



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE
SANTANA**
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS
GENÉTICOS VEGETAIS**



FREDERIC MENDES HUGHES

**ECOLOGIA REPRODUTIVA E MORFOMETRIA DE *Melocactus
ernestii* (VAUPEL) NO MUNICÍPIO DE NOVA ITARANA - BA**

FEIRA DE SANTANA – BAHIA

2009

FREDERIC MENDES HUGHES

**ECOLOGIA REPRODUTIVA E MORFOMETRIA DE
Melocactus ernestii (VAUPEL) NO MUNICÍPIO DE NOVA
ITARANA - BA**

FEIRA DE SANTANA – BAHIA

2009

FREDERIC MENDES HUGHES

**ECOLOGIA REPRODUTIVA E MORFOMETRIA DE
Melocactus ernestii (VAUPEL) NO MUNICÍPIO DE NOVA
ITARANA - BA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, da Universidade Estadual de Feira de Santana, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Recursos Genéticos Vegetais.

Orientador: Prof. Dr. Roberto Lisboa Romão

FEIRA DE SANTANA – BAHIA

2009

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Blandina Felipe Viana (UFBA)

Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado (UFPE)

Prof. Dr. Roberto Lisboa Romão (UEFS)
Orientador e Presidente da Banca

FEIRA DE SANTANA – BAHIA
2009

À minha família fonte eterna de inspiração e luta.

AGRADECIMENTOS

A meus pais pelo eterno amor, a única certeza maior que tenho é esse incomensurável AMOR: amor ternura, compreensão, dedicação, desvelo, cumplicidade (...)

A meus irmãos Vladimir, Alexandre, Fernando, Catherine e Dimitri, por ordem de chegada e não de importância, pois tenho dentro de mim a essência de cada um (são todos verdadeiros irmãos).

A Alice Ferreira da Silva, te quero siempre. “Eu queria querer-te amar o amor, construirmos dulcíssima prisão, encontrar a mais justa adequação, tudo métrica e rima e nunca dor”.

Ao Dr. Roberto Lisboa Romão, muito sensatamente agradeço, para mim com um futuro incerto, fica somente um benefício: Roberto me permita registrar publicamente não apenas a grande satisfação de ter colaborado contigo durante todos estes anos, mas também por ter aprendido tanto com você. Não posso prometer que assimilei, ou para ser franco, aceitei todas as suas opiniões, mas, nesta dissertação, espero ter seguido os caminhos pelos quais você me conduziu. Sou e serei eternamente grato por todos os momentos de interação e pela confiança, e sem dúvida pela amizade inexorável construída ao longo desta caminhada.

A todos os amigos do curso de Ciências Biológicas da Uefs, em especial: Samadhi Gil Pimentel, Eduardo Santos Santana, Elkiaer Moraes, Francisco Casal; pelos encontros dionisíacos e pela dialética sempre inspiradora; e aos membros do grupo ECOECO – Estudos Complexos em Ecologia Humana recém formado e com perspectivas louváveis.

Ao amigo Ivã Barbosa (mestrando pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi), pelas valiosas sugestões nos primeiros manuscritos, e parceria em alguns ensaios ornitológicos. “As aves que aqui gorjeiam não gorjeiam como lá”.

A Professora Solange Amorim pela amizade e ajudas constantes.

Ao Professor Francisco de Assis Ribeiro pelo apoio e incentivo.

Ao Professor Caio Graco Machado pela identificação das espécies de beija-flores.

As Professoras Blandina Felipe Viana (UFBA) e Isabel Cristina Machado (UFPE) pelas valiosas sugestões nesta dissertação que foram importantes para meu engrandecimento e amadurecimento científico.

Ao amigo, o Sr. João Martins de Freitas – proprietário da Fazenda Recreio dos Freitas, pelo apoio incondicional e pela logística disponibilizada.

Aos amigos da Fazenda Recreio dos Freitas, companheiros de labor e festas Dionisíacas em plena caatinga – Paulo e Chico, pelos momentos de aprendizagem e diversão que tornaram meu trabalho mais gratificante.

A Andréa pela amizade construída. Aos estagiários Davi e Thiago pela atenção e companhia em campo.

Aos funcionários da Unidade Experimental Horto Florestal: Beth, Dona Zezé, Paulo, Seu Genésio, Carlos, Márcio “Vito”, Alberto e Janilza (...) pela manutenção de um ambiente tranquilo e organizado, na medida do possível, sem os quais qualquer labor tornar-se-ia improvável.

Meus sinceros agradecimentos a todos os docentes do PPG em Recursos Genéticos Vegetais e da UEFS, pelo aprendizado e pela partilha de conhecimento.

A FAPESB – Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia, pelo fomento desta pesquisa, a partir do programa primeiros projetos.

A bolsa de mestrado concedida pela CAPES – Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível superior.

A Natureza, por me ensinar que a compreensão do mundo natural, do qual sou uma pequena parte integrante, está muito além de qualquer método científico.

*“Quão mesquinha e grosseiramente nos
havemos com a natureza! Não poderíamos ter um
labor menos grosseiro? Que mais sugerem estas
requintadas invenções: o magnetismo, a eletricidade?
Será que não podemos fazer mais nada do que cortar
e desbastar florestas? Não podemos estar presentes
em sua economia interior, na circulação da seiva?
Atualmente, laboramos de modo superficial e violento.
Não suspeitamos o quanto poderia ser feito para
melhorar nossa relação com a natureza animada; que
benignidade e refinada cortesia poderiam existir [...]
Leis injustas existem: devemos contentar-nos em
obedecer-lhes ou empenhar-nos em corrigi-las;
obedecer-lhes até o momento em que tenhamos êxito
ou transgredi-las desde logo? [...] Mas é culpa do
próprio governo o remédio ser pior que o mal... Por
que não encoraja seus cidadãos a alertamente lhes
apontarem as faltas e a procederem melhor do que
eles lhes ordena?”*

Henry David Thoreau (1985)

SUMÁRIO

SUMÁRIO	IX.
ÍNDICE DE FIGURAS	XII.
ÍNDICE DE TABELAS	XV.
RESUMO	17
ABSTRACT	18
1. INTRODUÇÃO GERAL	19
1.1. APRESENTAÇÃO	19
1.2. DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E CENTROS DE ORIGEM EM CACTACEAE	20
1.3. O BIOMA CAATINGA	21
1.4. A FAMÍLIA CACTACEAE E O GÊNERO <i>MELOCACTUS</i> LINK & OTTO	22
1.5. FENOLÓGICO E SUCESSO REPRODUTIVO	24
1.6. VISITANTES FLORAIS	25
1.7. BIOLOGIA REPRODUTIVA E POLINIZAÇÃO	27
2. CAPÍTULO 2	32
BIOLOGIA FLORAL E ESFORÇO REPRODUTIVO EM <i>MELOCACTUS ERNESTII</i> (VAUPEL) EM ÁREA DE CAATINGA	
RESUMO	33
ABSTRACT	34
2.1. INTRODUÇÃO	35
2.2. METODOLOGIA	36
2.2.1. ÁREA E ESPÉCIES DE ESTUDO	36
2.2.2. FENOLOGIA REPRODUTIVA	38
2.2.3. SINCRONISMO FENOLÓGICO	39
2.2.4. FENOLOGIA E FATORES CLIMÁTICOS	40
2.2.5. CARACTERESAS FLORAIS E VEGETATIVAS	40
2.2.6. EFEITO DO TAMANHO DA PLANTA	41
2.2.7. RECOMPENSA FLORAL	41
2.2.8. SISTEMA REPRODUTIVO	42
2.2.9. EFICIÊNCIA REPRODUTIVA	43
2.3. RESULTADOS	44
2.3.1. FENOLOGIA REPRODUTIVA	44
2.3.2. FENOLOGIA E FATORES CLIMÁTICOS	45
2.3.3. CARACTERÍSTICAS FLORAIS E VEGETATIVAS	46
2.3.4. CARACTERES MORFOMÉTRICOS E PADRÕES FENOLÓGICOS	48
2.3.5. RECOMPENSA FLORAL	49

2.3.6. SISTEMA REPRODUTIVO	49
2.3.7. EFICIÊNCIA REPRODUTIVA	52
2.4. DISCUSSÃO	53
2.4.1. MORFOLOGIA, BIOLOGIA FLORAL E FATORES CLIMÁTICOS	53
2.4.2. CARACTERÍSTICAS MORFOMÉTRICAS E ESFORÇO REPRODUTIVO	56
2.4.3. SISTEMA REPRODUTIVO, EFICIÊNCIA REPRODUTIVA E DEPRESSÃO ENDOGÂMICA	57
3. CAPÍTULO 3	63
O PADRÃO ESPACIAL DE <i>Melocactus ernestii</i> (CACTACEAE) E O COMPORTAMENTO DA GUILDA DE VISITANTES FLORAIS NO MUNICÍPIO DE NOVA ITARANA – BAHIA	
RESUMO	64
ABSTRACT	65
3.1. INTRODUÇÃO	66
3.2. METODOLOGIA	67
3.2.1. ÁREA E ESPÉCIES DE ESTUDO	67
3.2.2. RECOMPENSA FLORAL	67
3.2.3. VISITANTES FLORAIS E MODELO DE VISITAÇÃO	68
3.2.4. PADRÃO ESPACIAL DOS RECURSOS FLORAIS	69
3.2.5. ANÁLISE DE DADOS	70
3.3. RESULTADOS	70
3.3.1. RECOMPENSA FLORAL	70
3.3.2. VISITANTES FLORAIS E MODELOS DE VISITAÇÃO	70
3.3.3. DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS RECURSOS FLORAIS	80
3.4. DISCUSSÃO	82
3.4.1. CARACTERÍSTICAS FENOLÓGICAS E A RELAÇÃO COM A GUILDA DE VISITANTES	82
3.4.2. AGONISMO, TERRITORIALIDADE E MODELOS DE VISITAÇÃO	82
3.4.3. RECOMPENSA FLORAL NUMA POPULAÇÃO ESPACIALMENTE ESTRUTURADA	86
4. CAPÍTULO 4	89
ANÁLISE MORFOMÉTRICA DE <i>MELOCACTUS ERNESTII</i> E <i>M. BAHIENSIS</i> (CACTACEAE) EM ZONA SEMI-ÁRIDA DO MUNICÍPIO DE NOVA ITARANA, BAHIA, BRASIL.	
RESUMO	90
ABSTRACT	91
4.1. INTRODUÇÃO	92
4.2. METODOLOGIA	93
4.2.1. ÁREA E ESPÉCIE DE ESTUDO	93
4.2.2. POPULAÇÕES ESTUDADAS	93

4.2.3. ASPECTOS FENOLÓGICOS	94
4.2.4. CARACTERES MORFOLÓGICOS	95
4.2.5. ANÁLISES ESTATÍSTICAS	95
4.3. RESULTADOS	98
4.3.1. ANÁLISE FENOLÓGICA	98
4.3.2. ANOVA ONE-WAY	98
4.3.3. ANÁLISE POR FUNÇÕES DISCRIMINANTES – DFA	101
4.3.3.1. CARACTERES FLORAIS EM <i>M. ERNESTII</i>	101
4.3.3.2. CARACTERES VEGETATIVOS EM <i>M. ERNESTII</i>	101
4.3.3.3. CARACTERES VEGETATIVOS E FLORAIS EM <i>M. ERNESTII</i>	102
4.3.3.4. CARACTERES FLORAIS EM <i>M. ERNESTII</i> E <i>M. BAHIENSIS</i>	105
4.3.4. ANÁLISE DE COMPONENTE PRINCIPAL – PCA	106
4.3.5. ANÁLISE DE AGRUPAMENTO – CA	108
4.4. DISCUSSÃO	110
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS	116
6. REFERÊNCIAS	119

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 2:

Figura 2.1: Localização da área de estudo representada no município de Nova Itarana com um triângulo preto 37

Figura 2.2: Distribuição das médias mensais de precipitação (mm) para a estação climatológica de Itaberaba-Ba referente aos períodos de 1931/60, 1960/1990, 2005/06 e 2007/08 (distante ~40Km da área de estudo) 38

Figura 2.3: Fenologia da floração e frutificação de *Melocactus ernestii* durante um período de 28 meses medidos como porcentagem de ocorrência (A) e intensidade de cada fenofase (B) no município de Nova Itarana – Bahia 45

Figura 2.4: Corte longitudinal da flor à esquerda (extraída de Braun & Pereira, 2008) e avaliação descritiva da normalidade da variável separação estigma-antera (N = 100 flores) a direita, demonstrando distribuição unimodal e hercogamia na espécie *Melocactus ernestii* Vaupel (Cactaceae) no município de Nova Itarana-Bahia 47

Figura 2.5: Efeito dos tratamentos de polinização no número de frutos (barra cinza) e sementes (linha preta) para a população de *Melocactus ernestii* no município de Nova Itarana – BA. (*) valores significativos ao nível de $P < 0.05$ 52

CAPÍTULO 3:

Figura 3.1: Representação do comportamento de visitação generalizado às flores de *M. ernestii* no município de Nova Itarana – BA, para todos os beija-flores: aproximação em vôo adejado e introdução do bico na corola tubular em busca do néctar na câmara nectarífera basal (A). Detalhe da flor de *M. ernestii*, após a

primeira visita do beija-flor *Chlorostilbon lucidus* por volta das 13:00 hs, demonstrando pólen sobre as tépalas (B) 71

Figura 3.2: Frequência de visita acumulada nos 12 meses de observação das espécies de troquilídeos e lepidópteros forrageando as flores de *Melocactus ernestii*, no município de Nova Itarana – BA 72

Figura 3.3: Relação de dominância e número de visitas de *Eupetomena macroura* sobre *Chlorostilbon lucidus* com base nos valores da intensidade da floração em *Melocactus ernestii* ao longo dos 12 meses de observação, no município de Nova Itarana – BA 73

Figura 3.4: Mapa de pontos dos pares coordenados (x; y) com as rotas de forrageamento (A - F) e distribuição espacial (A' – F') com base na função K de Ripley ($L_{(t)}$) para indivíduos adultos de *Melocactus ernestii* amostrados em seis parcelas (distância em metros) no município de Nova Itarana – BA. Linhas sólidas representam a rota secundária de forrageamento (A - F) e a função $L_{(t)}$ univariada para círculos de raio $t = 2.5m$ com 95% de significância (A' – F'); e linhas pontilhadas as rotas principais de forrageamento (A – F) e os limites do envelope de confiança gerados a partir de 999 simulações (A' – F'). Os valores de $L_{(t)}$ acima do envelope de confiança indicam agrupamento, valores dentro do envelope indicam aleatoriedade, e valores abaixo do envelope de confiança indicam regularidade 76

CAPÍTULO 4:

Figura 4.1: Representação esquemática dos afloramentos rochosos e morfotipos detectados dentro da população de *M. ernestii*, no município de Nova Itarana – BA: (A) Mapa de pontos dos morfotipos em fase reprodutiva e (B) “Mapa de Getis” dos valores da função L ($r = 10m$), onde o tom mais vermelho ou os valores mais altos representam zonas onde localmente existem agrupamentos. Neste caso, em cada ponto do mapa, existem tantos mais vizinhos como indiquem o tom das isolineas 89

Figura 4.2: Gráfico dos aspectos fenológicos observados nos morfotipos de *M. ernestii* e em *M. bahiensis*: (A) emergência do fruto e (B) botões florais e (C) abertura das flores na superfície do cefálio, observados em N = 20 indivíduos 94

Figura 4.3: Análise discriminante. Classificação de indivíduos de *Melocactus ernestii* tipo 1 (○), *M. ernestii* tipo 2 (△), *M. ernestii* tipo 3 (□) e *M. bahiensis* (◇). Os valores de todos os indivíduos foram projetados dentro de duas dimensões espaciais definidas por funções discriminantes 1 e 2. Os centróides correspondem as funções discriminantes estandardizadas avaliadas para as medias dos grupos: A) variação floral entre os tipos, B) variação vegetativa entre os tipos, C) variação vegetativa e floral e D) variação floral entre os tipos e o táxon externo 100

Figura 4.4: Projeção dos três eixos das análises de PCA dos 16 caracteres florais entre os tipos (1, 2 e 3) de *M. ernestii* e (4) *M. bahiensis* analisados separadamente (A.1-A.2) e em conjunto (B.1-B.2), dos 16 caracteres vegetativos (C.1-C.2) e dos 32 caracteres morfológicos em conjunto (D.1-D.2) em *M. ernestii* 102

Figura 4.5: Dendrograma demonstrando a relação fenética entre os tipos de *Melocactus ernestii* (1, 2 e 3) e *M. bahiensis* (4) baseado em 16 caracteres florais (A e B), entre os tipos de *M. ernestii* baseado em 16 caracteres vegetativos (C) e em 32 caracteres morfológicos (D) com base nas Distâncias de Mahalanobis. A escala representa a saída gráfica, gerada pela distância da UPGMA, correspondente ao último passo do agrupamento convertido para 100% 103

Figura 4.6: Dendrograma da relação fenética entre os tipos de *Melocactus ernestii* (1, 2 e 3) baseado nos 16 caracteres vegetativos com base nas Distâncias Generalizadas de Mahalanobis 104

ÍNDICE DE TABELAS

CAPÍTULO 2:

Tabela 2.1: Correlação de Poisson e ligação logarítmica entre as variáveis morfométricas dos indivíduos adultos e o número total de flores e frutos produzidos pela espécie *Melocactus ernestii* no município de Nova Itarana – BA

48

Tabela 2.2: Relação ente as variáveis de tamanho (colunas), reprodutivas (linhas). Estatística a partir da análise de regressão usando teste de significância com ajuste linear, para a espécie *Melocactus ernestii*, Nova Itarana – BA

51

Tabela 2.3: Frutos produzidos a partir dos tratamentos de polinização conduzidos em *Melocactus ernestii* em uma zona semi-árida no município de Nova Itarana – BA. Além disso, índices de auto-incompatibilidade (ISI) e autogamia (IA) são incluídos. Valores de índices abaixo de 0.2 são indicativos de auto-incompatibilidade e alogamia

51

Tabela 2.5: Comparação dos aspectos reprodutivos entre espécies de *Melocactus* estudadas nos Andes venezuelanos (em destaque) e no Nordeste do Brasil

60

CAPÍTULO 3:

Tabela 3.1: Número de visitas das espécies de beija-flores a flores de *Melocactus ernestii* durante o período de estudo no município de Nova Itarana – BA. Entre parênteses está representado o número de flores no conjunto das 10 plantas observadas na população. Linhas em destaque representam: o período de chuvas torrenciais – cinza escuro; e pico de floração de *Tacinga palmadora* – cinza claro

74

Tabela 3.2: Número total de interações agonísticas intra e interespecífica dos troquilídeos e borboletas, observadas durante o período de estudo, para defesa do recurso ofertado por *M. ernestii* no município de Nova Itarana – BA 75

CAPÍTULO 4:

Tabela 4.1: Caracteres taxonômicos que foram tomados para utilização e condução nas análises morfométricas de *Melocactus ernestii* e *Melocactus bahiensis* 91

Tabela 4.2: Variáveis morfológicas obtidas para os tipos morfológicos de *M. ernestii* e *M. bahiensis*. Estatística descritiva básica (M = média, SD = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, N = tamanho amostral; e ANOVA, F-ratio, $p < 0.05$) 95

Tabela 4.3: Análises discriminantes. Classificação dos caracteres que mais contribuíram para discriminação dos morfotipos de *Melocactus ernestii* e *M. bahiensis* 98

Tabela 4.4: Matriz de classificação dos indivíduos nas análises discriminantes de 16 caracteres florais e/ou 16 caracteres vegetativos em três tipos morfológicos determinados *a priori* numa população de *Melocactus ernestii* e uma população de *Melocactus bahiensis* localizadas no município de Nova Itarana, Bahia 100

Tabela 4.5: Distâncias Generalizadas de Mahalanobis entre os táxons e os morfotipos com base nos caracteres florais e vegetativos. O quadrado médio das distâncias (D^2_m) é dado abaixo da diagonal da estatística F (15 e 102 d.f.) e a probabilidade de F para as distâncias, em parênteses, dadas acima da diagonal 100

RESUMO

São apresentados resultados de um estudo populacional utilizando análises morfométricas, de interação animal-plantas e reprodutivas, com a espécie *Melocactus ernestii*. A população encontra-se localizada no município de Nova Itarana - Bahia, na Fazenda Recreio dos Freitas. As observações e análises realizadas revelaram elevada diferenciação ao nível morfológico intrapopulacional evidenciando três morfotipos, estes ocupando predominantemente afloramentos rochosos distintos. Os morfotipos foram discriminados por caracteres morfológicos florais e vegetativos, além de apresentar eventos fenológicos de surgimento e abertura floral marcadamente distinta; a distância de Mahalanobis intraespecífica nesta população apresentou valor aproximado ao encontrado entre os morfotipos e o táxon externo *M. bahiensis*. Esta condição de subestruturação morfológica intrapopulacional, pode ser resultado do comportamento dos polinizadores *Eupetomena macroura*, *Clhorostilbon lucidus*, *Phaethornis pretrei*, *Chrysolampis mosquitus* e *Amazilia fimbriata*. Estas espécies apresentaram comportamento de forrageio diferenciado, com dominância de *E. macroura* nos 12 meses amostrados e subordinação das demais espécies, as quais visitavam eventualmente algumas plantas dos afloramentos monitorados durante o ano. Em decorrência do padrão espacial das plantas adultas variarem entre aleatório e agregado em diferentes escalas e estar circundado pela matriz arbórea, a espécie territorialista *E. macroura*, priorizou o estabelecimento de rotas de forrageamento preferencial entre as plantas de cada afloramento. Esta restrição a plantas espacialmente concentradas nestes afloramentos reduz consideravelmente o fluxo de pólen entre os mesmos. Aliado a esta perspectiva de subestruturação, a presença de sistema reprodutivo misto, com frutos produzidos tanto por autopolinização quanto por polinização cruzada, mas com predominância de sementes por polinização cruzada entre plantas de cada afloramento, reforça a diminuição do fluxo gênico entre estes afloramentos, ao considerarmos a territorialidade como predominante. A diferença na eficiência reprodutiva entre os morfotipos estudados sustenta a subestruturação morfológica observada, e sugere a ação de forças seletivas nestes processos. Os resultados obtidos a partir deste estudo apresentam informações importantes para o entendimento da estrutura populacional e para conservação desta espécie.

ABSTRACT

We present results of a population study using morphometric analysis of animal-plant interaction and reproduction, with species *Melocactus ernestii*. The population is located in Nova Itarana - Bahia, the Fazenda Recreio dos Freitas. The observations and analysis out revealed high differentiation at intrapopulation morphological showing three morphotypes, these outcrops predominantly occupy distinct. The morphotypes were categorized by morphological floral and vegetative, and present phenology of growth and flower opening markedly different, the Mahalanobis distance among individuals in this population showed a value close to that found among the morphotypes and external taxon *M. bahiensis*. This condition of intrapopulation morphological substructures may be a result of pollinators behavior of *Eupetomena macroura*, *Clhorostilbon lucidus*, *Phaethornis pretrei*, *Chrysolampis mosquitus* and *Amazilia fimbriata*. These species have different foraging behavior, the dominance of *E. macroura* in the 12 months sampled and subordination of other species, which eventually visited some plants of the outcrops monitored during the year. Due to the spatial pattern of adult plants varying between random to aggregated at different scales and be surrounded by forest, the species territorialist *E. macroura*, prioritized it establishment of routes of preferential foraging among the plants of each outcrop. This restriction plants spatially concentrated in these outcrops reduces the flow of pollen between them. Indeed to this view of substructure, the presence of mixed mating system with both fruits produced by self-pollination and cross-pollination, but with a predominance of seeds per pollination between plants of each outcrop, reinforces the decrease in gene flow between these outcrops, the consider the territoriality as predominant. The difference in reproductive efficiency between the morphotypes studied supports the substructure observed morphological, and suggests the action of selective forces in these processes. The results from this study provide important information for understanding the population structure and conservation of this species.

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Apresentação

A fragmentação da caatinga traz como consequência o risco de extinção de muitas espécies vegetais, dentre elas as cactáceas; só na Bahia, onze espécies de *Melocactus* (Link & Otto) apresentam algum grau de ameaça, resultante da intensa exploração feita a este gênero no que diz respeito à depredação de populações naturais, pelo extrativismo para comercialização (ornamental) somado a destruição do habitat para implantação de pasto, pedreiras, estradas e especulação imobiliária. Estas ações humanas sobre ecossistemas áridos e semi-áridos são muito mais expressivas, exigindo ações de pesquisa geradoras de informações que subsidiem estratégias de conservação e manejo para minimizar estes efeitos.

No capítulo introdutório disserta-se sobre alguns aspectos envolvendo a família cactácea e o gênero *Melocactus* como forma de aproximação do leitor aos tópicos desenvolvidos nos capítulos subsequentes. No segundo capítulo aborda-se, o sistema reprodutivo da espécie *Melocactus ernestii* e a eficiência reprodutiva, bem como o possível efeito do tamanho das plantas na produtividade e o efeito dos fatores climáticos nos eventos fenológicos. No terceiro capítulo avalia-se o comportamento da guilda de visitantes florais em *M. ernestii*, determinando os territorialistas e subordinados, bem como os modelos de visitação e os possíveis efeitos da distribuição espacial populacional no comportamento dos troquilídeos em comparativo com outras áreas estudadas, e o efeito da territorialidade no fluxo polínico na população. No quarto capítulo deste trabalho aborda-se a utilização de descritores morfológicos vegetativos e florais como variáveis discriminantes dos indivíduos dentro da população de *Melocactus ernestii* distribuída em diferentes afloramentos rochosos, procurando gerar informações sobre as diferenças detectadas.

Estes três últimos capítulos abrem novas perspectivas sobre o entendimento da estrutura populacional de *Melocactus ernestii* (Vaupel) e o papel dos diversos organismos na subestruturação populacional, contribuindo com informações para elucidação destes parâmetros para o gênero, bem como, lançando novas perspectivas investigativas para a espécie em um futuro próximo.

1.2. Distribuição geográfica e centros de origem em Cactaceae

Cactaceae é uma família do Novo Mundo dotada de elevada diversidade morfológica (arborescentes, arbustivas, trepadeiras, epífitas ou geófitos), adaptadas a ambientes áridos (KIESLING et al., 2001; MAUSETH, 2006). Embora algumas espécies habitem locais semi-áridos, os cactos alcançam áreas áridas de precipitação não mensurável, como no deserto do Atacama onde sobrevivem como geófitos, até florestas tropicais com 2000 mm de precipitação anual onde esses se adaptaram a microhabitats epífitos relativamente secos (BARTHLOTT & HUNT, 1993; TAYLOR, 1997; REBMAN & PINKAVA, 2004). A variação altitudinal estende-se desde níveis abaixo do nível do mar até picos cobertos de neve com mais de 5000 metros nos Andes.

Cronquist (1988) observou Cactaceae como uma das poucas grandes famílias das dicotiledôneas com claro significado ecogeográfico, por ser endêmica para o Novo Mundo, distribuindo-se desde o Canadá até a Patagônia, sendo mais frequente nas zonas climáticas áridas entre 35 °N e S de latitude, mas conspicuamente ausente da Região Amazônica (BARTHLOTT, 1979; BOYLE & ANDERSON, 2002; TAYLOR & ZAPPI, 2004), com exceção de três subespécies de *Rhipsalis baccifera* (Muell.): *Rhipsalis baccifera* subsp. *mauritima*, subsp. *erythrocarpa* e subsp. *horrida*, encontradas no Velho Mundo (MAXWELL, 1998; 1999). Três gêneros ocorrem nas Ilhas Galápagos no pacífico, e uma espécie endêmica de *Cereus* (Mill.) ocorre nos penhascos de rochas vulcânicas de Fernando de Noronha no Atlântico leste da costa nordeste do Brasil (BARTHLOTT, 1979).

Dos três principais centros geográficos de diversidade e endemismo que são reconhecidos para Cactaceae, o primeiro compreende o México e sudoeste dos Estados Unidos, que apresentam 50 gêneros e 550 espécies (HUNT, 1999) e estima-se que 73% dos gêneros e 78% das espécies são endêmicas (HERNÁNDEZ & GODÍNEZ, 1994). Esta diversidade corresponde a ¼ dos gêneros descritos para a família Cactaceae (aceitos pela IOS - International Organization for Succulent Plant Research) e com ½ destas espécies endêmicas (HERNÁNDEZ & GINDÍNEZ, 1994; TAYLOR, 1997; BOYLE & ANDERSON, 2002), com relevante destaque para as 160 espécies do gênero *Mammillaria* (Haw.) para o México, das quais 94% são endêmicas (HERNÁNDEZ & GODÍNEZ, 1994). O segundo centro de concentração da diversidade de Cactaceae é a

porção central dos Andes na América do Sul (Peru, Bolívia, nordeste do Chile e da Argentina), e o terceiro centro está compreendido na região leste do Brasil onde são aceitas 162 espécies e subespécies, destas 76% são endêmicas (TAYLOR & ZAPPI, 2002) onde pode ser encontrado o centro de origem e diversidade do gênero *Melocactus* (Link & Otto) (RIZZINI, 1982; TAYLOR, 1991).

A distribuição geográfica dos cactos tem sido explicada por uma combinação de diferentes fatores e em diferentes perspectivas de escala de estudo: paleogeografia, variáveis geoclimáticas, heterogeneidade edáfoclimática, potencial dispersivo diferenciado, habilidade no estabelecimento, dentre outros (HERNÁNDEZ & BÁRCENAS, 1995; MOURELLE & EZCURRA, 1997; GOETTSCHE & HERNÁNDEZ, 2006; RITZ et al., 2007; GUERRERO et al., 2008; SANTOS et al., 2009). Tais fatores relacionados podem justificar, pelo menos em parte, os padrões de riqueza e endemismos, considerando-os como barreiras potenciais em algum momento da história evolutiva do grupo.

O gênero *Melocactus* tem como centro de diversidade o estado da Bahia no Nordeste do Brasil, no entanto, encontra-se distribuído desde as restingas litorâneas do estado do Rio de Janeiro, passando pelos estados do Nordeste do Brasil e chegando até o México e lhas do Caribe (TAYLOR, 1991). Esta ampla distribuição e diversidade são marcadas por endemismos oriundos provavelmente de áreas vicariantes.

1.3. O bioma Caatinga

O semi-árido brasileiro é um dos maiores, mais populosos com 974,752 Km², concentrado na região Nordeste, onde ocupa 86,48% da região. Na Bahia, estado que detém cerca de 40% da área do bioma Caatinga, 23% da sua população estadual vive na Caatinga, em áreas com os mais baixos índices de desenvolvimento humano do estado. A Caatinga, província florística do NE do Brasil (ANDRADE-LIMA, 1982), ocupa cerca de 734,478 Km² (SILVA et al., 2002), tendo a geomorfologia originada das rochas do Pré-cambriano tardio, severamente degradadas durante o Terciário, e por camadas mais recentes de sedimentos marinhos e outros sedimentos (AB'SÁBER, 1977; FERNANDES & BEZERRA, 1990).

Neste bioma predomina uma vegetação xerófila, caducifólia e acentuadamente tropofítica (FERNANDES, 1996), incluindo uma grande

diversidade de tipos de solo e pluviosidade (SILVA et al., 1993), sendo fortemente condicionada pelos processos edafoclimáticos, apresentando forte heterogeneidade entre os habitats no que se refere à composição florística e abundância de populações (TABARELLI & VICENTE, 2002; ARAÚJO & TABARELLI, 2002).

A caatinga vem sofrendo alterações drásticas nos últimos séculos. O mapa de vegetação produzido pelo Projeto RadamBrasil e pelo IBGE (1993) indicam que cerca de 30% deste ecossistema já foi drasticamente modificado pelo homem (CASTELLETTI et al., 2000). No entanto, novos delineamentos, incluindo o efeito causado pelas estradas, sugerem que mais de 45% da caatinga foi alterada pela ação antropogênica o que faz da Caatinga o 3º bioma brasileiro mais alterado, sendo ultrapassado apenas pela Floresta Atlântica e pelo Cerrado (MMA, 2004; MYERS et al., 2000).

A fragmentação da caatinga tem como consequência o risco de extinção de muitas espécies vegetais, e dentre estas as cactáceas, das quais 163 apresentam algum grau de ameaça ou risco de extinção. Destas espécies listadas pela IUCN (2009), 87 ocorrem no Brasil, sendo que 52 encontram-se no estado da Bahia.

A urgência em definir uma política para conservação da biodiversidade da Caatinga fica patente quando se considera que no bioma, há cerca de 40 unidades de conservação correspondentes a 7.1% da superfície total, porém, apenas cerca de 1.21 % desse total são unidades de proteção integral (MMA, 2004).

1.4. A família Cactaceae e o gênero *Melocactus* Link & Otto

Segundo Rizzini (1982), as espécies de Cactaceae que ocorrem no Brasil podem ser classificadas em cinco grupos, de acordo com o seu hábitat: (1) silvícolas - que habitam florestas pluviais: amazônica e atlântica, com predominância de espécies epífitas; (2) savanícolas – ocorrem no cerrado; (3) campestres – ocorrem em campos rupestres de Minas Gerais; (4) litorâneas – ocorrem no litoral brasileiro e (5) xerófilas – que ocorrem no bioma Caatinga, abrangendo o maior número de espécies.

As cactáceas encontram-se subdivididas em três subfamílias: Pereskioideae, Opuntioideae e Cactoideae (WALLACE, 1995), sendo recentemente proposta uma nova subfamília, Mahiuenioideae (SOUZA & LORENZI, 2005).

No Brasil existe uma grande diversidade de gêneros, espécies e variedades de cactos, ocorrendo aproximadamente 40 gêneros e 200 espécies (TAYLOR & ZAPPI, 2004; SOUZA & LORENZI, 2005).

No Brasil, a distribuição geográfica da família está em grande parte restrita ao nordeste brasileiro e desta forma, aos domínios morfoclimáticos do bioma Caatinga (ZAPPI, 1992), onde aproximadamente 80% da flora de cactos são endêmicas, totalizando 162 espécies nativas, sendo 58 espécies encontradas na Caatinga nordestina (TAYLOR, 1991; TAYLOR & ZAPPI, 2004).

Em escala local, a distribuição dos cactos é afetada por múltiplos fatores ambientais. Dentre eles podemos citar, os aspectos relacionados às condições microclimáticas (WHITFORD, 2002), condições de solo (BASHAN et al., 2000), polinização e dispersão restrita (FIGUEIRA et al., 1994; LOCATELLI; MACHADO, 1999; FLEMING; FONSECA, 2004), associações micorrízicas (BASHAN et al., 2000; PIMIENTA-BARRIOS & DEL CASTILLO, 2002) e associações positivas com plantas perenes (*nurse plants*) (ROJAS-ARÉCHIGA et al., 1998).

O Brasil possui 37 gêneros nativos de cactáceas, e dentre estes o gênero *Melocactus*, caracterizado por cactos de morfologia globosa com cefálio terminal. Este gênero possui importância econômica e têm recebido atenção por parte dos taxonomistas (ANDERSON, 2001; TAYLOR, 1991; 2000; TAYLOR & ZAPPI, 2004). A sua distribuição é ampla, predominando nas regiões áridas e semi-áridas das Américas. O centro de diversidade deste gênero foi proposto para o leste do Brasil, tendo na Bahia uma importante região de diversidade (RIZZINI, 1982; ZAPPI, 1992).

Para o gênero *Melocactus* constituído de um total de 36 espécies (ANDERSON, 2001), 14 espécies são encontradas na Bahia, das quais 11 são endêmicas (TAYLOR, 2000) e 12 espécies e subespécies apresentando algum grau de ameaça: *M. conoideus*, *M. deinacanthus*, *M. glaucescens*, *M. paucispinus*, *M. pachyacanthus* subsp. *pachyacanthus*, *M. azureus* subsp. *ferreophilus*, *M. azureus* subsp. *azureus*, *M. violaceus* subsp. *margaritaceus*, *M. violaceus* subsp. *ritteri*, *M. violaceus* subsp. *violaceus*, *M. pachyacanthus* subsp.

viridis, *M. lanssensianus* (IUCN, 2009); resultado da intensa exploração feita a este gênero.

O gênero *Melocactus* apresenta um cefálio terminal como característica singular do táxon. Para algumas espécies o cefálio pode determinar o fim do crescimento em altura das estruturas vegetativas, desta forma este tipo de cefálio é classificado como terminal, o que pode ser observado em todas as espécies do gênero *Melocactus* (TAYLOR, 1991). Diferentemente das espécies de cactos colunares (p.e. *Ferocactus acanthodes* e *Carnegiea gigantea*), onde o crescimento em altura vegetativa é determinante da idade da planta (JORDAN & NOBEL, 1982; NOBEL, 1988, PIERSON & TURNER, 1998), o gênero *Melocactus* apresenta como indicativo da idade da planta (TAYLOR, 1991) e estrutura etária populacional após o início da fase adulta, a altura do cefálio (TAYLOR, 1991; HUGHES, 2008).

1.5. Fenologia e sucesso reprodutivo

A fenologia é o estudo das fases ou atividades do ciclo de vida de plantas e animais e sua ocorrência temporal, contribuindo para o entendimento dos padrões reprodutivos e vegetativos de plantas e animais que delas dependem (MORELLATO, 1995). Correspondendo ao ramo da ecologia descritiva, relacionando os fenômenos com os fatores abióticos, bióticos, endógenos e restrições filogenéticas, tanto para comunidades como para populações (GENTRY, 1974; VAN SCHAIK et al., 1993).

O conhecimento sobre a fenologia permite avaliar a disponibilidade de recursos ao longo do ano, sendo uma importante ferramenta nos estudos ecológicos sobre a biodiversidade, na compreensão da organização espaço-temporal dos recursos disponíveis no ambiente, para o entendimento da reprodução das plantas e interação planta-animal (MOONEY et al., 1980; MORELLATO & LEITÃO-FILHO, 1992; MORELLATO, 1995; TAROLA & MORELLATO, 2000).

Os padrões fenológicos podem variar dentro de uma espécie, se avaliados em diferentes ecossistemas (NEWSTROM et al., 1994), devendo ser ressaltado que a taxa de floração e frutificação pode variar entre populações, entre indivíduos e entre anos (STEPHENSON, 1981). Já o período de produção de

sementes pode estar relacionadp à atividade de polinizadores e dispersores, ao desenvolvimento do fruto e da semente, ao comportamento de predadores de sementes e às necessidades específicas para a germinação (JANZEN, 1967).

Estudos envolvendo aspectos fenológicos e o gênero *Melocactus* ainda são incipientes, não obstante, podem ser citados alguns estudos relevantes como é o caso do trabalho de Fonseca (2004) envolvendo duas espécies endêmicas e ameaçadas de extinção (*Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *Melocactus paucispinus* G. Heimen & R. Paul), uma espécie de ampla distribuição (*Melocactus ernestii* Vaupel) e um híbrido (*M. xalbicephalus* Buining & Brederoo), Nassar & Ramírez (2004) em *Melocactus curvispinus* e o trabalho de Locatelli & Machado (1999) em *Melocactus zehntneri* (Br. & Rose) Lützelb.

Estudos descritivos enfocando a floração mostram que na caatinga existe heterogeneidade temporal quanto à época de floração das plantas lenhosas e herbáceas. No geral, a precipitação é considerada o fator desencadeador da produção de folhas e flores enquanto que a estiagem impulsiona as fenofases de frutificação e de senescência (OLIVEIRA et al., 1988; BARBOSA et al., 1989; MACHADO, 1996; MACHADO, SANTOS; SAMPAIO, 1997; PIEDADE-KILL & RANGA, 2000; PEREIRA et al., 2001).

1.6. Visitantes florais

Os beija-flores exercem grande importância na reprodução das angiospermas, representando aproximadamente 15% da polinização no continente americano (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979). No entanto, os visitantes florais só podem ser considerados polinizadores se forem observadas quatro condições: a transferência de pólen para o vetor; o transporte de pólen pelo vetor; a transferência de pólen do vetor para o estigma da flor e se o pólen depositado pelo vetor resulta em fertilização do óvulo (COX & KNOX, 1988).

Na maioria dos casos há a partilha de néctar de uma população ou comunidade de plantas por troquilídeos ou demais aves nectaríneas, onde frequentemente ocorrem agonismos para defesa de território/recurso. A defesa de recursos é um tipo de competição que aparece sob a denominação geral de interferência e esta sempre ocorre quando os competidores interagem entre si, de modo que há redução na eficiência de procura ou de consumo de recursos, podendo ser demonstrada, quando estes mesmos competidores encontram uns

aos outros, e desperdiçam tempo que seria usado na procura de recursos (STILES & WOLF, 1970).

Várias espécies de aves nectarívoras apresentam como estratégia de forrageio, o estabelecimento dos chamados territórios de alimentação, ou seja, a defesa de fontes de néctar espacialmente concentradas (BROWN & BROWERS, 1985; SNOW & SNOW, 1986; COTTON, 1998).

Os troquilídeos, aves em sua grande maioria com comportamento territorialista, são consideradas na abordagem das bases econômicas da defesa de recursos. Brown (1964) foi o primeiro a introduzir a idéia de “economia da defesa”, assinalando que a defesa de um recurso envolve custo (gasto de energia, risco de injúria, dentre outros), bem como os benefícios da prioridade de acesso ao recurso. Os trabalhos de Gill (1978) e Wolf (1978) demonstraram em estudos com espécies nectaríferas, esta relação das bases econômicas proposta por Brown (1964), ressaltando que a defesa do recurso não vale a pena quando este é muito escasso ou muito abundante.

O beija-flor *Selasphorus rufus* (GMELIN, 1788), estudado por Carpenter (1983) parece defender territórios com tamanhos que maximizam o ganho energético, sendo que alguns indivíduos pareciam ajustar o tamanho do seu território, no período de alguns dias, no sentido de atingir o tamanho que maximizava a taxa de ganho de peso.

Estudos realizados por Raw (1996) em *Crysolampis mosquito* na área de ocorrência da população de *Melocactus salvadorensis* e por Locatelli (1999) para *Chlorostilbon lucidus* (SHAW, 1812) na população de *Melocactus zenhtneri* e *Tacinga palmadora*, evidenciam o comportamento territorialista destas espécies, embora possa ser deslocado por outra espécie mais dominante. Colaço et al. (2006) considerando os aspectos dos visitantes florais em *Melocactus glaucescens* e *Melocactus paucispinus*, diagnosticou que as espécies de beija-flores também realizaram defesa de território.

A morfologia floral limita a diversidade de animais que executam a polinização para uma espécie particular de planta, por meio disso aumenta a eficiência da transferência de pólen e com isso o sucesso reprodutivo das plantas. Os *Melocactus* apresentam flores tubulares, de coloração atrativa, e uma grande distância entre os órgãos reprodutivos e a fonte de recurso (néctar), o que caracteriza a síndrome da ornitofilia, descritas por Faegri & van der Pijl (1979).

Tubos florais estreitos restringem o espectro das potenciais aves polinizadoras principalmente para beija-flores (BROWN & KODRIC-BROWN, 1979). Isto foi confirmado em outros estudos pela grande importância que estas aves têm na assiduidade de visitas florais destes cactos (NASSAR & RAMIREZ, 2004).

Os beija-flores são as aves que apresentam a alimentação à base de néctar, possuindo várias características que lhes permitem explorar eficientemente este recurso, como alto metabolismo, capacidade para vôo adejado, forma do bico, língua longa e fina (SNOW, 1981).

O fluxo polínico mediado pela ação de polinizadores apresenta-se como um dos fatores de considerável relevância na estruturação genética em populações vegetais naturais (SLATKIN, 1985). Este fator combinado com o comportamento territorialista, sistema reprodutivo, e heterogeneidade ambiental proporcionam subestruturação genética em populações de plantas (LINHART & GRANT, 1996). A integração dos estudos de mecanismos florais, genéticos e ecológicos de isolamento, se apresenta indispensável ao entendimento de como pressões seletivas variam no espaço e no tempo (GOODWILLIE; KALISZ; ECKERT, 2005; KOLB, 2005).

Embora a panmixia constitua um modelo ideal para populações naturais (SCHAAL, 1975), foi demonstrado que a coesão genética das populações pode ser mantida sob fluxo gênico em níveis extremamente baixos (SLATKIN & MARUYAMA, 1975; SLATKIN, 1985; VARVIO et al., 1986). Como baixos níveis de fluxo gênico podem permitir diferenciação genética e especiação, esta dependerá da intensidade das pressões seletivas que levem a divergência (EHRlich & RAVEN, 1969; MASCIE-TAYLOR et al., 1986), os fatores ecológicos, bem como a biologia dos organismos (LOVELESS & HAMRICK, 1984).

1.7. Biologia reprodutiva e polinização

O sucesso ecológico e evolutivo de diferentes grupos de angiospermas vem sendo associado à sua eficiência reprodutiva, a qual inclui mecanismos de reprodução sexual e assexual, dispersão de sementes e estabelecimento de indivíduos juvenis (REYES-AGÜERO et al., 2006).

A eficiência reprodutiva é definida como a porcentagem de fruto obtido por polinização aberta, comparado com a porcentagem de fruto obtido por polinização cruzada artificial (ARROYO, 1979). Medida de eficiência reprodutiva obtida de sementes em tratamentos de polinização, também fornece uma medida de eficácia do polinizador em espécies auto-incompatíveis e dióicas. A utilização deste parâmetro para comparações de reprodução elimina o problema de variação na pós-fecundação (aborto de frutos), devido a diferenças no estado fisiológico de diferentes espécies e de indivíduos em uma população (ARROYO, 1979).

Considerável atenção tem sido dada à análise da polinização de plantas por animais e sua correlação com o sucesso das angiospermas e sua diversificação (CREPET, 1983). Alguns autores têm sugerido que as interações entre as plantas e os animais polinizadores tendem a ser especializadas e isso tem sido um pré-requisito para a especiação e irradiação evolutiva de angiospermas, como por exemplo, as cactáceas (MANDUJANO et al., 1996; SCHLINDWEIN & WITTMANN, 1997; REYES-AGÜERO et al., 2006).

A maioria das angiospermas são mais comumente hermafroditas (BULLOCK, 1985; BAWA et al., 1985; GIBBS, 1986). Um problema das flores hermafroditas é a possível interferência entre as funções masculina e feminina, aumentando as chances de autofecundação (BAWA, 1979). Isso parece ter levado à evolução de mecanismos que minimizam tal interferência e maximizam a fecundação cruzada. A separação espacial (hercogamia) ou temporal (dicogamia) dos órgãos masculinos e femininos da flor ou inflorescência (BAWA, 1979; CASTRO & OLIVEIRA, 2001) exemplificam esses mecanismos.

Muitas das adaptações morfológicas podem indicar, por exemplo, a possibilidade de autofecundação, pois são manifestações dos sistemas de polinização e reprodução prevalente nas plantas (BAWA, 1979).

A evolução do sistema sexual em plantas tem sido interpretada em termos de uma diversidade de forças seletivas. Destas, depressão endogâmica é considerada uma das mais importantes. Esta é considerada a primeira força oposta a transmissão da vantagem associada com autopolinização e, por conseguinte, é invocada para explicar a evolução e manutenção de sistemas de reprodução que aumentam a fertilização cruzada (LLOYD, 1979;

CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1979; 1987; SCHEMSKE & LANDE, 1985).

Cactaceae, uma família de espécies perenes e suculentas, exibe autoincompatibilidade em três subfamílias (Pereskioideae, Opuntioideae e Cactoideae) e em ao menos 28 de seus 98 gêneros (BOYLE, 1997). A Cactoideae é a maior e a mais derivada evolutivamente das três subfamílias e é dividida em nove tribos (BARTHLOTT & HUNT, 1993), das quais oito contêm espécies com auto-incompatibilidade (BOYLE, 1997). Estes estudos mostram que a auto-incompatibilidade é difundida na família Cactaceae.

Apesar de muitos gêneros não terem sido estudados, as flores de cactos, tem exibido baixa razão pólen:óvulo mesmo para plantas zoófilas (PORSCH, 1939; CRUDEN, 1977; GRANT & GRANT, 1979), e presume-se que esta característica possa gerar uma vantagem adaptativa em 'ambientes estressantes' pela conservação da energia alocada no gametófito masculino (NASSAR et al., 1997; PIMIENTA-BARRIOS & DEL CASTILLO, 2002). Assincronismo no desenvolvimento de frutos e flores e a presença de dormência nas sementes em Cactaceae é ainda uma outra vantagem em ambientes áridos onde há imprevisibilidade de chuva (PIMIENTA-BARRIOS & NOBEL, 1995).

O sistema reprodutivo pode ser considerado como o fator mais influente na estrutura genética das populações (LOVELESS & HAMRICK, 1984), pois é ele quem determina como as informações genéticas serão transferidas de uma geração para a outra (WRIGHT, 1943). A caracterização do sistema de cruzamento de uma espécie é fundamental para programas de conservação, permitindo o delineamento de estratégias que aperfeiçoem a amostragem da variabilidade genética e a adoção de modelos genéticos e estatísticos apropriados para a estimativa de parâmetros genéticos.

As espécies alógamas mantêm a maior parte da sua variação genética dentro das suas populações, enquanto que, em espécies autógamias, esta variação encontra-se entre populações (HAMRICK & GODT, 1989). O sistema misto de reprodução, por sua vez, prediz variabilidade genética intermediária entre espécies de autofecundação e alógamas, sendo o potencial de diferenciação entre populações variável em função do balanço dessas duas formas de reprodução (LOVELESS & HAMRICK, 1984). Por outro lado, o sistema reprodutivo autogâmico é associado com o aumento da habilidade de colonização

em ambientes perturbados (BARRETT & HUSBAND, 1990; MARCO & ARROYO, 1998).

A variada espacialização dos órgãos reprodutivos das cactáceas está extremamente relacionada com uma ampla gama de síndromes de polinização, como exemplos de agentes polinizadores são citados os insetos (abelhas, borboletas, mariposas, formigas), beija-flores, morcegos, lagartos e macacos (TAYLOR & ZAPPI, 2004; AONA et al., 2006). Esta diversidade de agentes polinizadores tem atuado como fator fundamental na promoção da variabilidade genética dos representantes em Cactaceae (COTA, 1993; PIMIENTA-BARRIOS & DEL CASTILLO, 2002; COTA-SÁNCHEZ & CROUTCH, 2007). Entretanto, ainda são incipientes os dados sobre a biologia da reprodução da família, especula-se que somente 10% dos táxons tenham sido investigados, fator que impede uma maior compreensão dos mecanismos de reprodução e evolução da família uma vez que o sistema reprodutivo é provavelmente o maior fator controlador da diversidade molecular e evolução genômica (ANDERSON, 2001; CHARLESWORTH & WRIGHT, 2001; COTA-SÁNCHEZ & CROUTCH, 2007).

Em muitos organismos hermafroditos, nos quais cada indivíduo pode produzir uma grande quantidade de progênies, como na maioria das angiospermas, a progênie é proveniente de uma combinação de fecundação cruzada e de autofecundação (GARCÍA & VILLALOBOS, 2007). De maneira que muitos genes recessivos com efeitos deletérios se expressam, pelo efeito da endogamia, e diminuem a adaptação dos indivíduos produto da autofecundação. Por outro lado, a autofecundação também pode favorecer-se em condições ecológicas particulares como quando há baixa densidade de polinizadores, recorrentes diminuições de modo aleatório do tamanho populacional e na colonização de novas áreas por poucos indivíduos (LLOYDE & WEBB, 1992).

Na literatura científica tem sido proposto que tanto a autofecundação como a fecundação cruzada podem ser pontos estáveis e alternativos na evolução dos sistemas reprodutivos (SCHEMSKE & LANDE, 1985; BARRET & ECKERT, 1990), no entanto, o sistema misto de reprodução também tem sido considerado como evolutivamente estável (GARCÍA & VILLALOBOS, 2007). Por um lado, a progênie de fecundação cruzada possui as vantagens da recombinação, mas por outro, a progênie de autopolinização assegura a manutenção do genótipo parental, o qual geralmente se encontra bem adaptado as condições ecológicas prevalentes

(GARCÍA & VILLALOBOS, 2007). Desta forma, uma estratégia mista, teoricamente, poderia ser favorecida e estável (UYENOYAMA, 2000; GARCÍA & VILLALOBOS, 2007). Além disso, uma estratégia mista poderia apresentar vantagens seletivas ao permitir mais combinações genotípicas que poderiam propagar-se em diversas circunstâncias ecológicas (HOLSINGER, 2000; GARCÍA & VILLALOBOS, 2007).

Os estudos de sistema reprodutivo de *Melocactus* até o momento, detectaram que há predominância da autocompatibilidade dentro das espécies deste táxon (LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007), com exceção de *M. glaucescens* que apresenta auto-incompatibilidade (COLAÇO et al., 2006), no entanto, a geitonogamia não está descartada, sendo o mais distinto modo de autopolinização, com ambas as propriedades ecológicas de cruzamento e as propriedades genéticas de autofecundação (LLOYD & SCHOEN, 1992).

CAPÍTULO 2

BIOLOGIA FLORAL E ESFORÇO REPRODUTIVO EM *Melocactus ernestii* (Vaupel) EM ÁREA DE CAATINGA

“Apliquei o coração a conhecer a sabedoria e, a saber, o que é loucura e o que é estultícia; e vim, a saber, que também isto é correr atrás do vento. Porque na muita sabedoria há muito enfado; e quem aumenta ciência, aumenta tristeza”.
(Salomão)

RESUMO

Estudou-se a biologia reprodutiva de *Melocactus ernestii* e o efeito do tamanho da planta em ambiente semi-árido com vegetação típica de caatinga no nordeste do Brasil. As flores emergem na superfície do cefálio em dois momentos distintos entre as 7:00 e as 10:00 h e entre as 10:00 e as 13:00 h, e com abertura floral por volta das 14:30 e 15:30 h correspondendo aos tipos morfológicos 1 e 2 respectivamente, a partir dos caracteres florais e vegetativos; com padrão de floração contínuo e baixa intensidade de fenofase, e flores com duração de apenas um dia; ambos são encontrados em afloramentos distintos. As flores são hermafroditas e apresentam estrutura tubular ($21.29 \pm 1.37 \times 5.05 \pm 0.35$ SE mm) e câmara nectarífera basal, delimitada na parte distal pelo ovário ($3.03 \pm 0.33 \times 3.64 \pm 0.47$ SE mm). Suas flores são polinizadas por cinco espécies de beija-flores, principalmente *Eupetomena macroura* e *Chlorostilbon lucidus*. O número de flores, frutos e sementes são influenciados positivamente pelo tamanho da planta. São produzidos cerca de 90 grãos de pólen por óvulo. *M. ernestii* apresenta sistema autocompatível ($ISI_{[fruto]}=0.239$, $ISI_{[semente]}=0.996$) e autógamo ($IA_{[fruto]}=0.917$, $IA_{[semente]}=0.973$), mas com predominância de frutos e sementes por polinização cruzada (87%). O valor da depressão endogâmica foi considerado alto (0.751). Os dois grupos fenológicos apresentaram diferença significativa na eficiência reprodutiva. A alta porcentagem de sementes obtidas por polinização cruzada efetuada por beija-flores territorialistas, restringe o fluxo de pólen entre os afloramentos.

Palavras-chave: Biologia reprodutiva, Cactaceae, ornitofilia, isolamento reprodutivo, esforço reprodutivo

ABSTRACT

We studied the reproductive biology of *Melocactus ernestii* and the plant size effect in semi-arid with vegetation typical of whitedry forest in northeastern Brazil. The flowers emerge on the cephalium surface at two different times between 7:00 and 10:00 h and between 10:00 and 13:00 h, and opening flower around 14:30 and 15:30 h corresponding the types morphological 1 and 2 respectively, from floral and vegetative characters, with continuous pattern flowering and low intensity of leafing and flower lasting only one day, and both are found in different outcrops. The flowers are hermaphrodite and have a tubular structure ($21.29 \pm 1.37 \times 5.05 \pm 0.35$ mm SE) and nectar basal chamber and bounded at the distal end by the ovary ($3.03 \pm 0.33 \times 3.64$ mm ± 0.47 SE). The pollinated flowers by five hummingbirds' species, especially *Eupetomena macroura*. The number of flowers, fruits and seeds are influenced positively by plant size. They produced about 90 pollen grains per ovule. *M. ernestii* system has self-compatible (ISI [result] = 0239, ISI [seed] = 0.996) and autogamy (IA [result] = 0917, IA [seed] = 0,973), but with a predominance of fruits and seeds per pollination (87%). The value of inbreeding depression was high (0.751). The two phenological groups showed significant differences in reproductive efficiency. The high percentage of seeds obtained by cross-pollination made by territorial hummingbirds, pollen flow restricts between the outcrops.

Key words: Reproductive biology, Cactaceae, ornithophily, reproductive isolation, reproductive effort

2.1. INTRODUÇÃO

O gênero *Melocactus* (Link & Otto) apresenta um total de 36 espécies com distribuição em terras áridas e semi-áridas da zona tropical e subtropical (TAYLOR, 2000; NASSAR & RAMÍREZ, 2004), tendo seu centro de diversidade proposto para o leste do Brasil, no estado da Bahia (RIZZINI, 1982), com 18 táxons endêmicos de um total de 22 espécies e subespécies reconhecidas (TAYLOR & ZAPPI, 2004) muitas das quais ameaçadas de extinção (IUCN, 2009).

As espécies do gênero *Melocactus* têm sido caracterizadas como plantas hermafroditas com homogeneidade morfológica, no entanto, com importantes diferenças nas estruturas florais (p.e. número de estames e óvulos, e níveis de hercogamia) e vegetativas (p.e. altura e diâmetro da planta, número e comprimento de espinhos por aréola) (TAYLOR, 1991; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; LAMBERT et al., 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007); além disso, apresentam diferentes níveis de densidade e de distribuição espacial (HUGHES, 2008), e padrão de floração predominantemente contínuo (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; HUGHES, 2006; FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008). Portanto, eficiência de polinizadores, sistema reprodutivo e a intensidade de floração e frutificação, são importantes para avaliar o sucesso reprodutivo em espécies de plantas (Bawa & O'Malley, 1987; OTERO-ARNAIZ & OYAMA, 2001).

Estudos sobre sistema reprodutivo têm demonstrado que a condição autocompatível é predominante dentro das espécies deste gênero e que os atributos florais sugerem a ornitofilia como principal síndrome (RAW, 1996; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007). A relação entre sistema reprodutivo e o fluxo de pólen mediado por polinizadores, tem sido assumida como causadora de subestruturação morfológica e ou genética em populações do gênero *Melocactus* (NASSAR; HAMRICK; FLEMING, 2001; LAMBERT et al., 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007). Além disso, o padrão espacial de distribuição destas espécies de plantas e a heterogeneidade ambiental a que estão submetidas, somam como fatores estruturadores neste táxon (TAYLOR, 1991; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; LAMBERT et al., 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007).

Melocactus ernestii (Vaupel) é uma espécie endêmica do leste do Brasil, com área de maior ocorrência na Caatinga e em brejos de altitude, com

exclusividade ambiental a afloramentos rochosos (TAYLOR, 1991; ROCHA & AGRA, 2002; HUGHES, 2008). Até o presente momento, não existem estudos documentando a relação entre o tamanho da planta e o sucesso reprodutivo em *Melocactus*, tampouco investigações a respeito da biologia floral e sistema reprodutivo da espécie *Melocactus ernestii* (Vaupel) e têm sido poucos os estudos abordando as relações ecológicas e reprodutivas (ROMÃO et al., 2007; FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008; HUGHES, 2008).

O objetivo principal deste estudo é fornecer dados sobre a fenologia da floração e frutificação, o efeito do tamanho da planta na eficiência e sucesso reprodutivo, a biologia floral, e o sistema reprodutivo de *M. ernestii* numa área de Caatinga e comparar os dados obtidos, com estudos realizados em outras espécies do gênero.

2.2. METODOLOGIA

2.2.1. Área e espécie de estudo

A população de *Melocactus ernestii* (Vaupel) foi estudada no município de Nova Itarana – BA (12°57'S – 39°55'W), na Fazenda Recreio dos Freitas (Figura 2.1) e está inserida numa área de caatinga, a uma altitude de 525 metros, com precipitação média anual de 700 mm por ano, com predomínio de leguminosas, euforbiáceas, cactáceas e arecáceas, e em uma microrregião prioritária para conservação (MMA, 2004).

M. ernestii, comumente conhecido como cabeça-de-frade, ocorre no norte do estado de Minas Gerais, Bahia, Sergipe, Alagoas e Pernambuco, estando associado a ambiente árido e semi-árido e restrito a afloramentos de rochas sedimentares (TAYLOR, 1991; HUGHES, 2008). *M. ernestii* é caracterizado por um corpo subgloboso a levemente cilíndrico, 10–45 x 14–22 cm e quando alcança a fase reprodutiva desenvolve distinta estrutura na parte terminal denominada *cephalium*. As flores e frutos se localizam internamente ao cefálio e são visíveis somente horas antes da abertura e minutos antes da dispersão, respectivamente. A polinização tem sido atribuída a beija-flores e borboletas e a dispersão a espécies de lagartos, aves e formigas (FONSECA, 2004; HUGHES, 2008; Capítulo 3).

A espécie foi identificada com base na chave taxonômica de Taylor (1991) e encontra-se depositada no banco de germoplasma de cactáceas da Universidade Estadual de Feira de Santana (*Melocactus ernestii* – BAGC/UEFS-0001).

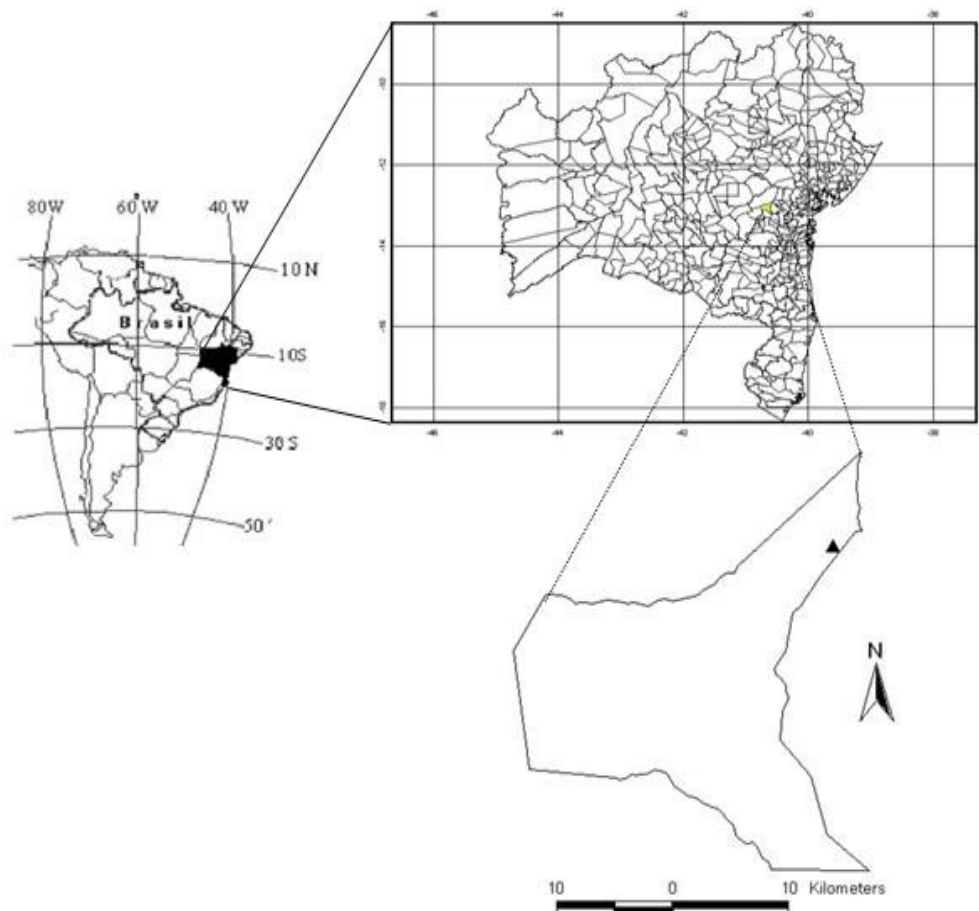


Figura 2.1: Localização da área de estudo representada no município de Nova Itarana com um triângulo preto.

A tipologia climática da região varia de semi-árido e subúmido a seco (SEI, 1998). A área está inserida numa fitofisionomia semi-árida, caracterizada por uma média anual de precipitação abaixo de 700 mm e temperatura média anual de ~25°C (SEI, 1998). A microrregião de Itaberaba apresenta histórico de déficit hídrico durante todos os meses do ano (INMET, 2009).

A distribuição das médias mensais de 1931/60 e 1960/1990 demonstra ocorrência de chuva predominante nos meses de novembro a abril, o mesmo observado para o ano de 2005/06, no entanto observam-se valores muito abaixo da média para o ano de 2007/08 (Figura 2.2).

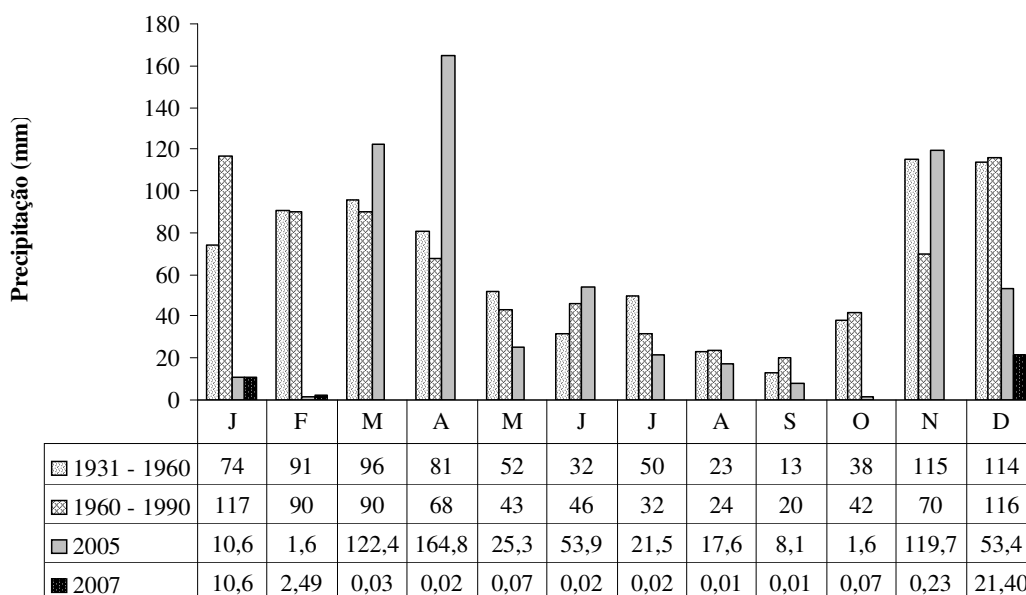


Figura 2.2: Distribuição das médias mensais de precipitação (mm) para a estação climatológica de Itaberaba-Ba referente aos períodos de 1931/60, 1960/1990, 2005/06 e 2007/08 (distante ~40Km da área de estudo).

2.2.2. Fenologia Reprodutiva

Foram monitorados 41 indivíduos em fase reprodutiva (presença de cefálio) na população de *M. ernestii* das 6:00 h as 18:00h em intervalos de ½ h, durante 28 meses (Out. 2005 – Set. 2006 e Ago. 2007 – Nov. 2008), uma vez por mês, observando os seguintes fenômenos: a) emergência da flor na superfície do cefálio, b) abertura da flor e c) surgimento do fruto (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008). A longevidade floral foi determinada por observação direta desde a abertura até a senescência das flores (N = 67) produzidas pelos indivíduos monitorados no mês de Out. 2007.

O padrão de floração foi determinado conforme a classificação proposta por Newstrom et al. (1994). Neste trabalho utilizamos a mesma classificação para determinar o padrão de frutificação. Segundo Newstrom et al. (1994), a classificação baseia-se na frequência, regularidade e duração das fenofases. As quatro classes de frequência (número de ciclos por unidade de tempo) são as seguintes: (1) contínuo quando a fenofase apresenta ocorrência bastante constante podendo ter intervalos curtos e esporádicos; (2) subanual quando a fenofase ocorre com mais de um ciclo por ano; (3) supra-anual quando a fenofase apresenta um ciclo superior a um ano e (4) anual quando a fenofase apresenta apenas um ciclo por ano.

Em cada fenofase foi estimada a percentagem de ocorrência mensal ([número de plantas em fenofase/total de plantas] x 100) e a intensidade da fenofase mensal (NASSAR & RAMÍREZ, 2004), com o número de flores ou frutos produzidos por uma planta, dividido pelo número máximo registrado em um mês por indivíduo durante os 28 meses de observação. Intensidade de fenofase é uma medida relativa que descreve o quão intenso ou forte uma fenofase é em cada planta em um dado período de tempo. Foi usado o número máximo de unidades de flores ou frutos produzidos por cada planta (N = 41) em um mês como valor referencial para estimar a intensidade de fenofase; a intensidade de fenofase varia de 0 – 1, quando a planta não produz ou produz o valor máximo de flor ou fruto registrado no mês.

Realizaram-se análises de regressão entre o número de indivíduos em fenofase de floração e frutificação e a produção mensal de flores e frutos (RUIZ; SANTOS; CAVELIER, 2000). Todas as variáveis utilizadas foram log-transformadas (Ln) para se obter a normalidade (ZAR, 1996).

2.2.3. Sincronismo Fenológico

O sincronismo das plantas monitoradas de *M. ernestii* (N = 41) foi calculado usando o método de Freitas e Bolmgren (2008) o qual inclui a duração total da fenofase de certa planta e a variação na quantidade de flores neste intervalo de tempo, quando comparado a outros índices que avaliam apenas o sincronismo de eventos fenológicos reprodutivos (AUGSPURGER, 1983; modificado de PRIMACK, 1980; MARQUIS, 1988), determinando maior acurácia a sincronia fenológica entre indivíduos e populações (FREITAS & BOLMGREN, 2008). O índice de sincronia é dado por:

$$d_i = \frac{1}{T_i} \frac{1}{N-1} \sum_{j=1t}^N \sum_{t=1}^T \sqrt{f_{i,t} f_{j,t}} , j \neq i$$

d_i = nível de sincronização para o indivíduo i em relação a indivíduos distintos amostrados na população j

f = valor relativo da intensidade de fenofase, variando de 0 até 1

T_i = número total de censos onde $f_i > 0$

N = número total de plantas na população estudada

j = indivíduo distinto na população

t = ordem do número de censos

T = número total de censos na população ao final do período de estudo (quando $f_j > 0$)

$$S = \sum \frac{d_i}{N}$$

S = índice de sincronia da população

2.2.4. Fenologia e Fatores Climáticos

Realizaram-se análises de correlação de Spearman (ρ) para testar a hipótese de independência linear entre duas variáveis aleatórias (p.e. precipitação e produção de frutos), sem assumir qualquer resposta explicativa ou funcional, ou nexo de causalidade entre ambas, uma vez que estas variáveis são linearmente independentes ou ortogonais (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). Neste sentido correlacionou-se os valores mensais de frutos e flores produzidos, número mensal de indivíduos em flor ou fruto ($N = 41$), com os valores médios mensais de precipitação (Figura 2.2) entre 1931-1960, 1960-1990 e do período de estudo (RUIZ; SANTOS; CAVELIER, 2000).

Os dados disponibilizados pela estação climatológica de Itaberaba estão incompletos ou ausentes, o que inviabilizou a análise comparativa de todos os meses em que houve registro fenológico com a precipitação correspondente.

2.2.5. Características Florais e Vegetativas

Foram coletadas 100 flores abertas, uma flor por planta, na população em estudo e armazenadas em microtubos de 1.5 mL contendo álcool a 70%, para medidas morfológicas. Com auxílio de paquímetro digital, foram tomadas as medidas do comprimento externo total (da base do ovário até o ápice das tépalas), diâmetro da câmara nectarífera e a distância entre a base do estilete e a antera mais distal. O número de grãos de pólen por flor foi determinado a partir da contagem direta do número de polens/antera ($N = 10$) e posterior multiplicação do número de grãos de pólen por antera pela média de anteras por flor ($N = 100$); a razão pólen/óvulo (P:O) foi determinada dividindo-se o número de grãos de pólen estimados e o número de óvulos por flor ($N = 100$) (CRUDEN, 1977).

Foram tomadas as medidas morfométricas dos indivíduos reprodutivos analisados fenologicamente (N = 41): altura e diâmetro da parte vegetativa (cladódio) e reprodutiva (cefálio); estimativa do volume do cefálio com a utilização da fórmula do cilindro ($V = \pi R^2 h$), onde: R = raio e h = altura (HARRIS & STOCKER, 1998a), e da parte vegetativa com a fórmula do barril ($V = 0.083\pi h(2D^2 + d^2)$) onde: D = diâmetro maior e d = diâmetro menor e h = altura (HARRIS & STOCKER, 1998b).

2.2.6. Efeito do tamanho da planta

Para se testar a hipótese que o tamanho da planta afeta a produção nas 41 plantas de *M. ernestii* estudadas fenologicamente, foram relacionadas as variáveis número de flor e fruto, com os descritores morfológicos explicitados acima. Também foi analisado o efeito do tamanho no número de sementes e a razão do número de sementes por fruto (N = 216) produzido nestas plantas entre os meses de Out. 2007 – Fev. 2008.

O volume da parte reprodutiva somada ao da parte vegetativa das plantas (N = 41) foi usado como uma medida global do tamanho da planta para avaliar este efeito nas variáveis reprodutivas. O formato relativamente simétrico e compacto destas plantas permite a determinação do volume total mais facilmente (MCINTOSH, 2002).

Todas as variáveis utilizadas foram log-transformadas (Ln) para se obter a normalidade (ZAR, 1996; MCINTOSH, 2002). Para testar a hipótese de que o tamanho da planta afeta as variáveis reprodutivas, foi utilizada a análise de regressão com as variáveis morfométricas de tamanho como independentes, com posterior teste da significância com ajuste linear (MCINTOSH, 2002).

Aplicaram-se modelos lineares generalizados (GLMs), de forma complementar, para buscar entender qual a influência das variáveis morfométricas na produtividade de flores e frutos na espécie.

2.2.7. Recompensa floral

Observações foram feitas quanto à morfologia floral, tempo e sequência da antese, concentração e volume de néctar. O volume e concentração do néctar foram mensurados em 10 indivíduos, uma flor por indivíduo, em intervalos de hora

usando microseringa Hamilton (10 µL) e refratômetro de mão 'BioBrix' (0 – 32%). Após medida do Brix (%) foi feita a correção da solução com base na temperatura ambiente, esta aferida com termo-higrômetro. As flores foram protegidas com tela branca, quatro horas antes da abertura do botão floral (LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004). O conteúdo calórico foi calculado usando a equação proposta por Scogin (1985): (energia/flor = (% açúcar) x (volume de néctar em mL) x 39), o valor 39 é uma unidade e fator de conversão do volume refletindo as calorias por grama de sólidos solúveis.

2.2.8. Sistema reprodutivo

Foram realizados cinco tratamentos para avaliar o sistema reprodutivo de *M. ernestii*: autopolinização espontânea, autopolinização induzida, polinização cruzada intraespecífica (tendo como doador de pólen outras plantas) e interespecífica (tendo como doador de pólen a espécie *Melocactus bahiensis* Britton & Rose) e polinização aberta (controle), nos quais as flores foram isoladas e identificadas antes da abertura floral para verificar a produção de frutos e sementes (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006).

A agamospermia não foi avaliada devido à estreiteza do tubo da corola, com estigma localizado abaixo das anteras mais distais, o que poderia acarretar autopolinização induzida, além do fenecimento prematuro, fato demonstrado em outras espécies do gênero *Melocactus* quando estas foram emasculadas (COLAÇO et al., 2006). As polinizações foram realizadas utilizando-se pincéis finos individuais para cada tratamento. No tratamento de polinização cruzada interespecífica, as flores de *M. bahiensis* foram transportadas de uma população distante 600 metros, com o auxílio de microtubos de 1.5 mL umedecidos interiormente para evitar a desidratação dos grãos de pólen. Não mais de duas flores por planta foram utilizadas para cada teste.

Este experimento com os respectivos tratamentos foi repetido para se avaliar o tempo de ocorrência do aborto floral; para tanto, as flores (N = 30 por tratamento, sendo 10 em cada intervalo de tempo) foram coletadas após 24 h, 48 h e 72 h de realizada a polinização.

As condições de autoincompatibilidade, autocompatibilidade e autogamia foram estabelecidas utilizando três índices, cada um destes calculado em nível de

fruto e em nível de semente. 1- Índice de autogamia (IA), o qual mede os níveis de autogamia pela relação fruto/flor por autopolinização espontânea dividida pela relação fruto/flor por autopolinização manual (RUIZ-ZAPATA & ARROYO, 1978). 2- Índice de autogamia (IA), o qual mede a relação fruto/flor por autopolinização espontânea dividida pela relação fruto/flor por polinização cruzada (LLOYD & SCHOEN, 1992). 3- Índice de incompatibilidade (ISI), o qual mede os níveis de incompatibilidade genética pela relação fruto/flor por autopolinização manual pela relação fruto/flor por polinização cruzada (RUIZ-ZAPATA & ARROYO, 1978).

Índices com valores acima de 0.20 indicam autogamia e autocompatibilidade genética, e valores menores indicam autoincompatibilidade (RUIZ-ZAPATA & ARROYO, 1978; SOBREVILA & ARROYO, 1982). A eficácia reprodutiva (RE) estabelecida por Ruiz-Zapata & Arroyo (1978), destinada a avaliar a eficiência do polinizador na transferência de pólen, foi calculada pela divisão do percentual de frutificações provenientes de polinização cruzada manual (% FPC) pelo percentual de frutificações por polinização natural ou controle (% FPN):

$$RE = \% FPC / \% FPN$$

Adicionalmente, se determinou os níveis de hercogamia (separação espacial antera-estigma) nas flores analisadas (N = 100), como informação complementar acerca do sistema reprodutivo (RAMÍREZ, 2007).

O nível de depressão endogâmica (δ) foi determinado sobre as bases da relação entre sementes produzidas de flores autopolinizadas (w_s) e de flores de polinização cruzada (w_c) (KEPHART; BROWN; HALL, 1999). O nível de depressão endogâmica foi calculado com:

$$\delta = 1 - (w_s / w_c)$$

Quando valores de depressão endogâmica são menores que 0.50, a teoria prediz que a autopolinização é favorável (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987).

2.2.9. Eficiência Reprodutiva

A eficiência reprodutiva natural ou aborto de unidades reprodutivas se considerou em quatro níveis de acordo à metodologia descrita por Ramírez (1992). O número de flores e frutos produzidos por ano se estabeleceu nas 41

plantas estudadas fenologicamente. A produção de frutos se obteve dividindo os valores médios de frutos e flores por indivíduo (relação fruto/flor).

O número de sementes totais por fruto, o número de sementes abortadas por fruto e o número de óvulos não fecundados se estabeleceram em 150 frutos maduros coletados na população de *M. ernestii* no período de Jul. – Nov. 2008. As sementes abortadas foram reconhecidas do total de sementes por fruto com base em aspectos morfológicos: tamanho notadamente menor, mal formada e coloração avermelhada. Os óvulos não fecundados ou abortados foram reconhecidos com auxílio de microscópio estereoscópico, sendo estes semelhantes morfológicamente aos óvulos, no entanto são secos e achatados. A razão de sementes por óvulo se determinou com a relação entre o número de sementes totais dividido entre o número de óvulo por fruto. A fração de sementes abortadas por fruto se estabeleceu dividindo o número de sementes abortadas por fruto entre o número de sementes totais por fruto. A fecundidade relativa ou proporção de sementes produzidas por óvulo por flor na população foi determinada com base em Ramírez (1992):

Fecundidade relativa = (sementes totais por fruto – sementes abortadas por fruto) x frutos por indivíduo / (óvulo por flor x flores por indivíduo).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Fenologia Reprodutiva

Fenômenos de floração e frutificação ocorreram de forma contínua durante os 28 meses estudados. Em média, um indivíduo sexualmente maduro produz 1.28 ± 0.28 SE flores/planta/dia e 0.88 ± 0.27 SE frutos/planta/dia. As flores desta espécie emergem parcialmente do cefálio em dois grupos distintos no tempo: (1) 7:00 – 10:00 h (N = 26), e (2) 10:00 – 13:00 h (N = 15), e com abertura plena do botão floral as 14:30 h e 15:30 h respectivamente, com duração de 5 h caracterizando-as como flor de um dia. Estes serão tratados como tipo 1 e tipo 2 respectivamente.

A ocorrência média do evento de floração dentro da população (N = 41) durante os meses foi relativamente alta ~70%, ao passo que a frutificação apresentou-se de forma moderada ~50% (Figura 2.3A). A intensidade de floração

e frutificação foi relativamente baixa (< 35%), apresentando variação diária na oferta de flores (0 – 6) e frutos (0 – 5) por planta dentro da população (Figura 2.3B), no entanto nenhuma planta foi reprodutivamente ativa durante todos os intervalos monitorados.

O índice de sincronia da floração na população de *M. ernestii* durante os 28 meses estudados foi baixo ($S = 0.104$), relacionando diretamente com a baixa intensidade de fenofase detectada (Figura 2.3). Os indivíduos dentro da população também apresentaram valores baixos de sincronia, com d_i variando de 0.0014 – 0.3179.

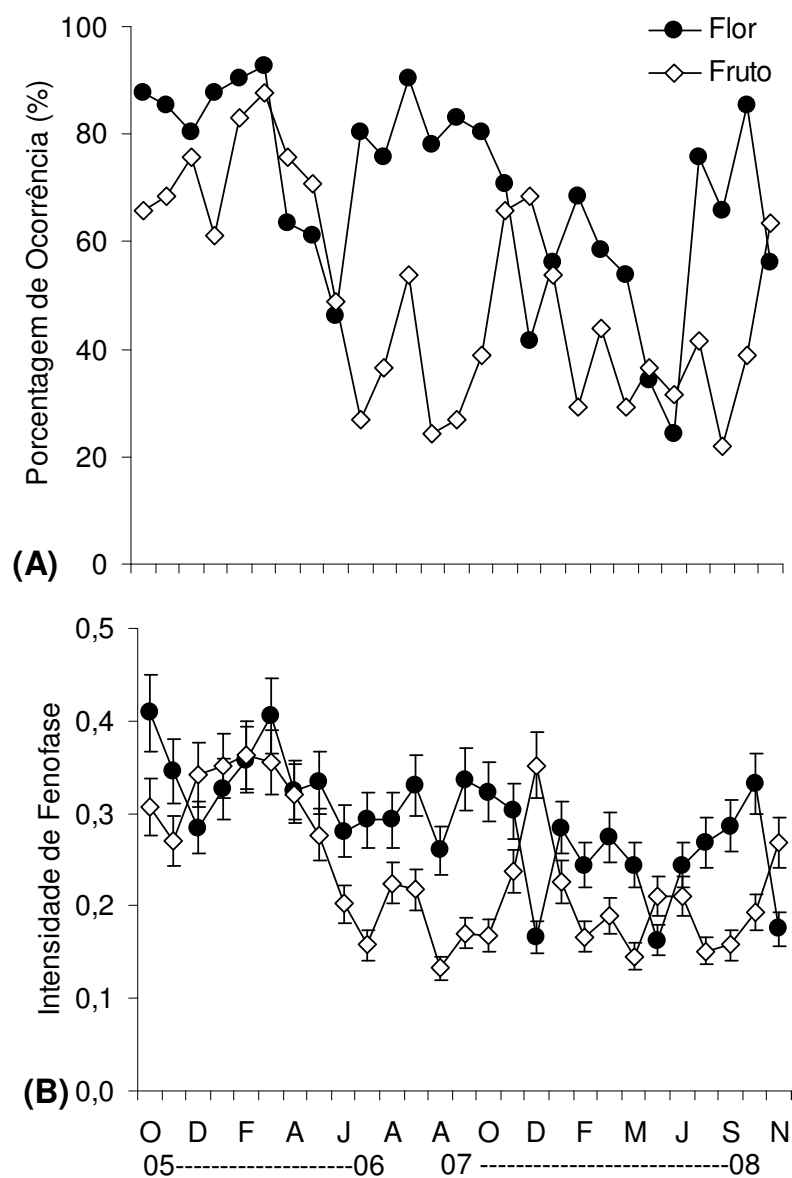


Figura 2.3: Fenologia da floração e frutificação de *Melocactus ernestii* durante um período de 28 meses medidos como percentagem de ocorrência (A) e intensidade de cada fenofase (B) no município de Nova Itarana – Bahia.

2.3.2. Fenologia e Fatores Climáticos

As análises de correlação não encontraram relações positivas significativas entre o número de indivíduos em floração e o número de frutos obtidos para os dois anos analisados em conjunto. No entanto, houve correlação positiva e significativa para o número de indivíduos em floração e o número de flores ($R^2 = 0.922$; $F = 260.635$; $P < 0.0001$) e para esta mesma relação ao nível de fruto ($R^2 = 0.720$; $F = 56.647$; $P < 0.0001$), sustentando os valores médios de produção de flores/planta/dia e frutos/planta/dia.

Houve correlação significativa de Spearman entre as variações mensais de flores ($r = 0.646$; $P = 0.023$) e frutos ($r = 0.739$; $P = 0.006$) produzidos para o primeiro ano e os valores de precipitação das médias mensais (1931-1960) e entre frutos produzidos ($r = 0.647$; $P = 0.016$) e os valores de precipitação das médias mensais (1960-1990), no entanto não houve correlação entre estas variáveis de produção de flor e fruto e os valores de precipitação do 1º ano de estudo.

Foi encontrada correlação significativa de Spearman apenas entre as variações mensais do número de indivíduos em frutificação ($r = 0.602$; $P = 0.038$) e número de frutos ($r = 0.678$; $P = 0.015$) produzidos para o segundo ano e os valores de precipitação correspondente.

Ao se analisar conjuntamente nos dois anos as relações entre a produtividade de flor e fruto e o número de indivíduos em fenofase com os valores de precipitação, detectou-se correlação significativa de Spearman apenas entre as variações mensais do número de indivíduos em frutificação ($r = 0.558$; $P = 0.005$) e número de frutos ($r = 0.534$; $P = 0.007$).

2.3.3. Características Florais e Vegetativas

As flores de *M. ernestii* são tubulares ($21.29 \pm 1.37 \times 5.05 \pm 0.35$ SE mm) com câmara nectarífera com cerca de 34.06 ± 3.78 mm³, delimitada na parte inferior por um ovário simples e unilocular ($3.03 \pm 0.33 \times 3.64 \pm 0.47$ SE mm) e superior por um conjunto variável de 8 – 12 estames com expansão da base do filete, os demais estames situam-se espacialmente acima destes (Figura 2.4). Em cada flor, um estilete central simples termina em um estigma tetra a heptalobado, circundado por numerosos estames (74.08 ± 7.83 SE). No entanto, o estigma encontra-se abaixo do nível das anteras mais distais (-2.17 ± 0.59 SE mm),

havendo separação espacial entre os órgãos com distribuição unimodal (Figura 2.4) e altura do estigma e das anteras com distribuição contínua entre as plantas.

Nas 100 flores analisadas morfológicamente verificou-se o contato direto entre parte da superfície estigmática e as anteras mais proximais. Movimentação do estigma em relação às anteras (N = 20) para uma posição mais central no tubo floral durante a abertura do botão foi observada em campo, com dilatação dos lobos estigmáticos por volta das 14:30 h para o primeiro tipo e as 15:00 h para o segundo tipo.

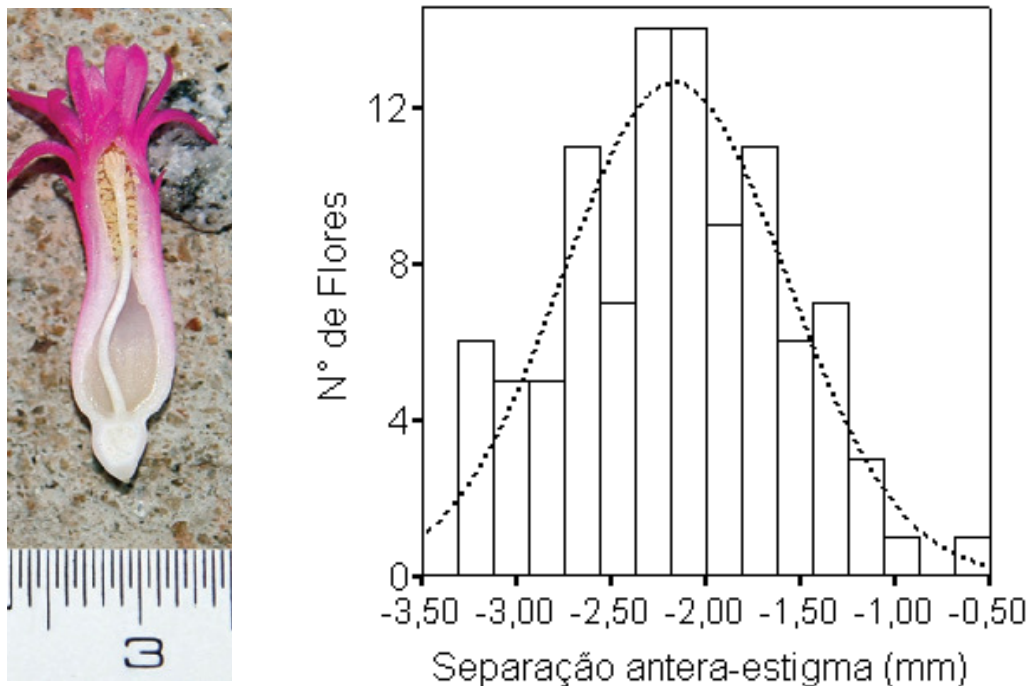


Figura 2.4: Corte longitudinal da flor à esquerda (extraída de Braun & Pereira, 2008) e avaliação descritiva da normalidade da variável separação estigma-antera (N = 100 flores) a direita, demonstrando distribuição unimodal e hercogamia na espécie *Melocactus ernestii* Vaupel (Cactaceae) no município de Nova Itarana-Bahia.

A produção de pólen estimada foi de ~140 (18.42 SE) grãos por antera, o que corresponde a 10.371 polens por flor. As flores produzem em média 116.85 (23.55 SE) óvulos por flor. Cerca de 90 grãos de pólen são produzidos para cada óvulo.

Nos indivíduos sexualmente maduros analisados (N = 41), foi encontrada uma amplitude de 55 – 200 mm de diâmetro, 110 – 225 mm de altura e volume de 0.43 – 3.45 litros da parte vegetativa; na parte reprodutiva a altura variou de 10 – 140 mm, diâmetro 55 – 110 mm e volume 0.03 – 0.80 litros.

As variáveis morfométricas analisadas apresentaram diferenças entre os tipos fenológicos detectados: diâmetro vegetativo ($F = 8.245$, $P = 0.007$), volume da parte vegetativa ($F = 18.019$, $P < 0.0001$) e volume total ($F = 12.302$, $P < 0.001$), com os maiores valores médios encontrados para o tipo 2; as demais variáveis analisadas não apresentaram diferenças estatísticas.

2.3.4. Características Morfométricas e Padrões Fenológicos

De todas as variáveis testadas, foi considerado como variável resposta o número total de flores e frutos nos meses para cada indivíduo acompanhado ($N = 41$). Os modelos GLMs significativos e os níveis de significância associados se apresenta na tabela 2.1.

O número de flores foi significativo e positivamente correlacionado com o tamanho da planta, recebendo forte influência do diâmetro da parte vegetativa ($P = 0.025$) e moderada influência da altura da parte vegetal ($P = 0.065$); a altura da parte reprodutiva sugere alguma influência, mas não fortemente manifestada neste estudo (Tabela 2.1). Na análise do número de frutos (Tabela 2.1), a altura da parte vegetal foi significativa e positivamente correlacionada ($P = 0.014$).

Tabela 2.1: Correlação de Poisson e ligação logarítmica entre as variáveis morfométricas dos indivíduos adultos e o número total de flores e frutos produzidos pela espécie *Melocactus ernestii* no município de Nova Itarana – BA.

Variáveis	df	Deviance Residual	df Residual	Deviance	P(> chi)
Produção de Flores					
Nulo	40			58.566	
Altura Reprodutiva	1	2.829	39	55.737	0.093
Altura Vegetativa	1	3.393	38	52.343	0.065
Diâmetro vegetativo	1	5.014	37	47.329	0.025
Produção de Frutos					
Nulo	40			50.508	
Altura Vegetativa	1	6.096	39	44.412	0.014

A partir da análise de regressão linear detectaram-se valores significativos e positivamente correlacionados entre as variáveis de tamanho da planta e

reprodutivas (Tabela 2.2). Nesta perspectiva, plantas maiores apresentaram maior número de sementes por frutos, maior número de fruto e de flores (Tabela 2.2).

2.3.5. Recompensa floral

Há secreção de néctar no início da antese (~13:00 h), no entanto, quantidade mensurável de néctar só foi avaliada 1 h após abertura da flor.

Durante toda a tarde, foi produzido um total de 175.78 μL de néctar em 10 flores isoladas dos visitantes florais. A produção total de néctar (57.90 μL) para as primeiras duas horas (14:00 h – 16:00 h) após a antese foi aproximadamente duas vezes menor que a produção (117.88 μL) durante as duas horas seguintes (16:00 h – 18:00 h). A concentração de açúcar do néctar foi estável durante todo o período de produção do néctar ($33.41 \pm 0.35\%$ até 16:00 h e $33.56 \pm 0.14\%$ até 18:00 h). *M. ernestii* produz cerca de 18 μL de néctar por flor com concentração de sólidos solúveis em torno de 33%, o que equivale a 23.17 calorias por flor; proporcionalmente, as dez flores mensuradas produziram 231.7 calorias no período amostrado.

2.3.6. Sistema Reprodutivo

Os resultados obtidos para os experimentos de polinização são apresentados na tabela 2.3 e na figura 2.5. *M. ernestii* é uma cactácea autocompatível ($IS|_{\text{fruto}}=0.239$, $IS|_{\text{semente}}=0.996$; Tabela 2.3) e de acordo com Ruiz-Zapata e Arroyo (1978) e Sobrevila e Arroyo (1982), os índices de autogamia em nível de fruto e em nível de semente correspondem a condição autógama ($IA_{\text{fruto}}=0.917$, $IA_{\text{semente}}=0.973$; Tabela 2.3); segundo Lloyd e Schoen (1992) os valores dos índices em nível de fruto e semente ($IA_{\text{fruto}}=0.219$, $IA_{\text{semente}}=0.969$; Tabela 2.3) sustentam a condição autógama.

No tratamento de polinização aberta, a produção de frutos foi de ~56% e a de sementes foi de ~33% (Tabela 2.3). Em polinização interespecífica com *M. bahiensis*, a produção de frutos foi de 15% e a de sementes foi de ~37% (Tabela 2.3). Não houve diferença significativa entre o peso das sementes obtidas por tratamento ($F = 0.778$, $P = 0.514$, d.f.= 4). A produção de frutos foi muito maior para os tratamentos de polinização cruzada intraespecífica e polinização aberta que para os tratamentos de autopolinização (Figura 2.5). As sementes obtidas por

frutos também apresentaram padrão similar (Figura 2.5). Em ambos os casos, os tratamentos de autopolinização não apresentaram diferença significativa, bem como os tratamentos de polinização cruzada, desconsiderando o tratamento com *Melocactus bahiensis*.

A eficácia reprodutiva dos polinizadores, medida pela divisão entre o percentual de frutificações provenientes de polinização cruzada pelo percentual de frutificações por polinização natural em *M. ernestii* foi de 1.01.

Avaliações do tempo de aborto da flor nesta espécie evidenciaram a ocorrência de aborto de 50% das flores após 72hs de efetuada a autopolinização manual e espontânea e polinização interespecífica (*M. bahiensis*), 20% de aborto sob polinização intraespecífica e ausência de aborto na polinização aberta mediada por beija-flores.

O valor da depressão endogâmica, medida até o nível de sementes produzidas pelo resultado da autopolinização induzida em relação à polinização cruzada foi 0.751 e até o nível de fruto foi similar 0.738.

Tabela 2.2: Relação ente as variáveis de tamanho (colunas), reprodutivas (linhas). Estatística a partir da análise de regressão usando teste de significância com ajuste linear, para a espécie *Melocactus ernestii*, Nova Itarana – BA.

	Altura reprodutiva		Diâmetro Reprodutivo		Altura Vegetativa		Diâmetro Vegetativo		Biomassa Reprodutiva		Biomassa Vegetativa		Biomassa Total	
	R ²	P	R ²	P	R ²	P	R ²	P	R ²	P	R ²	P	R ²	P
N° Flor	0.000	0.956	0.006	0.626	0.121	0.030*	0.000	0.933	0.001	0.884	0.001	0.885	0.001	0.882
N° Fruto	0.002	0.776	0.006	0.643	0.187	0.049*	0.123	0.029*	0.031	0.284	0.007	0.612	0.016	0.450
N° sementes	0.123	0.029*	0.115	0.035*	0.034	0.260	0.070	0.103	0.071	0.101	0.131	0.024*	0.013	0.034*
Semente/Fruto	0.107	0.536	0.006	0.643	0.009	0.563	0.118	0.032*	0.31	0.284	0.007	0.612	0.016	0.450

(*) valores significativos ao nível de $P < 0.05$.

Tabela 2.3: Frutos produzidos a partir dos tratamentos de polinização conduzidos em *Melocactus ernestii* em uma zona semi-árida no município de Nova Itarana – BA. Além disso, índices de auto-incompatibilidade (ISI) e autogamia (IA) são incluídos. Valores de índices abaixo de 0.2 são indicativos de auto-incompatibilidade e alogamia.

Tratamento	N° de flores	Razão Fruto: Flor	Índices	N° de Sementes	Razão Semente: Óvulo	Índices
Autopolinização espontânea	24	0.125	IA 0.833*	109	0.311	IA 0.973*
Autopolinização manual	22	0.136		112	0.319	
Polinização cruzada manual	21	0.571	IA 0.219**	450	0.321	IA 0.969**
Polinização aberta	39	0.564		840	0.327	
Polinização cruzada manual- <i>M. bahiensis</i>	20	0.150	ISI 0.263*	130	0.371	ISI 0.996*

* Ruiz-Zapata & Arroyo (1978)

** Lloyd & Schoen (1992)

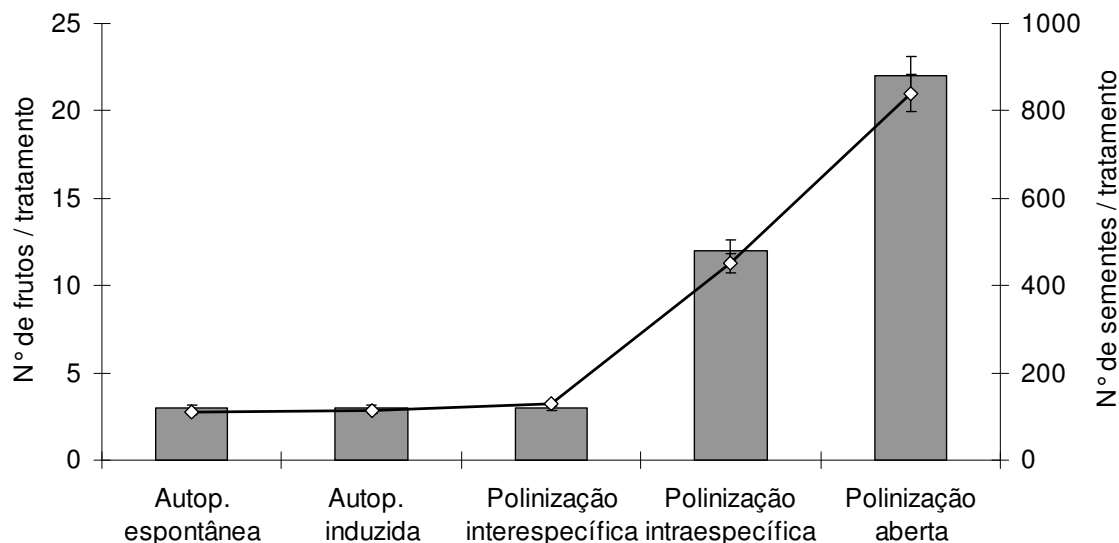


Figura 2.5: Efeito dos tratamentos de polinização no número de frutos (barra cinza) e sementes (linha preta) para a população de *Melocactus enestii* no município de Nova Itarana – BA.

2.3.7. Eficiência Reprodutiva

O número de flores por planta variou de 11 – 40 com média de 20.90 (5.90 SE) no 1º ano, e de 0 – 25 com média de 13.71 (5.53 SE) no 2º ano. Houve diferença estatística ($F = 32.78$, $P < 0.0001$, d.f. 1) no número de flores entre os anos. O número de frutos produzidos por planta variou de 5 – 22 com média de 13.98 (4.03 SE) no 1º ano, e de 0 – 23 com média de 9.73 (5.63 SE) no 2º ano. Os frutos também apresentaram diferença estatística ($F = 15.42$, $P < 0.0001$, d.f. 1) entre ambos. A relação fruto/flor em nível populacional para o primeiro ano foi de 67% enquanto que o do segundo ano foi de 71%.

Os dois tipos detectados nos estudos fenológicos e sustentados pelos caracteres vegetativos, apresentam diferença na relação fruto/flor ($Z = -1.642$, $P = 0.033$), onde o tipo 2 apresenta maior média na relação fruto/flor nos 28 meses estudados (0.76 ± 0.29 SE) do que o tipo 1 (0.66 ± 0.18 SE).

A estimativa do número total de sementes viáveis nos frutos ($N = 150$) foi de 4.260, no entanto este número variou de 2 – 91 com valor médio de 28.78 (17.83 SE) por fruto. O número total de aborto de sementes foi de 818 com amplitude de 0 – 39 e valor médio de 5.53 (6.06 SE). Mensurou-se 10.075 óvulos não fecundados, com variação de 5 – 121 e valor médio de 68.07 (22.67 SE) por fruto. O número total de óvulos foi de 15.153 com amplitude de 18 – 176 e média

de 102.31 (24.38 SE). A relação semente/óvulo foi de ~28%. A fração média de sementes abortadas por fruto foi de ~38%. A proporção de óvulo não fecundado foi de ~66%. Baseado nestes valores, a fecundidade relativa ou proporção de sementes produzidas por óvulo por planta apresentou amplitude de 0.01% – 55.05% e valor médio de 16.96% (10.94% SE) o qual indica um valor baixo de fecundidade dentro do universo amostral. A fecundidade relativa não apresentou diferença estatística entre os meses (Julho – Novembro de 2008) de coleta dos frutos ($F = 0.687$, $P = 0.602$, d.f. = 4), no entanto houve variação no esforço reprodutivo para o número de óvulos não fecundados ($F = 3.294$, $P = 0.013$, d.f. = 4), número total de óvulos ($F = 3.545$, $P = 0.009$, d.f. = 4) e na fração de sementes abortadas ($F = 2.904$, $P = 0.024$, d.f. = 4).

2.4. DISCUSSÃO

2.4.1. Morfologia, Biologia Floral e Fatores Climáticos

As espécies do gênero *Melocactus* são polinizadas por beija-flores (TAYLOR, 1991). A morfologia e biologia floral de *M. ernestii* evidencia uma série de atributos florais que correspondem a polinização por aves. As flores de *M. ernestii* têm característica fundamentalmente associada à polinização por beija-flores: flores tubulares de coloração atrativa, produção moderada de néctar com valores de concentração de açúcar na faixa preferida por estas aves e a posição apical da flor no cefálio restringindo o espectro potencial de aves nectaríneas (BROWN & KODRIC-BROWN, 1979; FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; SCOGIN, 1985; GIBSON & NOBEL, 1986; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006).

M. ernestii apresenta um padrão de florescimento e frutificação contínuo, caracterizado pela ocorrência constante com intervalos curtos e esporádicos, mas com variações na frequência e intensidade (Figura 2.3), caracterizando-se por poucas flores abertas por dia. Padrão contínuo foi determinado para outras espécies de *Melocactus* estudadas: *M. bahiensis*, *M. ernestii*, *M. glaucescens* e *M. paucispinus* (FONSECA, 2004; COLAÇO et al., 2006; HUGHES 2006; FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008) e *M. curvispinus* (NASSAR & RAMÍREZ, 2004). As espécies *M. albicephalus*, (FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008) e *M.*

zehntneri (LOCATELLI & MACHADO, 1999) apresentaram um padrão anual de duração intermediária.

A intensidade da fenofase de frutificação e floração em *M. ernestii* foi significativamente maior no primeiro ano que no segundo, correspondendo ao período de maior precipitação e distribuição de chuvas (Figura 2.2). A seca extrema no segundo ano do estudo foi determinante na baixa produção de frutos onde se observou menor ocorrência da fenofase e intensidade de frutificação em relação ao ano anterior (Figura 2.3). Mesmo não encontrando diferença estatística para a variável 'número de flores' em função da precipitação no período de estudo, se detectou diferença significativa desta variável entre os anos, bem como no número de frutos produzidos. Tais indícios sugerem que a limitação dos recursos disponíveis conduziu à diminuição do número de flores e frutos e de abortos destes e, por conseguinte uma limitação importante para frutificação.

O número de indivíduos em fenofase de frutificação e o número de frutos produzidos em *M. ernestii*, apresentaram relação significativa com o período chuvoso do período de estudo, e os padrões multianuais de precipitação, o que pode sugerir um provável ajuste adaptativo desta espécie entre a intensidade de frutificação e os índices pluviométricos microrregionais do período de 1960-1990, o que coincide com o tempo aproximado de desenvolvimento da plântula até a fase adulta (~30 anos; HUGHES, 2008), deste modo as plantas adultas observadas neste estudo devem ter sido recrutadas neste período; relação que não é observada entre a produção de frutos e os níveis médios de precipitação entre 1931-1960.

Nas espécies do gênero estudadas, tem sido detectada relação entre os eventos fenológicos reprodutivos e as médias mensais de precipitação, como observado para *M. paucispinus* (FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008). No entanto, não foi detectada nenhuma relação direta entre a produção de flor e número de indivíduos em floração para *M. ernestii* com os níveis de precipitação registrados para este trabalho, ao passo que em *M. curvispinus* (NASSAR & RAMÍREZ, 2004) a floração se intensificou durante o período das chuvas. Contrariamente, as espécies *M. paucispinus* e *M. zehntneri* concentraram a floração em períodos de reduzida precipitação (LOCATELLI & MACHADO, 1999; FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008). Em outras espécies de cactáceas (*Stenocereus griseus*, *Cereus*

hexagonus e *Cereus peruvianus*) a frutificação foi concentrada ou mais intensa na época das chuvas (SILVA, 1988; SILVIUS, 1995; SOSA & SORIANO, 1996; RUIZ; SANTOS; CAVELIER, 2000).

Tais variações interespecíficas dos fenômenos de floração e frutificação, podem ter se dado devido a fatores bióticos e abióticos (VAN SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993; BATALHA & MANTOVANI, 2000) ou devido a restrições filogenéticas específicas de cada táxon (MCINTOSH, 2002; BAKER & WILKINSON, 2003; PÉREZ; ARROYO; MEDEL, 2007) o que pode ser interpretado como diferentes estratégias adaptativas visando a maximização do esforço reprodutivo alocado nestes fenômenos.

A espécie *M. ernestii* apresentou variação diária na oferta de flores abertas por planta na população, o que possibilita o deslocamento de pólen entre indivíduos (alogamia) e/ou por geitonogamia pela ação dos polinizadores, e desta forma equilibrando a probabilidade de formação de frutos por polinização cruzada e autopolinização (RAMÍREZ & BERRY, 1995; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; FONSECA; FUNCH; BORBA, 2008).

As diferenças na floração e frutificação entre indivíduos de *M. ernestii*, pode também estar relacionado a disponibilidade de água nos microhabitats que ocupam (p.e. fendas de rocha, bordas de afloramento, áreas de maior ou menor declividade, grau de intemperização do afloramento, densidade e ou biomassa competidora) (HUGHES, 2008), como foi sugerido para as populações de cactáceas *Carnegeia gigantea* e *Cereus hexagonus* na qual a floração individual é menor em microsítios mais áridos (RUIZ; SANTOS; CAVELIER, 2000).

Os dois grupos fenológicos observados na população de *M. ernestii* se mantiveram durante os 28 meses de monitoramento dos eventos reprodutivos e foram sustentados pelos caracteres vegetativos e florais, e correspondem a afloramentos rochosos distintos (HUGHES & ROMÃO, no prelo). Diferenças entre caracteres florais dentro da espécie *Melocactus curvispinus* também foi reportada por Nassar e Ramírez (2004); este nível de diferenciação tem sido atribuído a três fatores principais: dispersão de sementes e polinização a curta distância, sistema reprodutivo misto e deriva genética (NASSAR; HAMRICK; FLEMING, 2001).

Diferentes características fenológicas, como produção floral, duração e sincronia podem variar entre indivíduos e populações. Tais diferenças podem apresentar como resultado pressões seletivas da disponibilidade de polinizadores, condições microclimáticas ou devido às similaridades genótípicas de plantas próximas (MACINTOSH, 2002; RAMÍREZ, 2002). Estratégias fenológicas distintas, onde as flores são disponibilizadas pontualmente em floradas prolongadas, podem afetar o padrão de espalhamento dos grãos de pólen entre indivíduos férteis, com possíveis implicações nos níveis de endogamia experimentados pela população (MARQUIS, 1988; PEREIRA, 2007). Assim, o padrão de disponibilização do recurso floral em *M. ernestii* pode promover mudanças ou variações no comportamento de forrageio dos polinizadores, trazendo consequências para os padrões reprodutivos na população mediando o fluxo polínico entre plantas (PEREIRA, 2007). Neste caso, é esperado que variações na duração e sincronia de floração possam aumentar as chances de reprodução cruzada entre grupos distintos, enquadrados no mesmo afloramento rochoso.

2.4.2. Características Morfométricas e Esforço Reprodutivo

A arquitetura simplificada das espécies de cactos os tornam excelentes modelos para explorar a relação entre o tamanho da planta, crescimento e potencial reprodutivo (MCINTOSH, 2002).

O estudo da espécie *M. ernestii* detectou relação positiva entre o diâmetro vegetativo e altura vegetativa com o número total de flores e frutos produzidos. Plantas maiores produzem mais flores e frutos e/ou se mantêm reprodutivos por períodos maiores de tempo. O mesmo padrão foi observado nas cactáceas colunares *Ferocactus cylindraceus* e *F. wislizeni* (MCINTOSH, 2002), *F. wislizeni* (BOWERS, 1998), *Echinomastus* sp (JOHNSON, 1992) e *Lophocereus schottii* (MARTORELL; VEGA; EZCURRA, 2006) onde o tamanho das plantas aumenta o número de flores produzidas. O tamanho da planta em *M. ernestii* também se relaciona positivamente com o número de sementes produzidas e a razão semente/fruto desta (Tabela 2.2) o que pode representar um acréscimo no sucesso reprodutivo, nesta população estudada.

Na população de *M. ernestii*, o número de flores produzidas no primeiro ano foi superior ao segundo, o mesmo ocorrendo com o número de frutos, no entanto se percebeu que a produção de flor no primeiro ano não se relaciona com os frutos produzidos, diferente do observado para o segundo ano. O maior número de flores abortadas no primeiro ano em relação ao segundo, poderia justificar a relação fruto/flor entre os anos avaliados. A imprevisibilidade das chuvas na área estudada pode estar influenciando no ajuste entre as flores e frutos produzidos.

Os estudos com o gênero *Melocactus* em ambientes com índices pluviométricos entre 600 e 700 mm/ano, apresentam valores similares de flores abortadas como observado em *M. glaucescens* (27%) e *M. paucispinus* (39%) (COLAÇO et al., 2006), *M. andinus* (34%) e *M. schiatzlii* (36%) (NASSAR et al., 2007) e superior ao encontrado para as duas populações em *M. curvispinus* (24% e 4%) (NASSAR & RAMÍREZ, 2004) e para a espécie *M. zehntneri* (5%) (LOCATELLI & MACHADO, 1999). Em outras espécies de cactáceas, como *Ferocactus cylindraceus* e *F. wislizeni*, a porcentagem de flores abortadas foram similares entre si (6% e 4%) (MCINTOSH, 2002).

As plantas podem fazer abortos dos frutos como resposta a danos ou a falta de recursos para o desenvolvimento destes (HOWE & WETTLEY, 1997; MCINTOSH, 2002). Aborto seletivo em plantas é proposto como uma consequência do excesso de flores produzidas para controlar o número de frutos e, alocar mais nutrientes e produzir frutos maiores com sementes de melhor qualidade (STEPHENSON, 1981; HOWE & WETTLEY, 1997; TORRES et al., 2002). No entanto, o excesso de flores tem sido considerado sob a premissa de atrair mais polinizadores (PODOLSKY, 1992) e aumentar a produção de frutos durante períodos com abundância de polinizadores e anos com recursos imprevisíveis (LLOYD, 1980).

2.4.3. Sistema Reprodutivo, Eficiência Reprodutiva e Depressão Endogâmica

Os resultados obtidos para *M. ernestii* indicam autogamia e autocompatibilidade de acordo com o critério de Ruiz-Zapata & Arroyo (1978) e Lloyd & Schoen (1992) tanto para fruto quanto para semente. A razão pólen:óvulo

(~90 P:O) enquadra a espécie como autógama facultativa (CRUDEN, 1977). Estudos sobre sistema reprodutivo em *Melocactus* têm demonstrado que a condição autocompatível é predominante e que os atributos florais do táxon sugerem a ornitofilia como principal síndrome (RAW, 1996; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007).

Autopolinização espontânea é possível pelo contato direto dos lobos estigmáticos com as anteras e/ou durante a mudança de posição do estilete em *M. ernestii*. A quantidade de frutos e sementes produzidas por autopolinização espontânea foi similar a produzida por autopolinização manual e muito menor que a polinização cruzada e aberta. No entanto, os valores obtidos nos tratamentos de autopolinização aqui apresentados, não podem ser associados exclusivamente ao nível de hercogamia encontrado sugerindo a ação de algum assincronismo entre plantas individuais evitando a interferência pólen-estigma intrafloral (p.e. dicogamia), não detectado no tratamento de autopolinização induzida; e em segundo lugar reforçando a polinização cruzada intraespecífica (RAMÍREZ, 2007). A fração de sementes produzidas por autopolinização espontânea pode ser vantajosa sob limitação de polinizadores (GARCÍA & VILLALOBOS, 2007), fato também mencionado por Ramírez (2007) para a espécie *Amasonia campestris* (Verbenaceae).

Com base nas distâncias antera/estigma (-3.50 – -0.50) a espécie *M. ernestii* apresentou características morfológicas de hercogamia onde o estigma estava localizado abaixo das anteras mais distais (BARRETT, 1992), diferentemente das espécies *M. schatzlii* (0.0 – 2.6 mm) e *M. andinus* (0.5 – 4.0 mm) (NASSAR et al., 2007) onde as flores possuíam o estigma superior as anteras, e *M. curvispinus* (-1.8 – 4.7 mm e -1.9 – 2.6 mm) (NASSAR & RAMÍREZ, 2004) em ambas as populações estudadas pelos autores, apresentando hercogamia dentro da população com duas formas florais que diferem na longitude das anteras e estames ou estilete (BARRETT, 1992).

A relação entre frutos e sementes produzidos nos tratamentos de polinização aberta e polinização cruzada manual não indica limitação de pólen em *M. ernestii*, demonstrando a eficiência dos beija-flores como vetores de pólen no período estudado, e permite inferir que há contribuição da autopolinização,

considerando o nível de hercogamia encontrado. Esta relação também foi reportada para as espécies *M. zehntneri* (LOCATELLI & MACHADO, 1999), *M. curvispinus* (NASSAR & RAMÍREZ, 2004), *M. glaucescens* e *M. paucispinus* (COLAÇO et al., 2006), *M. schatzlii* e *M. andinus* (NASSAR et al., 2007).

Com base nas generalizações de Cruden (1977) sob a razão pólen:óvulo, as espécies de *Melocactus* até então estudadas são predominantemente autógamas facultativas: *M. zehntneri* P:O = 488 (LOCATELLI & MACHADO, 1999), duas populações de *M. curvispinus* P:O = 408 – 422 (NASSAR & RAMÍREZ, 2004), *M. schatzlii* P:O = 221 e *M. andinus* P:O = 550 (NASSAR et al., 2007), e *M. ernestii* P:O = 96.11 (presente estudo), assim como *M. bahiensis* (N = 40) P:O = 296 e *M. violaceus* subsp. *margaritaceus* (N = 30) P:O = 262 (F.M. HUGHES, obs. pess.) e *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* P:O = 128 (OLIVEIRA, 2009).

As espécies de *Melocactus* estudadas para os Andes venezuelanos (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; NASSAR et al., 2007), apresentaram os maiores valores médios, quando comparadas com as estudadas no nordeste do Brasil (Tabela 2.4), para as variáveis: número de estame por flor (F = 4.437, d.f. 2, P = 0.05), número de grãos de pólen por flor (F = 14.942, d.f. 2, P = 0.008), número de óvulos por flor (F = 10.744, d.f. 2, P = 0.017) e razão P:O (F = 6.071, d.f. 2, P = 0.049); demonstrando diferenças significativas nas variáveis analisadas entre as espécies (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; NASSAR et al., 2007).

A formação de fruto e semente em todos os tratamentos realizados sugere que *M. ernestii* é uma espécie autocompatível, descartando a autoincompatibilidade genética, entretanto o nível de polinização cruzada na espécie facultada por beija-flores possibilita colocá-la no grupo intermediário entre alógama e autógama, configurando um sistema misto de reprodução (GARCÍA & VILLALOBOS, 2007). Considerando a existência de plantas com mais de uma flor durante o dia, a condição autocompatível e o padrão de visitação das espécies de beija-flores, permite supor a ocorrência de geitonogamia.

Tabela 2.4: Comparação dos aspectos reprodutivos entre espécies de *Melocactus* estudadas nos Andes venezuelanos (em destaque) e no Nordeste do Brasil.

	Comprimento (mm)	N°Estames:Flor	N°Pólen:Flor	N°Óvulos:Flor	Razão P:O	ISI _[Fruto]	IA _[Fruto]	ISI _[semente]	IA _[semente]	Referência
<i>M. curvispinus</i> I	20,90 - 27,70	151,90	166482,40	394,30	422,20	0,87	0,76	0,93	0,79	Nassar & Ramírez, 2004
<i>M. curvispinus</i> II	22,30 - 29,30	145,00	140215,00	343,70	408,00	0,73	0,72	0,70	0,58	Nassar & Ramírez, 2004
<i>M. schattzlii</i>	13,30 - 29,50	113,00	70851,00	320,10	221,20	1,00	0,91	1,11	0,83	Nassar et al, 2007
<i>M. andinus</i>	7,30 - 16,40	98,40	85313,00	154,90	550,20	0,93	0,24	1,80	0,57	Nassar et al, 2007
<i>M. zehntneri</i>	15,0 - 20,0	200,00	43920,00	90,00	488,00	1,10	*	*	*	Locatelli & Machado, 1999
<i>M. bahiensis</i>	18,67 - 22,91	130,95	51069,40	172,20	296,57	*	*	*	*	F. M. Hughes, obs. pess.
<i>M. ernestii</i> I	17,79 - 22,18	72,75	10119,53	105,29	96,11	0,26	0,83	1,00	0,97	Hughes & Romão, no prelo
<i>M. ernestii</i> II	18,82 - 25,16	70,43	9796,81	120,93	93,05	*	*	*	*	Hughes & Romão, no prelo
<i>M. v. margaritaceus</i>	15,52 - 20,82	34,34	5896,18	22,44	262,75	*	*	*	*	F. M. Hughes, obs. pess.

Estas diferenças de comportamento entre os vôos dos polinizadores (SCHMITT, 1983), podem determinar variações na quantidade e na qualidade da polinização e produção de sementes (WASER, 1983; OSHAWA & NAMAI, 1987), que poderão ser significativas para o sucesso reprodutivo em zonas de 'alto estresse ambiental' (ARROYO et al., 1988).

O fluxo de pólen é provavelmente, o principal componente do fluxo gênico em populações de *M. ernestii*, porque as distâncias percorridas pelos polinizadores são superiores às distâncias da ação dos dispersores de sementes. Assim sendo, a redução do fluxo de pólen pelo comportamento territorialista dos beija-flores limita severamente o fluxo de genes (LAMBERT et al., 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007).

Dessa forma, a autocompatibilidade com formação de sementes por autopolinização em *Melocactus ernestii* pode ser considerada uma estratégia aliada ao potencial colonizador em ambientes rochosos e isolados (HUGHES, 2008).

O grau de autocompatibilidade associada com o fluxo polínico reduzido, promovido pelo comportamento territorialista dos beija-flores, entre as manchas de ocorrência da espécie (HUGHES & ROMÃO, no prelo), pode ocasionar uma subdivisão da população em subpopulações, diminuindo o tamanho efetivo populacional e aumentando a homozigosidade (KERSTER & LEVIN, 1968; SCHAAL, 1975; VARVIO et al., 1986; BOS & HARING, 1988).

Ehrlich e Raven (1969) sugeriram que o fluxo gênico é subordinado a outros fatores na manutenção da coesão genética dentro das espécies. Combinações genéticas adaptativas poderiam ser mantidas em populações com níveis independentes de fluxo gênico. Espécies vegetais com ciclo de vida longo e desenvolvimento complexo são geneticamente muito conservadoras (LOVELESS & HAMRICK, 1984), provavelmente devido a condicionamentos ontogenéticos (ROZZI; ARROYO; ARMESTO, 1997). *M. ernestii* é uma espécie de vida longa, e a situação descrita no presente trabalho proporciona uma alternativa para o entendimento dos mecanismos de especiação neste grupo de plantas (ROZZI; ARROYO; ARMESTO, 1997).

Husband & Schemske (1996) revisando 54 espécies indicaram que o grau de depressão endogâmica é inversamente relacionado à frequência de

autogamia. Quando valores de depressão endogâmica são menores que 0.50, a teoria prediz que a autopolinização é favorável (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987).

O grau de depressão endogâmica detectado em *M. ernestii* para o nível de semente foi alto (0.75) e sendo a população/espécie estudada com sistema reprodutivo misto e de populações pequenas, se esperaria uma menor proporção de depressão endogâmica. Neste sentido, pode ser deduzido que a população ainda não expurgou os seus genes recessivos, uma vez que a porcentagem de aborto das flores nos tratamentos de autogamia foi de 50% após 72hs e com ausência de aborto na polinização mediada por beija-flores ou alogâmica neste mesmo intervalo de tempo. Este elevado nível de depressão endogâmica, pode responder em parte, pela diferença entre a razão fruto/flor nos tratamentos de autopolinização e polinização cruzada; adicionalmente poderia explicar a diferença entre a razão fruto/flor do primeiro e segundo ano de estudo, uma vez que, com o aumento da intensidade e porcentagem de floração, a interferência pólen-estigma seria probabilisticamente mais elevada por autogamia.

As espécies que realizam autopolinização expressam a maioria da depressão endogâmica em estádios mais avançados do ciclo de vida, ao passo que espécies de polinização cruzada expressam muito da depressão endogâmica precocemente (HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; NASSAR et al., 2007).

O clássico argumento de Lloyd (1976) e Charlesworth e Charlesworth (1978) sugere que espécies hermafroditas com história de polinização cruzada pode ser esperado que tenha elevados níveis de depressão endogâmica. Em contraste, espécies hermafroditas com um passado de autopolinização poderão ter baixos níveis de depressão endogâmica devido aos seus alelos deletérios terem sido purgados da população.

Em espécies de *Melocactus*, com a inexistência de reprodução assexuada, o estabelecimento de novos indivíduos na população dependerá de vários fatores, dentre eles, da polinização e da dispersão de diásporos em locais apropriados. A quebra de qualquer elo no ciclo reprodutivo dessas espécies, se constante por um dado período de tempo, pode contribuir para a sua raridade e impedir a sua conservação (KAYE, 1999).

CAPÍTULO 3

O PADRÃO ESPACIAL DE *Melocactus ernestii* (CACTACEAE) E O COMPORTAMENTO DA GUILDA DE VISITANTES FLORAIS NO MUNICÍPIO DE NOVA ITARANA - BAHIA

*Não podemos ganhar a batalha de salvar as espécies e os ambientes se não formarmos
uma ligação emocional entre nós e a natureza.*

(S. J. Gould)

RESUMO

Melocactus ernestii, popularmente conhecida como cabeça-de-frade, é uma espécie endêmica do Brasil que apresenta especialização a afloramentos rochosos e ampla distribuição no nordeste brasileiro. Durante um ano, foram estudados os visitantes florais, as rotas de forrageamento e o efeito do padrão espacial das plantas no comportamento dos beija-flores em *M. ernestii*, na Fazenda Recreio dos Freitas, município de Nova Itarana, BA. Em 60 horas de sessões de observações planta focal, oito visitantes foram registrados, dos quais cinco são da família Trochilidae: *Eupetomena macroura*, *Clhorostilbon lucidus*, *Phaethornis pretrei*, *Chrysolampis mosquitus* e *Heliomaster longirostris*. Os beija-flores foram os mais frequentes visitantes florais e considerados os polinizadores desta espécie vegetal. Foram observados dois padrões comportamentais entre os troquilídeos: dominância e subordinação. As diferenças comportamentais observadas estão relacionadas a vários fenômenos dentre estes: comportamento territorialista de *E. macroura*, mudança na quantidade de flores ofertadas por *M. ernestii* durante o ano, padrão de distribuição espacial da espécie *M. ernestii*, aos pulsos de chuvas e ocorrência de floração da *Tacinga palmadora*. Este comportamento territorialista predominante é restrito aos afloramentos, sugerindo forte diminuição do fluxo polínico entre estes.

Palavras-chave: Caatinga, comportamento animal, modelos de visitaç o, fluxo g nico, Trochilidae.

ABSTRACT

Melocactus ernestii, popularly known as head-of-monk, is a species endemic to Brazil which has expertise in rocky outcrops and wide distribution in northeastern Brazil. For a year, we studied the visitors flower, routes foraging and the spatial pattern effect of plants in the behavior of hummingbirds in *M. ernestii* at Farm Recreio dos Freitas, New Itarana – BA. In 60 hours of observation sessions plant focal, eight visitors were recorded, of which five are family Trochilidae: *Eupetomena macroura*, *Clhorostilbon lucidus*, *Phaethornis pretrei*, *Chrysolampis mosquitus* and *Heliomaster longirostris*. Hummingbirds were the most frequent flower visitors and pollinators considered this plant species. There were two behavioral patterns among the Trochilidae: dominance and subordination. The behavioral differences observed are related to several phenomena among them: territorial behavior of *E. macroura*, change in the amount of flowers offered by *M. ernestii* during the year, spatial pattern distribution of the species *M. ernestii*, the pulses of rainfall and the occurrence of *Tacinga palmadora* flowering. This territorial behavior is predominantly restricted to outcrops, suggesting a decrease in pollen flow between them.

Key words: White-dry forest, animal behavior, visitation patterns, gene flow, Trochilidae.

3.1. INTRODUÇÃO

Dentre os visitantes florais mais frequentes do gênero *Melocactus*, os troquilídeos se apresentam como predominantes na maioria das espécies deste táxon (TAYLOR, 1991; RAW, 1996; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006), e têm sido considerados, a partir da limitação do fluxo de pólen por consequência da territorialidade, como um dos principais estruturadores em populações naturais de algumas espécies do gênero (NASSAR; HAMRICK; FLEMING, 2001; LAMBERT et al., 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007).

O comportamento de um nectarívoro é moldado tanto em função das características das flores que explora (p.e. morfologia, quantidade e qualidade do néctar ofertado) (LOCATELLI & MACHADO, 1999; MUSTAJÄRVI et al., 2001; TEMELES et al., 2002; ALTSHULER, 2003; FLEMING et al., 2004; MCDADE & WEEKS, 2004), quanto por fatores como competição (PIRATELLI, 1997; DEARBORN, 1998), predação e temperatura (FLEMING et al., 2004), demanda energética (GASS & GARRISON, 1999; CAMFIELD, 2006) e distribuição espacial do recurso (GONZÁLEZ-GÓMEZ & VÁSQUEZ, 2006).

Muitas aves nectarívoras apresentam como estratégia de forrageio, o estabelecimento de territórios de alimentação, o que é compreendido como defesa de fontes de néctar espacialmente concentradas (SNOW & SNOW, 1986; COTTON, 1998; DEARBORN, 1998; CAMFIELD, 2006). O comportamento de defesa tem sido sugerido como uma maneira de minimizar a competição através de interações agressivas que determinam relações de dominância entre os indivíduos envolvidos (KODRIC-BROWN & BROWN, 1978; EWALD & ORIAN, 1983).

Os beija-flores, grupo de aves reconhecidamente nectarívora, são consideradas as mais adaptadas a alimentação à base de néctar, possuindo várias características que lhes permitem explorar eficientemente este recurso, como vôo adejado, a forma do bico e o alto metabolismo (SICK, 1997; GASS & GARRISON, 1999; TEMELES et al., 2002). Para muitas plantas, estas aves representam o principal meio de transporte de pólen e, portanto, de reprodução (MACHADO & SAZIMA, 1987; SAZIMA & SAZIMA, 1990; LOCATELLI & MACHADO, 1999; MUSTAJÄRVI et al., 2001; CASTELLANOS et al., 2003;

NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007; HUGHES & ROMÃO, no prelo).

Os estudos relacionados a biologia reprodutiva de espécies de cactáceas tem registrado um amplo espectro de síndromes florais, dentre elas podem ser mencionadas a melitofilia em *Opuntia* (SCHLINDWEIN & WITTMANN, 1995; 1997), esfingofilia em *Cereus* (SILVA & SAZIMA, 1995), *Selenicereus* (BARTHLOTT, 1997) e *Discocactus* (OLIVEIRA, 2009), ornitofilia em *Melocactus* e *Opuntia* (RAW, 1996; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMIREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007) e *Micranthocereus* (AONA, 2003) e quiropterofilia em *Pilosocereus* (LOCATELLI; MACHADO; MEDEIROS, 1997).

Esta diversidade de agentes polinizadores tem atuado como fator fundamental na promoção da variabilidade genética dos representantes em Cactaceae (COTA, 1993; NASSAR; HAMRICK; FLEMING, 2001; PIMIENTA-BARRIOS & DEL CASTILLO, 2002; LAMBERT et al., 2006a; 2006b; COTA-SÁNCHEZ & CROUTCH, 2007; NASSAR et al., 2007).

Estudos sobre sistema reprodutivo de *Melocactus* vêm demonstrando que a condição autocompatível é predominante no gênero, e que os atributos florais do táxon sugerem a ornitofilia como principal síndrome (TAYLOR, 1991; RAW, 1996; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007).

Este estudo tem como propósito, analisar o efeito do padrão espacial e das interações agonísticas no estabelecimento das rotas de forrageamento dos beija-flores, e a importância destes na transferência de pólen entre e dentro dos afloramentos rochosos onde está estabelecida a população de *Melocactus ernestii* (Cactaceae).

3.2. METODOLOGIA

3.2.1. Área e espécie de estudo

Idem capítulo 2.

3.2.2. Recompensa floral

Idem capítulo 2.

3.2.3. Visitantes florais e modelo de visitação

Os dados de comportamento foram amostrados através da técnica animal focal (LEHNER, 1979), onde foi registrado o horário de chegada da ave ao local, o tempo de permanência e a relação de dominância e subordinação intra e interespecífica a partir das relações agonísticas. Os beija-flores foram observadas a uma distância aproximada de 4m da planta e a 1m de distância para insetos. Os visitantes florais (lepidópteros) foram observados, fotografados, capturados e preservados em etanol a 70% para posterior identificação (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006).

Para acompanhamento das visitas foram observadas 10 plantas durante 12 meses, um dia pôr mês, entre 13:00 h e 18:00 h – o que corresponde ao horário de antese das espécie *Melocactus ernestii*, totalizando 60 horas e 120 plantas monitoradas. As observações foram contínuas, desde a abertura até o início do fechamento da flor do indivíduo as 17:30 h. As variáveis observadas foram: (1) número de visitas em cada flor, (2) horário das visitas, (3) relação de visitas às plantas com o número de flores abertas por dia, (4) número de visita por mês de cada tipo de visitante para cada período de observação, e (5) estabelecimento de rotas de forrageamento. Determinou-se a frequência de visitas às flores de *M. ernestii* por espécie, dividindo-se o número total de visitas de cada espécie de visitante pela soma total das visitas.

As rotas de forrageio dos visitantes podem ser definidas como o ato do visitante traçar o mesmo caminho todas as vezes que estivesse em busca do recurso (SAZIMA, 1981). Adicionalmente, foi discriminada a rota principal e secundária, estas com maior e menor número de plantas com flor dentro da área forrageada respectivamente. As observações iniciaram antes das primeiras visitas durante os 12 meses de observação com monitoramento intensivo das espécies visitantes. Os beija-flores não foram anilhados (ato de identificar por anilha), fator que poderia influenciar no entendimento do estabelecimento das rotas e distinção dos beija-flores, no entanto, o comportamento territorial, a permanência da ave na mesma área durante todo o intervalo de observação e o estabelecimento de um a dois locais fixos de pouso, permitiram tais considerações.

Os beija-flores foram classificados como polinizador exclusivo, principal ou secundário, de acordo com a categorização de Fischer (1994). Os visitantes florais foram distinguidos como polinizadores quando: (1) havia presença de pólen

no corpo, constatado visualmente, (2) houve contato efetivo entre a área coberta com pólen no visitante e órgãos sexuais da flor, (3) abundância relativa de visitantes (COX & KNOX, 1988; NASSAR & RAMIREZ 2004).

A identificação dos troquilídeos foi feita mediante guias ilustrados (GRANTSAU, 1988; SICK, 1997) e validada posteriormente por ornitologista. A nomenclatura das aves segue o Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos – CBRO (2007).

3.2.4. Padrão espacial dos recursos florais

Os padrões espaciais são descritos em termos de escala e intensidade, e podem ser de três categorias: agregado, aleatória e regular. Um padrão agregado tem sido considerado como um indicador da existência de associações positivas entre indivíduos e o padrão regular como um indicador de associação negativa ou repulsão (DE LA CRUZ et al., 2008).

A função K de Ripley computa todas as distâncias entre todas as plantas em um mapa de pontos para investigar o padrão. De modo simplificado, o procedimento consiste em um círculo de raio t centrado em cada planta, e onde o número de vizinhos presentes dentro da área deste círculo é contado (DE LA CRUZ et al., 2008). Variando o raio t é possível detectar o padrão espacial em diferentes escalas. Esta flexibilidade em relação à escala de distâncias é o que difere substancialmente a função K de outras ferramentas mais utilizadas.

O padrão espacial de plantas adultas de *M. ernestii* foi determinado utilizando a função linear $L: L(t) = (K(t)/\pi)^{1/2} - t$ (RIPLEY, 1977), para verificar a distribuição da recompensa floral em diferentes escalas simultaneamente. A partir destas informações foi avaliado de forma observacional, o efeito da espacialização das plantas sobre as rotas de forrageamento dos beija-flores.

Foram avaliadas cinco parcelas de 100 m² e uma de 150 m², onde foram tomadas as coordenadas cartesianas do centróide das plantas com auxílio de fita métrica, georreferenciando os indivíduos adultos da espécie. Valores positivos de $L(t)$ indicam que os pontos, neste caso as plantas, estão agrupadas e valores negativos indicam regularidade a uma escala de distância t . Foi estabelecido um raio (t) de 2.5 metros e realizadas 999 simulações de Monte Carlo dos pontos, construindo um intervalo de confiança de 95% para o padrão espacial gerado (DE

LA CRUZ et al., 2008). Se e somente se, a função se encontrar dentro deste envelope, o padrão espacial das plantas de *M. ernestii* será aleatório.

3.2.5. Análise dos dados

Todas as análises foram conduzidas no Programa Estatístico R versão 2.7.0 (R Development Core Team, 2007; <http://www.r-project.org>). Os padrões espaciais foram determinados com o uso do pacote Ecespa criado por Ihaka e Gentleman (1996). Foram realizados testes não-paramétricos (Spearman) pelo pacote estatístico R Commander versão 1.3-14 entre as variáveis: horários de visita das espécies de beija-flores, variáveis ambientais (precipitação, temperatura, umidade e velocidade do vento) obtidas da estação climatológica de Itaberaba distante 40 km da área de estudo, volume do néctar e concentração de sólidos solúveis no néctar produzido ao longo da tarde por *M. ernestii*, frequência de visitas de cada espécie e número de flores contabilizadas, para detectar possíveis correlações entre pares de variáveis.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Recompensa floral

Idem capítulo 2.

3.3.2. Visitantes florais e modelos de visitação

Foi registrado para *M. ernestii* visitas de cinco espécies de beija-flores: *Eupetomena macroura* Gmelin (1788), *Chlorostilbon lucidus* Boucier & Mulsant (1948), *Phaethornis pretrei* Lesson & De Lattre (1839), *Crysolampis mosquito* Linnaeus (1758) e *Amazilia fimbriata* Gmelin (1788); além de três espécies de borboletas: *Phoebis philea* Johansson (1763), *Phoebis* sp. (1775) e lepidóptera sp1, bem como a visita do lagarto *Tropidurus semitaeniatus* Spix (1825). A espécie *Heliomaster longirostris* Audebert & Vieillot (1801) foi vista na área, mas não realizou visitas durante o período, priorizando flores do componente vegetacional do entorno do afloramento rochoso (p.e. *Psitacanthus bicalyculathus* - Loranthaceae) onde ocorre a população de *M. ernestii*.

Por volta das 13:00 h os beija-flores realizaram sobrevôo de reconhecimento, distinguindo as plantas que apresentavam flores das sem floração com aproximação ao cefálio e desta forma ajustando as rotas de exploração de recursos, onde já efetuavam as primeiras visitas, mesmo antes da

completa abertura do botão floral. Em aproximadamente 70% dos meses, a primeira espécie a iniciar as visitas era *Chlorostilbon lucidus* (Figura 3.1A), no entanto abandonava a área logo em seguida, o que pode estar relacionado com os valores não mensuráveis de néctar para este período inicial de abertura floral. Mesmo nestas circunstâncias, tanto o bico da ave quanto as tépalas próximas a entrada do tubo eram impregnadas por pólen (Figura 3.1B).

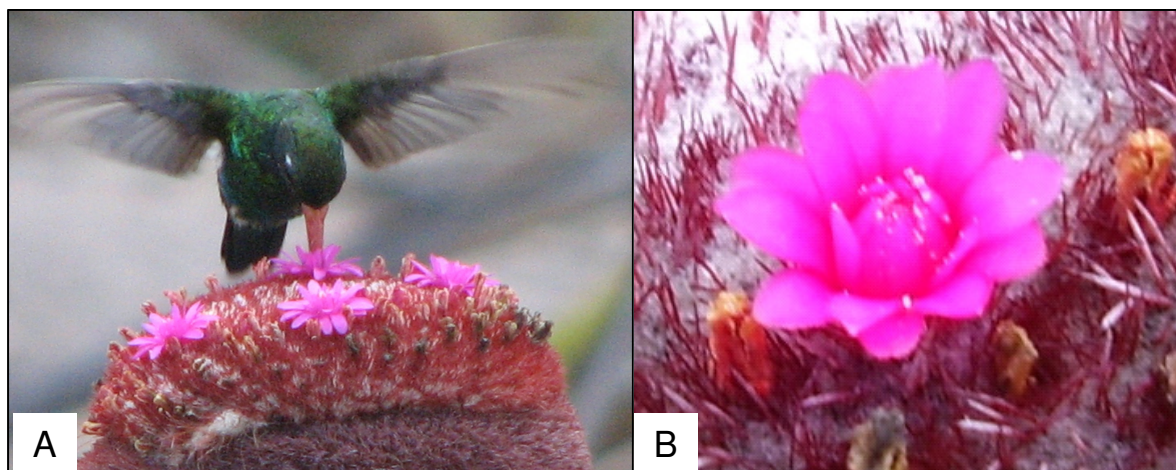


Figura 3.1: Representação do comportamento de visitação generalizado às flores de *M. ernestii* no município de Nova Itarana – BA, para todos os beija-flores: aproximação em vôo adejado e introdução do bico na corola tubular em busca do néctar na câmara nectarífera basal (A). Detalhe da flor de *M. ernestii*, após a primeira visita do beija-flor *Chlorostilbon lucidus* por volta das 13:00 hs, demonstrando pólen sobre as tépalas (B).

Apenas os troquilídeos realizaram visitas legítimas às flores de *M. ernestii*, representadas pelo contato do bico do visitante com as anteras e estigmas da flor (Figura 3.1). As visitas ocorreram em intervalos regulares de 5 a 30 min. O forrageio às flores de *M. ernestii* iniciou-se por volta das 13:00 h, sendo que a última visita registrada foi 17:50 h.

Eupetomena macroura foi o principal visitante às flores de *M. ernestii*, seguido de *Chlorostilbon lucidus*, representando 63.52% e 20.30% das visitas respectivamente. As borboletas realizaram 8.66% das visitas às flores, com destaque para as do gênero *Phoebis* (7.64%). As demais espécies de troquilídeos corresponderam a 7.52% das visitas (Figura 3.2).

Todas as espécies de beija-flores aproximavam-se em vôo rápido e adejado, lateralmente a flor, inserindo o bico na corola tubular de *M. ernestii*, o qual era impregnado por pólen (Figura 3.1) e visitavam outras flores logo em seguida (Figura 3.4). A permanência dos troquilídeos nas plantas foi de segundos.

Foi observado o pouso de *Eupetomena macroura* no cefálio quando este apresentava três ou mais flores, dirigindo-se à outra flor apenas projetando o pescoço e introduzindo o bico, fato que não foi observado em *Chlorostilbon lucidus* (Figura 3.1A).

Ao longo do ano, observou-se uma dominância da espécie *E. macroura* sobre *C. lucidus* (Figura 3.3), no entanto, ambas as espécies apresentaram-se a frequência de visitas correlacionadas com o número de flores ofertadas (*E. macroura* $r = 0.887$, $P < 0.0001$ e de *C. lucidus* $r = 0.623$, $P = 0.030$).

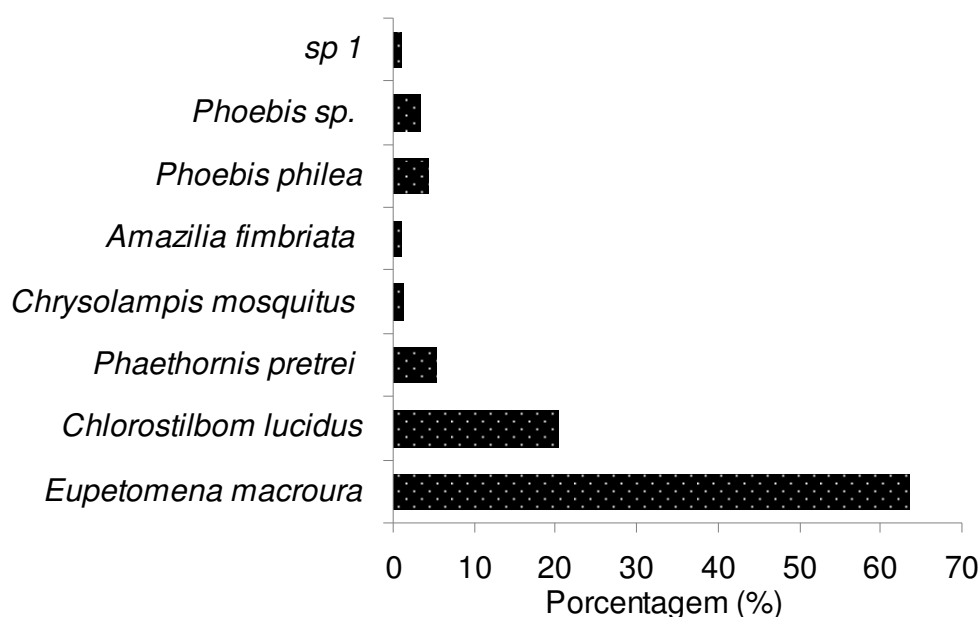


Figura 3.2: Frequência de visita acumulada nos 12 meses de observação das espécies de troquilídeos e lepidópteros forrageando as flores de *Melocactus ernestii*, no município de Nova Itarana – BA.

Não foi verificada correlação entre o número de visitas e os fatores ambientais (p.e. precipitação, temperatura, umidade (%) e velocidade do vento), bem como a preferência pelos visitantes a plantas com maior número de flores ofertadas. Observou-se o forrageio dos beija-flores em dias frios e com chuva fina e nos meses mais quentes. A ausência de visitantes no mês de março (mês seis da Figura 3.3) pode estar relacionada a forte chuva observada neste período (Tabela 3.1). A maioria das plantas ofertou mais de uma flor durante os meses estudados (Tabela 3.1), com amplitude de 1 – 5 flor/planta.

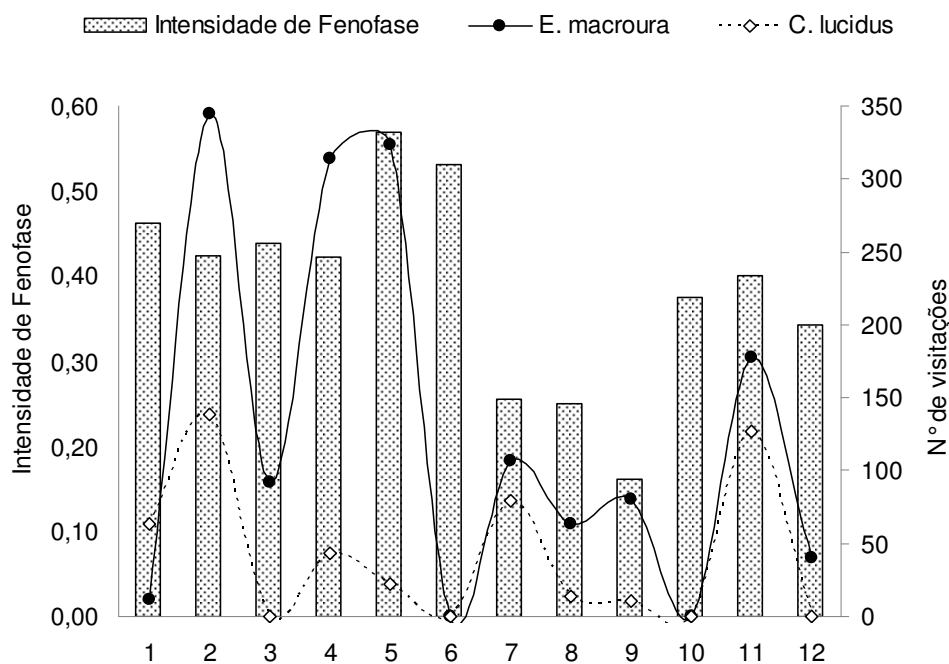


Figura 3.3: Relação de dominância e número de visitas de *Eupetomena macroura* sobre *Chlorostilbon lucidus* com base nos valores da intensidade da floração em *Melocactus ernestii* ao longo dos 12 meses de observação, no município de Nova Itarana – BA.

O comportamento de visitação às flores de *M. ernestii* pelos beija-flores dominantes pode ser considerado constante por visitarem durante quase todo o ano (Tabela 3.1), no entanto, este comportamento foi influenciado pela floração da *Tacinga palmadora* (Cactaceae), que apresenta sincronopatria da floração com *M. ernestii* nos meses de maio a outubro; o que pode ser responsável pela ausência de visitação no mês de julho (Tabela 3.1) e/ou pela ação conjunta da diminuição da intensidade da floração em *M. ernestii* neste mesmo período (Figura 3.3).

Durante as primeiras duas horas após a abertura da flor houve aumento da frequência de visitas, no entanto, as visitas decaem a partir das 15:00 h, o que é reflexo do estabelecimento de território por parte da espécie dominante *E. macroura* em função de interações agonísticas intra e interespecíficas (Tabela 3.2).

Tabela 3.1: Número de visitas das espécies de beija-flores a flores de *Melocactus ernestii* durante o período de estudo no município de Nova Itarana – BA. Entre parênteses está representado o número de flores no conjunto das 10 plantas observadas na população. Linhas em destaque representam: o período de chuvas torrenciais – cinza escuro; e pico de floração de *Tacinga palmadora* – cinza claro.

Meses	<i>Eupetomena macroura</i>	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	<i>Phaethornis pretrei</i>	<i>Chrysolampis mosquitus</i>	<i>Amazilia fimbriata</i>	Média (\pm SD) Flor/planta	% Flor/planta	Total/mensal visitação
1	12 (14)	63 (14)	1 (14)	3 (14)	0 (14)	1.40 (0.70)	30% \geq 2	79
2	345 (26)	138 (26)	0 (26)	16 (26)	0 (26)	2.6 (0.97)	100% \geq 2	499
3	92 (30)	0 (30)	22 (30)	8 (30)	0 (30)	2.89 (1.50)	90% \geq 2	122
4	314 (28)	43 (28)	104 (28)	0 (28)	0 (28)	2.14 (0.86)	90% \geq 2	461
5	324 (33)	22 (33)	0 (33)	0 (33)	12 (33)	2.90 (1.10)	100% \geq 2	358
6	0 (19)	0 (19)	0 (19)	0 (19)	0 (19)	1.53 (0.91)	70% \geq 2	0
7	107 (18)	79 (18)	0 (18)	0 (18)	0 (18)	1.80 (0.92)	60% \geq 2	186
8	63 (14)	14 (14)	0 (14)	0 (14)	13 (14)	1.40 (0.97)	20% \geq 2	90
9	80 (14)	11 (14)	0 (14)	0 (14)	1 (14)	1.56 (0.73)	40% \geq 2	92
10	0 (17)	0 (17)	0 (17)	0 (17)	0 (17)	1.70 (0.82)	50% \geq 2	0
11	178 (20)	127 (20)	0 (20)	4 (20)	0 (20)	2.00 (1.05)	60% \geq 2	309
12	40 (22)	0 (22)	0 (22)	0 (22)	0 (22)	2.20 (1.03)	70% \geq 2	40
Total/sp	1555	497	127	31	26			2236

Tabela 3.2: Número total de interações agonísticas intra e interespecífica dos troquilídeos e borboletas, observadas durante o período de estudo, para defesa do recurso ofertado por *M. ernestii* no município de Nova Itarana – BA.

Espécies Dominantes	Espécies subordinadas						
	<i>Phoebis philea</i>	<i>Chlorostilbon lucidus</i>	<i>Eupetomena macroura</i>	<i>Phaetornis pretrei</i>	<i>Amazilia fimbriata</i>	<i>Chrysolampis mosquitos</i>	<i>Phoebis sp.</i>
<i>Eupetomena macroura</i>	14	11	4	3	2	1	1
<i>Chlorostilbon lucidus</i>	1			4			

O sincronismo de visitas entre as espécies de troquilídeos às flores de *M. ernestii*, demonstrado pela correlação positiva entre as frequências de visitas de *E. macroura* e *C. lucidus* ($r = 0.928$, $P = 0.008$) e *E. macroura* e *Phoebis philea* ($r = 0.666$, $P = 0.018$), gerou defesa de território do recurso espacialmente concentrado (néctar) pelas espécies dominantes (Tabela 3.2). As espécies subordinadas *Phaethornis pretrei*, *Crysolampis mosquitos* e *Amazilia fimbriata*, atuam como polinizadores secundários e apresentaram pico de visitação nas horas de maior produção de néctar (16:00 h – 17:00 h).

3.3.3. Distribuição espacial dos recursos florais e rotas de forrageamento

A análise do padrão de distribuição espacial de plantas adultas de *M. ernestii*, variou de aleatório a agregado. Nas parcelas A' e B' a distribuição foi agregada em todas as escalas (Figura 3.4A' e 3.4B'). As parcelas C' e D' apresentaram distribuição agregada a pequena escala (Figura 3.4C' e 3.4D') ao passo que na parcela E' a agregação foi evidenciada nas escalas acima de 1.25m (Figura 3.4E'). Padrão totalmente aleatório foi detectado na parcela F' (Figura 3.4F').

Na maioria das áreas observadas, eram estabelecidas duas principais rotas (Figura 3.4A – 3.4F) pela espécie *Eupetomena macroura* e estas foram ajustadas para maior maximização do forrageio a partir da distribuição espacial das plantas adultas de *M. ernestii* com flor (Figura 3.4). Com o padrão espacial agregado em todas as escalas (Figura 3.4A' e 3.4B') houve sobreposição das rotas principal e secundária de forrageio (Figura 3.4A e 3.4B), ao passo que, quando o padrão espacial variou de agregado a aleatório (Figura 3.4C'-E') e totalmente aleatório (Figura 3.4F') as rotas não se sobrepunham (Figura 3.4D-F).

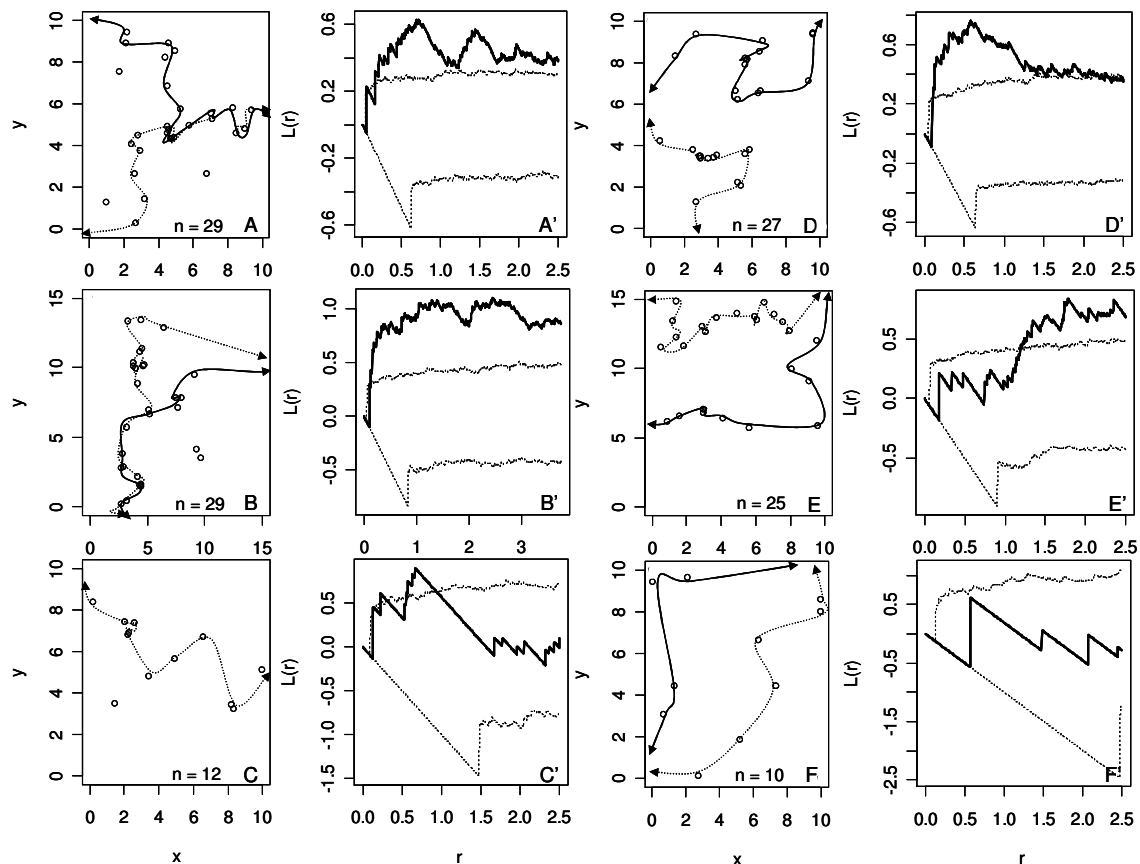


Figura 3.4: Mapa de pontos dos pares coordenados (x ; y) com as rotas de forrageamento (A - F) e distribuição espacial (A' - F') com base na função K de Ripley ($L(t)$) para indivíduos adultos de *Melocactus ernestii* amostrados em seis parcelas (distância em metros) no município de Nova Itarana – BA. Linhas sólidas representam a rota secundária de forrageamento (A - F) e a função $L(t)$ univariada para círculos de raio $t = 2.5\text{m}$ com 95% de significância (A' - F'); e linhas pontilhadas as rotas principais de forrageamento (A - F) e os limites do envelope de confiança gerados a partir de 999 simulações (A' - F'). Os valores de $L(t)$ acima do envelope de confiança indicam agrupamento, valores dentro do envelope indicam aleatoriedade, e valores abaixo do envelope de confiança indicam regularidade.

Plantas que estavam fora das rotas estabelecidas nas primeiras visitas eram visitadas eventualmente pelo dominante e/ou por alguma espécie subordinada. As principais espécies escolhidas para vigília e descanso foram *Spondias tuberosa* (Anacardiaceae), *Cereus jamacaru* (Cactaceae) e *Mimosa* sp. (Leguminosae), representando os locais de entrada e saída evidenciados no sentido das linhas (rotas). Após o forrageamento do conjunto de plantas inseridas na rota principal, a espécie *E. macroura* descansava em intervalos que variavam de 5 a 30 minutos,

onde efetuava vocalizações e limpeza do bico, seguindo para visitação ao outro conjunto de plantas na rota secundária, quando presente.

3.4. DISCUSSÃO

3.4.1. Características fenológicas e a relação com a guilda de visitantes

Os resultados apresentados apóiam as generalizações formuladas por Taylor (1991), bem como apresentam novas informações sobre a interação animal-plantas de uma espécie vegetal representativa para o nordeste do Brasil, *Melocactus ernestii*.

M. apresenta características florais da síndrome da ornitofilia, incluindo antese diurna, coloração magenta do perianto, corola tubular, câmara nectarífera basal e grande distância entre os órgãos reprodutivos e a fonte de néctar (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; PROCTOR et al., 1996; COTTON, 1998). A produção contínua de flores durante o ano representa fonte de recurso regular para a fauna associada que influencia no comportamento dos nectarívoros pelos padrões de recursos florais disponíveis, havendo preferência por plantas com oferecimento regular e contínuo de recursos (REAL & RATHCKE, 1991).

A morfologia tubular parcialmente protegida e a posição apical da flor no cefálio podem restringir o espectro potencial de aves nectaríneas e favorecer os beija-flores, uma vez que, mesmo com o registro da espécie *Coereba flaveola* Linnaeus (1758) nas adjacências da população, esta não foi vista em nenhum período forrageando as flores de *M. ernestii*. A alta frequência de visitas de borboletas, principalmente as do gênero *Phoebis*, nos meses de dezembro a janeiro e maio a junho, podem interferir no sucesso reprodutivo de *M. ernestii* negativa ou positivamente, diminuindo ou aumentando a frequência de visita dos potenciais polinizadores e com isso o fluxo de pólen, uma vez que estas possivelmente realizam pilhagem de néctar e competição pelo recurso (THOMAS et al., 1986; PIRATELLI, 1997, COLAÇO et al., 2006).

3.4.2. Agonismo, territorialidade e modelos de visitação

Tanto *Eupetomena macroura* quanto *Chlorostilbon lucidus* assumem comportamento territorialista (Tabela 3.2). Estratégia territorialista também foi atribuída à *Eupetomena macroura* por Pizo (1996). Este comportamento é associado à defesa de fontes de néctar espacialmente concentradas e/ou dentro de uma faixa de disponibilidade de recurso (BROWN & BROWERS, 1985; SNOW & SNOW, 1986; COTTON, 1998). A dominância do território tem sido relacionada à morfologia das aves, a estratégia de forrageamento, sexo, padrão espaço-temporal dos recursos e a competição intra e interespecíficas (FEINSINGER & COLWELL, 1978; PIRATELLI, 1997; COTTON, 1998; ANTUNES, 2003).

O território é mantido por uma série de comportamentos que podem ou não reduzir a guilda de animais que o utiliza (CARPENTER, 1978). Segundo Feinsinger e Colwell (1978), tanto beija-flores, quanto outras aves nectarívoras, podem utilizar o recurso desempenhando diferentes funções: rotas de forrageamento, territorialismo, parasitas territoriais e ou generalistas. Desta forma, a guilda apresenta uma estrutura interna que é mantida por vários comportamentos, dentre os quais, as interações agonísticas determinando a adoção de diferentes estratégias para utilização do recurso (LEAL; LOPES; MACHADO, 2006).

Relação agonísticas entre insetos e beija-flores é considerada por Carpenter (1979) como mais difícil para os troquilídeos do que a competição entre aves, dada a imprevisibilidade temporal, espacial e comportamental dos insetos (PYKE & WASER, 1981). Agonismos foram relatados em *Melocactus curvispinus* (NASSAR & RAMÍREZ, 2004), *Melocactus glaucescens* e *Melocactus paucispinus* (COLAÇO et al., 2006) e em *Hippeastrum* sp. (Amaryllidaceae) (PIRATELLI, 1997), onde borboletas do gênero *Phoebis* também forrageavam néctar e sofreram agonismo. Competição entre o beija-flor *Eupherusa eximia* e borboletas que visitavam *Hamelia patens* (Rubiaceae), também foi observada (THOMAS et al., 1986).

Esta condição de agonismo entre espécies de beija-flor e borboleta foi registrada na partilha do recurso ofertado por *Melocactus ernestii*, fato que pode ser explicado pela correlação entre as frequências de visitas destas espécies. O número de interações agressivas entre o beija-flor territorialista *Eupetomena macroura* e a borboleta *Phoebis philea* foi o mais elevado entre os membros da guilda e se

restringiram aos meses de dezembro a janeiro, correspondendo ao pico de visitação desta borboleta no ano às flores do cacto.

A estratégia de forrageio observada para *Phaethornis pretrei*, não é sustentada pela característica da subfamília Phaethorninae, a do tipo *trapline* ou rotas de forrageio (SAZIMA, 1981; PIRATELLI, 1997; SIQUEIRA FILHO & MACHADO, 2001), onde a espécie não estabeleceu rotas de forrageamento. Tal fato pode estar relacionado ao estabelecimento de território por *E. macroura* e/ou pela distribuição em manchas da população de *M. ernestii*. No entanto, *P. pretrei* visitou as flores do cacto nas horas de maior produção de néctar (16:00 – 17:00 h), o que diminuiria o gasto energético no forrageio do recurso. Não se observou a visita de *P. pretrei* a flores do componente vegetacional do entorno no período da tarde, sugerindo que esta espécie, assim como *Chrysolampis mosquitus* e *Amazilia fimbriata*, alimenta-se fortuitamente de algumas flores dos territórios ocupados ou em outras manchas de recurso alimentar não detectada neste estudo.

As espécies mais frequentes (*E. macroura* e *C. lucidus*) realizaram sobrevôo de reconhecimento da área a ser forrageada antes da abertura total da flor, sobrevoando inclusive plantas sem flores, com posterior determinação das principais rotas e uso destas durante toda a tarde. Tal fato pode estar associado à presença de plantas de *M. ernestii* sem flores dentro do território e possivelmente a habilidade cognitiva das aves para aumentar a maximização nas rotas de forrageamento em virtude do padrão espacial de distribuição. Este comportamento também pode representar a função do cefálio da planta como atrativo das espécies de beija-flores ao invés das flores de *M. ernestii*, necessitando desta forma o reconhecimento e memorização das plantas com flores, para o estabelecimento de rotas mais recompensadoras.

Estudos experimentais realizados por González-Gómez e Vásquez (2006), avaliando a memória espacial do beija-flor *Sephanoides sephaniodes*, sugeriram que esta espécie recorda a localização das áreas mais recompensadoras, facilitando a exploração, por rotas mais eficientes de flores, em função da qualidade de néctar.

O estabelecimento de *trapline* observado em *E. macroura*, está relacionado a otimização do ganho energético e ao comportamento territorialista empregado, uma

vez que os recursos estão espacialmente concentrados em ilhas de afloramentos a pequena escala e envoltos por um componente vegetacional arbóreo, que impede por um lado o desenvolvimento de altas velocidades pelos beija-flores menores e por outro a manutenção de um território específico ao afloramento pela diminuição da visibilidade.

Este comportamento não sustenta plenamente as informações consideradas em Feinsinger e Chaplin (1975), onde espécies de asas mais compridas percorreriam distâncias maiores entre as fontes de alimentação, visitando fontes de néctar pequenas e espalhadas, em rotas de forrageamento e não defendendo territórios (NEILL, 1987) e espécies de asas pequenas e de pequena massa corpórea (RUSCHI, 1982; GRANTSAU, 1988) desenvolveriam altas velocidades e manobras rápidas, seriam preferencialmente territorialistas.

O estudo da territorialidade em *Amazilia tzacatl* (beija-flor) e este efeito sobre o tamanho do intruso e o valor do recurso (DEARBORN, 1998), variaram significativamente entre as espécies de intrusos, e estava relacionada negativamente com o peso, possivelmente devido ao custo potencial associado com a possibilidade de competição agravado com indivíduos maiores.

Resultados encontrados por Colaço et al. (2006) e Locatelli e Machado (1999) apóiam as observações do presente estudo, onde o estabelecimento de território não se restringe a quantidade/qualidade do recurso e a relação envergadura de asa/peso corpóreo ($Lwd = wing\ disc\ loading$), mas também a região geográfica e heterogeneidade vegetacional de ocorrência das espécies forrageadas, o que influenciaria no desenvolvimento de alta velocidade e manobras rápidas pelas espécies de asas curtas e pequeno *wing disc loading* (RUSCHI, 1982; GRANTSAU, 1988).

Isto é demonstrado pelo comportamento territorialista de *C. lucidus* visitando flores de *Melocactus glaucescens* restritas a entorno de lajedos e *M. paucispinus* em áreas arbustivas, em Morro do Chapéu (Chapada Diamantina/Bahia) (COLAÇO et al., 2006) e as interações agonísticas com *E. macroura*, em *Melocactus zehntneri* (Alagoinha/Pernambuco) (LOCATELLI & MACHADO, 1999), com dominância de *C. lucidus* sobre as demais espécies de beija-flores, e em *M. ernestii* (Tanquinho/Bahia

– 12 horas de observação) e em *Melocactus violaceus* subsp. *margaritaceus* (Arembepe/Bahia – 15 horas de observação) com dominância de *C. lucidus* sobre *E. macroura* (F. M. Hughes, obs. pess.).

Foi observado neste estudo, o pouso de *E. macroura* no cefálio de *M. ernestii* com mais de três flores, o que pode estar relacionado a diminuição do gasto energético no forrageio, tal comportamento foi observado também no estudo realizado por Colaço et al. (2006) para a espécie *C. lucidus*. Podemos considerar que tal comportamento além de diminuir o gasto energético com o vôo, predomina em espécies dominantes, uma vez que não foi detectado nas demais espécies de troquilídeos observados.

As espécies de plantas escolhidas pelas espécies territorialistas para vigília e descanso eram predominantemente as mesmas durante os meses de observação, e estas foram pouco abandonadas (*Spondias tuberosas*, *Cereus jamacaru* e *Mimosa* sp.), representando uma estratégia de localização que pode permitir grande visibilidade espacial. Surpreendentemente, o mesmo ponto de pouso era utilizado em quase todos os meses de observação. Nas análises do comportamento de outros troquilídeos (p.e. *Amazilia rutila* e *Eupetomena macroura*), a vegetação escolhida por estas espécies para a defesa de território, também se deu em função da estratégia de melhor localização (SCHEMSKE, 1974; TOLEDO & MOREIRA, 2008).

3.4.3. Recompensa floral numa população espacialmente estruturada

Melocactus ernestii produz cerca de 20 µL de néctar por flor com uma concentração de sólidos solúveis em torno de 33%, o que é equivalente a 23.17 calorias por flor, similar ao detectado em outras espécies do gênero (LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006). A análise da variação do néctar em algumas espécies de Cactaceae (SCOGIN, 1985) não revela diferença significativa na concentração de sólidos solúveis de flores polinizadas por beija-flores, com valores entre 22-30%.

O agrupamento e a localização da população de *M. ernestii* em manchas de afloramento podem representar tanto a manutenção de uma guilda mais diversa de troquilídeos quando comparada aos estudos no gênero *Melocactus* (NASSAR &

RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007), quanto favorecer a estruturação genética dos indivíduos constituintes destas manchas pela drástica redução do fluxo de pólen entre os afloramentos. Além disso, o padrão espacial dentro destes afloramentos analisados determinou o ajuste do forrageio em duas principais rotas, onde havia sobreposição em um setor específico do afloramento quando o padrão espacial era totalmente agregado ou independência entre as rotas principal e secundária quando o padrão variava entre agregado e aleatório ou totalmente aleatório.

Estes comportamentos, aliados a presença de plantas com mais de duas flores e o número de visitas realizadas no dia pelos visitantes (Tabela 3.1) possibilita tanto a polinização cruzada quando visita vários indivíduos em sequência, quanto a autopolinização quando visita várias flores do mesmo indivíduo. Estes eventos atuam promovendo o deslocamento de pólen entre indivíduos e/ou na mesma planta (geitonogamia), e desta forma equilibrando a probabilidade de formação de frutos por polinização cruzada e autopolinização (RAMÍREZ & BERRY, 1995; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006).

A sobreposição na utilização do recurso floral entre os membros desta guilda pode ser importante para *M. ernestii* em dois aspectos: (1) a ausência de uma das espécies visitantes pode ser compensada pela outra, a exemplo do que ocorre em comunidades ornitófilas da Floresta Atlântica no Sudeste do Brasil (BUZATO, 1995) e (2) a ocorrência de sistema misto de reprodução (LAMBERT et al., 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007; Capítulo 2) associado ao comportamento territorial predominante, podem representar duas forças na subestruturação genética de *M. ernestii*, aumentando o fluxo gênico com mais intensidade entre indivíduos aparentados e divergência entre as plantas nos distintos afloramentos rochosos (LOCATELLI & MACHADO, 1999, NASSAR et al., 2001, COLAÇO et al., 2006, NASSAR et al., 2007).

A não defesa de território e diminuição do número de visitas por parte das espécies de troquilídeos dominantes observada nos meses de abril a agosto de 2006, pode ser em função da diminuição gradativa da porcentagem de fenofase da ordem de 93% para 45% nestes meses (HUGHES & ROMÃO, no prelo).

A ausência de visitação às flores de *M. ernestii* pelas espécies de beija-flores no mês de julho, pode estar associado tanto a condição acima citada, de diminuição gradativa da porcentagem de floração, quanto à sobreposição da floração com a espécie de cacto *Tacinga palmadora* (maio a outubro – considerações visuais registradas em caderno de campo) com *M. ernestii* neste mesmo período e pode representar uma influência na estrutura genética intrapopulacional quando consideramos o aumento da frequência de autopolinização e o possível recrutamento destas progênies (NASSAR; HAMRICK; FLEMING, 2001; NASSAR et al., 2007, COLAÇO et al., 2006, LAMBERT et al., 2006a; 2006b), no entanto, vale considerar a necessidade de estudos mais detalhados, como análises de progênie oriundas de sistemas de cruzamento e do raio de vôo dos troquilídeos (KITAMOTO et al., 2006), para apoiar tais considerações.

Observações semelhantes foram feitas por Aona (2003), onde houve diminuição do número de visitas por parte do beija-flor *C. lucidus* as flores de *Micranthocereus flaviflorus* (Cactaceae) após as 14:00 h, por possível influência da espécie de *Melocactus paucispinus*. Fato interessante, mas não mencionado pela autora, diz respeito ao aumento da frequência de visitação por parte do beija-flor *Phaethornis squalidus* às flores de *Micranthocereus streckeri* (Cactaceae), ao passo que diminui a frequência de visitas por *C. lucidus*, logo após a abertura floral da espécie *Melocactus paucispinus*. Tal fato pode estar relacionado dentre muitos fatores, a territorialidade de *C. lucidus* e a quantidade energética disponibilizada pelo néctar da espécie de *M. paucispinus*, o que sustentaria as bases econômicas proposta por Brown (1964).

O gênero *Melocactus* se constitui numa fonte de recurso para troquilídeos, e os serviços ecológicos prestados por estas espécies de aves em populações do gênero, ainda são pouco conhecidos no nordeste do Brasil. Os beija-flores realizam transferência de pólen de forma eficiente e restrita a um grupo de plantas, proporcionando limitação do fluxo polínico entre afloramentos, e que podem desencadear processos estocásticos, ao nível de dinâmica e composição genética de pequenas populações.

CAPÍTULO 4

ANÁLISE MORFOMÉTRICA DE *Melocactus ernestii* E *M. bahiensis* (CACTACEAE) EM ZONA SEMI-ÁRIDA DO MUNICÍPIO DE NOVA ITARANA, BAHIA, BRASIL

Este orgulho – o intelecto – ligado ao conhecimento e à percepção, névoa que cega o olhar e os sentidos do homem, engana-os sobre o valor da existência, exatamente quando vem acompanhada da avaliação mais lisonjeira possível com relação ao conhecimento.
(F. Nietzsche)

RESUMO

Foram utilizadas análises discriminantes para acessar a variabilidade morfológica intra e interespecífica no gênero *Melocactus* (*M. ernestii* e *M. bahiensis*). O táxon *M. ernestii* ocorre em quatro pequenas manchas de afloramentos rochosos circundadas por uma matriz de Caatinga arbórea distante uma das outras 30 metros em média. Este estudo foi conduzido para avaliar como caracteres morfológicos melhor distinguem tanto essas duas espécies quanto a variabilidade fenética ao nível intrapopulacional; para tanto se realizou dois tipos de análises: 1) caracteres florais e vegetativos analisados separadamente e 2) caracteres florais e vegetativos analisados conjuntamente. Caracteres vegetativos apresentam-se mais discriminantes dentro da população de *M. ernestii* com uma probabilidade de 0.98 de correta classificação dos indivíduos do que os caracteres florais com 0.88. Quando consideramos os dois conjuntos de dados, obtivemos uma correta classificação da ordem de 1.00 dos indivíduos dentro de *M. ernestii*. Em todos os casos houve a formação de três tipos distintos com distância de Mahalanobis significativa entre os pares. Cada tipo compreende uma área de afloramento rochoso específica. Este método revela que dentre todas as variáveis analisadas em conjunto, as que mais discriminam os indivíduos ao nível intraespecífico em *M. ernestii* são o comprimento do espinho central e o comprimento do espinho radial inferior. Análises fenológicas sustentam a diferenciação dos três tipos morfológicos. Isto revela que a população de *M. ernestii* apresenta subestruturação ao nível morfológico e comportamental, o que pode ser resultado do comportamento territorialista dos beija-flores polinizadores e dos lagartos dispersores, sobre os processos genéticos.

Palavras-chave: Variação morfométrica, subestruturação, análises multivariadas, semi-árido

ABSTRACT

Discriminant analyses were used to assess the intra- and interspecific morphological variability in the genus *Melocactus* (*M. ernestii* and *M. bahiensis*). The taxa *M. ernestii* occurs in four small patches of rocky outcrops surrounded by an array of Caatinga trees away from the other 30 meters on average. This study was conducted to assess how best morphological characters distinguish these two species on both the variability phenetic intrapopulation level. Conducted two types of analysis: 1) floral and vegetative characters examined separately and 2) floral and vegetative traits analyzed jointly. Vegetative characters have become more discriminating in the population of *M. ernestii* with a probability of 0.98 of correct classification of individuals as the floral characters with 0.88. When we consider the two sets of data, we obtained a correct classification of the order of 1.00 of individuals in the rate *M. ernestii*. In all cases there was the formation of three distinct types with significant Mahalanobis distance between the pairs. Each type contains a specific area of rocky outcrops. This method shows that among all variables, the most discriminating individuals in intraspecific level *M. ernestii* are the length of the central spine and length of the lower radial spine. Phenological analysis support the differentiation of the three morphological types. This shows that the population of *M. ernestii* presents subestruturação the morphological and behavioral level, which may be the result of the behavior of territorialist hummingbird pollinators and dispersers of lizards, on genetic processes.

Key words: Morphometric variation, structuring, multivariate analysis, semi-arid

4.1. INTRODUÇÃO

Variações nos organismos associada às mudanças geográficas têm atraído a atenção de biólogos e ecólogos desde Darwin levando então a ser entendidos como causados por processos evolutivos. Variações semelhantes podem ser causadas por eventos tal como a seleção natural resultante de pressões seletivas imposta pelo padrão de variação geográfica nos fatores ecológicos, ou pode ser o resultado da deriva genética ou efeito fundador. Estudar a variação geográfica dentro de espécies, onde divergências evolutivas podem estar em progresso provê uma oportunidade para observar o processo de especiação em ação (BOYD, 2002).

De fato, processos ecológicos restritos como a polinização e dispersão promovida por organismos territorialistas, acasalamento preferencial, padrão de distribuição espacial e recrutamento de progênies agregado, apresentam-se como mecanismos estruturadores em populações naturais de plantas, que probabilisticamente conduzem a eventos de especiação e ou geradores de variabilidade morfológica dentro de populações de planta (LOVELESS & HAMRICK, 1984; ELLSTRAND & ELAM, 1993).

As espécies do gênero *Melocactus* Link & Otto apresentam certa homogeneidade morfológica, mas com importantes diferenças nas estruturas florais e vegetativas (TAYLOR, 1991; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; LAMBERT et al., 2006a; 2006b). Estudos sobre sistema reprodutivo têm demonstrado que a condição autocompatível é predominante e que os atributos florais do táxon sugerem a ornitofilia como principal síndrome (RAW, 1996; LOCATELLI & MACHADO, 1999; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; NASSAR et al., 2007), o que tem possibilitado a formação de híbridos em alguns táxons relacionados (LAMBERT et al., 2006a; 2006b). A distribuição disjunta e a poliploidia, são fatores que sempre resultam em variações morfológicas sutis e que tem apresentado uma base genética relacionada nas espécies de *Melocactus* estudadas (LAMBERT, et al. 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007).

A utilização de análise estatística multivariada tem prestado valiosa contribuição na discriminação do táxon de plantas de modo intra e interpopulacional (BOYD, 2002; HARDIG et al., 2002; ROBART, 2005; WHEELER et al., 2005; LUNA

& GÓMEZ-VELASCO, 2008), mas tem sido pouco usada para cactos (CHAMBERLAND, 1997; CASAS et al., 1999; BAKER & JOHNSON, 2000; SCHMALZEL et al., 2004; BAKER, 2006; CARMONA & CASAS, 2005; LAMBERT et al., 2006a; 2006b).

Para este estudo, usou-se a análise discriminante, de componentes principais e de *cluster* para examinar a relação fenética sob caracteres florais e vegetativos entre dois cactos de ampla distribuição geográfica no gênero *Melocactus*: *Melocactus bahiensis* (Britton & Rose) e *M. ernestii* (Vaupel). Cada espécie corresponde a populações isoladas que consistem de indivíduos típicos morfologicamente. Todos os dois táxons são pobremente definidos tendo os critérios taxonômicos discriminantes estabelecidos de localidades específicas do estado da Bahia (TAYLOR, 1991)

Neste estudo são apresentados resultados das análises morfológicas usando métodos multivariados, incluindo estudos prévios de ecologia reprodutiva (HUGHES, 2006) e estrutura espacial e temporal (HUGHES, 2008) em *Melocactus ernestii* e *M. bahiensis*. Busca-se responder as seguintes questões: (1) As populações são morfologicamente distintas, e os caracteres florais e vegetativos constituem variáveis preditoras discriminantes? (2) Há formação de *clusters* dentro das populações, e são estes distinguíveis espacialmente? (3) Quais os prováveis processos estruturadores dos *clusters* nas populações?

4.2. METODOLOGIA

4.2.1. Área e espécie de estudo

Idem capítulo 2

4.2.2. População estudada

A população de *M. ernestii*, está distribuída em uma área de aproximadamente 2Km² em quatro pequenas ilhas de afloramentos rochosos de tamanho variável, circundadas por matriz de caatinga arbórea distante aproximadamente 30 metros em média, como se observa no mapa de pontos (Figura 4.1A) e “mapas de Getis” (Figura 4.1B) gerados com o auxílio software R (R Development Core Team, 2007). A população de *M. bahiensis* utilizada no estudo morfométrico, se distancia

aproximadamente em 600 metros e é mais ou menos exposta a solo pedregoso, mas ocorrendo também em formações cristalinas, incluindo cascalho quartzítico e rochas areníticas (TAYLOR, 1991).

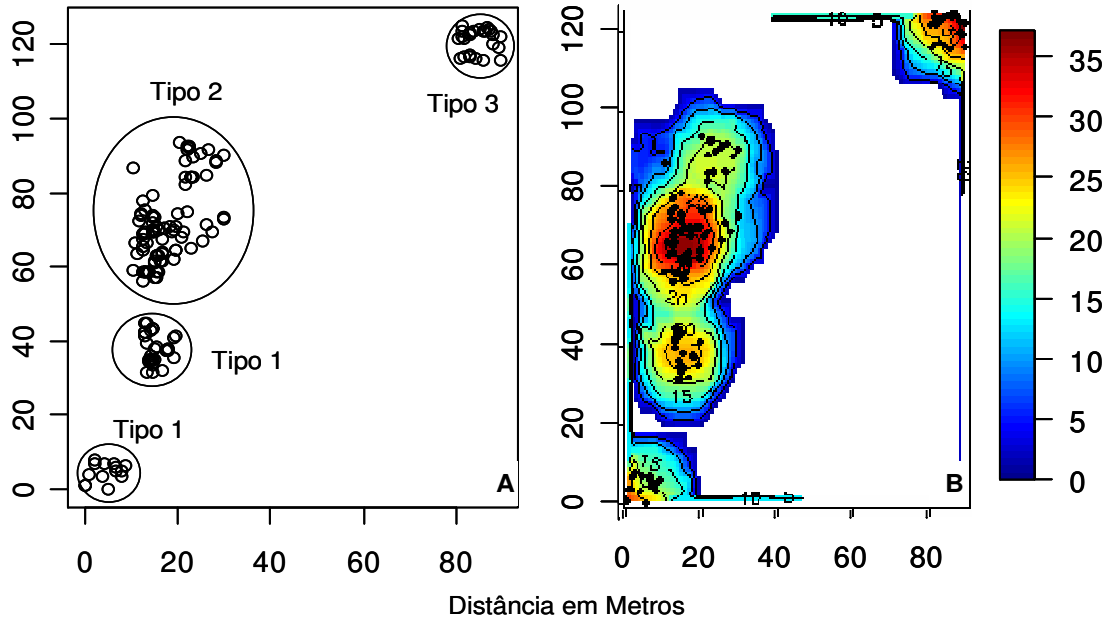


Figura 4.1: Representação esquemática dos afloramentos rochosos e morfotipos detectados dentro da população de *M. ernestii*, no município de Nova Itarana – BA: (A) Mapa de pontos dos morfotipos em fase reprodutiva e (B) “Mapa de Getis” dos valores da função L ($r = 10m$), onde o tom mais vermelho ou os valores mais altos representam zonas onde localmente existem agrupamentos. Neste caso, em cada ponto do mapa, existem tantos mais vizinhos como indiquem o tom das isolíneas.

4.2.3. Aspectos Fenológicos

Foram monitorados 20 indivíduos reprodutivos por tipo em *M. ernestii* (HUGHES & ROMÃO, no prelo) e *M. bahiensis* durante um dia em intervalos de $\frac{1}{2}$ hora, observando os seguintes fenômenos: a) surgimento da flor na superfície do cefálio, b) abertura da flor e c) surgimento do fruto (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; HUGHES, 2006; FONSECA et al., 2008).

O sincronismo de floração de uma planta individual, como definido aqui, é o grau com que as plantas de um tipo sobrepõem o seu período de floração com o período de floração das plantas. Uma vez que as flores de *M. ernestii* têm duração de menos de um dia e evento de floração contínuo (HUGHES & ROMÃO, no prelo), o sincronismo foi calculado usando o método de Augspurger (1983), modificado a

partir de Primack (1980). Para cada tipo, o número de intervalos que a floração sobrepõe com a de outro foi determinada. O índice de sincronia (X) para um tipo morfológico é dado por:

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

onde e_j é o número de intervalos diários do tipo i e j sobrepostos nos eventos de floração; f_i é o número total de intervalos que o tipo i estava florindo, e n é o número de tipos na amostra. X varia de 1 (completa sobreposição da floração entre os tipos) até 0 (sem sobreposição com nenhum outro tipo).

4.2.4. Caracteres Morfológicos

Foram coletadas flores de *M. ernestii* e *M. bahiensis*, e conservadas em álcool 70%, procurando-se explorar ao máximo os caracteres morfológicos quantitativos (Tabela 4.1) para maximizar o poder estatístico das análises (BAKER & JOHNSON, 2000). Utilizou-se *M. bahiensis* como táxon externo dentro das análises apenas para as variáveis florais. Avaliou-se 16 caracteres morfológicos das flores e 16 caracteres vegetativos das espécies estudadas (Tabela 4.1) tomando por base os caracteres descritos na literatura (NASSAR & RAMÍREZ, 2004; SCHMALZEL et al., 2004; CARMONA & CASAS, 2005; BAKER, 2006; LAMBERT et al., 2006a; 2006b; NASSAR et al., 2007). Todas as medidas dos caracteres quantitativos contínuos foram tomadas com auxílio de paquímetro digital (± 0.01 mm de erro). Os valores para os caracteres vegetativos de 22 – 31 representam a média da medida de quatro valores para cada caráter localizados em diferentes costelas; todas as medidas foram tomadas prioritariamente na quarta aréola partindo da base da planta (Tabela 4.1).

4.2.5. Análises Estatísticas

Foram utilizados métodos estatísticos multivariados para visualizar a consistência dos padrões de classificação dos indivíduos dos tipos morfológicos determinados *a priori* de *Melocactus ernestii* e *M. bahiensis*, assim como nos estudos de Casas et al., (1999), Borba et al., (2002), Carmona & Casas (2005), Baker (2006), Lambert et al., (2006a).

Tabela 4.1: Caracteres taxonômicos que foram tomados para utilização e condução nas análises morfométricas de *Melocactus ernestii* e *Melocactus bahiensis*.

Caracteres Florais	Caracteres Vegetativos
01. Altura da Câmara Nectarífera	17. Diâmetro Vegetativo
02. Altura do Ovário	18. Altura Vegetativa
03. Comprimento do Estilete	19. Diâmetro do Cefálio
04. Comprimento Externo da Flor	20. Altura do Cefálio
05. Diâmetro da Câmara de Néctar	21. Número de Costelas
06. Diâmetro do Ovário	22. Diâmetro até 1/4*
07. Número de Estames	23. Diâmetro até 2/4*
08. Número de Lobos Estigmáticos	24. Diâmetro até 3/4*
09. Número de Óvulos por Flor	25. Número de Aréolas
10. Volume de Fitomassa Total	26. Número de Espinhos por Aréola
11. Raio da Câmara de Néctar	27. Comprimento do Espinho Central
12. Raio do Ovário	28. Comprimento do Espinho Radial Esquerdo
13. Volume da Câmara de Néctar	29. Comprimento do Espinho Radial Direito
14. Volume do Ovário	30. Comprimento do Espinho Radial Inferior
15. Tamanho do Lobo Estigmático	31. Distância entre Costelas
16. Base do estigma – Antera Distal	32. Volume de Fitomassa Total

* Diâmetro das costelas até um, dois e três quartos ao longo do comprimento desta.

Análises de Componente Principal (PCA) e Funções Discriminantes (DFA) foram direcionadas para analisar padrões de indivíduos dentro de cada morfotipo e do táxon externo, para visualizar possíveis diferenças entre estes de acordo com seu afluoramento de ocorrência. DFA foi usada para avaliar e demonstrar a sobreposição entre os morfotipos de *M. ernestii* e a possível classificação destes no grupo original (CASAS et al., 1999).

A avaliação das funções discriminantes derivadas das DFAs por análise multivariada da variância (MANOVA one-way) foram utilizadas para testar a hipótese de homogeneidade dos padrões morfológicos dos indivíduos entre os tipos de *M. ernestii* e o táxon externo *M. bahiensis*, utilizando como teste estatístico o valor obtido por Wilk's Lambda que varia de 0 a 1 neste caso, valores que mais se aproximam de zero determinam uma maior distinção dos grupos. Foram determinadas as probabilidades de classificação dos morfotipos a partir da média da

matriz das probabilidades de correta classificação obtidas para cada indivíduo pela DFA.

Os *eigenvectors* resultantes das PCAs e coeficientes estandardizados resultantes das DFAs foram usados para identificar os caracteres que mais contribuem significativamente para classificação dos indivíduos (SNEATH & SOKAL, 1973; KRZANOWSKI, 1990).

Foram conduzidas análises de agrupamento (CA) a partir do método hierárquico das médias da dissimilaridade ponderada (UPGMA) como algoritmo de agrupamento, utilizando o software GENES (CRUZ, 2006; versão 2008.6.0), para examinar a similaridade/diferença morfológica, ao nível específico, entre as espécies estudadas e entre os morfotipos detectados na população de *M. ernestii*, para tanto, foram obtidas as matrizes de distâncias morfológicas entre os grupos, usando a Distância Generalizada de Mahalanobis como o coeficiente da distância, obtida da matriz de covariância dentro dos grupos construída pelo software STATISTICA para windows (StatSoft, 2008; versão 8.0).

Cada planta individualmente, analisada por DFA, PCA e CA, foi considerada como Unidades Taxonômicas Operacionais (OTUs). A hipótese de homogeneidade das matrizes de covariância não poderá ser aceita se o nível de significância obtido para P for ≥ 0.002 (BAKER & JOHNSON, 2000). Foi utilizado o modelo de igual prioridade para os tipos em *M. ernestii* e o táxon externo quando classificados individualmente.

A matriz morfológica foi analisada em duas circunstâncias: a) caracteres florais e vegetativos analisados separadamente, b) caracteres florais e vegetativos investigados em conjunto. A distância de Mahalanobis e estatística F associada, foi calculada entre os centróides de cada táxon e dos morfotipos (D2) a partir das análises discriminantes, onde os grupos foram determinados *a priori*. A hipótese nula de que as distâncias (Dm2) dos centróides eram iguais foi testada ao nível de $\alpha = 0.01$ (GOLDMAN et al., 2004). As variáveis que não apresentaram distribuição normal foram log-transformadas, para utilização dos testes de MANOVA. As matrizes de distância generalizada de Mahalanobis (todas as variáveis, apenas variáveis florais e somente variáveis vegetativas) foram comparadas com as matrizes de

distância geográfica dos morfotipos de *M. ernestii* e entre *M. bahiensis*, a partir do teste de Mantel, com 1000 simulações de Monte Carlo utilizando o software GENES (CRUZ, 2006; versão 2008.6.0).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Análise Fenológica

As análises dos dados fenológicos não apresentaram diferenças entre o surgimento do fruto nos morfotipos de *M. ernestii* com pico característico as 7:30 h, ao passo que *M. bahiensis* tem pico as 6:30 h (Figura 4.2A). No entanto, detectou-se diferenças entre os táxons e os morfotipos em *M. ernestii* tanto no horário de surgimento do botão floral na superfície do cefálio (Figura 4.2B) quanto da abertura das flores (Figura 4.2C). A espécie *M. bahiensis* e o morfotipo 2 do táxon *M. ernestii* apresentam pico de abertura floral sincronizados, mas ocorrem de forma disjunta a uma distância de 600 metros .

O morfotipo 1 e 2 apresentaram baixo sincronismo entre os horários de abertura das flores (0.25). Cerca de 95% das flores do morfotipo 1 abrem as 14:30 hs, ao passo que 84% das flores do morfotipo 2 abrem por volta das 15:30 hs.

4.3.2. ANOVA One-Way

As análises de variância indicaram que dentro dos caracteres florais e vegetativos, todas as variáveis são significativamente diferentes, com exceção das variáveis 16 e 20 (Tabela 4.2). Os coeficientes de variação médios demonstram que o morfotipo 1 apresenta maior variação entre as variáveis florais (0.12) que o morfotipo 2 (0.11) e morfotipo 3 (0.09) e a espécie *M. bahiensis* (0.07); aspectos que se invertem ao comparar os coeficientes de variação entre as variáveis vegetativas dos morfotipos 1, 2 e 3 (0.10; 0.11; 0.15) respectivamente.

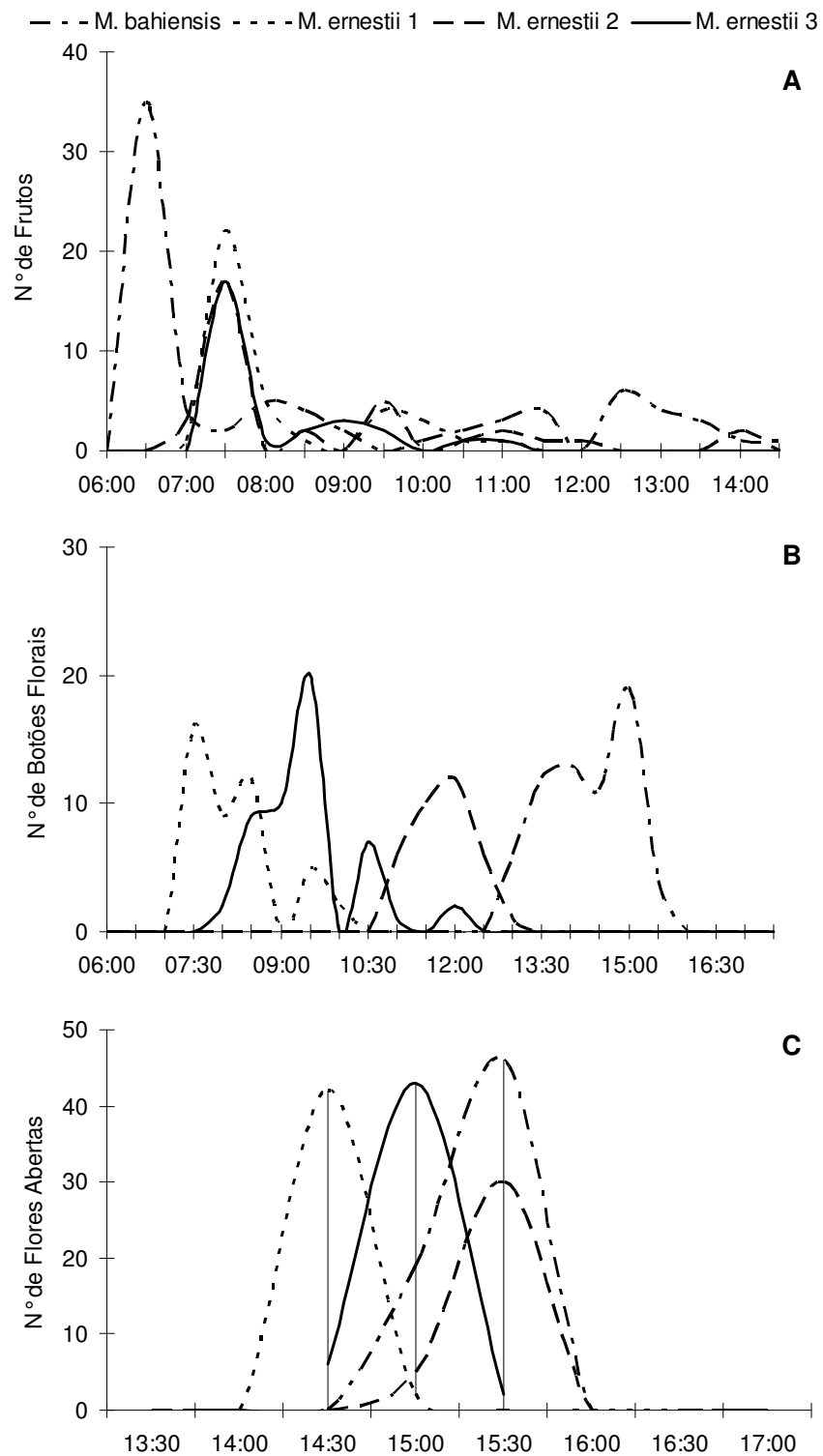


Figura 4.2: Gráfico dos aspectos fenológicos observados nos morfotipos de *M. ernestii* e em *M. bahiensis*: (A) emergência do fruto e (B) botões florais e (C) abertura das flores na superfície do céfálio, observados em N = 20 indivíduos.

Tabela 4.2: Variáveis morfológicas obtidas para os tipos morfológicos de *M. ernestii* e *M. bahiensis*. Estatística descritiva básica (M = média, SD = desvio padrão, CV = coeficiente de variação, N = tamanho amostral; e ANOVA, F-ratio, p < 0.05).

Variáveis	<i>M. ernestii</i> Tipo 1			<i>M. ernestii</i> Tipo 2			<i>M. ernestii</i> Tipo 3			<i>M. bahiensis</i>			F-ratio
	M	SD	CV	M	SD	CV	M	SD	CV	M	SD	CV	
Caracteres Florais	N = 48			N = 40			N = 20			N = 30			N = 138
01. Altura da Câmara nectarífera	6.40 a	± 0.81	0.127	6.69 a	± 0.53	0.079	7.21 b	± 0.36	0.05	6.53 a	± 0.53	0.081	8.20***
02. Altura do Ovário	3.47 a	± 0.39	0.112	3.67 a	± 0.48	0.131	4.01 b	± 0.39	0.097	3.67 a	± 0.34	0.028	8.36***
03. Comprimento do Estilete	10.96 a	± 0.59	0.054	11.67 b	± 0.63	0.054	11.15 a	± 0.37	0.033	12.13 c	± 0.53	0.044	29.73***
04. Comprimento externo da Flor	20.48 a	± 0.96	0.045	22.05 c	± 1.37	0.062	21.70 bc	± 1.15	0.053	21.17 b	± 0.86	0.041	15.81***
05. Diâmetro da Câmara de Néctar	4.97 a	± 0.37	0.074	4.98 a	± 0.26	0.052	5.38 b	± 0.21	0.039	5.67 c	± 0.39	0.069	36.81***
06. Diâmetro do Ovário	2.81 a	± 0.26	0.093	3.19 b	± 0.32	0.1	3.24 b	± 0.17	0.052	3.31 b	± 0.16	0.048	30.98***
07. Número de Estames	72.75 a	± 7.54	0.102	70.45 a	± 3.75	0.053	84.55 b	± 5.30	0.063	130.80 c	± 8.17	0.062	614.81***
08. Número de Lobos Estigmáticos	4.94 a	± 0.84	0.17	5.10 a	± 0.55	0.108	5.65 b	± 0.67	0.119	4.83 a	± 0.46	0.095	7.01***
09. Número de Óvulos por Flor	105.29 a	± 21.94	0.208	120.55 b	± 14.75	0.122	137.20 c	± 26.16	0.191	171.23 d	± 22.75	0.133	63.97***
10. Volume de Fitomassa Total	0.23 a	± 0.03	0.13	0.27 b	± 0.04	0.148	0.25 ab	± 0.05	0.2	0.31 c	± 0.02	0.065	30.52***
11. Raio da Câmara de Néctar	2.48 a	± 0.19	0.077	2.49 a	± 0.13	0.052	2.69 b	± 0.10	0.037	2.83 c	± 0.19	0.067	36.21***
12. Raio do Ovário	1.41 a	± 0.13	0.092	1.58 b	± 0.13	0.082	1.62 bc	± 0.08	0.049	1.65 c	± 0.08	0.048	34.81***
13. Volume da Câmara de Néctar	124.02 a	± 22.86	0.184	131.24 a	± 21.25	0.162	164.17 b	± 15.44	0.094	165.64 b	± 28.37	0.171	29.73***
14. Volume do Ovário	7.25 a	± 1.58	0.218	9.96 b	± 3.03	0.304	11.06 b	± 1.83	0.165	10.52 b	± 1.28	0.122	24.77***
15. Tamanho do Lobo Estigmático	1.41 a	± 0.17	0.121	1.42 a	± 0.18	0.127	1.12 b	± 0.08	0.071	1.96 c	± 0.12	0.06	158.55***
16. Base do estigma – Antera Distal	13.05 a	± 0.88	0.067	12.99 a	± 0.57	0.044	13.18 a	± 0.66	0.05	13.10 a	± 0.61	0.045	0.20 ns
Caracteres Vegetativos	N = 20			N = 20			N = 20			N = 0			N = 60
17. Diâmetro Vegetativo	207.39 a	± 17.98	0.087	208.30 a	± 21.92	0.105	225.89 b	± 18.29	0.081	–	–	–	5.73 **
18. Altura Vegetativa	140.28 ab	± 14.19	0.101	132.89 a	± 15.43	0.116	144.24 b	± 14.23	0.099	–	–	–	3.10 *
19. Diâmetro do Cefálio	78.90 a	± 3.90	0.049	85.05 b	± 2.77	0.033	77.68 a	± 10.68	0.137	–	–	–	6.83 **
20. Altura do Cefálio	98.75 a	± 36.74	0.372	80.01 a	± 24.50	0.306	99.11 a	± 60.25	0.608	–	–	–	1.28 ns
21. Número de Costelas	13.45 a	± 0.51	0.038	12.90 b	± 0.64	0.05	12.25 c	± 0.79	0.064	–	–	–	16.79***
22. Diâmetro até 1/4*	26.34 a	± 2.68	0.102	25.49 a	± 2.57	0.101	29.79 b	± 4.27	0.143	–	–	–	9.71***
23. Diâmetro até 2/4*	35.17 a	± 3.68	0.105	35.19 a	± 4.15	0.118	41.05 b	± 6.69	0.163	–	–	–	9.10***
24. Diâmetro até 3/4*	40.65 a	± 4.39	0.108	40.40 a	± 4.78	0.118	47.38 b	± 8.47	0.179	–	–	–	8.27***
25. Número de Areolas	7.09 a	± 0.25	0.035	7.06 a	± 0.36	0.051	8.02 b	± 0.11	0.014	–	–	–	8.41***
26. Número de Espinhos por Aréola	12.29 a	± 0.50	0.081	12.43 a	± 0.55	0.044	10.89 b	± 0.59	0.054	–	–	–	48.25***
27. Comprimento do Espinho Central	36.86 a	± 2.97	0.04	46.56 b	± 4.32	0.093	34.41 a	± 2.90	0.084	–	–	–	68.95***
28. Comprimento do Espinho Radial Esquerdo	28.01 a	± 1.74	0.069	28.68 a	± 2.21	0.077	25.59 b	± 4.11	0.161	–	–	–	6.39 **
29. Comprimento do Espinho Radial Direito	27.75 a	± 1.93	0.062	28.53 a	± 2.15	0.075	24.22 b	± 3.25	0.134	–	–	–	16.74***
30. Comprimento do Espinho Radial Inferior	60.03 a	± 2.93	0.049	82.75 b	± 8.38	0.101	54.85 c	± 7.41	0.135	–	–	–	98.87***
31. Distância entre Costelas	46.62 a	± 4.08	0.088	47.75 a	± 5.24	0.11	54.17 b	± 6.25	0.115	–	–	–	11.99***
32. Volume de Fitomassa Total	3.00 a	± 0.59	0.197	2.95 a	± 0.67	0.227	3.55 b	± 0.71	0.201	–	–	–	5.17 **

Asterisco indica caracteres onde a media difere entre espécie e mortotipos florais e vegetativos, *** P < 0.001, **P < 0.01, * P < 0.05, ns = não significativo. Caracteres com letras iguais não diferem estatisticamente.

4.3.3. Análises por Funções Discriminantes - DFA

O resultado da DFA e dos valores da MANOVA detectaram a existência de diferenças significantes entre os morfotipos de *M. ernestii* e o táxon externo *M. bahiensis*, tanto em relação aos caracteres florais quanto aos vegetativos e ambos analisados em conjunto.

4.3.3.1. Caracteres Florais em *M. ernestii*

As análises discriminantes indicaram que a população de *Melocactus ernestii* apresenta diferença significativa com base nos caracteres florais (*Wilks' lambda* = 0.141; $F = 2.508$; $df = 30$; $P < 0.00001$).

Os caracteres que mais contribuíram para a diferença entre os tipos foram: raio do ovário e número de estames (Tabela 4.3). As funções discriminantes classificaram corretamente 88.89% dos indivíduos dentro da população. Adicionalmente, a probabilidade média da correta classificação foi de 0.88 para todos os indivíduos (Tabela 4.4).

A classificação dos morfotipos de *M. ernestii*, resultante desta análise (Figura 4.3A), indica um gradiente *continuum* entre os indivíduos analisados dentro da população. As distâncias de Mahalanobis (Tabela 4.5) apresentaram uma maior distância entre o morfotipo 2 e 3. Os quadrados médios das distâncias foram significativos para todas as comparações dos pares dos centróides entre os morfotipos 1, 2 e 3.

4.3.3.2. Caracteres vegetativos em *M. ernestii*

A partir das análises discriminantes observa-se que a população de *Melocactus ernestii* apresenta diferença significativa com base nos caracteres vegetativos (*Wilks' lambda* = 0.025; $F = 2.779$; $df = 32$; $P < 0.00001$). Nesta circunstância, os caracteres que mais contribuíram para a discriminação entre os morfotipos foram: número de aréolas e número de espinhos por aréola (Tabela 4.3).

As funções discriminantes classificaram corretamente 98.33% dos indivíduos dentro da população. Adicionalmente, a probabilidade média da correta classificação foi de 0.98 para todos os indivíduos (Tabela 4.4). A classificação dos morfotipos de *M. ernestii* a partir da DFA (Figura 4.3B) evidencia a completa distinção entre os

indivíduos dentro da população, o que é sustentado pelos valores da probabilidade da correta classificação dos casos agrupados (Tabela 4.4).

As distâncias de Mahalanobis (Tabela 4.5) apresentaram maior distância entre os morfotipos 2 e 3. Todas as comparações entre os pares das distâncias foram significativas para todos os pares dos centróides entre os morfotipos.

4.3.3.3. Caracteres Vegetativos e Florais em *M. ernestii*

As análises conjuntas indicaram que a população de *Melocactus ernestii* apresenta diferença significativa entre as matrizes dos morfotipos com base nos caracteres vegetativos e florais (*Wilks' lambda* = 0.008; *F* = 4.193; *df* = 56; *P* < 0.00001).

Caracteres que contribuíram mais para a diferença entre os tipos foram: comprimento do espinho central e comprimento do espinho radial inferior. As funções discriminantes classificaram corretamente 100% dos indivíduos dentro da população. Adicionalmente, a probabilidade média da correta classificação foi superior a 0.99 para todos os indivíduos (Tabela 4.4).

A classificação dos morfotipos de *M. ernestii* a partir da DFA (Figura 4.3C), baseado nos caracteres vegetativos e florais, evidenciou perfeita distinção entre os indivíduos dentro da população, o que é sustentado pelos valores da probabilidade da correta classificação dos casos agrupados (Tabela 4.4).

As distâncias de Mahalanobis (Tabela 4.5) apresentaram maior distância entre o morfotipo 2 e 3. Todas as comparações entre os pares das distâncias foram significativas para todos os pares dos centróides entre os morfotipos.

Tabela 4.3: Análises discriminantes. Classificação dos caracteres que mais contribuíram para discriminação dos morfotipos de *Melocactus ernestii* e *M. bahiensis*

	Função 1	Função 2	Função 3
Caracteres Florais Morfotipos e <i>M. bahiensis</i>			
Número de Estames	1,196	-0,404	-0,01
Número de Lobos Estigmáticos	-0,681	0,069	0,205
Comprimento externo da Flor	-0,528	-0,002	0,46
Diâmetro do Ovário	-0,295	0,352	0,679
Altura da Câmara nectarífera	0,065	-0,137	0,411
Altura do Ovário	0,068	-0,342	0,135
Tamanho do Lobo Estigmático	0,179	0,91	-0,07
Diâmetro da Câmara de Néctar	0,188	-0,292	0,132
Volume de Fitomassa Total	0,285	0,24	-0,437
Eigenvalue	20.296	1.463	0.724
% da variância total acumulada explicada	90.30%	6.50%	3.20%
Caracteres Florais Morfotipos <i>M. ernestii</i>			
Raio do Ovário	0,876	0,306	
Número de Estames	-0,807	0,097	
Tamanho do Lobo Estigmático	0,733	0,188	
Volume do Ovário	-0,661	0,373	
Comprimento do Estilete	0,422	0,053	
Volume da Câmara de Néctar	-0,280	0,383	
Eigenvalue	2.109	0.751	
% da variância total acumulada explicada	73.70%	26.30%	
Caracteres Vegetativos			
Número de Areolas	-0,704	0,482	
Número de Espinhos por Aréola	0,446	-0,675	
Comprimento do Espinho Radial Inferior	0,312	0,702	
Comprimento do Espinho Central	0,23	0,485	
Eigenvalue	6.174	1.888	
% da variância total acumulada explicada	76.60%	23.40%	
Caracteres Vegetativos e Florais			
Comprimento do Espinho Central	-0,609	0,436	
Comprimento do Espinho Radial Inferior	-0,606	0,513	
Número de Areolas	0,551	0,639	
Comprimento do Espinho Radial Esquerdo	0,541	0,247	
Número de Estames	0,473	0,01	
Diâmetro até 3/4	0,451	-0,287	
Tamanho do Lobo Estigmático	-0,387	0,134	
Volume de Fitomassa Total	0,361	-0,134	
Diâmetro do Ovário	-0,339	0,28	
Distância entre Costelas	-0,263	0,439	
Número de Espinhos por Aréola	-0,194	-0,718	
Comprimento do Espinho Radial Direito	0,172	-0,534	
Eigenvalue	13.633	5.87	
% da variância total acumulada explicada	69.90%	30.10%	

Tabela 4.4: Matriz de classificação dos indivíduos nas análises discriminantes de 16 caracteres florais e/ou 16 caracteres vegetativos em três tipos morfológicos determinados *a priori* numa população de *Melocactus ernestii* e uma população de *Melocactus bahiensis* localizadas no município de Nova Itarana, Bahia.

	Caracteres Florais					Caracteres Florais				Caracteres Vegetativos				Caracteres Vegetativos e Florais			
	%	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	<i>M. bahiensis</i>	%	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	%	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	%	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3
Tipo 1	85.42	41	5	2	0	85.42	41	4	3	100.00	20	0	0	100.00	48	0	0
Tipo 2	92.50	3	37	0	0	92.50	3	37	0	95.00	0	19	1	100.00	0	40	0
Tipo 3	95	1	0	19	0	90.00	2	0	18	100.00	0	0	20	100.00	0	0	20
<i>M. bahiensis</i>	100.00	0	0	0	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	92.57	45	42	21	40	88.89	46	41	21	98.33	20	19	21	100.00	48	40	20
* Probabilidade	0.92	0.83	0.92	0.94	1.00	0.88	0.83	0.92	0.91	0.98	0.98	0.95	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

* Probabilidade de correta classificação para os tipos determinados originalmente que foram corretamente classificados

- Não avaliado

Tabela 4.5: Distâncias Generalizadas de Mahalanobis entre os táxons e os morfotipos com base nos caracteres florais e vegetativos. O quadrado médio das distâncias (D2m) é dado abaixo da diagonal da estatística *F* (15 e 102 d.f.) e a probabilidade de *F* para as distâncias, em parênteses, dadas acima da diagonal.

	Caracteres Florais				Caracteres Florais			Caracteres Vegetativos			Caracteres Vegetativos e Florais		
	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	<i>M. bahiensis</i>	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3	Tipo 1	Tipo 2	Tipo 3
Tipo 1	0	14.065 (*)	7.779 (*)	138.892 (*)	0	11.334 (*)	7.121 (*)	0	10.512 (*)	13.499 (*)	0	27.004 (*)	25.583 (*)
Tipo 2	10.712	0	16.534 (*)	149.148 (*)	8.991	0	14.259 (*)	22.826	0	23.682 (*)	46.652	0	44.387 (*)
Tipo 3	9.155	20.603	0	71.796 (*)	8.730	18.509	0	29.317	51.423	0	68.303	125.478	0
<i>M. bahiensis</i>	105.772	123.908	89.469	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-

(*) Significante ao nível de $P < 0.00001$

- Não avaliado

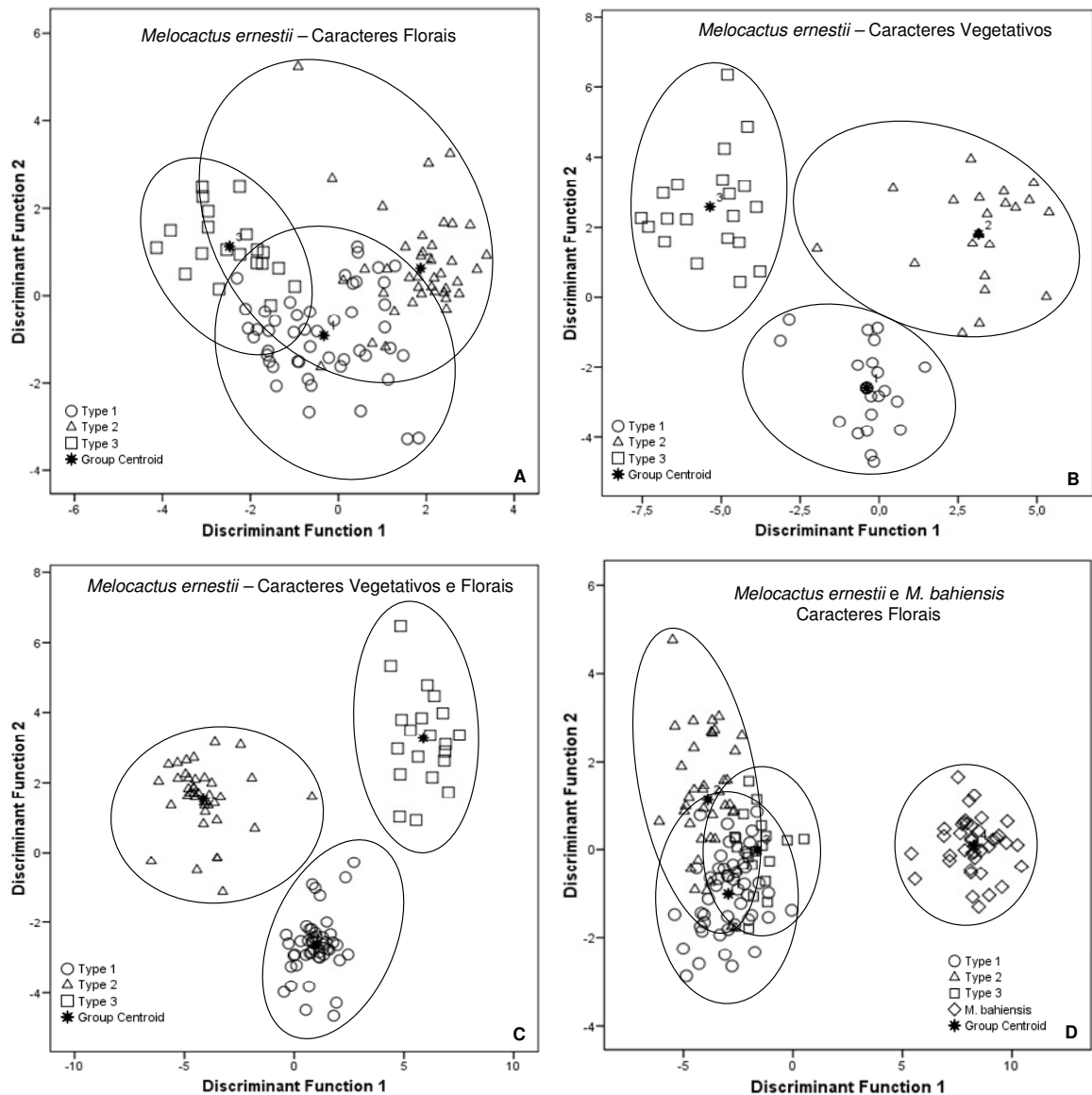


Figura 4.3: Análise discriminante. Classificação de indivíduos de *Melocactus ernestii* tipo 1 (○), *M. ernestii* tipo 2 (△), *M. ernestii* tipo 3 (□) e *M. bahiensis* (◇). Os valores de todos os indivíduos foram projetados dentro de duas dimensões espaciais definidas por funções discriminantes 1 e 2. Os centróides correspondem as funções discriminantes standardizadas avaliadas para as medias dos grupos: A) variação floral entre os tipos, B) variação vegetativa entre os tipos, C) variação vegetativa e floral e D) variação floral entre os tipos e o táxon externo.

4.3.3.4. Caracteres Florais em *M. ernestii* e *M. bahiensis*

Análises multivariadas indicaram que os dois táxons diferiram significativamente com base nos caracteres florais (*Wilks' lambda* = 0.011; *F* = 2.548; *df* = 27; *P* < 0.00001).

Os caracteres que mais contribuíram para a distinção entre os tipos foram: número de estames e o comprimento da flor. As funções discriminantes classificaram corretamente 92.40% dos indivíduos dentro da população.

Adicionalmente, a probabilidade média da correta classificação excedeu 90% para todos os indivíduos (Tabela 4.4).

A Figura 4.3D apresenta a classificação dos morfotipos de *M. ernestii* a partir da DFA, baseado nos caracteres florais, evidenciando completa distinção entre os morfotipos em *M. ernestii* e o táxon externo *M. bahiensis*, o que é sustentado pelos valores da probabilidade da correta classificação dos casos agrupados (Tabela 4.4).

As distâncias de Mahalanobis (Tabela 4.5) apresentaram maior distância entre o morfotipo 2 e 3 e entre o morfotipo 2 e *M. bahiensis*. Todas as comparações entre os pares das distâncias foram significativas para todos os pares dos centróides entre os morfotipos.

4.3.4. Análise de Componente Principal - PCA

Nas análises de PCA, aproximadamente 70% da variação é explicada pelos três primeiros componentes principais, principalmente o primeiro (44.20% nos caracteres florais, 48.30% nos caracteres florais de *M. ernestii* e *M. bahiensis* em conjunto, 42.48% nos caracteres vegetativos, e 35.54% nos caracteres vegetativos e florais em conjunto).

A partir dos caracteres florais avaliados nos indivíduos dos três morfotipos de *M. ernestii*, estes foram projetados em um gradiente contínuo dentro do espaço dos dois primeiros componentes principais, no entanto, percebe-se que ao longo do eixo do primeiro componente principal, muitos dos indivíduos do morfotipo 1 ocupam o primeiro quadrante do gráfico, ao passo que o morfotipo 3 está totalmente representado no quarto quadrante e o morfotipo 2 mais a esquerda do gráfico no terceiro quadrante (Figura 4.4A.1), os morfotipos não foram mais separados pelo terceiro eixo (Figura 4.4A.2). No entanto, ao se considerar o táxon externo, representado pela espécie *M. bahiensis*, observa-se que este foi separado tanto no primeiro eixo, pela maioria dos caracteres florais (Figura 4.4B.1), quanto pelo terceiro eixo (Figura 4.4B.2).

A partir dos caracteres vegetativos, observa-se uma maior separação do morfotipo 3 no primeiro eixo (Figura 4.4C.1), ao passo que os morfotipos 1 e 2 são mais separados no terceiro eixo (Figura 4.4C.2); esta separação do morfotipo 3 aumenta ao somarmos os caracteres florais para o primeiro (Figura 4.4D.1) e terceiro eixo (Figura 4.4D.2).

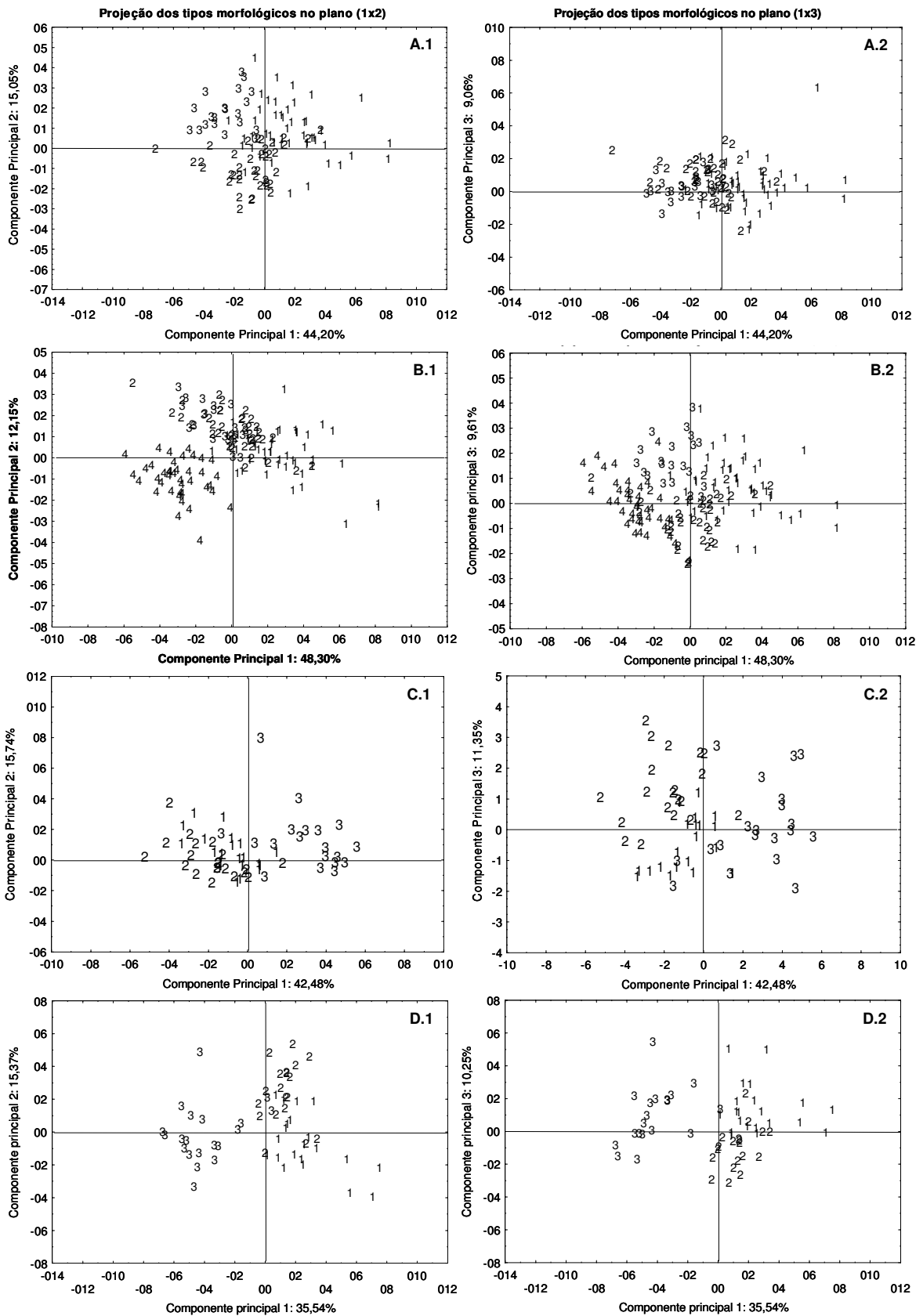


Figura 4.4: Projeção dos três eixos das análises de PCA dos 16 caracteres florais entre os tipos (1, 2 e 3) de *M. ernestii* e (4) *M. bahiensis* analisados separadamente (A.1-A.2) e em conjunto (B.1-B.2), dos 16 caracteres vegetativos (C.1-C.2) e dos 32 caracteres morfológicos em conjunto (D.1-D.2) em *M. ernestii*.

4.3.5. Análise de Agrupamento - CA

O dendrograma obtido das análises das distâncias morfológicas envolvendo caracteres florais dos tipos de *M. ernestii* (Figura 4.5A) e entre os tipos e o táxon externo – *M. bahiensis* (Figura 4.5B) resultou na formação de grupos; um grupo formado pelo morfotipo 2, outro contendo o morfotipo 1 e 3, sendo estes classificados como subgrupos, e o táxon externo foi agrupado em um ramo distinto.

Os caracteres vegetativos (Figura 4.5C) e os caracteres florais e vegetativos analisados conjuntamente (Figura 4.5D), agruparam de forma similar os morfotipos dentro de dois grupos principais, no entanto, um grupo foi formado pelo morfotipo 3 e o outro grupo incluiu os morfotipos 1 e 2. Os caracteres vegetativos não classificaram corretamente apenas um indivíduo do morfotipo 1, este reclassificado no morfotipo 2 (Figura 4.6). As maiores distâncias entre os tipos foram obtidas na análise conjunta dos caracteres florais e vegetativos.

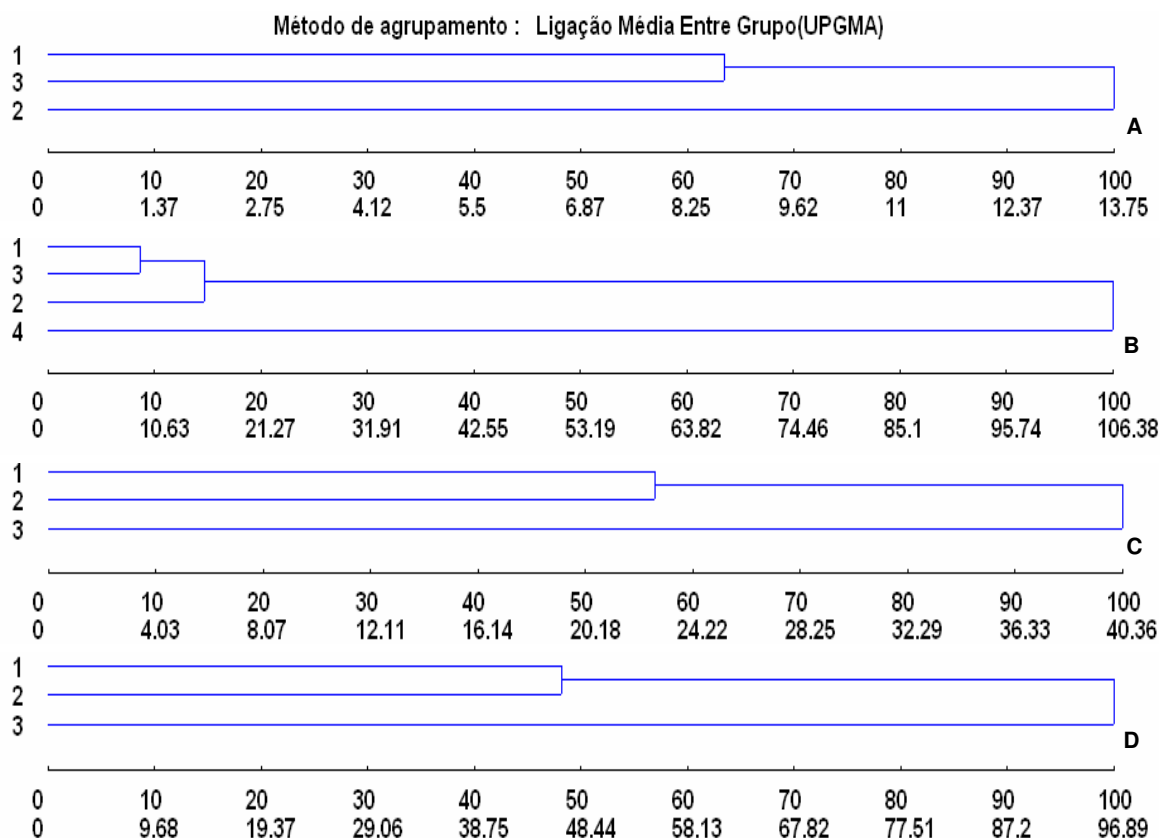


Figura 4.5: Dendrograma demonstrando a relação fenética entre os tipos de *Melocactus ernestii* (1, 2 e 3) e *M. bahiensis* (4) baseado em 16 caracteres florais (A e B), entre os tipos de *M. ernestii* baseado em 16 caracteres vegetativos (C) e em 32 caracteres morfológicos (D) com base nas Distâncias de Mahalanobis. A escala representa a saída gráfica, gerada pela distância da UPGMA, correspondente ao último passo do agrupamento convertido para 100%.

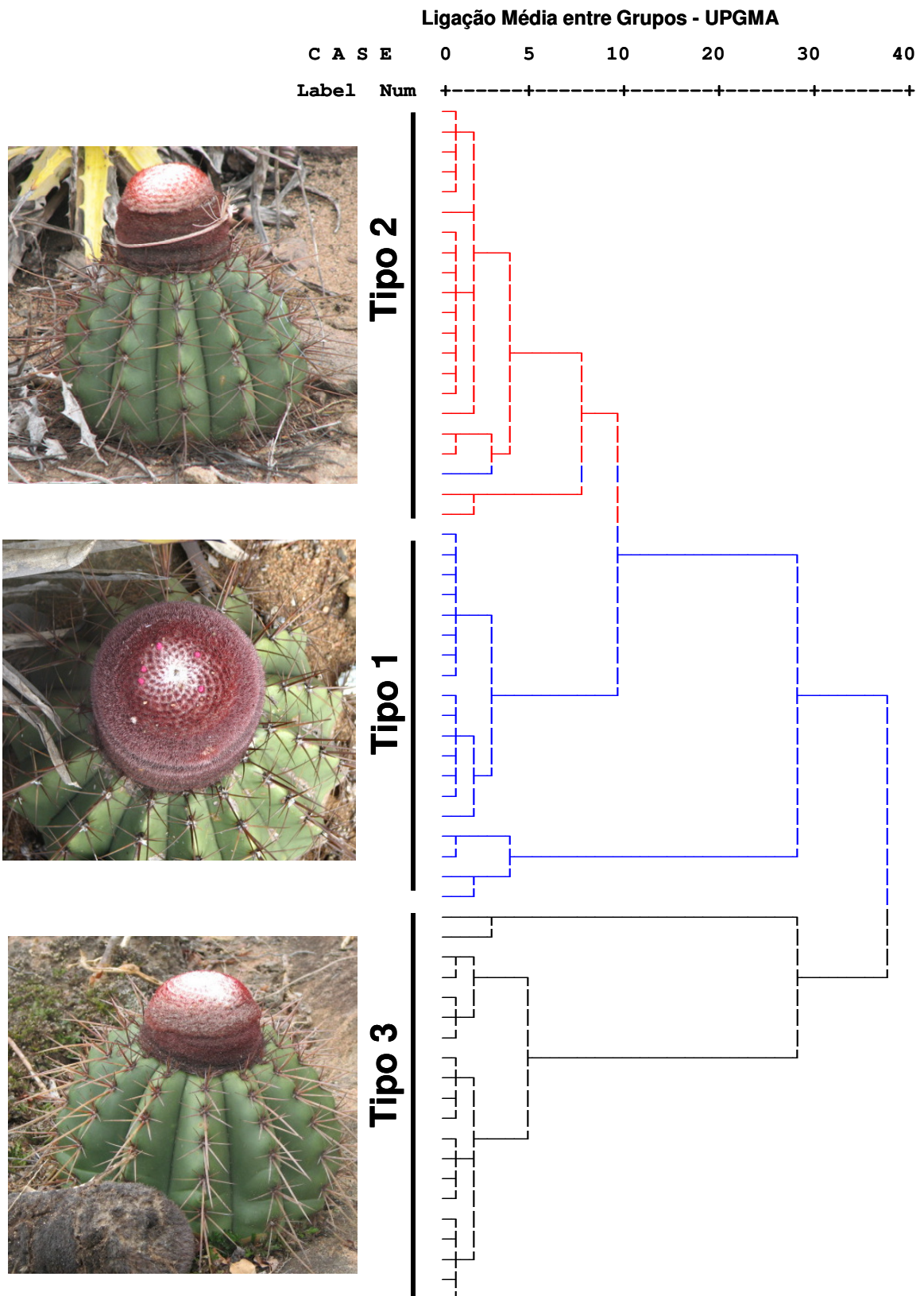


Figura 4.6: Dendrograma da relação fenética entre os tipos de *Melocactus ernestii* (1, 2 e 3) baseado nos 16 caracteres vegetativos com base nas Distâncias Generalizadas de Mahalanobis.

O teste de Mantel mostrou correlação significativa entre as distâncias generalizadas de Mahalanobis e as distâncias geográficas entre os morfotipos de *M. ernestii* ao nível floral ($P < 0.01$), vegetativo ($P < 0.01$) e entre todos os caracteres analisados em conjunto ($P < 0.01$), bem como para o nível floral em *M. bahiensis* em conjunto com *M. ernestii* ($P < 0.01$).

4.4. DISCUSSÃO

As análises multivariadas agruparam os indivíduos de *Melocactus ernestii* de acordo com os afloramentos que estavam distribuídos. A diferenciação entre os morfotipos avaliados aumentou ao se comparar o nível de separação com base nos caracteres vegetativos em relação aos caracteres florais, e esta separação se acentua com todos os caracteres morfológicos analisados em conjunto.

As DFAs e PCAs classificaram os indivíduos de *M. ernestii*, tomando por base apenas os caracteres florais, dentro de um gradiente *continuum* de diferenciação entre os tipos (Figura 4.3A e 4.4A). Adicionalmente a MANOVA resultou na rejeição da hipótese nula de que os indivíduos apresentassem as mesmas características entre os tipos e populações estudadas, com base nos fragmentos analisados. Nas análises dos caracteres vegetativos, os tipos foram classificados como distintos e com maior distância fenética (D2), quando comparados aos caracteres florais (Figura 4.5). A análise conjunta de todos os caracteres conferiu perfeita discriminação por DFAs dos tipos com 100% dos indivíduos classificados corretamente (Figura 4.3C).

Os valores discriminatórios encontrados para os indivíduos avaliados a partir das DFAs, além de considerar os caracteres vegetativos como variáveis mais diagnósticas, demonstram a importância complementar dos caracteres florais nas análises. Neste grupo de plantas, considerado homogêneo morfológicamente (TAYLOR, 1991), intergradação entre espécies relacionadas e entre populações de uma mesma espécie é comum e o táxon pode requerer número considerável de caracteres para determinar sua identidade uma vez que não são separadas por uma única característica (DUPOUEY & BADEAU, 1993).

A distância de Mahalanobis demonstra que o tipo 3 contém os níveis mais elevados de variabilidade morfológica (Tabela 4.5), informação que se sustenta

no valor médio do coeficiente de variação encontrado (Tabela 4.2). Notavelmente, a distância de Mahalanobis entre os tipos 2 e 3 ao se considerar todas as variáveis em conjunto, é similar a encontrada entre o tipo 2 e o táxon externo *M. bahiensis* (Tabela 4.5). Esta diferença pode estar refletindo a maior distância espacial do afloramento contendo o tipo 3 dos demais tipos (Figura 4.1A) (PEREIRA et al., 2007).

As diferenças entre os tipos em *M. ernestii* mostraram que estes diferem principalmente em caracteres vegetativos como o comprimento do espinho central, comprimento do espinho radial inferior e o radial direito, assim como o número de aréolas e estames. Alternativamente, os resultados das CAs mostraram que as duas espécies podem ser discriminadas (Figura 4.5B), baseado somente nos caracteres florais (p.e. número de estames e comprimento externo da flor). A separação entre cinco espécies de *Pleurothallis* (Orquidaceae) com base em caracteres florais demonstrou que estes são suficientes para discriminação destas espécies de orquídeas (BORBA et al., 2002).

Diferenças morfológicas entre características florais em populações de *Melocactus curvispinus* foram atribuídas a três fatores principais: dispersão de sementes por lagartos e polinização a curta distância promovida por beija-flores, a condição de sistema reprodutivo misto da espécie, e a deriva genética (NASSAR; HAMRICK; FLEMING, 2001; NASSAR & RAMÍREZ, 2004).

Caracteres florais não têm sido considerados em análises discriminantes para a família Cactaceae, predominando o uso de caracteres vegetativos. Os descritores utilizados por Casas et al. (1999), Schmalzel et al. (2004), Carmona e Casas (2005), Baker (2006), Lambert et al. (2006a; 2006b), com algumas exceções, são os mesmos caracteres discriminatórios com os valores mais elevados obtidos nos dois eixos das funções discriminantes, e corresponderam aos caracteres vegetativos relacionados a número e tamanho dos espinhos. A construção da chave de classificação proposta para o gênero *Melocactus* (TAYLOR, 1991) é um forte exemplo do potencial discriminante dos caracteres vegetativos empregados relativos a espinhos.

Embora caracteres vegetativos se mostrem mais discriminantes do que os florais, a forma tende a ser mais afetada por fatores de idade e ambientais. Diâmetro da planta, por exemplo, deve ser evitado como caráter-chave por causa

da correlação com a disponibilidade hídrica (BAKER, 2006) assim como a altura do cefálio e idade da planta. Caracteres menos afetados pela idade e pelo ambiente (p.e. número de costelas, comprimento do espinho central, número e comprimento de espinhos radiais) podem ser utilizados como diagnósticos para o gênero *Melocactus* (TAYLOR, 1991; LAMBERT et al., 2006a; 2006b).

A análise multivariada dos caracteres florais e vegetativos em conjunto sustentou a discriminação entre os tipos de *M. ernestii*. Por outro lado, a diferença entre o potencial discriminante ao nível intrapopulacional destes caracteres separadamente, permite inferir que a seleção tenha tido um maior impacto na morfologia vegetativa do que sobre a morfologia floral. Alternativamente Robart (2005) sugere que os caracteres florais tenham sido mais fortemente selecionados para as variedades de *Pedicularis bracteosa* (Orobanchaceae) uma vez que o formato do corpo do polinizador pode ter forte influência na mudança da estrutura das dimensões florais. Isto aparentemente não ocorre em *M. ernestii* e os tipos detectados, uma vez que estes são preferencialmente polinizados por beija-flores (TAYLOR, 1991), no entanto o potencial discriminante dos caracteres florais entre os táxons pode refletir diferentes estratégias reprodutivas, uma vez que o número de estames foi o caráter mais discriminante (Tabela 4.3). A partir destas inferências considera-se que embora se mantenha o modelo básico floral do gênero e a mesma guilda de visitantes florais (HUGHES, 2006), mudanças sutis nos caracteres florais foram observadas.

Esta variabilidade fenética encontrada nos morfotipos de *M. ernestii* tem sido demonstrada nos aspectos fenológicos e reprodutivos, bem como de produção de sementes, plântulas e sobrevivência destas em experimentos controlados (F. M. HUGHES; dados não publicados), o que pode estar influenciando diretamente na eficiência reprodutiva destes morfotipos detectados.

Estudos envolvendo níveis de variabilidade morfológica intra e interpopulacional são incipientes tanto em *Melocactus* (TAYLOR, 1991; NASSAR; RAMÍREZ, 2004; LAMBERT et al., 2006a; 2006b) quanto em Cactaceae (CHAMBERLAND, 1997; CASAS et al., 1999; BAKER & JOHNSON, 2000; SCHMALZEL et al., 2004; CARMONA & CASAS, 2005; BAKER, 2006).

Os níveis de variabilidade morfológica (D2m) intrapopulacional dos caracteres vegetativos observados nos morfotipos de *M. ernestii* são similares ao nível encontrado entre as populações estudadas por Lambert et al. (2006a), nas

dez populações de *Melocactus paucispinus* e três de *M. concinnus* quando se compara os valores das distâncias de Mahalanobis; o mesmo ocorrendo para as distâncias obtidas entre as quatro populações de *M. glaucescens*, as duas de *M. concinnus* e duas de *M. albicephalus* (LAMBERT et al., 2006b). No entanto as distâncias interespecíficas obtidas a partir dos caracteres vegetativos nas espécies estudadas por Lambert et al (2006a; 2006b) foram aproximadamente duas vezes menor que a distância fenética entre os morfotipos de *M. ernestii* e *M. bahiensis*, com base nos caracteres florais.

As distâncias espaciais entre as espécies e populações de *Melocactus* estudadas por Lambert et al. (2006a; 2006b) são superiores (variando de 0.10 a 64.20 Km) as distâncias detectadas entre os morfotipos de *M. ernestii* e *M. bahiensis* (0.01 a 0.60 Km). No entanto, houve correlação positiva entre as distâncias geográficas e morfológicas para as populações estudadas, o que tem sugerido subestruturação geográficas.

As investigações em populações congêneres de *Melocactus paucispinus* e *M. concinnus* (LAMBERT et al., 2006a) atribuem os elevados valores de variabilidade morfológica encontrados entre algumas populações, a fatores como introgressão e disjunção, estes fortalecidos com o isolamento geográfico e o fluxo gênico restrito entre populações. Inferências a partir de dados isoenzimáticos atribuíram o elevado valor do F_{IS} observado ao déficit de heterozigotos, que poderiam ser o resultado de endogamia ou subestruturação das populações.

O comportamento territorialista dos polinizadores e a dispersão a curta distância promovida por lagartos dentro de populações de *Melocactus* (TAYLOR, 1991; FONSECA, 2004; NASSAR et al., 2001; NASSAR & RAMÍREZ, 2004; COLAÇO et al., 2006; HUGHES, 2006; ROMÃO et al., 2007; NASSAR et al., 2007) foram considerados como prováveis contribuintes para subestruturação das populações, por promover fluxo gênico preferencial entre grupos de plantas compreendidas dentro do território de forrageio.

Lambert et al. (2006b) ao estudarem a diversidade isoenzimática e morfológica em populações simpátricas de *Melocactus*, encontraram uma baixa variabilidade genética e déficit de heterozigotos em *M. glaucescens*, *M. ernestii* e *M. albicephalus*, atribuindo o comportamento territorialista dos polinizadores (beija-flores) destas espécies como causadores da subestruturação genética. A mudança do *status* taxonômico de *M. xalbicephalus* e dos morfotipos distintos a

categoria de espécie (*M. albicephalus*), representa uma concordância com a hipótese de especiação por simpatria (SWEIGART & WILLIS, 2003; LAMBERT et al., 2006b; MARTIN & WILLIS, 2007).

A escala espacial de diferenciação depende primariamente de quatro fatores principais: a) intensidade de seleção, b) grau e distância do fluxo gênico, c) ciclo de vida, e d) estatura da planta (LINHART & GRANT, 1996). A pequena escala de diferenciação, 10m ou menos, tem sido proposta em situações onde o ambiente gera fortes pressões seletivas (LINHART & GRANT, 1996).

Diferenciações localizadas têm sido documentadas para muitos recursos importantes de estrutura e função de plantas. Exemplos podem ser encontrados para tamanho e germinação de sementes, fenologia da floração, estatura da planta e disponibilidade de polinizadores (LINHART & GRANT, 1996).

Assincronismo reprodutivo, ou isolamento temporal, é uma importante barreira entre várias espécies de plantas (HUSBAND & SCHEMSKE, 2000; BORCHSENIUS, 2002; MARTIN & WILLIS, 2007). A causa da diferenciação da floração em *M. ernestii* (Figura 4.2B, 4.2C) não é conhecida, mas pode ser o resultado de diferenças de velocidade no desenvolvimento floral, como sugerido pelos resultados de Fenster et al. (1995), ou respostas diferenciais da floração a estímulos ambientais (MARTIN & WILLIS, 2007), ou divergência e subdivisão de ordem genética (FENSTER et al., 1995; SCHMITT, 1983; WEBB & BAWA, 1983).

Isolamento etológico (GRANT, 1994; LINHART & GRANT, 1996) é frequentemente complementar ao isolamento por distância (WRIGHT, 1943; KIMURA & WEISS, 1964) e ao assincronismo reprodutivo (BORCHSENIUS, 2002), quando visitantes florais especializados realizam visitas preferenciais de um grupo de plantas que lhe disponibilize recurso floral de qualidade/quantidade e de forma a maximizar o forrageio. Observação direta do movimento de polinizadores e dispersão de sementes indica que o fluxo gênico é limitado em *M. ernestii* (Capítulo 3) e que o tamanho da vizinhança e da área é relativamente pequena (Figura 4.1B).

Todos estes aspectos ecológicos são determinantes por gerar subdivisão intrapopulacional em plantas (WRIGHT, 1943; KIMURA & WEISS, 1964; revisados em LOVELESS & HAMRICK, 1984) e suas consequências genéticas são intensificadas em populações de pequeno tamanho (revisados em ELLSTRAND & ELAM, 1993).

O nível de estruturação observada em *M. ernestii* pode representar um primeiro passo em direção a especiação (LEWONTIN, 1974). Em plantas, a distância limitada da dispersão do pólen e sementes contribui para subestruturação de populações o que pode aumentar a frequência do acasalamento aparentado dentro de *demes* e reforçar a deriva entre elas (WRIGHT, 1943).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS

O gênero *Melocactus* tem como centro de origem proposto o estado da Bahia no nordeste do Brasil, no entanto, encontra-se distribuído deste as restingas litorâneas do estado do Rio de Janeiro, passando pelos estados do Nordeste do Brasil e chegando até o México e Ilhas do Caribe. Esta ampla distribuição e diversidade são marcadas por endemismos oriundos provavelmente por áreas vicariantes.

Melocactus é um gênero que inclui 38 espécies de cactos globosos e espinhosos comuns a zonas áridas e semi-áridas, tropicais e subtropicais das Américas. Registros indicam que o centro de diversidade para o gênero é o estado da Bahia, onde podem ser encontradas 16 espécies (*M. albicephalus*, *M. azureus*, *M. bahiensis*, *M. concinnus*, *M. conoideus*, *M. deinacanthus*, *M. ernestii*, *M. glaucescens*, *M. horridus*, *M. levitestatus*, *M. oreas*, *M. pachyacanthus*, *M. paucispinus*, *M. salvadorensis*, *M. violaceus*, *M. zehntneri*). Dentro destes táxons tem se atribuído subespécies, e o número de espécies no clado ainda são inconsistentes.

De fato, processos ecológicos restritos, como aqueles até então estudados nas espécies do gênero *Melocactus* como: a polinização e dispersão promovida por organismos territorialistas, padrão de distribuição espacial agregado e recrutamento aleatório de progênies; apresentam-se como mecanismos estruturadores em populações naturais de plantas, que conduzem a eventos de especiação geradores de variabilidade morfológica dentro de um táxon.

A inconsistência da análise taxonômica de *Melocactus* considerando as controvérsias para definição do número exato de espécies existentes utilizando aspectos morfológicos como discriminantes é notória e evidencia a elevada possibilidade de refutação das espécies delimitadas por caracteres morfológicos. No entanto, análises com elevado número de descritores, tanto florais quanto vegetativos, por meio de estatísticas multivariadas, aliando aspectos ecológicos estruturais e funcionais das espécies em estudo, podem fornecer resultados mais confiáveis a cerca da delimitação e enquadramento taxonômico.

Até o momento não houve qualquer tipo de análise filogenética para o gênero *Melocactus*, bem como nenhum estudo com a perspectiva de entendimento das relações filogenéticas e radiação adaptativa deste clado, linha

de investigação atualmente indispensável quando se pretende detectar níveis de endemismos e ou raridade destas espécies ao longo da distribuição geográfica e a partir destes níveis, estabelecer e ou subsidiar estratégias de conservação e manejo deste grupo tanto *in situ* quanto *ex situ*.

O entendimento dos aspectos ecológicos e reprodutivos coaduna na perspectiva conservacionista e de manejo, uma vez que a manutenção das interações ecológicas tem se mostrado mais resilientes do que a manutenção de um determinado número efetivo populacional.

As espécies de troquilídeos são de fato co-participes da estruturação genética em espécies do gênero *Melocactus* e como tal devem ser considerados tanto em estudos envolvendo as espécies quanto na conservação dos mesmos.

A heterogeneidade ambiental e o mosaicismo edáfico da região semi-árida do nordeste do Brasil, representa em parte o padrão de distribuição em agrupamentos relativamente isolados das espécies do gênero *Melocactus*. A maioria destas espécies ocorre em afloramentos rochosos e ou estão restritas a enclaves secos provavelmente de redutos pleistocênicos. Esta condição de ilhas populacionais tem sido considerada, em duas circunstâncias principais: (1) restrição a habitats com baixa competitividade e (2) colonização de novas áreas com número efetivo reduzido, mediada pela dispersão a longa distância por aves.

Ambas as circunstâncias acima mencionadas, levam a crer na manutenção da condição autocompatível, esta predominante no gênero *Melocactus*, uma vez que, na ausência de propagação vegetativa, eventos reprodutivos só se processariam em duas circunstâncias: geitonogamia e ou autopolinização. Estas condições têm sido amplamente debatidas para plantas em geral, pois evidências teóricas indicam a importância da manutenção da variabilidade genética, particularmente porque aumentam as probabilidades de respostas adaptativas. No entanto, a autofecundação também pode se favorecer em condições ecológicas particulares como: (1) ausência ou baixa densidade de polinizadores, (2) deriva genética, (3) espécies colonizadoras.

Geralmente, quando há endogamia biparental numa população existe estruturação espacial em forma de agrupamentos constituídos por indivíduos que se entrecruzam. Esta consideração enquadra-se para a espécie *Melocactus ernestii*, uma vez que a maior dificuldade destes estudos em condições naturais, que é descobrir o doador de pólen dos frutos que se observam numa planta, está

minimizada por se detectar as rotas de forrageamento dos beija-flores e o número de plantas reprodutivas presentes no afloramento. No entanto, se pode extrair o DNA das plantas e das progênies destas, e reconstruir os eventos de pareamento que deram origem a tais frutos com base em marcadores moleculares co-dominantes (p.e. Microsatélite) e dominantes (p.e. ISSR).

Nas angiospermas a endogamia biparental é o resultado de características florais e ecológicas. Por exemplo, uma dispersão limitada de pólen e sementes, assim como a interação entre as plantas e polinizadores, influi na distribuição espacial dos genótipos na população e no tipo de cruzamento. A endogamia biparental é um componente que tem um forte impacto na dinâmica evolutiva das populações ao grau que contribuem à depressão endogâmica diminuindo a variabilidade, o vigor ou a adaptação das progênies.

Todos os aspectos descritos neste trabalho dissertativo se apresentam de forma a contribuir ao conhecimento das espécies de *Melocactus* sendo mais uma peça compondo o quebra-cabeça do mundo natural que medeia este magnífico grupo vegetal, deixando obviamente muitos pontos obscuros para o pleno entendimento destas interações na interface espaço-tempo.

6. REFERÊNCIAS

- AB'SÁBER, A. N. **Potencialidades paisagísticas brasileiras**. Universidade Estadual de São Paulo. 1977.
- ABREU, D. D. D. 2008. **Germinação e morfo-anatomia do desenvolvimento em *M. ernestii* Vaupel e *M. paucispinus* Heimen & R. J. Paul (Cactaceae)**. 2008. v. 1. 126f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ANDERSON, E. F. **The Cactus Family**. Timber Press, Portland, Oregon, U.S. 2001.
- ANDRADE-LIMA, D. Presente-day forest refuges in Northeastern Brazil. p. 245-251. In: **Biological diversification in the tropics** (G. T. Prance, ed.). Columbia Univ. Press, New York. 1982.
- ANTUNES, A. Z. Partilha de Néctar de *Eucalyptus* spp. Territorialidade e hierarquia de dominância em beija-flores (Aves: Trochilidae) no Sudeste do Brasil. **Ararajuba**, v. 11, n. 1, p. 39-44. 2003.
- AONA, L. Y. S. **Caracterização e delimitação do gênero *Micranthocereus* Backeb. (Cactaceae) baseadas em caracteres morfológicos e moleculares**. 2003. 117f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- AONA, L. Y. S. et al. Pollination biology of three brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. **Bradleya**, v. 24, p. 39-52. 2006.
- ARAÚJO, E.L.; TABARELLI, M. Estudos de ecologia de populações do NE do Brasil. p. 135-142. In: Araújo, E.L.; Moura, A.N.; Sampaio, E. V. S. B; Gestinari, L.M.S; Carneiro, J.M.T. (eds.) **Biodiversidade, Conservação e Uso Sustentável da flora do Brasil**. Imprensa Universitária. Recife. 2002.
- ARROYO, M. T. K. Comments on breeding systems in Neotropical forests. p. 371-380. In: Larsen, K.; Holm-Nielsen, L. B. (ed.) **Tropical Botany**. Academic Press, London. 1979.
- ARROYO, M. T. K. et al. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: results of a natural experiment. **Annals Missouri Botanical Garden**, v. 75, p. 55-88. 1988.
- AUGSPURGER, C. K. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. **Biotropica**, v. 15, p. 257-267. 1983.
- BAKER, H. G.; WILKINSON, G. S. Phylogenetic analysis of correlation structure in stalk-eyed flies (*Diasemopsis*, Diopsidae). **Evolution**, v. 5, p. 87-103. 2003.

- BAKER, M. A. Circumscription of *Echinocereus arizonicus* subsp. *arizonicus*: phenetic analysis of morphological characters in section *Triglochidiatus* (Cactaceae), part II. **Madroño**, v. 53, n. 4, p. 388-399. 2006.
- BAKER, M. A.; JOHNSON, R. A. Morphometric Analysis of *Escobaria sneedii* var. *sneedii*, *E. sneedii* var. *leei*, and *E. guadalupensis* (Cactaceae). **Systematic Botany**, v. 25, n. 4, p. 577-587. 2000.
- BARBOSA, D. C.; ALVES, J. L. A.; PRAZERES, S. M.; PAIVA, A. M. A. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga de Pernambuco (Alagoinha-PE). **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, p. 109-117. 1989.
- BARRETT, S. C. H.; ECKERT, C. G. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In: **Biological approaches and evolutionary trends in plants**, ed. Kawano, London: Academic Press. 1990.
- BARRETT, S. C. H.; HUSBAND, B. C. Variation in outcrossing rate in *Eichhornia paniculata*: the role of demographic and reproductive factors. **Plant Species Biology**, v. 5, p. 41-56. 1990.
- BARRETT, S. C. H. Heterostylous genetic polymorphisms: Model systems for evolutionary analysis. In: **Evolution and function of heterosyly**, ed. Barret, S. C. H. Springer-Verlag, Germany. 1992.
- BARTHLOTT, W. **Cacti**. Stanley Thornes, Cheltenham. 1979.
- BARTHLOTT, W. *Selenicereus wittii* (Cactaceae): An epiphyte adapted to Amazonian Igapó inundation forests. **Plant Systematics and Evolution**, v. 206, p. 175-185. 1997.
- BARTHLOTT, W.; HUNT, D. R. Cactaceae. In.: Kubtzki (ed.), **The families and genera of vascular plants**. Vol. 2. Springer Verlag, Berlin. 1993. p. 161-197.
- BASHAN, Y. et al. Assessment of mycorrhizal inoculum potencial in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran Desert. **Applied Soil Ecology**, v. 14, p. 165-175. 2000.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. Academic Press, San Diego, CA. 1998.
- BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 60, p. 1: 129-145. 2000.
- BAWA, K. S. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. **New Zealand Journal of Botany**, v. 17, p. 521-524. 1979.

BAWA, K. S.; O'MALLEY, D. M. Estudios genéticos y de sistemas de cruzamiento en algunas especies arbóreas de bosques tropicales. **Revista de Biología Tropical**, v. 35, n. 1, p. 177-188. 1987.

BAWA, K. S., PERRY, D. R.; BEACH, J. H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany**, v. 72, p. 331-345. 1985.

BERTIN, R. I. Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. **Evolutionary Ecology**, v. 2, p. 157-166. 1988.

BORBA, E. L. et al. Floral and vegetative morphometrics of five *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: correlation with taxonomy, phylogeny, genetic variability and pollination systems. **Annals of Botany**, v. 90, p. 219-230. 2002.

BORCHSENIUS, F. Staggered flowering in four sympatric varieties of *Geonoma cuneata* (Palmae). **Biotropica**, v. 34, p. 603-606. 2002.

BOS, M.; VAN DER HARING, E. Gene flow in *Plantago*. II. Gene flow pattern and population structure. A simulation study. **Heredity**, v. 61, p. 1-11. 1988.

BOWERS, J. E. Reproductive potential and minimum reproductive size of *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). **Desert Plants**, v. 14, p. 3-7. 1998.

BOYD, A. Morphological analysis of sky island populations of *Macromeria viridiflora* (Boraginaceae). **Systematic Botany**, v. 27, n. 1, p. 116-126. 2002.

BOYLE, T. H. The Genetics of Self-incompatibility in the Genus *chlumbergera* (Cactaceae). **Journal of Heredity**, v. 88, p. 209-214. 1997.

BOYLE, T. H.; ANDERSON, E. Biodiversity and conservation. p.125-141. In: NOBEL, P. S. (ed.). **Cacti: biology and uses**. Los Angeles: University of California, 2002.

BRAUN, P. J.; PEREIRA, E. E. *Melocactus alex-bragai*: long known but never described. **Cactus and Succulent Journal**, v. 80, n. 5. p. 251-253. 2008.

BROWN, J. A. & BROWERS, M. A. Community organization in hummingbirds: Relationships between morphology and ecology. **Auk**, v. 102, p. 251-269. 1985.

BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. **Ecology**, v. 60, p. 1022-1035. 1979.

BROWN, J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems. **Wilson Bulletin**, v. 76, p. 160-169. 1964.

BULLOCK, S. H. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in México. **Biotropica**, v. 17, p. 287-301. 1985.

BUZATO, S. **Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no Sudeste do Brasil**. 1995. 85f. Tese de Doutorado - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.

CAMFIELD, A. F. Resource value affects territorial defense by broad-tailed and rufous hummingbirds. **Journal of Field Ornithology**, v. 77, n. 2, p. 120-125. 2006.

CARMONA, A.; CASAS, A. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Journal of Arid Environments**, v. 60, p. 115-132. 2005.

CARPENTER, F. L. A spectrum of Nectar-eater Communities. **American Society of Zoologists**, v. 18, p. 809-819. 1978.

CARPENTER, F. L. Competition between hummingbirds and insects for nectar. **American Society of Zoologists**, v. 19, p. 1105-1114. 1979.

CARPENTER, F. L. Pollination energetics in avian communities: simple concepts and complex realities. Cap.10 In: JONES, C. E. & LITTEL, R. J. (eds.) **Handbook of experimental pollination biology**. Scientific and Academic Editions, New York. p. 215-234. 1983.

CASAS, A. et al. Morphological variation and the processes of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 4, p. 522-533. 1999.

CASTELLANOS, M. C.; WILSON, P.; THOMSON, J. D. Pollen transfer by hummingbirds and bumblebees, and the Divergence of Pollination Modes in *Penstemon*. *Evolution*. 57(12): 2742-2752. 2003.

CASTELLETI, C. H. et al. Quanto resta da Caatinga? Uma estimativa Preliminar. In. **Workshop Avaliação e Identificação de Ações Prioritárias para a Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade do Bioma Caatinga**. Coord. Silva, J. M. C.; Tabarelli, M. Petrolina, PE. www.biodiversitas.org.br/caatinga. 2000.

CASTRO, C. C.; OLIVEIRA, P. E. Reproductive biology of the protandrous *Ferdinandusa speciosa* Pohl (Rubiaceae) at southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p. 167-172. 2001.

CBRO. **Listas das aves do Brasil**. Versão 15/7/2006. Disponível em <<http://www.cbro.org.br>>. Acesso em: [05/01/2007].

CHAMBERLAND, M. Systematics of the *Echinocactus polycephalus* complex (Cactaceae). **Systematic Botany**, v. 22, p. 303-313. 1997.

CHARLESWORTH, D.; CHARLESWORTH, B. A model for the evolution of distyly. **The American Naturalist**, 4(114):467-498. 1979.

CHARLESWORTH, D.; CHARLESWORTH, B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 237-268. 1987.

CHARLESWORTH, D.; WRIGHT, S. I. Breeding systems and genome evolution. **Current Opinion in Genetics and Development**, v. 11, p.685-690. 2001.

COLAÇO, M. A. S.; FONSECA, R. B.; MACHADO, C. G. Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* (Buining & Brederoo) e *Melocactus paucispinus* G.Heimen & R.Paul (Cactaceae), no município de Morro do Chapéu, Bahia. **Acta Botanica Brasílica**, v. 29, n. 2, p. 239-249. 2006.

COTA, J. H. Pollination syndromes in the genus *Echinocereus*: a review. **Cactus and Succulent Journal**, v. 65, p. 19-26. 1993.

COTA-SÁNCHEZ, J. H.; CROUTCH, D. S. Notes on the floral biology of *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* (Cactaceae). **Schumannia**, v. 5, p. 1-5. 2007

COTTON, P. A. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. **Ibis**, v. 140, p. 647-653. 1998.

COX, P. A.; KNOX, R. B. Pollination postulates and two-dimensional pollination in hydrophilous monocotyledons. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 75, p. 811-818. 1988.

CREPET, W. L. The role of pollination in the evolution of the angiosperms. p. 29-50. In: Real, L. (ed.). **Pollination biology**. Orlando, Academic Press. 1983.

CRONQUIST, A. R. **The Evolution and Classification of Flowering Plants**. New York Botanical Garden. Bronx. 1988.

CRUDEN, R. W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution**, v. 31, p. 32-46. 1977.

CRUZ, C. D. **Programa genes: Biometria**. Genética quantitativa e estatística experimental – versão 2008.6.0. Editora UFV. Viçosa (MG). 382p. 2006.

DEARBORN, D. C. Interspecific territoriality by a rufous-tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): effects of intruder size and resource value. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 306-313. 1998.

DUPOUEY, J. L.; BADEAU, V. Morphological variability of oaks (*Q. robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd.) in a northeastern France: preliminary results. **Annals des Sciences Forestieres**, v. 50, p. 35-40. 1993.

EHRlich, P. R.; RAVEN, P .H. Differentiation of populations. **Science**, v. 165, p. 1228-1232. 1969.

- ELLSTRAND, N. C.; ELAM, D. R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 217-242. 1993.
- EWALD, P. W.; ORIAN, G. H. Effects of resource depression on use of inexpensive and escalated aggressive behaviour: experimental tests using Anna hummingbird. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 12, p. 95-101. 1983.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford, England. 3 ed. 1979.
- FEINSINGER, P.; CHAPLIN, S. B. On the relationship between wing disc loading and foraging strategies in hummingbirds. **The American Naturalist**, v. 109, p. 217-224. 1975.
- FEINSINGER, P.; COLWELL, R. K. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. **The American Zoologist**, v. 18, p. 779-795. 1978.
- FENSTER, C. N. et al. The genetics of floral development differentiating two species of *Mimulus* (Scrophulariaceae). **Heredity**, v. 74, p. 258-266. 1995.
- FERNANDES, A. G. Fitogeografia do semi-árido. p. 215-219. In: **Anais da Reunião Especial da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência, 4**. Feira de Santana, BA. 1996.
- FERNANDES, A. G.; BEZERRA, P. **Estudo fitogeográfico do Brasil**. Stylus Comunicações. Fortaleza, Ceará. 1990.
- FIGUEIRA, J. E. C.; VASCONCELLOS-NETO, J.; GARCIA, M. A. & SOUZA, A. L. T. de. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). **Biotropica**, v. 22, p. 295-301. 1994.
- FISCHER, E. A. **Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, Litoral Sul de São Paulo**. 1994. 80f. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- FLEMING, T. H. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. p. 207-224. In: Fleming, T. H.; Valiente-Banuet, A. (eds.). **Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology and conservation**. The University of Arizona Press. Tucson. 2002.
- FLEMING, P. A. et al. Concentration and temperature effects on sugar intake and preferences in a sunbird and a hummingbird. **Functional Ecology**, v. 18, p. 223-232. 2004.
- FONSECA, R. B. S. **Fenologia Reprodutiva e Dispersão de Melocactus glaucescens e Melocactus paucispinus (Cactaceae) no Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina-BA-Brasil**. 2004. 123f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Feira de Santana, Bahia.

- FONSECA, R. B. S.; FUNCH, L. S.; BORBA, E. L. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 2, p. 237-244. 2008.
- FREITAS, L.; BOLMGREN, K. Synchrony is more than overlap: measuring phonological synchronization considering time length and intensity. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 4, p. 721-724. 2008.
- GARCÍA, C. A. A.; VILLALOBOS, A. L. La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo. In: EGUIARTE, L. E.; SOUZA, V.; Aguirre, X. (org.). **Ecología Molecular**. México, 2007. p. 183-213.
- GASS, C. L.; GARRISON, J. S. E. Energy regulation by traplining hummingbirds. **Functional Ecology**, v. 13, p. 483-492. 1999.
- GENTRY, A. H. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica**, v. 6, p. 48-64. 1974.
- GIBBS, P. E. Do homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems have the same sporophytic mechanism? **Plant Systematics and Evolution**, v. 154, p. 285-323. 1986.
- GIBSON, A. C.; NOBEL, P. S. **The cactus primer**. Cambridge, MA: Harvard University Press. 1986.
- GILL, F. B. Proximate costs of competition for nectar. **American Zoologist**, v. 18, p. 753-763. 1978.
- GOETTSCHE, B.; HERNÁNDEZ, H. M. Beta diversity and similarity among cactus assemblages in the Chihuahuan Desert. **Journal of Arid Environments**, v. 65, p. 513-528. 2006.
- GONZÁLEZ-GÓMEZ, P. L.; VÁSQUEZ, R. A. A field study of spatial memory in green-backed firecrown hummingbirds (*Sephanoides sephanioides*). **Ethology**, v. 112, p. 790-795. 2006.
- GOODWILLIE, C.; KALISZ, S.; ECKERT, C. G. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.36, p. 47-79. 2005.
- Grant, V.; Grant, K. A. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. **Plant Systematic and Evolution**, v. 133, p. 15-28. 1979.
- GRANT, V. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 91, p. 3-10. 1994.

GRANTSAU, R. **Os Beija-flores do Brasil**. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro. 233p. 1988.

GUERRERO, P. C.; DURÁN, P.; WALTER, H. Patrones biogeográficos de las Cactáceas endémicas de Chile. p. 492-494. In: **Congreso Nacional de Botânica**, 59. Natal, RN. Imagem Gráfica. 2008.

HAMRICK, J. L.; GODT, M. J. W. Allozyme diversity in plant species. In: BROWN, A. H. D. et al. (eds.). **Plant population genetics, breeding and genetic resources**. Sunderland, MA, Sinauer Associates, 1989. p. 43-63.

HARDIG, T. M. et al. Morphological and Molecular Analysis of Putative Hybrid Speciation in *Ceanothus* (Rhamnaceae). **Systematic Botany**, v. 27, n. 4, p. 734-746. 2002.

HARRIS, J. W.; STOCKER, H. "Barrel." §4.10.4. p. 112. **Handbook of Mathematics and Computational Science**. New York: Springer-Verlag. 1998b.

HARRIS, J. W.; STOCKER, H. "Cylinder." §4.6. p. 102-104. **Handbook of Mathematics and Computational Science**. New York: Springer-Verlag. 1998a.

HERNANDEZ, H. M.; BÁRCENAS, R. T. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution patterns. **Conservation Biology**, v. 9, n. 5, p. 1176-1188. 1995.

HERNANDEZ, H. M.; GODINEZ, H. Contribucion al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. **Acta Botanica Mexicana**, v. 26, p. 33-52. 1994.

HOLSINGER, K. R. Reproductive systems and evolution in vascular plants. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of North America**, v. 97, p. 7037-7042. 2000.

HOWE, H. F.; WESTLEY, L. C. Ecology of pollination and seed dispersal. In: **Plant Ecology** (M. J. Crawley, ed.). Blackwell science, Oxford. 1997.

HUGHES, F. M. **Fenologia reprodutiva e estrutura populacional de duas espécies de *Melocactus* em área de Caatinga na Bahia**. 2006. 74f. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas, ênfase em Ecologia) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia.

HUGHES, F. M. **Modelagem espacial e temporal de *Melocactus ernestii* (Vaupel) a partir da utilização da função K de Ripley**. 2008. 85f. Especialização (Modelagem em Ciências da Terra e do Ambiente) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia.

HUNT, D. **CITES Cactaceae Checklist**, 2. ed. Royal Botanic Gardens, Kew and Int. Org. Succulent Pl. Study, Zürich. 1999.

HUSBAND, B. C.; SCHEMSKE, D. W. Ecological mechanisms of reproductive isolation between diploid and tetraploid **Chamerion angustifolium**. **Journal of Ecology**, v. 88, p. 689-701. 2000.

HUSBAND, B. C.; SCHEMSKE, D. W. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. **Evolution**, v. 50, p. 54-70. 1996.

IBGE. **Mapa de vegetação do Brasil**. IBGE, Rio de Janeiro, RJ. 1993.

ILHAKA, R.; GENTLEMAN, R. R Development Core Team. **Journal of Computational and Graphical Statistics**, v. 5, p. 299-314. 1996.

INMET - **Instituto Nacional de Meteorologia**. Consultado na internet via the URL: <http://www.inmet.gov.br/>; Janeiro de 2009.

IUCN – **Red list of threatened Species**. (on line) Available on the internet via the URL: <http://www.bdt.org.br/redflora/>; consulted on March 6. 2009.

JANZEN, D. H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**, v. 21, p. 620-637. 1967.

JOHNSON, R. A. Pollination and reproductive ecology of acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 153, p. 400-408. 1992.

JORDAN, P. W.; NOBEL, P. S. Height distributions of the two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. **Botanical Gazette**, v. 143, n. 4, p. 511-517. 1982.

KAYE, T. N. From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant, *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). **American Journal of Botany**, v. 86, p. 1248-1256. 1999.

KEPHART, S. R.; BROWN, E.; HALL, J. Inbreeding depression and partial selfing: evolutionary implications of mixed-mating in a coastal endemic, *Silene douglasii* var. *oraria* (Caryophyllaceae). **Heredity**, v. 82, p. 543-554. 1999.

KERSTER, H.; LEVIN, D. A. Neighborhood size in *Lithospermum caroliniense*. **Genetics**, v. 60, p. 577-587. 1968.

KIESLING, R.; FERGUSON, D. J.; FERRARI, O. The first geophytic lobivia (Cactaceae). **Cactus and Succulent Journal**, v. 73, n. 4, p. 179-186. 2001.

KIMURA, A. M.; WEISS, G. H. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. **Genetics**, v. 49, p. 561-576. 1964.

KODRIC-BROWN, A.; BROWN, J. H. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrat rufous hummingbirds. **Ecology**, v. 59, p. 285-296. 1978.

- KOLB, A. Reduced reproductive success and offspring survival in fragmented populations of the forest herb *Phyteuma spicatum*. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 1226-1237. 2005.
- KRZANOWSKI, W. J. **Principles of multivariate analysis: a user's perspective**. Clarendon Press, Oxford. 1990.
- LAMBERT, S. M. et al. Allozyme Diversity and Morphometrics of *Melocactus paucispinus* (Cactaceae) and Evidence for Hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, North-eastern Brazil. **Annals of Botany**, v. 97, p. 389-403. 2006a.
- LAMBERT, S. M.; BORBA, E. B.; MACHADO, M. C. Allozyme Diversity and Morphometrics of the Endangered *Melocactus glaucescens* (Cactaceae), and Investigation of the Putative Hybrid Origin of *Melocactus xalbicephalus* (*Melocactus ernestii* x *M. glaucescens*) in North-eastern Brazil. **Plant Species Biology**, v. 21, p. 93-108. 2006b.
- LANDE, R. & SCHEMSKE, D. W. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. **Evolution**, v. 39, p. 24-40. 1985.
- LEAL, F. C.; LOPES, A. V.; MACHADO, I. C. Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no município de Floresta, Pernambuco, nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n.3, p. 379-389. 2006.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology: Developments in Environmental Modelling**. Amsterdam, Elsevier Science B.V., 870p. 1998.
- LEHNER, P. N. **Handbook of ethological methods**. New York, Garland STPM. Press. 403p. 1979.
- LEWONTIN, R. C. **The genetic basis for evolutionary change**. Columbia University Press, New York. 1974.
- LINHART, Y. B.; GRANT, M. C. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 237-277. 1996.
- LLOYD, D. G. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). **Contributions of the Gray Herbarium of Harvard**, v. 195, p. 3-134. 1965.
- LLOYD, D. G. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. Theoretical. **Population Biology**, v. 9, n. 299-316. 1976.
- LLOYD, D. G. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. **American Naturalist**, v. 113, p. 67-79. 1979.

LLOYD, D. G. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. **New Phytologist**, v. 86, p. 69-79. 1980.

LLOYD, D. G.; SCHOEN, D. J. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. **International Journal of Plant Sciences**, v. 153, p. 358–369. 1992.

LLOYD, D. G.; WEBB, C. J. The evolution of heterostyly. p. 129-150. In: BARRETT, S. C. H. (ed.). **Evolution and Function of Heterostyly**. Springer-Verlag, Germany. 1992.

LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. S. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. **Bradleya**, v. 17, p. 75-85. 1999.

LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. S.; MEDEIROS, P. Floral Biology and Pollination in *Pilosocereus cattingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. **Bradleya**, v. 26, p. 28-34. 1997.

LONE, A. B. et al. Germinação de *Melocactus bahiensis* (Cactaceae) em diferentes substratos e temperaturas. **Scientia Agraria**, v. 4, n. 8, p. 365-369. 2007.

LOVELESS, M. D.; HAMRICK, J. L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 65-95. 1984.

LUNA, E. L.; GÓMEZ-VELASCO, G. Morphometrics and the Identification of *Braunia andrieuxii* and *B. secunda* (Hedwigiaceae, Bryopsida). **Systematic Botany**, v. 33, n. 2, p. 219-228. 2008.

MACHADO, I. C. S. Biologia floral e fenologia. p. 161-171. In: SAMPAIO, E. V. S. B.; MAYO, S. J.; BARBOSA, M. R. (eds.) **Pesquisa Botânica Nordestina: Progresso e perspectivas**. Sociedade Botânica do Brasil. Recife. 1996.

MACHADO, I. C.; SAZIMA, M. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomoea heredifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 47, p. 425-436. 1987.

MACHADO, I. S.; SANTOS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, p. 57-68. 1997.

MANDUJANO, M. C., MONTAÑA, C.; EGUIART, E. L. E. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? **American Journal of Botany**, v. 83, p. 63-70. 1996.

MARCO, D. E.; ARROYO, M. T. K. The breeding system of *Oxalis squamata*, a tristylous South American species. **Botanica Acta**, v. 111, p. 497-504. 1998.

- MARQUIS, R.J. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. **Ecology**, v. 69, p. 1552-1565. 1988.
- MARTIN, N. H.; WILLIS, J. H. Ecological divergence associated with mating system causes nearly complete reproductive isolation between sympatric *Mimulus* species. **Evolution**, v. 61, p. 68-82. 2007.
- MARTORELL, C.; VEGA, E.; EZCURRA, E. Morphological consequences of the trade-off between growth and reproduction in a columnar cactus (*Lophocereus schottii*). **Plant Ecology**, v. 183, p.125 –131. 2006.
- MASCIE-TAYLOR, C. G. N., GIBSON, J. B.; THODAY, J. M. Effects of disruptive selection XI: gene flow and divergence. **Heredity**, v. 57, p. 407-413. 1986.
- MAUSETH, J. D. Structure–Function Relationships in Highly Modified Shoots of Cactaceae. **Annals of Botany**, v. 98, p. 901-926. 2006.
- MAXWELL, P. **The rhipsalis riddle – or the day the cacti came down from the trees**: part 1. 1998. Disponível em: <<http://www.rhipsalis.com/maxwell.htm>>. Acesso em: 15 abr. 2009.
- MAXWELL, P. **The rhipsalis riddle – or the day the cacti came down from the trees**: part 2. 1999. Disponível em: <<http://www.rhipsalis.com/maxwell.htm>>. Acesso em: 15 abr. 2009.
- McINTOSH, M. E. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). **Plant Ecology**, v. 162, p. 273-288. 2002.
- MMA. **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Org. J. M. C. da Silva; M. Tabarelli; M. T. da Fonseca; L. V. Lins. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente. 382 p. 2004.
- MOONEY, H. A. et al. The study of physiological ecology of tropical plants – status and needs. **BioScience**, v.30, p. 22-26. 1980.
- MORELLATO, L. P. C. As estações do ano na floresta. p. 187-192. In: LEITÃO-FILHO, H. F.; MORELLATO, L. P. C. (org.). **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra**. Campinas: UNICAMP. 1995.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. p. 112-140. In: MORELLATO, L. P. C. (ed.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas. 1992.
- MOURELLE, C., EZCURRA, E. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. **Journal of Vegetation Science**, v. 8, p. 547-558. 1997.

- MUSTAJÄRVI, K. et al. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 80-87. 2001.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-845. 2000.
- NASSAR, J. M.; RAMÍREZ, N.; LINARES, O. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. **American Journal of Botany**, v. 84, p. 918-927. 1997.
- NASSAR, J. M.; HAMRICK, J. L.; FLEMING, T. H. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). **Heredity**, v. 87, p. 69-79. 2001.
- NASSAR, J.M.; RAMÍREZ, N. Reproductive of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). **Plant Systematics and Evolution**, Printed in Austria, v. 248, p. 31-44. 2004.
- NASSAR, J. M. et al. Reproductive Biology and Mating System Estimates of Two Andean Melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). **Annals of Botany**, v. 99, p. 29-38. 2007.
- NEILL, D. A. Trapliners in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina*. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 74, p. 27-41. 1987.
- NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, p. 141-159. 1994.
- NOBEL, P. S. **Environmental biology of agaves and cacti**. Oxford University Press, New York, NY. 1988.
- OHSAWA, R. & NAMAI, H. The effect of insect pollinators on pollination and seed setting in *Brassica campestris* cv. Nozawana and *Brassica juncea* cv. Kikarashina. **Japanese Journal Breeding**, v. 37, p. 453-463. 1987.
- OLIVEIRA, J. G. B. et al. Observações preliminares da fenologia de plantas da caatinga na estação ecológica de Aiuaba, Ceará. Mossoró: ESAM. **Coleção Mossoroense, Série B**, n. 538. 1988.
- OLIVEIRA, J. P. L. **Estudos ecológicos de uma espécie de *Discocactus* Pfeiff. (Cactaceae) em afloramento rochoso em Morro do Chapéu (Bahia, Brasil)**. 2009. v. 1. 93f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento) – Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia.
- ORTEGA-BAES P, ROJAS-ARÉCHIGA M. Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): Light, temperature and gibberellic acid effects. **Journal of Arid Environments**, v. 69, p. 169-176. 2007.

- OTERO-ARNAIZ, A.; OYAMA, K. Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understory dioecious palm in a rain forest in Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 745-754. 2001.
- PEREIRA, A. C.; BORBA, E. L.; GIULIETTI, A. M. Genetic and morphological variability of the endangered *Syngonanthus mucugensis* Giul. (Eriocaulaceae) from the Chapada Diamantina, Brazil: implications for conservation and taxonomy. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 153, p. 401-416. 2007.
- PEREIRA, M. L. et al. Regeneração natural de um remanescente de caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no agreste paraibano. **Acta Botanica Brasílica**, v. 15, n. 3, p. 413-426. 2001.
- PEREIRA, V. S. Fluxo gênico e estrutura genética espacial em microescala em *Chamaecrista blanchetii* (Leguminosae) em Campo Rupestre na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana. 2007
- PÉREZ, F.; ARROYO, M. T. K; MEDEL, R. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? **Journal of Evolutionary Biology**, v. 20, p. 1730-1738. 2007.
- PIEDEDE-KILL, L. H.; RANGA, N. T. Biologia floral e sistemas de reprodução de *Jacquemontia multiflora* (Choisy) - Hallier f. (Convolvulaceae). **Revista Brasileira Botânica**, v. 23, n. 1, p. 37-43. 2000.
- PIERSON, E. A.; TURNER, R. M. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. **Ecology**, v. 79, p. 2676-2693. 1998.
- PIMIENTA-BARRIOS, E; DEL CASTILLO, R. F. Reproductive biology. p. 75-90. In: Nobel, P. S. (ed.). **Cacti: biology and uses**. Los Angeles, CA: University of California Press. 2002.
- PIMIENTA-BARRIOS, E.; NOBEL, P. S. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 120, p. 1082-1086. 1995.
- PIRATELLI, A. J. Comportamento alimentar de beija-flores em duas espécies de *Hippeastrum* Herb. (Amaryllidaceae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 57, n. 2, p. 261-273. 1997.
- PIZO, M. A. O lek em Beija-flores. In: Del-Claro, K. (Org.) **Anais de Etologia**. Sociedade Brasileira de Etologia, Uberlândia, p. 203-209. 1996.
- PODOLSKY, R. D. Strange floral attractors: pollinator attraction and the evolution of sexual systems. **Science**, v. 258, p. 791-793. 1992.

- PORSCH, O. Cactaceae. p. 81-142. In: DRUCK, J. **Das Bestäubungsleben der Kakteen-Blüte II. Neumann.** Jahrbucher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft. 1939.
- PRIMACK, R. B. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 849-862. 1980.
- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The Natural History of Pollination.** Timber Press. Portland. Oregon, USA. 1996.
- PYKE, G. L.; WASER, N. M. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. **Biotropica**, v. 13, n. 4, p.: 260-270. 1981.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing.** – R Foundation for Statistical Computing. 2007.
- RAMÍREZ, N. Biología Reproductiva de *Amasonia campestris* (Aubl.) Moldenke (Verbenaceae) en los llanos centrales de Venezuela. **Acta Botánica Venezuelica**, v. 30, n. 1, p. 385-414. 2007.
- RAMÍREZ, N. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto e semillas producidas. **Acta Scientiarum Venezuelica**, v. 43, p. 167-177. 1992.
- RAW, A. Territories of the ruby-topaz hummingbird *Chrysolampis mosquitus* at flowers of the “turk’s – cap” cactus *Melocactus salvadorensis* in the dry Caatinga of Northeastern Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 56, p. 581-584. 1996.
- REAL, L.; RATHCKE, B. J. Individual variation in nectar production and its effects on fitness in *Kalmia latifolia*. **Ecology**, v. 72, n. 1, p. 149-155. 1991.
- REBOUÇAS, A. C. M. N.; SANTOS, D. L. Influência do Fotoperíodo e Qualidade de Luz na Germinação de Sementes de *Melocactus conoideus* (Cactaceae). Nota Científica. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 2, n. 5, p. 900-902. 2007.
- REBMAN, J. P.; PINKAVA, D. J. *Opuntia* cacti of North America – an overview. **Florida Entomologist**, v. 84, p. 474-483. 2004.
- REYES-AGÜERO, J. A.; AGUIRRE, R. J. R.; VALIENTE-BANUET A. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. **Journal of Arid Environments**, v. 64, p. 549-585. 2006.
- RIPLEY, B. D. Modelling spatial patterns. **Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)**, v. 39, p. 172-212. 1977.
- RITZ, C. M. et al. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 8, p. 1321-1332. 2007.

- RIZZINI, C. T. **Melocactus no Brasil**. Ed. IBDF, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 142 pp. 1982.
- ROBART, B. W. Morphological diversification and taxonomy among the varieties of *Pedicularis bracteosa* Benth. (Orobanchaceae). **Systematic Botany**, v. 30, n. 3, p. 644-656. 2005.
- ROCHA, E. A.; AGRA, M. F. Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brasil: Cactaceae Juss. **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, n. 1, p. 15-21. 2002.
- ROJAS-ARÉCHIGA, M.; VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A. Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. **Plant Ecology**, v. 135, p. 207-214. 1998.
- ROMÃO, R. L. et al. Autoecologia de cabeça-de-frade (*Melocactus ernestii* Vaupel) em duas áreas de afloramentos rochosos na Bahia. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 1, p. 738-740. 2007.
- ROZZI, R.; ARROYO, M. K.; ARMESTO, J. J. Ecological factors affecting gene flow between populations of *Anarthrophyllum cumingii* (Papilionaceae) growing on equatorial- and polar-facing slopes in the Andes of Central Chile. **Plant Ecology**, v. 132, p. 171-179. 1997.
- RUIZ, A.; SANTOS, M.; CAVELIER, J. Estudio fenológico de cactáceas em el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. **Biotropica**, v. 32, n. 3, p. 397-407. 2000.
- RUIZ-ZAPATA, T.; ARROYO, M. K. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica**, v. 10, p. 221-230. 1978.
- RUSCHI, A. **Beija-flores do Estado do Espírito Santo**. São Paulo. Ed. Rios. 263p. 1982.
- SANTOS, M. R. et al. Influência de variáveis ambientais e espaciais na distribuição geográfica da família Cactaceae no leste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, *no prelo*. 2009.
- SAZIMA, M. Polinização de duas espécies de *Pavonia* (Malvaceae) por beija-flores na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. **Flora**, v. 166, p. 239-247. 1981.
- SAZIMA, M.; SAZIMA, I. Hummingbird pollination in two species of *Vellozia* (Liliiflorae: Velloziaceae) in southeastern Brazil. **Acta Botânica**, v. 103, p. 83-86. 1990.
- SCHAAL, B. Population structure and local differentiation in *Liatris cylindracea*. **The American Naturalist**, v. 109, p. 511-528. 1975.
- SCHEMSKE, D. W.. Time budget and foraging site preference of the cinnamon hummingbird in Costa Rica. **Condor**, v. 77, n. 2, p. 216-217. 1974

SCHEMSKE, D. W.; LANDE, R. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. **Evolution**, v. 39, p. 41-52. 1985.

SCHLINDWEIN, C.; WITTMANN, D. Specialized Solitary Bees as Effective Pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). **Bradleya**, v. 13, p. 25-34. 1995.

SCHLINDWEIN, C.; WITTMANN, D. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. **Plant Systematics and Evolution**, v. 204, p. 179-193. 1997.

SCHMALZEL, R. J. et al. Morphometric variation in *Coryphantha robustispina* (Cactaceae). **Systematic Botany**, v. 29, n. 3, p. 553-568. 2004.

SCHMITT, J. Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. **Evolution**, v. 37, p. 1247-1257. 1983.

SCOGIN, R. Nectar Constituents of the Cactaceae. **The Southwestern Naturalist**, v. 30, n. 1, p. 77-82. 1985.

SEI. **Análise dos atributos climáticos do Estado da Bahia** (1964-1979). Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia, Salvador. Série Estudos e Pesquisas. 85 p. 1998.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira. 912 p. 1997.

SILVA, F. B. R. et al. **Zoneamento agroecológico do Nordeste: diagnóstico do quadro natural e agrossocioeconômico**. EMBRAPA-CPATSA/Recife: EMBRAPA-CNPMS-Coordenadoria regional NE, Petrolina, PE 2v. (EMBRAPA-CPATSA. Documento, 80). 1993.

SILVA, J. M. C. et. al. Panorama da Caatinga. p.135-171. In: **Biodiversidade Brasileira, Síntese do estado atual do conhecimento**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 2002.

SILVA, W. R. Ornitoria em *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra do Japi, Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 48, p. 381-389. 1988.

SILVA, W. R.; SAZIMA, M. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus of southeastern Brazil. **Flora**, v. 190, p. 339-343. 1995.

SILVIUS, K. M. Avain consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. **Biotropica**, v. 27, p. 96-105. 1995.

SIQUEIRA FILHO, J. A.; MACHADO, I. C. S. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente de floresta atlântica do nordeste do Brasil. **Acta Botanica. Brasilica**, v. 15, n. 3, p. 427-443. 2001.

- SLATKIN, M. Gene flow in natural populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 393–430. 1985.
- SLATKIN, M.; MARUYAMA, T. The influence of gene flow on genetic distance. **The American Naturalist**, v. 109, p. 597-601. 1975.
- SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. Numerical taxonomy. **The principles and practice of numerical classification**. Freeman, San Francisco, CA. 1973.
- SNOW, D. W.; SNOW, B. K. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. **Bulletin of the British Museum - Natural History: Zoology**, v. 38, p. 105-139. 1980.
- SNOW, D. W. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, v. 13, n. 1, p. 1-14. 1981.
- SNOW, D. W.; SNOW, B. K. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. **El Hornero**, v. 12, p. 286-296. 1986.
- SOBREVILA, C.; ARROYO, M. K. Breeding system in a montane tropical cloud forest in Venezuela. **Plant Systematics and Evolution**, v. 140, p. 19-37. 1982.
- SOSA, M.; SORIANO, P. J. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 805-818. 1996.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira**, baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 2005.
- STATSOFT, Inc. **STATISTICA** (data analysis software system) version 8. URL: < [http:// www.statsoft.com/](http://www.statsoft.com/)>. Download em setembro de 2008.
- STEPHENSON, A. G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Annual Review of Ecology**, v. 12, p. 253-273. 1981.
- STILES, F. G.; WOLF, L. L. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. **The Auk**, v. 87, p. 467-491. 1970.
- SUTHERLAND, S.; DELPH, L. F. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. **Ecology**, v. 65, p. 1093-1104. 1984.
- SWEIGART, A. L.; WILLIS, J. H. Patterns of nucleotide diversity in two species of *Mimulus* are affected by mating system and asymmetric introgression. **Evolution**, v. 57, p. 2490-2506. 2003.
- TABARELLI, M.; VICENTE, A. Lacunas de Conhecimento sobre as plantas lenhosas da Caatinga. p. 25-40. In: Sampaio, E. V. S. B; Giuliatti. A. M. (eds.). **Vegetação & Flora da Caatinga**. Associação Plantas do Nordeste-APNE. Centro Nordestino de Informações sobre Plantas-CNIP. Recife. 2002.

- TAROLA, D. C.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, p. 13-26. 2000.
- TAYLOR, N. P. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. **Bradleya**, v. 9, p. 1-80. 1991.
- TAYLOR, N. P. Cactaceae. p. 17-20. In: Oldfield, Sara (ed.). **Cactus and Succulent Plants: Status Survey and Conservation Action Plan**. IUCN, Cambridge. 1997.
- TAYLOR, N. P. **Taxonomy and phytoGeography of the Cactaceae of eastern Brazil**. PhD thesis. The Open University and Royal Botanic Gardens, Kew. 2000.
- TAYLOR, N.P.; ZAPPI, D. C. **Cacti of Eastern Brazil**. Royal Botanic Gardens, Kew. 2004.
- TEMELES, E. J. et al. The role of flower width in hummingbird bill length-flower length relationships. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 68-80. 2002.
- THOMAS, C. D. et al. Interactions between hummingbirds and butterflies at a *Hamelia patens* Bush. **Biotropica**, v. 18, n. 2, p. 161-165. 1986.
- TOLEDO, M. C. B.; MOREIRA, D. M. Analysis of the feeding habits of the swallow-tailed hummingbird, *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788), in an urban park in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 2, p. 419-426. 2008.
- TORRES, C. et al. 2002. Selective fruit maturation and seedling performance in *Acacia caven* (Fabaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 163, p. 809-813.
- UYENOYAMA, M. K. 2000. The evolution of breeding system. In: SINGH, R. S.; KRIMBAS, C. (ed.). **Evolutionary genetics from molecules to morphology**. New York. Cambridge University Press, p. 300-316. 2000.
- VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-377. 1993.
- VARVIO, S. L., CHAKRABORTY, R.; NEI, M. Genetic in subdivided populations and conservation genetics. **Heredity**, v. 57, p. 189-198. 1986.
- WALLACE, R. S. Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. **Bradleya**, v. 13, p. 1-12. 1995.
- WASER, M. L. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: REAL, L. (ed.). p. 242–285 **Pollination biology**. Academic Press, Orlando. 1983.

- WEBB, C. J.; BAWA, K. S. Pollen dispersal by hummingbird and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. **Evolution**, v. 37, p. 1258-1270. 1983.
- WHEELER, E. J.; EDWARD, R. L.; ALLEN, G. A. Morphological and molecular evidence concerning the relationship of *Lupinus polyphyllus* and *L. wyethii* (Fabaceae). **Madroño**, v. 52, n. 2, p. 107-113. 2005.
- WIENS, D. et al. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. **Oecologia**, v. 71, p. 501-509. 1987.
- WHITFORD, W. G. **Ecology of desert systems**. Academic Press, San Diego. 2002.
- WOLF, L. L. Aggressive social organization in nectarivorous birds. **American Zoologist**, v. 18, n. 4, p. 765-778. 1978.
- WRIGHT, S. Isolation by distance. **Genetics**, v. 28, p. 114-138. 1943.
- ZAPPI, D. C. **A família Cactaceae nos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço Minas Gerais, Brasil**. Dissertação de mestrado. USP, São Paulo. 1992.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall International. New Jersey, 1996. 663p.