

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

ASPECTOS DA ECOLOGIA REPRODUTIVA DE *SYAGRUS FLEXUOSA* MART.  
BECC.: SUCESSO REPRODUTIVO E PERSISTÊNCIA  
EM ÁREAS DE CERRADO NA REGIÃO DO DF

MARISA DE ARAÚJO MAMEDE

TESE APRESENTADA AO DEPARTAMENTO  
DE ECOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA,  
COMO REQUISITO PARCIAL À OBTENÇÃO  
DO GRAU DE DOUTOR EM ECOLOGIA

BRASÍLIA, 2008

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

ASPECTOS DA ECOLOGIA REPRODUTIVA DE *SYAGRUS FLEXUOSA* MART.  
BECC.: SUCESSO REPRODUTIVO E PERSISTÊNCIA  
EM ÁREAS DE CERRADO NA REGIÃO DO DF

MARISA DE ARAÚJO MAMEDE

TESE APRESENTADA AO DEPARTAMENTO  
DE ECOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA,  
COMO REQUISITO PARCIAL À OBTENÇÃO  
DO GRAU DE DOUTOR EM ECOLOGIA

Brasília, 2008

## AGRADECIMENTOS

À minha família, que tem sido sempre o porto seguro de onde partem todos os meus empreendimentos. Em particular, ao Pedro e à Gabriela, que souberam generosamente ceder o tempo necessário da esposa e mãe.

Ao Prof. John Hay, pelo voto de confiança depositado desde o início, e sobretudo pela orientação ponderada e a partilha de tantos momentos (os agradáveis e os nem tanto) durante o desenvolvimento deste trabalho.

À Profa. Heloísa Miranda e Dra. Naomi Sato, pelas sempre instrutivas discussões sobre Ecologia do Fogo.

Ao colega Fernando Pinheiro, pela ajuda valiosa com as fotos; bem como todos os demais colegas da Coordenação de Pesquisa em Ciências da Terra e do Meio Ambiente (CGCTM/CNPq) pela amizade e compreensão durante esses anos de jornada dupla entre trabalho e estudo.

Aos colegas e funcionários do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília.

Às equipes da Reserva Ecológica do IBGE (RECOR) e da Fazenda Água Limpa (FAL), pela possibilidade de utilização das áreas experimentais.

Aos amigos Carlos Araújo, Iris Roitman e Morgana Bruno pelas eventuais “colaborações espontâneas” com o trabalho de campo.

Ao colega Rosevaldo Queiroz, pela identificação preliminar do parasitóide.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela Licença Capacitação Institucional que me foi concedida nos instantes finais e decisivos da elaboração da tese.

## ÍNDICE

<u>LISTA DE FIGURAS</u> .....	2
<u>LISTA DE TABELAS</u> .....	4
<u>RESUMO</u> .....	5
<u>INTRODUÇÃO GERAL</u> .....	7
<u>A FAMÍLIA ARECACEAE</u> .....	7
<u>ESPÉCIE DE ESTUDO</u> .....	10
<u>OBJETIVOS</u> .....	13
<u>Geral</u> .....	13
<u>Específicos</u> .....	13
<u>Hipóteses experimentais</u> .....	14
<u>ÁREAS DE ESTUDO</u> .....	15
<u>FENOLOGIA REPRODUTIVA</u> .....	17
<u>INTRODUÇÃO</u> .....	17
<u>MATERIAL E MÉTODOS</u> .....	27
<u>Delineamento experimental</u> .....	27
<u>Fenofases consideradas</u> .....	28
<u>Análise estatística</u> .....	30
<u>RESULTADOS</u> .....	32
<u>Padrão fenológico</u> .....	32
<u>Análises circulares</u> .....	33
<u>DISCUSSÃO</u> .....	36
<u>SUCESSO REPRODUTIVO, ABORTO E PREDACÃO DE SEMENTES</u> .....	39
<u>INTRODUÇÃO</u> .....	39
<u>MATERIAL E MÉTODOS</u> .....	45
<u>Coleta de dados em campo</u> .....	45
<u>Análise dos dados</u> .....	49
<u>RESULTADOS</u> .....	53
<u>Informações gerais</u> .....	53
<u>Produção total de estruturas e unidades reprodutivas</u> .....	54
<u>DISCUSSÃO</u> .....	61
<u>REPRODUÇÃO VEGETATIVA x SEXUADA – EFEITO DO FOGO</u> .....	65
<u>INTRODUÇÃO</u> .....	65
<u>MATERIAL E MÉTODOS</u> .....	70
<u>Viabilidade das sementes</u> .....	70
<u>Persistência das rebrotas</u> .....	70
<u>Análise estatística</u> .....	71
<u>RESULTADOS</u> .....	73
<u>Viabilidade das sementes</u> .....	73
<u>Atividade de rebrota vegetativa</u> .....	73
<u>DISCUSSÃO</u> .....	76
<u>Viabilidade das sementes</u> .....	76
<u>Atividade de rebrota</u> .....	78
<u>CONCLUSÃO GERAL</u> .....	81
<u>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</u> .....	86

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1. Hábito de vida de <i>Syagrus flexuosa</i> (a), Inflorescência fechada – bráctea penduncular visível (b), Inflorescência seca (c)</b>	<b>97</b>
<b>Figura 2. Inflorescência aberta – fase estaminada (a), Inflorescência aberta – fase pistilada (b), Infrutescência em desenvolvimento (c)</b>	<b>98</b>
<b>Figura 3. Indivíduo de <i>Syagrus flexuosa</i> durante queimada experimental (a), Infrutescência atingida pelo fogo (b), Aspecto de um genet após a queima (c)</b>	<b>99</b>
<b>Figura 4. Frutos intactos (a), Frutos abortados (b), Seção transversal de um fruto sadio (c), Seção transversal de um fruto sadio com embrião visível no centro do endosperma (d), Seção transversal de um fruto sadio contendo duas sementes (e), Fruto predado com orifício de saída (f), Seção transversal de um fruto predado (g), Seção transversal de um fruto predado com orifício de saída visível ao fundo (h), <i>Pachymerus sp.</i> – estágio larval (i), <i>Pachymerus sp.</i> – estágio adulto (j)</b>	<b>100</b>
<b>Figura 5. Evolução das médias mensais de pluviometria e umidade relativa do ar nos anos de 2006 (esquerda) e 2006 (direita). Fonte: Estação Meteorológica da RECOR</b>	<b>101</b>
<b>Figura 6. Imagem de satélite do Programa Google Earth com a localização das seis parcelas experimentais. As quatro parcelas da FAL foram numeradas de acordo com J. Hay. IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo</b>	<b>102</b>
<b>Figura 7. Número de estipes reprodutivos ao longo do período de observação no conjunto de parcelas da FAL (a) e IBGE (b). O número total de estipes com altura superior a 30 cm em cada parcela é dado entre parênteses</b>	<b>103</b>
<b>Figura 8. Histogramas circulares do início (esquerda) e pico (direita) da fenofase de pré-floração. O ângulo médio das distribuições é apresentado</b>	<b>104</b>
<b>Figura 9. Histogramas circulares do início (esquerda) e pico (direita) da fenofase de floração. O ângulo médio das distribuições é apresentado</b>	<b>105</b>
<b>Figura 10. Histogramas circulares do início (esquerda) e pico (direita) da fenofase de frutificação. O ângulo médio das distribuições é apresentado</b>	<b>106</b>
<b>Figura 11. Histogramas circulares do início (esquerda) e pico (direita) da fenofase de dispersão. O ângulo médio das distribuições é apresentado</b>	<b>107</b>
<b>Figura 12. Produção total de estruturas reprodutivas por parcela experimental durante a estação reprodutiva 2006-2007. Infl fch: inflorescências fechadas, Infl ab: inflorescências abertas, Infr jv: infrutescências contendo pelo menos um fruto iniciado, Infr md: infrutescências contendo pelo menos um fruto maduro. O número total de estipes com mais de 30 cm em cada parcela é dado entre parênteses</b>	<b>108</b>
<b>Figura 13. Esquema de destinos possíveis de uma flor feminina após a antese</b>	<b>109</b>
<b>Figura 14. Esquema de destinos possíveis das estruturas e unidades reprodutivas produzidas pelos indivíduos de <i>S. flexuosa</i> amostrados. A parte superior do esquema, de inflorescências fechadas a inflorescências abertas, refere-se apenas à estação reprodutiva de 2006-2007. A parte inferior do esquema, de flores femininas a frutos maduros, refere-se ao conjunto de todas as amostras representativas coletadas durante as estações reprodutivas de 2006-2007 e 20007-2008</b>	<b>110</b>

<b>Figura 15. Produtividade das estruturas reprodutivas nos três conjuntos de dados. O número médio de unidades reprodutivas produzidas por estrutura é apresentado para cada parcela experimental. Fr in: frutos iniciados, Fr md: frutos maduros, Fr sd: frutos sadios. IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo</b>	<b>111</b>
<b>Figura 16. Box plot (medianas e quartis) das taxas de iniciação (a), maturação (b), sucesso reprodutivo (c) e predação de frutos (d) para os três conjuntos de dados. FAL: conjunto de parcelas da FAL, IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo</b>	<b>112</b>
<b>Figura 17. Box plot (medianas e quartis) das taxas de aborto total (a), precoce (b) e tardio (c) para os três conjuntos de dados. FAL: conjunto de parcelas da FAL, IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo</b>	<b>113</b>
<b>Figura 18. Porcentagem de germinação de sementes queimadas e não-queimadas</b>	<b>114</b>
<b>Figura 19. Número de rebrotas por genet na área queimada antes e após o fogo</b>	<b>114</b>
<b>Figura 20. Número médio de ramets e rebrotas dos indivíduos localizados nas parcelas fogo e tratamento em abril (a) e setembro (b)</b>	<b>115</b>
<b>Figura 21. Gráficos de colunas justapostas apresentando o número de rebrotas por genet na área controle (a) e queimada (b) antes e após o período de seca</b>	<b>116</b>

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1. Valores de F (diagonal inferior) e probabilidades (diagonal superior) do teste de Watson-Williams para a diferença na distribuição das fenofases entre as três parcelas da FAL</b>	<b>117</b>
<b>Tabela 2. Valores de F (diagonal inferior) e probabilidades (diagonal superior) do teste de Watson-Williams para a diferença na distribuição das fenofases entre os três conjuntos de dados</b>	<b>117</b>
<b>Tabela 3 Resultados de estatística circular descritiva para os três conjuntos de dados considerados. <math>\mu</math> = ângulo médio, r = vetor médio, K = parâmetro de concentração, p= probabilidade associada ao teste de Rayleigh de significância do ângulo médio</b>	<b>118</b>
<b>Tabela 4. Média <math>\pm</math> desvio-padrão do número de unidades reprodutivas produzidas por estrutura. Fr In: frutos iniciados, Fr md: frutos maduros, Fr Sd: frutos sadios. IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo</b>	<b>118</b>
<b>Tabela 5. Resultados do teste de Kruskal-Wallis para as diferenças entre as diversas taxas e parcelas experimentais Os resultados significativos são assinalados com asteriscos</b>	<b>119</b>
<b>Tabela 6. Resultados do teste de Student-Newman-Keuls para a comparação entre os postos médios dos grupos comparados, conforme indicado. Grupos distintos são indicados por diferentes sobrescritos. NR: não-realizado</b>	<b>119</b>
<b>Tabela 7. Resultados da ANOVA de medidas repetidas para a variação no número de rebrotas por genet entre abril e setembro de 2007 nas áreas controle (IBGE C) e submetida a queima (IBGE F)</b>	<b>120</b>
<b>Tabela 8. Resultados da ANOVA de medidas repetidas para a variação no número de rebrotas por genet entre abril e setembro de 2007 nas áreas controle (IBGE C) e submetida a queima (IBGE F)</b>	<b>120</b>

## **RESUMO**

Este trabalho teve como objetivo estudar alguns aspectos relacionados com a reprodução e a persistência de *Syagrus flexuosa*, uma palmeira clonal encontrada em abundância em áreas de cerrado na região do DF. Foram abordados especificamente os temas de fenologia reprodutiva e sucesso reprodutivo de um conjunto de seis amostras localizadas na Fazenda Água Limpa (quatro parcelas) e na Reserva Ecológica do IBGE (duas parcelas) durante um período de 16 meses, entre setembro de 2006 e dezembro de 2007. Ambas as áreas experimentais estão situadas no Distrito Federal, a cerca de 30 km do Campus Universitário Darcy Ribeiro da UnB. Adicionalmente, verificou-se o efeito do fogo sobre estes aspectos, e ainda sobre a atividade de rebrota vegetativa dos indivíduos; através da comparação entre os resultados obtidos em parcela experimental submetida a queima bienal e em parcelas não-queimadas. Os resultados indicaram um padrão fenológico de agregação das fenofases reprodutivas de *S. flexuosa*. O processo completa dura aproximadamente um ano, sendo que a floração ocorre próxima ao auge do período chuvoso e a dispersão de frutos ocorre durante a transição entre os períodos seco e chuvoso. O fogo não exerceu efeito significativo sobre a fenologia dos indivíduos. Baixos valores de sucesso reprodutivo (cerca de 11%) foram verificados, assim como a ocorrência de altas taxas de abortamento de frutos e predação de sementes. Do total de frutos iniciados, 42% foram abortados e 28 tiveram as suas sementes predadas pelas larvas de *Pachymerus sp.* O fogo exerceu um efeito significativo sobre o sucesso reprodutivo dos indivíduos, que foi superior na área queimada, comparativamente às demais áreas experimentais. Tal efeito é explicado pela observação de taxas de predação significativamente inferiores na área queimada, em comparação com as demais. Finalmente, foi possível observar que a atividade de rebrota vegetativa dos indivíduos é influenciada de forma positiva pela passagem do fogo, pois se observou um aumento significativo do número de rebrotas vegetativas por indivíduo após a queima. Juntos, estes resultados indicam que *S. flexuosa* aparenta ser uma espécie bem adaptada ao regime de fogo comum na região do cerrado brasileiro. Esta palmeira clonal apresenta o potencial de se beneficiar da ocorrência de queima, pelo menos em curto prazo; através da estimulação da atividade de rebrota dos indivíduos e ainda da diminuição da predação de suas sementes. Os efeitos em longo prazo de um regime de queima freqüente sobre a reprodução e a persistência da espécie permanecem ainda desconhecidos.



## **ABSTRACT**

The objective of this study was to evaluate aspects related to reproduction and persistence of *Syagrus flexuosa* Mart. Becc., an abundant clonal palm in the cerrados near Brasília, DF. Specifically the reproductive phenology and reproductive success were studied during a 16 month period, from September 2006 through December 2007, in six plots located on the Fazenda Água Limpa (four plots) and the Reserva Ecológica of IBGE (two plots). Both areas are located in the Federal District of Brazil approximately 30 km from the campus of the University of Brasilia. The effect of fire on these aspects was also studied along with the resprouting capacity of the individuals through a comparison of results obtained in an experimentally burned plot and a control plot on the Reserva Ecológica do IBGE. The results showed an aggregated phenological pattern for all reproductive phenophases of *S. flexuosa*. The entire process lasts approximately one year with the height of the flowering period at the peak of the rainy season and dispersal of the ripe fruits during the transition between the dry and rainy seasons. Fire did not have a significant effect on the phenological pattern. Reproductive success was considered low (around 11%) with a high percentage of fruit abortion and predation. From the total number of initiated fruits, 42% were aborted and 28% were predated by larva of *Pachymerus sp.* Fire had a significant effect on reproductive success that was higher in the burnt plot compared with the unburnt plots. This effect may be explained by the fact that seed predation in the burnt plot was significantly lower than in the other plots. Finally, it was possible to observe that vegetative resprouting was positively influenced by fire since the number of resprouts per individual in the burnt plot was significantly higher than in the unburnt plot. Overall, these results indicate that *S. flexuosa* is adapted to the fire regime of this area. This clonal palm has the potential to benefit from the passage of a fire, at least in the short term, through stimulus of resprouting and reduction in seed predation, however, the long term effects of fire on reproduction and persistence of this species are still unknown.

## INTRODUÇÃO GERAL

### **A FAMÍLIA ARECACEAE**

As palmeiras constituem a família Arecaceae, que é a única da ordem Arecales. Destacam-se como um componente importante da flora das regiões tropicais e subtropicais, onde são abundantes e claramente distinguíveis na paisagem graças ao seu aspecto característico. São plantas monocotiledôneas de hábito geralmente arborescente, apresentando tipicamente um estipe único, colunar, encimado por folhas gigantes geralmente dispostas em espiral e contendo folíolos coriáceos (Corner, 1966; Martins & Filgueiras, 2006; Tomlinson, 1979).

Possuem óbvias limitações de crescimento, pois não apresentam desenvolvimento de tecidos vasculares a partir de um câmbio meristemático, estrutura esta que é característica do grupo das dicotiledôneas. O aumento do diâmetro do estipe das palmeiras dá-se através de um mecanismo de crescimento secundário difuso, independente da atuação de tecidos meristemáticos. A ausência de crescimento cambial associada à dominância de um meristema apical único resulta na forma de crescimento monopodial característica do grupo taxonômico (Corner, 1966).

Trata-se de família importante em diversidade, a terceira em riqueza de espécies dentre as monocotiledôneas tropicais. São aproximadamente 3.000 espécies distribuídas em 189 gêneros (Uhl & Drainsfield 1987, *apud* Henderson, 2002). Com raras exceções de espécies capazes de tolerar baixas temperaturas por períodos prolongados, a família tem distribuição geográfica exclusivamente tropical e subtropical. Aparentemente, esta limitação está ligada à ausência de mecanismos de dormência que possibilitem à planta sobreviver à estação desfavorável ao crescimento (Tomlinson, 1979).

Ademais, as palmeiras apresentam forte predileção por solos úmidos, beneficiando-se competitivamente neste tipo de ambiente. Aparecem freqüentemente em comunidades pioneiras em sítios sazonalmente alagados com solos ácidos e mal-drenados nos estágios iniciais da sucessão para floresta com mais espécies dicotiledôneas à medida que a drenagem melhora (Moore, 1973).

No Brasil, a família Arecaceae ocupa extensas áreas que vão desde a região amazônica até a área mais central do país. Constituem elemento conspícuo da comunidade arbórea em ambientes de floresta tropical, estando freqüentemente entre as principais famílias em importância em levantamentos florísticos realizados na Amazônia (Peres, 1994). As palmeiras são ainda muito freqüentes em áreas de vereda ou à margem de cursos d'água dispersos pelo território. Muitas espécies são típicas de áreas sujeitas ao alagamento sazonal, como o Açaí (*Euterpe oleraceae*), a Carnaúba (*Copernicia spp.*) e o Buriti (*Mauritia flexuosa*). Em sua revisão da família Arecaceae no Brasil, Lorenzi *et al.* (1996) reconheceram a existência de 19 gêneros e 132 espécies de palmeiras nativas do território nacional.

O bioma Cerrado é o segundo maior do país em área, ocupando cerca de 23% do território brasileiro. É formado por um complexo vegetacional que abrange formações florestais, savânicas e campestres em um mosaico de fitofisionomias (Eiten, 1972; Ribeiro & Walter, 1998). Caracteriza-se por apresentar forte sazonalidade climática, com verões chuvosos e invernos secos. Ao final do período de estiagem, que dura aproximadamente cinco meses, a umidade relativa do ar pode atingir valores bastante baixos; o que aumenta a susceptibilidade da vegetação à queima. Reconhece-se atualmente que o fogo é um fator importante na evolução e manutenção das fisionomias do cerrado, atuando desde épocas

bastante remotas (Mistry, 1998; Henriques & Hay, 2002). Desde a colonização européia, entretanto, a frequência de queima tem-se intensificado consideravelmente (Hoffman, 1998; Miranda *et al.*, 2002)

As palmeiras são plantas abundantes no Cerrado. Apesar disso, são frequentemente negligenciadas em estudos fitossociológicos da vegetação, por razões de ordem conceitual (não apresentam crescimento secundário, não podendo, portanto, ser consideradas plantas lenhosas) ou do desenvolvimento (muitas espécies apresentam estipe subterrâneo, não atingindo o critério mínimo de inclusão colocado em muitos estudos). Lima *et al.* (2003), em levantamento da comunidade de palmeiras em uma área de cerrado da Fazenda Água Limpa, DF, observaram valores de riqueza e densidade bastante elevados, em muitos casos superiores àqueles observados para as famílias de maior importância (Vochysiaceae, Leguminosae) por Felfili *et al.* (2000) na mesma área de estudo.

Assim, é de interesse o estudo da ecologia das palmeiras nativas do cerrado, e suas estratégias adaptativas a este ambiente altamente sazonal e sujeito a distúrbios frequentes pelo fogo.

## ESPÉCIE DE ESTUDO

De acordo com Henderson (2002), a família Arecaceae pode ser subdividida em 15 grandes grupos representando linhas evolutivas distintas. Dentre estes, o grupo dos cocosóides não-espinhosos, ao qual pertence *Syagrus flexuosa*, é caracterizado por espécies de palmeiras geralmente altas, com folhas pinadas e dobramento reduplicado. As inflorescências ocorrem entre as folhas (interfoliares) e são ramificadas até a primeira ordem (Henderson, 2002). O grupo é constituído de 14 gêneros, 10 dos quais de distribuição neotropical. Contém gêneros de importância econômica, como *Cocos* e *Elaeis*, dos quais foram derivados os cultivares *Cocos nucifera* (coqueiro) e *Elaeis guineensis* (dendezeiro). *Syagrus* e *Attalea* são exemplos de gêneros de cocosóides não-espinhosos ricos em espécies e apresentando ampla distribuição geográfica. Entre as palmeiras nativas do Brasil, *Syagrus* é o gênero mais rico, com 25 espécies, seguido de perto por *Attalea*, com 23 espécies (Lorenzi *et al.* 1996).

O gênero *Syagrus* é constituído de espécies de palmeiras monóicas, pleonânticas e protandras. O estipe pode ser aéreo ou subterrâneo, solitário ou em grupo. As folhas são pinadas, com folíolos reduplicados isolados ou em grupo. As inflorescências contêm flores femininas e masculinas e os frutos são ovóides, elipsóides ou globosos, com uma ou duas sementes (Martins, 2000). O gênero é particularmente diversificado nas regiões do Brasil Central, com espécies típicas de áreas secas, muitas vezes com solos arenosos ou rochosos (Noblick, 1996, *apud* Martins & Filgueiras, 2006).

Em levantamento recente sobre a família Arecaeae no Distrito Federal (DF), Martins & Filgueiras (2006) relataram a presença de 16 espécies nativas, distribuídas em oito gêneros. O gênero *Syagrus* revelou-se o mais rico, com cinco espécies. Destas, duas ocorrem em matas ciliares ou na proximidade destas (*S. oleraceae* e *S. romanzoffiana*), enquanto as três restantes são típicas de áreas de cerrado: *S. comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea*.

*Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc. (Figura 1a) é uma planta monóica, possuindo estipes múltiplos ou raramente simples, arqueados e flexíveis, frequentemente cobertos com remanescentes da base das folhas. As folhas em número de 8 a 12 são pinadas, contendo 40 a 80 pinas lineares de cada lado, fixadas em grupos de 2 a 10 na ráquis. As inflorescências são hermafroditas, interfoliares e ramificadas até a primeira ordem (figura 2a/b). Antes da antese das flores, encontram-se protegidas por uma bráctea peduncular lenhosa (figura 1b). Os frutos maduros têm forma obovóide (figura 4a), cerca de quatro cm de comprimento, e a polpa é doce e fibrosa. O endocarpo ósseo é bastante resistente e envolve uma semente única, com endosperma de aspecto homogêneo e embrião de localização basal (Martins & Filgueiras, 2006 e ver figura 4c).

Trata-se da única palmeira cespitosa entre as espécies nativas do cerrado de acordo com Martins & Filgueiras (2006), sendo esta característica diagnóstica para a identificação em campo. Isto quer dizer que apresenta hábito de vida clonal, formando touceiras ou moitas por rebrota vegetativa a partir de tecidos basais e subterrâneos. De acordo com os termos empregados na literatura sobre plantas clonais (Callaghan, 1984; Cook, 1979; De Steven, 1986; De Steven *et al.*, 1987), os indivíduos ou *genets* de *S. flexuosa* são formados por um conjunto de *ramets*, que são estipes produzidos de forma vegetativa. Desta forma de

organização resulta um padrão de distribuição agregado dos indivíduos (Dusi, 1989), que formam touceiras facilmente distinguíveis no campo.

Ocorre nos estados de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso, Goiás, Mato Grosso do Sul e Bahia; em áreas de Cerrado e áreas perturbadas com solos arenosos e rochosos. Popularmente, é conhecida como *acumã*, *coco-do-campo*, *coco-babão*, *ariri*, *coqueiro-do-campo*, *palmito-do-campo*, *coco-da-serra* ou *coco-de-vassoura* (Lorenzi *et al.*, 1996; Martins & Filgueiras, 2006).

Em levantamento da comunidade de Arecaceae realizado recentemente por Lima *et al.* (2003), na Fazenda Água Limpa, DF; *S. flexuosa* foi a espécie de maior valor de importância. Isto se deve em grande parte ao fato de esta espécie apresentar crescimento clonal. Além de ser uma espécie bastante frequente na região do DF, *S. flexuosa* é aparentemente bastante resiliente aos eventos de fogo. Tem frutificação abundante concentrada no final do ano (meses de setembro a dezembro), e as suas sementes são frequentemente predadas durante o período de pré-dispersão pelas larvas de *Pachymerus sp* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) (obs. pessoal da autora e ver figura 5).

Por todas as características mencionadas, *Syagrus flexuosa* foi a espécie escolhida para este projeto de pesquisa, que visou compreender melhor a estratégia reprodutiva capaz de assegurar a abundância e persistência da espécie na região do Cerrado. Para tanto, este estudo considerou os componentes da reprodução sexuada e crescimento vegetativo, analisando em particular o efeito da predação de sementes e da ocorrência de fogo sobre estes componentes.

## **OBJETIVOS**

### **Geral**

Estudar aspectos relacionados com a reprodução e a persistência de *Syagrus flexuosa* na região do Cerrado, com ênfase nos efeitos da predação de sementes sobre o sucesso reprodutivo, e da ocorrência de fogo sobre o sucesso reprodutivo e a atividade de rebrota vegetativa dos indivíduos.

### **Específicos**

- 1) Descrever a fenologia reprodutiva de *Syagrus flexuosa*, considerando as seguintes fenofases:
  - a) Pré-floração
  - b) Floração
  - c) Desenvolvimento dos frutos
  - d) Maturação e dispersão dos frutos
  
- 2) Determinar a variabilidade do seu sucesso reprodutivo, tendo em vista a taxa de abortamento dos frutos e a predação de sementes por *Pachymerus sp.*
  
- 3) Avaliar o efeito de um evento de queima sobre os componentes de reprodução sexuada e do crescimento vegetativo, no contexto de uma estratégia reprodutiva da espécie frente à ocorrência de fogo freqüente.



### **Hipóteses experimentais**

- 1)  $H_0$ : A fenologia da espécie não varia entre parcelas localizadas em áreas diferentes ou submetida ao fogo freqüente.
- 2)  $H_0$ : O sucesso reprodutivo da espécie não varia entre parcelas localizadas em áreas diferentes ou submetida ao fogo freqüente.
- 3)  $H_0$ : A taxa de predação de sementes não varia entre parcelas localizadas em áreas diferentes ou submetidas ao fogo freqüente.
- 4)  $H_0$ : A viabilidade das sementes não é afetada pela passagem do fogo.
- 5)  $H_0$ : A atividade de rebrota vegetativa dos indivíduos não varia devido ao efeito do tratamento pelo fogo ou pela estiagem.

## ÁREAS DE ESTUDO

O clima na área de estudo, como em todo o Brasil Central, é tipicamente sazonal, com duas estações bem definidas: uma chuvosa e outra seca. A estação chuvosa começa em setembro ou outubro e se prolonga até abril ou maio. A precipitação média anual é de 1.453 mm. Os meses mais chuvosos são os de novembro a março, período no qual ocorre, em média, 75% do total anual de precipitação. A estação seca geralmente começa em maio e termina em setembro. Os meses de junho, julho e agosto são os mais secos, constituindo um período de déficit hídrico na maioria dos solos. As temperaturas são elevadas na estação chuvosa e amenas na seca. A temperatura média anual é de 22°C. A média das máximas é de 27°C e a das mínimas 15,4°C. Os meses mais quentes são setembro e outubro, com temperaturas médias mensais de até 25,6°C. Junho e julho são os meses mais frios, com temperatura média ao redor de 20°C. A umidade relativa do ar é alta durante o verão, oscilando entre 79% e 73%. Entre junho e setembro, essas médias passam a variar entre 61% e 50%, mas períodos com umidade relativa do ar abaixo de 20% são frequentes (<http://www.recor.org.br/cerrado/clima.html>) A figura 5 apresenta as médias mensais de pluviometria e umidade relativa do ar durante os dois anos de estudo coletadas na Estação Meteorológica Reserva Ecológica do IBGE (RECOR).

As coletas de campo deste estudo foram realizadas na Estação Experimental Fazenda Água Limpa (FAL), da UnB e na RECOR, ambas situadas no Distrito Federal (DF), a cerca de 30 km ao Sul do Campus Universitário Darcy Ribeiro da UnB. As duas áreas experimentais fazem parte do núcleo da Reserva da Biosfera do Cerrado (disponível em <http://www.rbma.org.br/mab/unesco>) e, junto com a Reserva do Jardim Botânico de Brasília e outras áreas circunvizinhas, compõem a APA das Bacias do Gama e

Cabeça-de-Veado, perfazendo um total aproximado de 10.000 hectares de área protegida contínua (ver figura 6).

Na FAL, as coletas foram realizadas em um conjunto de quatro parcelas de cerrado *sensu stricto* onde vêm sendo acompanhadas desde 1985 em um estudo sobre crescimento, mortalidade e recrutamento amostras populacionais de algumas espécies lenhosas do Cerrado (Hay, dados não publicados)

Na RECOR, as coletas foram realizadas em parcelas experimentais do Projeto Fogo. Este teve início em 1990, visando conhecer os efeitos de diferentes regimes de queima sobre a estrutura e dinâmica da vegetação e fauna do cerrado. Neste sentido, diversas parcelas experimentais, incluindo diferentes fitofisionomias, são submetidas a diferentes regimes de queima, no que diz respeito à frequência e época de ocorrência das queimadas prescritas. Estas podem ocorrer a cada dois (queima bienal) ou quatro (quadrienal) anos, no início (queima precoce), meio (modal) ou fim (tardia) da estação seca na região. Além disso, algumas parcelas representativas das diversas fitofisionomias estudadas são protegidas do fogo, para servir de controle ao tratamento realizado. Para este estudo, selecionamos uma parcela de Cerrado *sensu strictu* submetida a regime de queima bienal tardia (setembro) e uma parcela controle vizinha.

## **FENOLOGIA REPRODUTIVA**

### **INTRODUÇÃO**

A sazonalidade da produção de flores e frutos exerce influência decisiva sobre o sucesso reprodutivo e recrutamento de novos indivíduos nas populações vegetais, particularmente em regiões climáticas onde existe uma estação restritiva ao crescimento das plantas, como é o caso do inverno nas regiões temperadas do globo. Nestas regiões, a atividade reprodutiva das plantas deve ser bem acoplada ao ritmo sazonal de atividade de agentes polinizadores e dispersores de modo a permitir o recrutamento de novos indivíduos e a manutenção das populações. Em regiões tropicais, onde o crescimento das plantas ocorre de modo contínuo no tempo, os padrões fenológicos de reprodução existem, contudo, são menos evidentes (Rathcke & Lacey, 1985).

Muitos autores realizaram estudos visando identificar padrões fenológicos gerais em comunidades vegetais encontradas em diversas regiões tropicais. Os resultados apontam um alto grau de sazonalidade reprodutiva entre as espécies que compõem estas comunidades, mas também uma alta variabilidade interespecífica, o que dificulta o estabelecimento de padrões gerais na comunidade (Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Janzen, 1967; Justiniano & Friedericksen, 2000; Kinnaird, 1992; Lieberman, 1982; Morellato *et al.*, 2000; Ramirez, 2002; Smythe, 1970; Sun *et al.*, 1996; Van Schaik *et al.*, 1993).

Alguns autores apontam uma tendência das comunidades vegetais situadas em ambientes sazonais de apresentar pico de floração e frutificação coincidindo com a estação seca (Janzen, 1967; Kinnaird, 1992; Justiniano & Friedericksen, 2000), porém a variabilidade de padrões é tamanha que impede qualquer generalização neste sentido. Em

alguns casos descritos, a floração e frutificação ocorrem próximas no tempo, enquanto em outros casos existe um intervalo de tempo considerável entre os dois eventos.

No que diz respeito aos possíveis fatores atuantes sobre o comportamento fenológico de espécies de florestas tropicais, as principais hipóteses em discussão atualmente inserem-se no âmbito de duas vertentes: a primeira refere-se às influências dos fatores abióticos – principalmente o clima; enquanto a segunda refere-se ao efeito de fatores bióticos – que podem ser agentes polinizadores, dispersores ou ainda predadores de flores e sementes.

Com relação à influência do clima, diversos estudos têm buscado demonstrar correlações entre variáveis ambientais como as variações de temperatura, fotoperíodo, disponibilidade hídrica e o comportamento fenológico das espécies. Alguns estudos apontam uma relação consistente entre a ocorrência de déficit hídrico durante períodos de estiagem e o controle da atividade reprodutiva das plantas (Borchert, 1983; Reich & Borchert, 1984; Bullock & Solís-Magallanes, 1990). De acordo com estes autores, o estresse hídrico sazonal, em geral, tem por consequência a caducifolia total ou parcial, seguida de eventos de floração que ocorrem bastante próximas no tempo ao momento onde se dá a diminuição do estresse hídrico, após as primeiras chuvas.

A importância da alternância de períodos secos e chuvosos na regulação dos eventos de floração entre espécies tropicais já havia sido apontada anteriormente por Janzen (1967) e Frankie *et al.* (1974). Estes autores defendem que a queda das folhas altera a balança de alocação de recursos entre crescimento vegetativo e produção de estruturas reprodutivas, permitindo que os nutrientes sejam desviados para a produção de flores. Neste caso, substâncias reguladoras do crescimento encontradas nos meristemas vegetativos estariam possivelmente atuando no controle da floração. Outros autores acrescentam que o grau de

irradiância solar exerce um efeito em paralelo, indicando que a floração dá-se não somente na ausência de estresse hídrico, mas em períodos onde a irradiância solar aproxima-se do máximo anual (Van Schaik *et al.*, 1993).

Com relação à influência dos fatores bióticos, a literatura discute a possibilidade de que os polinizadores e/ou dispersores de sementes poderiam atuar exercendo pressão seletiva por determinados padrões fenológicos com claras vantagens adaptativas (Smythe, 1970, Frankie *et al.*, 1974, Kinnaird, 1992). Todavia, é importante notar que, devido às enormes diferenças nos tempos de geração entre as plantas e seus agentes polinizadores (em particular as árvores e os insetos), eventuais correlações temporais entre a floração e a atividade dos polinizadores refletem mais provavelmente exemplos de adaptação dos polinizadores às plantas do que mecanismos coevolutivos, como apontado por Borchert (1983). Van Schaik *et al.*, 1993, argumentam ainda que os fatores bióticos tendem a selecionar por sincronia dentro de espécies ou gêneros, e não pela floração ou dispersão de frutos em determinadas épocas do ciclo anual.

Uma ressalva importante nesta discussão diz respeito ao controle da filogenia sobre a fenologia. Wright & Calderon (1995), estudando a flora da ilha de Barro Colorado, no Panamá, relatam um forte controle da filogenia sobre os padrões fenológicos das espécies. É interessante, contudo, observar que, quando se confrontam estudos com espécies comuns situadas em regiões distintas, encontram-se relatos de variações na fenologia de uma espécie de acordo com a região geográfica em que esta se encontra (Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Henderson, 2002). Diversos autores têm enfatizado a elevada plasticidade fenotípica das características fenológicas de espécies vegetais (ver Ratchke & Lacey, 1985 e Cleland *et al.*, 2007).

Outra consideração bastante relevante foi apontada por Borchert (1983), em um estudo sobre a fenologia e o controle da floração em espécies de árvores tropicais. Este autor chamou a atenção para a relação complexa e intrincada entre o desenvolvimento da planta, sua arquitetura e o controle da floração através da ativação do meristema floral. Considerando que a transformação do meristema vegetativo em floral dá-se de forma irreversível, existe uma distinção fundamental entre espécies com floração dita hapaxântica, nas quais o meristema floral desenvolve-se no ápice dos ramos vegetativos e espécies com floração dita pleonântica, nas quais o meristema floral desenvolve-se lateralmente aos ramos ou folhas. Nas espécies hapaxânticas, a transformação do meristema vegetativo em floral significa o fim do período de crescimento vegetativo. Os ramos deste tipo são ditos de crescimento determinado. Nas espécies pleonânticas, a floração não impede a continuidade do crescimento, de tipo indeterminado, dos ramos.

Adicionalmente, este autor enfatizou que a floração não é um evento simples, mas dá-se em etapas distintas que compreendem desde a indução do meristema floral e a diferenciação precoce dos botões florais, seguida do desenvolvimento dos botões florais, e finalmente a antese. Para algumas espécies, estas etapas sucedem-se num contínuo temporal, enquanto para outras pode haver uma “fase de latência” no desenvolvimento floral. Desta forma, o periodismo dos eventos de floração depende estreitamente da arquitetura da planta e de sua estratégia de crescimento vegetativo, bem como dos mecanismos - ainda pouco conhecidos - envolvidos na indução, diferenciação e desenvolvimento do meristema floral.

Enfim, o estado atual do conhecimento sobre os padrões fenológicos de espécies vegetais tropicais ainda não permite avançar hipóteses unificadoras sobre os mecanismos de regulação da sazonalidade da atividade reprodutiva destas plantas. É preciso ter em mente, como lembram Van Schaik *et al.*(1993), que as plantas são influenciadas por inúmeros fatores bióticos e abióticos, com efeitos distintos sobre o seu sucesso reprodutivo. Cada um destes fatores pode exercer uma pressão de seleção distinta sobre respostas fenológicas particulares.

No caso particular das palmeiras, a forma de crescimento monopodial implica em certas características da disposição dos meristemas florais. Embora existam alguns exemplos de inflorescências produzidas a partir de meristemas apicais em estipes de crescimento determinado de espécies semelpáricas, o caso mais freqüente na família é aquele de inflorescências produzidas a partir de meristemas axilares em estipes de crescimento indeterminado de espécies iteropáricas (Henderson, 2002). Neste caso, a produção de flores e frutos está vinculada à produção de folhas e, em teoria, a produção contínua de folhas ao longo do ano observada nas regiões tropicais significa a possibilidade de estas plantas exibirem atividade reprodutiva também contínua (De Steven *et al.*, 1987).

Apesar disso, o que se observa é uma grande variabilidade de padrões fenológicos entre as espécies de palmeiras. Não existe uma associação clara entre o período de floração e frutificação e as estações seca ou chuvosa, pelo menos em nível de comunidade (Henderson, 2002). Muitas espécies florescem e frutificam durante um longo período do ano e o processo de fecundação/polinização e maturação dos frutos pode ocorrer em diferentes momentos de um longo intervalo temporal. Em consequência disto, frutos maduros de palmeiras estão disponíveis durante praticamente todo o ano em muitos ambientes tropicais.



Peres (1994), estudando uma comunidade de palmeiras localizada em uma área remota de terra firme na Amazônia, observou uma correlação negativa significativa entre a proporção de palmeiras com frutos maduros e a proporção de outras espécies de plantas com frutos maduros ao longo do ano. Isto quer dizer que os frutos de palmeiras são abundantes quando os demais frutos são escassos no ambiente, representando assim um recurso importante na manutenção da comunidade de frugívoros, especialmente nos períodos de estiagem, quando a frutificação da maioria das espécies diminui ou cessa (De Steven *et al.*; 1987; Peres, 1994).

De Steven *et al.* (1987) realizaram um interessante estudo sobre a fenologia vegetativa e reprodutiva de uma assembléia de palmeiras em uma floresta tropical semi-decídua no Panamá. Estes autores observaram um pico de floração coincidindo com o meio da estação chuvosa, embora algumas espécies estivessem claramente fora deste padrão. Observaram também que existem diferentes graus de sincronia na floração, mas que a frutificação das espécies exibiu sempre uma maior sincronia relativamente à floração. Adicionalmente, relataram que as espécies de floração precoce levaram seus frutos à maturação em período mais curto (2-5 meses) do que aquelas de floração tardia (5-10 meses).

Um estudo recente realizado por Henderson *et al.* (2000) traz evidências de que o comportamento dos polinizadores poderia influenciar o sincronismo da reprodução nas palmeiras. Estes autores observaram que as espécies polinizadas por coleópteros do grupo dos Curculionidae exibem maior sincronia e menor amplitude temporal na floração do que as espécies polinizadas por himenópteros, dípteros ou coleópteros do grupo dos Scarabeidae.

Na região do Cerrado, marcada por uma forte sazonalidade climática, é de se esperar a existência de padrões fenológicos bastante marcados entre as espécies, que devem adaptar o “periodismo” de sua atividade reprodutiva às condições sazonais do ambiente. O acúmulo recente de um corpo de informações sobre a fenologia de comunidades vegetais de Cerrado (ver Mantovani & Martins, 1988; Oliveira 1998; Batalha *et al.*, 1997; Lenza & Klink, 2006) parece apontar um padrão geral de sazonalidade na atividade reprodutiva das diversas espécies, embora a variabilidade interespecífica seja elevada (Oliveira *et al.*, 1998): é possível identificar picos das fenofases, porém também é possível encontrar espécies em uma dada fenofase em qualquer época do ano. Além disso, o padrão fenológico das espécies parece estar associado com a sua síndrome de dispersão.

Mantovani & Martins (1988) estudaram as variações fenológicas de espécies vegetais no Cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, SP. Estes autores relataram que a maioria das espécies arbustivo-arbóreas possuíam síndrome de dispersão zoocórica e floresceram na primavera (meses de setembro a novembro). Por outro lado, as espécies herbáceas-subarbustivas possuíam em sua maioria síndrome de dispersão anemocórica e autocórica e apresentaram floração concentrada a partir do início do verão (meses de janeiro a abril principalmente), após um período de crescimento e acúmulo de carboidratos.

Oliveira (1998) estudou a fenologia da comunidade de espécies arbóreas de uma área de cerrado localizado no Jardim Botânico de Brasília. Este autor também observou padrões divergentes entre espécies com síndrome de dispersão anemocórica ou zoocórica. Enquanto as primeiras exibiram pico de dispersão de frutos no período seco, as últimas exibiram pico de dispersão no início das chuvas. Uma maior diversidade de padrões fenológicos foi observada com relação aos picos de floração, que pode estar associada aos

sistemas de polinização, ou ainda ao ajustamento seqüencial entre as fenofases característico de cada espécie.

Batalha *et al.*, 1997, estudando a comunidade vegetal em uma área de Cerrado da região de Emas – Pirassununga, SP, observaram que as espécies do componente arbustivo-arbóreo floresceram principalmente no início da estação chuvosa. A dispersão dos frutos ocorreu em seguida de maneira diferenciada de acordo com a síndrome de dispersão: as espécies anemocóricas e autocóricas tiveram pico de frutificação coincidindo com o início da estação seca, enquanto as espécies zoocóricas foram observadas em frutificação ao longo de todo o período chuvoso. No componente herbáceo-subarbustivo, as espécies floresceram e frutificaram principalmente no final da estação chuvosa, após um período de acúmulo de carboidratos.

Em estudo mais recente, Lenza & Klink (2006), descreveram o comportamento fenológico de espécies lenhosas em área de Cerrado *sensu strictu* situado na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF. Um pico de floração foi observado no período seco (meses de maio a setembro) e na transição entre o período seco e chuvoso (setembro e outubro). O padrão de frutificação observado foi similar ao descrito pelos dois estudos anteriores: espécies zoocóricas dispersaram seus frutos principalmente durante o período chuvoso, enquanto espécies anemocóricas e autocóricas dispersaram seus frutos principalmente durante o período seco.

Assim, estes estudos parecem convergir no sentido de evidenciar um padrão fenológico característico da maioria das espécies de cerrado. As espécies lenhosas exibem pico de floração próximo da transição entre seca e chuva, enquanto as espécies herbáceas exibem pico de floração durante o período chuvoso. Com relação à frutificação, as espécies com síndrome de dispersão zoocórica dispersam seus frutos durante o período chuvoso,

enquanto aquelas com síndrome de dispersão autocórica e anemocórica têm dispersão concentrada durante o período seco.

A busca bibliográfica realizada sobre o tema de fenologia de palmeiras no Cerrado permitiu identificar apenas dois trabalhos. O primeiro descreve a fenologia de floração e frutificação de *Acrocomia aculeata* na região do DF (Scariot *et al.*, 1995). Os autores relatam a ocorrência um pico de floração durante a transição da estação seca para a estação chuvosa (entre os meses de outubro e novembro), a exemplo do que foi descrito para as espécies lenhosas ou arbustivo-arbóreas nos trabalhos anteriormente citados. A maturação dos frutos de *A. aculeata* tem início no período seco, a partir do mês de junho e estende-se pelo período chuvoso até dezembro ou março, dependendo da área estudada. Adicionalmente, os autores observaram que a época de floração influencia o sucesso reprodutivo das plantas, sendo que os indivíduos com floração durante o momento de pico tiveram maior sucesso em produzir frutos do que os indivíduos com floração precoce ou tardia.

O segundo trabalho descreve a fenologia foliar e reprodutiva de *Geonoma schottiana* em uma mata de galeria situada no Parque Nacional de Brasília, DF (Sampaio, 2006). Este autor observou agregação significativa nas fenofases de emissão e expansão foliar, abscisão de folhas, floração e desenvolvimento dos frutos. Apenas a fenofase de maturação dos frutos não se mostrou significativamente agregada no tempo. Para *G. schottiana*, a fase do desenvolvimento reprodutivo anterior à floração tem início no final do período chuvoso, ou na transição para o período seco. A floração propriamente dita ocorre entre agosto e outubro, e os frutos iniciam o seu desenvolvimento após o início da estação chuvosa, entre os meses de outubro e dezembro. Curiosamente, a maturação de frutos

ocorreu sem significativa agregação temporal. Isto indica que é provavelmente uma espécie importante para a fauna frugívora, pois disponibiliza frutos o ano inteiro (Sampaio, 2006).

A alta variabilidade de comportamento fenológico observada entre as espécies tropicais de forma geral e entre as palmeiras, em particular, justifica a necessidade de se aprofundar os estudos em nível de comunidade e de população para uma melhor compreensão das estratégias fenológicas das palmeiras e de sua relação com o sucesso reprodutivo das espécies. Ressalte-se ainda a necessidade premente de adotar métodos quantitativos precisos e adequados para a comparação de padrões fenológicos entre comunidades, populações ou ambientes.

Neste sentido, visando descrever a sazonalidade da atividade reprodutiva de *Syagrus flexuosa* na região do Cerrado localizada no DF, foi feito um levantamento fenológico em um conjunto de áreas experimentais. Adicionalmente, investigamos um possível efeito do fogo em alterar o padrão fenológico da espécie.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Delineamento experimental**

O trabalho de campo relativo ao levantamento fenológico foi realizado no período de setembro de 2006 a dezembro de 2007, em parcelas localizadas na Estação Experimental Fazenda Água Limpa (FAL), da UnB, e no Projeto Fogo, na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR).

Seguindo as recomendações de Fournier & Charpantier (1975), determinamos o número de 10 indivíduos como esforço amostral mínimo por parcela estudada. Vale ressaltar que, neste estudo, cada genet foi considerado como um indivíduo independente. Tal procedimento justifica-se porque, na ausência de estudos sobre o grau de integração fisiológica entre diferentes ramets dentro de um genet, consideramos que os sinais ambientais envolvidos na regulação da atividade fenológica da planta são provavelmente percebidos de maneira homogênea pelo genet.

Na FAL, as observações foram realizadas em um conjunto de quatro parcelas de cerrado *sensu stricto* parcelas de 50 x 50 m onde vêm sendo acompanhados desde 1985 cerca de 200 indivíduos de *S. flexuosa* em uma pesquisa sobre crescimento, mortalidade e recrutamento (J. Hay, comunicação pessoal). As parcelas 1 e 2, assim como as parcelas 3 e 4, distam de aproximadamente 200m. Os dois conjuntos de parcelas (1-2) e (3-4) distam entre si de aproximadamente 1,5 km (ver figura 6).

Em agosto de 2006, em cada uma das quatro parcelas experimentais, foram sorteados aleatoriamente 10 indivíduos com altura mínima de 30 cm que foram em seguida acompanhados mensalmente em sua fenologia reprodutiva até dezembro de 2007, compreendendo um período total de acompanhamento de 16 meses (de setembro de 2006 a

dezembro de 2007). O critério de inclusão de altura mínima de 30 cm foi baseado em informação fornecida sobre o tamanho reprodutivo mínimo (J. Hay, comunicação pessoal).

No sentido de detectar um possível efeito do fogo sobre a fenologia dos indivíduos, realizamos o mesmo tipo de acompanhamento fenológico em parcela experimental do Projeto Fogo submetida a queima bienal tardia e em parcela controle separada da anterior por um aceiro de 5 m. Seguindo as recomendações feitas por D'Eça Neves & Morellato (2004), escolheu-se o método de amostragem por transecto. Em cada uma das áreas, foi delineado um transecto de formato retangular e dimensões de 200 x 25 m, disposto a uma distância mínima de 30 m da borda. Todos os indivíduos de *S. flexuosa* com altura mínima de 30 cm localizados no interior dos transectos foram acompanhados em inspeções mensais durante o período de setembro de 2006 a dezembro de 2007.

O número de indivíduos por parcela foi bastante semelhante, totalizando 20 indivíduos na parcela controle e 21 indivíduos na parcela tratamento. A área tratamento foi submetida a uma queimada experimental em 27/09/2006.

### **Fenofases consideradas**

Os indivíduos amostrados e cada um de seus estipes foram inspecionados mensalmente quanto à presença das seguintes estruturas reprodutivas:

- Inflorescências fechadas (presença de brácteas pedunculares fechadas) - Figura 1b
- Inflorescências abertas - Figura 2 a/b
- Frutos jovens em desenvolvimento - Figura 2c
- Frutos maduros (ou recém-dispersos) – Figura 4a

Muitos dos indivíduos acompanhados exibiram, em determinados momentos, estruturas reprodutivas em fases distintas de desenvolvimento. Muito frequentemente, um determinado indivíduo exibia simultaneamente brácteas pedunculares fechadas, inflorescências abertas e frutos jovens. Nos casos onde havia superposição de fases fenológicas, consideramos que a ocorrência do estágio mais avançado do processo reprodutivo era determinante da entrada daquele indivíduo em determinada fenofase. Assim, no exemplo citado, o indivíduo seria classificado como “em frutificação”.

Consideramos então as seguintes fenofases reprodutivas:

- Pré-floração
- Floração
- Frutificação
- Dispersão dos frutos

A fase de pré-floração compreende todas as etapas do desenvolvimento floral que ocorrem antes da deiscência da bráctea peduncular. Somente após este evento é que se dá a antese das flores.

Sobre a fase de floração, é importante observar que as inflorescências de *S. flexuosa* são protândricas. As flores estaminadas amadurecem primeiro, e somente após abscisão da grande maioria das flores masculinas é que se observa em campo a antese das flores pistiladas. Infelizmente, estas etapas da floração são bastante fugazes e não foi possível realizar em campo a observação sistemática para todas as inflorescências acompanhadas. Assim, considerou-se que a deiscência da bráctea peduncular marca o momento de entrada em floração do estipe, sem referências às fases de antese das flores estaminadas ou pistiladas.



Henderson (2002), observou que, tradicionalmente para as espécies de Arecaceae, o termo inflorescência é aplicado à estrutura com flores, enquanto o termo infrutescência é aplicado à mesma estrutura com frutos. Não existe, todavia, uma diferença absoluta entre as duas estruturas, tratando-se simplesmente de estágios distintos de maturação do mesmo órgão. Tendo em vista a dificuldade de se fazer a distinção entre estas duas fases do desenvolvimento reprodutivo, definimos a entrada em frutificação a partir do momento em que era possível observar o início do desenvolvimento dos frutos, caracterizado pelo aumento perceptível do seu tamanho e expansão da bráctea ao redor.

### **Análise estatística**

Na análise estatística dos dados fenológicos, foram empregados métodos apropriados para dados com distribuição circular, como é o caso de dados de observações sazonais (Fisher, 1993; Zar, 1984). Todavia, tais métodos são aplicáveis somente para amostras de dados independentes, e não para dados com medidas repetidas de um mesmo indivíduo, como é frequentemente o caso em acompanhamentos fenológicos (Ferraz *et al.*, 1999; Gurevitch & Chester, 1986).

Visando evitar a utilização inadequada destas ferramentas estatísticas, definimos, a exemplo da metodologia descrita em Morellato *et al.* (2000); dois parâmetros fenológicos capazes de assegurar a independência dos dados a serem analisados: o momento de entrada e o momento de pico de cada fenofase. Desta forma, cada indivíduo (moita) foi observado e contabilizado uma única vez, no momento de entrada e no momento de pico de determinada fenofase. As datas das observações foram convertidas em dias do ano, numerados de 1 a 365. Em seguida, estes foram convertidos em ângulos, sendo que cada dia representa  $0.9863^\circ$  do ciclo anual.

As análises descritas referem-se então à distribuição circular da frequência de indivíduos que entraram ou que se encontram no pico de determinada fenofase. A entrada em uma fenofase foi marcada pelo primeiro evento característico daquela fenofase. Por exemplo, para a floração, a abertura da primeira espata. O pico de uma fenofase foi definido como sendo o momento em que o indivíduo possuía o maior número de estruturas reprodutivas naquela fenofase específica.

Inicialmente, na descrição das distribuições, observamos o ângulo médio ( $\mu$ ), o vetor médio ( $r$ ) e o parâmetro de concentração ( $K$ ), conforme definidos por Fisher (1993). Em seguida, para testar a uniformidade na distribuição das observações ao longo do ciclo anual, foi utilizado o teste de Rayleigh. Finalmente, para testar a significância da diferença entre os ângulos médios de duas ou mais distribuições, utilizamos o teste F adaptado para o caso circular proposto por Watson & Williams (*apud* Fisher, 1993).

Todas as análises foram realizadas com o auxílio do programa Oriana 2.02e desenvolvido pela Kovacs Computing Service (<http://www.kovcomp.co.uk/oriana/>).

## RESULTADOS

### Padrão fenológico

O levantamento fenológico realizado mostrou uma tendência de agregação temporal em todas as fenofases de *S. flexuosa*. De maneira geral, as brácteas pedunculares florais começam a despontar nos estipes em novembro, após o início da estação chuvosa, com um pico em dezembro, e continuam o seu desenvolvimento até o início de fevereiro, quando se dá a floração. Logo em seguida, em meados de fevereiro, é possível perceber o início do desenvolvimento dos frutos. Este prossegue ao longo de todo o restante do período chuvoso e ainda durante o período seco, totalizando aproximadamente oito meses. A dispersão dos frutos maduros, finalmente, tem início no final do período de estiagem, em meados de setembro, e alcança o pico em meados de outubro, durante a transição entre período seco e chuvoso (ver figuras 5 e 8-11).

Chama a atenção a longa duração do processo reprodutivo desta espécie. O período de pré-floração (desenvolvimento das inflorescências) prolonga-se por aproximadamente quatro meses, culminando na floração, que se concentra no auge da estação chuvosa. Em seguida, o período de desenvolvimento dos frutos prolonga-se por aproximadamente oito meses e culmina na dispersão dos frutos, concentrada na transição entre os períodos chuvoso e seco. Considerando a totalidade do processo, pode-se afirmar que a estação reprodutiva de *S. flexuosa* compreende todo o ciclo anual.

A figura 7 apresenta o número de estipes reprodutivos em cada um dos três conjuntos de dados experimentais ao longo do período de observação. Foram considerados reprodutivos todos os estipes que continham brácteas pedunculares, flores ou frutos ativos, sendo excluídas da observação todas as estruturas não-viáveis como inflorescências que

nunca abriram, flores não-fecundadas e frutos abortados, no momento em que cessou o desenvolvimento.

Podemos observar que a atividade reprodutiva mostra-se efetivamente contínua nos ambientes estudados. Com exceção da parcela 2 da FAL, que exibiu um tendência de queda no número de estipes reprodutivos a partir do mês de outubro de 2006, as demais parcelas exibem sempre um número considerável de estipes com atividade reprodutiva. A porcentagem de estipes reprodutivamente ativos oscilou entre 45% e 60% na ausência de tratamento (excetuando-se FAL 2). Na área submetida a queima (IBGE F), a oscilação é mais ampla, abrangendo os valores extremos de 25% e 72,5%. No intervalo de apenas um mês, entre outubro e novembro de 2006, o número de estipes reprodutivos no IBGE F variou de 11 para 28.

### **Análises circulares**

Uma das parcelas da FAL (FAL 2), que sofreu um incêndio em setembro de 2004, teve apenas três estruturas reprodutivas produzidas na estação 2006-2007. Sendo inferior a cinco, este número foi considerado inadequado para as análises estatísticas e a amostra foi descartada das análises estatísticas.

Verificamos em primeiro lugar a possibilidade de diferença significativa na distribuição das fenofases entre as três parcelas da FAL. A tabela 1 apresenta os resultados do teste de Watson-Williams para a diferença nas diversas fenofases entre as três parcelas da FAL. Todos os resultados foram não-significativos, indicando que as distribuições do início e pico das fenofases consideradas são similares entre as três amostras. O conjunto de dados relativos a estas três amostras foram então agrupados para as análises posteriores e será daqui em diante denominado simplesmente de “FAL”.

Em seguida, verificamos a possibilidade de diferença significativa na distribuição das fenofases entre os três conjuntos de dados (FAL, IBGE C e IBGE F). A tabela 2 apresenta os resultados do teste de Watson-Williams para a diferença nas diversas fenofases entre os três conjuntos de dados. Novamente, todos os resultados foram não-significativos, indicando que as distribuições do início e pico das fenofases consideradas são similares entre os três conjuntos de dados.

A tabela 3 apresenta os parâmetros de estatística descritiva considerando o universo total de dados amostrados (FAL+IBGE C+IBGE F). Os valores de ângulo médio ( $\mu$ ) foram novamente convertidos em seu correspondente do ciclo anual, sendo apresentados em formato de data convencional. Os valores elevados de K e r indicam que os eventos de entrada e pico das fenofases tendem a ser temporalmente agregados. Esta tendência é confirmada pelos resultados do teste de Rayleigh de significância do ângulo médio. Os resultados altamente significativos para todos os parâmetros e áreas consideradas comprovam que as fenofases consideradas são de fato agregadas temporalmente nas amostras observadas.

Histogramas de distribuição circular da frequência de entrada e pico das fenofases para o conjunto total de dados experimentais são apresentados nas figuras de 8 a 11. O ângulo médio, que corresponde ao momento do ciclo em torno do qual se concentram as observações, é apresentado nestes histogramas.

Com relação à fenofase de pré-floração (figura 8), podemos observar que as brácteas pedunculares começam a ser visíveis em meados do terceiro trimestre do ano, estando o ângulo médio situado na data de 11/11/2006. O pico da fase de pré-floração é observado por volta do fim do último trimestre, estando o ângulo médio situado na data de 17/12/2006. Observando-se os histogramas referentes à floração (figura 9), verificamos que

esta fenofase é bastante rápida em comparação com as demais. Tem início em meados do primeiro trimestre do ano seguinte (ângulo médio em 11/02/2007), atingindo o pico logo em seguida (ângulo médio em 21/02/2007).

Com relação à fenofase de frutificação (figura 10), observamos que o início desta ocorre ainda no final do primeiro trimestre (ângulo médio em 21/03/2007); enquanto o pico ocorre no início do segundo trimestre (ângulo médio em 20/04/2007). Por fim, quanto à fenofase de dispersão dos frutos (figura 11), esta tem início somente no terceiro trimestre do ano (ângulo médio em 14/10/2007), atingindo o pico logo em seguida (ângulo médio em 05/11/2007).

## DISCUSSÃO

Os resultados apontam um alto grau de sazonalidade nas fenofases reprodutivas de *Syagrus flexuosa*. Cada um dos eventos relativos à reprodução sexuada acontece de maneira discreta no tempo. A floração tem lugar no auge do período chuvoso, diferentemente do que foi observado para a maioria das espécies lenhosas (Lenza & Klink, 2006) e para outras duas espécies de palmeira, *Acrocomia aculeata* (Scariot *et al.* 1995) e *Geonoma schottiana* (Sampaio, 2006), em estudos realizados na região do DF. Estes autores relatam um pico de floração ocorrendo no final da seca ou na transição entre os períodos seco e chuvoso.

Esta diferença pode ser devida simplesmente ao longo período de desenvolvimento pré-floração de *S. flexuosa*. As brácteas pedunculares tornam-se visíveis no estipe no início do período chuvoso, porém somente completam o seu desenvolvimento após cerca de três meses, no auge da estação das chuvas. De qualquer forma, os recursos florais de *S. flexuosa* estão disponíveis no ambiente em um período de relativa escassez geral. Este fato pode ter implicações considerando-se a possibilidade de polinizadores generalistas. Porém, até o momento, não existem informações disponíveis sobre a biologia reprodutiva da espécie.

Quanto à dispersão dos frutos, os estudos referentes à região do Cerrado indicam que as espécies com síndrome de dispersão zoocórica, a exemplo de *S. flexuosa*, exibem uma tendência em dispersar frutos principalmente durante o período chuvoso (Mantovani & Martins, 1988; Batalha *et al.*, 1997). Além disso, alguns estudos trazem evidências de períodos de dispersão prolongados, que podem ser variáveis entre diferentes espécies da comunidade (Lenza & Klink, 2006) ou mesmo entre diferentes indivíduos de uma população (Scariot *et al.*, 1995). Estes autores relataram, para *Acrocomia aculeata*, a ocorrência de dispersão de frutos durante cerca de seis meses, de junho a dezembro.

No caso de *S. flexuosa*, os primeiros frutos maduros foram observados ainda em agosto, no auge da seca. Como este é um período de escassez geral de frutos zoocóricos (Mantovani & Martins, 1988; Lenza & Klink, 2006), estes primeiros frutos maduros podem ter grande atratividade para consumidores frugívoros, o que favoreceria a sua dispersão secundária. De fato, pudemos observar, com certa frequência, frutos ainda verdes manipulados na planta-mãe antes da dispersão, provavelmente devido à ação de aves frugívoras.

O pico desta fenofase ocorre no mês de novembro, no início das chuvas. No auge da estação chuvosa, não é mais possível encontrar frutos maduros de *S. flexuosa*. Neste sentido, vale a pena deter-se com mais detalhe sobre o argumento que vem sendo colocado desde o trabalho de Mantovani & Martins (1998), segundo o qual a dispersão de frutos zoocóricos durante a estação chuvosa favoreceria a manutenção de sua atratividade para frugívoros por períodos mais prolongados, por não estarem então sujeitos ao ressecamento. Se, por um lado, durante a seca, os frutos carnosos estão sujeitos a um rápido ressecamento; por outro lado, chuvas e umidade excessiva favorecem a ação de agentes decompositores como fungos e bactérias, afetando também de forma negativa a atratividade dos frutos para os consumidores frugívoros. Desta forma, a dispersão concentrada no período de transição seca-chuva ou no início das chuvas pode ser uma estratégia interessante de maximização da atratividade dos frutos.

Vale a pena ressaltar que a maioria das fenofases tem lugar durante o período chuvoso na região, que dura de outubro a abril. Apenas o desenvolvimento dos frutos, que é justamente a fase que exige uma mais intensa mobilização de recursos por parte da planta (Stephenson, 1981), ocorre durante o período de seca. Esta observação vem corroborar a evidência de que a restrição hídrica sazonal no Cerrado não impede ou interrompe o



desenrolar de eventos fenológicos na comunidade (Lenza & Klink, 2006). A dispersão dos frutos maduros ocorre principalmente no início do período chuvoso. Desta forma, *S. flexuosa* é capaz de completar o desenvolvimento de seus frutos altamente calóricos e polposos durante um período de baixa disponibilidade hídrica no ambiente.

Neste estudo, não foi realizado o acompanhamento da fenologia foliar da espécie. Porém, vale a pena observar que *S. flexuosa* mantém suas folhas verdes durante todo o período de estiagem. Provavelmente, o ritmo de emissão de folhas é diminuído durante o período de déficit hídrico, mas esta hipótese carece ainda de investigação.

Embora as fenofases apresentem um padrão de sucessão em eventos discretos no tempo, a atividade reprodutiva da planta parece ocorrer de modo contínuo no tempo. Durante o acompanhamento em campo, pudemos observar que para muitos estipes individualmente, pouco tempo decorre do momento em que os últimos frutos maduros são dispersos até o momento em que podemos detectar o início do estágio de pré-floração, evidenciado pelo surgimento de uma nova bráctea peduncular.

A emergência da extremidade distal da bráctea entre as cicatrizes de bainhas foliares que revestem o estipe é o primeiro evento detectável do processo de desenvolvimento floral, porém certamente ocorre após um lapso de tempo a partir do evento inicial, que é a indução do meristema floral. A estrutura reprodutiva recém-iniciada levará aproximadamente um ano para concluir o seu processo de desenvolvimento, que culmina com a dispersão de frutos maduros.

É importante notar, todavia, que o período total de observação (16 meses) foi relativamente curto para estudos fenológicos. Um período mais longo de observação seria necessário para confirmar se o padrão fenológico encontrado neste estudo é mantido face às variações interanuais de sazonalidade.

## SUCESO REPRODUTIVO, ABORTO E PREDACÃO DE SEMENTES

### INTRODUÇÃO

O padrão de produção de frutos pode ser bastante variável dentro da família Arecaceae. Enquanto algumas espécies produzem apenas alguns frutos por infrutescência, existem espécies, como *Washingtonia filifera*, que produzem infrutescências contendo vários milhares de frutos (Henderson, 2002). Além disso, o tamanho dos frutos, tempo de desenvolvimento e valor nutricional de suas partes também pode ser bastante variável.

Os frutos das palmeiras contêm mesocarpo carnosos, fibroso ou seco e, em geral, uma semente única, constituída pelo conjunto endosperma/embrião envolto por um endocarpo bastante rígido, dito de textura óssea ou pétrea (ver figura 4). Geralmente possuem o mesocarpo e endosperma comestíveis, de elevado valor nutritivo (Corner, 1966; Martins & Filgueiras, 2006; Lorenzi *et al.*, 1996). Outro fato que merece atenção é o longo período de desenvolvimento desde o momento da fertilização até a maturação dos frutos, que é uma característica da família Arecaceae. Henderson (2002) revisou o assunto e pôde observar que o processo total dura tipicamente vários meses, e pode ser prolongado por até dois três anos em algumas espécies, como *Metroxylon sagu* e *Arenga pinata*.

Isto significa dizer que os frutos das palmeiras, por um lado, exigem elevado investimento energético por parte da planta-mãe e, por outro lado, representam recursos muito valiosos para seus potenciais consumidores. Além disso, ficam expostos no ambiente por um período bastante prolongado. No longo processo de desenvolvimento que leva à transformação das flores femininas em frutos contendo sementes viáveis, uma série de fatores pode vir a afetar o rendimento final, comumente denominado sucesso reprodutivo (Fenner & Thompson, 2005).

Para se ter uma idéia um pouco mais precisa da diversidade de fatores ecológicos passíveis de contribuir para o sucesso reprodutivo final (maturação de frutos sadios) de uma espécie, vale a pena considerar um esquema geral de possíveis destinos da unidade reprodutiva básica que é uma flor feminina após a antese (ver figura 13)

O processo de desenvolvimento e transformação de uma flor feminina em fruto maduro pode ser interrompido em diversas etapas, como mostra o esquema. A insuficiência de polinização, evidentemente, pode limitar o sucesso reprodutivo de uma espécie. Diversos trabalhos têm demonstrado que a polinização pode ser de fato um fator limitante para a produção de frutos (ver Bierzychudek, 1981; Ackerman & Montalvo, 1990; Campbell, 1987, Stephenson, 1981).

Alguns resultados indicam que o grau de limitação que a polinização impõe à produção de frutos pode ser bastante variável, em pequena escala biogeográfica (Campbell, 1987); ou em função do grau de perturbação da área (Moody-Weis & Heywood, 2001). Resumidamente, estes trabalhos apontam que a polinização pode limitar mais a produção de frutos em áreas onde a sobrevivência das populações do polinizador é mais difícil: áreas perturbadas ou mais frias nas montanhas. Além disso, pelo menos um estudo mostrou que a realização de polinização manual como tratamento experimental teve um efeito depressor sobre o crescimento e a proliferação vegetativa das plantas no ano seguinte ao tratamento (Ackerman & Montalvo, 1990). Assim, é necessário cautela em interpretar e generalizar dados de polinização limitante obtidos em experimentos realizados com amostragem espacial ou temporalmente limitada.

O aborto de frutos é frequentemente um fator limitante do sucesso reprodutivo das espécies. Estudos recentes revelam que um número considerável de espécies produzem frutos a partir de uma pequena fração do número total de flores femininas. Em outras

palavras, exibem baixas taxas de sucesso reprodutivo. Estas espécies abortam uma larga fração de suas flores e frutos imaturos em determinado estágio do desenvolvimento (Ehrlén, 1991; Lee, 1987, Stephenson, 1981). Evidentemente, a produção excessiva de flores e frutos implica em um custo energético, e existe um interesse crescente em compreender as causas e o valor adaptativo deste fenômeno.

A produção excessiva de flores e/ou frutos, em tese, permitiria um melhor aproveitamento de “anos bons”, quando os recursos são abundantes, e o sucesso reprodutivo poderia então ser aumentado. Por outro lado, um grande número de flores poderia influenciar positivamente a atração do polinizador, enquanto um número grande de frutos poderia desempenhar um papel na saciação de predadores. No caso de plantas com flores hermafroditas, o número excessivo de flores poderia estar diretamente relacionado com o papel masculino da flor como doadora de pólen. Uma outra possibilidade, que vem sendo discutida desde o trabalho de Janzen (1977b), é que a produção excessiva de flores e frutos proporciona à planta-mãe a possibilidade de aumentar o vigor de sua descendência através de mecanismos de abortamento seletivo de sementes menos aptas (ver Stephenson, 1981, 1984).

Ehrlén (1991) elaborou um modelo baseado no custo de produção de cada unidade reprodutiva e ainda no risco de produzir um número muito pequeno de flores femininas, limitando assim o sucesso reprodutivo. De acordo com o modelo, o número ótimo de flores femininas é resultado de um compromisso entre estes dois fatores. O modelo gerado prevê ainda que as espécies que produzem frutos energeticamente dispendiosos exibem uma tendência de baixas taxas naturais de sucesso reprodutivo.

É importante ressaltar que as palmeiras do grupo dos cocosóides não-espinhosos, ao qual pertence o gênero *Syagrus*, produzem frutos de valor calórico especialmente elevado, mesmo em comparação com os demais grupos da família Areacaceae. O alto valor calórico dos frutos de palmeiras pertencentes a este grupo está relacionado a uma alta porcentagem de lipídeos no mesocarpo e endosperma, comparativamente aos demais grupos, nos quais a principal forma de armazenamento calórico são os carboidratos (Henderson, 2002).

Sabe-se que as moléculas de lipídeos são formas muito eficazes de armazenamento energético: a oxidação destas libera duas vezes mais ATP do que a oxidação de moléculas de carboidrato de mesmo peso (Levin, 1974). Assim, os frutos e sementes ricas em lipídeos das palmeiras do grupo dos cocosóides não-espinhosos possuem um rico capital energético e, de acordo com o modelo de Ehrlén (1991), espera-se que estejam sujeitas a altas taxas de aborto.

Se uma larga fração dos frutos produzidos nunca atinge a maturidade, sendo abortados durante o desenvolvimento, uma outra larga fração dos frutos que eventualmente atinge a maturidade tem suas sementes destruídas durante o consumo por parte de frugívoros ou pela ação de predadores. Para as populações silvestres de frugívoros, os frutos de algumas espécies de palmeiras são componentes importantes da dieta e podem tornar-se recursos-chave para a sobrevivência em certos períodos de escassez (Bodmer, 1991; Galetti *et al.*, 2001; Peres, 1994; De Steven *et al.* 1987).

Vale notar ainda que nem todos os frugívoros destroem as sementes quando consomem os frutos. Alguns podem ser excelentes dispersores secundários, a exemplo do sistema descrito por Fragoso (1997), que inclui o consumo de frutos e posterior dispersão das sementes da palmeira *Maximiliana maripa* pela anta *Tapirus terrestris* na Amazônia.

A predação de sementes pode se dar no período pré- ou pós-dispersão. De forma geral, a interação é fatal para a semente. No caso de plantas que têm frutos com sementes únicas, a predação é ainda mais drástica. No caso das palmeiras, as taxas de predação são caracteristicamente bastante elevadas, o que levou Henderson (2002) a afirmar que a predação das sementes é um destino mais provável do que a germinação para as palmeiras. As interações entre predadores de sementes e plantas hospedeiras têm sido objeto de estudos sobre mecanismos evolutivos e processos ecológicos, especialmente desde os trabalhos de Janzen (1971a/b; 1972; 1977) sobre o tema. Discutem-se estratégias de escape do predador, mecanismos de coevolução e efeitos da predação sobre a estrutura das comunidades vegetais, entre outros assuntos (Janzen, 1971a/b e 1972, Wilson & Janzen, 1972, Bradford & Smith, 1977, Forget *et al.*, 1994).

Membros da sub-família Bruchinae (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) são importantes predadores de sementes, atacando espécies de plantas pertencentes às famílias Leguminosae e outras 30 famílias, entre as quais Arecaceae (Center & Johnson, 1974; Johnson & Romero, 2004). A tribo Pachymerini é encontrada somente na região tropical e, de acordo com levantamentos recentes, existem pelo menos 20 espécies conhecidas de Pachymerini que são exclusivamente predadores de sementes de 100 espécies de Arecaceae (Ramos *et al.*, 2001).

Observações em campo mostraram que *Syagrus flexuosa* exhibe, em condições naturais, altas taxas de aborto de frutos e predação pré-dispersão de sementes por larvas de *Pachymerus sp.* Até o presente momento, ainda não haviam sido realizados estudos sistemáticos sobre a importância do abortamento de frutos e predação de sementes para o sucesso reprodutivo da espécie. Assim, no sentido de contribuir para uma melhor

compreensão da estratégia reprodutiva da espécie, investigamos os padrões de aborto de frutos, predação pré-dispersão de sementes e o resultante sucesso reprodutivo de *S. flexuosa* na região do Cerrado no DF.

De acordo com o esquema de destinos possíveis para uma flor feminina que foi apresentado (figura 13), acompanhou-se o desenvolvimento de um conjunto amostral de unidades reprodutivas desde o estágio de flor feminina até o destino final (aborto, predação ou maturação).

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Coleta de dados em campo**

O trabalho de campo relativo ao estudo sobre produção de frutos e predação de sementes foi realizado utilizando-se os mesmos indivíduos que foram observados no levantamento fenológico, em áreas localizadas na Estação Experimental Fazenda Água Limpa (FAL), da UnB, e na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR). Na FAL, as observações foram realizadas em um conjunto de quatro parcelas de cerrado *sensu stricto* de dimensões 50 X 50 m onde vêm sendo acompanhados desde 1985 cerca de 200 indivíduos de *S. flexuosa* em uma pesquisa sobre crescimento, mortalidade e recrutamento (J. Hay, dados não publicados). As parcelas 1 e 2, assim como as parcelas 3 e 4, distam de aproximadamente 200 m. Os dois conjuntos de parcelas (1-2 e 3-4) distam entre si de aproximadamente 1,5 km (figura 6). No interior de cada parcela, foi sorteada de maneira aleatória uma amostra de 10 indivíduos.

No sentido de detectar um possível efeito do fogo sobre o padrão de predação e/ou abortamento da amostra de indivíduos, realizamos observações em parcela experimental do Projeto Fogo situada na RECOR e submetida a queima bienal tardia desde 1992, assim como em parcela controle separada da anterior por um aceiro de 5m. Dentro de cada parcela experimental, utilizamos os mesmos transectos que haviam sido delineados para o levantamento fenológico, que possuíam formato retangular, dimensões de 200 x 25 m, e foram localizados a uma distância de 30m da borda das parcelas. Todos os indivíduos com altura mínima de 30 cm localizados no interior dos transectos foram marcados e acompanhados.



O tamanho das amostras nas duas parcelas foi bastante semelhante, totalizando 20 indivíduos na parcela controle e 21 indivíduos na parcela tratamento. A parcela tratamento foi submetida a uma queimada experimental em 27/09/2008.

Durante as estações reprodutivas de 2006 e 2007, todos os indivíduos marcados foram acompanhados em sua atividade reprodutiva e tiveram as suas infrutescências coletadas ao final do desenvolvimento dos frutos, quando estes haviam atingido a maturidade e estavam sendo dispersos. A periodicidade mensal das coletas não permitiu que a totalidade dos frutos produzidos fosse coletada, pois alguns dos frutos foram dispersos antes que pudessem ser coletados. Assim, com o intuito de obter uma maior precisão nas coletas, as visitas ao campo foram intensificadas na estação reprodutiva de 2007, sendo então feitas com frequência aproximadamente quinzenal.

Além das infrutescências, os frutos recém-dispersos que se encontravam na proximidade da planta-mãe foram também coletados. Na maioria das vezes, foi possível determinar de maneira precisa a que infrutescência pertenciam os frutos recém-dispersos. Porém, em alguns casos, onde havia mais de uma infrutescência em dispersão simultaneamente na mesma planta-mãe, e não era possível afirmar com segurança a infrutescência de origem dos frutos recém-dispersos, estes foram agrupados para a análise.

## Classificação das unidades reprodutivas

Uma vez coletadas as infrutescências, todas as unidades reprodutivas foram então examinadas e classificadas em uma das cinco categorias:

- 1) Flor feminina
- 2) Fruto abortado em estágio precoce
- 3) Fruto abortado em estágio tardio
- 4) Fruto maduro sadio
- 5) Fruto maduro predado

Na primeira categoria, foram consideradas todas as unidades reprodutivas que não apresentaram aumento de tamanho relativamente ao estágio de flor, o que pôde ser verificado observando-se a ocorrência de expansão da bráctea ao redor da unidade reprodutiva, ou extrusão desta última para além dos limites da primeira. Evidentemente, nesta categoria podem ter sido classificados alguns frutos que foram abortados em estágio extremamente precoce do desenvolvimento. Todavia, na ausência de estudos mais precisos sobre a biologia reprodutiva da espécie, não foi possível estabelecer a diferença entre os dois casos com maior precisão.

Na segunda categoria, foram classificados todos os frutos que iniciaram o desenvolvimento (o que pôde ser verificado devido ao aumento perceptível de tamanho com relação à estrutura da flor feminina), mas que pararam de se desenvolver antes do intumescimento do mesocarpo (ver figura 4b). Em outras palavras, aqueles frutos que tinham o mesocarpo seco e não polposo, como é característico da espécie (Martins, 2000). Nas primeiras coletas, alguns frutos desta categoria foram escolhidos aleatoriamente e abertos para verificar se não havia de fato desenvolvimento da semente. Em todos os casos

verificados, não havia resquício de endosperma ou embrião, o que garante que os frutos desta categoria são de fato unidades reprodutivas não-viáveis.

Para uma verificação precisa das três últimas categorias, que compreendem o conjunto de frutos desenvolvidos, foi necessário abrir cada fruto e verificar o estado da semente contida em seu interior. Uma vez abertos, os frutos foram observados quanto a:

- aspecto do endosperma
- número de sementes
- presença de larva
- existência de orifício característico de saída (ver figura 4f/h)

Uma vez verificados, aqueles frutos com endosperma ausente ou retraído foram considerados abortados em estágio tardio. Em nenhum destes casos observou-se a presença de um embrião. Aqueles frutos que tinham o endosperma de aspecto homogêneo ocupando todo o espaço no interior do endocarpo foram considerados sadios (prancha 4c). Embora não se tenha feito a verificação sistemática da presença do embrião em todos os frutos desta categoria, a verificação eventual revelou sempre a presença de um embrião basal aparentemente normal.

Aqueles frutos que continham uma larva em seu interior ou evidências de predação associadas à presença de um orifício de saída característico foram considerados predados. Em todos os casos de predação, a semente havia sido total ou parcialmente consumida durante o desenvolvimento dos estágios larvais, e o endocarpo continha uma larva única envolta por material com aspecto de serragem proveniente da digestão do endosperma. (ver figura 4g).

Paralelamente à contagem dos frutos, fizemos a contagem do número de cicatrizes de flores e frutos remanescentes da estrutura reprodutiva. Tal procedimento permitiu a determinação do número total de unidades reprodutivas básicas produzidas naquela infrutescência, que corresponde ao total de flores femininas produzidas. Isto nos permitiu observar que muitas vezes o número total de frutos analisados não correspondia ao número total de cicatrizes no cacho, que era frequentemente superior ao primeiro. Este fato põe em evidência uma atividade considerável de dispersão secundária por parte de consumidores frugívoros/granívoros durante os intervalos entre coletas sucessivas

### **Análise dos dados**

A observação da produção geral de estruturas reprodutivas baseou-se somente na estação reprodutiva 2006-2007 (brácteas pedunculares emitidas no final de 2006 e frutos dispersos no final de 2007), para a qual foi realizado o acompanhamento do destino final de todas as estruturas reprodutivas produzidas. Na estação reprodutiva anterior, acompanhamos apenas o período final do desenvolvimento dos frutos. Contabilizou-se, para cada parcela experimental, a produção total de **estruturas reprodutivas**: inflorescências fechadas ou abertas, infrutescências contendo pelo menos um fruto iniciado e infrutescências contendo pelo menos um fruto maduro, predado ou não.

Observou-se, ainda, a produtividade média de cada estrutura reprodutiva, contabilizando-se o número médio de **unidades reprodutivas** (flores e frutos abortados, predados ou maduros sadios) produzidas, nas diversas áreas experimentais. Para tanto, consideramos que nos casos onde a proporção de frutos não-localizados entre os produzidos era elevada, devido à dispersão secundária, a representatividade da amostra estava comprometida. Assim, aquelas infrutescências que tiveram mais de 30% de seus frutos não-

localizados não foram incluídas na observação. Este constituiu o critério de representatividade da amostra.

Em uma segunda abordagem da produtividade, observamos a proporção de frutos iniciados e amadurecidos (predados ou não) relativamente ao total unidades reprodutivas básicas que é o conjunto de flores femininas no interior de cada inflorescência produzida. Nesta análise, o critério de representatividade da amostra (ter pelo menos 70% dos seus frutos localizados e examinados) também foi empregado. Esta observação visou à determinação de algumas taxas de interesse ecológico, que foram em seguida submetidas a testes estatísticos, como indicado a seguir:

**Taxa de iniciação de frutos:**

$$\frac{\text{Número total de frutos contabilizados (incluídos os abortados)}}{\text{Número de unidades reprodutivas produzidas}}$$

**Taxa de maturação de frutos:**

$$\frac{\text{Número de frutos desenvolvidos contabilizados (excluídos os abortados)}}{\text{Número de unidades reprodutivas produzidas}}$$

**Sucesso reprodutivo:**

$$\frac{\text{Número de frutos sadios contabilizados (excluídos os abortados e predados)}}{\text{Número de unidades reprodutivas produzidas}}$$

**Taxa de predação de frutos:**

$$\frac{\text{Número de frutos desenvolvidos e predados contabilizados}}{\text{Número total de frutos contabilizados}}$$

**Taxa de abortamento total de frutos:**

$$\frac{\text{Número total de frutos abortados (precoce ou tardiamente)}}{\text{Número total de frutos contabilizados}}$$

**Taxa de abortamento precoce de frutos:**

$$\frac{\text{Número total de frutos abortados precocemente}}{\text{Número total de frutos contabilizados}}$$

**Taxa de abortamento tardio de frutos:**

$$\frac{\text{Número total de frutos abortados tardiamente}}{\text{Número total de frutos contabilizados}}$$

Tais variáveis, doravante denominadas “taxas ecológicas”, foram preliminarmente submetidas ao teste de normalidade de distribuição de Lilliefors. Os resultados obtidos indicaram uma tendência geral de ausência de normalidade na distribuição de cada uma das variáveis, nas diversas parcelas experimentais, o que já era esperado visto tratar-se de dados de proporção.

O teste de Kruskal-Wallis foi então empregado para averiguar possíveis diferenças entre as taxas estudadas nas diversas áreas experimentais, a 5% de nível de confiança ( $\alpha=0.05$ ). O procedimento adotado consistiu em averiguar, em primeiro lugar, a ocorrência de variação em escala local e na ausência de tratamento, utilizando para tanto os dados das quatro parcelas localizadas na FAL. Quando não foi detectada diferença significativa, os dados relativos a estas quatro parcelas foram então cumulados para análise posterior, sendo chamados simplesmente de FAL.

Em seguida, investigamos o efeito do tratamento pelo fogo, utilizando para tanto os dados relativos à três conjuntos de amostras: FAL, IBGE controle e IBGE tratamento. Desta forma, quando utilizado, o conjunto de dados FAL serviu de controle externo ao experimento. Tal procedimento permitiu obter três conjuntos de dados com números amostrais semelhantes, portanto comparáveis entre si. Além do mais, permite testar o efeito do fogo frente a uma variabilidade maior de dados.

Nos casos em que foi detectada diferença significativa em escala local, no âmbito do conjunto de parcelas da FAL, averiguou-se então a ocorrência de variação devido ao efeito do tratamento pelo fogo utilizando para tanto apenas a comparação entre as parcelas tratamento e controle do IBGE (fogo vs. “controle interno”), para em seguida proceder a uma análise geral da variabilidade que levou em consideração o conjunto das seis amostras coletadas.

Todas as análises foram realizadas utilizando-se o programa Bioestat versão 5.0. (Bioestat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas / Manuel Ayres et al. – Belém: Sociedade Civil Mamirauá; Brasília, CNPq. 2007).

## **RESULTADOS**

### **Informações gerais**

O trabalho em campo e laboratório permitiu observar que a fêmea adulta do coleóptero ovíparos provavelmente em estágio bem precoce do desenvolvimento dos frutos, deixando uma cicatriz característica no exocarpo, de formato longitudinal e aproximadamente 2 mm. Uma larva única desenvolve-se a seguir, no interior do endocarpo, alimentando-se do endosperma durante sucessivos estágios larvais. Ao final do processo, as sementes encontram-se totalmente destruídas.

Sobre o final do ciclo de vida do inseto, vale ressaltar que em todos os frutos predados examinados, não encontramos sequer um inseto adulto. Por outro lado, observamos em vários casos a emergência de larvas a partir de frutos predados logo após a coleta, o que resultava na presença do orifício de saída característico. Estas larvas eram encontradas no interior dos sacos de coleta. Assim, é possível que o estágio de pupa e a metamorfose para inseto adulto ocorra no exterior dos frutos. Porém, esta hipótese carece de investigação mais detalhada.

De um total de 2.549 frutos maduros analisados individualmente, 41 (1,6%) revelaram possuir duas sementes, em vez da semente única relatada na descrição da espécie (Martins & Filgueiras, 2006). De um total de 989 frutos predados, 11 (1,1%) continham, além de uma larva morta, um parasitóide ou uma pupa de parasitóide. Este foi identificado como sendo da família Braconidae, (R. Queiroz, comunicação pessoal).



### **Produção total de estruturas e unidades reprodutivas**

Durante a estação reprodutiva de 2006-2007, os indivíduos amostrados no conjunto de parcelas observadas iniciaram juntos o desenvolvimento de 193 inflorescências, o que foi verificado através da emergência de suas brácteas pedunculares. Destas, 177 (92%) efetivamente disponibilizaram suas flores no ambiente, o que só ocorre após a deiscência da bráctea peduncular. Em seguida, 161 (83%) estruturas chegaram ao estágio de desenvolvimento correspondente a infrutescências contendo frutos iniciados, e finalmente 133 (70%) resultaram em infrutescências contendo frutos maduros.

A produção total de estruturas reprodutivas em cada parcela experimental é apresentada na figura 12. Observamos uma tendência de declínio suave, porém variável entre as parcelas. Em termos do número de estruturas reprodutivas, a perda entre o estágio inicial (inflorescência fechada) e final (infrutescência contendo pelo menos um fruto maduro) variou entre 100% das estruturas reprodutivas na parcela FAL 2 e 12,5% na parcela FAL 3. Excetuando-se a parcela FAL 2, que teve, excepcionalmente na estação de 2007, sucesso reprodutivo nulo, a perda do número inicial de estruturas reprodutivas ao longo dos seus diversos estágios de maturação é de cerca de 31%.

A produtividade média de infrutescências por estipe reprodutivo é de aproximadamente 1,54 estruturas reprodutivas, variando entre 1,5 no IBGE C e 2,0 na FAL 3. Isto quer dizer que cada estipe que se comprometeu com o processo reprodutivo, produziu em média 1,54 infrutescência contendo pelo menos um fruto maduro. A proporção de estipes que iniciaram processos reprodutivos também não parece variar consideravelmente entre as áreas experimentais. Agrupando-se as três parcelas da FAL, observamos que a proporção de estipes reprodutivos assume o valor de 0,42 no conjunto FAL, 0,45 na parcela IBGE controle e 0,55 na parcela IBGE F.

No tocante à produtividade das estruturas reprodutivas, a análise levou em conta as infrutescências coletadas nas estações reprodutivas de 2005-2006 e 2006-2007 que atingiram o critério de representatividade. De um total de 293 infrutescências produzidas, 208 (70%) tiveram mais de 70% de seus frutos localizados e examinados. Estas infrutescências produziram 8.972 unidades reprodutivas, das quais 5.446 (60,7%) não produziram frutos, remanescendo nos cachos com a aparência de flores não-fecundadas. Os frutos efetivamente contabilizados somaram um total de 3.526, dos quais 1.494 (42,4%) eram abortados, 989 (28,%) eram predados e 1.043 (29,6%) eram sadios. Ver figura 14.

De imediato, chama a atenção o baixo sucesso reprodutivo da espécie. Considerando-se o total de flores femininas produzidas, apenas 11,6% atingem o estado de frutos maduros. Mais da metade das flores femininas produzidas nunca iniciam frutos; e do total de frutos iniciados, apenas um terço chega ao estágio de frutos maduros sadios.

A produtividade média de unidades reprodutivas por estrutura reprodutiva para três conjuntos de dados (conjunto FAL, IBGE controle e IBGE fogo) é apresentada na figura 15. As quatro parcelas da FAL foram agrupadas devido ao baixo número amostral obtido em cada parcela, isoladamente, após a aplicação do critério de representatividade da amostra. O padrão de produtividade de flores e frutos parece bastante semelhante entre os três conjuntos de dados (figura 15). A maior parcela de perda de produtividade ocorre na transição do estágio flor para o estágio fruto iniciado. Em seguida, as perdas ocorridas durante o desenvolvimento dos frutos iniciados, devido ao aborto de frutos ou a predação pré-dispersão das sementes, contribuem para reduzir ainda mais o estoque restante de unidades reprodutivas.

O número médio  $\pm$  desvio padrão de flores, frutos iniciados, maduros e sadios produzidos por infrutescência é apresentado na tabela 4. É interessante notar que o conjunto das parcelas da FAL parece exibir uma maior produtividade de flores femininas, porém sofrem perdas relativamente mais importantes nas transições para os estágios de fruto iniciado e fruto maduro; o que faz com que a produtividade final (número médio de frutos maduros sadios por estrutura reprodutiva) seja bastante similar ao dos outros dois conjuntos de dados.

#### Análise das taxas ecológicas

O teste de Kruskal-Wallis para a diferença nas taxas de iniciação de frutos entre as quatro parcelas da FAL foi não-significativo, indicando não haver variação importante na taxa de iniciação de frutos em escala local, na ausência de um tratamento experimental (tabela 5). No que diz respeito ao efeito do tratamento pelo fogo, o teste de Kruskal-Wallis para a comparação das duas parcelas do IBGE (controle e tratamento) isoladamente foi significativo ( $H= 4.055$ ,  $p= 0.044$ ), indicando que a parcela tratamento possuiria uma taxa de iniciação de frutos significativamente superior à parcela controle sem tratamento. Todavia, quando comparada ao controle externo, esta diferença não é significativa (ver tabela 5).

A figura 16a apresenta gráficos do tipo “Box plot” descrevendo a variabilidade dos dados relativos à taxa de iniciação de frutos para as três amostras contrastadas (FAL, IBGE controle e IBGE fogo). Observamos que a variabilidade dos dados é bastante alta. Apesar disto, o padrão geral é bastante similar, o que indica que os indivíduos pertencentes às três amostras consideradas têm uma taxa semelhante de iniciação de frutos no interior de cada infrutescência.

Com relação à taxa de maturação de frutos, o teste de Kruskal-Wallis foi não-significativo para todos os conjuntos de parcelas comparados. Isto indica que não houve variação importante na taxa de produção de frutos desenvolvidos em escala local ou em virtude do efeito do tratamento (ver tabela 5 e figura 16b).

No que diz respeito ao sucesso reprodutivo (taxa de produção de frutos sadios), o teste de Kruskal-Wallis foi não-significativo para a comparação entre as quatro parcelas da FAL, cujos dados foram então cumulados para análise posterior. Sobre o efeito do tratamento pelo fogo, o teste de Kruskal-Wallis mostrou que havia diferença entre o conjunto das parcelas da FAL e as parcelas controle e tratamento do IBGE (tabela 5). A comparação *a posteriori* realizada (teste de Student-Newman-Keuls) revelou que a parcela tratamento do IBGE apresentava taxas de produção de frutos sadios superiores às da área controle do IBGE e ao conjunto FAL (tabela 6). Assim, devido ao tratamento pelo fogo, houve um aumento do sucesso reprodutivo da espécie (ver figura 15c).

Na análise das taxas de predação dos frutos, o teste de Kruskal-Wallis indicou não haver diferença entre as quatro parcelas da FAL, cujos dados foram então cumulados para análise posterior. Quanto ao efeito do tratamento, o teste de Kruskal-Wallis revelou a existência de diferenças entre os três conjuntos de dados comparados (tabela 5). O teste de Student-Newman-Keuls revelou que a parcela tratamento apresentava taxas de predação de frutos inferiores às da área IBGE controle e ao conjunto FAL (tabela 6). Desta forma, o tratamento pelo fogo parece levar a uma diminuição na taxa de predação de frutos (ver figura 16d).

Sobre as taxas de aborto de frutos, os padrões são menos claros. Observamos em primeiro lugar uma elevada variabilidade dos dados (figura 17). Efetivamente, os coeficientes de variação relativos às taxas de aborto nas diversas parcelas são extremamente elevados, variando desde 52.38% (aborto total na FAL 1) até 332.03% (aborto tardio na FAL 3). Apesar desta elevada variabilidade, as comparações revelaram uma série de diferenças significativas entre as parcelas, cujo significado ecológico não é claro.

A análise das taxas de aborto total (seja precoce ou tardio) revelou diferenças em escala local, entre as quatro parcelas da FAL. A parcela FAL 4 apresentou as menores taxas de aborto total. Para as duas parcelas do IBGE comparadas isoladamente, o teste foi não-significativo, indicando não haver diferenças significativas na taxa de aborto total devido ao efeito do tratamento. Quando o teste de Kruskal-Wallis foi aplicado para o conjunto das seis parcelas experimentais, o resultado foi significativo (tabela 5 e figura 17a). A comparação *a posteriori* pelo teste de Student-Newman-Keuls (tabela 6) indicou a existência de três grupos não isolados entre si. A parcela FAL 4 foi a única que se diferenciou de todas as demais, exibindo as menores taxas de aborto total. No grupo superior está a parcela FAL 1, e no grupo intermediário está a parcela IBGE controle. As parcelas FAL 2, 3 e 4 e IBGE fogo encontram-se em situação intermediária a estes dois últimos grupos.

Com relação às taxas de abortamento precoce, o padrão encontrado foi semelhante àquele descrito para a taxa de aborto total. O teste de Kruskal-Wallis apontou diferenças significativas nas taxas de aborto precoce entre as quatro parcelas da FAL (tabela 5 e figura 17b). Desta vez, a parcela FAL 4, embora apresente as menores taxas de aborto precoce, não constitui um grupo isolado, pois não difere significativamente da parcela FAL 2. Esta encontra-se em situação intermediária entre a parcela FAL 4 (menores taxas) e as parcelas

FAL 1 e FAL 3 (maiores taxas) (ver tabela 6). Quanto ao efeito do tratamento, o teste foi não-significativo para a diferença nas taxas de abortamento precoce entre as parcelas controle e tratamento do IBGE.

Na análise geral da variabilidade das taxas de abortamento precoce considerando o conjunto das seis parcelas experimentais, o teste de Kruskal-Wallis foi significativo (tabela 5). Na comparação *a posteriori*, a parcela FAL 4 apresentou taxas de aborto precoce distintas de todas as demais parcelas, com exceção da FAL 2. Esta apresentou taxas de aborto precoce semelhantes, por um lado, à FAL 4, e por outro lado, ao conjunto das demais parcelas (tabela 6).

Por fim, com relação à taxa de aborto tardio, o teste de Kruskal-Wallis revelou a existência de diferenças no interior do conjunto das parcelas da FAL (tabela 5 e figura 17c). O teste de Student-Newman-Keuls discriminou dois grupos: o grupo das parcelas 1 e 2, próximas entre si, que apresentou as maiores taxas de abortamento precoce; e o grupo das parcelas 3 e 4, próximas entre si e um pouco mais distantes das parcelas 1 e 2, que apresentou as menores taxas de abortamento precoce (tabela 6). Na análise do efeito do tratamento, o resultado do teste foi altamente significativo para a diferença entre as parcelas controle e tratamento do IBGE (tabela 5). A parcela tratamento apresentou taxas de abortamento tardio dos frutos significativamente superiores às da parcela controle.

Quando a análise leva em conta o conjunto das parcelas experimentais, o resultado do teste de Kruskal-Wallis é altamente significativo (tabela 5). Mas este resultado deve ser observado com cautela, pois a variável taxa de aborto tardio apresenta altíssimos valores de coeficiente de variação, que vão de 134% na FAL 2 a 332% na FAL 3. Nas observações em campo, foi possível perceber que o aborto tardio é um evento relativamente raro e, quando ocorre, atinge em geral toda a infrutescência, o que explica a grande variabilidade dos

dados. O teste de Student-Newman-Keuls revelou a existência de apenas dois grupos, isolados entre si: O grupo das maiores taxas de abortamento tardio, constituído pelas parcelas FAL 1, FAL 2 e IBGE fogo; e o grupo das parcelas FAL 3, FAL 4 e IBGE controle.

## DISCUSSÃO

Os resultados apontam um baixo rendimento final resultante do processo reprodutivo de *S. flexuosa*. As perdas observadas durante as transições de estágio (de flor feminina a fruto maduro) atingem a vasta maioria das unidades reprodutivas produzidas nas áreas observadas. Considerando o desenvolvimento até a maturação dos frutos, o sucesso reprodutivo da espécie estaria em torno de 22,6%. Somando-se a isto o impacto da predação pré-dispersão das sementes, o valor do sucesso reprodutivo cai para cerca de 11,6%.

Ou seja, a predação das sementes reduz pela metade o sucesso reprodutivo, que já é naturalmente baixo na espécie. Levando-se em conta que uma parcela de perda ocorre também antes da deiscência das brácteas pedunculares e após a dispersão primária pela planta-mãe, compreendemos que a parcela do esforço reprodutivo da planta que é efetivamente realizada como sucesso reprodutivo é bastante reduzida. É importante lembrar a longa duração do processo reprodutivo da espécie. Durante cerca de um ano, as estruturas reprodutivas estão presentes no ambiente, resguardando um rico patrimônio energético. O prolongado período de exposição das estruturas e unidades reprodutivas faz com estas estejam mais sujeitas à ocorrência de mortalidade/predação.

É importante observar que este padrão de baixo sucesso reprodutivo já foi observado para outras espécies do cerrado. Gribel & Hay (1993) observaram em *Caryocar brasiliense* um sucesso reprodutivo de 3,1%. Barbosa (1983) observou, em três espécies do gênero *Qualea*, valores de sucesso reprodutivo ainda mais baixos, variando entre 0,3 e 2,8%.

A análise das taxas ecológicas consideradas neste estudo revelou a ocorrência de variações em alguns dos padrões observados como uma consequência do tratamento pelo



fogo. Com relação à taxa de iniciação de frutos, vale ressaltar que não se pode fazer uma correspondência direta entre esta e a taxa de polinização das flores femininas. Alguns frutos abortados de forma extremamente precoce podem ter sido classificados como flores femininas, devido à dificuldade em se diferenciar as duas estruturas. Desta forma, a taxa de iniciação de frutos pode estar subestimada.

É interessante notar, todavia, que uma diferença significativa na taxa de iniciação de frutos foi verificada entre as parcelas IBGE controle e tratamento. Quando o efeito do tratamento é testado em face de uma mais ampla variabilidade, esta diferença passa a ser não-significativa, no nível de confiança adotado. Esta seria, no entanto, significativa a 10% de nível de confiança. Este resultado parece sugerir uma tendência de a área submetida a fogo apresentar maiores taxas de polinização, porém é necessário aprofundar as investigações neste sentido, enfocando então aspectos relativos à biologia reprodutiva da espécie.

Quanto à taxa de maturação de frutos, esta não varia entre as diversas parcelas. Apesar disto, o sucesso reprodutivo (taxa de produção de frutos maduros sadios) é significativamente superior na parcela tratamento em comparação com as demais áreas experimentais. Isto ocorre porque a taxa de predação de sementes é significativamente inferior na parcela tratamento em comparação aos controles interno (IBGE controle) e externo (conjunto FAL).

Esta diferença observada na condição de tratamento pelo fogo pode ser resultante de um efeito depressor da queima sobre as populações do predador. A época de queima tardia coincide com a época natural de dispersão dos frutos (ver capítulo 1) e também das larvas. Assim, a ocorrência de fogo é um fator de mortalidade potencial para as populações do predador e pode levar à diminuição das taxas de predação na área queimada.

Vale a pena notar que um aumento do sucesso reprodutivo em decorrência do tratamento pelo fogo já havia sido relatado anteriormente para uma outra espécie de cerrado, *Byrsonima crassa*, por Silva *et al.* (1996). Estes autores observaram que o sucesso reprodutivo da espécie variou, na mesma área de coleta entre cerca de 5% na ausência de tratamento pelo fogo, para valores entre 14,6 e 19,2% após o tratamento pelo fogo.

Quanto às taxas de aborto, a alta variabilidade restringe tirar conclusões mais conseqüentes sobre as diferenças encontradas nos padrões observados para as diferentes áreas experimentais. O aborto ocorre em elevadas taxas, e principalmente em estágios precoces do desenvolvimento, quando os frutos ainda não entraram na chamada fase de crescimento rápido, que é a mais dispendiosa do ponto de vista energético (Stephenson, 1981). O aborto precoce dos frutos resulta em economia de recursos que poderão em seguida ser utilizados pela planta para o desenvolvimento dos frutos não-abortados. O aborto tardio dos frutos ocorreu com baixa frequência nas populações amostradas. Vale ressaltar que, em muitos casos observados, o abortamento tardio atingiu toda a infrutescência, que murchou completamente. Nestes casos, os frutos examinados continham o endosperma bastante retraído, o que poderia indicar a ocorrência de reabsorção de nutrientes pela planta, como citado por Stephenson (1981).

A observação de frutos contendo duas sementes em baixa frequência nas populações acrescenta um dado à descrição da espécie, que não havia sido citado por Martins & Filgueiras (2006). Neste estudo, a observação destes casos raros de sementes duplas foi possível devido a abertura de um grande número de frutos.

Finalmente, observa-se que *S. flexuosa* exibe um longo período de desenvolvimento de frutos que são energeticamente muito dispendiosos. Uma larga fração destes nunca

atinge a maturidade, estando sujeitos à altas taxas de predação e abortamento ao longo do seu desenvolvimento. Este padrão, encontrado em muitas outras espécies (Ackerman & Montalvo, 1990; Ehrlén, 1991; Guitián *et al.* 1996; Miller, 2001; Ramírez, 1993), justifica uma investigação mais detalhada do processo de desenvolvimento dos frutos, que inclua também a etapa de polinização, explore as possibilidades de aborto seletivo e limitação de nutrientes. É possível que o aumento do sucesso reprodutivo em anos de queima confira à *S. flexuosa* a capacidade de beneficiar-se do regime de distúrbio pelo fogo comum na região do cerrado.

## REPRODUÇÃO VEGETATIVA x SEXUADA – EFEITO DO FOGO

### INTRODUÇÃO

*Syagrus flexuosa* é a única palmeira cespitosa encontrada em áreas de cerrado na região do DF (Martins & Filgueiras, 2006). O hábito de vida cespitoso indica que a planta produz novos ramos a partir de rebrota de tecidos *basais e subterrâneos*, levando ao estabelecimento de genets compostos de vários ramets não diferenciados geneticamente entre si. No estudo realizado recentemente por Lima *et al.* (2003) sobre a comunidade de palmeiras em uma área de cerrado da Fazenda Água Limpa, DF, *Syagrus flexuosa* foi a espécie de maior valor de importância. Os autores atribuem este resultado ao fato de a espécie apresentar hábito cespitoso.

Os mecanismos fisiológicos envolvidos no processo de crescimento clonal são ainda pouco conhecidos, e os recentes avanços nas técnicas de biologia molecular têm ajudado a caracterizar espécies de plantas que exibem mecanismos de crescimento clonal, revelando que esta forma de ocupação do ambiente pode ser muito mais comum do que se pensava, inclusive entre espécies arbóreas. Os clones de algumas espécies arbóreas podem estender-se por centenas de metros quadrados, como reportado por Sakai & Burris (1985), onde a área média ocupada por clones de *Populus tremuloides* em floresta temperada da América do Norte variou entre 562 m<sup>2</sup> e 1.272 m<sup>2</sup>.

Vários autores têm discutido o significado ecológico da existência do crescimento clonal. Janzen (1977b) sugeriu que o mecanismo de reprodução clonal possibilita uma melhor exploração de recursos distribuídos de maneira heterogênea por parte do chamado *indivíduo evolutivo* (genet). Esta hipótese continua a ser investigada, e trabalhos mais recentes têm demonstrado que a integração fisiológica entre diferentes ramets de um genet

pode de fato representar uma vantagem na exploração de recursos que são distribuídos de maneira heterogênea no habitat, como é frequentemente o caso em ambientes naturais (Caraco & Kelly, 1991).

Em algumas espécies, a integração fisiológica pode levar inclusive a uma divisão de trabalho entre os ramets de um genet. Desta forma, aqueles ramets localizados em porções do terreno onde determinado recurso encontra-se em abundância podem especializar-se em adquirir este recurso e distribuí-lo para as demais partes da planta, favorecendo assim o crescimento do indivíduo. As evidências indicam que os mecanismos de translocação de recursos entre as diversas partes de uma planta clonal exibem alta plasticidade fenotípica, sendo sujeitas a regulação em função do estágio de desenvolvimento e status nutritivo de suas partes (Hutchings et al., 1997).

Cook (1979) trouxe à discussão outro aspecto importante, relacionado com a sobrevivência do genet. Este autor argumentou que a produção de clones teria por efeito dispersar o risco de mortalidade entre ramets que eram então considerados independentes do ponto de vista fisiológico, fazendo aumentar significativamente a sobrevivência do genet. Trabalhos mais recentes sugerem ainda uma terceira vantagem adaptativa dos mecanismos de crescimento clonal: a permanência por algum tempo das conexões entre genet e ramets torna possível um período de “cuidado parental”, o que faz aumentar o vigor e a sobrevivência de ramets produzidos de forma vegetativa se comparados com as plântulas desenvolvidas a partir da germinação de sementes (ver Callaghan, 1984).

Evidentemente, as três possibilidades não se excluem mutuamente e podem contribuir para o sucesso da estratégia de reprodução clonal na persistência de populações vegetais. A proporção de investimento de recursos em reprodução sexuada ou crescimento clonal varia de acordo com as espécies e o ambiente em que se encontram. Pode-se

imaginar um gradiente entre plantas totalmente incapazes de produzir clones (aclonais) e plantas que apresentam rápida produção de ramos a partir de estruturas especializadas como rizomas, stolons ou tubérculos, tendendo a ocupar vastas áreas com uma população de indivíduos geneticamente idênticos, cuja forma de crescimento assemelha-se a de organismos coloniais.

A existência de mecanismos de crescimento clonal tem, todavia, implicações importantes sobre a fisiologia e a ecologia dos indivíduos. Do ponto de vista fisiológico, a alocação de recursos na produção de novas estruturas vegetativas pode significar a diminuição do recurso disponível para alocação em estruturas reprodutivas. Além disso, a ocorrência de perturbações periódicas no ambiente pode influenciar a balança de alocação de recursos dos indivíduos, favorecendo o crescimento clonal ou a reprodução sexuada (Bond & Midgley, 2001).

Em ambientes com perturbações freqüentes, onde a mortalidade estocástica dos ramos é alta, a forma de crescimento clonal pode significar uma considerável vantagem no âmbito de uma possível estratégia de dispersão de risco entre os diversos ramets de um genet. Finalmente, no caso particular de plantas com forma de crescimento monopodial, como as palmeiras; a injúria do meristema apical único pode significar a morte do indivíduo. Assim, a forma de crescimento clonal pode ser crucial para a persistência de algumas espécies de palmeiras em ambientes sujeitos a perturbações periódicas com risco de mortalidade associado (De Steven, 1986).

O hábito de vida clonal é relativamente comum na família Arecaceae. De acordo com o levantamento feito por Henderson (2002), 52% das espécies de palmeiras estudadas (n=1.243) exibem formas de crescimento clonal. Este hábito parecer ser mais comum entre

espécies de floresta úmida do que entre espécies típicas de ambientes de fisionomia mais aberta, como as savanas (Henderson, 2002).

Na região do Cerrado Brasileiro, eventos de queima naturais são comuns desde épocas bastante remotas (Salgado-Labouriau & Ferraz-Vicentini, 1994; Ramos-Neto e Pivello, 2000). Reconhece-se atualmente que o fogo é um fator importante para a evolução e manutenção das diferentes formas fisionômicas existentes no Cerrado (Mistry, 1998). De fato, a vegetação nativa exibe uma série de características que lhe confere considerável resiliência frente a eventos de queima, como espessura de lenho e capacidade acentuada de rebrota. Recentemente, porém, devido às atividades antrópicas, a frequência das queimadas na região tem-se intensificado de maneira sensível (Miranda *et al.*, 1998). Muitos dos efeitos de um regime de queima frequente sobre a vegetação do cerrado permanecem ainda desconhecidos.

Neste contexto, as espécies de palmeiras nativas do cerrado devem exibir mecanismos e estratégias que lhes assegurem a sobrevivência e reprodução neste tipo de ambiente. Por serem plantas com forma de crescimento monopodial e meristema apical único, estão sujeitas a um risco de mortalidade importante devido às queimas frequentes na região. Observa-se ainda que duas espécies de *Syagrus* (*S. comosa* e *S. flexuosa*) apresentam crescimento muito lento neste ambiente (Hay, dados não publicados). Apesar disso, algumas espécies de palmeiras são abundantes no cerrado e estas exibem alta tolerância à queima (H.S. Miranda, obs. pessoal).

*Syagrus flexuosa*, que foi a espécie escolhida para este estudo, apresenta um conjunto de características que lhe atribui interesse do ponto de vista ecológico. Em primeiro lugar, é a única espécie de hábito cespitoso entre as palmeiras nativas encontradas na região do DF. Além disso, é uma espécie de ampla distribuição e que pode ser

encontrada em abundância em diversas fitofisionomias de cerrado (Lorenzi *et al.*, 1996; Martins & Filgueiras, 2006). Foi apontada por Lima *et al.* (2003) como sendo a espécie mais abundante em uma comunidade de palmeiras situada em área de cerrado *sensu stricto* na Fazenda Água Limpa, DF. Além disso, por ser uma planta clonal, a espécie *S. flexuosa* apresenta-se então como objeto privilegiado para se estudar possíveis estratégias reprodutivas frente a um regime de distúrbio freqüente.

A espécie exibe a capacidade de emitir novos ramos vegetativos a partir de rebrota de tecidos aéreos, basais ou subterrâneos. Rebrotas aéreas foram observadas em alguns casos de destruição prévia total das partes aéreas de ramets, mas o caso mais comum é o de rebrotas basais e subterrâneas. Os indivíduos (genets) de *S. flexuosa* formam tipicamente touceiras formadas por alguns ramets maiores e um certo número de pequenos ramets que compõem uma sorte de banco de recrutas vegetativos. Estes pequenos recrutas vegetativos têm suas partes aéreas situadas no nível do estrato herbáceo, sujeitos à ação das altas temperaturas alcançadas durante as queimadas de cerrado (Miranda *et al.* 1993).

Neste estudo, chamamos de rebrotas todos os ramets de um genet com altura inferior a 30 cm. No sentido de compreender melhor a estratégia reprodutiva de *S. flexuosa* frente ao distúrbio pelo fogo, analisamos os efeitos em curto prazo da queima sobre a persistência das rebrotas, bem como sobre a viabilidade das sementes desta espécie. Adicionalmente, observamos a sobrevivência das rebrotas de *S. flexuosa* durante um período de estiagem, para verificar uma possível mortalidade associada aos efeitos da seca.



## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Viabilidade das sementes**

Buscando conhecer o efeito da passagem do fogo sobre a viabilidade das sementes, realizamos um ensaio simples de germinação em frutos queimados e não-queimados. Para tanto, algumas infrutescências foram aleatoriamente coletadas 10 dias após a queimada experimental, ocorrida em 27/09/2008; na parcela tratamento e na parcela controle vizinha separada da primeira por uma faixa de 5 m sem vegetação. No total, foram coletadas 10 infrutescências na parcela controle e 9 na parcela tratamento.

Os frutos coletados foram abertos e cuidadosamente despidos do mesocarpo e endocarpo, com o auxílio de uma tesoura de poda comum. Este procedimento permitiu a retirada da semente inteira com seu endosperma e embrião. As sementes predadas foram descartadas. Os endospermas íntegros foram lavados em água destilada e dispostos em placas de Petri sobre papel-filtro embebido em água destilada. As sementes foram então observadas diariamente por um período de 10 dias para a verificação do crescimento/alongamento da radícula, que caracteriza os estágios iniciais de germinação.

Esta metodologia, bastante simples, já havia sido testada anteriormente, tendo apresentado bons resultados. Além disso, apresenta vantagens relativamente ao método de coloração por Tetrazolium, pois permite observar o potencial germinativo, e não somente a atividade enzimática dos tecidos do endosperma e embrião (F. Borghetti, com. pessoal).

### **Persistência das rebrotas**

No sentido de compreender melhor os diversos fatores passíveis de influenciar a atividade de rebrota basal dos indivíduos, observamos a persistência das rebrotas durante a passagem do fogo e ao final do período de estiagem da região. Realizamos observações

onde foram contabilizadas todas as rebrotas basais de um total 21 indivíduos localizados no interior do transecto de dimensões 25 x 200 m delimitado para o acompanhamento fenológico em parcela experimental submetida ao regime de queima bienal tardia. Foram realizadas observações em cinco diferentes ocasiões: um dia antes da queimada experimental, ocorrida em 27/09/2006; uma semana após e em seguida mensalmente por um período de até três meses após o fogo.

No intuito de analisar a sobrevivência das rebrotas à condição típica de estresse hídrico sazonal, observamos se havia variação no número de rebrotas por genet antes do início e ao final do período de seca na região. Para tanto, contabilizamos o número de rebrotas de todos os indivíduos localizados no interior dos transectos localizados nas parcelas controle e tratamento, em duas diferentes ocasiões. A primeira observação foi realizada em abril de 2007, antes do início do período seco, e a segunda observação foi realizada em setembro do mesmo ano, ao final do período seco.

### **Análise estatística**

A proporção de sementes que germinaram foi determinada para cada infrutescência queimada ou não; e a diferença na porcentagem de germinação entre as infrutescências coletadas nas parcelas controle e tratamento foi testada através de um teste binomial de proporções.

Os dados de contagem de rebrotas na parcela tratamento foram preliminarmente submetidos ao teste de normalidade de Lilliefors, que indicou ausência de normalidade para todas as coletas realizadas (antes, uma semana, um mês e dois meses após o fogo). Utilizou-se então o teste de Friedman, que corresponde a uma análise de variância não-paramétrica adequada para dados com medidas repetidas de um mesmo indivíduo. No

presente caso, o número de rebrotas de um conjunto de indivíduos foi observado em repetidas ocasiões.

No que diz respeito ao efeito da estiagem, foi realizada uma análise prévia onde foram comparadas as médias do número de ramets e rebrotas por genet nas duas áreas experimentais, para em seguida proceder à análise do efeito do tratamento. Os dados de contagem de rebrotas nas parcelas controle e tratamento foram novamente submetidos ao teste de Lilliefors, que indicou nesta ocasião uma distribuição normal da variável em ambas as parcelas e coletas realizadas (controle e fogo, abril e setembro). Utilizou-se então a ANOVA paramétrica de medidas repetidas para testar uma possível diferença no número de rebrotas por genet antes e após o período de estiagem no interior de cada parcela.

Por fim, repetimos o procedimento utilizado previamente para identificar possíveis diferenças pré-existentes na estrutura das duas parcelas; só que desta vez no sentido de verificar se o padrão comparativo entre as áreas encontrado no final do período chuvoso mantinha-se ao término da estação seca.

Todos os testes foram realizados utilizando o programa Bioestat versão 5.0. (Bioestat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas / Manuel Ayres et al. – Belém: Sociedade Civil Mamirauá; Brasília CNPq. 2007).

## **RESULTADOS**

### **Viabilidade das sementes**

As infrutescências coletadas (n=10 na parcela controle e n=9 na parcela tratamento) continham, juntas, 226 frutos; dos quais 133 (59%) tiveram as suas sementes predadas. Das 93 sementes restantes, algumas foram danificadas durante o procedimento de retirada do endocarpo. Sendo assim, foi possível obter ao fim 54 sementes no grupo controle e 23 no grupo tratamento, que foram submetidas ao ensaio de germinação. Todas as larvas encontradas no interior dos frutos predados coletados na parcela queimada (n=51) encontravam-se mortas.

Quanto à germinação das sementes, o teste binomial de proporções para a diferença na porcentagem de germinação de semente queimadas (66,48%) ou não-queimadas (50,13%) foi não-significativo ( $Z=0,8214$  e  $p=0,2057$ ). As sementes do grupo tratamento apresentaram uma média de germinação superior àquela das sementes do grupo controle, porém a diferença entre os dois grupos não foi significativa (ver figura 18). Desta maneira, não foi possível descartar a hipótese nula de não-diferença na porcentagem de germinação entre as sementes de infrutescências coletadas na área controle ou tratamento. A queimada realizada pareceu não afetar significativamente a viabilidade das sementes de *S. flexuosa*.

### **Atividade de rebrota vegetativa**

Na análise da sobrevivência das rebrotas à passagem do fogo, não foram usados os dados da observação realizada uma semana após o fogo. Nesta ocasião, quase todas as rebrotas encontravam-se bastante danificadas pela queima, não sendo possível determinar com segurança se estavam vivas ou mortas (ver figura 3c). Assim, a análise deteve-se às observações de antes e após, mensalmente, até três meses após a passagem do fogo.

O teste de Friedman foi significativo ( $Fr=15.3857$ ,  $p=0,015$ ). Os indivíduos observados tiveram número de rebrotas por genet semelhante nas coletas de antes e um mês após o fogo; porém apresentaram médias superiores nas coletas de dois e três meses após o fogo. Ou seja, o fogo parece ter induzido um aumento gradual da rebrota basal dos indivíduos, que passa a ser significativo por volta do segundo mês após a queima (ver figura 19).

Com relação ao efeito da estiagem sobre a produção e sobrevivências das rebrotas, a comparação prévia do número de ramets (Kruskal-Wallis) e rebrotas (ANOVA) por genet entre as amostras controle e submetida a queima não mostrou diferença significativa entre as duas parcelas no mês de abril de 2007 (ver tabela 7 e figura 18). Vale a pena observar que em ambas as parcelas dá-se um aumento do número de rebrotas por genet ao longo da seca, enquanto o número de ramets mantém-se constante.

A ANOVA de medidas repetidas utilizada para comparar o número médio de rebrotas por genet no interior de cada parcela ao longo do período de seca teve resultados similares nas parcelas queimada (tratamento) e não-queimada (controle) (ver tabela 8). Em ambos os grupos, o efeito do tratamento pela estiagem foi significativo. O número de rebrotas por genet nas parcelas controle e submetida a queima em setembro é significativamente superior ao observado em abril. Isto indica que a seca pode induzir um efeito estimulante na atividade de rebrota vegetativa dos indivíduos.

A figura 20 apresenta em colunas justapostas o número de rebrotas de cada genet observado nas duas áreas em abril e setembro de 2007. Embora a variação possa ocorrer individualmente no sentido de um aumento ou diminuição do número de rebrotas entre abril e setembro; observa-se que em ambas as parcelas, o grupo de indivíduos tem um

comportamento mais semelhante no sentido de um aumento, mesmo que sutil, do número de rebrotas.

A modificação do número de rebrotas por genet, ocorrendo de forma semelhante nas duas amostras, não acarreta em uma modificação no padrão comparativo entre as duas parcelas. A ANOVA utilizada quando se repetiu a comparação entre as duas parcelas ao final do período de estiagem foi também não-significativa (ver tabela 7, valor de  $p=0,5247$ ). Ou seja, a parcela tratamento continua exibindo, ao final do período seco, uma média de ramets e rebrotas ligeiramente inferior à parcela controle, mesmo que esta diferença seja não-significativa.

Estes resultados sugerem que o fogo exerce um efeito no sentido de estimular a produção de rebrotas basais pelos indivíduos. Além disso, o tratamento pela estiagem também parece induzir um efeito no sentido de estimular a atividade de rebrota vegetativa dos indivíduos. Adicionalmente, verificamos que a passagem do fogo não afetou de maneira significativa a viabilidade das sementes contidas nos frutos em desenvolvimento (praticamente maduros) de *S. flexuosa*. Desta forma, a passagem do fogo tem um efeito global positivo sobre a persistência e reprodução dos indivíduos, pois além de não comprometer a viabilidade das sementes, afeta positivamente a produção de rebrotas vegetativas.

## DISCUSSÃO

### Viabilidade das sementes

Os resultados apontam uma ausência de efeitos diretos da passagem do fogo sobre a viabilidade das sementes de *Syagrus flexuosa*. É interessante, todavia, observar que as sementes coletadas na área queimada exibiram uma maior porcentagem média de germinação do que as sementes coletadas na área não-queimada. Isto indicaria uma tendência de as sementes de *S. flexuosa* beneficiarem-se de um aumento de temperatura não-letal devido a passagem do fogo? Talvez futuros estudos com um número amostral mais representativo possam ser mais conclusivos. O limitado número amostral (uma dezena de infrutescências e apenas 23 sementes no grupo tratamento) utilizado neste estudo limita maiores especulações a respeito.

Seja como for, os resultados revelam que as sementes contidas nos frutos desta espécie podem perfeitamente sobreviver à passagem do fogo na vegetação natural, pelo menos nas condições da queimada experimental realizada. De fato, a observação em campo dos frutos após a queima mostrou que muitos haviam sofrido pouco ou nenhum dano direto pelo fogo. É importante, neste sentido, lembrar que o fogo, em queimadas de vegetação, manifesta-se de maneira heterogênea no espaço. A disponibilidade local de combustível faz com que o fogo seja mais ou menos intenso em determinado local (Whelan, 1995).

Além disso, vale a pena refletir sobre um possível papel atenuador da temperatura a ser exercido pelo mesocarpo. Este contém um alto teor de gorduras e é relativamente espesso, podendo conferir um certo grau de isolamento térmica ao embrião. Por fim, observe-se que o grau de dano por altas temperaturas depende, além de outros fatores, do tempo de residência do fogo no material (Whelan, 1995). Tendo em vista o comportamento do fogo no cerrado, de combustão rápida na superfície (Kauffman et al., 1994), não é assim tão

surpreendente que as sementes de *S. flexuosa* possam sobreviver e manter o seu poder germinativo após a passagem do fogo na área.

Sobre a tolerância dos tecidos vegetais ao fogo, Whelan (1995) nota que o grau de hidratação e estado metabólico dos tecidos interferem no grau de dano pelas altas temperaturas. Quanto menor o grau de hidratação e a atividade metabólica de um tecido, mais protegidos estes se encontram da ação letal de altas temperaturas. As sementes das angiospermas são caracterizadas por exibir baixos graus de hidratação e atividade metabólica mínima.

Finalmente, vale a pena ressaltar que todas as larvas encontradas no interior dos frutos predados coletados após o fogo na área queimada encontravam-se mortas. O que poderia explicar esta resposta diferente ao fogo exibida pelas larvas, comparativamente à resposta exibida pelas sementes? Aqui, novamente, o pequeno número amostral do experimento limita a nossa capacidade de especulação. Porém, é possível que esta mortalidade diferencial seja resultado da ação de um fator secundário ao fogo, como gases tóxicos na fumaça ou envenenamento por monóxido de carbono, como levantado por Whelan (1995). Seja qual for o mecanismo causador da diferença observada nas respostas ao fogo entre as sementes e os seus predadores, este fato está de acordo com a hipótese colocada na discussão do primeiro capítulo, segundo a qual o fogo pode exercer um papel no sentido de promover reduções freqüentes na população de predadores.



### **Atividade de rebrota**

Quanto ao efeito do fogo sobre a atividade de rebrota vegetativa, houve um aumento gradual do número de rebrotas por indivíduo no período que segue de perto a queimada experimental. Infelizmente, a coleta de dados foi descontinuada a partir do mês de fevereiro de 2007. Assim, existiram duas lacunas temporais no estudo da atividade de rebrota vegetativa, sendo a primeira entre os meses de fevereiro e abril, e a segunda entre os meses de abril e julho do ano pós-queima. Isto dificultou a generalização dos resultados obtidos. Além disso, o fato de não ter coletado dados na parcela controle durante o mesmo período compromete a assertividade do resultado. Como a estimulação da rebrota foi verificada somente dois meses após a queima, e após o início das chuvas naquele ano, é difícil dizer se o efeito de estimulação é de fato devido à queima ou a um efeito sazonal.

A ocorrência de rebrotamento após fogo é de fato conhecida em outros ambientes sujeitos ao fogo freqüente, e é de fundamental importância na recuperação da vegetação após o distúrbio (ver Bond & Midgley, 2001 e Cirne & Scarano, 2001). A capacidade de uma planta rebrotar está vinculada à sua capacidade de proteger os meristemas de dano letal e ainda ao seu acesso a reservas de nutrientes estocadas em tecidos subterrâneos (Cirne & Scarano, 2001).

Neste sentido, vale a pena lembrar que a vegetação do cerrado é também caracterizada por conter um grande número de espécies com estruturas de reserva subterrâneas, como rizomas e tubérculos (Eiten, 1972). Recentemente, Castro e Kauffman (1998), estimaram que cerca de 70% da fitomassa vegetal está localizada abaixo do nível do solo. Não investigamos que tipo de estrutura subterrânea conecta os ramets de um genet de *S. flexuosa*, mas certamente esta existe e exerce papel importante de reserva de

nutrientes. Muitos indivíduos tiveram morte total da parte aérea após o fogo e rebrotaram vigorosamente em seguida.

O experimento complementar realizado enfocando a sobrevivência das rebrotas basais ao período de estiagem teve um resultado inesperado. Apontou que o número médio de rebrotas dos indivíduos localizados nas parcelas controle e tratamento exibiu um aumento significativo durante o período de estiagem. Esta observação é curiosa, particularmente se levamos em conta que durante este período os indivíduos de *S. flexuosa* encontram-se no auge da fase de desenvolvimento/maturação dos frutos que precede a dispersão. Assim, paralelamente ao final do desenvolvimento e maturação dos frutos, dá-se um aumento da rebrota dos indivíduos, revelando uma notável capacidade de desenvolvimento durante o período desfavorável ao crescimento vegetal. Isto revela um alto grau de adaptação da espécie à seca sazonal na região do Cerrado.

A resposta ao estresse hídrico por brotamento da vegetação é também bastante conhecida (Vesk & Westoby, 2003). Na realidade, as respostas de brotamento da vegetação após dano, seja este mecânico, por fogo ou por stress hídrico são bastante similares. Por esta razão, é difícil afirmar quando um determinado caractere é realmente adaptativo a determinada condição, como notam Bond & Midgley (2001) e Whelan (1995). Este pode ter evoluído com relação à determinada pressão de seleção que não se conhece com certeza, mas mostrar-se adaptativo também em outras situações.

Os resultados que indicam um efeito do fogo em estimular a rebrota de *S. flexuosa* podem ser considerados neste estágio, preliminares. Vale a pena ainda notar que o número médio de rebrotas por genet é sempre menor na parcela queimada em comparação à controle, tanto no início quanto no final da estação seca. Assim, embora o fogo possa estimular a rebrota em curto prazo, os seus efeitos em longo prazo podem ser diferentes.

Queimadas muito freqüentes podem fazer com que a capacidade de recuperação após o fogo seja comprometida, possivelmente devido à exaustão das reservas subterrâneas.

De fato, Sato (1996) observou, na mesma área de estudo, a mortalidade de um conjunto de espécies do cerrado frente a sucessivas queimas realizadas após 18 anos de exclusão de fogo. A amostra de indivíduos de *S. flexuosa* (n=24) teve mortalidade nula após quatro queimadas realizadas em intervalos bienais. A quinta queima sucessiva resultou em mortalidade considerável dos indivíduos (n=9). Assim, um regime muito freqüente de queima pode ser prejudicial mesmo para espécies bem adaptadas ao fogo, como é o caso de *S. flexuosa*. Em particular, o fogo freqüente pode comprometer o recrutamento de novos indivíduos, ou o crescimento até o tamanho reprodutivo dos ramets de um genet.

## CONCLUSÃO (SUMÁRIO) GERAL

O trabalho desenvolvido possibilitou a compreensão de alguns aspectos e padrões relativos à ecologia reprodutiva de *Syagrus flexuosa* no ambiente do cerrado. Podemos então retomar as hipóteses experimentais colocadas neste estudo:

1) H<sub>0</sub>: A fenologia da espécie não varia entre parcelas localizadas em áreas diferentes ou submetida ao fogo freqüente.

- A hipótese foi aceita. De acordo com o método utilizado, a época de início e pico das fenofases consideradas foi similar em todas as áreas estudadas, incluindo a área submetida ao fogo.

A descrição básica da fenologia da espécie apontou uma tendência elevada de agregação temporal nas fenofases reprodutivas de *S. flexuosa*. Os frutos somente atingem a maturidade após cerca de 9 meses de desenvolvimento, e o processo reprodutivo completo leva aproximadamente um ano para ser completado.

2) H<sub>0</sub>: O sucesso reprodutivo da espécie não varia entre parcelas localizadas em áreas diferentes ou submetida ao fogo freqüente.

- A hipótese foi parcialmente aceita. Os resultados obtidos indicaram que o sucesso reprodutivo da espécie não variou entre as áreas estudadas na ausência de tratamento experimental. Contudo, foi possível observar um efeito positivo do tratamento pelo fogo sobre o sucesso reprodutivo da espécie.

Além disso, foi possível observar um padrão de baixo sucesso reprodutivo na espécie, que é naturalmente sujeita a altas taxas de abortamento de frutos e predação de sementes. A espécie revela-se então um interessante objeto para estudos enfocando a produção de flores e frutos.

- 3)  $H_0$ : A taxa de predação de sementes não varia entre parcelas localizadas em áreas diferentes ou submetidas ao fogo freqüente.
- A hipótese foi parcialmente aceita. Os resultados obtidos indicaram que a predação de sementes não variou entre as áreas estudadas na ausência de tratamento experimental; porém foi significativamente menor na área queimada, em comparação com as áreas não-queimadas. Este resultado explicaria o efeito positivo do fogo sobre o sucesso reprodutivo da espécie.
- 4)  $H_0$ : A viabilidade das sementes não é afetada pela passagem do fogo.
- A hipótese foi aceita. Os resultados obtidos não permitiram descartar esta hipótese nula. De acordo com o método utilizado, o fogo não exerceu efeito significativo sobre a viabilidade das sementes.
- 5)  $H_0$ : A atividade de rebrota vegetativa dos indivíduos não varia devido ao efeito do tratamento pelo fogo ou pela estiagem.
- A hipótese foi rejeitada. Os resultados obtidos indicaram que houve um aumento na atividade de rebrota vegetativa em seguida ao tratamento pelo fogo e pela estiagem.

Juntos, estes resultados indicam que *S. flexuosa* aparenta ser uma espécie bem adaptada ao regime de fogo comum na região do cerrado. Esta palmeira clonal apresenta o potencial de se beneficiar da ocorrência de queima, pelo menos em curto prazo; através da estimulação da atividade de rebrota dos indivíduos e ainda da diminuição da predação de suas sementes. Assim, para *S. flexuosa*, os anos de queima no cerrado são potencialmente anos bons para a reprodução e o crescimento clonal dos indivíduos. Os efeitos em longo prazo de um regime de queima freqüente permanecem, todavia, desconhecidos.

Além disso, embora este estudo não tenha abordado diretamente a questão da balança de alocação de recursos entre reprodução sexuada e crescimento vegetativo, os resultados obtidos apontam no sentido de uma ausência de compensação recíproca (“*trade-off*”) entre estes dois processos. Em campo, foi possível observar que parece haver um limite ao número máximo de infrutescências produzidas por um único ramet ao longo de uma estação reprodutiva. O número máximo de infrutescências simultaneamente em desenvolvimento encontrado em um único estipe foi cinco, uma das quais não se desenvolveu até a maturidade dos frutos. Por outro lado, o número máximo de infrutescências produzidas ao longo de uma estação reprodutiva por um genet (formado de 11 ramets) foi 26.

No caso de palmeiras clonais, esta tendência já havia sido detectada por Svenning (2000). No levantamento bibliográfico realizado sobre o tema de estratégias de crescimento e reprodução em palmeiras clonais, foi possível localizar apenas cinco estudos que abordam de forma direta a hipótese de compensação recíproca entre reprodução sexuada e crescimento clonal (ver Chazdon, 1992; De Steven, 1989; Mendonza & Franco, 1998; Souza *et al.*, 2003, Svenning, 2000). Nenhum das espécies estudadas (n=14), apresentou a esperada compensação recíproca entre reprodução sexuada e crescimento clonal, que é comum entre outras espécies de plantas clonais (Silvertown *et al.*, 1993).

Vale ressaltar que, nos trabalhos citados, todas as espécies são típicas do sub-bosque de florestas úmidas tropicais, que sofrem importante restrição luminosa e estão sujeitas a risco de mortalidade associado à queda de árvores mortas e/ou restos vegetais. Os diversos autores discutem as vantagens do crescimento clonal em palmeiras, apontando em particular a diminuição do risco de mortalidade (Chazdon, 1992; De Steven, 1989) e a

possibilidade do aumento de produtividade sexuada dos indivíduos clonais (De Steven, 1989; Souza *et al.*, 2003).

Parece haver ainda um consenso entre os autores de que a existência de mecanismos clonais em palmeiras representa mais uma forma de crescimento do que propriamente de propagação (Bullock, 1980; Chazdon, 1992; De Steven, 1989; Mendonza & Franco, 1998; Souza *et al.*, 2003, Svenning, 2000). Como consequência, os indivíduos formam moitas que são facilmente identificadas no campo. Além disso, vários autores ressaltam que entre as populações de palmeiras clonais, existe recrutamento ativo de novos indivíduos através de germinação de sementes (Bullock, 1980; Chazdon, 1992; Mendonza & Franco, 1998; Sampaio, 2006; Svenning, 1980)

É interessante ressaltar que, para plantas com meristema apical único, a forma de crescimento clonal significa a possibilidade de liberação de certas limitações morfológicas impostas ao crescimento (Souza *et al.*, 2003). Desta forma, a existência de mecanismos de crescimento clonal em palmeiras significa a possibilidade de aumentar tanto a sobrevivência como a produtividade dos indivíduos. Em ambientes favoráveis ao desenvolvimento das plantas, ambos os processos atuam de forma sinérgica e não antagônica, como apontado por Mendonza & Franco (1998).

No caso de *S. flexuosa*, situada em ambiente de cerrado, o fogo frequente é um fator de mortalidade dos ramets. Além disso, a passagem do fogo parece promover um aumento da capacidade produtiva dos indivíduos, pelo menos no primeiro ano após a queima. Tais condições são comparáveis àquelas encontradas pelas palmeiras de sub-bosque em florestas tropicais, onde a queda de árvores e ramos é um fator de mortalidade potencial, mas também uma oportunidade de uma mais intensa mobilização de recursos (neste caso, energia luminosa) para o crescimento e a produção.

Caso a tendência de ausência de compensação recíproca entre reprodução sexuada e crescimento clonal seja confirmada para *S. flexuosa*, isto pode ser indicativo de uma generalidade mais ampla do fenômeno entre palmeiras clonais. No sentido de aprofundar esta questão, seriam necessários estudos com desenho experimental adequado. Uma abordagem mais compreensiva do tema deveria levar em consideração a história de vida dos indivíduos, com a definição de estágios ontogenéticos; aliada à uma avaliação dos padrões de alocação de biomassa.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J. D. & Montalvo, A.M. 1990. Short and long term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology*, 71(1):263-272.
- Barbosa, A.A.A. 1983. Aspectos da ecologia reprodutiva de três espécies de *Qualea* (Vochysiaceae) num cerrado de Brasília-DF. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília, Brasil.
- Batalha, M.A.; Aragaki, S. & Mantovani, W. 1997. Variações fenológicas das espécies do Cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Acta Botanica Brasilica*, 11(1): 61-78.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator Limitation of Plant Reproductive Effort. *The American Naturalist*, 117 (5): 838-840.
- Bodmer, R.E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica*, 23(3):255-261.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 (1): 45-51.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15(2): 81-89.
- Bradford, D.F. & Smith, C. C. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* Palm fruits. *Ecology*, 58(3): 667-673.
- Bullock, S.H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*, 12(4):247-255.
- Bullock, S.H. & Solís-Magallanes, J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22(1): 22-35.

- Callaghan, T.V. 1984. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge, *Uncinia meridensis*. *Journal of Ecology*, 72: 529-546.
- Campbell, D.R. 1987. Interpopulational variation in fruit production: the role of pollination-limitation in the Olympic mountains. *American Journal of Botany*, 74(2):269-273.
- Caraco, C. & Kelly, C.K. 1991. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. *Ecology*, 72(1):81-93.
- Castro, E.A. & Kauffman, J.B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology*, 14(3):263-283.
- Center, T. D. & Johnson, C.D. 1974. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. *Ecology*, 55: 1096-1103.
- Chazdon, R.L. 1992. Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica*, 24(1):43-51.
- Cirne, P. & Scarano, F.R. 2001. Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in south-eastern Brazil. *Journal of Ecology* 89(3): 351-357.
- Cleland, E.E.; Chuine, I.; Menzel, A.; Mooney, H.A. & Schwartz, M.D. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(7): 357-365.
- Cook, R. E. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist*, 113: 769-772.
- Corner, E.J.H. 1966. The natural history of palms. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California.

- D'Eça-Neves, F.F. & Morellato, L.P.C. 2004. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. *Acta Botanica Brasilica*, 18(1): 99-108.
- De Steven, D. 1986. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology*, 77: 579-596.
- De Steven, D., Windsor, D.M. Putz, F.E. & De León, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*, 19(4): 342-356.
- Dusi, R. L. M. 1989. Padrão espacial, estrutura de populações e associação de *Syagrus comosa* Mart. e *Syagrus flexuosa* Mart. (Palmae) em cerrado no Jardim Botânico de Brasília-DF. Dissertação de mestrado. Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil.
- Ehrlén, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? A reserve-ovary model. *The American Naturalist*, 138(4):918-933.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, 38 (2): 201-314.
- Felfili, J.M., Rezende, A.B., Da Silva Jr., M.C. & Silva, M.A. 2000. Changes in the floristic composition of cerrado sensu stricto in Brazil over a nine year period. *Journal of Tropical ecology*, 16(4): 579-590.
- Fenner, M. & Thompson, K 2005. *The Ecology of seeds*. Cambridge University Press. New York.
- Ferraz, D.K., Artes, R., Mantovani, W. & Magalhães, L.M. 1999. Fenologia de árvores em fragmento de Mata em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(2): 305-317.
- Fisher, N.I. 1993. *Statistical analysis of circular data*. Cambridge University Press. 277 pps.

- Forget, P.M., Munoz, E. & Leigh, E.G.J. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* Palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 26(4): 420-426.
- Fournier, L.A. & Charpantier, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los arbores tropicales. *Turrialba*, 25(1): 45-48.
- Fragoso, J.M.V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon Rain Forest. *Journal of Ecology*, 85(4):519-529.
- Frankie, G.W., Herbert, H.G. & Opler, P.S. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62(3): 881-919.
- Galetti, M.; Keuroghlian, A.; Hanada, L. & Morato, M.I. 2001. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. *Biotropica*, 33(4):723-726.
- Gribel, R. & Hay, J.D. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 199-121.
- Guitián, J.; Guitián, P. & Navarro, L. 1996. Fruit set, fruit reduction, and fruiting strategy in *Cornus sanguinea* (Cornaceae). *American Journal of Botany*, 83(6):744-748.
- Gurevitch, J. & Chester, S.T. Jr. 1986. Analysis of repeated measures experiments. *Ecology*, 67(1): 251-255.
- Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of Palms. The New York Botanical Garden Press. New York.
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Pacheco, M.A.W. & Pardini, R. 2000. Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. *Brittonia*, 52(2): 149-159.

- Henriques, R.P.B. & Hay, J.D. 2002. Patterns and dynamics of plant populations. In Oliveira, P. S.; Marquis, R. J. (Eds.): The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. New York: Columbia University Press.
- Hoffmann, W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 35(3): 422-433.
- Hutchings, M.J. & Wijesinghe, D.K. 1997. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Tree*, 12(10):390-394.
- Janzen, D. H. 1971a. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1972. Association of a rainforest palm and seed-eating beetles in Puerto Rico. *Ecology*, 52(2): 258-261.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1971b. Escape of *Cassia grandis* beans from predators in time and space. *Ecology*, 25(6): 964-979.
- Janzen, D.H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *The American Naturalist*, 111(978):365-371.
- Johnson, C.D. & Romero, J. 2004. A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(3): 401-408.
- Justiniano, M.J. & Fredericksen, T.S. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32(2): 276-281.

- Kauffman, J.B.; Cummings, D.L. & Ward, D.E. 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. *Journal of Ecology*, 82(3):519-531.
- Kinnaird, M.F. 1992. Phenology of flowering and fruiting of an East African riverine ecosystem. *Biotropica*, 24(2a): 187-194.
- Lee, T.D. 1987. Patterns of fruit and seed production. In *Plant Reproductive Ecology - Patterns and Strategies*. Lovett-Doust, J & Lovett-Doust, L.(Eds.). Oxford University Press.
- Lenza, E. & Klink, C.A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(4): 627-638.
- Levin, D.A. 1974. The oil content of seeds: an ecological perspective. *The American Naturalist*, 108(690): 193-206.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology*, 70(3): 791-806.
- Lima, E.S., Felfili, J.M., Marimon, B.S. & Scariot, A. 2003. Diversidade, estrutura e distribuição espacial de palmeiras em um cerrado *sensu stricto* no Brasil Central-DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 361-370.
- Lorenzi, H., Souza, H.M., Medeiros-Costa, J.T., Cerqueira, L.S.C. & von Behr, N. 1996. *Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas*. Ed. Plantarum. Nova Odessa, SP.
- Mantovani, W. & Martins, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 11:101-112.

- Martins, R.C. & Filgueiras, T.S. 2006. Arecaceae, In: Cavalcanti, T.B. (org.): Flora do Distrito Federal, Brasil. Volume 5. Brasília: EMBRAPA- Cenargen.
- Martins, R.C. 2000. Arecaceae (Palmae) no Distrito Federal, Brasil. Dissertação de Mestrado. Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasil.
- Mendonza, A. & Franco, M. 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany*, 85(4): 521-527.
- Miller, C. 2001. Fruit production of the Ungurahua Palm (*Oenocarpus bataua* subsp. *Bataua*, Arecaceae) in an Indigenous Managed Reserve. *Economic Botany*, 56(2): 165-176.
- Miranda, A.C.; Miranda, H.S.; Dias, I.F.O. & Dias, B.F.S. 1993. Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9(3): 313-320.
- Miranda, H.S., Bustamante, M.M.C. & Miranda, A.C. 2002. The fire factor. In Oliveira, P. S.; Marquis, R. J. (Eds.): *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York: Columbia University Press.
- Mistry, J. 1998. Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography*, 22(4): 425-448.
- Moody-Weis, J.M. & Heywood, J.S. 2001. Pollination limitation to reproductive success in the Missouri Evening Primrose, *Oenothera macrocarpa* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 88(9):1615-1622.
- Moore, H.E. 1973. Palms in the tropical forests ecosystems of Africa and South America. In Meggers. B.J., Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D. (eds): *Tropical forests in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press. Washington.

- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32(4b): 811-823. Special issue: The Brazilian Atlantic Forest.
- Oliveira, P.E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In Sano, S.M. & Almeida, S.P. (eds.): *Cerrado: Ambiente e Flora*. Planaltina: EMBRAPA-CPAC.
- Peres, C. A. 1994. Composition, density and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica*, 26(3): 285-294.
- Ramírez, N. 1993. Produccion y Costo de Frutos y Semillas Entre Formas de Vida. *Biotropica*, 25(1):46-60.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms and habitats of the Venezuelan Central plain. *American Journal of Botany*, 89(5):836-842.
- Ramos, F. A., Martins, I., Farias, J.M., Silva, I.C.S., Costa, D.C.& Miranda, A. P. 2001. Oviposition and predation by *Speciomerus revoili* (Coleoptera: Bruchidae) on seeds of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in Brasília, DF, Brasil. *Brazilian Journal of Biology*, 61(3): 449-454.
- Ramos-Neto, M.B. & Pivello, V.R. 2000. Lightning fires in a Brazilian Savanna National Park: Rethinking Management Strategies. *Environmental Management*, 26(6): 675-684.
- Rathcke, B & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:179-214.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72(1): 61-74.



- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In Sano, S.M. & Almeida, S.P. (eds.): Cerrado: Ambiente e Flora. Planaltina: EMBRAPA-CPAC.
- Sakai, A.N. & Burris, T.A. 1985. Growth in male and female Aspen clones: a twenty-five-year longitudinal study. *Ecology*, 66(6): 1921-1927.
- Salgado-Labouriau, M.L. & Ferraz-Vicentini, K.R. 1994. Fire in the Cerrado 32.000 years ago. *Current Research in the Pleistocene*, 11: 85-87.
- Sampaio, M.B. 2006. Ecologia populacional da palmeira *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil central. Dissertação de mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília, Brasil.
- Sato, M.N. 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado submetidas a diferentes regimes de queima. Dissertação de mestrado. Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil.
- Scariot, A., Lleras, E. & Hay, J.D. 1995. Flowering and fruiting phenology of the palm *Acrocomia aculeate*: patterns and consequences. *Biotropica*, 27(2): 168-173.
- Silva, D.M.S., Hay, J.D. & Morais, H.C. 1996. Sucesso reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília-DF. In: Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga. Miranda, H.S., Saito, C.H. & Dias, B.F.S. (Orgs) – Brasília: UnB, Departamento de Ecologia
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendonza, A. 1993. Comparative plant demography--relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81(3):465-476.

- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting season and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist*, 104(935):25-35.
- Souza, A.F.S.; Martins, F.R. & Bernacci, L.C. 2003. Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, 81:101-112.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:253-279.
- Stephenson, A.G. 1984. The Cost of Over-initiating Fruit. *American Midland Naturalist*, 112(2):379-386.
- Svenning, J.C. 2000. Growth strategies of clonal palms (Arecaceae) in a neotropical rainforest, Yasuní, Ecuador.
- Sun, C.; Kaplin, B.A.; Kristensen, K.A.; Munyaligoga, V.; Mvukiyumwami, J.; Kajondo, K.K. & Moermond, T.C. 1996. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. *Biotropica*, 28(4b): 668-681.
- Tomlinson, P.B. 1979. Systematics and Ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 85-107.
- Van Schaik, C.P.; Terborgh, J.W. & Wright, S.P. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.
- Vesk, P.A. & Westoby, M. 2003. Drought Damage and Recovery: A Conceptual Model. *New Phytologist*, 160(1):7-14.

Whelan, R.J. 1995. The Ecology of fire. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. Cambridge.

Wilson, D. E. & Janzen, D.H. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology*, 53(5): 954-959.

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

Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 4<sup>o</sup> edition. Ed. Prentice Hall. New Jersey.





Figura 1. *Syagrus flexuosa*. Hábito de vida (a), Inflorescência fechada - bráctea peduncular visível (b), Inflorescência seca (c).





Figura 2. *Syagrus flexuosa*. Inflorescência aberta - fase estaminada (a), Inflorescência aberta - fase pistilada (b), Infrutescência em desenvolvimento (c). Frutos jovens em desenvolvimento (d).





Figura 3. *Syagrus flexuosa*. Indivíduo durante queimada experimental (a), Infrutescência atingida pelo fogo (b), Aspecto de um genet após a queima (c).



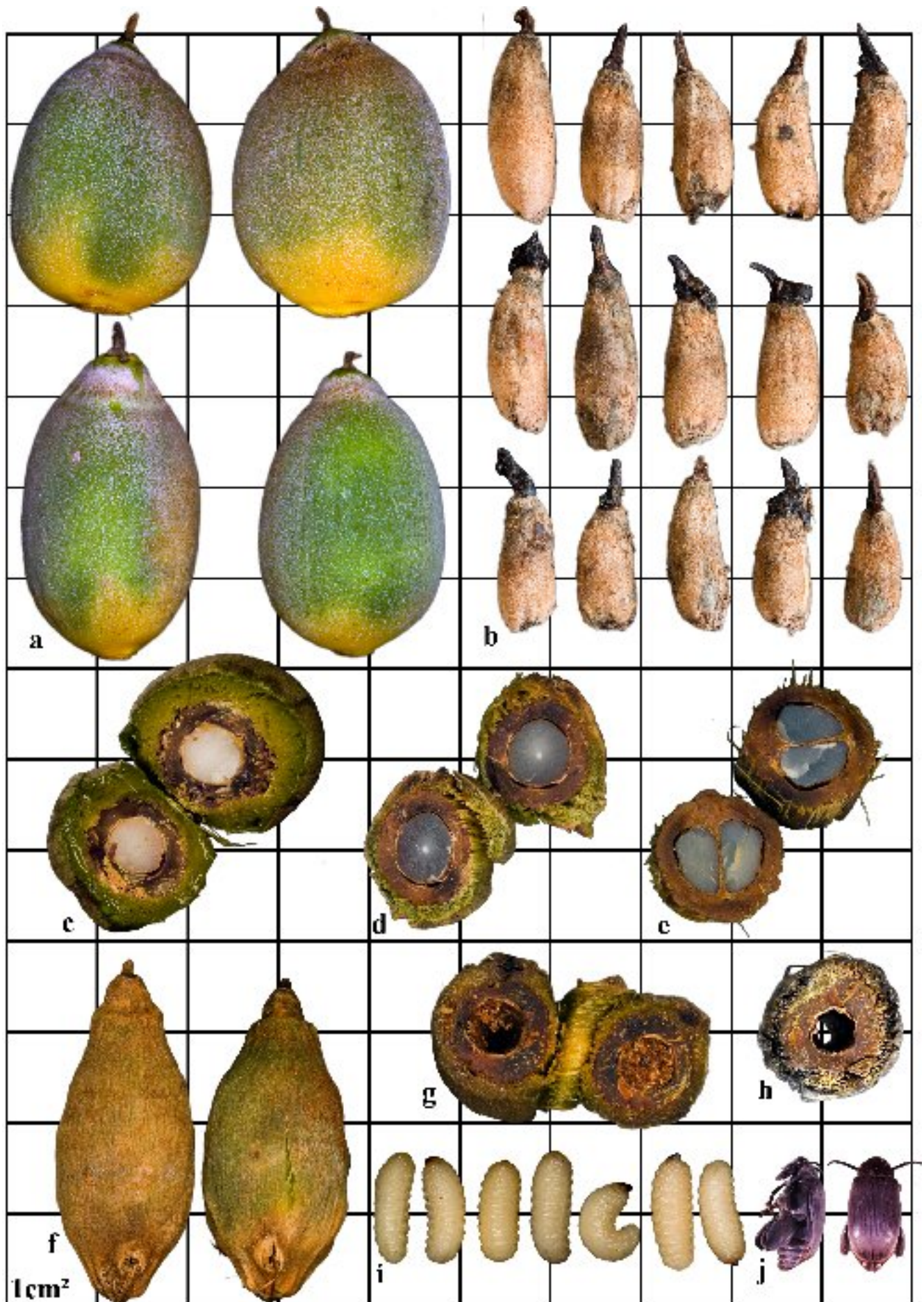


Figura 4. *Syagrus flexuosa*. Frutos intactos (a), Frutos abortados (b), Seção transversal de um fruto sadio (c), Seção transversal de um fruto sadio com embrião visível no centro do endosperma (d), Seção transversal de um fruto sadio contendo duas sementes (e), Fruto predado com orifício de saída (f), Seção transversal de um fruto predado (g), Seção transversal de um fruto predado com orifício de saída visível ao fundo (h). *Pachymerus* sp. estágio larval (i), estágio adulto (j).

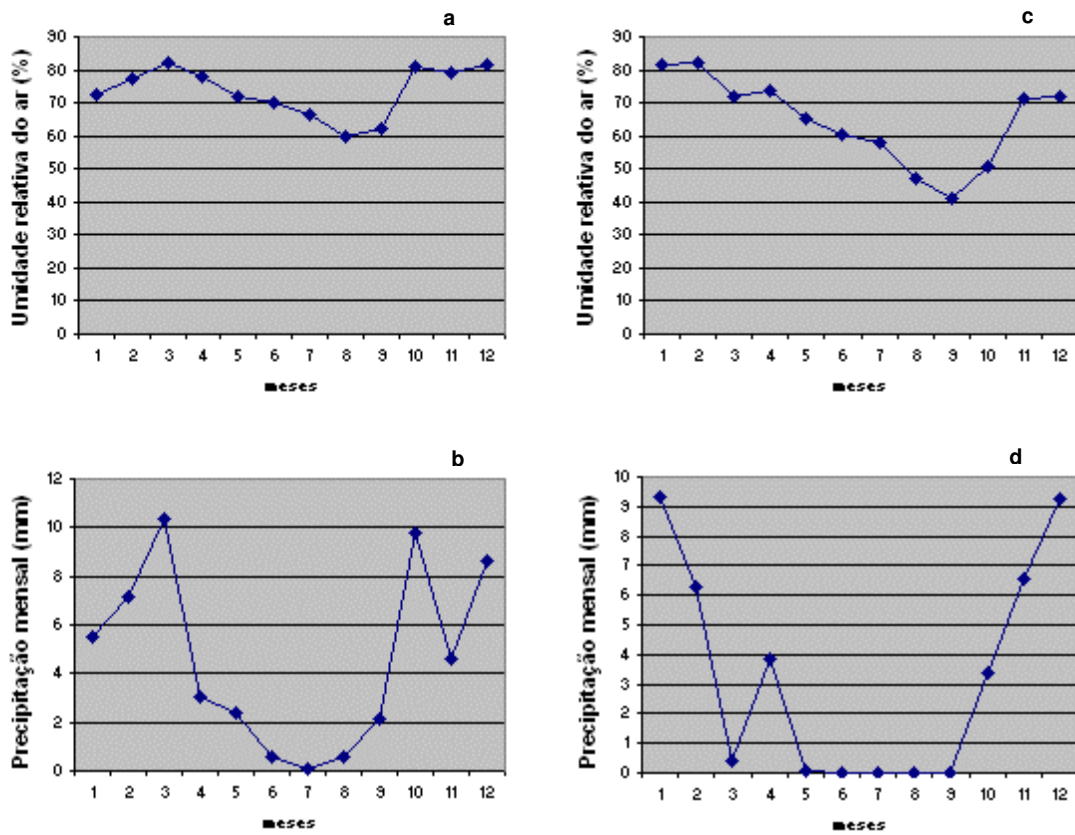


Figura 5. Evolução das médias mensais de pluviometria e umidade relativa do ar nos anos de 2006 (esquerda) e 2007 (direita). Fonte: Estação Meteorológica da RECOR.





**Figura 6. Imagem de satélite do Programa Google Earth com a localização das seis parcelas experimentais. As quatro parcelas da FAL foram numeradas de acordo com J. Hay. IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo.**

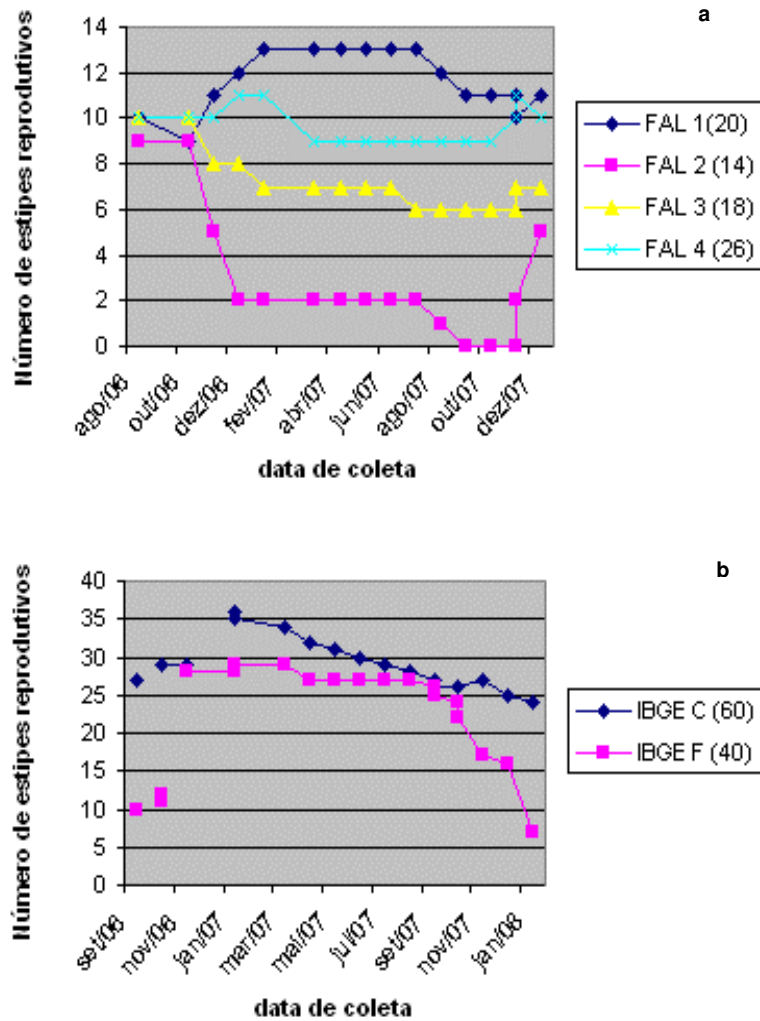
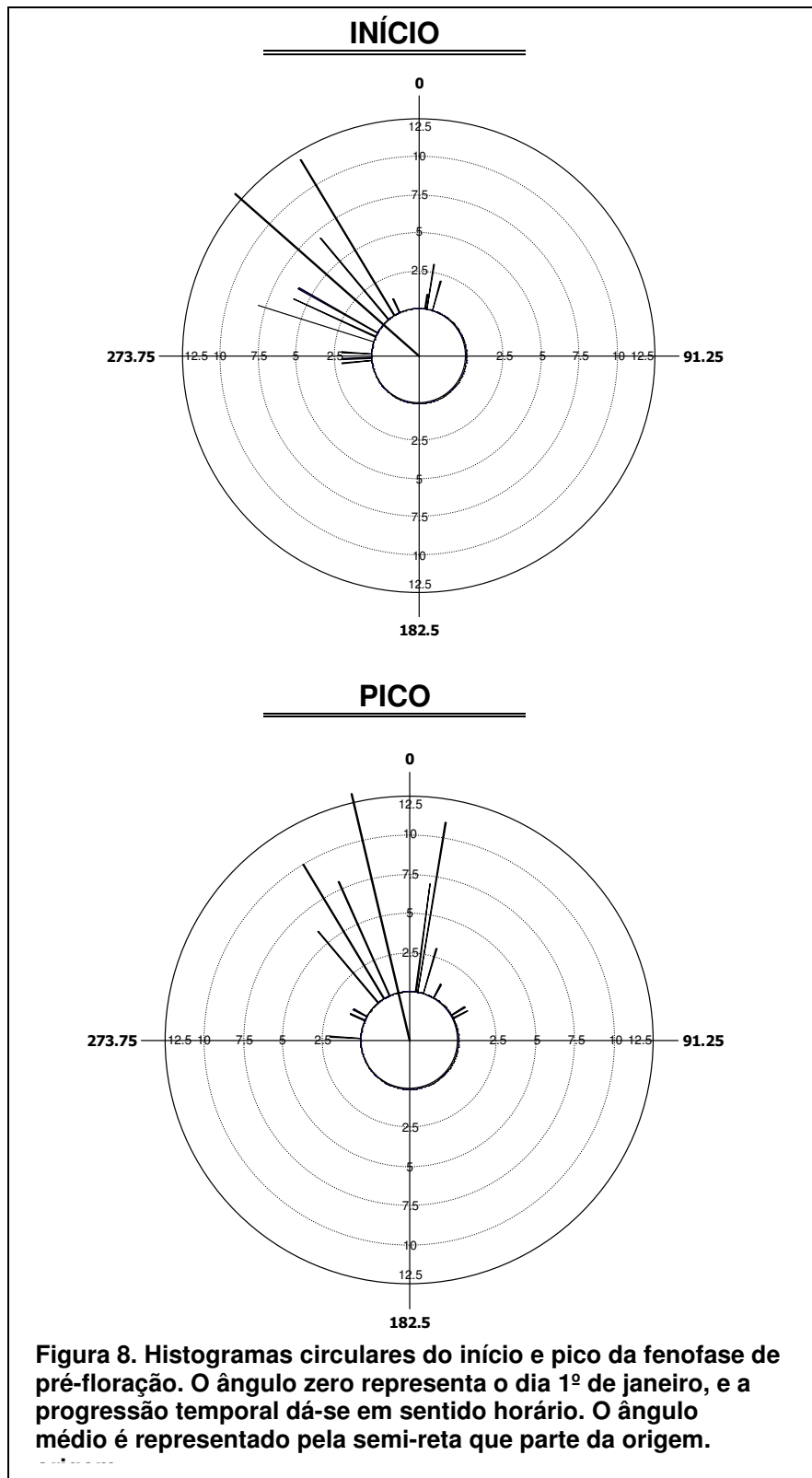
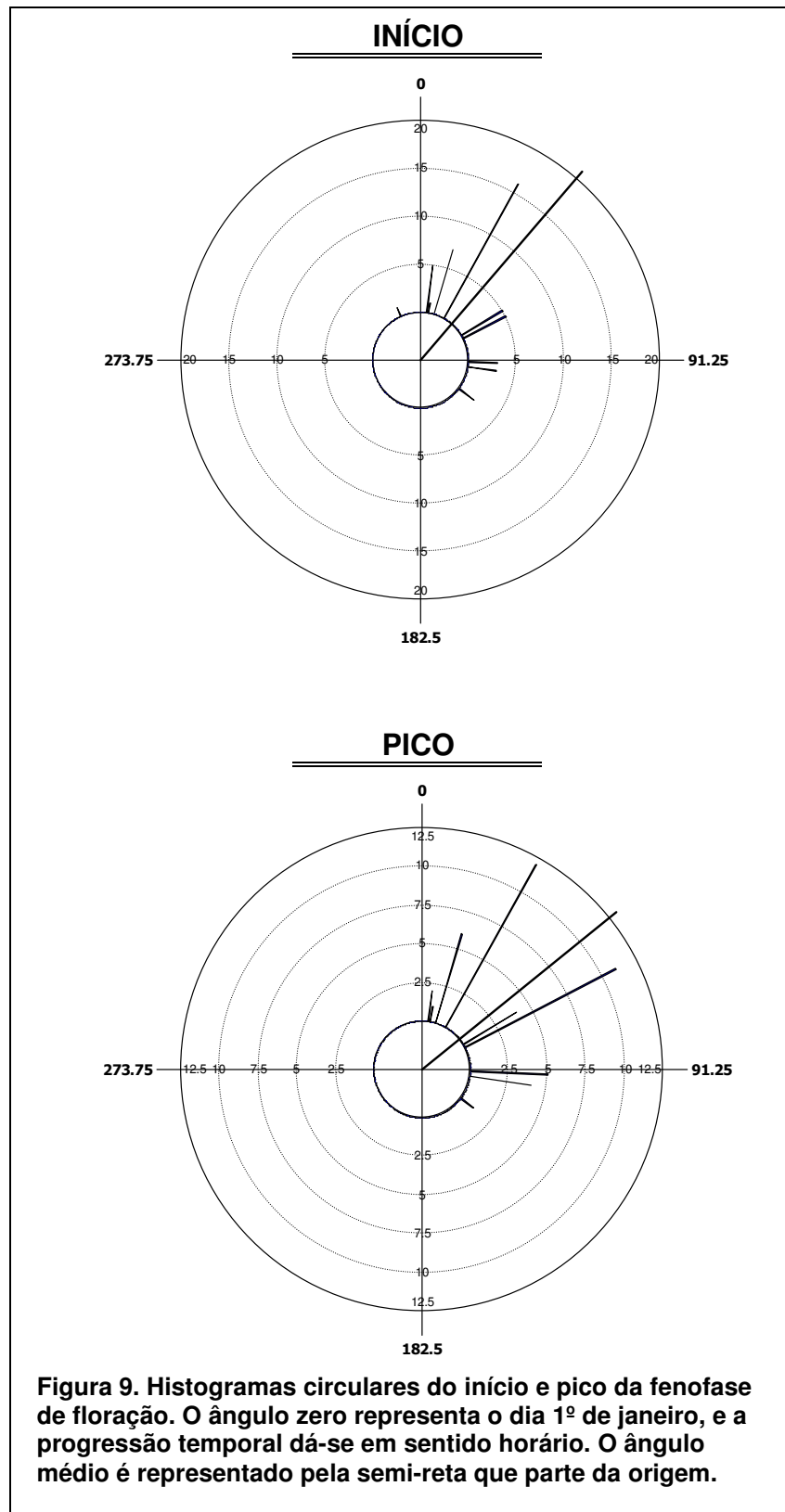
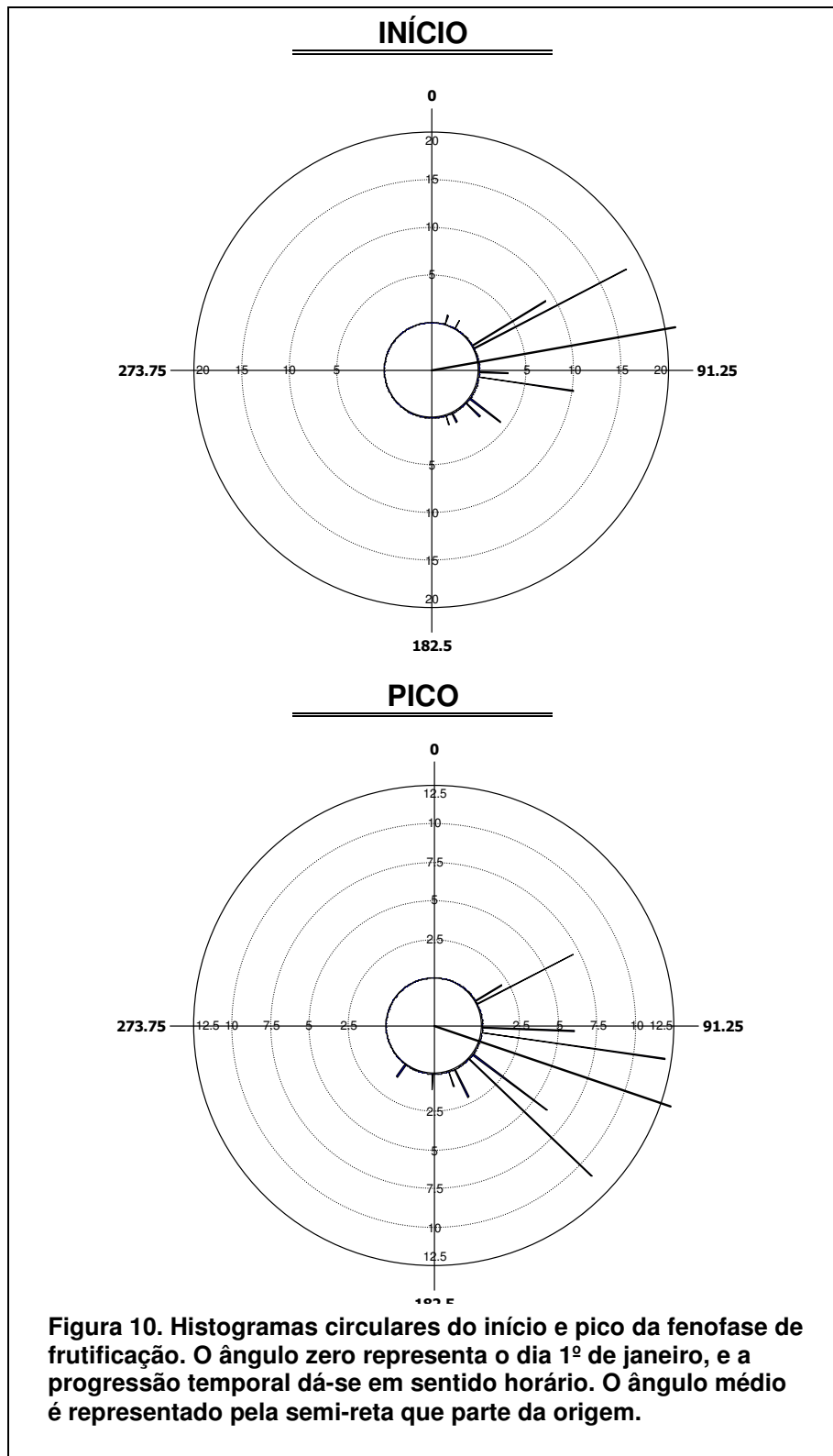
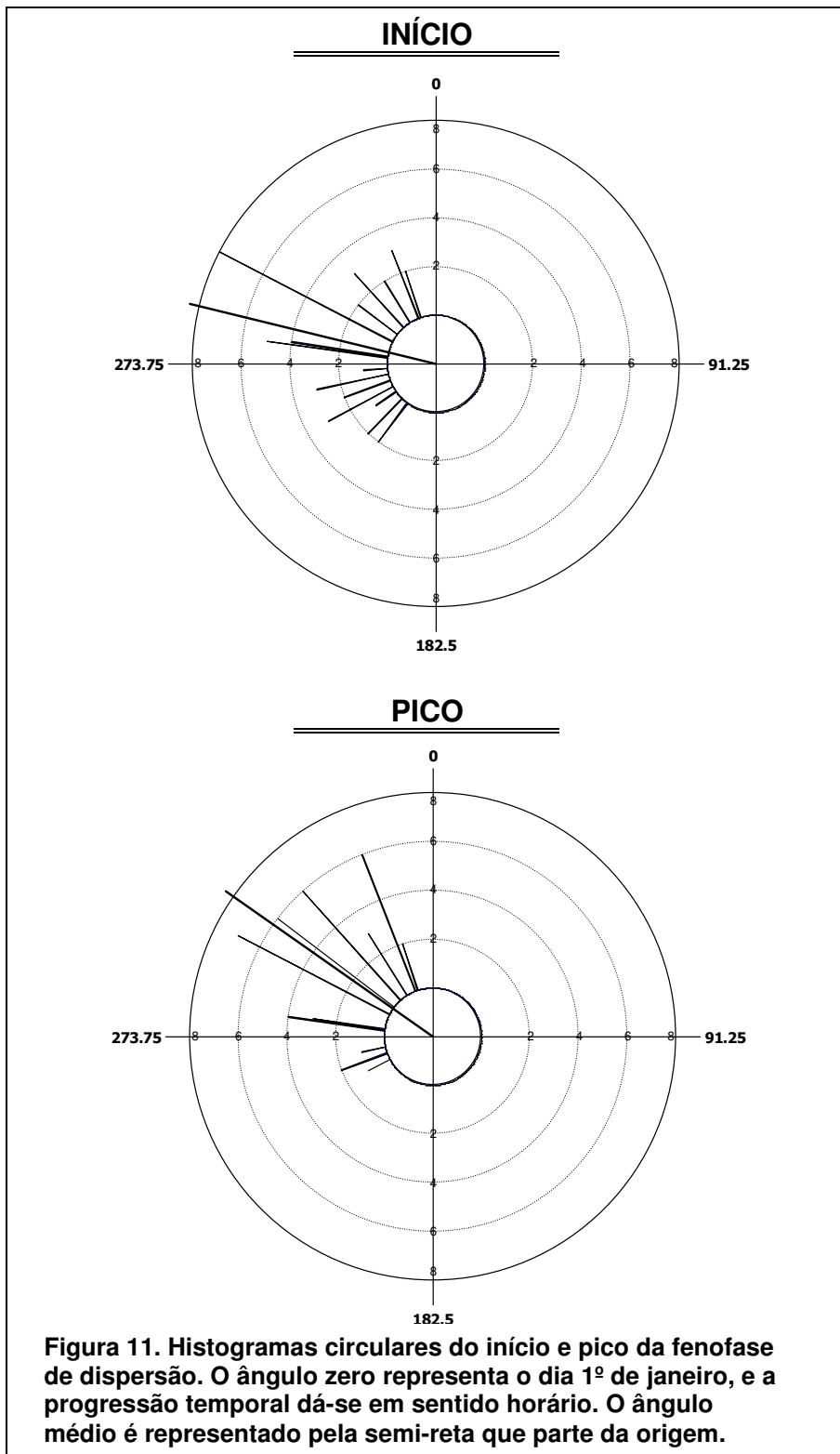


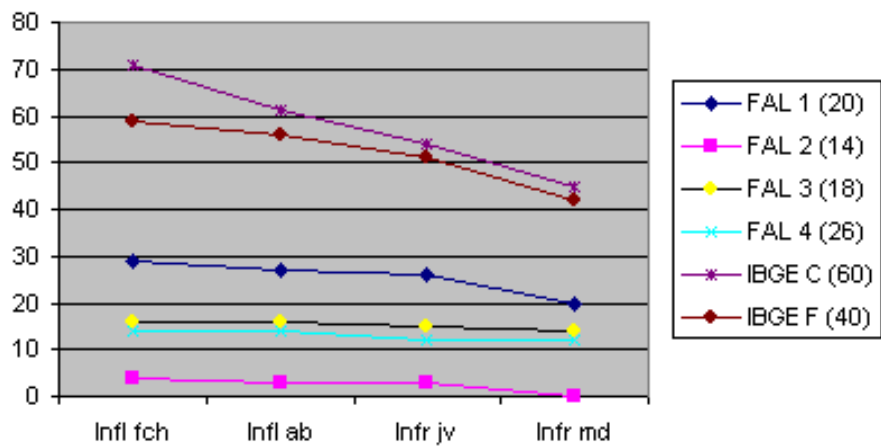
Figura 7. Número de estipes reprodutivos ao longo do período de observação no conjunto de parcelas da FAL (a) e IBGE (b). O número total de estipes com altura superior a 30 cm em cada parcela é dado entre parênteses.



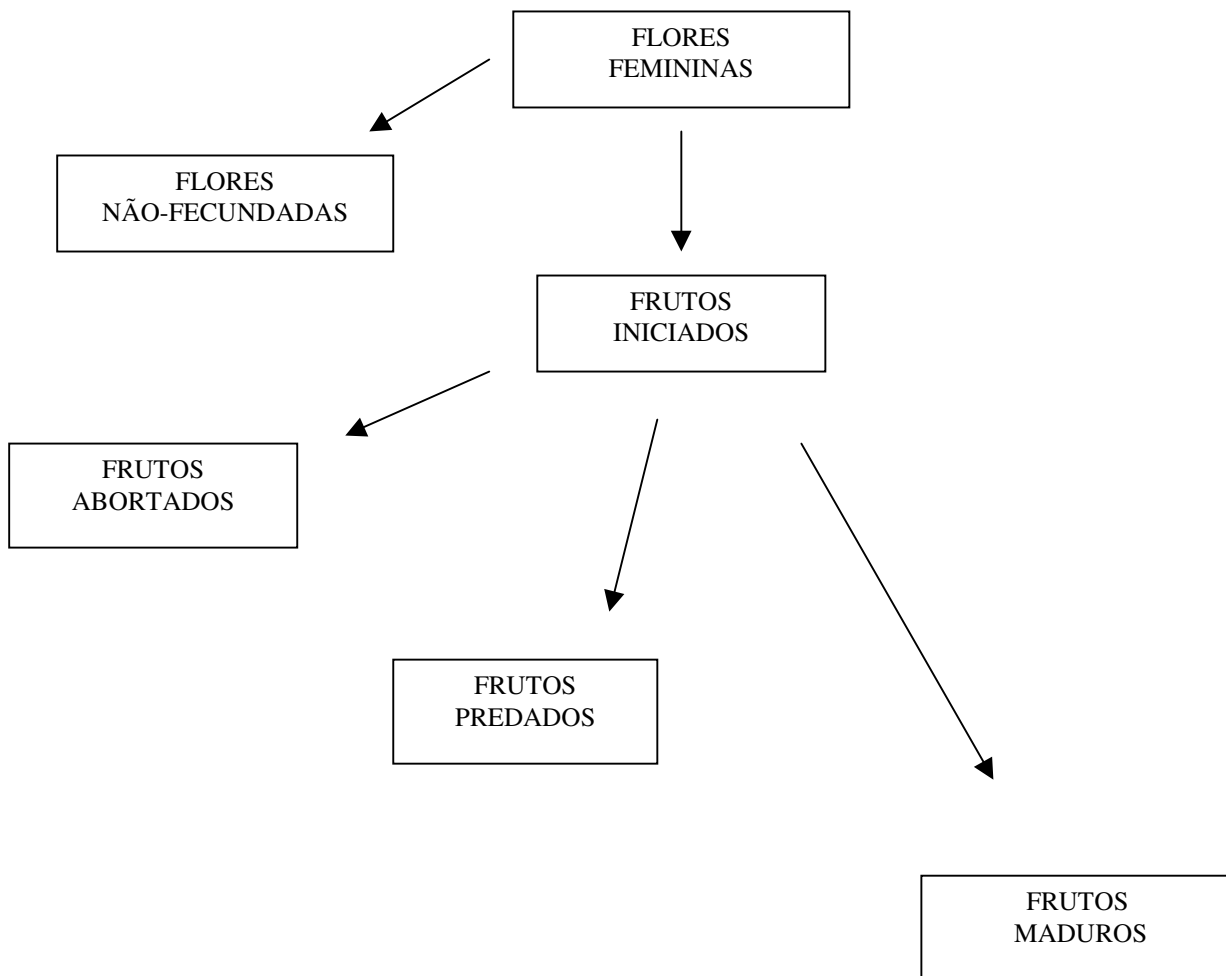






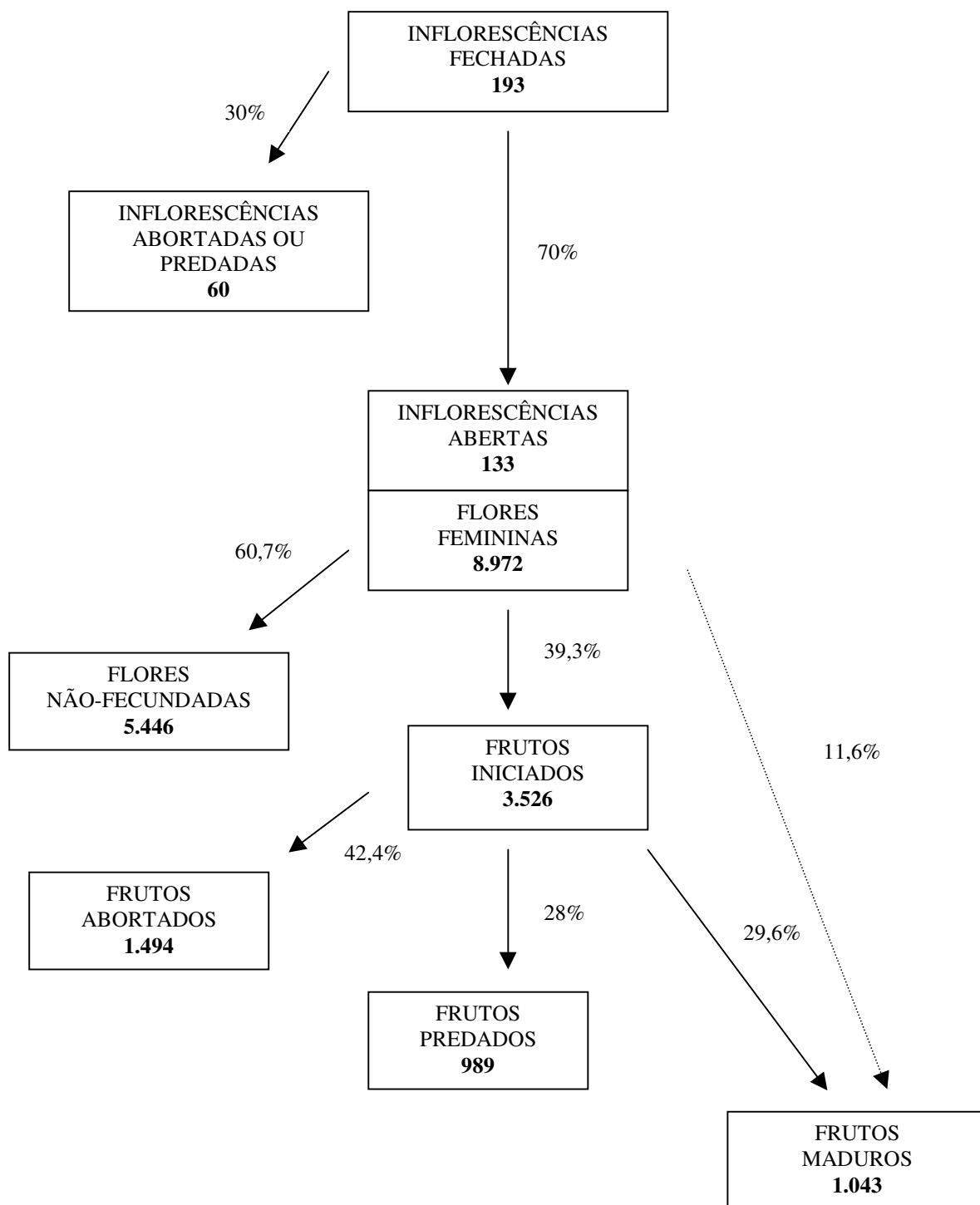


**Figura 12. Produção total de estruturas reprodutivas por parcela experimental durante a estação reprodutiva 2006-2007: Inflorescências fechadas (Infl fch); Inflorescências abertas (Infl ab); Infrutescências contendo pelo menos um fruto iniciado (Infr jv); Infrutescências contendo pelo menos um fruto maduro (Infr md). O número total de estipes com mais de 30 cm em cada parcela é dado entre parênteses.**

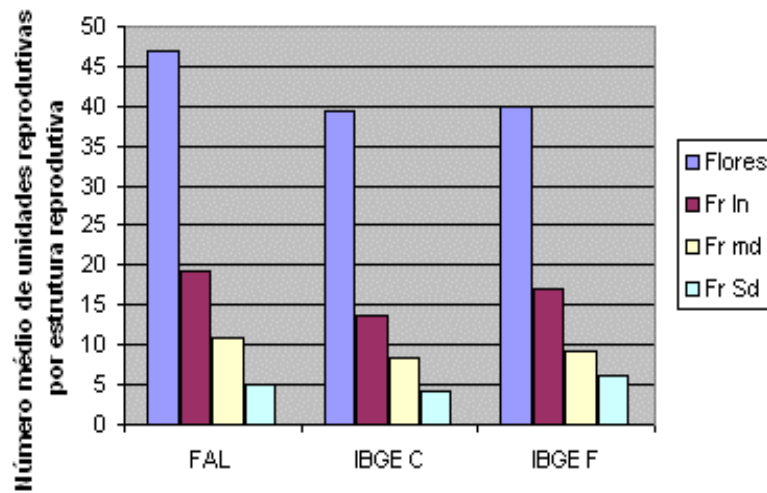


**Figura 13. Esquema de destinos possíveis de uma flor feminina após a antese. A categoria flores não-fecundadas inclui aquelas flores que foram abortadas ou predadas.**

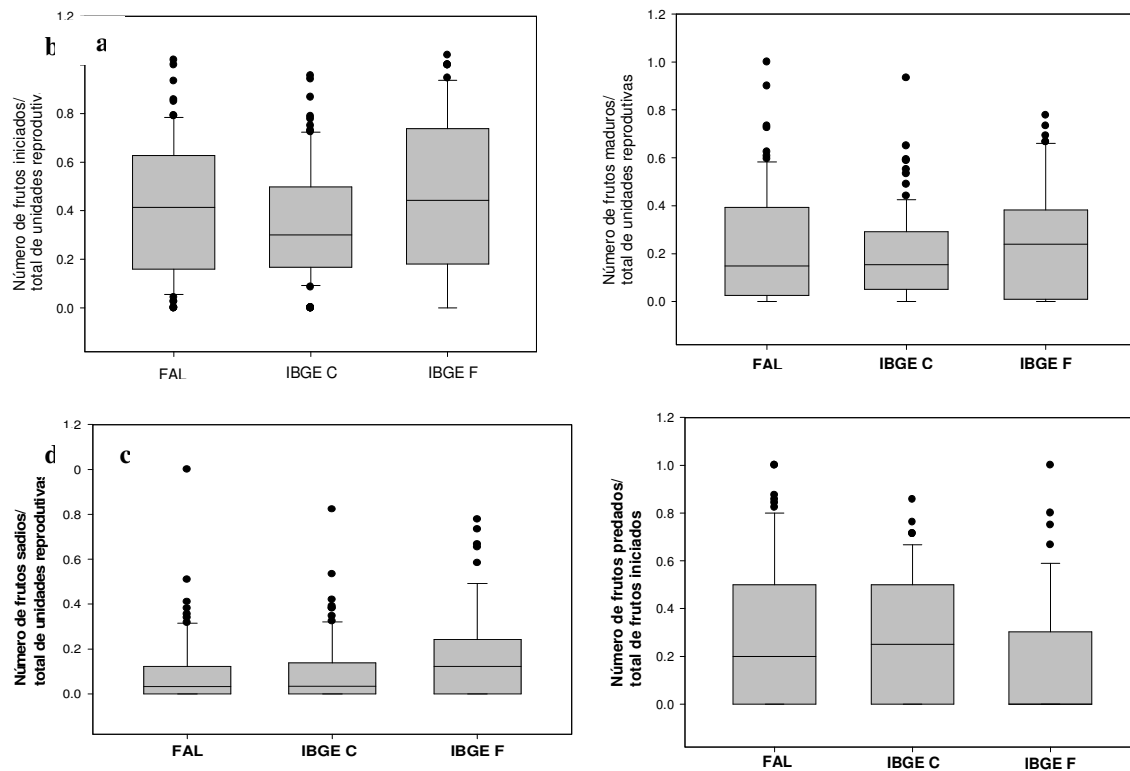




**Figura 14. Esquema de destinos possíveis das estruturas e unidades reprodutivas produzidas pelos indivíduos de *S. flexuosa* amostrados. A parte superior do esquema, de inflorescências fechadas a inflorescências abertas, refere-se apenas à estação reprodutiva de 2006-2007. A parte inferior do esquema, de flores femininas à frutos maduros, refere-se ao total de amostras representativas coletadas durante as estações reprodutivas de 2006-2007 e 20007-2008 em todas as áreas experimentais.**

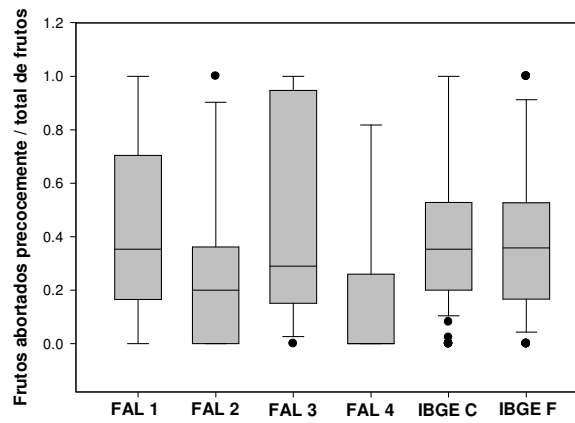
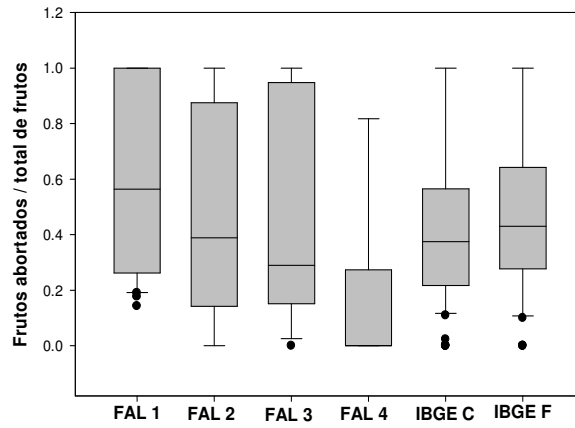


**Figura 15. Produtividade das estruturas reprodutivas nos três conjuntos de dados. O número médio de unidades reprodutivas produzidas por estrutura é apresentado para cada parcela experimental: Frutos iniciados (Fr in); Frutos maduros (Fr md); Frutos sadios (Fr sd). IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo**



**Figura 16. Box plot (medianas e quartis) das taxas de iniciação (a), maturação (b), sucesso reprodutivo (c) e predação de frutos (d) para os três conjuntos de dados. FAL: conjunto de parcelas da FAL, IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo.**

b



c

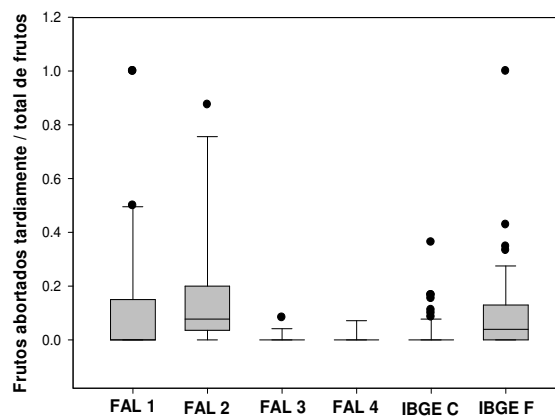


Figura 17. Box plot (medias e quartis) das taxas de aborto total (a), precoce (b) e tardio (c) para os três conjuntos de dados. FAL: conjunto de parcelas da FAL, IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo.

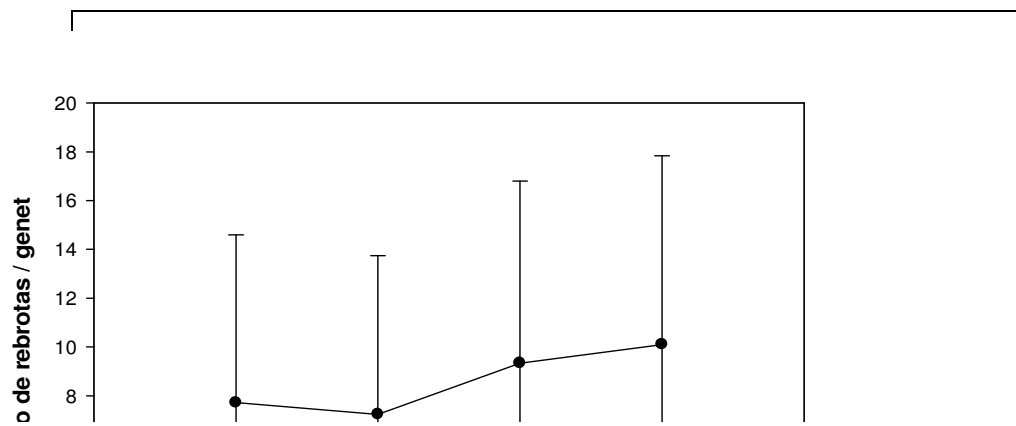
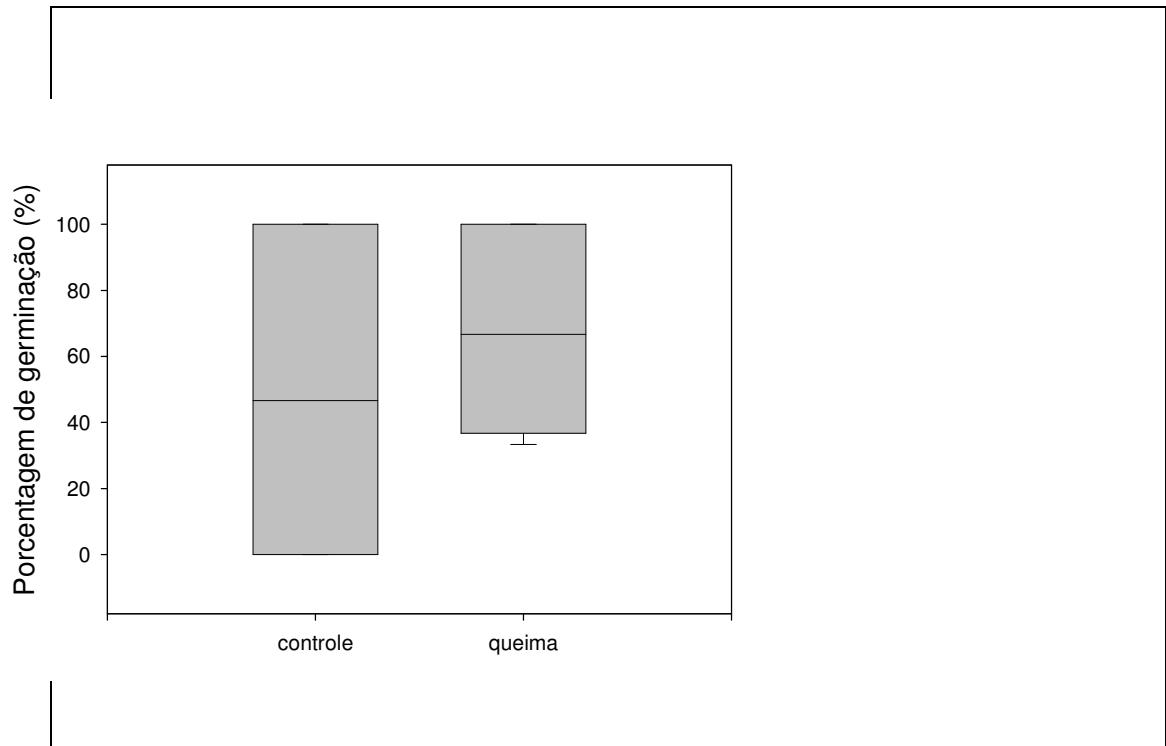


Figura 18. Porcentagem de germinação de sementes queimadas ou não-queimadas

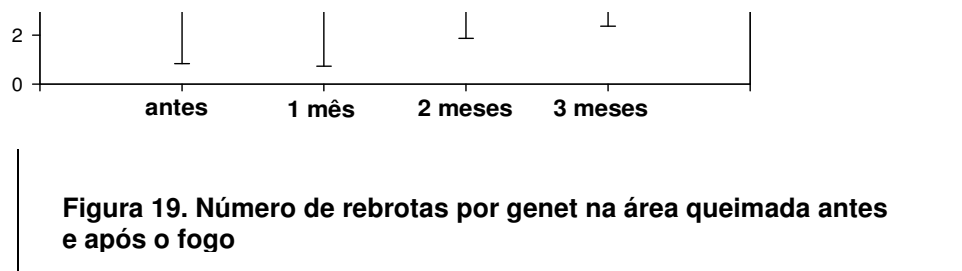
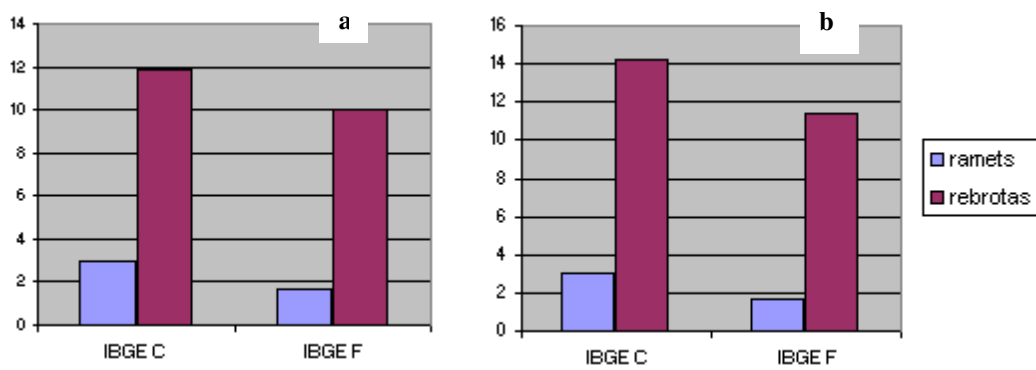
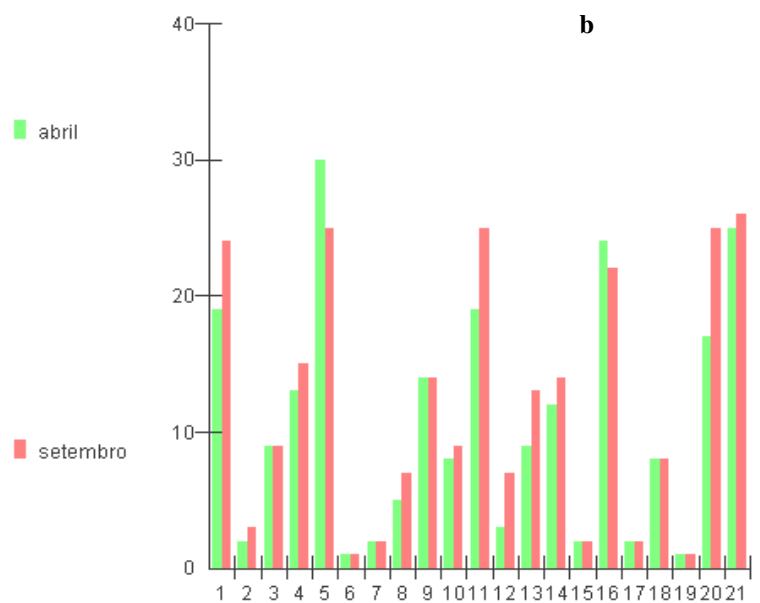
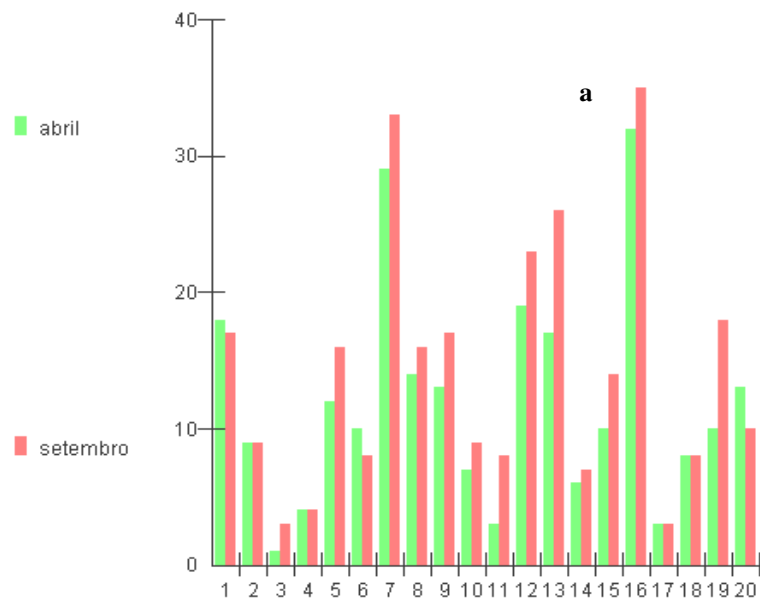


Figura 19. Número de rebrotas por genet na área queimada antes e após o fogo



**Figura 20. Número médio de ramets e rebrotas dos indivíduos localizados nas parcelas fogo e tratamento em abril (a) e setembro (b)**



**Figura 21. Gráficos de colunas justapostas apresentando o número de rebrotas por genet na área controle (a) e queimada (b) em abril e em setembro, antes e após o período de seca.**

**Tabela 1. Valores de F (diagonal inferior) e probabilidades (diagonal superior) do teste de Watson-Williams para a diferença na distribuição das fenofases entre as três parcelas da FAL.**

Pré-floração			Pré-floração				
INÍCIO DA FENOFASE			PICO DA FENOFASE				
	FAL 1	FAL 3	FAL 4		FAL 1	FAL 3	FAL 4
FAL 1	-----	0.564	0.324	FAL 1	-----	0.144	0.553
FAL 3	0.353	-----	0.135	FAL 3	2.474	-----	0.2
FAL 4	1.068	2.758	-----	FAL 4	0.375	1.951	-----
Floração			Floração				
	FAL 1	FAL 3	FAL 4		FAL 1	FAL 3	FAL 4
FAL 1	-----	0.243	0.37	FAL 1	-----	0.954	0.075
FAL 3	1.522	-----	0.148	FAL 3	0.004	-----	0.219
FAL 4	0.873	2.571	-----	FAL 4	3.86	1.778	-----
Frutificação			Frutificação				
	FAL 1	FAL 3	FAL 4		FAL 1	FAL 3	FAL 4
FAL 1	-----	0.287	0.873	FAL 1	-----	0.578	0.541
FAL 3	1.252	-----	0.463	FAL 3	0.329	-----	0.981
FAL 4	0.027	0.593	-----	FAL 4	0.398	6.34x10 <sup>-4</sup>	-----
Dispersão			Dispersão				
	FAL 1	FAL 3	FAL 4		FAL 1	FAL 3	FAL 4
FAL 1	-----	0.888	0.098	FAL 1	-----	0.299	0.1
FAL 3	0.021	-----	0.257	FAL 3	1.215	-----	0.393
FAL 4	3.336	1.525	-----	FAL 4	3.281	0.829	-----

**Tabela 2. Valores de F (diagonal inferior) e probabilidades (diagonal superior) do teste de Watson-Williams para a diferença na distribuição das fenofases entre os três conjuntos de dados.**

Pré-floração			Pré-floração				
INÍCIO DA FENOFASE			PICO DA FENOFASE				
	FAL	IBGE C	IBGE F		FAL	IBGE C	IBGE F
FAL	-----	0.521	0.47	FAL	-----	0.121	0.619
IBGE C	0.421	-----	0.196	IBGE C	2.536	-----	0.493
IBGE F	0.534	1.74	-----	IBGE F	0.253	0.482	-----
Floração			Floração				
	FAL	IBGE C	IBGE F		FAL	IBGE C	IBGE F
FAL	-----	0.544	0.396	FAL	-----	0.466	0.426
IBGE C	0.377	-----	0.675	IBGE C	0.545	-----	0.884
IBGE F	0.742	0.179	-----	IBGE F	0.651	0.022	-----
Frutificação			Frutificação				
	FAL	IBGE C	IBGE F		FAL	IBGE C	IBGE F
FAL	-----	0.806	0.88	FAL	-----	0.595	0.298
IBGE C	0.061	-----	0.927	IBGE C	0.289	-----	0.589
IBGE F	0.023	0.009	-----	IBGE F	1.12	0.298	-----
Dispersão			Dispersão				
	FAL	IBGE C	IBGE F		FAL	IBGE C	IBGE F
FAL	-----	0.534	0.912	FAL	-----	0.458	0.173
IBGE C	0.396	-----	0.428	IBGE C	0.568	-----	0.536
IBGE F	0.012	0.649	-----	IBGE F	1.953	0.394	-----



**Tabela 3. Resultados de estatística circular descritiva para as três fenofases consideradas.  $\mu$  = ângulo médio,  $r$  = vetor médio,  $K$  = parâmetro de concentração,  $p$  = probabilidade associada ao teste de Rayleigh de significância do ângulo médio.**

	INÍCIO					PICO				
	$\mu$	$r$	$K$	$Z$	$p$	$\mu$	$r$	$K$	$Z$	$p$
PRÉ-FLORAÇÃO	11/11/2006	0.88	4.35	39.95	0.00	17/12/2006	0.87	4.12	39.26	0.00
FLORAÇÃO	11/2/2007	0.84	3.53	34.20	0.00	21/2/2007	0.86	3.98	34.31	0.00
FRUTIFICAÇÃO	21/3/2007	0.87	4.10	37.68	0.00	20/4/2007	0.84	3.53	34.89	0.00
DISPERSÃO	14/10/2007	0.82	3.13	28.92	0.00	5/11/2007	0.89	5.01	32.77	0.00

**Tabela 4. Média  $\pm$  desvio-padrão do número de unidades reprodutivas produzidas por estrutura. Fr In: frutos iniciados, Fr md: frutos maduros, Fr Sd: frutos sadios. IBGE C: IBGE controle, IBGE F: IBGE fogo**

	FAL	IBGE C	IBGE F
<b>Flores</b>	53.6 $\pm$ 33.1	39.3 $\pm$ 21.9	40.1 $\pm$ 20.5
<b>Fr In</b>	22.4 $\pm$ 20.1	13.8 $\pm$ 12.7	17.0 $\pm$ 14.6
<b>Fr md</b>	12.8 $\pm$ 15.1	8.4 $\pm$ 10.6	9.3 $\pm$ 9.2
<b>Fr Sd</b>	6.2 $\pm$ 10.7	4.1 $\pm$ 7.9	6.1 $\pm$ 6.3

**Tabela 5. Resultados do teste de Kruskal-Wallis para as diferenças entre as diversas taxas e parcelas experimentais Os resultados significativos são assinalados com asteriscos.**

		Iniciação frutos	Maturação frutos	Sucesso reprodutivo	Predação	Aborto total	Aborto precoce	Aborto tardio
FAL 1-4	H	3.15	5.3338	1.1897	3.5364	12.601	8.3241	13.7078
	p (0.05)	0.3691	0.1489	0.7555	0.3161	0.0056*	0.0398*	0.0033*
FAL+IBGE C+IBGE F	H	4.8786	1.1049	7.4252	7.0567			
	p (0.05)	0.0872	0.5755	0.0244*	0.0294*			
IBGEC+IBGEF	H					0.9837	0.2368	12.119
	p (0.05)					0.3213	0.6265	0.0005*
TODAS	H					15.5256	11.9868	28.1437
	p (0.05)					0.0083*	0.035*	0*

**Tabela 6. Resultados do teste de Student-Newman-Keuls para a comparação entre os postos médios dos grupos comparados, conforme indicado. Grupos distintos são indicados por diferentes sobrescritos. NR: não-realizado.**

	Sucesso reprodutivo	Predação	Aborto total	Aborto precoce	Aborto tardio
FAL	99.9932 <sup>a</sup>	103.2826 <sup>a</sup>	NR	NR	NR
IBGE C	100.5588 <sup>a</sup>	102.6987 <sup>a</sup>			
IBGE F	126.7407 <sup>b</sup>	77.913 <sup>b</sup>			
FAL 1	NR	NR	119.4167 <sup>a</sup>	103.8167 <sup>a</sup>	111.7833 <sup>a</sup>
FAL 2			93.9333 <sup>ab</sup>	71.8 <sup>ab</sup>	139.2 <sup>a</sup>
FAL 3			89.6 <sup>ab</sup>	100.5667 <sup>a</sup>	70.5333 <sup>b</sup>
FAL 4			39.7778 <sup>c</sup>	46.6111 <sup>b</sup>	69.8889 <sup>b</sup>
IBGE C			93.3654 <sup>b</sup>	103.4744 <sup>a</sup>	80.4231 <sup>b</sup>
IBGE F			103.1522 <sup>ab</sup>	98.4891 <sup>a</sup>	115.6413 <sup>a</sup>

**Tabela 7. Resultados da ANOVA de medidas repetidas para a variação no número de rebrotas por genet entre abril e setembro de 2007 nas áreas controle (IBGE C) e submetida a queima (IBGE F).**

<b>RAMETS</b>		
	abril	setembro
H	2.3484	2.3484
p	0.1254	0.1254

<b>REBROTAS</b>		
	abril	setembro
F	0.2005	0.5355
p	0.661	0.5247

**Tabela 8. Resultados da ANOVA de medidas repetidas para a variação no número de rebrotas por genet entre abril e setembro de 2007 nas áreas controle (IBGE C) e submetida a queima (IBGE F)**

	IBGE C	IBGE F
F tratamento	11.1554	4.9763
P	< 0.0001*	0.0006*
F indivíduos	30.9978	39.0627
P	< 0.0001	< 0.0001