Oecologia Australis
14(1): 238-250, Março 2010
doi:10.4257/oeco.2010.1401.14

CONSEQÜÊNCIAS DA FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT NA ECOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM FLORESTAS TROPICAIS, COM ÊNFASE NA AMAZÔNIA

Márcia Motta Maués [1,*] *& Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira* [2]
[1] Laboratório de Entomologia, Embrapa Amazônia Oriental. Trav. Dr. Enéas Pinheiro, s/n. Belém, PA, Brasil. CEP: 66095-100.
[2] Instituto de Biociências, Universidade Federal de Uberlândia. Rua Duque de Caxias, 285. Caixa Postal: 593. Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. CEP: 38400-902.
E-mails: marcia@cpatu.embrapa.br, poliveira@ufu.br

RESUMO

A floresta amazônica abriga a maior diversidade de plantas e animais dentre todos os biomas da Terra. Ocupa uma área de 4,9 milhões de km^2, com cerca de 40% do remanescente de florestas tropicais úmidas do mundo, desempenhando um papel fundamental na manutenção da biodiversidade. Entretanto, nas últimas três décadas 17% da sua cobertura florestal foi removida. A expansão das atividades madeireiras e da fronteira agrícola na Amazônia vem ameaçando a integridade e funcionalidade dessa floresta. A fragmentação do habitat reduz áreas contínuas de floresta a pequenas porções isoladas, diminuindo o número efetivo de árvores de uma população, o número de doadores de pólen e a quantidade provável de pólen compatível depositado nos estigmas das flores, levando a redução na taxa de frutificação. Esses fatores podem ainda diminuir as populações dos agentes polinizadores, aumentar a taxa de autofecundação e mudar a composição das espécies de polinizadores. Para manter a sustentabilidade do manejo florestal, é fundamental levar em conta informações sobre a biologia reprodutiva, para preservar a reprodução e manutenção da diversidade genética das espécies arbóreas nas áreas manejadas. Além disso, sabendo-se que nas florestas tropicais existem espécies que compartilham os mesmos polinizadores, estratégias adequadas de manejo deveriam considerar também como as populações de polinizadores seriam influenciadas pelas modificações na freqüência e composição das espécies florestais.
Palavras-chave: Amazônia; exploração de impacto reduzido; polinização; fragmentação de habitat; polinizadores.

ABSTRACT

CONSEQUENCES OF HABITAT FRAGMENTATION ON THE REPRODUCTIVE ECOLOGY OF TIMBER TREES IN TROPICAL FORESTS, WITH EMPHASIS AT THE AMAZONIA. The Amazon Forest comprises an area of 4.9 millions of km^2, equivalent to 40% of the world tropical forests, with the greatest diversity of biodiversity on Earth. Despite its importance on the biodiversity conservation, 17% of its forest cover has been removed on the last three decades. Timber industry and agriculture activities are threatening the integrity and functionality of the Amazon forest. The ecological sustainability of forest management practices must include criteria and indicators for genetic variability maintenance and its correlated processes. Habitat fragmentation reduces continuous forest lands to small isolated areas, thus reducing the effective number of trees, the number of pollen donors, and the amount of compatible pollen deposited on the flowers pistils. This may lead to low fruit set. A decline on the pollinators' population, increase on inbreeding and changes on the pollinator species composition is also expected. In order to guarantee the forest management sustainability, including the upholding of genetic diversity in managed forests, it is essential to contemplate information on the reproductive biology of the target species. Besides, the impact on the pollinators frequency and composition should not be disregarded.
Key-words: Amazon; low impact logging; pollination; habitat fragmentation; pollinators.

RESUMEN

CONSECUENCIAS DE LA FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT PARA LA ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE ESPECIES ARBÓREAS EN BOSQUES TROPICALES, COM ÉNFASIS EN LA AMAZONIA. El bosque amazónico abriga la mayor diversidad de plantas y animales de todos los biomas de la Tierra. Ocupa un área de 4,9 millones de km^2, con cerca de 40% del restante de las selvas tropicales húmedas del mundo, y desempeña un papel fundamental en el mantenimiento de la biodiversidad. Sin embargo, en las últimas tres décadas, 17% de su cobertura forestal ha sido removida. La expansión de las actividades madereras y de la frontera agrícola en la Amazonia viene amenazando la integridad y funcionalidad de esta selva. La fragmentación del hábitat reduce áreas continuas del bosque a pequeñas porciones aisladas, disminuyendo el número efectivo de árboles de una población, el número de donadores de polen y la cantidad probable de polen compatible depositado en los estigmas de las flores, llevando a la reducción en la tasa de fructificación. Estos factores pueden además reducir las poblaciones de agentes polinizadores, aumentar la tasa de autofecundación y cambiar la composición de especies de polinizadores. Para mantener la sostenibilidad del manejo forestal, es fundamental también tener en cuenta la información sobre la biología reproductiva, para preservar la reproducción y manutención de la diversidad genética de las especies arbóreas en las áreas manejadas. Además de esto, conociéndose que em los bosques tropicales existen especies que comparten los mismos polinizadores, estrategias adecuadas de manejo deberían considerar también cómo las poblaciones de polinizadores serían influenciadas por las modificaciones en la frecuencia y composición de las especies forestales.

Palabras clave: Amazonía; explotación de impacto reducido; polinización; fragmentación de hábitat; polinizadores.

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são os ecossistemas com maior riqueza e diversidade na Terra, reunindo de 20% a 40% das espécies de plantas e animais (Myers 1991). Mudanças nesses ecossistemas vêm ocorrendo intensamente à medida que aumenta a ocupação humana, principalmente devido à conversão dos ecossistemas naturais em áreas cultivadas (Ramankutty & Foley 1998). A cada ano, cerca de 13 x 10^{6}ha de florestas são perdidos no mundo todos pelo desflorestamento (FAO 2005). O termo *desflorestamento* é definido pelo Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) como "*conversão de áreas de fisionomia florestal primária por ações antropogênicas para desenvolvimento de atividades agrosilvipastoris, detectada a partir de plataformas orbitais*" (Lentini *et al.* 2003). Além do desflorestamento, há outros fatores que modificam a cobertura vegetal das florestas tropicais. Aproximadamente 2,3 x 10^{6}ha da cobertura global dessas florestas é alterada anualmente pela fragmentação (Mayaux *et al.* 2005), que pode ser causada pela abertura de estradas e extração de madeiras, além dos incêndios florestais de origem natural ou antropogênica (Wade *et al.* 2003). A fragmentação altera os padrões de distribuição espacial nas florestas, afetando a biodiversidade (Laurance *et al.* 2000).

A Amazônia Brasileira ocupa área de 4,9 milhões de km^2 (Kitamura 1994), distribuídos nos Estados da Região Norte do país (Acre, Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia, Roraima e Tocantins), além dos Estados do Mato Grosso, parte do Maranhão e de Goiás, representando 59% do território brasileiro (Lentini *et al.* 2003). A população na região amazônica, que até 1970 representava 8,2 milhões de habitantes, mais do que dobrou em três décadas, chegando a 21 milhões de habitantes em 2000 e com isso a densidade demográfica subiu de 1,7habitantes/km^2 para 4,2habitantes/km^2 (IBGE 2000).

Ainda assim, esse Bioma abriga cerca de 40% do remanescente de florestas tropicais úmidas do mundo, desempenhando um papel fundamental na manutenção da biodiversidade (Laurance *et al.* 2001) e exibindo riqueza de cerca de 40.000 espécies de plantas vasculares, das quais 30.000 são endêmicas, 1.300 espécies de aves, 425 espécies de mamíferos,

371 espécies de répteis e 427 espécies de anfíbios (Mittermeier *et al.* 2003). Não obstante, a Bacia Amazônica é a maior fonte de água doce da Terra, sendo a reciclagem da evapotranspiração da cobertura florestal, por meio da precipitação, responsável por grande parte do balanço hídrico regional e global (Marengo & Nobre 2001). Desta maneira, a preservação dos serviços ambientais da Amazônia, sejam os recursos genéticos, o seqüestro de carbono, a ciclagem de nutrientes, a regulação do clima e de gases, a prevenção da erosão e de incêndios florestais, e dos serviços de polinização, depende de estratégias de conservação e uso racional da biodiversidade da região (Capobianco 2002).

A sustentabilidade ecológica dos planos de manejo nas florestas tropicais deve incluir critérios e indicadores que garantam a manutenção da variabilidade genética das espécies e processos correlacionados. Contudo, conhecimentos básicos sobre os parâmetros que regulam os processos reprodutivos de espécies arbóreas são insuficientes (Kanashiro *et al*. 2002). Ainda não existem regulamentações especificas levando em consideração as peculiaridades das espécies tropicais quanto aos processos reprodutivos, que são bastante distintos, mas pouco estudados. A simples adoção de parâmetros como o ciclo de corte de 30 anos e o incremento do volume do estoque de madeira (Silva & Eldik 1999), juntamente com outros requerimentos para a implementação dos PMFSs, podem ser insuficientes para assegurar a sustentabilidade do manejo florestal, uma vez que os tratamentos silviculturais buscam principalmente minimizar os danos ao incremento de volume das árvores no estoque remanescente para futuras colheitas.

Assim, o conhecimento dos processos reprodutivos de espécies arbóreas tropicais pode fornecer informações importantes para auxiliar nas tomadas de decisão do manejo florestal, a fim de garantir a reprodução e manutenção da diversidade genética das espécies nas áreas manejadas. Estratégias adequadas de manejo deveriam levar em consideração ainda o modo pelo qual as populações de polinizadores seriam influenciadas pelas modificações na freqüência e composição das espécies florestais, sabendo-se que nas florestas tropicais existem grupos de espécies de plantas que compartilham os mesmos vetores de polinização e a susceptibilidade dessas espécies quanto à exploração florestal, visando à manutenção da capacidade reprodutiva das populações.

FRAGMENTAÇÃO DO HABITAT NA AMAZÔNIA BRASILEIRA: CAUSAS E CONSEQÜÊNCIAS

A fragmentação do habitat na Amazônia resulta de diversos fatores, quase sempre produto de pressão humana. Nos últimos 30 anos a Amazônia perdeu cerca de 17% de sua cobertura florestal (Lentini *et al.* 2005). Apesar de enorme pressão internacional contra o desflorestamento, cerca de 2.500 serrarias estavam em operação entre os anos de 1996/1997, consumindo o equivalente a 27,8 milhões de metros cúbicos de madeira e removendo entre 10.000 e 13.000km^2 de cobertura florestal por ano (Nepstad *et al.* 1999). No ano de 2002, cerca de 19% do bioma Amazônia encontrava-se sob Pressão Humana Consolidada, que inclui desflorestamento, centros urbanos e assentamentos e ocorre, sobretudo, em torno das principais estradas oficiais, rios navegáveis e centros urbanos. As áreas de Pressão Humana Incipiente, principalmente as zonas em torno de focos de incêndios em florestas e áreas de interesse para a mineração, representavam 28% do bioma, estando geralmente agregadas ou adjacentes às zonas de pressão consolidada (Barreto *et al.* 2005), como pode ser observado na Figura 1.

O avanço da fronteira agrícola, a exploração de madeira, a abertura de estradas e os incêndios florestais representam os principais fatores de fragmentação da floresta (Nepstad *et al.* 1999, 2002). Na Amazônia, esses fatores vêm promovendo o empobrecimento da floresta, tornando-a vulnerável a fogos de origem natural, principalmente em anos de ocorrência do fenômeno "*El Niño*" (Nepstad *et al.* 2000).

Os determinantes do desflorestamento nas décadas de 70 e 80 foram, principalmente, as políticas públicas, através dos incentivos fiscais concedidos para as atividades de pecuária e agricultura (Moran 1993), os créditos rurais subsidiados, os programas oficiais de colonização agrícola (Laurance 1999) e os investimentos em infra-estrutura, os quais atraíram empreendedores e imigrantes em busca de terra na região (Nepstad *et al.* 2000, Laurance *et al*. 2001). Na década de 90, o avanço da exploração madeireira, da pecuária e do agronegócio, somados aos grandes

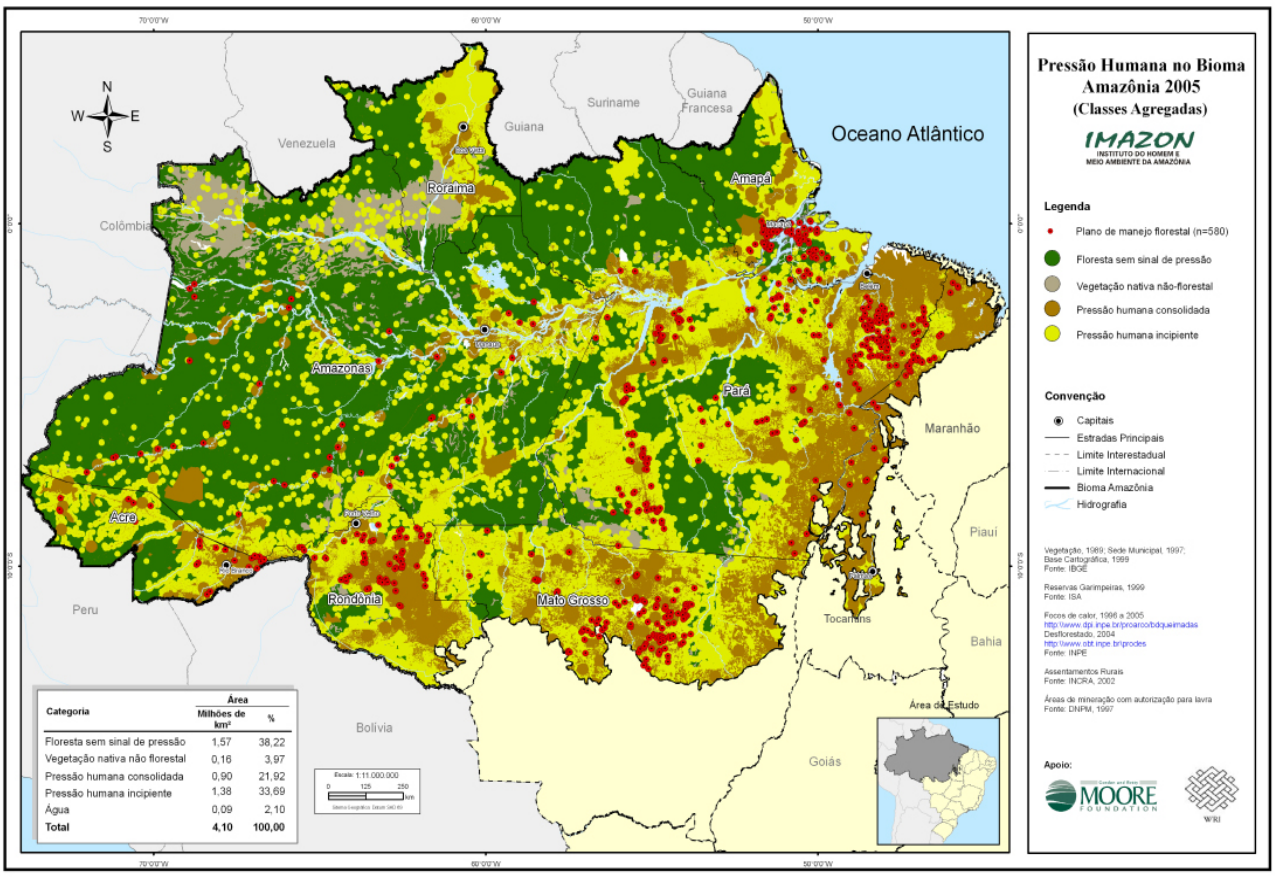

Figura 1. Áreas sob Pressão Humana no Bioma Amazônia (Fonte: Imazon).
Figure 1*. Areas under human pressure in the Amazon Biome (Source: Imazon);*

projetos de mineração e de infra-estrutura que promoveram a ampliação da malha rodoviária na Amazônia e facilitaram a colonização de novos territórios, resultaram em aumento da pressão sobre a floresta (Nepstad *et al.* 2002, Barreto *et al.* 2005, Alencar *et al.* 2004). A agricultura itinerante, que utiliza as práticas de "derruba-e-queima" como meio de cultivo da terra é também um agravante ao desflorestamento na Amazônia (Myers 1991), uma vez que cada agricultor chega a derrubar entre um a três hectares de floresta primária por ano, que normalmente não são detectados pelo monitoramento orbital – que não mede áreas desmatadas inferiores a 5ha (Barreto *et al.* 2005). Considerando a existência de cerca de 600.000 famílias de pequenos agricultores na Amazônia (Homma 1998), esse desmatamento oculto está elevando consideravelmente a taxa média anual de perda de cobertura florestal.

A taxa média oficial de desflorestamento tem girado em torno de 17.000km^2/ano ao longo do "Arco do Desmatamento", como indicam os principais pólos madeireiros na Amazônia (Lentini *et al.* 2005) situados numa faixa contínua de cerca de 3.000km de extensão, com largura de até 600km, totalizando cerca de 1,7 x 10^{6}km^2 (INPE 2002). Entre 1978 e 1994, cerca de 75% dos desflorestamentos ocorreram em uma faixa de 100km de largura ao longo das rodovias pavimentadas (Nepstad *et al.* 2000, 2001). O biênio 2002-2003 registrou uma taxa bruta de desmatamento de 23.000km^2/ano, mostrando uma tendência de aumento no último qüinqüênio (Soares-Filho *et al.* 2005). Entretanto no ano de 2005 foi divulgada uma redução de 31% na taxa de desmatamento (dos 27.000km^2 – quase a área do estado de Alagoas – no período anterior, caiu para cerca de 19.000km^2). De fato, a média anual do desmatamento de 2000 a 2004 é maior que a média da década de 90. Provavelmente, o que fez com que a taxa de desmatamento sofresse essa redução no ano de 2005, foi um conjunto de ações do governo no âmbito do seu programa de combate ao desmatamento, envolvendo diversos ministérios numa ação conjunta. Dentre essas ações, se incluem as operações integradas de combate aos crimes ambientais, a criação de Unidades de Conservação em

áreas de conflito fundiário e as medidas de combate à grilagem de florestas públicas, aliado a uma queda significativa nos preços das *commodities* agrícolas, em especial da soja, que reduziu o interesse do setor agropecuário pelo desmatamento nesse período (LBA 2006). Essa tendência de redução na taxa anual de desmatamento foi registrada até o biênio 2006-2007, porém no período subseqüente (2007-2008), houve um leve aumento da ordem de 3,8% nessa taxa anual (INPE 2009).

O estudo de Asner *et al.* (2005) levantou bastante polêmica ao contestar os dados oficiais de desflorestamento, uma vez que o método de monitoramento utilizado incluiu o corte seletivo de madeira na sua análise. Como esse tipo de extração de madeira geralmente não é detectada pelos métodos utilizados pelo INPE, os autores afirmaram que a taxa anual média de desflorestamento poderia chegar até o dobro da oficialmente registrada. Entretanto, Câmara *et al.* (2005) discordaram dos resultados apresentados por Asner e colaboradores, argumentando que os dados apresentados pelos autores implicariam em um aumento substancial na produção de madeira em tora na Amazônia, chegando a contabilizar 50 milhões de m^3 no ano 2000. Tais valores exigiriam uma capacidade industrial inexistente nos padrões atuais, uma vez que as serrarias da região têm capacidade para processar 25 a 28 milhões de m^3, registrados como a média dos últimos 10 anos.

Após quase 40 anos de desenvolvimento intensivo na Amazônia, a perda de cerca de 17% da cobertura florestal tem implicações sobre a perda de biodiversidade e outros serviços ambientais, emissão de gases que contribuem para o efeito estufa, balanço hídrico, ciclos biogeoquímicos e até influencias climáticas globais (Nobre *et al.* 2001, Lentini *et al.* 2005, Soares-Filho *et al.* 2005).

EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO NO SUCESSO REPRODUTIVO DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS

A fragmentação do habitat reduz áreas contínuas de floresta a pequenas porções isoladas, e pode diminuir o número efetivo de árvores de uma população (Cascante *et al.* 2002). A perda e fragmentação de habitat da floresta resultam em perda de biodiversidade, isolamento de populações e mudanças nos padrões de migração e dispersão das espécies (Laurance *et al*. 2002). A retirada de madeira de uma floresta pode resultar na abertura de até 37% do dossel, alterando as condições microclimáticas e aumentando as chances de inflamabilidade das áreas remanescentes (Nepstad *et al*. 1999). Esse processo pode afetar a saúde reprodutiva das árvores nativas, uma vez que ocorre a redução do número efetivo de indivíduos de uma população (Cascante *et al*. 2002, Fuchs *et al*. 2003), bem como do número de doadores de pólen e da quantidade provável de pólen compatível depositado nos estigmas das flores (Quesada & Stoner 2003), o que pode levar a uma redução na taxa de frutificação e à deriva genética (Bawa 1990a, Hamrick & Murawsky 1990, Cascante *et al*. 2002, Quesada & Stoner 2003). Esses processos podem ainda conduzir a um declínio indireto na população dos agentes polinizadores (Aizen & Feisinger 1994, Cascante *et al*. 2002), ou afetá-los diretamente, por exemplo, com derrubada de árvores que abrigam colônias de abelhas em ocos e, conseqüentemente, a perda dessa colônias (Eltz *et al*. 2003), afetando ainda mais o sucesso reprodutivo da vegetação.

Estudos realizados em áreas fragmentadas de florestas tropicais têm evidenciado redução na quantidade de pólen depositados nos estigmas das flores e, conseqüentemente, redução na frutificação e produção de sementes (Aizen & Feisinger 1994, Rocha & Aguilar 2001, Cascante *et al.* 2002, Fuchs *et al.* 2003, Harris & Johnson 2004). Além disso, foi observado aumento da taxa de autofecundação e diminuição no número de visitantes florais e polinizadores (Aizen & Feisinger 1994, Cascante *et al.* 2002, Laurance *et al.* 2003) e mudanças na composição das espécies de polinizadores (Dick 2001 Harris &Johnson 2004). A fragmentação reduziu o número de doadores de pólen e aumentou as taxas de autofecundação nas plantas isoladas, afetando a regeneração de duas leguminosas – *Samanea saman* e *Pachira quinata* na Costa Rica (Cascante *et al*. 2002, Fuchs *et al.* 2003).

Por outro lado, estudos realizados com *Dinizia excelsa* (Leguminosae) na Amazônia Central (Dick 2001) e *Swietenia humilis* (Meliaceae) na Costa Rica (Boshier 2004), mostraram que a fragmentação não estava impedindo o fluxo de pólen entre árvores isoladas em sistemas agropastoris, mesmo quando havia indivíduos distantes até 4,5km uns dos outros. Em *D. excelsa*, houve substituição dos polinizadores

efetivos em áreas de floresta contínua, abelhas-sem-ferrão (Apidae – Meliponini), pela abelha exótica *Apis mellifera* (Apidae-Apini), que foi o principal polinizador das árvores isoladas e ainda, as árvores nas pastagens e nos fragmentos produziram três vezes mais vagens que as árvores nas áreas de floresta (Dick 2001). Em *S. humilis*, marcadores moleculares evidenciaram o fluxo de pólen, entre fragmentos distantes até 4,5km, mostrando que a fragmentação não representou uma barreira para a reprodução das árvores remanescentes, mas aumentou os níveis de fluxo de pólen a longa distância (Boshier 2004).

Fato semelhante foi relatado por Maués *et al.* (2007) para espécies arbóreas importantes para o manejo florestal na Floresta Nacional do Tapajós. Foi observada redução da taxa de deposição de pólen em indivíduos de *Symphonia globulifera* em uma área submetida ao corte seletivo de madeira (exploração de impacto reduzido - EIR). Entretanto, *Dipteryx odorata* apresentou uma reposta oposta, com aumento significativo na taxa de pólen depositada nos estigmas. Houve também mudanças na composição dos polinizadores das duas espécies após a EIR. No mesmo estudo, outras espécies (ex. *Bagassa guianensis, Carapa guianensis* e *Jacaranda copaia*) não sofreram nenhuma alteração quanto ao fluxo de pólen ou composição de polinizadores.

Estas diferentes respostas à fragmentação são conseqüências do comportamento dos agentes polinizadores, considerando diferentes raios de dispersão de pólen, em função de sua capacidade de vôo. Beija-flores e morcegos são considerados polinizadores de longa distância, assim como as abelhas da tribo Euglossini que podem voar até 23km em busca de alimento (Janzen 1971), em contrapartida, os meliponíneos (ex. *Cephalotrigona capitata* e *Melipona panamica*) forrageiam em uma distância de 1,2km até 1,5km do ninho (Roubik & Aluja 1983). Dessa forma, o alcance de vôo determina a distância do fluxo de pólen, o que pode ser fator limitante ao sucesso reprodutivo de espécies arbóreas em áreas fragmentadas.

ECOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES ARBÓREAS AMAZÔNICAS

Nas florestas tropicais, a maioria das espécies arbóreas é polinizada por animais (Roubik & Degen 2004), através de uma grande variedade de sistemas de polinização, associados à diversidade morfológica das flores nas plantas nativas (Endress 1994). Na Amazônia, os estudos sobre a biologia reprodutiva de espécies arbóreas ainda são escassos, em parte devido à dificuldade de se atingir o dossel, observando-se a altura das árvores nativas, que pode chegar a 30-40m, bem como a baixa densidade populacional das espécies e o difícil acesso aos locais de estudo (Prance 1985). Entretanto, já são encontrados estudos sobre os processos reprodutivos de algumas espécies arbóreas, como mostram os trabalhos de Hopkins (1984) com espécies de *Parkia* (Leguminosae – Mimosoidae), Kanashiro (1986) sobre a heterostilia de *Cordia goeldiana*, Mori & Boeke (1987) e Prance & Mori (1998) com Lecitidáceas, Bittrich & Amaral (1996) e Maués (2006) com *Symphonia globulifera* (Clusiaceae), Maués & Venturieri (1997) com *Platonia insignis* (Clusiaceae), Venturieri (1997) com *Schizolobium amazonicum* e *Sclerolobium paniculatum* (Leguminosae – Caesalpinioidae), Vicentini *et al.* (1999) com *Moronobea coccinea* (Clusiaceae), Gribel *et al*. (1999 e 2002) com *Ceiba pentandra* e *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae); Dick (2001) com *Dinizia excelsa* (Leguminosae – Papilionoidae), Maués (2002) com *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) e Maués *et al.* (2004, 2008) com *Dipteryx odorata* e *Jacaranda copaia*. Dentre os estudos sobre a fenologia, destacam-se os de Araújo (1970), Alencar *et al.* (1979), Magalhães & Alencar (1979), Carvalho (1980), Montagner & Yared (1983), Alencar (1991, 1994 e 1998), Umaña & Alencar (1993), Ruiz & Alencar (1999), Andrade Júnior & Ferraz (2000) e Maués *et al.* (2007). Alguns exemplos de interações planta-polinizador podem ser vistos na Figura 2.

MANEJO FLORESTAL E BIOLOGIA REPRODUTIVA

A manutenção da diversidade genética e dos processos a ela associados em populações de árvores em florestas manejadas têm gerado importantes debates que buscam definir e medir as sustentabilidade do manejo florestal nas florestas tropicais através de critérios e indicadores (Kanashiro *et al.* 2002). Atualmente, os Planos de Manejo Florestal Sustentado (PMFSs) incorporam poucas

Figura 2. Diversidade de polinizadores de espécies arbóreas na Amazônia: a) *Aguna sp. em flor de Dipteryx odorata*; b) *Lamprospiza melanoleuca em flor de Symphonia globulifera (anani)* c) *Pseudoaugochloropsis* em flor de *Manilkara huberi* (maçaranduba); d) *Epicharis rustica* em flor de *Bertholletia excelsa* (castanheira-do-brasil); e) Riodinidae em flor de *Carapa guianensis* (andiroba); f) *Euglossa* sp. em flor de *Jacaranda copaia* (parapará). Fotos: Márcia Maués.

Figure 2*. Amazonian woody trees pollinators' diversity. a) Aguna sp. in Dipteryx odorata (tonka bean) flower; b) Lamprospiza melanoleuca in Symphonia globulifera (manni) flower"; c) Pseudoaugochloropsis in Manilkara huberi (massaranduba) flower; d) Epicharis rustica in Bertholletia excelsa (Brazil nut) flower; e) Riodinidae in Carapa guianensis (crabwood); f) Euglossa sp. in Jacaranda copaia (copaia). Photos: Márcia Maués.*

regulamentações específicas que resguardem a sustentabilidade das intervenções florestais futuras, tais como a manutenção de árvores porta-sementes (Silva 2001). Apesar da reconhecida importância das especificidades relacionadas aos padrões reprodutivos das espécies, estes não foram ainda suficientemente estudados e não são considerados nos PMFSs.

A exploração madeireira reduz a densidade de árvores e aumenta a distância entre os indivíduos remanescentes. Caso a mobilidade dos vetores de polinização não possa garantir adequadamente o fluxo de pólen entre os indivíduos remanescentes, o número de árvores doadoras de pólen será reduzido (Roubik & Degen 2004), além disso pode haver mudanças

na composição dos polinizadores efetivos (Maués *et al.* 2007), ou seja, quanto menor a densidade de indivíduos em florescimento numa população, menor o fluxo efetivo de pólen entre indivíduos (Murawski & Hamrick 1991). Uma vez que a exploração madeireira aumenta a fragmentação da floresta, espera-se uma redução no fluxo gênico entre diferentes populações. Assim, o recrutamento em florestas fragmentadas pode ser produto de um pequeno número de árvores-mãe. (Aldrich & Hamrick 1998). Além do mais, as síndromes zoofílicas predominam tanto na dispersão de pólen e sementes nas florestas tropicais, com fortes evidências de casos de co-evolução entre árvores e polinizadores ou dispersores (Bawa 1990b), representando elevada especialização que pode ser extremamente sensível a perturbações externas.

IMPORTÂNCIA DA BIOLOGIA REPRODUTIVA DE ESPÉCIES ARBÓREAS COMO BASE CONSERVACIONISTA PARA O MANEJO FLORESTAL

Dentre os estudos de ecologia florestal, um dos aspectos mais importantes é o entendimento dos mecanismos de polinização e biologia floral. A complexidade dos processos reprodutivos das espécies arbóreas da floresta amazônica é ainda um vasto campo a ser explorado (Prance 1985).

Até o início da década de 70, acreditava-se que a maioria de espécies arbóreas das florestas tropicais, semelhantes às espécies das regiões temperadas, apresentava autocompatibilidade, devido principalmente à baixa densidade das árvores, ao padrão assincrônico de florescimento e a "restrita" mobilidade de seus agentes polinizadores (Corner 1954, Federov 1966). Em um estudo pioneiro sobre o sistema reprodutivo de espécies arbóreas em floresta tropical na Estação Ecológica *La Selva*, Costa Rica em 1974, Bawa demonstrou que cerca de 76% das espécies apresentavam fecundação cruzada (alogamia) à luz dos estudos pioneiros de Ashton (1969), contestando cientificamente as idéias de Corner (1954) e Federov (1966). A partir daí, diversos estudos foram realizados corroborando esses resultados (Bawa *et al.* 1985, Bawa 1990b, 1990b, Hopkins 1984, Prance 1985, Mori & Boeke 1987).

Estudos de campo têm demonstrado que os processos reprodutivos das espécies arbóreas da Amazônia brasileira podem variar bastante quanto a presença de sistemas de incompatibilidade, ocorrência temporal dos eventos fenológicos em nível de populações, intra e inter-especificamente, diversidade de agentes de polinização e estratégias para atração dos polinizadores (Hopkins 1984, 1998, Mori & Boeke 1987, Bittrich & Amaral 1996, Prance & Mori 1998, Gribel *et al.* 1999, 2002, Maués 2001, 2004, 2007, 2008, Quesada *et al.* 2003). Guariguata (1998) evidenciou que a produção de frutos e sementes é menor em florestas exploradas e que a remoção de indivíduos de uma determinada espécie pode aumentar o nível de endogamia nos indivíduos remanescentes, refletindo na produção e qualidade (viabilidade) das sementes e comprometendo a manutenção da capacidade reprodutiva das espécies exploradas.

O raio de dispersão de pólen nas populações arbóreas varia em função do agente polinizador. O mesmo pode se dizer sobre a dispersão das sementes, que pode ocorrer em grandes distâncias quando levadas por pássaros, morcegos ou pela água, ou ser bastante restrita, quando o agente é a gravidade ou o vento (van der Pjil 1982). A estrutura floral também é um fator limitante, visto que condiciona os polinizadores legítimos a serem compatíveis com o tamanho e disposição dos elementos florais. A coloração, o horário de abertura, os recursos ofertados (quantidade e qualidade) e a morfologia floral são parâmetros que resultam nas síndromes de polinização, um conjunto de características que deve funcionar em perfeita harmonia e sincronismo, para se alcançar o sucesso reprodutivo (Proctor *et al.* 1996). A ruptura de um elo nesta complexa cadeia poderá afetar a reprodução de uma determinada espécie, com reflexos negativos na manutenção da estrutura das populações da floresta.

Existem diversos estudos apontando uma crise na polinização de plantas tropicais devido, principalmente, à fragmentação do habitat, expansão agrícola, uso de herbicidas e pesticidas, introdução de abelhas exóticas e as mudanças climáticas globais (Kearns *et al.* 1998). A fragmentação do habitat tem o potencial de interferir negativamente nas interações planta-polinizador, resultando em visitas menos eficientes e freqüentes, bem como baixa resposta reprodutiva em remanescentes de florestas nativas, devido a mudanças causadas nas comunidades de polinizadores (Harris & Johnson 2004).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando que a maioria das espécies vegetais tropicais é polinizada por vetores bióticos, das quais que as abelhas constituem o grupo mais freqüente dentre os polinizadores, sua preservação no âmbito das áreas remanescentes de florestas manejadas é vital para a saúde reprodutiva do estrato arbóreo das florestas tropicais. Do mesmo modo, é importante abrir canais de discussão sobre as condições favoráveis a nidificação das abelhas, de forma que durante o processo de retirada de madeira, parte das árvores que potencialmente abrigariam colônias de abelhas seja preservada, como forma de garantir a presença desses polinizadores nas áreas remanescentes da floresta explorada. O mesmo pode ser dito sobre as aves, importantes no fluxo de pólen a longa distância. Tais polinizadores têm um papel importantíssimo pelos serviços ambientais prestados às florestas tropicais e devem assim ser reconhecidos e preservados para assegurar a continuidade das espécies sob exploração seletiva e a sustentabilidade do manejo florestal.

AGRADECIMENTOS: Esse trabalho foi realizado com apoio do Projeto Dendrogene, uma iniciativa da Embrapa Amazônia Oriental e diversos parceiros, e Projeto Silvigen – Conservação genética de espécies florestais em florestas manejadas. É parte da tese de doutorado do primeiro autor, apresentada na Universidade de Brasília, Programa de Pós-graduação em Ecologia, em 23 de junho de 2006.

REFERÊNCIAS

AIZEN, M.A. & FEISINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.

ALDRICH, P. & HAMRICK, J.L. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103-105.

ALENCAR, J.C.; ALMEIDA, R.A. & FERNANDES; N.P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 9(1): 163-198.

ALENCAR, J.C. 1991. Estudos fenológicos de espécies florestais arbóreas e de palmeiras nativas da Amazônia. Pp. 215-220. *In*: A.L Val, R. Figliolo & E. Feldberg (eds.). Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia: Fatos e perspectivas (Vol. I). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM. 440p.

ALENCAR, J.C. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke. *Acta Amazonica*, 23(3-4): 161-182.

ALENCAR, J.C. 1998. Fenologia de espécies arbóreas tropicais na Amazônia central. Pp. 25-40. *In*: C. Gascon & P. Moutinho (eds.). Floresta amazônica: dinâmica, regeneração e manejo. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM. 373p.

ALENCAR, A.; NEPSTAD, D.; MCGRATH, D.; MOUTINHO, P.; PACHECO, P. DIAZ, M.C.V. & SOARES FILHO, B. 2004. *Desmatamento na Amazônia: Indo além da "emergência crônica"*. Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Belém, PA. 85p.

ANDRADE JÚNIOR, M.A. & FERRAZ, I.D.K. 2000. Eventos fenológicos de copaíba (*Copaifera officinalis* L. Caesalpiniaceae) em mata de galeria do rio Branco, Boa Vista/Roraima, Brasil: uma primeira aproximação. *Acta Amazônica*, 30(4): 523-533.

ARAÚJO, V.C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas I. *Boletim do INPA*, 4: 1-25.

ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical Forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1: 155-96.

ASNER, G.P.; KNAPP, D.E.; BROADBENT, E.N.; OLIVEIRA, P.J.C.; KELLER, M. & SILVA, J.N. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science*, 310: 480-482.

BARRETO, P.; SOUZA JÚNIOR., C.; ANDERSON, A.; SALOMÃO, R. & WILES, J. 2005. Pressão humana no bioma Amazônia. *O Estado da Amazônia*, 3.

BARROS, A.C. & VERÍSSIMO, A. 1996. *A expansão madeireira na Amazônia: Impactos e perspectivas para o desenvolvimento sustentável no Pará*. Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Belém, PA. 168p.

BAWA, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28: 85-92.

BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E. & GRAYUM, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical

lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany*, 72(3): 346-356.

BAWA, K.S. 1990a. Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management. Pp. 119-136. *In*: A. Gomes-Pompa, T.C. Whitmore & M. Hadley (eds.). Rain Forest Regeneration and Management. Man and the Biosphere Series, Vol. 6. UNESCO, New Jersey. 457p.

BAWA, K.S. 1990b. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 21: 399-422.

BITTRICH, V. & AMARAL, M.C.E. 1996. Pollination biology of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 200: 101-110.

BOSHIER, D.H. 2004. Agroforestry systems: important components in conserving the genetic viability of native tropical tree species? Pp. 290-314. *In*: G. Schroth, G.A.B. Fonseca, C.A. Harvey, C.Gascon, H.L. Vasconcelos, & A.M.N. Izac (eds). Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes. Island Press, Washington, DC. 575p.

CÂMARA, G.; VALERIANO, D. SOARES, J.V. & SOUZA JÚNIOR., C. 2005. Nota Técnica sobre o Artigo "Selective logging in the Brazilian Amazon" de Asner *et al. Science* (310), 21/10/2005. Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Belém, PA.

CAPOBIANCO, J.P.R. 2002. Amazônia Brasileira. Pp. 19-132. *In*: J.P.R. Capobianco (ed.). Biodiversidade Brasileira: Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias para Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade Brasileira. MMA/SBF, Brasília, DF. 404p.

CARVALHO, J.O.P. 1980. Fenologia de espécies florestais de potencial econômico que ocorrem na floresta Nacional do Tapajós. Belém, PA. *Boletim de Pesquisa da EMBRAPA/CPATU*, 20.

CARVALHO, J.O.P. 2001. Estrutura de matas altas sem babaçu na Floresta Nacional do Tapajós. Pp. 277-290. *In*: N. Silva, O. Carvalho, & J.G. Yared (eds.). A silvicultura na Amazônia Oriental. Contribuições do projeto Embrapa/DFID. 457p.

CASCANTE, A.; QUESADA, M.; LOBO, J.J. & FUCHS, E.A. 2002. Effects of dry Forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*, 16(1): 137-147.

CORNER, E.J.H. 1954. The evolution of tropical forests. *In*: J. Huxley, A.C. Hardy, E.C. Ford (eds.). Evolution as a process. Allen and Unwin, London. 370p.

DICK, C. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 2391-2396.

ELTZ, T.; BRUHL, C.A.; IMIYABIR, Z. & LINSENMAIR, E.K. 2003. Nesting and nest trees of stingless bees (Apidae: Meliponini) in lowland Dipterocarp forests in Sabah, Malaysia, with implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 172: 301-313.

ENDRESS, P.K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge University Press, Cambridge. 583p.

FAO. 2005. *Global Forest Resources Assessment 2005 – 15 Key Findings*. Rome, Italy.

FEDEROV, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *Journal of Ecology*, 54: 1-11.

FUCHS, E.J.; LOBO, J.A. & QUESADA, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, 17(1): 149-157

GRIBEL, R.; GIBBS, P. & QUEIRÓZ, A.L. 1999. Flowering Phenology and Pollination Biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 15(3): 247-263.

GRIBEL, R. & GIBBS, P.E. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 163(6): 1035-1043.

GUARIGUATA, M.R. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Serie Técnica. *Informe Técnico No. 304.* Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales. Publicación No. 14.

HAMRICK, J.L. & MURAWSKY, D.A. 1990. The breeding structure of tropical trees populations. *Plant Species Biology*, 5: 157-165.

HARRIS, F.L. & JOHNSON, S.D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *Journal of Tropical Insect Science*, 24(1): 29-43.

HOMMA, A.K.O. 1998. *Amazônia: meio ambiente e desenvolvimento agrícola*. Brasília, DF. Embrapa-SPI. 386p.

HOPKINS, H.C. 1984. Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of *Parkia*. *Journal of Ecology*, 72: 1-23.

HOPKINS, H.C.F. 1998. Bat pollination and taxonomy in *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). Pp. 30-55. *In*: H.C.F. Hopkins, C.R. Huxley, C.M. Pannell, G.T. Prance, & F. White (eds.). The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants. RBG Kew, London. 248p.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 2000. *Censo Demográfico*. <http://www.ibge.gov.br/censo/default.php>. (Acesso em 25/01/2006).

INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais). 2002. *Monitoramento da floresta amazônica por satélite 2000-2001*. INPE, Brasil.

INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais). 2009. Projeto PRODES: monitoramento da floresta amazônica brasileira por satélite <http://www.obt.inpe.br/prodes/>. (Acesso em 31/07/2009).

JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants, *Science*, 171: 203-205.

KANASHIRO, M. 1986. Reproductive Biology of Cordia goeldiana, a Neotropical heterostylous species. *Master Thesis*. Department of Forestry, Norht Carolina State University. Raleigh, NC.

KANASHIRO, M.; THOMPSON, I.S.; YARED, J.A.G.; LOVELESS, M.D.; COVENTRY, P.; MARTINS-DA-SILVA, R.C.V.; DEGEN, B. & AMARAL, W. 2002. Improving conservation values of managed forests: the Dendrogene Project in the Brazilian Amazon. *Unasylva*, 53: 25- 33.

KITAMURA, P.C. 1994. *A Amazônia e o Desenvolvimento Sustentável*. Embrapa-SPI, Brasília. 182p.

LAURANCE, W.F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological conservation*. 91: 109-117.

LAURANCE, W.F.; DELAMÔNICA, P.; LAURANCE, S.G.; VASCONCELOS, H.L. & LOVEJOY, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404: 836.

LAURANCE, W.F.; ALBERNAZ, A.K.M. & COSTA, C. 2001. Is deforestation accelerating in the Brazilian Amazon? *Environmental Conservation*, 28(4): 305-311.

LAURANCE, W.F.; LOVEJOY, T.E.; VASCONCELOS, H.L.; BRUNA, E.M.; DIRHAM, R.K.; STOUFFER, P.C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R.O.; LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-years investigation. *Conservation Biology*, 6(3): 605-618.

LAURANCE, W.F.; RANKIN DE MERONA, J.M.; ANDRADE, A.; LAURANCE, S.G.; D'ANGELO, S.; LOVEJOY, T.E. & VASCONCELOS, H.L. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 343-347.

LBA. 2006. Queda do desmatamento na Amazônia: avanços e desafios. Artigo de Adalberto Veríssimo e Carlos Souza Junior em 12.12.2005. <http://lba.cptec.inpe.br/lba/?p=11&lg=eng&op=448>. (Acesso em 31/01/2006).

LENTINI, M.; VERÍSSIMO, A. & SOBRAL, L. 2003. *Fatos florestais da Amazônia 2003*. Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Belém, PA. 110p.

LENTINI, M.; PEREIRA, D.; CELENTANO, D. & PEREIRA, R. 2005. *Fatos Florestais da Amazônia 2005*. Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Belém, PA. 141p.

MAGALHÃES, L.M.S.; ALENCAR, J.C. 1979. Fenologia de pau-rosa (*Aniba duckei* Kostermans) Lauraceae, em floresta primária na Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 9(2): 227-232.

MARENGO, J.A. & NOBRE, C.A. 2001. General characteristics and variability of climate in the Amazon Basin and its links to the global climate system. Pp. 17-41. *In*: M. E. McClain, R.L. Victoria & J.E Richey (eds.). The Biogeochemistry of the Amazon Basin. Oxford University Press. 384p.

MAUÉS, M.M. 2001. Síndromes de polinização e biologia floral de espécies madeireiras da Amazônia e implicações para o manejo florestal. Pp. 83-135. *In*: N. Silva, O. Carvalho, & J.G. Yared (eds.). A silvicultura na Amazônia Oriental. Contribuições do projeto Embrapa/DFID.

MAUÉS, M.M. 2002. Reproductive phenology and pollination of the brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bompl. Lecythidaceae) in Eastern Amazonia. Pp. 245-254. *In*: P. Kevan, & V.L. Imperatriz-Fonseca (eds.). Pollinating Bees – The conservation Link Between Agriculture and Nature. Ministry of Environment, Brasília, DF. 313p.

MAUÉS, M.M. 2006. Estratégias reprodutivas de espécies arbóreas e a sua importância para o manejo e conservação florestal:

Floresta Nacional do Tapajós (Belterra-PA). *Tese de Doutorado*. Universidade de Brasília. Brasília, DF, Brasil. 206p.

MAUÉS, M.M. & VENTURIERI, G.C. 1997. Pollination ecology of *Platonia insignis* Mart. Clusiaceae, a fruit tree from eastern Amazon region. Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination. *Acta horticulturae*, 437: 255-259.

MAUÉS, M.M.; SOUZA, M.S.; KANASHIRO, M. 2004. The importance of solitary bees on the reproductive biology of timber trees at the Tapajós National Forest, Brazil. Pp. 241-254. *In*: B. Freitas & J.O.P. Pereira (eds.). Solitary Bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination. Proceedings of the International Workshop on Solitary Bees, 2004. Imprensa Universitária Universidade Federal do Ceará, Beberibe, CE.

MAUÉS, M.M.; OLIVEIRA, P.E.A.M. & KANASHIRO, M. 2007. Reduced impact logging and its effects on the pollination of Amazonian plants. Pp. 50-51. *In*: Annals of 9th International Pollination Symposium on Plant-Pollinator Relationships - Diversity in Action. Iowa State University, Ames, Iowa.

MAUES, M.M.; OLIVEIRA, P.E.A.M. & KANASHIRO, M. 2008. Pollination biology in *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don. (Bignoniaceae) at the "Floresta Nacional do Tapajós", Central Amazon, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 31(3): 517-527.

MYERS, N. 1991. Tropical forests: present status and future outlook. *Climatic Change*, 19(1-2): 3-32.

MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; BROOKS, T.M.; PILGRIM, J.D.; KONSTANT, G.A. & FONSECA G.A.B. 2003. Wildeness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(18): 10309-10313.

MONTAGNER, L.H.; YARED, J.A.G. 1983. Aspectos da fenologia de *Cordia goeldiana* Huber e suas relações com alguns parâmetros climáticos. *Boletim de Pesquisa da Embrapa-CPATU*, 54.

MORAN, E.F. 1993. Deforestation and land use in the Brazilian Amazon. *Human Ecology*, 21(1): 1-21.

MORI, S.A. & BOEKE, J.D. 1987. Pollination. Pp. 137-155. *In*: S.A. Mori (ed.). The Lecythidaceae of a Lowland Neotropical Forest: La Fumée Mountain, French Guiana. Memoirs of The New York Botanical Garden, 44. 190p.

MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity*, 67: 167-174.

MYERS, N. 1991. Tropical forests: present status and future outlook. *Climatic Change*, 19(1-2): 3-32.

NEPSTAD, D.C.; VERÍSSIMO, A.; ALENCAR, A.; NOBRE, C.; LIMA, E.; LEFEBVRE, P.; SCHLESINGER, P.; POTTER, C.; MOUTINHO, P.; MENDOZA, E.; COCHRANE, M. & BOOKS, M. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*, 398: 505-508.

NEPSTAD, D.C.; CAPOBIANCO, J.P.; BARROS, A.C.; CARVALHO, G.; MOUTINHO, P.; LOPES, U. & LEFEBVRE, P. 2000. *Avança Brasil: os custos ambientais para a Amazônia*. Editora Alves, Belém, PA. 24p.

NEPSTAD, D.C.; CARVALHO, G.; BARROS, A.C.; ALENCAR, A.; CAPOBIANCO, J.P.; BOSHOP, J.; MOUTINHO, P.; LEFEBVRE, P.; SILVA JÚNIOR., U.L. & PRINS, E. 2001. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. *Forest Ecology and Management*, 154: 395-407.

NEPSTAD, D.C.; MCGRATH, D.; BARROS, A.C.; ALENCAR, A.; SANTILLI, M. & DIAZ, M.C. 2002. Frontier governace in Amazonia. *Science*, 295: 629-630.

NOBRE, C.A.; SELLERS, P.J.; SHUKLA, J. 1991. Amazonian deforestation and regional climate change. *Journal of Climate*, 4: 957-988.

PRANCE, G.T. 1985. The pollination of Amazonian plants. Pp 166-191. *In*: G.T. Prance & T.E Lovejoy (eds). Key Environments: Amazonia. Pergamon Press, New York. 442p.

PRANCE, G.T. & MORI, S.A. 1998. Pollination and dispersal of Neotropical Lecythidaceae. Pp 12-27. *In*: H.C.F. Hopkins, C.R. Huxley, C.M. Pannell, G.T. Prance, & F. White (eds.). The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants. RBG Kew, London. 248p.

PROCTOR, M.; YEO, P. & LACK, A. 1996. *The Natural History of Pollination*. The New Naturalist Series. HarperCollins Publishers, London. 479p.

QUESADA, M.; STONER, K.E.; ROSAS-GUERRERO, V.; PALÁCIOS-GUEVARA, C. & LOBO, J.A. 2003. Effects of habitat disruption on the activities of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the

reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*, 135: 400-406.

RAMANKUTTY, N & FOLEY, J.A. 1998. Characterizing patterns of global land use: An analysis of global croplands data. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(4): 667-685.

ROCHA, O.C. & AGUILAR, G. 2001. Reproductive biology of the dry Forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany*, 88(9): 1607-1614.

ROUBIK, D.W. & ALUJA, M. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *Journal of Kansas Entomological Society*, 56: 217-222.

ROUBIK, D. W. & DEGEN, B. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. *Biotropica*, 36(2): 165-179.

RUIZ, J.E.A. & ALENCAR, J.C. 1999. Interpretações fenológicas de cinco espécies de Chrysobalanaceae na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 29(2): 223-242.

SILVA, J.N.M. 2001. *Manejo florestal*. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, DF. 36p.

SILVA, J.N.M. & ELDIK, T. 1999. Approaches adopted towards yield regulation in the Brazilian Amazon. Pp. 70-72. *In*: Proceedings of a workshop on Humid and semi-humid tropical forest yield regulation with minimals data. Oxford Forestry Institute/Department of Plant Sciences/University of Oxford.

SOARES, E.S. 2004. *Desafios, Resultados, Ameaças e Oportunidades em uma Unidade de Conservação na Amazônia: "A Floresta Nacional do Tapajós"*. IBAMA/Pro-Manejo, Santarém. 196p.

SOARES-FILHO, B.S.; NEPSTAD, D.C.; CURRAN, L.; CERQUEIRA, G.C.; GARCIA, R.A.; AZEVEDO-RAMOS, C.; VOLL, E.; MCDONALD, A.; LEFEBVRE, P.; SCHLESINGER, P. & MCGRATH, D. 2005. Cenários de desmatamento para a Amazônia. *Estudos Avançados*, 19(54): 137-152.

UMAÑA, C.L.A. & ALENCAR, J.C. 1993. Comportamento fenológico da sucupira-preta (*Diplotropis purpurea* (Rich.) Amsh. *Var. coriacea* Amsh.), na reserva florestal Ducke. *Acta Amazônica*, 23(1): 199-211.

VAN der PIJL, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 214p.

VENTURIERI, G.C. 1997. Reproductive ecology of *Schizolobium amazonicum* Huber ex Duke and *Sclerolobium paniculatum* Vogel (Caesalpiniaceae) and its importance in forestry management projects. *Acta Horticulturae,* 437: 65-69.

VICENTINI, A. & FISCHER, E.A. 1999. Pollination of *Moronobea coccinea* Aubl. (Clusiaceae) by the Golden-winged Parakeet in Central Amazon. *Biotropica*, 31(4): 154-158.

WADE, T.G.; RITTERS, K.H.; WICKHAM, J.D. & JONES, B.K. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology*, 7(2). <http://www.consecol.org/vol7/iss2/art7>. (Acesso em 25/01/2006).

Submetido em 17/04/2009

Aceito em 29/07/2009