

ALINE DANIELI DA SILVA

**O PAPEL DE FATORES LIMITANTES E DO FOGO NA REPRODUÇÃO DE
CINCO ESPÉCIES VEGETAIS DO CERRADO**

Tese apresentada como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Conservação, Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora:
Prof.^a Dr.^a Isabela Galarda Varassin

CURITIBA

2013



PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da tese, a que se submeteu **Aline Danieli da Silva** para fins de adquirir o título de Doutora em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata.

Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 22 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA:

Prof.^a Dra. Isabela Galarda Varassin
Orientadora e Presidente

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira
Membro

Prof. Dr. Leandro Freitas
Membro

Prof.^a Dra. Mirian Kaehler
Membro

Prof.^a Dra. Márcia C. Mendes Marques
Membro

Visto:

Prof.^a Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

Aos meus pais

**“Porque eu sou do tamanho do que vejo E não
do tamanho da minha altura”. (Fernando
Pessoa)**

AGRADECIMENTOS

À Capes, e ao Programa REUNI por ter concedido a bolsa e acima de tudo pelo incentivo à pesquisa.

À Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – RECOR, nas pessoas do Dr. Mauro César Lambert de Brito Ribeiro e da MsC. Betânia Tarley Porto de Matos Góes, pelo uso de suas instalações e total apoio a este projeto.

À Universidade de Brasília (UnB) na pessoa da professora doutora Heloísa Miranda, pela oportunidade de trabalhar nas parcelas do Projeto Fogo.

À Maria Aparecida da Silva, Marina de Lourdes Fonseca Resende e Simone Cappellari pela ajuda na identificação das espécies.

Ao senhor Gercê por sempre estar pronto a me ajudar nos consertos da “minha” bicicleta.

Aos amigos que fiz na RECOR: Betânia, Chiquinho, Mirinha, Maura (minha marrequinha), Caius, Luciano, Marina, Mauro, Gercê, Raimunda e muitos outros que certamente eu tenha esquecido, por me acolherem de braços abertos e por tornarem meu campo um dos lugares mais agradáveis pra mim em Brasília! Levo vocês comigo no coração e espero um dia ter a oportunidade de fazer parte dessa família!

Ao senhor Francisco das Chagas de Oliveira Araújo, o meu Chicolino, pela valorosa ajuda em campo e por ter me dado a oportunidade de conhecer e conviver com uma das pessoas mais puras e lindas de coração que eu já tive oportunidade de encontrar em minha vida. O Chico, com seu otimismo, altruísmo e fé na vida, fez meus dias e meu trabalho de campo muito mais feliz! Espero sempre poder contar com essa pessoa ímpar que se tornou um pai para mim!

Aos amigos de laboratório e agregados Carol, Fabiano, Felipe, Fer, Gabrielzinho, Jana e Vini,

pelos bons momentos que passamos juntos ao longo desses seis anos de trabalho. Pelos momentos de descontração, as cantorias no fim de tarde, os lanchinhos improvisados e a amizade que não tem preço!

Aos meus grandes amigos e companheiros de pesquisa Jana e Fabiano, pelas discussões e experiências trocadas e acima de tudo pelo ombro amigo incondicional na hora dos desabafos à cerca de nossas crises existenciais as quais, diga-se de passagem, nos são muito comuns!

Ao meu amor, amigo, companheiro e incansável revisor José Vicente por todo apoio, incentivo e ouvidos atentos aos meus devaneios de ecóloga, porém sem deixar de me lembrar que o céu é o limite apenas quando se tem tempo suficiente.

Aos principais responsáveis por este momento, meu pai Celso e minha mãe Eloni que, mesmo não tendo a oportunidade de estudo que mereciam, acreditaram no meu sonho de menina de um dia ser Doutora. Gostaria que soubessem que este trabalho é inteiramente dedicado a vocês. Foi somente por vocês que recomecei do zero por mais de uma vez. Obrigada por terem aberto mão de muitas coisas para que eu estivesse aqui hoje, só nós sabemos o quanto foi difícil, e é por isso que amo vocês acima de tudo e peço perdão pelos momentos em que estive ausente.

Por fim minha gratidão à minha orientadora Isabela Galarda Varassin, por todo o incentivo e dedicação a este trabalho e à minha formação científica nesses seis anos de parceria. Por toda a paciência que teve comigo, especialmente no início. Por ouvir e dar crédito às minhas ideias sendo de fato minha orientadora, me criticando nos momentos certos e me ensinando a amar meu trabalho. Espero que essa parceria não acabe aqui e que possamos estar juntas em muitas outras empreitadas!

SUMÁRIO

Resumo	8
Abstract	11
Introdução geral	13
Referências.....	16
Capítulo I	
Fatores que limitam a frutificação em espécies vegetais do Cerrado	
Resumo	22
Abstract	23
Introdução	24
Material e Métodos	26
Resultados	30
Discussão	31
Agradecimentos	36
Referências	36
Tabelas.....	45
Tabela 1.....	45
Tabela 2.....	46
Tabela 3.....	47
Tabela 4.....	48
Legendas das figuras	50
Figura 1	54
Figura 2	55

Figura 3	56
Figura 4	57
Figura 5	58
Figura 6	59
Figura 7	60
Figura 8	61
Figura 9	62
Figura 10	63
Figura 11.....	64
Figura 12.....	65
Figura 13.....	66
Figura 14.....	67
Figura 15.....	68
Figura 16.....	69
Figura 17.....	70
Figura 18.....	71
Figura 19.....	72
Figura 20.....	73
Figura 21.....	74

Capítulo II

Fogo seleciona autogamia em espécie arbustiva do Cerrado: um estudo de caso em *Diplusodon oblongus* (Lythraceae) e *Styrax ferrugineus* (Styracaceae)

Resumo	77
Abstract	78

Introdução	79
Métodos	81
Resultados	85
Discussão	86
Agradecimentos	89
Referências.....	89
Tabelas.....	97
Tabela 1.....	97
Tabela 2.....	98
Legendas das figuras	99
Figura 1	100
Figura 2	101
Considerações finais	102

Resumo

A reprodução de angiospermas pode ser influenciada por diversos fatores. Espécies tropicais comumente produzem poucos frutos em condições naturais devido, principalmente, à limitação de pólen associada a fatores como: interações com polinizadores, distância entre indivíduos e auto-incompatibilidade das plantas, além de problemas com alocação de recursos. O Cerrado é um ambiente bastante diverso e dinâmico composto por várias fitofisionomias. Essa elevada dinamicidade somada à diversidade fitofisionômica é resultado da união de diversos fatores como: precipitação sazonal, fertilidade e drenagem do solo, flutuações climáticas do Quaternário e regime de fogo. Porém, dentre estes fatores o fogo recebe um papel de destaque, sendo considerado imprescindível na evolução e manutenção das diferentes fitofisionomias do Cerrado. Além de ser responsável pela manutenção de diferentes fitofisionomias, o fogo interfere na reprodução de espécies, intensificando ou diminuindo a produção de flores e frutos e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo das mesmas. No entanto, estudos que abordem aspectos qualitativos, como a labilidade dos sistemas reprodutivos diante do estresse causado pelo fogo ainda são inexistentes. Neste contexto, este estudo realizado na Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e estatística (RECOR), localizada em Brasília tratou de fatores íntimos das espécies e do ambiente influenciando na reprodução e sistemas reprodutivos de espécies do Cerrado. Para tanto, o estudo contou com dois capítulos, o primeiro tendo como objetivo avaliar quais os fatores limitantes da reprodução para espécies do Cerrado, testando: limitação de pólen, distância entre indivíduos, auto-incompatibilidade e tamanho dos indivíduos; e o segundo testando a hipótese de que o fogo induz indivíduos do arbusto *D. oblongus* a uma mudança reprodutiva, através da qual indivíduos presentes em áreas queimadas apresentam maior capacidade de reprodução por autogamia. No primeiro capítulo as espécies testadas foram: *Byrsonima laxiflora* (Griseb.), *B. verbascifolia* (Rich.), *Diplusodon oblongus* (Pohl.), *D. villosus* (Pohl.) e *Styrax ferrugineus* (Nees & Mart). Neste capítulo além de verificada a influencia dos fatores limitação de pólen, distância entre indivíduos, auto-incompatibilidade e tamanho dos indivíduos na reprodução

dessas espécies, foi verificada a influência desses fatores na limitação de pólen e nos percentuais de frutos formados nas polinizações controladas. Para avaliar a influência da limitação de pólen na reprodução das espécies, a produção de frutos em condições naturais foi comparada à das polinizações cruzadas. Para avaliar a influência da distância, auto-incompatibilidade e tamanho dos indivíduos na reprodução em condições naturais, autopolinização manual e polinização cruzada, seus percentuais de frutos foram relacionados às distâncias para os vizinhos mais próximos e aos valores dos índices de auto-incompatibilidade e diâmetro da base. Para verificar qual a influência dos fatores sobre a limitação de pólen encontrada, os percentuais de frutos em condições naturais foram relacionados aos valores de limitação de pólen dos indivíduos das espécies que tiveram sua reprodução afetada pela mesma. Das cinco espécies estudadas, quatro apresentaram limitação de pólen. A distância entre indivíduos e seu diâmetro da base influenciaram a reprodução de algumas espécies nas autopolinizações manuais e cruzadas. Assim, o balanço reprodutivo xeno- e autogâmico, dado pelo índice de auto-incompatibilidade, parece ser um traço plástico cuja expressão depende de condições intrínsecas do indivíduo e do ambiente. No segundo capítulo, para tentar preencher a lacuna sobre consequências reprodutivas das queimadas no Cerrado, cinco indivíduos de *Diplusodon oblongus* foram selecionados em cada uma das quinze parcelas do Projeto Fogo (PELD/CNPq), submetidas à diferentes frequências e épocas de queima periódica, localizadas em três fitofisionomias do Cerrado. Para avaliar o efeito do fogo na reprodução, foram realizados ensaios reprodutivos de autopolinização manual e polinização cruzada. Estes testes foram utilizados para o cálculo do índice de auto-incompatibilidade (ISI). Na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), o fogo induziu indivíduos do arbusto *D. oblongus* a uma mudança reprodutiva, através da qual indivíduos presentes em áreas queimadas apresentaram maior capacidade de reprodução por autogamia. O fogo pode influenciar os percentuais de autogamia devido ao aumento visitas autogâmicas, o que poderia resultar em uma maior prole para indivíduos com maior capacidade de

reprodução por autogamia. Na ausência de depressão endogâmica, espera-se que esta prole apresente um elevado percentual de estabelecimento quando comparado à prole xenogâmica, devido à seleção automática. Este aumento no sucesso reprodutivo poderia permitir o rápido estabelecimento de populações autogâmicas.

Abstract

The angiosperms reproduction can be influenced by several factors. Tropical species commonly exhibit low fruit set in natural conditions, mainly due to pollen limitation associated with factors such as: pollinators interactions, distance between individuals and self-incompatibility, in addition to problems with resource allocation. The Brazilian Cerrado is a very diverse and dynamic environment composed of many vegetation types. This high dynamics in addition to diversity of vegetation is the result of several factors such as: seasonal rainfall, fertility and soil drainage, Quaternary climatic fluctuations and fire regime. However, among these factors the fire seems to play an important role and is considered essential to the development and maintenance of different physiognomies in the Brazilian Cerrados. Besides being responsible for the maintenance of different vegetation types, the fire interferes in Brazilian Cerrado species's reproduction, increasing or decreasing the flowers and fruits production and thus the breeding success of the species. However, studies that address qualitative aspects, such as the lability of reproductive systems under the disturbance caused by the fire are still lacking. In this context, this study, conducted in Reserva Ecológica of Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR) located in Brasília, dealt with intrinsic characteristics of each species and environmental influences on reproduction and reproductive systems of Brazilian Cerrado species. To this end, this study is presented in two chapters, the first evaluated which were the limiting factors of reproduction in Brazilian savanna species: pollen limitation, distance between individuals, self-incompatibility and/or size, and the second testing the hypothesis that the fire induced individuals of *D. oblongus* to a reproductive change. It was expected that individuals from the burned areas showed high selfing capacity. In the first chapter the species tested were: *Byrsonima laxiflora* (Griseb.), *B. verbascifolia* (Rich.) *Diplusodon oblongus* (Pohl.), *D. villosus* (Pohl.) and *Styrax ferrugineus* (Nees & Mart). It was verified the influence of factors pollen limitation, distance between individuals, self-incompatibility and/or individual size, in the reproduction of these species. Besides that, it was verified the influence of these factors on pollen limitation and the percentage of fruit set in controlled

pollinations. To evaluate the influence of pollen limitation, fruit set under natural conditions was compared to cross-pollinations. To evaluate the influence of distance, self-incompatibility and individual size in reproduction in natural conditions, manual self- and cross-pollination, their fruit set were related to the distance to the nearest neighbors and the index values of self-incompatibility and base diameter. The distance, self-incompatibility and base diameter on pollen limitation were related to the values of pollen limitation of species that had his reproduction pollen-limited. Four of the species studied were pollen-limited. The distance between individuals and their base diameter affected the reproduction of some species in manual self- and cross-pollination. Thus, the xeno- and autogamic reproductive balance, given by the index of self-incompatibility seems to be a plastic trait whose expression depends on the intrinsic conditions of the individual and the environment. In the second chapter, trying to fill the gap about the reproductive consequences of fire on brazilian Cerrado plant species, five individuals of the shrub *Diplusodon oblongus* (Pohl.) were selected in each of the fifteen plots of Fire Project (PELD/CNPq). Each plot subsample was subjected to different burn frequencies and burn seasons in three Brazilian savanna physiognomies. To evaluate the effect of fire in reproduction, manual self- and cross-pollination assays were performed. This tests were used to calculate the index of auto-incompatibility (ISI). In the RECOR the fire induced *D. oblongus* individuals to a reproductive change, by which individuals from the burned areas showed high selfing capacity. The fire can influence the percentage of selfing due an increase in selfing visits, which could result in more offspring with higher reproductive capacity for selfing. In the absence of endogamic depression, the offspring are expected to have a higher establishment compared to the offspring of cross-fertilization due to automatic selection. This increase in reproductive success should allow the rapid establishment of selfing populations.

Introdução Geral

O Cerrado é um dos biomas mais ricos do mundo em se tratando de espécies da flora e fauna, figurando entre os 34 hotspots de biodiversidade mundial (Mittermeier et al. 2005). Comunidades como o Cerrado, com elevada riqueza de espécies, podem ter sua aptidão média reduzida devido ao aumento da competição inter-específica (Levine e Rees 2002, Palmer et al. 2003). Isto ocorre porque, espécies simpátricas e que possuem fenologias que se sobrepõe podem competir por polinizadores (Campbell 1985) e esta competição pode resultar em baixo sucesso reprodutivo (Brown et al. 2002, Bell et al. 2005).

Baixo percentual de produção de frutos é uma característica bastante comum entre as angiospermas (Bawa 1974, Larson e Barret 2000) e dois dos principais fatores responsáveis por esse padrão são: limitação de pólen e limitação de recursos para maturação de frutos e sementes (Haig e Westoby 1988, Campbell e Halama 1993, Burd 1994).

A limitação de pólen ocorre quando as plantas produzem menos frutos e/ou sementes que poderiam produzir recebendo polinização adequada (Knight et al. 2005). A polinização é inadequada quando: (1) a quantidade de pólen depositada no estigma das flores não é suficiente para fertilizar todos os óvulos produzidos ou (2) quando a qualidade desse pólen interfere e/ou determina a sobrevivência de embriões jovens (Harder e Routley 2006). Polinizações inadequadas tanto em quantidade quanto em qualidade de pólen podem interferir na abundância e na viabilidade de populações de plantas, causando seleção em seus sistemas reprodutivos e em suas características florais (Ashman et al. 2004; Lennartsson 2002). Assim, a limitação de pólen tem atraído considerável atenção de ecólogos e biólogos evolutivos (Ashman et al. 2004, Burd 1994, Larson & Barrett 2000).

Tanto a quantidade (Bell et al. 2005) quanto a qualidade (Karron et al. 2009) do pólen depositado no estigma das flores estão diretamente relacionadas às interações com seus polinizadores. Como os habitats estão cada vez mais fragmentados, a persistência das populações de plantas pode

dependem da capacidade de seus polinizadores para mover-se entre os fragmentos (Amarasekare 2004) e/ou entre os indivíduos de uma população (Eriksson e Bremer 1993, Momose et al. 1998, Wolf e Harrison 2001, Aigner 2004, González-Varo et al. 2009, Scobie e Wilcock 2009, Wolowski et al. 2012). Estudos mostram que espécies de plantas com uma distribuição agregada e conseqüentemente com maior densidade de indivíduos e menor distância entre eles, costumam produzir mais frutos que aquelas com uma distribuição mais esparsa e que apresentam menores densidades (Eriksson e Bremer 1993, Momose et al. 1998, Wolf e Harrison 2001, Aigner 2004, Scobie e Wilcock 2009). Além disso, a limitação de pólen pode desempenhar um importante papel na co-existência de espécies vegetais dentro de uma comunidade (Feldman et al., 2004). Sabe-se que diferenças na habilidade de competir por recursos e atrair polinizadores facilitam a co-existência de diferentes espécies de plantas (Knight et al. 2005). No entanto, até o presente momento, o papel da limitação do pólen sobre a composição da comunidade vegetal tem recebido pouca atenção teórica e empírica (Knight et al. 2005).

Por fim, outro fator que pode estar associado à limitação de pólen para a reprodução das espécies é a auto-incompatibilidade das plantas (Sutherland e Delph 1984), considerando que essas espécies são mais propensas a apresentarem limitação de pólen por possuírem menor probabilidade de receberem visitas com pólen compatível (Bawa 1974, Sutherland e Delph 1984). Esta característica pode levar à limitação de pólen persistente resultando em conseqüências evolutivas, como o favorecimento da evolução da auto-compatibilidade e/ou aumento dos auto-cruzamentos quando os mesmos oferecem uma garantia reprodutiva (Knight et al. 2005).

De acordo com a literatura o segundo principal fator responsável pelos baixos percentuais de formação de frutos em angiospermas é a limitação na alocação de recursos para a maturação de frutos e sementes (Bawa 1974, Haig e Westoby 1988, Harder e Routley 2006). Uma planta em estado ótimo e em um ambiente constante possui a capacidade de alocar de forma perfeita seus recursos, dividindo-os entre atração de polinizadores e formação de sementes. Esta capacidade adquirida pelas plantas,

assegura que o pólen recebido seja suficiente para fertilizar seus óvulos e transformá-los em sementes (Haig & Westoby 1988). Em virtude disto, experimentos de suplementação de pólen não devem aumentar a produção de sementes (Knight et al. 2005). Isso ocorre porque as plantas que apresentam estratégia ótima de alocação não possuem recursos extras disponíveis para a maturação de óvulos fecundados por pólen suplementar (Knight et al. 2005). No entanto, as plantas em habitats recentemente degradados podem ser limitadas por pólen por não terem tido tempo evolutivo suficiente para atingir seu novo nível ótimo de alocação (Knight et al. 2005). É o que pode acontecer com as espécies do Cerrado, o qual é um habitat bastante modificado pela ação do fogo, fator que também pode influenciar a reprodução de espécies do Cerrado.

Além de bastante diverso, o Cerrado também é bastante dinâmico e muito dessa dinamicidade vem da íntima relação deste bioma com o fogo (Furley 1999, Oliveira-Filho e Rater 2002). O que se sabe até o momento é que a intimidade desta relação faz com que as espécies deste bioma exibam características que lhes asseguram sobrevivência perante o estresse causado pelo fogo, tais como casca espessa, proteção de gemas e presença de órgãos subterrâneos (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 2006). Por outro lado, a permanência dessas espécies em um ambiente com eventos de queimadas frequentes parece ser garantida por estratégias reprodutivas como intensificação na produção de flores (Coutinho 1976, César 1980, Haddad e Válio 1993, Freitas 1998, Hoffmann 1998) e frutos (Silva et al. 1996, Hoffmann 1998) após esses eventos. No entanto, aspectos qualitativos, como o comportamento e labilidade dos sistemas reprodutivos diante do estresse causado pelo fogo, permanecem a ser testados.

Neste contexto, buscando entender um pouco da complexidade desse bioma, este estudo foi dividido em dois capítulos. O primeiro busca identificar quais os principais fatores limitantes da reprodução em condições naturais para cinco espécies do cerrado, testando os fatores: limitação de pólen, distância entre indivíduos, auto-incompatibilidade e tamanho dos indivíduos. O segundo testa a hipótese de que o fogo seleciona indivíduos do subarbusto *D. oblongus* com maior capacidade de

reprodução por autogamia.

Referências

- Aigner, P.A. 2004. Ecological and genetic effects on demographic processes: pollination, clonality and seed production in *Dithyrea maritima*. *Biol. Conserv.*, **116**: 27–34.
- Amarasekare P. 2004. Spatial dynamics of mutualistic interactions. *J. Anim. Ecol.*, **73**:128– 42.
- Ashman T-L., Knight T.M., Steets J.A., Amarasekare P., Burd M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mazer, S.J., Mitchell, R.J., Morgan T., and Wilson G.W. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, **85**:2408–21.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, **28**: 95–92.
- Bell, J.M., Karron, J.D. And Mitchell, R.J. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology*, **86**: 762–771.
- Brown, B.J., Mitchell, R.J. and Graham, S.A. 2002. Competition for pollination between an invasive species (*Purple loosestrife*) and a native congener. *Ecology*, **83**: 2328–2336.
- Burd, M. 1994. Bateman's Principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.*, **60**: 83–139.
- Campbell, D.R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology*, **66**: 544–553.
- Campbell, D.R., Halama, K.J. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology*, **74**: 1043–1051.
- César, H.L. 1980. *Efeitos da queima e corte sobre a vegetação de um campo sujo na Fazenda Água Limpa, Brasília-DF*. Master's thesis, Department of Ecology, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

- Coutinho, L.M. 1976. *Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado*. PhD dissertation, Department of Ecology, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Eriksson, O. and Bremer, B. 1993. Genet dynamics of the clonal plant *Rubus saxatilis*. *J. Ecol.*, **81**: 533–542.
- Feldman, T.S., Morris, W.F., Wilson, WG.. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos*, **105**:197–207.
- Freitas, R.I. 1998. *Abelhas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) e a floração de plantas em áreas de cerrado recém queimadas no Distrito Federal*. Master's thesis, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- Furley, P. A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **8**: 223–241.
- González-Varo, J.P., Albadejo, R.G. and Aparicio, A. 2009. Mating patterns and spatial distribution of conspecific neighbours in the Mediterranean shrub *Myrtus communis* (Myrtaceae). *Plant Ecol.*, **203**: 207–215.
- Gottsberger, G. and Silberbauer–Gottsberger, I. 2006. *Life in the Cerrado, a South American Tropical Seasonal Ecosystem. Vol. 1. Origin, Structure, Dynamics and Plant Use*. Reta Verlag, Ulm, Germany.
- Haddad, C.R.B. and Valio, I.F.M. 1993. Effect of fire on flowering of *Lantana montevidensis* Briq. *J. Plant Physiol.*, **141**: 704–707.
- Haig, D. and Westoby, M. 1988. On limits to seed production. *Am. Nat.*, **131**: 757–759.
- Harder, L.D. and Routley, M.B. 2006. Pollen and ovule fates and reproductive performance by flowering plants. Pp. 61–80 in Harder, L.D. and Barrett S.C.H. (eds.). *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, New York.

- Hoffmann, W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *J. Appl. Ecol.*, **35**: 422–433.
- Karron, J.D., Holmquist, K.G., Flanagan, R.J. and Mitchell, R.J. 2009. Pollinator visitation patterns strongly influence among-flower variation in selfing rate. *Ann. Bot.*, **103**: 1379–1383.
- Knight, T.M., Steets, J.A., Vamosi J.C., Mazer, S.J., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mitchell, R.J. and Ashman T-L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and Process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **36**:467–97.
- Larson, B.M.H. and Barrett, S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol. J. Linn. Soc.*, **69**: 503–520.
- Lennartsson, T. 2002. Extinction thresholds and disrupted plant pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology*, **83**:3060–72.
- Levine, J.M. and Rees, M. 2002. Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: The roles of competition and colonization. *Am. Nat.*, **160**: 452–467.
- Mittermeier R. A., Gil R. P., Hoffman M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C. G., Lamoreux J. and Fonseca G. A. B. 2005. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Boston: University of Chicago Press. 392 p.
- Momose, K., Nagamitsu, T. and Inoue, T. 1998. Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak. *Biotropica*, **30**: 444–448.
- Oliveira-Filho, A.T. and Ratter, J. A. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. Pp. 91–120 in Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds.). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York.
- Palmer, T.M., Stanton, M.L. and Young, T.P. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *Am. Nat.* **162** (suppl. 4) :S63–S79.

- Scobie, A.R. and Wilcock, C.C. 2009. Limited mate availability decreases reproductive success of fragmented populations of *Linnaea borealis*, a rare, clonal self-incompatible plant. *Ann. Bot.*, **103**: 835–846.
- Silva, D.M.S., Hay, J.D. and Morais, H.C. 1996. Sucesso reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília-DF. Pp. 122–127 in Miranda, H. S. *et al.* (eds.). *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*. Universidade de Brasília, Brasília.
- Sutherland, S. and Delph, F. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology*, **65**: 1093–1104.
- Wolf, A.T. and Harrison, S.P. 2001. Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory. *Conserv. Biol.*, **15**: 111–121..
- Wolowski, M., Saad, C.F., Ashman, T-L., Freitas, L. 2012. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. *Naturwissenschaften*, 100: 69-79.

Capítulo I

Fatores que limitam a frutificação em cinco espécies vegetais do Cerrado

Fatores que limitam a frutificação em cinco espécies vegetais do Cerrado

ALINE DANIELI-SILVA*¹ e ISABELA GALARDA VARASSIN²

^{1**}Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Centro Politécnico, CP 19031, CEP 81531-980. Curitiba, PR, Brasil, e-mail: aline.ecologia@gmail.com

²Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Centro Politécnico, CP 19031, CEP 81531-980. Curitiba, PR, Brasil, e-mail: isagalarda@gmail.com.

Running title: Reprodução em espécies do Cerrado.

Este artigo foi formatado seguindo as normas da revista Botany.

*autor correspondente: (e-mail: aline.ecologia@gmail.com, tel: 55(41)3361-1686, fax: 55(41)3222-1363).

Resumo

Angiospermas comumente produzem poucos frutos em condições naturais. Assim, este estudo buscou avaliar quais os fatores limitantes da reprodução para espécies do cerrado. Limitação de pólen, distância entre indivíduos, auto-incompatibilidade e/ou tamanho dos indivíduos? Estes fatores influenciaram a limitação de pólen e as polinizações controladas? O estudo foi realizado com as espécies *Byrsonima laxiflora* (Griseb.), *B. verbascifolia* (Rich.), *Diplusodon oblongus* (Pohl.), *D. villosus* (Pohl.) e *Styrax ferrugineus* (Nees & Mart). Para avaliar a influência da limitação de pólen, a produção de frutos em condições naturais foi comparada à das polinizações cruzadas. Para avaliar a influência da distância, auto-incompatibilidade e tamanho dos indivíduos na reprodução em condições naturais, autopolinização manual e polinização cruzada, seus percentuais de frutos foram relacionados às distâncias para os vizinhos mais próximos e aos valores dos índices de auto-incompatibilidade e diâmetro da base. Para verificar a influência dos fatores distância, auto-incompatibilidade e diâmetro da base sobre a limitação de pólen, estes foram relacionados aos valores de limitação de pólen das espécies com limitação polínica. Das cinco espécies estudadas, quatro apresentaram limitação de pólen. A distância entre indivíduos e seu diâmetro da base influenciaram a reprodução de algumas espécies nas autopolinizações manuais e cruzadas. Assim, o balanço reprodutivo xeno- e autogâmico, dado pelo índice de auto-incompatibilidade, parece ser um traço plástico cuja expressão depende de condições intrínsecas do indivíduo e do ambiente.

Palavras chave: auto-incompatibilidade, distância entre indivíduos, limitação de pólen, tamanho da planta.

Abstract

Angiosperm commonly exhibit low fruit set in natural conditions. Thus, this study evaluated the limiting factors for cerrado species reproduction. Pollen limitation, distance between individuals, self-incompatibility and/or individual size? Did these factors influence the pollen limitation and controlled pollination? The study was conducted with species *Byrsonima laxiflora* (Griseb.), *B. verbascifolia* (Rich.) *Diplusodon oblongus* (Pohl.), *D. villosus* (Pohl.) and *Styrax ferrugineus* (Nees & Mart). To evaluate the influence of pollen limitation, fruit set under natural conditions was compared to cross-pollinations. To evaluate the influence of distance, self-incompatibility and individual size in reproduction in natural condition, manual self- and cross-pollination, their fruit set were related to the distance to the nearest neighbors and the index values of self-incompatibility and base diameter. To check the influence of distance, self-incompatibility and base diameter on pollen limitation, these were related to the values of pollen limitation of species with pollen limitation. Four of the species studied showed pollen limitation. The distance between individuals and their base diameter affected the reproduction of some species in manual self- and cross-pollination. Thus, the xeno and autogamic reproductive balance, given by the index of self-incompatibility seems to be a plastic trait whose expression depends on the intrinsic conditions of the individual and the environment.

Key words: auto-incompatibility, distance between individuals, pollen limitation, plant size.

Introdução

Espécies arbóreas tropicais apresentam baixos percentuais de formação de frutos em condições naturais, com valores iguais ou inferiores a 20% (Bawa 1974). Este padrão se mantém quando consideradas espécies arbóreas do Cerrado, as quais apresentam valores inferiores a 15% (Oliveira e Sazima 1990, Oliveira et al. 1992, Oliveira e Gibbs 1994, Proença e Gibbs 1994, Gibbs et al. 1999, Teixeira e Machado 2000). Menos estudadas que as espécies arbóreas, as espécies arbustivas tropicais parecem apresentar este mesmo padrão (Oliveira et al. 1991, Barros 1992, Piedade e Ranga 1993, Oliveira e Gibbs 1994, Barbosa e Sazima 2008).

De fato, as angiospermas em geral produzem menos frutos e sementes que o número de flores e óvulos que possuem (Larson e Barrett 2000) e um dos fatores responsáveis por esta característica é a limitação de pólen enfrentada pelas espécies (Haig e Westoby 1988, Campbell e Halama 1993, Burd 1994, Moeller 2004, González-Varo e Traveset 2010, Freitas et al. 2010). Esta limitação de pólen é ainda mais comum para as espécies presentes em ambientes ricos em espécies (Vamosi et al. 2006), como é o caso do Cerrado. A limitação pode se dar tanto por quantidade de pólen depositada no estigma das flores, que pode estar diretamente ligada à dispersão de pólen por parte dos polinizadores (Harder e Routley 2006) quanto pela qualidade do pólen, se autogâmico ou xenogâmico (Ashman et al. 2004).

Interações com polinizadores podem influenciar fortemente os percentuais de frutos formados pelas plantas por estarem diretamente ligadas à disponibilidade de pólen para reprodução (Bawa 1974). Espécies arbóreas de florestas tropicais geralmente possuem isolamento espacial de seus indivíduos e baixas densidades de suas populações, o que muitas vezes pode dificultar o processo de polinização devido ao baixo alcance de voo de algumas espécies de polinizadores (Fedorov 1966). Dessa forma, a distância entre os indivíduos das populações parece ter fortes implicações para reprodução das angiospermas (Eriksson e Bremer 1993, Momose et al. 1998, Wolf e Harrison 2001, Aigner 2004,

González-Varo et al. 2009, Scobie e Wilcock 2009, Wolowski et al. 2012). Plantas com uma distribuição agregada comumente produzem mais frutos que aquelas isoladas ou com uma distribuição mais esparsa (Eriksson e Bremer 1993, Momose et al. 1998, Wolf e Harrison 2001, Aigner 2004, Scobie e Wilcock 2009), devido ao comportamento dos polinizadores, que em geral fazem voos mais curtos (de Jong et al. 1993, Collevatti et al. 2000, Williams 2007), otimizando gastos energéticos (Charnov 1976).

Espécies auto-incompatíveis são mais afetadas pela limitação de pólen por possuírem menor probabilidade de receberem visitas com pólen compatível (Bawa 1974, Sutherland e Delph 1984, Burd 1994, Larson e Barrett 2000, Knight et al. 2005). De fato, o baixo percentual de frutos formados em condições naturais parece estar associado com a auto-incompatibilidade de muitas espécies arbóreas do Cerrado (Oliveira e Sazima 1990, Oliveira et al. 1992, Oliveira e Gibbs 1994, Proença e Gibbs 1994, Gibbs et al. 1999, Teixeira e Machado 2000).

Além da limitação de pólen, associada a fatores como interações com polinizadores, distância entre os indivíduos e sistema reprodutivo das plantas, o baixo percentual de frutos formados pode estar relacionado a uma limitação na alocação de recursos (Bawa 1974, Haig e Westoby 1988, Harder e Routley 2006). Por exemplo, se a produção de frutos e sementes de uma espécie é potencialmente limitada por pólen, indivíduos que tenham maior alocação de recursos na atração de pólen como flores mais vistosas, floração sincronizada, produção de néctar podem ser favorecidos. Por outro lado, se a produção de frutos e sementes é consistentemente limitada pela disponibilidade de recursos, indivíduos que alocam menos recursos na atração por pólen são favorecidos. Neste contexto indivíduos podem ser tanto limitados pela aquisição de pólen quanto por recursos disponíveis para a formação de frutos (Haig e Westoby 1988), o que pode estar diretamente relacionado ao tamanho do indivíduo (Wolfe 1983, Dudash 1991, Méndez e Obeso 1992, Klinkhamer et al. 1994, Pickering 1994, Schmid et al. 1995, Welham e Setter 1998, Susko e Lovett-Doust 2000).

Embora esteja claro na literatura que a limitação de pólen seja um dos principais fatores responsáveis pelos baixos percentuais de reprodução em espécies tropicais (Haig e Westoby 1988, Campbell e Halama 1993, Burd 1994, Moeller 2004, González-Varo e Traveset 2010, Freitas et al. 2010), o objetivo geral deste trabalho é avaliar também a influência dos fatores distância entre os indivíduos, tamanho e valores de índice de auto-incompatibilidade (ISI) sobre esses percentuais. Foi investigado o efeito de cada um destes fatores sobre a reprodução das espécies e o modo como eles se relacionam entre si, tendo em vista que estas são informações importantes para o entendimento das estratégias reprodutivas das plantas e das pressões seletivas mais relevantes às suas histórias de vida.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR - IBGE), localizada a 35 Km do centro de Brasília (15°55'55'' S e 47°51'02'' W) com altitude entre 1048 e 1160m. A RECOR ocupa uma área de 1360ha e está inserida na Área de Proteção Ambiental Gama-Cabeça do Veado que, juntamente com a Fazenda Água Limpa da UnB e o Jardim Botânico de Brasília, compõe uma área de 10.000ha. O clima da região se caracteriza por precipitação média anual de 1.475 mm, temperatura média anual de 20,9 °C, umidade relativa média de 64%, radiação solar de 500 langley/dia com 5 meses de seca, de maio a setembro (Dias e Miranda 2010). O solo dominante é do tipo latossolo, bastante profundo com alta taxa de absorção de água, baixa capacidade de retenção de água, textura argilosa, ácido com pH 5,3 e alta saturação de alumínio, acima de 70% (Dias e Miranda 2010). A RECOR apresenta os principais tipos de vegetação do Planalto Central: Cerradão, cerrado, campos (sujo e limpo) e matas ciliares (brejos e veredas) (Pereira et al. 1989).

Espécies foco

Foram estudadas cinco espécies de Cerrado, as quais são abundantes na área de estudo (Barros 1996, Andrade et al. 2002, Silva Júnior 2005). *Byrsonima laxiflora* e *B. verbascifolia* (Malpighiaceae) são espécies arbóreas com floração se estendendo de agosto a dezembro (Silva Júnior e Pereira 2009, Silva Júnior et al. 2005). *Diplusodon oblongus* (Lythraceae) é um subarbusto cujo período de floração está compreendido entre novembro e maio, com o pico de floração entre março e abril (obs. pessoal). *Diplusodon villosus* (Lythraceae) é uma espécie subarborescente, com período de floração entre novembro e julho (obs. pess.). *Styrax ferrugineus* (Styracaceae) é uma espécie arbórea com floração durante o ano todo (Silva Júnior et al. 2005), mas com pico de floração nos meses de junho a setembro (obs. pess.).

Características biológicas e principais polinizadores

Para definição das características biológicas de cada espécie estudada, hábito, período de floração, tipo de antese e número de flores abertas por dia, foram feitas observações em campo. A informação sobre os principais polinizadores e seus respectivos alcances de voo foram obtidas através de dados da literatura.

Desenho experimental

O estudo foi realizado de novembro de 2010 a novembro de 2012, com maior concentração de atividades durante o pico de floração das espécies estudadas. Foi investigado se os fatores, distância entre os indivíduos, sistema reprodutivo (Índice de auto-incompatibilidade) e tamanho dos indivíduos, podem limitar a reprodução das espécies estudadas. Para tanto foram selecionados 20 indivíduos de cada uma das espécies acima descritas, com exceção de *Diplusodon villosus*, que, por produzir poucas flores, exigiu a seleção de 40 indivíduos. Durante a coleta de dados alguns dos indivíduos foco não produziram frutos em nenhum ou em pelo menos um dos tratamentos realizados e foram removidos de

todas análises. Nos indivíduos selecionados de cada espécie foram realizados todos os experimentos descritos a seguir.

Limitação de pólen

Para testar se a produção de frutos, em condições naturais, das espécies foi limitada por pólen, foram realizados dois tratamentos: polinização aberta/natural (PA), onde as flores foram apenas marcadas e polinização suplementar (PS) onde as flores foram ensacadas e a quantidade de pólen depositada no estigma das flores foi suplementada manualmente. Para os ensaios PS, o pólen utilizado foi proveniente de outro indivíduo co-específico. Para tanto, foram utilizadas 20 flores por tratamento por indivíduo. Para evitar elevados percentuais de aborto de frutos, relacionadas a problemas com a alocação de recursos na inflorescência (Haig e Westoby 1988), foram selecionadas inflorescências pequenas, com poucas flores. Nestas inflorescências foram tratadas em média quatro flores, submetidas às polinizações controladas, sendo que as flores não tratadas permaneceram em suas inflorescências. Neste estudo, a limitação de pólen foi avaliada pela produção de frutos, uma vez que produção de frutos e produção de sementes tendem a ser correlacionadas (Larson e Barrett 2000).

Sistema reprodutivo (ISI)

Para verificar a existência ou não de auto-incompatibilidade foram realizados ensaios de autopolinização manual (AM) e polinização cruzada (PC). Para tanto, foram utilizadas 20 flores por tratamento por indivíduo. Para evitar elevados percentuais de aborto de frutos, relacionadas a problemas com a alocação de recursos na inflorescência (Haig e Westoby 1988), foram selecionadas inflorescências pequenas, com poucas flores. Nestas inflorescências foram tratadas em média quatro flores, submetidas às polinizações controladas, sendo que as flores não tratadas permaneceram em suas inflorescências. Os resultados destes ensaios foram utilizados para os cálculos do ISI (Índice de auto-

incompatibilidade) onde o número de frutos formados nos tratamentos AM é dividido pelo número de frutos formados nos tratamentos PC (Zapata e Arroyo 1978). Em geral, se considera que a espécie é auto-incompatível quando esta razão é igual ou inferior a 0,2 (Zapata e Arroyo 1978).

Distância entre os indivíduos

Para testar o efeito da distância entre os indivíduos co-específicos sobre o número de frutos formados nos tratamentos PA, AM e PC, os indivíduos selecionados de cada espécie foram marcados e numerados. A partir de cada um dos indivíduos selecionados foram traçados quatro quadrantes. Dentro de cada quadrante foi mensurada a distância do indivíduo co-específico mais próximo do indivíduo foco, o qual teve também seus percentuais de frutificação nos tratamentos PA, AM e PC mensurados.

Tamanho dos indivíduos

Para testar se a produção de frutos de cada espécie é afetada pelo tamanho de seus indivíduos, estes tiveram seus valores de DAB (diâmetro da base) mensurados.

Análise dos dados

Para testar se a reprodução das espécies, em condições naturais, foi limitada por pólen o percentual de frutos formados no tratamento PA foi comparado ao percentual de frutos formados no tratamento PS por meio de um teste *t* de Student.

Para verificar qual a influência dos fatores distância, ISI e DAB sobre a limitação de pólen encontrada, estes foram relacionados aos valores do índice de limitação de pólen (L) dos indivíduos das espécies que tiveram sua reprodução afetada pela limitação de pólen, através de regressão linear múltipla buscando o máximo de interação entre os fatores. O índice de limitação de pólen é calculado pela seguinte fórmula: $L = 1 - (PA/PS)$, onde PA é o percentual de frutos formados no tratamento de

polinização aberta e PS o percentual de frutos formados no tratamento de polinização suplementar (Larson e Barrett 2000). Valores negativos ou próximos de zero (aqui estabelecido até 0,2) indicam ausência de limitação de pólen (Freitas et al. 2010).

Para verificar a influência dos fatores distância, ISI e DAB nos percentuais de frutos formados no tratamento PA, estes foram relacionados à distância média do indivíduo foco para os indivíduos co-específicos em cada quadrante e aos seus valores de ISI e DAB por meio de um teste de regressão linear múltipla avaliando a interação entre todos os fatores. A relação entre a produção de frutos nos tratamentos AM e PC também foi testada por regressão linear múltipla, porém, sem considerar o fator ISI por ser uma variável dependente de tais tratamentos.

Para verificar a influência dos valores médios de ISI na produção de frutos das espécies, estes foram relacionados ao percentual médio de frutos formados, de cada espécie, na polinização aberta por regressão linear.

Resultados

Byrsonima laxiflora e *B. verbascifolia*, assim como *Diplusodon oblongus* e *D. villosus* apresentaram sobreposição de suas fenologias e compartilhamento de polinizadores sendo polinizadas apenas por abelhas (Tabela 1). *Styrax ferrugineus* foi polinizada por abelhas e beija-flores (Tabela 1).

As espécies estudadas apresentaram valores médios de percentuais de frutos entre 30 e 45,4%, quatro apresentaram limitação de pólen e nenhuma foi considerada autoincompatível (Tabela 2). Das cinco espécies estudadas, quatro produziram mais frutos no tratamento onde houve suplementação de pólen (PC) que os que foram produzidos em condições naturais (PA): *Byrsonima laxiflora* ($t_{1,16} = 2,185$; IC = 1,073 a 32,260; $p = 0,014$), *B. verbascifolia* ($t_{1,16} = 4,572$; IC = -9,012 a -3,321; $p < 0,001$), *Diplusodon villosus* ($t_{1,35} = 4,519$; IC = -33,108 a -12,837; $p = 0,001$) e *Styrax ferrugineus* ($t_{1,18} = 3,151$; IC = -4,474 a -0,895; $p = 0,003$), indicando que a reprodução destas espécies foi limitada por pólen

(Figura 1). *Diplusodon oblongus* foi a única espécie a não ter sua reprodução em condições naturais afetada pela limitação de pólen ($t_{1,19} = -0.5243$; IC = -15,853 a 9,353; $p = 0,603$). Apenas *Byrsonima verbascifolia* teve seus resultados de limitação de pólen explicados pelos fatores testados (Tabela 3), sendo que quanto maiores os valores de ISI (Figura 18a) e menores os valores de DAB, menor foi a limitação de pólen para os indivíduos.

Nenhuma das espécies estudadas teve sua reprodução em condições naturais afetada pelos fatores distância, ISI e DAB (Tabela 4). Os percentuais de frutos formados em AM foram influenciados apenas pela distância entre os indivíduos e somente para a espécie *D. oblongus* (Tabela 4), onde os indivíduos mais distantes possuíram uma maior capacidade de reprodução por autogamia (Figura 9b e 9c). Quando considerados os percentuais de frutos formados no tratamento PC, estes foram influenciados apenas pelo DAB e somente para as espécies *B. verbascifolia* e *D. oblongus*. Para *B. verbascifolia*, quanto maior o DAB dos indivíduos, maiores foram os percentuais de frutos formados (Figura 7d), enquanto que para *D. oblongus* quanto maior o DAB menores foram os percentuais de frutos formados em PC (Figura 10d).

Discussão

Ao contrário do padrão encontrado para a maioria das espécies tropicais (Bawa 1974) e do Cerrado (Oliveira e Sazima 1990, Oliveira et al. 1992, Oliveira e Gibbs 1994, Proença e Gibbs 1994, Gibbs et al. 1999, Teixeira e Machado 2000), as espécies deste estudo não apresentaram baixos percentuais de produção de frutos em condições naturais (Tabela 2).

Apesar das espécies estudadas não terem apresentado elevados índices de limitação de pólen, este foi único fator limitante da reprodução em condições naturais para as mesmas, o qual restringiu a reprodução de *B. laxiflora*, *B. verbascifolia*, *D. villosus* e *S. ferrugineus*. Espécies que ocorrem em ambientes abertos, geralmente são menos propensas a apresentar limitação de pólen (Larson e Barrett

2000), provavelmente porque a capacidade de termorregulação dos insetos é maior nesses ambientes o que, conseqüentemente, poderia aumentar as taxas de visitação para as plantas (Heinrich 1979). Além disso, ambientes mais abertos, quentes e secos possuem maior riqueza e abundância de abelhas (Michener 1979) padrão que se faz presente também na área de estudo (Boaventura 1998, Freitas 1998), e que pode indicar que a comunidade de polinizadores e, conseqüentemente, o processo de polinização estejam bem preservados na RECOR. Dessa forma, é possível que os baixos valores de limitação de pólen (L) e os percentuais de produção de frutos relativamente elevados, estejam associados à área de estudo a qual pertence ao Bioma Cerrado e é protegida desde 1975 (IBGE 2004).

Byrsonima laxiflora, *B. verbascifolia* e *S. ferrugineus* produziram muitas flores com antese não sincronizada e são polinizadas por abelhas grandes (Barros 1992, Saraiva et al. 1988), comuns no Cerrado (Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger 1988, Barros 1992, Silveira e Campos 1995) e com grande alcance de voo (Heinrich 1981, Greenleaf et al. 2007). Dessa forma, mesmo que não muito frequentes, podem ocorrer eventos de polinização cruzada porém, a grande oferta de recursos em uma única planta durante todo o dia pode diminuir a ocorrência destes eventos (de Jong et al. 1993, Williams 2007). Para estas espécies que apresentam baixos valores médios de ISI, essa diminuição nos eventos de polinização cruzada e a competição por polinizadores devido à sobreposição de fenologias (Brown et al. 2002) pode ter sido responsável pela limitação de pólen encontrada para sua reprodução. No entanto, os valores de limitação de pólen para *B. laxiflora* e *B. verbascifolia* foram os mais baixos encontrados no estudo (Tabela 2). Flores zigomórficas e vistosas, como as da família Malpighiaceae, podem atrair polinizadores mais especializados do que usualmente atraem as flores actinomórficas, e estes polinizadores podem fornecer polinizações mais confiáveis (Neal et al. 1998). Assim, espera-se que as plantas que possuem flores maiores e mais especializadas, como as de *B. laxiflora* e *B. Verbascifolia*, podem ter níveis menores de limitação de pólen quando comparadas àquelas com flores menores e actinomorfas (Knight et al. 2005), apesar de tendência oposta ter sido relatada em uma

meta-análise para plantas da Floresta Atlântica (Wolowski et al. 2014). Tais resultados e evidências sugerem que a redução na produção de frutos e sementes como resultado da limitação de pólen pode não resultar necessariamente em consequências demográficas para a população de *B. laxiflora* e *B. Verbascifolia* (Knight et al. 2005). Isso porque, para muitas populações de plantas, principalmente as espécies de ciclo de vida longo com múltiplos eventos reprodutivos, a sensibilidade da população para o incremento de sementes é relativamente baixa quando comparada a outras taxas vitais como o estabelecimento das plântulas (Ashman et al. 2004).

Diplusodon oblongus foi a única espécie a não apresentar limitação de pólen (Tabela 2). Espécies com ciclo de vida curto comumente apresentam menor limitação de pólen que àquelas com ciclo de vida longo (Knight et al. 2005). Possivelmente porque a seleção de características que podem reduzir a limitação de pólen (como por exemplo, flores maiores e presença de auto-compatibilidade) foi provavelmente mais forte e mais eficaz nas espécies com ciclo de vida curto que em espécies com ciclo de vida longo (Knight et al.), o que explicaria a ausência de limitação de pólen para a espécie. Por outro lado, *D. villosus* apresentou os maiores valores de limitação de pólen dentre as espécies estudadas. *Diplusodon oblongus* e *D. villosus* possuem características biológicas, polinizadores e flores com morfologia muito semelhantes (Tabela 1). A característica mais marcante que os diferencia é o tamanho e o número de flores abertas por dia. *Diplusodon oblongus* possui indivíduos que variam de 0,50 a 3m de altura (obs. pess) com várias flores abrindo por dia enquanto que *D. villosus* possui indivíduos que variam de 0,20 a 1m de altura e que produziram poucas flores. Assim, essa elevada sobreposição de características biológicas e polinizadores pode ter gerado uma competição por polinizadores entre as duas espécies (Brown et al. 2002) e o maior número de flores, resultando em um maior poder de atração (Norton 1984, Thompson 2001) em *D. oblongus* pode ter gerado uma desvantagem competitiva para *D. villosus* (Campbell 1985). Esta competição pode resultar em limitação de pólen, por redução dos eventos de polinização em uma escala local (Bell et al. 2005), o

que explicaria o fato da espécie apresentar os maiores valores de limitação de pólen dentre as estudadas.

Houve uma grande variação individual nos valores de ISI para todas as espécies. Essa variação individual ocorreu porque o ISI pode depender de características intrínsecas de cada indivíduo (DAB) e da posição espacial do indivíduo dentro da população, que influenciaram a formação de frutos nos tratamentos AM ou PC para as espécies *B. verbascifolia* (Figura 7d) e *D. oblongus* (Figuras 9b, 9c e 10d).

A única espécie que teve sua limitação de pólen explicada pelos fatores testados foi *B. verbascifolia*, o que indica que *B. laxiflora*, *D. oblongus* e *S. ferrugineus* possuem limitação de pólen explicada por outros fatores não testados aqui, como por exemplo qualidade do pólen recebido (Ashman et al. 2004). Para *B. verbascifolia*, indivíduos maiores e com menor capacidade de reprodução por autogamia possuem maior limitação de pólen. Plantas maiores possuem maior quantidade de recursos para investimento em maiores *displays* florais (Klinkhamer et al. 1994), o que pode resultar em redução do número de voos dos polinizadores entre plantas, e conseqüentemente aumento dos níveis de geitonogamia (de Jong et al. 1993, Williams 2007, Karron et al. 2004, Karron e Mitchell 2012). Se este for o cenário onde *B. verbascifolia* se situa, então indivíduos maiores de *B. verbascifolia* que apresentam menor capacidade de autogamia estão sendo mais limitados por pólen porque seus polinizadores devem tender a transportar mais pólen autogâmico.

Em *D. oblongus* os indivíduos mais isolados possuíram uma maior capacidade de reprodução por autogamia quando comparados àqueles com uma distribuição mais agregada. Plantas isoladas ou com uma distribuição esparsa possuem maiores taxas de autopolinização, ou seja, recebem uma quantidade menor de pólen xenogâmico quando comparadas a plantas com uma distribuição mais agregada (González-Varo et al. 2009). Polinizadores em geral são mais propensos a se mover entre os indivíduos de populações densas, onde as distâncias percorridas durante o voo são mais curtas, em

detrimento dos movimentos em populações mais esparsas (de Jong et al.1993) devido ao maior custo energético em voos mais longos (Charnov 1976) o que tende a aumentar os eventos de geitonogamia (de Jong et al.1993). De fato, dentre os atributos reprodutivos das plantas, a autogamia é conhecida por mudar rapidamente suas taxas em resposta às mudanças ambientais (Stebbins 1957, Barrett e Eckert 1990, Barrett 2003) no entanto, como esse comportamento poderia explicar seleção de elevada capacidade de reprodução por autogamia em indivíduos isolados é algo que permanece a ser testado.

Nas polinizações cruzadas, *B. verbascifolia* e *D. oblongus* tiveram seus percentuais de produção de frutos afetados pelo DAB de seus indivíduos. Para *B. verbascifolia* o maior investimento em xenogamia se dá em indivíduos maiores. Espécies perenes, com longo ciclo de vida possuem maior propensão em apresentarem baixas taxas de autogamia (Barrett et al. 1996, Barrett 1998, Barringer 2007) e conseqüentemente maiores taxas de xenogamia. Porém, dentre as espécies perenes, herbáceas possuem maiores taxas de autogamia que espécies lenhosas (Barringer 2007), o que sugere que além de longevidade, tamanho deve ser uma característica relevante. Talvez, para espécies lenhosas, quanto maior o indivíduo maior seria a possibilidade de correr os riscos da reprodução cruzada em situações adversas, como baixa densidade de indivíduos e polinizadores com pequeno alcance de voo (Bawa et al. 1985). Por outro lado, *D. oblongus* apresenta comportamento contrário ao de *B. verbascifolia*, tendo maior investimento em xenogamia em indivíduos menores, resultado que, com os estudos feitos na área até o momento, não pôde ser explicado.

A distância entre os indivíduos, resultado da distribuição espacial dos mesmos, e o DAB foram os fatores que influenciaram a capacidade de reprodução por autogamia e xenogamia. Assim, o balanço reprodutivo, dado pelo ISI, parece ser um traço plástico cuja expressão depende de condições intrínsecas do indivíduo e do ambiente onde ele está inserido. Tendo em vista que este é um provável cenário compartilhado por muitas angiospermas, os estudos em biologia reprodutiva deverão abordar este índice não só como um preditor de auto-incompatibilidade para a espécie, o qual tem a

possibilidade de ser extrapolado para outros ambientes, mas sim com uma resposta individual e diferencial das plantas à sua própria distribuição espacial e ao tamanho de seus indivíduos.

Agradecimentos

Nós agradecemos à Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística pelo uso de suas instalações, ao senhor Francisco das Chagas de Oliveira Araújo pela valorosa ajuda em campo e ao programa REUNI pela concessão da bolsa à A.D.S.

Referências

- Aigner, P.A. 2004. Ecological and genetic effects on demographic processes: pollination, clonality and seed production in *Dithyrea maritima*. *Biol. Conserv.*, **116** (1): 27–34. doi:10.1016/S0006-3207(03)00170-8.
- Andrade, L.A.Z., Felfili J.M. and Violatti L. 2002. Fitossociologia de uma área de Cerrado Denso na Recor-IBGE, Brasília-DF. *Acta bot. Bras.*, **16** (2): 225–240. doi:10.1590/S0102-33062002000200009.
- Ashman T-L., Knight T.M., Steets J.A., Amarasekare P., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mazer S.J., Mitchell R.J., Morgan M.T. and Wilson W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* **85** (9): 2408–21. doi:10.1890/03-8024.
- Barbosa, A.A.A. and Sazima, M. 2008. Biologia reprodutiva de plantas herbáceo-arbustivas de uma área de campo sujo de cerrado. *In Cerrado: ecologia e flora. Edited by S.M. Sano; S.P. de Almeida and J.F. Ribeiro. Embrapa, Brasília, DF, vol. 1, pp. 291–307.*
- Barrett, S.C.H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends Plant Sci.*, **3** (9): 335–341. doi:10.1016/S1360-1385(98)01299-0.

- Barrett, S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philos. Trans. R. Soc., B*, **358** (1434): 991–1004. doi:10.1098/rstb.2003.1301.
- Barrett, S.C.H. and Eckert, C.G. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. *In* Biological approaches and evolutionary trends in plants. *Edited by* S. Kawano. Academic Press, London., pp. 229–254.
- Barrett, S.C.H., Harder, L.D. and Worley, A.C. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Trans. R. Soc., B*, **351** (1345): 1271–1280. doi:10.1098/rstb.1996.0110.
- Barringer, B.C. 2007. Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. *Am. J. Bot.*, **94**(9): 1527–1533. doi: 10.3732/ajb.94.9.1527.
- Barros, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Rev. Bras. Biol.*, **52**(2): 343–353.
- Barros, M.A.G. 1996. Biologia reprodutiva e polinização de espécies simpátricas de *Diplusodon* (Lythraceae). *Act. Bot. Mex.*, **37**: 11–21.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, **28**: 95–92.
- Bawa, K.S., Perry, D.R., Beach, J.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am. J. Bot.*, **72**(3): 331–345. doi:10.2307/2443526.
- Bell, J.M., Karron, J.D., Mitchell, R.J. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology*, **86**(3): 762–771. doi:10.1890/04-0694.
- Boaventura, M.C. 1998. Sazonalidade e estrutura de uma comunidade de abelhas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) numa área de cerrado do Jardim Botânico de Brasília, Distrito Federal. M.Sc. thesis, Department of Ecology, Universidade de Brasília - UnB, Brasília, DF.
- Brown, B.J., Mitchell, R.J., Graham, S.A. 2002. Competition for pollination between an invasive

- species (*Purple loosestrife*) and a native congener. *Ecology*, **83**(8): 2328–2336. doi:10.2307/3072063.
- Burd, M. 1994. Bateman's Principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.*, **60**(1): 83–139. doi:10.1007/BF02856594.
- Campbell, D.R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology*, **66**(2): 544–553. doi:10.2307/1940404.
- Campbell, D.R., Halama, K.J. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology*, **74**(4): 1043–1051. doi:10.2307/1940474.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, **9**(2):129–136. doi:10.1016/0040-5809(76)90040-X.
- Collevatti, R.G., Schoereder, J.H. and Campos, L.A.O. 2000. Foraging behavior of bee pollinators on the tropical weed *Triumfetta semitriloba*: Flight distance and directionality. *Rev. Bras. Biol.*, **60**(1): 29–37. doi:10.1590/S0034-71082000000100005.
- de Jong, T.J., Waser, N.M. and Klinkhamer, P.G.L. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends Ecol. Evol.*, **8**(9): 321–325. doi:10.1016/0169-5347(93)90239-L.
- Dias, B.F.S. & Miranda, H.S. 2010. O projeto fogo. *In* Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades do Cerrado: Resultados do projeto Fogo. *Edited by* H.S. Miranda. Ibama, Brasília, pp. 15–22.
- Dudash, M. 1991. Plant size effects on female and male function in hermaphroditic *Sabatia angularis*. *Ecology*, **72**(3): 1004–1012. doi:10.2307/1940600.
- Eriksson, O. and Bremer, B. 1993. Genet dynamics of the clonal plant *Rubus saxatilis*. *J. Ecol.*, **81**(3): 533–542. doi:10.2307/2261531.
- Fedorov, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.*, **54**: 1–11.

- Freitas, R.I.P. de. 1998. Abelhas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) e a floração de plantas em áreas de cerrado recém queimadas no Distrito Federal. M.Sc. thesis, Department of Ecology, Universidade de Brasília - UnB, Brasília, DF.
- Freitas, L., Wolowski, M. and Sigiliano, M.I. 2010. Ocorrência de limitação polínica em plantas de mata atlântica. *Oecologia Australis*, **14**(1): 251-265. doi:10.4257/oeco.2010.1401.15.
- Gibbs, P.E., Oliveira, P.E. and Bianchi, M.B. 1999. Postzygotic control of selfing in *Hymenaea stigonocarpa* (Leguminosae-Caesalpinioideae), a bat-pollinated tree of the Brazilian cerrados. *Int. J. Plant Sci.*, **160**(1): 72–78.
- González-Varo, J.P., Albadejo, R.G. and Aparicio, A. 2009. Mating patterns and spatial distribution of conspecific neighbours in the Mediterranean shrub *Myrtus communis* (Myrtaceae). *Plant Ecol.*, **203**(2): 207–215. doi:10.1007/s11258-008-9534-7.
- González-Varo, J.P. and Traveset, A. 2010. Among-individual variation in pollen limitation and inbreeding depression in a mixed-mating shrub. *Ann. Bot.*, **106**(6): 999–1008. doi:10.1093/aob/mcq200.
- Greenleaf, S., Williams, N., Winfree, R. and Kremen C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, **153**(3): 589–596. doi:10.1007/s00442-007-0752-9.
- Haig, D. and Westoby, M. 1988. On limits to seed production. *Am. Nat.*, **131**(5): 757–759. doi:10.1086/284817.
- Harder, L.D. and Routley, M.B. 2006. Pollen and ovule fates and reproductive performance by flowering plants. *In Ecology and evolution of flowers. Edited by L.D. Harder and S.C.H. Barrett.* Oxford University Press, New York, pp. 61–80.
- Heinrich, B. 1979. *Bumblebee Economics*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, Massachusetts.
- Heinrich, B. 1981. The energetics of pollination. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **68**: 370–378.

doi:10.2307/2398803.

- IBGE. 2004. Reserva Ecológica do IBGE: ambiente e plantas vasculares. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. IBGE, Rio de Janeiro.
- Karron, J.D. and Mitchell R.J. 2012. Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. *Ann. Bot.*, **109**(3): 563–570. doi:10.1093/aob/mcr193.
- Karron, J.D., Mitchell, R.J., Holmquist, K.G., Bell, J.M. and Funk, B. 2004. The influence of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* **92**(3): 242–248. doi:10.1038/sj.hdy.6800402.
- Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J. and Nell, H.W. 1994. Limiting factors for seed production and phenotypic gender in the gyno-dioecious species *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos*, **71**(3): 469–478. doi:10.2307/3545835.
- Knight, T.M., Steets, J.A., Vamosi, J.C., Mazer, S.J., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mitchell, R.J. and Ashman, T-L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annu. Rev. Ecol., Evol. and Syst.*, **36**(1): 467–97. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102403.115320.
- Larson, B.M.H. and Barrett, S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol. J. Linn. Soc.*, **69**(4): 503–520. doi:10.1006/bijl.1999.0372.
- Méndez, M. and Obeso, J.R. 1992. Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Can. J. Bot.*, **71**: 309–314. doi:10.1139/b93-032.
- Michener, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **66**: 277–347.
- Moeller, D.A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, **85**(12): 3289–3301. doi:10.1890/03-0810.
- Momose, K., Nagamitsu, T. and Inoue, T. 1998. Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa*

- (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak. *Biotropica*, **30**(3): 444–448. doi:10.1111/j.1744-7429.1998.tb00078.x.
- Neal, P.R., Dafni A., Giurfa, M. 1998. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **29**:345–73.
- Norton, S.A. 1984. Thrips pollination in the lowland forest of New Zealand. *New Zealand. J. Ecol.*, **7**: 157–164.
- Oliveira, P.E. and Sazima, M. 1990. Pollination biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) from Brazilian cerrado vegetation. *Plant Syst. Evol.*, **172**: 35–49. doi:10.1007/BF00937796.
- Oliveira, P.E. and Gibbs P. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *J. Tro. Ecol.*, **10**(4): 509–522. doi:10.1017/S026646740000818X.
- Oliveira, P.E., Gibbs, P.E. and Bianchi, M. 1991. Pollination and Breeding System of *Vellozia squamata* (Liliales: Velloziaceae): A species of the brazilian cerrados. *Bot. Acta*, **104**: 392–398.
- Oliveira, P.E., Gibbs, P.E., Barbosa, A.A. and Talavera, S. 1992. Contrasting breeding systems in two *Eriotheca* (Bombacaceae) species of the Brazilian cerrados. *Plant Syst. Evol.*, **179**(3/4): 207–219. doi:10.1007/BF00937597.
- Pereira, B.A.S., Furtado, P.P., Mendonça, R.C.R. 1989. Reserva Ecológica do IBGE (Brasília, DF): Aspectos Históricos e Fisiográficos. *Bol. FBCN. RJ.* **24**: 30–43.
- Pickering, C.M. 1994. Size-dependent reproduction in Australian alpine *Ranunculus*. *Aust. J. Ecol.*, **19**(3): 336–344. doi:10.1111/j.1442-9993.1994.tb00497.x.
- Piedade, L.H. and Ranga, N.T. 1993. Ecologia da polinização de *Galipea jasminiflora* Engler (Rutaceae). *Rev. Bras. Bot.*, **16**(2): 151–157.
- Proença, C.E.B. and Gibbs, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytol.*, **126**(2): 343–354. doi:10.1111/j.1469-8137.1994.tb03954.x.
- Roubik, D.W. and Aluja, M. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *J. Kans.*

- Entomol. Soc., **56**(2): 217–222.
- Saraiva, L.C, Cezar, O. and Monteiro, R. 1988. Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styracaceae). Rev. Bras. Bot., **11**: 71– 80.
- Schmid, B., Bazzaz, F.A. and Weiner, J. 1995. Size dependence of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. Can. J. Bot., **73**(11): 1831–1837. doi:10.1139/b95-194.
- Scobie, A.R. and Wilcock, C.C. 2009. Limited mate availability decreases reproductive success of fragmented populations of *Linnaea borealis*, a rare, clonal self-incompatible plant. Ann. Bot., **103**(6): 835–846. doi:10.1093/aob/mcp007.
- Silberbauer-Gottsberger, I. and Gottsberger, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. Rev. Bras. Biol., **48**(4): 651–663.
- Silva Júnior, M.C. 2005. Fitossociologia e estrutura diamétrica na Mata de Galeria do Pitoco, na reserva ecológica do IBGE, DF. Cerne, **11**(2): 147–158.
- Silva Júnior, M.C. and Pereira B.A.S. 2009. 100 Árvores do Cerrado, Mata de Galeria: Guia de Campo. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.
- Silva Júnior, M.C., Santos, G.C., Nogueira, P.E., Munhoz, C.B.R. and Ramos, A.E. 2005. 100 Árvores do Cerrado: Guia de Campo. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.
- Silveira, F.A. and Campos M.J.O. 1995. A melissofauna do Corumbataí (SP) e Paraopeba (MG) e uma análise da biogeografia das abelhas do cerrado brasileiro (Hymenoptera, Apoidea). Rev. Bras. Entomol., **39**(2): 371–401.
- Stebbins, G.L. 1957. Self-fertilization and population variability in higher plants. Am. Nat., **91**(861): 337–354. doi:10.1086/281999.
- Susko, D.J. and Lovett-Doust, L. 2000. Plant-size and fruit-position effects on reproductive allocation in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). Can. J. Bot., **78**(11): 1398–1407. doi:10.1139/b00-110.
- Sutherland, S. and Delph, F. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set.

- Ecology, **65** (4): 1093–1104. doi:10.2307/1938317.
- Teixeira, L.A.G. and Machado, C.I. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* dc. (Malpighiaceae). Acta Bot. Bras., **14** (3): 347–357. doi:10.1590/S0102-33062000000300011.
- Thompson, J.D. 2001. How visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system. Oecologia, **126** (3): 386–394. doi: 10.1007/s004420000531.
- Vamosi, J.C., Knight, T.M., Steets, J.A., Mazer, S.J., Burd, M. and Ashman, T-L. 2006. Pollination decays in biodiversity hotspots. PNAS, **103** (4): 956–961. doi:10.1073/pnas.0507165103.
- Zapata, T.R. and Arroyo, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica, **10** (3): 221–23.
- Welham, C.V.J. and Setter, R.A. 1998. Comparison of size-dependent reproductive effort in two dandelion (*Taraxacum officinale*) populations. Can. J. Bot., **76** (1): 166–173. doi:10.1139/cjb-76-1-166.
- Williams, C.F. 2007. Effects of floral display size and biparental inbreeding on outcrossing rates in *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae). Am. J. Bot., **94** (10): 1696–1705. doi: 10.3732/ajb.94.10.1696.
- Wolf, A.T. and Harrison, S.P. 2001. Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory. Conserv. Biol., **15** (1): 111–121. doi:10.1111/j.1523-1739.2001.99341.x
- Wolfe, L.M. 1983. The effect of plant size on reproductive characteristics in *Erythronium americanum* (Liliaceae). Can. J. Bot., **61** (12): 3489–3493. doi:10.1139/b83-393.
- Wolowski, M., Saad, C.F., Ashman, T-L., Freitas, L. 2012. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. Naturwissenschaften, **100** (1): 69-79. doi 10.1007/s00114-012-0995-0.

Wolowski, M., Ashman, T-L., Freitas, L. 2014. Meta-Analysis of Pollen Limitation Reveals the Relevance of Pollination Generalization in the Atlantic Forest of Brazil. Plos One, **9** (2): e89498.

Tabelas

Tabela 1. Características biológicas das cinco espécies estudadas, seus principais polinizadores com seus respectivos alcances de voo. Os números sobrescritos indicam a fonte da informação.

Espécie	Hábito	Floração	Antese	Número de flores abertas por dia	Sistema reprodutivo	Principais visitantes	Alcance de voo
<i>Byrsonima laxiflora</i>	Arbóreo ¹	Agosto a Dezembro ¹	Não sincronizada durante o dia todo ¹	Centenas ¹	Auto- compatível	Abelhas grandes dos gêneros <i>Centris</i> e <i>Epicharis</i> ⁶	Longo ^{2,3}
<i>B. verbascifolia</i>	Arbóreo ¹	Agosto a Dezembro ¹	Não sincronizada durante o dia todo ¹	Centenas ¹	Auto- compatível	Abelhas grandes dos gêneros <i>Centris</i> e <i>Epicharis</i> ⁶	Longo ^{2,3}
<i>Diplusodon oblongus</i>	Subarbustivo ¹	Novembro a Maio ¹	Sincronizada no início da manhã ¹	Cerca de 20 ¹	Auto- compatível	Abelhas pequenas, principalmente <i>Apis</i> <i>mellifera</i> ⁷	Curto ^{4,5}
<i>D. villosus</i>	Subarbustivo ¹	Novembro a Julho ¹	Sincronizada no início da manhã ¹	Cerca de 3 ¹	Auto- compatível	Abelhas pequenas, principalmente <i>Apis</i> <i>mellifera</i> ⁷	Curto ^{4,5}
<i>Styrax ferrugineus</i>	Arbóreo ¹	O ano todo ¹	Não sincronizada durante o dia todo ¹	Centenas ¹	Auto- compatível	Abelhas grandes do gênero <i>Bombus</i> ⁸ e beija-flores ¹	Longo ^{2,3}

* ¹Observação pessoal, ²Heinrich 1981, ³Greenleaf et al. 2007, ⁴Roubik e Aluja 1983, ⁵Collevatti et al. 2000, ⁶Barros 1992, ⁷Barros 1996, ⁸Saraiva et al. 1988.

Tabela 2. Percentual médio de formação de frutos em condições naturais, valores médios de Índice de auto-incompatibilidade (ISI) e Índice de limitação de pólen (L), com seus respectivos valores de desvio padrão para as cinco espécies estudadas. O número de flores testadas por indivíduo encontra-se entre parênteses.

Espécies	Frutos formados (%)	L	ISI
<i>Byrsonima laxiflora</i>	35 ± 17,66 (20)	0,17 ± 0,63	0,34 ± 0,27
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	30 ± 14,75 (20)	0,09 ± 1,79	0,45 ± 0,36
<i>Diplusodon oblongus</i>	39,21 ± 13,36 (20)	-1,13 ± 2,1	2,95 ± 2,59
<i>Diplusodon villosus</i>	45,41 ± 20,76 (10)	0,28 ± 0,41	0,96 ± 0,36
<i>Styrax ferrugineus</i>	36 ± 19,51 (20)	0,24 ± 0,38	0,27 ± 0,17

Tabela 3. Resultados da regressão linear múltipla indicando a influência da distância (D), Índice de auto-incompatibilidade (ISI) e diâmetro da base (DAB) no índice de limitação de pólen (L) em *Byrsonima laxiflora*, *B. verbascifolia*, *Diplusodon oblongus*, *Diplusodon villosus* e *Styrax ferrugineus*. Asteriscos representam valores significativos.

Espécie	D	ISI	DAB	D x ISI	D x DAB	ISI x DAB	D x ISI x DAB
<i>Byrsonima laxiflora</i> (n = 15; F _{7,6} = 2,498; R ² = 0,446; p = 0,142)	p = 0,719	p = 0,231	p = 0,923	p = 0,988	p = 0,684	p = 0,513	p = 0,885
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (n = 18; F _{7,10} = 9,89; R ² = 0,785; p < 0,001)	p = 0,914	p = 0,012*	p = 0,229	p = 0,389	p = 0,561	p = 0,006*	p = 0,130
<i>Diplusodon oblongus</i> (n = 20; F _{7,12} = 9,599; R ² = 0,769; p < 0,001)	p = 0,924	p = 0,983	p = 0,534	p = 0,825	p = 0,884	p = 0,285	p = 0,999
<i>Diplusodon villosus</i> (n = 37; F _{7,29} = 4,701; R ² = 0,418; p = 0,001)	p = 0,226	p = 0,576	p = 0,672	p = 0,159	p = 0,368	p = 0,606	p = 0,322
<i>Styrax ferrugineus</i> (n = 20; F _{7,12} = 0,7354; R ² = -0,1147; p = 0,648)	p = 0,491	p = 0,569	p = 0,484	p = 0,458	p = 0,281	p = 0,291	p = 0,201

Tabela 4. Resultados da regressão linear múltipla indicando os fatores relacionados aos percentuais de frutificação de espécies vegetais do Cerrado nos tratamentos de polinização aberta (PA), autopolinização manual (AM) e polinização cruzada (PC). Valores ausentes estão relacionados ao fator ISI que nos tratamentos AM e PC não foi considerado por ser uma variável dependente de tais tratamentos. Asteriscos representam valores significativos.

Espécie	D	ISI	DAB	D x ISI	D x DAB	ISI x DAB	D x ISI x DAB
<i>Byrsonima laxiflora</i> PA (n = 15; $F_{7,6} = 6,17$; $R^2 = 0,736$; p = 0,021)	p = 0,213	p = 0,308	p = 0,161	p = 0,429	p = 0,210	p = 0,322	p = 0,435
<i>Byrsonima laxiflora</i> AM (n = 15; $F_{3,11} = 0,418$; $R^2 = 0,155$; p = 0,744)	p = 0,841	-	p = 0,678	-	p = 0,788	-	-
<i>Byrsonima laxiflora</i> PC (n = 15; $F_{3,11} = 4,66$; $R^2 = 0,458$; p = 0,028)	p = 0,674	-	p = 0,400	-	p = 0,344	-	-
<i>Byrsonima verbascifolia</i> PA (n = 18; $F_{7,10} = 0,419$; $R^2 = 0,314$; p = 0,867)	p = 0,247	p = 0,366	p = 0,605	p = 0,240	p = 0,290	p = 0,504	p = 0,267
<i>Byrsonima verbascifolia</i> AM (n = 18; $F_{3,14} = 0,819$; $R^2 = 0,033$; p = 0,505)	p = 0,229	-	p = 0,385	-	p = 0,327	-	-
<i>Byrsonima verbascifolia</i> PC (n = 18; $F_{3,14} = 4,537$; $R^2 = 0,384$; p = 0,020)	p = 0,189	-	p = 0,045 *	-	p = 0,215	-	-
<i>Diplusodon oblongus</i> PA (n = 20; $F_{7,12} = 1,347$; $R^2 = 0,113$; p = 0,310)	p = 0,073	p = 0,413	p = 0,542	p = 0,174	p = 0,125	p = 0,463	p = 0,186
<i>Diplusodon oblongus</i> AM (n = 20; $F_{3,16} = 3,087$; $R^2 = 0,248$; p = 0,057)	p = 0,016 *	-	p = 0,352	-	p = 0,095	-	-
<i>Diplusodon oblongus</i> PC	p = 0,863	-	p = 0,040 *	-	p = 0,601	-	-

(n = 20; $F_{3,16} = 3,933$; $R^2 = 0,316$; p = 0,028)

<i>Diplusodon villosus</i> PA	p = 0,435	p = 0,198	p = 0,270	p = 0,490	p = 0,538	p = 0,278	p = 0,556
-------------------------------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------

(n = 37; $F_{7,29} = 1,468$; $R^2 = 0,083$; p = 0,218)

<i>Diplusodon villosus</i> AM	p = 0,726	-	p = 0,497	-	p = 0,643	-	-
-------------------------------	-----------	---	-----------	---	-----------	---	---

(n = 37; $F_{3,33} = 0,166$; $R^2 = 0,075$; p = 0,919)

<i>Diplusodon villosus</i> PC	p = 0,935	-	p = 0,802	-	p = 0,999	-	-
-------------------------------	-----------	---	-----------	---	-----------	---	---

(n = 37; $F_{3,33} = 0,064$; $R^2 = 0,085$; p = 0,978)

<i>Styrax ferrugineus</i> PA	p = 0,432	p = 0,453	p = 0,336	p = 0,429	p = 0,216	p = 0,275	p = 0,217
------------------------------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------

(n = 20; $F_{7,12} = 0,501$; $R^2 = 0,240$; p = 0,815)

<i>Styrax ferrugineus</i> AM	p = 0,139	-	p = 0,328	-	p = 0,233	-	-
------------------------------	-----------	---	-----------	---	-----------	---	---

(n = 20; $F_{3,16} = 1,177$; $R^2 = 0,027$; p = 0,349)

<i>Styrax ferrugineus</i> PC	p = 0,569	-	p = 0,808	-	p = 0,900	-	-
------------------------------	-----------	---	-----------	---	-----------	---	---

(n = 20; $F_{3,16} = 1,636$; $R^2 = 0,091$; p = 0,220)

* D – Distância, ISI – Índice de auto-incompatibilidade, DAB – Diâmetro da base.

Legendas de figuras

Figura 1. Percentual de frutos formados nos tratamentos de polinização aberta (barras pretas) e polinização cruzada (barras cinzas) para as cinco espécies estudadas.

Figura 2. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização aberta para *Byrsonima laxiflora*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 3. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de auto-polinização manual para *Byrsonima laxiflora*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 4. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização cruzada para *Byrsonima laxiflora*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 5. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização aberta para *Byrsonima verbascifolia*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 6. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de auto-polinização manual para *Byrsonima verbascifolia*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em

centímetros.

Figura 7. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização cruzada para *Byrsonima verbascifolia*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 8. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização aberta para *Diplusodon oblungus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em centímetros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 9. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de auto-polinização manual para *Diplusodon oblungus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em centímetros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 10. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização cruzada para *Diplusodon oblungus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em centímetros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 11. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização aberta para *Diplusodon villosus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 12. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de autopolinização manual para *Diplusodon villosus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em centímetros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 13. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização cruzada para *Diplusodon villosus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em centímetros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 14. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização aberta para *Stirax ferrugineus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 15. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de autopolinização manual para *Stirax ferrugineus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 16. Influência dos fatores estudados no número de frutos formados no tratamento de polinização cruzada para *Stirax ferrugineus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 17. Influência dos fatores estudados na limitação de pólen para *Byrsonima laxiflora*. a) Índice

de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 18. Influência dos fatores estudados na limitação de pólen para *Byrsonima verbascifolia*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 19. Influência dos fatores estudados na limitação de pólen para *Diplusodon oblongus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em centímetros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 20. Influência dos fatores estudados na limitação de pólen para *Diplusodon villosus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em centímetros. c) Menor distância em centímetros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 21. Influência dos fatores estudados na limitação de pólen para *Stirax ferrugineus*. a) Índice de auto-incompatibilidade (ISI). b) Distância média em metros. c) Menor distância em metros. d) Diâmetro à altura da base (DAB) em centímetros.

Figura 1.

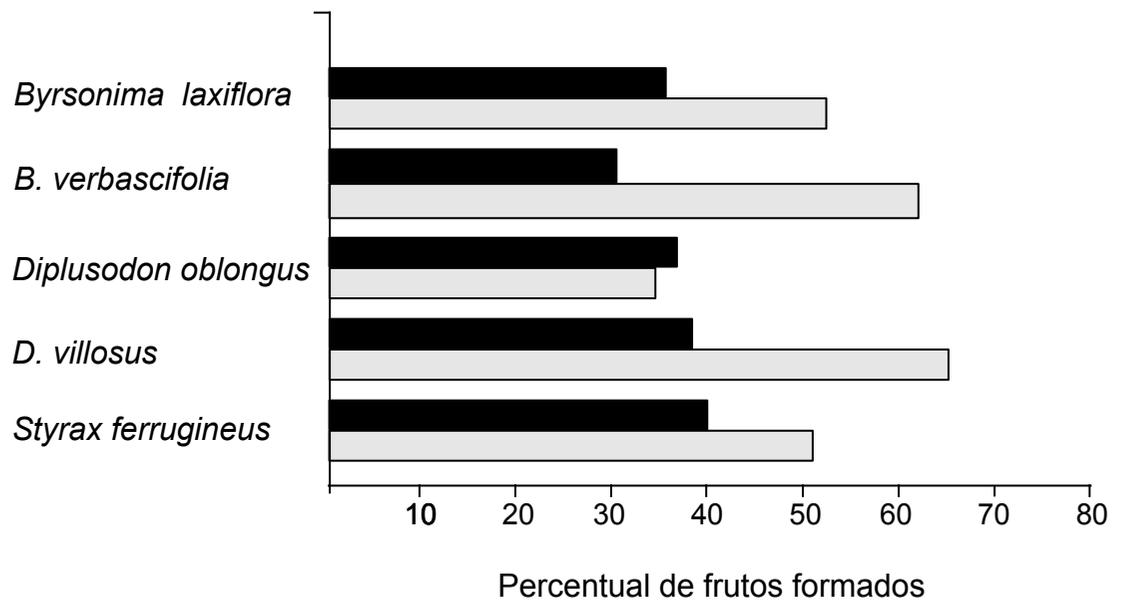


Figura 2.

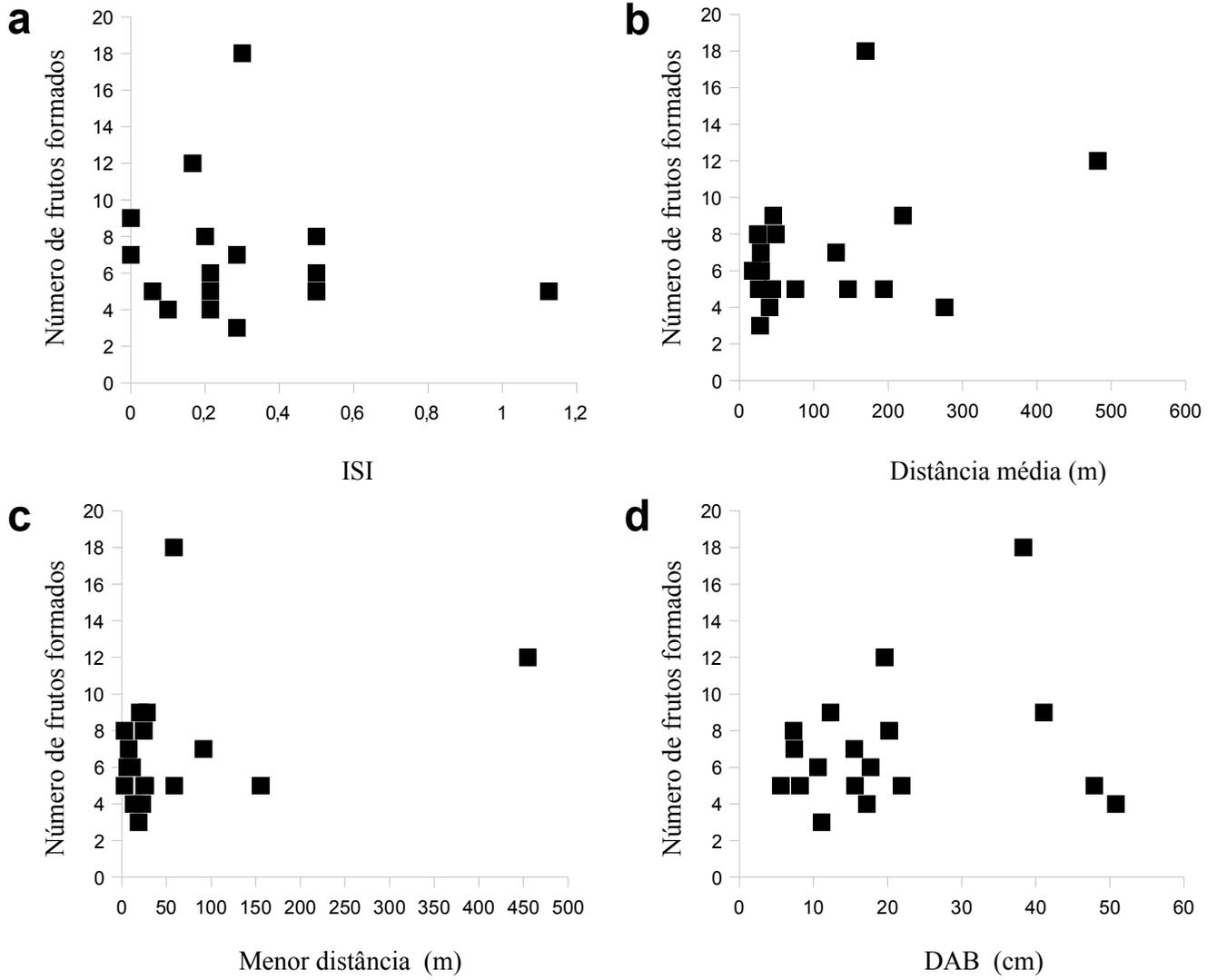


Figura 3.

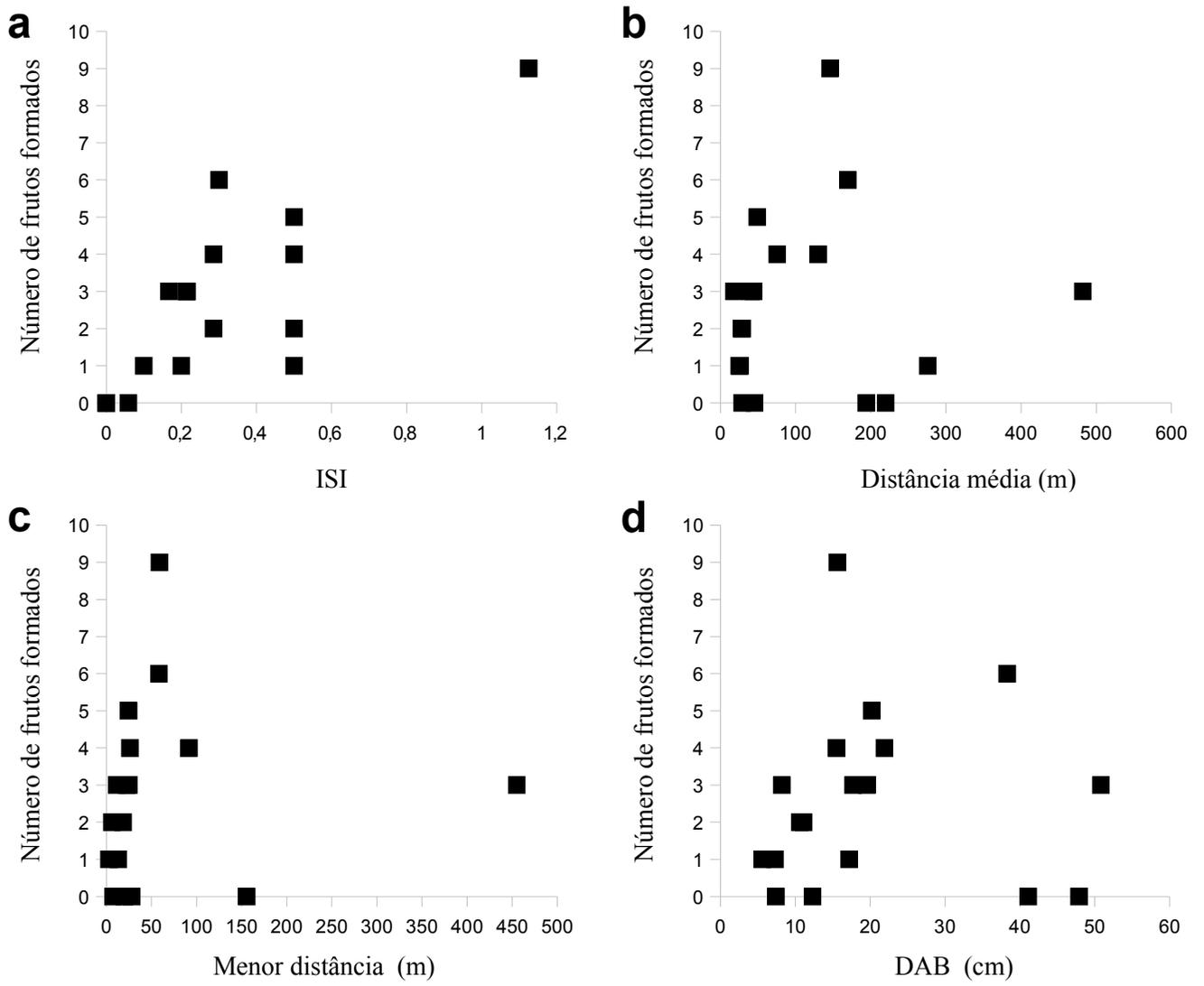


Figura 4.

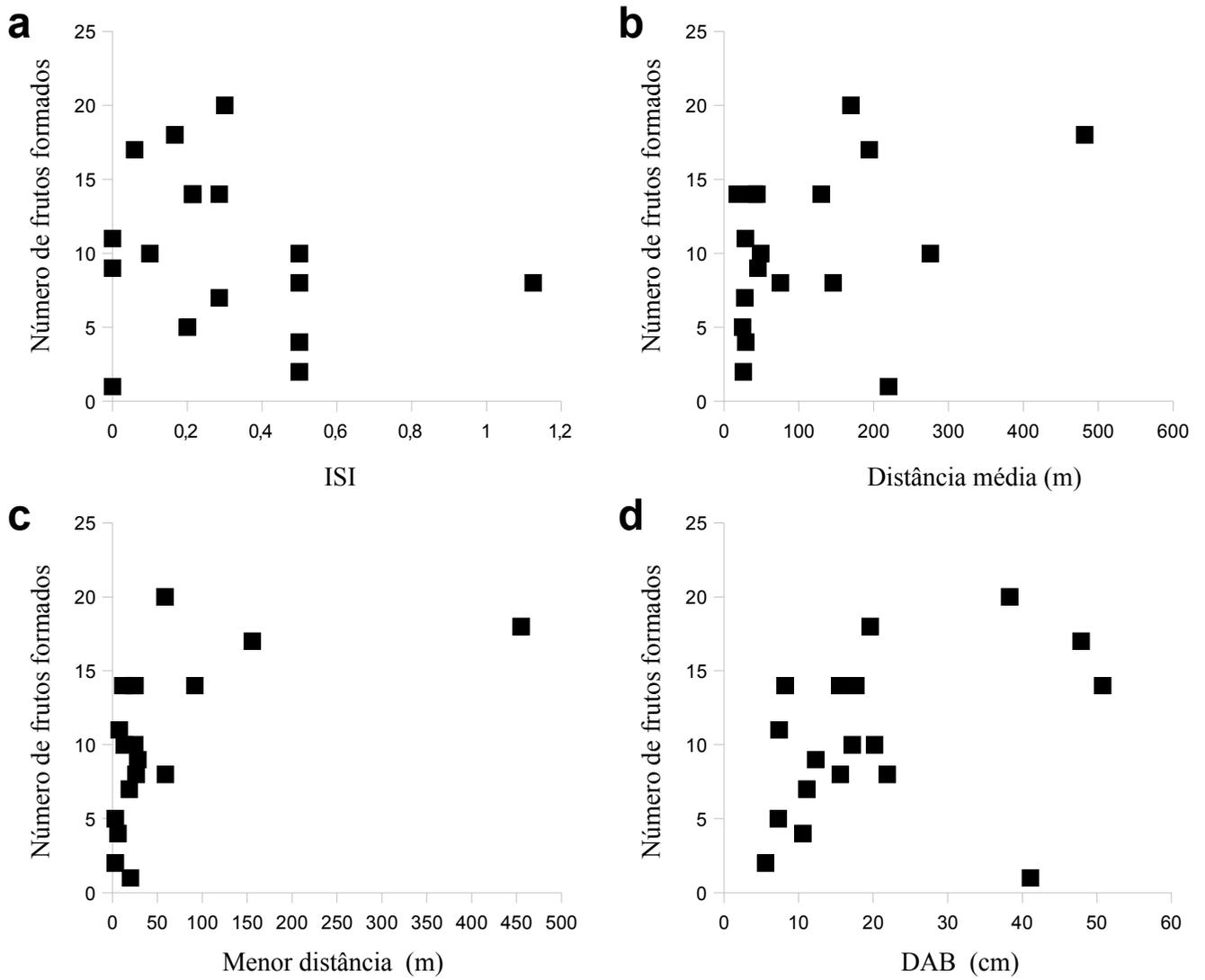


Figura 5.

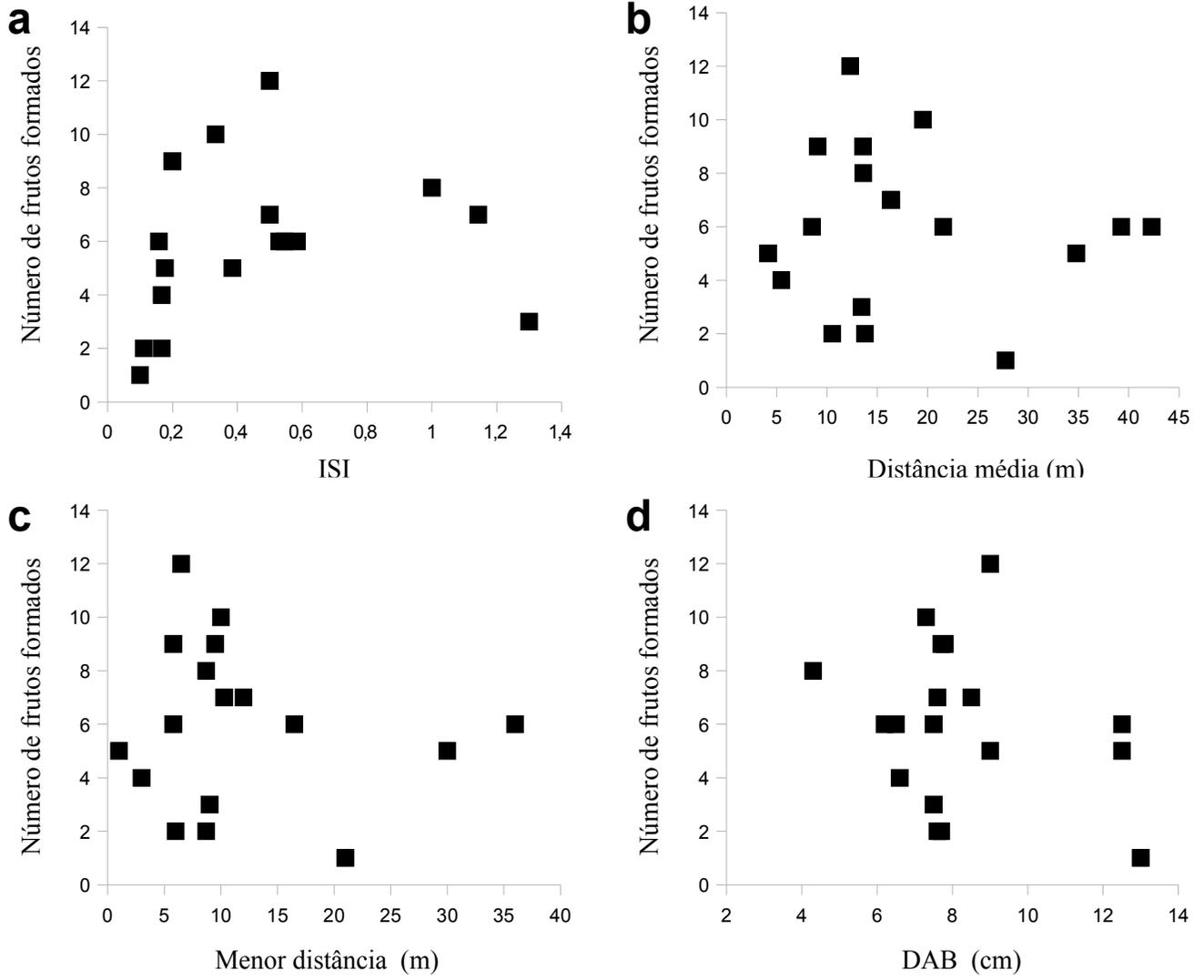


Figura 6.

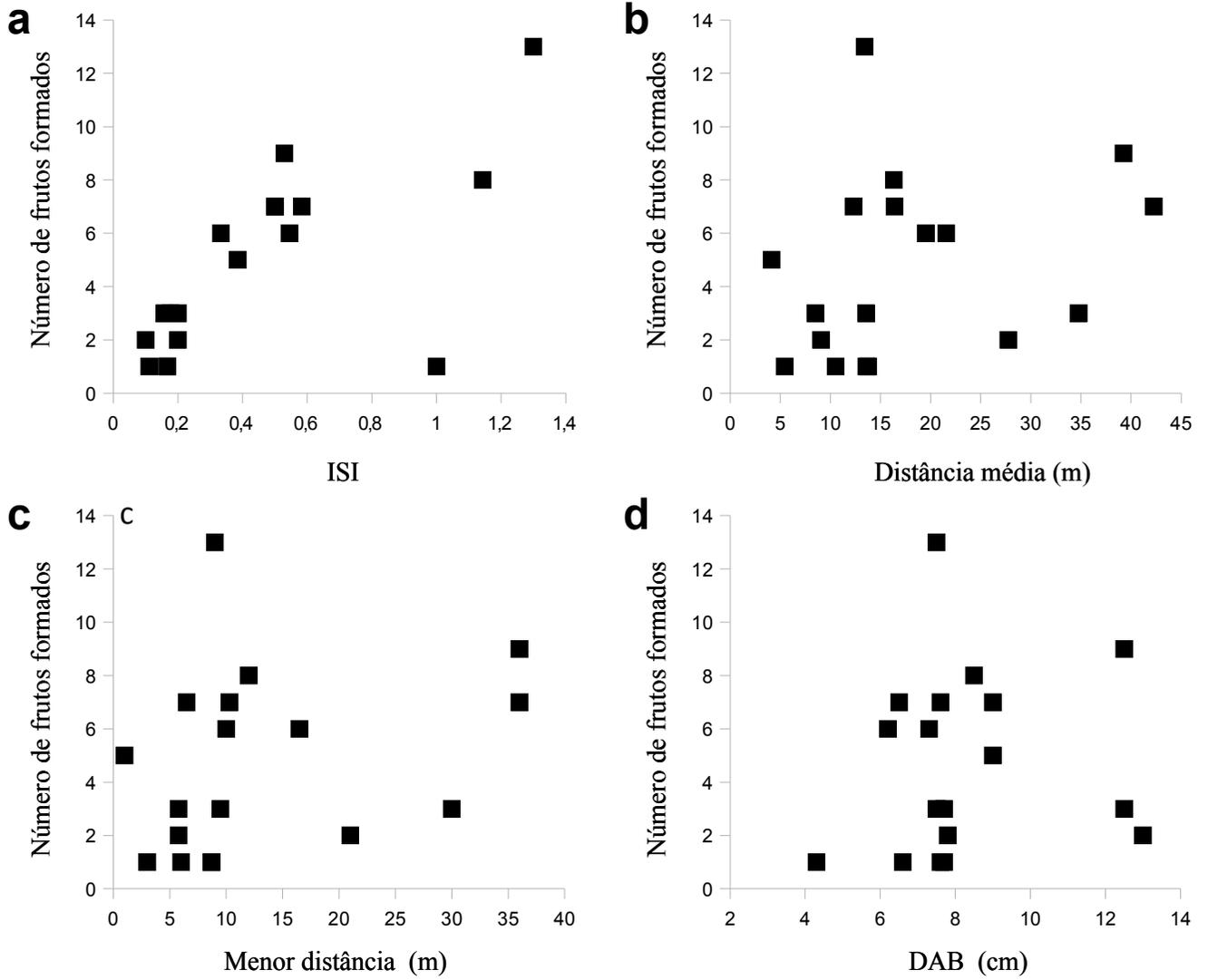


Figura 7.

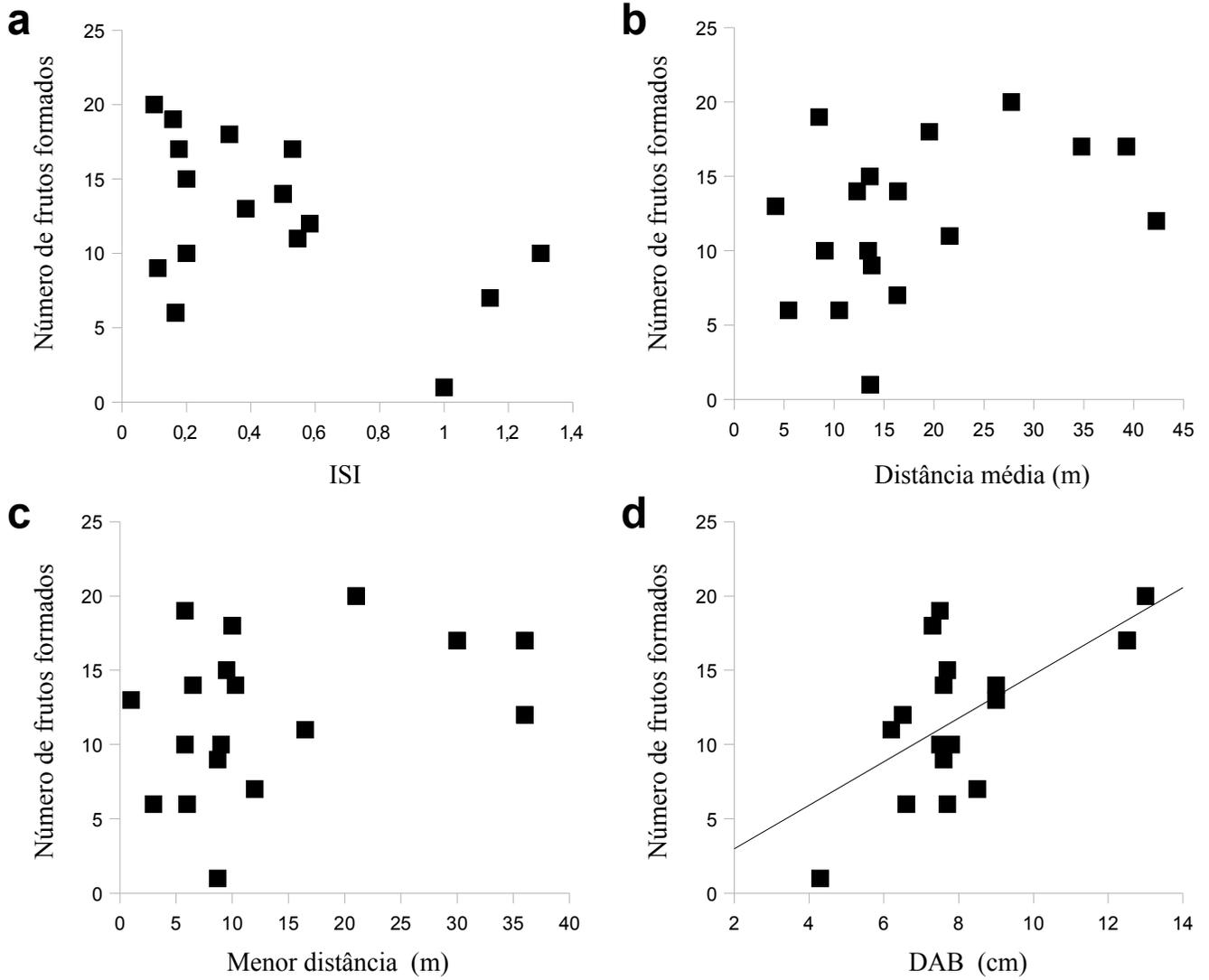


Figura 8.

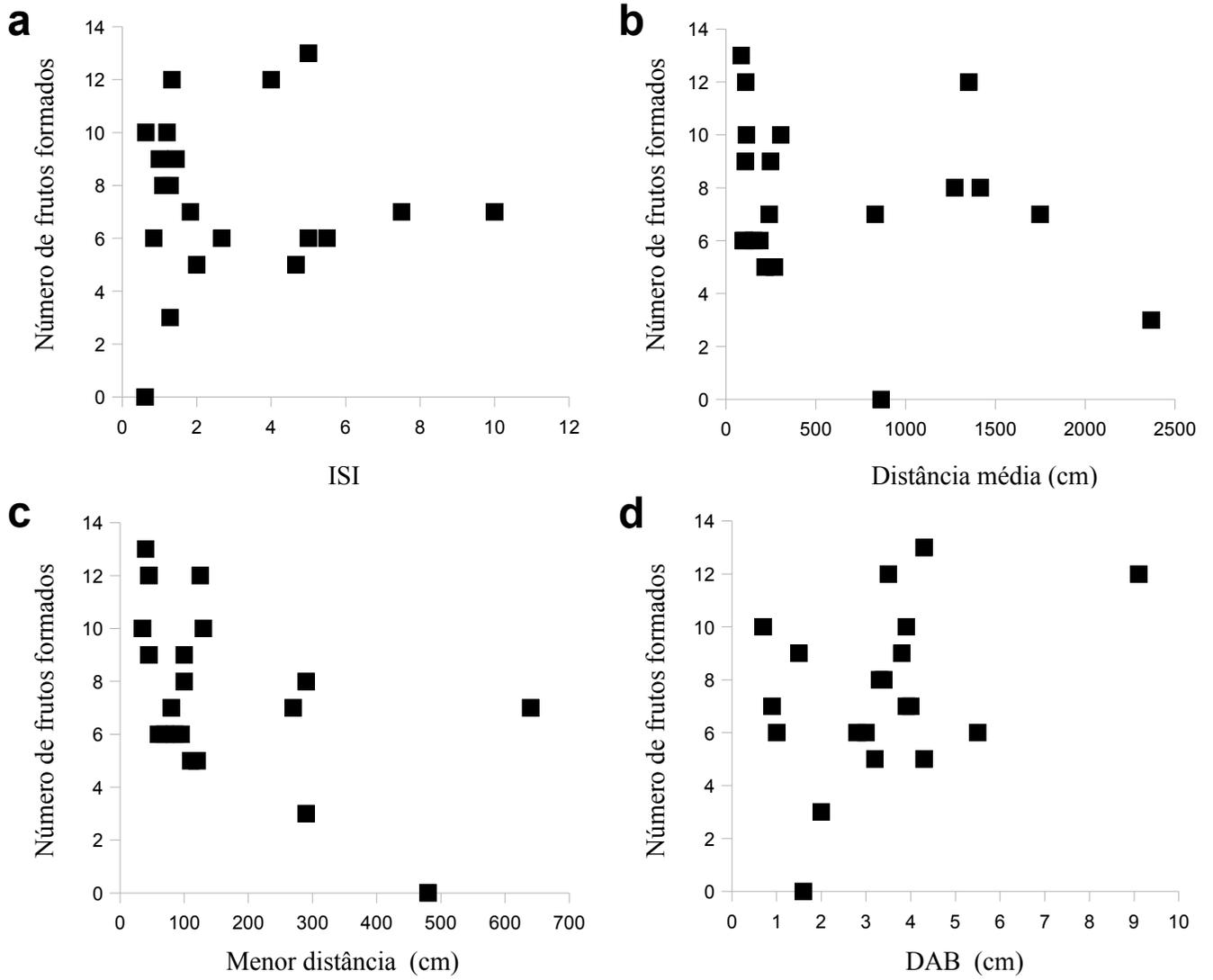


Figura 9.

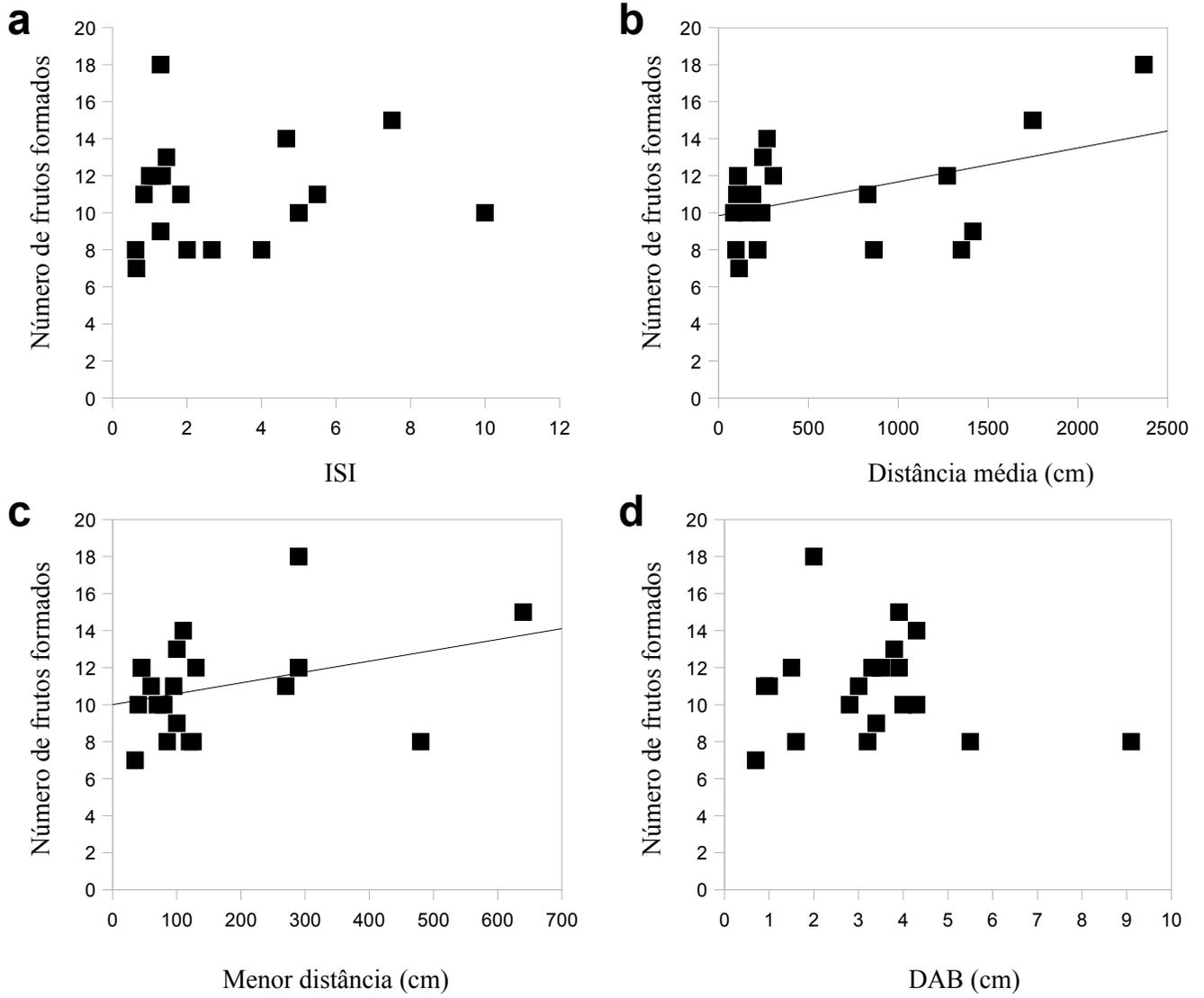


Figura 10.

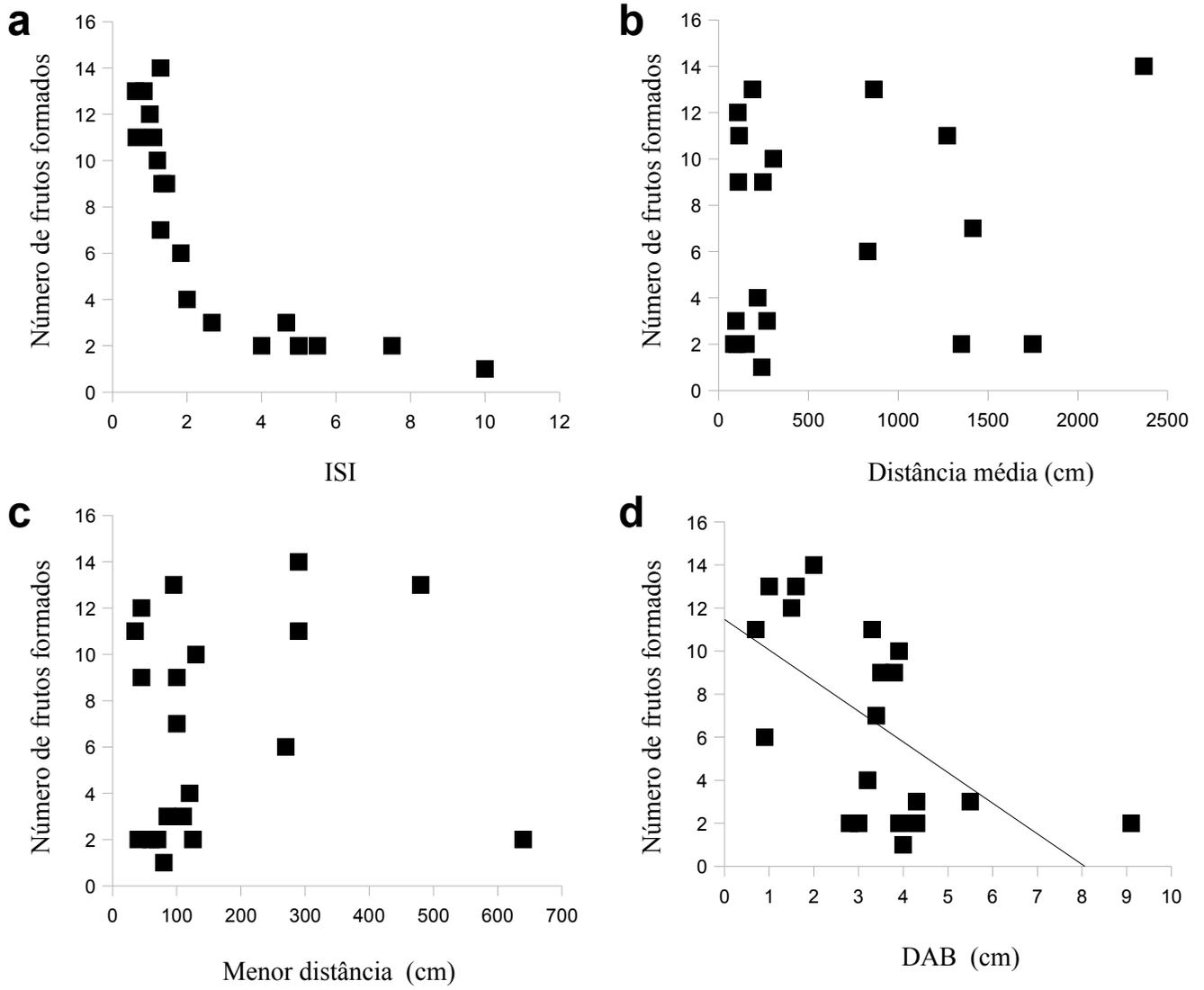


Figura 11.

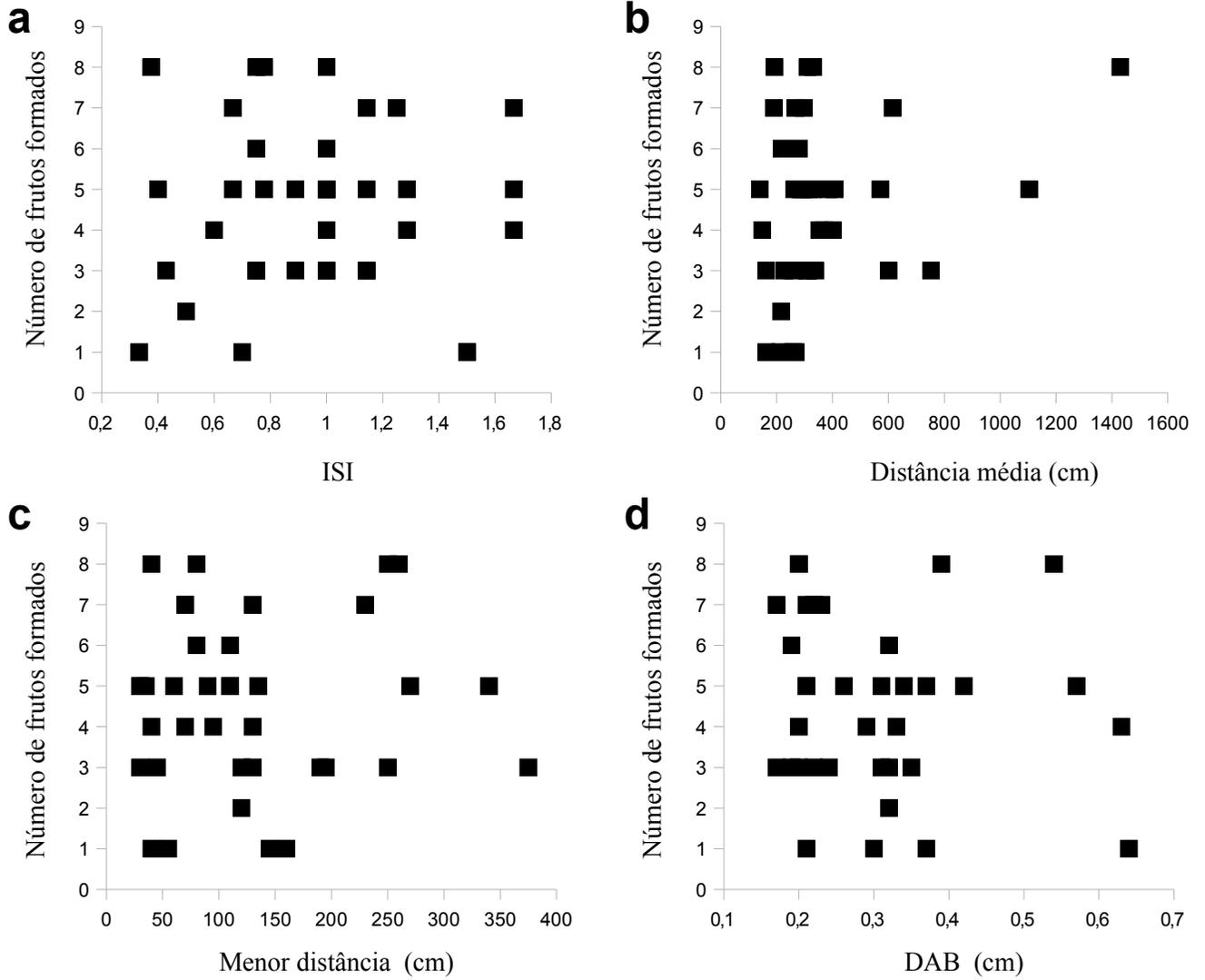


Figura 12.

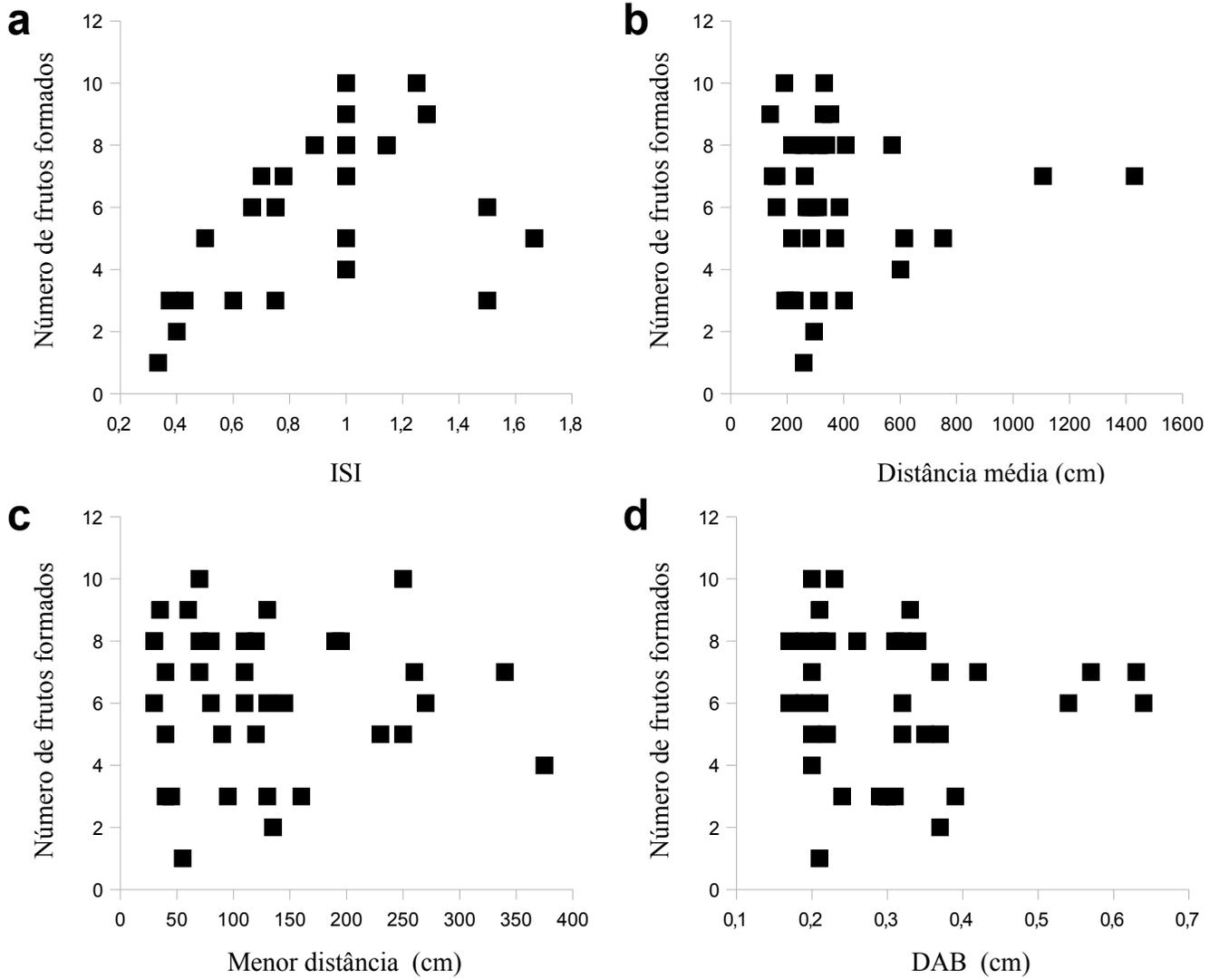


Figura 13.

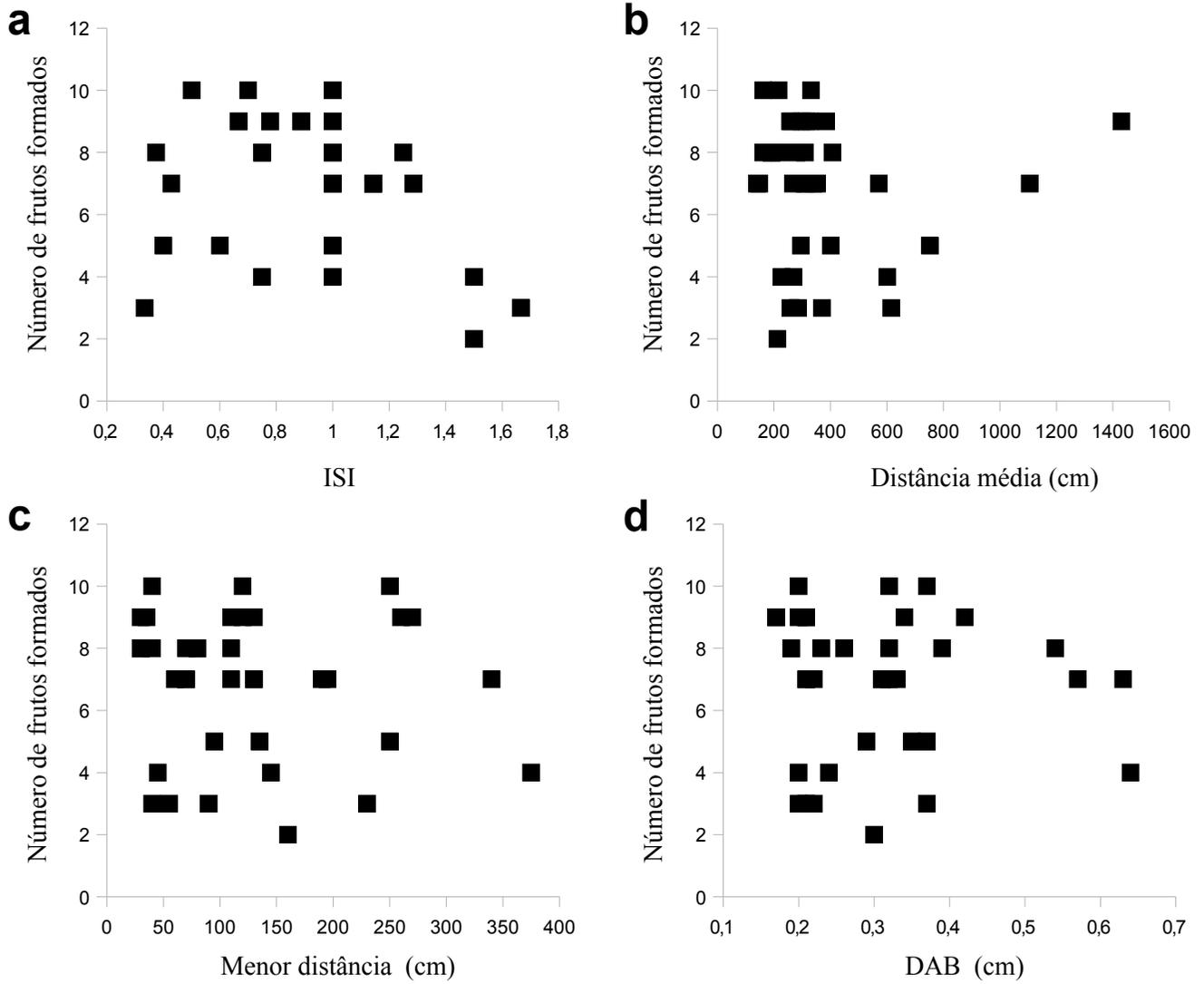


Figura 14.

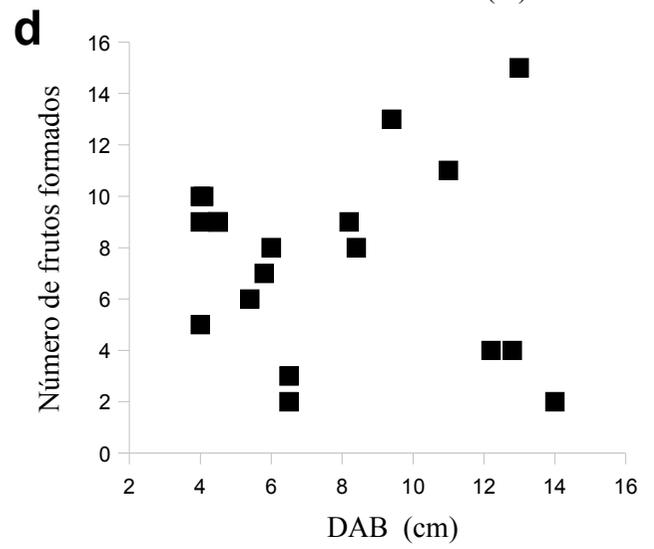
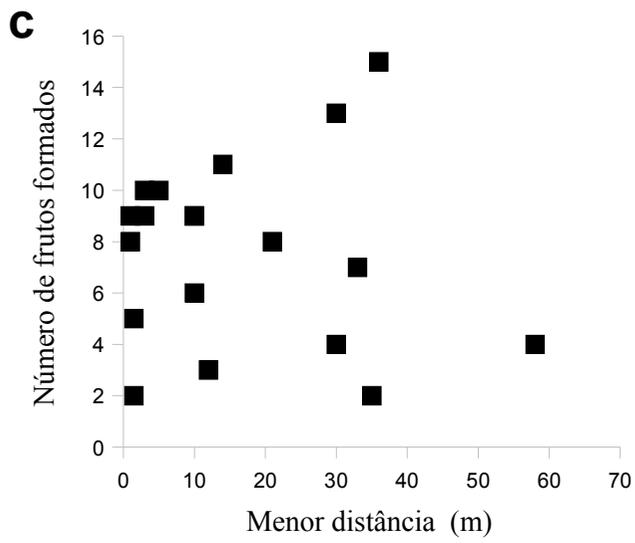
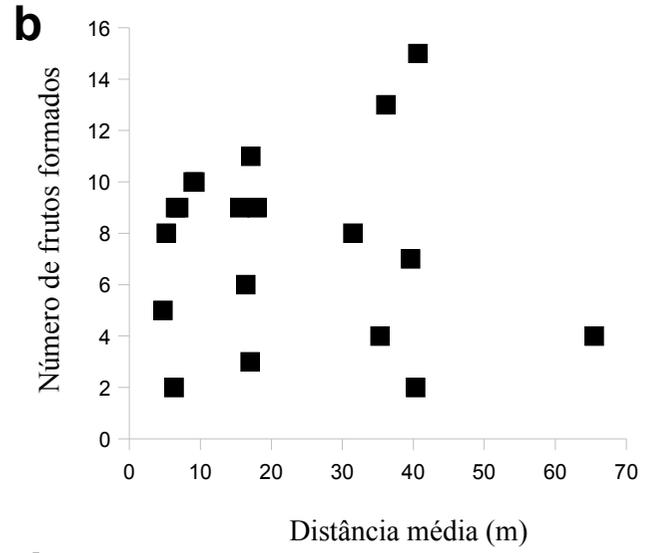
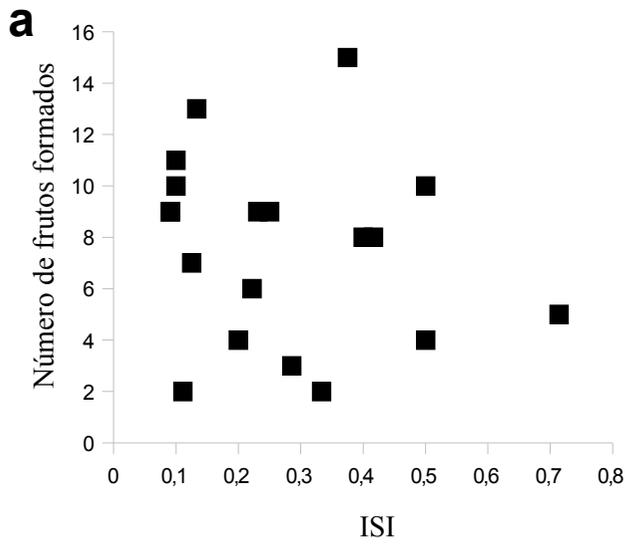


Figura 15.

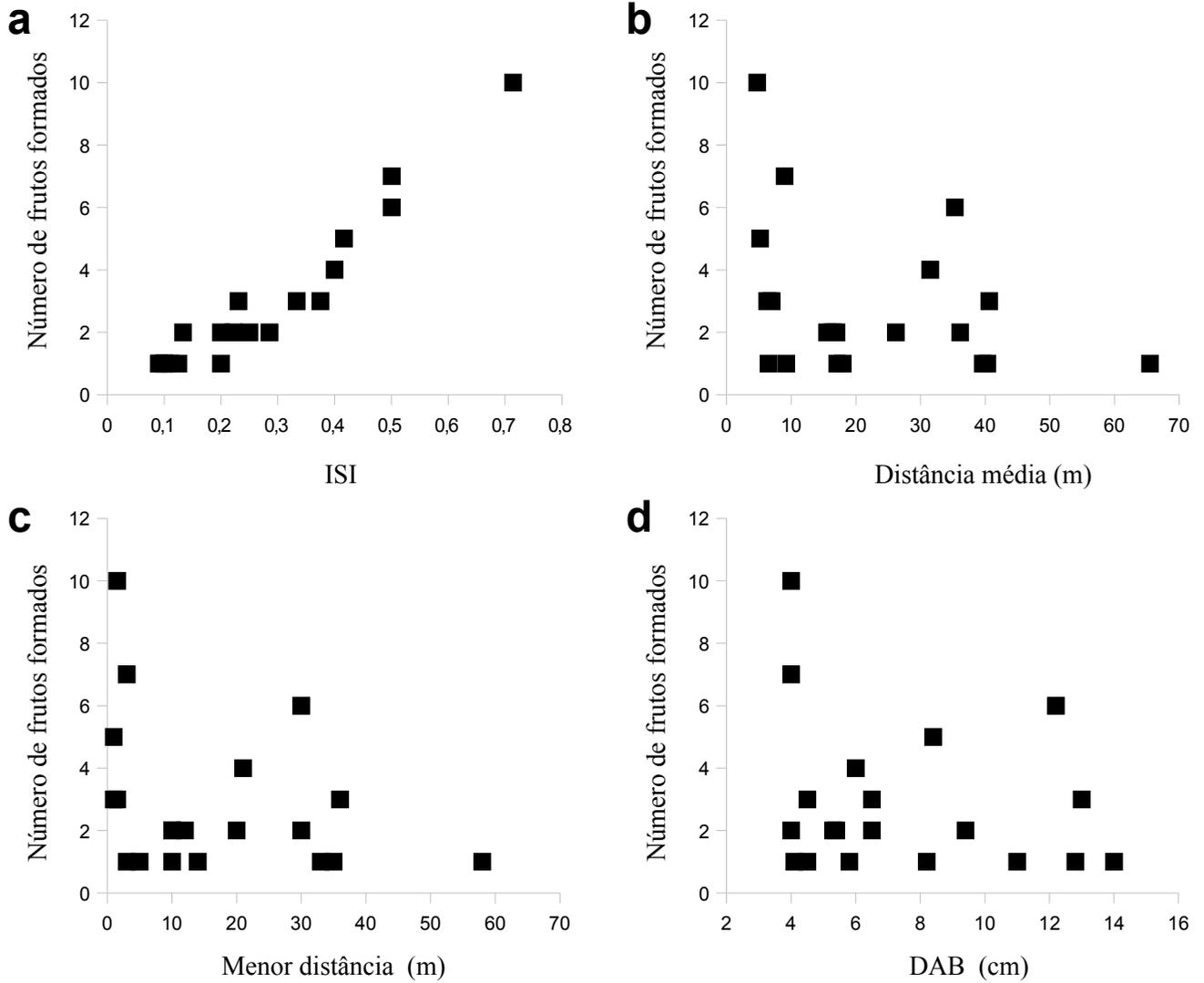


Figura 16.

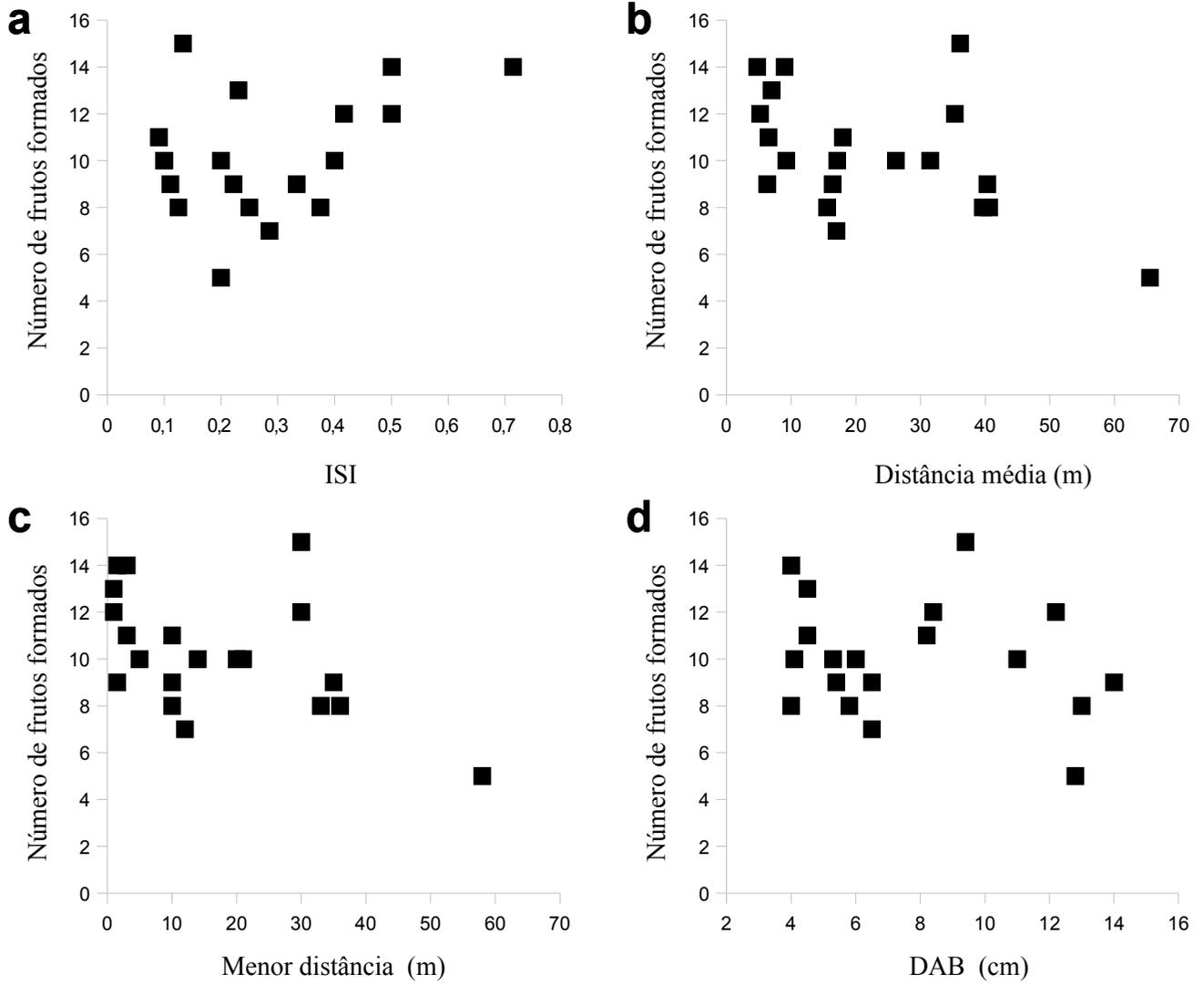


Figura 17.

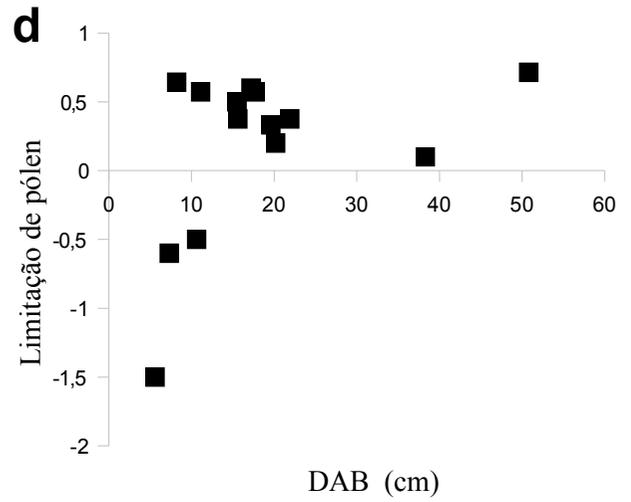
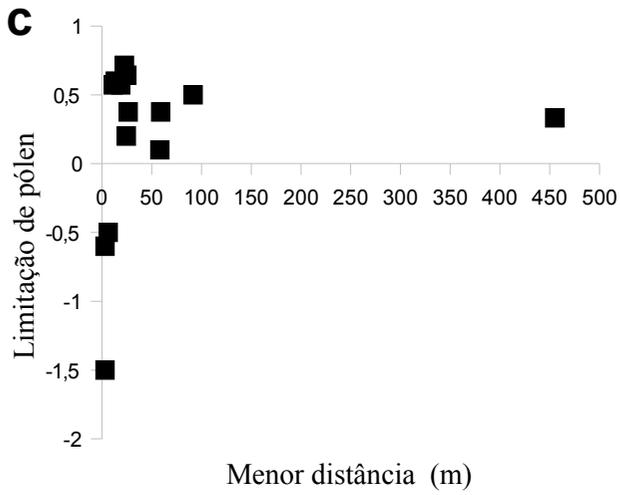
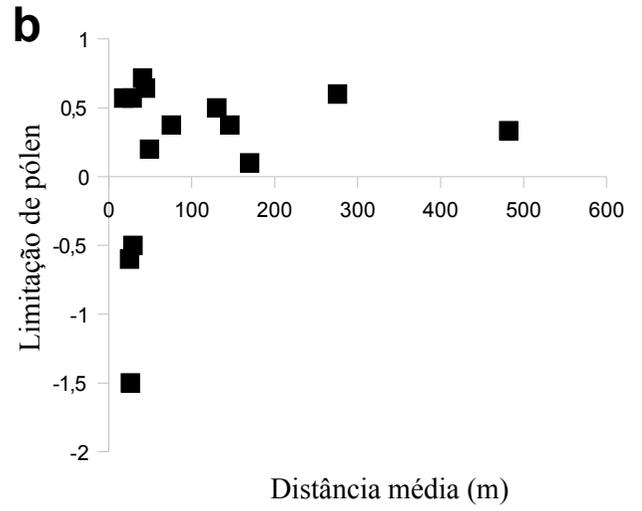
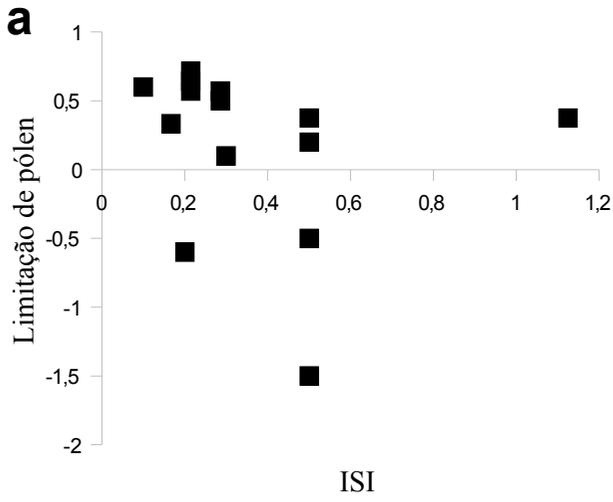


Figura 18.

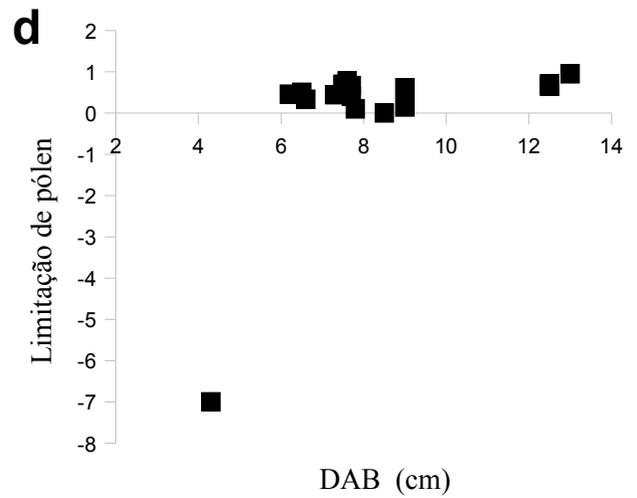
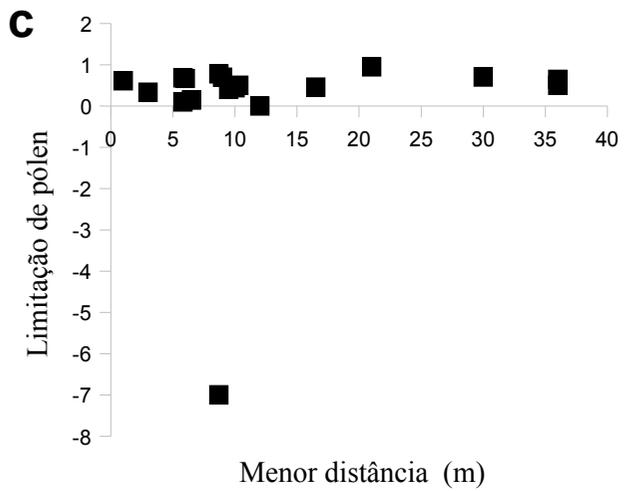
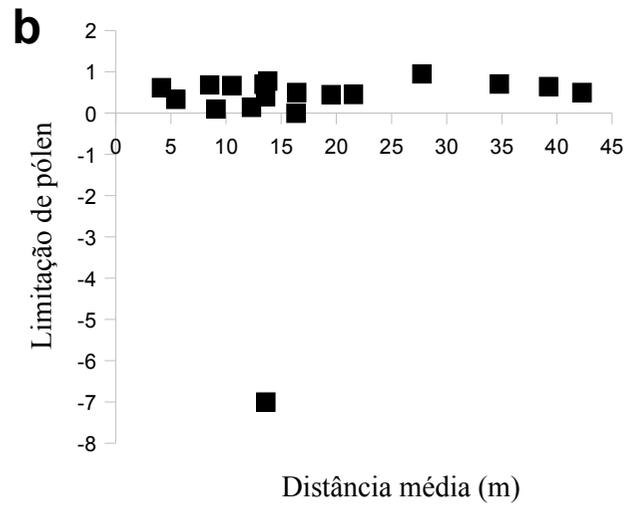
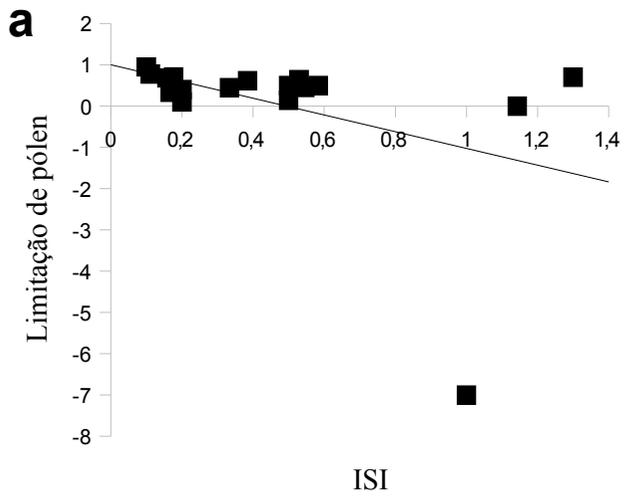


Figura 19.

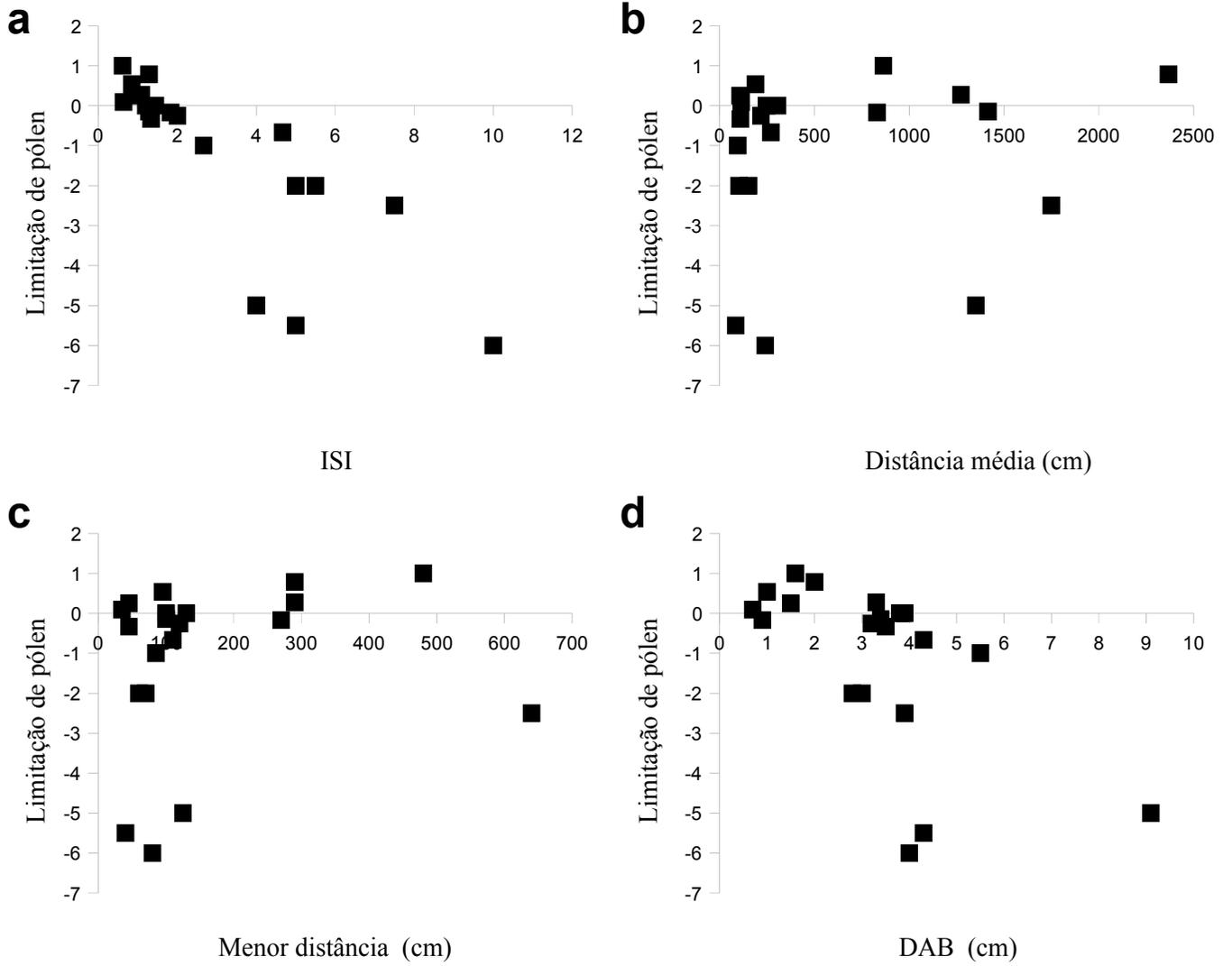


Figura 20.

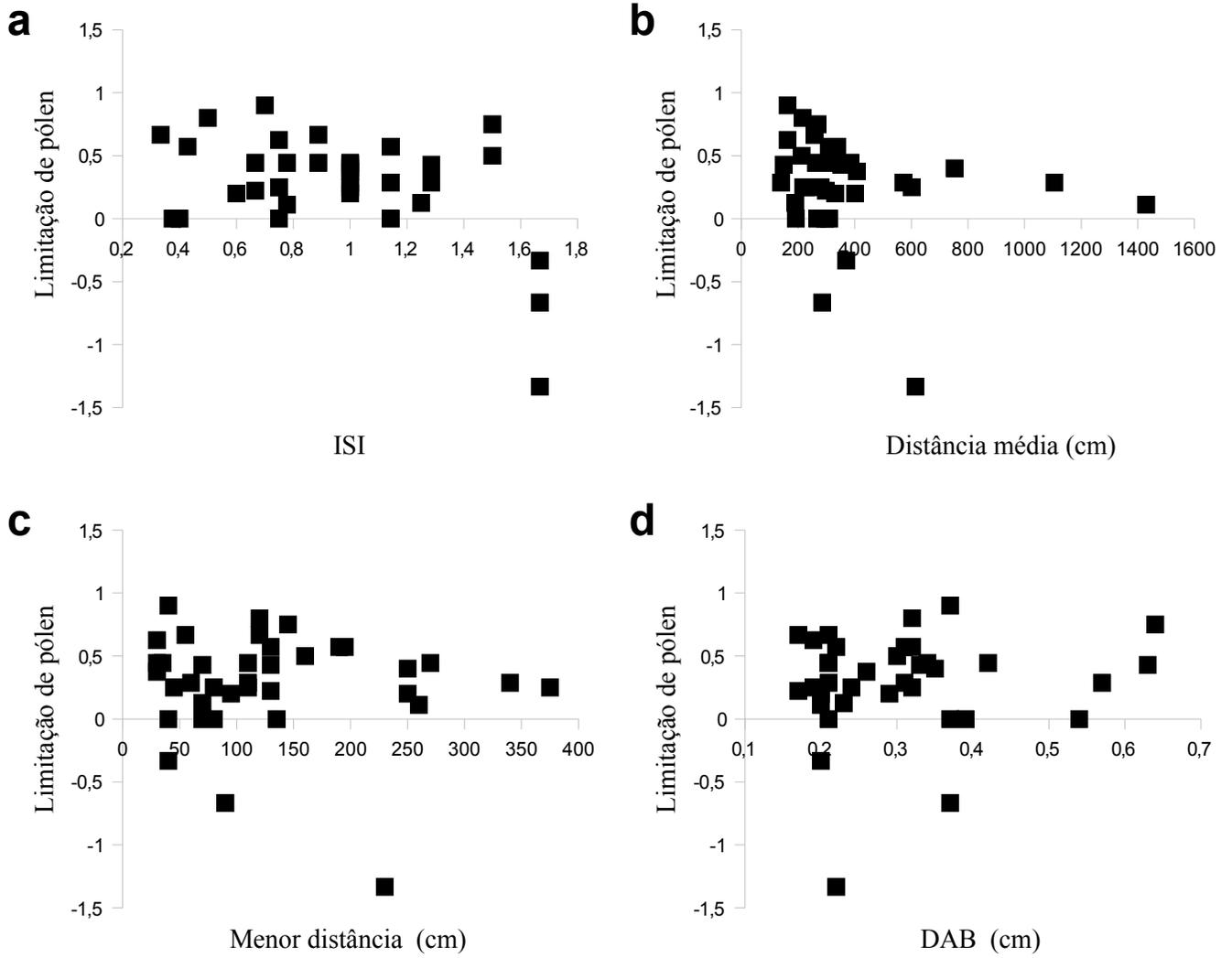
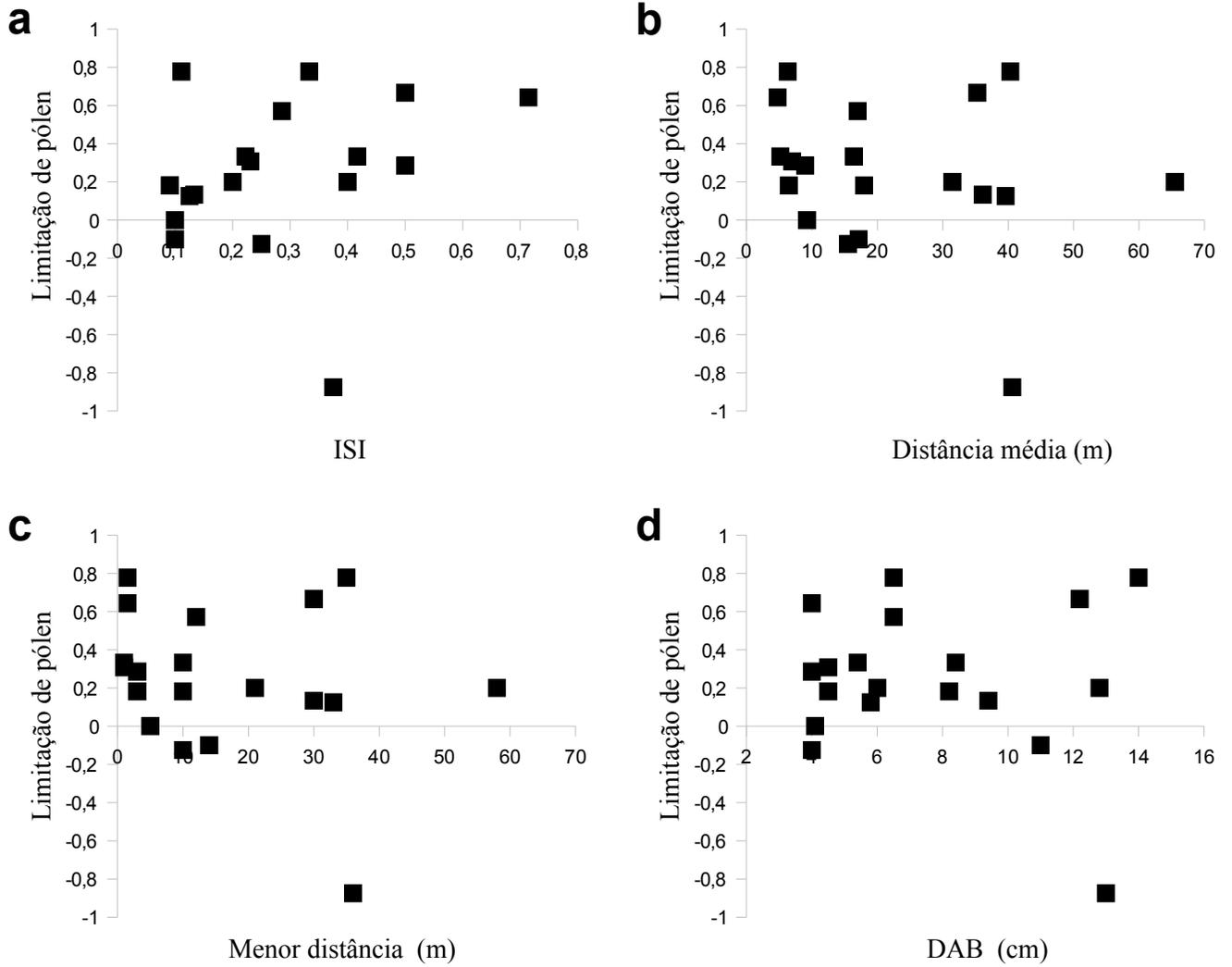


Figura 21



Capítulo II

**Fogo e reprodução por autogamia em espécie
arbustiva do Cerrado: um estudo de caso em
Diplusodon oblongus (Lythraceae)**

Fogo e reprodução por autogamia em espécie arbustiva do Cerrado: um estudo de caso em
Diplusodon oblongus

ALINE DANIELI-SILVA*¹ e ISABELA GALARDA VARASSIN²

¹Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Centro Politécnico, CP 19031, CEP 81531-980. Curitiba, PR, Brasil, ²Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Centro Politécnico, CP 19031, CEP 81531-980. Curitiba, PR, Brasil.

Running title: Fogo seleciona autogamia em espécie do cerrado.

*autor correspondente: (e-mail: aline.ecologia@gmail.com, tel: 55(41)3361-1886, fax: 55(41)3222-1363).

Este artigo foi formatado seguindo as normas da revista Journal of Tropical Ecology.

Resumo

O cerrado é um mosaico vegetacional resultante, em parte, da ação do fogo. No entanto, não há informações sobre as consequências reprodutivas das queimadas nesta fisionomia. Para tentar preencher esta lacuna cinco indivíduos do arbusto *Diplusodon oblongus* (Pohl.) foram selecionados em cada uma das quinze parcelas do Projeto Fogo (PELD/CNPq), submetidas à diferentes frequências e épocas de queima, localizadas em três fitofisionomias do cerrado. Foram realizados ensaios reprodutivos de autopolinização manual e polinização cruzada. O fogo induziu indivíduos do arbusto *D. oblongus* a uma mudança fenotípica, através da qual indivíduos presentes em áreas queimadas apresentaram maior capacidade de reprodução por autogamia. O fogo pode influenciar os percentuais de autogamia devido ao favorecimento de visitas autogâmicas, o que poderia resultar em uma maior prole para indivíduos com maior capacidade de reprodução por autogamia. Na ausência de depressão endogâmica, espera-se que esta prole apresente um elevado percentual de estabelecimento quando comparado à prole xenogâmica, devido à seleção automática. Este aumento no sucesso reprodutivo poderia permitir o rápido estabelecimento de populações autogâmicas.

Palavras chave: auto-fertilização, cerrado, reprodução, seleção, sistema reprodutivo.

Abstract

The Brazilian savanna is a vegetational mosaic resulting, in part, from the action of fire. However, there is no information about the reproductive consequences of fires for woody plants. To fill this knowledge gap, five individuals of the shrub *Diplusodon oblongus* (Pohl.) were selected in each of the fifteen plots of Fire Project (PELD/CNPq), each subjected to different burn frequencies and burn seasons, located in three Brazilian savanna physiognomies. Manual self- and cross-pollination assays were performed. The fire induced *D. oblongus* individuals a phenotypic change, by which individuals present in the burned areas showed high selfing capacity. The fire can influence the percentage of selfing due to the favoring of selfing visits, which could result in more offspring with higher reproductive capacity for selfing. In the absence of endogamic depression, the offspring are expected to have a higher establishment compared to the offspring of cross-fertilization due to automatic selection. This increase in reproductive success may allow the rapid establishment of selfing populations.

Key words: mating systems, reproduction, savanna, self-fertilization, selection

INTRODUÇÃO

O Cerrado, a savana brasileira, é um mosaico vegetacional composto por várias fitofisionomias dentre as quais se destacam o cerradão (formações florestais), o cerrado *sensu stricto* (as savanas propriamente ditas) e o campo sujo (formações de campos) (Werger 1983). Essa elevada diversidade fitofisionômica é resultado da união de diversos fatores como a precipitação sazonal, a fertilidade e drenagem do solo e o regime de fogo (Furley 1999, Ledru 2002, Oliveira-Filho & Ratter 2002). No entanto, dentre estes fatores, o fogo parece receber um papel de destaque sendo considerado imprescindível na evolução e manutenção das diferentes fitofisionomias das savanas tropicais (Mistry 1998, Moreira 2000, San José & Fariñas 1992, Scholes & Walker 1993, Williams *et al.* 1999).

Os registros mais antigos de fogo nas savanas tropicais datam de 25 milhões de anos atrás (Schüle 1990). A longa interação entre as espécies deste bioma e a ocorrência de fogo fez com que estas exibissem mecanismos e estratégias que lhes assegurassem a sobrevivência diante dos distúrbios causados pelo fogo (Gottsberger & Silberbauer–Gottsberger 2006). Dentre essas características se destacam a casca espessa (Gignoux *et al.* 1997), a proteção de gemas (Gill 1981) e a presença de órgãos subterrâneos (Gill 1981), as quais podem garantir a sobrevivência dos indivíduos diante das queimadas (Gill 1981, Gignoux *et al.* 1997). No entanto, as estratégias reprodutivas que garantiriam a permanência dessas espécies em um ambiente com eventos de queimadas frequentes ainda permanecem pouco elucidadas.

Estudos revelam que o fogo intensifica a produção de flores em muitas espécies das savanas tropicais (César 1980, Coutinho 1976, Gill 1981, Woinarski 1990, Freitas 1998, Setterfield 1997, Hoffmann 1998, Haddad & Válio) especialmente para aquelas pertencentes ao estrato herbáceo (César 1980, Coutinho 1976, Freitas 1998, Hoffmann 1998, Haddad & Válio 1993). Esta intensificação na produção de flores induz muitas espécies a uma floração sincronizada, favorecendo a xenogamia

(Oliveira *et al.* 1996). Esse mecanismo poderia resultar em uma maior produção de frutos e sementes para espécies herbáceas presentes em áreas queimadas (Parron & Hay 1997). No entanto, os estudos realizados com o estrato arbóreo-arbustivo mostram não haver uma forte influência do fogo na produção de flores destas espécies (Hoffmann 1998, Miranda 1995, Landim & Hay 1996, Felfili *et al.* 1999). Em se tratando de produção de frutos, os efeitos do fogo podem ser imediatos, representando a perda de grande parte do investimento reprodutivo anual (Landim & Hay 1996) ou de longo prazo, podendo trazer alterações na quantidade de frutos produzidos, principalmente como resposta à perda total ou parcial da parte aérea (Sato *et al.* 2010). Por outro lado, algumas espécies parecem ser beneficiadas pelo fogo aumentando a produção de frutos após eventos de queimadas (Hoffmann 1998, Silva *et al.* 1996). Essa ausência de um padrão reprodutivo das espécies vegetais deste bioma diante do fogo, parece indicar que os estudos a cerca desta abordagem ainda são escassos.

Os estudos realizados até o momento sobre o efeito do fogo na ecologia reprodutiva de espécies vegetais das savanas tropicais focaram apenas em mudanças quantitativas na reprodução destas espécies, como o número de frutos formados (Hoffmann 1998, Miranda 1995, Ramos 2004, Landim & Hay 1996, Felfili *et al.* 1999, Sato *et al.* 2010). No entanto, estudos que abordem aspectos qualitativos, como a labilidade dos sistemas reprodutivos diante dos distúrbios causados pelo fogo ainda são inexistentes. Diante desta motivação o objetivo deste estudo foi verificar o efeito do fogo sobre o índice de auto-incompatibilidade (ISI) de *Diplusodon oblongus* Pohl, uma espécie arbustiva pertencente a um gênero exclusivo do Cerrado. A hipótese deste estudo é que o fogo induz indivíduos de *D. oblongus* a uma mudança reprodutiva, através da qual indivíduos presentes em áreas queimadas apresentam maior capacidade de reprodução por autogamia.

MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado nas parcelas permanentes do Projeto Fogo (PELD/CNPq) na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e estatística) (RECOR), localizada a 35 Km de Brasília com altitude variando de 1048 a 1100m. A RECOR ocupa uma área de 1360ha e faz parte da Área de Proteção Ambiental Gama-Cabeça do Veado que juntamente com a Fazenda Água Limpa da UnB e o Jardim Botânico de Brasília compõe uma área de 10.000 ha. A média de precipitação anual acumulada durante a realização deste estudo (2009-2011) foi de 1.427 mm, dos quais 96% ocorrem nos meses de verão, de outubro a abril, enquanto a média de temperatura anual (2009-2011) foi de 22.3 °C (RECOR 2013).

A área utilizada para o estabelecimento das parcelas foi inicialmente selecionada em função de sua homogeneidade topográfica e edáfica, por possuir um gradiente de vegetação com as três fitofisionomias predominantes do cerrado (campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerrado denso) e por estar protegida de fogo, pastoreio e corte há mais de 15 anos (Dias & Miranda 2010). As parcelas foram estabelecidas em 1988 e desde então possuem o manejo experimental de queimadas periódicas controladas nas três principais fitofisionomias do cerrado: O campo sujo, (formação de campos), fitofisionomia onde há predomínio de espécies herbáceas e ausência de espécies arbóreas (Walter & Ribeiro 2010). Nesta fitofisionomia o combustível disponível para queima é composto por gramíneas secas, que promovem o rápido avanço da frente de fogo (Miranda *et al.* 2002). O cerrado *sensu stricto* (a savana propriamente dita), onde há árvores espalhadas sobre estrato herbáceo, sem que haja a formação de um dossel (Walter & Ribeiro 2010) e o cerrado denso (formações florestais), na qual as espécies arbóreas predominam (Walter & Ribeiro 2010). Nas formações mais densas do cerrado (cerrado *sensu stricto* e cerrado denso), a maior parte do combustível disponível para queima é composta por folhas mortas e úmidas da camada de serapilheira (Miranda *et al.* 1993). Essa umidade

retida no combustível, diminui a velocidade de avanço da frente de fogo e resulta em manchas de vegetação que não são atingidas pelas queimadas especialmente para o cerrado denso (Kauffman *et al.* 1994, Miranda *et al.* 1993).

A área de estudo, que compreende cerca de 10% da área da RECOR, possui três blocos de parcelas, sendo cada bloco referente a uma fitofisionomia do cerrado. Os blocos das fitofisionomias cerrado *sensu stricto* e cerrado denso foram divididos em cinco parcelas de 10 ha, enquanto o bloco da fitofisionomia de campo sujo foi dividido em cinco parcelas de 4 ha cada, em um total de quinze parcelas (Figura 1). Estas quinze parcelas foram submetidas a queimadas periódicas controladas para simular frequência e época de queima, como descrito abaixo.

Cada bloco conta com cinco diferentes tratamentos: 1) Controle / sem queima, regime proposto nos planos de manejo das unidades de conservação dos cerrados brasileiros (no momento da realização do estudo há mais de 30 anos sem queima). 2) Queima bienal precoce (de dois em dois anos início da estação seca – final de junho) regime proposto para reduzir o combustível, evitando grandes incêndios acidentais, e propiciar a rebrota da vegetação herbácea, disponibilizando alimento para a fauna durante a seca. 3) Queima bienal modal (de dois em dois anos no auge da estação seca – início de agosto), regime de queima dominante nos cerrados brasileiros. 4) Queima bienal tardia (de dois em dois anos no início da estação das chuvas - final de setembro), provavelmente o regime de queima com maior impacto devido ao padrão fenológico da vegetação que apresenta pico de renovação das copas e reprodução na primavera. 5) Queima quadrienal modal (de quatro em quatro anos no auge da estação seca – início de agosto), onde o recrutamento de árvores seria favorecido em função do maior tempo para o crescimento de regenerantes entre queimadas sucessivas (Dias & Miranda 2010).

Espécie foco

Diplusodon oblongus (Lythraceae) é um arbusto pertencente a um gênero exclusivo do cerrado,

a savana brasileira, polinizada por abelhas pequenas, principalmente pela espécie exótica *Apis mellifera* (Barros 1996). Suas flores apresentam certo grau de enantiofilia, que é constatado durante a antese da flor, em que o estigma é o primeiro verticilo reprodutivo a emergir quando as sépalas começam a desabrochar, tornando-se arqueado (para direita ou esquerda), de acordo com a inserção da flor na inflorescência (Barros 1996). Porém a autopolinização espontânea pode ocorrer, uma vez que não existem mecanismos como protândria e/ou protoginia (Barros 1996). O período de floração de *D. oblongus* ocorre principalmente na estação chuvosa, de novembro a maio tendo o pico de floração de março a abril (obs. pessoal). Seus indivíduos não possuem uma distribuição uniforme na paisagem, eles se encontram em aglomerados que podem ser de pequenos a médios (4 a 15 indivíduos) ou grandes (mais de 20 indivíduos, obs. pessoal) entremeados pela vegetação típica da fitofisionomia onde se encontram (campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerrado denso) (ver descrição da área de estudo). Estes aglomerados serão tratados aqui como manchas de distribuição da espécie.

Desenho experimental e amostragem das plantas

Foram selecionados cinco indivíduos de *D. oblongus* em cada uma das quinze parcelas distribuídas nas três principais fitofisionomias do cerrado. Nestes, foram realizadas polinizações controladas com base em dois tratamentos: autopolinização manual (AM), onde as flores foram ensacadas e polinizadas manualmente com pólen proveniente da própria flor e polinização cruzada (PC) onde as flores foram ensacadas e a quantidade de pólen depositada em seus estigmas foi suplementada manualmente. O pólen utilizado para as polinizações cruzadas foi proveniente de outro indivíduo co-específico, o qual não pertencia a mesma mancha de distribuição do indivíduo que teve suas flores manipuladas, porém pertencente a mesma parcela. Para tanto, foram utilizadas 20 flores por tratamento por indivíduo. Todos os sacos utilizados nas polinizações controladas foram confeccionados com o tecido *voile* de malha fina os quais protegiam os frutos em desenvolvimento de

possíveis eventos de herbivoria. Os resultados destes ensaios foram utilizados para os cálculos do índice de auto-incompatibilidade (ISI) onde o percentual de frutos maduros formados nos tratamentos de autopolinização manual foi dividido pelo percentual de frutos maduros formados nos tratamentos de polinização cruzada (Zapata & Arroyo 1978). Esse índice mostra o quanto um indivíduo investe na produção de frutos por autogamia em comparação ao investimento em xenogamia. Como quanto maior o valor do ISI, maior é a capacidade do indivíduo se reproduzir por autogamia, as populações que apresentarem valores elevados deste índice (em média > 1) foram designadas como populações com elevados percentuais de autogamia.

A seleção dos indivíduos para a realização de todos os testes de polinização controlada foi feita com o cuidado de não realizar os experimentos com indivíduos pertencentes a uma mesma mancha de distribuição.

Análise dos dados

As diferenças no percentual médio de frutos formados nos tratamentos de autopolinização manual (AM), polinização cruzada (PC) e nos valores de médios de ISI entre as parcelas de cada fitofisionomia foram testadas por ANOVA unifatorial.

As diferenças nos percentuais de frutos formados nos tratamentos de autopolinização manual e polinização cruzada, em diferentes época de queima das parcelas bienais (precoce, modal e tardia) foi testa por ANOVA unifatorial. Como não houve diferença entre as parcelas bienais ($F_{2,12} = 0,484$, $P = 0,628$), então foi testado o efeito das co-variáveis, tipo de cerrado (fitofisionomia) e frequência de fogo sobre os índices de auto-incompatibilidade de *D. oblongus* por uma ANOVA bifatorial. Esta, foi realizada usando apenas os dados das bienais tardias devido ao fato da planta já ter completado seu ciclo reprodutivo antes da queima.

RESULTADOS

Os percentuais médios de frutos formados nos tratamentos AM e PC e o ISI médio dos indivíduos de *D. oblongus*, apresentaram algumas diferenças entre as parcelas de cada fitofisionomia (Tabelas 1 e 2). Para a fitofisionomia de campo sujo o percentual médio de frutos formados no tratamento PC foi menor na parcela bienal e maior na quadrienal (Tabela 1) e o ISI médio foi maior na parcela bienal e menor na parcela controle (Tabela 1), enquanto os percentuais de frutos formados no tratamento AM não apresentaram diferenças significativas. Para as fitofisionomias de cerrado *sensu stricto* e cerrado denso os percentuais de frutos formados no tratamento PC não apresentaram diferenças significativas. No entanto, o percentual médio de frutos formados no tratamento AM foi menor na parcela controle e quadrienal para cerrado *sensu stricto* e cerrado denso respectivamente e maior na parcela bienal para ambas as fitofisionomias (Tabela 1). O ISI médio dos indivíduos de *D. oblongus* foi maior na parcela quadrienal e bienal para cerrado *sensu stricto* e cerrado denso e menor na parcela controle para ambas as fitofisionomias (Tabela 1).

Nas populações de *D. oblongus* submetidas a um regime periódico de queima, os elevados percentuais de autogamia dependeram da fitofisionomia do cerrado e da frequência de fogo às quais essas populações foram submetidas ($F_{2,4} = 5,49$; $P = 0,001$). Para a fitofisionomia de campo sujo, o fogo afetou apenas a população presente na parcela com frequência de fogo bienal, enquanto que para o cerrado *sensu stricto* a maior capacidade de reprodução por autogamia ocorreu apenas nas populações presentes na parcela com frequência de fogo quadrienal (Figura 2). O fogo não trouxe mudanças reprodutivas relacionadas à capacidade de reprodução por autogamia nas populações presentes na fitofisionomia de cerrado denso (Figura 2).

DISCUSSÃO

Na RECOR, o regime de queimadas periódicas induziu indivíduos do arbusto *D. oblongus* a uma mudança reprodutiva, através da qual indivíduos presentes em áreas queimadas apresentaram maior capacidade de reprodução por autogamia. Indivíduos de *D. oblongus* presentes em áreas queimadas não apresentam limitação de pólen para sua reprodução, diferentemente do que é encontrado para indivíduos presentes em áreas não queimadas, os quais possuem sua reprodução limitada por pólen (obs. Pess.). Este resultado sugere que a resposta diferencial dos percentuais de autogamia diante do fogo pode representar uma vantagem adaptativa para *D. oblongus* diante de condições adversas, como baixa densidade de indivíduos e polinizadores escassos e/ou com pequeno alcance de voo (Bawa *et al.* 1985)

De fato, dentre os atributos reprodutivos das plantas, a autogamia é conhecida por mudar rapidamente seus percentuais em resposta às mudanças ambientais (Barrett 2003, Stebbins 1957, Barrett & Eckert 1990). Essa labilidade dos sistemas reprodutivos em angiospermas tem sido explicada por vários fatores. Quanto mais longo o ciclo de vida de uma espécie maior é a probabilidade desta apresentar baixos percentuais de autogamia, com espécies anuais apresentando percentuais mais elevados que espécies perenes (Barrett 1998, Barringer 2007, Barrett *et al.* 1996). Para as espécies de plantas anuais, onde há apenas um evento reprodutivo durante seu ciclo de vida, a autogamia é uma garantia de reprodução (Barrett 1998). No entanto, esse argumento por si só, não ajuda a entender o porque os percentuais de autogamia em espécies perenes são geralmente muito menores que os das anuais, considerando que a autogamia também pode assegurar a reprodução de espécies perenes em situações adversas como baixa densidade de indivíduos e polinizadores com pouco alcance de voo (Bawa *et al.* 1985). Dentre as espécies perenes, herbáceas possuem maiores percentuais de autogamia quando comparadas às espécies lenhosas (Barringer 2007). Neste contexto, o que pode estar ocorrendo é um efeito da biomassa investida em reprodução.

É possível ainda que o grande número de frutos formados nos cruzamentos autogâmicos esteja ligado à maior disponibilidade de recursos após os eventos de queimadas, o que permitiria o maior desenvolvimento de frutos em flores autopolinizadas. De fato, apesar de promover uma redução nos teores de nutrientes do solo, o fogo pode em contrapartida, aumentar a sua disponibilidade para as plantas (Schacht *et al.* 1996). Um dos efeitos diretos do fogo sobre o solo é a elevação de temperatura, a qual pode promover aumentos na taxa de decomposição da serapilheira e na mineralização da matéria orgânica. Juntas, decomposição e mineralização da matéria orgânica promovem a disponibilização de nutrientes que se encontravam indisponíveis para as plantas na sua forma complexada (Schacht *et al.* 1996). Contudo, quando utilizado com frequência e em alta intensidade o fogo promove o empobrecimento do solo, dando origem a poluentes como monóxido de carbono, hidrocarbonetos e óxido de nitrogênio (Heringer & Jacques 2002). Considerando que a área de estudo passava periodicamente por eventos de queimadas há mais de 30 anos, os efeitos do fogo na disponibilidade de nutrientes no solo para o presente estudo parecem ser mais negativos que positivos.

A mudança reprodutiva relacionada ao grau de auto-incompatibilidade dos indivíduos de *D. oblongus* ocorreu apenas nas fitofisionomias de campo sujo e cerrado *sensu stricto*, o que pode ser resultado das diferenças na intensidade do fogo em cada fitofisionomia. Essa variação na intensidade do fogo é resultado da diferença na composição do combustível disponível para a queima (Miranda *et al.* 2002) (ver descrição da área de estudo em métodos). Como nas formas mais densas do cerrado, (i.e., cerrado denso), a velocidade da frente de fogo é menor, esta fitofisionomia pode apresentar manchas de vegetação que não são atingidas pelas queimadas (Kauffman *et al.* 1994, Miranda *et al.* 1993). Dessa forma, é possível que algumas manchas de distribuição das populações de *D. oblongus* presentes nas parcelas queimadas do cerrado denso, não tenham sido afetadas com a passagem do fogo e por este motivo não apresentaram alterações em seus percentuais de autogamia.

Fatores como a baixa densidade de indivíduos e floração intensificada podem influenciar

indiretamente o sistema reprodutivo das plantas por afetar a disponibilidade e comportamento dos polinizadores (Mimura & Aitken 2007, Oliveira *et al.* 1996). De fato, Danieli-Silva & Varassin (dados não publicados) verificaram que indivíduos mais isolados de *D. oblongus*, presentes na parcela bienal precoce da fitofisionomia campo sujo da área de estudo, possuíram maiores percentuais de autogamia. Como esta é uma área onde as queimadas são intensas, é possível levantar a hipótese de que o fogo esteja aumentando a distância entre os indivíduos de *D. oblongus*, por reduzir a densidade total das populações, fazendo com que os indivíduos remanescentes recebam mais visitas autogâmicas. Assim os percentuais de autogamia podem ser influenciados pelo fogo quando a autopolinização é encontrada em duas situações: pela redução da densidade populacional de *D. oblongus* (Franceschinelli & Bawa 2000, Murawski & Hamrick 1992, Karron *et al.* 1995) e/ou pela intensificação da produção de suas flores, com maior atividade dos polinizadores dentro que entre os indivíduos da espécie (Bawa 1974), fato que ainda precisa ser testado.

É conhecido em outros lugares que o fogo pode reduzir a densidade populacional em espécies arbustivas (Zedler *et al.* 1983), bem como intensificar a produção de flores em espécies herbáceas e ou arbustivas (César 1980, Coutinho 1976, Freitas 1998, Hoffmann 1998, Haddad & Válio 1993). Assim, o aumento das polinizações autogâmicas, dando origem a um maior número de sementes nas parcelas com regime de queima, poderia resultar em proles maiores para os indivíduos com maior capacidade de reprodução por autogamia. Segundo a hipótese de seleção automática da autogamia de Fisher (1941) um alelo que promove a autogamia possui uma vantagem de transmissão de 3:2 quando comparado ao alelo que promove a xenogamia (Holsinger 2000) e pode se espalhar mais rapidamente na população (Holsinger 2000). Se esta prole não apresentar redução na sua viabilidade poderá se estabelecer com maior eficiência quando comparada à prole de indivíduos xenogâmicos. Esse aumento no sucesso reprodutivo poderia permitir o rápido estabelecimento de populações autogâmicas (Holsinger 2000).

Os desafios que permanecem são: 1º) Entender em que momento o fogo induz o aparecimento de fenótipos com elevada capacidade de reprodução por autogamia e quais mecanismos são de fato responsáveis por essa indução. 2º) Até que ponto a resposta diferencial dos percentuais de autogamia diante do fogo representa uma vantagem adaptativa para *D. oblongus*? 3º) A seleção de indivíduos com maiores percentuais de autogamia é um padrão para espécies arbustivas das savanas tropicais gerado pelo fogo? Se a resposta a esta última pergunta for sim, os planos de manejo e conservação das savanas tropicais deveriam incluir estudos que determinem qual o intervalo de tempo ideal entre os eventos de queimadas. O intervalo de tempo entre um evento de queimada e outro não deve ser tão longo ao ponto de não garantir a manutenção das diferentes fitofisionomias do cerrado e nem tão curto a ponto de causar a perda de variabilidade genética das populações de espécies arbustivas.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos Miriam Kaehler, Renato Goldenberg e Valéria Muschner pela leitura crítica em uma versão anterior do manuscrito; à Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística pelo uso de suas instalações, ao senhor Francisco das Chagas de Oliveira Araújo pela valorosa ajuda em campo e ao programa REUNI pela concessão da bolsa à A.D.S.

REFERÊNCIAS

- BARRETT, S. C. H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3:335–341.
- BARRETT, S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 358:991–1004.
- BARRETT, S. C. H. & ECKERT, C. G. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. Pp. 229–254 in Kawano, S. (ed.). *Biological approaches and evolutionary trends in plants*.

Academic Press, London.

- BARRETT, S. C. H., HARDER, L. D. & WORLEY, A. C. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351:1271–1280.
- BARRINGER, B. C. 2007. Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. *American Journal of Botany* 94:1527–1533.
- BARROS, M. A. G. 1996. Biologia reprodutiva e polinização de espécies simpátricas de *Diplusodon* (Lythraceae). *Acta Botanica Mexicana* 37:11–21.
- BAWA, K. S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:95–92.
- BAWA, K. S., PERRY, D. R. & BEACH, J. H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72:331–345.
- BUDOWSKI, G.N. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession processes. *Turrialba* 15:440–442.
- CARPENTER, F. L. & RECHER, H. F. 1979. Pollination, reproduction and fire. *American Naturalist* 113:871–879.
- CAVALCANTI, T. B. 2007. Diversidade e distribuição em *Diplusodon* Pohl (Lythraceae). *Fontqueria* 55:397–404.
- CÉSAR, H. L. 1980. *Efeitos da queima e corte sobre a vegetação de um campo sujo na Fazenda Água Limpa, Brasília–DF*. Master's dissertation, Department of Ecology, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- COUTINHO, L. M. 1976. *Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado*. PhD's thesis, Department of Ecology, Universidade de São

Paulo, São Paulo, Brasil.

- FELFILI, J. M., SILVA JUNIOR, M. C. S., DIAS, B. J. & REZENDE, A. V. 1999. Estudo fenológico de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no cerrado *sensu strictu* da Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22:83–90.
- FERRAZ-VICENTINI, K. R. 1993. Análise palinológica de uma vereda em Cromínia, GO. Pp. 53–69 in Souza, C. G. *et al.* (eds.). *Quaternário do Brasil*. Holos.
- FISHER, R. A. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals of Eugenics* 11:53–63.
- FRANCESCHINELLI, E. V. & BAWA, K. S. 2000. The effect of ecological factors on the mating system of a South American shrub species (*Helicteres brevispira*). *Heredity* 84:116–123.
- FREITAS, R. I. 1998. *Abelhas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) e a floração de plantas em áreas de cerrado recém queimadas no Distrito Federal*. Master's dissertation, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- FURLEY, P. A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology Biogeography* 8:223–241.
- GIGNOUX, J., CLOBERT, J. & MENAUT, J-C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110:576–583.
- GILL, A. M. 1981. Adaptive Responses of Australian Vascular Plant Species to Fires. Pp. 243–272 in Gill, A. M., Groves, R. H. & Noble, I. R. (eds.). *Fire and the Australian Biota*. Australian Academy of Science: Canberra.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 2006. *Life in the Cerrado, a South American Tropical Seasonal Ecosystem. Vol. 1. Origin, Structure, Dynamics and Plant Use*. Reta Verlag, Ulm, Germany.
- HADDAD, C. R. B. & VALIO, I. F. M. 1993. Effect of fire on flowering of *Lantana montevidensis*

- Briq. *Journal of Plant Physiology* 141:704–707.
- HERINGER, I., JACQUES, A.V.A. 2002. Acumulação de forragem e material morto em pastagem nativa sob distintas alternativas de manejo em relação às queimadas. *Revista Brasileira de Zootecnia* 31:599–604.
- HOFFMANN, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35:422–433.
- HOLSINGER, K. E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:7037–7042.
- KARRON, J. D., THUMSER, N. N., TUCKER, R. & HESSENAUER, A. J. 1995. The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* 75:175–180.
- KAUFFMAN, J. B., CUMMINGS, D. L. & WARD, D. E. 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. *Journal of Ecology* 82:519–531.
- LANDIM, M. F. & HAY, J. D. 1996. Impacto do fogo sobre alguns aspectos da biologia reprodutiva de *Kielmeyera coriacea* Mart. *Revista Brasileira de Biologia* 56:127–134.
- LEDRU, M. P. 2002. Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. Pp. 33–50 in Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds.). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York.
- MARUYAMA, P. K., CUSTÓDIO, L. N. & Oliveira, P. E. 2012. When hummingbirds are the thieves: visitation effect on the reproduction of Neotropical snowbell *Styrax ferrugineus* Nees & Mart (Styracaceae). *Acta Botanica Brasilica* 26:58–64.
- MIMURA, M. & AITKEN, S. N. 2007. Increased selfing and decreased effective pollen donor number in peripheral relative to central populations in *Picea sitchensis* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 94:991–998.

- MIRANDA, I. S. 1995. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de Alter-do-Chão, PA. *Revista Brasileira de Botânica* 18: 235–240.
- MIRANDA, A. C., MIRANDA, H. S., DIAS, I. F. O. & DIAS, B. F. S. 1993. Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:313–320.
- MIRANDA, H. S., BUSTAMANTE, M. M. C. & MIRANDA, A. C. 2002. The fire factor. Pp. 51–68 in Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds.). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York.
- MISTRY, J. 1998. Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography* 22:425–448.
- MOREIRA, A. G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *Journal of Biogeography* 27:1021–1029.
- MORGAN, M. T. 2001. Consequences of life history for inbreeding depression and mating system evolution in plants. *Proceedings of the Royal Society of London, B, Biological Sciences* 268:1817–1824.
- MORGAN, M. T., SCHOEN, D. J. & BATAILLON, T. M. 1997. The evolution of self-fertilization in perennials. *American Naturalist* 150:618–638.
- MURAWSKI, D. A. & HAMRICK, J. 1992. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. *Biotropica* 24:99–101.
- OLIVEIRA, R. S., BATISTA, J. A. N., PROENÇA, C. E. B. & BIANCHETTI, L. 1996. Influencia do fogo na floração de espécies de Orchidaceae em cerrado. Pp. 61–67 in Miranda, H. S. *et al* (eds.). *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*. Universidade de Brasília, Brasília.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & RATTER, J. A. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. Pp. 91–120 in Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds.). *The Cerrados of Brazil*.

Columbia University Press, New York.

- PARRON, L. M. & HAY, J. D. V. 1997. Effect of fire on seed production of two native grasses in the Brazilian cerrado. *Ecotropicos* 10:1–8.
- PILLAR, V. P. & VÉLEZ, E. 2010. Extinção dos Campos Sulinos em Unidades de Conservação: um Fenômeno Natural ou um Problema Ético? *Natureza & Conservação* 8:84–86.
- RAMOS, A. E. 2004. *Efeito do fogo bienal e quadrienal na estrutura populacional de quatro espécies vegetais do cerrado sensu stricto*. PhD's thesis, Department of Ecology, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- RECOR – Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 2013. <http://www.recor.org.br/index.php/banco-dados/dados-meteorologicos>, accessed in 01/21/3013.
- SAN JOSÉ, J. J. & FARIÑAS, M. R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected Trachypogon savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447–453.
- SARAIVA, L. C, CÉZAR, O. & MONTEIRO, R. 1988. Biologia da polinização e sistema de reprodução de *Styrax camporum* Pohl e *S. ferrugineus* Nees et Mart. (Styraracaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 11:71– 80.
- SATO, M. N., MIRANDA, H. S. & MAIA, J. M. F. 2010. O fogo e o estrato arbóreo do Cerrado: efeitos imediatos e de longo prazo. Pp. 77–91 in Miranda, H. S. (ed.). *Efeitos do regime de fogo sobre a estrutura de comunidades de Cerrado: Projeto Fogo*. IBAMA, Brasília.
- SCHOLES, R. J., & WALKER, B. H. 1993. An African savanna: Synthesis of the Nylsvley study. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- SCHACHT, W. H., STUBBENEIECK, J., BRAGG, T. B., Smart, A. J., Doran, J. W. 1996. Soil quality response of reestablished grasslands to mowing and burning. *Journal of Range Management* 49:458–463.
- SCHÜLE, W. 1990. Landscapes and climate on prehistory: Interactions of wildlife, man, and fire. Pp.

- 273–318 in Goldammer, J. G. (ed.). *Fire in the tropical biota*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- SCOFIELD, D. G. & SCHULTZ, S. T. 2006. Mitosis, stature and evolution of mating systems: low- Φ and high- Φ plants. *Proceedings of the Royal Society of London, B, Biological Sciences* 273:275–282.
- SETTERFIELD, S. A. 1997. The impact of experimental fire regimes on seed production in two tropical eucalypt species in northern Australia. *Australian Journal of Ecology* 22:279–287.
- SILVA, D. M. S., HAY, J. D. & MORAIS, H. C. 1996. Sucesso reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília-DF. Pp. 122–127 in Miranda, H. S. et al. (eds.). *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*. Universidade de Brasília, Brasília.
- SILVA JÚNIOR, M. C., SANTOS, G. C., NOGUEIRA, P. E., MUNHOZ, C. B.R. & RAMOS, A. E. 2005. *100 Árvores do Cerrado: Guia de Campo*. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília.
- STEBBINS, G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in higher plants. *American Naturalist* 41:337–354.
- ZAPATA, T. R. & ARROYO, M. T. K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10:221–23.
- ZEDLER, P. H., GAUTIER, C. R. & MCMASTER, G. S. 1983. Vegetation change in response to extreme events: the effect of a short interval between fires in California chaparral and coastal scrub. *Ecology* 64:809–818.
- WALTER, B. M. T. & RIBEIRO, J. F. 2010. Diversidade fitofisionômica e o papel do fogo no bioma Cerrado. Pp. 59–76 in: Miranda, H. S. (ed.). *Efeitos do regime do fogo sobre a estrutura de comunidades de Cerrado*. IBAMA, Brasília, Brasil.
- WERGER, M. J. A. 1983. Tropical grasslands, savannas, woodlands: natural and man-made. Pp. 107–137 in: Holzner, W. et al. (eds.). *Man's impact on vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague &

Boston.

- WILLIAMS, R. J., COOK, G. D., GILL, A. M. & MOORE P. H. R. 1999. Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. *Australian Journal of Ecology* 24: 50–59.
- WOINARSKI, J. C. Z. 1990. Effects of fire on the bird communities of tropical woodlands and open forests in northern Australia. *Australian Journal of Ecology* 15:1–22.

Tabela 1. Percentual médio de frutos formados e valor médio de ISI (Índice de auto-incompatibilidade), com seus respectivos valores de desvio padrão para as populações de *Diplusodon oblongus* nas parcelas controle, bienal e quadrienal das fitofisionomias campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerrado denso.

Fitofisionomia / Frequência	Controle / sem queima	Bienal	Quadrienal
<i>Campo sujo</i>			
AM (auto-polinização manual)	53 ± 11,51	56 ± 15,57	72 ± 7,58
PC (polinização cruzada)	64 ± 13,42	38 ± 17,89	70 ± 14,58
ISI médio	0,83 ± 0,15	1,61 ± 0,5	1,05 ± 0,13
<i>Cerrado sensu stricto</i>			
AM (auto-polinização manual)	27 ± 7,58	58 ± 16,05	52 ± 18,91
PC (polinização cruzada)	43 ± 18,91	46 ± 9,62	31 ± 11,4
ISI médio	0,67 ± 0,14	1,26 ± 0,25	1,75 ± 0,48
<i>Cerrado denso</i>			
AM (auto-polinização manual)	60 ± 19,85	64 ± 15,57	55 ± 15
PC (polinização cruzada)	72 ± 22,95	50 ± 15,81	46 ± 12,94
ISI médio	0,85 ± 0,16	1,34 ± 0,29	1,23 ± 0,24

Tabela 2. Diferenças no percentual médio de frutos formados nos tratamentos de autopolinização manual (AM), polinização cruzada (PC) e nos valores médios de ISI entre os regimes de queima de cada fitofisionomia.

Tratamento	Campo sujo	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Cerrado denso
AM	$F_{1,2} = 3,618; p = 0,06$	$F_{1,2} = 6,029; p = 0,015$	$F_{1,2} = 0,343; p > 0,05$
PC	$F_{1,2} = 6,091; p = 0,015$	$F_{1,2} = 1,629; p = 0,236$	$F_{1,2} = 3,233; p = 0,072$
ISI médio	$F_{1,2} = 7,972; p = 0,006$	$F_{1,2} = 14,248; p < 0,001$	$F_{1,2} = 6,956; p = 0,009$

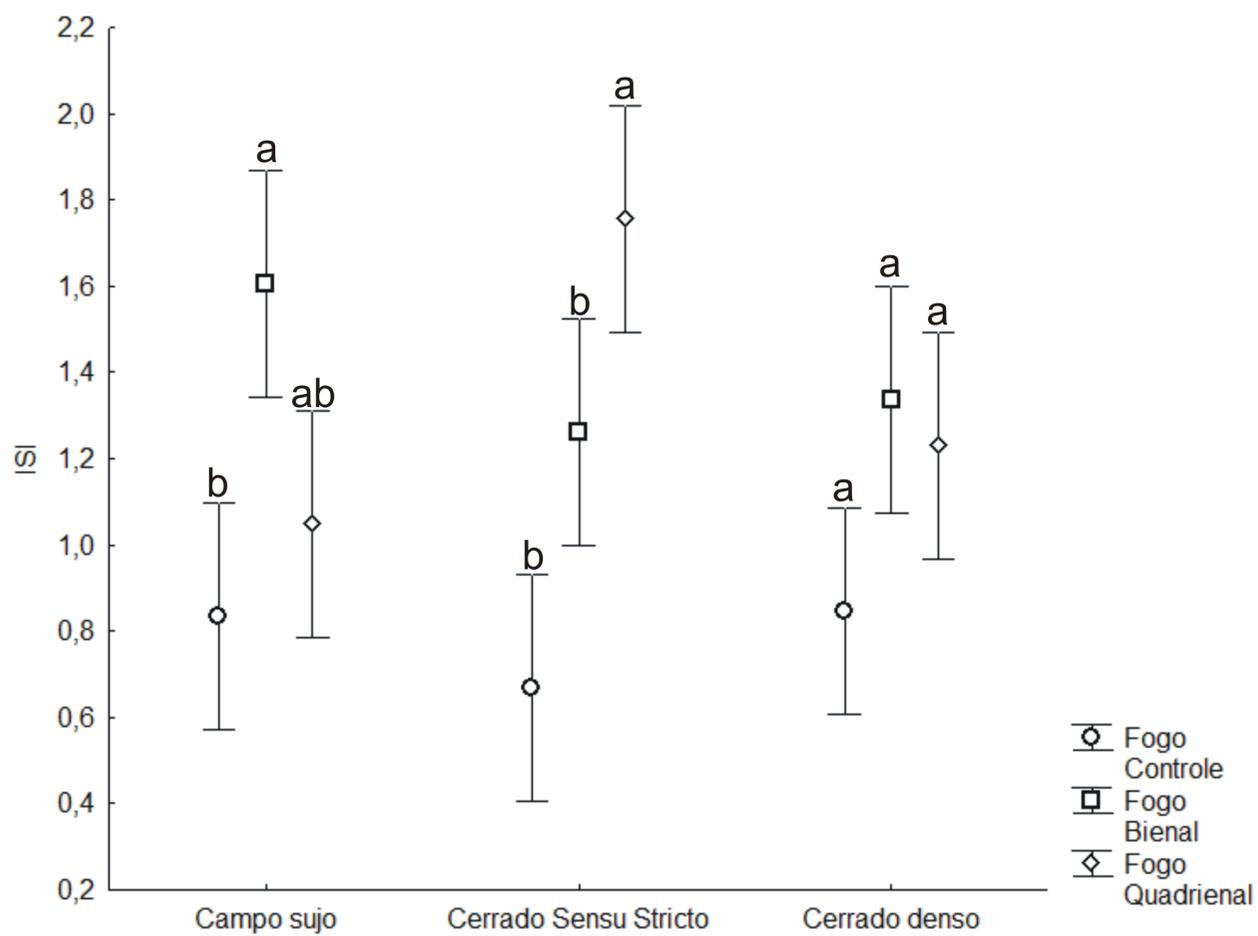
Fig. 1. Localização das parcelas do Projeto Fogo (PELD/CNPq) na Reserva Ecológica do IBGE (RECOR). As letras A, B e C representam as diferentes fitofisionomias estudadas: Campo sujo (formação de campos), Cerrado denso (formação florestal) e Cerrado *sensu stricto* (savana propriamente dita), respectivamente. Cada fitofisionomia possui cinco parcelas que simulam frequência e época de fogo: Bienal precoce (BP, queima de dois em dois anos no início da seca), bienal modal (BM, queima de dois em dois anos no meio da seca), bienal tardia (BT, queima de dois em dois anos no fim da seca) e quadrienal modal (QM, queima de quatro em quatro anos no meio da seca). Escala = 1000 m. Fonte: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

Fig. 2. Variação no índice de auto-incompatibilidade (ISI) de populações de *Diplusodon oblongus* presentes nas fitofisionomias de Campo sujo (formação de campos), Cerrado denso (formação florestal) e Cerrado *sensu stricto* (savana propriamente dita) sob diferentes regimes de queimada: controle, quadrienal e bienal. Letras diferentes indicam diferenças significativas, $p < 0,05$.

Fig. 1.



Fig. 2.



Considerações Finais

Este estudo mostrou que ao contrário do padrão encontrado para a maioria das espécies tropicais as espécies selecionadas não apresentaram baixos percentuais de produção de frutos em condições naturais e que apesar das mesmas não terem apresentado elevados índices de limitação de pólen, este foi único fator limitante da reprodução para a maioria delas.

A avaliação da variação individual nos valores de ISI se mostrou ser capaz de revelar relações inesperadas pelo comportamento médio da população. Em outras palavras, o balanço reprodutivo, dado pelo ISI, parece ser um traço plástico cuja expressão depende de condições intrínsecas do indivíduo e do ambiente onde ele está inserido. Tendo em vista que este é um provável cenário compartilhado por muitas angiospermas, os estudos em biologia reprodutiva deverão abordar este índice não só como um preditor de auto-incompatibilidade para a espécie, o qual tem a possibilidade de ser extrapolado para outros ambientes, mas sim com uma resposta individual e diferencial das plantas à sua própria distribuição espacial e ao tamanho de seus indivíduos.

Na RECOR o regime de queimadas periódicas induziu indivíduos do arbusto *D. oblongus* a uma mudança reprodutiva, através da qual indivíduos presentes em áreas queimadas apresentaram maior capacidade de reprodução. O grande desafio agora é: 1º) Entender em que momento o fogo induz o aparecimento de fenótipos com elevada capacidade de reprodução por autogamia e quais mecanismos são de fato responsáveis por essa indução. 2º) Responder às seguintes perguntas: Até que ponto a resposta diferencial dos percentuais de autogamia diante do fogo representa uma vantagem adaptativa para *D. oblongus*? e a seleção de indivíduos com maiores percentuais de autogamia é um padrão para espécies arbustivas das savanas tropicais gerado pelo fogo? Se a resposta a esta última pergunta for sim, os planos de manejo e conservação das savanas tropicais devem incluir estudos que determinem

qual o intervalo de tempo ideal entre os eventos de queimadas.