

FENOLOGIA E SUCESSO REPRODUTIVO DE
Attalea geraensis E *Syagrus petraea* (Arecaceae) NA BORDA E
INTERIOR DE UM FRAGMENTO DE CERRADO

Amira Elvia Apaza Quevedo

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista “Julio de
Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, para
a obtenção do título de mestre em Ciências
Biológicas (Biologia vegetal)**

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Abril de 2007**

FENOLOGIA E SUCESSO REPRODUTIVO DE
Attalea geraensis E *Syagrus petraea* (Arecaceae) NA BORDA E
INTERIOR DE UM FRAGMENTO DE CERRADO

AMIRA ELVIA APAZA QUEVEDO

Orientadora: LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista “Julio de
Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, para
a obtenção do título de mestre em Ciências
Biológicas (Biologia vegetal)**

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Abril de 2007**

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Estudantes Convênio Pós-graduação (PEC-PEG) da CAPES pela bolsa de Mestrado.

À Patrícia Morellato, por ter confiado em mim, pela orientação e sobretudo pela acolhida sempre atenciosa na minha estadia no Brasil.

Ao Proprietário da Fazenda “São José da Conquista” por permitir o desenvolvimento desta pesquisa nesta área.

Aos professores Germano H. Rosado Neto e Gabriel Melo da Universidade Federal do Paraná pela identificação das amostras de insetos.

Ao Pít por ter confiado em mim e ter me apoiado para conseguir a bolsa deste mestrado e em fim por tudo o que ele tem me ensinado.

Ao Julian, companheiro incondicional, pelo incentivo, força e super ajuda na tese, assim como pela felicidade nos dias do mestrado.

À minha família que mesmo longe sempre me acompanha e fica no meu coração.

A Leslie e Julieta, grandes amigas, pela força nos dias difíceis e por esses papos em espanhol que matam as saudades.

A Gabi e Meire pela grande amizade e pelos felizes dias em “família” neste tempo todo na inesquecível república das “margaritas”!.

Finalmente aos Léos, Déia, Bruno, Paula, Eduardo, Débora, Luis, Vanessa, Carol, Eliana, Rubim, Rosane, Amanda, Celinha e amigos que durante estes dois anos me mostraram a alegria, cordialidade e amizade do Brasil.

ÍNDICE

Versão em inglês

Abstract.....	1
INTRODUÇÃO.....	2
MATERIALS AND METHODS.....	4
Study species.....	4
Study area.....	5
Local microclimate.....	6
Phenological sampling and analyses.....	6
Fruit set.....	9
RESULTS.....	10
Local microclimate.....	10
Phenological patterns.....	11
Fruit set.....	14
DISCUSSION.....	14
LITERATURE CITED.....	19
Figure legends.....	24
APPENDIX.....	34

Versão em português

Resumo.....	36
INTRODUÇÃO.....	37
MATERIAIS E MÉTODOS.....	39
Espécies de estudo.....	39
Área de estudo.....	40
Microclima local.....	41
Amostragem fenológico e análise.....	42
Sucesso reprodutivo.....	45
RESULTADOS.....	46

Microclima local	46
Padrão fenológico.....	46
Sucesso reprodutivo.....	49
DISCUSSÃO.....	50
LITERATURA CITADA.....	56
Lista de Figuras.....	60
APÊNDICE.....	70

Apaza e Morellato

Edge effects on phenology of two palms in Cerrado

Reproductive Phenology and Fruit set of *Attalea geraensis* and *Syagrus petraea* (Arecaceae) on the Edge and Interior of a Cerrado Fragment¹

Amira Elvia Apaza Quevedo² & L. Patrícia C. Morellato^{2,3}

¹Dissertação de mestrado do 1° autor, junto ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

²Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes, Universidade Estadual Paulista, Cx.P.100.13506-900 Rio Claro, São Paulo, Brasil.

³Autor para correspondência: pmorella@rc.unesp.br

Artigo seguindo as normas da revista Journal of Tropical Ecology

Abstract: Edge effects include both abiotic and biological changes on environmental conditions that affect plant phenological patterns. We compared the reproductive phenology (in terms of time, duration, amplitude and synchrony), and the reproductive success (fruit set) of *Attalea geraensis* and *Syagrus petraea*, between the edge and interior of a fragment of Cerrado *sensu stricto* (a savanna vegetation), at Itirapina, São Paulo State, Brazil. Considering both abiotic and biological changes on the edge in relation to the interior, we hope to find phenological differences between these environments. A local microclimatic characterization showed differences between edge and interior on temperature, relative humidity, light intensity and canopy openness in both wet and dry seasons (except for canopy openness in the dry season possibly due to the leaf fall in the Cerrado). *Attalea* flowered mainly in the wet season and fruited all year round. *Syagrus* flowered and fruited continually, with a flower and fruit peak in October and December, respectively. Both species did not present temporal significant differences between edge and interior with regard to the reproductive phenology, duration, synchrony and fruit set. Any differences between edge and interior conditions could have been buffered by the vegetative reproduction in *Syagrus*. With regard to *Attalea*, the higher production of staminate inflorescences on the edge may be related to the greater light intensity in this environment. Edge characteristics such as the open structure of the vegetation and the low contrast with the adjacent environment, as well as the high abundance of individuals and long duration of the reproductive phenophases in these species, could have led to the neutral response observed.

Key words: Cerrado, Edge effects, Fruit set, Palms, Pistillate inflorescences, Reproductive success, Savanna, Staminate inflorescences

INTRODUCTION

One of the main causes of losses in biological diversity is the fragmentation of habitats (Whitmore 1997). Fragmentation increases the proportion of edge environments in the fragmented habitats when compared to the original habitat configuration (Kapos *et al.* 1997). The result, known as edge effect, is defined as the interaction between two adjacent ecosystems, when the two are separated by an abrupt transition (edge) (Murcia 1995). A common classification distinguishes three kinds of edge effects: abiotic effects, which involve changes in the environmental conditions that result from proximity to a structurally dissimilar matrix; direct biological effects, which involve changes in the abundance and distribution of species; and indirect biological effects, which involve changes in species interactions (Murcia 1995).

Studies have demonstrated various plant responses to edge effects in fragmented habitats (Laurence *et al.* 2003, Kapos *et al.* 1997, Murcia 1995, Williams-Linera 1990). However, little is known about phenological responses to edge effects, even though phenological patterns provide important information regarding basic ecological aspects of the species involved. The description of phenological reproductive variables in plants (Newstrom *et al.* 1994) such as the date (the month or season of the year in which the phenophase occurs), duration (length of time of each cycle or phase), amplitude (intensity or quantity of phenophases) and synchrony (the simultaneous occurrence of a particular phenological event) helps to evaluate the important aspects of plant reproduction. Studies have also demonstrated an important relationship between flowering synchrony and fruit set (Augspurger 1981, Nason & Hamrick 1997). Since edge effects include both abiotic and biological changes (Murcia 1995), and environmental conditions and biological factors are related to plant phenological patterns (Augspurger 1981, Brody 1997, Kapos 1989, Rathcke & Lacey 1985, Saunders *et al.* 1991, Smythe 1970, Wheelwright 1985), changes in phenological variables would be expected to occur in edge areas due to edge

effects. However, the focus of most studies is not specifically related to phenological variations with regard to edge effects.

Hobbs & Yates (2003) report an imbalance in the focus given to certain specific species and habitats in fragmentation studies, and suggest that a new focus, which represents various different idiosyncratic situations, would permit a more general basis for future fragmentation theories. One such highly fragmented habitat that has hardly been studied with regard to edge effects is the Brazilian Cerrado Biome (Durigan *et al.* 1994, Skole *et al.* 1994). While this biome is one of the highest priority conservation areas in the world (Arroyo *et al.* 1999), information about the phenology of its species can generally be found only at the community level and mainly from floristic inventories (Mantovani & Martins 1988, Batalha & Mantovani 2000). Only a small number of studies exist which focus on the phenology itself (Goulart *et al.* 2005). Furthermore, trees or shrubs have received most of the attention in these studies when compared to palms, even though palms are also a very important group in the Cerrado (Lima *et al.* 2003).

Some of the most common acaulescent (short-stemmed) palms in the Cerrado are *Attalea geraensis* Barb. Rodr. and *Syagrus petraea* (Mart.) Becc. (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 1996). Both species are monoecious and share the same life forms, but differ in their sexual system and reproductive strategies (*Syagrus petraea* is a clone) (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 1996). Since literature regarding the phenology of these palms is scarce, research concerning edge effects on plant phenology in the Brazilian Cerrado biome would be crucial for the understanding of plant phenological behavior in fragmented environments, and would lead to a better comprehension of fragmentation in general.

In this study, we compared the reproductive phenological behavior of *Attalea geraensis* and *Syagrus petraea*, in terms of time, duration, amplitude, and synchrony; between edge and interior areas in a fragment of Cerrado, at

Itirapina, São Paulo State, Brazil over the course of fourteen months. We also compared the reproductive success of these two species between edge and interior in terms of fruit set. These species are the only palms in this Cerrado fragment, which simplified the system under study.

MATERIALS AND METHODS

Study species

Attalea geraensis Barb. Rodr. (henceforth known as *Attalea*) is a common palm with simple, short, subterranean stems, distributed throughout Brazil (Bahia, Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo) and Paraguay (Cordillera), and is common in Cerrado vegetation or in dry forests on sandy soils, especially in stream valleys (Henderson *et al.* 1995). The stem of *Attalea* can reach 1 m in length. It has 5 to 6 leaves with a length close to 1.4 m (Lorenzi *et al.* 1996). The leaflets present a regular arrangement, spreading in the same plane with conspicuous brown scales on the lower surface. Inflorescences occur on a short peduncle and male flowers have flattened petals with 6 to 10 straight stamens. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006), suggest this species is cantharophilous. The fruits have 1 to 6 seeds, are obovoid or ovoid-ellipsoid, 5-7 cm long, 3-4.5 cm in diameter, reddish brown in color, with a few scattered endocarp fibers (Henderson *et al.* 1995). The mesocarp has a sweetish aroma that is attractive to fauna (Lorenzi *et al.* 1996). The leaves of *Attalea* are occasionally employed for thatching and the seeds are sometimes eaten (Henderson *et al.* 1995) (see Appendix).

Syagrus petraea (Mart.) Becc. (henceforth known as *Syagrus*) is a palm widespread throughout on Brazil (Bahia, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Piauí Rondônia, São Paulo), eastern Bolivia (Santa Cruz) and eastern Paraguay (Amambay, Caaguazú) (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 1996). It is found in Cerrado vegetation, on sandy to red clay based soils in both forested and open areas. It is also common in disturbed habitats and occurs in *Pinus* plantations close to the study area. It has short and subterranean stems,

it can be solitary or clustered, and rarely reaches over 1 m in height (Henderson *et al.* 1995). The leaves are 20-130 cm long, with leaflets arranged regularly, spreading in the same plane, or clustered and spreading in slightly different planes. Each palm has up to 9 flowering branches, with erect inflorescences, up to 60 cm long. Inflorescences are paniculate with 4 to 8 triads proximally, composed of one pistillate and two staminate flowers, and only staminate flowers distally (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). *Syagrus* is also cantharophilous (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). The fruits are ellipsoid, 2-3 cm in length and 1-2 cm in diameter, generally with one seed and a green brown tomentum (Henderson *et al.* 1995). Seeds suffer high predation by fauna (Lorenzi *et al.* 1996). The leaves are used to make brooms and baskets (Henderson *et al.* 1995) (see Appendix).

Study area

We conducted this study in a fragment of cerrado *sensu stricto* of approximately 240 ha, 770 m asl, located in the “Fazenda São José da Conquista” (22°10' S 47°52' W), Itirapina, São Paulo State, Brazil. According to the classification of Köepen, the climate of the region is cwa (humid mesothermic with dry winters and rainy summers). The region experiences an average annual rainfall of 1500 mm, and an average temperature of 22 °C. Data from the last 30 years obtained from the “Centro de Recursos Hídricos e Ecologia Aplicada” (CRHEA, USP-São Carlos) indicate a dry season from April to September and a wet season from October to March (Figure 1a). Figure 1b shows the precipitation and temperature data for the region during the study years. The best represented families in the fragment are Fabaceae, Myrtaceae, and Vochysiaceae (P. Reys unpubl. data). From the Arecacea family, only *Attalea geraensis* and *Syagrus petraea* are present in the fragment. While this fragment is mainly surrounded by pasture for cattle grazing, the edge environment in our specific study area is mostly adjacent to a 5 m wide path of bare earth, with more cerrado on the other side. The edge age is approximately 30 years old. The region soil structure is largely (c. 46%) made up of drain soils, which are deep, acidic, poor in nutrients and highly saturated with aluminum (Adámoli *et al.* 1987).

Local microclimate

For the sampling of both microclimatic conditions and phenology we installed on the edge environment eight plots of 25 m x 4 m spaced at 50 m intervals along the eastern edge of the fragment. In the cerrado fragment another eight plots of 25 m x 4 m, located parallel to the edge plots, but at least 100 m towards the interior were used. The microclimatic conditions of both the edge and interior environment were compared by monitoring temperature, relative humidity, light intensity and canopy openness. We monitored temperature, relative humidity (RH) and light intensity using a digital datalogger (HOBO[®] onset corp. model H08-004-02), which was sampled once during both the wet season (in February 2005) and the dry season (in August 2006). We placed the HOBO datalogger on the ground at six points in each plot (see plot description below) for three minutes per point in the wet season, and at three points in each plot for three minutes per point in the dry season. The samples were taken between 1100 to 1300 h. Due to logistical problems, we were unable to get any recordings for temperature and relative humidity analyses in one of the plots on the edge and interior during the wet season. We tested the difference in canopy openness between the edge and interior using an index obtained from hemispherical canopy photographs taken from 1 m above ground level with a NIKON FC-E9 fish eye lens on a COOLPIX 8700 digital camera and analyzed using Gap Light Analyzer software version 2.0 (Frazer *et al.* 1999). We photographed three points in each plot in the wet (February 2007) and dry season (August 2006). For each variable, we obtained the average value per plot and the difference between the edge and interior environment was evaluated using the Mann-Whitney test (Zar 1996) with plots per environment as replicates.

Phenological sampling and analyses

The palms were sampled in each plot. Since the plots did not always include a sufficient number of mature individuals, distinguished by the presence of remnants of peduncular bracts, other mature individuals growing close to the plots (1 to 3 m from the limits of the plot, but no more than 5 m from of the edge

in the edge plots) were included until at least 10 individuals were sampled in each plot area (henceforth called area). All *Attalea* and *Syagrus* individuals in each area were tagged with aluminum plates. We tagged 114 individuals of *Attalea* in both edge and interior areas, and 166 and 124 individuals of *Syagrus* in edge and interior areas respectively (Table 1). Since *Syagrus* is a clone, and it is unclear whether each ramet belongs to different genets, we tagged all ramets and treated them as independent individuals in the analyses.

Approximately every two weeks, from July 2005 to May 2006, and monthly from June to August 2006, we registered the flowering and fruiting phenophases in each individual. The flowering phenophase was divided into inflorescence bud, when inflorescences are elongating into bud; and flowering, when buds were open (see Appendix). For flowering, in each individual we registered: 1) Number of Inflorescence buds; and 2) Number of flowering inflorescences. Since these species have different sexual systems, flowering inflorescences were classified in *Attalea* as: staminate inflorescences (with staminate flowers only or with few sterile pistillate flowers) and pistillate inflorescences (with some sterile staminate flowers); while in *Syagrus* the classifications were: staminate phase inflorescences and pistillate phase inflorescences (since this species displays dychogamy or protandry). Note that Henderson (2002) reports that *Attalea* also displays staminate and pistillate inflorescences (with mixed flowers), but we did not encounter these in our study. Later, in each flowering inflorescence we registered the 3) Number of staminate and pistillate flowers, using different methodologies for each species. In *Attalea*, we placed a mesh net under each male inflorescence to collect the fallen staminate flowers. Since some of the male inflorescences could not be collected, the flower scars on the inflorescences were counted. Given their lower numbers and the fact that they remain on the inflorescence throughout the phenophase, we counted pistillate flowers directly on the inflorescence. In *Syagrus*, we counted the staminate flower scars on each inflorescence just after the pistillate phase anthesis to avoid any interference in the pollination process. Similar to *Attalea*, pistillate flowers were counted directly on the inflorescence. For fruiting we registered

the: 4) Number of infrutescences per individual and 5) Fruits per infrutescence. We could not differentiate immature and mature fruits, because mature fruits did not present a distinctive coloration and they fell immediately after maturing.

The phenological behavior was described based on the mean percentage of individuals showing a certain phenological event (Bencke & Morellato 2002) in each environment for each date.

The duration was obtained as the mean number of fortnights of inflorescence buds/individual and infrutescences/individual. When an individual had more than one inflorescence bud or infrutescence, we calculated the mean duration of the inflorescence buds or infrutescences for each individual. We estimated the mean duration per area and used the means as replicates in the Mann Whitney Test (Zar 1996) to compare differences between edge and interior.

The amplitude was determined as the number of inflorescence buds/individual, and number of staminate and pistillate flowers/flowering inflorescence. To evaluate differences in the amplitude over time, we calculated the mean of inflorescence buds/individual, infrutescence/individual (only in *Syagrus*) and fruits/infrutescence for each observation date. For flower and fruit analyses, when we had more than one flowering inflorescence or infrutescence per individual, we calculated the mean number of staminate and pistillate flowers/flowering inflorescence and mean number of fruit/infrutescence for each individual and used only one value per individual.

We obtained the mean number of fertile individuals in edge and interior areas in both species, and the mean number of individuals with staminate and pistillate inflorescences in *Attalea* only. We tested for differences between edge and interior environments by applying the Mann Whitney Test (Zar 1996).

Attalea presented two fruiting events, but just complete phenophase data of the first event (beginning in 2005) were used to calculate duration. *Syagrus* phenophases were continuous and, since it was difficult to distinguish the

beginning from the end of each event, all dates sampled (July 2005 to August 2006) were considered in all analyses. Also, only inflorescence buds and infrutescences with complete phenophases were used for the duration.

We obtained the Augspurger (1983), index to determine the synchrony of the palm phenophases in the edge and interior areas. We measured with this index (X_i) the extent of overlapping in the phenophase period between pairs of individuals:

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1} \right) (1/f_i) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

Where e_j is the number of fortnights in which plants i and j are both in the same phenophase ($j \neq i$), f_i is the number of fortnights during which plant i presents the phenophase, and n is the number of individuals in the population considered. X_i varies from 0 (total lack of synchrony) to 1 (perfect synchrony). A measure of the overall synchrony (Z) of a certain population is obtained by averaging the individual synchronies.

$$Z = \frac{X_i}{n}$$

Using this method, we obtained one synchrony value for each area, and later we use these data to compare differences between edge and interior environments, with the Mann Whitney Test (Zar 1996).

We could not determine the duration and synchrony of flowering in either species because the anthesis lasted for less than one fortnight. Therefore, only one data point per inflorescence was available, and the duration for any inflorescence was always one fortnight.

Fruit set

We used the fruit set to express the reproductive success because it was difficult to count seeds without destroying the fruit, and we needed to follow the complete fruiting period. Since each pistillate flower of *Attalea* and *Syagrus* has only one ovary, we used data from phenological sampling to determine the fruit

set, given by the proportion of pistillate flowers that are transformed into fruits in an infructescence. Considering that in *Syagrus* the majority of fruits were aborted in up to the second fortnight after the anthesis, we used the number of fruits formed on the second fortnight to obtain the fruit set in each infructescence. In *Attalea* we used only the second fruiting event for which we had the previous number of pistillate flowers. When an individual had more than one infructescence, the mean fruit set per individual was obtained. Differences between edge and interior environments were subsequently examined using a Mann Whitney test (Zar 1996) with the mean fruit set of areas.

Given that the fruit set can be related to the timing of flowering, we also analyzed the variation of the mean fruit set per date, in each area and, subsequently, on the edge and interior environments. For all statistical tests we used statistical significance at $p < 0.05$.

RESULTS

Local microclimate

There was a significant statistical difference between edge and interior environments in the three climate parameters we analyzed in each season. Temperature was higher on the edge than in the interior ($U=1$, $p=0.003_{\text{wet season}}$, $n=7$; $U=8$, $p=0.012_{\text{dry season}}$, $n=8$) (Figure 2a) while the relative humidity was lower on the edge than in the interior ($U=5$, $p=0.013_{\text{wet season}}$, $n=7$; $U=5$, $p=0.005_{\text{dry season}}$, $n=8$) (Figure 2b). The light intensity was greater on the edge than in the interior (dry season $U=7$; $p=0.001$; $n=8$) (Figure 2c). The canopy openness percentage between edge and interior was statistically different in the wet season ($U=4$; $p=0,003$; $n=8$) but, although greater values were found on the edge, the statistical analysis did not show any significant difference during the dry season ($U=16$; $p=0.093$; $n=8$) (Figure 2d).

Phenological patterns

a) Time and phenological description

Attalea inflorescence buds occurred mainly during the wet season, from December to August (Figure 3a), with the highest number of individuals in the first fortnight of March for both the edge and interior (Figure 3b). Flowering occurred from February to August (Figure 3a). The highest number of individuals with staminate inflorescences was observed in the second fortnight of April on both edge and interior (Figure 3c), and with pistillate inflorescences in the first fortnight of March and April on the edge and interior, respectively (Figure 3d). We observed individuals of *Celetes fadermani* Boheman, 1844 and *Celetes sp.* (Lycidae), *Lobiopa sp.*, *Colopterus sp.* and *Mistrops sp.* belonging to the Nitidulidae family, and other individuals of Curculionidae and Eirrhiniinae on *Attalea* staminate inflorescences. Also bees of *Trigona spinipes* (Fabr.) were observed on the inflorescences of both *Attalea* and *Syagrus*. Fruiting was continuous throughout the year, with minimum values registered from March to April (Figure 3a). Once the highest value of fruiting was achieved, in August on the edge and in June in the interior, it was maintained until November (Figure 3d) when fruit dispersal began. The edge presented a higher percentage of palms fruiting than the interior in the first event (Figure 3d).

Syagrus exhibited a continual reproductive phenology, with variations in the number of individuals in each phenophase throughout time (Figure 4a). Inflorescence buds occurred mainly in May on the edge and in March in the interior, with only a few individuals carrying inflorescence buds in January on the edge and in November to December in the interior (Figure 4b). The event in 2005 was incomplete; therefore, we were unable to define the date in which more individuals had inflorescence buds. Flowering increased in October 2005 and in August 2006 (Figure 4a). There was no evident difference between the edge and interior in either staminate or pistillate phases (Figures 4c, d). Although on the edge the curves were smoother than in the interior, this was a result of the higher total number of individuals in the interior. Fruiting phenology

suggests that fruits were ripened or aborted continuously throughout the year, with only a few individuals fruiting from May to June (Figure 4a). The largest number of individuals fruiting was in the second fortnight of November in the interior and in December on the edge, with the interior presenting a higher percentage of palms fruiting than the edge (Figure 4d).

b) Duration

Inflorescence buds of *Attalea* had a mean duration of 4.8 fortnights in both the edge and interior (Table 2) with no significant statistical difference between the environments (U=28.5; p=0.71; n=8). Infrutescence duration of *Attalea* varied from 13.3 to 13.5 fortnights on the edge and interior respectively (Table 2) and did not differ significantly (U=26.5; p=0.56, n=8).

Individuals of *Syagrus* presented a mean duration of inflorescence buds of 8.0 fortnights on the edge and 7.9 on the interior (Table 2) and no significant difference was found between the two environments (U=28.5; p=0.71; n=8) (Table 2). Infrutescence duration of *Syagrus* was 5.4 and 5.1 fortnights on the edge and interior respectively (Table 2), and did not differ significantly (U=26; p=0.53, n=8).

c) Amplitude

The *Attalea* palms generally produced only one inflorescence bud per individual (Figure 5a). The production of two inflorescence buds per individual was more commonly observed on the edge than in the interior and three inflorescence buds were rare in either environment (Figure 5a). Most staminate inflorescences presented 400 to 800 flowers in both the edge and interior, but twice the number of staminate inflorescences were registered on the edge (Figure 6a). Pistillate inflorescences presented 5 to 15 flowers in the interior, while for the edge this parameter varied widely (Figure 6b). The mean number of inflorescence buds produced per individuals of *Attalea* on the edge was higher at the beginning of flowering, whereas individuals in the interior produced more at the end (Table 3). *Attalea* presented a rapid loss of mature fruits both

on the edge and in the interior, starting in February until the second fortnight in March when no individual was registered with fruits in the interior (Table 3). When the second fruiting event (2006) occurred, we also observed an elevated loss of fruits per infrutescences in the interior (Table 3).

Syagrus produced more individuals with one or two inflorescence buds on the edge while individuals with three inflorescence buds were more common in the interior (Figure 5b). Inflorescences of *Syagrus* produced 50 to 150 flowers per staminate phase in both the edge and interior (Figure 6c) and 10 to 15 flowers per pistillate phase (Figure 6d). We observed the highest mean number of inflorescence buds per individual in *Syagrus* during 2006 (Table 3), from the second fortnight of April to June on the edge and from the second fortnight of May to June in the interior. *Syagrus* individuals presented more infrutescences in December on the edge and in February in the interior (Table 3). The highest value of mean number of fruits per infrutescence was reached in October in 2005 for both the interior and the edge. During 2006 the highest value occurred in August for the edge and interior (Table 3).

We did not find significant statistical differences between edge and interior in any species in terms of number of fertile individuals ($U=31$; $p=0.91$ *Syagrus*, $n=8$; $U=30.5$; $p=0.87$ *Attalea* $n=8$) or individuals with pistillate inflorescences in *Attalea* ($U=26$; $p=0.81$; $n=8, 7$). Only the number of individuals with staminate inflorescences in *Attalea* had a marginal statistical difference between edge and interior ($U=11$; $p=0,049$; $n=8, 7$).

d) Synchrony

The index of synchrony for inflorescence buds in *Attalea* was 0.5 for the edge and interior (Table 2), and did not differ significantly ($U=21$; $p=0.41$; $n=7, 8$). Fruiting synchrony index was also intermediate, varying from 0.6 to 0.5 for the edge and interior respectively (Table 2). There was no significant statistical difference in the fruiting synchrony between edge and interior ($U=22$; $p=0.49$, $n=7, 8$).

Similar results were found for *Syagrus*, with a synchrony index of 0.5 for the edge and interior for both inflorescence buds and for fruiting (Table 2). No significant statistical difference between edge and interior was found in either inflorescence bud or fruiting synchrony ($U=29$; $p=0.75_{\text{Inflorescence bud, n=8}}$; $U=31$; $p=0.92_{\text{Fruiting; n=8}}$)

Fruit set

Attalea displayed a mean fruit set percentage of up to 80% and did not reveal any significant difference between edge and interior ($U=27$, $p=0.91$; $n=8$, 7) (Table 2).

The mean fruit set percentage was lower for *Syagrus*, reaching up to 38% and there was no significant statistical difference between edge and interior ($U=31$, $p=0.91$; $n=8$) (Table 2).

There was no marked difference in the fruit set percentage over time between edge and interior in both species (Table 3).

DISCUSSION

The reproductive phenology of *Attalea* occurred mainly in the wet season. While the population flowers for a long period of time (six months), each individual only presents inflorescences or inflorescence buds for a short period (a mean of 2.5 months). The synchrony values suggest a certain level of segregation among individuals during flowering periods. Fruiting, on the other hand, was prolonged at both the population and individual level, with fruits remaining immature in infrutescences for at least six months, and being dispersed for another three months during the wet season. Synchronic ripening is reported for nonspiny cocosoid palms by Henderson (2002). Fruit maturation that occurs only after the beginning of the wet season has been observed for other animal dispersed species of the Cerrado, since the animals become more active in this period than in the dry season (Batalha & Mantovani 2000, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Syagrus reproduced throughout the year, like in other areas of Cerrado (Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger 2006). However, we observed higher numbers of individuals flowering or fruiting in certain months of the year. *Syagrus* displayed intermediate synchrony in flowering, but inflorescence buds lasted longer than in *Attalea*. Fruiting was prolonged at the population level, but infructescence duration was shorter at the individual level, suggesting certain segregation among genets. Similar to *Attalea*, in *Syagrus* there were more individuals with infructescences in the wet season probably related to the animals being more active (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Even though none of the phenophase peaks coincided between *Syagrus* and *Attalea*, a large proportion of the flowering bud and fruiting periods overlapped. Only flowering showed evidence of segregation, with *Syagrus* presenting more individuals with flowering inflorescences just after the flowering peak of *Attalea* during the dry season. This segregation can be advantageous to both species because it reduces the level of competition for pollination via beetles. We observed more beetles visiting flowers of *Attalea* than *Syagrus*, but Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger (2006) indicate that *Syagrus* relies to a greater extent on beetles for pollen transfer. Some of the beetle genus found on *Attalea* was reported as their main pollinators by Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger (2006). Bees of *Trigona spinipes* (Fabr.) were observed on the inflorescences of both species but their contribution as pollinators is secondary, when compared to beetles. Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger (2006) reported a flowering peak of cantharophilous species in December in another Cerrado area. If this pattern is occurring in our study area, both palms may be avoiding competition by pollinators with the guild of beetle-pollinated species.

Regarding the climatic variables, our results indicated higher values in temperature and light intensity on the edge and lower values for relative humidity. These differences have been widely reported in forests including Amazonian, Indian, Tanzanian and red pine managed fragments (Brothers and Spingarn 1992, Cadenasso *et al.* 1997, Kapos 1989, Kapos *et al.* 1997, Matlack

1993, Newmark 2001, Newmark 2005, Saunders *et al.* 1999). Similar to other studies, we found differences in canopy openness between edge and interior areas (Brothers and Spingarn 1992, Kapos 1989, Matlack 1993), but only for the wet season. One explanation may be that in the dry season, the majority of the Cerrado trees lose their leaves (Batalha & Mantovani 2000, Miranda 1995), which may produce a more homogeneous environment between edge and interior.

Considering that climatic factors are reported as the main regulators of plant phenology (Borchert 1980, Opler *et al.* 1980, Reich & Borchert 1982, Wright & Cornejo 1990), microclimatic differences between edge and interior would be expected to influence plant phenology. However, in our study, the majority of the phenological variables for *Attalea* and *Syagrus* did not differ between edge and interior. Very few differences were found in the flowering and fruiting peaks between the two environments. Furthermore, these differences were based on quite low numbers of individuals with inflorescences and infructescences in both species. Although *Syagrus* had a higher number of individuals in these phenophases, there was no evident peak, and therefore it is difficult to affirm if the observed differences are a consequence of edge effects. No literature exists to either support or contradict this conclusion, since the few existent studies evaluating phenological variations between edge and interior have only assessed the effects of isolation and fragment size on certain plant phenophases (Adler & Kiepinski 2000, Fuchs *et al.* 2003, Nason & Hamrick 1997, Restrepo *et al.* 1999).

The most evident difference observed in our study was the higher production of staminate inflorescences by *Attalea* on the edge. This is probably due to the observed higher levels of light intensity on the edge compared to the interior. Genets of *Oenocarpus mapora* H. Karst. show a larger percentage of flowering in secondary forests, due to a greater incidence of light (De Steven *et al.* 1987), and this direct relationship between flowering and light was also detected for *Astrocaryum mexicanum* Liebm., 1850 (Piñero & Sarukhán 1982). Moreover

several non-palm tree species increase flower production when in isolation, again due to the greater incidence of light (Burgess *et al.* 2006, Fuchs *et al.* 2003).

A collection of factors may have influenced the neutral response of *Syagrus* and *Attalea* to edge effects, for most phenological variables. With regard to edge characteristics, the age, contrast with the matrix, and structure would contribute to this answer. For a neutral response, the edge in our study is 30 years old and may be so old that the edge effects have diminished over time. According to certain studies, old edges can lose their capacity for influence (Kapos *et al.* 1997, Restrepo *et al.* 1999). The contrast between the edge and the matrix is also determinant (Kapos *et al.* 1997) and in our study it may be reduced. Our edge contrasts with a wide path separating the edge by 5m from another Cerrado edge – a distance which may not be limiting plant-animal interactions. Additionally, the structural characteristics of an edge determine the depth of the edge effect (Didham and Lawton 1999, Wales 1972). The cerrado *sensu stricto* is formed by trees of a low height (Fidelis & Godoy 2003) and a discontinuous, open canopy producing a more homogenous condition for light entry both on the edge and in the interior. Since the species composition in both environments did not show great differences (P. Reys pers. comm.), this also supports a neutral answer.

The most well known biotic strengths regulating phenological patterns are pollination, dispersion and seed predation (Augspurger 1981, Augspurger 1996, Brody 1997, Smythe 1970, Stiles 1977, Wheelwright 1985). Studies which evaluate edge effects on pollination of various species have not reached a consensus, but the majority indicate a more direct relationship with the size of the fragment than with the distance from the edge (Aizen & Feisinger 1994, Jennersten 1988, Spears 1987). With respect to seed predation in palms, Fleury & Galleti (2004) indicate both high or low predation in edge areas, depending on the species involved and the abundance of predators. Even less is known about edge effects on seed dispersal. The neutral response we

observed for *Syagrus* and *Attalea* between the edge and interior of the Cerrado suggests that animal populations do not vary drastically in terms of abundance in both environments or that palms present a compensatory behavior with respect to such changes.

We also did not find any difference in the fruit set between the edge and interior environments in either of the species evaluated. The revision of Burgess *et al.* (2006), reported similar results. However, although 31% (26 species) of the studies surveyed show effects which were not significant, these results do not necessarily correspond to studies of edge effects, but rather to various aspects of fragmentation.

Studies show that fruit set reduces when a limitation exists in the transference of compatible pollen between distant individuals (Aizen & Feinsinger 1994, Fuchs *et al.* 2003, Ghazoul 2004). These limitations can be produced by variations in the synchrony of flowering, since it determines reproductive synchrony with potential mates (Augspurger 1981, Marquis 1988). In our study, *Attalea* and *Syagrus* individuals occur at high densities. The synchrony of flowering buds did not differ between edge and interior, therefore no difference in fruit set would be expected either. However, it should be noted that our analysis of the fruit set of *Attalea* did not consider the entire period of fruiting for this species and we observed a large loss of fruit/infructescence by predation in the interior during the second fruiting event.

Some ecological characteristics of *Attalea* and *Syagrus* may also have contributed to the neutral responses observed in our study. Their homogeneous and abundant distribution and phenological behaviors, allowing an almost unrestricted availability of resources both spatially and temporally, in both edge and interior may have contributed to maintain populations of animals which use these resources in both environments. Consequently the reproduction of these plant species would respond in a similar way both on the edge and in the interior. This effect may not be as important in *Syagrus* since, in addition to

sexual reproduction, it can also reproduce vegetatively throughout the year, via ramet production (Mendoza & Franco 1998). Hence it is not so dependent on animal interactions. Vegetative reproduction in *Syagrus* can also explain the lower fruit set when compared to *Attalea*, due to its high level of abortions, similar to other clones (Mendoza & Franco 1998).

Neutral effects such as the ones found in our study are rarely reported, and common species such as these palms are also only studied occasionally because of their elevated resistance to disturbances. However, the detailed knowledge of their ecology on edge and interior environments can elucidate the mechanisms which lead to this resistance – which are important for providing the construction of a more complete theory about fragmentation effects on natural vegetation.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was possible due the “Bolsista da CAPES/CNPq-IEL Nacional-Brasil” fellowship. We also thank the insect samples identification by Germano H. Rosado Neto and Gabriel Melo, Universidade Federal do Paraná. LPC Morellato receives a research productivity fellowship and grant from CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa). The Phenology Laboratory facilities have been supported by FAPESP and CNPq.

LITERATURE CITED

- ADÂMOLI, J., MACÊDO, J., AZEVEDO, L.G. & NETTO, J.M. 1987. Caracterização da região dos Cerrados. Pp. 33-98. In: Goedert, W.J. (ed.). *Solos dos Cerrados: tecnologias e estratégias de manejo*. São Paulo: Nobel. 422 pp.
- ADLER, G.H. & KIELPINSKI K.A. 2000. Reproductive phenology of a tropical canopy tree, *Spondias mombin*. *Biotropica* 32: 686–692.
- AIZEN, M.A. & FEINSINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351.
- ARROYO, M.T.K., ROZZI, R., SIMONETTI, J.A., MARQUET, P. & SALABERRY, M. 1999. Cerrado. Pp. 148-175 in Mittermeier, R.A., Myers, N., Gil, P.R., Mittermeier, C.G (eds.).

- Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions.* CEMEX, Mexico. 430 pp.
- AUGSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62:775–788.
- AUGSPURGER, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15:257-267.
- AUGSPURGER, C.K. 1996. A cue for synchronous flowering. Pp. 133-150 in. Leigh, E.G., Jr., Rand A.S., & Windsor D.M. (Eds.). *The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 503 pp.
- BATALHA, M. A & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brasil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60:129-145.
- BENCKE, C.S.C., MORELLATO, L.P.C. 2002. Comparison of two methods of plant phenology estimation, their interpretation and representation. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269-275.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology* 61:1065–1074.
- BRODY, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78:1624-1631.
- BROTHERS, T.S. & SPINGARN, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old growth forests. *Conservation Biology* 6:91-100.
- BURGESS, J.V., KELLY, D., LADLEY, J.J., ROBERTSON, A.W., 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30: 179–190.
- CADENASSO, M.L., TRAYNOR, M.M., & PICKETT, S.T.A. 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 774-782.
- DE STEVEN, D., WINDSOR, D.M., PUTZ, F.E., & DE LEÓN, B., 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19:342-356.
- DIDHAM, R.K. & LAWTON, J.H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31:17-30.
- DURIGAN, G., LEITÃO-FILHO, H.F., RODRIGUES, R.R. 1994. Phytosociology and structure of a frequently burnt cerrado vegetation in SE-Brazil. *Flora* 189:153-160.

- FIDELIS, A.T., & GODOY, S.A.P. 2003. Estrutura de um cerrado stricto sensu na Gleba Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Botanica Brasilica* 17:531-539.
- FLEURY, M. & GALETTI, M. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica* 26:179-184.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., & LERTXMAN, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA) version 2.0*: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA. 36 pp.
- 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. 2004. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica* 36:156-164.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. 2006. *Life in the Cerrado: a south american tropical seasonal vegetation*. Vol.II. Pollination and seed dispersal. Ulm: Reta Verlag, Germany. 383 pp.
- GOULART, M.F., LEMOS FILHO, J.P., & LOVATO, M.B. 2005. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. *Annals of Botany* 96:445-455.
- HENDERSON, A. 2002. *Evolution and ecology of palms*. New York Botanical Garden Press, New York. 259 pp.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. *Field Guide to the Palms of the America*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 352 pp.
- HOBBS, R.J. & YATES, C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing 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.
- KAPOS, V. 1989 Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.
- KAPOS, V., WANDELLI, E., CAMARGO J.L., & GANADE G. 1997. Edge-related changes in Environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. Pp. 33-44 in Laurence W.F. & Bierregaard, R.O.Jr., (eds). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- LAURANCE, W.F., MERONA, J.M.R.D., ANDRADE, A., LAURANCE, S.G., D'ANGELO, S., LOVEJOY, T.E., VASCONCELOS, H.L., 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 343-347.

- LIMA, E.S., FELFILI, J.M, MARIMON, B.S. SCARIOT A. 2003. Diversidade, estrutura e distribuição espacial de palmeiras em um cerrado *sensu stricto* no Brasil Central – DF. *Revista Brasileira de Botânica* 26:361-370.
- LORENZI, H., SOUZA, H.M., MEDEIROS-COSTA, J.T., CERQUEIRA, L.S.C., BEHR, N. 1996. *Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas*. Nova Odessa: Plantarum Ltda. Brazil. 303 pp.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11:101-112.
- MARQUIS, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69:1552-1565.
- MATLACK, G.R. 1993. Microenvironmental variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66:185-194.
- MENDOZA, A. & FRANCO, M. 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany* 85:521–527.
- MIRANDA, I. S. 1995. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de Alter-do-Chão, PA. *Revista Brasileira de Botânica* 18:235-240.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Tree* 10:58-62.
- NASON, J.D. & HAMRICK, J.L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of Neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264–276.
- NEWMARK, W.D. 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: Dynamic Patterns. *Biotropica* 33:2–11.
- NEWMARK, W.D. 2005. Diel variation in the difference in air temperature between the forest edge and interior in Tanzania. *African Journal of Ecology* 43:177-180.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OPLER, P.A., G.W. FRANKIE, H.G. BAKER. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167–188.
- PINERO, D., & SARUKHAN, J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70:461-472.
- RATHCKE, B., LACEY, E.P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16:179–214
- REICH, P.B., & BORCHERT, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294–299.

- RESTREPO, C., GÓMEZ, N. Y HEREDIA, S. 1999. Anthropogenic edges treefall gaps and fruit-frugivore interactions in a Neotropical montane forest. *Ecology* 80:668-685.
- SAUNDERS, D.A., R.J. HOBBS, & MARGULES, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- SAUNDERS, S.C., J. CHEN, T.D., DRUMMER, & CROW, T.R. 1999. Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management* 117:17-31.
- SKOLE, D., CHOMENTOWSKI W., SALAS W., NOBRE A. 1994. Physical and human dimensions of deforestation in Amazonia. *Bioscience* 44:314-322.
- SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting season and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist* 104:25–35.
- SPEARS, E.E., Jr. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75:351-362.
- STILES, F.G. 1977. Coadapted pollinators: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177–1178.
- WALES, B. A. 1972. Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs* 42:451-471.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Competition for dispersers and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos*. 44:465–477.
- WHITMORE, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Pp. 3-12. in Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O.Jr. (eds.). *Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. Chicago & London. 616 pp.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78:356-373.
- WRIGHT, S.J. & CORNEJO, F.H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71:1165–1175.
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistical analysis* (3rd edition). Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 662 pp.

FIGURE LEGENDS

Figure 1 Climate for Itirapina region, São Paulo State, Brazil a) Mean climatic variation over 30 years, b) Temperature and Precipitation for the study period. Data from “Centro de Recursos Hídricos e Ecologia Aplicada (CRHEA, USP-São Carlos).

Figure 2 Microclimate data on the edge and interior of a Cerrado fragment, Itirapina, SP. a) Temperature, b) Relative humidity, c) Light intensity, d) Canopy openness. Data for c) corresponds to the dry season. Square: Mean; Box: Mean \pm SE; Whisker: Mean \pm SD; Circle: outliers

Figure 3 Reproductive phenology of *Attalea geraensis* in a) the fragment of Cerrado (n = 228) and b) to e) comparing edge (n = 114) and interior (n = 114); b) Inflorescence buds, c) Staminate inflorescence, d) Pistillate inflorescence and e) Fruiting at Itirapina, SP.

Figure 4 Reproductive phenology of *Syagrus petraea* in a) the fragment of Cerrado (n = 290) and comparing edge (n = 166) and interior (n = 124); b) Inflorescence buds, c) Staminate inflorescence phase, d) Pistillate inflorescence phase and e) Fruiting at Itirapina, SP.

Figure 5 Number of inflorescence buds produced by individuals of a) *Attalea geraensis* and b) *Syagrus petraea* in a Cerrado fragment, Itirapina, SP.

Figure 6 Number of staminate and pistillate flowers per inflorescence on the edge and interior of a Cerrado fragment, Itirapina, SP.

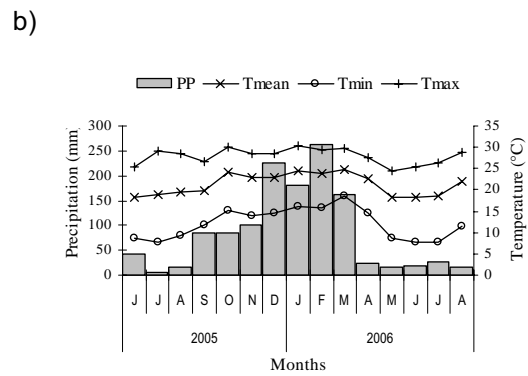
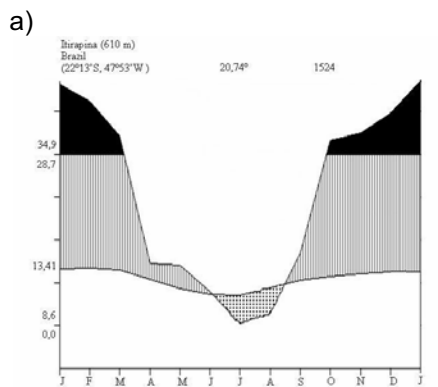


Figure 1

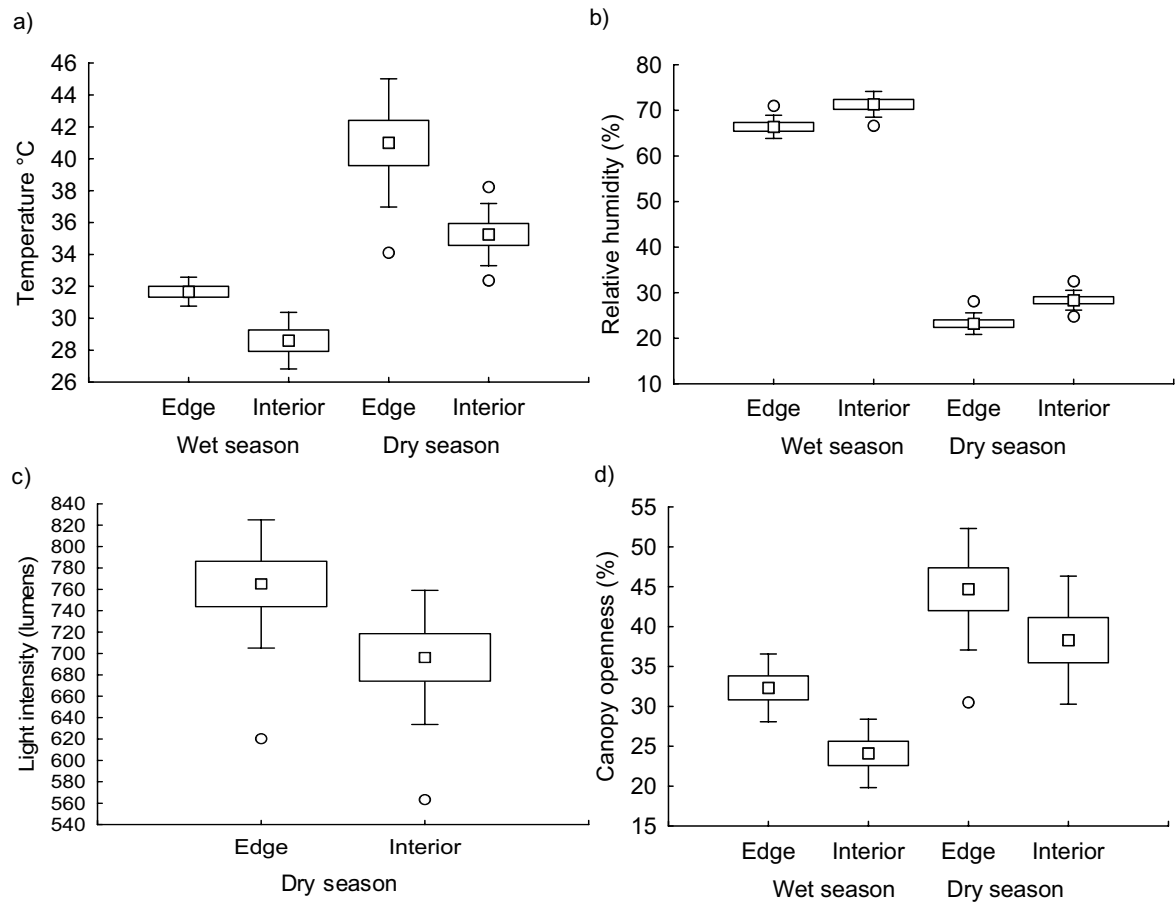


Figure 2

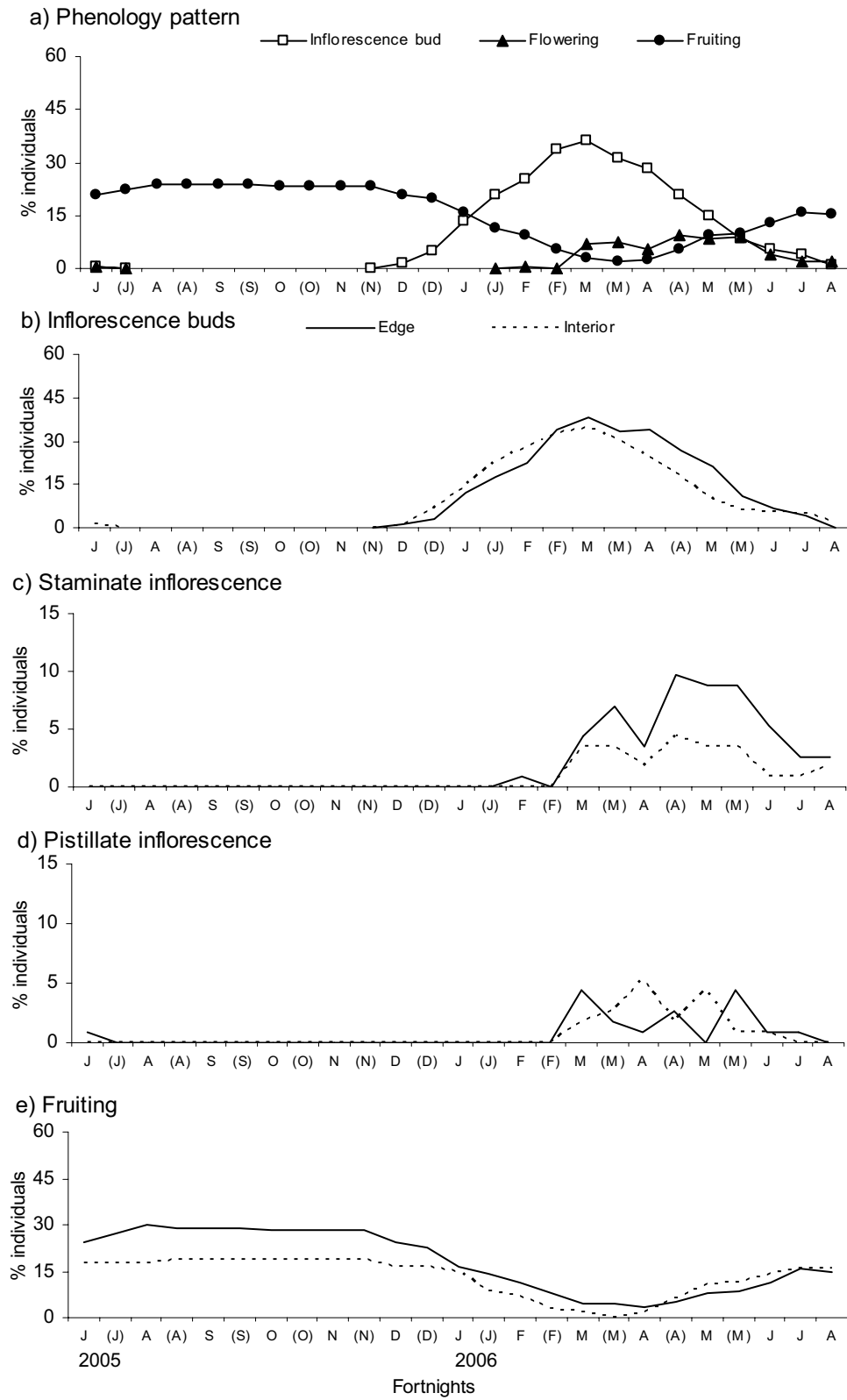


Figure 3

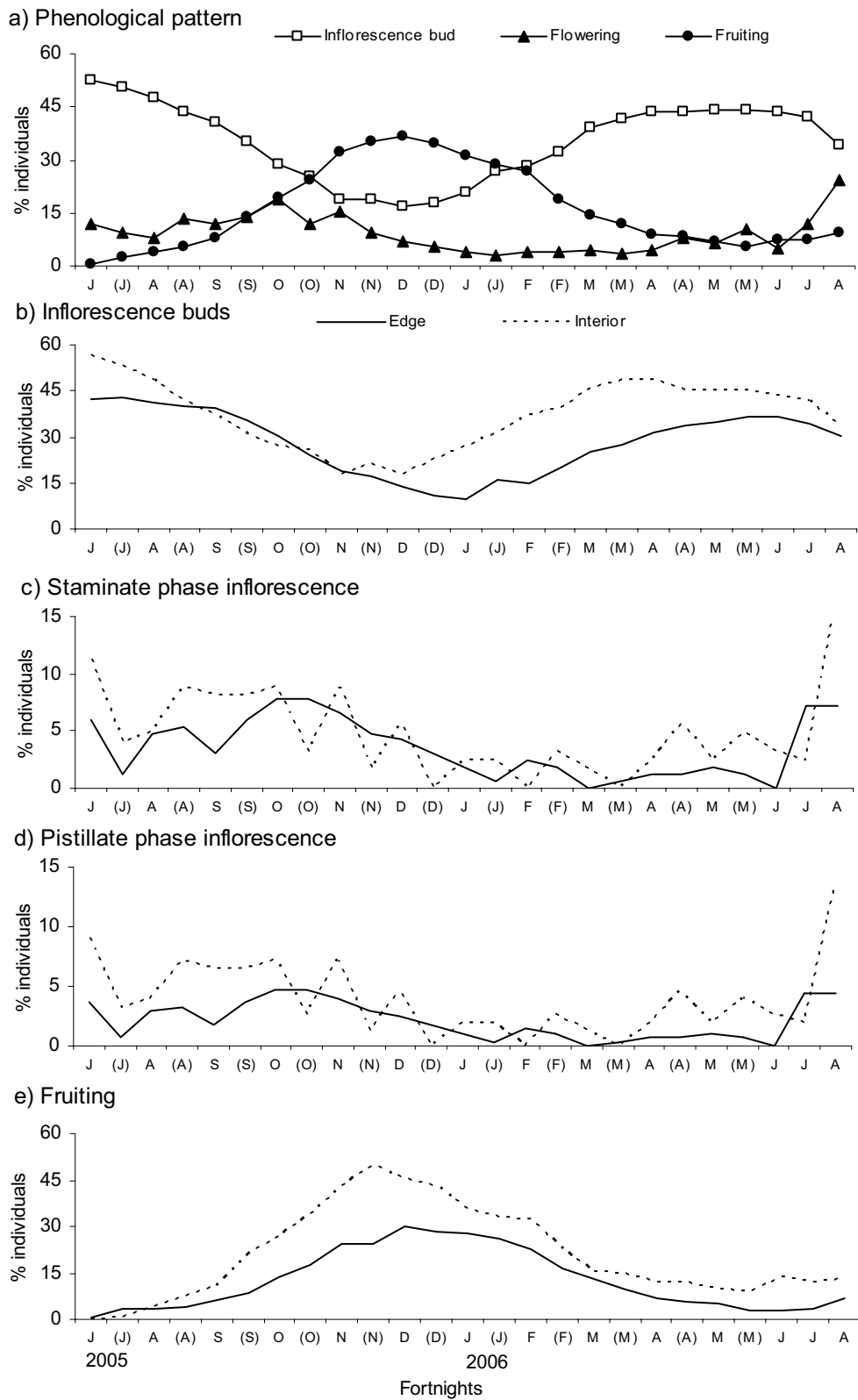


Figure 4

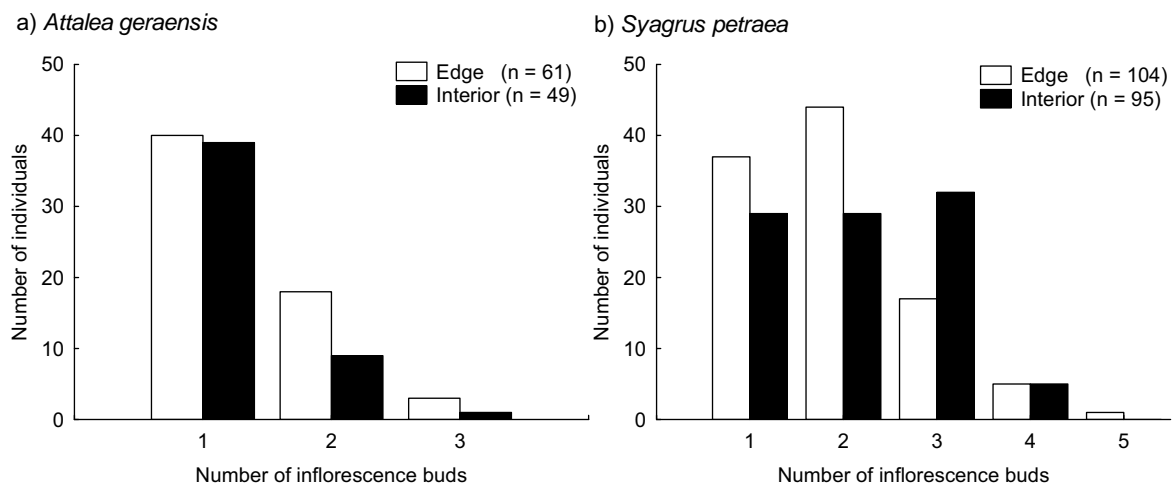


Figure 5

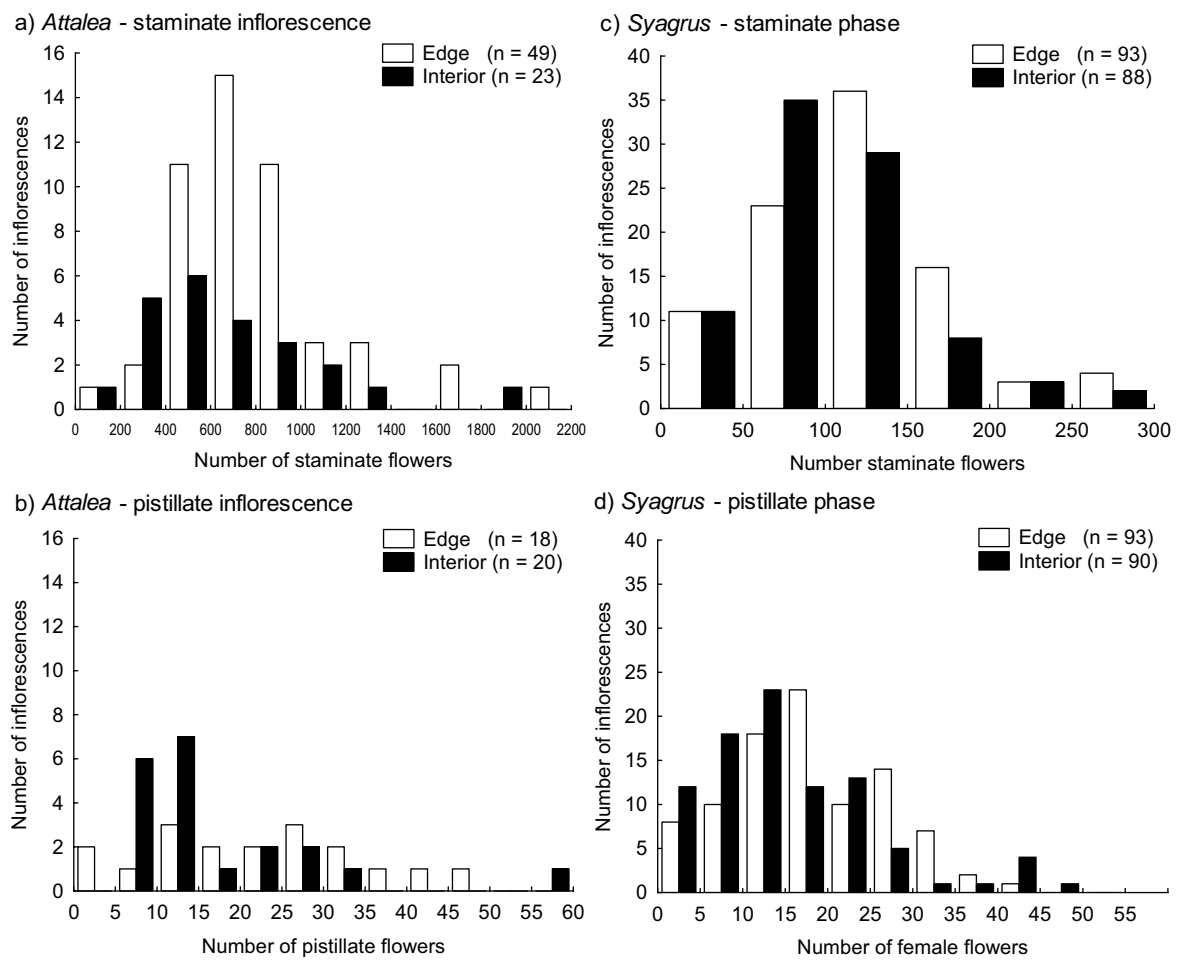


Figure 6

Table 1 Total number of individuals tagged in the phenology sampling and number of individuals with any reproductive event (fertile individuals) on the edge and interior areas of a Cerrado fragment, Itirapina, SP

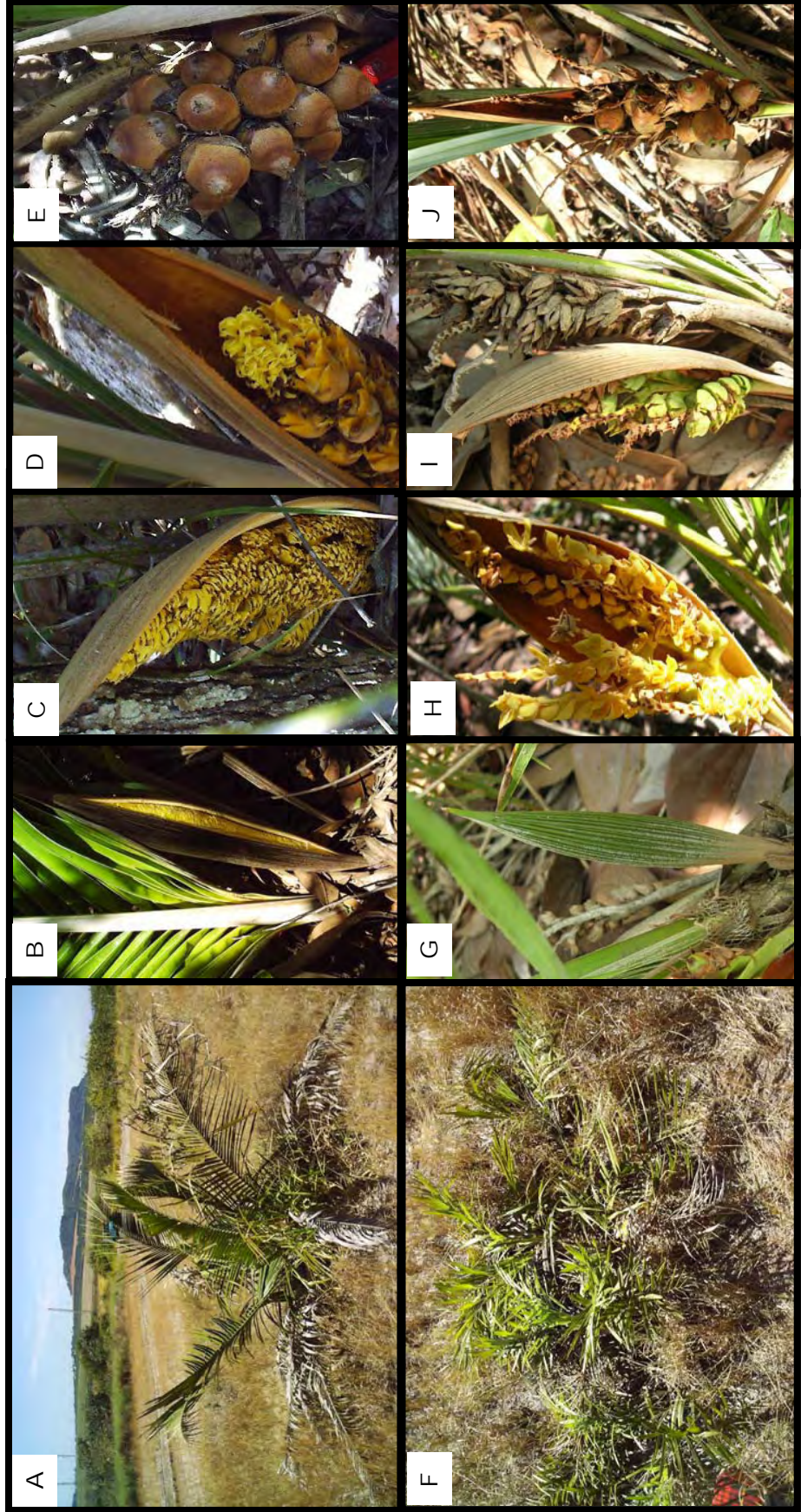
Area	<i>Attalea geraensis</i>									<i>Syagrus petraea</i>			
	Total individuals		Fertile individuals						Total individuals		Fertile individuals		
	Edge	Interior	Edge			Interior			Edge	Interior	Edge	Interior	
		Fertile individuals	♂ inflorescence	♀ inflorescence	Fertile individuals	♂ inflorescence	♀ inflorescence						
1	11	19	3	2	2	7	5	2	25	13	12	11	
2	20	20	8	7	1	7	3	2	26	13	16	10	
3	14	14	5	3	2	7	3	4	32	30	17	17	
4	21	12	16	14	3	6	4	3	5	10	4	10	
5	12	12	7	6	2	7	3	2	31	24	21	18	
6	11	15	9	6	3	1	0	0	29	10	25	9	
7	10	12	7	5	2	8	3	6	13	14	8	14	
8	15	10	6	6	3	6	2	1	5	10	2	8	
Total	114	114	61	49	18	49	23	20	166	124	105	97	

Table 2 Descriptive statistics of the phenological variables in *Attalea geraensis* and *Syagrus petraea* on the edge and interior of a Cerrado fragment, Itirapina, SP

		<i>Attalea geraensis</i>					<i>Syagrus petraea</i>				
		Inflorescence bud		Fruiting			Inflorescence bud		Fruiting		
		Duration	Synchrony	Duration	Synchrony	Fruit set	Duration	Synchrony	Duration	Synchrony	Fruit set
Edge	N	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	Mean	4.8	0.5	13.3	0.6	81.2	8.0	0.5	5.4	0.5	40.5
	SD	0.60	0.08	1.60	0.17	19.96	1.37	0.29	0.72	0.11	25.54
	CV (%)	7.5	1.0	20.1	2.1	24.6	17.1	3.6	9.0	1.4	63.0
Interior	N	8	7	8	7	7	8	8	8	8	8
	Mean	4.8	0.5	13.5	0.5	91.9	7.9	0.5	5.1	0.5	38.4
	SD	0.86	0.11	1.66	0.19	18.63	1.45	0.11	0.93	0.14	9.30
	CV (%)	10.8	1.6	20.8	2.7	20.3	18.1	1.4	11.7	1.8	24.2

APPENDIX

Reproductive structures of the species studied in a Cerrado fragment, Iitrapina, SP. A) to E) *Attalea geraensis*, B) Inflorescence bud opening C) Staminate inflorescence, D) Pistillate inflorescence, E) Infrutescence; F) to J) *Syagrus peiraea*, G) Inflorescence bud, H) Staminate phase inflorescence, I) Pistillate phase inflorescence, J) Infrutescence



Apaza e Morellato

Efeitos de borda na fenología de duas palmeiras no Cerrado

Fenología e Sucesso Reprodutivo de *Attalea geraensis* e *Syagrus petraea* (Arecaceae) na Borda e Interior de um Fragmento de Cerrado ¹

Amira Elvia Apaza Quevedo² & L. Patrícia C. Morellato^{2,3}

¹Dissertação de mestrado do 1º autor, junto ao Programa de Pós-graduação em biologia Vegetal, Universidade Estadual paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

²Departamento de Botânica, Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes, Universidade Estadual Paulista, Cx.P.100.13506-900 Rio Claro, São Paulo, Brasil.

³Autor para correspondência: pmorella@rc.unesp.br

Tradução do artigo seguindo as normas da revista Journal of Tropical Ecology

Resumo: Os efeitos de borda incluem mudanças abióticas e bióticas nas condições ambientais, as quais afetam os padrões fenológicos das plantas. Comparamos a fenologia reprodutiva (quanto a data, duração, amplitude e sincronia) e o sucesso reprodutivo (medido pela conversão de flores em frutos “fruit set”) de *Attalea geraensis* e *Syagrus petraea*, entre borda e interior em um fragmento de Cerrado *sensu stricto* em Itirapina, estado de São Paulo, Brasil. Considerando as mudanças tanto abióticas quanto bióticas nos ambientes de borda em relação aos de interior, esperamos encontrar diferenças fenológicas entre ambientes. A caracterização do microclima local apresentou diferenças entre borda e interior na temperatura, umidade relativa, intensidade luminosa e abertura do dossel, tanto na estação úmida quanto na seca (exceto para abertura do dossel na estação seca, possivelmente pela queda de folhas no Cerrado). *Attalea geraensis* floresceu principalmente na estação úmida e frutificou o ano todo. *Syagrus petraea* floresceu e frutificou continuamente, com um pico de floração e frutificação em Outubro e Dezembro respectivamente. Ambas as espécies não apresentaram diferenças temporais significativas na fenologia reprodutiva entre borda e interior, o mesmo ocorrendo para duração, sincronia e sucesso reprodutivo. A reprodução vegetativa pode ter atenuado as diferenças entre as condições de borda e interior em *Syagrus*. A maior produção de inflorescências estaminadas em *Attalea* na borda pode estar relacionada com a elevada intensidade de luz neste ambiente. Características da borda tais como uma vegetação mais aberta, um baixo contraste em relação ao ambiente adjacente e, por outro lado, uma elevada abundância de indivíduos e longa duração das fenofases reprodutivas nestas espécies, poderia ter conduzido à resposta neutra observada.

Palavras chave: Cerrado, Efeitos de borda, Sucesso reprodutivo, Inflorescências pistiladas, Inflorescências estaminadas

INTRODUÇÃO

Uma das principais causas da perda de biodiversidade é a fragmentação de habitats (Whitmore 1997). A fragmentação incrementa a proporção de ambientes de borda em habitats fragmentados quando comparados com a configuração do habitat original (Kapos *et al.* 1997). O resultado, conhecido como efeitos de borda, é definido como a interação entre dois ecossistemas adjacentes, quando ambos foram separados por uma abrupta transição (borda) (Murcia 1995). Uma classificação comum distingue três tipos de efeitos de borda: efeitos abióticos, os quais envolvem mudanças nas condições ambientais e que resultam da proximidade a uma matriz estruturalmente dissimilar; efeitos biológicos diretos, os quais envolvem mudanças na abundância e distribuição das espécies; e efeitos biológicos indiretos, os quais envolvem mudanças nas interações entre as espécies (Murcia 1995).

Estudos têm demonstrado diferentes respostas das plantas frente aos efeitos de borda em habitats fragmentados (Laurence *et al.* 2003, Kapos *et al.* 1997, Murcia 1995, Williams-Linera 1990). No entanto, pouco é conhecido sobre respostas fenológicas aos efeitos de borda, embora os padrões fenológicos gerem importante informação em relação aos aspectos ecológicos básicos das espécies envolvidas. A descrição de variáveis fenológicas reprodutivas em plantas (Newstrom *et al.* 1994) tais como a data (o mês ou a estação do ano no qual acontece a fenofase), duração (quantidade de tempo de cada ciclo ou fase), amplitude (intensidade da fenofase) e sincronia (a ocorrência simultânea de um evento fenológico particular) ajudam a avaliar aspectos importantes da reprodução das plantas. Estudos têm demonstrado uma relação importante entre a sincronia da floração e o sucesso reprodutivo (Augspurger 1981, Nason & Hamrick 1997). Considerando que os efeitos de borda incluem tanto mudanças abióticas quanto bióticas (Murcia 1995), e que condições ambientais e fatores biológicos estão relacionados com padrões fenológicos (Augspurger 1981, Brody 1997, Kapos 1989, Rathcke & Lacey 1985, Saunders *et al.* 1991, Smythe 1970, Wheelwright 1985), esperamos que mudanças nas variáveis

fenológicas aconteçam nas bordas devido aos efeitos de borda. No entanto, o enfoque da maioria dos estudos não se refere às variações fenológicas com relação a efeitos de borda.

Hobbs & Yates (2003) relatam uma desigualdade no foco dado a certos tipos de espécies e habitats em estudos de fragmentação, e sugerem que um novo foco, o qual representasse diferentes situações idiossincráticas, permitiria uma base mais geral para futuras teorias em fragmentação. Um habitat que vem sendo altamente fragmentado e que tem sido escassamente estudado com relação aos efeitos de borda é o Bioma Cerrado (Durigan *et al.* 1994, Skole *et al.* 1994). Embora este bioma seja uma das áreas prioritárias para a conservação no mundo (Arroyo *et al.* 1999), informação em relação à fenologia das suas espécies geralmente é encontrada no nível de comunidade e principalmente como resultado de inventários florísticos (Mantovani & Martins 1988, Batalha & Mantovani 2000). Somente um pequeno número de estudos enfocam a fenologia em si (Goulart *et al.* 2005). Além disso, árvores e arbustos têm recebido mais atenção nestes estudos quando comparados com palmeiras, inclusive considerando que elas constituem um grupo muito importante no Cerrado (Lima *et al.* 2003).

Algumas das palmeiras acaulescentes mais comuns no Cerrado são *Attalea geraensis* Barb. Rodr. e *Syagrus petraea* (Mart.) Becc. (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 1996). Ambas as espécies são monóicas e compartilham a mesma forma de vida, mas diferem no sistema sexual e na estratégia reprodutiva (*Syagrus petraea* apresenta reprodução vegetativa) (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 1996). Considerando que a literatura em relação à fenologia destas palmeiras é escassa, a pesquisa referente a efeitos de borda sob a fenologia destas plantas no Bioma Cerrado seria crucial para o entendimento do comportamento fenológico em ambientes fragmentados, e conduziria a uma melhor compreensão da fragmentação em geral.

Neste estudo comparamos a fenologia reprodutiva de *Attalea geraensis* e *Syagrus petraea* em termos de data, duração, amplitude e sincronia; entre áreas de borda e interior em um fragmento de Cerrado, Itirapina, Estado de São Paulo, Brasil. Também comparamos o sucesso reprodutivo das duas espécies entre borda e interior em termos de produção de frutos por flor. Como estas espécies são as únicas palmeiras neste fragmento, o sistema de estudo simplifica-se.

MATERIAIS E MÉTODOS

Espécies estudadas

Attalea geraensis Barb. Rodr. (daqui em diante chamada *Attalea*) é uma palmeira com caule curto ou subterrâneo, distribuída amplamente no Brasil (Bahia, Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo) e Paraguai (Cordilheira), sendo comum na vegetação de Cerrado ou em floresta seca sobre solos arenosos, especialmente em vales (Henderson *et al.* 1995). O caule de *Attalea* pode atingir 1 m de comprimento. Tem 5 a 6 folhas com comprimento de 1.4 m aproximadamente (Lorenzi *et al.* 1996). Os folíolos apresentam um arranjo regular, no mesmo plano, com escamas marrons conspícuas sob a superfície abaxial. As Inflorescências ocorrem sobre um curto pedúnculo com flores masculinas de pétalas planas com 6 to 10 estames eretos. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006), sugerem que esta espécie é cantarófila. Os frutos têm de 1 a 6 sementes, os quais são obovoides ou obovoide-elepsoides, 5-7 cm comprimento, 3-4.5 cm de diâmetro, marrom avermelhado e endocarpo com poucas fibras (Henderson *et al.* 1995). O mesocarpo tem um aroma adocicado que atrai a fauna (Lorenzi *et al.* 1996). As folhas de *Attalea* são ocasionalmente utilizadas para cobertura de pequenas habitações e as sementes são algumas vezes consumidas (Henderson *et al.* 1995) (ver Apêndice).

Syagrus petraea (Mart.) Becc. (daqui em diante chamada *Syagrus*) é uma palmeira amplamente distribuída no Brasil (Bahia, Mato Grosso do Sul, Minas

Gerais, Pará, Piauí Rondônia, São Paulo), leste da Bolívia (Santa Cruz) e leste do Paraguai (Amambay, Caaguazú) (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 1996). Esta espécie encontra-se na vegetação de Cerrado, sobre solos arenosos a barroso vermelho de áreas abertas e florestas. Também é comum em ambientes perturbados e ocorre em plantações de *Pinus*, o que pode ser observado próximo à área de estudo. Tem um caule curto e subterrâneo, que pode ser solitário ou agrupado, e raramente alcança mais de 1 m de altura (Henderson *et al.* 1995). As folhas têm de 20 a 130 cm de comprimento, com folíolos arranjados irregularmente no mesmo plano, e agrupados em planos ligeiramente diferentes. Cada palmeira tem acima de 9 inflorescências eretas, acima de 60 cm de comprimento. As inflorescências estão dispostas em panícula com aproximadamente 4 a 8 tríades, compostas de uma flor pistilada e duas estaminadas, e só flores estaminadas distais (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). *Syagrus* é também cantarófila (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Os frutos são elipsóides, com 2-3 cm de comprimento e 1 – 2 cm de diâmetro, geralmente com uma semente com pilosidade marrom esverdeada (Henderson *et al.* 1995). As sementes sofrem alta predação pela fauna (Lorenzi *et al.* 1996). As folhas são usadas para fazer telhados e cestas (Henderson *et al.* 1995) (ver Apêndice).

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em um fragmento de Cerrado *sensu stricto* de aproximadamente 240 ha e 770 m de altitude, localizado na “Fazenda São José da Conquista” (22°10' S 47°52' W), Itirapina, São Paulo, Brasil. De acordo com a classificação de Köepen, o clima da região é cwa (mesotérmico úmido com invernos secos e verões chuvosos). A região apresenta uma precipitação média anual de 1500 mm e uma temperatura média de 22 °C. Dados dos últimos 30 anos obtidos no Centro de Recursos Hídricos e Ecologia Aplicada (CRHEA, USP-São Carlos) indicam uma estação seca de abril até setembro e uma estação úmida de outubro até março (Figura 1a). A figura 1b mostra a precipitação e temperatura da região durante os meses de estudo. As famílias melhor representadas no fragmento são Fabaceae, Myrtaceae, e Vochysiaceae

(P. Reys dados não publicados). Dentro da família *Arecaceae*, só *Attalea geraensis* e *Syagrus petraea* estão presentes no fragmento. Embora este fragmento esteja rodeado principalmente por pastagem para gado, a borda no nosso estudo é principalmente adjacente à uma estrada de terra de 5 m de largura aproximadamente, contrastando com Cerrado do outro lado. A idade da borda é de aproximadamente 30 anos. Os solos da região são altamente drenados (c. 46%), profundos, ácidos, pobres em nutrientes e saturados em alumínio (Adámoli *et al.* 1987).

Microclima local

Para a amostragem tanto das condições microclimáticas quanto da fenologia, foram instaladas na borda voltada para o lado leste do fragmento, oito parcelas de 25 m x 4 m, separadas por intervalos de 50 m. Outras oito parcelas de 25 m x 4 m foram instaladas paralelamente às parcelas da borda, mas a pelo menos 100 m em direção ao interior. As condições microclimáticas da borda e do interior foram comparadas monitorando a temperatura, umidade relativa, intensidade luminosa e abertura do dossel. Monitoramos a temperatura, umidade relativa (RH) e a intensidade luminosa usando um datalogger digital (HOBO[®] onset corp. modelo H08-004-02), amostrando uma vez tanto na estação úmida (fevereiro 2005) quanto na estação seca (in August 2006). Pusemos o HOBO sobre o solo em seis pontos por parcela (ver descrição de parcelas abaixo) durante três minutos por ponto na estação úmida e em três pontos em cada parcela durante três minutos por ponto na estação seca. As amostras foram tomadas entre as 1100 e 1300 h. Devido a problemas logísticos, nós não temos registros para a análise de temperatura e umidade relativa em uma das parcelas na borda e interior durante a estação úmida. Testamos a diferença na abertura do dossel entre borda e interior usando o índice obtido das fotografias hemisféricas do dossel tomadas a 1 m acima do nível do solo com uma lente NIKON FC-E9, olho de peixe, sob uma câmera digital COOLPIX 8700 e analisadas usando o programa Gap Light Analyzer versão 2.0 (Frazer *et al.* 1999). Fotografamos três pontos em cada parcela na estação úmida (Fevereiro 2007) e na estação seca (August 2006). Para cada

variável, obtivemos o valor médio por parcelas e a diferença ente borda e interior foi avaliada usando o teste Mann-Whitney (Zar 1996) com as parcelas como réplicas.

Amostragem fenológico e análise

As palmeiras foram amostradas em cada parcela. Como as parcelas nem sempre incluíram um número suficiente de indivíduos maduros, distinguidos pela presença de vestígios de brácteas pedunculares, outros indivíduos crescendo perto das parcelas (a não mais do que 5 m da borda nas parcelas de borda e dentro de uma área de 1 a 3 m dos limites da parcela) foram incluídos na amostragem da área das parcelas (daqui em diante chamadas de área) até atingir pelo menos 10 indivíduos por área. Todos os indivíduos de *Attalea* e *Syagrus* em cada área foram marcados com placas de alumínio. Marcamos 114 indivíduos de *Attalea* tanto nas áreas de borda quanto no interior, e 166 e 124 indivíduos de *Syagrus* nas áreas de borda e interior, respectivamente (Tabela 1). Como *Syagrus* pode apresentar clones, não fica evidente se cada ramet pertence a diferentes indivíduos, portanto, optamos marcar todos os ramets e trata-los como indivíduos independentes nas análises.

A cada quinze dias aproximadamente, de julho de 2005 a maio do 2006, e mensalmente de junho a agosto do 2006, registramos as fenofases de floração e frutificação em cada indivíduo. A fenofase de floração foi dividida em espatas, quando as inflorescências estavam em elongação dentro da espata; e floração, quando as espatas estavam abertas (ver Apêndice). Para a floração, em cada indivíduo registramos: 1) número de espatas; e 2) número de inflorescências. Como estas espécies têm diferentes sistemas sexuais, as inflorescências foram classificadas em *Attalea* como: inflorescências estaminadas (com somente flores estaminadas ou com poucas flores pistiladas estéreis) e inflorescências pistiladas (com algumas flores estaminadas estéreis); em *Syagrus* a classificação foi: Inflorescências em fase estaminada e inflorescências em fase pistilada (considerando que esta espécie apresenta

dicogamia e protandria). Cabe notar que Henderson (2002) relata que *Attalea* também apresenta inflorescências estaminadas e pistiladas (com flores misturadas), mas nós não encontramos este tipo de inflorescências no nosso estudo. Logo, em cada inflorescência registramos: 3) o número de flores estaminadas e pistiladas, usando diferentes metodologias para cada espécie. Em *Attalea*, pusemos uma rede embaixo de cada inflorescência estaminada para coletar as flores. Como algumas das inflorescências estaminadas não puderam ser coletadas, as cicatrizes das flores deixadas nas inflorescências foram contadas. Dado o número baixo e por permanecerem nas inflorescências ao longo da fenofase, contamos as flores pistiladas diretamente sobre a inflorescência. Em *Syagrus*, contamos as cicatrizes das flores estaminadas diretamente na inflorescência depois da antese da fase pistilada para evitar qualquer interferência no processo de polinização. Igualmente para *Attalea*, as flores pistiladas foram contadas diretamente na inflorescência. Para a frutificação registramos: 4) o número de infrutescências por indivíduo e 5) o número de frutos por infrutescências. Não diferenciamos frutos maduros e imaturos, pois os frutos maduros não apresentam uma coloração distintiva evidente e caem imediatamente da infrutescência quando maduros.

O comportamento fenológico foi descrito baseado na porcentagem média de indivíduos mostrando um determinado evento fenológico (Bencke & Morellato 2002) em cada ambiente para cada data.

A duração foi obtida como o número médio de quinzenas de espatas/indivíduo e inflorescências/indivíduo. Quando um indivíduo teve mais do que uma espata ou infrutescência, calculamos a duração média de espatas ou infrutescências para cada indivíduo. Estimamos a duração média por área e usamos as médias como réplicas no teste Mann Whitney (Zar 1996) para comparar diferenças entre borda e interior.

A amplitude foi determinada como o número de espatas/indivíduo e número de flores estaminadas e pistiladas/inflorescência. Para avaliar diferenças na

amplitude ao longo do tempo, calculamos a média de espatas/indivíduo, infrutescências/indivíduo (só para *Syagrus*) e frutos/infrutescências para cada data de observação. Para a análise de flores e frutos, quando tínhamos mais do que uma inflorescência ou infrutescência por indivíduo, calculamos o número médio de flores estaminadas e pistiladas/inflorescência e o número médio de frutos/infrutescência para cada indivíduo usando assim só um valor por indivíduo.

Nós obtivemos o número médio de indivíduos férteis na borda e no interior para ambas as espécies, e o número médio de indivíduos com inflorescências estaminadas e pistiladas só para *Attalea*. Testamos as diferenças entre borda e interior mediante o teste Mann Whitney (Zar 1996).

Attalea apresentou dois eventos de frutificação, mas somente as datas do primeiro evento (começando em 2005) foram utilizadas para calcular a duração. As fenofases em *Syagrus* foram contínuas e, devido a dificuldade de distinguir o começo e o fim de cada evento, todas as datas amostradas (julho 2005 até agosto 2006) foram consideradas em todas as análises. No entanto, só espatas e infrutescências com fenofases completas foram usadas para o análise da duração.

Obtivemos o índice de Augspurger (1983), para determinar a sincronia das fenofases das palmeiras na borda e no interior. Este índice mede (X_i) a magnitude de sobreposição dos períodos das fenofases entre pares de indivíduos:

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1} \right) \left(\frac{1}{f_i} \right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

Onde e_j é o número de quinzenas nos quais as plantas i e j estão na mesma fenofase ($j \neq i$), f_i é o número de quinzenas durante o qual a planta i apresenta uma fenofase, e n é o número de indivíduos na população considerada. X_i varia desde 0 (total carência sincronia) até 1 (sincronia perfeita). Uma medida da

sincronia total (z) de uma particular população é obtida mediante a obtenção da média das sincronias dos indivíduos.

$$Z = \frac{Xi}{n}$$

Usando este método, obtivemos um valor de sincronia para cada área, e utilizamos esse dado para comparar diferenças entre borda e interior com o teste de Mann-Whitney (Zar 1996).

Não pudemos determinar a duração e sincronia da floração em nenhuma das espécies porque a antese tinha uma duração menor que uma quinzena. Portanto, só uma data por inflorescência foi determinada, e a duração para qualquer inflorescência foi sempre de uma quinzena.

Sucesso reprodutivo

Utilizamos a produção de frutos ou “fruit set” para expressar o sucesso reprodutivo devido à dificuldade de contar as sementes sem destruir o fruto, e a necessidade de acompanhar o período completo de frutificação. Como cada flor pistilada de *Attalea* e *Syagrus* tem só um ovário, utilizamos dados da amostragem fenológica para determinar o sucesso reprodutivo,, que corresponde à proporção de flores pistiladas transformadas em frutos. Considerando que em *Syagrus* a maioria dos frutos foram abortados na segunda quinzena depois da antese, utilizamos o número de frutos formados depois da segunda quinzena para obter o sucesso reprodutivo para cada infrutescência. Em *Attalea* utilizamos somente o segundo evento de frutificação para o qual tínhamos o número de flores pistiladas. Quando um indivíduo produziu mais de uma infrutescência, a média do sucesso reprodutivo por indivíduo foi obtida. Diferenças entre borda e interior foram subseqüentemente avaliadas usando o teste Mann Whitney (Zar 1996) com as médias do sucesso reprodutivo das áreas.

Dado que o sucesso reprodutivo pode ser relacionado com a época da floração, também analisamos a variação da média do sucesso reprodutivo por

data, em cada área e, subseqüentemente, na borda e no interior. Para todos os testes estatísticos utilizamos o nível de significância de $p < 0.05$.

RESULTADOS

Microclima local

Houve diferença estatística significativa entre borda e interior nos três parâmetros microclimáticos analisados em todas as estações. A temperatura foi mais alta na borda do que no interior ($U=1$, $p=0.003$ estação úmida, $n=7$; $U=8$, $p=0.012$ estação seca, $n=8$) (Figura 2a), no entanto, a umidade relativa foi mais baixa na borda do que no interior ($U=5$, $p=0.013$ estação úmida, $n=7$; $U=5$, $p=0.005$ estação seca, $n=8$) (Figura 2b). A intensidade luminosa foi maior na borda do que no interior (estação seca $U=7$; $p=0.001$; $n=8$) (Figura 2c). A porcentagem de abertura do dossel entre borda e interior foi significativamente diferente na estação úmida ($U=4$; $p=0,003$; $n=8$) mas, embora valores maiores foram encontrados na borda, o análise estatística não apresentou nenhuma diferença significativa durante a estação seca ($U=16$; $p=0.093$; $n=8$) (Figura 2d).

Padrão fenológico

a) Data e descrição fenológica

As espatas de *Attalea* ocorreram principalmente durante a estação úmida, de dezembro a agosto (Figura 3a), com o número maior de indivíduos na primeira quinzena de março tanto na borda quanto no interior (Figura 3b). A floração ocorreu de fevereiro a agosto (Figura 3a). O maior número de indivíduos com inflorescências estaminadas foi observado na segunda quinzena de abril, tanto na borda quanto no interior (Figura 3c), e com inflorescências pistiladas na primeira quinzena de março e abril na borda e no interior, respectivamente (Figura 3d). Observamos indivíduos de *Celetes fadermani* Boheman, 1844 e *Celetes* sp. (Lycidae), *Lobiopa* sp., *Colopterus* sp. e *Mistrops* sp. pertencentes à família Nitidulidae, e outros indivíduos das famílias Curculionidae e

Eirrhiniinae nas inflorescências estaminadas de *Attalea*. Também abelhas da espécie *Trigona spinipes* (Fabr.) foram observadas sob as inflorescências tanto de *Attalea* quanto de *Syagrus*. A frutificação foi contínua ao longo do ano, com valores mínimos registrados em março e abril (Figura 3a). Uma vez que o valor mais alto de frutificação foi atingido em agosto na borda e em junho no interior, este foi mantido até novembro (Figura 3d), quando a dispersão de frutos começou. A borda apresentou maior porcentagem de palmeiras frutificando do que no interior no primeiro evento (Figura 3d).

Syagrus apresentou uma fenologia reprodutiva contínua, com variações no número de indivíduos em cada fenofase ao longo do tempo (Figura 4a). A formação de espatas ocorreu principalmente em maio na borda e em março no interior, com poucos indivíduos com espatas em janeiro na borda e entre novembro e dezembro no interior (Figura 4b). O evento de 2005 foi incompleto; no entanto, registramos a data com mais indivíduos com espatas. A floração incrementou-se em outubro do 2005 e em agosto do 2006 (Figura 4a) e não houve diferença evidente entre a borda e o interior nem para a fase estaminada nem para a pistilada (Figuras 4c, d). Embora na borda as curvas sejam mais irregulares do que no interior, isto foi resultado de um número mais alto de indivíduos no interior. A fenologia da frutificação sugere que frutos amadureceram e abortaram continuamente ao longo do ano, com poucos indivíduos frutificando de maio a junho (Figura 4a). O maior número de indivíduos frutificando foi atingido na segunda quinzena de novembro no interior e em dezembro na borda, com uma maior porcentagem de palmeiras frutificando no interior do que na borda (Figura 4d).

b) Duração

As espatas em *Attalea* tiveram uma duração de 4.8 quinzenas tanto na borda quanto no interior (Tabela 2), sem diferença estatisticamente significativa entre os ambientes ($U=28.5$; $p=0.71$; $n=8$). A duração das infrutescências variou de 13.3 a 13.5 quinzenas na borda e no interior respectivamente (Tabela 2) e não diferiu significativamente entre ambientes ($U=26.5$; $p=0.56$, $n=8$).

Indivíduos de *Syagrus* apresentaram uma duração média com espatas de 8.0 quinzenas na borda e 7.9 no interior (Tabela 2), sem diferença significativa entre os dois ambientes ($U=28.5$; $p=0.71$; $n=8$)(Tabela 2). A duração das infrutescências em *Syagrus* foi de 5.4 e 5.1 quinzenas na borda e no interior respectivamente (Tabela 2), e não diferiu significativamente entre ambientes ($U=26$; $p=0.53$, $n=8$).

c) Amplitude

Attalea geralmente produziu uma espata por indivíduo (Figura 5a). A produção de duas espatas por indivíduo foi mais observada na borda do que no interior e três espatas foram raras nos dois ambientes (Figura 5a). A maioria das inflorescências estaminadas apresentaram entre 400 até 800 flores na borda e no interior, mas o dobro de inflorescências estaminadas foi registrado na borda (Figura 6a). As inflorescências pistiladas apresentaram entre 5 até 15 flores no interior, no entanto para a borda este parâmetro variou amplamente (Figura 6b). O número médio de espatas produzidas por indivíduo em *Attalea* na borda foi maior no começo da floração, enquanto indivíduos no interior produziram mais espatas no fim da floração (Tabela 3). *Attalea* apresentou uma rápida perda de frutos maduros na borda e no interior, começando em fevereiro até a segunda quinzena em março quando nenhum indivíduo foi registrado com frutos no interior (Tabela 3). Quando o segundo evento aconteceu (2006), observamos uma elevada perda de frutos por infrutescência no interior (Tabela 3).

Syagrus produziu mais indivíduos com uma ou duas espatas na borda, no entanto, indivíduos com três espatas foram mais comuns no interior (Figura 5b). As inflorescências em *Syagrus* produziram entre 50 até 150 flores por fase estaminada na borda e no interior (Figura 6c) e entre 10 até 15 flores por fase pistilada (Figura 6d). Observamos o maior número médio de espatas por indivíduo de *Syagrus* em 2006 (Tabela 3), da segunda quinzena de abril até junho na borda e da segunda quinzena de maio até junho no interior. Indivíduos de *Syagrus* apresentaram mais infrutescências em dezembro na

borda e em fevereiro no interior (Tabela 3). O valor médio mais alto de frutos por infrutescências foi atingido em Outubro em 2005 tanto para a borda quanto para o interior. Durante o 2006 o valor mais alto ocorreu em agosto tanto para a borda quanto para o interior (Tabela 3).

Não encontramos diferença estatisticamente significativa entre borda e interior para nenhuma das espécies em termos de número de indivíduos férteis ($U=31$; $p=0.91_{Syagrus}$, $n=8$; $U=30.5$; $p=0.87_{Attalea}$, $n=8$) ou indivíduos com inflorescências pistiladas em *Attalea* ($U=26$; $p=0.81$; $n=8$, 7). Somente o número de indivíduos com inflorescências estaminadas em *Attalea* teve uma diferença marginalmente significativa entre borda e interior ($U=11$; $p=0,049$; $n=8$, 7).

d) Sincronia

O índice de sincronia para espatas em *Attalea* foi de 0.5 tanto na borda quanto no interior (Tabela 2), sem diferença significativa ($U=21$; $p=0.41$; $n=7$, 8). A sincronia da frutificação foi também intermédia, variando desde 0.6 até 0.5 para a borda e o interior, respectivamente (Tabela 2). Não houve diferença estatisticamente significativa na sincronia da frutificação entre borda e interior ($U=22$; $p=0.49$, $n=7$, 8).

Resultados semelhantes foram encontrados para *Syagrus*, com um índice de sincronia de 0.5 tanto para a borda quanto para o interior e para ambas as fenofases de formação de espatas e para a frutificação (Tabela 2). Não houve diferença estatisticamente significativa entre borda e interior para as fenofases de espatas e frutificação ($U=29$; $p=0.75_{\text{espatas}}$, $n=8$; $U=31$; $p=0.92_{\text{Frutificação}}$; $n=8$)

Sucesso reprodutivo

Attalea apresentou uma porcentagem média de sucesso reprodutivo acima dos 80% e não apresentou diferença significativa entre borda interior ($U=27$, $p=0.91$; $n=8$, 7) (Tabela 2).

A porcentagem média no sucesso reprodutivo foi menor em *Syagrus*, atingindo 38% e não diferiu significativamente entre borda e interior ($U=31$, $p=0.91$; $n=8$) (Tabela 2).

Não houve evidente diferença no sucesso reprodutivo ao longo do tempo entre borda e interior para ambas as espécies (Tabela 3).

DISCUSSÃO

A fenologia reprodutiva de *Attalea* ocorreu na estação úmida. No entanto, embora população tenha florescido por um período longo de tempo (seis meses), cada indivíduo só apresentou espatas ou inflorescências por um período curto de tempo (média de 2,5 meses). Os valores de sincronia sugerem certo nível de segregação entre indivíduos durante os períodos de floração. A frutificação, por outro lado, foi prolongada tanto em nível de população quanto de indivíduo, com frutos permanecendo imaturos nas infrutescências por pelo menos seis meses e sendo dispersos por outros três meses durante a estação úmida. Maturação sincrônica foi relatada para palmeiras não espinhosas e com frutos “tipo coco” por Henderson (2002). A maturação de frutos depois do começo da estação úmida tem sido observada para outras espécies dispersas por animais no Cerrado, possivelmente devido à maior atividade de animais neste período do que na estação seca (Batalha & Mantovani 2000, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Syagrus reproduziu-se ao longo do ano todo, assim como em outras áreas de Cerrado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). No entanto, observamos valores elevados de indivíduos florescendo ou frutificando em certos meses do ano. *Syagrus* mostrou uma sincronia intermediária na floração, mas as espatas duraram muito mais do que em *Attalea*. A frutificação foi prolongada em nível de população, mas a duração das infrutescências foi mais curta em nível de indivíduo, sugerindo certa segregação entre genets. Da mesma forma que em *Attalea*, em *Syagrus* houve mais indivíduos com

infrutescências na estação úmida, provavelmente relacionado também à maior atividade dos animais (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Embora nenhum dos picos das fenofases tenha coincidido entre *Syagrus* e *Attalea*, uma grande proporção de períodos da fenofase de espata e frutificação foram sobrepostos. Somente a floração mostrou evidência de segregação, com *Syagrus* apresentando indivíduos com inflorescências justo depois do pico da floração de *Attalea*, durante a estação seca. Esta segregação pode ser vantajosa para ambas espécies porque reduziria a competição por polinizadores via coleópteros. Nós observamos mais coleópteros visitando flores de *Attalea* do que de *Syagrus*, mas Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger (2006) indicam que *Syagrus* confia em uma ampla gama de coleópteros para a transferência do pólen. Alguns dos gêneros de coleópteros encontrados em *Attalea* foram relatados como principais polinizadores desta espécie por Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger (2006). O pico de floração de espécies cantarófilas é relatado em dezembro, para outras áreas de Cerrado (Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger 2006). Se este padrão ocorrer em nossa área de estudo, talvez ambas as espécies estejam evitando competição por polinizadores com outras espécies cantarófilas na comunidade. Abelhas da espécie *Trigona spinipes* foram observadas sob as inflorescências de ambas as espécies, mas a sua contribuição como polinizadores parece ser secundária, quando comparadas com coleópteros (Gottsberger & Sliberbauer-Gottsberger 2006).

Com relação às variáveis climáticas, nossos resultados indicam valores altos na temperatura e intensidade luminosa na borda e valores baixos para a umidade relativa. Estas diferenças têm sido amplamente relatadas em florestas incluindo fragmentos na Amazônia, Índia, Tanzânia e fragmentos de *Pinus* (Brothers and Spingarn 1992, Cadenasso *et al.* 1997, Kapos 1989, Kapos *et al.* 1997, Matlack 1993, Newmark 2001, Newmark 2005, Saunders *et al.* 1999). Assim como em outros estudos, encontramos diferenças na abertura do dossel entre borda e interior (Brothers and Spingarn 1992, Kapos 1989, Matlack 1993),

mas só para a estação úmida. Uma explicação pode ser que na estação seca, a maioria das árvores no Cerrado perde suas folhas (Batalha & Mantovani 2000, Miranda 1995), o que pode produzir um ambiente mais homogêneo entre borda e interior.

Considerando que fatores climáticos são relatados como os principais reguladores da fenologia em plantas (Borchert 1980, Opler *et al.* 1980, Reich & Borchert 1982, Wright & Cornejo 1990), seria esperado que diferenças microclimáticas entre borda e interior influíssem na fenologia das plantas. No entanto, em nosso estudo, a maioria das variáveis fenológicas para *Attalea* e *Syagrus* não diferiram entre borda e interior. Poucas diferenças foram encontradas nos picos de floração e frutificação entre os dois ambientes. Além disso, essas diferenças foram baseadas em poucos indivíduos com inflorescências e infrutescências em ambas as espécies. Embora *Syagrus* tenha apresentado um número alto de indivíduos nestas fenofases, não houve picos evidentes, o que torna difícil afirmar que as diferenças observadas são uma consequência dos efeitos de borda. A respeito disto, não existe literatura que suporte ou contrarie esta conclusão, considerando que poucos estudos avaliam variações fenológicas entre borda e interior ou têm avaliado os efeitos do isolamento e tamanho do fragmento em fenofases particulares (Adler & Kiepinski 2000, Fuchs *et al.* 2003, Nason & Hamrick 1997, Restrepo *et al.* 1999).

A diferença mais evidente observada em nosso estudo foi a produção elevada de inflorescências estaminadas por *Attalea* na borda. Isto provavelmente se deve aos elevados valores de intensidade luminosa observados na borda comparados com o interior. Genets de *Oenocarpus mapora* H. Karst. mostraram uma grande porcentagem de floração em florestas secundárias, devido a maior incidência de luminosidade (De Steven *et al.* 1987), e esta relação direta entre floração e luz foi também detectada para *Astrocaryum mexicanum* Liebm., 1850 (Piñero & Sarukhán 1982). Além disso, várias espécies de árvores incrementam a produção de flores quando isoladas,

novamente devido a maior incidência de luz (Burgess *et al.* 2006, Fuchs *et al.* 2003).

Uma coleção de fatores pode ter influenciado na resposta neutra de *Syagrus* e *Attalea* aos efeitos de borda, para a maioria das variáveis. Com relação às características da borda, a idade, contraste com a matriz e estrutura podem ter contribuído para esta resposta. A borda na nossa área de estudo tem aproximadamente 30 anos e é possível que os efeitos de borda tenham diminuído ao longo dos anos. Alguns estudos indicam que bordas velhas perdem a capacidade de influência (Kapos *et al.* 1997, Restrepo *et al.* 1999). O contraste entre a borda e a matriz é também determinante (Kapos *et al.* 1997) e em nosso estudo este pode ter sido baixo. Nossa borda contrasta com uma ampla estrada de terra separando a borda por 5 m de outra borda de Cerrado – uma distância que pode não ser limitante para as interações planta-animal. Adicionalmente, as características estruturais de uma borda determinam também a profundidade dos efeitos de borda (Didham and Lawton 1999, Wales 1972). Sendo assim, o cerrado *sensu stricto* é formado por árvores de baixa altura (Fidelis & Godoy 2003), com um dossel descontínuo e aberto, o que pode produzir uma condição mais homogênea para a entrada de luz tanto na borda quanto no interior. Considerando que a composição de espécies em ambos ambientes não tem mostrado grandes diferenças (P. Reys com. pess.), isto também suportaria uma resposta neutra.

As forças bióticas mais conhecidas que regulam os padrões fenológicos são a polinização, dispersão e predação de sementes (Augspurger 1981, Augspurger 1996, Brody 1997, Smythe 1970, Stiles 1977, Wheelwright 1985). Estudos que avaliam efeitos de borda na polinização de várias espécies, não atingiram ainda um consenso, mas a maioria indica uma relação direta com o tamanho do fragmento mais do que com a distância desde até a borda (Aizen & Feisinger 1994, Jennersten 1988, Spears 1987). Com respeito à predação de sementes, Fleury & Galleti (2004) indicam tanto altos quanto baixos níveis de predação na borda, dependendo das espécies envolvidas e da abundância dos

predadores. Também pouco é conhecido acerca de efeitos de borda na dispersão de sementes. A resposta neutra observada para *Syagrus* e *Attalea* entre borda e interior no Cerrado sugere que as populações de animais não variam drasticamente em termos de abundância em ambos ambientes, ou que as palmeiras apresentam comportamentos compensatórios a respeito de tais mudanças.

Nos também não encontramos diferença no sucesso reprodutivo entre borda e interior em nenhuma das espécies avaliadas. A revisão de Burgess *et al.* (2006) relata resultados semelhantes. No entanto, embora 31% (26 espécies) dos estudos avaliados nessa revisão não tenham mostrado efeitos não significativos, esses resultados não necessariamente correspondem a estudos de efeitos de borda, mas sim a outros vários aspectos de fragmentação.

Alguns estudos mostram que o sucesso reprodutivo reduz quando existe uma limitação na transferência de pólen entre indivíduos distantes (Aizen & Feinsinger 1994, Fuchs *et al.* 2003, Ghazoul 2004). Essas limitações podem ser produzidas por variações na sincronia da floração, considerando que esta determina a sincronia de pares potenciais (Augspurger 1981, Marquis 1988). No nosso estudo, indivíduos de *Attalea* e *Syagrus* ocorreram em altas densidades. Assim também, a sincronia da floração de espatas não diferiu entre a borda e o interior, portanto, pode-se esperar que não tenha diferença no sucesso reprodutivo. Deve-se notar, no entanto, que na análise em *Attalea* não consideramos o período inteiro de frutificação e observamos uma grande perda de frutos/infrutescência por predação no interior durante o segundo evento de frutificação.

Algumas características ecológicas de *Attalea* e *Syagrus* podem também ter contribuído para a resposta neutra observada no nosso estudo. A distribuição homogênea e abundante assim como o comportamento fenológico das espécies, o qual quase não limita a disponibilidade de recursos tanto espacial quanto temporalmente, na borda e no interior, podem ter contribuído para a

manutenção de populações de animais que usam esses recursos em ambos ambientes. Conseqüentemente a reprodução destas espécies de plantas responderiam de forma semelhante tanto na borda quanto no interior. Por outro lado, este efeito pode não ser importante para *Syagrus*, considerando que esta pode se reproduzir vegetativamente ao longo do ano, via produção de ramet (Mendoza & Franco 1998). Assim esta espécie não seria dependente das interações com animais. A reprodução vegetativa em *Syagrus* também poderia explicar o baixo sucesso reprodutivo quando comparado com *Attalea*, devido ao alto nível de abortos, já relatado para outras espécies de clones (Mendoza & Franco 1998).

Efeitos neutros, tais como os encontrados em nosso estudo, são raramente relatados e espécies comuns tais como estas palmeiras, são também pouco estudadas devido a sua elevada resistência à perturbações. No entanto, o conhecimento detalhado da sua ecologia em ambientes de borda e interior pode elucidar mecanismos que conduzam a esta resistência - os quais são importantes para prover a construção de uma teoria mais completa acerca dos efeitos da fragmentação sobre a vegetação natural.

AGRADECIMENTOS

Esta pesquisa foi possível à bolsa concedida pelo programa “Bolsista da CAPES/CNPq-IEL Nacional-Brasil”. Agradecemos também a identificação de amostras de insetos pelos professores Germano H. Rosado Neto e Gabriel Melo, Universidade Federal do Paraná. LPC Morellato recebe bolsa de produtividade em pesquisa do CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa). O Laboratório de Fenologia onde este estudo foi realizado recebe apoio financeiro da FAPESP e CNPq.

LITERATURA CITADA

- ADÂMOLI, J., MACÊDO, J., AZEVEDO, L.G. & NETTO, J.M. 1987. Caracterização da região dos Cerrados. Pp. 33-98. In: Goedert, W.J. (ed.). *Solos dos Cerrados: tecnologias e estratégias de manejo*. São Paulo: Nobel. 422 pp.
- ADLER, G.H. & KIELPINSKI K.A. 2000. Reproductive phenology of a tropical canopy tree, *Spondias mombin*. *Biotropica* 32: 686–692.
- AIZEN, M.A. & FEINSINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351.
- ARROYO, M.T.K., ROZZI, R., SIMONETTI, J.A., MARQUET, P. & SALABERRY, M. 1999. Cerrado. Pp. 148-175 in Mittermeier, R.A., Myers, N., Gil, P.R., Mittermeier, C.G (eds.). *Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX, Mexico. 430 pp.
- AUGSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62:775–788.
- AUGSPURGER, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15:257-267.
- AUGSPURGER, C.K. 1996. A cue for synchronous flowering. Pp. 133-150 in. Leigh, E.G., Jr., Rand A.S., & Windsor D.M. (Eds.). *The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 503 pp.
- BATALHA, M. A & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brasil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60:129-145.
- BENCKE, C.S.C., MORELLATO, L.P.C. 2002. Comparison of two methods of plant phenology estimation, their interpretation and representation. *Revista Brasileira de Botânica* 25:269-275.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology* 61:1065–1074.
- BRODY, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78:1624-1631.
- BROTHERS, T.S. & SPINGARN, A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old growth forests. *Conservation Biology* 6:91-100.
- BURGESS, J.V., KELLY, D., LADLEY, J.J., ROBERTSON, A.W., 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30: 179–190.

- CADENASSO, M.L., TRAYNOR, M.M., & PICKETT, S.T.A. 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 774-782.
- DE STEVEN, D., WINDSOR, D.M., PUTZ, F.E., & DE LEÓN, B., 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19:342-356.
- DIDHAM, R.K. & LAWTON, J.H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31:17-30.
- DURIGAN, G., LEITÃO-FILHO, H.F., RODRIGUES, R.R. 1994. Phytosociology and structure of a frequently burnt cerrado vegetation in SE-Brazil. *Flora* 189:153-160.
- FIDELIS, A.T., & GODOY, S.A.P. 2003. Estrutura de um cerrado stricto sensu na Gleba Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Botanica Brasilica* 17:531-539.
- FLEURY, M. & GALETTI, M. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica* 26:179-184.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., & LERTXMAN, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA) version 2.0*: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA. 36 pp.
- 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. 2004. Alien abduction: disruption of native plant-pollinator interactions by invasive species. *Biotropica* 36:156-164.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. 2006. *Life in the Cerrado: a south american tropical seasonal vegetation*. Vol.II. Pollination and seed dispersal. Ulm: Reta Verlag, Germany. 383 pp.
- GOULART, M.F., LEMOS FILHO, J.P., & LOVATO, M.B. 2005. Phenological variation within and among populations of *Plathymeria reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. *Annals of Botany* 96:445-455.
- HENDERSON, A. 2002. *Evolution and ecology of palms*. New York Botanical Garden Press, New York. 259 pp.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. *Field Guide to the Palms of the America*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 352 pp.
- HOBBS, R.J. & YATES, C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing 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.

- KAPOS, V. 1989 Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.
- KAPOS, V., WANDELLI, E., CAMARGO J.L., & GANADE G. 1997. Edge-related changes in Environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. Pp. 33-44 in Laurence W.F. & Bierregaard, R.O.Jr., (eds). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- LAURANCE, W.F., MERONA, J.M.R.D., ANDRADE, A., LAURANCE, S.G., D'ANGELO, S., LOVEJOY, T.E., VASCONCELOS, H.L., 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 343-347.
- LIMA, E.S., FELFILI, J.M, MARIMON, B.S. SCARIOT A. 2003. Diversidade, estrutura e distribuição espacial de palmeiras em um cerrado *sensu stricto* no Brasil Central – DF. *Revista Brasileira de Botânica* 26:361-370.
- LORENZI, H., SOUZA, H.M., MEDEIROS-COSTA, J.T., CERQUEIRA, L.S.C., BEHR, N. 1996. *Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas*. Nova Odessa: Plantarum Ltda. Brazil. 303 pp.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11:101-112.
- MARQUIS, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69:1552-1565.
- MATLACK, G.R. 1993. Microenvironmental variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66:185-194.
- MENDOZA, A. & FRANCO, M. 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany* 85:521–527.
- MIRANDA, I. S. 1995. Fenologia do estrato arbóreo de uma comunidade de Alter-do-Chão, PA. *Revista Brasileira de Botânica* 18:235-240.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Tree* 10:58-62.
- NASON, J.D. & HAMRICK, J.L. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of Neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88: 264–276.
- NEWMARK, W.D. 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: Dynamic Patterns. *Biotropica* 33:2–11.
- NEWMARK, W.D. 2005. Diel variation in the difference in air temperature between the forest edge and interior in Tanzania. *African Journal of Ecology* 43:177-180.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.

- OPLER, P.A., G.W. FRANKIE, H.G. BAKER. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167–188.
- PINERO, D., & SARUKHAN, J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70:461-472.
- RATHCKE, B., LACEY, E.P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16:179–214
- REICH, P.B., & BORCHERT, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294–299.
- RESTREPO, C., GÓMEZ, N. Y HEREDIA, S. 1999. Anthropogenic edges treefall gaps and fruit-frugivore interactions in a Neotropical montane forest. *Ecology* 80:668-685.
- SAUNDERS, D.A., R.J. HOBBS, & MARGULES, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- SAUNDERS, S.C., J. CHEN, T.D., DRUMMER, & CROW, T.R. 1999. Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management* 117:17-31.
- SKOLE, D., CHOMENTOWSKI W., SALAS W., NOBRE A. 1994. Physical and human dimensions of deforestation in Amazonia. *Bioscience* 44:314-322.
- SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting season and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist* 104:25–35.
- SPEARS, E.E., Jr. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75:351-362.
- STILES, F.G. 1977. Coadapted pollinators: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177–1178.
- WALES, B. A. 1972. Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs* 42:451-471.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Competition for dispersers and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos*. 44:465–477.
- WHITMORE, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Pp. 3-12. in Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O.Jr. (eds.). *Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. Chicago & London. 616 pp.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78:356-373.
- WRIGHT, S.J. & CORNEJO, F.H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71:1165–1175.
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistical analysis* (3rd edition). Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 662 pp.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Clima para a região de Itirapina, São Paulo, Brasil. a) variação climática média dos últimos 30 anos, b) Temperatura e precipitação para o período de estudo. Dados do Centro de Recursos Hídricos e Ecologia Aplicada (CRHEA, USP-São Carlos).

Figura 2 Dados microclimáticos na borda e no interior do fragmento de Cerrado, Itirapina, SP. a) Temperatura, b) umidade relativa, c) Intensidade luminosa, d) Abertura do dossel. Dados de c) correspondentes à estação seca. Quadrado: Média; Caixa: Média \pm EP; Ponto: Média \pm DP; Círculo: outliers

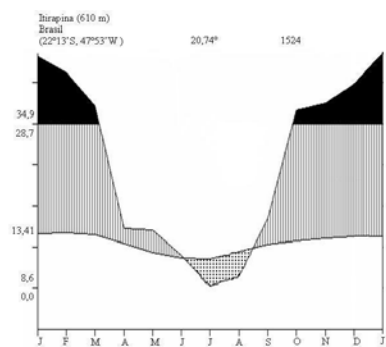
Figura 3 Fenologia reprodutiva de *Attalea geraensis* no: a) fragmento do Cerrado em Itirapina, SP (n = 228) e b) a e) comparando borda (n = 114) e interior (n = 114); b) espatas, c) Inflorescências estaminadas, d) Inflorescências pistiladas e e) Frutificação.

Figura 4 Fenologia reprodutiva de *Syagrus petraea* no a) fragmento do Cerrado em Itirapina, SP (n = 290) e b) a e) comparando borda (n = 166) e interior (n = 124); b) espatas, c) Inflorescência fase estaminada, d) Inflorescência fase pistilada e e) Frutificação.

Figura 5 Número de espatas produzidas por indivíduo de a) *Attalea geraensis* e b) *Syagrus petraea* em fragmento de Cerrado, Itirapina, SP.

Figura 6 Número de flores estaminadas e pistiladas por inflorescência na borda e no interior do fragmento de Cerrado, Itirapina, SP.

a)



b)

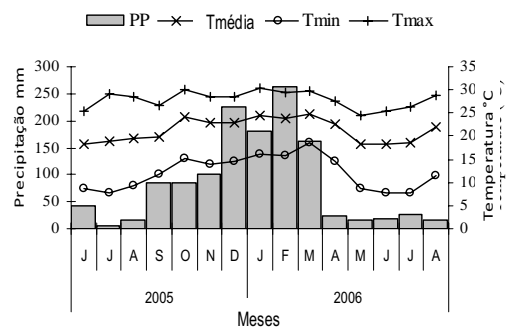


Figura 1

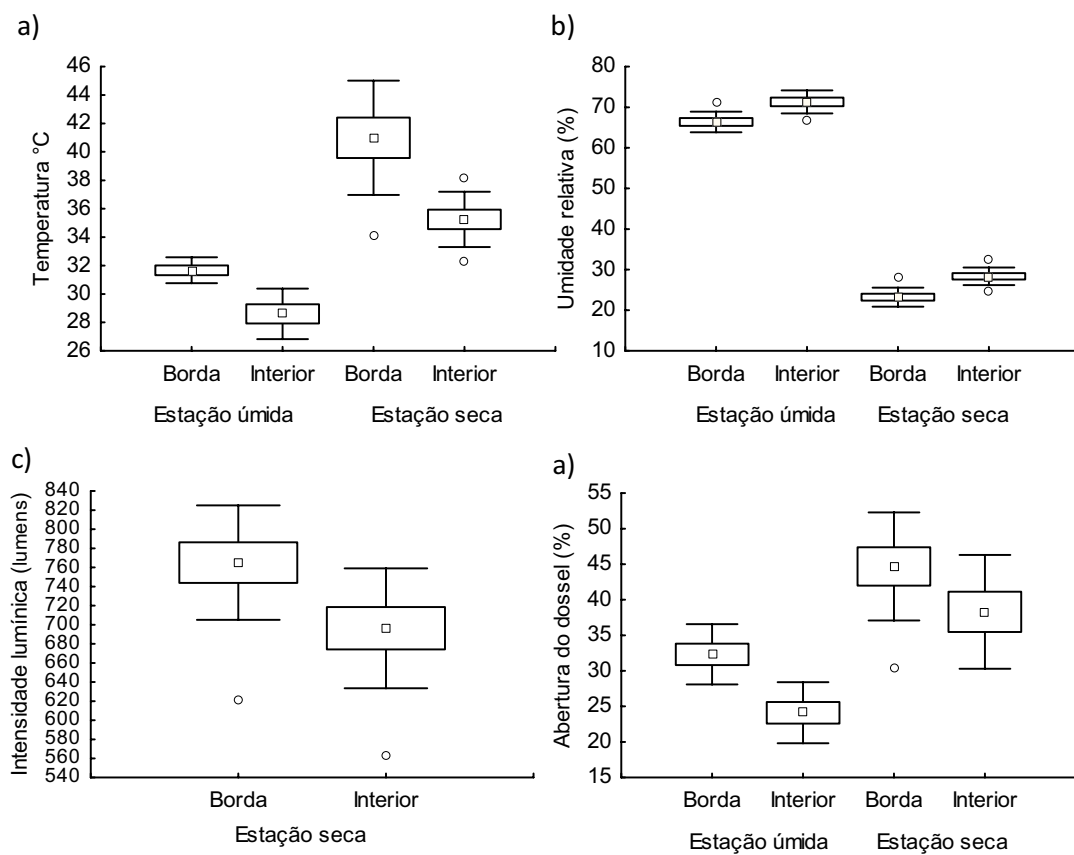


Figura 2

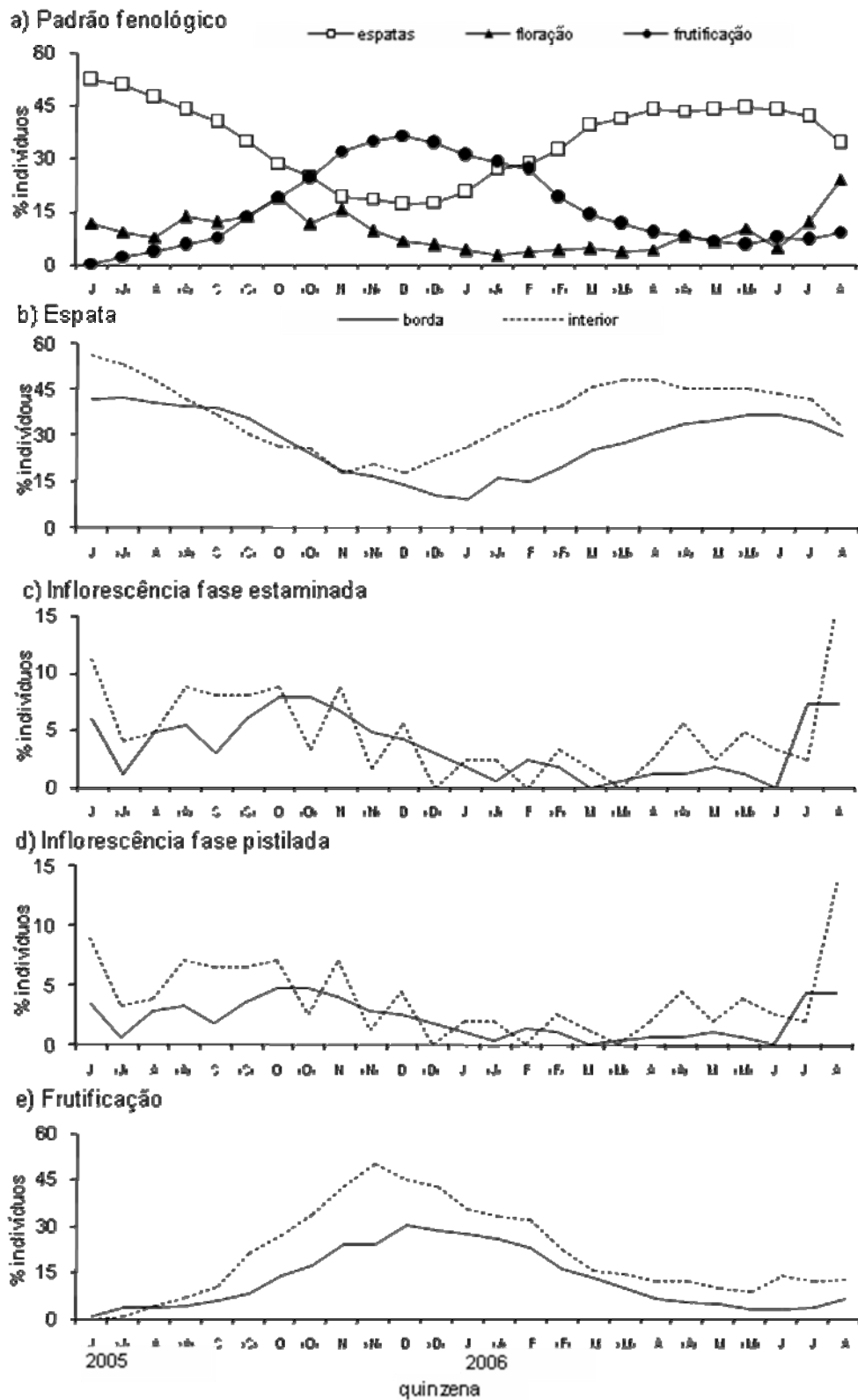


Figura 4

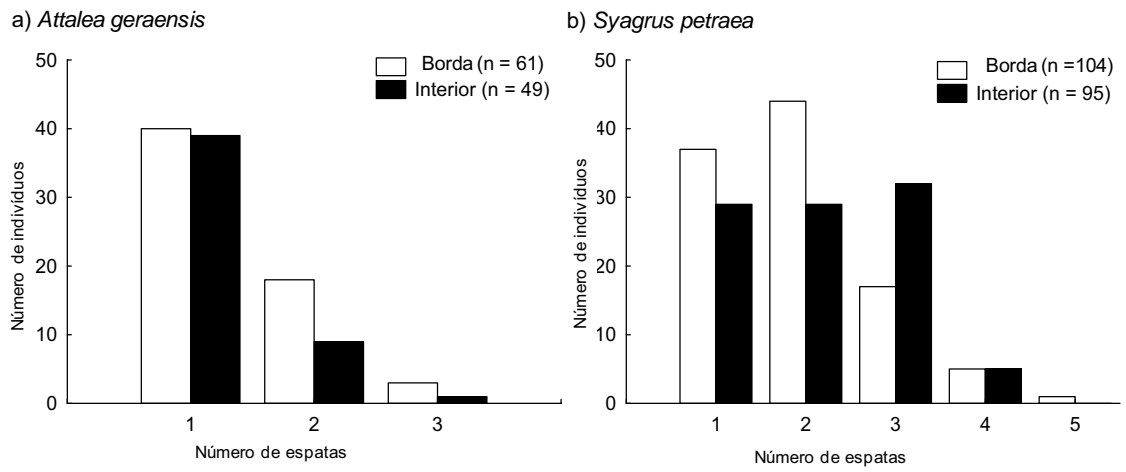


Figura 5

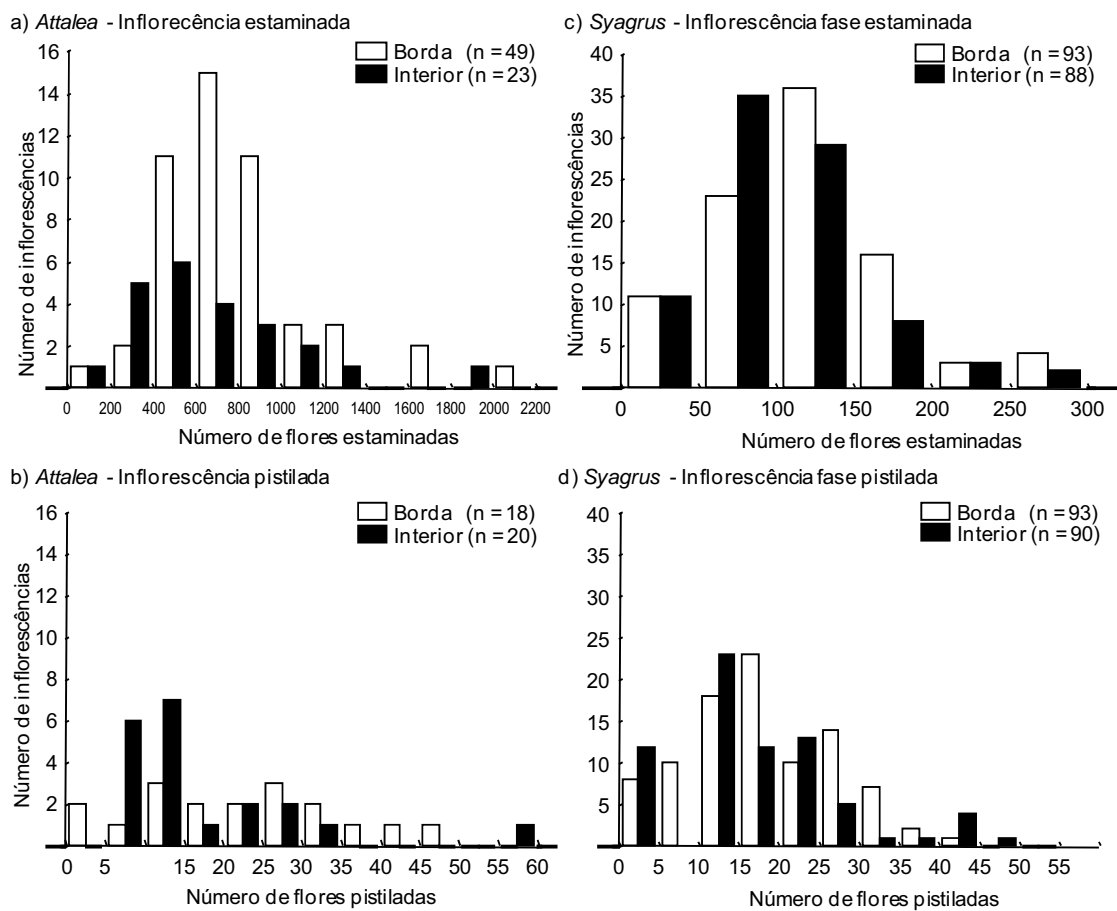


Figura 6

Tabela 1 Número total de indivíduos marcados na amostragem fenológica e número de indivíduos que apresentaram qualquer evento reprodutivo (indivíduos férteis) na borda e no interior de um fragmento de Cerrado, Itirapina, SP.

Area	<i>Attalea geraensis</i>									<i>Syagrus petraea</i>			
	Indivíduos Totais		Indivíduos Férteis						Indivíduos Totais		Indivíduos Férteis		
	Borda	Interior	Borda			Interior			Borda	Interior	Borda	Interior	
		Indivíduos Férteis	♂ Inflorescência	♀ Inflorescência	Indivíduos Férteis	♂ Inflorescência	♀ Inflorescência						
1	11	19	3	2	2	7	5	2	25	13	12	11	
2	20	20	8	7	1	7	3	2	26	13	16	10	
3	14	14	5	3	2	7	3	4	32	30	17	17	
4	21	12	16	14	3	6	4	3	5	10	4	10	
5	12	12	7	6	2	7	3	2	31	24	21	18	
6	11	15	9	6	3	1	0	0	29	10	25	9	
7	10	12	7	5	2	8	3	6	13	14	8	14	
8	15	10	6	6	3	6	2	1	5	10	2	8	
Total	114	114	61	49	18	49	23	20	166	124	105	97	

Tabela 2 Estatística descritiva das variáveis fenológicas em *Attalea geraensis* e *Syagrus petraea* na borda e no interior de um fragmento de Cerrado, Itirapina, SP.

		<i>Attalea geraensis</i>					<i>Syagrus petraea</i>				
		Espatas		Frutificação			Espatas		Frutificação		
		Duração	Sincronia	Duração	Sincronia	Sucesso reprodutivo	Duração	Sincronia	Duração	Sincronia	Sucesso reprodutivo
Borda	N	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	Média	4.8	0.5	13.3	0.6	81.2	8.0	0.5	5.4	0.5	40.5
	SD	0.60	0.08	1.60	0.17	19.96	1.37	0.29	0.72	0.11	25.54
	CV (%)	7.5	1.0	20.1	2.1	24.6	17.1	3.6	9.0	1.4	63.0
Interior	N	8	7	8	7	7	8	8	8	8	8
	Média	4.8	0.5	13.5	0.5	91.9	7.9	0.5	5.1	0.5	38.4
	SD	0.86	0.11	1.66	0.19	18.63	1.45	0.11	0.93	0.14	9.30
	CV (%)	10.8	1.6	20.8	2.7	20.3	18.1	1.4	11.7	1.8	24.2

Tabela 3 Avaliação temporal da intensidade fenológica reprodutiva e sucesso reprodutivo de *Attalea geraensis* e *Syagrus petraea* na borda e no interior de um fragmento de Cerrado, Itirapina, SP, (n = 8 para cada mês).

		<i>Attalea geraensis</i>																										
		J	(J)	A	(A)	S	(S)	O	(O)	N	(N)	D	(D)	J	(J)	F	(F)	M	(M)	A	(A)	M	(M)	J	(J)	A	(A)	
Média espátas/indivíduo																												
	Borda	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.9	1	1.3	1.3	1.2	1.5	1.5	1.4	1.4	1.5	1.3	1.2	1.2	1.1	1	1	—	
	Interior	—	—	—	—	—	—	—	—	0.9	1	1	1.1	1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.3	1.3	1.1	1	1	1	1	
Média frutos/infrutescência																												
	Borda	18	18	18	18	18	19	19	19	19	18	18	20	21	21	20	15	16	17	20	20	20	21	21	21	20	19	
	Interior	15	15	13	14	14	14	13	13	13	14	14	13	15	15	6.7	1.5	—	23	20	17	16	17	17	17	14	14	
Média Sucesso reprodutivo																												
	Borda	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	93	89	50	100	100	49	—	—	—	—	—	
	Interior	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	97	100	97	100	100	0	96	—	—	—	—	
		<i>Syagrus petraea</i>																										
		J	(J)	A	(A)	S	(S)	O	(O)	N	(N)	D	(D)	J	(J)	F	(F)	M	(M)	A	(A)	M	(M)	J	(J)	A	(A)	
Média espátas/indivíduo																												
	Borda	1.1	1.1	1.1	1	1	1	1.1	1.1	1	1	1	1	1	1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	
	Interior	1.1	1.1	1.1	1	1	1	1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1	0.9	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1	
Média frutos/infrutescência																												
	Borda	1	2.6	1.6	4.3	5.3	7.4	9.7	9.6	8.9	8.6	7.2	6.8	5.1	4.6	4.7	4.3	5.3	3.4	6.3	4.8	5.3	3.2	6.7	11	14		
	Interior	—	2	1.8	4.7	4.8	6.3	6.6	6.2	4.2	3.8	4.5	4.4	4.5	4.6	3.7	3.8	4.5	5.9	6.3	4.6	7.2	6.6	11	9.3	13		
Média Infrutescências/indivíduo																												
	Borda	1	1	1	1	1	1	1	1.1	1.2	1.2	1.3	1.3	1.2	1.2	1	1	1	1	1.1	1	1	1	1	1	1	1	
	Interior	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Média Sucesso reprodutivo																												
	Borda	28	30	30	40	54	43	45	33	23	23	11	25	11	8.3	31	9.7	45	—	—	28	0	11	5.5	—	—	—	
	Interior	53	16	26	45	45	32	36	40	18	42	0	42	23	1.9	46	0	46	10	—	53	13	32	5.8	16	15		

APÊNDICE

Estruturas reprodutivas das espécies estudadas em um fragmento de Cerrado, Itirapina, SP. A) a E) *Attalea geraensis*, B) Espata em abertura, C) Inflorescência estaminada, D) Inflorescência pistilada, E) Infrutescência; F) a J) *Syagrus peiraea*, G) Espata, H) Inflorescência fase estaminada, I) Inflorescência fase pistilada, J) Infrutescência.

