



**Universidade Federal de Goiás**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em**  
**Ecologia e Evolução**

**Ecologia reprodutiva de *Cardiopetalum calophyllum***  
**(Annonaceae) em fragmentos de Cerrado do Brasil**  
**Central**

**MARCOS ANTÔNIO DA SILVA ELIAS**

**Goiânia – GO**

**2010**



Programa de Pós-Graduação em  
ECOLOGIA E EVOLUÇÃO  
ICB - UFG



**Universidade Federal de Goiás**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação**  
**em Ecologia e Evolução**

**Ecologia Reprodutiva de *Cardiopetalum calophyllum***  
**(Annonaceae) em fragmentos de Cerrado do Brasil**  
**Central**

**MARCOS ANTÔNIO DA SILVA ELIAS**

**Dissertação apresentada ao Instituto de**  
**Ciências Biológicas da UFG, como parte dos**  
**requisitos para obtenção do título de Mestre**  
**em Ecologia e Evolução.**

**Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup>. Edivani Villaron Franceschinelli**

**Goiânia – GO**

**2010**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação na (CIP)  
GPT/BC/UFG**

E422e Elias, Marcos Antônio da Silva.  
Ecologia reprodutiva de *Cardiopetalum calophyllum*  
(Annonaceae) em fragmentos de Cerrado do Brasil Central  
[manuscrito] / Marcos Antônio da Silva Elias. - 2010.  
xi, 37 f. : figs., tabs.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Edivani Villaron Franceschinelli.  
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Goiás,  
Instituto de Ciências Biológicas, 2010.

Bibliografia.

Inclui lista de figuras e tabelas.

1. *Cardiopetalum calophyllum* (Annonaceae) – Cerrado 2.  
Fragmentação de habitat 3. Ecologia reprodutiva 4. Sucesso  
reprodutivo 5. Conservação 6. Polinização. I. Título.

CDU: 631.962(213.54)

**“No final, só preservaremos o que amarmos, e só amaremos o que compreendermos, e só compreenderemos o que nos for ensinado”.**

**Baba Dioum**

## DEDICATÓRIA

Em memória a meu pai, **Antonio Afonso da Silva**,  
e a minha mãe **Divina Elias**, pelo amor,  
pela esperança, incessantemente...

Dedico

A minha companheira, **Zilma**, aos meus  
irmãos **Fernando** e **Junio** pelo simples  
fato de transformarem minha vida

em alegria

e amor...

Ofereço

## AGRADECIMENTOS

À Maria Rita de Cássia Campos e Regina H.F. Macedo que ao me iniciar nos caminhos da pesquisa possibilitou que o caminho pudesse ser percorrido, pela amizade e exemplo.

Ao Amigo Delfino Costa Machado por me mostrar o que realmente é importante na vida.

À minha orientadora Dr<sup>a</sup>. Edivani Villaron Franceschinelli, fonte inesgotável de conhecimentos, pelo apoio e incentivo durante todos os momentos da dissertação.

Ao Dr. Paulo de Marco Júnior, coordenador do curso de pós-graduação em Ecologia e Evolução, pelo apoio e estímulo durante todas as fases de desenvolvimento deste trabalho.

Ao professor Rogério P. Bastos pelo precioso auxílio na busca de soluções para várias dificuldades encontradas durante o desenvolver deste trabalho.

A todos os professores do curso de pós-graduação em Ecologia e Evolução, pela disponibilidade em sanar dúvidas e direcionar a aquisição de conhecimentos, tão preciosos para a conclusão desta dissertação e para minha atuação profissional futura.

Aos membros da Banca Examinadora, pela disposição em analisar este trabalho.

Aos Proprietários das áreas de estudo pela colaboração, paciência e disponibilidade, autorizando minha “invasão” em seus territórios.

À Mayra e Aniela pela identificação do polinizador.

À minha companheira Zilma pela contribuição em todas as etapas do mestrado, pelo amor, carinho, companheirismo e aprendizado.

Ao diretor, professores e alunos do Colégio Estadual Machado de Assis que se sensibilizaram, tornando possível a realização desse aperfeiçoamento.

Ao amigo Leandro Juen, pela orientação no delineamento e nos testes estatísticos e a todos da turma 2007 pela companhia e amizade.

Aos amigos de todas as horas, Fábio Júlio, Glauko, Cícero, Zé Délio, Aluísio, Daniel, e tantos outros que tornam minha lista infinita e meu coração feliz.

A todas as pessoas que de alguma forma contribuíram em todas as etapas deste trabalho.

## ÍNDICE

<b>1.0 – RESUMO .....</b>	<b>1</b>
<b>2.0 – ABSTRACT .....</b>	<b>2</b>
<b>3.0 - INTRODUÇÃO.....</b>	<b>3</b>
3.1 - ESPÉCIE ESTUDADA .....	7
<b>4.0 - MÉTODOS .....</b>	<b>11</b>
4.1 - ANÁLISE DA PAISAGEM.....	11
4.2 - ÁREA DE ESTUDO .....	13
4.3 - TAXA DE PRODUÇÃO DE FRUTOS E SEMENTES .....	14
4.4 - ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR E NÚMERO DE PLANTAS REPRODUTIVAS .....	15
4.5 - ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	17
<b>5.0 – RESULTADOS.....</b>	<b>18</b>
5.1 - TAMANHO DO FRAGMENTO E TAXA DE PRODUÇÃO DE FRUTOS E FOLÍCULOS .....	18
5.2 - TAMANHO DO FRAGMENTO E TAXA DE PRODUÇÃO DE SEMENTES .....	20
5.3 - TAMANHO DO FRAGMENTO E ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR .....	21
5.4 - ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR E NÚMERO DE PLANTAS REPRODUTIVAS .....	23
<b>6.0 - DISCUSSÃO.....</b>	<b>25</b>
6.1 - TAMANHO DO FRAGMENTO E SUCESSO REPRODUTIVO DE <i>Cardiopetalum caloplyllum</i> .....	26

6.2 - TAMANHO DO FRAGMENTO, ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR E NÚMERO DE PLANTAS REPRODUTIVAS.....	27
6.3- IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO .....	28
<b>7.0 - CONCLUSÃO.....</b>	<b>29</b>
<b>8.0 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>30</b>

## LISTA DE FIGURAS E TABELAS

- Figura 1.** Área de ocupação do Cerrado e seus remanescentes no ano de 2002. (Machado et al., 2004). ..... 6
- Figura 2.** Indivíduo de *Cardiopetalum calophyllum*. ..... 8
- Figura 3.** Ramos de *Cardiopetalum calophyllum* com botão floral e flores (A). Flor de *C. calophyllum* com as pétalas cortadas expondo os estames e carpelos (B). Ramos de *C. calophyllum* com frutos verdes (C). Ramo com fruto, folículos maduros e no seu interior as sementes (D). ..... 9
- Figura 4.** *Lobiopa insularis* polinizador de *Cardiopetalum calophyllum*. ..... 10
- Figura 5.** Fragmentos e a distância destes da vegetação natural mais próxima. .... 12
- Figura 6.** Localização do município de Hidrolândia, Estado de Goiás. .... 13
- Figura 7.** Desenho esquemático de uma parcela com as respectivas subparcelas onde foram quantificados os indivíduos reprodutivos de *Cardiopetalum calophyllum*. ..... 16
- Figura 8.** Relação entre a taxa de produção de frutos da espécie vegetal *Cardiopetalum calophyllum* e o tamanho do fragmento em 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central. .... 19
- Figura 9.** Relação entre a taxa de produção de folículos de *Cardiopetalum calophyllum* e o tamanho do fragmento em 10 fragmentos de Cerrado do Brasil Central. .... 19
- Figura 10.** Relação entre a taxa de produção de sementes de *Cardiopetalum calophyllum* e o tamanho do fragmento em nove fragmentos de Cerrado do Brasil Central. .... 21
- Figura 11.** Relação entre a abundância do polinizador *Lobiopa insularis* e o tamanho do fragmento em 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central. .... 22

**Figura 12.** Relação entre a abundância do polinizador *Lobiopa insularis* e a média de plantas reprodutivas da espécie vegetal *Cardiopetalum calophyllum* em 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central. .... 24

**Tabela 1.** Relação dos fragmentos de cerrado estudados, seguidos da área total da vegetação do fragmento em hectares, da distância de cada fragmento em metros da vegetação natural mais próxima, coordenadas, no Município de Hidrolândia, Goiás. .... 14

**Tabela 2.** Código, tamanho do fragmento em hectares, número de plantas que produziram frutos, número de botões florais quantificados no início do período de floração, número de frutos e folículos produzidos, taxa de produção de frutos e folículos de *Cardiopetalum calophyllum* em cada um dos 10 fragmentos de cerrado estudados. .... 18

**Tabela 3.** Código, tamanho do fragmento, número de sementes, número de botões florais marcados no início do período de floração, taxa de produção de sementes de *Cardiopetalum calophyllum* em 10 fragmentos de cerrado Brasil Central. .... 20

**Tabela 4.** Código, tamanho do fragmento, número de flores de *Cardiopetalum calophyllum* onde foram coletados os polinizadores, *Lobiopa insularis*, número de polinizadores e abundância do polinizador em cada um dos 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central. .... 22

**Tabela 5.** Código, tamanho do fragmento, número de parcelas em cada fragmento, número de plantas reprodutivas de *Cardiopetalum calophyllum* em parcelas de 30 m x 30 m e a média de plantas em cada um dos 10 fragmentos de cerrado estudados. .... 23

## 1.0 – RESUMO

A fragmentação de habitats é considerada uma das mais poderosas forças de modificações dos ecossistemas, e em grande parte ocorre como resultado das atividades humanas. O Bioma Cerrado apesar de ser um dos hotspots com prioridades de conservação, nas últimas quatro décadas vem perdendo grande parte de sua cobertura vegetal, tornando-se uma paisagem altamente fragmentada com manchas de vegetação de diferentes tamanhos circundados, principalmente, por pastagem e agricultura. *Cardiopetalum calophyllum* Schlegel é uma espécie vegetal presente no Cerrado, pertencente à família Annonaceae, polinizada por besouros pequenos, *Lobiopa insularis*. Com o objetivo de testar se fragmentos menores apresentam menor sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* e menor abundância do polinizador, *L. insularis*, foram estudados indivíduos dessa espécie vegetal em 10 fragmentos de diferentes tamanhos no Cerrado do Brasil Central entre julho de 2009 a janeiro de 2010. O sucesso reprodutivo foi mensurado através da taxa de produção de frutos e sementes. Para quantificar a abundância do polinizador se fez necessário a coleta das flores, uma vez que o polinizador, *L. insularis*, se encontrava no interior da câmara floral. Houve uma relação positiva entre o sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* e o tamanho do fragmento. Não houve relação entre a abundância do polinizador e o tamanho do fragmento. Os fragmentos pequenos estão mais distantes da vegetação natural mais próxima, e assim como os fragmentos maiores, possuem matriz do tipo pasto. Isso pode estar dificultando a dispersão do polinizador *L. insularis* e conseqüentemente impedindo o fluxo gênico de *Cardiopetalum calophyllum* entre os fragmentos, levando ao aumento da endogamia e causando falha na fertilização ou aborto de sementes durante o desenvolvimento nesses fragmentos. A abundância do polinizador *Lobiopa insularis* parece estar mais associada ao seu hábito generalista e a abundância de recursos, do que ao tamanho do fragmento. Nesse estudo o efeito do tamanho do fragmento no sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* foi mais acentuado nos fragmentos < 10 ha. Entretanto, nos fragmentos com até 20 ha também houve redução no sucesso reprodutivo dessa espécie vegetal.

**Palavras-chave:** Análise da Paisagem, Fragmentação de habitat, Ecologia reprodutiva, Polinização, Sucesso reprodutivo, Conservação, Extinção.

## 2.0 – ABSTRACT

Habitat fragmentation is one of the main causes of environmental degradation and a great threat to world biodiversity. Fragmentation can disrupt pollination processes, affecting directly or indirectly pollinators and plants. In Brazil, the Cerrado Biome has lost most part of its vegetation cover in the last four decades, becoming a highly fragmented landscape with many small fragments, several medium-size and a few continuous areas of vegetation. Those remnants have high biological diversity with high level of endemism, but very little is known about the reproductive success of their species. *Cardiopetalum calophyllum* Schlegel. (Annonaceae) occurs in the Cerrado of Central Brazil, has dicogamy and is pollinated by small beetle called *Lobiopa insularis*. The reproductive success of *C. calophyllum* and the abundance of its pollinator were analyzed in fragment of different size from July 2009 to January 2010. The reproductive success was estimated using fruit and seed set rates. Flowers in anthesis were collected to quantify the pollinator abundance inside them. A positive correlation between reproductive success of *C. calophyllum* and the fragment size was found. However, no correlation was found between pollinator abundance and fragment size. The small fragments are more isolated than the larger ones. This can decrease the pollinator dispersion and gene flow among fragments, increasing inbreeding within population of small fragments. The abundance of *Lobiopa insularis* seems to be more related to its generalist habits than to the fragment size. In our study, the effect of fragment size and reproductive success of *C. calophyllum* was stronger in fragments smaller than 10 ha. However, fragment smaller than 20 ha also showed decrease in their productive success.

**Key-words:** Landscape analyses, habitat fragmentation, reproductive ecology, pollination, reproductive success, Conservation, extinction risk.

### 3.0 - INTRODUÇÃO

A fragmentação de habitats pode ser definida como o processo onde habitats contínuos são divididos ao longo do tempo em áreas ou manchas menores, de diferentes tamanhos e mais ou menos isoladas entre si (Rambaldi & Oliveira, 2003). Tal processo pode ser resultado de fenômenos naturais, ou mais frequentemente, por perturbações antrópicas diversas. A fragmentação de habitats envolve dois processos distintos, mas inter-relacionados. Primeiro, a quantidade total de habitats originais na paisagem é reduzida. Segundo, os habitats remanescentes são divididos em fragmentos de vários tamanhos e graus de isolamento (Laurance, 2008). Os efeitos de área são mudanças ecológicas que ocorrem como resultado do isolamento do fragmento. A magnitude destes efeitos tende a ser inversamente proporcional ao tamanho do fragmento, ou seja, eles são mais intensos nos menores fragmentos (Laurance, 2009).

A fragmentação dos habitats tem sido considerada uma das principais causas de extinção de populações e espécies (Hanski, 1998) com prováveis consequências para o funcionamento dos ecossistemas (Kareiva & Wennergren, 1995). Divide populações e subpopulações, tornando-as menores e mais isoladas, e mais propensas a sofrerem tensões genéticas e ecológicas (Soulé, 1987). Pode levar a modificações na fauna e flora causando rompimento de antigas e estabelecimento de novas interações entre as espécies (Lovejoy, 1980).

A desestabilização causada pela fragmentação de habitat e a perda da conectividade entre os ecossistemas podem também afetar as interações entre as plantas e seus polinizadores. Mais de 80% das angiospermas dependem, em diferentes graus, de animais para sua polinização e reprodução sexual (Bawa, 1990; Buchmann & Nabhan, 1996). A dependência dessas relações mutualísticas para a reprodução pode ampliar a suscetibilidade da planta à fragmentação ou outras formas de perturbação do ambiente. A degradação do mutualismo planta-animal pode provocar consideráveis reduções na qualidade e na quantidade de sementes e frequentemente constituem o primeiro passo para o colapso demográfico de várias populações vegetais. Assim a ecologia reprodutiva, em particular sob a ótica do sucesso reprodutivo e da interação inseto-planta, pode constituir um elemento auxiliar na elucidação desses efeitos.

A polinização é o primeiro passo na reprodução da maioria das espécies de plantas. Qualquer alteração neste nível pode ter um forte efeito nos níveis seguintes, uma vez que a

quantidade e qualidade de pólen que chega aos estigmas pode determinar a taxa de fertilização dos óvulos, com consequente efeito na taxa de aborto de flores, e produção de frutos e sementes (Lamont et al., 1993; Murcia, 1996; Cunningham, 2000; Krauss et al., 2007). Evidências apontam para perdas substanciais de polinizadores em muitas regiões do globo (Potts et al., 2010). Prováveis impactos da fragmentação de hábitat para o polinizador seria o declínio na sua abundância (Jennersten, 1988; Aizen & Feinsinger, 1994b; Liow et al., 2001; Lennartsson, 2002), na limitação do movimento do polinizador entre os fragmentos (Steffan-Dewenter & Tschardt, 1999; Goverde et al., 2002) e mudanças no comportamento de forrageamento do polinizador (Goverde et al., 2002). A diminuição da taxa de visitantes florais pode levar a um decréscimo da produção de frutos e sementes por fruto (Carmo, 2005).

O sucesso reprodutivo de uma espécie está ligado diretamente à sua dinâmica populacional, pois quantidade e qualidade de sua prole permitirão a esta espécie permanecer estável em seu ambiente (Wiens, 1984; Wiens et al., 1987). O sucesso reprodutivo pode ser medido tanto por elementos quantitativos (e.g., número de sementes produzidas) como qualitativos (e.g., diversidade genética) (Zimmerman & Pyke, 1988; Campbell et al., 1996). Possíveis impactos negativos da fragmentação de habitats na reprodução de plantas incluem a redução na produção de frutos e sementes (Ghazoul & McLeish, 2001). A fragmentação pode afetar o sistema de cruzamento destas espécies através da ocorrência do efeito gargalo (*genetic bottleneck*) (Aldrich & Hamrick, 1998), diminuindo o sucesso reprodutivo da progênie (Cascante et al., 2002), ou reduzindo a quantidade de sementes produzidas pelas plantas (Fuchs et al., 2003).

Existem estudos sobre os efeitos da fragmentação de habitats na interação polinizador-planta em vários biomas do mundo (Donaldson et al., 2002; Aguirre & Dirzo, 2008; Dauber et al., 2010) e do Brasil (Dick, 2001; Lopes & Buzato, 2007; Dunley et al., 2009). A maioria dos estudos sobre os efeitos do tamanho da área na polinização e reprodução de plantas demonstra haver uma redução na riqueza de polinizadores, no número de visitas, na abundância, resultando na diminuição do sucesso reprodutivo das plantas (Aizen & Feinsinger, 1994a; Aguilar et al., 2006; Kolb, 2008). Por outro lado, muitos estudos não verificaram nenhuma diferença ou alto sucesso reprodutivo em plantas de habitats fragmentados e perturbados (e.g., Aldrich & Hamrick, 1998; Dick, 2001; Lopes & Buzato, 2007; Aguirre & Dirzo, 2008). Outros estudos demonstraram como a reprodução de plantas em paisagens fragmentadas pode ser complexa, ou seja, o tamanho

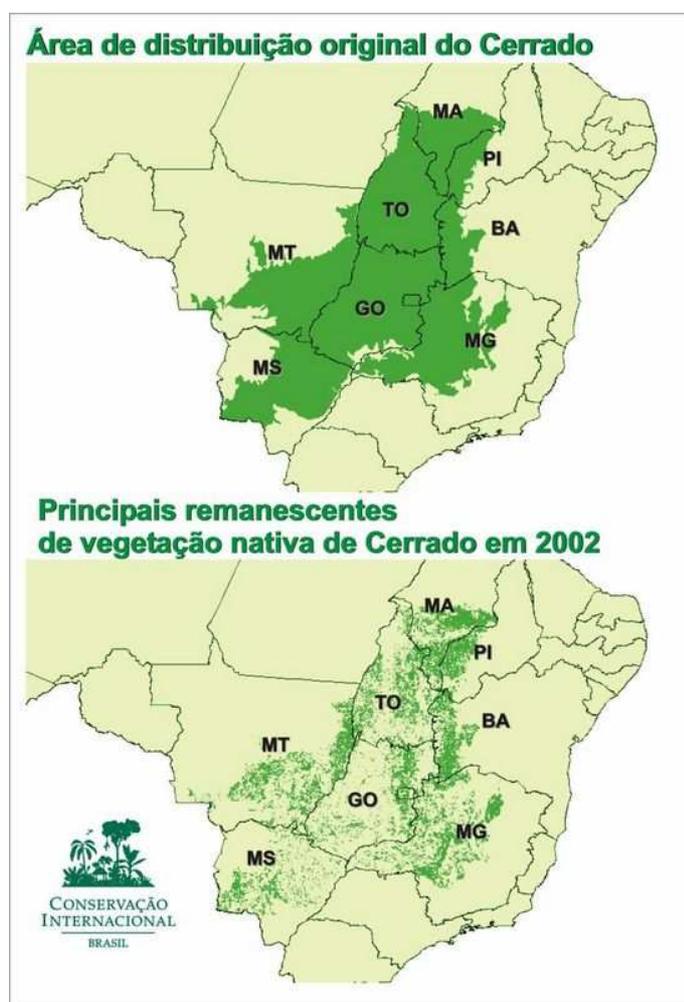
do fragmento pode afetar o sucesso reprodutivo da planta sem haver uma resposta do polinizador em relação ao tamanho do fragmento (Ghazoul, 2005).

O Bioma Cerrado é um dos hotspots com prioridades de conservação, possui uma das floras mais ricas das savanas e um alto grau de endemismo (Myers et al., 2000). Depois da Amazônia, o Cerrado brasileiro destaca-se como o segundo maior bioma em extensão territorial (Klink & Machado, 2005). A fragmentação de hábitat e a conversão de terra por humanos para propósitos agrícolas são ameaças constantes para conservação de biodiversidade no Bioma Cerrado. (Carvalho et al., 2009). De acordo com Carvalho et al., 2009, as maiores áreas de Cerrado em Goiás se encontram em topo de serra e as principais matrizes são pastagens e agricultura.

Historicamente, o Cerrado vem sofrendo impactos antrópicos que contribuem para a perda da cobertura vegetal original. A transformação da agricultura brasileira acontece a partir de meados da década de 60, quando se insere no contexto da modernização e desenvolvimento do país introduzido pelo governo de Juscelino Kubitschek através do Plano de Metas. Inicialmente, foram nas regiões do sul e sudeste do país que a agricultura se desenvolveu de forma intensiva. Entretanto, devido tanto ao esgotamento de terras disponíveis para a ocupação da agropecuária, quanto à necessidade de aumento da produtividade agrícola, houve o direcionamento da produção para novas áreas e a consequente expansão agrícola. Dentro desse contexto, a região do Cerrado tornou-se estratégica na incorporação de novas áreas, tanto pela sua posição geográfica, como por suas características físico-ambientais, que propiciavam a expansão da produção agropecuária nos padrões da nova agricultura moderna, baseada no pacote tecnológico da “Revolução Verde”. (Silva, 2000).

A intervenção do Estado no Cerrado acontece anterior ao plano de metas, na década de 40, no governo Vargas, através do Projeto de Colonização nos Cerrados, com o estabelecimento de colônias agrícolas em Dourados no Mato Grosso do Sul e Ceres em Goiás (Shiki, 1997). Mas foi a partir dos anos 70, devido aos incentivos governamentais dos programas de desenvolvimento regional, POLOCENTRO – Programa de desenvolvimento dos cerrados e PRODECER – Programa de cooperação Nipo-Brasileira de desenvolvimento dos cerrados, que a região do Cerrado começou a ser intensamente explorada. O baixo preço das terras foi um fator decisivo na ocupação do cerrado, que começou com reflorestamento de *Pinus* e *Eucaliptus*, respaldado pela Lei 5.106 que concedia incentivo fiscal para os reflorestamentos (Moura, 1997).

Posteriormente, houve a introdução da agricultura intensiva com as culturas de soja, algodão, café, milho, feijão e ervilha. As condições planas do relevo permitiam o uso de uma forte mecanização, modificando-se rapidamente a paisagem através da retirada quase que total da cobertura vegetal natural. Tal transformação torna possível relacionar o aumento da produtividade agrícola do Cerrado nos últimos 30 anos, concomitantemente com a redução de suas reservas naturais, restando atualmente apenas pequenas manchas do Cerrado original, sendo raro ver alguma área preservada (Lima, 1996) (Figura 1). Há estimativas que o Bioma Cerrado deverá ser totalmente destruído no ano de 2030, caso as tendências de ocupação continuem causando uma perda anual de 2,2 milhões de hectares de áreas nativas (Machado et al., 2004).



**Figura 1.** Área de ocupação do Cerrado e seus remanescentes no ano de 2002. (Machado et al., 2004).

Os estudos no bioma cerrado vêm aumentando significativamente nos últimos anos, especialmente sobre a vegetação em sua extensão, diversidade de sua flora e fauna, ecologia de suas espécies, entre outros. Apesar de já existirem estudos isolados sobre a polinização de diversas espécies vegetais do Cerrado (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988, Oliveira e Gibbs, 2000 e 2002) e sobre a fragmentação do Cerrado (Carvalho et. al, 2009), a influência da fragmentação na ecologia reprodutiva de espécies vegetais ainda não foi estudada.

### 3.1 - ESPÉCIE ESTUDADA

Dentre a biodiversidade do Cerrado destaca-se a família Annonaceae. Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) registraram em uma área de cerrado que as anonáceas ocupam o décimo terceiro lugar em número de espécies por família, de um total de 64 famílias. Em geral os frutos de diversas anonáceas são muito apreciados. Os frutos produzidos por algumas espécies de *Annona* do cerrado (“Araticutim do campo”) também são saborosos. Além disso, os frutos de *Cardiopetalum*, *Xylopia*, *Duguetia* e *Annona* fazem parte da alimentação de animais silvestres que por sua vez, podem atuar como dispersores das sementes (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1983).

*Cardiopetalum calophyllum* Schlttdl. (Figura 2) é uma espécie semidecídua que floresce durante os meses de setembro e outubro, e frutifica de fevereiro a abril. Ocorre, principalmente, no Brasil Central, Triângulo Mineiro, Goiás e Mato Grosso, em áreas de Cerrado e na sua transição para Cerradão (Lorenzi, 2002). É uma espécie representada por árvores ou arbustos com alturas que variam de 1,5 a 12 m, as folhas são, frequentemente, elípticas com comprimento que variam de 5 a 16 cm e largura de 2,6 cm, as flores (Figura 3) são pêndulas (Gottsberger, 1994; Lorenzi, 2002), solitárias, supra-axilares, actinomorfas, andróginas e protogínicas, apresentam estames numerosos (de 96 a 223), e número de carpelos variados (de 7 a 23), o cálice mede em média 1,41 cm ( $\pm 0,21$ ), a corola 1,32 cm ( $\pm 0,16$ ), os estames 0,25 cm ( $\pm 0,04$ ) e carpelos 0,46 cm ( $\pm 0,06$ ) (Silva et al., 2009a). O fruto é do tipo folículo de forma alongada e irregular, de superfície glabra, lisa de cor amarela, contendo de 4-11 sementes duras de cor preta com arilos amarelos (Figura 3D).

A duração da antese em *C. calophyllum* é de 48 horas. A fase feminina inicia-se primeiro e dura 36 horas. Esta fase caracteriza-se pela separação total das sépalas e liberação de odor, apresentando também os estigmas viscosos e com coloração creme brilhante. A queda dos estigmas e a coloração escurecida das flores marcam o final da fase feminina. A fase masculina ocorre em seguida e dura cerca de 12 h e caracteriza-se pela liberação de pólen (observação pessoal).



**Figura 2.** Indivíduo de *Cardiopetalum calophyllum*.



**Figura 3.** Ramos de *Cardiopetalum caloplyllum* com botão floral e flores (A). Flor de *C. caloplyllum* com as pétalas cortadas expondo os estames e carpelos (B). Ramos de *C. caloplyllum* com frutos verdes (C). Ramo com fruto, folículos maduros e no seu interior as sementes (D).

Os besouros, pequenos e achatados, da família Nitidulidae, *Lobiopa insularis*, durante a antese são atraídos às flores pelo cheiro e penetram no centro floral para se alimentarem de pólen e tecidos, ficarem protegidos da luz e predadores e, provavelmente, recebem sinais que os estimulam a copular, permanecem no centro floral até o fim da fase masculina, quando as pétalas se desprendem (Gottsberger, 2006). *Lobiopa insularis* (Figura 4) é um besouro pequeno e achatado que mede cerca 5 - 7 mm, pertencente à família Nitidulidae, presente nas regiões neotropical e neoártico.



**Figura 4.** *Lobiopa insularis* polinizador de *Cardiopetalum calophyllum*.

Segundo Gottsberger (1994) mesmo que a maioria das espécies dessa família sejam autocompatíveis a polinização cruzada é necessária devido à evidente dicogamia. *Cardiopetalum calophyllum* pode ser considerada autocompatível, confirmada por Silva et al. (2009b) pela formação de frutos nos tratamentos geitonogâmicos. Porém, esta autora também verificou que não há formação de frutos por autopolinização espontânea, indicando que essa espécie necessita de um agente polinizador para garantir a formação de frutos. Além disso, a dicogamia sincronizada, isto é, a separação temporal da fase feminina da masculina com a queda dos estigmas antes da liberação do pólen é uma estratégia que impediu a autopolinização espontânea. Portanto, é esperado que esta espécie seja suscetível aos efeitos da fragmentação. O objetivo deste trabalho é testar as seguintes hipóteses: 1 - Fragmentos menores apresentam menor sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* do que fragmentos maiores. 2 - Fragmentos menores apresentam menor abundância do polinizador do que fragmentos maiores. Adicionalmente, caso a hipótese 2 seja rejeitada, será testada a hipótese 3: Abundância do polinizador está relacionada com a média de plantas reprodutivas de *C. calophyllum* nos fragmentos.

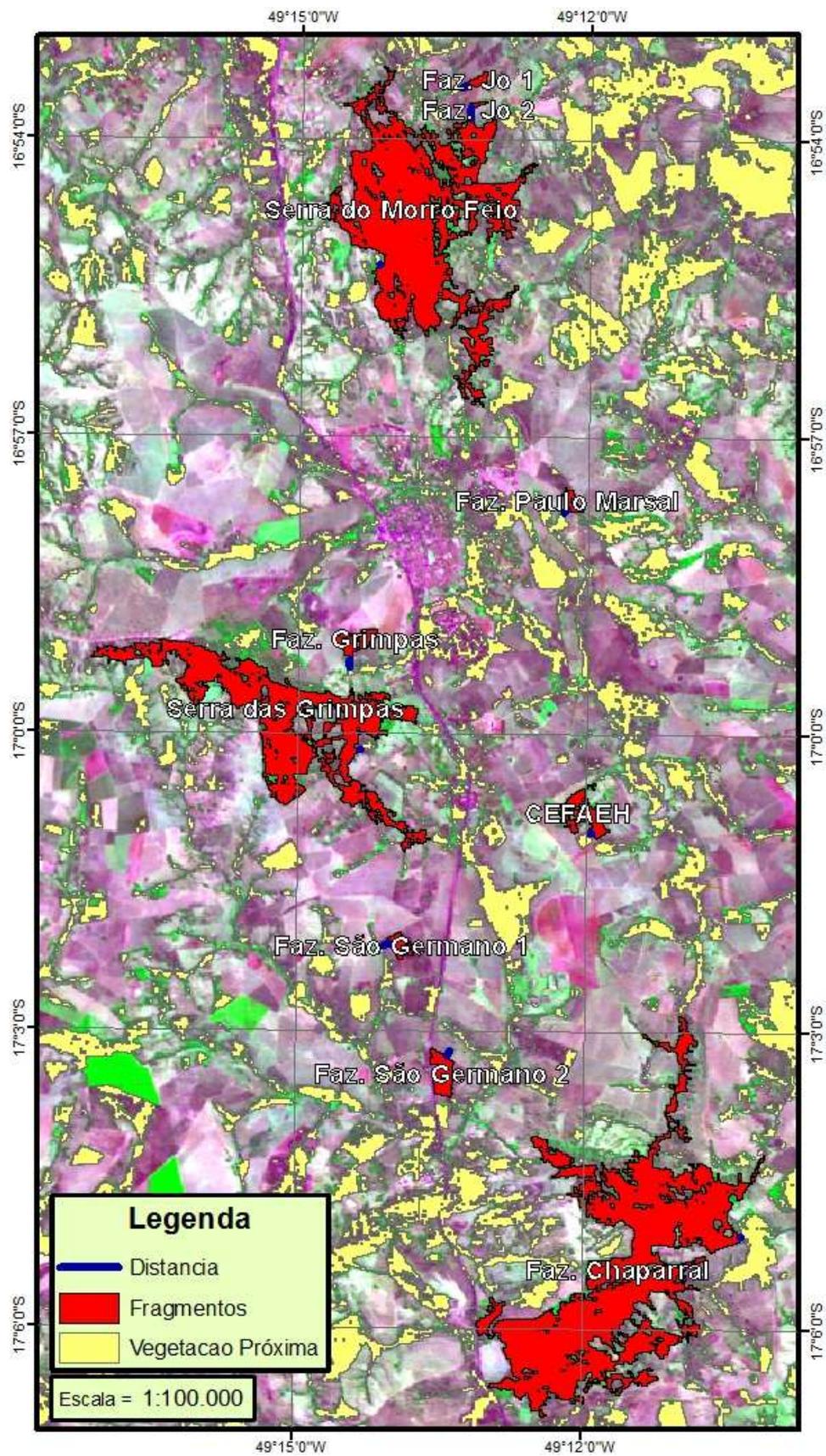
## 4.0 - MÉTODOS

### 4.1 - ANÁLISE DA PAISAGEM

Um mapeamento da fragmentação da vegetação na região do município de Hidrolândia foi realizado a partir da imagem de satélite MODIS. Vários fragmentos foram escolhidos através da imagem seguindo critérios de tamanho e fisionomia. Viagens a campo foram realizadas para a identificação dos fragmentos previamente selecionados e averiguação *in situ* do tipo vegetacional, do grau de perturbação e das possibilidades de acesso para o desenvolvimento do trabalho de campo. Dos trinta fragmentos averiguados *in situ* apenas 10 foram selecionados por apresentarem o mesmo tipo de vegetação e por terem em comum a espécie vegetal estudada. Para os dez fragmentos foi calculado o tamanho e a menor distância dos fragmentos à vegetação natural mais próxima, conforme ilustra a Figura 5.

Para a delimitação das áreas dos fragmentos utilizou-se uma imagem multispectral LANDSAT5-TM, na composição TM3-R, TM4-G e TM2-B, adquirida na data de 10 de agosto de 2009. Esta imagem foi cedida pelo setor de geoprocessamento da prefeitura de Hidrolândia, que previamente já havia recortado a cena no perímetro do município de Hidrolândia, e realizado o georreferenciamento. O cálculo das áreas se deu por meio de classificações não-supervisionadas utilizando-se os métodos ISODATA e K-MEANS. Dentre elas, a que melhor representou os polígonos com a cobertura vegetal dos fragmentos foi a que utilizou o método K-MEANS.

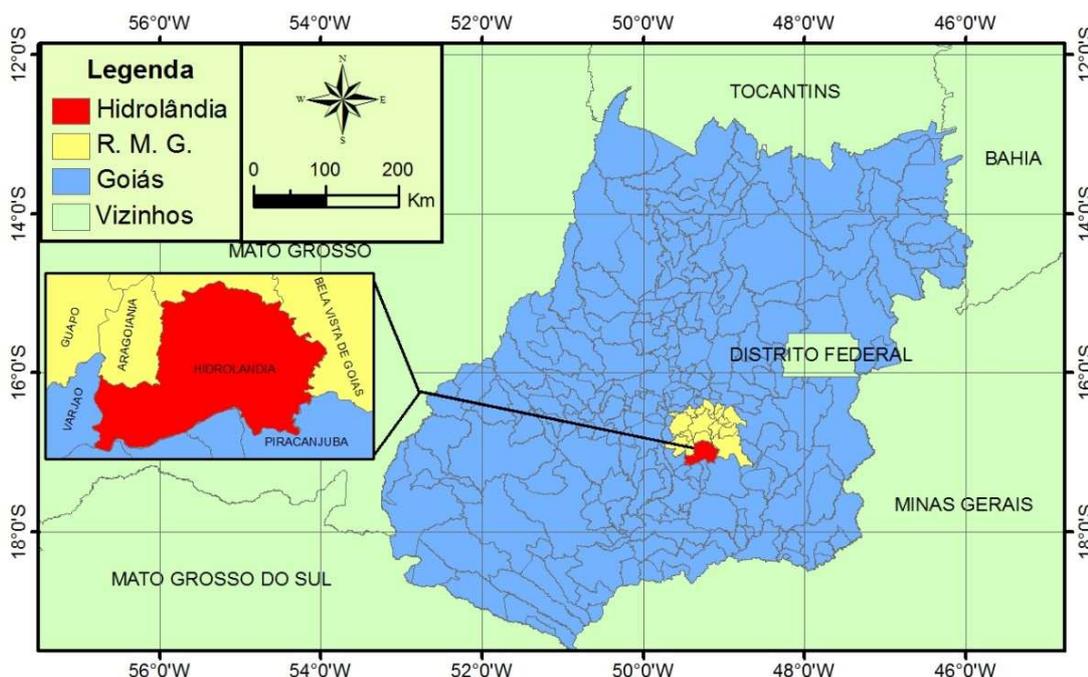
O Método K-Means calcula inicialmente as classes distribuindo em uma classe uniformemente no espaço e então aglomera classe por classe em um processo iterativo usando a técnica de distância mínima. Melhor será a classificação quanto melhor for agrupada a nuvem de pixels. A classificação estará pronta quando o número de iterações definido pelo usuário for concluído, ou quando for alcançado o critério de número de pixels que mudam de classe (Change Threshold); por exemplo, se escolhermos 5%, e, se menos de 5% dos pixels “migrarem” de uma classe para a outra, o critério estará alcançado.



**Figura 5.** Fragmentos e a distância destes da vegetação natural mais próxima.

## 4.2 - ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em populações de *C. calophyllum* durante uma estação reprodutiva, entre julho de 2009 a janeiro de 2010, no município de Hidrolândia (16° 55' 44,82" S e 49° 16' 35,05" O), Goiás (Figura 6).



**Figura 6.** Localização do município de Hidrolândia, Estado de Goiás.

\***R.M.G:** Região Metropolitana de Goiânia.

Os fragmentos estudados possuem áreas que variam de dois a 928 hectares, um dos fragmentos é uma área de preservação da Escola de Formação Agroecológica de Hidrolândia – CEFAEH, e o restante são reservas legais de fazendas particulares. O nome, o código, a área total da vegetação do fragmento em hectares (ha), a distância de cada fragmento em metros da vegetação natural mais próxima e a localização dos fragmentos se encontram na tabela 1.

**Tabela 1.** Relação dos fragmentos de cerrado estudados, seguidos da área total da vegetação do fragmento em hectares, da distância de cada fragmento em metros da vegetação natural mais próxima, coordenadas, no Município de Hidrolândia, Goiás.

Denominação	Código de identificação	Tamanho do fragmento (ha)	Distância em metros (m)	Latitude	Longitude
Fazenda Serra Verde	F1- JO 2	2,16	209,64	16°53'37"	49°13'10"
Fazenda Serra Verde	F2 - JO 1	5,67	107,99	16°53'23"	49°13'10"
Fazenda Bonito de Cima	F3 - PM	7,74	108,17	16°57'37"	49°12'11"
Fazenda São Germano – I	F4 - IN1	11,61	161,55	17°02'04"	49°13'57"
Fazenda Grimpas	F5 - B.E	19,08	150,00	16°58'59"	49°14'18"
Fazenda São Germano II	F6 - GR2	25,83	108,17	17°03'23"	49°13'28"
Escola agroecológica	F7 - CFH	33,84	29,82	17°00'50"	49°11'51"
Serra das Grimpas	F8 - B.M	454,95	30,00	16°59'49"	49°14'09"
Serra do Morro Feio	F9 - M. F.	733,50	30,00	16°54'27"	49°13'51"
Serra da Felicidade	F10 - C.H	928,80	29,82	17°04'40"	49°10'56"

O município ocupa uma área de 944,238 km<sup>2</sup>, possui aproximadamente 21,90% de vegetação natural e 77,20% de área destinada à agropecuária (Dambrós et al., 1994). Os dez fragmentos selecionados ocorrem em matriz de entorno do tipo pasto. Este tipo de matriz é a mais comum na região do município de Hidrolândia. O clima do município de Hidrolândia é do tipo Aw segundo a classificação de Köppen, com verões quentes e úmidos, e invernos frios e secos. A precipitação pluviométrica anual é de 1.200 - 1.600 mm e a temperatura média de 22° C (Dambrós et al., 1994).

#### 4.3 - TAXA DE PRODUÇÃO DE FRUTOS E SEMENTES

Em cada um dos 10 fragmentos, foram selecionadas e marcadas 10 plantas de *C. calophyllum* no início do período de floração. Tais plantas estavam a uma distância de no mínimo 50 m da borda. A localização de cada planta foi registrada por meio de GPS (*Global Positioning System*). Essas plantas foram monitoradas durante o período de floração e frutificação. Em cada planta, 10 ramos foram selecionados e marcados com fitas, todos os botões florais desses ramos foram quantificados. Após o desenvolvimento completo dos frutos marcados, eles foram contados e posteriormente coletados para quantificar o número de sementes produzidas. Devido à predação das folhas por formigas do gênero *Atta* e ao desaparecimento das fitas de marcação dos ramos em algumas plantas,

nem todos os fragmentos tiveram 10 plantas amostradas no estudo, porém o menor número de plantas estudadas em cada fragmento foi de oito plantas.

Para estimar a taxa de produção de frutos foi considerado o número total de frutos produzidos dividido pelo número de flores contadas em cada fragmento, obtendo a taxa de produção de frutos para cada fragmento. Da mesma maneira, chegou-se a taxa de produção de folículos do fragmento. A taxa de produção de sementes foi o número total de sementes dividido pelo número de flores coletados em cada fragmento, obtendo a taxa de produção de sementes para cada fragmento. Para a taxa de produção de sementes não foi possível calcular a razão sementes/flores para cada ramo, pois após a coleta e armazenamento dos frutos e folículos, alguns folículos se desprenderam do pedúnculo, não sendo possível identificar de qual ramo era proveniente. No fragmento F10 – C.H não foi possível estimar a taxa de produção de sementes, pois os frutos coletados estragaram, impossibilitando a contagem das sementes.

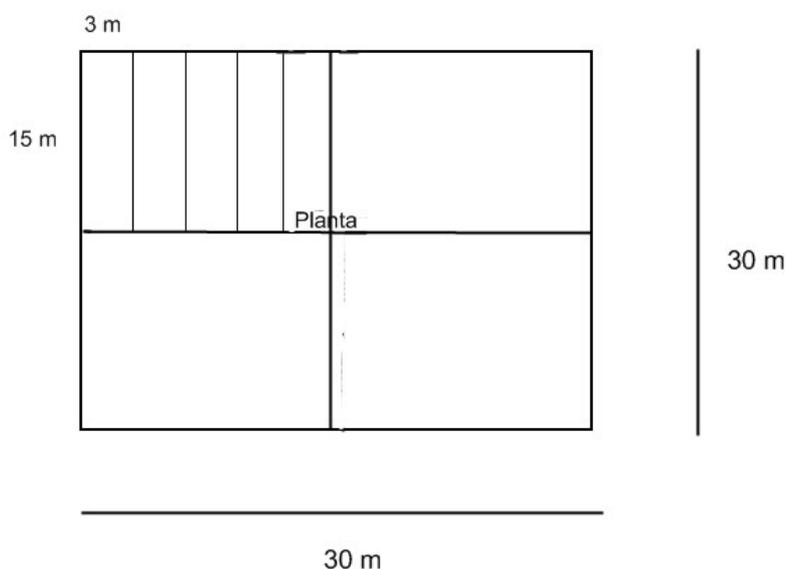
#### 4.4 - ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR E NÚMERO DE PLANTAS REPRODUTIVAS

As flores *C. calophyllum* foram coletadas na fase de antese e os visitantes florais que se encontravam no interior de suas câmaras florais foram identificados e quantificados. Essa coleta foi feita em 10 plantas de *C. calophyllum* que apresentaram ter o maior número de flores e que estavam próximas as 10 plantas selecionadas e marcadas para o estudo do sucesso reprodutivo em cada fragmento. O número de flores coletadas em cada planta variou de três a oito. As flores foram ensacadas e levadas para laboratório, onde foram abertas para contagem e armazenamento dos besouros em vidros contendo álcool 70%. Evitamos coletar as flores nas 10 plantas selecionadas e marcadas para o estudo do sucesso reprodutivo para que não influenciasse na reprodução dessas plantas e interferisse na taxa de produção de frutos, folículos e sementes desse estudo. Os besouros foram identificados por especialistas, os espécimes estão depositados no departamento de Ecologia da Universidade Federal de Goiás. Para estimar a abundância do polinizador foi calculada a razão besouros/flores coletadas para cada fragmento.

*Média de plantas reprodutivas* - O método utilizado para quantificar o número de plantas reprodutivas foi o de parcelas, o tamanho de cada parcela foi de 30 m x 30 m.

Inicialmente foram estabelecidas 10 parcelas em cada fragmento, uma parcela para cada uma das 10 plantas selecionadas e marcadas para o estudo do sucesso reprodutivo, mas esse número de parcelas foi reduzido, não sendo o mesmo para todos os fragmentos devido à predação das folhas por formigas do gênero *Atta* e ao desaparecimento das fitas de marcação dos ramos em algumas plantas. O número de parcelas variou de oito a 10 entre os fragmentos, exceto dois fragmentos F6 - GR2 (Fazenda São Germano II) e F8 - B.M (Serra das Grimpas). Cada uma das plantas amostradas para o sucesso reprodutivo em cada fragmento localizou-se no centro da parcela. Todos os indivíduos adultos reprodutivos dessa espécie na parcela foram contados (Figura 7). “Plantas reprodutivas” foram definidas como sendo as plantas adultas que produziram pelo menos uma flor durante o período de floração.

Para estimar a média de plantas do fragmento foi dividido o número de plantas em todas as parcelas pelo número de parcelas.



**Figura 7.** Desenho esquemático de uma parcela com as respectivas subparcelas onde foram quantificados os indivíduos reprodutivos de *Cardiopetalum calophyllum*.

#### 4.5 - ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para testar a relação entre tamanho de fragmento e sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* e entre tamanho de fragmento e abundância do polinizador, *L. insularis*, foram utilizadas regressões lineares simples (Zar, 1999). No primeiro caso, as variáveis respostas foram: taxa de produção de frutos, folículos e sementes, no segundo a variável resposta foi à abundância do polinizador *L. insularis*. A variável explanatória para as duas hipóteses foi o tamanho do fragmento. Adicionalmente, a abundância do polinizador em cada área também foi comparada com a média de plantas adultas reprodutivas em cada fragmento utilizando regressão linear simples (ZAR, 1999) para avaliar se abundância do polinizador é dependente o número de plantas reprodutivas.

Os dados foram transformados através do cálculo do logaritmo, os pressupostos do teste foram satisfeitos, ou seja, a distribuição dos resíduos é normal e a variância dos resíduos é homogênea.

O programa ArcGIS foi utilizado para análise da paisagem, tamanho do fragmento e cálculo da distância da vegetação natural mais próxima.

## 5.0 – RESULTADOS

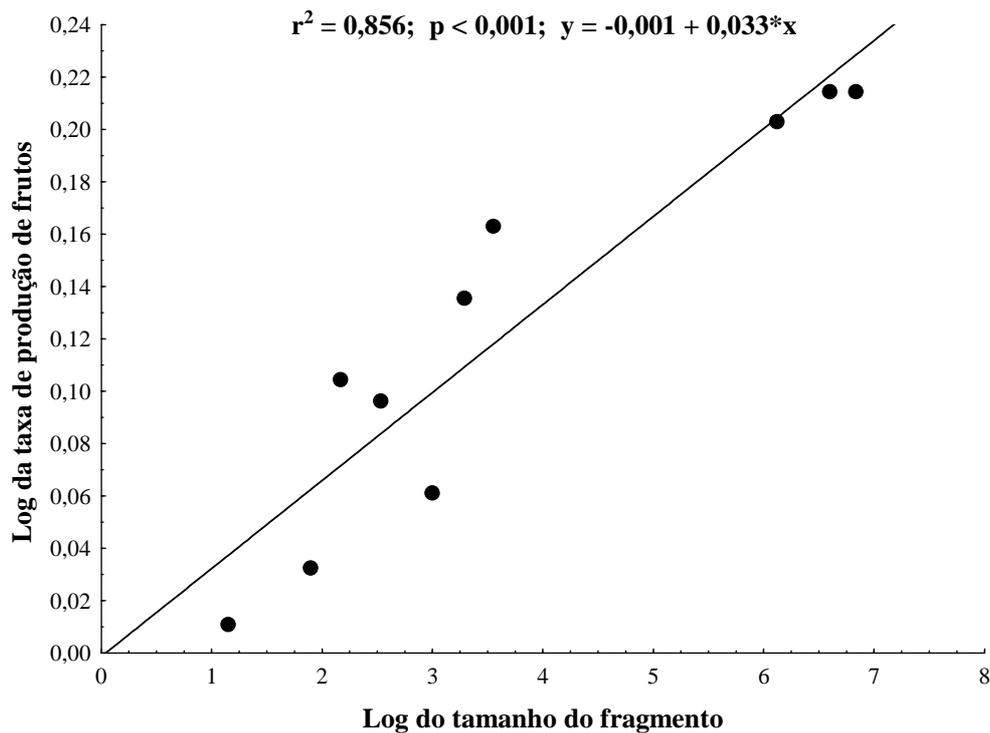
### 5.1 - TAMANHO DO FRAGMENTO E TAXA DE PRODUÇÃO DE FRUTOS E FOLÍCULOS

Um total de 4.895 botões florais foi quantificado nas 100 plantas de *C. calophyllum* no início do período de floração, dessas apenas 68 plantas produziram frutos nos 10 fragmentos amostrados. O fragmento F1- JO 2 (2,16 ha) e F2 - JO 1 (5,67 ha), os dois fragmentos menores, tiveram as menores taxas de produção de frutos e folículos entre os 10 fragmentos (Tabela 2).

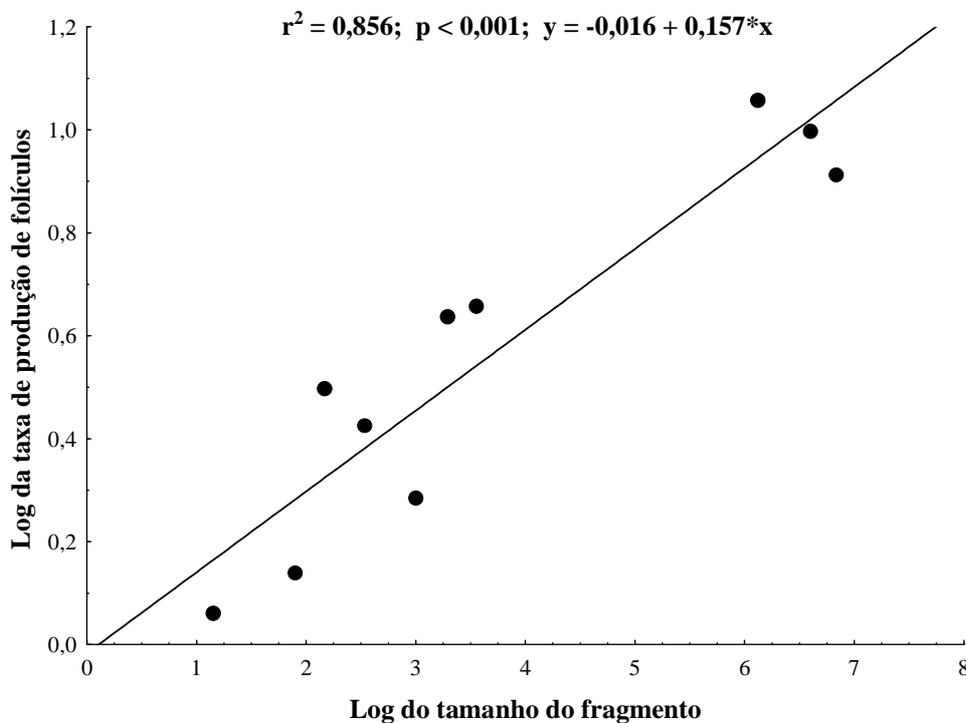
**Tabela 2.** Código, tamanho do fragmento em hectares, número de plantas que produziram frutos, número de botões florais quantificados no início do período de floração, número de frutos e folículos produzidos, taxa de produção de frutos e folículos de *Cardiopetalum calophyllum* em cada um dos 10 fragmentos de cerrado estudados.

Código	Tamanho do Fragmento (ha)	Plantas produziram frutos	Botões florais contados	Frutos produzidos	Folículos produzidos	Taxa de produção de frutos	Taxa de produção de folículos
F1- JO 2	2,16	2,00	524,00	6,00	33,00	0,01	0,06
F2 - JO 1	5,67	5,00	487,00	16,00	73,00	0,03	0,15
F3 - PM	7,74	7,00	326,00	36,00	210,00	0,11	0,64
F4 - IN1	11,61	7,00	446,00	45,00	237,00	0,10	0,53
F5 - B.E	19,08	6,00	398,00	25,00	131,00	0,06	0,33
F6 – GR2	25,83	8,00	525,00	76,00	467,00	0,15	0,89
F7 - CFH	33,84	9,00	531,00	94,00	494,00	0,18	0,93
F8 - B.M	454,95	7,00	528,00	119,00	992,00	0,23	1,88
F9 - M. F.	733,50	7,00	511,00	122,00	874,00	0,24	1,71
F10 - C.H	928,80	10,00	619,00	148,00	923,00	0,24	1,49
<b>Total</b>	-	<b>68,00</b>	<b>4.895,00</b>	<b>687,00</b>	<b>4.434,00</b>	-	-

No geral, fragmentos pequenos (< 20 ha) tiveram menor taxa de produção de frutos e folículos do que os fragmentos médios (< 20 < 100 ha) e grandes (>100 ha) (Tabela 2). A taxa de produção de frutos e folículos foi positivamente associada ao tamanho do fragmento ( $r^2 = 0,856$ ;  $p < 0,001$ ; figura 8) e ( $r^2 = 0,856$ ;  $p < 0,001$ ; figura 9), respectivamente.



**Figura 8.** Relação entre a taxa de produção de frutos da espécie vegetal *Cardiopetalum calophyllum* e o tamanho do fragmento em 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central.



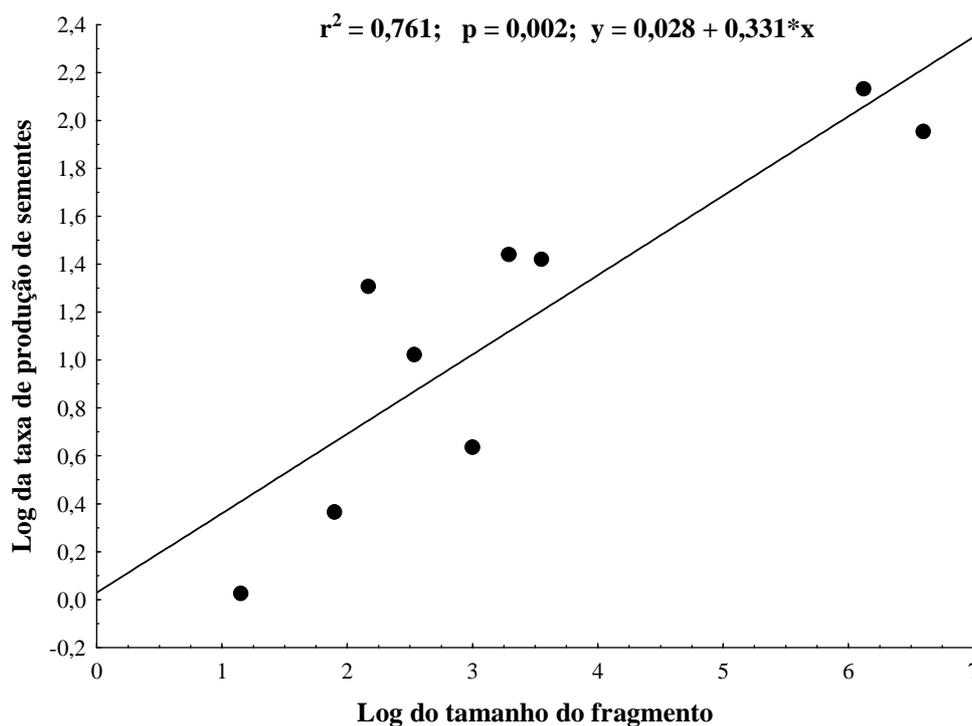
**Figura 9.** Relação entre a taxa de produção de folículos de *Cardiopetalum calophyllum* e o tamanho do fragmento em 10 fragmentos de Cerrado do Brasil Central.

## 5.2 - TAMANHO DO FRAGMENTO E TAXA DE PRODUÇÃO DE SEMENTES

Um total de 12.641 sementes foi quantificado nas 58 plantas que produziram frutos nos nove fragmentos amostrados. Igualmente ao registrado para taxa de produção de frutos e folículos, os fragmentos pequenos (< 20 ha) tiveram menor taxa de produção de sementes que fragmentos médios (< 20 < 100 ha) e grandes (>100 ha) (Tabela 3). A taxa de produção de sementes diferiu significativamente com relação ao tamanho do fragmento ( $r^2 = 0,761$ ;  $p = 0,002$ ; figura 10).

**Tabela 3.** Código, tamanho do fragmento, número de sementes, número de botões florais marcados no início do período de floração, taxa de produção de sementes de *Cardiopetalum calophyllum* em 10 fragmentos de cerrado Brasil Central.

Código	Tamanho do fragmento (ha)	Número de Sementes	Número de botões florais	Taxa de produção de sementes
F1- JO 2	2,16	14,00	524,00	0,02
F2 - JO 1	5,67	215,00	487,00	0,44
F3 - PM	7,74	879,00	326,00	2,70
F4 - IN1	11,61	794,00	446,00	1,78
F5 - B.E	19,08	354,00	398,00	0,89
F6 - GR2	25,83	1.694,00	525,00	3,23
F7 - CFH	33,84	1.668,00	531,00	3,14
F8 - B.M	454,95	3.926,00	528,00	7,43
F9 - M. F.	733,50	3.097,00	511,00	6,06
F10 - C.H	928,80	-	619,00	-
<b>Total</b>	-	<b>12.641,00</b>	<b>4.895,00</b>	-



**Figura 10.** Relação entre a taxa de produção de sementes de *Cardiopetalum calophyllum* e o tamanho do fragmento em nove fragmentos de Cerrado do Brasil Central.

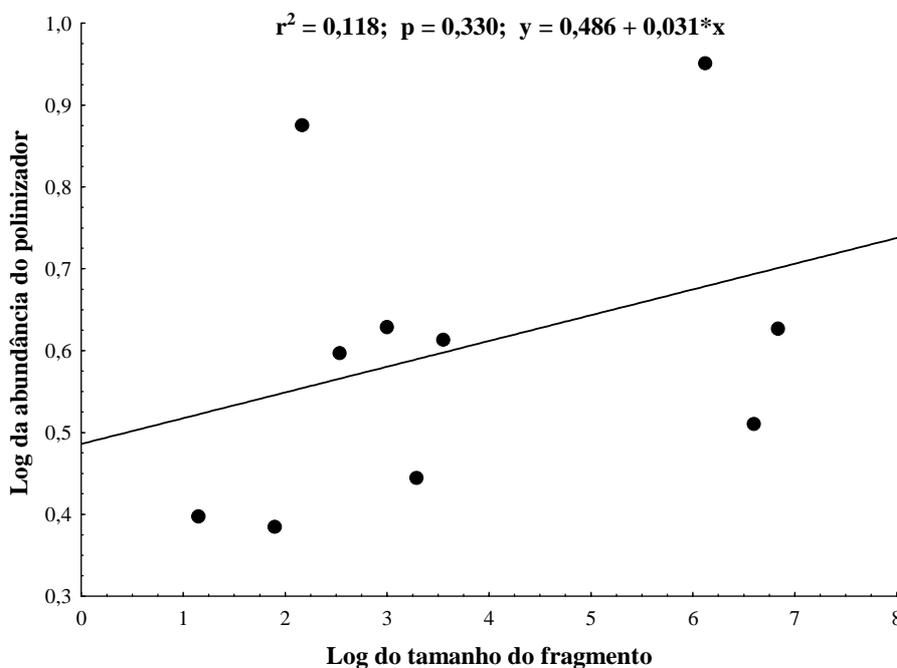
### 5.3 - TAMANHO DO FRAGMENTO E ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR

Um total de 348 indivíduos de besouros foi quantificado nas 441 flores coletadas nos 10 fragmentos. Todos os besouros pertencem à espécie *Lobiopa insularis*. O fragmento F1- JO 2 (2,16 ha) e F2 - JO 1 (5,67 ha), os menores fragmentos, apresentaram as menores abundâncias do polinizador, *L. insularis*. Entretanto, no fragmento F3 – PM, com a terceira menor área de vegetação (7,74 ha), a abundância foi a segunda maior entre os 10 fragmentos (Tabela 4).

**Tabela 4.** Código, tamanho do fragmento, número de flores de *Cardiophyllum calophyllum* onde foram coletados os polinizadores, *Lobiopa insularis*, número de polinizadores e abundância do polinizador em cada um dos 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central.

Código	Tamanho do fragmento (ha)	Flores coletadas para quantificar abundância do polinizador	Número de polinizadores	Abundância do polinizador
F1- JO 2	2,16	43,00	21,00	0,48
F2 - JO 1	5,67	49,00	23,00	0,46
F3 - PM	7,74	40,00	56,00	1,40
F4 - IN1	11,61	49,00	40,00	0,81
F5 - B.E	19,08	48,00	42,00	0,87
F6 - GR2	25,83	50,00	28,00	0,56
F7 - CFH	33,84	26,00	22,00	0,84
F8 - B.M	454,95	17,00	27,00	1,58
F9 - M. F.	733,50	72,00	48,00	0,66
F10 - C.H	928,80	47,00	41,00	0,87
<b>Total</b>	-	<b>441,00</b>	<b>348,00</b>	-

A abundância do polinizador, *L. insularis*, não está associada com o tamanho do fragmento ( $r^2 = 0,118$ ;  $p = 0,330$ ; figura 11).



**Figura 11.** Relação entre a abundância do polinizador *Lobiopa insularis* e o tamanho do fragmento em 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central.

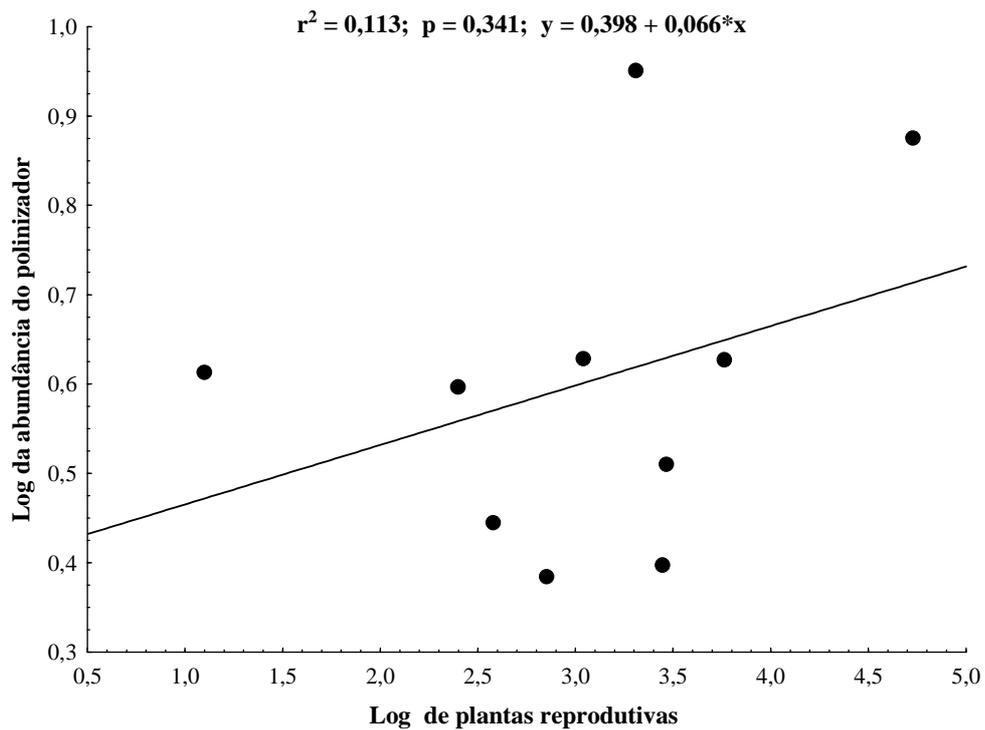
#### 5.4 - ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR E NÚMERO DE PLANTAS REPRODUTIVAS

Foram quantificadas 2.656 plantas reprodutivas de *C. calophyllum* nos 10 fragmentos. No F3 – PM (7,74 ha), terceiro menor fragmento foi registrado a maior média de plantas reprodutivas de *C. calophyllum* (média = 112,10) nas parcelas, quase o triplo registrado no maior fragmento (média = 42,00), F10 - C.H (928,80 ha). No fragmento F7 – CFH (33,84 ha) ocorreu o menor número de plantas reprodutivas, em média duas plantas por parcela (Tabela 5).

**Tabela 5.** Código, tamanho do fragmento, número de parcelas em cada fragmento, número de plantas reprodutivas de *Cardiopetalum calophyllum* em parcelas de 30 m x 30 m e a média de plantas em cada um dos 10 fragmentos de cerrado estudados.

Código	Tamanho do fragmento (ha)	Número de parcelas	Número plantas reprodutivas	Média de plantas reprodutivas
F1- JO 2	2,16	8,00	243,00	30,37
F2 - JO 1	5,67	9,00	147,00	16,33
F3 - PM	7,74	10,00	1121,00	112,10
F4 - IN1	11,61	10,00	100,00	10,00
F5 - B.E	19,08	10,00	199,00	19,90
F6 - GR2	25,83	6,00	73,00	12,17
F7 - CFH	33,84	10,00	20,00	2,00
F8 - B.M	454,95	6,00	158,00	26,33
F9 - M. F.	733,50	7,00	217,00	31,00
F10 - C.H	928,80	9,00	378,00	42,00
<b>Total</b>	-	<b>85,00</b>	<b>2.656,00</b>	-

A abundância do polinizador, *L. insularis*, também não está associada à média de plantas adultas reprodutivas de *C. calophyllum* nos fragmentos ( $r^2 = 0,113$ ;  $p = 0,341$ ; figura 12).



**Figura 12.** Relação entre a abundância do polinizador *Lobiopa insularis* e a média de plantas reprodutivas da espécie vegetal *Cardiopetalum calophyllum* em 10 fragmentos de cerrado do Brasil Central.

## 6.0 - DISCUSSÃO

O menor sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* à medida que diminui o tamanho do fragmento indica uma associação positiva entre o tamanho do fragmento e o sucesso reprodutivo dessa espécie vegetal. O menor sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* nos fragmentos pequenos não foi acompanhado da diminuição da abundância do polinizador, *L. insularis*, pois não houve uma redução significativa na abundância do polinizador à medida que houve uma diminuição no tamanho do fragmento. Esse estudo corrobora a hipótese de que fragmentos menores apresentam menor sucesso reprodutivo de *C. calophyllum* do que fragmentos maiores e rejeita a hipótese de que fragmentos menores apresentam menor abundância do polinizador, *L. insularis*, do que fragmentos maiores. Por último, também rejeita a hipótese de que a abundância do polinizador está relacionada com a média de plantas reprodutivas de *C. calophyllum* nos fragmentos.

Baixa produção de frutos e sementes em fragmentos pequenos foi observada tanto para espécies vegetais na região tropical como na região temperada (Jennersten, 1988; Jennersten & Nilsson, 1993; Aizen & Feinsinger, 1994a; Byers, 1995; Oostermeijer et al., 1995; Agren, 1996; Cunningham, 2000; Quesada et al., 2003). A baixa produção de frutos pode estar ou não associada com o declínio na abundância do polinizador (Ghazoul, 2005). Hobbs & Yates (2003) sintetizaram os efeitos da fragmentação na fertilidade de 60 espécies vegetais. Em relação aos efeitos do tamanho da área, os autores verificaram um declínio na fertilidade de algumas espécies.

Em vários estudos a associação positiva entre o tamanho do fragmento e o sucesso reprodutivo espécies vegetais ocorreram em fragmentos menores que < 5 ha (Jennersten, 1988; Becker et al., 1991; Aizen & Feinsinger, 1994a; Donaldson et al., 2002; Valdivia et al., 2006; Dunley et al., 2009). Nesse estudo essa associação também foi mais acentuada nos fragmentos < 10 ha. Entretanto, nos fragmentos com até 20 ha também houve redução no sucesso reprodutivo dessa espécie vegetal se comparado com os fragmentos acima desse tamanho. *Cardiopetalum calophyllum* pode ser mais sensível ao tamanho do fragmento, necessitando de áreas acima de 20 ha para que não diminua consideravelmente o sucesso reprodutivo.

## 6.1 - TAMANHO DO FRAGMENTO E SUCESSO REPRODUTIVO DE *Cardiopetalum calophyllum*

Em nosso estudo no bioma cerrado, foi registrado um declínio acentuado no sucesso reprodutivo de *Cardiopetalum calophyllum* à medida que houve uma redução no tamanho do fragmento. As taxas de produção de frutos, folículos e sementes no fragmento F1- JO 2 (2,16 ha) foram muito baixas. Apenas duas das 10 plantas amostradas nesse fragmento produziram frutos. Esse fato se deve provavelmente ao baixo deslocamento de *L. insularis* entre as plantas de *C. calophyllum* e a longas distâncias entre as plantas marcadas para o estudo do sucesso reprodutivo e as plantas reprodutivas dessa espécie vegetal no fragmento. Seria muito interessante investigar como se dá o deslocamento de *L. insularis* entre as plantas de *C. calophyllum* e qual a distância de outras plantas reprodutivas das plantas estudadas nos fragmentos.

Embora tenha sido encontrada uma relação positiva entre o tamanho do fragmento e o sucesso reprodutivo de *Cardiopetalum calophyllum*, a abundância do polinizador não diferiu significativamente entre fragmentos pequenos e grandes. O fragmento F1- JO 2 com a menor área de vegetação e com a maior distância da vegetação natural mais próxima teve o menor sucesso reprodutivo, enquanto os fragmentos maiores tiveram as menores distâncias da vegetação natural mais próxima e os maiores valores no sucesso reprodutivo de *Cardiopetalum calophyllum*. Uma explicação plausível seria que nos fragmentos pequenos e mais isolados o polinizador *L. insularis* dificilmente se dispersaria para fora do fragmento, limitando o fluxo gênico de *C. calophyllum* entre os fragmentos, e esse fluxo gênico limitado dentro do fragmento levaria a um aumento da endogamia dentro da população, causando falhas na fertilização e aborto de sementes durante o desenvolvimento (Gazhoul & Macleish, 2001).

Adicionalmente, o pequeno tamanho de *L. insularis* seria mais um fator que limitaria o deslocamento entre os fragmentos. Steffan-Dewenter & Tschardtke, (1999) verificaram que a média do tamanho do corpo de abelhas selvagens que visitam as flores foi maior em “ilhas de habitat” isoladas do que em ilhas não isoladas, confirmando a correlação positiva entre tamanho do corpo e distância de forrageamento. Portanto, nosso estudo propõe que o polinizador, *L. insularis*, é um polinizador muito pequeno e de baixo deslocamento. Estudos futuros relacionados ao deslocamento do polinizador, *L. insularis*, e

variabilidade genética de *C. calophyllum* nos fragmentos estudados poderão corroborar ou refutar essas proposições.

## 6.2 - TAMANHO DO FRAGMENTO, ABUNDÂNCIA DO POLINIZADOR E NÚMERO DE PLANTAS REPRODUTIVAS

Baixa produção de frutos e sementes em fragmentos pequenos pode ser devido a uma diminuição na abundância de polinizadores e de visitas dos polinizadores às flores (por exemplo, Somanathan & Borges, 2000; Lennartsson, 2002), a mudanças no comportamento de forrageamento de polinizadores não relacionados com sua abundância (Gazhoul & Macleish, 2001), ou outros fatores não relacionados com o processo de polinização (por exemplo, Molano Flores et al., 1999).

O comportamento de forrageamento de polinizadores generalistas não-específicos os torna capazes de predominar e persistir por mais tempo nos fragmentos (Murcia, 1996). Os efeitos da fragmentação de habitat também são mais prováveis de ocorrer em polinizadores especializados que dependem exclusivamente de um ou poucos táxons de plantas como fontes de alimentos, do que nos polinizadores generalistas, que são capazes de se alimentar de uma grande variedade de espécies de flores (Kunin, 1993; Bronstein, 1995). A ausência de efeito na abundância de *L. insularis* em relação ao tamanho do fragmento poderia estar mais associada ao hábito alimentar generalista deste besouro, que além de se alimentar de tecidos e polens de *C. calophyllum*, alimenta-se de seiva de plantas, frutos em decomposição no solo, (Price, 2004), sendo considerada até mesmo praga em plantações de morango (Cluigt et al., 2007). Estudos futuros sobre o hábito alimentar generalista de *L. insularis* nos ajudariam a compreender melhor a ausência de relação entre abundância do polinizador e tamanho do fragmento.

Como a abundância do polinizador, *L. insularis*, não foi afetada pelo tamanho do fragmento, acreditava-se que seria devido a um valor alto da média de plantas adultas reprodutivas nos fragmentos pequenos, o que também não foi confirmado. Se nos dois fragmentos menores tivessem ocorrido médias de plantas adultas reprodutivas aproximadamente iguais ao do fragmento F3 – PM (Tabela 5) talvez a abundância do polinizador estivesse associada à média de plantas adultas reprodutivas, pois F3 – PM é o terceiro menor fragmento e foi o que teve a segunda maior abundância do *L. insularis*. No

entanto, o valor da média de plantas reprodutivas (média = 112,10) nesse fragmento foi muito alto, uma vez que nos nove fragmentos restantes a média de plantas reprodutivas variou de 2 a 42. Portanto, contrário as nossas expectativas de que o tamanho do fragmento poderia afetar negativamente a abundância do polinizador, caso isso não acontecesse seria devido a um valor alto da média de plantas reprodutivas nos fragmentos pequenos, o que também não aconteceu, parece ter havido uma resposta idiossincrática em paisagens fragmentadas (Aizen & Feinsinger, 1994a; Harris & Johnson, 2004).

### 6.3- IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO

Seria interessante estudar áreas maiores e melhor conservadas de Cerrado para averiguar se existem outros polinizadores para *Cardiopetalum calophyllum* já extintos nos fragmentos estudados.

Lennartsson, (2002) estudando plantas que apresentam hercogamia também verificou redução na produção de sementes dessas plantas com o aumento da fragmentação local. Nossos resultados sobre a taxa de produção de sementes de *C. calophyllum* estão de acordo com os registrados pelo autor, pois *C. calophyllum* também apresenta evidente dicogamia e reduziu a produção de sementes em fragmentos pequenos. Uma revisão ou estudos de fragmentação com plantas que apresentam hercogamia esclareceria se há um padrão na resposta dessas plantas que apresentam separação espacial e temporal nas estruturas reprodutivas. Como a maioria das espécies da família Annonaceae são alógamas, pois apresentam evidente dicogamia e dependem da polinização por insetos Thysanoptera e Coleóptera (Gottsberger, 2006), seria interessante iniciar esses estudos com essa família e verificar se a fertilidade de outras espécies desta mesma família de planta também sofre os mesmos efeitos negativos da fragmentação do Cerrado. Posteriormente estenderia os estudos para outras famílias que possuam espécies que apresentem hercogamia.

Esse é o primeiro estudo no Cerrado que analisa o efeito do tamanho do fragmento no sucesso reprodutivo de uma espécie vegetal. Estudos com outras espécies ajudariam a entender se há um padrão nas respostas das espécies vegetais aos efeitos da fragmentação nesse bioma.

## 7.0 – CONCLUSÃO

De uma maneira geral o tamanho do fragmento causa mudanças no padrão de reprodução através da diminuição das taxas de produção de frutos, folículos e sementes em populações de *Cardiopetalum calophyllum* Schldl. Até mesmo em fragmentos com cerca de 20 ha populações de *C. calophyllum* tem seu sucesso reprodutivo reduzido. *Lobiopa insularis* é a única espécie que realiza a polinização de *C. calophyllum*. Contudo, a abundância do polinizador, *Lobiopa insulares*, não é dependente do tamanho do fragmento e não está relacionada com a média de plantas adultas reprodutivas.

## 8.0 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77:1779–1790.
- Aguilar, R.; Ashworth, L.; Galetto, L; Aizen, M. A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letter*, 9: 968–980.
- Aguirre, A.; Dirzo, R. 2008. Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, 141: 75-384.
- Aizen, M. A.; Feinsinger, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330–351.
- Aizen, M. A.; Feinsinger, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinator and feral honeybees in argentine “Chaco Serrano”. *Ecological Applications*, 4: 378–392.
- Aldrich, P. R.; Hamrick, J. L. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science*, 281: 103–105.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 399-422.
- Becker, P.; Moure, J. S.; Peralta, F. J. A. 1991. More about Euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 23:586–591.
- Bronstein, J. L. 1995. The plant–pollinator landscape. *Mosaic Landscapes and Ecological Processes* (eds L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam), Chapman & Hall, London, 257–288.

- Buchmann, S. L.; Nabhan, G. P. 1996. *The Forgotten Pollinators*. Island Press, Washington, DC.
- Byers, D. L. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 82: 1000–1006.
- Campbell, D.; Waser, N.; Price, M. 1996. Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, 77: 1463-1472.
- Carmo, R. M. 2005. *Biologia reprodutiva de Cabralea canjerana* subsp. *canjerana* e a influência do tamanho do fragmento florestal no sucesso reprodutivo e diversidade genética. Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre), Universidade Federal de Minas Gerais – MG, 147 p.
- Cascante, A.; Quesada, M.; Lobo, J. J.; Fuchs, E. A. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*, 16: 137–147.
- Carvalho, F. M. V.; De Marco, P. J.; Ferreira, L. G. 2009. The Cerrado into-pieces: Habitat fragmentation as a function of landscape use in the savannas of central Brazil. *Biological Conservation*, 142: 1392-1403.
- Cunningham, S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society, Series B*. 267: 1149-1152.
- Cluigt, N.; Liljesthröm, G.; Greco, N. 2007. Análisis espacio-temporal de *Lobiopa insularis* (Coleoptera: Nitidulidae) en el cultivo de frutilla. In: Congreso Argentino de Horticultura, I Simpósio Internacional sobre Cultivos Protegidos, Argentina, Resumo, 110.
- Dambrós, L. A.; Oliveira, A. B.; Del'arco, J. O.; Santos, L. M. DOS; Almeida, F. J.; Bezerra, V. M. A.; Furlanetto, D. A.; Ferreira, E. F. 1994. Zoneamento Ecológico-Econômico da Área do Aglomerado Urbano de Goiânia, 1-67.

- Dauber, J.; Biesmeijer, J. C.; Gabriel, D.; Kunin, W. E.; Lamborn, E.; Meyer, B.; Nielsen, A.; Potts, S. G.; Roberts, S. P. M.; Söber, V.; Settele, J.; Steffan-Dewenter, I.; Stout, J. C.; Teder, T.; Tscheulin, T.; Vivarelli, D.; Petanidou, T. 2010. Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach. *Journal of Ecology*, 98:188-196.
- Dick, C. W. 2001. Habitat change, African honeybees and fecundity in the Amazonian tree *Dinizia excelsa* (Fabaceae). In *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Tropical Forest* (eds. R. O. Bierregaard, C. Gascon, T. E. Lovejoy and R. Mesquita), CT: Yale University Press, New Haven, 146-157.
- Donaldson, J.; Nanni, I.; Zachariades, C.; Kemper, J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology*, 16:1267-1276.
- Dunley, B.; Freitas, L.; Galetto, L. 2009. Reproduction of *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) in resting fragmented habitats in Southeastern Brazil. *Biotropica*, 41: 692-699.
- Fuchs, E. J.; Lobo, J. A.; Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, 17: 149–157.
- Ghazoul, J.; McLeish, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology*, 153: 335–345.
- Ghazoul, J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews*, 80: 413-443.
- Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 7:315-352.

- Gottsberger, G. 1994. As Anonáceas do cerrado e sua polinização. *Revista Brasileira de Biologia*, 54: 391-402.
- Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I. 2006. Life in the cerrado: a South American tropical seasonal ecosystem. Vol. 2. Pollination and seed dispersion. Reta Verlag, Ulm, 383 p.
- Goverde, M.; Schweizer, K.; Baur, B.; Erhardt, A. 2002. Small-scale habitat fragmentation effects on pollinator behaviour: experimental evidence from the bumblebee *Bombus veteranus* on calcareous grasslands. *Biological Conservation*, 104: 293-299.
- Harris, L. F.; Johnson, S. D. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *International Journal of Tropical Insect Science*, 24: 29-43.
- Hanski, I. Metapopulations dynamics. 1998. *Nature*, 396: 41-49.
- Hobbs, R. J.; Yates, C. J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51, 471-488.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, 2: 359-366.
- Jennersten, O.; Nilsson, S. G. 1993. Insect flower visitation frequency and seed production in relation to patch size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). *Oikos*, 68: 283-292.
- Kareiva, P.; Wennergren, U. 1995. Connecting landscape to ecosystem and population processes. *Nature*, 373: 299-302.
- Klink, C. A.; Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19: 707-713
- Kolb, A. 2008. Habitat fragmentation reduces plant fitness by disturbing pollination and modifying response to herbivory. *Biological Conservation*, 141: 2540-2549.

- Krauss, S. L.; Hermanutz, L.; Hopper, S. D.; Coates, D. J. 2007. Population-size effects on seeds and seedlings from fragmented eucalypt populations: implications for seed sourcing for ecological restoration. *Australian Journal of Botany*, 55: 390-399.
- Kunin, W. E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed set. *Ecology* 74 , 2145–2160.
- Lamont, B. B.; Klinkhamer, P. G. L. ; Witkowski, E. T. F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* — a demonstration of the Allee effect. *Oecologia*, 94: 446-450.
- Laurance, W. F. 2008. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, 141: 1731-1744.
- Laurance, W. F.; Vasconcelos, H. L. 2009. Consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia. *Oecologia Brasiliensis*, 13:434-451.
- Lennartsson, T. 2002. Extinction thresholds and disrupted plant–pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology*, 83: 3060-3072.
- Lima, S. C. 1996. As veredas do Ribeirão Panga no Triângulo Mineiro e a evolução da paisagem. Tese (Doutorado em Geografia Física), USP, São Paulo: 260p.
- Liow L. H.; Sodhi, N. S.; Elmqvist, T. 2001. Bee diversity along a gradient of disturbance in tropical lowlands forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology*, 38:180-192.
- Lopes, L. E.; Buzato, S. 2007. Variation in pollinator assemblages in a fragmented landscape and its effects on reproductive stages of a self-incompatible treelet, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). *Oecologia*, 154: 305–314.
- Lorenzi, H. 2002. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Instituto Plantarum, São Paulo, 383p.

- Lovejoy, T. E. 1980. Discontinuous wilderness: minimum areas for conservation. *Parks*, 5: 5-13.
- Machado, R. B.; Ramos Neto, M. B.; Pereira, P. G .P.; Caldas, E.; Gonçalves, D. A.; Santos, N. S.; Tabor, K.; Steininger, M. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Relatório técnico não publicado. Conservação Internacional, Brasília, DF, 3-12.
- Molano-Flores, B.; Hendrix, S. D.; Heard, S. D. 1999. The effect of population size on stigma pollen load, fruit set, and seed set in *Allium stellatum* Ker. (Liliaceac). *International Journal of Plant Sciences*, 160: 753-757.
- Moura, V. P. G. 1997. A pesquisa com Eucalyptus e Pinus na região dos cerrados. In: Simpósio sobre o cerrado VII: Estratégias de Utilização, 1989, Brasília. Anais ... 2.ed. rev. Planaltina: EMBRAPA - CPAC, Brasília, 183-197.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schelhas, J., Greenberg, R. (Eds.) *Forest Patches in tropical landscapes*. Washington, D.C. – Island Press, Washington, D.C., 19-36.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; da Fonseca, G. A. B.; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Oliveira, P. E.; Gibbs, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora*, 195: 311-329.
- Oliveira, P. E. & Gibbs, P. E. 2002. Pollination and Reproductive Biology in Cerrado Plant Communities. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savana*. (Oliveira, P. E. & R. J. Marquis, R. J. eds). Columbia University Press, New York, NY, 329- 347.
- Oostermeijer, J. G. B., van Eijck, M. W. van Leeuwen, N. C. den Nijs, J. C. M. 1995. Analysis of the relationship between allozyme heterozygosity and fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Journal of Evolutionary Biology*, 8: 739- 759.

- Quesada, M.; Stoner, K. E.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-guevara, C.; Lobo, J. A. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*, 135:400–406.
- Potts, S. G.; Biesmeijer, J. C.; Kremen, C.; Neumann, P.; Schweiger, O.; Kunin, W. E. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, Tree, 1227:1-9.
- Price, J. F. 2004. Adult and larval large sap beetle (picnic beetle, nitidulid), *Lobiopa insularis*. Disponível em: <http://strawberry.ifas.ufl.edu/entomology/damaging1full.htm>. Acesso em: 10 janeiro de 2010.
- Rambaldi, D. M.; Oliveira, D. A. S. 2003. Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a Biodiversidade e recomendações de políticas públicas. MMA/SBF, Brasília, 510 p.
- Shiki, S. 1997. Sistema agroalimentar nos cerrados brasileiros: caminhando para o Caos? In: Shiki, S.; Graziano da Silva, J.; ORTEGA, A. C. (org.) Agricultura, meio ambiente e sustentabilidade do cerrado brasileiro. Uberlândia: EDUFU, 135-167.
- Silberbauer-Gottsberger, I.; Gottsberger, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Revista brasileira de biologia*, 48: 651-663.
- Silva, C. A.; Jorge, F. V.; Gonçalves, D. S. A. 2009a. Biologia e morfologia floral de *Cardiopetalum calophyllum* Schletdl.(ANNONACEAE) em fragmento florestal de Tangará da Serra-MT. In: I BIOTA – Ciclo de Estudos de Biologia de Tangará da Serra, resumo expandido, Tangará da Serra, 1-6.
- Silva, C. A.; Gonçalves, D. S. A.; Jorge, F. V. 2009b. Floração e sistema reprodutivo de *Cardiopetalum calophyllum* SCHLETDL. (ANNONACEAE), em fragmento florestal de área de Cerrado no município de Tangará da Serra-MT. In: I BIOTA – Ciclo de Estudos de Biologia de Tangará da Serra, resumo expandido, Tangará da Serra, 1-6.

- Silva, L. L. 2000. O papel do estado no processo de ocupação das áreas de cerrado entre as décadas de 60 e 80. *Caminhos de Geografia*, 1:24-36.
- Somanathan, H.; Borges, R. M. 2000. Influence of exploitation on population structure, plant spacing and reproductive success in dioecious tree species within a fragmented cloud forest in India. *Biological Conservation* 94:243-256.
- Soulé, M. E. 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, 212 p.
- Steffan-Dewenter, I.; Tschardtke, T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121:432–440.
- Valdivia, C. E.; Simonetti, J. A.; Henríquez, C. A. 2006. Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz et Pav. (Philesiaceae) in the fragmented temperate rainforest of southern South America. *Biodiversity and Conservation*, 15:1845-1856.
- Wiens, J. A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In *Ecological Communities: Conceptual 58 Issues and the Evidence* (ed. D.R. Strong Jr, D. Simberloff, L.G. Abele & A.B. Thistle), Princeton University Press, Princeton, 439-457.
- Wiens, D., Calvin, C. L., Wilson, C. A., Davern, C. I., Frank, D.; Seavey, S. R. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71:501-509.
- Zar, J. H. *Biostatistical Analysis*. 1999. Fourth Edition. Prentice Hall, New Jersey, 663 p.
- Zimmerman, M.; Pyke, G. H. 1988. Reproduction in *Polemonium*: assessing the factors limiting seed set. *American Naturalist*, 131: 723-738.