia ser uma alternativa economicamente lucrativa e ao mesmo tempo, ecologicamente racional (ANDERSON & JARDIM, 1989).

Embora poucas pesquisas discorram sobre a biologia reprodutiva do açaizeiro, podemos considerar a monoícia e dicogamia como fatores evidentes, para caracterizar a predominância de fecundação cruzada na espécie. Conseqüentemente, estes fatores poderão influenciar no sistema reprodutivo, sistema de polinização, dispersão de sementes e distribuição espacial da espécie.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. MATERIAL

3.1.1. DESCRIÇÃO DA ÁREA EM ESTUDO E CARACTERIZAÇÃO CLIMÁTICA

O local de coleta dos dados do presente estudo é uma área de várzea com aproximadamente 1,5 ha, pertencente à Estação Experimental do CNPq/MPEG, localizada na Ilha do Combu, no Município de Acará ao Sul de Belém, Estado do Pará, a margem esquerda do Rio Guamá; dista 1,5 km de Belém por via fluvial (Figuras 2 e 3).

A Ilha do Combu se localiza a uma latitude de 48°W e 25'W; longitude de 1° e 25'S. O clima segundo Köppen é do tipo Am. Os dados pluviométricos apresentam uma precipitação média anual de 2.500mm, com temperatura média anual de 32°C. Os dados mais detalhados de pluviometria e temperatura, referentes ao período de janeiro de 1988 a dezembro de 1989, foram obtidos na Estação meteorológica da SUDAM (Figuras 4 e 5).

Figura 2. Mapa de localização geográfica da Ilha do Combu, Município de Acará (PA), onde foi realizado o presente estudo.

Figura 3. Mapa de localização da área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará.

Figura 4. Dados de precipitação mensal em m.m.mês durante o período de janeiro de 1988 a dezembro de 1989, na Ilha do Combu, Município de Acará (PA).

Figura 5. Dados de temperatura em °C durante o período de janeiro de 1988 a dezembro de 1989, na Ilha do Combu, Município de Acará (PA).

3.1.2. SOLO DA ÁREA EM ESTUDO

São chamados solos aluviais, originaram de depósitos aluviais dos rios, formados por materiais não consolidados, apresentando-se em camadas estratificadas, nas quais as características determinadas pela ação do clima e agentes biológicos ainda não se desenvolveram inteiramente em virtude da restrição imposta pela elevação do lençol freático, condicionado pelo relevo e drenagem. As características físicas e químicas destas camadas variam grandemente de acordo com a natureza do material depositado, resultando difícil descrição de um perfil típico, já que estão estreitamente relacionados com o tipo de sedimento depositado (LIMA, 1959).

Dentre os solos aluviais, o glei pouco húmico é o característico da área de estudo; estes são solos jovens resultantes do acúmulo de sedimentos muito recentes, imperfeitos a mal drenados, com um horizonte superior pouco espesso de baixo a médio teor de matéria orgânica, sobre horizonte de forte gleização, de coloração acinzentada ou neutras (compostos reduzidos do ferro), que se apresenta por vezes mosqueado de vermelho-amarelado, como consequência da oscilação do lençol freático. São geralmente argilosos com elevado teor de limo na composição granulométrica (VIEIRA, 1971).

3.1.3. VEGETAÇÃO DA ÁREA EM ESTUDO

Área de mata natural coberta continuamente de cipós, árvores e sub-bosque relativamente fechado. Apresenta estrutura e composição florística bastante variada, incluindo mata primária e secundária, esta última não manipulada ou apenas sujeita a manipulações esporádicas.

O açaizeiro é a espécie mais abundante nesta mata, além de ser a espécie silvestre de maior importância econômica. Além do açaizeiro são encontradas outras espécies silvestres de reconhecido valor em economia de mercado, tais como: murumuru (Astrocaryum murumuru); buriti (Mauritia flexuosa); taperebá (Spondias mombin); andiroba (Carapa guianensis); seringueira (Hevea brasiliensis) e ucuíba (Virola surinamensis).

3.2. MÉTODOS

3.2.1. FENOLOGIA DE FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO

Durante os anos de 1988 a 1989 foram realizados acompanhamentos de características fenológicas de floração e frutificação em 232 touceiras de açaizeiro num total de 540 estipes adultos. As plantas com 6 a 11 metros de altura e de 5 a 30 cm de circunferência, encontram-se em uma área de 1,5 ha na Ilha do Combu.

Os estipes adultos foram marcados com pequenas placas de alumínio e identificados com o número da touceira

e do estipe. Em seguida foram mapeados para indicar sua localização e distribuição na área (Figura 6).

As observações fenológicas foram registradas quinzenalmente e anotados os estipes que apresentavam inflorescência na forma de espata (desde o aparecimento até a liberação do cacho), floração (abertura de flores masculinas e femininas) e frutificação (formação dos frutos até a maturação).

Para a observação de todos os eventos acima citados, elaborou-se um formulário de campo.

3.2.2. AVALIAÇÃO SOBRE A BIOLOGIA FLORAL

A nível de campo, considerou-se para avaliação da biologia floral desde o aparecimento da espata até a abertura das flores masculinas e femininas. Neste período de observação, selecionou-se touceiras que já faziam parte dos estudos fenológicos.

Nas inflorescências constatarem-se os seguintes eventos florais:

- tempo de permanência da espata fechada e horário de abertura da espata;

- observações periódicas para determinar o horário de abertura e tempo de vida das flores masculinas e femininas, funcionalidade do androceu e gineceu, intensidade de emissão de odor;

- alterações na cor e forma dos elementos florais.

Figura 6. Localização e distribuição espacial das touceiras de açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) na área experimental de 1,5 ha.

A nível de laboratório, foram aplicados testes bioquímicos para complementar os estudos, conforme citados por LEWIS (1979), ALEXANDER (1980) e CRESTANA *et alii* (1984), com os seguintes testes:

- Classificação de odores em recipientes de vidro fechados;

- Teste do vermelho neutro para identificar a existência e localização de glândulas de odores;

- Detecção de pigmentos, usando-se amoníaco em recipientes de vidro fechados para verificar a existência de guias de néctar;

- Receptividade do estigma em reação com água oxigenada e Sudan III glicerinado;

- Teste de viabilidade de grãos de pólen por meio de carmin acético, verde malaquita e fucsina ácida;

- Teste de germinação de grãos de pólen em solução de agar à 1% em concentrações diferentes de açúcar (5, 10, 15, 20, 25, 30 e 35%).

A concentração de açúcares no néctar foi medida com auxílio de um refratômetro de campo.

Os agentes visitantes foram observados durante os períodos diurno e noturno (a noite com lanterna coberta com papel celofane vermelho) registrando-se seu comportamento e frequência nas flores masculinas e femininas, procurando associá-los com a síndrome de polinização. Em seguida foram coletados com rede entomológica, transportados para recipientes de vidro

contendo etér 70%, fixados em alfinete entomológico e secados em estufa a 25°C.

Os insetos coletados foram identificados no laboratório de Zoologia, Divisão de Entomologia do MPEG, Departamento de Entomologia da EMBRAPA - CPATU e Departamento de Entomologia da ESALQ-USP.

3.2.3. DETERMINAÇÃO DO SISTEMA REPRODUTIVO

A instalação dos tratamentos foi realizada à nível de campo, no período de maior produção de inflorescências (março à junho de 1990), a partir da queda das brácteas e liberação dos cachos.

Nas instalações e observações dos tratamentos, utilizou-se uma escada de 8m de altura e 2 torres de madeira de 10m cada.

O número de inflorescências (cachos) manuseados foi de 20 inflorescências por tratamento; de cada cacho 250 flores foram manuseadas, localizadas no ápice, meio e base das ráquulas. Os tratamentos aplicados basearam-se em SCARIOT (1987) e COSTA (1988), sendo:

- a) Polinização aberta - controle (PA): cachos sem manipulação para verificar a taxa de formação natural de frutos;
- b) Polinização abiótica (PAb): cachos com flores emasculadas e isolados em sacos de filó para testar a existência ou não de fecundação com pólen trazido pelo vento;
- c) Polinização cruzada - Xenogamia (PCR): cachos com flores emasculadas e isolados com sacos de filó. Com um pequeno

pincel transferiu-se pólen de cachos de outra touceira para os estigmas das flores pistiladas. Isolou-se novamente o cacho com saco de filó.

- d) Autopolinização com pólen de estipes de uma mesma touceira - Gueitonogamia (AET): cachos com flores emasculadas e isolados com filó. Com pequeno pincel transferiu-se pólen de cachos de estipes diferentes de uma mesma touceira para as flores pistiladas. Isolou-se novamente o cacho com saco de filó;
- e) Autopolinização com pólen de mesmo estipe - Autogamia (AME): cachos com flores emasculadas e isolados com sacos de filó. Com pequeno pincel transferiu-se pólen de cachos de um mesmo estipe;
- f) Agamospermia (AGA): cachos com flores emasculadas e isolados com sacos de filó.

Não foi aplicado o tratamento de autopolinização com pólen de um mesmo cacho, pois a espécie em estudo é protandrica.

Os dados coletados foram analisados estatisticamente permitindo a comparação entre os tratamentos. O delineamento estatístico utilizado foi o de blocos ao acaso.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. FENOLOGIA DE FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO

A queda de folha do açaizeiro corresponde ao aparecimento de uma bráctea, inicialmente com posição ereta em relação ao estipe, que ao aproximar-se do amadurecimento, posiciona-se perpendicularmente, mudando de coloração esverdeada para amarelo-escuro. O tempo considerado desde o aparecimento até a maturação da espata e liberação do cacho é em média de 30 a 45 dias, deste período em diante começa o processo de floração.

A floração do açaizeiro ocorreu em todos os meses do ano (1988-1989), com o pico de máxima floração de fevereiro a maio, correspondendo ao período da estação chuvosa. O ponto mínimo de floração se deu no período de julho a setembro, correspondendo ao período da estação seca.

A frutificação ocorreu principalmente na estação seca, de junho até meados de dezembro, com picos bem definidos nos meses de setembro e outubro. No período da estação chuvosa também ocorreu um pico de frutificação, porém não com alta intensidade, estendendo-se de fevereiro a abril, com o máximo no mês de março. Esta frutificação

corresponde a chamada safra de inverno do açaizeiro, que está relacionada com a floração de verão.

A sazonalidade fenológica de inflorescências e infrutescências por estipe e por touceira durante os anos de 1988 e 1989, foi registrada (Figuras 7 e 8).

Os processos de florescimento nas palmeiras parece representar um papel muito importante para o fluxo gênico, por estabelecerem padrões na sazonalidade de floração e frutificação e relações com polinizadores e dispersores de sementes.

Em *E. oleracea*, os primeiros meses do ano (Jan-Mai) revelam picos definidos de floração, enquanto no 2º semestre (Jul-Set) picos de frutificação. Para HENRY (1960) estas variações são comuns nas palmeiras, estando relacionadas com as épocas de chuva e de seca nos trópicos.

Quanto a comparação de florescimento e frutificação entre os dois anos estudados (1988 e 1989), observou-se um mesmo padrão geral de sazonalidade para os dois eventos fenológicos, com um maior número médio de inflorescências no 2º ano (1989). A maior variação climática entre os dois anos foi para o regime de temperaturas (ver figura 5). Um maior número de anos de observação poderá revelar se este fator está realmente associado ao florescimento do açaizeiro na região.

A relação de floração com o alto índice pluviométrico dentro do ano deve estar associada com necessidades fisiológicas adaptativas na planta e/ou com a

Figura 7. Número médio de inflorescências e infrutescências por estipe e respectivos desvios padrões na área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará (PA), ano de 1988 e 1989.

Figura 8. Número médio de inflorescências e infrutescências por touceira e respectivos desvios padrões na área experimental de 1,5 ha na Ilha do Combu, Município de Acará (PA), ano de 1988 e 1989.

síndrome de polinização, ou a adequação ao hábito dos polinizadores.

Diante dos resultados obtidos sobre as informações da fenologia do açaizeiro, irá se discutir a relação existente na variação da sazonalidade de floração e frutificação com as épocas de chuva e seca na região.

Foram registradas as variações existentes na distância média entre touceiras em diferentes períodos (meses) de floração e frutificação (Tabelas 1 e 2).

As variações na sazonalidade de floração em relação ao período chuvoso e seco vem a influenciar na distância média efetiva entre touceiras (Tabela 1). Nos meses de maior pico de floração (Fev-Mai) a distância média entre touceiras varia de 8,18m a 8,78m e nos meses de menor floração (Jul-Out) varia de 13,60m a 18,47m. Isto mostra que existe um maior número de touceiras em floração no período chuvoso, com menor espaçamento entre elas, assim como um menor número de touceiras em floração no período seco, associado a um maior espaçamento entre as mesmas.

As variações na sazonalidade de frutificação em relação ao período chuvoso e seco também vem a influenciar na distância média entre touceiras. (Tabela 2). Nos meses de maior pico de frutificação (Jul-Out) a distância média entre touceiras varia de 8,4m a 8,6m e nos meses de menor frutificação varia de 13,0m a 16,9m. Novamente, verifica-se que existe um maior número de touceiras em frutificação no período seco, com menor

Tabela 1. Variação da distância média efetiva (Dme) entre touceiras nos diferentes períodos de floração na área experimental de 1,5ha na ilha do Combu, Município de Acará (PA).

MESES	No de Touceiras Florando	% de Touceiras Florando	Distância Média Efetiva (m)	
1 9 8 8	FEV	223	96	8,18m
	MAR	218	94	8,31m
	ABR	212	91	8,43m
	MAI	209	90	8,49m
	JUL	44	19	18,47m
	AGO	46	20	18,06m
	SET	53	23	16,82m
	OUT	65	28	15,19m
1 9 8 9	FEV	220	95	8,25m
	MAR	209	90	8,49m
	ABR	199	86	8,66m
	MAI	195	84	8,78m
	JUL	46	20	18,05m
	AGO	67	29	14,97m
	SET	70	30	14,63m
	OUT	81	35	13,60m

Período chuvoso: Fev - Mai

Período seco: Jul - Out

Média (Fev - Mai) = 8,45

Média (Jul - Out) = 16,26

Tabela 2. Variação da distância média efetiva (Dme) entre touceiras nos diferentes períodos de frutificação na área experimental de 1,5ha na ilha do Combu, Município de Acará (PA).

MESES	No de Touceiras Florando	% de Touceiras Florando	Distância Média Efetiva (m)	
1 9 8 8	FEV	52	22	16,9m
	MAR	68	29	14,8m
	ABR	79	34	13,7m
	MAI	88	38	13,0m
	JUL	204	88	8,6m
	AGO	209	90	8,5m
	SET	210	91	8,4m
	OUT	207	89	8,5m
1 9 8 9	FEV	41	18	19,1m
	MAR	43	19	18,7m
	ABR	50	22	17,3m
	MAI	48	21	17,8m
	JUL	218	94	8,3m
	AGO	206	89	8,5m
	SET	187	81	8,9m
	OUT	41	18	19,1m

Período chuvoso: Fev - Mai

Período seco: Jul - Out

Média (Fev - Mai) = 16,42

Média (Jul - Out) = 9,85

espaçamento entre elas, e um menor número de touceiras em frutificação no período chuvoso, com maior espaçamento entre as mesmas.

Conforme a Tabela 1, as variações na sazonalidade de floração em relação ao período chuvoso e seco vem a influenciar na distância média efetiva entre touceiras. Nos meses de maior pico de floração (Fev-Mai) a distância média entre touceiras varia de 8,18m a 8,78m e nos meses de menor floração (Jul-Out) varia de 13,60m a 18,47m. Isto mostra que existe um maior número de touceiras em floração no período chuvoso com menor espaçamento entre elas, assim como menor número de touceiras em floração no período seco, associado a um maior espaçamento entre as mesmas.

Estes resultados levam a considerar como hipótese que os eventos fenológicos do açaizeiro estão diretamente associados aos períodos chuvoso e seco, assim como aos padrões de polinização e na dispersão de sementes. Salientando-se que, na floração em ambos os períodos podem ocorrer vetores de polinização específicos para cada época de floração, sendo de curto e longo alcance de vôo devido as variações nas distâncias efetivas entre touceiras. O mais importante é que as sementes produzidas nas duas estações têm composição diferenciada quanto a polinização. Da mesma forma, as variações nas distâncias entre touceiras nestes períodos devem influenciar também no processo de dispersão e de predação de sementes e, possivelmente na distribuição

espacial da espécie. Durante o período seco há uma maior produção de sementes para dispersores que devem se movimentar a curta distância para retirada dos frutos das plantas-mães. No período chuvoso há menor produção de sementes para dispersores de longo alcance de vôo, com menor probabilidade de predação.

Segundo FRANKIE (1973) a predominância de uma complexa relação entre grupos de espécies induz a padrões diferenciais no comportamento do florescimento, associado ao fenômeno da polinização, permitindo que floresçam em períodos diferentes e sequenciados reduzindo a competição pelo mesmo polinizador.

Para JANZEN (1978), a assincronia de florescimento em épocas diferentes implicaria no tamanho efetivo da população, considerando que esse comportamento das plantas determinaria uma localização dos cruzamentos preferenciais, não permitindo ou restringindo o fluxo de pólen de forma contínua na mata.

Quanto as variações fenológicas associadas a períodos úmido ou seco, FRANKIE (1975) aborda que os padrões de fenologia de florescimento podem apresentar grande variação em época, duração e frequência. Em termos de época existem espécies adaptadas para florescimento em período seco, úmido ou intermediário. Essas variações teriam implicações na organização e estrutura da comunidade e na biologia de população influenciando diretamente no fluxo gênico.

No caso de E.oleracea estas variações em épocas de florescimento foram encontradas em populações naturais na Ilha das Onças, Município de Barcarena (PA), onde se verificou que a floração ocorre de fevereiro a julho com picos de floração de fevereiro a abril (época chuvosa) (JARDIM & ANDERSON, 1987).

BOVI *et alii* (1986), estudando a fenologia de floração de E.oleracea em áreas litorâneas do Estado de São Paulo, determinaram dois picos de florescimento: abril a junho (correspondente a época do inverno) e outubro a dezembro (correspondente a época do verão), enfatizando que estes florescimentos em duas épocas seriam para manutenção na produção de frutos durante o ano todo. Deve-se enfatizar que, neste caso, trata-se de plantações da espécie e não populações naturais.

BANNISTER (1970), estudando a fenologia de floração de E.globosa na floresta tropical de Porto Rico, determinou que o máximo de florescimento ocorreu nos meses de junho a setembro (durante o verão) e a mínima de dezembro a maio (durante o inverno). A autora explica que a ocorrência de duas épocas de florescimento durante o ano seria uma maneira da floração mínima substituir inflorescências que não foram fecundadas ou apresentaram dormência no meristema floral; estes impulsos podem ser provocados por fatores ambientais como umidade e calor, assegurando assim a constante produção de sementes para saciar predadores.

ANDERSON *et alii* (1988) realizando observações fenológicas no babaçu (Orbignya martiana Mart.) observaram dois picos de florescimento (estação chuvosa e seca), que estariam relacionados com as variações de visitantes florais durante todo o ano e provavelmente com tipo de reprodução da espécie.

A relação sazonal de floração e frutificação x épocas do ano (chuvosa e seca) x maior ou menor distância entre touceiras deve estar relacionado com prováveis vetores de polinização, de dispersão de sementes e com a distribuição espacial dos indivíduos. Esta hipótese pode se basear na própria distribuição espacial da espécie na área de 1,5 ha (Figura 6) e nas hipóteses de KAGEYAMA (1977) que poderia caracterizá-la como uma espécie de distribuição agregada e, portanto, com polinizadores de curto alcance de voo.

Como em E.oleracea ocorrem mudanças no espaçamento entre touceiras, supõe-se que existam polinizadores específicos para as épocas chuvosa e seca, com diferentes características de alcance de voo.

4.2. AVALIAÇÃO DA BIOLOGIA FLORAL

As observações abrangeram desde as brácteas fechadas que envolvem as inflorescências, pois determinou-se que o aspecto intumescido e a posição quase perpendicular da espata em relação ao estipe fornecem indicativos da proximidade do dia de abertura e queda da espata.

A abertura da espata que recobre a inflorescência inicia com o surgimento de uma fenda ventral mediana. A pressão da inflorescência parece forçar a rápida e completa abertura da espata que fende totalmente, liberando a inflorescência. Após a abertura e queda da espata, a inflorescência liberada fica inclinada em relação ao estipe, expondo as ráquulas compostas de flores masculinas e femininas.

O tempo de abertura das brácteas após sua maturação foi de 4 a 5 dias, pois estas já se mostravam amareladas com exsudação de água. O horário de queda das brácteas geralmente ocorre entre 06:00h e 08:00h da manhã.

As inflorescências do açaizeiro compõem-se de uma ráquis principal, em média com 72 a 167 ráquulas. Em cada ráquila estão dispostas flores sésseis e unissexuais, formando um conjunto chamado "Tríade" (2 flores masculinas e 1 feminina central). Em média, uma inflorescência possui quase três vezes mais flores masculinas.

4.2.1. ANTESE E AVALIAÇÃO DOS TESTES BIOQUÍMICOS

Após a abertura da bráctea, a antese masculina ocorre lentamente da base para o ápice das ráquulas. Em seguida, as flores masculinas abrem-se gradativamente. Estas apresentam seis estames de coloração clara, com três pétalas de coloração violácea. Permanecem em média 10 a 12 dias no cacho, com presença de alta quantidade de grãos de pólen, que são liberados durante todo período de vida das flores. A

partir do 130. dia, os estames recurvam-se para baixo com aspecto seco e coloração marrom escuro e as flores começam a cair lentamente. Nestas flores não foi constatada nem a liberação de odor e nem tampouco a mudança de coloração.

A antese feminina ocorre no sentido da base para o ápice das ráquulas, logo após a queda de todas as flores masculinas, ou seja, a partir do 139 dia. Estas abrem-se lentamente, em sequência uniforme durante o período diurno. A abertura das flores em relação as pétalas é quase imperceptível, pois estas apresentam-se soldadas no ovário da flor, deixando-se notar apenas a porção mais superior e afilada das pétalas.

Observa-se que logo após a lenta abertura das pétalas, o estigma trifido apresenta coloração roséa e fica recoberto por uma substância incolor com característica pegajosa. Neste estágio os estigmas já estão receptivos, permanecendo durante quatro dias, algumas vezes cinco. Após o 59 dia de sua abertura, estes vão tornando-se mais escuros, sem a presença de qualquer exsudação. O ovário começa a ficar com formato abaulado e com maior rigidez; esta é a caracterização de que as flores já foram polinizadas e inicia a formação dos frutos.

Os testes bioquímicos aplicados as flores masculinas e femininas mostraram os seguintes resultados:

a) Classificação de odores: As flores masculinas não apresentaram odores em nenhuma fase de vida, enquanto que nas flores femininas notou-se suave liberação de odores,

principalmente durante a fase inicial de receptividade do estigma.

- b) Teste do vermelho neutro: Nas flores masculinas não se observou a existência de glândulas de odores nas suas estruturas florais. Nas flores femininas observou-se a presença de pontuações azuladas na base inferior das pétalas. Observando-se com mais detalhes, identificou-se a presença de pequenas glândulas odoríferas na porção basal do ovário com a inserção das ráquulas.
- c) Detecção de pigmentos: Não se constatou a presença de nenhum tipo de pigmentação nas flores masculinas. Nas flores femininas observou-se pequenas mudanças de coloração na parte inferior das pétalas (de coloração roséio para azulada), evidenciando a presença de antocianina.
- d) Receptividade do estigma: Nos testes de campo utilizando-se água oxigenada, observou-se o "borbulhamento" (reação da água oxigenada com a enzima catalase) logo após a antese feminina. Este fato foi constatado durante cinco dias.
- e) No laboratório utilizando Sudam III glicerinado sobre o estigma, observou-se que estas coravam completamente de vermelho as papilas estigmáticas durante os cinco dias de receptividade das flores.
- f) Teste de viabilidade dos grãos de pólen: Estes testes foram aplicados nas flores masculinas utilizando-se o carmin acético e o verde malaquita com fucsina ácida. Os

grãos de pólen apresentaram alto percentual de viabilidade.

g) Teste de germinação dos grãos de pólen: os testes de germinação foram aplicados para as flores masculinas obtendo-se os seguintes resultados (Tabela 3 e Figura 9).

Os eventos de biologia floral determinaram que *E.oleracea* é uma espécie monóica, dicógama e protandrica. Apresenta anteses florais masculinas e femininas em períodos diferentes, caracterizando assincronismo floral de abertura em duas anteses: antese de flores masculinas (duração de treze dias) e antese de flores femininas (abertura após a queda das flores masculinas).

Nos testes bioquímicos auxiliares a biologia floral não se detectou nenhuma característica floral marcante nas flores masculinas, nem odores e tampouco a presença de pigmentos. Nas flores femininas, detectou-se suave liberação de odor e pequenas mudanças de coloração nas pétalas, além de exudações durante a receptividade do estigma, durante os cinco após a abertura.

A ênfase maior em relação aos testes bioquímicos foi constatada primeiramente na viabilidade dos grãos de pólen, com alto percentual de viabilidade.

Estes resultados foram seguramente comprovados, pois submeteu-se os grãos de pólen das flores masculinas em testes de germinação à diferentes concentrações de sacarose, mostrando que o alto percentual germinativo é bem evidente (ver Tabela 3 e Figura 9).

Tabela 3. Porcentagem de germinação de grãos de pólen de (*Eutropa oleracea* Mart.) submetidos à concentrações de 5, 10, 15, 20, 25, 30 e 35% de sacarose durante o tempo de vida das flores masculinas (dias).

CONCENTRAÇÃO DE SACAROSE (%)	FLORES MASCULINAS												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	x
5%	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	2,6	2,7	0,0	0,0	0,0	0,63
10%	1,1	1,1	1,2	1,3	2,2	2,5	2,6	2,6	2,7	2,0	0,0	0,0	1,67
15%	3,4	5,2	5,5	5,6	5,8	6,1	6,3	6,4	6,1	5,2	5,1	4,6	5,44
20%	5,5	5,9	6,1	6,3	6,6	6,9	7,0	7,8	8,1	6,2	6,0	5,1	6,46
25%	14,0	14,6	17,0	17,5	19,1	19,8	21,6	23,4	27,1	31,0	28,0	25,2	21,53
30%	38,5	39,2	46,0	48,1	57,8	59,3	62,0	63,5	65,0	42,0	40,5	36,0	49,82
35%	33,8	36,7	48,0	52,4	59,0	65,9	67,2	75,6	79,9	63,0	58,2	46,7	57,20

Figura 9. Porcentagem média de germinação de grãos de pólen de submetidas a diferentes concentrações de sacarose (5, 10, 15, 20, 25, 30 e 35%).

O monoicismo e a dicogamia favorecem a alogamia em plantas superiores. BAWA (1974) relata que a identificação desses mecanismos nas plantas é fundamental para entender o fluxo gênico e a diferenciação genética entre populações.

BOVI (1986), estudando a biologia floral em plantas cultivadas de E.oleracea, mostrou que a espécie é seguramente monóica e dicógama (protandrica), o que não lhe permite a autopolinização em um mesmo cacho. Considera a monoicia uma das principais características da espécie.

A presença de monoicia e dicogamia foi também constatada por BANNISTER (1970) estudando E.glabosa na Costa Rica. BAWA (1985), estudando sistema sexual de oito espécies de palmeiras na floresta tropical da Costa Rica, determinou que seis espécies (Astrocaryum alatum, Bactris longiseta, Iriartea gigantea, Prestoa decurrens, Socratea durissima e Welfia georgii) são monóicas e polinizadas por coleópteros.

MOORE & UHL (1982), estudando o sistema sexual de E.alliance, determinaram o monoicismo como uma caracterís-tica que vem a facilitar a polinização cruzada.

Em E.oleracea constatou-se igualmente a monoicia como característica sexual da espécie. Contudo, o fato mais importante é que, as flores masculinas produzem altas quantidades de grãos de pólen, isto nos leva a considerar em hipótese que a planta investe em grãos de pólen para saciar visitantes ocasionais e/ou predadores e ao mesmo tempo favorecer os prováveis polinizadores.

Para tentar explicar a necessidade da planta em produzir altas taxas de grãos de pólen com significativo padrão germinativo, estimou-se o número de grãos de pólen em seis anteras de cinco flores masculinas. Contou-se os óvulos de cinco flores femininas, baseando-se na metodologia usada por FRANCESCHINELLI (1989).

A espécie de E.oleracea mantém um alto investimento na produção de grãos de pólen para a fecundação (Tabela 4).

CRUDEN (1977), relacionando o sistema de reprodução com a razão pólen/óvulo, mostra que as plantas xenógamas produzem mais grãos de pólen do que aquelas que são autógamas e/ou autocompatíveis. Isto sugere que a tendência evolutiva da xenogamia para a autogamia é acompanhada por uma diminuição da taxa de grãos de pólen por óvulo.

FRANCESCHINELLI (1989) estudando três espécies do gênero Helicteres obteve como resultados alta taxa de grãos de pólen por óvulo comprovando a xenogamia; supondo que a alta produção de flores e a elevada razão P/O seria para suprir a ineficiência do polinizador.

Para E.oleracea supõem-se que a alta produção de grãos de pólen com alta razão P/O teria o objetivo de atrair e saciar insetos visitantes, sejam ocasionais, predadores ou polinizadores.

Tabela 4. Relação pólen/óvulo em inflorescências de (Euterpe
oleracea Mart.).

CONTAGEM DE PÓLEN E ÓVULO	FM	FE	P/O
10	3.180	1	3.180
20	2.956	1	2.956
30	2.100	1	2.100
40	1.770	1	1.770
50	2.960	1	2.960
x	2.593	1	2.593

FM: Flores masculinas

FE: Flores femininas

P/O: Relação de grãos de pólen de flores masculinas e óvulo
de flores femininas.

4.2.2. INSETOS VISITANTES DA INFLORESCÊNCIA

Os insetos que visitaram as inflorescências de E.oleracea no local de estudo foram das ordens: Coleoptera (com 11 espécies); Diptera (3 espécies); Homoptera (1 espécie) e Hymenoptera (4 espécies).

As visitas dos insetos iniciaram-se logo após a antese das flores masculinas, concentrando-se no período de 8:30h às 17:30h, sendo que as visitas não foram uniformes entre espécies, variando quantitativamente ou fixando seu horário de visita conforme a época do ano (estação chuvosa ou quente).

Deve-se salientar que as flores femininas de E.oleracea Mart. foram visitadas somente por 4 espécies da ordem coleoptera. As visitas se concentraram no período de antese; quando em receptividade as flores femininas liberam exsudação na superfície estigmática. Quando estavam receptivas, estes insetos pousavam nas ráquulas e caminhavam sobre as flores, em horários que variavam de 07:00h às 17:30h e foram observados nos períodos chuvosos e quentes na área de estudo. A Tabela 5 mostra os principais insetos visitantes, identificados á nível de ordem e alguns em espécie, com suas respectivas frequências e classificação quanto à possível atividade nas inflorescências.

O comportamento e frequência dos insetos são descritos a seguir conforme sua classificação nas inflorescências:

Tabela 5. Insetos visitantes das inflorescências de Euterpe oleracea Mart. e suas respectivas frequências e classificação.

Nº	ORDEM	FAMÍLIA	ESPÉCIE	Fl.	Per	Freq.	Classif.
1,2	Coleoptera	Scarabaeidae	(NI)	M	Q	**	V.O.
3	Coleoptera	Curculionidae	(NI)	M	C,Q	*	V.O.
4	Coleoptera	Chrysomelidae	(NI)	M	C	*	V.O.
5	Coleoptera		(NI)	M	C	*	V.O.
6	Diptera		(NI)	M	Q	*	V.O.
7	Diptera	Sirphidae	<u>Erustalia</u> sp.	M	C,Q	*	V.O.
8	Diptera	Micropezidae	<u>Taenaptera lasciva</u>	M	C	*	V.O.
9	Homoptera	Membracidae	<u>Tynelia</u> sp.	M	Q	***	V.O.
10	Hymenoptera	Apidae	<u>Apis mellifera</u>	M	C,Q	*	V.O.
11	Hymenoptera	Halictidae	(NI)	M	C,Q	**	V.O.
12	Hymenoptera		(NI)	M	C,Q	*	V.O.
13	Coleoptera	Carabidae	<u>Lebia</u> sp.	M	Q	**	P.R.
14	Coleoptera	Chrysomelidae	(NI)	M	C,Q	*	P.R.
15	Hymenoptera	Apidae	<u>Trigona spinipes</u>	M	Q	***	P.R.
16	Coleoptera		(NI)	M	C,Q	*	P.R.
17	Coleoptera	Curculionidae	(NI)	M,F	C,Q	***	P.P.
18	Coleoptera	Curculionidae	(NI)	M,F	C	***	P.P.
19	Coleoptera	Curculionidae	(NI)	M,F	C	***	P.P.
20	Coleoptera		(NI)	M,F	C,Q	***	P.P.

(NI) - Insetos não identificados

Fl - Flores

Freq - Frequência

Classif. - Classificação

M - Masculinas

* - Raro (1 à 20%)

V.O. - Visitante ocasional

F - Femininas

** - Comum (21 à 50%)

P.R. - Visitante predador

Per - Período

*** - Muito comum (51 à 100%)

P.P. - Provável polinizador

C - Chuvoso

Q - Quente

a) VISITANTES OCASIONAIS:

Coleoptero (nº 1,2): Chegavam em pares (macho e fêmea), pousando no ápice das ráquilas a partir das 09:00h da manhã permanecendo até o entardecer. Caminhavam sobre as ráquilas num ritual de copulação; somente a fêmea tocava com o aparelho bucal nos estames das flores sobre os quais caminhava lentamente retirando grãos de pólen, enquanto o macho realizava ato de copulação. Permaneciam em uma ráquila de 30 a 50 minutos. A frequência desses besouros foi de 10 a 12 pares/cacho de açaizeiro em floração, principalmente nos meses mais quentes do ano. Nos meses chuvosos a frequência foi de 2 a 5 pares/cacho. Não foi constatada a visita desses coleopteros sobre ráquilas que continham somente flores femininas. Foram observados em açaizeiros com altura máxima de 6 metros; só voavam e pousavam em cachos florando num mesmo estipe ou cachos florando entre estipes.

Coleoptero (nº 3): Pousavam sobre as flores masculinas e enfiavam o aparelho bucal entre os estames; permaneciam de 1 a 2 minutos por flor; caminhavam e voavam ligeiramente para flores na mesma ráquila e entre ráquilas de um mesmo cacho. Apareciam no período diurno a partir das 09:00h até às 17:00h, com baixa frequência de indivíduos em todos os meses do ano; não visitaram flores femininas.

Coleóptero (nº 4): Visitavam, em baixa frequência de indivíduos os estames de algumas flores, durante o período diurno e em épocas chuvosas do ano. Não foram observados visitando flores femininas.

Coleoptero (nº 5): Pousavam próximo das flores masculinas e numa rápida atividade passavam suas patas dianteiras sobre as anteras; caminhando em seguida para outras flores numa mesma ráquila. Não foram observados visitando flores femininas. Sua frequência foi em baixa quantidade de indivíduos, a partir do horário de 09:00h às 14:00h, nos meses mais chuvosos do ano. Estes não visitaram flores nos meses mais quentes do ano.

Diptera (nº 6): Apareceram em visitas ocasionais em flores masculinas, inserindo o aparelho bucal entre os estames, permanecendo alguns segundos na flor. A frequência foi de 2 indivíduos/cacho nos meses mais quentes do ano, com variações no horário de visita.

Eristalis sp.; Diptera (nº 7): Apareciam após a antese masculina, voando ao redor das flores. Pousavam nas ráquulas e com as patas dianteiras raspavam os estames, caminhando em seguida para outras flores nas ráquulas. A frequência desses insetos foi baixa durante todos os meses do ano, com horários variados de visita. Não foram observados visitando flores femininas.

Tachiptera lasciva; Diptera (nº 8): Pousavam próximos as flores masculinas e inseriam o aparelho bucal entre os estames, num curto espaço de tempo por flor. Frequentemente, apareciam nos meses chuvosos, porém sempre em baixo número de indivíduos em horários variados no período diurno. Não foram observados em flores femininas.

Tynelia sp; Homoptera (nº 9): Visitaram somente flores masculinas, onde inseriam o aparelho bucal na parte basal da flor, permanecendo por alguns segundos; caminhavam para outras flores da ráquila ou voavam para outras ráquulas de um mesmo cacho adotando o mesmo procedimento. Apareceram freqüentemente nos períodos mais quentes, do ano em elevada quantidade de indivíduos, por todo o período diurno.

Apis mellifera - Hymenoptera (nº 10): Conhecida vulgarmente por "abelha italiana"; pode ser considerada visitante casual ou pilhadora pois apareceu em baixa freqüência, sem horário determinado durante o dia e em todos os períodos que a planta apresentava cachos florando. Comportava-se sobrevoando as flores masculinas; pousavam em uma determinada flor e com suas patas dianteiras esfregava os estames numa atividade muito rápida, chegando até a danificá-los. Em seguida passavam a realizar esta mesma atividade em outras flores num curto espaço de tempo. Um detalhe importante é que estas abelhas causavam sérios danos, tanto para os estames como também para as pétalas, que ficavam totalmente danificadas devido ao pisoteamento sobre elas. Estas abelhas não foram observadas visitando flores femininas.

Hymenoptera (nº 11): Visitavam flores masculinas, pousando em algumas flores. Com as patas dianteiras e o aparelho bucal raspavam as anteras em curto espaço de tempo; voavam rapidamente para outras flores num mesmo cacho ou

para outro cacho num mesmo estipe, adotando o mesmo procedimento. A frequência desses insetos foi muito comum em todos os meses do ano, principalmente na época chuvosa, onde apareciam em número maior de indivíduos em todo período diurno. Não foram constatados visitando flores femininas.

Hymenoptera (nº 12): Visitavam flores masculinas em baixa frequência de indivíduos, durante todos os meses do ano, nas horas mais quentes do dia. Pousavam nas ráquias e caminhavam sobre as flores. Permaneciam por alguns segundos próximo de uma flor, na qual tocavam lentamente as anteras com o aparelho bucal. Após visitarem várias ráquias num cacho, voavam e não mais retornavam. Estes insetos não foram constatados visitando flores femininas.

b) VISITANTES PREDADORES

Coleoptero (nº 13): Visitavam flores masculinas, triturando com o aparelho bucal as anteras e pétalas das flores. Sua frequência foi constatada no período diurno e nos meses mais quentes do ano. Não constatou-se a visita em flores femininas.

Coleoptero (nº 14): Pousavam sobre as flores masculinas e com o aparelho bucal trituravam e se alimentavam das pétalas. Frequentes no período diurno e baixa ocorrência de indivíduos durante todos os meses do ano. Não visitaram flores femininas.

Trigona spinipes - Hymenoptera (nº 15): Conhecida vulgarmente por "abelhas irapuás"; são os primeiros insetos que aparecem nas flores masculinas, logo após a antese; geralmente entre as 9:00h e 12:00h em horários mais quente do dia. Sobrevoavam as flores pousando levemente sobre as ráquulas (no espaço entre as tríades), tocando suavemente com suas patas dianteiras nos estames de uma flor, voando em seguida para outra. Algumas vezes percorrem as ráquulas sem trajeto definido, ou seja vão do ápice para a base ou vice-versa, passando depois para outras ráquulas, adotando o mesmo procedimento. Ao que parece estas abelhas, ao tocarem as anteras recolhem grãos de pólen que são depositados nas suas patas traseiras, além de apresentarem quantidades significantes de pólen nas suas asas. Estas abelhas visitam flores femininas. Quanto à sua frequência durante o ano, ocorrem mais nos períodos quentes na região de estudo (julho a novembro); nos primeiros meses do ano, durante a época chuvosa, sua frequência é baixa

Coleoptero (nº 16): Pousavam nas flores masculinas e com o aparelho bucal trituravam e alimentavam-se das anteras. Ocorreram em baixo número de indivíduos, em períodos diurno, durante todos os meses do ano. Não visitaram flores femininas.

c) INSETOS PROVÁVEIS POLINIZADORES (Figura 10)

Coleoptero (nº 17): Pousavam nas ráquulas e caminhavam sobre as flores masculinas, passando entre os

estames; em seguida voavam para outros cachos em floração em um mesmo estipe, em uma mesma touceira ou touceira vizinha. O corpo do inseto apresentava-se recoberto de grãos de pólen. Nas flores femininas, alojavam-se na inserção da flor com a ráquila e quando esta continha exsudações na superfície estigmática, caminhavam sobre elas e enfiavam o aparelho bucal por alguns segundos; em seguida caminhavam para outra flor. A frequência de visita foi no período diurno e em todos os meses do ano; principalmente na estação chuvosa com maior número de indivíduos (Figura 10A).

Coleoptero (nº 18): Após a antese masculina, apareciam em frequência elevada. Pousavam nos estames de uma flor, onde caminhavam por alguns segundos, voando para outras flores em uma mesma ráquila ou para outros cachos florando em um mesmo estipe. Nas flores femininas foram observados em elevada frequência sobre a superfície estigmática em exsudação. A frequência desses insetos ocorreu somente no horário da manhã (08:00h às 11:00h), durante o período chuvoso. Devido ao tamanho do inseto, não foi possível constatar se voavam de uma touceira para outra (Figura 10B).

Coleoptero (nº 19): Visitavam em alta frequência flores masculinas e femininas. Pousavam sobre os estames de uma flor permanecendo por alguns segundos; voavam em seguida para flores de outras ráquulas; apresentavam o corpo revestido de grãos de pólen. Caminhavam sobre as flores femininas antes e após a antese, permanecendo por tempo

maior quando estas se encontravam receptivas. A frequência desses insetos nas flores masculinas e femininas foi maior no período chuvoso, entre 08:00h e 17:00h. Raramente foram observados no período seco (Figura 10C).

Coleoptero (nº 20): Pousavam ao lado das flores masculinas e com suas patas dianteiras raspavam lentamente as anteras e com movimentos rápidos, passavam no aparelho bucal. Notou-se que a parte dorsal do corpo do inseto ficava revestida de grãos de pólen. Após a antese das flores femininas, estes insetos tocavam a superfície estigmática com o aparelho bucal e voavam para outras flores das ráquulas, realizando o mesmo procedimento. A frequência de indivíduos foi elevada em flores masculinas e femininas em todos os meses do ano, nos horários de 12:00h às 17:00h (Figura 10D).

Pelas características observadas no comportamento das 19 espécies de insetos que visitaram as inflorescências de E. oleracea, apenas 4 espécies de coleopteros visitaram flores masculinas e femininas, em diferentes épocas do ano (chuvosa e seca) no local em estudo. Os demais insetos visitantes comportaram-se como ocasionais e predadores, alimentando-se de grãos de pólen e partes florais durante todos os meses do ano.

A síndrome de cantarofilia têm sido considerada como o modo mais antigo de polinização nas angiospermas. A hipótese da primitividade desta associação provém da relação entre besouros com angiospermas

*

Figura 10. Prováveis insetos polinizadores de inflorescências de (Euterpe oleracea Mart.) (Aumento de 40x).

A) Curculionidae (NI)

B) Curculionidae (NI)

Figura 10. Prováveis insetos polinizadores de inflorescências de (Euterpe oleracea Mart.) (Aumento de 40x).

C) Curculionidae (NI)

D) (NI)

primitivas, sendo que nestas enquadram-se as monocotiledôneas (GRANT, 1950).

WYATT (1983) indica características importantes na síndrome de cantarofilia: antese diurna e noturna, flores com colorações opacas, odores fortes ou sem odores, cálice pequeno, poucos guías de nectário e grãos de pólen como principal recompensa. Todas estas características são fortemente evidenciadas em E.oleracea.

Segundo SCARIOT (1988), flores cuja recompensa ao polinizador é pólen são denominadas "flores de pólen". Estas flores possuem o perianto em forma de xícara, pólen em androceu vistoso, assim como anteras e pólen com fácil visualização. Nestas flores, a polinização por besouros ocorre quando os mesmos deslocam-se nas flores e ficam com o corpo recoberto de pólen e, ao deslocarem-se para flores femininas, efetuam a polinização.

JANZEN (1967) relata que plantas que utilizam somente o pólen como recompensa para polinizadores parecem produzir quantidades maiores, que podem ser importantes no aumento e sobrevivência dos polinizadores, assim como para saciar os predadores.

As flores estaminadas de E.oleracea podem então desempenhar as seguintes funções: a) atrair insetos para a inflorescência através de altas taxas de produção de grãos de pólen; b) fornecer partes florais como alimento aos coleopteros predadores; c) fornecer grãos de pólen para visitantes ocasionais e polinizadores.

DELEVORYAS (1971) afirma que, em algumas angiospermas que são polinizadas por besouros, existe pouca especialização estrutural nas suas flores que ajudem a assegurar a polinização com alto grau de frequência. Geralmente estas flores podem ser visitadas por coleopteros polinizadores ou predadores-mastigadores, que se alimentam de partes florais, tais como estames e anteras. Porém, estas flores são produzidas em abundância, de forma que, seus órgãos funcionais não são atingidos. Essas interações florais com coleopteros predadores foram também constatada em E.oleracea. Para outros insetos visitantes como dipteros, hymenopteros e homopteros, complementa o autor, estes visitam flores de angiospermas que possuem órgãos florais atrativos que possuam abundância em néctar e pólen para sua alimentação. Como em E.oleracea não foi detectada a presença de néctar, pode-se considerar que a eficaz e alta produção de grãos de pólen seria justamente para saciar os visitantes ocasionais e os polinizadores efetivos.

BAWA (1985); MOORE & UHL (1982) e HENDERSON (1986), estudando o sistema de polinização de palmeiras tropicais e neotropicais, determinaram que 80% são polinizadas por coleopteros, o que representa um grau de associação de primitividade entre monocotiledôneas e coleopteros.

Para E.oleracea, as quatro espécies de coleopteros que visitaram flores masculinas e femininas apresentaram comportamentos um tanto distintos, que poderiam

estar associados diretamente com as flores. A variação no tamanho dos insetos podem estar relacionados com as variações em distâncias entre touceiras nos diferentes períodos do ano.

4.3. AVALIAÇÃO DO SISTEMA REPRODUTIVO

Os resultados dos testes de sistema reprodutivo mostraram que a proporção de frutos formados no teste de xenogamia (83,0%) é significativamente maior que as formadas nos testes de geitonogamia (6,8%) e de autogamia (7,16%). Isto caracteriza Euterpe oleracea como uma espécie predominantemente xenogâmica ou alogâmica, podendo, no entanto, apresentar grau de compatibilidade na formação de frutos entre cachos de um mesmo estipe e mesmo entre cachos de estipes de uma mesma touceira. Os resultados dos testes para detecção do sistema reprodutivo da espécie, indicam que a predominância da xenogamia é significativamente maior que a autogamia (Tabela 6).

E. oleracea é predominantemente xenogâmica apresentando geitonogamia (6,8%) que, embora tratada como forma alogâmica de reprodução, é geneticamente considerada como autogamia.

Os resultados na produção de frutos mostram o alto grau de auto-incompatibilidade genética que associado ao monoicismo, o tempo de maturação dos órgãos masculino e feminino entre estipes e entre touceiras, constituem

Tabela 6. Resultado do experimento efetuados para verificação do sistema reprodutivo de (*Euterpe oleracea* Mart.).

TRATAMENTOS	Nº DE FLORES TESTADAS	Nº DE FRUTOS PRODUZIDOS	RELAÇÃO FRUTOS/FLORES (%)
Polinização aberta (PA)	5000	1.800	36,0
Polinização abiótica (PAb)	5000	350	7,0
Polinização cruzada (PCR)	5000	4.150	83,0
Gueitonogamia (AET)	5000	340	5,8
Autogamia (AME)	5000	358	7,16
Agamospermia (AGA)	5000	52	1,04

mecanismos importantes que favorecem a fecundação cruzada (alogamia) em detrimento a autofecundação (autogamia).

Estes prováveis mecanismos podem favorecer a alogamia na fecundação cruzada entre touceiras e uma eventual autogamia entre estipes.

JAIN (1976) citado por WYATT (1983), levanta a hipótese que a ocorrência de autogamia em algumas plantas seria uma estratégia substitutiva da alogamia, no caso da falta de polinizadores e mesmo para manter a sobrevivência e a colonização da espécie.

OHASHI (1990), estudando variações genéticas em caracteres morfológicos de populações naturais de *E. oleracea*, observou que a variação genética entre indivíduos (touceiras) foi alta para a maioria das características estudadas. Neste trabalho a autora caracteriza a espécie como alógama, e constata que a alternativa de autogamia seria uma estratégia para sobrevivência da planta. Uma ótima adaptabilidade seria obtida através do processo sexual, em função de novas recombinações genéticas, permitindo-lhe explorar novos habitats sem prejudicar sua sobrevivência.

Para o açaizeiro considera-se que a alogamia é o principal fator que pode explicar tanta variabilidade genética em suas populações naturais. Por outro lado, a autogamia seria uma forma de manter a nível de reprodução de indivíduos amplamente espaçados ou isolados e sem a presença de polinizadores específicos.

A estrutura genética de E.oleracea não é o objetivo de discussão neste trabalho, porém, os dados obtidos levam a considerar aspectos valiosos e pouco conhecidos na espécie, tais como: (1) a ocorrência de dois eventos de floração e frutificação e sua importância na determinação do espaçamento efetivo entre touceiras; (2) a especificidade de insetos coleopteros visitando flores masculinas e femininas durante épocas distintas do ano; (3) a predominância da xenogamia como sistema reprodutivo e (4) a relação desses três fatores com a distribuição espacial da espécie. A importância desses fatores na estrutura genética das populações da espécie é objeto que deve ser estudado.

A determinação no espaçamento entre touceiras em floração estaria associado a duas situações distintas: a) maior floração na época chuvosa com menor espaçamento entre plantas e coleopteros de curto alcance de vôo como polinizadores e b) menor floração na época seca com maior espaçamento entre plantas e coleopteros de longo alcance de vôo como polinizadores. Ambos os casos favoreceriam a alogamia, porém, com diferentes composições genéticas nas sementes produzidas.

A determinação do espaçamento entre touceiras em frutificação estaria associado também a duas situações: a) menor frutificação na época chuvosa com maior espaçamento entre plantas e com o possível dispersor de maior alcance; e b) maior frutificação na época seca com menor espaçamento entre plantas e o dispersor de menor alcance de vôo. Ambos

os casos favoreceriam a dispersão de sementes para cada época do ano e, conseqüentemente, poderiam afetar a distribuição espacial da espécie.

A ocorrência de dois eventos de floração e frutificação, em épocas distintas, podem afetar a estrutura genética da espécie, uma vez que nestes dois períodos o processo de fluxo de genes, seja por pólen ou por semente, pode ser modificado pelas condições ambientais, pelos comportamentos do polinizador e do dispersor e pelo padrão espacial de floração e frutificação na população.

5. CONCLUSÕES

- a) A floração da espécie Euterpe oleracea Mart. apresenta-se em maior pico durante os meses de fevereiro a maio (época chuvosa) e menor pico nos meses de julho a setembro (época seca); a frutificação tem maior pico durante os meses de junho a dezembro (época seca) e menor intensidade nos meses de fevereiro a maio (época chuvosa);
- b) Os períodos de floração e frutificação em duas épocas diferentes do ano estão associados a um menor e maior espaçamento efetivo entre indivíduos (touceira) para troca gênica, afetando, conseqüentemente, o comportamento dos polinizadores e dispersores de sementes;
- c) Verificou-se para a espécie uma alta produção de flores masculinas e de grãos de pólen, que supõe-se seja para saciar visitantes ocasionais e predadores, além de manter visitantes polinizadores;
- d) Euterpe oleracea é uma espécie no geral auto-incompatível, apresentando predominância do sistema xenogâmico;

- e) O conjunto de características florais e de comportamento da espécie apresenta adaptações que permitem enquadrá-la na síndrome de cantarofilia;
- f) Os prováveis polinizadores de E.oleracea são os insetos da ordem Coleoptera, estes visitam flores masculinas e femininas e transportam pólen de uma flor para outra.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, M.P. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria: New York. Stain Technology, 55 (1): 13-8, 1980.
- ALLARD, R.W. Princípios do melhoramento genético de plantas. São Paulo, Ed. Edgar Blucher. 1960. 381p.
- ALVES, M.R.P. & DEMATTE, M.E.S. Palmeiras, características botânicas e evolução. Fundação Cargill Campinas (SP). 129. 1987.
- ANDERSON, A.B.; GELY, A.; STRUDWICK, J.; SOBEL, G.L. & PINTO, M.G.C. Um sistema agroflorestral na várzea do Estuário Amazônico (Ilha das Onças, Município de Barcarena, Estado do Pará). Acta Amazônica, supl. 15 (1-2): 195-224. 1985.
- ANDERSON, A.B.; OVERAL, W.L. & HENDERSON, A. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in Northern Brazil. Biotropica 20(3): 192-205. 1988.

- ANDERSON, A.B. & JARDIM, M.A.G. Cost and benefits of floodplain forest management by rural inhabitants in the Amazon Estuary: A case study of açai palm production. In: BROWDER, J.O. ed. FRAGILE LANDS OF LATIN AMERICA - STRATEGIES FOR SUSTAINABLE DEVELOPMENT Colorado, p.114-29. 1989.
- BAKER, H.G. Chemical aspects of the pollination biology of plants in the tropics. In: P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman (eds.) Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge, p.57-82. 1978.
- BAKER, H.G.; BAWA, K.S.; FRANKIE, G.W.; OPLER, P.A. Breeding systems. In: GOLLEY, F.B. Tropical rain forest ecosystems structure and function. Amsterdam, Elsevier, 1983. p.183-216.
- BANNISTER, B. A. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaertn. In: ODUM, H.T. & PIGEON, R.F. A Tropical Rain Forest. A study of irradiation and ecology at El verde Puerto Rico. 1970. Vol.1, P.B - 299-314.
- BAWA, K.S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution, 28: 85-92, 1974.
- BAWA, K.S. Breeding of tropical hardwoods an evolution of underlying bases, current status and future prospects. In: BURLEY, J. & STYLES, B.T. Tropical trees: variation, breeding and conservation. London, Academic Press, 1976. p.43-59.

- BAWA, K.S. Patterns of flowering in tropical plants. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J. (ed.). **Handbook of experimental pollination biology**. New York, Von Nostrand Reinhold Co. p.394-410. 1983.
- BAWA, K.S.; PERRY, D.R. & BEACH, J.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I - sexual systems and incompatibility mechanisms. Am. Journal Bot., 72 (3): 331-345. 1985.
- BAWA, K.S. & KRUGMAN, S.L. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. In: RAIN FOREST REGENERATION AND MANAGEMENT, Cap.5, Ed. by A.GOMES-POMPA; T.C. WHITMORE AND M.HADLEY. MAN AND BIOSPHERE SERIES. Vol.6 p.119-136. 1991.
- BEACH, J.H. The reproductive biology of the peach or "pejibayé" palm (Bactris gasipaes) and a wild congener (B.porshiana) in the Atlantic lowlands of Costa Rica. Principes 28 (3): 107-119. 1984.
- BENTLEY, B. & ELIAS, T. **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York, 1983. 259p.
- BORCHET, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica, 15 (2): 81-9. 1983.
- BOVI, M.L.A. & CARDOSO, M. Instruções para a cultura do palmitreiro (Euterpe edulis Mart.). Instituto agronômico de Campinas. 18p. 1984 (Relatório).

- BOVI, M.L.A. Pesquisas em desenvolvimento com o açaizeiro no Instituto Agronômico. O Agrônomo. Campinas, 36 (2): 155-178. 1984.
- BOVI, M.L.A.; DIAS, G. da S. & JUNIOR, G.G. Biologia floral do açaizeiro (Euterpe oleracea Mart.). Resumo do Congresso Nacional de Botânica. Ouro Preto (MG). p.61. 1986.
- CALZAVARA, B.B.G. As possibilidades do açaizeiro no Estuário Amazônico. Boletim da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará. Belém, (5). 103p. 1972.
- CATHARINO, E.L.M. et alii Biologia floral da bracatinga Mimosa scabrella Benth. Silvicultura em São Paulo, 28: 221-225. 1982.
- CLEMENT, C.R. & ARKCOLL, D.B. Observações sobre autocompatibilidade em pupunha (Bactris gasipaes H.B.K., Palmae). Acta Amazonica 14 (3-4): 337-342. 1984.
- CORREA, M.P. Dicionário de plantas úteis do Brasil e das plantas cultivadas. Rio de Janeiro. Imprensa Nacional. Vol.1. 193-195. 1926.
- COSTA, A.C.A. Projeto palmitos de açaí LTDA, IDESP, 29 ed. Belém. 283p. 1973.

- COSTA, R. B. Avaliação do sistema reprodutivo de Anadenanthera falcata Benth; Vochisia tucanorum Mart. e Xylopia aromatica Baill. em área de cerrado no Município de Itirapina - Estado de São Paulo. 93p. 1988. (Dissertação de mestrado, ESALQ/USP).
- CRESTANA, C.S.M. *et alii* Biologia floral do guarantã (Eisenbeckia leiocarpa Engl.) Silvicultura São Paulo, 28: 35-8. 1983.
- CRESTANA, C.S.M.; DIAS, I.S. & MARIANO, G. Ecologia de polinização de Humenea stilbocarpa Hayne, o jatobá. Silvicultura em São Paulo. 1984.
- CRESTANA, C.S.M. & BAITELLO, J.B. Biologia floral de Nectandra mollis (H.B.K.) Nees spp. oppositifolia na Estação Experimental de Mogi-Guaçu, São Paulo. Boletim Técnico do Instituto Florestal de São Paulo, (42): 121-134. 1988.
- CRUDEN, R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31 (1): 32-46. 1977.
- CRUDEN, R.W.; HERMANN, S.M. & PETERSON, S. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Biology of nectaries, Edited by BARBARA BENTLEY AND THOMAS ELIAS. Columbia University Press. New York, 1983. p.80 - 125.

- DELEVORYAS, T. *Diversificação das plantas*. Editora Pioneira, São Paulo. 184p. 1971.
- DUCKE, A. & BLACK, G.A. Notas sobre a fitogeografia da Amazônia Brasileira. Boletim Técnico do IPEAN, Belém (22): 1- 62p. 1954.
- EDWARDS, P.J. & WRATTEN, S.D. *Ecologia das interações insetos e plantas*. Trad. FONSECA, V.L.I. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo. 1981. 71p. (Coleção Temas de Biologia, 27).
- ESSIG, F.B. Observations of pollination in Bactris. Principes 15: 20-24. 1971.
- FRANCESCHINELLI, E.V. *Biologia da reprodução de espécies de Helicteres: H.brevispira; H.ovata e H.sacaculha*. (Dissertação de Mestrado, UNICAMP). 1989. 122p.
- FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. & OPLER, P.A. Tropical plant phenology: applications for studies in community ecology. In: LIETH, H. (ed.) *Phenology and seasonal modeling*. Berlin, Springer - Verlag. p.287-96. 1974.
- FRANKIE, G.W. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In: LAWRENCE, E.; RAVEU, G.H. & RAVEU, P.H. *Coevolution of animals and plants*. Austin, University of Texas Press. P.192 - 209. 1975.
- FRANKIE, K. & PIJL, V.D. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, 221p. 1976.

- GLASSMAN, S.F. A revision of B.E. Dahlgren's index of American Palms. *Phanerogamarum monographiae*. Tomus VI: Verlag Von J. Cramer, Lehre. 294p. 1972.
- GRANT, V. The pollination of Calycanthus occidentalis. Am. Jour. Bot. 37: 294-297. 1950.
- HAMRICK, J.L. The distribution of genetic variation within and among natural forest population. In: SCHONEWAL-COX, C.M.; CHAMBERS, S.M.; MACBRYDE, B. e THOMAS, W.L. (eds.). Genetics and conservation. Menlo Park, The Benjamin Cummings Publishing Company. 1983. p.335-348.
- HENDERSON, A. A review of pollination studies in the palmae. Bronx, New York. Botanical review. 01-259p. 1986.
- HENRY, P. Recherches cytologiques sur l'appareil floral et la graine chez Elaeis guienensis et Cocos nucifera. 1. La formation de l'appareil floral. Rev. Gen. Bot. 68: 111-132p. 1960.
- JANZEN, D.H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution, 21: 620-637. 1967.
- JANZEN, D. H. Seedlings patterns of tropical trees. In: Tropical trees as living systems. Cambridge University Press. p.03-128. 1976.

- JANZEN, D. H. Seedling patterns of tropical trees. In: P.B. TOMLINSON and M.H. ZIMMERMAN (eds.). Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge. p.83-128. 1978.
- JANZEN, D.H. Ecologia vegetal nos trópicos. São Paulo, EPU/EDUSP, 1980. 79p. (Coleção Temas de Biologia ,7).
- JANZEN, D.H. When is it coevolution. Evolution, Washington, 34 (3): 611-12. 1980a.
- JARDIM, M.A.G. & ANDERSON, A.B. Manejo de populações nativas do açaizeiro (Euterpe oleracea Mart.) no Estuário Amazônico: resultados preliminares. Boletim de pesquisa florestal, CNPE. Curitiba. Nº 15. Dez. 1987. 01-19p.
- KAGEYAMA, P.Y. & SOUZA-DIAS, I. The application of genetic concepts to native forest species in Brazil. In: Forest Genetic Resources. Rome, FAO, 1985. Informativo 13. p.2-11. 1982.
- KAGEYAMA, P.Y. & PATINO - VALERA. Conservation y manejo de recursos genéticos forestales: factores que influyen en la estructura y diversidad de los ecosistemas forestales. Trabalho convidado apresentado ao IX Congresso Mundial, México, Julho, 1985.
- KAGEYAMA, P.Y. Conservação "in situ" de recursos genéticos de plantas. IPEE, Piracicaba (35): 07-37. 1987.

- LEVIN, D.A. & ANDERSON, W.W. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. The American Naturalist, 104(939): 445-67, set-out, 1970.
- LEVIN, D.A. & KERSTER, H.W. Gene flow in seed plants. Evol.biol., 7:139-220. 1974.
- LEWIS, D. Sexual incompatibility in plants, studies in biology. Nº 110, Londres, Edward Arnold. 1979.
- LIMA, R.R. A agricultura nas várzeas do Estuário Amazônico. Boletim Técnico do IPEAN, Belém, 33: 1-164. 1959.
- LLERAS, E.; GIACOMETTI, D.C. & CORADIN, L. Areas críticas de distribución de palmas em las Américas para coleta, evaluación y conservación. In: CATIE/FAO. Informe de la reunion de consulta sobre palmeras poco utilizadas de America tropical. San Jose. 67-101. 1983.
- LOPES, A.V.F. Aspectos econômicos do açaizeiro. Belém, SUDAM. 60p. 1982.
- MATTHES, L.A.F. Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: bosque dos jequitibás. Campinas. 209p. 1980 (Dissertação de Mestrado).
- MOORE, H.E.J. & UHL, N.W. Major trends of evolution in palms. The botanical review, 48(1). 69p. 1982.

- MORA-URPI, J. & SOLIS, E.M. Polinizacion en *Bactris gasipaes* H.B.K. (Palmae). Rev. Bio. Trop. 28(1): 153-174. 1980.
- OHASHI, S.T. Variabilidade genetica em populações de açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) do Estuário Amazônico. Piracicaba, 114p. 1990. (Dissertação de Mestrado, ESALQ/USP).
- OPLER, P.A. Nectar production in a tropical ecosystem. In: Biology of nectaries, Edited by BARBARA BENTLEY AND THOMAS ELIAS. Columbia University Press. New York. p.30-79. 1983.
- PIJL, VAN DER. Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. Evolution, 14(4): 403-416. 1960.
- PIJL, VAN DER. Ecological aspects of flower evolution. II. zoophilus flowers classes. Evolution, 15(1): 44-59. 1961.
- PIRES, J.M. & PRANCE, G.T. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: *Amazônia* by Pergamon Press. Edited by Ghilleen T.Prance. 109-145. 1984.
- PROCTOR, M. & YEO, P. The pollination of flowers. In: William Collins Sons & CO LTDA. St. James's Place, London. 1975. 418p.

- ROCHE, L. & DOUROJEANNI, M. Manual sobre la conservacion "in situ" de los recursos geneticos de espécies lenosas tropicales. Rome, FAO, 1984. 161p.
- SCARIOT, A.O. Biologia reprodutiva de Acrocomia aculeata (Jacquin) Loddiges ex Martius (Palmae) no Distrito Federal. Brasília, 108p. 1987 (Dissertação de Mestrado, UNB).
- SCHOEDER, C.A. Temperatura elevation in palm inflorescences. Principes, 22(1). 26-29. 1978.
- SOLBRIG, O.T. & SOLBRIG, D.J. Introduction to population biology and evolution. Reading, Addison - Wesley, 1979. 468p.
- TAKHTAJAN, A.L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). The Botanical review, 46: 225-359, 1980.
- VIEIRA, L.C.; CARVALHO, N.V.O. & BASTOS, T.X. Os solos do Estado do Pará. Belém. Cadernos Paraense do IDESP. p. 1-137. 1971.
- WYATT, R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: L.Real (ed.) Pollination Biology. Academic Press, Florida. p.51-95. 1983.
- ZAR, J.H. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 620p. 1974.