

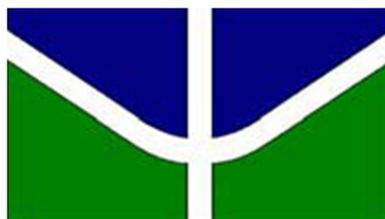
UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA – UNB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

Tese de Doutorado

**ASPECTOS DA ECOLOGIA DE ARECACEAE EM ÁREAS DE
CERRADO *SENSU STRICTO* DO DISTRITO FEDERAL, BRASIL.**

Morgana Maria Arcanjo Bruno

Brasília
2013.



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA – UNB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**ASPECTOS DA ECOLOGIA DE ARECACEAE EM ÁREAS DE CERRADO
SENSU STRICTO DO DISTRITO FEDERAL, BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Ecologia.

Morgana Maria Arcanjo Bruno

Orientador: John Du Vall Hay

Brasília, novembro de 2013.



Tese de Doutorado

MORGANA MARIA ARCANJO BRUNO

Título:

“Aspectos ecológicos de Arecaceae em áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, Brasil”.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. John Du Vall Hay
Presidente / Orientador
ECL/UnB

Prof. Dr. Edison Ryoiti Sujii
Membro Titular
Embrapa/Cenargen

Prof. Dr. José Roberto Pujol-Luz
Membro Titular
ZOO/UnB

Prof. Dr. Eddie Lenza de Oliveira
Membro Titular
UNEMAT

Prof. Dra. Renata Corrêa Martins
Membro Titular
BOT/UnB

Prof. Dr. Raimundo Paulo Barros Henriques
Suplente
ECL/UnB

Brasília, 29 de novembro de 2013.

Dedicatória

**Aos meus pais, irmãos, filhos, sobrinhos, amigos e
mestres deste e de outros planos.**

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, professor John Hay, não só pela orientação, mas por toda paciência, atenção, exemplo e amizade nesses sete anos de convivência.

Aos doutores Edson Sujii, José Roberto Pujol, Eddie Lenza, Raimundo Henriques e Renata Martins, pelas valiosas sugestões durante a avaliação da tese.

Aos queridos professores, Heloísa Miranda, Mercedes Bustamente, Haridasan Mundayatan e Regina Macedo, pelo exemplo e aprendizado.

Ao amigo Mardônio, pelo apoio no campo, e pelos momentos de descontração e desbravamento.

Aos professores Dalva Matos, Emerson Vieira, Raimundo Henriques e Aldicir Scariot, pelas dicas e correções deste trabalho, ainda na fase de projeto.

A Cris Pujol, pela identificação do predador.

As minhas animadas filhotas/estagiárias, Carla, Helen, Mariana, Patrícia e Angélica, por TUDO!

Aos companheiros de trabalho da Universidade Católica de Brasília, em especial, professora Lourdes Elmoor Loureiro e Elaine Cristina Nunes, pela confiança e apoio no fechamento da tese durante este último ano.

Aos professores anjos, Luciano Milhomens e Chesterton Ulisses, pelo exemplo, e imprescindível ajuda nos momentos de grande desesperança.

À amiga e “revisora”, Marisa Mamede, um grande exemplo de competência, e de que quando se é honesto e ama o que faz, dá sim pra fazer várias coisas ao mesmo tempo.

À amiga Klécia, pela “orientação” e os bons momentos de descontração.

À família Pereira, pelos cuidados com o meu filhote, tornando possível o desenvolvimento de todo esse trabalho.

À minha irmã de coração Kílvia Craveiro, pelos bons conselhos, exemplos e apoio desde o princípio.

À Emily Thorn pelo exemplo de determinação, motivadores e imprescindíveis na reta final.

Ao amigo de farra e de cruz Rodrigo Augusto, por me aturar e pelas conversas, visitas, passeios, jantares e financiamentos.

Ao amigo Sérgio Macêdo, pela oportunidade de conhecer alguém tão guerreiro, que me faz querer avançar sempre, sem medo e com a certeza de uma prosperidade.

Bem como, por me proporcionar a convivência com outras raridades como o Paulo, a Carla e o Viner.

Aos meus amigos Raquel e Aulus, pelos almoços/jantares, risadas, críticas, conselhos, aulas... e aí ...!

À Universidade de Brasília pelo apoio logístico e infraestrutura essencial para realização deste trabalho.

Aos órgãos e gestores responsáveis pelas áreas de preservação do Parque Nacional de Brasília, Estação Ecológicas de Águas Emendadas, Fazenda Água Limpa e Reserva Ecológica do IBGE, onde foram realizadas as coletas.

Ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) e IBGE, pelos dados de precipitação utilizados neste trabalho.

A CAPES pela bolsa de doutorado a mim concedida.

Por fim, e por tudo, agradeço a Deus que de infinitas formas, agiu naqueles que contribuíram para a execução desse estudo através dos conselhos, autorizações, críticas, soluções, momentos de descontração, e principalmente, de silêncio.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS.....	ix
INTRODUÇÃO GERAL.....	14
Motivações	16
Objetivos específicos.....	18
Descrição das áreas de coleta de dados	19
Espécies estudadas	22
CAPÍTULO 1: Fenologia de espécies do gênero <i>Syagrus</i> (ARECAEAE) em diferentes áreas de cerrado <i>sensu stricto</i> do Distrito Federal.....	27
RESUMO.....	27
Introdução.....	28
Objetivos específicos.....	31
Materiais e Métodos.....	31
Resultados.....	35
Caracterização da precipitação e sua relação com as fenofases reprodutivas...	35
Fenologia reprodutiva das espécies	40
Discussão.....	66
Conclusão	80
Referências Bibliográficas.....	80
CAPÍTULO 2: Sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão de frutos de ARECACEAE em cerrado <i>sensu stricto</i> , Distrito Federal, Brasil.....	92
RESUMO.....	92
Introdução.....	93
Objetivo.....	97
Materiais e métodos.....	97
Resultados.....	101
Discussão.....	112
Conclusão	118
Referências bibliográficas.....	119

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa das áreas de preservação onde foram realizadas as coleta. (A) Estação Ecológica de Águas Emendadas – ESECAE, (B) Parque Nacional de Brasília – PNB, (C) Fazenda Água Limpa – FAL e (D) Reserva Ecológica do IBGE – RECOR. Fonte: (<http://www.brasil-turismo.com/distrito-federal/meio-ambiente.htm>)..... 20

Figura 2. Área de estudo após queima ocorrida em setembro de 2011 na Fazenda Água Limpa – FAL (A), indivíduos de *Syagrus petraea* (B) e *Butia archeri* (D), e infrutescência de *S. flexuosa* (C) queimados. (Foto: Bruno 2011)..... 22

CAPÍTULO 1: Fenologia de espécies do gênero *Syagrus* (ARECAEAE) em diferentes áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal

Figura 3. Esquema da distribuição circular com o início (01/out) e final (30/set) do ano considerados neste estudo..... 34

Figura 4. Distribuição da precipitação total (mm) nos três anos do estudo nas áreas Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL)..... 37

Figura 5. Brácteas pedunculares da espécie *S. comosa* destruídas por predação no PNB. (Foto: Bruno 2010)..... 46

CAPÍTULO 2: Sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão em frutos de ARECACEAE em cerrado *sensu stricto*, Distrito Federal, Brasil

Figura 6. Mediana e quartil inferior e superior, do número de flores femininas, sucesso reprodutivo (%), taxa de predação (%) e taxa total de aborto (%), das espécies *Allagoptera campestris* (Ac), *A. leucocalyx* (Al), *Syagrus comosa* (Sc) e *S. flexuosa* (Sf)..... 104

Figura 7. Predação de frutos da espécie *Syagrus flexuosa*. Frutos com larva no interior (A e D), parasita em diferentes estágios de desenvolvimento (A e B), e castanha no interior de fruto sadio (C) (Fotos: Bruno 2012)..... 112

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: Fenologia de espécies do gênero *Syagrus* (ARECAEAE) em diferentes áreas de cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal

- Tabela 1. Coeficiente de Correlação de Spearman (ρ) para a precipitação acumulada e as fenofases reprodutivas (prefloração, floração e frutificação) nos três anos, da espécie *S. comosa*, nas áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL). (Correlações significativas em negrito)..... 39
- Tabela 2. Coeficiente de Correlação de Spearman (ρ) para a precipitação acumulada e as fenofases reprodutivas (prefloração, floração e frutificação) nos três anos, da espécie *S. flexuosa*, nas áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL). (Correlações significativas em negrito)..... 39
- Tabela 3. Coeficiente de Correlação de Spearman (ρ) para a precipitação acumulada e as fenofases reprodutivas (prefloração, floração e frutificação) nos três anos, da espécie *S. petraea*, nas áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL). (Correlações significativas em negrito)..... 41
- Tabela 4. Ângulo médio (μ), teste de Rayleigh (Z) e (p), teste de Watson-Williams (F) e diferença entre os anos das fenofases de prefloração, floração e frutificação da espécie *S. comosa* nas áreas de Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL).. 44
- Tabela 5. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa*. (Diferenças significativas em negrito)..... 45
- Tabela 6. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área do Parque Nacional de Brasília (PNB) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa*. (Diferenças significativas em negrito)..... 46
- Tabela 7. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Fazenda Água Limpa (FAL) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa*. (Diferenças significativas em negrito)..... 47
- Tabela 8. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre as áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL), das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa* nos três anos..... 47

Tabela 9. Tabela 4. Ângulo médio (μ), teste de Rayleigh (Z) e (p), teste de Watson-Williams (F) e diferença entre os anos das fenofases de prefloração, floração e frutificação da espécie <i>S. flexuosa</i> nas áreas de Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL).....	52
Tabela 10. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Fazenda Água Limpa (FAL) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie <i>S. flexuosa</i> . (Diferenças significativas em negrito).....	51
Tabela 11. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie <i>S. flexuosa</i> . (Diferenças significativas em negrito).....	54
Tabela 12. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Parque Nacional de Brasília (PNB) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie <i>S. flexuosa</i> . (Diferenças significativas em negrito).....	54
Tabela 13. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre as áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL), das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie <i>S. flexuosa</i> nos três anos.	56
Tabela 14. Tabela 4. Ângulo médio (μ), teste de Rayleigh (Z) e (p), teste de Watson-Williams (F) e diferença entre os anos das fenofases de prefloração, floração e frutificação da espécie <i>S. petraea</i> nas áreas de Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL).....	59
Tabela 15. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie <i>S. petraea</i> . (Diferenças significativas em negrito).....	60
Tabela 16. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Parque nacional de Brasília (PNB) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie <i>S. petraea</i> . (Diferenças significativas em negrito).....	60
Tabela 17. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Fazenda Água Limpa (FAL) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie <i>S. petraea</i> . (Diferenças significativas em negrito).....	61

Tabela 18. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre as áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL), das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. flexuosa* nos três anos. 65

Tabela 19. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da PNB das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. petraea*. (Diferenças significativas em negrito)..... 59

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2: Sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão em frutos de ARECACEAE em cerrado *sensu stricto*, Distrito Federal, Brasil

Tabela 19. Número de infrutescências, flores femininas e frutos maduros sadios contabilizados para as espécies <i>Allagoptera campestris</i> , <i>A. leucocalyx</i> , <i>Syagrus comosa</i> e <i>S. petraea</i>	101
Tabela 20. Porcentagem do sucesso reprodutivo (SR) e as taxas de iniciação de frutos (TI), maturação de frutos (TM), predação pré-dispersão de frutos (TP), aborto total de frutos (AT), aborto precoce (AP) e aborto tardio (AF) das espécies <i>Allagoptera campestris</i> , <i>A. leucocalyx</i> , <i>Syagrus comosa</i> e <i>S. flexuosa</i> em áreas de preservação no cerrado <i>sensu stricto</i> do Distrito Federal.....	103
Tabela 21. Mediana e quartis inferior e superior do número de flores femininas (NFF), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação (TP) e taxa de total de aborto (AT), das espécies <i>Allagoptera campestris</i> , <i>A. leucocalyx</i> , <i>Syagrus comosa</i> e <i>S. flexuosa</i> em áreas de preservação no cerrado <i>sensu stricto</i> do Distrito Federal.....	105
Tabela 22. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie <i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).....	106
Tabela 23. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os valores brutos do número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos com aborto precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT), frutos produzidos (FP), frutos maduros predados (FMP), amostrados para espécie <i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).....	107
Tabela 24. Coeficiente correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie <i>Allagoptera leucocalyx</i> (Mart.) Mart. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).....	107

Tabela 25. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os valores brutos do número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos com aborto precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT), frutos produzidos (FP), frutos maduros predados (FMP), amostrados para espécie <i>Allagoptera leucocalyx</i> (Mart.) Kuntze. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).....	108
Tabela 26. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie <i>Syagrus comosa</i> (Mart.) Mart. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).....	109
Tabela 28. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie <i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).....	110
Tabela 29. Coeficiente de correlação de Spearman entre os valores brutos do número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos com aborto precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT), frutos produzidos (FP), frutos maduros predados (FMP), amostrados para espécie <i>Syagrus flexuosa</i> (Mart.) Becc. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).	111

RESUMO GERAL

Em resposta à estacionalidade climática dos ambientes, as espécies vegetais possuem mecanismos que tornam possível sua sobrevivência e reprodução durante o período desfavorável ao desenvolvimento. Sítios ativos ou sumidouros de recursos (folhas e gemas foliares, flores e gemas florais) competem por água, nutrientes e metabólitos dentro da planta, levando a uma distribuição temporal das funções como produção de flores e folhas. O resultado disto é a geração de um padrão fenológico típico da espécie que traduz a adaptação desta à sazonalidade do ambiente. Diferentes estratégias fisiológicas conduzem a comportamentos fenológicos que permitem às espécies superar o estresse hídrico sazonal. Todavia, nas palmeiras, diversos padrões de floração são observados, sugerindo a ausência de condicionalismos específicos da forma de crescimento sobre a sazonalidade, sincronia e previsibilidade da estação de floração. O padrão de crescimento essencialmente uniforme das palmeiras oferece uma oportunidade interessante para a avaliação da influência das características morfológicas sobre a fenologia reprodutiva. Quando comparadas com as demais espécies de um mesmo bioma, as palmeiras são frequentemente consideradas espécies ecologicamente importantes por apresentarem pouca sincronia de frutificação e representarem, em épocas de escassez de alimentos, importante fonte de recursos para a fauna. A maioria das palmeiras possui síndrome de dispersão zoocórica. Na subfamília Arecoideae, praticamente todas as espécies apresentam frutos com mesocarpos carnosos e epicarpos coloridos, os quais altamente são atrativos para vertebrados. Todavia, em muitas espécies de palmeiras, menos de 50% dos indivíduos que florescem produzem frutos que se desenvolvem até a maturidade, devido à grande quantidade perdida por aborto. Adicionalmente, patógenos e predadores de sementes especializados em flores, frutos e sementes são reconhecidos como agentes de regulação de populações de várias espécies de plantas tropicais. Estes são responsáveis por altas taxas de mortalidade de frutos dispersos, particularmente na proximidade da planta-mãe, onde são encontrados em maior concentração, bem como frutos não dispersos, nos quais chegam a ser responsáveis por cerca de 80% de mortalidade das sementes produzidas em ambientes naturais e cultivados. Sendo a compreensão dos padrões biológicos uma importante ferramenta para a avaliação da oferta de recursos, manejo e conservação das espécies o presente projeto visou estudar os atributos relacionados à reprodução sexuada de espécies de palmeiras nativas do cerrado *sensu stricto*, do Distrito Federal, considerando como objetivos: (i) descrever a fenologia reprodutiva das espécies *Syagrus comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* no período de três anos, considerando as seguintes fenofases: prefloração, floração e frutificação; (ii) verificar a relação entre a fenologia das espécies e a sazonalidade climática do cerrado do DF; (iv) avaliar possível variação intra- e interanual na fenologia reprodutiva das espécies, numa mesma área e entre as áreas; (v) determinar taxas ecológicas relacionadas ao sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão dos frutos das espécies *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze, *Allagoptera leucocalyx* (Drude) Kuntze, *Syagrus comosa* (Mart.) Mart. e *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc. As coletas de campo foram realizadas em áreas de cerrado *sensu stricto* do Parque Nacional de Brasília (PNB), Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Estação Experimental Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do IBGE (RECOR). As áreas selecionadas apresentaram diferentes históricos de queima, com algumas destas sofrendo queimada durante o período do estudo. O solo das áreas é caracterizado como sendo do tipo latossolo distrófico com alta saturação de alumínio, a altitude média é de 1.150 m. O clima é tipicamente sazonal, com duas estações bem definidas: uma chuvosa e outra seca. Os meses mais chuvosos são os de novembro a março, período no qual ocorrem, 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. A temperatura média anual é de 22°C, sendo a média das máximas 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. Para efetuar a correlação da precipitação com os eventos fenológicos considerados neste estudo, foi utilizada a precipitação acumulada dos dez dias antes da data das coletas. Na descrição da fenologia reprodutiva das espécies *S. comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea*, e verificar se existe relação entre o comportamento fenológico e a sazonalidade climática do cerrado do DF, foram selecionados 20 indivíduos em cada uma das áreas de estudo (PNB, ESECAE e FAL), os quais foram acompanhados quinzenalmente para observação do estado fenológico reprodutivo de outubro/2009 a outubro/2012, e observadas as fenofases de prefloração, floração e frutificação. Na análise da distribuição dos fenômenos fenológicos, durante os três anos do estudo, foram empregados métodos para dados com distribuição circular. Para análise das distribuições foi observado o ângulo médio (μ) e o vetor médio (r) conforme definidos por Fisher (1993). Em seguida, testada a uniformidade na distribuição das observações ao longo do ciclo anual, utilizando o teste de Rayleigh (Z). Para testar se há diferença entre os ângulos médios de duas ou mais distribuições, foi utilizado o teste F adaptado para o caso circular proposto por Watson & Williams. Para verificar o

grau de associação entre a fenologia das espécies e a precipitação, para cada área foi calculado o coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os anos e as fenofases observadas, separadamente. Para avaliação do sucesso reprodutivo das espécies *A. campestris*, *A. leucocalyx*, *S. comosa* e *S. flexuosa* foram realizadas coletas nas áreas PNB, ESECAE, FAL e RECOR, e todas as infrutescências foram coletadas de janeiro a outubro de 2012. Para determinação de do sucesso reprodutivo e taxas ecológicas relacionadas à produção, aborto e predação pré-dispersão dos frutos, foram feitas coletas das infrutescências em indivíduos presentes nas áreas citadas acima. Após coletadas, as infrutescências tiveram contabilizadas suas quantidades de: flores femininas, frutos iniciados, frutos abortados (precocemente ou tardiamente), frutos desenvolvidos e frutos predados. Quando possível, foi realizada a identificação dos predadores dos frutos/sementes, com auxílio de especialista. O coeficiente de correlação de Spearman (ρ) foi aplicado para verificar se o número de flores femininas, frutos maduros, frutos produzidos, total de frutos abortados, frutos com aborto precoce, frutos com aborto tardio e frutos maduros predados se relacionam entre si, bem como, se existe relação entre os valores obtidos da taxa de iniciação, taxa de maturação, taxa de predação taxa total de aborto, taxa de aborto precoce, taxa de aborto tardio e sucesso reprodutivo. As espécies *S. comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* apresentaram comportamento fenológico sazonal para as fenofases de prefloração, floração e frutificação durante os três anos de estudo, entretanto com variações na época de ocorrência e duração entre os anos. A precipitação local acumulada dos dez dias antes das datas de coleta em geral foi fracamente correlacionada com as fenofases de prefloração, floração e frutificação, e distúrbios como fogo e predação, observados em algumas áreas durante o período de estudo, parecem ter responsabilidade sobre as variações encontradas. As espécies apresentaram diferentes variações nas fenofases de prefloração, floração e frutificação entre os anos numa mesma área e entre as áreas. As diferentes variações observadas na fenologia das espécies de palmeiras apresentadas neste trabalho ressalta a importância de pesquisas com maior amostragem no tempo e espaço. Séries mais longas de registros fenológicos poderão fornecer maior confiança sobre as relações entre as variações interanuais nos padrões fenológicos com os fatores abióticos, como precipitação e fogo, bem como, permitir inferências sobre os efeitos desses padrões na dinâmica do ecossistema local. As espécies *A. campestris*, *A. leucocalyx*, *S. comosa* e *S. flexuosa* apresentaram sucesso reprodutivo de 20,8%, 8,9%, 33,6% e 22,5% respectivamente. *A. campestris*, *A. leucocalyx*, *S. comosa* e *S. flexuosa* tiveram respectivamente, 6,4%, 6,0%, 11,1% e 36,3% dos seus frutos predados antes de dispersos. As espécies *A. campestris*, *A. leucocalyx* e *S. flexuosa* apresentaram taxas de aborto dos frutos de 18,3%, 26% e 22,1%, respectivamente. A espécie *S. comosa* teve taxa total de aborto de apenas 2,1%. Foram identificados em frutos pré-dispersos das espécies *S. comosa* (Mart.) Mart. e *S. flexuosa* (Mart.) Becc., apenas dois tipos de insetos, um predador pertencente à família Curculionidae (Coleoptera), e um parasitoide da família Braconidae (Hymenoptera). O baixo sucesso reprodutivo observado na maioria das espécies, neste estudo foi relacionado ao aborto e a predação pré-dispersão. Entretanto, em nenhum dos dois casos foi feito o estudo aprofundado desses processos. Partindo da acentuada predação observada em algumas espécies, uma importante questão não abordada em muitas espécies nativas, incluindo as palmeiras, é a época em que ocorre a predação pré-dispersão. Apesar de grande parte dos trabalhos tratarem da predação em frutos, é conhecido que a mesma pode ocorrer ainda em óvulos e ovário, o que no caso das palmeiras pode ser o mais provável, tendo em vista a resistência do endocarpo. A identificação no nível de espécie dos predadores, assim como a comprovação da ação de himenópteros como parasitoides, ou como predadores de frutos, podem contribuir no esclarecimento, não só do papel e importância das palmeiras na interação com a fauna, mas também na real contribuição da predação em caso de baixo sucesso reprodutivo. Considerando a possibilidade de o aborto precoce ser provocado por predação, e não por limitação de recursos ou fatores genéticos.

Palavras-chave: palmeiras, reprodução, frutificação, floração, Curculionidae.

ABSTRACT

In response to climate seasonality environment, plant species have mechanisms that allow their survival and reproduction during unfavorable development. Active sites or resources sinks (leaves and leaf buds, flowers and flower buds) compete for water, nutrients and metabolites within the plant, leading to a temporal distribution of functions such as production of flowers and leaves. The result is the generation of a typical phenological pattern of species that reflects its adaptation to environmental seasonality. Different physiological strategies lead to phenological behaviors that allow species to overcome seasonal water stress. However, in palm trees, many flowering patterns are observed, suggesting the absence of specific constraints of the form of growth on seasonality, synchrony and predictability of flowering season. The essentially uniform growth pattern of palm trees offers an interesting opportunity to assess the influence of morphology on reproductive phenology. When compared with other species of the same biome, the palm trees are often considered ecologically important species for having little fruiting synchrony and represent, in times of food shortage, an important resource for wildlife. Most palms features zoochoric dispersion syndrome. The subfamily Arecoideae, virtually all species have fleshy fruits with mesocarp and epicarp colorful, which are highly attractive to vertebrates. However, in many species of palm trees, less than 50 % of individuals who produce flowers fruits that grows to maturity, due to the large amount lost by abortion. Additionally, pathogens and predators of seeds in specialized flowers, fruits and seeds are recognized as agents of regulation of populations of several species of tropical plants. These are responsible for high mortality rates of dispersed fruits, especially near the parent plant, where they are found in higher concentrations, as well as fruit not dispersed, in which can be responsible for about 80 % mortality of seed produced in natural and cultivated environments. With an understanding of biological patterns an important tool for the assessment of resource availability, management and conservation of the species present project aimed to study the attributes related to sexual reproduction of species of palms native cerrado *sensu stricto*, of Distrito Federal, considering how goals: (i) describe the reproductive phenology of species *Syagrus comosa*, *S. flexuosa* and *S. petraea* in three years, considering the following phenological phases of pre-flowering, flowering and fruiting, (ii) investigate the relationship between the phenology of species and seasonality of savanna, (iv) evaluate possible variation intra - and interannual in reproductive phenology species, in the same area and between areas, (v) determine ecological rates related to reproductive success, miscarriage and pre-dispersal predation of fruit of species *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze, *A. leucocalyx* (Drude) Kuntze, *S. comosa* (Mart) Mart. and *S. flexuosa* (Mart.) Becc. The field sampling was conducted in areas of cerrado *sensu stricto* of the Parque Nacional de Brasília (PNB), Reserva Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Fazenda Água Limpa (FAL) and Reserva Ecológica do IBGE (RECOR). The soil of the area is characterized as the type dystrophic Latosol with high aluminum saturation, the average altitude is 1,150 m. The climate is typically seasonal, with two distinct seasons: a rainy season and a dry season. The rainiest months are November to March, during which occur on average 75% of total annual precipitation. The dry season usually begins in May and ends in September. The months of June, July and August are the driest. The average annual temperature is 22°C, with an average maximum of 27°C and the minimum, 15,4°C. The hottest months are September and October, with monthly average temperatures up to 25,6°C. June and July are the coldest months, with average temperatures around 20°C. To perform the correlation between precipitation and the phenological events considered in this study, the accumulated rainfall of ten days before the date of collection was used. To describing the reproductive phenology of species *S. comosa*, *S. flexuosa* and *S. petraea*, and check whether there is a relationship between phenology and seasonality of the cerrado of DF, 20 individuals were selected in each of the study areas (PNB, ESECAE and FAL) were followed fortnightly for observing the reproductive growth stage October/2009 to October/2012, and observed phenophases of pre-flowering, flowering and fruiting. To Analysis of the distribution of phenological phenomena during the three years of the study, methods for data with circular distribution were employed. Then was tested the uniformity in the distribution of observations over the annual cycle, using the Rayleigh test (Z). To test for difference between the average angles of two or more distributions, we used the F test adapted by Watson & Williams. To check the degree of association between the phenology of species and precipitation of each area, the Spearman correlation coefficient (ρ) was calculated between the years and stages observed, separately. To assess the reproductive success of the species *A. campestris*, *A. leucocalyx*, *S. comosa* and *S. flexuosa* samples were collected within PNB, ESECAE, FAL and RECOR areas, and all inflorescences were collected from January to October 2012. To determine reproductive success and ecological rates related to production, abortion and pre-dispersal fruit predation, collections were made in the infructescences individuals present in the areas mentioned above. After collection, the inflorescences were recorded amounts thereof of: female flowers, fruits started, aborted fruits (early or late), developed fruit and preyed fruits. When possible, the identification of predators of fruits / seeds was

performed with the aid of an expert. The Spearman correlation coefficient (ρ) was used to verify that the number of female flowers, ripe fruit, fruit production, total aborted fruits, fruits with early abortion, late abortion and fruit with ripe fruits preyed relate to each other, as well as if there is a relationship between the values of the rate of initiation, maturation rate, predation rate overall rate of abortion, early abortion rate, rate of late abortion and reproductive success. The species *S. comosa*, *S. flexuosa* and *S. petraea* showed seasonal phenology for phenophases of pre-flowering, flowering and fruiting during the three years of study, though with variations in time of occurrence and duration between years. The cumulative local precipitation of the ten days before the collection dates generally was weakly correlated with the phenological phases of pre-flowering, flowering and fruiting, and disturbances such as fire and predation observed in some areas during the study period, appear to have responsibility for the variations found. The species showed different variations in phenological phases of aestivation, flowering and fruiting between years in the same area and between areas. Different variations observed in the phenology of species of palm trees presented in this paper highlights the importance of further studies with larger samples in time and space. Longer series of phenological records may provide greater confidence about the relationships between interannual variations in phenology with abiotic factors such as rainfall and fire as well, allowing inferences about the effects of these patterns in the dynamics of the local ecosystem. The palm species *A. campestris*, *A. leucocalyx*, *S. comosa* and *S. flexuosa* showed reproductive success of 20.8%, 8.9%, 33.6% and 22.5% respectively. *A. campestris*, *A. leucocalyx*, *S. comosa* and *S. flexuosa* were respectively 6.4%, 6.0%, 11.1% and 36.3% of its preyed fruits pre-dispersed. The species *A. campestris*, *A. leucocalyx* and *S. flexuosa* had abortion rates of 18.3% fruit, 26% and 22.1%, respectively. The species *S. comosa* had complete abortion rate of only 2.1%. Were identified in pre-dispersed fruits of the species *S. comosa* (Mart.) Mart. and *S. flexuosa* (Mart.) Becc., only two types of insects, a predator belonging to the family Curculionidae (Coleoptera), and parasitoid of the family Braconidae (Hymenoptera). The low reproductive success observed in most species, this study related to abortion and pre-dispersal predation. However, in neither case the in-depth study of these processes was made. Leaving the sharp predation observed in some species, an important issue not addressed in many native species, including palm trees, is the time when the pre-dispersal predation occurs. While much of the work in treating predation fruit is known that it may also occur in eggs and ovary, which in the case of palm trees may be more likely, in view of the strength of the core material. The identification at the species level predators, as well as evidence of action as hymenoptera parasitoids, predators or as fruit, can contribute to clarify not only the role and importance of palms in the interaction with the fauna, but also the actual contribution predation in case of low reproductive success. Considering the possibility of early miscarriage be caused by predation, and not by limitation of resources or genetic factors.

Keywords: palm trees, reproduction, fruiting, flowering, Curculionidae.

INTRODUÇÃO GERAL

Dentre as famílias vegetais, as palmeiras (Arecaceae) ocupam lugar de destaque devido a seu grande valor na ornamentação; confecção de artefatos como cestos, vassouras, peneiras; construções rústicas; indústria de cosméticos e como fonte alimentar humana e animal (Pinard 1993; Mendonça 2006; Rufino et al. 2008; Portela et al. 2009). Seus frutos e palmitos são frequentemente comercializados na forma de produtos elaborados como doces, bebidas e óleos em feiras e mercados de muitas cidades do Brasil Central.

No Cerrado, as palmeiras ocorrem em todas as suas fitofisionomias (Lorenzi et al. 1996). Embora poucos estudos fitossociológicos considerem as palmeiras em seus levantamentos (Andrade et al. 2002; Saporetti et al. 2003; Balduino et al. 2005), alguns registram algumas espécies de palmeiras em posições relevantes no ‘ranking’ de valor de importância (VI) (Ribeiro et al. 1985; Oliveira-Filho et al. 1989; Lenza et al. 2011), o que revela a importância da família nas comunidades vegetais deste ambiente.

Em resposta à estacionalidade climática dos ambientes, as espécies vegetais possuem mecanismos que tornam possível sua sobrevivência e reprodução durante o período desfavorável ao desenvolvimento. Sítios ativos ou sumidouros de recursos (folhas e gemas foliares, flores e gemas florais) competem por água, nutrientes e metabólitos dentro da planta, levando a uma distribuição temporal das funções como produção de flores e folhas (Borchert 1983; Rathcke & Lacey 1985; Singh & Kushwaha 2005). O resultado disto é a geração de um padrão fenológico típico da espécie que traduz a adaptação desta à sazonalidade do ambiente (Oliveira 1998).

No caso do Cerrado, o período desfavorável corresponde à seca sazonal, quando há aumento da restrição hídrica (Sarmiento 1984). Diferentes estratégias fisiológicas conduzem a comportamentos fenológicos que permitem às espécies superar o estresse

hídrico sazonal (Oliveira 1998). Todavia, nas palmeiras, diversos padrões de floração são observados, sugerindo a ausência de condicionalismos específicos da forma de crescimento sobre a sazonalidade, sincronia e previsibilidade da estação de floração (De Steven et al. 1987).

O padrão de crescimento essencialmente uniforme das palmeiras oferece uma oportunidade interessante para a avaliação da influência das características morfológicas sobre a fenologia reprodutiva (De Steven et al. 1987). Nestas espécies, os estipes monopodiais crescem continuamente a partir de um único meristema e produzem novas folhas sequencialmente, com uma também sequencial morte e queda das folhas velhas (Corner 1966). Uma única gema de inflorescência axilar pode ser iniciada a cada nó da folha no mesmo momento de formação da mesma, e as inflorescências surgem através de um rápido crescimento e expansão da gema pré-formada (De Steven et al. 1987). Assim, a produção de inflorescências está temporalmente associada à produção de folhas.

Este padrão de crescimento pode limitar a variedade de padrões fenológicos reprodutivos possíveis entre as espécies de palmeiras (De Steven et al. 1987). Além disso, uma produção contínua de folhas pode prover o potencial para a atividade reprodutiva também contínua (não sazonal), devido à direta associação entre as gemas das inflorescências e o desenvolvimento de folhas (De Steven et al. 1987).

Quando comparadas com as demais espécies de um mesmo bioma, as palmeiras são frequentemente consideradas espécies ecologicamente importantes (Peres 2000) por apresentarem pouca sincronia de frutificação e representarem, em épocas de escassez de alimentos, importante fonte de recursos para a fauna (Galetti 1996; Peres 1994; Terborgh 1986). A maioria das palmeiras possui síndrome de dispersão zoocórica (Uhl & Dransfield 1987). Na subfamília Arecoideae, praticamente todas as espécies

apresentam frutos com mesocarpos carnosos e epicarpos coloridos, os quais altamente são atrativos para vertebrados (Uhl & Dransfield 1987).

Todavia, em muitas espécies de palmeiras, menos de 50% dos indivíduos que florescem produzem frutos que se desenvolvem até a maturidade, devido à grande quantidade perdida por aborto (De Steven et al. 1987). Adicionalmente, patógenos e predadores de sementes especializados em flores, frutos e sementes são reconhecidos como agentes de regulação de populações de várias espécies de plantas tropicais (Janzen 1970). Estes são responsáveis por altas taxas de mortalidade de frutos dispersos, particularmente na proximidade da planta-mãe, onde são encontrados em maior concentração (Janzen 1970), bem como frutos não dispersos, nos quais chegam a ser responsáveis por cerca de 80% de mortalidade das sementes produzidas em ambientes naturais e cultivados (Andersen 1988; Janzen 1970; 1971; Zhang et al.1997).

No Cerrado, ao contrário das florestas pluviais, poucos estudos enfocam a fenologia de palmeiras (Scariot et al. 1995; Quevedo 2007; Mamede 2008) produção e aborto de frutos, bem como a predação pré-dispersão de sementes desta família tão importante (Donatti 2004; Christianini 2006; Vidal 2007).

Motivações

Entre os vários trabalhos sobre ecologia de palmeiras do cerrado, encontra-se a minha dissertação de mestrado, a qual não só me iniciou no estudo das espécies vegetais do cerrado, mas também foi minha principal fonte de suposições sobre quais fatores podiam melhor explicar os padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos, observados naquela ocasião em uma única área e durante apenas o curto período de um ano de levantamento de dados em campo.

Conhecendo a importância dos fatores climáticos, e de suas variações ao longo dos anos, assim como o poder de uma queimada sobre os diferentes atributos da vegetação, a vontade de conhecer como se comportavam as “minhas” palmeiras em relação a alguns parâmetros como produção dos recursos, flores e frutos, não apenas no espaço de um ano, mas por um tempo maior, e em variadas áreas, foi a principal motivação para aceitar o desafio de desenvolver a proposta de doutorado.

Das características reprodutivas observadas no mestrado, uma em especial me chamou atenção - a baixa conversão de flores em frutos maduros. Durante as coletas de dados, não foram poucas as vezes que presenciei a abundância de inflorescências, as quais perfumavam e pareciam encantar, não só a mim, mais a uma grande quantidade de insetos na área de coleta. Entretanto, foi surpreendente descobrir no final do trabalho, que tamanho investimento na maioria das vezes não tinha sido compensado com uma grande produção de frutos maduros e sadios. Surgia aí mais um mistério a desvendar.

A cada etapa da pesquisa, novos questionamentos e respostas foram surgindo, e a possibilidade de mais quatro anos de estudo foi muito bem recebida por mim. Infelizmente, quatro anos ainda é pouco tempo para encontrar todas as respostas, mas com certeza foi tempo suficiente para o início de uma longa lista de perguntas. E visando começar a respondê-las o quanto antes, este trabalho se deteve em dois pontos centrais, os quais, é claro, continuam relacionados às palmeiras do cerrado *sensu stricto*, entretanto, considerando dessa vez somente as espécies do gênero *Syagrus* quando o assunto é fenologia reprodutiva (1), mas envolvendo as seis espécies presentes no cerrado sentido restrito do DF, quando o assunto abordado é o sucesso reprodutivo, e sua relação com o aborto e a predação pré-dispersão dos frutos e sementes (2).

Para melhor compreensão dos temas abordados neste trabalho, o mesmo foi estruturado em dois capítulos, o primeiro tendo como objetivo descrever os padrões de oferta de recursos, através de análise da fenologia reprodutiva das espécies *Syagrus comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea*, e o segundo, visando verificar taxas ecológicas relacionadas à produção, aborto de frutos e predação pré-dispersão das sementes das espécies de palmeiras nativas do cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal.

A seguir, visando fornecer uma visão esquemática das etapas seguidas para o alcance dos resultados deste trabalho, apresentarei os objetivos específicos, descrição das áreas de coleta de dados e espécies estudadas.

Objetivos específicos

(i) Descrever a fenologia reprodutiva das espécies *Syagrus comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* no período de três anos, considerando as seguintes fenofases: prefloração, floração e frutificação;

(ii) Verificar a relação entre a fenologia das espécies e a sazonalidade climática do cerrado do DF;

(iv) Avaliar possível variação intra- e interanual na fenologia reprodutiva das espécies, numa mesma área e entre as áreas;

(v) Determinar taxas ecológicas relacionadas ao sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão dos frutos das espécies *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze, *Allagoptera leucocalyx* (Drude) Kuntze, *Syagrus comosa* (Mart.) Mart. e *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc.

Descrição das áreas de coleta de dados

As coletas de campo foram realizadas em áreas de cerrado *sensu stricto* do Parque Nacional de Brasília (PNB), Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Estação Experimental Fazenda Água Limpa (FAL) e Reserva Ecológica do IBGE (RECOR) (Fig. 1).

As quatro áreas experimentais fazem parte do núcleo da Reserva da Biosfera do Cerrado (RBC). As zonas núcleos da RBC-DF são compostas por cinco instituições, duas distritais, a Estação Ecológica de Águas Emendadas com 10.547 ha e a Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília com 5.000 ha, e três instituições federais, o Parque Nacional de Brasília com 30.000 ha, a Estação Ecológica do IBGE com 1.360 ha e a Fazenda Água Limpa da UNB com 4.340 ha, totalizando 51.247 ha (disponível em <http://www.rbma.org.br/mab/unesco>). No Parque Nacional de Brasília, encontra-se situado o lago artificial de Santa Maria, que abastece parte do Distrito Federal, além de garantir a qualidade da água de dois importantes contribuintes do Lago Paranoá: os córregos Torto e Bananal (disponível em <http://www.ibram.df.gov.br>). A área da FAL compõe ainda, juntamente com a Reserva do Jardim Botânico de Brasília, Reserva Ecológica do IBGE e outras áreas circunvizinhas, a APA das Bacias do Gama e Cabeça-de-Veados, perfazendo um total aproximado de 10.000 hectares de área protegida contínua.

O solo das áreas é caracterizado como sendo do tipo latossolo distrófico com alta saturação de alumínio (Haridasan 2000), a altitude média é de 1.150 m. O clima, assim como em todo o Brasil Central, é tipicamente sazonal, com duas estações bem definidas: uma chuvosa e outra seca. Os meses mais chuvosos são os de novembro a março, período no qual ocorrem, em média, 75% do total anual de precipitação. A estação seca geralmente começa em maio e termina em setembro. Os meses de junho,

Levando em consideração a importância da precipitação para os fenômenos fenológicos, e sabendo que neste estudo as observações foram feitas em três áreas distintas (PNB, ESECAE e FAL), com considerável distância entre elas (FAL-PNB 40 km; PNB-ESECAE 70 km) (ver Fig. 1), os dados de precipitação média dos três anos de estudo foram obtidos em estações meteorológicas próximas das áreas em questão, ficando a precipitação média anual de 2009 a 2012 para PNB, ESECAE e FAL: 1.517 mm, 1.195,75 mm e 1.417,5 mm, respectivamente (<http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>).

Histórico de queima das áreas – A área de cerrado *sensu stricto* selecionada na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) apresentou o último registro de queima há mais de 20 anos, permanecendo assim durante todo o período do estudo. As áreas do Parque Nacional (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL) não haviam sofrido queimas há aproximadamente 15 e 8 anos, respectivamente. Entretanto, as duas áreas foram atingidas por fogo durante o período do estudo.

Em setembro de 2010 no PNB, o fogo queimou totalmente a parte aérea das espécies acaules - *S. petraea* e *A. campestris*, e parcialmente as espécies *S. comosa* e *S. flexuosa*, ocasionando nestas a perda das estruturas reprodutivas e extremidades das folhas. Curiosamente, os indivíduos da espécie *S. flexuosa*, mesmo quando presentes nas partes mais afetadas da área queimada foram menos atingidos. Tal proteção ao fogo pode ter sido consequência da retirada das rebrotas na base dos *ramets* em janeiro de 2010, para um estudo sobre a reprodução vegetativa, que não foi abordado nessa tese. Este procedimento pode ter tido o efeito similar ao da confecção de um aceiro.

Na FAL, a queimada ocorreu no final do segundo ano do estudo, em setembro de 2011, destruindo totalmente a parte aérea de todos os indivíduos das espécies estudadas, e levando à remarcação dos mesmos nesta área (Fig. 2).

Na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), foi utilizada a parcela bienal modal do Projeto Fogo. Esta parcela é submetida a queima bienal no mês de agosto, que é justamente o período das coletas das infrutescências, utilizadas para análise do sucesso reprodutivo, e encontrava-se há dois anos sem queima.



Figura 2. Área de estudo após queima ocorrida em setembro de 2011 na Fazenda Água Limpa – FAL (A), indivíduos de *Syagrus petraea* (B) e *Butia archeri* (D), e infrutescência de *S. flexuosa* (C) queimados. (Foto: Bruno 2011).

Espécies estudadas

A família Arecaceae possui aproximadamente 3.000 espécies distribuídas entre 190 e 240 gêneros (Lorenzi et al. 2004; Souza & Lorenzi 2005; Henderson 2002),

representando a terceira maior família em riqueza dentre as monocotiledôneas tropicais (Uhl & Drainsfield 1987). Em um levantamento rápido, Hawkes (1952) comprovou a ocorrência de 67 gêneros e 550 espécies nativas nas Américas. Estudos mais recentes, contudo, apontam somente para o Brasil, a presença de 208 espécies nativas e 175 exóticas (Lorenzi et al. 2004). Para o Cerrado o número de gêneros varia entre 12 e 14, e o número de espécies entre 29 e 88 (Leitman et al. 2012; Lorenzi et al. 2010; Mendonça et al. 1998; 2008). Martins & Filgueiras, em estudo realizado em 2006 sobre a família Arecaceae no Distrito Federal (DF), relataram a presença de 14 espécies nativas, distribuídas em oito gêneros.

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 (Martins & Filgueiras 2006). Destacam-se tanto pelo recurso natural e econômico que representam às populações humanas, como pelo seu papel ecológico nas formações vegetais onde ocorrem (Scariot et al. 1995; Peres 1994), pelo fornecimento de alimento para uma série de animais frugívoros (Herderson et al. 2000; Galetti et al. 1992; Peres 1994; Reis et al. 2000).

De acordo com Henderson (2002), a família Arecaceae pode ser subdividida em 15 grandes grupos representando linhas evolutivas distintas. O grupo dos cocosóides não espinhosos, ao qual pertencem os gêneros abordados nesse estudo, *Allagoptera* e *Syagrus*, 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 são de distribuição neotropical (Henderson 2002).

Para esse estudo, foram selecionadas as seis espécies que ocorrem no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal. As descrições das espécies neste trabalho seguem o modelo apresentado por Martins & Filgueiras (2006).

* *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze

Presente nos cerrados do Brasil nos estados da Bahia, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná e São Paulo, numa altitude de 600-1500 m a.n.m (Henderson *et al.* 1995). Ocorre ainda na Argentina e Paraguai. Floresce de novembro a fevereiro e frutifica de janeiro a maio (Martins & Filgueiras 2006). Possui potencial ornamental e frutos bastante utilizados pela fauna regional (Lorenzi *et al.* 2004).

Planta monóica, protândrica, com 0,35-1 m de altura; estipe solitário, subterrâneo; com 2-10 folhas pinadas com folíolos lanceolados, eretos. Inflorescência interfoliar, não ramificada, espiciforme, atingindo de 23-57 cm de comprimento. Flores estaminadas creme-esverdeadas, irregularmente ovais, sésseis e subsésseis; três sépalas, valvares, brevemente unidas na base. Frutos verde-amarelos, ovóides a elipsóides; epicarpo liso; mesocarpo pouco fibroso, polposo, adocicado; endocarpo delgado; uma semente (Martins & Filgueiras 2006).

* *Allagoptera leucocalyx* (Drude) Kuntze

Com ocorrência nos estados da Bahia, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Paraná, sul do Pará e São Paulo. Em campos e cerrados, são encontradas em áreas abertas, secas, rochosas, freqüentemente com solos arenosos. Florescem de março a maio e frutificam em janeiro, fevereiro a agosto (Martins & Filgueiras 2006) em altitudes variando de 200-700 m a.n.m. (Henderson *et al.* 1995).

Planta monóica, protândrica, com 0,6-1,4 m de altura; estipe solitário, subterrâneo. Possui oito folhas com 1,2-1,6 m de comprimento; folíolos, lanceolados,

erectos, inseridos em diferentes planos. Inflorescência interfoliar, não ramificada, espiciforme, com 27-44 cm. Flores estaminadas amarelo-esverdeadas ou amarelo-palha, navicular-irregulares, sésseis e subsésseis; Flores pistiladas creme-esverdeadas, semi-ovóides, anguladas, sésseis; três sépalas, imbricadas, livres. Frutos amarelo-esverdeados, semi-ovóides; epicarpo liso; mesocarpo pouco fibroso, polposo, adocicado; endocarpo pétreo; uma semente (Martins & Filgueiras 2006).

* *Syarus comosa* (Mart.) Mart.

Conhecido como côco-babão, côco-católé, jerivá, guabiroba ou palmito-amargoso, ocorre no Brasil nos cerrados, encostas rochosas, zonas de transição entre cerrado e florestas dos estados da Bahia, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Maranhão, Minas Gerais, Pará, Piauí e Tocantins (Henderson et al. 1995). Floresce de fevereiro a outubro e frutifica de janeiro, fevereiro, julho e outubro (Martins & Filgueiras 2006).

Planta monóica, protândrica, inerme, de 0,4-4,2 m de altura; estipe solitário, evidente, curto. Com 5-6 folhas pinadas; folíolos reduplicados, isolados ou em grupos de 2 a 3, em dois planos, erectos. Inflorescência interfoliar, ramificada em primeira ordem. Flores estaminadas creme, semi-obovais, subsésseis. Flores pistiladas creme, ovóides, sésseis. Frutos verde-amarelados, obovóides; epicarpo liso, fibroso; mesocarpo fibroso; endocarpo ósseo; com uma semente (Martins & Filgueiras 2006).

* *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc.

Popularmente conhecida como côco-do-campo, côco-de-raposa, palmito-amargoso entre outros, possui alto potencial paisagístico e frutos comestíveis apreciados pela fauna (Lorenzi et al. 2004). As folhas são utilizadas na prensagem da massa de mandioca a fim de que o princípio ativo (ácido cianídrico) desta raiz seja eliminado antes de ser usada como alimento (Noblick 1996). Ocorre no Brasil nos

cerrados, florestas e áreas perturbadas com solos arenosos e rochosos dos estados da Bahia, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Rio de Janeiro, São Paulo e Tocantins (Henderson et al. 1995). Floresce e frutifica durante quase todo o ano (Martins & Filgueiras 2006).

Planta monóica, protândrica, inerme, de 1-3 m de altura; estipe cespitoso, evidente, curto. Com 8-12 folhas pinadas; folíolos reduplicados. Inflorescência interfoliar, ramificada em primeira ordem. Flores estaminadas amarelas, elíptico-irregulares, pediceladas, sésseis. Flores pistiladas amarelas, piramidais, sésseis; estigma trifido, apical. Frutos obovóides; epicarpo liso; mesocarpo fibroso, polposo; endocarpo ósseo; uma semente (Martins & Filgueiras 2006).

* *Syagrus petraea* (Mart.) Becc.

Ocorre nos cerrados de solos arenosos a rochosos, em florestas e campos limpos nos estados da Bahia, Distrito Federal, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Roraima, São Paulo e Tocantins (Martins & Filgueiras 2006). Floresce de março a novembro e frutifica em maio e de setembro a novembro (Martins & Filgueiras 2006).

Planta monóica, protândrica, inerme, de 0,7-1,2 m de altura; estipe solitário, subterrâneo. Com 2-6 folhas pinadas; folíolos, lanceolados. Inflorescência interfoliar, espiciforme ou ramificada em primeira ordem, 11-31 cm. Flores estaminadas cremes, elíptico-irregulares, subsésseis. Flores pistiladas cor creme, oval-irregulares, sésseis; estigma trifido, apical. Frutos creme-esverdeados, obovóides, com bicos, liberam resina cor de caramelo; epicarpo liso a fibroso; mesocarpo, polposo; endocarpo ósseo (Martins & Filgueiras 2006).

Fenologia de espécies do gênero *Syagrus* (ARECAEAE) em diferentes áreas do cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal.

RESUMO:

(i) Os padrões fenológicos das espécies tropicais são heterogêneos e podem variar em uma população devido à idade, ao tamanho e sexo dos indivíduos, e em diferentes microhábitats. A variação nos padrões de floração e frutificação tem implicações em muitos aspectos da comunidade ecológica, como a organização e estrutura dessa comunidade, a biologia populacional e a evolução das estratégias reprodutivas. Fatores ambientais como as variações sazonais na precipitação, mudanças na temperatura, fotoperíodo e radiação, tem sido citados como as principais causas para os padrões fenológicos observados nas plantas. Nas palmeiras diversos padrões de floração são observados, novamente sugerindo a ausência de condicionalismos específicos no desenvolvimento da arquitetura de crescimento sob o grau de sazonalidade, sincronia e previsibilidade da estação de floração. Apesar da importância ecológica e econômica das palmeiras, a biologia da população de muitas de suas espécies é ainda desconhecida. Sendo a compreensão dos padrões biológicos uma importante ferramenta para a avaliação da oferta de recursos, manejo e conservação das espécies o presente projeto visou estudar os atributos da reprodução sexuada das espécies *Syagrus comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* no período de três anos, em três áreas de preservação do cerrado *sensu stricto*, do Distrito Federal. Para descrever a fenologia reprodutiva das espécies e verificar se existe relação entre o comportamento fenológico e a sazonalidade climática, em cada uma das áreas de estudo (PNB, ESECAE e FAL), foram selecionados 20 indivíduos adultos, acompanhados quinzenalmente para observação do estado fenológico reprodutivo de dezembro/2009 a setembro/2012 na FAL e de outubro/2009 a setembro/2012 na ESECAE e PNB. Para a análise da distribuição dos eventos fenológicos foi empregada estatística circular. Para testar a uniformidade na distribuição das observações ao longo do ciclo anual, foi utilizado o teste de Rayleigh (Z). Para testar se há diferença entre os ângulos médios de duas ou mais distribuições, foi utilizado o teste F adaptado para o caso circular proposto por Watson & Williams. Para verificar o grau de associação entre a fenologia das espécies e a sazonalidade climática para cada área foi calculado o coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os anos e as fenofases observadas, separadamente. As espécies *S. comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* apresentaram comportamento fenológico sazonal para as fenofases de prefloração, floração e frutificação durante os três anos de estudo. Entretanto houve variações na época de ocorrência e duração entre os anos. A precipitação local acumulada dos dez dias antes das datas de coleta em geral foi fracamente correlacionada com as fenofases de prefloração, floração e frutificação, e distúrbios como fogo e predação, observados em algumas áreas durante o período de estudo, parecem ter responsabilidade sobre as variações encontradas.

Palavras-chave: Arecaceae, palmeiras, fogo, frutificação, floração.

Introdução

A fenologia de espécies vegetais tropicais tem emergido como um importante foco para pesquisas ecológicas, não somente por sua relevância para estrutura e funcionamento dos sistemas ecológicos, mas devido seu potencial de contribuir para o avanço do conhecimento em questões globais de modelagem, monitoramento e mudanças climáticas (Singh & Kushwaha 2005).

Dentre os parâmetros funcionais, a fenologia, associada a fatores abióticos, é importante para a compreensão de temas como regeneração e reprodução vegetal, organização temporal de recursos dentro das comunidades, interações planta-animal e evolução da história de vida dos animais, que utilizam as plantas como recurso alimentar (Morellato & Leitão Filho 1996; Van Schaik, Terborgh & Wright 1993).

Fisiologicamente, vários sítios ativos ou sumidouros de recursos (folhas e gemas foliares, flores e gemas florais) competem por água, nutrientes e metabólitos dentro de um mesmo indivíduo, resultando em particionamento no tempo das funções de produção de flores e folhas (Borchert 1983; Rathcke & Lacey 1985; Singh & Kushwaha 2005).

Cada estágio fenológico é denominado de fenofase, e se caracteriza por mudanças externamente visíveis nos indivíduos. Existem quatro principais fenofases consideradas nos estudos com vegetais: queda de folhas, folhas novas, floração e frutificação (Antunes & Ribeiro 1999).

Os padrões fenológicos das espécies tropicais são heterogêneos e podem variar em uma população devido à idade, ao tamanho e sexo dos indivíduos, e em diferentes microhabitats (Newstrom et al. 1994). A variação nos padrões de floração e frutificação tem implicações em muitos aspectos da comunidade ecológica, como a organização e estrutura dessa comunidade, a biologia populacional e a evolução das estratégias reprodutivas (Bawa, 1983).

Fatores ambientais como as variações sazonais na precipitação, mudanças na temperatura, fotoperíodo e radiação, tem sido citados como as principais causas para os padrões fenológicos observados nas plantas (Singh & Kushwaha 2005; Wright & Van Schaik 1994). Entretanto, cada vez mais estudos comprovam a influência de fatores bióticos, como competição por polinizadores e dispersores e predação de sementes, no comportamento fenológico, ou em último caso, na evolução da fenologia reprodutiva de espécies vegetais (Coley & Barone 1996, Lobo et al. 2003; Adler & Lambert 2008).

Embora padrões de precipitação e estratégias adaptativas para o maior sucesso da polinização e dispersão de sementes tenham sido usados para justificar o comportamento fenológico das espécies, outros fatores ambientais como o fogo, que por sua vez, também varia sazonalmente, podem ser utilizados para explicar a fenologia de espécies em algumas comunidades (Coutinho 1976; Seghiere et al. 1995).

O fogo pode atuar de forma variada sobre a fenologia, seja no de número de indivíduos em estágio reprodutivo (Schimdt et al. 2005), na produção de estruturas (Miola et al. 2010), ou na velocidade que estas são produzidas (Sartorelli et al. 2007). O efeito do fogo sobre o comportamento fenológico das espécies depende fortemente da época de ocorrência da queima, assim como da fenofase em questão nesse período (Felfili et al. 1999; Schimdt et al. 2005).

Podemos observar que as espécies vegetais podem apresentar eventos fenológicos com amplas variações graus de sazonalidade, episódios múltiplos de reprodução dentro do ano, mudanças anuais na estação reprodutiva, com diferentes intensidades entre os anos, resultando em sincronia ou assincronia dos eventos fenológicos, crucial para o sucesso reprodutivo das diferentes espécies da comunidade (De Steven 1987).

A sincronia entre populações e indivíduos afeta a densidade de estruturas reprodutivas. Um alto grau de sincronia pode ser vantajoso ou desvantajoso,

dependendo das interações densidade-dependente com demais organismos, já que o aumento da atratividade causado pela exposição floral em massa pode atrair tanto polinizadores como predadores (Rathcke 1983). O conflito resultante sugere que trocas compensatórias (*trade-offs*) entre polinização e predação dependam das densidades relativas de polinizadores, predadores, flores e frutos (Rathcke & Lacey 1985).

Por outro lado, a ausência de sincronia pode ser favorável em inúmeras situações, como por exemplo, ao forçar polinizadores a se moverem entre os indivíduos, reduzindo a competição intraespecífica por polinizadores e diminuindo as chances de autopolinização (Bawa 1977), ou aumentando o número de parceiros com uma mudança temporal de vizinhança (Bawa 1983; Rathcke & Lacey 1985). Diferenças na biologia reprodutiva entre indivíduos ou populações podem diminuir fortemente o número de cruzamentos dentro e fora das populações, com consequências para a variabilidade genética e persistência das mesmas (Bawa & Webb 1984; Sutherland 1986).

Nas palmeiras, diversos padrões de floração são observados, novamente sugerindo a ausência de condicionalismos específicos no desenvolvimento da arquitetura de crescimento sob o grau de sazonalidade, sincronia e previsibilidade da estação de floração (De Steven 1987; Henderson 2000).

Devido seu padrão de crescimento essencialmente uniforme as palmeiras oferecem uma oportunidade de avaliação das características morfológicas na fenologia reprodutiva (De Steven 1987). Os estipes monopodiais das palmeiras crescem continuamente de um único meristema e produzem novas folhas sequencialmente, com uma também sequencial morte e queda das folhas velhas (Corner 1966). Uma simples gema de inflorescência axilar pode ser iniciada a cada nó da folha no mesmo tempo de formação da folha, e as inflorescências surgem pelo rápido crescimento e expansão da pré-formada gema (De Steven 1987). Esse padrão de crescimento dividido pode limitar

uma série de possibilidades de padrões fenológicos reprodutivos entre as espécies de palmeiras, e uma contínua fenologia das folhas pode prover o potencial para a atividade reprodutiva não sazonal através do ano devido à direta associação entre as gemas das inflorescências e o desenvolvimento de folhas (De Steven 1987).

Apesar da importância ecológica e econômica das palmeiras, a biologia da população de muitas de suas espécies é ainda desconhecida (Scariot et al. 1995). Sendo a compreensão dos padrões biológicos uma importante ferramenta para a avaliação da oferta de recursos, manejo e conservação das espécies o presente projeto visa estudar os atributos da reprodução sexuada das espécies de palmeiras do gênero *Syagrus* nativas do cerrado *sensu stricto*, do Distrito Federal.

Objetivos específicos

(i) Descrever a fenologia reprodutiva das espécies *Syagrus comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* no período de três anos, considerando as seguintes fenofases: prefloração, floração e frutificação;

(ii) Verificar a relação entre a fenologia das espécies e a sazonalidade climática do cerrado do DF;

(iv) Avaliar possível variação intra- e interanual na fenologia reprodutiva das espécies, numa mesma área e entre as áreas.

Materiais e métodos

Dados Meteorológicos – Os dados de precipitação para os anos de 2009 a 2012 foram obtidos nas estações convencionais de Brasília (DF-83377) e Roncador (DF-83373), e na estação automática de Águas Emendadas (GO), através do banco de dados virtual – BDMEP, do Instituto Nacional de Meteorologia – InMET.

Para correlação da precipitação com os eventos fenológicos considerados neste estudo, foi utilizada a precipitação acumulada dos dez dias antes da data das coletas, considerando a possível ocorrência de um intervalo entre a disponibilidade do recurso e a resposta fisiológica da planta.

Amostragem Fenológica - Para descrever a fenologia reprodutiva das espécies *Syagrus comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea*, e verificar se existe relação entre o comportamento fenológico e a sazonalidade climática do cerrado do DF, foram selecionados 20 indivíduos em cada uma das áreas de estudo (PNB, ESECAE e FAL), os quais apresentavam vestígios de atividade reprodutiva (inflorescência ou infrutescência). Os indivíduos selecionados foram etiquetados com plaquetas de alumínio e arame, e acompanhados quinzenalmente para observação do estado fenológico reprodutivo de dezembro/2009 a setembro/2012 na FAL e de outubro/2009 a setembro/2012 na ESECAE e PNB. Cada indivíduo teve, quando presente, sua(s) fenofase(s) classificada(s) como:

Prefloração – caracterizada pelo período de produção e desenvolvimento da bráctea peduncular (espata). Tem início com o surgimento da espata no estipe da planta.

Floração – caracterizada pela abertura das flores estaminadas e pistiladas. Tem início no momento em que ocorre a abertura da espata, seguida pela abertura das flores estaminadas, as quais caem. Em seguida ocorre a antese floral feminina, e por fim é observado o aumento no tamanho do ovário indicando que ocorreu a fecundação, ou são observados frutos jovens recém-produzidos. Observa-se ainda que, nas espécies estudadas, a antese das flores pistiladas e estaminadas ocorrem em momentos diferenciados.

Frutificação - caracterizado pela produção, desenvolvimento e dispersão dos frutos. Tem início com a observação do aumento ovariano ou de frutos jovens recém-

produzidos, passando pelo estágio de maturação, caracterizado pelo momento no qual o fruto atinge seu tamanho máximo e ocorre uma mudança em sua coloração, e termina com a dispersão do mesmo, muitas vezes observada através da presença de cicatriz no receptáculo floral, ou pela presença de frutos no solo embaixo do indivíduo matriz.

Análise dos dados – Foi observada a presença e contabilizado o número de estruturas indicativas de cada fenofase, brácteas pedunculares ou espatas, inflorescências e infrutescências, para posterior comparação da intensidade, duração, pico e sincronia.

Para a análise da distribuição dos fenômenos fenológicos, durante os três anos do estudo, foram empregados métodos apropriados para dados com distribuição circular, como é o caso de dados de observações sazonais (Fisher 1993; Zar 1984). Esta análise permitiu avaliar se houve distribuição e concentração das fenofases durante o ano, assim como, o número de estruturas (brácteas pedunculares, inflorescências e infrutescências) presente em determinado dia ou período.

Para a análise circular as datas das observações foram convertidas em dias do ano. Em seguida, estes foram convertidos em ângulos, sendo que cada dia representa 0.9863° do ciclo anual, para um ano de 365 dias e $0,9836^\circ$, para o ano bissexto de 2012.

Como o período de coleta foi de outubro de 2009 a setembro de 2012, e a análise circular só permite verificação de um ciclo anual, para testar a agregação, ou ocorrência marcante da fenofase em um determinado período do ciclo anual, foi feita a divisão das datas das coletas em três anos, com início no dia primeiro de outubro, e fim no dia 30 de setembro, ficando assim, os dados distribuídos em: ano 1, de 01/10/2009 a 30/09/2010; ano 2, de 01/10/2010 a 30/09/2011; e ano 3, de 01/10/2011 a 30/09/2012 (Fig. 3), e posteriormente realizadas análises para cada ano (1, 2 e 3), separadamente.

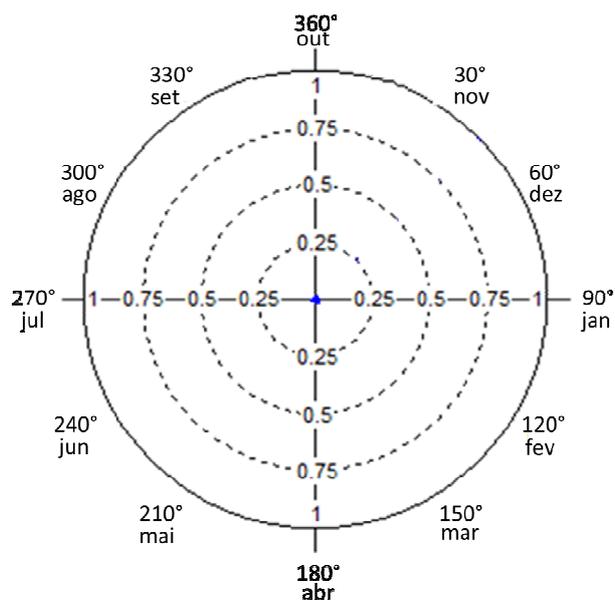


Figura 3. Esquema da distribuição circular com o início (01/out) e final (30/set) do ano considerados neste estudo.

Para análise das distribuições foi observado o ângulo médio (μ) e o vetor médio (r) 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 (Z). Para testar se há diferença entre os ângulos médios de duas ou mais distribuições, foi utilizado o teste F adaptado para o caso circular proposto por Watson & Williams (*apud* Fisher 1993).

A sincronia das fenofases foi avaliada usando o vetor (r), o qual pode variar de 0 (quando a atividade fenológica está distribuída uniformemente no ano) a 1 (quando a atividade fenológica está concentrada em um único período do ano). Este vetor indica como está concentrada a atividade em torno de uma data média. Quando confirmada a agregação, passamos também a observar o pico da fenofase, o qual foi considerado como a data com maior número de estruturas representantes da fenofases.

Para verificar o grau de associação entre a fenologia das espécies e a precipitação, para cada área foi calculado o coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os anos e as fenofases observadas, separadamente.

Para todos os testes executados o nível de decisão considerado neste trabalho foi de $\alpha = 0,05$, bem como, as análises foram realizadas nos programas Oriana 4.02 (<http://www.kovcomp.co.uk>) e BioEstat 5.0 (Ayres *et. al.* 2007).

Resultados

Caracterização da precipitação e sua relação com as fenofases reprodutivas.

A precipitação foi analisada de duas formas, uma considerando a precipitação total de cada ano, a qual auxiliaria na caracterização das diferentes áreas e na comparação da fenologia entre as áreas, e outra considerando a chuva acumulada dos dez dias antes de cada data de coleta, utilizada para efetuar as correlações com as fenofases (preloração, floração e frutificação) das espécies, anualmente.

A precipitação total, de cada ano, observada durante o estudo (2009 a 2012) não apresentou diferença significativa entre as três áreas. A estação chuvosa na área da ESECAE durante os anos do estudo ocorreu de agosto de 2009 a maio de 2010, setembro de 2010 a maio de 2011, e de setembro de 2011 a maio de 2012 (Fig. 4). Na área do PNB a maior precipitação foi verificada entre os meses de agosto de 2009 a abril de 2010, outubro de 2010 a abril de 2011, e de setembro de 2011 a maio de 2012. Na FAL a precipitação se concentrou no período de agosto de 2009 a maio de 2010, setembro de 2010 a maio de 2011, e setembro de 2011 a junho de 2012.

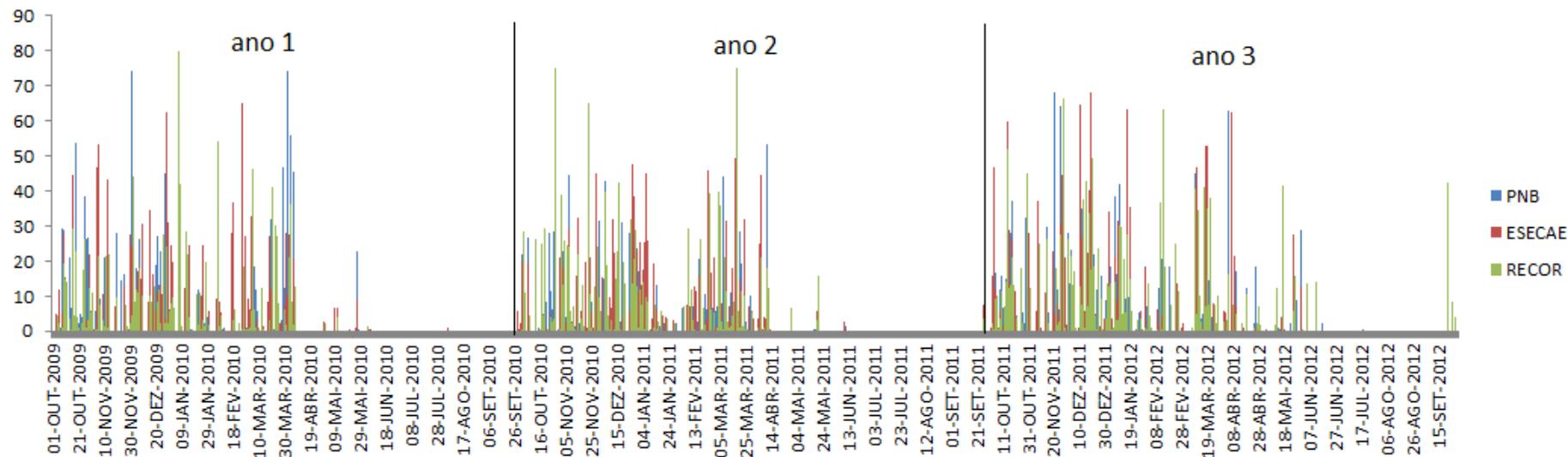


Figura 4. Distribuição da precipitação total (mm) nos três anos do estudo nas áreas Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL).

Quando analisada a correlação da precipitação geral entre os anos em cada área, de 2009 a 2012, verifica-se que na ESECAE e FAL, os anos 1 e 3 não apresentaram correlação significativa ($p=0,179$ e $p=0,4843$), enquanto o ano 2 apresentou correlação tanto com o primeiro, quanto com o terceiro ano. Já no PNB apenas o primeiro e o segundo ano não foram significativamente correlacionados ($p=0,0686$).

A precipitação acumulada dos dez dias antes da coleta não apresentou correlação entre os anos, em nenhuma das áreas. Evidenciando que durante as datas das coletas a precipitação acumulada foi diferente, e podendo ser posteriormente utilizada para explicar as variações das fenofases nas diferentes áreas. Considerando essa diferença na precipitação acumulada entre as áreas, foi feita correlação de Spearman (ρ) para cada ano e área, entre a precipitação acumulada e as fenofases, prefloração, floração e frutificação.

O resultado da correlação entre a precipitação acumulada e a fenofase de prefloração mostrou para a espécie *S. comosa*, a correlação foi significativa no segundo ano, na ESECAE, no terceiro ano, no PNB, e na FAL, nos anos 2 e 3. Para fenofase de floração esta correlação foi observada somente no último ano na ESECAE e FAL. No PNB a floração não apresentou correlação com a precipitação acumulada em nenhum dos anos. Finalmente, a frutificação foi relacionada com a precipitação acumulada somente no terceiro ano na ESECAE e PNB, e nos anos 1 e 3, na FAL (Tab. 1).

A espécie *S. flexuosa* apresentou correlação da precipitação acumulada com a prefloração nos anos 1 e 2 na ESECAE, apenas no ano 1 no PNB, e nos três anos na FAL. Por sua vez, a floração foi correlacionada com a precipitação acumulada no ano 3 na ESECAE, e nos anos 2 e 3 na FAL, enquanto a frutificação apresentou correlação significativa com a precipitação acumulada no ano 1 e 2 na ESECAE e PNB, e no ano 1 na FAL (Tab. 2).

Tabela 1. Coeficiente de Correlação de Spearman (ρ) para a precipitação acumulada e as fenofases reprodutivas (prefloração, floração e frutificação) nos três anos, da espécie *S. comosa*, nas áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL). (Correlações significativas em negrito)

Área	Fenofase		Ano 1	Ano 2	Ano 3
ESECAE	Prefloração	$\rho =$ $p =$	0,5248 0,0539	0,9321 < 0,0001	0,3707 0,1076
	Floração	$\rho =$ $p =$	-0,1177 0,6886	0,3313 0,3497	-0,5001 0,0247
	Frutificação	$\rho =$ $p =$	-0,318 0,2678	-0,2985 0,4022	-0,5924 0,0059
PNB	Prefloração	$\rho =$ $p =$	0,5033 0,0665	0,4364 0,2797	0,8358 < 0,0001
	Floração	$\rho =$ $p =$	-0,0024 0,9935	0,6209 0,1003	0,287 0,2335
	Frutificação	$\rho =$ $p =$	-0,1471 0,6158	-0,4849 0,2233	-0,8053 < 0,0001
FAL	Prefloração	$\rho =$ $p =$	0,3792 0,1632	0,9524 < 0,0001	0,7466 0,0014
	Floração	$\rho =$ $p =$	-0,6392 0,0103	0,4431 0,2322	0,6678 0,0065
	Frutificação	$\rho =$ $p =$	-0,7312 0,0019	-0,3652 0,3337	-0,6861 0,0047

Tabela 2. Coeficiente de Correlação de Spearman (ρ) para a precipitação acumulada e as fenofases reprodutivas (prefloração, floração e frutificação) nos três anos, da espécie *S. flexuosa*, nas áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL). (Correlações significativas em negrito)

Área	Fenofase		Ano 1	Ano 2	Ano 3
ESECAE	Prefloração	$\rho =$ $p =$	0,793 0,0007	-0,0938 0,7967	0,8636 < 0,0001
	Floração	$\rho =$ $p =$	0,5607 0,0369	0,536 0,1102	0,7062 0,0005
	Frutificação	$\rho =$ $p =$	-0,5771 0,0307	0,1994 0,5808	-0,7404 0,0002
PNB	Prefloração	$\rho =$ $p =$	0,5011 0,0679	0,2546 0,5429	0,9057 < 0,0001
	Floração	$\rho =$ $p =$	0,361 0,2047	0,4971 0,21	0,3606 0,1292
	Frutificação	$\rho =$ $p =$	-0,6093 0,0207	-0,0843 0,8426	-0,557 0,0132
FAL	Prefloração	$\rho =$ $p =$	0,7412 0,0016	0,7194 0,0289	0,8503 < 0,0001
	Floração	$\rho =$ $p =$	0,0311 0,9124	0,851 0,0036	0,8253 0,0002
	Frutificação	$\rho =$ $p =$	-0,7581 0,001	0,1106 0,7769	-0,3483 0,2032

A correlação de Spearman (ρ) entre a precipitação acumulada e a prefloração da espécie *S. petraea* mostrou que houve correlação somente no ano 2 e no PNB. A floração apresentou correlação com a precipitação no terceiro ano na ESECAE, em todos os anos no PNB, e no primeiro e terceiro ano na FAL. Quanto à frutificação, esta apresentou correlação com a chuva acumulada nos anos 1 e 2 na ESECAE, e nos anos 1 e 3 na FAL (Tab. 3).

Fenologia reprodutiva das espécies

Syagrus comosa

A espécie apresentou a fenofase de prefloração presente em períodos diferentes durante os três anos de coleta na ESECAE, com o início da fenofase ocorrendo nos meses de dezembro, agosto e novembro dos respectivos anos, 1, 2 e 3. Apesar da variação no período de início da fenofase, o término da mesma, na ESECAE, ocorreu no mês de julho durante todos os anos. A prefloração apresentou nesta área uma variação na sua duração, com maior extensão verificada no segundo ano, quando a espécie permaneceu 11 meses apresentando indivíduos com brácteas pedunculares. Nos demais anos, a duração da fenofase foi de sete/oito meses, respectivamente.

A prefloração no PNB da espécie nos primeiro e terceiro ano foi iniciada em novembro e teve a duração de seis meses, enquanto no segundo ano a fenofase teve início em outubro, e duração de nove meses. O término da fenofase também apresentou o mesmo padrão, ocorrendo em maio para os anos 1 e 3, e somente em julho no ano 2, mostrando um acréscimo de três meses na duração da fenofase no segundo ano.

Tabela 3. Coeficiente de Correlação de Spearman (ρ) para a precipitação acumulada e as fenofases reprodutivas (prefloração, floração e frutificação) nos três anos, da espécie *S. petraea*, nas áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL). (Correlações significativas em negrito)

Área	Fenofase		Ano 1	Ano 2	Ano 3
ESECAE	Prefloração	$\rho=$	-0,4297	0,3323	-0,2543
		$p=$	0,1251	0,3481	0,2791
	Floração	$\rho=$	-0,059	-0,4938	-0,4744
		$p=$	0,8412	0,1468	0,0345
	Frutificação	$\rho=$	-0,6684	-0,4938	-0,3626
		$p=$	0,0089	0,012	0,116
PNB	Prefloração	$\rho=$	0,1201	0,759	-0,2851
		$p=$	0,6825	0,0289	0,2367
	Floração	$\rho=$	-0,538	-0,7783	-0,6942
		$p=$	0,0471	0,0229	0,001
	Frutificação	$\rho=$	-0,3664	-0,6854	-0,1128
		$p=$	0,1975	0,0606	0,6457
FAL	Prefloração	$\rho=$	-0,3896	-0,0684	0,4587
		$p=$	0,1511	0,8612	0,0854
	Floração	$\rho=$	-0,6788	-0,3156	-0,8147
		$p=$	0,0054	0,408	0,0002
	Frutificação	$\rho=$	-0,8153	-0,3411	-0,8702
		$p=$	0,0002	0,3689	< 0,0001

Na FAL a prefloração da espécie de outubro a maio nos dois primeiros anos, e de janeiro a maio no último ano, evidenciando neste ano, um atraso no início da fenofase, seguido de um encurtamento na duração em três meses, entretanto sem comprometer a sincronia do período de término (abril/maio) da mesma, durante os três anos do estudo.

O pico de prefloração da espécie *S. comosa* nas áreas da ESECAE, PNB e FAL não apresentou variação ocorrendo no mesmo período, de janeiro ao início de fevereiro, nos três anos. Durante o pico da fenofase foi observado o número máximo de brácteas pedunculares de 21, 17 e 13 na ESECAE, 15, 15 e 30 no PNB, e 21, oito e 14 na FAL, no primeiro, segundo e terceiro ano, respectivamente.

A floração da espécie *S. comosa* na ESECAE ocorreu de fevereiro a junho no primeiro ano, de janeiro a setembro no ano 2, e de janeiro a outubro no terceiro ano. A espécie apresentou o pico da fenofase em maio no ano 1, em abril no ano 3, e em dois momentos no ano 2, outubro e março. Só foi verificado pico de floração na ESECAE no

primeiro e terceiro ano, com o número de estruturas de seis inflorescências no ano 1 e quatro inflorescências, no ano 3, nos meses de outubro e março, respectivamente.

A espécie *S. comosa* no PNB teve sua floração de janeiro a julho nos três anos do estudo. Entretanto o pico da fenofase variou no terceiro ano, ocorrendo em maio, enquanto nos demais anos foi verificada em março. O terceiro ano também se destacou no número de inflorescências produzidas durante o pico, alcançando quase o triplo (11 inflorescências) do número observado no primeiro (três inflorescências) e segundo ano (quatro inflorescências).

Na FAL a espécie iniciou a floração no mês de janeiro nos três anos, entretanto variou o término da fenofase, o qual ocorreu em outubro no ano 1, em maio no ano 2, e junho no ano 3. No pico da fenofase, que ocorreu durante os três anos em abril, o número de inflorescências variou somente no primeiro ano, apresentando maior quantidade de estruturas (dez), enquanto nos anos 2 e 3 essa quantidade foi de sete e cinco, respectivamente.

A espécie *S. comosa* manteve-se apresentando infrutescências durante todo o período de coleta nas áreas da ESECAE e PNB. Nessas áreas foi observada variação apenas no pico da fenofase e nas quantidades de estruturas reprodutivas presentes nesse momento. Na ESECAE essa variação ocorreu nos três anos, verificando-se o pico de frutificação em outubro, julho e junho, ano 1, 2 e 3, respectivamente. Nesses momentos foi observado o número máximo de infrutescências de 11, 13 e oito, no primeiro, segundo e terceiro ano, respectivamente. No PNB o período de pico de frutificação variou pouco, ocorrendo em junho no primeiro ano, e em julho nos demais. Apesar da pouca variação nas datas de pico da fenofase, a espécie apresentou neste momento uma variação considerável no número de estruturas entre os anos, com 20 infrutescências no

terceiro ano, enquanto nos anos 1 e 2 foram apenas seis e nove estruturas, respectivamente.

Na área da FAL a frutificação da espécie *S. comosa* ocorreu de janeiro a outubro no primeiro ano, e de janeiro a maio/junho do segundo e terceiro ano. Durante o pico da fenofase que ocorreu em abril, durante todos os anos, apresentando dez, sete e cinco infrutescências, respectivamente.

Variação das fenofases entre os anos para a espécie *S. comosa*

Considerando primeiramente a prefloração, a estatística circular mostrou que apesar das variações observadas na época de ocorrência e duração desta fenofase na ESECAE, a espécie apresentou uma agregação da fenofase com ângulo médio (μ) com variação significativa entre os anos ($F= 0.266$, $p=0,0002$). Quanto à floração, na mesma área, foi verificada uma pequena variação no período de ocorrência da fenofase entre os anos ($F=2,9895$, $p=0,0563$). Independente de a fenofase ter sido observada em períodos diferentes nos três anos, o teste de Rayleigh mostrou que existiu um momento preferencial para ocorrência da fenofase nos anos 1 e 3 (Tab. 4). Diferentemente, no segundo ano, o mesmo teste mostrou a não agregação da fenofase, provavelmente devido à presença de dois momentos de pico de floração verificados neste ano.

Na FAL também foi observada diferença significativa entre os anos na floração da espécie *S. comosa*, com o primeiro e terceiro ano se diferenciando entre eles.

Entretanto, quando testada se há diferença na fenofase de floração entre os anos par a par (Watson-Williams) na ESECAE, o segundo ano não apresentou diferença significativa em relação aos demais anos (Tab. 5). Entretanto, de acordo com esta análise houve diferença na fenofase entre o primeiro e o terceiro ano.

Quanto à frutificação, a espécie *S. comosa* na ESECAE nos três anos apresentou agregação da fenofase (Tab. 4). Entretanto, com a fenofase ocorrendo em períodos diferentes em cada ano ($F=19,3189$, $p= 0,0001$). A análise par a par mostrou que o primeiro ano foi o que se apresentou diferente dos demais (tab. 5). O primeiro ano teve pico de frutificação em outubro, três meses após os demais anos, fato que pode ter provocado variação significativa no ângulo médio, e conseqüentemente, na época de ocorrência da fenofase.

Tabela 4. Ângulo médio (μ), teste de Rayleigh (Z) e (p), teste de Watson-Williams (F) e diferença entre os anos nas fenofases de prefloração, floração e frutificação da espécie *S. comosa* nas áreas de Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL).

Fenofase	Área/Ano	Dados	1	2	3	Watson-Williams	Diferença
Prefloração	ESECAE	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	146,523° < 1E-12	154,506° 3,39E-10	152,387° 9,91E-06	$F= 0,4483$ $p = 0,6451$	-
	PNB	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	122,614° < 1E-12	135,041° 1.31E-11	106,909° < 1E-12	$F= 10,2662$ $p = 0,0002$	3#
	FAL	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	131,112° < 1E-12	147,591° 4.76E-07	136,576° < 1E-12	$F= 2,1184$ $p = 0,1202$	-
Floração	ESECAE	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	189,232° 7,06E-07	220,25° 0,178	236,287° 0,001	$F= 2,9895$ $p = 0,0563$	1#3
	PNB	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	182,035° 2,03E-05	172,492° 2,20E-04	194,149° 1,39E-09	$F= 1,2609$ $P=0,2909$	-
	FAL	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	202,395° 1,90E-07	181,899° 1,33E-06	173,617° 3,07E-06	$F= 3,0671$ $p = 0,0538$	1#3
Frutificação	ESECAE	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	214,388° 2,79E-06	288,467° 0,001	301,407° 1,63E-08	$F= 19,318$ $p < 0,0001$	1#
	PNB	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	220,536° 6,30E-05	278,248° 0,001	281,959° < 1E-12	$F= 12,1158$ $p < 0,0001$	1#
	FAL	Mean Vector (μ) Rayleigh Test (p)	264,379° < 1E-12	310,249° 4,07E-04	277,939° < 1E-12	$F= 7,2255$ $p = 0,0013$	2#

Tabela 5. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	1 e 3	2 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	0,8312	0,3639	0,0297
p-valor	0,6342	0,5541	0,8576
Média Paramétrica Estimada	148,57	147,94	153,49
Floração			
F (Watson-Williams)	1,7006	7,2949	0,3407
p-valor	0,1961	0,0099	0,5698
Média Paramétrica Estimada	197,11	205,67	230,11
Frutificação			
F (Watson-Williams)	22,8237	40,8278	0,9321
p-valor	< 0,0001	< 0,0001	0,6629
Média Paramétrica Estimada	252,94	272,55	296,51

A fenofase de prefloração de *S. comosa* no PNB apresentou uma agregação significativa em todos os anos, entretanto, com diferença no ângulo médio destes, indicando que existe variação no período de ocorrência da prefloração, e que nesta área o terceiro ano foi o diferente (Tab. 4). Na mesma área a fenofase de floração apresenta agregação significativa nos três anos, sem diferença significativa no período de ocorrência da fenofase entre os anos. A frutificação da espécie *S. comosa* no PNB ocorreu de forma agregada no tempo nos três anos, mas em períodos diferentes em cada ano ($F=12.1158$, $p < 0,0001$) (Tab. 6).

Após comparação ente os anos verificou-se que o primeiro ano foi o que se diferenciou dos demais. Apesar de a frutificação poder ser verificada durante todo o ano nos três anos, foi observada variação no ângulo médio (μ) da fenofase (Tab. 4) e na quantidade de estruturas presentes. O primeiro ano apresentou o menor número de infrutescências, quando comparado com os demais anos, talvez devido à ocorrência de predação por animal das estruturas reprodutivas no final da prefloração (Fig. 5), o que pode ter interferido no pico da fenofase e no ângulo médio, causando uma variação deste com os demais anos.

Tabela 6. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área do Parque Nacional de Brasília (PNB) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	1 e 3	2 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	2.5943	10.0754	16.2802
p-valor	0.1051	0.0021	0.0002
Média Paramétrica Estimada	126.14	112.85	112.29
Floração			
F (Watson-Williams)	0.3694	0.8114	2.1438
p-valor	0.5563	0.6243	0.1467
Média Paramétrica Estimada	177.85	190.75	189.12
Frutificação			
F (Watson-Williams)	9.5854	25.6031	0.091
p-valor	0.0034	< 0.0001	0.7611
Média Paramétrica Estimada	248.38	276.68	281.61



Figura 5. Brácteas pedunculares da espécie *S. comosa* destruídas por predação no PNB. (Foto: Bruno 2010)

Na FAL a fenofase de prefloração da espécie *S. comosa* apresentou agregação significativa (Tab. 4) e sem variação do período de ocorrência da fenofase entre os anos ($F=2,1184$, $p=0,1202$). As fenofases de floração e frutificação também apresentaram agregação significativa para cada ano, entretanto com diferença no período de ocorrência entre os anos ($F=7,2255$, $p=0,0013$).

O teste de Watson-Williams entre duas amostras aponta que na fenofase de floração os anos 1 e 3 foram diferentes (Tab. 7). Possíveis causas da diferença no ângulo médio da floração no primeiro e terceiro ano na FAL podem ser associadas ao fato da chuva no primeiro ano ter começado em agosto/2009 e se estendido a abril/2010, mas apesar de extensa, a precipitação foi pouca, quando comparada com as demais áreas. Já o terceiro ano pode ter sido afetado pela queima ocorrida em setembro de 2011, final do segundo ano, a qual pode ter provocado o atraso no início da fenofase de floração, mas aumentado a sua duração.

A fenofase de frutificação também apresentou diferença no período de ocorrência entre os anos, com a diferença apontada no teste de Watson-Williams, ocorrendo no segundo ano (Tab. 7). A fenofase teve duração semelhante nos anos 1 e 3 (fev-out), já no segundo ano a duração ocorreu com dois meses a menos (fev-ago), isso pode ter sido devido a queima sucedida no final do segundo ano (set/2011), a qual pode ter alterado o ângulo médio da fenofase, provocando a diferença entre segundo ano e os demais.

Tabela 7. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Fazenda Água Limpa (FAL) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	1 e 3	2 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	4.5322	1.2683	2.8357
p-valor	0.0325	0.2602	0.0917
Média Paramétrica Estimada	133.25	132.64	139.72
Floração			
F (Watson-Williams)	2.8299	4.3696	0.6345
p-valor	0.0973	0.0407	0.5615
Média Paramétrica Estimada	194.18	191.15	177.84
Frutificação			
F (Watson-Williams)	12.4826	3.0596	7.6046
p-valor	0.0009	0.0782	0.0067
Média Paramétrica Estimada	276.86	272.11	285.17

Variação no comportamento das fenofases entre as áreas para a espécie *S. comosa*.

A fenofase de prefloração da espécie *S. comosa* se comportou diferentemente nas três áreas durante o período de 2009 a 2012 (Tab. 8). Sendo encontrada diferença significativa entre as áreas da ESECAE e PNB no ano primeiro e terceiro ano, ESECAE e FAL no primeiro ano, e entre FAL e PNB no terceiro ano. Quando comparada a floração das áreas somente no terceiro ano foi apontada diferença entre a ESECAE e as demais áreas. Já a frutificação ocorreu diferentemente no primeiro ano entre a área da FAL com as demais, e no terceiro ano entre ESECAE e PNB.

Tabela 8. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre as áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL), das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. comosa* nos três anos.

		Ano 1	Ano 2	Ano 3
Prefloração	ESECAE/FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	8,9031	1,7942	21,1553
	p-valor	0,0004	0,168	< 0,0001
	Média Paramétrica Estimada	133,97	145,6	120,74
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	7,9513	0,285	2,385
	p-valor	0,0053	0,6013	0,1203
	Média Paramétrica Estimada	138,3	152,21	142,31
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	14,9774	3,4643	27,5334
	p-valor	0,0003	0,0619	< 0,0001
	Média Paramétrica Estimada	135,81	145,08	115,19
FAL/PNB				
F (Watson-Williams)	2,8102	1,1399	33,252	
p-valor	0,0908	0,2891	< 0,0001	
Média Paramétrica Estimada	127,57	139,38	115,54	
Floração		Ano 1	Ano 2	Ano 3
	ESECAE/FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	1,0394	1,9509	6,8699
	p-valor	0,3611	0,153	0,0024
	Média Paramétrica Estimada	192,91	187,38	196,99
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	0,9767	2,4437	12,3112
	p-valor	0,671	0,1239	0,0018
	Média Paramétrica Estimada	196,06	194,15	201,04
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	0,2256	2,8356	7,4925
	p-valor	0,6427	0,099	0,0084
Média Paramétrica Estimada	186,54	192,66	205,01	
FAL/PNB				
F (Watson-Williams)	1,957	0,7886	2,6227	
p-valor	0,1669	0,6117	0,1079	
Média Paramétrica Estimada	195,14	178,2	187,76	
Frutificação		Ano 1	Ano 2	Ano 3
	ESECAE/FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	11,3001	1,644	3,874
	p-valor	0,0001	0,1942	0,021
	Média Paramétrica Estimada	243,93	293,29	284,14
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	18,1517	1,8356	6,3683
	p-valor	0,0002	0,1741	0,012
	Média Paramétrica Estimada	248,95	298	286,92
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	0,1445	0,3285	5,6037
	p-valor	0,7066	0,5746	0,0175
Média Paramétrica Estimada	216,77	284,83	286,5	
FAL/PNB				
F (Watson-Williams)	10,7432	3,0451	0,4212	
p-valor	0,0018	0,081	0,5241	
Média Paramétrica Estimada	254,76	297,04	280,63	

Syagrus flexuosa

A fenofase de prefloração da espécie *S. flexuosa* ocorreu de outubro a fevereiro, e teve duração de quatro meses nas áreas ESECAE e PNB, nos três anos do estudo. Na área da FAL, o padrão relatado para as demais áreas foi observado somente para o primeiro e segundo ano. O último ano apresentou uma alteração na data de início da prefloração, observada somente em janeiro, entretanto foi mantida a sincronia do período de término da fenofase (fevereiro) com os demais anos e áreas.

O pico de prefloração para *S. flexuosa* ocorreu no mês de janeiro durante todo o período de estudo (ano 1, 2 e 3) nas três áreas, com o número de brácteas pedunculares variando de 37, 11 e 24 na ESECAE, 23, 19 e 21 no PNB, e 39, 10 e 33 na FAL, durante os anos 1, 2 e 3, respectivamente.

A espécie *S. flexuosa* apresentou eventos de floração na ESECAE de novembro a maio no primeiro e terceiro ano, e no segundo ano de janeiro a abril. O pico de floração durante os três anos ocorreu nos meses de fevereiro nos anos 1 e 3, e em março no segundo ano. No momento de pico os indivíduos apresentaram quantidades de inflorescências, de 17, sete e 11, no primeiro, segundo e terceiro ano, respectivamente.

No PNB a floração da espécie *S. flexuosa* também ficou concentrada nos meses de dezembro/janeiro a maio no primeiro e terceiro ano, enquanto no segundo ano teve uma duração de oito meses (outubro a maio). A época de pico da fenofase se repetiu no primeiro e terceiro ano, ocorrendo em março, e apresentando como número máximo de inflorescências de oito e dez, respectivamente. No segundo ano o número máximo de estruturas observadas em um único momento foi de cinco, no mês de janeiro.

A floração de *S. flexuosa* na FAL ocorreu de novembro a maio no primeiro ano, com pico no final mês de fevereiro, e apresentando neste momento 13 inflorescências. No segundo ano a duração foi de janeiro a março, com pico da fenofase em março,

apresentando o máximo de cinco inflorescências. O terceiro ano foi o que apresentou a floração maior duração, do final de setembro a maio, e apesar de ter o pico da fenofase no mesmo mês que no primeiro ano, o número de inflorescências chegou a 22, quase o dobro do ano 1, e o quádruplo do segundo ano.

A fenofase de frutificação da espécie *S. flexuosa*, na ESECAE, foi observada durante todo o primeiro ano do estudo, de março a novembro no segundo ano, e de fevereiro até o término das coletas, ocorrida em outubro do último ano. Durante o pico desta fenofase, em maio no primeiro e segundo ano, e em junho no terceiro ano, foi observado o número máximo de infrutescências de 36, 10 e 23, respectivamente.

No PNB a frutificação dos indivíduos de *S. flexuosa* também ocorreu durante todo o primeiro ano. No segundo ano durou de janeiro a novembro, e no terceiro ano de janeiro a outubro. O pico da fenofase foi observado no mês de julho, nos anos 1 e 2, e em maio, no ano 3. No momento de pico o número de estruturas reprodutivas presentes chegou a 23, 19 e 21, nos anos 1, 2 e 3, respectivamente.

A frutificação na FAL da espécie *S. flexuosa* foi observada de dezembro a janeiro, no primeiro ano, durante todo o segundo ano, e de janeiro a outubro no último ano. O pico da fenofase ocorreu em junho, no primeiro ano, e em abril no segundo e terceiro ano. Durante o pico de frutificação, foi verificado o número de 42, 22 e 40, infrutescências, referentes aos anos 1, 2 e 3, respectivamente.

Varição das fenofases entre os anos para a espécie *S. flexuosa*.

Considerando primeiramente a fenofase de prefloração da espécie *S. flexuosa*, a análise circular dos dados mostrou agregação da fenofase nos três anos em todas as áreas, entretanto ocorrendo em períodos variados em cada ano. Analisando cada área separadamente, temos que na ESECAE a espécie apresentou prefloração com agregação

significativa durante os três anos, mas com ângulos médios (μ) diferentes em cada ano (Tab. 9).

Tabela 9. Tabela 4. Ângulo médio (μ), teste de Rayleigh (Z) e (p), teste de Watson-Williams (F) e diferença entre os anos nas fenofases de prefloração, floração e frutificação da espécie *S. flexuosa* nas áreas de Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL).

Fenofase	Área/Ano	Dados	1	2	3	Watson-Williams	Diferença
Prefloração	ESECAE	Mean Vector (μ)	106,293°	57,054°	95,337°	F = 7,9104	Todos #
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	0,04	< 1E-12	p = 0,0007	
	PNB	Mean Vector (μ)	113,626°	116,824°	103,588°	F = 2,5456	1#3
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	7,11E-11	< 1E-12	p = 0,078	
	FAL	Mean Vector (μ)	102,823°	123,576°	127,1°	F = 10,846	1#3
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	0,01	< 1E-12	p = 0,0001	
Floração	ESECAE	Mean Vector (μ)	137,763°	169,454°	145,59°	F = 4,4968	1#2
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	1,65E-06	1,59E-09	p = 0,0129	
	PNB	Mean Vector (μ)	123,395°	114,927°	125,386°	F = 0,4567	-
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	5,21E-07	9,83E-10	p = 0,6406	
	FAL	Mean Vector (μ)	151,335°	157,101°	137,121°	F = 4,2229	3#
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	3,21E-04	< 1E-12	p = 0,0163	
Frutificação	ESECAE	Mean Vector (μ)	204,668°	289,003°	268,332°	F = 78,1363	1#
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	0,028	< 1E-12	p = < 0,0001	
	PNB	Mean Vector (μ)	186,306°	203,241°	233,203°	F = 19,9627	3#
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	1,34E-05	< 1E-12	p = < 0,0001	
	FAL	Mean Vector (μ)	214,155°	252,509°	256,871°	F = 33,0197	1#
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	0,032	< 1E-12	p = < 0,0001	

No PNB o teste de agregação de Rayleigh (Z) também mostra agregação da prefloração, mas sem diferença significativa entre os anos (F=2,5456, p=0,0078).

Na FAL a prefloração também teve agregação significativa nos três anos, com variação significativa do ângulo médio de cada ano (F=10,846, p=0,0001). Nessa área foi no segundo ano que a fenofase ocorreu em época diferente dos demais (Tab. 10).

Tabela 10. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Fazenda Água Limpa (FAL) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. flexuosa*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	2 e 3	1 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	2.4997	0.0702	22.6185
p-valor	0.1111	0.7877	< 0.0001
Média Paramétrica Estimada	103.86	126.66	109.44
Floração			
F (Watson-Williams)	0.1742	4.5468	6.8723
p-valor	0.681	0.0341	0.0096
Média Paramétrica Estimada	152.01	138.92	143.22
Frutificação			
F (Watson-Williams)	9.3608	0.1255	67.9969
p-valor	0.0027	0.7238	< 0.0001
Média Paramétrica Estimada	217.87	256.49	237.36

Seguindo com a observação das variações intra-anuais através das análises circulares para a espécie *S. flexuosa*, mas considerando agora a fenofase de floração, o teste de Rayleigh (Z) mostrou agregação significativa em todos os anos nas diferentes áreas, entretanto com cada ano apresentando diferente época para ocorrência da fenofase (Tab. 9).

Testando separadamente as diferenças entre os anos em cada área para a fenofase de floração da espécie *S. flexuosa* (Tab.11), temos que na ESECAE houve diferença significativa apenas entre o primeiro e segundo ano ($F=12,5255$, $p=0,0008$). No PNB o teste de Watson-Williams não aponta diferença na época de floração de *S. flexuosa* durante os três anos do estudo. Na FAL, a fenofase de floração apresentou diferenças significativas entre a época de ocorrência da fenofase durante os anos do estudo ($F=4,2229$, $p=0,0163$), sendo o terceiro ano diferente dos demais (Tab. 10).

Quanto à frutificação da espécie *S. flexuosa* o teste de agregação de Rayleigh (Z) mostrou agregação da fenofase nos três anos e em todas as áreas, entretanto com diferenças nas épocas de ocorrência da mesma (Tab. 9). Na ESECAE e FAL a frutificação mostrou diferença significativa entre o primeiro ano e os demais (Tab. 10 e 11), já no PNB a fenofase apresentou diferença no terceiro ano (Tab. 12).

Tabela 11. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. flexuosa*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	2 e 3	1 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	12.5255	6.5655	5.6583
p-valor	0.0008	0.0108	0.0169
Média Paramétrica Estimada	103.98	92.74	101.74
Floração			
F (Watson-Williams)	10.0214	0.4474	0.9626
p-valor	0.0025	0.5139	0.6703
Média Paramétrica Estimada	142.45	152.83	140.03
Frutificação			
F (Watson-Williams)	38.8211	2.7458	149.2023
p-valor	< 0.0001	0.0944	< 0.0001
Média Paramétrica Estimada	210.44	270.39	234.82

Tabela 12. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Parque Nacional de Brasília (PNB) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. flexuosa*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	1 e 3	2 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	0.19	4.1255	3.1669
p-valor	0.6675	0.0406	0.0733
Média Paramétrica Estimada	114.32	109.37	107.2
Floração			
F (Watson-Williams)	0.5921	0.0388	1.1057
p-valor	0.5494	0.8386	0.2989
Média Paramétrica Estimada	148.43	151.63	148.77
Frutificação			
F (Watson-Williams)	2.2783	40.1673	8.3643
p-valor	0.1283	< 0.0001	0.0044
Média Paramétrica Estimada	216.62	237.45	251.09

Variação no comportamento das fenofases entre as áreas para a espécie *S. flexuosa*.

A fenofase de prefloração da espécie *S. flexuosa* ocorreu de forma diferente nas três áreas durante todo o período do estudo, 2009 a 2012 (Tab. 13). No primeiro ano foi observada diferença significativa somente entre a FAL e PNB (F=6,2844, p=0,0121). No segundo ano, a prefloração da *S. flexuosa* ocorreu diferentemente na ESECAE, em

relação às demais áreas. Enquanto no terceiro ano, foi a FAL que apresentou a fenofase com comportamento diferente do observado no PNB e ESECAE.

A fenofase de floração da espécie *S. flexuosa* no primeiro e terceiro ano não apresentou diferença significativa entre as áreas (Tab. 13). No segundo ano a diferença observada ocorreu entre as áreas do PNB e ESECAE ($F=6,7757$, $p=0,0138$).

Por fim, a frutificação da *S. flexuosa* apresentou diferença entre as áreas apenas durante o segundo e terceiro ano do estudo (Tab. 13). O teste de Watson-Williams mostrou que no primeiro ano as áreas tiveram o mesmo comportamento de frutificação. Já no segundo e terceiro ano foi observada que a ESECAE apresentou diferença quando comparada com as demais. Observando os dois últimos anos verificamos que a ESECAE foi a única área onde não houve distúrbios como queima e predação, observados durante estes exatos dois anos, na FAL e PNB.

Tabela 13. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre as áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL), das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. flexuosa* nos três anos.

		Ano 1	Ano 2	Ano 3
Prefloração	ESECAE/FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	3,1682	5,5387	16,1693
	p-valor	0,0414	0,0056	< 0,0001
	Média Paramétrica Estimada	106,96	108,78	105,58
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	0,7554	6,7577	30,5364
	p-valor	0,6107	0,012	< 0,0001
	Média Paramétrica Estimada	104,52	90,57	106,6
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	2,8163	10,6926	2,4496
	p-valor	0,0901	0,002	0,1146
	Média Paramétrica Estimada	109,43	105,37	98,94
	FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	6,2844	0,1534	19,4053
	p-valor	0,0121	0,6986	< 0,0001
Média Paramétrica Estimada	107,33	118,26	113,4	
Floração	ESECAE/FAL/PNB	Ano 1	Ano 2	Ano 3
	F (Watson-Williams)	2,7771	3,5772	2,8144
	p-valor	0,063	0,0375	0,0618
	Média Paramétrica Estimada	145,35	154,64	142,45
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	4,5773	2,619	1,6029
	p-valor	0,032	0,1208	0,2056
	Média Paramétrica Estimada	143,51	165,1	139,62
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	3,3647	6,7757	0,5552
	p-valor	0,0654	0,0138	0,5344
	Média Paramétrica Estimada	142,54	154,05	149,02
	FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	0,0029	1,0325	7,3266
	p-valor	0,9562	0,3209	0,008
Média Paramétrica Estimada	151,15	146,72	141,49	
Frutificação	ESECAE/FAL/PNB	Ano 1	Ano 2	Ano 3
	F (Watson-Williams)	1,716	6,9407	2,965
	p-valor	0,1783	0,0015	0,0505
	Média Paramétrica Estimada	210	250,79	260,76
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	3,2983	4,5505	4,9577
	p-valor	0,0662	0,032	0,0247
	Média Paramétrica Estimada	209,39	269,86	261,88
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	1,419	13,683	3,986
	p-valor	0,2321	0,0006	0,0437
	Média Paramétrica Estimada	207,28	250,01	263,69
	FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	0,072	2,3124	0,002
	p-valor	0,7848	0,126	0,9633
Média Paramétrica Estimada	213,55	237,95	256,96	

Syagrus petraea

A espécie *S. petraea* na área da ESECAE apresentou prefloração durante os três anos do estudo, com início em fevereiro/março, e término em agosto. Na mesma área o pico de prefloração ocorreu no mês de maio, e o número de brácteas pedunculares atingiu nesse período os valores de 13, 10 e 09, nos anos 1, 2 e 3, respectivamente.

A prefloração de *S. petraea* no PNB durou de janeiro a agosto, sem variação significativa ($F= 59,1805$; $p < 0,0001$) nos três anos. O pico de prefloração ocorreu nos dois primeiros anos no mês de março, e no último ano em maio. No momento do pico da fenofase o número máximo de brácteas pedunculares de 22, 24 e 16, nos anos 1, 2 e 3, respectivamente.

Na FAL a espécie *S. petraea* apresentou prefloração de novembro a agosto no primeiro e segundo ano, e de janeiro a agosto no terceiro ano. Foi observado um atraso e encurtamento da duração da fenofase no último ano do estudo, mas com a manutenção da sincronia no período de término da fenofase de prefloração. O pico da prefloração ocorreu do meio para o final de maio nos dois primeiros anos, e no final de abril no ano 3, com o número máximo de brácteas pedunculares de 19, 11 e 22, nos anos 1, 2 e 3, respectivamente.

A floração de *S. petraea* ocorreu na ESECAE no primeiro ano de estudo, durante todo o ano, no ano 2, de julho a novembro, e no ano 3, de julho a outubro (final das coletas). Foi considerado pico da fenofase apenas nos dois últimos anos, os quais ocorreram no mês agosto no segundo ano, e em julho no último ano, apresentando pouca variação no número de inflorescências presentes nesse momento, seis e quatro, respectivamente.

No PNB a floração da espécie ocorreu no mesmo período nos três anos, de março a outubro. No primeiro ano houve dois momentos de pico, janeiro e maio, com o

número máximo de cinco e seis inflorescências. No segundo e terceiro ano, o pico da fenofase ocorreu em julho e setembro, representado por seis e cinco inflorescências, respectivamente.

Por último, na FAL a floração de *S. petraea*, ocorreu de março a dezembro/janeiro nos dois primeiros anos, e de abril a outubro (fim das coletas) no terceiro ano. Só foi constatado pico da fenofase nos anos 1 e 3, os quais ocorreram em junho e agosto, e foram representados por quatro e sete inflorescências, respectivamente.

Considerando a fenofase de frutificação da espécie *S. petraea*, esta pode ser observada na ESECAE durante todo o ano, no primeiro e terceiro anos, e de maio a dezembro no segundo ano. Nesta área o pico de frutificação ocorreu entre setembro e outubro nos três anos. No PNB a fenofase também pode ser verificada durante todo o ano, nos três anos do estudo. Já o pico da fenofase ocorreu em momentos variados, agosto, novembro e setembro, nos anos 1, 2 e 3, respectivamente.

Na FAL a espécie não apresentou a mesma duração da fenofase encontrada nas no PNB, mas apresentou intervalo curto (dois meses) entre os anos. A frutificação ocorreu de março a janeiro no primeiro ano, e de março a outubro (final das coletas) no terceiro ano, com pico da fenofase ocorrendo em julho e setembro, dos respectivos anos. De janeiro de 2011 (início do segundo ano) a abril de 2012 (metade do terceiro ano), a espécie manteve-se com no máximo duas infrutescências, sem presença de pico característico.

Variação das fenofases entre os anos para a espécie *S. petraea*.

A análise circular mostrou que a espécie *S. petraea* apresentou agregação significativa da fenofase de prefloração nas três áreas, durante todos os anos do estudo, mas com variação entre os anos no momento de ocorrência da fenofase.

Na ESECAE a espécie apresentou período de prefloração com diferença significativa entre o primeiro ano e os demais (Tab. 14). No primeiro ano a fenofase apresentou duração de janeiro a janeiro, e a precipitação, apesar de não ter sido a maior em quantidade comparada com o terceiro ano, ocorreu de forma melhor distribuída (dez meses), o que pode ter alterado o ângulo médio (μ) no primeiro ano e o diferenciado dos demais (Tab. 15).

Tabela 14. Tabela 4. Ângulo médio (μ), teste de Rayleigh (Z) e (p), teste de Watson-Williams (F) e diferença entre os anos nas fenofases de prefloração, floração e frutificação da espécie *S. petraea* nas áreas de Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL).

Fenofase	Área/Ano	Dados	1	2	3	Watson-Williams	Diferença
Prefloração	ESECAE	Mean Vector (μ)	193,606°	225,306°	224,767°	F= 6,8916	1#
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	2,81E-05	< 1E-12	p= 0,0016	
	PNB	Mean Vector (μ)	169,402°	170,841°	244,579°	F= 59,1805	3#
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	< 1E-12	< 1E-12	p< 0,0001	
	FAL	Mean Vector (μ)	181,598°	231,436°	210,718°	F= 14,9037	Todos#
		Rayleigh Test (p)	< 1E-12	4,10E-7	< 1E-12	p< 0,0001	
Floração	ESECAE	Mean Vector (μ)	175,368°	324,29°	302,973°	F= 5,0047	1#
		Rayleigh Test (p)	0,742	4,68E-04	7,97E-06	p=0,012	
	PNB	Mean Vector (μ)	190,645°	300,823°	311,603°	F= 18,1818	1#
		Rayleigh Test (p)	1,40E-02	3,45E-04	3,28E-05	p< 0,0001	
	FAL	Mean Vector (μ)	234,517°	314,522°	292,25°	F= 11,1203	1#
		Rayleigh Test (p)	2,25E-05	0,185	2,27E-11	p= 0,0002	
Frutificação	ESECAE	Mean Vector (μ)	272,464°	330,044°	344,26°	F= 9,4666	1#
		Rayleigh Test (p)	0,015	6,85E-08	2,73E-10	p= 0,0004	
	PNB	Mean Vector (μ)	197,498°	350,466°	8,758°	F= 45,8978	1#
		Rayleigh Test (p)	1,00E-03	7,08E-06	1,84E-06	p< 0,0001	
	FAL	Mean Vector (μ)	274,395°	355,148°	320,382°	F= 18,4651	Todos#
		Rayleigh Test (p)	3,30E-07	3,46E-04	1,08E-10	p< 0,0001	

Tabela 15. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. petraea*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	1 e 3	2 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	7.3325	12.1682	0.0021
p-valor	0.0075	0.001	0.9629
Média Paramétrica Estimada	203.31	207.69	224.96
Floração			
F (Watson-Williams)	7.8809	7.3217	1.6104
p-valor	0.0097	0.0121	0.2135
Média Paramétrica Estimada	317.65	294.88	312.79
Frutificação			
F (Watson-Williams)	9.7093	18.011	1.9001
p-valor	0.0038	0.0003	0.1699
Média Paramétrica Estimada	315.3	331.13	338.36

A prefloração de *S. petraea* no PNB durou de janeiro a agosto, mas apresentando agregação significativa nos três anos (Tab. 14). No PNB a diferença apontada no teste de Watson-Williams (F) ocorreu entre o terceiro ano e os anos 1 e 2 (Tab. 16). O pico de prefloração ocorreu nos dois primeiros anos no mês de março, e no último ano em maio, o que provocou um deslocamento do ângulo médio (μ) da distribuição circular, causando a diferença entre os anos, mas sem alterar a agregação da fenofase.

Tabela 16. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Parque Nacional de Brasília (PNB) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. petraea*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	1 e 3	2 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	0.0358	109.705	84.5747
p-valor	0.8444	< 0.0001	< 0.0001
Média Paramétrica Estimada	169.96	203.61	213.92
Floração			
F (Watson-Williams)	22.9512	31.9009	0.359
p-valor	< 0.0001	< 0.0001	0.5594
Média Paramétrica Estimada	245.33	267.09	307.11
Frutificação			
F (Watson-Williams)	71.3857	89.1575	1.5284
p-valor	< 0.0001	< 0.0001	0.2169
Média Paramétrica Estimada	276.06	352.79	1.44

Enquanto na FAL, todos os anos apresentaram agregação da fenofase de prefloração em períodos diferentes (Tab. 14). Nesta área, o primeiro ano apresentou a menor precipitação anual, e ao final deste, em setembro, houve a ocorrência de queima, causando possível alteração no segundo ano. No terceiro ano foi observada maior produtividade, assim como, adiantamento no pico da prefloração, o que pode ter alterado o ângulo médio (μ) e causado diferença entre os demais anos (Tab. 17).

Tabela 17. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre os anos (1, 2 e 3) na área da Fazenda Água Limpa (FAL) das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. petraea*. (Diferenças significativas em negrito)

Fenofase/Ano	1 e 2	1 e 3	2 e 3
Prefloração			
F (Watson-Williams)	24.542	16.1624	3.9055
p-valor	< 0.0001	0.0002	0.0463
Média Paramétrica Estimada	191.32	193.23	213.38
Floração			
F (Watson-Williams)	8.3403	26.5473	1.263
p-valor	0.0099	< 0.0001	0.2669
Média Paramétrica Estimada	254.37	279.49	294.63
Frutificação			
F (Watson-Williams)	31.5742	21.4081	7.1053
p-valor	< 0.0001	0.0001	0.0104
Média Paramétrica Estimada	300.31	304.28	328.15

A floração da espécie *S. petraea* na ESECAE apresentou distribuição circular com agregação significativa da fenofase somente nos dois últimos anos (Tab. 14). No primeiro ano apresentou floração durante todo o ano, enquanto nos demais anos esteve restrita ao período de julho a novembro/outubro. Apesar de manter-se com inflorescências de janeiro a janeiro, o primeiro ano foi o que apresentou menor número dessas estruturas reprodutivas. No primeiro ano também pudemos observar precipitação com maior duração, quando comparado com os dois últimos anos.

A análise circular da fenofase de floração de *S. petraea* apresentou na PNB agregação nos três anos do estudo, mas com variação no período de ocorrência e

duração da fenofase entre os anos (Tab. 14). Análise comparativa dos anos 1, 2 e 3 (Tab. 16) mostrou que o primeiro ano foi o que apresentou ângulo médio (μ) alterado, provavelmente, devido à ocorrência de chuvas precoces em agosto, e dois picos de precipitação, em outubro e maio, os quais causaram no PNB no primeiro ano, a ocorrência de dois momentos com maior número de inflorescências, o que possivelmente não alterou a distribuição circular da fenofase, mas sim o ângulo médio (μ) do primeiro ano.

A FAL apresentou floração da espécie *S. petraea* com distribuição agregada somente nos anos 1 e 3, e variação da distribuição nos três anos (Tab. 14). O teste de Watson-Williams, por sua vez mostrou que houve diferença no período de ocorrência da floração na FAL entre o primeiro ano e os demais (Tab. 17). No primeiro ano foi observada a menor precipitação na área (1.186,3 mm), distribuída em dez meses, o que pode ter mantido a fenofase por período extenso, de março a dezembro, mas com baixo número de inflorescências (quatro) no momento de pico da fenofase.

A não agregação observada no segundo ano para a espécie *S. petraea* na FAL ($Z=1,707$, $p=0,185$), pode ser um reflexo do evento de queima ocorrido ao final do segundo ano (setembro), o qual atingiu o período de ocorrência da floração, provocando diminuição na quantidade de inflorescências.

Analisando a distribuição circular da fenofase de frutificação para espécie *S. petraea* observamos agregação significativa nos três anos na ESECAE, PNB e FAL, entretanto ocorrendo em períodos diferentes em cada ano (Tab. 14). Na ESECAE é apontada uma diferença entre o primeiro ano e os demais na época de frutificação (Tab. 15). No primeiro e terceiro ano podemos verificar indivíduos frutificando durante o ano todo, enquanto no segundo ano, a fenofase apresentou um intervalo de cinco meses. O

pico e a quantidades de estruturas durante a fenofase apresentou não apresentou variação nos três anos.

No PNB a frutificação de *S. petraea* também apresentou agregação durante os três anos (Tab. 14), entretanto com distribuição diferenciada no primeiro ano (Tab. 16). Mesmo que com a fenofase estando presente durante o ano todo nos três anos, houve variação no momento de pico de frutificação ocorrendo em agosto, novembro e setembro, no ano 1, 2 e 3, respectivamente. No segundo ano podemos observar uma menor duração (seis meses) e quantidade da precipitação anual (1.399 mm), assim como evento de queima, ocorrido ao final do primeiro ano.

Por fim, a frutificação de *S. petraea* na FAL, apresentou distribuição circular com agregação nos três anos, entretanto apresentando diferença significativa ($F=18,4651$, $p<0,0001$) na distribuição da fenofase no período do estudo (Tab. 14). O teste de Watson-Williams aplicado par a par, entre os anos, mostra que todos os anos apresentaram distribuição da fenofase de frutificação com ângulos médios (μ) significativamente diferentes (Tab. 17). Ao final do segundo ano, a área foi afetada por evento de queima, o qual interferiu na duração e momento de pico da fenofase neste ano, com um baixo, ou inexistente, número de estruturas representantes da mesma.

Varição no comportamento das fenofases entre as áreas para a espécie *S. petraea*.

Análise circular comparativa entre as áreas primeiramente da fenofase de prefloração apontou que durante os três anos nas áreas da ESECAE, PNB e FAL a espécie *S. petraea* mostrou comportamento fenológico significativamente diferente (Tab. 18). No primeiro ano na ESECAE a prefloração apresentou distribuição circular diferente das áreas do PNB e FAL. Neste ano a ESECAE apresentou menor quantidade

de estruturas (brácteas pedunculares) em relação à FAL e PNB, além de ter iniciado a fenofase em janeiro, dois meses depois do PNB e FAL.

No segundo a diferença na distribuição circular da prefloração de *S. petraea* foi entre o PNB e as demais áreas. No segundo ano o PNB apresentou início da fenofase no mesmo período que a FAL, em março, e ambas antes da ESECAE. Ainda no segundo ano foi observado no PNB um número de estruturas superior às duas outras áreas.

No terceiro ano a distribuição circular da prefloração de *S. petraea* não apresentou nenhuma semelhança entre as três áreas. No terceiro ano a ESECAE mostrou interrupção da fenofase, enquanto na FAL e PNB esta foi contínua. O pico de prefloração ocorreu no mesmo período, mas com quantidades diferentes de espatas nas três áreas. A FAL ao final do segundo ano apresentou evento de queima, o qual pode ter influenciado a fenofase, causando aumento no número de estruturas reprodutivas, continuidade na duração da fenofase nos anos 2 e 3, e diferenciação do momento de pico entre o PNB e as demais áreas.

A distribuição circular da fenofase de floração de *S. petraea* apontou que não houve diferença significativa no comportamento fenológico da espécie *S. petraea* nas áreas da ESECAE, PNB e FAL, durante os três anos do estudo (Tab. 18)

Por fim, a fenofase de frutificação apresentou distribuição circular das áreas sem diferença significativa apenas no segundo ($F=1,5241$, $p=0,2236$). No primeiro ano o PNB a espécie *S. petraea* apresentou distribuição circular da frutificação diferente da ESECAE e FAL (Tab. 18). Na área do PNB a espécie frutifica durante todo o primeiro ano. Já no terceiro ano, todas as áreas apresentaram distribuição circular da frutificação diferente ($F= 8,5125$, $p=0,0006$). O terceiro ano foi o de maior precipitação na ESECAE (2.179 mm).

Tabela 18. Teste de Watson-Williams (F), valor da significância (p) e média paramétrica estimada da correlação entre as áreas da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB) e Fazenda Água Limpa (FAL), das fenofases de prefloração, floração e frutificação para a espécie *S. flexuosa* nos três anos.

		Ano 1	Ano 2	Ano 3
PREFLORAÇÃO	ESECAE/FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	4.8048	19.0114	12.5285
	p-valor	0.0088	< 0.0001	< 0.0001
	Média Paramétrica Estimada	178.58	197.69	225.59
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	3.4213	0.0441	3.7603
	p-valor	0.062	0.8284	0.0505
	Média Paramétrica Estimada	184.64	226.9	213.82
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	9.5383	21.7842	5.4852
	p-valor	0.0026	< 0.0001	0.0189
	Média Paramétrica Estimada	178.25	185.87	237.48
FAL/PNB				
F (Watson-Williams)	2.0308	29.3236	24.2866	
p-valor	0.1512	< 0.0001	< 0.0001	
Média Paramétrica Estimada	174.11	189.65	225.83	
FLORAÇÃO	ESECAE/FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	2.066	0.6675	1.4595
	p-valor	0.1361	0.5238	0.238
	Média Paramétrica Estimada	207.96	312.4	299.53
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	1.9116	0.1132	1.0216
	p-valor	0.1793	0.7389	0.3184
	Média Paramétrica Estimada	225.82	321.62	295.19
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	0.1215	1.5063	0.2726
	p-valor	0.7293	0.2281	0.6109
	Média Paramétrica Estimada	188.43	312.01	307.87
FAL/PNB				
F (Watson-Williams)	3.7669	0.2243	2.7083	
p-valor	0.0569	0.645	0.1015	
Média Paramétrica Estimada	211	304.32	298.65	
FRUTIFICAÇÃO				
	ESECAE/FAL/PNB			
	F (Watson-Williams)	11.4029	1.5241	8.5125
	p-valor	0.0001	0.2236	0.0006
	Média Paramétrica Estimada	240.21	342.84	344.55
	ESECAE/FAL			
	F (Watson-Williams)	0.0114	2.7728	7.3901
	p-valor	0.9122	0.1011	0.0082
	Média Paramétrica Estimada	273.78	337.53	332.16
	ESECAE/PNB			
	F (Watson-Williams)	9.9942	2.1139	3.8216
	p-valor	0.0027	0.1476	0.0504
Média Paramétrica Estimada	188.43	312.01	307.87	
FAL/PNB				
F (Watson-Williams)	19.0764	0.0614	15.1442	
p-valor	0.0002	0.8008	0.0004	
Média Paramétrica Estimada	231.92	351.9	344.7	

Discussão

As espécies do gênero *Syagrus* estudadas neste trabalho apresentaram agregação no comportamento fenológico sazonal de floração e frutificação, mas variando no tempo e espaço, o que é compreensível, considerando que a maioria das áreas de coleta apresentavam diferentes históricos de queima, e sofreram diferentes distúrbios durante os três anos do estudo. Entretanto, em geral, às atividades de prefloração, floração e frutificação das espécies de palmeiras estudadas neste trabalho, mostraram-se presentes ao longo de todo o ano. A fenofase de floração das espécies estudadas, exceto da espécie *Syagrus petraea*, concentrou-se durante a estação chuvosa (outubro a maio). Nesse caso, diferente do padrão obtido para a espécie *Syagrus glaucescens* em cerrado rupestre (Miola et al. 2010), e espécies lenhosas de áreas de cerrado sentido restrito (Oliveira & Gibbs 2000; Lenza & Klink 2006), bem como observado por Martins & Filgueiras (2000), para as espécies *S. flexuosa* e *S. petraea*, onde a floração é durante a estação seca. Muitos autores reportam que a floração na época chuvosa pode apresentar desvantagens, como, por exemplo, o aumento da florivoria, danos causados pela chuva às estruturas reprodutivas, assim como a diminuição da atividade dos polinizadores (Janzen 1967; Gentry 1974; Opler et al. 1976; Aide 1992).

Henderson et al. (2000), observou em comunidade de palmeiras na Amazônia, que não houve correlação entre chuva e floração, os padrões de gênero, espécie e indivíduo tendem a florar tanto na estação seca como chuvosa. Todavia constatou que os de mesmo gênero e espécies tendem a ter o mesmo momento de floração, ou melhor, na mesma estação, o que também foi observado para a comunidade de palmeiras do cerrado estudado.

Quanto à frutificação as espécies *S. comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* mantiveram indivíduos produzindo frutos durante praticamente todo o período de estudo, com

intervalos ocasionados pelos eventos de queima na área da FAL e PNB. As espécies *S. comosa* e *S. flexuosa* na maior parte do estudo tiveram seus picos de frutificação concentrados no início do período seco (junho/julho), enquanto *S. petraea* apresentou pico no final da estação seca (outubro). Outras espécies do gênero *Syagrus*, em diferentes ambientes, como *S. pseudococos* (Raddi) Glassman, na Floresta Atlântica (Bencke & Morellato 2002), e *S. flexuosa* e *S. petraea*, no Cerrado (Batalha & Mantovani 2000), apresentaram padrão de frutificação na estação chuvosa. A frutificação durante a chuva pode estar associada a uma maior probabilidade de germinação e crescimento das plântulas devido à disponibilidade de água (Felfili et al. 1999; Ranieri et al. 2003).

Em parte, os resultados obtidos neste trabalho corroboram com estudos que apontam que em palmeiras a floração é normalmente restrita a uma particular estação, e a frutificação é frequentemente não sazonal (De Steven et al. 1987; Ibarra-Marinquez, 1992; Henderson et al. 2000). As espécies do gênero *Syagrus* observadas, apresentaram frutificação sazonal, o que segundo outros trabalhos, pode atuar favorecendo a partição de recursos e evitando a competição entre as espécies vegetais, como mostra levantamento feito na Ilha Anchieta, onde a atividade de frutificação sazonal ocorre de forma sincronizada entre as espécies arbóreas do local (Genini et al. 2008), mas com as espécies de palmeiras frutificando separadamente no início da estação chuvosa. O divergente período de ocorrência dos frutos maduros de palmeiras e árvores favorece uma complementaridade, no provimento de recursos para fauna (Genini et al. 2008). A maturação dos frutos ao longo do período chuvoso garante que estes se mantenham atrativos por períodos prolongados melhorando assim as chances de dispersão (Mantovani & Martins 1988; Batalha & Mantovani 2000).

Alguns autores sugerem que vegetações com climas mais sazonais apresentam maior periodicidade na produção de flores, folhas e frutos, tendo na alternância de estações seca e úmida o principal fator envolvido no desencadeamento das fenofases (Morellato et al 1990; Van Schaik, Terborgh & Whight 1993; Morellato & Leitão Filho 1996).

Neste estudo a precipitação aparece como fator determinante na definição dos padrões fenológicos, pois obteve correlação significativa com várias fenofases das três espécies, entretanto, também foi verificada em determinados momentos alteração no comportamento fenológico das espécies nas áreas queimadas, como a produção de um maior número de estruturas reprodutivas, e variação no período e duração da fenofase, sugerindo que o fogo afeta a fenologia destas palmeiras. O mesmo efeito pode ser observado em outros estudos, onde a queima atuou de forma variada no aumento do número de indivíduos em estágio reprodutivo (Schimdt et al. 2005), na produção de estruturas (Miola et al. 2010), assim como na velocidade que estas são produzidas (Sartorelli et al. 2007). Entretanto, vale ressaltar que, apesar de não ter sido testado, pode ser constatada a influência da época de ocorrência da queima, início, meio ou final da estação seca, bem como da fenofase em questão nesse período, no comportamento fenológico das espécies. Tal fato, corrobora com o observado em estudo realizado por Felfili et al. (1999), onde a queimada tardia (outubro) comprometeu a floração de *Stryphnodendron adstringens* (Martius) Coville, que inicia-se durante a seca, no mesmo ano, e a frutificação nos dois anos seguintes à queimada. Assim como, do efeito supressor do regime de queima bienal precoce (agosto) na espécie *Heteropterys pteropetala* A. Juss., causando diminuição no número de indivíduos em estágio reprodutivo, em relação à ausência de alteração, ou efeitos positivos, nas fenofases reprodutivas sob efeito de queima bienal modal e tardia (Schimdt et al. 2005).

A presença constante de queimadas, aliada à marcante sazonalidade climática, destacam-se como os principais fatores que influenciam a estrutura e o funcionamento da vegetação do Cerrado (Franco 2002; Hoffmann & Moreira 2002). O fogo pode afetar simultaneamente a reprodução sexual, a reprodução vegetativa, o estabelecimento das plântulas, o tamanho do indivíduo, o crescimento e a mortalidade (Hoffmann 1999). Além disso, a passagem do fogo contribui para a diminuição das populações de polinizadores, por meio da morte por altas temperaturas e pela destruição de seus ninhos e das plantas que lhe servem de abrigo e alimento (Potts et al. 2003).

De acordo com o exposto acima, a aparente correlação entre atividade e disponibilidade de água sugere que a seca sazonal, atuando como um fator limitante para o crescimento seja um dos principais fatores ambientais determinantes dos padrões fenológicos. Entretanto, quando não limitada pela disponibilidade de água, a reprodução pode ter sua periodicidade modulada por outros fatores ambientais como o termo periodismo ou o fogo, que por sua vez, também variam sazonalmente (Coutinho 1976; Seghiere et al. 1995).

Visando a melhor compreensão dos padrões fenológicos das espécies estudadas, considerando somente a variedade de combinações entre os fatores ambientais locais, observados neste trabalho, o tempo de estudo, e as respostas dada pelas variáveis fenológicas observadas, o comportamento fenológico de cada espécie é discutido em seguida separadamente.

Syagrus comosa

A prefloração da espécie *S. comosa* ocorreu em períodos diferentes durante os três anos de coleta nas três áreas, ESECAE, PNB e FAL. Apesar da variação no período de início da fenofase, o término da mesma ocorreu sincronizadamente durante todos os

anos, evidenciando parecer não existir um tempo definido para a prefloração, mas sim para a fenofase seguinte, a qual teve início sincronizado.

Na ESECAE, a prefloração de *S. comosa* apresentou uma variação na sua duração, com maior extensão verificada no segundo ano. Tal variação pode ter sido causada por diferença na precipitação entre segundo ano e os demais, a qual foi maior em quantidade, porém ocorrendo durante menor período. No PNB a ocorrência de queima no final do primeiro ano (setembro 2010) pareceu antecipar a prefloração, causando a diferença entre o segundo ano e os demais. Nesta área no segundo ano a precipitação também foi mais curta que nos demais (sete meses), enquanto nos demais durou nove meses, assim como foi menor em quantidade, que no primeiro e último ano.

Na FAL a prefloração de *S. comosa* foi diferente no último ano, com evidente atraso no início da fenofase, seguido de um encurtamento na duração em três meses, entretanto, sem comprometer a sincronia do período de término da mesma, e início da floração, a qual ocorreu no mesmo período durante os três anos do estudo. Provável motivo para variação observada no último ano pode estar associado ao evento de queima ocorrido no final do ano anterior.

De acordo com o exposto acima, a aparente correlação entre atividade e disponibilidade de água sugere que a seca sazonal, atuando como um fator limitante para o crescimento seja um dos principais fatores ambientais determinantes dos padrões fenológicos. Contudo, mesmo não tendo sido testado neste trabalho, pudemos observar variação no comportamento fenológico após evento de queima, fato sustentado por alguns estudos que apontam que a reprodução, quando não limitada pela disponibilidade de água, pode ter sua periodicidade modulada por outros fatores ambientais como o termo periodismo ou o fogo, que por sua vez, também variam sazonalmente (Coutinho 1976; Seghierre et al. 1995).

O pico da prefloração da espécie *S. comosa* nas áreas da ESECAE, PNB e FAL não apresentou variação ocorrendo no mesmo período, mas com variação no número de brácteas pedunculares produzidas. Na ESECAE o terceiro ano apresentou um número menor de espatas. Nessa área houve diferença significativa na precipitação entre o segundo e terceiro ano. No terceiro ano a precipitação foi maior e durou mais que no segundo, o que pode justificar a variação na produção de estruturas reprodutivas, devido a maior mobilização de nutrientes pela água.

No PNB a variação ocorreu no terceiro ano, o qual apresentou o dobro de estruturas reprodutivas dos demais anos. Esta área sofreu dois distúrbios, os quais podem ter afetado a produtividade dos dois primeiros anos. No primeiro ano 90% das espatas foram comidas por um animal de grande porte, não identificado, mas provavelmente uma anta, e ao início do segundo ano sofreu queima. Além de apresentar no terceiro ano uma precipitação em maior quantidade e duração, que os demais.

Na FAL a variação no número de espatas produzidas, com o segundo ano apresentando menor produtividade, pode ser explicada pela precipitação, que apesar de ser maior em quantidade que no primeiro ano, teve uma menor duração, dois meses a menos que no primeiro e terceiro ano.

Além da perda causada pela predação, o número de estruturas produzidas pode ser diretamente relacionado aos recursos disponibilizados, tanto pela quantidade e distribuição da precipitação, quanto pela liberação dos nutrientes da matéria orgânica, provocada pela queima da vegetação.

Quanto à floração da espécie *S. comosa*, esta ocorreu na ESECAE em períodos e com duração diferentes nos três anos. Novamente, a precipitação aparece como a variável local medida que melhor explica o comportamento fenológico da espécie na ESECAE, já que nesta área não foi observado nenhum dos outros dois distúrbios,

queima e predação, verificados no PNB e FAL. Verificamos então que a precipitação no terceiro ano ocorreu em maior quantidade que nos demais, o que explica a diferença entre o primeiro e o terceiro ano, entretanto, não explica a semelhança entre o terceiro e o segundo ano.

No PNB *S. comosa* teve sua floração no mesmo período nos três anos do estudo. Entretanto o pico da fenofase no terceiro ano variou em relação aos demais anos. Assim como o número de inflorescências produzidas durante o pico, alcançando quase o triplo do número observado no primeiro e segundo ano. Uma provável explicação para tais diferenças pode estar novamente na precipitação que durante o terceiro ano foi a maior de todo o estudo, 2.179 mm.

Na FAL a espécie *S. comosa* iniciou a floração no mesmo mês nos três anos, mas variou o término da fenofase nesse mesmo período. Quanto ao pico de floração, que ocorreu durante os três anos em abril, a alteração observada foi no número de inflorescências, o qual variou somente no primeiro ano, apresentando maior quantidade de estruturas.

A precipitação no terceiro ano, assim como a ocorrência de queima no segundo ano do estudo diferenciou a floração da espécie *S. comosa* na área FAL. O evento de queima no final do segundo ano pode ser a explicação para a maior duração da fenofase no ano seguinte, assim como a diminuição no número de inflorescências durante o pico da fenofase, aparentemente evidenciando a diluição dos benefícios causados com a disponibilização dos nutrientes pós queima, ao longo da duração da fenofase.

Quanto à frutificação da espécie *S. comosa*, esta se manteve presente durante todo o período de coleta nas áreas da ESECAE e PNB, mas com variação no pico da fenofase e nas quantidades de estruturas reprodutivas presentes nesse momento. Na ESECAE foi observada uma menor quantidade de estruturas reprodutivas no primeiro e

terceiro ano. No PNB o período de pico de frutificação apresentou pouca variação, mas com considerável alteração no número de estruturas entre os anos, apresentando no terceiro ano o dobro das infrutescências produzidas nos demais. Uma provável causa para tal aumento na quantidade de estruturas no PNB pode ser a variação na precipitação, a qual se mostrou inversamente relacionada à frutificação no terceiro ano. Nessa área também podemos atribuir o baixo número de infrutescências nos dois primeiros anos, à predação das espatas na metade do primeiro ano, e ao evento de queima corrido ao final do mesmo.

Na FAL a duração da fenofase foi contínua no primeiro e terceiro ano, como nas demais áreas, e menor no segundo ano do estudo, apresentando também neste ano dois picos da fenofase, com menor número de infrutescências que no primeiro e terceiro ano. A queima ocorrida em setembro de 2011 na área causou a interrupção da fenofase, e variação desta em relação aos demais anos e áreas de coleta.

Quanto ao comportamento da espécie *S. comosa* nas três áreas, este ocorreu diferentemente durante o período de 2009 a 2012. No primeiro ano a prefloração da ESECAE mostrou-se das demais áreas, FAL e PNB. Tal diferença pode ser melhor explicada, no caso do PNB, pela predação das espatas, ocorrida no meio do primeiro ano, do que pela queima, ao final deste mesmo ano. Isso porque neste período a prefloração também está no sendo encerrada. Em todo caso, a perda das estruturas, seja por predação, ou queima, forçou uma nova emissão de espatas, provocando alteração, na sua quantidade, bem como, na distribuição da fenofase durante esse ano. Já a diferença entre ESECAE e FAL pode ter sido causada pela a precipitação, que na FAL foi a mais baixa de todo o estudo. Durante o primeiro ano de estudo a precipitação só não esteve correlacionada com a prefloração na ESECAE e na FAL.

No segundo ano do estudo, a prefloração da espécie *S. comosa* se comportou de forma semelhante em todas as três áreas, mesmo sendo verificada a ocorrência de distúrbios como a queima na FAL. O fato da aparente não interferência do fogo observado no segundo ano nesta área pode estar relacionado ao período de ocorrência do mesmo, que se deu no final da fenofase. Fazendo com que seus possíveis efeitos só possam ser observados fenofase seguinte, ou no próximo ano.

No terceiro ano somente a ESECAE apresentou floração da espécie *S. comosa* diferente das demais áreas. Talvez explicação esteja na ausência de distúrbios nesta área, considerando que às demais estiveram expostas a queima ou predação das suas estruturas reprodutivas durante períodos variados.

As três áreas apresentaram frutificação de *S. comosa* diferente no primeiro e terceiro ano. No primeiro ano foi na FAL que a fenofase de frutificação não se comportou como nas demais áreas. Neste mesmo ano, a FAL apresentou a menor precipitação de todo o período de estudo, o que pode ter provocado variação na fenofase, alterando o ângulo médio, e diferenciando esta área das outras duas. Já no terceiro ano a ESECAE e PNB apresentaram frutificação diferenciada, apesar de apresentarem frutos durante todo o ano. A ESECAE, além de possuir a maior precipitação, durante os três anos, com os maiores níveis no terceiro ano, é a única área onde não foram observados distúrbios, como fogo e predação.

Syagrus flexuosa

A fenofase de prefloração da espécie *S. flexuosa* ocorreu no mesmo período e duração na ESECAE e PNB, nos três anos do estudo. Na área da FAL, o padrão relatado foi observado apenas no primeiro e segundo ano. Nessa área o terceiro ano apresentou uma alteração na data de início da prefloração, mas manteve a sincronia do período de

término da prefloração com os demais anos e áreas. O evento de queima observado no final do segundo ano parece ter atrasado e encurtado a fenofase, mas sem alterar o término da mesma. Nesse caso mantendo a sincronia de floração.

O pico de prefloração para *S. flexuosa* ocorreu no mês de janeiro durante todo o período de estudo, nas três áreas, mas com variadas quantidades de estruturas reprodutivas presentes. Durante o estudo foi observada uma queda no número de estruturas, espatas, no segundo ano, em comparação com o primeiro e terceiro ano. A queda na produção das espatas no segundo ano chegou a representar 1/3 do número de espatas produzidas nos demais anos, com exceção da área do PNB onde ocorreu evento de queima no final do primeiro ano, o qual pareceu alterar a produtividade do segundo ano. Observando tal variação no número de estruturas, talvez possamos inferir que a espécie apresente um comportamento reprodutivo supra-anual. Na ESECAE, a única área que permaneceu sem sofrer distúrbios aparentes, uma supra-anuidade pode ser bem observada, enquanto no PNB aparentemente pareceu ser alterada pela queima no final do primeiro ano, e na FAL, apesar da queima, como esta ocorreu somente no final do segundo ano, a alteração ficou restrita a diminuição na duração da fenofase no segundo ano, e ao atraso no início da fenofase no ano seguinte.

A espécie *S. flexuosa* apresentou eventos de floração na ESECAE correlacionados com a chuva acumulada no primeiro e terceiro ano. O segundo e terceiro ano são semelhantes em quantidade de chuva total, mas no terceiro a precipitação foi mais curta que nos demais anos. O pico de floração durante os três anos ocorreu no mesmo período, mas com variadas quantidades de inflorescências, e repetindo as características de uma suposta supra-anuidade para a espécie. No PNB a floração da espécie *S. flexuosa* foi semelhante no primeiro e terceiro ano, com duração menor que no segundo, entretanto, a precipitação não explica a variação. A época de

pico da fenofase se repetiu nos anos 1 e 3, com o dobro de inflorescências observadas no segundo ano. O evento de queima ao final do primeiro ano pode ter causado um aumento na duração da fenofase, a qual neste ano foi antecipada em 3 a 4 meses.

Na FAL a floração de *S. flexuosa* no terceiro ano apresentou maior duração, e apesar de ter o pico da fenofase no mesmo mês que no primeiro ano, o número de inflorescências chegou quase ao dobro deste, e o quádruplo do segundo ano. Talvez o evento de queima ocorrido no final do segundo ano, seja o motivo de uma maior disponibilidade de nutrientes, e conseqüente aumento no número de estruturas reprodutivas, como já constatado em outros estudos (Schimdt et al. 2005; Sartorelli et al. 2007; Miola et al. 2010).

A fenofase de frutificação da espécie *S. flexuosa*, na ESECAE, repetiu o padrão da prefloração, corroborando com o comportamento supra-anual para a espécie. No PNB a frutificação da espécie também ocorreu durante todo o primeiro ano, e com menor duração nos dois outros anos. Seguindo a ideia de um comportamento supra-anual, a possível causa da diferença entre o primeiro e o terceiro ano, talvez esteja na diminuição no período da fenofase causada pela queima ocorrida no final do primeiro ano. A queima também explica a semelhança entre o primeiro e segundo ano, no qual provocou antecipação do pico da fenofase, e aumento no número de estruturas e duração da mesma.

Já na FAL a frutificação da espécie *S. flexuosa* ocorreu com atraso e variação na época de pico no terceiro, em relação aos demais anos, provavelmente causado pela queima ocorrida no final do segundo ano. Quando observado o número de infrutescências no pico da fenofase, constatamos novamente uma baixa produtividade no segundo, podendo servir para caracterizar o comportamento supra-anual da espécie.

Como na FAL o evento de queima não ocorreu em um momento que alterasse a frutificação do segundo ano, essa supra-anuidade não foi alterada.

Quanto à variação entre as áreas na prefloração da espécie *S. flexuosa*, verificamos que esta ocorreu de forma diferente nas três áreas durante todo o período do estudo. No primeiro ano o PNB e a FAL apresentaram diferenças. Na FAL foi o único ano em que a prefloração não esteve relacionada com a precipitação, a qual foi a menor de todo o período de estudo, mas com ampla distribuição. No segundo ano, a prefloração ocorreu diferentemente na ESECAE, em relação às demais áreas. Com relação ao PNB, esta diferença pode ser explicada pelo evento de queima no primeiro ano, o qual afetou a fenofase durante do ano seguinte, a qual deveria, considerando uma supra-anuidade, ser menos expressiva que no primeiro ano, como ocorreu na ESECAE. E com relação à FAL, considerando as variáveis observadas não foi encontrada nenhuma causa aparente.

No terceiro ano a FAL apresentou comportamento diferente do observado no PNB e ESECAE na prefloração de *S. flexuosa*. Isso pode ser explicado pela ocorrência de queima ao final do segundo ano, a qual pareceu causar atraso no início da fenofase no ano terceiro ano, mas também provocar aumento na produção de espátas maior nesta área que nas demais, neste período.

Ao observar as diferenças entre as áreas na fenofase de floração da espécie *S. flexuosa* temos que somente no primeiro ano as áreas da FAL e ESECAE mostraram-se diferentes. Talvez a explicação para este comportamento esteja na baixa precipitação e na correlação positiva desta com a fenofase na FAL. Já a diferença entre a ESECAE e PNB durante o segundo ano talvez possa ser explicada novamente pelo evento de queima ocorrido no PNB no primeiro ano, o qual pode ter alterado a fenofase em sua duração e produção de estruturas, causando assim, além da quebra da supra-anuidade, a

diferença entre estas áreas. Enquanto no terceiro a diferença verificada encontra-se entre o PNB e a FAL. Nos dois primeiros anos as duas áreas passam por eventos de queima, primeiramente alterando a área do PNB, e posteriormente a da FAL. Nas duas áreas são verificadas alterações no início, duração e produção de estruturas características da fenofase.

As variações observadas entre as áreas na frutificação da espécie *S. flexuosa* mostra que durante o segundo e terceiro ano do estudo a ESECAE apresentou diferença quando comparada com as demais áreas. Talvez porque a ESECAE tenha sido única área livre de distúrbios aparentes, como queima e predação.

Syagrus petraea

Durante a prefloração a espécie *S. petraea*, apresentou variação significativa no período de ocorrência, duração e pico da prefloração, no PNB e na FAL. Apesar de serem estas as duas áreas, as quais sofreram queimada durante as coletas, no PNB esta não parece ser a provável explicação para a variação observada no terceiro ano de levantamento. Neste ano, dentre as variáveis observadas, vemos que a precipitação ocorreu significativamente diferente dos demais anos, apesar de não ter sido observada correlação com a prefloração.

Na FAL no último ano do estudo foi observada variação na prefloração da espécie *S. petraea*. A ocorrência de queima em setembro do segundo ano, vésperas do início da fenofase, outubro, adiou a prefloração para janeiro e encurtou a duração da fenofase, mas aumentou o número de estruturas produzidas e manteve a sincronia no período de término desta fenofase, início da floração.

A floração da espécie *S. petraea* ocorreu de forma variada nas três áreas e anos, entretanto sempre apresentando agregação da fenofase. Na ESECAE variou na

quantidade de inflorescência, período e duração da floração nos três anos, e no primeiro ano, apesar de manter-se com inflorescências de janeiro a janeiro, apresentou menor número dessas estruturas reprodutivas. A precipitação parece ser a provável explicação, já que no primeiro ano apresentou maior duração, em relação aos dois últimos.

Já no PNB a floração da espécie ocorreu no mesmo período nos três anos. Mesmo com a ocorrência de fogo no final do primeiro ano, este pareceu não alterar o início da fenofase, provavelmente por ter ocorrido durante a prefloração, causando um encurtamento desta fenofase, mas aumentando o número de estruturas produzidas, com a retomada da fenofase após o evento de queima. Na FAL a floração apresentou diferença entre os dois primeiros anos e o último, possivelmente provocada pela queima, a qual pareceu atrasar a floração devido ao tempo de recuperação dos indivíduos, já que a espécie em questão é acaule e teve perda total de suas estruturas aéreas.

Considerando a fenofase de frutificação da espécie *S. petraea*, esta pode ser observada na ESECAE e PNB durante todo o ano, ao contrário da FAL. No PNB e ESECAE a precipitação e a queima parecem ser a causa da diferença entre o primeiro ano e os demais.

Observando os resultados obtidos da comparação do comportamento fenológico de *S. petraea* entre as áreas, temos que a fenofase de prefloração ocorreu significativamente diferente durante os três anos nas áreas da ESECAE, PNB e FAL. Novamente fica evidente que distúrbios como a queima e a predação, além da diferença na precipitação acumulada entre as áreas, influenciam a distribuição, o ângulo médio e o comportamento sazonal, e podem explicar variações no período de ocorrência e duração das fenofases, assim como, de variações no número de estruturas reprodutivas.

Conclusão

(ii) As espécies *S. comosa*, *S. flexuosa* e *S. petraea* apresentaram comportamento fenológico sazonal para as fenofases de prefloração, floração e frutificação durante os três anos de estudo, entretanto com variações na época de ocorrência e duração entre os anos.

(iii) A precipitação local acumulada dos dez dias antes das datas de coleta em geral foi fracamente correlacionada com as fenofases de prefloração, floração e frutificação, e distúrbios como fogo e predação, observados em algumas áreas durante o período de estudo, parecem ter responsabilidade sobre as variações encontradas.

(iv) As espécies apresentaram diferentes variações nas fenofases de prefloração, floração e frutificação entre os anos numa mesma área e entre as áreas.

As diferentes variações observadas na fenologia das espécies de palmeiras apresentadas neste trabalho ressalta a importância de pesquisas com maior amostragem no tempo e espaço. Séries mais longas de registros fenológicos poderão fornecer maior confiança sobre as relações entre as variações interanuais nos padrões fenológicos com os fatores abióticos, como precipitação e fogo, bem como, permitir inferências sobre os efeitos desses padrões na dinâmica do ecossistema local.

Referências Bibliográficas

- Adler, G.H. & Lambert, T.D. 2008. Spatial and temporal variation in the fruiting phenology of palms in isolated stands. *Plant Species Biology*, 23:9-17.
- Aide, T.M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24(40):532-37.
- Alvin, P.T. & Alvin, R. 1976. *Tropical trees as living systems*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Andersen, A.N. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52:337-340.
- Asthor, P.S.; Givnish, T. & Appanah, S. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the seasonal tropics. *American Naturalist* 132:44-66.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hibanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-88.
- Ayres, M.; Ayres Jr., M.; Ayres, D. L. & Santos, A. S. 2007. BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDSM / MCT / CNPq. 364pp.
- Balduino, A.P.C.; Souza, A.L.; Meira Neto, J.A.A.; Silva, A.F. & Silva Júnior, M.C. 2005. Fitossociologia e análise comparativa da composição florística do cerrado da flora de Paraopeba-MG. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, 29(1):25-34.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phenology patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody flora. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(1):129-145.
- Bawa, K. S. 1977. The reproductive biology of *Coupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 56-63.
- Bawa, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones, C. E.; Little, R. J. (Ed.). *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Scientific and Academic, 394-410 P.
- Bawa, K. S. & Webb, C. J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botanic*, 71: 736-75 1.
- Begnini, R.M. 2008. O jerivá – *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) – fenologia e interações com a fauna no Parque Municipal de Lagoa do Peri, Florianópolis, SC. Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, 25: 237-248.

- Bernal, R. & Ervik, F. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: an adaptation to staphylinid beetles. *Biotropica*, p. 682-696.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15:81-89.
- Borchert, Rolf. 1994. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees*, 8(4):198-204.
- Borchert, R.S.A.; Meyer, R.S. & Felger, Y L. 2004. Porter-Bolland. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography*, 13:409-425.
- Borchert, R.; Renner, S.S.; Calle, Z.; Navarret, E.D.; Tye, A.; Gautier, L.; Spichiger, R. & von Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, 433:627-629.
- Borgtoft, P.H.B. & Balslev, H. 1993. "Palmas útiles." *Especies ecuatorianas para agroforestería y extractivismo*. Editorial Abya Yala, Quito.
- Bulhão, C.F. & Figueiredo, P.S. 2002. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(3):361-369, set.
- Christianini, A.C. 2006. Fecundidade, dispersão e predação de sementes de *Archontophoenix cunninghamiana* H. Wendl. & Drude, uma palmeira invasora da Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Botânica* 29:587-594.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, p. 305-335.
- Collazos, M.E. & Mejía, M. 1988. Fenología y poscosecha de milpesos *Jessenia bataua* (Mart.) Burret. *Acta Agron.*, 38:53-63.
- Corelazzo, E.V. & Seeliger, U. 1988. Phenological and biogeographical aspects of coastal elune plant communities in southern Brazil. *Vegetatio*, 75:169-173.
- Corner, E. J. H. 1966. *The natural history of palms*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California.
- Coutinho, L. M. 1976. Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado. Tese de livre docência, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- De Steven D. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19: 342-356.

- 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.
- Ervik, F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* (Phytelephantoideae) in Ecuador. In: Barthlott, W.; Naumann, C. M.; Schmidt-Loske, K. and Schuchmann, K. L. (Eds.). Animal-plant interactions in tropical environments, 7-12 pp. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König, Bonn, Germany.
- Ervik, F.; Tollsten, L. & Knudsen, J.T. 1999. Floral scent chemistry and pollination ecology in phytelephantoid palms (Arecaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 217:279-297.
- Franco, A.C. Ecophysiology of woody plants. 2002. In: The cerrados of Brazil (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York, p.178-197.
- Frankie, G.W.; Baker, H.G. & Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62:881-913.
- Felfili, J.M.; Silva Junior, M.C.; Dias, B.J. & Rezende, A.V. 1999. Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado sensu stricto da Fazenda Água Limpa, no Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 22(1):83-90.
- Fernandes-Bulhão, C. & Figueiredo, P. S. 2002. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica*, 25:361-369.
- 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*, São Carlos, 59:305-317.
- Fisher, N. I. 1993. Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press. 277 pp.
- Galetti, M.; Paschoal, M. & Pedroni, F. 1992. Predation on Palm Nuts (*Syagrus romanzoffiana*) by Squirrels (*Sciurus ingrami*) in South-East Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8(1): 121-123.
- Galetti, M.; Ziparro, V.B. & Morellato, P.C. 1999. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* 5:115-122.

- García, M. 1988. Observaciones de polinización en *Jessenia bataua* (Arecaceae). Departamento de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito. 60p.
- Genini, J.; Galetti, M. & Morellato, P. L. C. 2008. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora*. doi: 10.1016/j.flora.2008.01.002.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, St. Louis, 6:64-68.
- Haridasan, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12:54-64.
- Hawkes, A. D. 1952. *Studies in Brazilian Palms: A preliminary check-list of palms of Henderson, A.; Galeano, G. & Bernal, R. 1995. Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Henderson, A.; Galeano, G. & Bernal, R. 1995. *Field Guide to the Palms of The Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 352p.
- 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*, 52:149-159.
- 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.
- Henderson, A. 2002. *Evolution and ecology of Palms*. The New York Botanical Garden Press. New York.
- Hoffmann, W.A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a Neotropical savanna: Matrix model predictions. *Ecology* 80:1354-1369.
- Hoffmann, W.A. & A.G. Moreira. 2002. The role of fire in population dynamics of woody plants. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (eds.). *The Cerrado of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna*. 159-177 pp. Columbia University Press, Nova York.
- Hopkins, B. 1970. Vegetation of Olokemeji forest Reserve Nigeria. VII. The plants on the savanna site with special referent to their seasonal growth. *Journal of Ecology* 58:895-925.
- Ibarra-Manriquez, G. 1992. Fenología de las palmas de una selva cálida húmeda de Mexico. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 21(2):669-683.

- Inkrot, D.; Sattler, D.; Geyer, C. & Morawetz, W. 2007. Flowering and fruiting phenology of *Normanbya normanbyi* (W. Hill) L. H. Bailey (Arecaceae), a palm endemic to the lowland tropical rainforest of north-eastern Australia. *Austral Ecology*, 32:21-28.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within dry season in Central America. *Evolution*, Lancaster, 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-529.
- Janzen, D.H. 1971. The fate of *Scheelea rostrata* fruits beneath the parent tree: predispersal attack by bruchids, *Principles* 15:89–101.
- Kelly, D. & Sork, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants?: Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- 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.
- Lorenzi, H. 1996. *Palmeiras no Brasil - nativas e exóticas*. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H.; Sousa, H. M.; Costa, J. T. M.; Cerqueira, L. S. C. & Ferreira, E. 2004. *Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas*. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 416 p.
- Mahoro, S. 2002. Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thub. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany* 80: 82-92.
- Mamede, M. A. 2008. Aspectos da ecologia reprodutiva de *Syagrus Flexuosa* Mart. Becc.: sucesso reprodutivo e persistência em áreas de cerrado na região do DF. Tese de doutorado. Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil.
- 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 Biologia*, 11:101-112.
- Mantovani, A. & Morellato, L.P.C. 2000. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmitreiro. In: *Euterpe edulis* Martius – (Palmitreiro) biologia, conservação e manejo. Editores: Mauricio Sedrez dos Reis, Ademir Reis. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 23-38.
- Marengo, J.A.; Jones, R.; Alves, L.M. & Valverde, M.C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the

- PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29: 2241-2255.
- Marques, M.C.M. & Oliveira, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista brasileira de Botânica*, 27(4):713-723.
- Martén, S. & Quesada, M. 2001. Phenology, Sexual Expression, and Reproductive Success of the Rare Neotropical Palm *Geonoma epetiolata*. *Biotropica*, 33:596-605.
- Martins, R. C. & Filgueiras, T. S. 2006. Arecaceae. In: Cavalcanti, T. B. (org.): *Flora do Distrito Federal, Brasil*. Volume 5. Brasília: EMBRAPA- Cenargen.
- Mendonça, J. K. S. 2006. Uso sustentável de espécies de palmeiras da APA da Baixada Maranhense para controle e recuperação de áreas degradadas por erosão. Dissertação de mestrado. Programa de Pós-Graduação em Sustentabilidade de Ecossistemas - Universidade Federal do Maranhão. São Luís, MA.
- Miranda, I. S. 1995. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de cerrado em Alter-do-Chão, Pará. *Revista Brasileira de Botânica* 18:235-240.
- Mikich, S.B. & Silva, S.M. 2001. Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 15.
- Miller, C. 2002. Fruit production of the unguurahua palm (*Oenocarpus bataua* subsp. *bataua*, Arecaceae) in an indigenous managed reserve. *Economic Botany*, 56:165-176.
- Miola, D.T.B.; Correia, H.V.L.; Fernandes, G.W. & Negreiros, D. 2010. Efeito do fogo na fenologia de *Syagrus glaucescens* Glaz. ex Becc. (Arecaceae). *Neotropical Biology and Conservation* 5(3):146-153.
- Monasterio M. & Sarmiento, G. 1976. Phenological Strategies of Plant Species in the Tropical Savanna and the Semi-Deciduous Forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 3:325-355.
- Morellato, L.P.C.; Rodrigues, R.R. & Leitão-Filho, H.F. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12(1):85-98.
- Morellato, L.P.C.; H Leitão Filho; Rodrigues, F.R.R. & Joly, C.A. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia*, 50:149-162.

- Morellato, L.P.C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de doutorado. (Ecologia) Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. UNICAMP- SP.
- Morellato, L.P.C. & Leitão Filho, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (org.). História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas p.112-140.
- Morellato L.P.C. & Leitao-Filho, H.F. 1996. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica*, 28:180-191.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbusivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19: 979-988.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2007. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a Savannah (Campo Sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67(2):299-307.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.M.; Baker, H.G. & Colwell, R.C. 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In: McDade, L. A. et al. (Eds.). *La selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University Chicago, p.142-160.
- Noblick, L.R. 1996. *Syagrus*. *The Palm Journal* 126: 12-46.
- Núñez-Avellaneda, L. & Rojas-Robles, R. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los andes colombianos. *Caldasia*, 30: 101-125.
- Oliveira, P. E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies do cerrado In *Cerrado: ambiente e flora* (Sano, S. M. & Almeida, S. P. eds.). Embrapa-CPAC, Planaltina, 169-192 p.
- Oliveira-Filho, A. T.; Shepherd, G.J.; Martins, F. R. & Stubblebine, W. H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5: 413-431.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora (Jena)*, 195:311-329.
- Opler, P. A.; Frankie, G. W. & Baker, H. B. 1976. Rainfall as factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.

- Opler, P.A.; Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-88.
- Peres, C.A. 1994. Composition, density and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica* 26(3): 285-294.
- Peres, C.A. 2000. Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. *Journal of Tropical Ecology* 16:287-317.
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25(1):2-14.
- Portela, R.C.Q.; Pires, A.S. & Santos, F.A.M. 2009. Unusual branching in the palm *Euterpe edulis* Mart. *Hoehnea* 36:501-506.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In *Pollination biology*. L. Real, editor. Academic Press, London, UK, 305–329 pp.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:179-214.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forests - patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73:164-174.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, p. 294-299.
- Reis, M. S.; Fantini, A.C.; Nodari, R.O.; Reis, A.; Guerra, M.P & Mantovani, A. 2000. Management and conservation of natural populations in Atlantic Rain Forest: the case study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica*, 11:1-17.
- Rosa, L.; Castellani, T. T. & Reis, A. 1998. Biologia reprodutiva de *Butia capitata* (Martius) Beccari var. *odorata* (Palmae) na restinga do município de Laguna, SC. *Revista Brasileira de Botânica* 21(3)- 281-287.
- Rufino, M. U. L.; Andrade, L. C.; Costa, J. T. M. & Silva, V. A. 2008. Conhecimento e uso do ouricuri (*Syagrus coronata*) e do babaçu (*Orbignya phalerata*) em Buíque, PE, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 22(4): 1141-1149.
- Ruiz, R. R. & Alencar, J.D.C. 2004. Comportamento fenológico da palmeira patauá (*Oenocarpus bataua*) na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta amazônica*, 34:553-558.
- 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.

- Saporetto Jr., A.W.; Meira Neto, J.A.A. & Almado, R.P. 2003. Fitossociologia de cerrado *sensu stricto* no município de Abaeté-MG. Revista *Árvore*, Viçosa-MG, 27(3):413-419.
- Sarmiento, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge.
- Sarmiento, G. & Monasterio, M. 1983. Life forms and phenology. In: Bouliere, F. (Ed.). Ecosystems of the world: tropical savannas. Amsterdam: Elsevier, p. 79-108.
- Sartorelli P.; Andrade, S.P.; Melhem, M.S.; Prado, F.O. & Tempone, A.G. 2007. Isolation of antileishmanial sterol from the fruits of *Cassia fistula* using bioguided fractionation. *Phytotherapy Research Journal* 21: 644-647.
- Scariot, A.; Lleras, E. & Hay, J.D. 1995. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. *Biotropica*, 27:168-173.
- Scariot, A.O.; Lleras, E. & Hay, J.D. 1991. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. *Biotropica*, 23:12-22.
- Schmidt, I.B.; Sampaio, A.B. & Borghetti, F. 2005. Efeitos da época de queima sobre a reprodução sexuada e estrutura populacional de *Heteropterys pteropetala* (Adr. Juss.), Malpighiaceae, em áreas de Cerrado *sensu stricto* submetidas a queimas bienais. *Acta. Botânica Brasílica* 19(4): 927-934.
- Seghier, J.; Floret, C. H. & Pontanier, R. 1995. Plant phenology in relation to water availability herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11:237-254.
- Singh, K. P. & Kushwaha, C. P. 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, 89(6): 964-075.
- Singh, K.P. & Kushwaha, C.P. 2006. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany*, 97:265-276.
- Singh, S. P.; Tewari, A.; Singh S. K. & Pathak, G. C. 2000. Significance of phenologically asynchronous populations of the central Himalayan oaks in drought adaptation. *Current Science* 79: 353-357.
- Sist, P. 1989a. Peuplement et phénologie des palmiers en forêt guyanaise (Piste de Saint Elie). *Revue D Ecologie-la Terre Et La Vie*, 44:113-151.
- Sist, P. 1989b. Strategies de regeneration de quelques palmiers en forêt Guyanaise (Phénologie, Dissémination, Démographie). Tese de doutorado. Universidade de Paris, Paris, p.297.

- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2005. Botânica Sistemática. Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa, São Paulo, Instituto Plantarum.
- Stevenson, P.R.; Castellanos, M.C.; Cortés, A.I. & Link, A. 2008. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica* 40: 559-567.
- Stranguetti, V. & Ranga, N.T. 1997. Phenological aspects of flowering & fruiting at the Ecological Station of Paulo de Faria-SP-Brazil. *Tropical Ecology*, 38:323-327.
- Sutherlands, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-set flower ratios in plants? *Evolution*, 40: 117-126.
- Talora, D.C. & Morellato, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1):13-26.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: Soule, M. E. (ed.). *Conservation Biology, The Science of Scarcity and Diversity*. 330–344 pp. Sinauer, Sunderland, Ma, USA.
- Uhl, N.W. & Dransfield, J. 1987. *Genera Palmarum: A classification of palms based on the work of Harold E. Moore*. Lawrence, Kansas: Allen Press.
- Van Schaik, C.P.; Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:353-377.
- Vidal, M. M. 2007. Frutos de duas espécies de palmeiras como recurso alimentar para vertebrados no cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP). Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo-SP.
- Voeks, R.A. 2002. Reproductive ecology of the piassava palm (*Attalea funifera*) of Bahia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18:121-136.
- Wright, S.J. & Muller-Landau, H.C. 2006. The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38(3):287-301.
- Wright, S.J. & Van Schaik, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*, p. 192-199.
- Wroblewski, D.W. & Kauffman, J. B. 2003. Initial effects of prescribed fire on morphology, abundance, and phenology of forbs in big sagebrush communities in southeastern Oregon. *Restoration Ecology*, 11:82-90.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. 4^o edition. Ed. Prentice Hall. New Jersey.

- Zhang, J.; Drummond, F.A.; Leibman, M & Hartke, A. 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. Maine Agricultural and Forest Experiment Station Technical Bulletin 163: 32p.
- Zimmerman, J.K.; Wright, S.J.; Calderón, O.; Pagan, M.A. & Paton, S. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23: 231-251.

Sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão em frutos de ARECACEAE do cerrado *sensu stricto*, Distrito Federal, Brasil.

RESUMO

Em muitas espécies de palmeiras, menos de 50% dos indivíduos que floram eventualmente amadurecem seus frutos com sucesso, devido à grande quantidade perdida por aborto e predação. Um baixo sucesso na produção de frutos e sementes maduras pode ser devido à influência de diferentes fatores, sejam estes intrínsecos aos parentais, como depressão endogâmica, anormalidades na formação de óvulos e fatores genéticos, ou relacionados a agentes externos, físicos ou biológicos, como restrição de recursos, deficiência na polinização e predadores. Considerando que a riqueza nutricional dos frutos e sementes da família Arecaceae, sejam uma importante recurso alimentar para insetos predadores, assim como, representem um rico capital energético e, de acordo com o modelo de Ehrlén (1991), estejam sujeitas a altas taxas de aborto. No sentido de contribuir para uma melhor compreensão da estratégia reprodutiva das espécies vegetais, investigamos os padrões de aborto de frutos, predação pré-dispersão de sementes e o resultante sucesso reprodutivo das espécies de palmeiras *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* do cerrado *sensu stricto* do DF. As coletas de campo foram realizadas em áreas de preservação no cerrado *sensu stricto* do Parque Nacional de Brasília, Estação Ecológica de Águas Emendadas, Estação Experimental Fazenda Água Limpa e Reserva Ecológica do IBGE. Todas estruturas reprodutivas foram coletadas de janeiro a outubro de 2012. Após coletadas, as infrutescências tiveram contabilizadas suas quantidades de unidades reprodutivas, frutos iniciados, frutos abortados, frutos desenvolvidos ou maduros, frutos predados pré-dispersão, posteriormente utilizados na determinação de algumas taxas de interesse ecológico relacionadas ao sucesso reprodutivo. Os valores encontrados para as espécies apontaram para variação entre as infrutescências coletadas, com relação ao número de flores femininas, sucesso reprodutivo, taxa de predação e taxa total de aborto. As espécies de palmeiras presentes em áreas de preservação de cerrado sentido restrito *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* apresentaram sucesso reprodutivo de 20,8%, 8,9%, 33,6% e 22,5% respectivamente. *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* tiveram respectivamente, 6,4%, 6,0%, 11,1% e 36,3% dos seus frutos predados antes de dispersos. As espécies *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx* e *S. flexuosa* apresentaram taxas de aborto dos frutos de 18,3%, 26% e 22,1%, respectivamente. A espécie *Syagrus comosa* teve taxa total de aborto de apenas 2,1%. Foram identificados em frutos pré-dispersos das espécies *Syagrus comosa* (Mart.) Mart. e *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc., apenas dois tipos de insetos, um predador pertencente à família Curculionidae (Coleoptera), e um parasitoide da família Braconidae (Hymenoptera).

Palavras-chave: produção, maturação, reprodução, palmeiras, Curculionidae, Hymenoptera.

Introdução

O sucesso reprodutivo de um organismo pode ser definido como o número de ovos que completam o desenvolvimento sobrevivendo ao meio, e pode ser dividido em duas fases: a pré-emergente, representada pelo número de sementes viáveis que entram no ambiente circundante, e a pós-emergência, representada pela percentagem de sementes que germinam e sobrevivem até a reprodução (Wiens et al. 1987).

Um baixo sucesso na produção de frutos e sementes maduras pode ser atribuído a influência de diferentes fatores, sejam estes intrínsecos aos parentais como depressão endogâmica (Wiens et al. 1987), anormalidades na formação de óvulos (Sedgley & Granger 1996) e fatores genéticos (Wiens et al. 1987; Porcher & Lande 2005); ou relacionados a agentes externos, físicos ou biológicos, como restrição de recursos (Stephenson 1981; Wiens 1984; Lee 1988), deficiência na polinização (Wiens et al. 1987) e predadores (Janzen 1970; Link & Costa 1995; Zhang et al. 1997; Nascimento 2009).

Em ambientes naturais ou cultivados, cerca de 80% de mortalidade entre sementes produzidas é atribuída à predação pré-dispersão (Andersen 1988; Janzen 1970; 1971a; Zhang et al. 1997). A mesma ocorre quando há deposição de ovos de alguns grupos de insetos como Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera e Thysanoptera dentro de óvulos, ovários e frutos em desenvolvimento (Janzen 1970; 1971b; Link & Costa 1995; Zhang et al. 1997; Crawley 2000). Os insetos permanecem dentro das sementes ou frutos até completarem seus ciclos de vida (Link & Costa, 1995; Zhang et al. 1997; Crawley 2000), sendo liberados durante a deiscência do fruto e dispersão das sementes (Barreto et al. 1999; Pereira et al. 2003). Tais hóspedes comprometem o desenvolvimento saudável dos embriões, devido ao consumo destes e do endosperma (Janzen 1971a; Pereira et al. 2003).

A intensidade da predação de sementes pode ser influenciada pela fenologia reprodutiva da planta. Tanto a floração, quanto à frutificação sincronizada, podem atrair predadores, como as larvas de insetos, que se alimentam de sementes em desenvolvimento (Augsburger 1981; Forget et. al. 1999; Raghu et. al. 2005).

A mortalidade de sementes causadas por predadores ou patógenos pode influenciar no momento de maturação (Rathcke & Lacey 1985), afetar a produção de frutos, a dispersão dos propágulos maduros, e a distribuição sazonal de alimentos para frugívoros que comem frutos maduros e sementes (De Steven 1987). Predadores e patógenos pré-dispersão podem destruir as sementes e tornar os frutos menos atrativos para os dispersores, influenciando o sucesso reprodutivo do indivíduo (Rathcke & Lacey 1985; De Steven 1987), e conseqüentemente, afetando a riqueza, diversidade e distribuição das plantas (Janzen 1970; Zhang et al. 1997).

Embora sejam muitos os prejuízos causados pela predação na reprodução das plantas, vale ressaltar o papel ecológico que as sementes desempenham como item alimentar de vários grupos de animais, bem como, o papel dos predadores especializados em flores, frutos e sementes, como agentes reguladores de populações de várias espécies de plantas tropicais, causando altas taxas de mortalidade de propágulos, particularmente na proximidade da planta mãe, onde são encontrados em maior concentração (Janzen 1970; 1971a).

Como podemos observar, os predadores de sementes podem consumir boa parte da produção em algumas circunstâncias e assim ter uma importante influência no sucesso reprodutivo da planta. Entretanto, outro fenômeno muito comum na fase reprodutiva, que pode afetar a produção tanto de flores e frutos quanto de sementes, é o aborto (Wiens 1984; Porcher & Lande 2005). Na literatura, há um número apreciável de casos de óvulos abortados devido, principalmente, a limitação de recursos (Lloyd, 1980;

Stephenson 1981; Wiens 1984; Lee 1988). O crescimento e desenvolvimento das sementes durante a reprodução representam um grande investimento de recursos pela planta mãe, a qual deverá disponibilizar para cada semente reserva suficiente para atravessar as fases de germinação e estabelecimento no meio (Mena-Áli & Rocha 2005). Entretanto, recursos para a reprodução são normalmente limitados, o que faz com que as plantas só consigam amadurecer apenas uma fração das sementes que iniciaram o crescimento (Lee & Bazzaz 1982; Lee 1988; Helenurm & Schaal 1996).

Muitas espécies investem numa grande produção de flores, e mesmo que a maior parte não resulte em frutos, estas podem representar uma reserva em caso de perda por predação, doença ou estresse ambiental, aumentando a disponibilidade de pólen tanto para polinizadores, quanto para seleção genética, e dando condições para a ocorrência de aborto seletivo visando melhorar a qualidade dos frutos e sementes (Janzen 1978; Stephenson 1981; Melser & Klinkhamer 2001). Entre espécies auto-incompatíveis e árvores perenes, o aborto é especialmente comum, representando 50% do número total de óvulos produzidos (Wiens 1984).

Uma vez presente à limitação de recursos para a produção, proteção e dispersão de sementes, se torna necessário que a planta mãe escolha entre quantidade, tamanho e qualidade das sementes (Haig & Westoby 1988), fazendo com que a morte das sementes possa ser resultado do conflito entre planta mãe e progênie na alocação de recursos, e da competição entre as sementes (Bawa et al.1989; Shaanker & Ganeshaiyah 1997).

Na família Arecaceae o padrão de produção de frutos pode variar não somente no número de frutos por infrutescências, mas também em relação ao tamanho, tempo de desenvolvimento e valor nutricional de suas partes (Henderson 2002). Em algumas áreas, os frutos ofertados pelas palmeiras, por ocorrerem em épocas de escassez de

alimentos e apresentarem pouca sincronia de frutificação, se tornam uma importante fonte de recursos para a fauna (Galetti 1996; Peres 1994; Terborgh 1986).

Na subfamília Arecoideae, praticamente todas as espécies apresentam frutos com mesocarpos carnosos e epicarpos coloridos, os quais são atrativos para vertebrados (Uhl & Dransfield 1987), além de amêndoas ricas em ácidos graxos insaturados, carotenóides pró-vitamina A, proteínas e fibras. (Mariath et al. 1989; Miranda 2011) uma importante recurso alimentar também para insetos (Janzen 1971b; Mattson 1980; Willson 1983; Nascimento 2009). As moléculas de lipídeos são formas muito eficazes de armazenamento energético, tendo em vista que a oxidação destas libera duas vezes mais ATP do que a oxidação de moléculas de carboidrato de mesmo peso (Levin 1974).

Outro fato relacionado às palmeiras que merece atenção é o longo período de desenvolvimento dos frutos, desde o momento da fertilização até a maturação, que pode ser de dois meses ou se prolongar até três anos (Henderson 2002). Isto significa dizer que os frutos das palmeiras exigem elevado investimento energético por parte da planta mãe, que representam recursos muito valiosos para seus potenciais consumidores, bem como, ficam expostos no ambiente por um período bastante longo. Durante esse 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).

Em muitas espécies de palmeiras, menos de 50% dos indivíduos que floram eventualmente amadurecem seus frutos com sucesso, devido à grande quantidade perdida por aborto e predação pré-dispersão (De Steven 1987). Embora em sua maioria, a semente seja dotada de endocarpo ósseo, isso não livra algumas espécies de palmeiras da predação pré-dispersão, tendo em vista que alguns predadores podem variar suas táticas, seja através do aumento no tamanho de ovos, como ocorre com a subfamília

Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) (Takakura 2004), ou no período de ovoposição destes.

A literatura acerca da ecologia reprodutiva e populacional remete a grande ocorrência tanto de aborto quanto de predação de frutos e sementes entre as espécies vegetais já estudadas (Janzen 1971a,b; Bradford & Smith 1977; Garcia et al. 2000; Leimu et al. 2002, Ghazoul & Satake 2009). Considerando que a riqueza nutricional dos frutos e sementes da família Arecaceae, seja uma importante recurso alimentar para insetos predadores, assim como, represente um rico capital energético e, de acordo com o modelo de Ehrlén (1991), estejam sujeitas a altas taxas de aborto. No intuito de contribuir para uma melhor compreensão da estratégia reprodutiva das espécies vegetais, investigamos os padrões de aborto de frutos, predação pré-dispersão de sementes e o resultante sucesso reprodutivo das espécies de palmeiras *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* presentes no cerrado *sensu stricto* do DF.

Objetivo

Determinar taxas ecológicas relacionadas ao sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão dos frutos das espécies *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze, *Allagoptera leucocalyx* (Drude) Kuntze, *Syarus comosa* (Mart.) Mart. e *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc.

Materiais e métodos

Áreas de estudo - As coletas de campo foram realizadas em áreas de preservação no cerrado *sensu stricto* do Parque Nacional de Brasília (PNB), Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Estação Experimental Fazenda Água Limpa (FAL) e

Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), e todas as estruturas reprodutivas (infrutescências) foram coletadas de janeiro a outubro de 2012.

Espécies estudadas - Para esse estudo foram selecionadas as seis espécies que ocorrem no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal, entretanto nem todas as espécies produziram estruturas reprodutivas suficientes para a realização de todas as análises propostas.

Coleta de dados - Para determinação de do sucesso reprodutivo e taxas ecológicas relacionadas à produção, aborto e predação pré-dispersão dos frutos, foram feitas coletas das infrutescências em indivíduos presentes nas áreas citadas acima. As infrutescências coletadas apresentavam frutos no final do desenvolvimento, quando estes estão sendo dispersos, ou atingem a maturidade, reconhecida através do tamanho e/ou coloração dos frutos. Cada infrutescência coletada foi acondicionada em saco plástico, o qual foi etiquetado com dados referentes à área, data da coleta, espécie e observações do local, ou do indivíduo coletado.

Após coletadas, as infrutescências tiveram contabilizadas suas quantidades de:

- Flores femininas – equivalem ao número de flores femininas produzidas, observadas através de cicatrizes no receptáculo floral ou de frutos.
- Frutos iniciados – considerado todo vestígio de fruto produzido, secos, jovens ou maduros.
- Frutos abortados - são aqueles frutos que não se desenvolveram, ou seja, não atingiram o tamanho e/ou a coloração dos frutos maduros. Os quais foram posteriormente separados em frutos com aborto precoce ou tardio.
- Frutos desenvolvidos ou maduros – todos aqueles que atingiram a maturidade e/ou encontraram-se em período de dispersão, onde ao menor toque manual se desprendiam da ráquila.

- Frutos predados – última etapa de avaliação dos frutos, pois foi necessária a abertura dos mesmos com auxílio de tesoura de poda. A predação foi considerada existente quando observada a presença de larva de parasita. Vale ressaltar que a toda predação considerada neste estudo, se refere somente à predação pré-dispersão dos frutos.

As quantidades obtidas das estruturas acima citadas permitiram além de seu uso como valores brutos, a determinação de algumas taxas de interesse ecológico relacionadas ao sucesso reprodutivo, aborto e predação pré-dispersão dos frutos, indicadas a seguir:

Sucesso reprodutivo:

Número de frutos sadios contabilizados (excluídos os abortados e predados)

Número de flores femininas

Taxa de iniciação de frutos:

Número total de frutos contabilizados (incluídos os abortados)

Número de flores femininas

Taxa de maturação de frutos:

Número de frutos desenvolvidos contabilizados (excluídos os abortados)

Número de flores femininas

Taxa total de aborto dos frutos:

Número total de frutos abortados (precoce ou tardiamente)

Número total de frutos contabilizados

Taxa de aborto precoce de frutos:

Número total de frutos abortados precocemente

Número total de frutos contabilizados

Taxa de aborto tardio de frutos:

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

Taxa de predação pré-dispersão de frutos:

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

Quando possível, foi realizada a identificação dos predadores dos frutos/sementes, com auxílio de especialista. Para isto, os animais em suas diferentes fases de desenvolvimento, foram separados de acordo com a espécie predada e acondicionados em recipientes de vidro contendo álcool (70%), devidamente etiquetados com o nome da espécie de palmeira, data e local de coleta.

Análise dos dados - Visando evitar uma superestimação dos dados, a infrutescência foi considerada a unidade amostral deste estudo, pressupondo a dependência dos frutos de uma mesma infrutescência.

Para verificar a distribuição dos dados obtidos, foi utilizado o teste de normalidade de Lilliefors, o qual possibilitou avaliação simultânea das várias amostras com $n > 50$. Como os resultados obtidos indicaram uma tendência geral de ausência de normalidade na distribuição de cada uma das variáveis, foi calculada mediana e quartis de alguns valores e taxas estudadas, bem como, posteriormente realizado teste de Kruskal-Wallis para averiguar possíveis diferenças entre estes.

Além da determinação das taxas ecológicas, para as espécies as quais apresentaram número de infrutescências ≥ 10 , o coeficiente de correlação de Spearman (ρ) foi aplicado para verificar se o número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos produzidos (FP), total de frutos abortados (TFA), frutos com aborto

precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT) e frutos maduros predados (FMP) se relacionam entre si, bem como, se existe relação entre os valores obtidos da taxa de iniciação (TI), taxa de maturação (TM), taxa de predação (TP) taxa total de aborto (AT), taxa de aborto precoce (AP), taxa de aborto tardio (AF) e sucesso reprodutivo (SR).

Para todos os testes executados o nível de decisão considerado neste trabalho foi de $\alpha = 0,05$, bem como, as análises foram realizadas nos programas R 3.0.1 e BioEstat 5.0 (Ayres *et. al.* 2007).

Resultados

O sucesso reprodutivo e as taxas ecológicas de cada espécie foram calculados através da soma dos valores obtidos em todas as áreas de coleta. As espécies consideradas para a avaliação do sucesso reprodutivo e das taxas de iniciação, maturação, predação e aborto dos frutos, foram *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa*, das quais foram coletadas e analisadas, respectivamente, um total de 89, 10, 14 e 28 infrutescências com frutos maduros em fase de dispersão. Para a mesma sequência de espécies, o número total de frutos analisados nas inflorescências foi de 2.337, 235, 2.294 e 942 (Tab. 19).

Tabela 19. Número de infrutescências, flores femininas e frutos maduros sadios contabilizados para as espécies *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. petraea*.

Espécie	Nº de Infrutescências	Nº de flores femininas	Nº de frutos maduros sadios
<i>A. campestris</i>	89	8.470	1.909
<i>A. leucocalyx</i>	10	1.796	174
<i>S. comosa</i>	14	5.917	2.246
<i>S. flexuosa</i>	28	1.492	678

A espécie *A. campestris* teve o maior número de inflorescências analisadas (84), com um total de 8.471 flores e 2.337 frutos produzidos. Apesar da grande quantidade de flores observadas, a espécie apresentou baixa taxa de iniciação e maturação dos frutos, refletida na segunda menor taxa de sucesso reprodutivo (Tab. 20). Nesta espécie, a predação e o aborto total, contribuíram com 6,4% e 18,3%, para os resultados anteriormente observados (Tab. 20).

Dentre as espécies, *A. leucocalyx* apresentou as menores taxas de iniciação, maturação de frutos e sucesso reprodutivo, mesmo com baixa ocorrência de predação, entretanto com alta taxa de aborto (Tab. 20), o qual foi o segundo maior observado no estudo, podendo corroborar para o baixo sucesso reprodutivo da espécie.

A espécie *S. comosa*, a qual apresentou o maior sucesso reprodutivo (33,6%), foram analisadas 5.917 flores e 2.294 frutos produzidos, responsáveis por de taxas como as de iniciação, maturação e aborto total de frutos, de 38,8%, 38% e 2,1%, respectivamente (Tab. 20). *S. comosa* apresentou ainda a segunda maior taxa de predação das espécies estudadas.

A maior taxa de predação de frutos ocorreu na espécie *S. flexuosa*, 36,3% de um total de 942 frutos produzidos. A espécie também apresentou a segunda maior taxa de aborto total, atribuídos ao aborto precoce (Tab. 20). Com isso, apesar da alta taxa de frutos iniciados (63,1%), o sucesso reprodutivo da espécie foi menor que 30%.

Os valores encontrados para as espécies apontaram variação, entre as infrutescências coletadas, com relação ao número de flores femininas, sucesso reprodutivo, taxa de predação e taxa total de aborto (Fig. 6). A espécie *A. campestris* apresentou diferença significativa entre todos os valores amostrados. *S. comosa* não apresentou diferença significativa apenas entre o sucesso reprodutivo e a taxa de predação ($p=0,2742$), e entre esta última e a taxa total de aborto ($p=0,2657$). Já as

espécies *A. leucocalyx* e *S. flexuosa* apresentaram diferença significativa entre o número de flores produzidas e as taxas de sucesso reprodutivo, predação e total de aborto, entretanto, não sem diferença significativa entre as taxas.

Tabela 20. Porcentagem do sucesso reprodutivo (SR) e as taxas de iniciação de frutos (TI), maturação de frutos (TM), predação pré-dispersão de frutos (TP), aborto total de frutos (AT), aborto precoce (AP) e aborto tardio (AF) das espécies *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* em áreas de preservação no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal.

Espécie	SR (%)	TI (%)	TM (%)	TP (%)	AT (%)	AP (%)	AF (%)
<i>A. campestris</i>	20,8	27,6	22,5	6,4	18,3	11,1	7,2
<i>A. leucocalyx</i>	8,9	13,1	9,7	6,0	26,0	13,2	12,8
<i>S. comosa</i>	33,6	38,8	38,0	11,1	2,1	1,5	0,6
<i>S. flexuosa</i>	22,5	63,1	45,4	36,3	29,0	22,1	6,9

As infrutescências da espécie *A. campestris* apresentaram como medida de tendência central 91 flores, mas com 75% das infrutescências com 128,25 flores (Tab. 25). A mediana da taxa de predação e taxa total de aborto das infrutescências foi de 0%, mas apresentando infrutescências com quartil superior de 38,5575% de aborto. As infrutescências tiveram como tendência central 14,465% de sucesso reprodutivo, mas com primeiro e terceiro quartil de 3,285% e 33,785%, respectivamente.

A espécie *A. leucocalyx* apresentou estruturas reprodutivas com tendência central de 160 flores, das quais os frutos originados compunham infrutescências que apresentaram como mediana 6,51% de aborto, e 0% de predação, neste último caso, com 75% das infrutescências tendo 8,7975% dos seus frutos predados (Tab. 21).

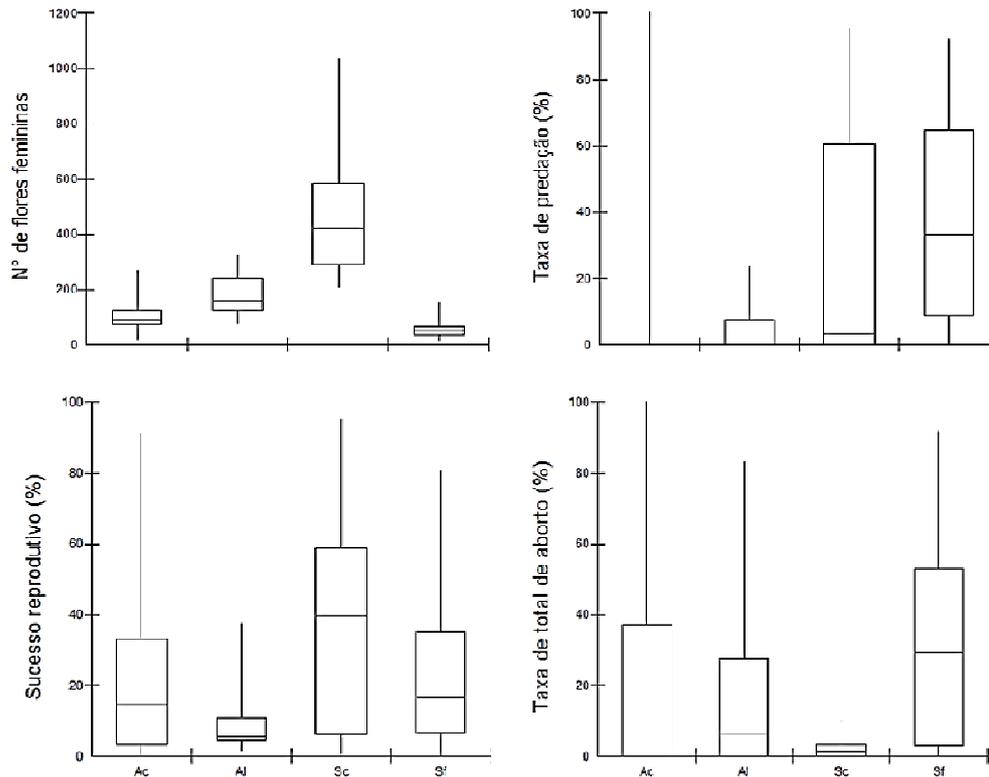


Figura 6. Mediana e quartil inferior e superior, do número de flores femininas, sucesso reprodutivo (%), taxa de predação (%) e taxa total de aborto (%), das espécies *Allagoptera campestris* (Ac), *A. leucocalyx* (Al), *Syagrus comosa* (Sc) e *S. flexuosa* (Sf).

As espécies *S. comosa* e *S. flexuosa* tiveram suas estruturas reprodutivas possuindo como tendência central 420 e 54 flores, respectivamente, mas apresentando no quartil superior 253,5 e 72,5 flores (Tab. 21). As infrutescências com mediana de 39,68% de sucesso reprodutivo, mas com 75% das infrutescências apresentando 62,81 de sucesso reprodutivo.

As infrutescências da espécie *S. comosa* tiveram como tendência central 3,38% e 1,61 % de taxa de predação e total de aborto, respectivamente. Mas no caso da taxa de predação com valor de 61,755% no quartil superior (Tab. 21). Podendo evidenciar uma maior interferência da predação, em relação ao aborto, no sucesso reprodutivo da espécie.

A espécie *S. flexuosa* apresentou infrutescências com medidas de tendência central muito próximas para as taxa de predação e aborto, 33,33% e 29,17%, respectivamente. Entretanto, com variação entre as mesmas taxas no primeiro e terceiro quartis, os quais foram de 0,1% e 61,755% de taxa de predação, e 0% e 4,115% de taxa total de aborto dos frutos (Tab. 21).

Tabela 21. Mediana e quartis inferior e superior do número de flores femininas (NFF), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação (TP) e taxa de total de aborto (AT), das espécies *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* em áreas de preservação no cerrado *sensu stricto* do Distrito Federal.

	NFF	SR(%)	TP(%)	AT(%)
<i>A. campestris</i>	91 (72,25;128,25)	14,465 (3,285;33,785)	0 (0;0)	0 (0;38,5575)
<i>A. leucocalyx</i>	160 (118,25;253,5)	5,48 (4,115;17,08)	0 (0;8,7975)	6,51 (0;33,6725)
<i>S. comosa</i>	420 (284,5;595)	39,68 (4,6;62,81)	3,38 (0,1;61,755)	1,61 (0;4,115)
<i>S. flexuosa</i>	54 (33,5;72,5)	16,67 (7,5;41,4)	33,33 (7,8;65,69)	29,17 (1,47;52,66)

A comparação entre as taxas ecológicas da espécie *A. campestris*, apresentou variadas correlações significativas (Tab. 22), como a observada entre a taxa de iniciação e as taxas de maturação ($\rho=0,9232$) e sucesso reprodutivo ($\rho =0,9504$), inferindo que parte dos frutos iniciados se desenvolveu até a fase madura, e que a perda dos frutos por aborto ocorreu, em parte, nos frutos não desenvolvidos, como mostra a relação entre a taxa de aborto precoce com a taxa de iniciação dos frutos ($\rho=0,2215$), e taxa total de aborto ($\rho=0,7449$). Chamou-nos atenção a não correlação entre a taxa de predação e as demais taxas relacionadas ao aborto dos frutos (Tab. 22), bem como a ausência de correlação entre sucesso reprodutivo e as taxas de aborto e predação, evidenciando que estas podem não explicar o baixo sucesso reprodutivo (20%) observado para a espécie *A. campestris*, o qual parece ser melhor explicado pela taxa de iniciação dos frutos

($\rho=0,8757$), consequentemente, ao número de flores femininas produzidas. Apesar da não correlação com o sucesso reprodutivo, a taxa de aborto tardio apresentou relação com o taxa total de aborto ($\rho=0,6764$), entretanto, menor que a deste último com o aborto precoce ($\rho=0,7449$).

Tabela 22. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	TI	TM	SR	TP	AT	AP	AF
TI	1	<0,0001	<0,0001	0,0310	0,0665	0,0428	0,1295
TM	0,9232	1	<0,0001	0,0091	0,3829	0,8794	0,7468
SR	0,8757	0,9504	1	0,3451	0,6532	0,6416	0,5035
TP	0,2355	0,2828	0,1043	1	0,9317	0,2891	0,3620
AT	0,2011	-0,0964	-0,1026	-0,0095	1	<0,0001	<0,0001
AP	0,2215	0,0168	0,0515	-0,1164	0,7449	1	0,1480
AF	0,1667	-0,0358	-0,0740	0,1007	0,6764	0,1592	1

Ao realizar teste de correlação de Spearman (ρ) entre os valores brutos observamos que na espécie *A. campestris* houve correlação significativa (Tab. 23) do número de flores femininas com o número de frutos produzidos ($\rho=0,2711$), assim como, do número de frutos maduros com os frutos predados ($\rho=0,9375$), indicando que a quantidade de flores pode atrair tanto o polinizador, como o predador, no caso da predação ocorrer ainda em ovário, e que mesmo com a predação o fruto continua o desenvolvimento até seu amadurecimento, ou que a predação ocorre com o fruto em estágio avançado de desenvolvimento.

Tabela 23. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os valores brutos do número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos com aborto precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT), frutos produzidos (FP), frutos maduros predados (FMP), amostrados para espécie *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	NFF	FM	FAP	FAT	FP	FMP
NFF	1	0,0037	0,1902	0,5078	0,0126	0,2950
FM	0,3135	1	0,3899	0,8093	<0,0001	0,0027
FAP	-0,1902	0,0950	1	0,0217	0,0092	0,4195
FAT	-0,0733	0,0267	0,2501	1	0,0394	0,3398
FP	0,2711	0,9375	0,2824	0,2251	1	0,0056
FMP	0,1154	0,3235	-0,0892	0,1054	0,2996	1

A espécie *A. leucocalyx* também apresentou correlação significativa entre diversas variáveis, em especial entre as taxas de predação e aborto precoce dos frutos ($\rho = -0,6154$), a qual infere que a ocorrência de aborto precoce nesta espécie tem uma relação inversa com a predação, assim como, uma maior contribuição do aborto precoce para a taxa total de aborto, em relação à taxa de aborto tardio, como mostra a correlação significativa entre as taxas (Tab. 24).

Tabela 24. Coeficiente correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie *Allagoptera leucocalyx* (Mart.) Mart. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	TI	TM	SR	TP	AT	AP	AF
TI	1	0,0111	0,0061	0,6787	0,9180	0,7495	0,6061
TM	0,7576	1	0,0001	0,1075	0,3212	0,0829	0,9837
SR	0,7939	0,9273	1	0,4451	0,4416	0,2662	0,6061
TP	0,1502	0,5394	0,2731	1	0,7565	0,0502	0,1531
AT	0,0375	-0,3502	-0,2751	-0,1127	1	0,0175	0,0468
AP	-0,1161	-0,5735	-0,3892	-0,6154	0,7256	1	0,9083
AF	0,1864	-0,0075	-0,1864	0,4872	0,6386	0,0420	1

O coeficiente de correlação de Spearman (ρ) para os valores brutos obtidos para *A. leucocalyx* apresentaram apenas duas correlações positivas (Tab. 25), as quais foram entre o número de frutos maduros e frutos produzidos ($\rho=0,8182$), e maduros predados ($\rho=0,7442$). Neste caso, podemos fazer duas inferências, primeiro que a maioria dos frutos produzidos chega à fase final de seu desenvolvimento, e segundo, que a predação ou não afeta o desenvolvimento e a maturação dos frutos, ou ocorre em fase adiantada do desenvolvimento destes.

Tabela 25. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os valores brutos do número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos com aborto precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT), frutos produzidos (FP), frutos maduros predados (FMP), amostrados para espécie *Allagoptera leucocalyx* (Mart.) Kuntze. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	NFF	FM	FAP	FAT	FP	FMP
NFF	1	0,4888	ns	0,2991	0,4458	0,2146
FM	0,2485	1	0,0829	0,6657	0,0038	0,0135
FAP	0	-0,5735	1	0,9083	0,4813	0,0582
FAT	0,3654	0,1566	0,0420	1	0,1706	0,1226
FP	0,2727	0,8182	-0,2526	0,4698	1	0,0551
FMP	0,4302	0,7442	-0,6154	0,5208	0,6213	1

Considerando primeiramente as correlações entre as taxas ecológicas, verificamos que a espécie *S. comosa* apresentou correlação significativa entre as mais variadas taxas observadas (Tab. 36), mas em especial, a correlação inversa entre a taxa de predação e as taxa de iniciação ($\rho= -0,6519$) e maturação de frutos ($\rho= -0,6354$), podendo indicar que no caso da espécie *S. comosa* os frutos predados não se desenvolvem, ao contrário do observado na espécie *A. campestris*. Tal observação pode ainda ser corroborada pela correlação entre a taxa total de aborto e a taxa de aborto precoce ($\rho=0,9259$).

Tabela 26. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie *Syagrus comosa* (Mart.) Mart. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	TI	TM	SR	TP	AT	AP	AF
TI	1	<0,0001	<0,0001	0,0210	0,7376	0,8073	0,8949
TM	0,9945	1	<0,0001	0,0135	0,6832	0,6999	0,7914
SR	0,9341	0,9505	1	0,0196	0,6499	0,9281	0,6460
TP	-0,6519	-0,663	-0,7624	1	0,6415	0,7989	0,8460
AT	-0,1031	-0,1254	-0,1393	0,1429	1	<0,0001	0,3665
AP	-0,0757	-0,1185	-0,1069	0,0785	0,9259	1	0,9149
AF	0,0407	0,0814	0,1410	0,0598	0,2732	0,0329	1

Observado os valores brutos obtidos para a espécie *S. comosa* (Tab. 27) temos que estes mostraram correlação significativa somente entre número de frutos maduros e frutos produzidos ($\rho= 0,9998$), inferindo que a maioria dos frutos produzidos chegou ao estágio final de seu desenvolvimento. A ausência de correlações significativas pode mostrar a grande variação entre as infrutescências avaliadas nesse estudo, não possibilitando inclusive a relação entre variáveis dependentes.

Tabela 27. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre os valores brutos do número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos com aborto precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT), frutos produzidos (FP), frutos maduros predados (FMP), amostrados para espécie *Syagrus comosa* (Mart.) Mart. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	NFF	FM	FAP	FAT	FP	FMP
NFF	1	0.4706	0.3024	0.7350	0.4706	0.2939
FM	0.2198	1	0.4003	0.2936	<0,0001	0.0667
FAP	0.3101	0.2551	1	0.5274	0.4003	0.8833
FAT	0.1041	0.3155	-0.1931	1	0.2936	0.7607
FP	0.2198	0,9998	0.2551	0.3155	1	0.0667
FMP	0.3154	-0.5228	0.0452	-0.0937	-0.5228	1

Comparando as taxas ecológicas da espécie *S. flexuosa* temos que as taxas de iniciação, maturação de frutos e sucesso reprodutivo, se correlacionam entre si, bem como as taxas de aborto total e precoce, são inversas à taxa de maturação ($\rho = -0,4193$ e $\rho = -0,4019$) (Tab. 28). Inversamente, também foi à relação entre a taxa de predação e o sucesso reprodutivo ($\rho = -0,6560$).

A espécie apresentou ainda correlação positiva entre a taxa de iniciação com o sucesso reprodutivo, e inversa entre a taxa de iniciação e taxa de predação, sugerindo que as flores sirvam potencialmente como atrativo tanto para polinizadores como predadores.

A correlação positiva entre a taxa total de aborto e a taxa de aborto precoce ($\rho = 0,7975$), pode inferir que a maior parte do aborto nos frutos ocorreu no início do seu desenvolvimento.

Tabela 28. Coeficiente de correlação de Spearman (ρ) entre as taxas ecológicas: taxa de iniciação de frutos (TI), taxa de maturação de frutos (TM), sucesso reprodutivo (SR), taxa de predação de frutos (TP), taxa de aborto total de frutos (AT), taxa de aborto precoce (AP) e taxa de aborto tardio (AF), amostradas para espécie *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	TI	TM	SR	TP	AT	AP	AF
TI	1	0,0006	0,0073	0,0441	0,1063	0,4372	0,0308
TM	0,6359	1	0,0083	0,7155	0,0369	0,0464	0,162
SR	0,5231	0,5155	1	0,0004	0,6815	0,4176	0,6055
TP	-0,5385	-0,0648	-0,8032	1	0,0154	0,0972	0,8107
AT	0,3307	-0,4193	-0,0864	-0,4790	1	<0,0001	0,3889
AP	0,1627	-0,4019	-0,1696	-0,3391	0,7975	1	0,1156
AF	0,4325	0,2884	0,1086	0,0505	0,1801	-0,3226	1

A espécie *S. flexuosa* também apresentou significativas correlações entre os valores brutos das variáveis observadas, como do número de flores femininas produzidas com frutos maduros ($\rho = 0,6760$) e produzidos ($\rho = 0,8300$), ou a correlação entre o número de frutos maduros e frutos produzidos ($r = 0,7992$) (Tab. 29). Com isso, a

correlação entre o número de frutos maduros predados, com o número de frutos produzidos, flores femininas e frutos maduros, pode evidenciar além da alta incidência de predação, o potencial atrativo das flores sobre os predadores pré-dispersão, bem como a não interrupção do desenvolvimento do fruto depois de predado, caso a predação ocorra no início da frutificação.

Tabela 29. Coeficiente de correlação de Spearman entre os valores brutos do número de flores femininas (NFF), frutos maduros (FM), frutos com aborto precoce (FAP), frutos com aborto tardio (FAT), frutos produzidos (FP), frutos maduros predados (FMP), amostrados para espécie *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc. No triângulo superior da matriz as significâncias, e no triângulo inferior os coeficientes de correlação. (Em negrito os valores correspondentes às correlações significativas).

	NFF	FM	FAP	FAT	FP	FMP
NFF	1	0,0002	0,1558	0,5491	<0,0001	0,0011
FM	0,6760	1	0,7439	0,5818	<0,0001	<0,0001
FJA	0,2925	-0,0688	1	0,4927	0,0824	0,3171
FMA	-0,1257	0,1157	-0,1438	1	0,436	0,5299
FP	0,8300	0,7992	0,3541	0,1631	1	0,0103
FMP	0,6123	0,7058	-0,0285	0,1318	0,5030	1

Com relação aos predadores pré-dispersão foi possível à identificação de apenas dois tipos pertencentes às ordens Coleoptera e Hymenoptera. A presença do predador só foi observada nos frutos de duas espécies, *S. comosa* e *S. flexuosa*. Dos 942 frutos produzidos de *S. flexuosa*, em 342 frutos foram encontrados vestígios de predação, na maioria das vezes a presença da larva de curculinídeo, e em apenas um fruto dessa espécie, foi observado indivíduo adulto de Hymenoptera, pertencente à família Braconidae (Fig. 7). Já na espécie *S. comosa*, dos 2.294 frutos observados, em 255 foi constatada predação, tanto através da presença da larva de curculionídeo, quanto por indivíduos da família Braconidae (Hymenoptera), em diferentes fases de desenvolvimento.



Figura 7. Predação de frutos da espécie *Syagrus flexuosa*. Frutos com larva de Curculionidae no interior (A e C); castanha no interior de fruto sadio (B), e larva de Curculionidae e Hymenoptera (Braconidae) (C) (Fotos: Bruno 2012).

Discussão

Igualmente como observado por Henderson (2002) as espécies da família Arecaceae abordadas neste trabalho também apresentaram um padrão de produção de frutos bastante variável, com o sucesso reprodutivo não ultrapassando 50% em todas as espécies.

A espécie *A. campestris* e *A. leucocalyx* apresentaram baixas taxas de iniciação e maturação de frutos, resultando, nos mais baixos sucessos reprodutivos dentre as espécies estudadas. A ausência de correlação entre sucesso reprodutivo e as taxas de aborto e predação, podem inferir uma pouca influência destes no sucesso reprodutivo

dessas espécies, o qual foi melhor explicado pela taxa de iniciação dos frutos, conseqüentemente, pelo número de flores femininas produzidas.

Todas as espécies observadas nesse estudo apresentam padrão de distribuição agregada (Lima et al. 2003), e a densidade da população é um dos fatores espaciais que podem afetar o sucesso reprodutivo das espécies vegetais (Feinsinger et al. 1991; Kunin 1993; Bosch & Waser 1999). O fato é, que altas densidades de flores sejam facilmente percebidas por seus agentes polinizadores (Kawarasaki & Hori 1999), especialmente aqueles polinizadores que, para minimizar os gastos energéticos, otimizando o *trade-off* entre custo e benefício de vôo por encontro de recursos, focam sua atividade de visitação nas populações onde uma grande quantidade de recursos está sendo oferecida (MacArthur & Pianka 1966; de Jong et al. 1993; Klinkhamer & van der Lugt 2004).

O aumento do sucesso reprodutivo quando há maior disponibilidade de flores, sugere uma relação entre densidade e sucesso reprodutivo em função de uma possível competição intraespecífica por polinizadores (Bullock & Martinez 1989; Feldman et al. 2004). Entretanto, a partir de certa densidade, o número de flores pode passar a ser maior do que os polinizadores sejam capazes de visitar, resultando em competição entre plantas pelos serviços de polinização (Rathcke 1983), podendo provocar redução na deposição de pólen compatível nas flores (Feinsinger et al. 1991), assim como, causar em populações pequenas uma transferência insuficiente de pólen, diminuindo a probabilidade de sucesso, via produção de sementes (Lamont et al. 1993; Ågren 1996; Fischer & Matthies 1998).

Por outro lado, da mesma forma que a quantidade de flores parece atrair os polinizadores podendo colaborar com o aumento do sucesso reprodutivo das plantas, também pode motivar a ação de predadores (Augspurger 1981). Na espécie *S. comosa* a correlação inversa entre a taxa de predação e as taxa de iniciação e maturação de fruto,

pode sugerir que a predação ocorre em ovário ou no início da frutificação, levando ao aborto precoce dos frutos. Vários insetos como coleópteros, lepidópteros e himenópteros podem depositar seus ovos dentro de óvulos e ovários e permanecer dentro das sementes ou frutos em desenvolvimento até completarem seus ciclos de vida (Janzen 1970; Ehrlén 1996; Crawley 2000). Sendo comum que larvas e imaturos consumam o endosperma e parte dos embriões, comprometendo o de desenvolvimento saudável dos embriões e das sementes, bem como o momento de maturação dos frutos (Rathcke & Lacey 1985; De Steven 1987; Andersen 1988; Pereira et al. 2003).

Entretanto, a perda da semente por predação pré-dispersão pode ocorrer não somente em ovário ou no início do desenvolvimento do fruto, mas também com o fruto já desenvolvido. Na espécie *S. flexuosa* a correlação entre o número de frutos maduros predados com o número de frutos produzidos, flores femininas e frutos maduros, pode evidenciar a alta incidência de predação e o potencial atrativo das flores sobre os predadores pré-dispersão, além de sugerir a não interrupção do desenvolvimento do fruto depois de predado, caso a predação tenha ocorrido no início da frutificação, ou a ocorrência de predação do fruto em estágio avançado do desenvolvimento. Sendo este último caso uma opção bastante curiosa, já que essa espécie, assim como as demais, possui endocarpo ósseo caracterizado por sua dureza (Martins & Filgueiras 2006). Contudo, estudos comprovam que a predação pré-dispersão de frutos desenvolvidos pode ocorrer não somente através da superfície exposta do fruto, mas quando o fruto começa a se desprender das sépalas (Moura et al. 2009), em região menos resistente a passagem de organismos. Nesse caso, tanto frutos desenvolvidos, como em estágio de aborto tardio, podem estar sujeitos à predação, o que pode confundir o pesquisador quanto ao período de ocorrência da mesma.

Sendo devido à predação, ou não, a interrupção por aborto, tardio ou precoce, é uma importante decisão para a planta. Neste trabalho, assim como observado por Mamede (2008) em *S. flexuosa*, o aborto de frutos, em especial precocemente, pode ser verificado em todas as espécies, mas com maior expressão nas espécies *S. flexuosa* e *S. petraea*. O fracasso no desenvolvimento de óvulos em sementes, como explicado anteriormente, pode ser atribuído a diferentes causas, dentre elas, óvulos não fertilizados, autoincompatibilidade, ou limitação de recursos (Burd 1994; Larson & Barrett 2000), não avaliadas neste trabalho. O percentual médio de óvulos desenvolvidos em sementes pode variar muito entre as espécies, sendo em torno de 50% em espécies perenes (Wiens 1984). Em muitas espécies vegetais, é comum que o número de óvulos gerados exceda o número de sementes eventualmente produzidas. A produção de embriões supranumerários fornece uma oportunidade para as plantas de reduzir o impacto da carga genética sobre a fertilidade, produzindo uma prole maior, ou de melhor qualidade (Shaanker et al. 1988; Hastings 2000; Korbecka et al. 2002). O conceito de compensação reprodutiva refere-se à substituição de um embrião morto por um potencialmente viável, e é principalmente usado no estudo da genética de algumas espécies de mamíferos (Hastings 2001; Charlesworth 1994).

Uma importante causa para as altas taxas de aborto observadas, principalmente aborto precoce, pode estar relacionada à autopolinização. Apesar das espécies citadas serem protândricas, a produção concomitante de mais de uma inflorescência por indivíduo pode viabilizar a autopolinização, bem como, um subsequente aborto causado por depressão endogâmica (Seavey & Bawa 1986; Charlesworth & Charlesworth 1987; Gibbs & Bianchi 1999). Através do tempo, a seleção natural extirpou alelos deletérios de uma população, já que quando alelos deletérios dominantes são expressos, eles diminuem a eficácia do portador, então na próxima geração haverá menos cópias.

Entretanto, alelos deletérios recessivos ficam “escondidos” da seleção natural pelos seus deletérios dominantes. Quando ocorre autopolinização, a descendência pode herdar duas cópias do mesmo alelo deletério recessivo e sofrer as consequências que esse alelo expressa, podendo levar a morte do embrião nas várias fases de seu desenvolvimento. Esse sistema diferenciado de autoincompatibilidade faz com que frutos provenientes de flores autofertilizadas sejam abortados, determinando um processo de incompatibilidade tardia (Seavey & Bawa 1986; Kill & Ranga 2003).

Apesar da alta taxa de aborto em relação à taxa de predação, observada na maioria espécies, neste trabalho, o baixo sucesso reprodutivo pode em geral, ser atribuído à predação pré-dispersão, mais do que ao aborto. Sem considerar que a própria predação pode atuar como uma possível causa de aborto dos frutos. A influência da predação no sucesso reprodutivo das espécies estudadas fica mais evidente quando observamos as correlações entre a predação e, o sucesso reprodutivo, as taxas de iniciação e maturação de frutos, e as taxas relacionadas ao aborto, principalmente precoce. Os diferentes resultados obtidos nas comparações entre a taxa de predação e as variáveis acima citadas, em cada espécie, sugerem ainda que a predação diferenciada possa ser o fator com maior influência na dinâmica reprodutiva dessas populações.

Corroborando com o fato de a predação influenciar a dinâmica das espécies vegetais, encontramos como responsáveis pela predação pré-dispersão das espécies *S. comosa* e *S. flexuosa*, besouros da família Curculionidae, os quais representam um dos grupos animais mais intimamente associados às palmeiras. Registros fósseis sugerem que a associação entre curculionídeos e palmeiras deve ter surgido há 40 Ma (Henderson 1986; Anderson & Gómez 1997). Estudos filogenéticos também mostram que existem mecanismos histórico evolutivos, compartilhados pelos curculionídeos e

palmeiras, que levaram a especiação das espécies e manutenção das associações (Valente 1997; Franz & Valente 2005).

A predação pré-dispersão de frutos por inseto da família Curculionidae também pode ser observada na espécie *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, onde fêmeas da espécie *Ravena rubiginosa* realizaram a postura dos ovos em frutos maduros no período pré-dispersão, momento no qual o endocarpo ainda está mole (Alves-Costa 2004). Em floresta semi-decídua os curculionídeos dessa espécie foram considerados como um dos principais predadores, predando entre 42% e 59% das sementes de *S. romanzoffiana* (Alves-Costa 2005; Silva et al. 2007).

Na espécie *S. flexuosa* também foi verificada predação pré-dispersão dos frutos, entretanto realizado por besouros do gênero *Pachymerus* (Coleoptera: Crysomelidae: Bruchinae) (Mamede 2008), gênero também apontado como predador de frutos de *S. romanzoffiana*, só que pós-dispersão (Silva et al. 2007).

Por fim, espécies de Curculionidae parecem apresentar alta especificidade com as inflorescências das palmeiras, e na sua maioria dependem das flores de uma única espécie de palmeira para alimentar-se, e às vezes, também para o desenvolvimento das larvas (Valente 2000; 2005). A família Curculionidae é o segundo maior grupo de insetos frugívoros com importância econômica, e, assim como nas palmeiras nativas, é comum encontrar suas espécies sendo parasitadas por insetos da família Braconidae (McGovern & Cross 1976; Ramalho et al. 2000; Zucchi & Araújo, 2002; Pereira et al. 2005; Dorfey, Schoeninger & Köhler 2011).

Conclusão

As espécies de palmeiras presentes em áreas de preservação de cerrado sentido restrito *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* apresentaram sucesso reprodutivo de 20,8%, 8,9%, 33,6% e 22,5% respectivamente.

Allagoptera campestris, *A. leucocalyx*, *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* tiveram respectivamente, 6,4%, 6,0%, 11,1% e 36,3% dos seus frutos predados antes de dispersos.

As espécies *Allagoptera campestris*, *A. leucocalyx* e *S. flexuosa* apresentaram taxas de aborto dos frutos de 18,3%, 26% e 22,1%, respectivamente.

A espécie *Syagrus comosa* teve taxa total de aborto de apenas 2,1%.

Foram identificados em frutos pré-dispersos das espécies *Syagrus comosa* (Mart.) Mart. e *Syagrus flexuosa* (Mart.) Becc., apenas dois tipos de insetos, um predador pertencente à família Curculionidae (Coleoptera), e um parasitoide da família Braconidae (Hymenoptera).

O baixo sucesso reprodutivo observado na maioria das espécies, neste estudo foi relacionado ao aborto e a predação pré-dispersão. Entretanto, em nenhum dos dois casos foi feito o estudo aprofundado desses processos. Partindo da acentuada predação observada em algumas espécies, uma importante questão não abordada em muitas espécies nativas, incluindo as palmeiras, é a época em que ocorre a predação pré-dispersão. Apesar de grande parte dos trabalhos tratarem da predação em frutos, é conhecido que a mesma pode ocorrer ainda em óvulos e ovário, o que no caso das palmeiras pode ser o mais provável, tendo em vista a resistência do endocarpo. E finalmente, a necessidade de identificação no nível de espécie dos predadores, assim como a comprovação da ação de himenópteras como parasitoides, ou como predadores

de frutos, podem contribuir no esclarecimento, não só do papel e importância das palmeiras na interação com a fauna, mas também na real contribuição da predação em caso de baixo sucesso reprodutivo. Considerando a possibilidade de o aborto precoce ser provocado por predação, e não por limitação de recursos ou fatores genéticos.

Referências Bibliográficas

- Ågren, J., 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77:1779–1790.
- Allmen, C.V.; L Morellato, P.C. & Pizo, M.A. 2004. Seed predation under high seed density condition: the palm *Euterpe edulis* in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 20:471–474.
- Alves-Costa, C.P. & Knogge, C. 2005. Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). *Naturwissenschaften*, 92: 265-268.
- Alves-Costa, C.P. 2004. Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Anderson, R.S. & Gómez-P, L.D. 1997. *Systemotelus*, a remarkable new genus of weevil (Coleoptera: Curculionidae) associated with *Carludovica* (Cyclanthaceae) in Costa Rica and Panamá. *Revista de Biologia Tropical* 45:887-904.
- Barbosa, M. L. L. & Valente, R. M. 2003. *Mauritinus seferi* Bondar, 1960: Bionomy, description of immature stages and redescription of adult (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47(1): 81-88.
- Bioestat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas / Manuel Ayres et al. – Belém: Sociedade Civil Mamirauá; Brasília, CNPq. 2007
- Bondar, G. 1940-1943. Notas entomológicas da Bahia I-XXI. *Revista de Entomologia*, 1940: 11(3): 842-861; 1941: 11(1-2): 268-303; 1942a: 1941 [1942]. 12(3): 427-470; 1942b: 13(1-2): 1-39; 1942C: 13(3): 225-274, il.; 1943a: 14(1-2): 33-84; 1943b: 14(1-2): 85-134, il.; 1943c: 14(3): 337-388.
- Bondar, G. 1948-1950. Notas entomológicas da Bahia I-XXI. *Revista de Entomologia*, 1948: 19(1-2): 1-54, il.; 1949: 20(1-3): 173-228; 1950: 21(3): 449-480.
- Bondar, G. 1951. Síntese biológica dos curculionídeos brasileiros. *Boletim Fitossanitário* 5 (1-2): 43-48.

- Bosch, M. & Waser, N.M. 1999. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttalianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 86:871–879.
- Bosch, M. & Waser, N. M. 1999. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttalianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 86(6):871-879.
- Bradford, D.F. & Smith, C. C. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* Palm fruits. *Ecology*, 58(3): 667-673.
- Bradford, D.F. & Smith, C.C. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. *Ecology*, p. 667-673.
- Bullock, S.H. & Martinez, C. del Rio. 1989. Bee visitation rates to trees of *Prockia crucis* differing in flower number. *Oecologia*, 78: 389- 393.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review*, 60: 83–139.
- Charlesworth, B. 1994. The evolution of lethals in the t-haplotype system of the mouse. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, 258: 101–107.
- Charlesworth, D. & Charlesworth B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237–268.
- Christianini, A.C. 2006. Fecundidade, dispersão e predação de sementes de *Archontophoenix cunninghamiana* H. Wendl. & Drude, uma palmeira invasora da Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Botânica*, 29:587-594.
- Costa, C.; Vanin, S.A. & Casari-Chen, S.A.. 1988. Larvas de coleóptera do Brasil. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, FAPESP, São Paulo.
- Cumaraswamy, A., & Bawa, K. S.. 1989. Sex allocation and mating systems in pigeon pea (Fabaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 168: 59–69.
- De Jong, T.J.; Waser, N.M. & Klinkhamer, P.G.L. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:321–325.
- De Steven, D. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19: 342–356.
- Dorfey, C.; Schoeninger, K. & Köhler, A. 2011. Levantamento das famílias de himenópteros parasitoides associados ao cultivo de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) em Santa Cruz do Sul e Lagoão, Rio Grande do Sul, Brasil. *Arquivos do Instituto de Biologia*, São Paulo, 78(3):449-451.

- Ehrlén, J. 1991. Why do plants produce surplus flowers? A reserve-ovary model. *The American Naturalist*, 138(4):918-933.
- Feinsinger, P.; Tiebout III, H. M. & Young, B. E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interaction? *Ecology*, 72:1953-1963.
- Feldman, T.S.; Morros, W.F. & Wilson, W.G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos*, 105:197-212.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The Ecology of seeds*. Cambridge University Press. New York.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- Fischer, M. & Matthies, D. 1998. Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology*, 86:195–204.
- Fiszon, J. T.; Marchioro, N. P. X.; Britez, R. M.; Cabral, D. C.; Camely, N. C.; Canavesi, V.; Castella, P. R.; Castro, E. B. V., Junior, L. C.; Cunha, M. B. S.; Figueiredo, E. O.; Franke, I. L.; Gomes, H.; Gomes, L. J.; Hreisemnou, V. H. V.; Landau, E. C.; Lima, S. M. F.; Lopes, A. T. L.; Neto, E. M.; Mello, A. L.; Oliveira, L. C.; Ono, K. Y.; Pereira, N. W. V.; Rofrigues, A. S.; Rodrigues, A. A. F.; Ruiz, C. R.; SantoS, L. F. G. L.; Smith, W. S. & Souza, C. R. 2003. Causas antrópicas. In: Rambald, I. D. M. & Oliveira, D. A. S. (Eds.) *Fragmentação de ecossistemas: Causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendação de políticas públicas*. Brasília: MMA/SBF, 66-99 p.
- Franz, N.M. & Valente, R.M. 2005. Evolutionary trends in *Derelomini* flower weevils (Coleoptera: Curculionidae): from associations to homology. *Invertebrates Systematics*, 19 (6): 499-530.
- Genty, P; Garzon, A.; Luccgini, F. & Delvare, G. 1986. Polinizacion entomofila de la palma africana en America tropical. *Oleagineux*, 41: 99-112.
- Ghazoul, J. & Satake, A. 2009. Nonviable seed set enhances plant fitness: the sacrificial sibling hypothesis. *Ecology*, 90(2):369-377.
- Gottsberger, G. 1988. The reproductive biology of the primitive Angiospermes. *Taxon*, 37: 630-643.
- Haig, D. & Westoby, M. 1988. Inclusive fitness, seed resources and maternal care. In J. Lovett-Doust and L. Lovett-Doust [eds.], *Plant reproductive ecology*, 60–79. Oxford University Press, New York, New York, USA.

- Hastings, I.M. 2000. Models of human genetic disease: how biased are the standard formulae? *Genetical Research*, 75: 107–114.
- Hastings I.M. 2001. Reproductive compensation and human genetic disease. *Genetical Research*, 77: 277–283.
- Helenurm K. & Schaal B.A. 1996. Genetic load, nutrient limitation, and seed production in *Lupinus texensis* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, 83: 1585–1595.
- Henderson, A; Pardini, R.; Rebello J.F.D.; Vanin. S & Almeida, D. 2000. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia*, 52: 160–171.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review*, 52: 221–259.
- Henderson, A. 2002. Evolution and ecology of palms. New York: New York Botanical Garden Press.
- 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(3): 361-370.
- Moura, J. I. L.; Ferreira, J. M S; Sgrillo, R.B.; Valle, R.R.; De Almeida, A.A. F.; Cividanes, F. J. & Delabie, J. H.C. (2009). *Parisoschoenus obesulus* Casey (Coleoptera: Curculionidae) não é praga de frutos novos do coqueiro. *Neotropical Entomology*, 38(2), 251-253.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104 (940): 501-528.
- Janzen, D.H. 1971a. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2:465-492.
- Janzen, D.H. 1971b. Escape of *Cassia grandis* beans from predators in time and space. *Ecology*, 25(6): 964-979.
- Johnson, C.D., Zona, S. & Nilsson, J.A. 1995. Bruchid beetles and palms seeds: recorded relationships. *Principes*, 39:25-35.
- Mena-Alí, J.I. & Rocha, O.J. 2005. Selective Seed Abortion Affects the Performance of the Offspring in *Bauhinia ungulate*. *Annals of Botany*, 95: 1017–1023.
- Kawarasaki, S. & Hori, Y. 1999. Effect of flower number on the pollinator attractiveness and the threshold plant size for flowering in *Pertya triloba* (Asteraceae). *Plant Species Biology*, 14:69–74.
- Klinkhamer, P.G. & van der Lugt, P.P. 2004. Pollinator service only depends on nectar production in sparse populations. *Oecologia*, 140:491-494.

- Korbecka, G.; Klinkhamer, P.G.L. & Vrieling, K. 2002. Selective embryo abortion hypothesis revisited – a molecular approach. *Plant Biology* 4: 298–310.
- Kubik, T. 2010. Testemunhos de um jerivá (*Syagrus romanzoffiana*, Arecaceae): coexistência de besouros fitófagos por meio da partição de recursos. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, Eds.). USP, São Paulo.
- Kunin, W. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed set. *Ecology*, 74:2145-2160.
- Lamont, B.B.; Klinkhamer, P.G.L. & Witkowski, E.T.F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. *Oecologia*, 94:446–450.
- Larson, B.M.H. & Barrett, S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 503–520.
- Lee, T.D. & Bazzaz, F.A. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology*, 63: 1363–1373.
- Lee, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. In: Lovett Doust J, Lovett Doust L, eds. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford, UK: Oxford University Press, 179–202.
- Levin, D.A. 1974. The oil content of seeds: an ecological perspective. *The American Naturalist*, 108(690): 193-206.
- Lloyd, D.G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive season. *New Phytologist*, 86: 69–79.
- Luca, J.D. 2010. Seleção de frutos de jerivá *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) por besouros predadores de sementes. Relatório de Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica. Curso de Pós-Graduação em Ecologia-Universidade de São Paulo.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R., 1966. On the optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100: 603–609.
- Mariath, J. G. R.; Lima, M. C. C. & Santos, L. M. P. 1989. Vitamin A activity of buriti (*Mauritia vinifera* Mart.) and its effectiveness in the treatment and prevention of xerophthalmia. *American Journal of Clinical Nutrition*, 49(5): 849-853.
- Martins, R.C. & Filgueiras, T.S. 2006. Arecaceae, *In*: Cavalcanti, T.B. (org.): *Flora do Distrito Federal, Brasil*. Volume 5. Brasília: EMBRAPA- Cenargen.

- Melser, C. & Klinkhamer, P.G.L. 2001. Selective seed abortion increases offspring survival in *Cynoglossum officinale* (Boraginaceae). *American Journal of Botany*, 88(6):1033-1040.
- Oliveira, M.S.P.; Couturier, G. & Beserra, P. 2003. *Acta Botânica Brasileira*, 17(3): 343-353.
- Peres, C. A. 1994. Composition, density and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica*, 26(3): 285-294.
- Pereira, V.L.; Félix, C.S. & Uchôa-Fernandes, M.A. 2005. Insetos frugívoros (Diptera e Coleoptera) e parasitóides (Hymenoptera: Braconidae) em frutos de goiaba, *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) na região de Dourados-MS. *Anais do VII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu – MG*.
- Prada, M.; Molina, D.; Villarroel, D.; Barrios, R. & Díaz, A. 1998. Efectividad de dos espécies del gênero *Elaeidobius* (Coleoptera: Curculionidae) como polinizadores em palma aceitera. *Bioagro*, 10(1): 3-10.
- Ramalho, F.S, R.S. Medeiros, W.P. Lemos, P.A. Wanderley, J.M Dias & J.C. Zanuncio. 2000. Evaluation of *Catolaccus grandis* (Burks) (Hym., Pteromalidae) as a biological control agent against cotton boll weevil. *Journal of Applied Entomology*, 124: 359-364.
- Rathcke, B.J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination In: Real, L. (ed.). *Pollination Biology*, Academic Press, New York, pp. 305-329.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:179-214.
- Sedgley, M. & Granger, L. 1996. Embryology of *Eucalyptus spathulata* and *E. platypus* (Myrtaceae) following selfing, crossing and reciprocal interspecific pollination. *Australian Journal of Botany*, 44(6):661-671.
- Shaanker, U. R.; Ganeshaiyah, K.N. & Bawa, K.S. 1988. Parent–offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 177–205.
- Shaanker, U.R. & Ganeshaiyah, K. N. 1997. Seed abortion in an animal dispersed species, *Syzygium cuminii* (L.) Skeels (Myrtaceae): the chemical basis. *Current Science*, 73: 869–873.
- Silberbauer-Gottsberber, I. 1990. Pollination and evolution in palms. *Phyton (Horn, Austria)*, 30 (2): 213-233.

- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual review of ecology and systematics*, 12:253-279.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In M. Soulé, ed. *Conservation Biology*, pp. 330-344. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Uhl, N.W. & Dransfield, John. 1987. *Genera Palmarum: A classification of palms based on the work of Harold E. Moore*. Lawrence, Kansas: Allen Press.
- Valente, R. 1997. O Gênero *Microstrates* Lacordaire: Sistemática, Filogenia e Evolução da Associação com Palmeiras Hospedeiras. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi/Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuárias. Belém, 158 pp. il.
- Valente, R.M. 2000. Os insetos e os gorgulhos das palmeiras de Caxiuanã, manual para professores. Museu Paraense Emílio Goeldi. 53pp. il.
- Valente, R. M. 2005. Diagnóstico da entomofauna da área do Níquel do Vermelho, Município de Canaã dos Carajás, Estado Pará, Brasil. In: Relatório de Impacto Ambiental sobre Meio Ambiente, projeto Níquel Vermelho, Companhia Vale do Rio Doce, em Canaã dos Carajás, Pará. 1100 pp.
- Vanin, S.A. 1999. Curculionidae, cap., 14. In: Brandão C. R. F. & E. Canello (eds) *Invertebrados terrestres. Vol. V. Biodiversidade no estado de São Paulo: síntese do conhecimento ao final do século XX* (Joly, C. A. & Bicudo, C. E. M. orgs.). FAPESP, São Paulo. 133-140 pp.
- Wiens, D.; Calvin, C.L.; Wilson, C.A.; Davern, C.I.; Frank,D. & Seavey, S.R., 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71:501- 509.
- Wiens, J. A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Strong Jr, D.R.; Simberloff, D.; Abele, L.G. & Thistle, A.B. (eds.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, 439-457 pp. Princeton: Princeton University Press.
- Zucchi, R. A & Araújo, E. L. 2002. Parasitóides (Hymenoptera: Braconidae) de moscas-das-frutas (Diptera:Tephritidae) na região do Mossoró/Assu, Estado do Rio Grande do Sul. *Arquivos do Instituto Biológico, São Paulo*, 69: 65-68.