



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



DESEMPENHO REPRODUTIVO DE *BAUHINIA RUFA* (BONG.) STEUD.  
(LEGUMINOSAE) EM REMANESCENTES DE CERRADO DO ESTADO  
DE SÃO PAULO

**RAQUEL DE ARRUDA SANTOS**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Morfologia e Diversidade de Plantas.

**BOTUCATU-SP**

**2013**



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"Julio de Mesquita Filho"  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

DESEMPENHO REPRODUTIVO DE *BAUHINIA RUFA* (BONG.) STEUD.  
(LEGUMINOSAE) EM REMANESCENTES DE CERRADO DO ESTADO  
DE SÃO PAULO

**RAQUEL DE ARRUDA SANTOS**

**PROF<sup>A</sup> DR<sup>A</sup> ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS**  
ORIENTADORA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Morfologia e Diversidade de Plantas.

**BOTUCATU-SP**

**2013**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: **ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE**

Santos, Raquel de Arruda.

Desempenho reprodutivo de *Bauhinia rufa* (Bong.) Steud. (Leguminosae)  
em remanescentes de cerrado do estado de São Paulo / Raquel de Arruda  
Santos. - Botucatu, 2013

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de  
Biociências de Botucatu

Orientador: Elza Maria Guimarães Santos

Capes: 20501005

1. Leguminosa. 2. Plantas do cerrado. 3. Polinização. 4. Morfologia  
vegetal. 5. Plantas – Reprodução. 6. Pata de vaca.

Palavras-chave: Biogeografia; Cerrado; Fragmentação; Polinização; Sucesso  
reprodutivo.

*Dedico*

*Aos meus pais, Tereza Nogueira e João Batista, pela educação, amor, carinho e essencial apoio que me deram durante a minha formação pessoal e profissional.*

## **Agradecimentos**

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)** pela bolsa de estudos concedida.

À **Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)** pelo suporte financeiro (TEM-Biota proc. 2008/55434-7; Coordenado pela Profª. Dra. Silvia Rodrigues Machado).

Ao **Instituto Florestal**, pela disponibilidade e apoio na utilização das áreas de cerrado neste estudo.

À **Profª. Dra. Elza Maria Guimarães Santos**, minha orientadora, por toda a imensa dedicação, compreensão, incentivo, conselhos e comprometimento com o meu processo de formação. Agradeço também pelo exemplo que é para mim e para todos os seus orientados, e pela amizade que sempre levarei comigo.

Ao **Prof. Dr. Leonardo Galetto**, pela grande dedicação e por compartilhar e ensinar temas essenciais para o desenvolvimento deste e de outros trabalhos científicos.

Ao **Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro**, pela orientação e colaboração com as análises referentes ao tema de paisagens, que conferiu tanta robustez ao trabalho.

Ao **Prof. Dr. Wilson Uieda**, pela colaboração e ensinamentos nos trabalhos de campo.

Aos queridos amigos do Laboratório de Ecologia Vegetal, **André Santachiara, Carolina Stella, Camila Vaz, Catarina Netto, César Trevelin, Eduardo Figueiredo, Fernanda Tresmondi, Janete Ferreira, João Arthur Pompeu e Natallia Teodoro**, que me deram todo o apoio, carinho e conselhos que precisei para seguir e terminar essa jornada e que tornaram os momentos difíceis mais leves e divertidos, fazendo o dia a dia sempre melhor.

Às minhas companheiras de casa, **Camila Conz, Joyce Reissler, Patricia Matsuura, Suelyn da Luz e Vivian Gasparetti**, pela amizade, amor e apoio em todas as etapas do meu mestrado.

Ao **Walney Antônio Pena e Sérgio Adachi**, pelo apoio e dedicação nos trabalhos de campo, sempre os tornando mais divertidos.

Aos queridos amigos e ex-colegas do Laboratório de Fisiologia Evolutiva e Ambiental, **Bráz Titon, Carla Madelaire, Eduardo Moretti, Fernando Gomes e Tatiane Alvarez**, pela amizade, carinho e ensinamentos essenciais durante meu início na vida acadêmica.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO E REVISÃO CRÍTICA DA LITERATURA.....	7
MANUSCRITO - Efeito do tamanho e da conectividade de hábitat sobre o desempenho reprodutivo de uma espécie vegetal de cerrado.....	23
Resumo.....	25
Abstract.....	26
Introdução.....	27
Material e métodos.....	33
Resultados.....	39
Discussão.....	50
Agradecimentos.....	59
Bibliografia .....	60

## **Introdução geral e revisão crítica da literatura**

A alteração da paisagem e a fragmentação do hábitat, o qual é definido como o local onde um organismo ou uma comunidade vive (Odum, 2007), tem sido um tema recorrente nas pesquisas em biologia da conservação (Haila, 2002). Esses eventos são considerados ameaças a biodiversidade global e acredita-se afetarem a riqueza, abundância, distribuição e interações entre a maioria dos grupos taxonômicos (Fisher, 2007; Odum, 2007). A ideia de fragmentação de hábitat foi uma inovação conceitual adotada na ecologia na década de 1970 e surgiu como uma resposta ao aumento da consciência de que as atividades humanas podem causar sérios danos aos ambientes naturais (Haila, 2002).

Nos últimos séculos, o crescimento da população humana e a consequente expansão da agricultura e de centros urbanos, além do desenvolvimento industrial, têm resultado na eliminação de grandes extensões de vegetação natural (Aguilar *et al.*, 2009). Essas mudanças na paisagem podem alterar a estrutura, a distribuição e o funcionamento dos ecossistemas, além de alterar os padrões estruturais das vegetações originais, ocasionando a formação de fragmentos de vegetação com desenhos e tamanhos variados, inseridos numa matriz com características distintas do ambiente original (Aguilar *et al.*, 2009). Esse fenômeno é frequentemente definido como fragmentação de hábitat, o qual implica em redução da quantidade de hábitat, no tamanho das manchas de vegetação, no aumento da área sob efeito de borda, e no isolamento de porções de hábitat em fragmentos remanescentes de vegetação (Fahrig, 2003).

O processo de fragmentação pode ser dividido em fragmentação *per se*, que corresponde à divisão e configuração de um ambiente em unidades menores, mantendo a área de vegetação inicial; e em perda de hábitat, que corresponde à redução da área original (Fahrig, 2003; Aguilar *et al.*, 2009). Porém, a divisão da área causada pela fragmentação *per se* também pode implicar na perda de hábitat em diferentes escalas (Fahrig, 2003). Alguns estudos sugerem que os efeitos da fragmentação *per se* são geralmente mais fracos que os efeitos da perda de hábitat e que eles podem ser positivos, negativos ou nulos (Aguilar *et al.*, 2009; Ethier e Fahrig, 2011). Um desses efeitos negativos é que este tipo de fragmentação implica no surgimento de fragmentos menores e cada fragmento, poderá ser muito pequeno para sustentar uma população local ou um território individual e assim, as espécies que não têm habilidade de cruzar a matriz ficarão confinadas a fragmentos pequenos, reduzindo o tamanho da população e sua persistência na área (Fahrig, 2003; Aguilar *et al.*, 2009). Outro

possível efeito negativo da fragmentação *per se* é o efeito de borda, que tem sido definido como a exposição dos organismos remanescentes às condições dos diferentes ecossistemas circundantes (Murcia, 1995).

Bordas recém-criadas são caracterizadas por mudanças na abundância e distribuição das plantas causada diretamente pelas condições físicas próximas ao fragmento (Murcia, 1995). Se as condições da matriz, como umidade ou incidência de ventos e de radiação, penetram o fragmento e modificam suas características além do seu intervalo de variação intrínseca, então a porção desse remanescente de vegetação sob influência desses efeitos se tornará inadequada para os organismos do ecossistema original (Murcia, 1995, García e Chacoff, 2007). Além do efeito de borda, devido ao isolamento dos fragmentos e à criação da matriz diferente da vegetação inicial, alguns organismos podem gastar mais tempo para se deslocar entre os remanescentes de uma paisagem mais fragmentada, podendo aumentar as taxas de predação e reduzir as taxas de reprodução (Fahrig, 2003). Assim, a capacidade dos organismos de atravessar áreas modificadas e explorar novos habitats é diretamente relacionada à chance de cada espécie persistir nesses ecossistemas fragmentados (Bernard e Fenton, 2003).

Apesar dos efeitos negativos, alguns estudos sugerem que a fragmentação *per se* pode ter efeitos positivos na biodiversidade. Muitos desses efeitos estão relacionados com o aumento da diversidade de habitats, o que pode favorecer espécies que requerem mais de um tipo de ambiente (Towsend *et al.*, 2006). Dunning *et al.* (1992) verificaram como a estrutura da paisagem pode facilitar o movimento ou permitir o acesso à diferentes tipos de habitat. Os autores consideraram uma paisagem composta por diferentes tipos de fragmentos, cada um contendo recursos distintos, e uma dada espécie que requer, no mínimo, dois recursos diferentes em algum ponto de sua história de vida. Isso implicaria no deslocamento do organismo entre esses diferentes fragmentos, pois ambos os recursos se encontram em locais de diferentes tipos (Dunning *et al.*, 1992).

Em geral, um aumento no nível de fragmentação da paisagem poderia levar a uma complementação entre os tipos de habitat, o que pode acarretar em um efeito positivo para as espécies que exigem recursos que estão disponíveis em áreas distintas (Dunning *et al.*, 1992). Ethier e Fahrig (2011), estudando morcegos que ocorrem em florestas no Canadá, observaram que espécies que forrageiam de forma oportunista em bordas ou em áreas abertas, ao aumentar o número de fragmentos, mesmo mantendo-se a porcentagem de

cobertura florestal, possivelmente os fragmentos usados para abrigo e forrageio estariam mais próximos, aumentando a eficiência e diminuindo o tempo de deslocamento entre os tipos de hábitat para a obtenção do recurso.

### **1. Teoria da Biogeografia de Ilhas e a fragmentação de hábitat**

Quando os pesquisadores consideram o processo de fragmentação como perda de hábitat, ele implica em efeitos negativos consistentes na dinâmica das comunidades (Fahrig, 2003; Ethier e Fahrig, 2011). Esses efeitos não são aplicados somente a medidas diretas de biodiversidade, como riqueza específica, abundância e distribuição das populações, mas também a medidas indiretas. A perda de hábitat também pode levar à redução do comprimento das cadeias tróficas (Jorge *et al.*, 2013), à alteração nas interações antagonistas e mutualistas entre as espécies, à alterações no sucesso da reprodução e dispersão, e à modificações nas taxas de predação e aspectos comportamentais dos animais, que podem afetar o sucesso na reprodução e no forrageamento (Fahrig, 2003). Por exemplo, Robinson *et al.* (1995) mediram os efeitos negativos da perda de hábitat e mostram que o sucesso reprodutivo de aves de floresta estava positivamente correlacionado com a porcentagem de cobertura vegetal. Isso representa um efeito positivo da quantidade de hábitat sobre o sucesso reprodutivo desses animais. Além disso, Jorge *et al.* (2013) verificaram que a porcentagem de cobertura florestal e o tamanho das áreas funcionais, para capacidades distintas de cruzar matrizes abertas, foram importantes para explicar a adequação das espécies de mamíferos de grande porte a fragmentos de Mata Atlântica.

Quando as pesquisas em fragmentação começaram na década de 70, elas foram associadas à dinâmica de ilhas oceânicas e aos estudos do fenômeno de “insularização” das vegetações (Haila, 2002; Aguilar *et al.*, 2009). Assim, o trabalho de MacArthur e Wilson (1967) sobre a biogeografia de ilhas é considerado a base teórica que originou o conceito sobre fragmentação de hábitat (Aguilar *et al.*, 2009). Os autores da teoria consideravam três características básicas dos organismos de ilhas: a relação espécie-área, a relação espécie-isolamento e o retorno das espécies ao equilíbrio (*turnover*) (Brown e Lomolino, 2006). Eles propuseram que o número de espécies que habitam uma ilha resulta de um equilíbrio dinâmico entre taxas de extinção e de imigração. Esses processos de extinção e imigração mantêm o número de espécies de uma ilha relativamente estável, mesmo com mudanças na composição específica. A taxa de extinção aumenta à medida que a ilha é colonizada, ou seja, à medida que o número de espécies habitando a ilha aumenta. Já a taxa de imigração é

considerada máxima quando a ilha está vazia, e mínima quando a ilha contém todas as espécies do conjunto do continente (área fonte) (Brown e Lomolino, 2006).

Quanto ao efeito do tamanho, MacArthur e Wilson (1967) assumiram que o tamanho da ilha afetaria somente a taxa de extinção. Apesar de reconhecerem que ilhas maiores seriam um alvo mais fácil para a dispersão de propágulos do que ilhas pequenas, eles concluíram que tal efeito na imigração não seria significativo quando comparado ao efeito do tamanho da ilha na taxa de extinção das espécies. O tamanho das populações tende a decrescer com a diminuição da área da ilha e a probabilidade de extinção aumenta rapidamente à medida que a população torna-se muito pequena. Assim, ilhas pequenas exibem um menor número de espécies no equilíbrio (Brown e Lomolino, 2006).

A maior riqueza de espécies em ilhas com área maior pode ser consequência não só da grande área, mas também do possível maior número de habitats disponíveis que podem suportar uma maior quantidade de espécies. Becker (1999) cita alguns exemplos de variação da riqueza específica em relação à área e à diversidade de habitats em ilhas. Para coleópteros das Ilhas Canárias, existe uma forte relação entre riqueza específica e diversidade de habitat. Porém, a riqueza de espécies não apresentou relação com o tamanho das ilhas (Becker, 1999).

Em estudos realizados com vários grupos de animais insulares das Pequenas Antilhas, a variação na riqueza de espécies foi avaliada sob quatro aspectos: em relação somente à área da ilha; somente à diversidade de habitat; a associação entre área e diversidade de habitat; e não relacionada a nenhum dos aspectos anteriores. Para répteis e anfíbios, assim como para os coleópteros das Ilhas Canárias, a diversidade de habitats foi mais importante do que a área da ilha. Porém, para morcegos o inverso foi encontrado; e para aves e borboletas, ambos os parâmetros foram igualmente importantes (Ricklefs e Lovette, 1999). Estudos como esses sugerem que existem efeitos muito além da ideia de uma simples correlação entre área e diversidade de habitats (Townsend *et al.*, 2006).

Quanto ao efeito do isolamento da ilha, os autores assumiram que a distância de uma ilha da área fonte afetaria somente a taxa de imigração. Independentemente da forma de dispersão, se uma barreira (por exemplo, a distância entre ilhas) exerce um efeito filtrador, então a probabilidade de um organismo cruzar a barreira diminui à medida que essa barreira aumenta. Assim, ilhas mais próximas da área fonte deveriam conter mais espécies em

relação a ilhas distantes, sendo o movimento entre os fragmentos de hábitat uma função não apenas do organismo, mas também da paisagem pela qual ele se movimenta (Tischendorf e Fahrig, 2000; Brown e Lomolino, 2009).

## **2. Das ilhas para a paisagem: fragmentação, conectividade e matriz**

Atualmente, o isolamento de ilhas oceânicas e vegetacionais é também associado ao conceito de conectividade da paisagem (Tischendorf e Fahrig, 2000). Embora não diretamente correlacionada, a conectividade pode ser equivalente ao inverso do grau de isolamento dos fragmentos, sendo uma paisagem que apresenta um maior número de fragmentos com um alto grau de isolamento, menos conectada, e vice versa (Tischendorf e Fahrig, 2000). Taylor *et al.* (1993) definiram conectividade da paisagem como sendo a capacidade da paisagem de facilitar ou impedir o movimento dos animais ao longo das manchas (fragmentos) que contêm os recursos. Essa definição acentua a dependência do movimento na estrutura da paisagem, o que sugere que a conectividade é espécie e paisagem-específica (Tischendorf e Fahrig, 2000).

A conectividade da paisagem abrange os efeitos da estrutura da paisagem em relação à habilidade de se mover e ao risco de mortalidade das espécies, podendo ser dividida em conectividade estrutural e conectividade funcional (Tischendorf e Fahrig, 2000). A conectividade estrutural é considerada como sendo a continuidade física do hábitat e é medida independentemente das características dos organismos de interesse. Já o conceito de conectividade funcional considera a resposta comportamental de um organismo aos vários elementos da paisagem, envolvendo situações nas quais os organismos se deslocam por locais de não-hábitat (matriz), podendo encontrar maiores riscos de mortalidade (Tischendorf e Fahrig, 2000). Dependendo das características de movimento dos organismos, a conectividade estrutural e funcional podem ser sinônimas, podendo a mesma paisagem ter diferentes conectividades para diferentes organismos. (Tischendorf e Fahrig, 2000). Fragmentos de hábitat estruturalmente conectados podem não ser funcionalmente conectados e, ainda, hábitats não contínuos podem ser funcionalmente conectados se o organismo em questão puder atravessar a área de não-habitat (matriz) com sucesso e se mover entre os fragmentos (Tischendorf e Fahrig, 2000).

A perda, a fragmentação e a degradação do hábitat está entre as maiores ameaças ao declínio da diversidade biológica (Butchart *et al.*, 2010), porém é necessário ter atenção para

não simplificar um problema tão complexo. Os vários táxons apresentam forças de extinção distintas que incluem, além da perda e fragmentação do hábitat, a introdução de espécies exóticas, a caça, a poluição, as mudanças climáticas e outros efeitos das atividades humanas. Muitas espécies são ameaçadas pela combinação de diversos desses fatores associados aos efeitos da fragmentação (Brown e Lomolino, 2006). Além disso, a fragmentação, uma expressão do tamanho e do arranjo espacial de fragmentos de hábitat, não é um processo exclusivamente antrópico, havendo hábitats naturalmente fragmentados distribuídos ao redor do mundo em diferentes escalas (Ewers e Didham, 2006).

Entretanto, uma das causas mais importantes das mudanças no grau de fragmentação é a modificação do hábitat pelo homem (Ewers e Didham, 2006). As transformações antrópicas na superfície terrestre estão ocorrendo muito rapidamente, e é de extrema importância o fato de que as paisagens naturais não estão sendo apenas reduzidas, mas que os remanescentes dessas paisagens estão sofrendo um processo de fragmentação e degradação de sua qualidade (Brown e Lomolino, 2006; Aguilar *et al.*, 2009). Segundo Brown e Lomolino (2006), na maioria dos casos, espera-se que ocorra um colapso biótico após a fragmentação do hábitat na seguinte sequência de estágios:

- 1) Exclusão inicial: algumas espécies se extinguirão da paisagem porque sua aclimatação original não incluía as novas condições das áreas remanescentes;
- 2) Extirpação devido à falta de recursos essenciais: as espécies variam em suas necessidades de recursos e muitas delas necessitam de áreas grandes e/ou de recursos raros. À medida que as áreas remanescentes decrescem em tamanho, decresce também a probabilidade de que todas as necessidades de condições e recursos para as espécies sejam encontradas.
- 3) Efeitos deletérios do isolamento: algumas populações podem não ser extintas pela imigração e recrutamento de indivíduos oriundos de outras populações. A probabilidade de ocorrência desses eventos diminui à medida que o isolamento aumenta.
- 4) Desequilíbrios ecológicos: a maioria das espécies é influenciada pelas interações interespecíficas. A perda de uma espécie durante algum dos estágios acima pode resultar em uma perda subsequente de seus predadores, parasitas, mutualistas ou comensais. Além disso, a perturbação do hábitat e a redução na diversidade da comunidade durante os estágios iniciais podem facilitar o estabelecimento de espécies exóticas, ativando uma cascata com subseqüentes extirpações.

Uma crítica feita ao assumir a analogia entre ilhas oceânicas e fragmentos florestais é que a área circundante à ilha seria completamente hostil para a maioria dos organismos que vivem naquele ambiente. Assim, assumindo que os ambientes nos arredores dos fragmentos de vegetação são intensamente modificados pela ação humana, eles não seriam habitáveis pelos organismos que estariam presentes na vegetação inicial, o que classifica as matrizes de forma semelhante ao mar. Porém, na perspectiva dos fragmentos florestais, mesmo em áreas de agricultura, algumas espécies podem forragear fora do remanescente de floresta (Haila, 2002).

### **3. O Cerrado brasileiro e a perda de hábitat**

A fragmentação ocorre preferencialmente em áreas onde as atividades de agricultura são mais lucrativas (Carvalho *et al.*, 2009), e, ao longo das últimas quatro décadas, o Cerrado tornou-se, no Brasil, um dos locais com maior desenvolvimento da agricultura moderna. Tal desenvolvimento tem acarretado em custos ambientais, como a erosão do solo, a invasão biológica e a degradação e fragmentação da paisagem (Klink e Moreira, 2002; Durigan *et al.*, 2003). A exploração desse domínio se iniciou com o estabelecimento dos primeiros assentamentos humanos no começo do século XVIII associados com a mineração. Porém, o primeiro auge econômico veio durante as décadas de 1920 e 1930, quando as plantações de café e o processo industrial cresceram (Klink e Moreira, 2002). Além dos históricos de agricultura intensiva, o Cerrado sofreu com a intensa urbanização. A população da região cresceu por volta de 73% entre as décadas de 1950 e 1960, devido, provavelmente, a construção da cidade de Brasília. Entretanto, o crescimento populacional não foi limitado a essa década. Desde 1870 até 1960, a população dessa região cresceu a uma taxa duas vezes maior do que no restante do país, como resultado de migrações internas (Klink e Moreira, 2002).

O cerrado cobria originalmente cerca de dois milhões de km<sup>2</sup> do território brasileiro, representando 22% da área do país, acrescido de áreas pequenas no leste da Bolívia e noroeste do Paraguai (Klink e Moreira, 2002; Batalha, 2011). Os fatores que determinam a distribuição da vegetação do cerrado têm sido questão de controvérsia, mas, em geral, os fatores considerados mais importantes são a precipitação sazonal, a fertilidade e drenagem do solo, e o regime de fogo (Klink e Moreira, 2002). Essa vegetação possui uma variação fisionômica, e diversos autores têm produzido distintas classificações. O cerrado compreende uma série de fisionomias que vão de campos abertos até florestas (Coutinho,

1978). Essas fisionomias pertencem a três biomas distintos: o de campos tropicais, que inclui a fisionomia campo limpo; o de savanas, que inclui as fisionomias campo sujo, campo cerrado e cerrado *sensu stricto*; e o florestal, que inclui o cerradão (Batalha, 2011).

Nas últimas décadas do século XX, 14% do estado de São Paulo eram cobertos pela vegetação de cerrado, dispersa em fragmentos ao longo da paisagem. Embora ele ocupe os solos mais pobres do estado, as áreas de vegetação de cerrado original têm sido amplamente destruídas, principalmente para o cultivo de cana-de-açúcar, pinus, eucalipto e pastagem de gramíneas (Durigan *et al.*, 2007). Como resultado, no estado de São Paulo nos últimos 30 anos, essa vegetação foi reduzida, principalmente pela expansão da agricultura, de 33.929 km<sup>2</sup> a 2.379 km<sup>2</sup>, restando atualmente menos de 7% de sua cobertura original, o que equivale a menos de 1% da área do estado (Durigan *et al.*, 2003).

Atualmente, essa vegetação é representada por fragmentos no interior do estado, sem indicadores de que, pelo menos num passado recente, estivesse ligado à porção nuclear que abrange o Brasil central (Klink e Moreira, 2002). A baixa temperatura média no sul do país parece limitar sua ocorrência, sendo a ação da geada um fator limitante para algumas espécies nas áreas próximas ao limite sul de sua distribuição no Brasil (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger, 2006). Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger (2006) relacionaram a distribuição de algumas espécies à ação de geada, após observarem os danos causados a um fragmento de cerrado. Os autores também concluíram que, em muitos casos, uma clara relação entre o grau do dano causado à espécie e sua distribuição geográfica pode ser demonstrada.

A relação entre a área dos fragmentos e a diversidade tem sido muito estudada, porém as consequências nas interações planta-animal advindas da fragmentação têm recebido pouca atenção (Galletto *et al.*, 2007). As interações mais críticas para a manutenção das populações são aquelas que afetam diretamente o recrutamento e a reprodução das espécies vegetais. Por esta razão, os estudos que avaliam os efeitos da fragmentação e da perda de hábitat sobre as interações entre plantas e animais são importantes, pois permitem identificar e compreender as possíveis respostas dos organismos frente a essas alterações de hábitat (Aguilar *et al.*, 2009). Tanto interações antagonistas, como a predação, herbivoria e parasitismo, quanto as mutualistas, como a polinização e dispersão de sementes, podem modular a dinâmica das populações vegetais nos fragmentos no tempo e no espaço (Aguilar *et al.*, 2009). Porém, os efeitos gerais da fragmentação sobre as interações entre plantas e

animais permanecem controversos, e o mesmo cenário que prejudica as relações mutualistas pode, ao mesmo tempo, beneficiar as plantas pela também diminuição das relações antagonistas (García e Chakoff, 2007).

Dentre as interações mutualistas, a polinização por animais, que predomina atualmente nas angiospermas, permite muitas possibilidades ecológicas diante da imobilidade das plantas (Willmer, 2011). Os animais que procuram ativamente as flores aumentam a probabilidade de um grão de pólen coletado em uma flor alcançar o estigma de outra flor da mesma espécie. Isso acontece porque os animais podem procurar flores isoladas e carregar o pólen por grandes distâncias, podendo as plantas polinizadas por animais provavelmente persistirem em menores densidades populacionais do que espécies polinizadas pelo vento (Willmer, 2011). A eficácia dos polinizadores em remover, transportar e depositar pólen compatível nos estigmas tem um profundo efeito sobre o sucesso reprodutivo das plantas (Aguilar *et al.*, 2009). Nesta interação, os animais realizam a transferência de pólen entre indivíduos de uma determinada espécie ou entre espécies diferentes, cumprindo um papel fundamental na regeneração, manutenção e diversificação das populações naturais (Aguilar *et al.*, 2009). Os polinizadores podem contribuir para a preservação da cobertura vegetal e facilitar a hibridização interespecífica, um dos mecanismos que gera a matéria prima para um potencial processo de especiação, incrementando assim a diversidade de espécies de plantas (Aguilar *et al.*, 2009).

Recentemente se tem demonstrado que, em relação à polinização, alguns grupos de animais apresentam menor tolerância à perturbação do hábitat. A dependência do mutualismo com animais para a reprodução pode atuar como um fator de risco ao aumentar a suscetibilidade reprodutiva das plantas à fragmentação (Aguilar *et al.*, 2009). Assim, qualquer mudança que ocorra na comunidade de polinizadores como consequência da fragmentação de hábitat poderia propagar seu efeito na quantidade e/ou qualidade do pólen depositado sobre os estigmas, e afetar, conseqüentemente, a capacidade reprodutiva das plantas (Aguilar *et al.*, 2009).

Porém, a nova paisagem fragmentada não é percebida da mesma forma por todas as espécies, podendo causar efeitos diferentes na comunidade. Entre os caracteres indicadores de susceptibilidade dos animais à fragmentação pode-se destacar a quantidade de gerações por ano, o tamanho corpóreo, a variação no tamanho populacional, a especialização nos

requerimentos alimentares e de hábitat, o comportamento de forrageio e a capacidade de movimento (Aguilar *et al.*, 2009).

#### **4. Morcegos e a paisagem**

Com relação à capacidade de movimento, existe uma variedade de distâncias percorridas dependendo dos grupos de polinizadores. Insetos, como por exemplo, coleópteros e dípteros, apresentam um raio de forrageio de 10 a 20 metros; já alguns himenópteros forrageiam a uma escala espacial que pode variar de 250 a 2500 metros; mariposas (lepidópteros) podem chegar a percorrer 5000 metros em busca de alimento e, finalmente, entre os mamíferos, há registros evidenciando que certos morcegos nectarívoros podem percorrer distâncias de até 100 km em uma só noite (Aguilar *et al.*, 2009). Assim, animais maiores com um grande raio de forrageio parecem perceber os efeitos da fragmentação somente quando ela ocorre em grandes escalas (García e Chakoff, 2007).

Esse último grupo possui atividade noturna e ocorre em diversos habitats, mas os animais que visitam flores ocorrem somente entre as latitudes 30°N e 30°S. Essa faixa latitudinal inclui as zonas tropicais, porém também inclui alguns desertos, onde algumas espécies de morcegos polinizam diversas espécies de cacto e apresentam o comportamento de migração (Willmer, 2011). O fenômeno da quiropterofilia não se restringe apenas a ambientes quentes, pois os morcegos ocorrem em grandes altitudes, especialmente nos Andes, onde enfrentam baixas temperaturas no período noturno (Willmer, 2011). As duas famílias de morcegos que incluem animais consumidores de néctar são a Pteropodidae (chamados de *flying foxes*), que ocorre em regiões tropicais e subtropicais da África, Ásia, Austrália e ilhas no oceano Pacífico; e a Phyllostomidae, que é encontrada em regiões tropicais e subtropicais das Américas e que apresenta o grupo mais especializado no consumo de néctar, que corresponde à subfamília Glossophaginae (Fleming *et al.*, 2009; Willmer, 2011). Seus representantes possuem características em comum, como rostro alongado, dentição reduzida tanto em tamanho quanto em número de dentes, e língua longa com papilas piliformes, as quais auxiliam na coleta de néctar durante as rápidas visitas às flores (Fleming *et al.*, 2009; Willmer, 2011).

Os morcegos são endotérmicos voadores e têm um grande gasto energético (Willmer, 2011). Em geral, flores polinizadas por morcegos produzem mais néctar quando comparadas a flores polinizadas por outros grupos, embora a quantidade produzida varie amplamente

entre as espécies, de menos de 10µl a mais de 15ml por flor, a cada noite (Fleming *et al.*, 2009, Willmer, 2011). Os morcegos da subfamília Glossophaginae, que possuem uma massa corpórea que pode variar entre oito e trinta gramas, são polinizadores energeticamente dispendiosos para as plantas, pois esses animais requerem, no mínimo, 18 a 53 kJ de energia por dia (um mg de sacarose corresponde a 18,8 J) (Nagy, 1987; Dafni, 2005;). As espécies polinizadas por esta subfamília podem satisfazer as necessidades energéticas desses animais com a produção de flores robustas que disponibilizam grandes quantidades de néctar contendo de 13 a 34% de energia necessária para as atividades dos morcegos (Horner *et al.*, 1998).

Além do volume, a composição química do néctar também está relacionada aos grupos de polinizadores. Os açúcares podem variar entre as espécies de plantas, mas as proporções são comparativamente estáveis para a maioria das espécies (Baker, 1977; Galetto e Bernardello, 2003). Outras substâncias, como lipídios, fenóis, alcalóides, antioxidantes e aminoácidos também podem ser encontradas, porém em menor quantidade (Baker, 1977). Baker (1977) mostrou que a concentração de aminoácidos no néctar é maior quando esse é o principal recurso alimentar para os visitantes florais. Como exemplo, o autor cita que o néctar produzido por flores visitadas por mariposas, borboletas e vespas que dependem exclusivamente desse recurso para sua nutrição, possui uma alta concentração relativa de aminoácidos. Em contraste, animais que consomem outros recursos, como, por exemplo, morcegos que complementam sua dieta com frutos e insetos, visitam flores que produzem néctar com baixa quantidade de aminoácidos. Porém, a presença de aminoácidos no néctar, mesmo em concentrações menores, é essencial para a manutenção das funções dos animais que consomem esse recurso (Baker, 1977).

A heterogeneidade na distribuição espacial e temporal do volume e da concentração de néctar tem sido estudada, especialmente em relação ao comportamento de forrageamento ótimo (Horner *et al.*, 1998). A quantidade, a qualidade e o ritmo de produção do néctar apresentam uma íntima correlação com a demanda e o comportamento dos visitantes florais (Potts, 2005). Nassar *et al.* (1997), por exemplo, verificaram que algumas espécies de cacto da Venezuela apresentam uma alta produção de néctar nas primeiras horas da antese. Essa alta produção coincide com o período em que os morcegos apresentam uma grande demanda energética após terem passado o período diurno sem se alimentar, indicando que pode existir uma relação entre a demanda energética desses animais e a produção de néctar (Nassar *et al.*, 1997)

Apesar do potencial custo das plantas em disponibilizar recursos para esses grandes polinizadores, os benefícios de uma polinização por vertebrados podem ser substanciais, especialmente em habitats onde a atividade de insetos é limitada por condições ambientais desfavoráveis (Aguilar *et al.*, 2009). Alguns aspectos positivos da polinização por vertebrados incluem uma maior deposição de pólen compatível nos estigmas, associada ao comportamento de visita em linha-de-captura, além de uma maior habilidade de carregar uma grande quantidade de pólen a maiores distâncias (Quesada *et al.*, 2003). Como consequência do processo de fragmentação, algumas etapas do ciclo de vida da planta estariam comprometidas devido à interrupção das interações com esses vertebrados, e eventualmente um colapso demográfico poderia ser desencadeado nas populações de algumas espécies vegetais (Galletto *et al.*, 2007). Assim, as interações planta-animal são os principais alvos da biologia da conservação devido ao seu importante papel nos processos de regeneração e manutenção das estruturas das comunidades e do funcionamento dos ecossistemas. Estudos como este permitem que as bases ecológicas das interações em ambientes fragmentados sejam melhor entendidas.

## **Bibliografia**

- Aguilar, R.; Ashworth, L.; Cagnolo, L.; Jausoro, M.; Galletto, L. 2009. Dinâmica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. *In* Medel, R.; Aizen, M.A.; Zamora, R. (eds). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. p. 199-230. Editorial Universitaria, S.A. Santiago, Chile.
- Batalha, M.A. 2011. O cerrado não é um bioma. *Biot Neotrop.* 11(1):000-000.
- Baker, H.G. 1977. Non-sugar chemical constituents of nectar. *Apidologie.* 8(4) 349-356.
- Bernard, E.; Fenton, M. B. 2007. Bats in a fragmented landscape: species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarém, central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation.* 134: 332-343.
- Brown, J.; M. Lomolino 2006. Biogeografia. 2<sup>a</sup> ed. FUNPEC, Ribeirão Preto (original inglês: 3<sup>a</sup> ed c. B. Riddle, 2005 – Sinauer, Sunderland).

- Carvalho, F. M. V.; De Marco Júnior, P.; Ferreira, L. G. 2009. The Cerrado into-peaces: habitat fragmentation as a function of landscape use in the savannas of central Brazil. *Biological Conservation*. 142: 1392-1403.
- Coutinho, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Rev. Bras. Bot.* 1: 17-23.
- Dafni, A.; Kevan, P.G and Husband, B.C. 2005. (eds). Practical pollination biology. p. 333-336. Environquest, Ontario, Canada.
- Dunning, J.B.; Danielson, B.J.; Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscape. *Oikos*. 65(1): 169-175.
- Durigan, G.; Siqueira, M.F.; Franco, G.A.D.C; Bridgewater, S; Ratter, J.A. 2003. The vegetation of priority areas for cerrado conservation in São Paulo state, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*. 60(2): 217-241.
- Durigan, G.; Siqueira, M.F.; Franco, G.A.D.C. 2007. Threats to the cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*. 64: 355-363.
- Ethier, K.; Fahrig, L. 2011. Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecol.* 26: 865-876.
- Ewers, R. M.; Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81: 117-142.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 487-515.
- Fischer, J.; Lindenmayer, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 265-280.
- Fleming, T.; Geiselman, C.; Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*. 104: 1017-1043.
- Galetto, L.; Bernardello, G. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Syst. Evol.* 238: 68-86.
- Galetto, L.; Aguilar, R.; Musicante, M.; Astegiano, J.; Ferreras, A.; Jausoro, M.; Torres, C.; Ashworth, L.; Eynard, C. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores,

- polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecologia Austral*. 17: 67-80.
- García, D.; Chacoff, N.P. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on howthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conservation Biology*. 21(2): 400-411.
- Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I. 2006. *Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation*. Vol. II. Ulm: Reta Verlag. 380 p.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*. 12(2): 321-334.
- Horner, M.A.; Fleming, T.H.; Sahley, C.T. 1998. Foraging behavior and energetic of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Zool.* 244: 575-586.
- Jorge, M.L.S.P.; Galetti, M.; Ribeiro, M.C.; Ferraz, K.M.P.M.B. 2013. Mammal defaunation as surrogate of trophic cascades in a biodiversity hotspot. *Biological Conservation*.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.018>.
- Klink, C.A.; Moreira, A.G. 2002 Past and current human occupation, and land use. *In* Oliveira, P.S.; Marquis, R.J. (eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. p. 69-90. Columbia University Press, New York.
- Odum, E.P.; Barret, G.W. 2007. *In*: *Fundamentos de Ecologia*. 5ª ed. São Paulo. Editora CENGAGE Learning. 632 p.
- MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. New Jersey, EUA. 224p.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree*. 10(2): 58-62.
- Nagy, K.A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs*. 57(2): 111-128.

- Nassar, J.M.; Ramírez, N.; Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*. 84: 918-927.
- Potts, S. G. 2005. Plant interface – pollinator interface: field methodologies. *In* Dafni, A.; Kevan, P.G and Husband, B.C. (eds). *Practical pollination biology*. p. 333-336. Environquest, Ontario, Canada.
- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-Guevara, C.; Lobo, J.A. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*. 135:400-406.
- Ricklefs, R.E.; Lovette, I.J.1999. The role of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*. 68: 1142-1160.
- Robinson, S.K.; Thompson III, F.R.; Donovan, T.M.; Whitehead, D.R.; Faaborg, J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*. 267(5206): 1987-1990.
- Taylor, P.D.; Fahrig,L.; Henein, K.; Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*. 68(3): 571-573.
- Tischendorf, L.; Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*. 90: 7-19.
- Townsend, C.R.; Begon, M.; Harper, J.L. 2006. *In*: *Fundamentos em Ecologia*. 2ª ed. Porto Alegre. Editora Artmed. 592 p.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. New Jersey, EUA. 768 p.

**Conforme estabelecido pelo programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), expresso na portaria nº 01/2010-SPG/IBB/UNESP, o capítulo apresentado a seguir foi redigido na forma de um artigo científico.**

# Manuscrito

**Efeito do tamanho e da conectividade de hábitat sobre o desempenho reprodutivo de uma espécie vegetal de cerrado.**

**Raquel de Arruda Santos<sup>1</sup>, João Arthur Pompeu Pavanelli<sup>1</sup>, Wilson Uieda<sup>1</sup>, Milton Cezar Ribeiro<sup>3</sup>, Leonardo Galetto<sup>2</sup>, e Elza Guimarães<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus de Botucatu, SP, 18618-000, Brasil, <sup>2</sup>Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, CONICET, 5000, Córdoba, Argentina, <sup>3</sup>Departamento de Ecologia, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus Rio Claro, SP, 13506-900, Brasil.

Para correspondência. E-mail [r.arrudasantos@gmail.com](mailto:r.arrudasantos@gmail.com), [eguimaraes@ibb.unesp.br](mailto:eguimaraes@ibb.unesp.br)

**Resumo**

As premissas da teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas têm sido utilizadas em estudos de fragmentação devido às alterações na riqueza e na abundância de espécies que podem ocorrer em função do tamanho e conectividade dos fragmentos, semelhante à dinâmica proposta para os organismos insulares. Além disso, também pode haver alterações nas interações, o que, no caso da polinização, pode resultar em mudanças na quantidade e/ou qualidade do pólen depositado nos estigmas e também na produção de frutos e sementes. O objetivo desse estudo foi avaliar os efeitos do isolamento e do tamanho de seis fragmentos de cerrado sobre o desempenho reprodutivo de *Bauhinia rufa*. Adicionalmente, analisamos o comportamento do polinizador, a oferta calórica de néctar por flor, o sistema reprodutivo, a sincronia de florescimento, variáveis que poderiam ser afetadas pela fragmentação e influenciar o sucesso reprodutivo das populações amostradas. Não houve variação na riqueza, sendo o morcego *Glossophaga sorocina* o polinizador exclusivo em todos os fragmentos estudados. Também não houve indicativo de associação entre o tamanho dos fragmentos e a frequência de visitas ou o sucesso reprodutivo. Porém, quanto à conectividade e a frequência de visitas, observamos uma tendência de relação inversamente proporcional, sendo os fragmentos mais conectados aqueles que apresentaram a menor frequência de visitas. Quanto à conectividade e o sucesso reprodutivo, de modo geral, há uma tendência de relação positiva. Assim, quanto menos conectado o fragmento, menor o sucesso reprodutivo e quanto mais conectado, maior o sucesso reprodutivo. *B. rufa* se mostrou auto-incompatível em todas as populações avaliadas. Assim, os resultados desse estudo indicam vulnerabilidade de *B. rufa* em ambientes pouco conectados, o que pode ser devido à escassez de grãos de pólen compatíveis, já que as visitas se mantêm neste cenário.

**Palavras-chave:** biogeografia de ilhas, cerrado, fragmentação, polinização, sucesso reprodutivo.

**Abstract**

The assumptions of the island biogeography theory have been used in fragmentation studies because changes in species richness and abundance may occur according to size and connectivity of fragments, like the dynamic proposed for insular organisms. Moreover, there could be changes in interactions, and, in the case of pollination, it may affect quantity or quality of pollen deposited on stigmas, and fruit or seed production. The aim of this study was to evaluate the effects of isolation and size of six cerrado fragments on richness and abundance of pollinators, and finally on the reproductive success of *Bauhinia rufa*. Further, we analysed the behavior of pollinator, the nectar caloric intake *per* flower, the mating system, and the flowering synchrony, variables that could be affected by fragmentation and influence the reproductive success of studied populations. *Glossophaga soricina* was the exclusive pollinator in all fragments. There was no association between the size of fragments and the frequency of visits or the reproductive success. However, we observed that frequency of visits was inversely related to connectivity and the most connected fragment was the one that showed the lower frequency of visits. About the connectivity and the reproductive success, generally, there was a tendency to positive relation, and the most connected fragment showed higher reproductive success. *B. rufa* showed self incompatible in all studied populations. Thus, these results indicate vulnerability of *B. rufa* in less connected fragments, which may be due to the scarcity of compatible pollen grains, whereas the visits remain in this scenario.

**Key-words:** island biogeography, cerrado, fragmentation, pollination, reproductive success.

## Introdução

Os autores da teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson, 1967) consideram que a riqueza e a abundância de espécies insulares são determinadas pelo equilíbrio entre a extinção dependente da área e a colonização dependente da distância. Assim, ilhas maiores e mais próximas da área fonte deveriam conter mais espécies quando comparadas a ilhas pequenas e distantes (MacArthur e Wilson, 1967). As premissas dessa teoria têm sido utilizadas em estudos de fragmentação, e Tischendorf e Fahrig (2000) consideram que o movimento entre os fragmentos de hábitat é uma função não apenas da paisagem, mas também das características dos organismos que se movimentam através dela.

A alteração da paisagem, bem como a perda e a fragmentação do hábitat, têm sido temas recorrentes nas pesquisas em biologia da conservação em todo o mundo, e têm sido consideradas como os principais impactos sobre a persistência e manutenção de diversas espécies (Haila, 2002; Galetto *et al.*, 2007; Kolb, 2008). Além de mudanças na riqueza e na abundância de espécies, esses processos podem levar ao rompimento de diversos tipos de interações (Aguilar *et al.*, 2009). Alterações nos mutualismos planta-animal, especialmente na polinização, podem resultar na mudança de aspectos comportamentais de forrageio e dos limites de movimento de polinizadores entre os remanescentes de vegetação (Kolb, 2008; Aguilar *et al.*, 2009; Ethier e Fahrig, 2011). Assim, variações na riqueza, na abundância e nas interações dentro da comunidade de visitantes florais podem alterar a eficiência da polinização, determinando mudanças na quantidade e/ou qualidade do pólen depositado nos estigmas e conseqüentemente na produção de frutos e sementes (Aguilar e Galetto, 2004; Aguilar *et al.*, 2009).

Espécies consideradas especialistas ou com baixa mobilidade são potencialmente mais afetadas pelo processo de fragmentação do que aquelas consideradas generalistas ou com uma mobilidade maior (Aguilar *et al.*, 2009). Além do grau de especificidade, tanto dos polinizadores quanto das plantas, alguns estudos têm indicado relação entre o sistema reprodutivo de algumas espécies vegetais e a susceptibilidade à fragmentação (Ashworth *et al.*, 2004; Aguilar *et al.*, 2009, Young *et al.*, 2012). Essa vulnerabilidade é mais significativa em espécies auto-incompatíveis, as quais são altamente dependentes dos polinizadores para o sucesso na reprodução (Aguilar *et al.*, 2009). Além dessa dependência dos polinizadores, comumente verificada nas espécies que apresentam dicogamia, que é definida como a separação temporal e ocorre quando as flores apresentam fase feminina e masculina em épocas distintas ou hercogamia, separação espacial das estruturas femininas e masculinas nas flores, há a separação genética, onde mecanismos fisiológicos impedem a auto-fecundação (Wilmer, 2011). No caso da auto-incompatibilidade genética, a limitação de pólen compatível e a redução na riqueza de alelos S podem atuar reduzindo a produção de sementes, o que tem sido comumente observado em paisagens fragmentadas (Wilmer, 2011; Young *et al.*, 2012).

Os efeitos da fragmentação de hábitat na polinização e no sucesso reprodutivo das plantas podem variar em intensidade entre os diferentes táxons, e as respostas a esses efeitos são espécie e escala-específicas (Ewer e Didham, 2006). Por exemplo, Aizen e Feinsinger (1994) verificaram que as interações ecológicas nas comunidades do Chaco argentino são afetadas negativamente pela fragmentação de hábitat. Os mesmos autores observaram também que a polinização e a produção de sementes de plantas polinizadas por insetos locais decresceram nos ambientes fragmentados, o mesmo ocorrendo com a riqueza e abundância desse grupo de polinizadores. Entretanto, Galetto *et al.* (2007) não encontraram evidências de redução na riqueza de polinizadores ou na frequência de visitas à medida que a área de cobertura florestal diminuiu, como os autores previam *a priori*. Uma das explicações para esse resultado é que

algumas espécies de polinizadores teriam uma capacidade de deslocamento suficiente para se movimentar entre os fragmentos de hábitat, e dessa maneira, seriam capazes de explorar os distintos recursos florais disponíveis (Galetto *et al.*, 2007).

Os morcegos estão entre os polinizadores que apresentam a maior capacidade de se movimentar em paisagens fragmentadas (Quesada *et al.*, 2004; Galetto *et al.*, 2007). Esse grupo de animais é especialmente importante pela habilidade de transportar pólen a grandes distâncias, muitas vezes promovendo um intercruzamento entre plantas pouco aparentadas (Quesada *et al.*, 2004). Alguns autores sugerem que a possível tolerância dos morcegos à fragmentação de hábitat pode estar relacionada com essa habilidade de atravessar tanto áreas abertas quanto áreas florestadas, e ainda utilizar os recursos da matriz (Montiel *et al.*, 2006). Entretanto, Ethier e Fahrig (2011) verificaram que a quantidade de cobertura vegetal teve um efeito variável entre as espécies de morcegos: com o aumento da área florestada, houve aumento na abundância de *Lasiurus borealis* e uma diminuição na abundância de *Perimyotis subflavus* e *Lasionycteris notivagans*. Já Stoner *et al.* (2002) verificaram que *Musonycteris harrisoni*, uma espécie rara de morcego nectarívoro, foi encontrada exclusivamente em uma área com vegetação contínua de aproximadamente 13 mil hectares.

O comportamento e a demanda energética dos morcegos apresentam uma íntima relação com as características do néctar, como a taxa de secreção, a concentração e composição de açúcares, e a oferta calórica total (Bobrowiec e Oliveira, 2012). A variação encontrada na abundância e riqueza dos morcegos nectarívoros nas paisagens fragmentadas também pode ser devida à heterogeneidade na distribuição espacial e temporal do volume e da concentração de néctar. Isto tem sido observado especialmente em estudos envolvendo a teoria do forrageamento ótimo (Horner *et al.*, 1998). Para morcegos nectarívoros, a quantidade de néctar encontrada nas flores é um recurso limitante e Howell e Hartl (1980) fornecem evidências que esses morcegos forrageiam de acordo com uma estratégia ótima. Winter e

Stich (2005) verificou que os morcegos evitam revisitar as flores que apresentam pequenas quantidades de néctar, ajustando rapidamente seu comportamento de linha-de-captura, definido como um comportamento aprendido, baseado na memorização espacial dos locais onde se encontram os recursos (Ohashi *et al.*, 2009). Assim, os morcegos incluem em sua rota de forrageio apenas flores que disponibilizam recurso com uma oferta calórica maior (Stich, 2005).

Esse tipo de comportamento é aprendido e está baseado na memorização espacial dos locais onde se encontram os recursos, sendo influenciado pelo tempo de experiência do indivíduo (Ohashi *et al.*, 2009). Essa forma de forrageio permite ao animal explorar temporalmente os recursos de maneira regular, e a taxa de renovação desses recursos em flores que já foram previamente visitadas influencia os padrões de forrageamento (Gill, 1988).

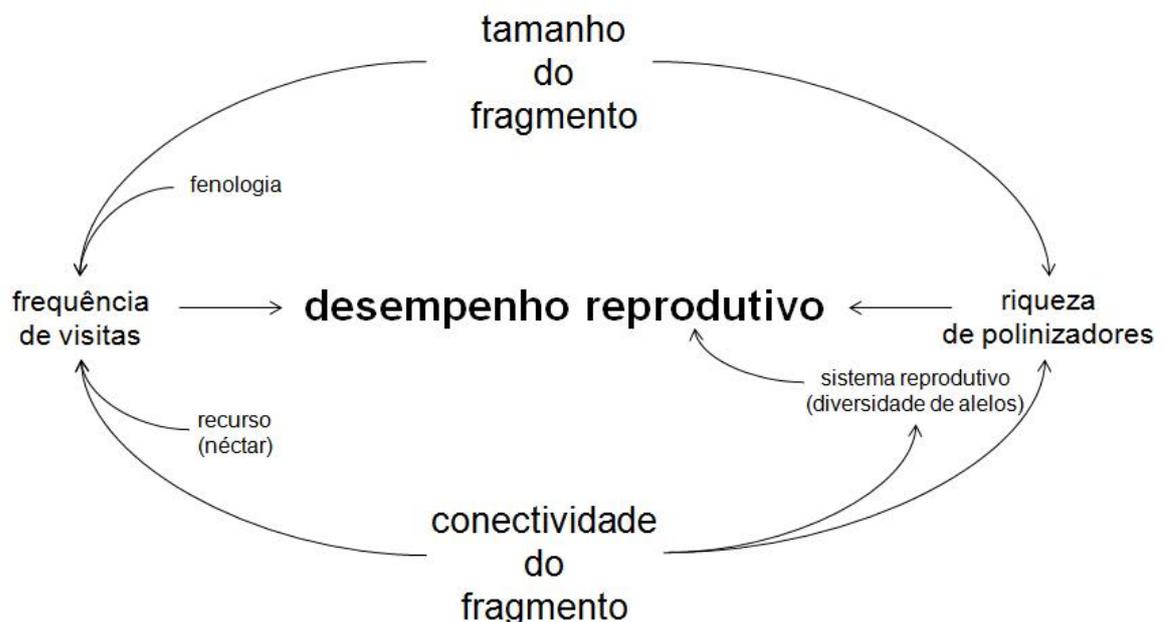
Além das possíveis alterações no componente biótico, o processo de fragmentação também pode levar ao surgimento de remanescentes que possuem configurações com condições abióticas distintas daquelas encontradas originalmente (Murcia, 1995). Segundo Kenoyer (1916), as mudanças nos fatores abióticos também podem alterar a oferta de néctar nesses locais, pois mudanças na umidade, luminosidade e no regime de chuvas estão diretamente associadas à produção e disponibilidade de néctar. Além disso, mudanças nas condições abióticas podem induzir uma variação na fenologia das espécies vegetais, pois as fenofases são influenciadas pelas condições climáticas do local e pelas características dos ambientes circundantes (Ramos e Santos, 2005), interferindo na disponibilidade de recursos aos polinizadores.

Os polinizadores cumprem um papel fundamental na regeneração, manutenção e diversificação das populações naturais. Os estudos que avaliam os efeitos da fragmentação e da perda de hábitat sobre as interações entre plantas e polinizadores são importantes, pois permitem identificar e compreender as possíveis respostas dos organismos frente a essas

alterações na paisagem (Aguilar *et al.*, 2009). Considerando que nos últimos 30 anos o cerrado do estado de São Paulo foi reduzido a milhares de pequenos fragmentos, que correspondem a menos de 7% de sua cobertura original (Durigan *et al.*, 2007), neste estudo nós avaliamos os efeitos do isolamento e do tamanho de fragmentos de cerrado no desempenho reprodutivo de *Bauhinia rufa*, uma espécie considerada como pertencente à síndrome de quiropterofilia por Jacobi e Carmo (2011). Escolhemos *B. rufa* como modelo para esse estudo, porque essa espécie ocorre em diversas fitofisionomias de cerrado, desde campo sujo até fisionomias mais densas, como cerradão, podendo também ser encontrada em ambientes fragmentados.

Considerando que, segundo a teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson, 1967), o tamanho e o isolamento podem influenciar a riqueza e a abundância de polinizadores, este estudo pretende responder as seguintes perguntas (Fig. 1): (1) A riqueza de polinizadores varia em função do tamanho e da conectividade do fragmento? De acordo a teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas, esperamos encontrar uma relação positiva entre a riqueza de polinizadores e a área do fragmento, e uma relação negativa entre a riqueza de polinizadores e o isolamento do fragmento; (2) A frequência de visitas varia em função do tamanho e da conectividade do fragmento? Também de acordo com a teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas, e considerando a frequência de visitas como uma medida indireta da abundância de polinizadores, esperamos encontrar uma relação positiva entre a frequência de visitas e a área do fragmento, e uma relação negativa entre frequência de visitas e o isolamento do fragmento. Além disso, segundo Didham (2010), embora os estudos sobre fragmentação abordem o cenário da teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas, quantificar como os efeitos desse processo são mediados indiretamente pela alteração na qualidade de hábitat e como ocorre a variação da dinâmica dos organismos que ainda permanecem nesses remanescentes de vegetação pode melhorar significativamente o entendimento sobre o

desempenho dessas populações em paisagens fragmentadas. Assim, considerando que possam existir diferenças nas condições abióticas nos fragmentos de diferentes tamanhos, e que essas diferenças podem influenciar a fenologia e as características do néctar, nós avaliamos a sincronia de florescimento, bem como a oferta de recurso. (3) O desempenho reprodutivo de *B. rufa* é maior em fragmentos maiores e menos isolados do que em fragmentos menores e mais isolados? Nós esperamos que nos fragmentos maiores e menos isolados o desempenho reprodutivo de *B. rufa* seja maior, como consequência da maior riqueza de polinizadores e maior frequência de visitas nesses locais. Além disso, fragmentos com maior área e menos isolados podem apresentar populações de plantas maiores, aumentando as chances de ocorrência de indivíduos pouco aparentados e também a disponibilidade de recursos para os polinizadores, favorecendo, assim, a fecundação cruzada entre os indivíduos de *B. rufa*.



**Figura 1.** Panorama teórico que orienta as principais variáveis relacionadas ao estudo com *Bauhinia rufa* em fragmentos de cerrado do estado de São Paulo.

## Material e métodos

### Descrição da espécie

*Bauhinia rufa* é uma pertence à família Leguminosae e apresenta hábito de arvoreta em formações florestais (entre cinco e 14 m de altura), enquanto nas fisionomias mais abertas de cerrado apresenta hábito arbustivo (entre 0,5 e dois metros) (Vaz e Tozzi, 2003). Apresenta flores com pedicelo de três a cinco centímetros de comprimento, hipanto cilíndrico, internamente glabro, com cálice fendido na antese em quatro a cinco lobos reflexos com cerca de sete centímetros de comprimento; cinco pétalas lineares, longamente acuminadas; 10 estames (Vaz e Tozzi, 2003). Ocorre nos estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rondônia, São Paulo e Distrito Federal (Vaz e Tozzi, 2003) (Fig. 2). Entretanto, *Bauhinia holophylla* tem sido considerada sinonímia de *B. rufa* (ILDIS, 2011), sendo esta nomenclatura adotada no presente estudo. Nós registramos o horário e as características da antese, a apresentação do néctar, a receptividade do estigma, e a posição dos verticilos florais.



**Figura 2.** Área de distribuição de *B. rufa* nos estados do Brasil e local de estudo (adaptado a partir de Vaz e Tozzi, 2003 e Vaz, 2010).

### Área de estudo

Selecionamos seis áreas de cerrado pertencentes aos municípios de Assis (22°35'55''S, 50°22'00''O e 22°36'32''S, 50°25'22''O), Botucatu (22°49'03''S, 48°45'03''O), Pratânia (22°54'38''S, 48°30'14''O) e Itirapina (22°12'22''S, 47°54'45''O e 22°15'48''S,

47°47'57''O), com dois tipos de tamanho, de forma que em cada cidade avaliamos um fragmento grande (entre 180 e 2.300 ha) e outro pequeno (área entre 7 e 60 ha). As fisionomias presentes nas áreas são campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerrado (Coutinho, 1978) e os tipos climáticos variam entre Cwa e Cfa de acordo com a classificação climática de Köppen. No município de Assis, a matriz onde os fragmentos estão inseridos é caracterizada pela presença de monoculturas de pinus e eucalipto, além de ser próxima à área urbana. Em Botucatu e Pratânia, a matriz é caracterizada por monoculturas de eucalipto e cana-de-açúcar. Finalmente, em Itirapina, a matriz se caracteriza pela presença majoritária de pinus. Em todas as populações avaliadas, coletamos amostras em fase reprodutiva, incluídas como documento taxonômico no herbário BOTU (números de registro 28469 a 28475), do Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu.

### **Visitantes florais**

Fizemos o levantamento dos visitantes florais, a análise do comportamento e o registro do horário e da frequência de visitas por meio de observações visuais diretas, filmagem com fonte de infra-vermelho e fotografias. Registramos as visitas no período noturno, a partir do horário de abertura das flores, que ocorre entre 19h e 21h, até 2h, utilizando o método de observação focal (Dafni, 2005). Para cada município, observamos um indivíduo de *B. rufa* a cada dia, com um conjunto de, em média, três flores recém abertas. Realizamos 30 horas de observação, distribuídas em seis dias não consecutivos, em cada fragmento, totalizando 180 horas para as seis áreas. Calculamos a frequência de visitas a partir do número de visitas registradas por flor, por hora. Armamos redes de captura nos locais de observação para a coleta e confirmação da identificação dos morcegos visitantes pelo Dr. Wilson Uieda, professor do Departamento de Zoologia, do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu. Os dados não apresentaram distribuição normal com relação à frequência de visitas

e, para verificar se houve diferenças na frequência de visitas entre os fragmentos, realizamos uma análise de variância não paramétrica (Kruskal-Wallis) seguida de um teste de múltiplas comparações usando a função “kruskalmc” no ambiente computacional R (R Development Core Team, 2012), utilizando o pacote “pgirmess”.

### **Análise do néctar**

Para a retirada e análise do néctar, identificamos em cada área 10 botões pré-antese distribuídos em cinco plantas, totalizando 50 botões. Ensacamos os botões e retiramos o néctar a partir das 22h com o auxílio de micro-pipeta de um mililitro e medimos o volume e a concentração com micro-seringa de 50  $\mu$ l e refratômetro digital, respectivamente. Apenas os dados de volume apresentaram distribuição normal e, para comparar as medidas de volume e concentração entre as seis áreas, nós realizamos análises de variância (ANOVA e Kruskal-Wallis), utilizando flores como unidade amostral, seguidas de testes de múltiplas comparações, no ambiente computacional R (R Development Core Team, 2012) utilizando o pacote “pgirmess”.

### **Fenologia**

No período de janeiro de 2011 a janeiro de 2012 analisamos mensalmente a fenologia das seis populações de *B. rufa* estimando o índice de atividade, o qual indica na presença ou ausência da fenofase, em 25 indivíduos por área. Esse método de análise da fenologia é quantitativo, indicando a porcentagem de indivíduos dentro de uma população que está manifestando determinado evento fenológico (Bencke e Morellato, 2002). O índice de atividade também estima a sincronia entre os indivíduos de uma população, levando-se em conta que, quanto maior o número de indivíduos manifestando a fenofase ao mesmo tempo, maior é a sincronia desta população (Bencke e Morellato, 2002).

### **Estimativa do sucesso reprodutivo**

Entre os meses de dezembro de 2010 e março de 2011 fizemos a estimativa do sucesso reprodutivo feminino em cada área marcando 21 indivíduos por área ( $n = 126$  indivíduos). Em cada planta, marcamos 30 botões em diferentes estágios de desenvolvimento ( $n = 3.780$  botões) para monitoramento desde a floração até a formação dos frutos. Para tal, etiquetamos os botões florais com arames finos e brancos (miméticos às flores) e, aqueles que resultaram em frutos, foram ensacados nos estágios iniciais de desenvolvimento para posterior contagem das sementes. O sucesso reprodutivo (SR) foi estimado a partir de:

$$SR = \text{frutos/botões marcados} \times \text{sementes/fruto}$$

Para comparar as medidas do sucesso reprodutivo dos indivíduos entre as seis áreas, nós realizamos análises de variância (Kruskal-Wallis) seguidas de testes de múltiplas comparações, no ambiente computacional R (R Development Core Team, 2012) utilizando o pacote “pgirmess”, e no programa de estatística Biostat (versão 5.0).

### **Análise do sistema reprodutivo**

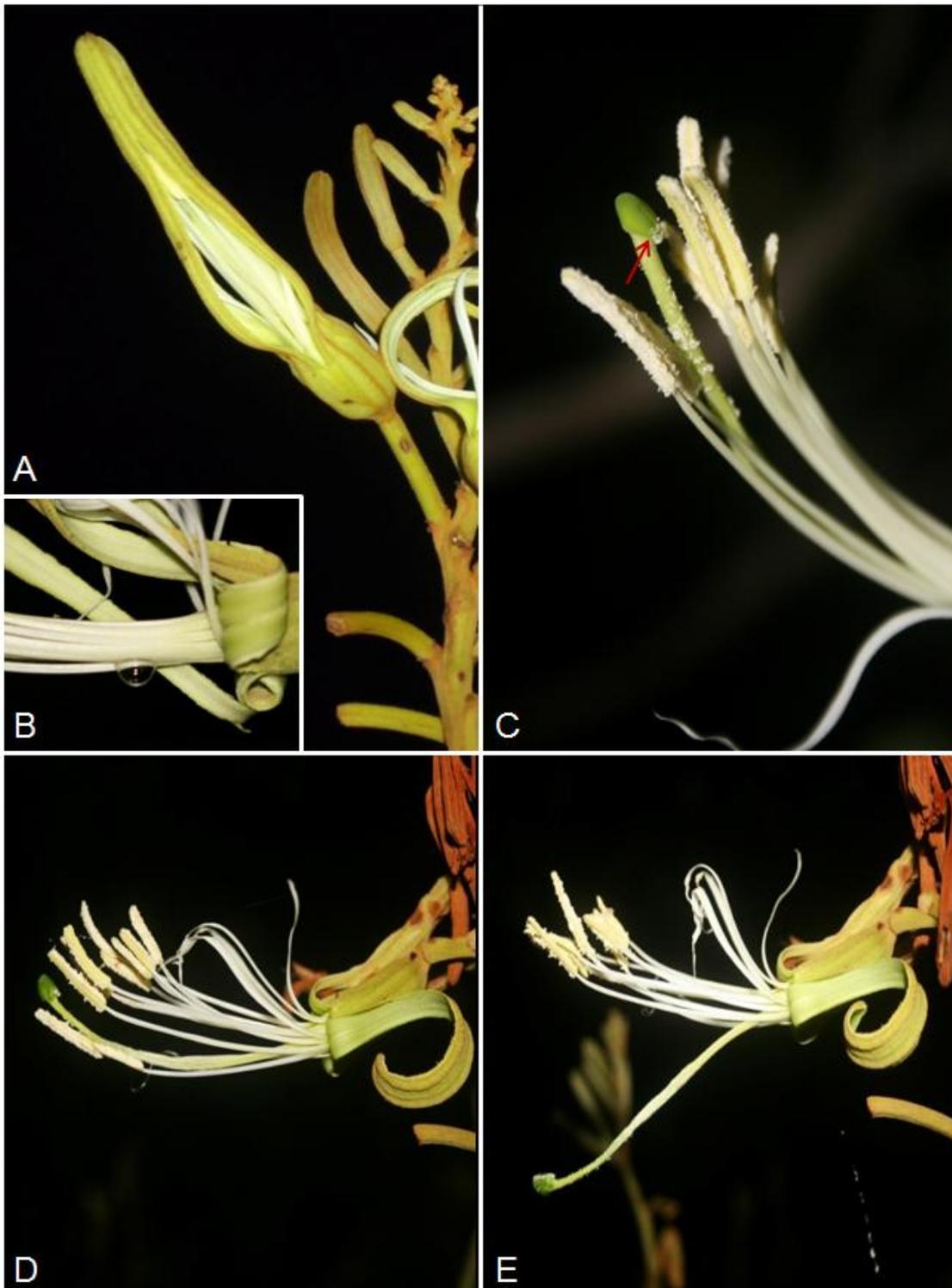
Nós verificamos a ocorrência de incompatibilidade de plantas de todos os fragmentos estudados ( $n=194$  flores). Para tal, ensacamos um botão pré-antese por planta, os quais foram polinizados manualmente com pólen da mesma flor ( $n=120$  plantas), e polinizados manualmente com uma mistura de pólen originado de outros cinco indivíduos distantes, no mínimo, 20 metros da planta analisada ( $n=74$  plantas). Usamos como controle as flores das plantas nas quais analisamos o sucesso reprodutivo ( $n=126$  plantas). O número de plantas utilizado nos experimentos de autofecundação e de fecundação cruzada está discriminado na Tabela 4.

### **Conectividade estrutural da paisagem**

O índice de proximidade (PROX) permite estimar a conectividade em uma dada paisagem e a capacidade potencial de deslocamento de organismos de interesse (MacGarigal, 1995). O índice fornece um indicativo da conectividade estrutural dos fragmentos, a qual é definida como uma medida da continuidade do hábitat pela análise da estrutura da paisagem, independentemente dos atributos dos organismos de interesse (Tischendorf e Fahrig, 2000). O PROX tem sido utilizado com elevado nível de sucesso, uma vez que o mesmo contempla tanto a quantificação da área total acessível para um organismo, dada a sua mobilidade, bem como pondera cada mancha de vegetação dentro da capacidade de mobilidade do organismo ao incorporar a distância entre cada mancha e uma mancha focal. O primeiro passo para se calcular o PROX é gerar um mapa do tipo hábitat-matriz, ou mesmo diferentes tipos de hábitat, conforme o interesse. No caso de mais de um tipo de hábitat ser classificado na paisagem, para cada classe será estimado um PROX diferente (ex. PROX para área florestada e para área mais aberta). Neste estudo foram definidas paisagens em torno de seis fragmentos focais, sendo utilizada uma área equivalente a 3 km no entorno dos mesmos. Esse raio de três quilômetros utilizada nesta análise abarca uma área de aproximadamente 900 ha, que supera em cerca de 300 vezes a área de forrageio de *G. soricina*, que foi descrita como sendo de 2 a 4 ha por Quesada *et al.* (2003). Para este estudo, as regras de ligação basearam-se nas características biológicas da espécie *Bauhinia rufa*, tais como capacidade de se desenvolver tanto em locais mais abertos quanto em vegetações densas. Para calcular este índice, nós utilizamos os programas ArcGis, Quantum Gis (1.8.0) e Fragstats.

## Resultados

As flores se abriram por volta das 20:00 h, com uma fissura no cálice que se estendia no sentido da base para o ápice do botão (Fig. 3A). Durante os primeiros minutos de vida da flor, a câmara nectarífera já se apresentava repleta de néctar, com gotas extravasadas situadas entre os filetes (Fig. 3B). Os verticilos reprodutivos permaneceram posicionados eretos, em forma de pincel, de modo que em algumas flores, devido à disposição agrupada do androceu e do gineceu, houve deposição de pólen da própria flor na lateral do estigma (Fig. 3C). O estigma, por sua vez, já se apresentava receptivo nos primeiros minutos de vida da flor. Após 30 minutos de antese, as flores sofreram mudanças na posição e na curvatura dos verticilos reprodutivos (Fig. 3D), com o gineceu finalmente se posicionando abaixo do androceu (Fig. 3E).



**Figura 3.** Flores de *Bauhinia rufa*. Abertura do botão (A), detalhe do néctar extravasado da cavidade do hipanto (B), presença de pólen no estigma da flor recém aberta (seta vermelha) (C), disposição dos verticilos reprodutivos em flor recém aberta (D), disposição dos verticilos em flor com 30 minutos de antese (E).

A riqueza de espécies não variou entre as seis áreas, sendo o morcego *Glossophaga soricina* o principal visitante. Nós consideramos polinizadora aquela espécie que, durante a

coleta do recurso, entrava em contato com as anteras que ainda apresentavam pólen, e com o estigma na fase em que ele já estava receptivo. A visita legítima realizada por *G. soricina* caracterizou-se por um rápido vôo pairado em frente às flores, que permitia ao morcego tocar as anteras e o estigma com a porção ventral de seu corpo (tórax e abdômen) enquanto consumia o néctar (Fig. 4A). Essa espécie também realizou visitas não legítimas, nas quais o acesso ao néctar era feito de forma lateral, não havendo contato com as estruturas reprodutivas da flor (Fig. 4B). Nós também observamos o morcego *Phyllostomus discolor* no fragmento de Botucatu, porém somente em uma única visita num total de 30 horas de observação. Esse morcego possivelmente realizou visita legítima, agarrando o ramo da flor com suas patas traseiras e introduzindo a língua na cavidade do hipanto. O ramo se inclinou com o peso do animal, de tal forma que ele entrou em contato com as estruturas reprodutivas da flor com a cabeça virada para baixo, e o pólen ficou aparentemente depositado no dorso (regiões cefálica e torácica) (Fig. 4C). Além dos morcegos, observamos uma espécie noturna da ordem Lepidoptera realizando visitas em plantas de todas as populações amostradas. Essa mariposa visitava as flores em vôo pairado, sem tocar o estigma ou as anteras devido ao seu longo aparelho bucal especializado (espirotromba), sendo considerada como pilhadora de néctar.



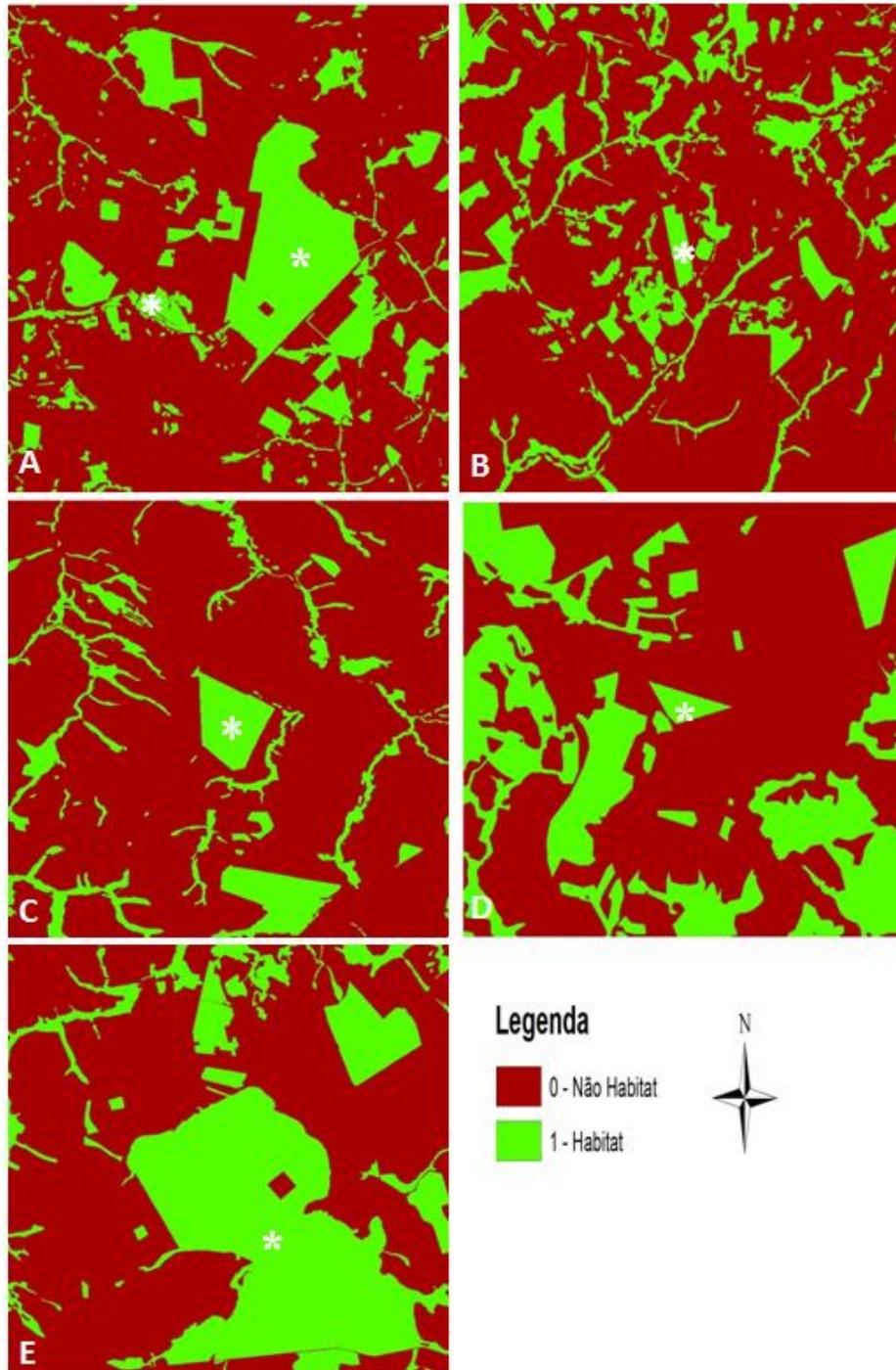
**Figura 4.** Morcegos visitando flores de *B. rufa*. *Glossophaga soricina* em visita legítima (A), note pólen no abdômen (seta branca) e não legítima (B). *Phyllostomus discolor* em visita aparentemente não legítima (C).

Quanto à frequência de visitas, nós encontramos diferenças significativas entre os fragmentos quando comparamos as medianas do número de visitas/ flor/ hora de cada área (Tabela 1). O teste de múltiplas comparações mostrou que as principais diferenças na frequência de visitas foram entre os fragmentos de Botucatu - Assis grande e Botucatu -

Itirapina grande, revelando uma contribuição diferenciada do fragmento pequeno de Botucatu para esse resultado (Tabela 1). O índice de proximidade mostrou que o fragmento que apresenta maior valor para o índice é Itirapina grande, enquanto o menor valor foi encontrado para o fragmento de Pratânia (Tabela 1) (Figura 5).

**Tabela 1.** Comparação da frequência de visitas entre os fragmentos usando análise de variância (Kruskal-Wallis). O tamanho e o índice de proximidade (PROX) das seis áreas estudadas são apresentados. Letras diferentes indicam  $p < 0,05$ .

	Assis grande	Assis pequeno	Itirapina grande	Itirapina pequeno	Pratânia	Botucatu	<i>H</i>	<i>p</i>
Frequência de visitas Mediana (mín-máx)	0 (0-8) <i>b</i>	0 (0-4) <i>a</i>	0 (0-3) <i>a</i>	0 (0-7) <i>b</i>	0 (0-12) <i>a</i>	2 (0-11) <i>a</i>	85,012	<0,05
Tamanho (ha)	1760	7	2300	60	180	8	-	-
PROX	1720,31	2781,1	5482,13	108,78	40,88	764,96	-	-



**Figura 5.** Mapa dos seis fragmentos analisados (asteriscos) quanto ao índice de proximidade: Assis pequeno e grande (A), Botucatu (B), Pratânia (C), Itirapina pequeno (E), Itirapina grande (E). Elaborado por João Pompeu Pavanelli.

Quando comparamos as medianas da concentração de néctar e as médias do volume e da quantidade de açúcares totais do néctar produzido por flor entre os fragmentos, nós

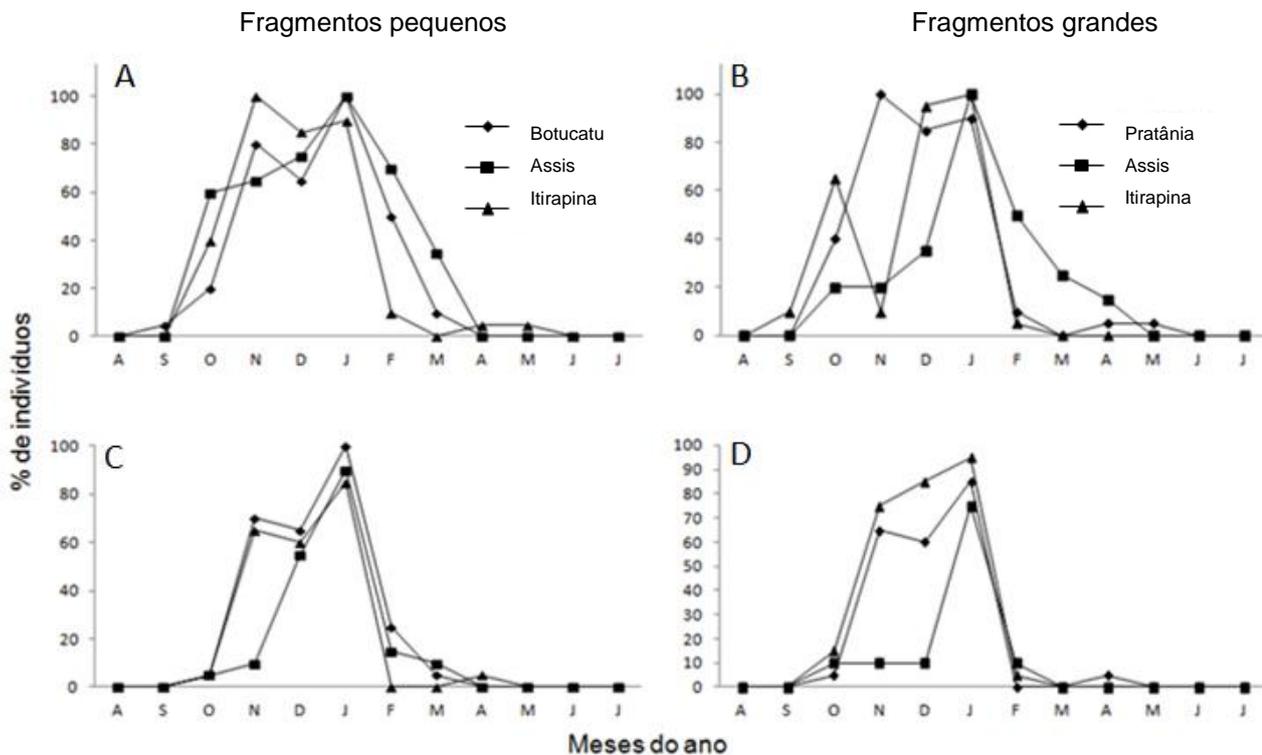
encontramos diferenças significativas (Tabela 2). O teste de Tukey revelou que, quanto ao volume de néctar, as principais diferenças foram entre os fragmentos de Itirapina grande – Assis grande, Itirapina grande – Assis pequeno, Itirapina grande – Pratânia e Botucatu – Itirapina grande, mostrando uma contribuição maior do fragmento grande de Itirapina para o resultado obtido (Tabela 2). Quanto à concentração de néctar, o teste de múltiplas comparações mostrou que as principais diferenças foram entre os fragmentos Assis grande – Assis pequeno, Assis grande – Itirapina grande, Assis grande – Itirapina pequeno, Assis grande – Pratânia, revelando que o fragmento grande de Assis contribuiu de forma diferencial para as diferenças encontradas (Tabela 2). Quanto à quantidade total de açúcares do néctar produzido por flor, o teste de múltiplas comparações mostrou que as principais diferenças foram entre os fragmentos de Itirapina grande – Assis grande, Itirapina grande – Assis pequeno e Itirapina grande – Botucatu (Tabela 2).

**Tabela 2.** Comparação dos valores de volume, concentração e mg de açúcar totais em *Bauhinia rufa*, usando ANOVA (média  $\pm$  desvio padrão, f) para volume e miligramas de açúcar totais e Kruskal-Wallis (mediana (mínimo-máximo), H) para concentração. Letras diferentes indicam  $p < 0,05$ .

	Assis grande	Assis pequeno	Itirapina grande	Itirapina pequeno	Pratânia	Botucatu	H/f	p
Volume ( $\mu$ l)	274,2 $\pm$ 124,2 a	197,8 $\pm$ 150,5 a	510,5 $\pm$ 100,3 b	424,0 $\pm$ 316,0 a	283,25 $\pm$ 142,9 a	207,9 $\pm$ 117,6 a	f = 5,135	0,00063
Concentração (%)	17,4(16,2-19,3) a	22,5(11,4-25,6) b	21,2(19,3-31,1) b	23,9(20,9-29,2) b	22,8(18,8-35,0) b	19,9(15,9-25,8) a	H = 27,234	0,00005
Mg de açúcar totais	50.56 $\pm$ 23.2 b	46.6 $\pm$ 36.58 b	140.5 $\pm$ 50.5 a	117.3 $\pm$ 98.9 a	76.6 $\pm$ 50.1 a	39.2 $\pm$ 29.9 b	f = 5,944	0,00019

\*  $p < 0,05$

O índice de atividade mostrou que a produção de botões de *B. rufa* se iniciou entre agosto e setembro nos fragmentos grandes de Assis e Itirapina e no fragmento de Botucatu; e entre setembro e outubro no restante das áreas (Fig. 5A-B). A produção de flores de *B. rufa* nas seis áreas se iniciou entre setembro e outubro, com pico de produção concentrado entre os meses de novembro e janeiro (Fig. 5A-B). As plantas das populações dos fragmentos pequenos apresentaram uma sincronia mais acentuada na produção de botões e flores, observada principalmente entre os municípios de Itirapina e Botucatu, com porcentagens equivalentes de indivíduos expressando as referidas fenofases (Fig. 5A-C). As plantas do fragmento grande do município de Assis apresentaram pico de florescimento concentrado no mês de janeiro, quando a totalidade das plantas apresentou-se florida. Entretanto, esta população apresentou menor sincronia na floração quando comparada às populações de Pratânia e Assis, em que o mais de 60% dos indivíduos já se apresentavam floridos em novembro. As populações dos fragmentos grandes dos municípios de Itirapina e Pratânia apresentaram um período de florescimento maior e mais intenso do que o restante das áreas (Fig. 5D), com alta sincronia.



**Figura 5.** Fenologia (agosto a julho) de botões (A, B) e flores (C, D) de *B. rufa* (n=80) nos fragmentos dos municípios de Botucatu, Pratânia, Assis e Itirapina.

Quanto ao sucesso reprodutivo, encontramos diferenças significativas na produção de frutos produzidos por botão marcado e de sementes formadas por fruto entre as seis áreas (Tabela 3) quando comparamos os valores das medianas obtidas por planta. O teste de múltiplas comparações mostrou que as principais diferenças na quantidade de sementes formadas por fruto foram entre os fragmentos de Assis grande – Itirapina grande, Assis grande – Itirapina pequeno e Assis grande – Pratânia, o que indica uma contribuição diferenciada do fragmento grande de Assis para esse resultado (Tabela 3).

**Tabela 3.** Comparação dos valores de frutos produzidos por botões marcados, de sementes produzidas por fruto e do índice SR em *Bauhinia rufa*, usando análise de variância (Kruskal-Wallis). Letras diferentes indicam  $p < 0,05$ .

	Mediana (mínimo-máximo)						<i>H</i>	<i>p</i>
	Assis grande	Assis pequeno	Itirapina grande	Itirapina pequeno	Pratânia	Botucatu		
Frutos/botão	0,2 (0-0,7)	0 (0-2,2)	0 (0-0,27)	0,03 (0-0,2)	0 (0-0,83)	0,17 (0-1,17)	15,403	0,0087
Sementes/fruto	10 (0-28) <i>a</i>	0 (0-16,5) <i>b</i>	0 (0-20) <i>b</i>	0 (0-8,5) <i>a</i>	0 (0-10) <i>b</i>	0 (0-11) <i>a</i>	29,886	0,0155
Índice SR	0,4 (0-28)	0 (0-16,5)	0 (0-20)	0 (0-8,5)	0 (0-10)	0,085 (0-11)	16,328	0,0059

\*  $p < 0,05$

Quanto ao sistema reprodutivo, das 120 flores auto-polinizadas manualmente, nenhuma resultou em frutos, indicando que, nas populações estudadas, *Bauhinia rufa* é auto-incompatível (Tabela 4). Adicionalmente, o experimento de fecundação cruzada manual resultou em uma alta porcentagem de frutos (Tabela 4). As plantas da população do município de Pratânia não foram analisadas quanto ao sistema reprodutivo pela escassez de flores apresentada durante os trabalhos de campo.

**Tabela 4.** Polinização experimental e formação de frutos em *Bauhinia rufa*, em fragmentos de cerrado ( $n$ = número de plantas).

<i>Tratamento (%)</i>	Assis Grande	Assis pequeno	Itirapina grande	Itirapina pequeno	Pratânia	Botucatu
Autofecundação manual	0 ( $n = 22$ )	0 ( $n = 38$ )	0 ( $n = 24$ )	0 ( $n = 9$ )	0 ( $n = 15$ )	0 ( $n = 12$ )
Fecundação cruzada manual	95 ( $n = 20$ )	95,7 ( $n = 23$ )	86,7 ( $n = 15$ )	67,7 ( $n = 6$ )	-	86,7 ( $n = 15$ )
Polinização natural (Controle)	27 ( $n = 21$ )	33 ( $n = 21$ )	4 ( $n = 21$ )	4 ( $n = 21$ )	6 ( $n = 21$ )	32 ( $n = 21$ )

## Discussão

Embora segundo a teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas seja prevista uma maior riqueza de polinizadores nos fragmentos com maior tamanho, a riqueza não variou entre as seis áreas estudadas. Segundo Teixeira (2010), *Bauhinia rufa* é visitada por três espécies de morcegos em áreas de cerrado (*Glossophaga soricina*, *Anoura caudifer* e *Phyllostomus discolor*), porém nós registramos visitas de duas espécies, sendo que apenas uma espécie atuou inequivocamente como polinizador, o morcego *Glossophaga soricina*. Nossos resultados não diferem daqueles encontrados por Avila-Cabadilla *et al.* (2012), que verificaram que a riqueza de espécies de morcegos nectarívoros de floresta tropical estacional não variou com o aumento do tamanho dos fragmentos.

Nossos resultados indicam que *Bauhinia rufa* é especialista quanto ao polinizador, tanto taxonômica quanto funcionalmente, pois foi observada apenas uma espécie de morcego visitando legitimamente as flores nos seis fragmentos avaliados. Plantas que apresentam essa especificidade na polinização seriam mais vulneráveis à fragmentação de hábitat, pois um decréscimo na abundância de polinizadores poderia diminuir substancialmente o êxito na reprodução (Ashworth *et al.*, 2004; Aguilar *et al.*, 2009). Entretanto, Bascompte *et al.*, (2003) demonstraram uma prevalência de relações assimétricas entre plantas e polinizadores, sendo plantas especialistas polinizadas por animais generalistas, e plantas generalistas polinizadas por animais tanto generalistas, quanto especialistas. Assim, devido a essa assimetria, Ashworth *et al.* (2004) consideram que plantas especialistas e generalistas devem responder de forma semelhante à fragmentação de hábitat. Apesar de Lemke (1984) ter verificado uma dieta essencialmente nectarívora em indivíduos *G. soricina* no estado da Califórnia, Zortéa (2003) constatou a presença de pólen, frutos e insetos nas fezes em espécimes de *G. soricina* de cerrado. Essa plasticidade no consumo de recursos permite a exploração mais diversificada da paisagem por essa espécie. No caso de *B. rufa*, exclusivamente polinizada por *G. soricina*, uma espécie que em cerrado apresenta dieta generalista (Zortéa, 2003), temos uma assimetria do tipo planta especialista polinizada por animal generalista. Considerando essa assimetria poderíamos esperar uma menor vulnerabilidade de *B. rufa* à fragmentação, apesar de sua especificidade quanto ao polinizador.

É previsto também que, segundo a teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas, exista uma maior frequência de visitas nos fragmentos com maior área. Porém, o fragmento do município de Botucatu, um dos menores avaliados, com apenas oito hectares, apresentou a maior frequência de visitas. *Glossophaga soricina* geralmente se abriga em cavernas e ocos de árvores, porém, em ambientes pouco florestados e antropizados, esses animais também costumam se abrigar em porões e telhados de edificações (Silva *et al.*, 1996), os quais podem

ser encontrados na matriz essencialmente urbana na qual o fragmento de Botucatu está inserido. Assim, a alta frequência de visitas encontrada nesse fragmento pode ser explicada pela disponibilidade de potenciais abrigos para a manutenção das populações de *G. soricina*, tanto na matriz quanto nos numerosos fragmentos de cerrado circundantes.

Segundo Avila-Cabadilla *et al.* (2012), com o aumento médio da área de fragmentos de floresta houve uma diminuição na abundância das espécies de morcegos nectarívoros. Os autores verificaram uma maior abundância em fragmentos menores e ressaltam que esses animais são bem adaptados a áreas pequenas com estrutura vegetacional mais simples, como desertos, áreas campestres e formações savânicas abertas, pois eles são capazes de explorar uma ampla variedade de recursos disponíveis.

O fragmento de Pratânia, embora possua um tamanho intermediário e seja o menos conectado na paisagem, apresentou a segunda mais alta frequência de visitas. Alguns trabalhos têm sugerido que polinizadores que possuem uma dieta variada não são negativamente afetados pela fragmentação de hábitat (Quesada *et al.*, 2004, Avila-Cabadilla, 2012). Essa característica de utilização dos recursos pode garantir a persistência desses animais em paisagens fragmentadas, e mesmo fragmentos pequenos podem disponibilizar uma variedade de recursos que seja suficiente para satisfazer as necessidades energéticas dos mesmos (Quesada *et al.*, 2003, Montiel *et al.*, 2006). Além disso, segundo Quesada *et al.* (2003), o morcego *G. soricina* apresenta uma área de forrageio relativamente pequena, compreendendo um raio de quatro hectares. Assim, mesmo apresentando alta capacidade de deslocamento, podendo percorrer até 100 quilômetros numa só noite (Aguilar *et al.*, 2009), a área de forrageio pode ficar restrita ao fragmento que apresenta uma maior densidade de recursos. Deste modo, um fragmento pouco conectado, como o de Pratânia, poderia ser a única área a disponibilizar néctar como recurso energético dentro da zona de forrageio de *G.*

*soricina*, o que poderia resultar em uma frequência de visitas mais intensiva às flores de *B. rufa*. do que em áreas com maior disponibilidade de recursos.

Embora o fragmento grande do município de Itirapina seja o maior em tamanho e apresente a maior conectividade estrutural, ali registramos a menor frequência de visitas dentre os fragmentos estudados. No caso de alta disponibilidade de recursos, os morcegos poderiam incluir em sua rota de forrageio apenas flores que disponibilizam néctar com uma oferta calórica maior. Winter e Stich (2005) verificaram que os morcegos evitam visitar as flores que apresentam pequenas quantidades de néctar, ajustando rapidamente seu comportamento de linha-de-captura.

*Glossophaga soricina* é uma espécie nectarívora e a manutenção de suas populações nos fragmentos depende da oferta de néctar ao longo do ano. Teixeira (2010) avaliou a fenologia de espécies quiropterófilas de cerrado e constatou que a presença de flores é contínua durante o ano devido ao florescimento sequencial, que promove um anúncio floral combinado mais extenso do que aquele atingido por uma única espécie. A fenologia dessas espécies quiropterófilas, então, contribui para a manutenção dos morcegos polinizadores como residentes em fragmentos de cerrado devido à oferta contínua de néctar (Teixeira, 2010).

Assim como verificado por Ramos e Santos (2005), em fragmentos de floresta ombrófila densa, o padrão de florescimento e a duração da estação reprodutiva foram similares nos seis fragmentos de cerrado analisados nesse estudo. Houve uma pronunciada sincronia intra e interpopulacional quanto ao período de florescimento, garantindo uma substancial oferta de néctar nas populações num período de tempo concentrado. As possíveis mudanças nos fatores abióticos devido ao processo de fragmentação podem induzir uma variação na fenologia das espécies, pois, segundo Rathcke e Lacey (1985), as fenofases são influenciadas diretamente pelas condições climáticas e pelas características particulares dos

ambientes nos quais os fragmentos estão inseridos. Assim, os autores dizem que a produção de flores e frutos, bem como a presença e comportamento dos vetores de pólen e sementes, podem ser moduladas indiretamente por alterações nas condições abióticas de ambientes fragmentados. Porém, as possíveis variações dos fatores abióticos decorrentes da fragmentação do cerrado aparentemente não foram suficientes para verificarmos uma mudança na fenologia das seis populações avaliadas.

As características do néctar, que apresentaram variações significativas entre os fragmentos avaliados, estão intimamente relacionadas com o comportamento dos polinizadores e podem interferir diretamente na frequência de visitas. Em Botucatu e Pratânia, fragmentos em que foi verificada a maior frequência de visitas, foi registrado o menor volume de néctar e oferta calórica por flor quando comparados com os outros remanescentes. Isto poderia levar a um aumento na frequência de visitas, pois para os morcegos obterem a mesma quantidade de calorias por turno de forrageamento, eles precisariam visitar uma quantidade maior de flores. Essa menor oferta calórica, intensificaria os efeitos do tamanho reduzido ou da baixa conectividade desses fragmentos sobre a frequência de visitas. Já as flores do fragmento grande de Itirapina, apresentaram a maior oferta calórica dentre todas as áreas. Isto, juntamente com a possibilidade de encontrar mais flores disponíveis, em função do maior tamanho e alta conectividade, pode ter resultado na baixa frequência de visitas observada. Pequenos morcegos possuem uma das maiores demandas energéticas diárias entre os mamíferos, e as espécies que utilizam néctar em sua dieta necessitam consumir cerca de 5 $\mu$ l a uma concentração de 20% de açúcares em cada flor visitada (Bobrowiec e Oliveira, 2012). Assim, as flores do fragmento grande de Itirapina, as quais apresentaram um volume médio de 510 $\mu$ l por flor, a uma concentração média de 24,9% de açúcares, forneceriam uma quantidade de calorias por flor bastante superior ao mínimo necessário referido por

Bobrowiec e Oliveira (2012), levando à diminuição no número de flores visitadas e no tempo de forrageio dos morcegos.

Nassar *et al.* (1997) observaram que, em uma área de cerrado, ao longo da noite, os morcegos realizam de 80 a 100 visitas às flores, e a produção de néctar tende a ser maior em plantas que recebem visitas constantes (Bobrowiec e Oliveira, 2012). Espécies de morcegos glossofagíneos forrageiam seguindo comportamento em linha-de-captura (Lemke, 1984). Esse tipo de comportamento é aprendido e está baseado na memorização espacial dos locais onde se encontram os recursos, sendo influenciado pelo tempo de experiência do indivíduo (Ohashi *et al.*, 2009). Essa forma de forrageio permite ao animal explorar temporalmente os recursos de maneira regular, e a taxa de renovação desses recursos em flores que já foram previamente visitadas influencia os padrões de forrageamento (Gill, 1988). Além disso, nas visitas em linha-de-captura, os animais forrageiam flores de plantas dispersas numa dada área, podendo favorecer a polinização cruzada e o fluxo de pólen entre populações adjacentes (Sazima *et al.*, 1999, Fleming *et al.*, 2009). A reposição contínua do néctar ao longo da noite e as repetidas visitas dos morcegos podem ser importantes para as espécies quiropterófilas de cerrado (Bobrowiec e Oliveira, 2012), especialmente considerando que a maioria delas é xenógama (Oliveira e Gibbs, 2000).

Juntamente com a análise do índice do sucesso reprodutivo, a comparação da oferta calórica de néctar nos seis remanescentes de cerrado nos mostra que houve uma relação inversamente proporcional nos dois fragmentos de Itirapina e no de Pratânia. Bobrowiec e Oliveira (2012) verificaram que a retirada estimula a produção de néctar em *Bauhinia hollophyla* e, segundo Begon *et al.* (2007), os organismos apresentam um balanço na alocação dos recursos que eles obtêm do ambiente. Esse balanço, do inglês *trade-off*, é definido pelos autores como uma relação negativa entre duas características dos organismos, em que

aumentos em uma estão associados a decréscimos em outra devido à disponibilidade limitada de recursos para sua realização.

A população de *B. rufa* do fragmento grande de Assis apresentou a maior produção de frutos e sementes e o índice de proximidade para essa área foi o segundo maior entre os índices calculados, indicando uma alta conectividade com outras áreas de cerrado presentes na paisagem. A presença de uma grande quantidade de fragmentos circundando o remanescente em questão possibilita a ocorrência de cruzamentos entre plantas menos aparentadas de populações que podem estar presentes nos fragmentos adjacentes. Como *B. rufa* se mostrou auto-incompatível nas seis populações avaliadas, essa configuração da paisagem poderia garantir a presença de grãos de pólen compatíveis, assegurando uma maior produção de frutos e sementes, como a verificada no fragmento grande de Assis.

Já as plantas da população presente no fragmento de Pratânia foram as que apresentaram o sucesso reprodutivo mais baixo, com a menor quantidade de sementes produzidas dentre as seis populações estudadas. O índice de proximidade para esse remanescente também foi o menor, indicando que ele está pouco conectado com outras áreas de cerrado. Isto pode reduzir a disponibilidade de plantas pouco aparentadas e, conseqüentemente limitar a deposição de pólen compatível nos estigmas das flores de *B. rufa*, mesmo com a alta frequência de visitas registrada neste fragmento.

A auto-incompatibilidade observada em *B. rufa* indica que o que pode estar assegurando o sucesso reprodutivo feminino é a maior probabilidade de ocorrência de genótipos compatíveis nas populações potencialmente presentes nas áreas circundantes aos fragmentos dos municípios de Assis e Botucatu, os quais apresentaram maiores valores quanto aos índices de sucesso reprodutivo e de proximidade. Já para o fragmento pequeno de Itirapina e o de Pratânia, que apresentaram valores baixos para ambos os índices, a menor probabilidade de ocorrência de genótipos compatíveis decorrente do processo de

fragmentação de hábitat pode estar mediando o impacto sobre o desempenho reprodutivo dos indivíduos de *B. rufa* nessas populações. Assim, mesmo quando a deposição de pólen nos estigmas das flores é assegurada pela alta frequência de visitas, o sucesso na reprodução pode ser limitado pela falta de pólen compatível. Isto fica evidente quando comparamos os resultados obtidos com os cruzamentos manuais, que indicam claramente que o sucesso reprodutivo é limitado pela escassez de grãos de pólen compatíveis, já que nos experimentos de fecundação cruzada manual, em que utilizamos uma mistura grãos de pólen oriundos de um conjunto de plantas, o sucesso reprodutivo aumentou significativamente em relação ao resultante da polinização natural por morcegos.

Segundo Young *et al.* (2012), o sistema reprodutivo é o principal determinante da dinâmica das populações de plantas. Os autores consideram que esse sistema media a resposta reprodutiva às mudanças bióticas e abióticas decorrentes da fragmentação, além de influenciar a fecundação e o fluxo e a recombinação de genes das populações vegetais. Além disso, Van Rossum e Triest (2006) verificaram que, assim como em *B. rufa*, a espécie *Primula elatior* não apresenta um mecanismo de dispersão de sementes a longas distâncias, sendo que o grau de parentesco entre os indivíduos tem relação direta com a distância entre eles: indivíduos mais próximos devem ser mais aparentados do que indivíduos mais distantes. Assim, ambas as espécies possuem uma dispersão de sementes mais restrita do que a dispersão de pólen, indicando que o sucesso na reprodução dessas populações auto-incompatíveis depende fortemente da presença de polinizadores de vôo longo e de populações geneticamente distintas e localmente distantes. Adicionalmente, Lemu *et al.* (2006) referem que, em espécies auto-compatíveis, a diversidade genética reside entre as populações, enquanto nas espécies auto-incompatíveis, essa diversidade genética é encontrada majoritariamente dentro das populações. Assim, os efeitos da fragmentação de hábitat sobre as plantas auto-incompatíveis podem ser maiores devido à quebra do fluxo de genes entre indivíduos pouco aparentados.

Entender as consequências das mudanças ambientais na viabilidade das populações em longo prazo, particularmente a perda e fragmentação de hábitat, tem sido um tema recorrente na ecologia da conservação de plantas (Young, 2012). Esses processos podem causar efeitos de intensidades variadas nas comunidades que ainda persistem nos remanescentes de vegetação. Porém, os efeitos gerais da fragmentação sobre as interações entre plantas e animais permanecem controversos, e o mesmo cenário que prejudica as relações mutualistas pode, ao mesmo tempo, beneficiar as plantas pela concomitante diminuição das relações antagonistas (García e Chakoff, 2007). Assim, generalizações acerca desses efeitos sobre o desempenho de plantas que interagem com animais de diferentes grupos, e que apresentam sistemas reprodutivos distintos, podem ser equivocadas, pois a nova paisagem fragmentada não é percebida da mesma maneira por todas as espécies (Aguilar *et al.*, 2009). Muitos autores têm verificado que a fragmentação de hábitat pode resultar em efeitos positivos, negativos ou nulos em diversas espécies (Fahrig, 2003). Os morcegos parecem variar amplamente as respostas a esse processo, e Ethier e Fahrig (2011) constataram efeitos positivos ou nulos da fragmentação sobre esse grupo de animais. Porém, nosso estudo nos dá um indicativo de que no cerrado do estado de São Paulo, o qual vem sofrendo intensa fragmentação nas últimas décadas, as interações mutualistas que dependem desses animais e que assegurariam a manutenção da vegetação, embora estejam se mantendo nessa paisagem fragmentada, podem não estar sendo suficientes para garantir o desempenho e viabilidade das populações de *B. rufa* a longo prazo.

## **Agradecimentos**

Agradecemos a Capes pela bolsa concedida à primeira autora, à Fapesp pelo suporte financeiro para o desenvolvimento do trabalho (Temático – Biota 2008/55434-7), ao Instituto Florestal, sedes de Itirapina e Assis; à Dona Gisela Adrien da APP de cerrado Fazenda Palmeira da Serra, município de Pratânia, e à equipe do Departamento de Zoologia e do Laboratório de Ecologia, IBB, UNESP, Campus de Botucatu, pelo apoio no trabalho de campo.

## **Bibliografía**

- Aguilar, R.; Galetto, L. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia*. 138: 513-520.
- Aguilar, R.; Ashworth, L.; Cagnolo, L.; Jausoro, M.; Galetto, L. 2009. Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. In Medel, R.; Aizen, M.A.; Zamora, R. (eds). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. p. 199-230. Editorial Universitaria, S.A. Santiago, Chile.
- Aizen, M.; Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology*. 75(2): 330-351.
- Ashworth, L.; Aguilar, R.; Galetto, L.; Aizen, M.A. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology*. 92: 717-719.
- Avila-Cabadilla, L.D.; Sanchez-Azofeifa, G.A.; Stoner, K.E.; Alvarez-Añorve, Y.; Quesada, M.; Portillo-Quintero, C.A. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *Plos One*. 7(4): 1-13.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Melián, C.J.; Olensen, J.M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the Academy of Sciences of the United States of America*. 100: 9383-9387.
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2007. In: *Ecología: de individuos a ecosistemas*. 4ª Ed. Porto Alegre. Editora Artmed. 752 p.

- Bencke, C.S.C; Morellato, P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Rev. Bras. Bot.* 25(3): 269-275.
- Bobrowiec, P.E.D.; Oliveira, P.E. 2012. Removal effects on nectar production in bat-pollinated flowers of the Brazilian Cerrado. *Biotropica*. 44(1): 1-5.
- Butchart, A.H.M.; Walpole, M.; Collen, B.; Van Strien, A.; Scharlemann, J.P.W.; Almond, R.E.A.; Baillie, J.E.M.; Bomhard, B.; Brown, C.; Bruno, J.; Carpenter, K.E.; Carr, G.M.; Chanson, J.; Chenery1, A.M.; Csirke, J.; Davidson, N.C.; Dentener, F.; Foster, M.; Galli, A.; Galloway, J.N.; Genovesi, P.; Gregory, R.D.; Hockings, M.; Kapos1, V.; Lamarque, J.F.; Leverington, F.; Loh, J.; McGeoch, M.A.; McRae, L.; Minasyan, A.; Morcillo, M.H.; Oldfield, T.E.E.; Pauly, D.; Quader, S.; Revenga, C.; Sauer, J.R.; Skolnik, B.; Spear, D.; Stanwell-Smith, S.; Stuart, S.N.; Symes, A.; Tierney, M.; Tyrrell1, T.D.; Vié, J.C.; Watson, R. 2010. Global Biodiversity: indicators of recent declines. *Science*. 328 (5982): 1164-1168.
- Dafni, A.; Kevan, P.G and Husband, B.C. 2005. (eds). Practical pollination biology. p. 333-336. Environquest, Ontario, Canada.
- Didham, R.K. 2010. Ecological consequences of habitat fragmentation. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Ltd: Chichester.
- Durigan, G.; Siqueira, M.F.; Franco, G.A.D.C. 2007. Threats to the cerrado remnants of the state of São Paulo, Brazil. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*. 64: 355-363.
- Ethier, K.; Fahrig, L. 2011. Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecol.* 26: 865-876.

- Ewers, R. M.; Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81: 117-142.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 487-515.
- Fleming, T.; Geiselman, C.; Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany.* 104: 1017-1043.
- Galetto, L.; Aguilar, R.; Musicante, M.; Astegiano, J.; Ferreras, A.; Jausoro, M.; Torres, C.; Ashworth, L.; Eynard, C. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecologia Austral.* 17: 67-80.
- García, D.; Chacoff, N.P. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on howthorn pollination, frugivory, and seed predation. *Conservation Biology.* 21(2): 400-411.
- Gill, F.B. 1988. Trapline foraging by hermit hummingbirds: competition for an undefended, renewable resource. *Ecology.* 69(6): 1933-1942.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications.* 12(2): 321-334.
- Horner, M.A.; Fleming, T.H.; Sahley, C.T. 1998. Foraging behavior and energetic of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Zool.* 244: 575-586.
- Howel, D.J.; Hartl, D.L. 1980. Optimal foraging in glossophagine bats: when to give up. *The American Naturalist.* 115(5): 696-704.

- International Legume Database and Information Service - ILDIS. 2011. *The Plant List*. Disponível em <<http://www.theplantlist.org/about/#ildis>>. Acesso em: 12 de fevereiro de 2013.
- Jacobi, C. M.; Carmo, F.F. 2011. Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 25(2): 395-412.
- Kenoyer, L.A. 1916. Environment influences on nectar secretion. *Research Bulletin*. 37: 219-232.
- Kolb, A. 2008. Habitat fragmentation reduces plant fitness by disturbing pollination and modifying response to herbivory. *Biological Conservation*. 141: 2540-2549.
- Leimu, R.; Mutikainen, P.; Koricheva, J. 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*. 94: 942-952.
- Lemke, T.O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology*. 65: 538-518.
- MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. 1967. The theory of Island Biogeography. Princeton University Press. New Jersey, EUA. 224p.
- Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Dixo, M.; Bernacci, L.C.; Ribeiro, M.C.; Teixeira, A.M.G.; Pardini, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation*. 2009. 142(6): 1166-1177.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree*. 10(2): 58-62.

- Montiel, S.; Estrada, A.; León, P. 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 267-276.
- Nassar, J.M.; Ramírez, N.; Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*. 84: 918-927.
- Ohashi, K.; Thomson, J.D. 2009. Trapline foraging by pollinators: its ontogeny, economics and consequences for plants. *Annals of Botany*. 103: 1365-1378.
- Oliveira, P.E.; Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of Woody plants in a cerrado community of central brazil. *Flora*. 195:311-329.
- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-Guevara, C.; Lobo, J.A. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*. 135:400-406.
- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Lobo, J.A.; Herrerías-Diego, Y.; Palacios-Guevara, C.; Munguía-Rosas, M.A.; Salazar, K.A.O.; Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceus trees. *Biotropica*. 36(2): 131-138.
- Ramos, F.N.; Santos, F.A.M. 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in atlantic forest fragments: fragment and habitat scales. *Canadian Journal of Botany*. 83(10): 1305-1316.

- Rathcke, B.; Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Sazima, M.; Buzato, S.; Sazima, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany.* 83: 705-712.
- Silva, M.M.S.; Harmani, N.M.S; Gonçalves, E.F.B.; Uieda, W. 1996. Bats from the metropolitan region of São Paulo, Southeastern Brazil. *Chiroptera Neotropical.* 2(1): 39-41.
- Stoner, K.E.; Quesada, M.; Rosas-Guerrero, V. 2002. Effects of forest fragmentation on the colima long-nosed bat (*Musonycteris harisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. *Biotropica.* 34(3): 462-467.
- Teixeira, R.C. *Coexistência de espécies quiropterófilas no cerrado brasileiro.* 2010. 77 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos. São Carlos. 2010.
- Tischendorf, L.; Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos.* 90: 7-19.
- Van Rossum, F.; Triest, L. 2006. Fine-scale genetic structure of the common *Primula elatior* (Primulaceae) at an early stage of population fragmentation. *American Journal of Botany.* 93(9): 1281-1288.
- Vaz, A.M.S.F. e Tozzi, A.M.G.A. 2003. *Bauhinia* ser. *Cansenia* (Leguminosae: Caesalpinioideae) no Brasil. *Rodriguésia* 54(83): 55-143.
- Vaz, A.M.S.F. 2010. *Bauhinia* in Lista de species da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB111840>).

- Vázquez, D.P.; Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*. 85. *In press*.
- Willmer, P. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton University Press. New Jersey, EUA. 768 p.
- Winter, Y.; Stich, K.P. 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. *The Journal of Experimental Biology*. 208: 539-548.
- Young, A.G.; Broadhurst, L.M.; Thrall, P.H. 2012. Non-additive effects of pollen limitation and self-incompatibility reduce plant reproductive success and population viability. *Annals of Botany*. 109:643-653.
- Zortéa, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian cerrado. *Braz. J. Biol.* 63(1): 159-168.