

EMERSON ANTÔNIO ROCHA MELO DE LUCENA

**FENOLOGIA, BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E DA
REPRODUÇÃO DE *PILOSOCEREUS* BYLES & ROWLEY
(CACTACEAE) NO NORDESTE DO BRASIL**

**RECIFE
2007**

EMERSON ANTÔNIO ROCHA MELO DE LUCENA

**FENOLOGIA, BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E DA
REPRODUÇÃO DE *PILOSOCEREUS* BYLES & ROWLEY
(CACTACEAE) NO NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal – Área de Concentração Ecologia Vegetal.

Orientadora: Isabel Cristina Sobreira Machado
Departamento de Botânica/ Universidade Federal de Pernambuco

Co-orientadora: Daniela Cristina Zappi
Royal Botanic Gardens, Kew

**RECIFE
2007**

Catálogo na fonte
Bibliotecária Joselly de Barros Gonçalves, CRB4-1748

- L935f Lucena, Emerson Antônio Rocha Melo de.
Fenologia, biologia da polinização e da reprodução de *Pilosocereus
byles & rowley* (Cactaceae) no nordeste do Brasil / Emerson Antônio
Rocha Melo de Lucena. – Recife: O autor, 2007.
xv, 169p. : il., figs., gráfs., mapas ; 30 cm.
- Orientadora: Isabel Cristina Sobreira Machado.
Co-orientadora: Daniela Cristina Zappi.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco, CCB.
Biologia Vegetal, 2007.
Inclui referências bibliográficas e anexos.
1. Botânica. 2. Ecologia vegetal. 3. Cacto - Fenologia. 4. Cacto –
Brasil, Nordeste. 5. Fertilização de plantas. I. Machado, Isabel Cristina
Sobreira (Orient.). II. Zappi, Daniela Cristina (Coorient.). III. Título.
- 581 CDD (22.ed.) UFPE (BC2011-035)

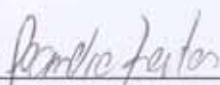
EMERSON ANTÔNIO ROCHA MELO DE LUCENA

“FENOLOGIA, BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E DA
REPRODUÇÃO DE *PILOSOCEREUS* BYLES &
ROWLEY (CACTACEAE) NO NORDESTE DO
BRASIL”

BANCA EXAMINADORA:



Prof^ª. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado (Orientadora) – UFPE



Prof^º. Dr. Leandro Freitas – Jardim Botânico-RJ



Prof^ª. Dra. Cibele Cardoso Castro - UFRPE



Prof^ª. Dra. Maria de Fátima Agra - UFPB



Prof^ª. Dra. Ana Virgínia de Lima Leite - UFPE

Recife-PE.

2007

DEDICATÓRIA:

**A toda minha família, especialmente aos
meus filhos Igor Cabral de Lucena e Iasmim
Cabral de Lucena e a minha esposa Nathalie
Nunes Cabral de Lucena, dedico.**

Flor do Mandacaru

Composição: Chico César

Manda, caru
Flor de mandacaru pra mim
Que é pra botar no xaxim
Em cima da televisão

Manda, caru
Uma flor dessa do sertão
Uma flor de cardo
Pra alegrar meu coração

Só pra guardar de recordação
Do tempo da meninice
Pois de recordar carece
Como uma prece sem fim
Manda, caru
Flor de mandacaru pra mim

Pelo correio ou de caminhão
Num barco do São Francisco
Peço que você se apresse
Que a saudade é ruim
Manda, caru
Flor de mandacaru prá mim

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a DEUS, por ter me abençoado com mais esta conquista e a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização desse trabalho, em especial:

Às orientadoras Isabel Cristina Machado e Daniela Cristina Zappi, pelos valiosos ensinamentos, orientações, sugestões e acima de tudo por sua amizade e carinho ao longo da realização de todo este trabalho;

Aos meus pais Jeander Batista de Lucena e Maria Lúcia Rocha Melo de Lucena, pelo amor, paciência, apoio e principalmente por me proporcionarem o acesso ao grande tesouro da humanidade, a educação;

Aos meus tios Conrado Nunes e Maria Ruth Rocha, meus pais adotivos, por toda acolhida maravilhosa durante o tempo que precisei ficar em Recife;

À UESC pela minha liberação e apoio financeiro concedido durante a realização desta pesquisa;

Ao IBAMA, especialmente na pessoa do Sr. Francisco Araújo e Caren Dalmolin, por ter permitido a realização das pesquisas no Parque Nacional do Catimbau;

A todos do INTEP, pela liberação dos dados climatológicos para o município de Arcoverde, imprescindíveis para a realização de um dos artigos desse estudo;

À Dra. Ariadna Lopes por estar sempre disposta a ajudar, tirando dúvidas e orientando também meus passos desde a confecção do meu projeto de doutoramento até esta fase conclusiva;

À Elisangela Bezerra, Tarcila Nadia e Patrícia Cara pelo tempo dispensado na ajuda com os testes estatísticos e grandes sugestões na realização desta pesquisa e pela valiosa amizade;

Aos meus primos Leopoldo e Leonardo Nunes, pelas conversas descontraídas e ajuda na melhoria da qualidade das fotos que foram apresentadas neste estudo;

A Sra. Ana Maria Almeida, da qual me tornei grande amigo e por ter permitido a realização do trabalho de campo em sua fazenda e ter me aceitado inúmeras vezes como

hóspede em sua casa;

Ao amigo George Sidney Baracho pelas ilustrações aqui utilizadas, bem como pelas sugestões na estrutura da tese;

À Ana Virgínia, Kelaine Demétrio, Luis Primo e Valéria Silva pela amizade, momentos de descontração e pelas ajudas importantíssimas durante o trabalho de campo;

Aos colegas e amigos Augusto Santiago, Flávia Lins, Gilberto, Luciana Almeida, Mary Janice, Melissa Sobrinho e Sérgio Xavier pelas idas a campo e bons momentos compartilhados;

À Sra. Josefa Ezira Maria da Silva pelas saborosas refeições e lanches que tornaram o trabalho de campo ainda mais prazeroso;

Àqueles que gentilmente me acolheram em suas casas, nas pessoas de Sra. Ana Almeida, Sra. Josefa Ezira Maria da Silva, Sr. Cirilo Gomes da Silva e Sr. Jurandir;

Aos curadores dos Herbários HUESC, IPA, JPB e UFP, pela permissão do uso de suas dependências, bem como pela montagem e inclusão dos espécimes das espécies estudadas nos respectivos acervos;

Aos especialistas que identificaram os insetos: Dr. Fernando César Vieira Zanella (UFCG), Dr. José Araújo Duarte Júnior (UFRN) e Dr. Vitor Becker; e aos que identificaram os morcegos: MSc. Deoclécio Guerra (UFPE) e Dr. Ivan Sazima (UNICAMP); e ao MSc. Weber Andrade de Girão Silva pela identificação dos beija-flores;

Aos ajudantes de campo e novos amigos: Genivaldo, Marcelo, Claudeci, Luis e João pelas muitas vezes em que me auxiliaram, tornado o meu trabalho de campo menos árduo;

A todos os colegas do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da UFPE e demais colegas de doutorado;

E por fim, mas não menos importante, a todo povo baiano, que direta e indiretamente contribuiu através do pagamento de seus impostos, na realização desse estudo.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS.....	vii
LISTA DE FIGURAS DO PRIMEIRO MANUSCRITO.....	xi
LISTA DE FIGURAS DO SEGUNDO MANUSCRITO.....	xi
LISTA DE FIGURAS DO TERCEIRO MANUSCRITO.....	xii
LISTA DE TABELAS DO PRIMEIRO MANUSCRITO.....	xiv
LISTA DE TABELAS DO SEGUNDO MANUSCRITO.....	xv
1. APRESENTAÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA:.....	3
2.1. Fenologia.....	3
2.2. Polinização e sistema reprodutivo.....	5
2.2.1. Melitofilia.....	5
2.2.2. Ornitofilia.....	8
2.2.3. Esfingofilia.....	10
2.2.4. Quiropterofilia.....	11
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	29
4. CAPÍTULO I: Biologia floral e reprodutiva de quatro espécies de <i>Pilosocereus</i> na caatinga e seu significado evolutivo na família Cactaceae	36
Abstract.....	37
Resumo.....	38
1. Introdução.....	40
2. Material e métodos.....	42
2.1. Locais de estudo.....	42
2.2. Morfologia e biologia floral.....	43
2.3. Visitantes florais.....	44
2.4. Polinização Seletiva.....	44
2.5. Sistema reprodutivo.....	45
2.6. Material botânico e zoológico.....	46
2.7. Análises estatísticas.....	46
3. Resultados.....	46
3.1. Características gerais das espécies e biologia floral.....	46
3.2. Animais visitantes.....	48
3.3. Sistema reprodutivo.....	51
4. Discussão.....	52
4.1. Morfologia e biologia floral.....	52
4.3. Sistema reprodutivo e diferentes visitantes/polinizadores.....	62
Agradecimentos.....	64
Referências.....	65
5. CAPÍTULO II: Biologia floral e reprodutiva de <i>Pilosocereus tuberculatus</i> (Werderm.) Byles & G.D. Rowley: uma cactaceae quiropterófila endêmica de Caatinga	81
Abstract.....	82
Resumo.....	83
Introdução.....	84

Material e métodos.....	86
Local de estudo.....	86
Morfologia e biologia floral.....	86
Sistema reprodutivo.....	87
Polinização seletiva.....	88
Material botânico e zoológico.....	88
Análises estatísticas.....	88
Resultados.....	89
Características gerais da espécie e biologia floral.....	89
Visitantes florais.....	90
Sistema reprodutivo.....	92
Discussão.....	92
Morfologia e biologia floral.....	92
Visitantes noturnos e diurnos.....	94
Sistema reprodutivo.....	97
Agradecimentos.....	98
Referências bibliográficas.....	99
6. CAPÍTULO III: Fenologia reprodutiva de espécies quiropterófilas e esfingófilas da família Cactaceae em duas áreas de Caatinga no Nordeste do Brasil	109
Abstract.....	110
Resumo.....	111
1. Introdução.....	111
2. Material e métodos.....	113
2.1. Locais de estudo.....	113
2.2. Espécies estudadas.....	113
2.3. Coleta e análise de dados fenológicos.....	114
2.4. Análises estatísticas.....	114
2.5. Material botânico.....	114
3. Resultados.....	115
4. Discussão.....	117
Agradecimentos.....	120
Referências bibliográficas.....	121
CONCLUSÕES.....	139
RESUMO.....	140
ABSTRACT.....	143
ANEXOS.....	145

LISTA DE FIGURAS DO PRIMEIRO MANUSCRITO

- Figura 1. Mapa do Brasil com ênfase na região Nordeste, destacando em preto as duas áreas de estudos, uma no Estado da Paraíba (Fazenda Dona Soledade, no município de Boa Vista-PB) e a outra em Pernambuco (Parque Nacional do Catimbau, na parte que abrange o município de Buíque - PE). 73
- Figura 2. Esquemas das flores das espécies de *Pilosocereus* (Cactaceae) estudadas. 74
(A) *Pilosocereus catingicola* (B) *P. chrysostele* (C) *P. gounellei* (D) *P. pachycladus*.
- Figura 3. *Pilosocereus catingicola*. (A) hábito. (B) flor em vista lateral e (C) frontal. 75
(D), (E) e (F) visitas de *Lonchophylla mordax* (Glossophaginae). Observe o pólen depositado no pescoço e no focinho em (D) e (E).
- Figura 4. Figura 4. *Pilosocereus chrysostele*. (A) hábito. (B) flor em vista frontal. 76
Visitas de *Glossophaga soricina* (C) e (D) *Lonchophylla mordax*.
- Figura 5. *Pilosocereus gounellei*. (A) hábito. Vistantes florais (B-F). (B) *Erinnys ello ello*. (C) e (D) *Cocytius antaeus*. (E) *Agrius cingulatus* e (F) Noctuidae não identificado. 77
- Figura 6. Figura 6. *Pilosocereus pachycladus*. (A) hábito. (B) flor em vista frontal. 78
(C) aproximação para visita de *Agrius cingulatus* e (D) visita de *Erinnys ello ello*. (E) visitas de *Glossophaga soricina* e notar em (F) contato de estigma com o torax.

LISTA DE FIGURAS DO SEGUNDO MANUSCRITO

- Figura 1. *Pilosocereus tuberculatus*. (A) hábito. (B) flor em vista lateral e (C) ventral. (D) *Lonchophylla mordax* (Glossophaginae) visitando uma flor no início da antese e (E) após coletar néctar em uma flor aberta. Observe o pólen depositado no pescoço e no focinho. **105**
- Figura 2. Produção de néctar e frequência de visitas. A. Média do volume e concentração de néctar em *Pilosocereus tuberculatus* durante a antese e frequência de visitantes florais (n=15); B. Correlação de Spearman entre o volume de néctar e as visitas de morcegos (p=0,049). **106**

LISTA DE FIGURAS DO TERCEIRO MANUSCRITO

- Figura 1. Diagrama climático médio para a região do Parque Nacional do Catimbau, com precipitação histórica (1973 a 1990) e dados do período de estudo (2003 a 2006), modificado de Walter & Lieth (1960) (Fonte: Dados de temperatura e precipitação: Instituto Tecnológico de Pernambuco). 127
- Figura 2. Diagrama climático médio para a região da Fazenda Dona Soledade (período de 1911 a 1990), modificado de Walter & Lieth (1960) (Fonte: Unidade Acadêmica Ciências Atmosféricas da UFCG). 128
- Figura 3. Seqüenciamento fenológico da floração/frutificação das oito espécies de Cactaceae estudadas ao longo do ano. A) Espécies ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau; B) Espécies ocorrentes na Fazenda Dona Soledade. Os meses achureados indicam a estação chuvosa das áreas de estudo. As barras cinza indicam a presença da fenofase e as negras, o pico. As linhas separam as espécies esfingófilas (acima) das quiropterófilas (abaixo). 129
- Figura 4. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Cereus albicaulis*, Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006). 130
- Figura 5. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Harrisia adscendens*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006). 131
- Figura 6. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006). 132
- Figura 7. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*/Fazenda Dona Soledade (jan/2006-mar/2007). 133
- Figura 8. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus tuberculatus*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006). 134

- Figura 9. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis*/ Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006). 135
- Figura 10. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus chrysostele*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006). 136
- Figura 11. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis*/Fazenda Dona Soledade (jan/2006-mar/2007). 137

LISTA DE TABELAS DO PRIMEIRO MANUSCRITO

- Tabela 1. Principais diferenças entre as quatro espécies de *Pilosocereus* 79
(Cactaceae).
- Tabela 2. Polinização seletiva e formação de frutos em quatro espécies de 80
Pilosocereus com ou sem a presença de *Trigona spinipes*.

LISTA DE TABELAS DO SEGUNDO MANUSCRITO

- Tabela 1. Sistemas de cruzamentos e formação de frutos e sementes em *P.* 107
tuberculatus.
- Tabela 2. Polinização seletiva e formação de frutos em *P. tuberculatus* com ou sem 108
a presença de trigonas. PN=polinização natural.

1. APRESENTAÇÃO

A família Cactaceae possui cerca de 124 gêneros e 1.438 espécies, distribuídas nas regiões tropicais do Novo Mundo (Hunt et al. 2006), ocorrendo principalmente em áreas quentes e secas. O Brasil é considerado o terceiro maior centro de diversidade das Cactaceae, onde cerca de $\frac{3}{4}$ das espécies são endêmicas, totalizando 162 espécies nativas (Taylor, 1991; Zappi, 1994; Taylor & Zappi, 1989; 2004). São plantas geralmente xerofíticas, áfilas, com caule e ramos suculentos e fotossintetizantes, espinhosos, flores solitárias e vistosas. Segundo Rocha & Agra (2002) a dominância ou subdominância de espécies de Cactaceae na fisionomia vegetacional da Caatinga do Nordeste do Brasil, principalmente dos gêneros *Cereus*, *Pilosocereus* e *Tacinga*, tem sido de grande importância na manutenção da fauna local.

As cactáceas também apresentam grande importância econômica, principalmente pelo valor medicinal, ornamental e forrageiro (Rocha & Agra, 2002; Agra *et al.*, 2006; Andrade *et al.* 2006a, b). No que diz respeito à agropecuária regional, algumas espécies são utilizadas para alimentação de bovinos, caprinos e ovinos, principalmente na época de estiagem. Andrade-Lima (1966) destacou *Cereus jamacaru* DC. entre as espécies nativas utilizadas para esse fim. No que diz respeito à utilização de Cactaceae por sertanejos, Andrade *et al.* (2006a, b), comprovaram que, dentre as conexões seres humanos/plantas no Semi-árido, destaca-se a conexão de múltiplo uso com cactáceas, uma vez que estas plantas são utilizadas pelas populações rurais como recursos medicinais, alimentares, ornamentais, estéticos, domésticos e místicos.

Pertencente à tribo Cereeae da subfamília Cactoideae, o gênero *Pilosocereus* é o maior da tribo em número de espécies e o que apresenta maior representatividade para o Brasil, com cerca de 35 espécies distribuídas desde o México ao Paraguai. Este gênero diferencia-se das outras Cactaceae por apresentar flores relativamente curtas, tubo floral glabro e liso, e frutos depresso-globosos, com restos do perianto enegrecidos, pendentes, com pericarpo deiscente por fendas laterais ou centrais irregulares e polpa funicular sólida, alva ou colorida (Zappi, 1994).

Os atributos florais descritos para *Pilosocereus*, associados à densa presença de tricomas ou cerdas e a antese noturna de suas flores têm levado alguns autores a sugerir que

o grupo apresenta polinização por morcegos (Barthlott, 1988; Zappi, 1994). Ao analisar certos tipos de cefálios densos em *Pilosocereus*, Barthlott (1988) sugere que estas estruturas estejam associadas à polinização por morcegos, cujas asas estariam protegidas do choque com os espinhos através da presença copiosa de tricomas ou cerdas macias nessas regiões floríferas modificadas. Isto foi reforçado após o longo estudo realizado por Zappi (1994) para o gênero *Pilosocereus* no Brasil, observando que este grupo apresentava polinização por morcegos, sendo lançadas duas hipóteses para a síndrome de quiropterofilia no gênero.

A quiropterofilia em espécies de *Pilosocereus* tem sido comprovada por alguns estudos recentes (Locatelli *et al.* 1997; Rocha *et al.*, 2007). No Brasil, as espécies de *Pilosocereus* ocorrem em uma série de ambientes diversos, com um maior domínio na Caatinga, que de acordo com Taylor & Zappi (2002), apresenta oito espécies deste gênero endêmicas desse bioma.

Esta tese está constituída por uma revisão de literatura comentando as principais publicações relacionadas com a fenologia e a biologia da polinização e da reprodução de espécies de Cactaceae e por três capítulos: o primeiro consta do estudo da biologia floral e reprodutiva de quatro espécies de *Pilosocereus* na Caatinga. Dessas espécies, com exceção de *P. catingicola*, as demais, *P. chrysostele*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*, são endêmicas de Caatinga. O capítulo II abrange um estudo de caso envolvendo a biologia floral e reprodutiva de *Pilosocereus tuberculatus*, outra cactaceae quiropterófila endêmica de Caatinga e, finalmente, o capítulo III trata da fenologia reprodutiva de espécies quiropterófilas e esfingófilas da família em duas áreas de Caatinga no Nordeste do Brasil.

Espera-se contribuir para o conhecimento da fenologia e biologia floral e reprodutiva da família Cactaceae, especialmente do gênero *Pilosocereus* no contexto da caatinga nordestina, levando-se em consideração o elevado processo de desmatamento desse bioma e a importância destas espécies nas interações mutualísticas.

2. REVISÃO DE LITERATURA: Fenologia, polinização e sistema reprodutivo em Cactaceae.

Com o objetivo de reunir e discutir as informações disponíveis na literatura sobre fenologia, polinização, sistema reprodutivo e temas afins sobre a família Cactaceae, foram revisadas 71 referências bibliográficas. Levando-se em consideração todas as espécies de Cactaceae atualmente válidas e incluindo aquelas sinonimizadas (Hunt *et al.* 2006), cerca de 7% do total de espécies da família já foram estudadas quanto ao tipo de polinizadores ou com relação ao sistema reprodutivo (Tabela 1).

Porém, muitos dos trabalhos publicados referem-se a observações esporádicas realizadas em determinadas espécies ou a inferências sobre prováveis polinizadores baseadas nos atributos florais (Porsh, 1939; Alcorn *et al.*, 1959, 1962; McGregor *et al.*, 1959, 1962; Vogel, 1968; Leuenberger, 1976; Grant & Grant, 1979a, b; Grant *et al.*, 1979; Dobat & Peikert-Holle, 1985).

A presente fundamentação teórica está estruturada em uma seqüência cronológica dos principais estudos que abordam a fenologia e os diferentes sistemas de polinização e reprodutivo para a família Cactaceae.

2.1. Fenologia

Poucas informações existem a respeito da fenologia de floração enfocando espécies da família Cactaceae, e, quando existentes, estão dispersas em trabalhos cuja ênfase maior é a biologia da polinização, sendo realizados com espécies isoladas (Grant & Grant, 1979a, b; Fleming *et al.*, 1994, 2001; Silva & Sazima, 1995; Nassar *et al.*, 1997; Petit & Pors, 1995; Petit, 1997; Locatelli & Machado, 1999a, b; Nassar & Ramirez, 2004; Colaço *et al.*, 2006). Segundo estes autores, a família Cactaceae apresenta diferentes padrões de floração anual, contínuo, bimodal ou irregulares.

A maioria dos estudos realizados encontra-se fora do Brasil, sendo dois para a Venezuela (Petit & Pors, 1995; Nassar *et al.*, 1997) e México (Fleming *et al.*, 2001; Méndez *et al.*, 2005) e um para a Colômbia (Ruiz *et al.*, 2000). Para o Brasil, em uma mesma área da Caatinga pernambucana, Locatelli & Machado (1999b) observaram a

sobreposição da floração em duas espécies de Cactaceae ornitófilas: *Melocactus zehntenri* (Britton & Rose) Luetzelb. e *Tacinga palmadora* (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy.

Ao estudar *Pterocereus gaumeri* [= *Pachycereus gaumeri* Britton & Rose] no México, Méndez *et al.* (2005) observaram que a espécie apresenta floração com intervalos regulares, ocorrendo principalmente na estação seca, o que, de acordo com os autores, estaria favorecendo a presença de seus visitantes na área durante todo o ano.

Os únicos estudos feitos especificamente sobre fenologia na família foram realizados nesta década. O primeiro por Ruiz *et al.* (2000) e duas teses mais recentes e ainda não publicadas (Quirino, 2006; Lima, 2007). No trabalho desenvolvido por Ruiz *et al.* (2000), os autores estudaram a fenologia de quatro Cactaceae colunares: *Cereus hexagonus* (L.) Mill., *Pilosocereus* sp., *Monvillea cf. smithiana* [= *Praecereus euchlorus* ssp. *diffusus* (Britton & Rose) N.P. Taylor] e *Stenocereus griseus* (Haw.) Britton & Rose, em Tatacoa, região dos Andes na Colômbia. Segundo os estudos, a floração de todas as espécies foi prolongada e as mesmas mostraram padrões bimodais, multimodais ou irregulares, não havendo correlação significativa entre a precipitação e a formação de flores e frutos. Além disso, os autores ainda destacam que, as diferenças no período de floração e frutificação das espécies de Cactaceae estudadas, propiciam a alimentação de pelo menos doze espécies de aves e três de morcegos, favorecendo a presença contínua desses animais na área.

Estudando a fenologia de uma área de Caatinga no Cariri Paraibano, Quirino (2006) contemplou em seu trabalho cinco espécies de Cactaceae: *Cereus jamacaru* DC., *Melocactus zehntenri* (Britton & Rose) Luetzelb., *Pilosocereus chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D. Rowley, *P. gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley e *Tacinga inamoena* (K. Schum.) N.P. Taylor & Stuppy, concluindo que a floração das espécies varia de anual a contínua, com duração de breve a longa. Entretanto, para as espécies pertencentes ao mesmo gênero, como foi o caso das do gênero *Pilosocereus*, observou-se que os padrões de floração e frutificação foram semelhantes, o que segundo a autora poderia estar sendo influenciado por fatores endógenos, a exemplo das relações filogenéticas.

Mais recentemente, Lima (2007) avaliou os padrões fenológicos de cinco espécies de Cactaceae (*Arrojadoa rhodantha* (Guerke) Britton & Rose, *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru*, *Harrisia adscendens* (Guerke) Britton & Rose, *Pilosocereus gounellei* (F.A.C.

Weber) Byles & G.D. Rowley subsp. *gounellei* e *Tacinga palmadora* (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy) na RPPN Maurício Dantas, no semi-árido Pernambucano, localizada nos municípios de Betânia e Floresta. Os resultados foram relacionados principalmente com a precipitação, concluindo que, com exceção de *Tacinga palmadora*, nenhuma das espécies estudadas apresentou correlação com a precipitação. Sendo que a maioria floresce e frutifica sempre no final da estação seca para o início do período chuvoso.

2.2. Polinização e sistema reprodutivo

O primeiro autor a estudar a polinização em Cactaceae foi Porsch (1939), que estabeleceu cinco classes florais para a família, adotando aspectos relacionados ao horário da antese, morfologia floral e os visitantes observados. Quanto aos visitantes, as espécies de Cactaceae foram classificadas em cinco categorias: 1) visitadas por insetos que não abelhas, 2) visitadas por abelhas, 3) visitadas por aves, em sua maioria beija-flores, 4) visitadas por esfingídeos e 5) visitadas por morcegos. Grande parte das espécies foi incluída nestas cinco categorias, baseadas apenas em comparações da morfologia de suas flores com as de outras espécies onde os seus visitantes florais já eram inferidos.

2.2.1. Melitofilia

Para Vogel (1990), na família Cactaceae predomina a síndrome de melitofilia, a qual abrange um total de 58% das espécies. No entanto, verifica-se que o número de trabalhos efetivamente publicados com esta síndrome na família ainda é inferior ao percentual estimado por Vogel (Peebles & Parker, 1946; Alcorn *et al.*, 1959; Schmidt & Buchmann, 1986; Spears, 1987; Macfarland *et al.*, 1989; Hoffman, 1992; Fleming *et al.*, 1994; Weiss, 1994; Schlindwein & Wittmann, 1995, 1997; Mandujano *et al.*, 1996; Osborn *et al.*, 1997; Viana *et al.*, 2001; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Entre os principais gêneros de Cactaceae com espécies polinizadas por abelhas, podemos destacar: *Brasiliopuntia*, *Echinocereus*, *Ferocactus*, *Opuntia*, *Pereskia*, *Rhipsalis*, entre outros.

Muitos trabalhos sobre melitofilia em Cactaceae discutem a polinização por abelhas na espécie *Carnegiea gigantea* (Engelmann) Britton & Rose (Peebles & Parker, 1946; Alcorn *et al.*, 1959; Schmidt & Buchmann, 1986). No primeiro estudo realizado para esta espécie, Peebles & Parker (1946) constataram que esta planta possui flores com antese

noturna e fechamento por volta do final da manhã seguinte, afirmando que a sua polinização era realizada principalmente por insetos. Em 1959, Alcorn e colaboradores concluíram que *C. gigantea* dependia da polinização cruzada e que as abelhas que a visitavam influenciavam na formação de frutos e sementes. Schmidt & Buchmann (1986) realizaram um dos primeiros trabalhos com abordagem sobre a quantidade de pólen produzido por *Carnegiea gigantea* e a quantidade utilizada por *Apis mellifera*, a qual foi considerada pelos autores como polinizador oportunista. Posteriormente, foi constatada a polinização dessa espécie por morcegos (Faegri & van der Pijl, 1979), o que será apresentado mais adiante.

Nos Estados Unidos foram realizadas pesquisas recentes sobre a biologia da polinização por abelhas em espécies do gênero *Opuntia* (Spears, 1987; Macfarland *et al.*, 1989; Osborn *et al.*, 1997). Estudando a polinização de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw., na costa da Flórida, Spears (1987) evidenciou que esta espécie era polinizada por abelhas poliléticas e oligoléticas, podendo haver maior seletividade dos polinizadores efetivos, uma vez que as plantas que habitavam uma ilha a 10 km da costa, recebiam menor número de visitantes quando comparadas com as populações continentais.

O trabalho de Macfarland *et al.* (1989), realizado no sudeste do Colorado, com a espécie *Opuntia imbricata* (Haw.) DC., registrou, por sua vez, abelhas dos gêneros *Diadasia* e *Lithurge* como polinizadores efetivos. No entanto, o único estudo comparando os atributos florais, sistema reprodutivo e polinizadores neste gênero, foi realizado por Osborn *et al.* (1997), com as espécies *Opuntia polyacantha* Haw. e *O. phaeacantha* Engelm., no sudeste do Colorado, os quais concluíram que ambas espécies eram polinizadas pelas abelhas dos gêneros *Diadasia*, *Lithurge*, *Melissodes*, *Bombus*, *Agapostemon* e *Megachile*, todas competindo na área de estudo pelos recursos florais oferecidos pelas duas espécies de Cactaceae.

O sistema reprodutivo de *Echinocereus coccineus* Engelm. foi estudado por Hoffman (1992), em uma área de Chihuahua no Novo México, onde foi constatado que este cacto possuía indivíduos com flores estaminadas e bissexuais, isto é, andromonóicas, fato pouco comum para a família Cactaceae, tendo como principais polinizadores duas espécies de abelhas.

Fleming *et al.* (1994) realizaram no deserto de Baia Kino, no México, o estudo sobre o sistema reprodutivo de *Pachycereus pringlei* (Watson) Britton & Rose, detectando que esta espécie apresenta indivíduos com três tipos florais: estaminados (26%), pistilados (45%) e bissexuais (29%), isto é trióica, concluindo que as abelhas são os polinizadores efetivos e responsáveis pela manutenção destes tipos florais nessa Cactaceae.

Fora da região Neotropical, em Israel, Weiss (1994) estudando uma população cultivada de *Cereus peruvianus* Mill. [= *C. hildmannianus*] verificou que os seus principais visitantes eram as abelhas *Apis mellifera* e *Xylocopa pubescens*. Entretanto, trabalhos apontam para a relação deste gênero com a síndrome de esfingofilia (Silva & Sazima, 1995; Locatelli & Machado, 1999b). No caso do estudo de Weiss (1994), a ausência de esfingídeos visitando esta planta pode ter ocorrido provavelmente foi o fato da espécie ter sido estudada em cultivo na Ásia Ocidental.

No Brasil, os únicos estudos realizados com espécies melitófilas de Cactaceae foram realizados por Schlidwein & Wittmann (1995, 1997). Em 1995, estes autores reportaram a frequência relativa de contato com o estigma durante a visita das abelhas nas flores de 15 espécies de Cactaceae no Sul do Brasil. Com exceção da espécie *Echinopsis oxygona* (Link) Zuccarini ex Pfeiff. & Otto, que foi reportada como esfingófila, e das espécies de *Opuntia*, que são polinizadas por abelhas oligoléticas, as demais compartilham os mesmos polinizadores principais (*Arhygososage cactorum*, *Saracolletes rugata* e *Ancyloscelis fiebrigi*). Os mesmos autores, em 1997, analisaram no Sul e Sudeste do Brasil, duas espécies de *Opuntia*: *Opuntia brunneogemmia* [= *Opuntia monacantha* Haw.] e *O. viridirubra* (F. Ritter) P.J. Braun & E. Pereira, destacando a importância do movimento dos estames no gênero, que nessas plantas dificulta a coleta de pólen pelos visitantes que não sejam os polinizadores efetivos. Nestas duas espécies de *Opuntia*, os agentes polinizadores são as abelhas *Ptilothrix fructifera*, *Lithurgus rufiventris* e *Cephalocolletes rugata*.

Ao estudarem, em dois tipos vegetacionais no sudeste de Chihuahua no México, a influência do sistema reprodutivo de *Opuntia rastrera* Weber, Mandujano *et al.* (1996) observaram que essa espécie é autocompatível, com suas flores sendo visitadas e polinizadas por insetos, principalmente abelhas solitárias dos gêneros *Diadasia* e *Lithurge*.

Viana *et al.* (2001), ao estudarem a espécie *Trichocereus pasacana* [= *Echinopsis atacamensis* subsp. *pasacana* (F.A.C. Weber) G. Navarro] no Parque Nacional de “Los

Cardones”, na Argentina, detectaram que, apesar deste cacto possuir flores com antese noturna, os seus visitantes eram diurnos e que seus principais polinizadores eram as abelhas dos gêneros *Xylocopa* (Apidae) e *Osmia* (Megachilidae). No caso do estudo de Viana *et al.* (2001), a ausência de visitantes noturnos nesta planta pode ter ocorrido pelo fato da área encontrar-se bastante perturbada.

Recentemente, foi realizado por Reyes-Agüero *et al.* (2006) a revisão da biologia reprodutiva de *Opuntia* para as Américas, gênero fortemente associado com polinização por abelhas, em que os autores sugerem, tomando por base as informações sobre distribuição, dispersão e processos de multiplicação, que este grupo seria provavelmente o de maior sucesso para a família, referindo a sua coevolução com as abelhas dos gêneros *Diadasia* e *Lithurge*.

2.2.2. Ornitofilia

Os gêneros de Cactaceae que possuem espécies com flores associadas à polinização por aves são *Arrajadoa*, *Cleistocactus*, *Melocactus*, *Opuntia*, *Schlumbergera* e *Tacinga*. Dentre as principais características florais associadas a esta síndrome, destacam-se: elementos petalóides de coloração forte, corola tubulosa, ausência de odor e distância entre órgãos sexuais e a fonte de alimento (Faegri & van der Pijl, 1979). O mais interessante é que a maior parte dos trabalhos publicados sobre ornitofilia em Cactaceae foi realizada no Brasil (Buzzato, 1995; Raw, 1996; Locatelli & Machado, 1999a; Aona *et al.*, 2006; Colaço *et al.*, 2006), sendo talvez o sistema de polinização mais estudado para família no país.

Em seu estudo sobre o gênero *Pilosocereus* para o Brasil, Zappi (1994) sugeriu que algumas espécies deste gênero podem receber visitas de beija-flores de bico curto, a exemplo de *P. gounellei* ssp. *zehntneri* (Britton & Rose) Zappi, que tinha em quase todas as flores uma abertura lateral no seu tubo, feita por estas aves. Neste caso estes beija-flores estariam atuando como pilhadores e não como polinizadores.

Para a biologia floral e reprodutiva de Cactaceae da Mata Atlântica, foi encontrada uma única referência (Buzato, 1995) envolvendo *Schlumbergera opuntoides* (Loefgren & Dusen) Hunt em Campos do Jordão-SP, onde a autora propõe que esta seja polinizada por beija-flores, devido principalmente aos atributos florais e às informações disponíveis sobre a biologia da polinização, porém não foram observados visitantes.

Para a Caatinga, o primeiro estudo envolvendo uma Cactaceae ornitófila foi realizado por Raw (1996), que abordou a polinização de uma população de *Melocactus salvadorensis* Werderm. em uma área na região sul bahiana, registrando as visitas do beija-flor *Chrysolampys mosquitus*, o qual possuía comportamento territorialista.

Locatelli e Machado (1999a), ao estudarem a biologia floral de *Melocactus zehntenri* (Britton & Rose) Luetzelb. e *Opuntia palmadora* [= *Tacinga palmadora* (Britton & Rose) N.P. Taylor & Stuppy no município de Alagoinha-PE, região de Caatinga, constataram que estas duas espécies eram ornitófilas e que partilhavam os mesmos polinizadores.

Recentemente, foram realizados estudos sobre espécies ornitófilas de Cactaceae ocorrentes em Campo Rupestre da Chapada Diamantina na Bahia (Aona *et al.*, 2006; Colaço *et al.*, 2006). De acordo com Aona *et al.* (2006), *Micranthocereus flaviflorus* Buinning & Brederoo e *M. streckeri* Heek & Crieckinge, ambas com flores de antese noturna e duração de aproximadamente de 36 horas, apresentam características de ornitofilia, sendo polinizadas pela mesma espécie de beija-flor (*Clorostilbon aureoventris*).

No trabalho de Colaço *et al.* (2006), foi abordada a biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buinning & Brederoo e *M. paucispinus* Heimen & Paul, onde os autores detectaram que estas espécies apresentavam características típicas de ornitofilia e que eram visitadas por borboletas e beija-flores, neste último caso principalmente por *Clorostilbon aureoventris*, que apresentou 82 e 89% do total de visitas para *M. paucispinus* e *M. glaucescens*, respectivamente.

Os únicos estudos sobre ornitofilia registrados fora do Brasil são Nassar & Ramirez (2004) e Nassar *et al.* (2007). O primeiro estudo foi realizado em duas regiões áridas na Venezuela, tratando da biologia da polinização e reprodutiva de *Melocactus curvispinus* Pfeiff., no qual os autores afirmam que esta espécie apresenta diversas características florais de ornitofilia, incluindo antese diurna, perianto vermelho vistoso, flores tubulares, inodoras, com câmara nectarífera basal, sendo o principal visitante e polinizador *Leucippus fallax* (Trochillidae). No segundo, os autores estudaram duas espécies de *Melocactus* nos Andes venezuelanos (*M. andinus* e *M. schatzlii*), observando que *M. schatzlii* era visitado por quatro espécies de beija-flores, enquanto *M. andinus* recebia visita de apenas uma, o que tornava esta última ameaçada de extinção, uma vez que ambas eram auto-incompatíveis.

2.2.3. Esfingofilia

Diversos gêneros de Cactaceae (*Cereus*, *Discocactus*, *Epiphyllum*, *Harrisia*, *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Trichocereus*) estão provavelmente relacionados à polinização por esfingídeos. As flores dessas espécies são relativamente grandes, com antese noturna, tubo longo, elementos petalóides esbranquiçados e exalam fragrância adocicada. Embora esta síndrome floral seja freqüente na família, são escassos os estudos que abordam espécies brasileiras.

O primeiro trabalho a focar detalhadamente a esfingofilia em Cactaceae foi realizado por Haber (1983), que estudou a biologia floral de *Hylocereus costaricensis* (Weber) Britton & Rose, na Costa Rica, concluindo que esta espécie era polinizada pelo esfingídeo *Manduca rustica*, que adentra a corola para retirar o néctar, contactando as estruturas reprodutivas da flor, realizando a polinização.

Ao analisar na Serra do Japi-SP a biologia reprodutiva de *Cereus peruvianus* [= *C. hildmannianus*], Silva & Sazima (1995) consideraram esta espécie como esfingófila e polinizada pelos esfingídeos *Agrius cingularis* e *Manduca rustica*. Neste trabalho os autores também concluem que *C. peruvianus* [= *C. hildmannianus*] é uma espécie dicogâmica, na qual a deiscência das anteras ocorre anteriormente à fase receptiva do estigma (protandria), sendo este o primeiro caso registrado na família Cactaceae para o Brasil, concordando com as observações feitas por Porsch (1939) para a espécie *Cereus jamacaru* DC.

São escassos os trabalhos que tratam da polinização realizada por mariposas em Cactaceae epifíticas, destacando-se o de Barthlott *et al.* (1997) que estudaram em áreas de Florestas Tropicais nas amazônias brasileira, colombiana e peruana, a espécie *Selenicereus wittii* (K. Schum.) Rowley, evidenciando que suas grandes flores eram noturnas, ficavam suspensas em ramos principais alongados, possuíam cheiro adocicado e que eram visitadas exclusivamente por duas espécies de esfingídeos (*Amphimoena walkeri* e *Cocytius cruentus*). Os autores concluíram que esta era mais uma espécie vegetal bastante importante na alimentação e manutenção desses insetos nas áreas estudadas.

Para a Restinga, existem poucos trabalhos com Cactaceae, dentre os quais podemos destacar o de Locatelli & Machado (1999b), que realizaram na Paraíba um estudo sobre a biologia floral de *Cereus fernambucensis* Lem., cacto de flores noturnas, que se mantinham

abertas até as 6 horas da manhã seguinte, possibilitando a visita de diferentes grupos animais, sendo os esfingídeos seus polinizadores efetivos.

Recentemente, foi realizado por Aona *et al.* (2006) o estudo da biologia floral de *Micranthocereus purpureus* (Guerke) Ritter, espécie de flores noturnas, em uma área de Campo Rupestre na Chapada Diamantina na Bahia, onde foram observadas visitas de três espécies de esfingídeos (*Agrius cingulata*, *Erynnis alope* e *E. ello*) e de um morcego (*Lonchophylla mordax*), sendo as visitas deste último menos freqüentes do que as das mariposas.

2.2.4. Quiropterofilia

As flores de Cactaceae que apresentam antese noturna, perianto robusto, elementos petalóides esbranquiçados, forma tubular-bojuda, odor desagradável e néctar em abundância, estão associadas à polinização por morcegos. Estas características de flores quiropterófilas estão presentes em alguns gêneros da família como: *Coleocephalocereus*, *Facheiroa*, *Lemaireocereus*, *Leocereus*, *Lophocereus*, *Neobuxbaumia*, *Pilosocereus*, *Stenocereus* e *Weberocereus*.

A ocorrência desta síndrome foi mencionada pela primeira vez na família Cactaceae por Porsch (1939), o qual observou visitas de morcegos em duas espécies de *Pilosocereus*: *P. arrabidae* (Lem.) G.D. Byles & Rowley e *P. leucocephalus* (Pos.) G.D. Byles & Rowley. Porém, só em 1962, foram realizadas por Moran as primeiras observações de campo detalhadas sobre esta síndrome em Cactaceae, abordando a biologia da polinização em *Pachycereus pringlei* (Watson) Britton & Rose, espécie ocorrente no sul da Califórnia e polinizada por morcegos.

A espécie *Carnegie gigantea* (Engelmann) Britton & Rose (cacto “Saguaro”) foi estudada por Faegri & Pijl (1979), sendo observado que a mesma possui a síndrome de quiropterofilia e não de melitofilia como havia sido citado em outros trabalhos já mencionados no item relativo à melitofilia (Peebles & Parker, 1946; Alcorn *et al.*, 1959; Schimidt & Buchmann, 1986).

Lemke (1984) relata a relação existente entre o comportamento de forrageamento do morcego *Glossophaga soricina* e o recurso disponível em cinco espécies de plantas (incluindo *Cereus atroviridis* = *Cereus repandus* (L.) Mill.), observando que estes

morcegos favoreciam a polinização cruzada nessas espécies, uma vez que apresentavam comportamento “trapline”, ou seja, realizavam uma rota regular de coleta de néctar nas flores. Na importante obra que revisa a síndrome de quiropterofilia (Dobat & Peikert-Holle, 1985) as flores de algumas espécies de *Pilosocereus* são mencionadas como exemplo para família dessa síndrome.

Ao analisar a presença de cefálios densos em *Pilosocereus*, Barthlott (1988) sugere que estas estruturas estejam associadas à polinização por morcegos, cujas asas estariam protegidas do choque com os espinhos através da presença copiosa de tricomas ou cerdas macias nessas regiões floríferas modificadas. Isto foi reforçado após o longo estudo realizado por Zappi (1994) para o gênero *Pilosocereus* no Brasil, observando que este grupo apresentava adaptações para a polinização por morcegos, porém nem todas as espécies apresentavam cefálios desenvolvidos. Existe a possibilidade de que algumas espécies cujas aréolas floríferas lanosas ou dotadas de cerdas pouco pungentes (chegam a formar regiões diferenciadas como pseudo-cefálios), possam apresentar uma ligação com polinização por grandes morcegos, funcionando como um campo de pouso, pois segundo a autora, estes não conseguiriam retirar o néctar pairando no ar.

Por outro lado, espécies com flores desprovidas de tricomas, mas expostas e alongadas seriam visitadas por um grupo de morcegos bastante pequenos e leves (Glossophaginae), capazes de coletar néctar sem pousar, possibilitando que os morcegos visitassem as flores sem tocar nos espinhos dos ramos. A autora sugere que estas adaptações podem estar ligadas ao habitat ocupado pelas espécies de *Pilosocereus*, sendo que aquelas dotadas de cefálios e pseudocefálios parecem estar associadas a habitats abertos, enquanto os táxons com flores nuas parecem ocorrer em habitats florestais, e que a distribuição das espécies pode estar relacionada à disponibilidade de habitats para os morcegos que as polinizam.

Sahley (1996), estudando em uma área dos Andes no Peru a relação existente entre o recurso floral disponível em *Weberbauerocereus weberbaueri* (K. Schum. ex Vaupel) Backeb. e a partilha com seus dois grupos de polinizadores: um noturno (o morcego *Platylina genovesium*) e outro diurno (os beija-flores: *Patagona gigas* e *Rhodopis vesper*), conclui que os morcegos são os principais polinizadores. Mas quando estes estão ausentes, devido às intempéries da natureza (a exemplo de fenômenos como o “El Niño”), os beija-

flores atuam como polinizadores eficientes, com uma taxa de formação de frutos bastante significativa para esta espécie de cacto.

Analisando a relação existente entre o recurso floral disponível em *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeb., com dois morcegos nectarívoros, *Leptonycteris curasoae* Miller e *Choeronycteris mexicana* Tschudi, principais polinizadores e dispersores, Valiente-Banuet *et al.* (1996) evidenciaram a importância da interação existente entre planta e animal, associando o efeito da floração dessa planta com a distribuição e migração de morcegos nectarívoros, responsáveis pela abundante distribuição dessa Cactaceae colunar em uma região árida do vale de Tehuacan, no Estado de Puebla-México.

Porém, apesar do gênero *Pilosocereus* ser um dos mais expressivos para o Brasil em número de espécies, existe apenas dois estudos, um deles realizado por Locatelli *et al.* (1997) sobre, a biologia floral de *Pilosocereus catincola* (Guerke) Byles & Rowley para a Restinga paraibana, sendo constatada sua polinização pelo morcego glossofagíneo *Glossophaga soricina*.

Pettit & Freeman (1997), examinando a produção de néctar (concentração, volume e conteúdo energético) em duas espécies simpátricas de cactos colunares (*Stenocereus griseus* (Haw.) Buxbaum e *Subpilocereus repandus* (= *Cereus repandus* (L.) Mill.) da ilha de Curaçao nas Antilhas Holandesas, verificaram que não existe competição entre os polinizadores (morcegos), o que, segundo os autores, poderia estar promovendo a coexistência dessas duas espécies de cactos.

Para Ruiz & Santos (1997), as relações existentes entre o morcego *Glossophaga longirostris* e as cactáceas colunares nas zonas inter-andina de La Tacacoa e Huila na Colômbia, determinaram a dieta e o padrão reprodutivo desse morcego, indicando que este consumiu 53% do pólen de Cactaceae e 41% dos frutos de *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxbaum, e em menor quantidade em uma espécie de *Pilosocereus*. Estes autores citam que as diferenças encontradas na dieta e nos períodos reprodutivos das duas populações desse morcego podem ser um reflexo de diferenças na distribuição temporal e espacial das fontes de alimento, tendo esse glossofagíneo uma interação bastante estreita com o cacto *S. griseus*.

São poucos os trabalhos que tratam da polinização realizada por morcegos em Cactaceae epifíticas, destacando-se o de Tschapka *et al.* (1999) que estudaram em área de

Floresta Tropical na Costa Rica a espécie *Weberocereus tunilla* (Weber) Britton & Rose, evidenciando que suas grandes flores eram noturnas, ficavam suspensas em ramos principais alongados, exalavam odor desagradável e que eram visitadas apenas por três espécies de morcegos (*Glossophaga commissarisi*, *Hylonycteris underwoodi* e *Lichonycteris obscura*). Os autores concluíram que esta era mais uma espécie desse gênero polinizada por morcegos glossofagíneos.

Recentemente, em seu magnífico trabalho sobre a conservação de morcegos, Santos & Arita (2002) delimitaram a existência de seis áreas prioritárias para a conservação de morcegos nectarívoros do Novo Mundo (incluindo os cactofílicos), sendo duas delas no Brasil: a região sul-oriental e amazônica.

Estudando a espécie *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm. ex S. Watson) Britton & Rose no deserto de Sonora no México, Molina-Freaner *et al.* (2004) concluíram que esta espécie era auto-incompatível e apresentava visitantes noturnos (morcegos) e diurnos (beija-flores e abelhas), sendo que no tratamento que excluía os visitantes diurnos, a eficiência dos morcegos na formação de frutos foi de 58% para esta espécie.

No entanto, é importante destacar que, a maior parte dos trabalhos publicados sobre quiropterofilia em Cactaceae foi realizada no México (Valiente-Banuet, 1997a, 1997b, 2007). Para Valiente-Banuet *et al.* (1997a) as espécies de Cactaceae *Pachycereus weberi* (J.M. Coult.) Backeb. e *Pilosocereus chrysacanthus* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Byles & G.D. Rowley, abundantes no Vale de Tehuacán, apresentam total dependência aos morcegos para formação de seus frutos, que neste caso atuam como eficientes vetores de pólen e realizam rotas de migração nessa região de acordo com a oferta dos recursos oferecidos pelas populações dessas plantas. Ao documentar a biologia floral de duas espécies de cactos gigantes encontradas no vale de Tehuacán no México, Valiente-Banuet *et al.* (1997b) observaram que as flores de *Neobuxbaumia macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson e *N. mezcalaensis* Bravo possuem antese noturna, são auto-incompatíveis e polinizadas por três espécies de morcegos nectarívoros (*Cheronycteris mexicana*, *Leptonycteris curasoae* e *L. nivalis*). Enquanto que, o mais recente exemplo de espécie de Cactaceae visitada por morcegos, foi estudado por Valiente-Banuet *et al.* (2007), com a espécie hemiepífita *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose. Neste último trabalho, os autores constataram que esta espécie possui flores noturnas que, porém,

permanecem abertas durante 17 horas, possibilitando visitas tanto de polinizadores diurnos (abelha: *Apis mellifera*), quanto de noturnos (morcegos: *Chaeronycteris mexicana* e *Leptonycteris curasoae*), sendo estes últimos os polinizadores efetivos desta espécie, responsáveis por uma taxa de formação de frutos de 76,9%.

Por fim, o outro estudo com o gênero *Pilosocereus* no Brasil, foi realizado recentemente por Rocha *et al.* (2007), abordando a biologia floral e reprodutiva de *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley na Caatinga pernambucana, sendo constatada sua polinização pelos morcegos *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax* e pela abelha *Xylocopa grisescens*.

Tabela 1. Resumo dos principais trabalhos publicados sobre biologia da polinização e sistema reprodutivo em Cactaceae.

Espécie	Hábito	Local/Ambiente	Visitante/Polinizador	Sistema Reprodutivo	Referência
<i>Acanthocereus nudiflorus</i>	Colunar	Cuba	Morcegos	Auto-compatível?	Silva Taboada (1979)
<i>Armatocereus cartwrightianus</i> (Britton & Rose) Backeb. ex A.W. Hill	Colunar	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958)
<i>Armatocereus matucanensis</i> Backeb. ex A.W. Hill	Colunar	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958)
<i>Armatocereus procerus</i> Rauh & Backeb.	Colunar	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958); Vogel (1968)
<i>Armatocereus rauhi</i> Backeb.	Colunar	Norte do Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958); Vogel (1968)
<i>Armatocereus sp.</i>	Colunar	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958); Vogel (1968)
<i>Arthrocereus melanurus ssp. odurus</i> (F. Ritter) N.P. Taylor & Zappi <i>A. mello-barretoii</i>	Arbusto	Brasil	Esfingídeos	Auto-compatível?	Backeberg (1966); Vogel (1968)
<i>Calymmanthium substerile</i> F. Ritter	Colunar	Brasil	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966)
<i>Cereus fernambucensis</i> Lem.	Arbusto ou cespitosa	Restinga da Paraíba, Brasil	Esfingídeos	Auto-incompatível	Locatelli <i>et al.</i> (1999a)

<i>Cereus giganteus</i> Engelm. <i>Carnegiea gigantea</i>	Colunar	Deserto, México	Insetos; Abelhas; Morcegos	Auto-incompatível	Peebles & Parker (1946); Alcorn <i>et al.</i> (1959); Faegri & Pijl (1979)
<i>Cereus horrispinus</i> Backeb. <i>Subpilosocereus</i> <i>ottonis</i> <i>Subpilosus</i> <i>horrispinus</i>	Colunar	Colômbia; Venezuela	Morcegos	Auto-incompatível	Von Helversen (1981); Nassar <i>et al.</i> (1991, 1997)
<i>C. hildmannianus</i> K.Schum <i>Cereus peruvianus</i>	Epífita	Floresta Atlântica, São Paulo; Israel	Esfingídeos; Abelhas	Auto-incompatível	Silva & Sazima (1995) Weiss (1994)
<i>Cereus repandus</i> Haw. <i>Cereus atrovirides</i> <i>Subpilocereus</i> <i>repandus</i>	Colunar	--- Ilha de Curaçao, Antilhas Holandesas; Venezuela; Lagunillas, Venezuela	Morcegos	Auto-incompatível	Lemke (1984); Petit & Pors (1996); Petit & Freeman (1997) Nassar <i>et al.</i> (1991); Sosa & Soriano (1996)
<i>Cereus spp.</i>	Colunar	---	Esfingídeos	Auto-compatível?	Backeberg (1966)
<i>Cephalocereus</i> <i>columna-trajani</i> (Karw. ex Pfeiff.) K. Schum.	Colunar	Vale de Tehuacán, México;	Morcegos	Auto-incompatível	Valiente-Banuet <i>et al.</i> (1996)
<i>Corryocactus spp.</i>	---	---	Abelhas	Auto-compatível?	Rauh (1958)
<i>Echinocactus</i> <i>horizonthalonius</i> Lem.	Erva globosa	Deserto do México	Morcegos	Auto-incompatível	Álvarez & Gonzáles (1970); Gardner (1977)
<i>Echinocereus</i>	Colunar	Colorado, Novo	Abelhas	Auto-incompatível	Leuck & Miller (1982)

<i>chloranthus</i> (Engelm.) Rumpler		México e Texas, EUA			
<i>Echinocereus coccineus</i> Engelm.	Colunar	Deserto Chihuahuan, México	Abelhas; Beija-flores e morcegos	Auto-incompatível	Hoffman (1992); Scobell & Scott (2002)
<i>Echinocereus davisii</i> Engelm.	Colunar	Colorado, Novo México e Texas, EUA	Abelhas	Auto-incompatível	Leuck & Miller (1982)
<i>Echinocereus russanthus</i> Weniger	Colunar	Colorado, Novo México e Texas, EUA	Abelhas	Auto-incompatível	Leuck & Miller (1982)
<i>Echinocereus viridiflorus</i> Engelm.	Colunar	Colorado, Novo México e Texas, EUA	Abelhas	Auto-incompatível	Leuck & Miller (1982)
<i>Echinopsis atacamensis</i> ssp. <i>pasacana</i> (F.A.C. Weber) G. Navarro	Colunar	Parque Nacional de “Los Cardones”, Argentina	Abelhas	Auto-incompatível	Viana <i>et al.</i> (2001)
<i>Echinopsis oxygona</i> (Link) Zucc.	Erva	Sudeste do Brasil	Esfingídeos	Auto-compatível?	Schindwein & Wittmann (1995)
<i>Echinopsis terscheckii</i> (Parm. Ex Pfeiff.) Friedrich & G.D. Rowley <i>Trichocereus terscheckii</i>	Colunar	Norte da Argentina	Morcegos	Auto-compatível?	Porsch (1939)

<i>Espostoa guentheri</i> (Kupper) Buxb. <i>Vatricania guentheri</i>	---	---	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966)
<i>Espostoa</i>	---	Peru	Abelhas e beija-flores	Auto-compatível?	Rauh (1958);
<i>Espostocactus mirabilis</i> (Rauh & Backeb. ex Backeb.) G.D. Rowley <i>Neobinghamia mirabilis</i>	---	Peru	Abelhas e beija-flores	Auto-compatível?	Rauh (1958); Vogel (1968)
<i>Facheiroa squamosa</i> (Guerke) Braun <i>Zehntnerella spp.</i>	Colunar	Nordeste do Brasil	Esfingídeos	Auto-compatível?	Rauh (1958); Backeberg (1966)
<i>Facheiroa</i>	Colunar	Nordeste do Brasil	Morcegos e esfingídeos	Auto-compatível?	Rauh (1958); Backeberg (1966)
<i>Frailea phaeodisca</i> (Spegazzini) Spegazzini	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schindwein & Wittmann (1995)
<i>Frailea pigmaea</i> (Spegazzini) Britton & Rose	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schindwein & Wittmann (1995)
<i>Gymnocalycium denudatum</i> (Link & Otto) Pfeiff. & Mittl.	Erva	Sul do Brasil	Abelhas	Auto-compatível	Schindwein & Wittmann (1995)
<i>Haagenocereus acranthus</i> subsp. <i>olowinskyanus</i>	---	Peru	Esfingídeos	Auto-compatível?	Rauh (1958);

(Backeb.) Ostolaza <i>H. olowinskyanus</i>					
<i>Haagenocereus australis</i> Backeb.	---	Peru	Esfíngideos	Auto-compatível?	Rauh (1958);
<i>Haagenocereus pacalaensis</i> Backeb. <i>H. horrens</i>	---	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966); Vogel (1968)
<i>Haagenocereus pseudomelanostele</i> (F.A.C. Werderm. & Backeb.) Backeb. <i>H. chosicensis</i>	---	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958); Vogel (1968)
<i>Harrisia sp.</i>	Arbusto	Cuba	Morcegos	Auto-compatível?	Silva Taboada (1979)
<i>Hylocereus costaricensis</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose	Epífita	Floresta tropical, Costa Rica	Esfíngideos	Auto-incompatível	Harber (1983)
<i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton & Rose	Epífita	Vale de Tehuacán, México;	Morcegos	Auto-incompatível	Valiente-Banuet <i>et al.</i> (1996); Valiente-Banuet <i>et al.</i> (2007)
<i>Leocereus bahiensis</i> Britton & Rose	---	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958)
<i>Leptocereus sp.</i>	---	México	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966)
<i>Leptocereus sp.</i>	---	Peru	Morcegos	Auto-compatível?	Rauh (1958)
<i>Lophocereus schottii</i> (Engelm.) Britton & Rose	Colunar	Deserto de Sonora, México	Esfíngideos	Auto-incompatível	Fleming & Holland (1998); Holland & Fleming

					(2002)
<i>Lophocereus spp.</i>	Colunar	México e EUA	Esfingídeos	Auto-incompatível?	Hartmann <i>et al.</i> (2002)
<i>Melocactus curvispinus</i> Pfeiff.	Erva globosa	Regiões áridas, Venezuela	Beija-flores e abelhas	Auto-compatível	Nassar & Ramirez (2004)
<i>Melocactus glaucescens</i> Buining & Brederoo	Erva globosa	Chapada Diamantina, Bahia, Brasil	Beija-flores e borboletas	Auto-incompatível	Colaço <i>et al.</i> (2006); Lambert <i>et al.</i> (2006b)
<i>Melocactus paucispinus</i> G. Heimen & R. Paul	Erva globosa	Chapada Diamantina, Bahia, Brasil	Beija-flores e borboletas	Auto-compatível	Colaço <i>et al.</i> (2006); Lambert <i>et al.</i> (2006a)
<i>Melocactus salvadorensis</i> Werderm.	Erva globosa	Caatinga, Bahia	Beija-flores	Auto-compatível	Raw (1995)
<i>Melocactus zehntneri</i> (Britton & Rose) Luetzelb.	Erva globosa	Caatinga, Alagoins, Pernambuco, Brasil	Beija-flores	Auto-compatível	Locatelli & Machado (1999a)
<i>Micranthocereus flaviflorus</i> Buining & Brederoo	Colunar	Chapada Diamantina, Bahia, Brasil	Beija-flores, abelhas e borboletas	Auto-incompatível	Aona <i>et al.</i> (2006)
<i>Micranthocereus purpureus</i>	Colunar	Chapada Diamantina, Bahia, Brasil	Esfingídeos, morcegos, abelhas e borboletas	Auto-incompatível	Aona <i>et al.</i> (2006)
<i>Micranthocereus streckeri</i> (Gurke) F. Ritter	Colunar	Chapada Diamantina, Bahia, Brasil	Beija-flores	Auto-incompatível	Aona <i>et al.</i> (2006)
<i>Myrtillocactus sp.</i>	Colunar	Deserto do México	Morcegos Abelhas?	Auto-incompatível	Álvarez & Gonzáles (1970); Buxbaum (1958) Backeberg (1966)
<i>Neobuxbaumia</i>	Colunar	Vale de Tehuacán,	Morcegos	Auto-incompatível	Valiente-Banuet <i>et al.</i>

<i>macrocephala</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson		México;			(1997b)
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> Bravo	Colunar	Vale de Tehuacán, México;	Morcegos	Auto-incompatível	Valiente-Banuet <i>et al.</i> (1997b)
<i>Neobuxbaumia polylopha</i> (DC.) Backeb.	Colunar	México	Morcegos	Auto-compatível?	Leuenberger (1976)
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (J.M. Coult) Backeb.	Colunar	Vale de Tehuacán, México;	Morcegos	Auto-incompatível	Valiente-Banuet <i>et al.</i> (1996)
<i>Neoraimondia herzogiana</i> (Backeb.) Buxb. <i>Neocardenasia herzogiana</i>	Colunar	Bolívia	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966)
<i>Opuntia imbricata</i> (Haw) DC.	Erva	Sudeste do Colorado, EUA	Abelhas	Auto-incompatível	Macfarland <i>et al.</i> (1989)
<i>Opuntia monacantha</i> (Willd.) Haw.	Erva	Sul e Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-incompatível	Schlidwein & Wittmann (1995)
<i>Opuntia paraguayensis</i> K. Schum.	Erva	Sul e Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-incompatível	Schlidwein & Wittmann (1995)
<i>Opuntia phaeacantha</i> Engelm.	Erva	Sudeste do Colorado, EUA	Abelhas	Auto-incompatível	Osborn <i>et al.</i> (1997)
<i>Opuntia</i>	Erva	Sudeste do	Abelhas	Auto-incompatível	Osborn <i>et al.</i> (1997)

<i>polyacantha</i> Haw.		Colorado, EUA			
<i>Opuntia rastrera</i> F.A.C. Weber	Erva decumbente	Deserto Chihuahuan, México;	Abelhas	Auto-incompatível facultativa	Mandujano <i>et al.</i> (1996)
<i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	Erva	Costa e uma ilha da Florida, EUA	Abelhas	Auto-incompatível	Spears (1987)
<i>Opuntia viridirubra</i> (F. Ritter) P.J. Braun & Esteves	Erva	Sul e Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-incompatível	Schindwein & Wittmann (1997)
<i>Opuntia sp.</i>	Erva	Deserto do México	Morcegos	Auto-compatível?	Álvarez & Gonzáles (1970)
<i>Pachycereus fulviceps</i> F.A.C. Weber ex K. Schum.) D.R. Hunt	Colunar	México	Morcegos	Auto-compatível?	Kugler (1970); Leuenberger (1976)
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm. ex S. Watson) Britton & Rose	Colunar	Deserto Sonora, México	Morcegos, beija-flores e abelhas	Auto-incompatível	Molina-Freaner <i>et al.</i> (2004)
<i>Pachycereus pringlei</i> (S. Watson) Britton & Rose	Colunar	Deserto Sonora, México; Bahia Kino, México Deserto de Sonora	Morcegos Abelhas Morcegos	Auto-compatível	Horner <i>et al.</i> (1998) Fleming <i>et al.</i> (1994); Fleming <i>et al.</i> (1996)
<i>Pachycereus marginatus</i> (DC.) Britton & Rose	Colunar	México e EUA	Beija-flores	Auto-compatível?	Hartmann <i>et al.</i> (2002)

<i>Pachycereus weberi</i> (J.M. Coult.) Backeb.	Colunar	Vale de Tehuacán, México;	Morcegos	Auto-incompatível	Valiente-Banuet <i>et al.</i> (1997a)
<i>Pachycereus sp.</i>	Colunar	México	Morcegos	Auto-compatível?	Hevly (1979); Vogel (1980)
<i>Parodia mammulosa</i> (Lem.) N.P. Taylor subsp. <i>mammulosa</i> <i>Notocactus mammulosus</i>	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schlidwein & Wittmann (1995)
<i>Parodia lagsdorfii</i> (Lehmann) D.R. Hunt <i>Notocactus polyacanthus</i>	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schlidwein & Wittmann (1995)
<i>Parodia neohorstii</i> (S. Teun.) N.P. Taylor <i>Notocactus neohorstii</i>	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schlidwein & Wittmann (1995)
<i>Parodia ottonis</i> (Lehmann) N.P. Taylor subsp. <i>ottonis</i> <i>Notocactus ottonis</i>	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schlidwein & Wittmann (1995)
<i>Parodia scopa</i> subsp. <i>succinea</i> (F. Ritter) Hofacker & P.J. Braun <i>Notocactus</i>	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schlidwein & Wittmann (1995)

<i>sucineus</i>					
<i>Parodia sellowii</i> (Link & Otto) D.R. Hunt <i>Notocactus sellowii</i>	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schindwein & Wittmann (1995)
<i>Parodia wernerii</i> Hofacker subsp. <i>wernerii</i> <i>Notocactus uebelmannianus</i>	Erva	Sudeste do Brasil	Abelhas	Auto-compatível?	Schindwein & Wittmann (1995)
<i>Pilosocereus arrabidaei</i> (Lem.) Byles & G.D. Rowley	Colunar	Rio de Janeiro, Brasil	Morcegos	Auto-compatível?	Porsch (1939); Vogel (1968)
<i>Pilosocereus catingicola</i> (Gurke) Byles & G.D. Rowley	Colunar	Restinga da Paraíba, Brasil;	Morcegos e esfingídeos	Auto-incompatível	Locatelli <i>et al.</i> (1997)
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Byles & G.D. Rowley	Colunar	Vale de Tehuacán, México;	Morcegos	Auto-incompatível	Valiente-Banuet <i>et al.</i> (1997a)
<i>Pilosocereus lanuginosus</i> (L.) Byles & G.D. Rowley <i>P. tillianus</i>	Colunar	Andes, Venezuela; Ilha de Curaçao, Antilhas Holandesas; Venezuela;	Morcegos	Auto-compatível?	Soriano <i>et al.</i> (1991) Petit & Pors (1996); Petit (1997); Nassar <i>et al.</i> (1991; 1997)

		Andes da Venezuela;			Sosa & Soriano (1996)
<i>Pilosocereus leucocephalus</i> (Poselger) Byles & G.D. Rowley <i>P. palmeri</i> <i>P. sartorianus</i>	Colunar	México	Morcegos	Auto-compatível?	Porsch (1939); Vogel (1968) Barthlott (1970); Kugler (1970) Rauh (1979)
<i>Pilosocereus machrisii</i> (E.Y. Dawson) Backeb.	Colunar	Brasil	Morcegos	Auto-compatível?	Van der Pijl (1961)
<i>Pilosocereus tuberculatus</i> (Werderm.) Byles & G.D. Rowley	Colunar	Caatinga de Pernambuco, Brasil;	Morcegos e abelhas	Auto-incompatível	Rocha <i>et al.</i> (2007)
<i>Platyopuntia sp.</i>	Arbusto	Bolívia e deserto do México	Morcegos	Auto-incompatível	Álvarez & Gonzáles (1970)
<i>Praecereus spp.</i>	Colunar	Bolívia	Esfingídeos	Auto-compatível?	Backeberg (1966)
<i>Rauhocereus riosaniensis</i> Backeb.	Colunar	Bolívia e Norte do Peru	Morcegos	Auto-compatível?	von Helversen (1975a, b)
<i>Samaipaticereus corroanus</i> Cárdenas	Colunar	Bolívia	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966); von Helversen (1979, 1981)
<i>Schlumbergera opuntioides</i> (Loefgr. & Dusén) D.R. Hunt	Epífita	Floresta Atlântica, Campos do Jordão, São Paulo, Brasil	Beija-flor	Auto-compatível?	Buzzato (1995)
<i>Selenicereus wittii</i> (K. Schum.) G.D. Rowley	Epífita	Manaus, Brasil.	Esfingídeos	Auto-incompatível	Barthlott <i>et al.</i> (1997)

<i>Selenicereus sp.</i>	Epífita	Cuba	Morcegos	Auto-compatível?	Silva Taboada (1979)
<i>Stenocereus griseus</i> (Haw.) Buxb.	Colunar	Ilha de Curaçao, Antilhas Holandesas; Venezuela; Lagunillas, Venezuela; Zona inter-andina, Colômbia	Morcegos	Auto-incompatível	Paulus (1978); Petit & Pors (1996); Pettit & Freeman (1997); Nassar <i>et al.</i> (1991); Sosa & Soriano (1996); Ruiz <i>et al.</i> (1997)
<i>Stenocereus stellatus</i> (Pfeiff.) Riccob.	Colunar	Deserto de Sonora, México; México	Morcegos; Beija-flores e morcegos	Auto-incompatível	Fleming <i>et al.</i> (1996); Casas <i>et al.</i> (1999)
<i>Stenocereus thurberi</i> (Engelm.) Buxb. <i>Lemaireocereus thurberi</i>	Colunar	Arizona, EUA	Morcegos; Beija-flores e morcegos	Auto-incompatível	Alcorn <i>et al.</i> (1962); Sahley (2001)
<i>Stephanocereus leucostele</i> (Guerke) A. Berger	Colunar	Brasil	Morcegos	Auto-compatível?	Porsch (1939)
<i>Tacinga palmadora</i> <i>Opuntia palmadora</i>	Arbusto	Caatinga, Alagoinhas, Pernambuco, Brasil	Beija-flores	Auto-compatível	Locateli & Machado (1999a)
<i>Tacinga spp.</i>	Arbusto	Brasil	Beija-flores	Auto-compatível?	Berger (1926)
<i>Trichocereus</i>	Colunar	Vale de Tin Tin e	Morcegos	Auto-incompatível	Badano &

<i>pasacana</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose		Cachi Adentro, Argentina			Schlumpberger (2001)
<i>Weberocereus bradei</i> (Britton & Rose) G.D. Rowley <i>Eccremocactus bradei</i>	Colunar	Floresta tropical, Costa Rica;	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966); Vogel (1968)
<i>Weberocereus imitans</i> (Kimmach & Hutchison) Buxb. <i>Criptocereus imitans</i>	Epífita	Floresta tropical, Costa Rica;	Morcegos	Auto-compatível?	Backeberg (1966); Vogel (1968)
<i>Weberocereus tunilla</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose	Epífita	Floresta tropical, Costa Rica;	Morcegos	Auto-incompatível	Tschapa <i>et al.</i> (1999)
<i>Weberbauerocereus longicomus</i> F. Ritter <i>W. albus</i>	Colunar		Abelhas e beija-flores	Auto-compatível?	Rauh (1958); Backeberg (1966)
<i>Weberbauerocereus weberbaueri</i> (K. Schum. Ex Vaupel) Backeb. <i>W. seiboldianus</i>	Colunar	Andes, Peru;	Morcegos e beija-flores; Abelhas e beija-flores; Morcegos	Auto-compatível	Sahley & Baraybar (1996) Backeberg (1966) Vogel (1968)

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcorn, S.M.; McGregor, S.E.; Butler, G.D. & Kurtz, E.B., 1959. Pollination requirements of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cactus Succ. J.* 31: 39-41.
- Alcorn, S. M.; McGregor, S. E. & Olin, G. 1962. Pollination requirements of the Organpipe cactus. *Cactus Succ. J.* 34: 134-138.
- Andrade-Lima, D. 1966. Cactaceae de Pernambuco. Pp. 1453-1458. In: Anais do XI Congresso Internacional de Pastagens. São Paulo, 1966.
- Alvarez, T. & González, L.Q., 1970. Análisis polínico del contenido gástrico del murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165.
- Andrade, K.V.S.A., Rodal, M.J.N., Lucena, M.F.A. & Gomes, A.P.S., 2005. Composição florística de um trecho do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco – Brasil. *Hoehnea* 31. 337-348.
- Aona, L. Y. S.; Machado, M.; Pansarin, E. R.; Castro, C. C.; Zappi, D. & Amaral, M. C. E. 2006. Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 24: 39-52.
- Backeberg, C. 1958-62. *Die Cactaceae*. 6 vols. Jena, Gustav Fischer Verlag.
- Badano, E. I. & Schlumpberger, O. 2001. Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste argentino. *Gayana* 58(2): 115-122.
- Barthlott, W. 1977. *Kakteen*. Stuttgart, Belser.
- Barthlott, W. 1988. Über die Systematischen Gliederungen der Cactaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 63(1-2): 17-40.
- Barthlott, W.; Porembski, S.; Fluge, M.; Hopke, J. & Schmidt, L. 1997. *Selenicereus wittii* (Cactaceae): an epiphyte adapted to Amazonian Igapó inundation forests. *Plant Syst. Evol.* 206(1-4): 175-185.
- Berger, A. 1926. *Die Entwicklungslinien der Kakteen*. Jena, Gustav Fischer.
- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* 14: 177-206.

- Buzato, S. 1995. Estudo comparativo de flores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 85p.
- Casas, A.; Valiente-Banuet, A.; Rojas-Martínez, A. & Dávila, P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central México. *Am. J. Bot.* 86(4): 534-542.
- Colaço, M.A.S., Fonseca, R.B.S., Lambert, S.M., Costa, C.B.N., Machado, C.G., Borba, E.L., 2006. *Revista Brasileira Botanica* 29, 239-249.
- Dobat, K. & Peikert-Holle, T. 1985. Blüten und Fledermäuse. Waldemar Kramer, Frankfurt. p. 240-243.
- Faegri, K. & Van Der Pijl, L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. London, Pergamon Press. 3 edition. 244p.
- Fleming, T. H. & Sosa, V. J. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mamm.* 75: 845-851.
- Fleming, T. H. & Holland, J. N. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moths. *Oecologia* 114: 368-375.
- Fleming, T. H.; Maurice, S.; Buchmann, S. L. & Tuttle, M. D. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 81: 858-867.
- Fleming, T. H.; Sahley, C. T.; Holland, J. N.; Nason, J. D. & Hamrick, J. L. 2001. Sonoran desert columnar cacti and evolution of generalized pollination systems. *Ecol. Monogr.* 71(4): 511-530.
- Grant, V.; Grant, K. 1979a. Pollination of *Echinocereus fasciculatus* and *Ferocactus wislizenii*. *Plant Syst. Evol.* 132: 85-90.
- Grant, V.; Grant, K. 1979b. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Syst. Evol.* 132: 321-325.
- Haber, W. A. 1983. *Hylocereus costaricensis* (Pitahaya silvestre, wild pitahaya). In D. H. Janzen (Ed.) *Costa Rica natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. p. 252-253.

- Hartmann, S.; Nason, J. D. & Bhattacharya, D. 2002. Phylogenetic origins of *Lophocereus* (Cactaceae) and the senita cactus-senita moth pollination mutualism. *Am. J. Bot.* 89(7): 1085-1092.
- Hevly, R. H. 1979. Dietary habits of two nectar and pollen feeding bats in southern Arizona and northern Mexico. *J. Arizona Acad. Sci.* 14: 13-18.
- Hoffman, M. T. 1992. Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding system, sex ratios, and geographic range of floral dimorphism. *Amer. J. Bot.* 79: 1382-1388.
- Hunt, D. R., Taylor, N. P. & Charles, G. 2006. *The New Cactus Lexicon*, 2 vols (Text & Atlas). Doherty books, Milborne Port, U.K.
- Kugler, H. 1970. *Blütenökologie 2*. Stuttgart, G. Fischer.
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65: 538-548.
- Leuck, E. E. & Miller, J. M. 1982. Pollination biology and chemotaxonomy of the *Echinocereus viridiflorus* complex (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 69(10): 1669-1672.
- Leuenberger, B. E. 1976. Die Pollenmorphologie der Cactaceae und ihre Bedeutung für die Systematik. *Diss. Botan.* 31: 1-321.
- Lima, A.L.A., 2007. *Padrões fenológicos de espécies lenhosas e Cactáceas em uma área do semi-árido do Nordeste do Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco. 71p.
- Locatelli, E. & Machado, I. C. S. 1999a. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* 17: 75-85.
- Locatelli, E. & Machado, I. C. S. 1999b. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of the restinga. *Bradleya* 17: 86-94.
- Locatelli, E.; Machado, I. C. S. & Medeiros, P. 1997. Floral biology and pollination in *Pilosocereus catingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. *Bradleya* 15: 28-34.
- MacFarland, J. D.; Kevan, P. G. & Lane, M. A. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canad. J. Bot.* 67: 24-28.
- McGregor, S. E.; Alcorn, S. M.; Kurtz Jr., E. B. & Butler Jr., G. D. 1959. Bee visitors to saguaro flowers. *J. Econ. Ent.* 52: 1002-1004.

- McGregor, S. E.; Alcorn, S. M.; Kurtz Jr., E. B.; Butler Jr., G. D. & Olin, G. 1962. Pollination and pollination agents of the saguaro. *Ecology* 43: 259-257.
- Mandujano, M. C.; Montaña, C. & Eguiarte, L. E. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitments so rare? *Am. J. Bot.* 83(1): 63-70.
- Méndez, M.; Duran, R.; Dorantes, A.; Dzib, G.; Simá, L. & Orellana, R. 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to México. *J. Arid Environm.* 62: 363-276.
- Molina-Freaner, F.; Rojas-Martínez, A.; Fleming, T. H. & Valient-Banuet, A. 2004. *J. Arid Environm.* 56: 117-127.
- Moran, R. 1962. Visitors to the flowers of *Pachycereus pringlei*. *Cac. Suc. J.* 17: 21.
- Nassar, J. M. 1991. Biología reproductiva de cuatro cactáceas quiropterófilas venezolanas (Ceereae: *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus* y *S. horrispinus*), y estrategias de visita de los murciélagos asociados a estas. Bachelor's thesis, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Nassar, J. M.; Ramírez, N.; Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Am. J. Bot.* 84: 918-927.
- Nassar, J. M. & Ramírez, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Pl. Syst. Evol.* 248: 31-44.
- Osborn, M. M.; Kevan, P. G. & Lane, M. A. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Pl. Syst. Evol.* 159: 85-94.
- Paulus, H. F. 1978. Co-evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. *Sonderbde. naturwiss. Ver. Hamburg* 2: 51-81.
- Pijl, L. van der. 1961. Ecological aspects of flower evolution 2, zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.
- Peebles, R. H. & Parker, H. 1946. Watching the Saguaro bloom. *Bull. Torrey Bot. Club* 75: 516-522.
- Pettit, S. & Pors, L. 1995. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curaçao. *Conserv. Biol.* 10(3): 769-775.

- Pettit, S. & Freeman, C. E. 1997. Nectar production of two sympatric of columnar cacti. *Biotropica* 29: 175-183.
- Quirino, Z. G. M. 2006. Fenologia, síndromes de polinização e dispersão e recursos florais de uma comunidade de Caatinga no cariri paraibano. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco. 164p.
- Rauh, W. 1958. Beitrag zur kenntnis der peruanischen Kakteenvegetation. Sitzunsber. Kl. Jahrg 1: 1-542.
- Radford, A. E.; Dickison, W. C.; Massey, J. R. & Bell, C. R. 1974. Vascular Plant Systematics. Harper & Row publishers, New York.
- Rauh, W. 1958. Beitrag zur Kenntnis der peruanischen Kakteenvegetation. Akad. Wiss. 1: 1-542.
- Raw, A. 1996. Territories of the ruby-topaz hummingbird *Chrysolampis mosquitus* at flowers of the “turk’s-cap” cactus, *Melocactus salvadorensis* in the dry Caatinga of north-eastern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 56: 581-584.
- Reyes-Agüero, J.A.; Aguirre, J.R. & Valiente-Banuet, A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *J. Arid Envir.* 64: 549-585.
- Rocha, E. A. & Agra, M. F. 2002. Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brasil: Cactaceae Juss. *Acta bot. bras.* 16(1): 15-21.
- Ruiz, A. & Santos, M. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29(4): 469-479.
- Ruiz, A.; Santos, M. & Cavalier, J. 2000. Estudio fenológico de Cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32(3): 397-407.
- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 83(10): 1329-1336.
- Santos, M. & Arita, H. T. 2002. Priority areas for the conservation of New World nectar-feeding bats. Pp. 342-363. In: Fleming, T. H. Valiente-Banuet, A. (Eds.). *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Schlindwein, C. & Wittmann, D. 1995. Specialized solitary bees as effective pollinators of south Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya* 13: 25-34.
- Schlindwein, C. & Wittmann, D. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Syst. Evol.* 24: 179-193.

- Schmidt, J. O. & Buchmann, S. L. 1986. Floral biology of the saguaro (*Cereus giganteus*): I. Pollen harvest by *Apis mellifera*. *Oecologia* 69: 491-498.
- Silva, W. R. & Sazima, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190: 339-343.
- Sobrevila, C. & Arroyo, M. T. K. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Syst. Evol.* 140: 19-37.
- Spears, E. E. Jr. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virgianum* and *Opuntia stricta*. *J. Ecology* 75: 351-362.
- Sosa, M. & Soriano, P. J. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *J. Trop. Ecol.* 12(6): 805-818, diags.
- Taylor, N. P. 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* 9: 1-80.
- Taylor, N. P. & Zappi, D. C. 1989. An alternative view of generic delimitation and relationships in tribe Cereeae (Cactaceae). *Bradleya* 7: 13-40.
- Taylor, N. P. & Zappi, D. C. 2004. *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens. Kew. 499p.
- Tschapka, M.; Helversen, O. von & Barthlott, W. 1999. Bat pollination of *Weberocereus tunilla*, an epiphytic rain forest cactus with functional flagelliflory. *Plant. Biol.* 1: 554-559.
- Valiente-Banuet, A.; Arizmendi, M. DC.; Rojas-Martínez, A. & Domingues-Canseco, L. 1996. Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A.; Rojas-Martínez, A.; Casas, A.; Arizmendi, M. C. & Dávila, P. 1997a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *J. Arid Envir.* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A.; Rojas-Martínez, A.; Arizmendi, M. C. & Dávila, P. 1997b. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Am. J. Bot.* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A.; Gally, R. S.; Arizmendi, M. C. & Casas, A. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Arid Envir.* 68: 1-8.

- Viana, M.L. de; Ortega Baes, P.; Saravia, M.; Badano, E. I. & Schlumpberger, O. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. Rev. Biol. Trop. 49(1): 279-285.
- Vogel, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. Flora 157: 562-602.
- Vogel, S. 1980. Florengeschichte im Spiegel blütenökologischer Erkenntnisse. Vortr. Rhein.-westfäl. Akad. Wiss. 291: 7-48.
- Wallace, R. S. 1995. Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. Bradleya 13: 1-12.
- Weiss, J.; Nerd, A. & Mizrahi, Y. 1994. Flowering and pollination requirements in *Cereus peruvianus* cultivated in Israel. Israel J. Plant. Sci. 42: 149-158.
- Waser, N.M., 1983. The adaptative nature of floral traits: ideas and evidence. Pp. 241-285. In: L. Real (Ed.). Pollination biology. Academic Press, New York.
- Zappi, D.C., 1989. A família Cactaceae nos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço Minas Gerais, Brasil. Dissertação de mestrado. USP, São Paulo. 272p.
- Zappi, D.C., 1994. *Pilosocereus* (Cactaceae). The genus in Brazil. Succulent Plant Research 3, 1-160.

4. CAPÍTULO I

Biologia floral e reprodutiva de quatro espécies *Pilosocereus* na Caatinga.

(Manuscrito a ser submetido ao Periódico Journal of Arid Environments)

Abstract

The family Cactaceae displays a wide array of pollination systems, with many different animals already known as pollinators, such as beetles, bees, hummingbirds, hawkmoths and bats. *Pilosocereus* is one of the most important bat-pollinated genera of plants from the Caatinga. The present work comprises bat, hawkmoth and bee pollination in natural populations of *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi, *P. chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D Rowley, *P. gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley subsp. *gounellei* and *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi, all endemic from the Caatinga vegetation, with exception of *P. catingicola* ssp. *salvadorensis*. The studied populations were located in the Fazenda Dona Soledade, municipality of Boa Vista (07°20'30''-7°20'85'' S and 36°18'06''-36°18'31''W), Paraíba and in the Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco (8°32'14''-8°35'12'' S and 37°14'42''-37°15'02''W). The studied species are characterized as

1

²¹ Parte da tese de doutorado do primeiro autor.

² Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco / Departamento de Ciências Biológicas, Pavilhão Jorge Amado, UESC, Rod. Ilhéus-Itabuna km 16, 45650-000 Ilhéus, BA, Brasil. e-mail: lucenaemerson@yahoo.com.br

³ Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond, Surrey, TW9 3AE. Inglaterra. e-mail: d.zappi@kew.org

^{3 4} Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brasil. e-mail: imachado@ufpe.br

chiropterophilous by their nocturnal anthesis, the strong scent of the flowers, the pale, white or cream inside of the flowers, large volume of nectar (38-363 μ l) and low sugar concentration (13-25,8%). In all studied species the pollen is available and the stigma receptive during the whole anthesis, which starts around 17:30-18:00h and finishes at 9:00-10:00h of the following morning. Nocturnal visitors (bats: *Glossophaga soricina* and *Lonchophyla mordax*; hawkmoths: *Agrius cingulatus*, *Concytius antaeus*, *Erinnyis alope*, *E. ello ello*, *E. swairsoni*, *Eumorpha fasciatus* and *Manduca rustica rustica*) were recorded as well as diurnal (bees: *Apis mellifera*, *Trigona spinipes* and *Xylocopa grisescens* and hummingbirds: *Chlorostilbon aureoventris*, *Heliomaster squamosus* and *Phaetornis gounellei*). The pollen grains of the studied species of *Pilosocereus* were found on the neck and the snout of bats from the species *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* e *Platyrrhinus ricifinus*. They were caught near the focal plant specimens. The bat visits were observed in gaps of 3 seconds to 58 minutes during 10 nights (170 h) for each species, adding up to 680 hours of observation. With the exception of *P. gounellei* subsp. *gounellei*, there was no fruit formation from spontaneous or manual self-pollination. When compared with manual self-pollination (0-10%), fruit formation by cross-pollination indicates that allogamy is the predominant reproductive system in the studied species of *Pilosocereus* in both study areas, and thus the species depend from animals that function as efficient pollen-vectors. According to the behaviour of the nocturnal and diurnal visitors, all four studied species depend mainly of the nocturnal visitors, however *Xylocopa grisescens* bees also have a role in fruit formation. Considering that bat-pollination seems to be predominant in species of *Pilosocereus*, *P. gounellei* subsp. *gounellei* is pollinated by hawkmoths, a rare occurrence for the genus, and that needs to be interpreted in the light of its possible evolutionary meaning.

Keywords: Caatinga, pollinator, bat pollination, hawkmoth pollination, *Pilosocereus*, Cactaceae, Northeastern Brazil.

Resumo

A família Cactaceae possui ampla variedade de sistemas de polinização, possuindo uma gama de animais registrados como polinizadores, desde besouros, abelhas, beija-flores, esfingídeos e morcegos. Referente às suas espécies quiropterófilas, o gênero *Pilosocereus* é um dos mais representativos e importantes na Caatinga. No presente trabalho, observamos polinização por morcegos, esfingídeos e abelhas em populações naturais de *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi, *P. chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D. Rowley, *P. gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley subsp. *gounellei* e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi, todas endêmicas de Caatinga, com exceção de *P. catingicola* ssp. *salvadorensis*. Observações de campo foram feitas em duas áreas de Caatinga, uma na Fazenda Dona Soledade, município de Boa Vista (entre os meridianos de 07°20'30'' e 7°20'85'' S e os paralelos de 36°18'06'' e 36°18'31''W), Paraíba e outra no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco (entre os meridianos de 8°32'14'' e 8°35'12'' S e os paralelos de 37°14'42'' e 37°15'02''W). Em todas as quatro espécies analisadas, o pólen está disponível e o estigma receptivo durante todo o período de antese, que se inicia geralmente por volta das 17:30-18:00h e termina por volta das 9:00-10:00h da manhã seguinte. A antese noturna, o odor forte exalado pelas flores, o interior das flores de coloração clara, a grande quantidade de néctar (38-363µl) e baixas concentrações de açúcares (10-31%) caracterizam essas espécies como quiropterófilas. Foram registradas visitas tanto no período diurno (abelhas: *Apis mellifera*, *Trigona spinipes* e *Xylocopa grisescens* e beija-flores: *Chlorostilbon aureoventris*, *Heliomaster squamosus* e *Phaethornis gounellei*), quanto no noturno (morcegos: *Glossophaga soricina* e *Lonchophyla mordax*; esfingídeos: *Agrius cingulatus*, *Cocytius antaeus*, *Erinnyis alope*, *E. ello ello*, *E. swairsoni*, *Eumorpha fasciatus* e *Manduca rustica rustica*). Pólen das espécies de *Pilosocereus* aqui analisadas foram encontrados no pescoço e focinho dos morcegos *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* e *Platyrrhinus ricifinus*, capturados próximos aos indivíduos focais. As visitas dos morcegos foram observadas em intervalos de 3 segundos a 58 minutos durante 10 noites (170 h) para cada espécie, totalizando 680 horas de observação. Com exceção de *P. gounellei* subsp. *gounellei*, não houve formação de frutos a partir de autopolinização espontânea ou manual. Os resultados indicam que a alogamia é o sistema predominante de reprodução nas quatro espécies de *Pilosocereus* estudadas nas duas áreas, e portanto, dependem da atuação

eficiente dos animais vetores de pólen. De acordo com o comportamento dos visitantes noturnos e diurnos, e com os resultados das taxas de formação natural de frutos, as espécies estudadas dependem principalmente dos seus visitantes noturnos, embora a abelha *Xylocopa grisescens* também atue na formação de frutos. Apesar da quiropterofilia ser predominante nas espécies de *Pilosocereus*, *P. gounellei* subsp. *gounellei* foi visitada e polinizada durante a noite exclusivamente por esfingídeos, fato raro neste gênero, e que precisa ser melhor interpretado.

Palavras-chave: Caatinga, partilha de polinizadores, quiropterofilia, esfingofilia, *Pilosocereus*, Cactaceae, Nordeste do Brasil.

1. Introdução

A Caatinga é o único ecossistema exclusivamente brasileiro (MMA, 2002), considerada uma das 37 Grandes Áreas Naturais do Planeta, (Gil, 2002), com registro de 318 espécies endêmicas (Giulietti et al., 2004). Quanto à polinização, Machado & Lopes (2003, 2004) mencionam que, semelhante a outros ecossistemas, a polinização por insetos é o sistema mais freqüente neste bioma, encontrado em cerca de 70% das espécies, seguido por polinização por beija-flores (15%). Por sua vez, a polinização por morcegos, em algumas áreas de Caatinga alcança percentuais muito mais elevados (13,1%) do que os observados em outros ecossistemas tropicais (Machado & Lopes, 2003, 2004).

Apesar de sua importância biológica, a Caatinga vem sendo explorada principalmente pelo extrativismo e agropecuária extensiva (Sampaio & Batista, 2004), acarretando diminuição de sua vegetação original, sendo o percentual de alteração por atividades humanas superior a 28% (Castelletti et al., 2003), fazendo da Caatinga o terceiro bioma brasileiro mais alterado pelo homem (Myers et al., 2000). Apesar das ameaças à sua integridade, apenas 1,6% da Caatinga está protegida sob a forma de unidades de conservação de uso indireto (Tabarelli et al., 2000; Leal et al., 2003, 2005). Este panorama, segundo Tabarelli & Vicente (2004), justifica a necessidade de se ampliar rapidamente o conhecimento sobre a distribuição de organismos e a forma como eles estão interligados na Caatinga.

A Caatinga nordestina apresenta 58 espécies de Cactaceae (Taylor & Zappi, 2004), muitas delas endêmicas e que carecem de informações sobre sua biologia floral e reprodutiva. A família

Cactaceae possui ampla variedade de sistemas de polinização, possuindo uma gama de animais registrados como polinizadores (Porsch, 1939; Grant & Grant, 1979a, 1979b, 1979c; Grant et al., 1979; Hunt & Taylor, 1990), entre eles abelhas (Alcorn et al., 1959; Fleming et al., 1994; Schlindwein & Wittmann, 1995, 1997; Viana et al., 2001), beija-flores (Raw, 1996; Locatelli & Machado, 1999a; Aona et al., 2006; Nassar et al., 2007), esfingídeos (Silva & Sazima, 1995; Locatelli & Machado, 1999b, Aona et al., 2006) e morcegos (Porsch, 1939; Locatelli et al., 1997; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b, 2007; Rocha et al., 2007).

De acordo com Vogel (1968), plantas com flores polinizadas por morcegos ocorrem principalmente em áreas tropicais e subtropicais, sendo encontradas na família Cactaceae em 160 espécies pertencentes a 37 gêneros. Tais espécies apresentam algumas características em comum, delineando a síndrome de quiropterofilia (Faegri & Van der Pijl, 1979), tais como: antese noturna, cores claras, sombrias ou opacas, freqüentemente esbranquiçadas, odor forte e grandes quantidades de néctar, com baixas concentrações de açúcares. Muitos gêneros de Cactaceae ocorrentes principalmente na América Central (*Carnegiea*, *Coleocephalocereus*, *Espostoopsis*, *Facheiroa*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, *Stenocereus*, *Stephanocereus*, *Weberocereus*) possuem flores com estes atributos e estão relacionados à polinização por morcegos.

Nas últimas décadas, estudos sobre a polinização e biologia floral de Cactaceae têm despertado grande interesse de vários pesquisadores, gerando diversas publicações (Fleming et al., 1994, 1996, 2001; Nassar et al., 1997; Petit & Freeman, 1997; Ruiz & Santos, 1997; Horner et al., 1998; Tschapka et al., 1999; Molina-Freaner et al., 2004; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997, 2007). Entretanto, a maioria desses trabalhos envolvendo Cactaceae de antese noturna, foi realizado com espécies restritas ao México, América Central, Caribe e Noroeste da América do Sul.

No Brasil, os poucos estudos com esta família foram realizados em ambientes de Floresta Úmida no Sudeste (Silva & Sazima, 1995) ou em Restinga (Locatelli et al., 1997) e Campos Rupestres (Aona et al., 2006) no Nordeste. No entanto, até o momento nenhum estudo com este enfoque havia sido feito em Caatinga, à exceção de recente estudo de caso com *Pilosocereus tuberculatus* (Rocha et al., 2007; capítulo 2 desta tese).

O gênero *Pilosocereus* é o maior da tribo Cereeae em número de espécies e o que apresenta maior representatividade para o Brasil, com cerca de 35 espécies distribuídas do México até o Paraguai. No Brasil, ocorrem cerca de 20 espécies deste gênero, em ambientes

diversos, incluindo Caatinga, Restinga e afloramentos rochosos em Cerrados ou Campos Rupestres do leste do Brasil (Zappi, 1994; Taylor & Zappi, 2004), dividindo-se nos subgêneros *Gounellea* e *Pilosocereus*. Estes se diferenciam das outras Cactaceae por apresentar flores relativamente curtas, tubo floral glabro e liso, e frutos depresso-globosos, com restos do perianto enegrecidos, pendentes, com pericarpo deiscente por fendas laterais ou centrais irregulares, e polpa funicular sólida, alva ou colorida (Zappi, 1994).

A maioria dos trabalhos sobre a biologia da polinização de representantes de *Pilosocereus* foi realizada fora do Brasil e revela que a grande parte das espécies desse gênero é polinizada por morcegos e que o sistema de reprodução mais comum é a xenogamia (Dobat & Peikert-Hole, 1985; Sosa & Soriano, 1996; Nassar *et al.*, 1997; Petit & Freeman, 1997; Ruiz *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1997). No Brasil, existem apenas dois estudos (Locatelli *et al.*, 1997; Rocha *et al.*, 2007), realizados respectivamente com as espécies *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* e *P. tuberculatus*.

Com o objetivo de contribuir para o melhor conhecimento da ecologia da polinização da família Cactaceae no Brasil, especialmente do gênero *Pilosocereus*, fornecemos, neste trabalho, informações detalhadas e comparativas sobre a biologia floral e o sistema reprodutivo de quatro espécies brasileiras deste gênero: *P. catingicola* (Gürke) Byles & G.D. Rowley subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi, *P. chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D. Rowley, *P. gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley subsp. *gounellei* e *P. pachycladus* F. Ritter subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi, todas endêmicas da Caatinga, com exceção dessa subespécie de *P. catingicola*.

Levando-se em consideração o elevado processo de desmatamento dessa formação vegetacional (Myers *et al.*, 2000; Castelletti *et al.*, 2003; Tabarelli & Vicente, 2004) e a importância das interações mutualísticas para suas espécies, esta tese pretende responder as seguintes questões: 1) Os polinizadores de todas as espécies de *Pilosocereus* estudadas são morcegos? 2) Há partilha de polinizadores? 3) Há visitantes diurnos e qual o papel dos mesmos na polinização? 4) As espécies de *Pilosocereus* são auto-incompatíveis, dependendo de vetores para sua fecundação?

2. Material e métodos

2.1. Locais de estudo

O estudo de campo foi desenvolvido no Parque Nacional do Catimbau (permissão IBAMA nº 02019.009424/2004-32), Pernambuco e na Fazenda Dona Soledade, Paraíba (Fig. 1). O Parque Nacional do Catimbau, compreende uma poligonal de 62.300 hectares e abrange parte de três municípios pernambucanos (Buíque, Ibimirim e Tupanatinga). Para o presente estudo, o acesso à área foi feito através do Município de Buíque, entre os meridianos de 8°32'14"-8°35'12" S e os paralelos de 37°14'42"-37°15'02"W, com altitudes de até 1005 m acima do nível do mar (Chapada de São José e Serra Nova Jerusalém). De acordo com Rodal et al. (1998) e Andrade et al. (2004), o local caracteriza-se pela presença de afloramentos rochosos de arenito e por uma vegetação semicaducifólia, xerofítica, constituída por Caatinga arbustiva nas vertentes a sotavento, entre as cotas de 600-800 m; campo rupestre, nas áreas mais elevadas, entre 900 e 1.000 m; vegetação florestal perenifólia, localizada no sopé de algumas serras, na cota de 800 m; e vegetação arbustiva perenifólia, situada nas vertentes a barlavento entre 600 e 800 m. O posto meteorológico mais próximo da área localiza-se no município de Buíque e registra temperatura e precipitação médias anuais de 25°C e 1.095,9 mm, respectivamente, com maior precipitação entre os meses de abril a junho (SUDENE, 1990).

A Fazenda Dona Soledade localiza-se entre os municípios de Cabaceiras e Boa Vista, no Estado da Paraíba (07°20'30"-7°20'85" S e 36°18'06"-36°18'31"W), com altitudes de até 450 m acima do nível do mar. A fazenda é uma propriedade particular com aproximadamente 690 ha cobertos por vegetação de Caatinga Arbustiva. O posto meteorológico do município de Boa Vista registra temperatura e precipitação médias anuais de 25°C e 330 mm, respectivamente, com maior precipitação entre os meses de abril a junho (GOVERNO DA PARAÍBA, 2005).

As observações de campo nestas duas áreas estenderam-se de setembro de 2003 a dezembro de 2006, totalizando 640 horas.

2.2. Morfologia e biologia floral

Foram registrados dados sobre o hábito das plantas, morfologia e dimensões das flores, coloração, emissão de odor, horário, sequência e duração de antese, disponibilidade e viabilidade

dos grãos de pólen, assim como disponibilidade, volume e concentração de néctar, a partir de protocolos descritos em Dafni et al. (2005). A receptividade do estigma foi testada utilizando-se permanganato de potássio 0,25% (Robinson, 1924) e peróxido de hidrogênio 5% (Dafni et al., 2005), observando-se a reação no estigma floral com auxílio de lente de aumento (Zeisler, 1938; Galen & Plowright, 1987).

O volume e a concentração de açúcares no néctar foram medidos com auxílio de micro-seringas graduadas, com capacidade para 25 e 50µl e refratômetro de bolso Atago N1 (0 a 32%), respectivamente, em 10 flores previamente ensacadas de diferentes indivíduos para cada espécie. As medidas foram realizadas a cada duas horas em cada flor durante todo o período de antese (19:00-9:00h).

A viabilidade do pólen foi verificada em grãos corados com carmim acético 2% em 15 flores de diferentes indivíduos (Radford et al., 1974). A razão pólen/óvulo (P/O) foi estimada através da contagem dos grãos de pólen com auxílio de câmara de Neubauer (Moura et al., 1987). Para a estimativa polínica foram utilizados 15 botões em pré-antese, coletados em diferentes indivíduos e conservados em álcool 70%, sendo retirados os grãos de 10 estames/botão e preparados separadamente, de acordo com a metodologia descrita por Lloyd (1972). Dos mesmos botões foram removidos todos os óvulos, procedendo a contagem de forma manual. Foi calculada a razão entre o número de grãos de pólen e de óvulos/flor (Cruden, 1977).

2.3. Visitantes florais

O registro da duração, horário e comportamento dos visitantes às flores foi feito através de observações naturalísticas contínuas (Lehner, 1979), em indivíduos focais, durante toda antese floral, sendo complementadas pela análise de fotografias tomadas durante as visitas possibilitando sua classificação como polinizadores ou pilhadores.

A frequência das visitas foi acompanhada durante 10 noites para cada espécie, totalizando 170 horas de observação, iniciadas no período vespertino, logo antes do pôr do sol, até o meio-dia da manhã seguinte.

2.4. Polinização Seletiva

A atuação dos diferentes visitantes florais, diurnos e noturnos, foi analisada a partir do percentual de formação de frutos e sementes em flores nas quatro espécies estudadas, expostas de

maneira seletiva aos distintos visitantes. Para isso, 45 flores de diferentes indivíduos de cada espécie foram deixadas expostas para receberem visitas exclusivamente de morcegos e/ou esfingídeos, das 18:30 às 3:30 horas; outras flores (n=15) foram expostas apenas a abelha *Xylocopa grisescens*, no período das 4:00h às 9:00 h., e outro grupo de flores (n=6) foi exposto unicamente aos beija-flores, das 4:00h às 9:00 h. Antes e após cada período específico de exposição aos diferentes visitantes de cada grupo de flores, as mesmas ficavam encobertas com sacos de papel semi-permeável, os quais foram retirados apenas durante o período do respectivo experimento.

Os três experimentos de polinização seletiva, envolvendo morcegos/esfingídeos, abelhas e beija-flores, foram feitos comparativamente em indivíduos das quatro espécies de *Pilosocereus* cujas flores eram ou não visitadas ativamente por abelhas *Trigona spinipes*, objetivando analisar a influência da sua presença nas flores em relação à formação de frutos.

2.5. Sistema reprodutivo

Para análise do sistema reprodutivo foram realizados experimentos de autopolinização espontânea e manual e de polinização cruzada nas quatro espécies de *Pilosocereus* estudadas, sendo utilizados botões ensacados com papel semi-permeável. No experimento de autopolinização manual, as flores recém abertas foram polinizadas e novamente encobertas, enquanto que na autopolinização espontânea os botões previamente ensacados não foram manipulados. Os sacos foram removidos 24 horas após o término da antese floral, sendo as flores marcadas para o acompanhamento da possível formação de frutos.

Nos testes de polinização cruzada, os grãos de pólen foram permutados entre as flores previamente ensacadas de indivíduos de uma mesma população e de populações diferentes nas primeiras horas da antese, simulando a rota de visita realizada pelos polinizadores. As flores foram re-ensacadas após a manipulação. Para o teste controle (polinização natural), as flores expostas aos visitantes foram simplesmente marcadas com fita adesiva e acompanhadas para saber se houve ou não a formação de frutos. Para cada experimento foram utilizadas 45 flores distribuídas em diferentes indivíduos.

A eficácia reprodutiva foi verificada através da atuação dos polinizadores (Zapata & Arroyo, 1978), onde foram marcadas 45 flores (*P. chrysostele* n= 40) de 30 indivíduos diferentes para cada uma das quatro espécies, cujas flores foram contadas e observadas quanto à formação

de frutos sob condições naturais. O índice de eficácia reprodutiva foi então calculado através da razão entre porcentagem de frutos formados em condições naturais (controle) e porcentagem de frutos formados através de polinização cruzada manual (Zapata & Arroyo, 1978).

2.6. Material botânico e zoológico

Foram feitas descrições das estruturas reprodutivas a partir de material fresco, seco e conservado em álcool 70°. A identificação do material botânico foi feita com auxílio de chaves analíticas, diagnoses e descrições encontradas em bibliografia especializada (Zappi, 1994; Taylor & Zappi, 2004). A caracterização das espécies foi realizada através de estudo detalhado da flor em microscópio estereoscópico, levando-se em conta alguns aspectos morfológicos necessários para sua identificação (Tab. 1). Os espécimes-testemunhos das plantas estudadas foram herborizados e encontram-se depositados nos acervos dos Herbários das Universidades Federal de Pernambuco (UFP) e Estadual de Santa Cruz (HUESC): *P. catingicola* (E.A. Rocha 1596, 1597), *P. chrysostele* (E.A. Rocha 1490, 1514, 1534), *P. gounellei* (E.A. Rocha 1177, 1486, 1520) e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (E.A. Rocha 1178, 1487, 1521).

Os insetos que visitaram as flores foram capturados com auxílio de puçá e mantidos a seco para posterior identificação e análise de seus atributos morfológicos e locais de deposição do pólen no corpo. Os morcegos foram capturados com redes de nylon (“mist nets”), colocadas durante quatro noites ao lado das populações das quatro espécies de *Pilosocereus* estudadas, no período das 17:00 às 5:00h. Os espécimes-testemunho estão depositados na coleção do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco.

2.7. Análises estatísticas

Para comparar os tratamentos de formação de frutos na polinização seletiva foi utilizado o teste qui-quadrado (χ^2). Os testes foram realizados comparando primeiro o mesmo agente polinizador na presença ou ausência de *Trigona* e depois entre os diferentes polinizadores, considerando a mesma situação para cada espécie vegetal estudada. Os testes estatísticos foram feitos com auxílio do programa BioEstat 3.0 (Ayres et al., 2003).

3. Resultados

3.1. Características gerais das espécies e biologia floral

Os indivíduos das quatro espécies nas duas áreas estudadas distavam cerca de 4 a 400 m um do outro, *Pilosocereus catingicola* (n= 32, PARNA Catimbau), *P. pachycladus* (n=31, Faz. Dona Soledade), ambas arbóreas e *P. chrysostele* (n=36, PARNA Catimbau) de porte arbustivo *Pilosocereus gounellei* (n=30, Faz. Dona Soledade), com porte arbustivo e decumbente (Tab. 1), formando agrupamentos descontínuos, distantes entre si cerca de 500 a 5000 m. No pico de floração, o número de flores abertas por noite foi cerca de 2-4 flores por indivíduo para *P. chrysostele*, 2-8 para *P. catingicola* e *P. pachycladus*, enquanto *P. gounellei* pode abrir 8-15 flores por dia num mesmo indivíduo. Em todas as espécies cada flor dura apenas uma noite (15-18 horas).

Nas quatro espécies estudadas, apenas *Pilosocereus chrysostele* apresenta pseudo-cefálio lateral, constituído de cerdas douradas e tricomas alvos protegendo suas flores curtas, enquanto as outras apresentam ocasionalmente aréolas reprodutivas dotadas de tricomas e cerdas. As quatro espécies apresentam flores levemente zigomorfas, frequentemente localizadas na região apical dos ramos e voltadas para fora, com os elementos externos do perianto de coloração verde-rosados ou acastanhados a verde-claros, enquanto os internos são alvos; o pericarpelo é esverdeado, subgloboso, com 10-18(-20) mm comprimento e 13 a 23(-25) mm de largura e o tubo floral é reto a campanulado (Fig. 2), com 3-6 cm de comprimento. O androceu é polistêmone (c. 1200-1500 estames), disposto em dois grupos, sendo o inferior (que protege a câmara nectarífera) com filetes mais grossos, maiores e recurvados para o centro da flor, acompanhando o estilete, e o grupo superior com filetes mais finos, curtos e retilíneos.

Em todas as espécies, ambos os grupos de estames produzem grande quantidade de pólen (ca. 1.200-1500 grãos por antera) com alta taxa de viabilidade (96-98%), um pouco antes das flores abrirem (leve protandria). A razão média entre o número de grãos de pólen e óvulos por flor (P/O) variou de 343 a 460 (Tab. 1). O gineceu apresenta ca. de 4000-9000 óvulos, o estilete é geralmente longo, 3 a 7 cm de comprimento, com estigma 12-17 lobado, lobos com ápice obtuso, (4-)5-8 mm de comprimento, receptivos desde a abertura da flor até o final da antese (leve protandria) e situados um pouco acima das anteras, nas últimas 4-5 horas que antecedem o final

da antese os lobos do estigma abrem-se e deslocam-se para a parte inferior da flor, facilitando a maior contato do pólen.

A abertura das flores em todas as espécies iniciou por volta das 17:00-18:00h, com a distensão lenta e gradual dos segmentos do perianto. A antese é assincrônica, prolongando-se por aproximadamente uma hora, e as flores encontram-se totalmente abertas entre 18:00-19:30h, permanecendo atrativas aos visitantes até por volta das 9 horas. No início da antese percebe-se um leve odor de hortaliça estragada, o qual diminui gradativamente após a total abertura das flores, principalmente em *P. gounellei* subsp. *gounellei*.

Nas espécies analisadas, o néctar é produzido apenas nos tecidos da parte superior do ovário e se acumula na câmara nectarífera abaulada, localizada na base do tubo floral, como volumes que, em média, variaram de 298 a 1997 μ l (Tab. 1). O néctar é produzido após extrações ao longo de quase todo o período em que as flores permanecem abertas, sendo geralmente em maior quantidade nas primeiras quatro horas de antese (19:00-23:00h). Em seguida, há uma diminuição na produção (23:00-1:00h), a qual cai bruscamente a partir de 1:00h da madrugada, após o que continua baixando gradativamente até cessar o volume de néctar, por volta das 5:00-9:00h da manhã seguinte. A concentração média de açúcares no néctar variou de 10-31%, havendo variação durante toda à noite. A espécie *P. gounellei* foi a que apresentou os valores mais altos de concentração de néctar, variando entre 15 e 31% (Tab. 1).

Nas quatro espécies, o fruto é uma baga, depresso-globosa, deiscente e arroxeadada quando madura, com cerca de 3-5 cm de diâmetro, e aproximadamente 2.600-8.500 sementes negras (Tab. 1), cuja maturação demora aproximadamente 25-40 dias.

3.2. Animais visitantes

Os visitantes florais observados em *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei* e *P. pachycladus* foram morcegos, mariposas, abelhas e beija-flores (Tab. 1). Durante o período noturno, foram observadas visitas freqüentes dos morcegos *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax* a *P. catingicola*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus*. A partir da captura em redes colocadas nas plantas focais foram, além destes, também registrados *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* e *Platyrrhinus ricifinus*, os quais continham pólen dessas três espécies de *Pilosocereus*, nas regiões do pescoço e focinho. Por sua vez, em *P. gounellei* foram observadas visitas noturnas apenas de esfingídeos (*Agrius cingulatus*, *Cocytius antaeus*, *Erinnys alope*, *E.*

ello ello, *E. swairsoni*, *Eumorpha fasciatus* e *Manduca rustica rustica*). Alguns destes esfingídeos também visitaram com menor frequência *P. catingicola* e *P. pachycladus*. No entanto, *P. chrysostele* foi a única espécie para a qual não foram observadas visitas de esfingídeos (Tab. 1).

As visitas dos morcegos iniciaram geralmente quando as flores já estão completamente abertas, entre 18:30-19:00h. No entanto, quando havia pouca disponibilidade de flores na população (ex: uma flor para cada 30 indivíduos), as visitas podiam ocorrer logo no início da antese, por volta das 18:00h. As visitas das duas espécies de morcegos são semelhantes em *P. catingicola* e *P. pachycladus*. Nestas espécies, os morcegos praticamente se chocam com a flor, introduzindo sua cabeça e parte do corpo no tubo floral, até atingir a câmara nectarífera (Figs. 3 e 6). Porém, em *P. chrysostele*, devido ao curto tamanho, o qual deixa as flores mais próximas dos espinhos, os morcegos realizam uma aproximação mais lenta e visitas mais rápidas, praticamente pairando diante delas ou algumas vezes precisam agarrar-se na parte lateral externa do tubo, introduzindo parte de sua cabeça no mesmo (Fig. 4) e posteriormente sua língua numa passagem que fica entre estames e estilete, para só então conseguir retirar o néctar.

Em todas as três espécies quiropterófilas, as visitas são breves, durando cerca de 1-3 segundos em cada flor. O intervalo entre uma visita e outra varia de 5 segundos a 38 minutos, sendo o último registro feito às 3:50h da manhã seguinte. A frequência das visitas dos morcegos geralmente foi mais intensa durante as cinco primeiras horas após a abertura das flores, coincidindo com o período de maior disponibilidade de néctar pelas espécies analisadas.

Durante suas visitas, os morcegos recebem grande quantidade de pólen no focinho, parte ventral do corpo, pescoço e testa e frequentemente contatam o estigma da flor com estas partes, sendo estas as principais regiões de deposição de pólen.

Os morcegos visitam diversas flores de diferentes indivíduos em sequência, através de incríveis manobras de voo, para retirada de néctar das flores (Figs. 3, 4 e 6). Em *P. chrysostele*, os morcegos (*L. mordax* e *G. soricina*) aparentemente apresentam comportamento territorialista, sendo muitas vezes possível observar disputa entre dois ou mais indivíduos dessas espécies pela flor em antese dessa Cactaceae, nas quais as visitas, muitas vezes, acabam em longas perseguições até o total afastamento de um dos rivais.

Durante a manhã do dia seguinte, as flores das quatro espécies são frequentemente visitadas por diversas abelhas (Tab. 1). Apenas em *P. chrysostele* não foi observada *Xylocopa*

griseus visitando as flores. Nas outras espécies, esta abelha de grande porte foi sempre a primeira a chegar, a partir das 4:30h, penetrando no interior do tubo floral para coletar néctar, adentrando-se quase que com todo corpo, contatando o estigma com a região dorsal.

Posteriormente, ocorrem visitas de *Trigona spinipes*, as quais apresentam comportamento variado, deslocando-se através das anteras e estigma para coletar o pólen ou dirigindo-se para o interior da flor para coletar néctar. Neste último caso, as abelhas precisam romper as barreiras formadas pelos filetes dos estames que circundam estreitamente o estilete, formando uma passagem de difícil acesso até a câmara nectarífera. Nesse processo, *T. spinipes* muitas vezes danifica as flores através de perfurações no tubo floral ou destruindo os filetes, estiletes e estigma para abrir caminho até o néctar. Em alguns casos este comportamento foi freqüente na tarde anterior à antese, sendo comum encontrar flores em antese ou até mesmo botões florais de *P. catingicola*, *P. gounellei*, *P. pachycladus* e principalmente *P. chrysostele* apresentando perfurações laterais e apicais ou muitas vezes já totalmente danificados por estes insetos (c. 40 - 80% das flores e botões).

Além dessas duas espécies, geralmente a partir das 5:20h, indivíduos de *Apis mellifera* também foram observados nas flores das quatro espécies estudadas, regularmente até as 8:00-9:00h, apresentando também comportamento similar ao de *Trigona spinipes*, havendo disputa pelos recursos florais entre as duas espécies de abelhas. Entretanto, *Apis mellifera* não causa danos às estruturas florais dessas espécies de *Pilosocereus*, pois nos raros momentos em que *T. spinipes* lhe permite visitar as flores, a mesma adentra diretamente pelo tubo floral ou muitas vezes utiliza os caminhos já abertos por *T. spinipes* nas flores das quatro espécies de *Pilosocereus* estudadas.

Pequenas formigas (espécies de *Cephalotus*, *Dorymirmex* e *Pseudomirmex*) e besouros da família Scarabaeidae (*Ciclocephala cenata* e *Ciclocephala* sp.) também foram observados nas flores dessas quatro espécies de *Pilosocereus*. Os besouros foram vistos ocasionalmente no início da noite ou da manhã, permanecendo no interior da flor até o seu fechamento. As formigas apresentam uma relação de atração com estas espécies de Cactaceae, iniciada durante a exploração do néctar oferecido pelas flores no início da antese, e permanecendo na flor muitas vezes até o seu fechamento. Apesar de estarem presentes na flor em todos os horários de sua antese, e mesmo quando presentes em grande número, as formigas não impedem totalmente a predação dos botões florais e flores por *Trigona spinipes*. Porém, tanto as formigas como os

besouros ocasionalmente podem contatar os órgãos sexuais das flores de *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*.

Ainda no período da manhã, a partir das 5:00h, beija-flores (*Chlorostilbon aureoventris*, *Heliomaster squamosus* e *Phaethornis gounellei*) visitam as flores de *P. catingicola*, *P. gounellei* e *P. pachycladus* regularmente das 5:10 até às 9:00h em intervalos de 6 a 55 minutos. Introduzem sua cabeça e bico no tubo da corola para alcançar o néctar e dessa forma, eventualmente contactando, com o pescoço e o tórax, o estigma e as anteras. No entanto, neste horário de visita, o estigma muitas vezes encontra-se já deslocado para a parte inferior da flor e há baixa disponibilidade de pólen. Não foram registradas visitas de beija-flores em *P. chrysostele* na área de estudo, talvez isso ocorra pelo fato de seu tubo floral ser mais curto (mais próximo aos espinhos) e pela presença excessiva de *T. spinipes* nessa Cactaceae, já que suas flores são mais tenras do que as outras espécies de *Pilosocereus*, o que estaria na área de estudo facilitando a retirada de partes florais e néctar por estas abelhas.

3.3. Sistema reprodutivo

Os testes para avaliar o sistema reprodutivo mostraram que *P. catingicola*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus* são auto-incompatíveis, uma vez que nem a autopolinização espontânea nem a manual formaram frutos, enquanto que em *P. gounellei* cerca de 13,33% das flores resultantes de autopolinização manual formaram frutos.

Em *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*, cerca de 26,7%, 60%, 26,7% e 17,8% (Tab. 2), respectivamente, das flores oriundas da polinização natural não formaram frutos, não havendo diferença significativa no número de frutos formados entre polinização por morcegos (ausência e presença de *Trigona*), esfingídeos (ausência e presença de *Trigona*) e abelhas *Xylocopa* (na ausência e presença de *Trigona*) para as espécies *P. catingicola*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*. No entanto, ao comparar o sucesso reprodutivo entre os tratamentos de polinização seletiva por morcegos na ausência e presença de *Trigona spinipes* para *P. chrysostele*, observou-se que, na sua ausência, os morcegos foram mais eficientes ($\chi^2=5,5$; g.l.=1; $p<0,05$), indicando que *Trigona spinipes* está atuando de forma negativa na formação de frutos dessa espécie (Tab. 2).

Comparando-se a formação de frutos entre os diferentes polinizadores considerando as mesmas situações (ausência e presença de *Trigona*), não houve diferença significativa nos

números de frutos formados em *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei*. Enquanto para *P. pachycladus*, foi constatada diferença significativa, apenas quando comparada a formação de frutos entre morcegos e *Xylocopa grisescens* na presença de *Trigona spinipes* ($\chi^2=6,56$; g.l.=1; $p<0,05$).

4. Discussão

4.1. Morfologia e biologia floral

Com exceção de *P. gounellei*, as flores das espécies de *Pilosocereus* analisadas apresentam características tipicamente quiropterófilas, tais como presença de peças florais (segmentos do perianto, estames, estilete e estigma) curtas e espessas para resistir às visitas do morcego em busca do néctar; antese noturna; odor desagradável, lembrando hortaliças estragadas; coloração externa pouco chamativa, contrastando com os elementos internos da flor, que são claros, geralmente alvos; câmara nectarífera abaulada e protegida pelos filetes dos estames internos dobrados em direção ao estilete; grandes quantidades de néctar (Porsch, 1939; Faegri & van der Pijl, 1979; Dobat & Peikert-Holle, 1985; Zappi 1989, 1994; Simmons & Wetterer, 2002).

Esses atributos de flores quiropterófilas estão também presentes em alguns outros gêneros da família Cactaceae como: *Carnegiea*, *Coleocephalocereus*, *Espositoopsis*, *Facheiroa*, *Micranthocereus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, *Stenocereus*, *Stephanocereus*, *Weberocereus*, entre outros (Porsch, 1939; Alcorn et al., 1959; Vogel, 1968; Faegri & van der Pijl, 1979; Dobat & Peikert-Holle, 1985; Sosa & Soriano, 1996; Tschapka et al., 1999; Aona et al., 2006; Valiente-Banuet et al., 1997a, b; Valiente-Banuet, 2007).

No entanto, por mais clara que seja a síndrome de polinização apresentada por uma espécie, isto não determina em absoluto qual o agente polinizador da mesma (Waser, 1983; Herrera, 1995). São conhecidas em algumas espécies de Cactaceae quiropterófilas outras estratégias para atrair diferentes visitantes, tais como mariposas, abelhas e beija-flores (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997b; Fleming et al., 2001; Molina-Freaner et al., 2004; Aona et al., 2006). Certas flores de Cactaceae apresentam características que poderiam possibilitar transições entre morcego e beija-flor, como, por exemplo *Cipocereus minensis* ssp. *minensis*, *Micranthocereus purpureus* e *Pilosocereus coerulescens* (D.C. Zappi obs. pess.), e conforme relatado por Sazima

et al. (1994) para espécies de outras famílias. Segundo Valiente-Banuet et al. (1997), partilha de polinizadores diurnos e noturnos também foi observado nas espécies mexicanas *Pachycereus weberi* e *Pilosocereus chrysacanthus*, que recebem visitas noturnas de morcegos e diurnas de beija-flores e abelhas.

A antese das quatro espécies de *Pilosocereus* analisadas é menor que a de algumas das Cactaceae colunares do México, como *Cereus giganteus* e *Trichocereus passacana* (McGregor et al., 1962; Viana et al., 2001), cujas flores permanecem abertas por até 72 horas, mas assemelha-se com a de *Neubuxbaumia macrocephala*, *N. mezcalaensis* e *N. tetezo*, para as quais há registros entre 13 e 15 horas (Valiente-Banuet et al. 1996, 1997b). A sincronia entre a abertura floral e a deiscência das anteras também foi observada em estudos com *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus horrispinus* e *S. repandus* (Nassar et al., 1997), *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis* (Locatelli et al., 1997), *Trichocereus passacana* (Viana et al., 2001) e *Pilosocereus tuberculatus* (Rocha et al., 2007; capítulo 2 desta tese).

A duração da receptividade estigmática de *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei* e *P. pachycladus* aproxima-se dos resultados obtidos em outros trabalhos (Locatelli et al., 1997; Valient-Banuet et al, 1997b; Viana et al., 2001; Rocha et al., 2007).

As flores de Cactaceae formam-se a partir das aréolas, que também são comumente dotadas de espinhos e espera-se que espécies com flores relativamente curtas representem um risco maior para os morcegos durante suas visitas, uma vez que suas asas podem entrar em contato com os espinhos.

Cefálios são estruturas reprodutivas especializadas, derivadas a partir da formação de tricomas e cerdas nas aréolas floríferas. Estas estruturas podem ser superficiais (pseudocefálios) ou profundamente modificadas (cefálios laterais e terminais) (Taylor & Zappi 2004). Seu desenvolvimento possivelmente funciona como uma proteção contra os espinhos, favorecendo a visita de morcegos às plantas que apresentam esta estrutura (Zappi, 1994). Existe também a possibilidade de que o contraste entre o pseudo-cefálio de *P. chrysostele*, cujos tricomas alvos destacam-se com o verde-escuro dos cladódios, tendo também uma função de guia para orientar os morcegos quanto à posição das flores.

De acordo com Barthlott (1988), a presença de cefálios em Cactaceae estaria associada à polinização por morcegos, cujas asas ficariam protegidas do choque com os espinhos através da presença copiosa de tricomas ou de cerdas macias nessas regiões floríferas modificadas. Segundo

Aona et al. (2006), é possível que o cefálio tenha uma função inicial de proteção das flores contra a desidratação em ambientes áridos, mas também existe possibilidade de que estas estruturas tenham sido importantes na transição da polinização por esfingídeos para morcegos.

Existe evidência de evolução paralela de cefálio em distintos grupos dentro das Cactaceae (por exemplo em espécies de *Coleocephalocereus*, *Micranthocereus*, *Pilosocereus*, *Cereus* subg. *Subpilocereus* e *Pachycereus*), o que pode ter uma relação com a evolução desses gêneros à polinização por morcegos.

Recente estudo de sistemática filogenética realizado por Machado e colaboradores (dados não publicados) sugerem que *Micranthocereus* subgênero *Siccobacctus* posiciona-se com alto suporte como grupo irmão de *Coleocephalocereus*, através inclusive da característica de possuírem um cefálio lateral apronfundado. No entanto, nesse mesmo estudo, os autores se surpreenderam com os resultados da polifilia em *Pilosocereus* e o posicionamento do sugênero *Gounellea*, o qual aparece como grupo irmão de *Micranthocereus*, cuja sinapomorfia para este clado é o fruto com restos florais superficialmente inseridos no ápice do pericarpo, circular no ponto de união. Para estes autores, os resultados deste trabalho indicam que *Pilosocereus* sugênero *Gounellea* (*P. gounellei* e *P. tuberculatus*) deve ser elevado a categoria de gênero distinto.

O baixo numero de flores abertas por noite por indivíduo é uma das características associadas a visitas por polinizadores com comportamento “trapliner” (Feinsinger & Colwell, 1978), o que parece também ser uma estratégia adotada por algumas espécies de morcegos em determinadas regiões áridas, estabelecendo rotas diárias ou muitas vezes migrando para locais onde existe mais disponibilidade de recursos oferecidos por espécies de Cactaceae (Sosa & Soriano, 1992; Petit, 1997; Ruiz et al., 1997; Valiente-Banuet, 2002; Rocha et al., 2007).

A faixa da variação de concentração de açúcares no néctar (10-31%) enquadra-se nos dados de Locatelli et al. (1997) para *Pilosocereus catingicola* em uma área de Restinga na Paraíba, Molina-Freaner (2004) para uma espécie de Cactaceae do México, *Pachycereus pecten-aboriginum*, e de Aona et al. (2006), para uma espécie da Chapada Diamantina no Brasil, *Micranthocereus purpureus*, ambas polinizadas por visitantes diurnos e noturnos, e está um pouco acima daquelas obtidas por Machado et al. (1998), Tschapka et al. (1999) e Machado & Vogel (2004) para flores quiropterófilas de outras famílias.

Segundo Scogin (1985), a variação do néctar em algumas espécies de Cactaceae não apresentou diferença significativa nas concentrações de açúcares entre as flores polinizadas por mariposas (15-34%), morcegos (17-26%) e beija flores (22-30%), além de apresentar sobreposição entre as concentrações para os diferentes tipos de visitantes florais. Para alguns autores (Locatelli & Machado, 1999b; Aona et al., 2006; Rocha et al., 2007), esta sobreposição provavelmente pode favorecer a polinização das espécies de Cactaceae através da partilha dos polinizadores. Além disso, a concentração de néctar ligada a baixa concentração de açúcar, pode tornar o néctar de muitas Cactaceae da Caatinga, a exemplo das quatro espécies de *Pilosocereus* aqui estudadas, em uma ótima fonte de água em ambientes semi-áridos, visto que esta diluição pode estar sendo selecionada de modo geral.

A proporção e composição dos tipos de açúcares presentes no néctar podem determinar a guilda de visitantes florais que uma planta recebe (Baker & Baker 1982, 1983). Segundo Baker & Baker (1983) e Baker et al. (1998), os morcegos preferem néctar rico em hexoses, enquanto esfingídeos apresentam uma tendência a visitar flores com néctar rico em ou dominado por sacarose ou disacarídeo. Esta também poderia ser uma das explicações para as visitas noturnas exclusivas por morcegos em *P. chrysostele* e por esfingídeos em *P. gounellei*, sendo interessante uma análise da composição química dos componentes do néctar das espécies de *Pilosocereus*.

O pólen também é um recurso bastante importante para a dieta de morcegos glossófagos durante o seu forrageio em espécies de Cactaceae (Sosa & Soriano, 1992; Valiente-Banuet et al., 1996; Petit & Freeman, 1997; Ruiz et al., 1997), conforme também foi observado por outro estudo no Parque Nacional do Catimbau para *Pilosocereus tuberculatus* (Rocha et al., 2007; capítulo 2 desta tese). Nas espécies de *Pilosocereus* aqui estudadas, é possível que este comportamento também ocorra, pois além de existir uma grande oferta de pólen pelas suas flores, também foi encontrado pólen de espécies do gênero *Pilosocereus* no corpo de outros morcegos *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* e *Platyrrhinus ricifinus* capturados próximo as plantas focais, que até então só tínhamos observado nesta área alimentando-se dos frutos das Cactaceae desse gênero e de algumas mariposas presentes nas flores e nos frutos. Porém, isso precisaria ser melhor analisado através de um estudo detalhado do conteúdo estomacal desses animais.

4.2. Visitantes noturnos vs. Diurnos

As flores de *P. catingicola* e *P. pachycladus* não se assemelham apenas quanto às suas características morfológicas (Fig. 2), mas também quanto aos seus visitantes e polinizadores (Tabela 2). Durante a noite, estas duas espécies de *Pilosocereus* recebem visitas tanto de morcegos (*Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax*) quanto de esfingídeos (*Cocytius antaeus*, *Erinnyis alope*, *E. ello ello*, *E. swairsoni* e *Manduca rustica rustica*).

De acordo com Baker (1961), os esfingídeos são susceptíveis a fatores ambientais e climáticos, podendo o seu número numa área ser menor do que o de flores, resultando no fato de que muitas flores nunca serão visitadas. No entanto, para Duarte Júnior et al. (2005), ao longo do ano, a riqueza e abundância de espécies de esfingídeos na Caatinga são altamente sazonais e correlacionadas a pluviosidade, pois com a chegada da estação seca neste bioma, os arbustos e as árvores perdem suas folhas e o estrato herbáceo desaparece, fazendo com que a abundância de esfingídeos diminua rapidamente. O fato do pico de floração de *P. gounellei* ocorrer geralmente na estação chuvosa (cap. 3 desta tese) favorece e possibilita a frequência e diversidade de esfingídeos como polinizadores desta espécie de *Pilosocereus*.

De acordo com Harber & Frankie (1989), visitas de mariposas a flores quiropterófilas são mais frequentes do que visitas de morcegos às flores esfingófilas. Exemplo deste último caso é o que constatamos para *P. gounellei* durante o presente trabalho, no qual não foram observadas visitas de morcegos, apesar desta espécie também apresentar características florais de quiropterofilia e haver presença de morcegos na área, recebendo visitas exclusivas de sete espécies de esfingídeos, mostrando que, ao contrário daquilo inicialmente esperado, esta espécie é um exemplo de Cactaceae esfingófila.

Provavelmente as visitas por morcegos não foram favorecidas devido a algumas características da flor, a qual exala odor menos acentuado e tem menor produção de néctar (Tab. 1) e tubo floral mais estreito e alongado do que as outras espécies de *Pilosocereus* (Fig. 2). Além disso, suas flores ficariam muitas vezes posicionadas perto do solo ou entre arbustos, sempre muito mais baixas que as de *P. catingicola* e *P. pernambucoensis*. Todos estes fatores poderiam estar gerando uma limitação física para visita de morcegos as flores de *P. gounellei*.

A esfingofilia exclusiva é um fato raro para os representantes brasileiros do gênero *Pilosocereus*, uma vez que morcegos e esfingídeos parecem estar associados à partilha de

recursos florais de flores neste e em outros gêneros de Cactaceae, por exemplo nos casos de *Micranthocereus purpureus* (Aona et al., 2006), *P. catingicola* (Locatelli et al., 1997) e *P. pachycladus*, registrado neste estudo.

No Parque Nacional do Catimbau, *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax* foram considerados os únicos polinizadores observados para *P. chrysostele*, apesar do morcego *G. soricina* ser considerado por vários autores (Alvarez & González, 1970; Lemke, 1984; Valiente-Banuet et al., 1997; Simmons & Wetterer, 2002) como o principal vetor de pólen de várias Cactaceae quiropterófilas, sendo uma espécie cactofílica oportunista com papel bastante conhecido, enquanto que na área de estudo *L. mordax* demonstrou ter um papel mais restrito ao uso de recursos oriundos de Caatinga e principalmente das espécies de Cactaceae. De acordo com Simmons & Wetterer (2002), uma espécie de morcego só é considerada cactofílica oportunista quando a espécie ou algumas de suas populações utilizam produtos de Cactaceae quando disponíveis, embora não dependam exclusivamente deles para sua sobrevivência.

Apesar de muitas espécies de morcegos apresentarem comportamento bastante conhecido por visitarem espécies de Cactaceae, outras como *Lonchophylla mordax* demonstram ser uma espécie cactofílica com comportamento pouco conhecido (Aona et al., 2006), podendo a partir de agora, ser considerada uma espécie cactofílica efetiva, pois na área do Parque Nacional do Catimbau ela também visita *P. tuberculatus* (Rocha et al., 2007), além de *P. chrysostele*, *P. catingicola* e *P. pachycladus*, desempenhando papel importantíssimo como vetor de pólen de Cactaceae quiropterófilas nas diversas áreas do Parque. De acordo com Reid (1997) e Wetterer et al. (2000), o pequeno tamanho de *L. mordax*, impossibilitaria a sua eficiência como polinizador em espécies de Cactaceae. No presente estudo foi observado, contudo, que *L. mordax* teve um papel semelhante ao de *G. soricina*, atuando como polinizador efetivo em *P. chrysostele*, *P. catingicola* e *P. pachycladus*, existindo sobreposição nos usos dos recursos florais por estes polinizadores, podendo ser considerados como os principais vetores de pólen das Cactaceae colunares da Caatinga.

De acordo com Rocha et al. (2007), as visitas dos morcegos em *P. tuberculatus* deixam algumas alterações nas flores indicando que estas já foram visitadas. Este fato também foi observado nas flores de *P. catingicola*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus*, as quais, após a visita dos morcegos mostravam o estigma deslocado e grãos de pólen depositados nos elementos petalóides. Além disso, foi possível observar em *P. chrysostele*, marcas das unhas na parte

externa do tubo da corola e segmentos do perianto durante as visitas dos morcegos, o que pode ter ocorrido devido ao tamanho curto de suas flores em relação às outras espécies do gênero. Nesta espécie de *Pilosocereus* os morcegos provavelmente precisam se apoiar para evitar ou diminuir o impacto do choques de suas asas com os espinhos, durante suas rápidas visitas. Indicadores como estes podem, inclusive, ser utilizados para outras espécies de *Pilosocereus* com morfologia floral semelhante.

Neste trabalho, *P. catingicola* e *P. pachycladus* também apresentaram as mesmas associações de classes de visitantes florais, morcegos e mariposas durante a noite e beija-flores e abelhas durante o dia (Tab. 2). No entanto, raros são os estudos que comprovam o compartilhamento de recursos florais de uma mesma espécie de Cactaceae por morcegos e mariposas (Locatelli et al. 1997; Tschapka et al. 1999; Aona et al., 2006).

O papel desempenhado pelos visitantes diurnos em flores de antese noturna da família Cactaceae já é bem conhecido, indicando sua importância como polinizadores secundários (Alcorn et al., 1959; Valiente-Banuet et al., 1997a, b; Locatelli et al., 1997; Locatelli & Machado, 1999b; Viana et al., 2001; Aona et al., 2006; Rocha et al., 2007). Entre os visitantes diurnos de *P. catingicola*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*, foi comprovado que apenas a abelha *Xylocopa grisescens* pode atuar como eficiente vetor de pólen, ao contrário das pequenas abelhas (*Apis mellifera* e *Trigona spinipes*) e dos beija-flores (*Chlorostilbon aureoventris*, *Heliothys squamosus* e *Phaethornis gounellei*), que se mostraram pilhadores, pois não atuaram na formação de frutos (Tab. 2).

De acordo com Alcorn et al. (1959), o fato de algumas espécies de Cactaceae manterem suas flores abertas durante a noite à manhã seguinte, produzindo néctar nos dois turnos, tem relação com a presença dos visitantes diurnos dessas espécies, principalmente abelhas, que atuam como eficientes vetores de pólen, contribuindo também dessa forma efetivamente para a formação de frutos, tanto quanto os visitantes noturnos.

O fato das espécies de *Pilosocereus* estudadas apresentarem produção de néctar durante as primeiras horas da manhã, pode ter relação com seu polinizador secundário, a abelha *Xylocopa grisescens*, que ao visitar as flores de *P. catingicola*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*, contacta as anteras e os lobos do estigma, os quais durante este período, estão mais abertos e separados entre si, semelhante aos resultados obtidos para *P. tuberculatus* por Rocha et al. (2007), nesta mesma área. Em *P. catingicola*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*, estas visitas de *Xylocopa grisescens*

aumentam as chances de polinização dessas espécies, principalmente em áreas onde há maior fragmentação do ambiente, o que pode, por sua vez, acarretar na diminuição das populações dos morcegos, ou até mesmo, na sua total ausência, semelhante ao relatado para o México por Valiente-Banuet (2002).

Rocha et al. (2007), ao estudar *P. tuberculatus* no Parque Nacional do Catimbau, constataram que, apesar desta espécie ser polinizada pelos morcegos (*Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax*) e pela abelha *Xylocopa grisescens*, os morcegos atuavam como vetores de pólen mais eficientes. Em *P. chrysostele*, esta relação de dependência é bem maior, uma vez que esta planta é visitada apenas durante a noite, exclusivamente por duas espécies de morcego: *G. soricina* e *L. mordax*.

Essa relação das espécies de Cactaceae com seus polinizadores secundários, apesar de documentada (Fleming et al., 1996; Locatelli & Machado, 1999a; Viana et al. 2001; Valient-Banuet, 2002; Aona et al., 2006; Rocha et al., 2007), necessita de estudos mais específicos, para que só assim possa ser melhor compreendida. De acordo com Valient-Banuet (2002), “a crise da polinização” tem como causa o desaparecimento e a diminuição das densidades populacionais de vetores de pólen, sendo que no caso dos sistemas das Cactaceae colunares do México existem duas causas que afetam as densidades de polinizadores: uma seria a destruição de grandes áreas com vegetação natural dominadas por Cactaceae colunares pelos interesses agrícolas e a perturbação dos refúgios de morcegos nectarívoros.

Trigona spinipes, pelo contrário, apresenta comportamento de forrageio agressivo, o que segundo Nagamitsu & Inoue (1997) aumenta quando a flor é visitada por um maior número de indivíduos da mesma colméia, assegurando dessa forma o seu uso exclusivo e com isso impedindo, por exclusão competitiva, acesso a outras espécies de abelhas. Talvez, esta exclusão competitiva possa ser o motivo de não ter sido possível observar as visitas de *Xylocopa grisescens* em *P. chrysostele*, uma vez que as flores desta espécie de Cactaceae por ser mais delicada e com tubo mais curto que as de outras espécies de *Pilosocereus* da Caatinga, atraem a preferência das abelhas *T. spinipes*, as quais visitam em grande número por flor, podendo dessa forma, impedir a aproximação da *X. grisescens*.

É comum observar partes florais e flores inteiras de *P. chrysostele* destruídas, indicando a utilização por estas abelhas de tecidos florais ou mucilagens contidas nestes para construção de ninhos. Danos semelhantes são freqüentemente constatados em outras espécies vegetais (Renner,

1983; Malerbo-Souza et al., 2002; Boiça Jr. et al., 2004), bem como em outras Cactaceae presentes na Caatinga, a exemplo de *Cereus jamacaru*, *C. albicaulis*, *Harrisia adscendens*, *Pilosocereus catingicola*, *P. gounellei*, *P. pachycladus*, *P. pentaedrophorus*, *P. piauiensis*, *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* (obs. pess.). Recentemente, Colaço et al. (2006), observaram que a destruição das peças florais em *Melocactus glaucescens* e *M. paucispinus* provocada por *Trigona spinipes* podia comprometer os eventos de polinização e seus fenômenos subsequentes, uma vez que, em muitas das flores visitadas por estas abelhas o estigma e a maioria dos estames eram destruídos.

A sobreposição no uso dos recursos florais tanto pelos visitantes diurnos (*X. grisescens*) quanto pelos visitantes noturnos (*G. soricina* e *L. mordax* ou esfingídeos) pode favorecer *P. catingicola*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*, pois a ausência de uma das duas espécies de morcegos ou de esfingídeos pode ser compensada pela outra ou mesmo pela abelha, uma vez que o bioma Caatinga vem sofrendo fortes pressões decorrentes dos processos de isolamento e fragmentação. As duas áreas de estudo, tratam-se de enclaves vegetacionais cercados por pequenas propriedades que exploram os recursos naturais locais e desenvolvem variados cultivos agrícolas, apesar da área de estudo em Pernambuco ser uma Unidade legal de Preservação Permanente e a da Paraíba, fazer parte de uma Área de Proteção Ambiental (APA).

Pilosocereus gounellei, devido ao grande número de esfingídeos como visitantes e sua floração intensa, bem como a sua ampla distribuição na Caatinga, pode ser considerada como uma das espécies importantes para conservação desse grupo animal, em planos de manejo sobre esse bioma. Além disso, o fato dessa espécie ter se mostrado esfingófila e de sua floração coincidir (sincronopátricas) com as de outras espécies de *Pilosocereus* polinizadas por morcegos na Caatinga, pode ter contribuído para que esta espécie tenha se adaptado à polinização por esfingídeos, numa possível fuga da competição gerada pela partilha de polinizadores em áreas deste bioma. Porém, os dados biológicos de outros grupos de Cactaceae relacionados à *P. gounellei*, a exemplo de *Micranthocereus*, não dão suporte para inferir as hipóteses evolutivas acerca da biologia floral e da guilda de polinizadores em *Pilosocereus*.

Por sua vez, *P. catingicola*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus*, sem dúvida são importantes fontes de alimento para os morcegos nectarívoros, a exemplo de *G. soricina* e *L. mordax*, para os quais estas espécies de Cactaceae fornecem alimento durante praticamente o ano todo nas duas áreas estudadas. Com respeito a *L. mordax*, sua interação ainda é pouco conhecida, revelando-se

como mais uma espécie cactofílica de ocorrência na Caatinga nordestina, concordando com os dados obtidos por Rocha et al. (2007). Estas duas espécies de morcegos parecem apresentar forte relação de dependência com flores de Cactaceae nas duas áreas de estudo, pelo menos durante alguns meses do ano, sendo estas plantas importantes para subsidiar planos de conservação dos glossofagíneos em áreas de semi-árido.

Diversas espécies de *Pilosocereus* constituem um componente dominante na vegetação de Caatinga (Zappi, 1994; Taylor & Zappi, 2004). A área do Parque Nacional do Catimbau é caracterizada por uma alta diversidade de Cactaceae, com vários habitats suportando no mínimo seis e, às vezes, até 15 espécies, sendo seis dessas arbóreas (obs. pess.). As populações de Cactaceae do Nordeste brasileiro, especialmente as restritas a poucas áreas, como *P. chrysostele*, vêm sofrendo crescente redução no processo de fragmentação da Caatinga. Nas duas áreas de estudo, esta redução é ocasionada principalmente pela ação da agropecuária, inclusive plantios da espécie introduzida *Opuntia ficus-indica*, com finalidade de alimentar os rebanhos. Estas perturbações poderiam estar influenciando na vulnerabilidade dos sistemas de polinização mais especializados dentro da família Cactaceae, refletindo na área de distribuição de *P. catingicola* e *P. pachycladus*, muito mais amplamente distribuídos que *P. chrysostele*, que é polinizado exclusivamente por morcegos e que talvez por isso restrito a localidades pontuais nos estados Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte e Ceará, geralmente em áreas de afloramentos rochosos, habitat desses morcegos glossofagíneos.

Outro exemplo dessa relação entre sistema de polinização e padrão de distribuição em Cactaceae, é o fato de *P. gounellei* apresentar autocompatibilidade (13,3%) e polinização por esfingídeos, o que pode ter influenciado na distribuição extremamente ampla desta espécie na Caatinga em relação às outras espécies do gênero (ver mapas em Zappi 1994, Taylor & Zappi 2004). No Estado da Paraíba, Rocha et al. (2006) observaram que espécies de Cactaceae como *P. gounellei*, apesar de exclusivas de caatinga, apresentam ampla distribuição no estado, sendo encontradas em várias microrregiões, enquanto *P. chrysostele* é uma espécie endêmica de caatinga com distribuição restrita a poucas áreas. Acreditamos que este padrão de *P. gounellei* em relação às outras espécies de *Pilosocereus* possa se repetir em outros estados de ocorrência dessa espécie.

4.3. Sistema reprodutivo e diferentes visitantes/polinizadores

A família Cactaceae apresenta diversos mecanismos que favorecem a alogamia, tais como androdioiccia (Valiente-Banuet et al. 1997), ginodioiccia (Parfitt 1985; Hoffman 1992) e trioiccia (Fleming et al. 1994), porém grande parte, a exemplo de *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei* e *P. pachycladus* é hermafrodita (Silva & Sazima 1995; Schlindwein & Wittmann 1995, 1997; Raw 1996; Valiente-Banuet et al. 1996; Locatelli et al. 1997; Locatelli & Machado 1999a, b; Tschapka et al. 1999; Molina-Freaner et al., 2004; Aona et al., 2006; Valiente-Banuet et al., 2007). Segundo Badano & Schlumperger (2001), a falta de iniciação de frutos nas flores autopolinizadas de *Trichocereus pasacana* indica que a formação de frutos nesta espécie depende da fecundação inicial dos óvulos por pólen oriundo da polinização cruzada, o que também parece está atuando no sistema reprodutivo de *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*. Além desses mecanismos, foi observada a dicogamia nas flores de algumas espécies de antese noturna, a exemplo de *Cereus giganteus* (Alcorn et al., 1959), *C. jamaru* (Porsch, 1939) e *C. peruvianus* (Silva & Sazima, 1995), nas quais a deiscência das anteras ocorre anteriormente à fase de receptividade do estigma (protandria), ainda no interior do botão floral.

A ausência de formação de frutos nos tratamentos de autopolinização, espontânea e manual, sugere que *P. catingicola*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus* sejam predominantemente alógamas, concordando com outros resultados obtidos para a família Cactaceae (Valiente-Banuet et al. 1996, 1997a, 1997b; Locatelli et al., 1997; Badano & Schlumperger, 2001; Viana et al., 2001; Colaço et al., 2006; Rocha et al., 2007), evidenciando que estas espécies de *Pilosocereus* possuem total dependência dos vetores de pólen. Porém, apesar de *P. gounellei* apresentar cerca de 13,3% dos frutos formados nos cruzamento de autopolinização manual, a mesma também foi predominantemente alógama, dependendo principalmente da polinização realizada pelos esfingídeos *Agrius cingulatus* e *Manduca rustica rustica*.

Desse modo, os morcegos são fundamentais para o sucesso reprodutivo de *P. catingicola*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus* como polinizadores noturnos e os esfingídeos para *P. gounellei*, enquanto que para todas (exceto *P. chrysostele*), no início da manhã, *Xylocopa grisescens* pode atuar como um polinizador alternativo, possibilitando elevada taxa de produção de frutos (Tab. 1), assegurando o fluxo gênico de *P. catingicola*, *P. gounellei* e *P. pachycladus*, concordando com os resultados obtidos por Rocha et al. (1997). Apesar de ocorrer visitas de morcegos e

também de esfingídeos (*Cocytius antaeus*, *Erinnys alope*, *E. ello ello*, *E. swairsoni* e *Manduca rustica rustica*) às flores de *P. catingicola* e *P. pachycladus*, a abundância, permanência ao longo de todo ano e maior frequência de visitas de morcegos nas áreas estudadas, faz com que estes mamíferos apresentem um papel mais importante no favorecimento da alogamia destas duas espécies de Cactaceae.

A dependência exclusiva de espécies de Cactaceae colunares a polinização por morcegos, também foi reportada para espécies que habitam a Venezuela (Nassar et al., 1997), assemelhando-se aos resultados obtidos para *P. chrysostele* neste estudo. Nesta espécie houve diferença significativa na produção de frutos na ausência e presença de *Trigona spinipes*, o que indica que esta abelha está atuando de forma negativa na produção dos frutos de *P. chrysostele*, podendo, com isso, inclusive ameaçar futuramente o repovoamento desta planta no Parque Nacional do Catimbau.

Entretanto, ao comparar a eficiência entre os diferentes polinizadores das espécies de *Pilosocereus* aqui estudados, houve diferença significativa apenas na produção de frutos de *P. pachycladus* entre morcegos e a abelha *Xylocopa grisescens*, mostrando que *X. grisescens* na ausência de *T. spinipes* foi um polinizador mais eficiente. Isto talvez possa explicar porque o maior número de frutos formados na polinização natural ocorreu nesta espécie, que pode estar sendo beneficiada pela existência de apenas mais uma espécie de *Pilosocereus* na área (*P. gounellei*), a qual não recebe visita de morcegos. Além disso, *X. grisescens* contribui com o aumento do fluxo polínico desta planta, uma vez que a partilha de polinizadores nos diferentes turnos podem possibilitar o aumento na formação de frutos. Entretanto, nestes dois horários há diferença na posição e abertura dos lobos do estigma, o que poderiam facilitar a maior deposição de pólen advindas dos polinizadores diurnos e noturnos. Vale salientar que nas exposições seletivas, as visitas simples de *X. grisescens* (durante o horário 4:30-9:00) as flores encontravam-se com elevada quantidade de pólen, pelo fato de terem sido mantidas ensacadas durante toda a antese, o que a diferencia da condição natural (menor quantidade de pólen disponível).

Segundo Valiente-Banuet (2002), as espécies de Cactaceae colunares do México apresentam dois padrões quanto ao sistema de polinização, sendo um mais generalista e localizado no limite norte, o que tem tornado estas espécies menos vulneráveis às perturbações ambientais, enquanto o outro seria mais especializado e encontrado nas espécies que habitam mais ao centro, as quais tenderiam a sofrer mais caso haja alteração de habitat. As espécies de

Pilosocereus estudadas parecem também apresentar estes dois padrões de polinização, uma vez que *P. chrysostele* mostrou-se ser mais especializada que as demais, sendo polinizada apenas pelos morcegos, enquanto que *P. catingicola*, *P. gounellei*, *P. pachycladus*, mostraram sistemas de polinização mais generalistas. No entanto, a sobreposição no uso dos recursos florais por *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax* pode favorecer as espécies de *P. catingicola*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus*, pois a ausência de uma dessas espécies pode ser compensada pela outra.

Isto já foi comprovado por outros estudos realizados com Cactaceae colunares em diversas áreas fora do Brasil (Petit & Pors, 1996; Ruiz et al., 1997; Rojas-Martinez et al., 1999; Valiente-Banuet, 2002). Além disso, os morcegos nectarívoros reúnem características que os tornam vulneráveis à extinção em maior grau que outros quirópteros, sendo muitas dessas características determinadas pela estreita associação mutualística desses morcegos com as plantas que polinizam: alta especialização alimentar, associação com zonas secas tropicais e subtropicais, tamanho corporal pequeno e área de distribuição restrita (Santos & Arita, 2002).

Segundo Ruiz & Santos (1997), a redução na população dos morcegos limitaria a capacidade de polinização e dispersão das espécies de Cactaceae, tornando mais lenta a recuperação de áreas degradadas. Por outro lado, é importante destacar que as Cactaceae colunares de Caatinga, em sua maioria, possuem crescimento lento, o que indisponibilizaria a oferta de recursos florais destas plantas por algumas décadas em áreas degradadas, até mesmo nas áreas em regeneração, fazendo com que estes animais migrem ou até mesmo tenham suas populações reduzidas. Dessa forma, é urgente o aumento de áreas preservadas de Caatinga para que este efeito cascata possa ser minimizado e as populações desses animais e plantas possam ser de fato preservadas.

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFPE, pelo apoio institucional; Universidade Estadual de Santa Cruz pela ajuda de custo cedida a E.A. Rocha; CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa de I.C. Machado; IBAMA pela autorização e apoio logístico no Parque Nacional do Catimbau; Ana Maria Almeida, pela autorização e apoio ao trabalho na Fazenda Dona Soledade; George Sidney Baracho (UPE), pela ilustração; André Santos (UFPE), pela confecção do mapa; Marlene Alencar Barbosa (Herbário UFP), pelo acesso

às dependências do Herbário; Deoclécio Queiroz Guerra (UFPE) pela identificação dos morcegos; Gabriela Bieber pela identificação das formigas; Elisângela Bezerra e Tarcila Nadia, pelas sugestões no manuscrito e ajuda na coleta dos dados; Genivaldo Constantino da Silva, Marcelo Soares Santos e Mário F. Silva pela ajuda no campo.

Referências

- Alcorn, S.M.; McGregor, S.E.; Butler, G.D., Kurtz, E.B., 1959. Pollination requirements of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cactus Succ. J.* 31, 39-41.
- Alvarez, T., González, L.Q., 1970. Análisis polínico del contenido gástrico del murciélagos Glossophaginae de México. *Análes de la Escuela Nacional de Ciências Biológicas* 18, 137-165.
- Andrade, K.V.S.A., Rodal, M.J.N., Lucena, M.F.A., Gomes, A.P.S., 2005. Composição florística de um trecho do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco – Brasil. *Hoehnea* 31. 337-348.
- Aona, L.Y.S., Machado, M., Pansarin, E.R., Castro, C.C., Zappi, D., Amaral, M.C.E., 2006. Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 24, 39-52.
- Badano, E.I., Schlumpberger, O., 2001. Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste argentino. *Gayana* 58, 115-122.
- Baker, H.G., 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Q. Rev. Biol.* 36, 64-73.
- Baker, H.G., Baker, I., 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. In: Nitecki, M.H. (Ed.), *Biochemical aspects evolutionary biology*. The University of Chicago Press, pp. 131-171.
- Baker, H.G., Baker, I., 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones, C.E., Little, R.J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, pp. 117-141.
- Baker, H.G., Baker, I., Hodges, S.A., 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and the subtropics. *Biotropica* 30, 559-586.

- Barthlott, W., 1988. Über die systematischen gliederungen der Cactaceae. Beitr. Biol. Pflanzen 63, 17-40.
- Boiça Jr., A.L., Santos, T.M., Passilongo, J., 2004. *Trigona spinipes* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae) em espécies de maracujazeiro: flutuação populacional, horário de visitação e danos às flores. Neotropical Entomology 33, 135-139.
- Casteleti, C.H.M., Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Santos, A.M.M., 2000. Quanto resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. In: Silva, J.M.C., Tabarelli, M. (Coord.). Workshop Avaliação e Identificação de Ações Prioritárias para a Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade do Bioma Caatinga. Petrolina, Pernambuco. www.biodiversitas.org.br/caatinga.
- Colaço, M.A.S., Fonseca, R.B.S., Lambert, S.M., Costa, C.B.N., Machado, C.G., Borba, E.L., 2006. Revista Brasileira Botanica 29, 239-249.
- Cruden, R.W., 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31, 32-46.
- Dafni, A., Pacini, E. & Nepi, M. 2005. Pollen and stigma biology. In: Dafni, A., Kevan, P.G. & Husband, B.C. Practical Pollination Biology. Cambridge, Ontario, Canada: Enviroquest.
- Dobat, K., Peikert Holle, T., 1985. Blüten und Fledermäuse. Waldemar Kramer, Frankfurt. p. 240-243.
- Faegri, K., van der Pijl, L., 1979. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press., London, 244p.
- Feinsinger, P., Colwell, R.K., 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. American Zoology 18, 779-795.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Buchmann, S.L., Tuttle, M.D., 1994. Reproductive biology and related male and female fitness in trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). American Journal of Botany 81, 858-867.
- Fleming, T.H.; Tuttle, M.D., Horner, M.A., 1996. Pollination biology and relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. Southwestern Naturalist 41, 257-269.
- Fleming, T.H.; Sahley, C.T.; Holland, J.N.; Nason, J., Hamrich, J.L., 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. Ecological monographs 71, 511-530.

- Galen, C., Plowright, R.C., 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Canadian Journal of Botany* 65, 107-111.
- Gil, P.R., 2002. Wilderness – Earth's cast wild places. CEMEX, México, DF.
- Giulietti, A.M., Du Bocage Neta, A.L., Castro, A.A.J.F., Gamarra-Rojas, C.F.L., Sampaio, E.V.S.B., Virgínio, J.F., Queiroz, L.P., Figueiredo, M.A., Rodal, M.J.N., Barbosa, M.R.V., Harley, R.M., 2004. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Fonseca, M.T., Lins, L.V. (Orgs.). Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. MMA, UFPE, Conservation International do Brasil, Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, Brasil, Brasília, pp. 48-90.
- GOVERNO DA PARAÍBA. [on line]. Disponível na internet via www.url: http://www.paraiba.pb.gov.br. Consulta realizada em 28/março/2007.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979a. Pollination of *Echinocereus fasciculatus* and *Ferocactus wislizenii*. *Plant Systematics Evolution* 132, 85-90.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979b. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics Evolution* 132, 321-325.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979c. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics Evolution* 133, 29-37.
- Grant, V., Grant, K.A., Hurd, P.D., 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics Evolution* 132, 313-320.
- Haber, W.A., Frankie, G.W., 1989. A tropical community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21, 155-172.
- Herrera, C.M., 1995. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: Lloyd, D.G., Barrett, S.C.H. (Eds.), *Floral Biology*. Chapman & Hall, New York, pp. 65-87.
- Hoffman, M.T., 1992. Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding system, sex ratios and geographical range of sexual dimorphism. *American Journal of Botany* 79, 1382-1388.
- Horner, M.A., Fleming, T.H., Sahley, C.T., 1998. Foraging behavior and energetic of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244, 575-586.

- Hunt, D., Taylor, N.P., 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* 8, 85-107.
- Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C., 2003. Introdução. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária- UFPE, Recife.
- Leal, I.R., Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Lacher Jr., T.E., 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19, 701-706.
- Lehner, P.N., 1979. *Handbook of ethological methods*. Garland STPM Press, New York.
- Lemke, T.O., 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65, 538-548.
- Locatelli, E., Machado, I.C.S., 1999a. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* 17, 75-85.
- Locatelli, E., Machado, I.C.S., 1999b. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of the restinga. *Bradleya* 17, 86-94.
- Locatelli, E.; Machado, I.C.S., Medeiros, P. 1997. Floral biology and pollination in *Pilosocereus catingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. *Bradleya* 15, 28-34.
- Lloyd, D.G., 1972. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21, 29-45.
- Machado, I.C.S., Lopes, A.V., 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. In: Leal, I.R. et al. (Eds.), *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, pp. 515-563.
- Machado, I.C.S., Lopes, A.V., 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 94, 365-376.
- Machado, I.C.S., Sazima, I., Sazima, M., 1998. *Irlbachia alata* (Gentianaceae), a bat-pollinated herb from the Atlantic forest in northeastern Brazil. *Plant Systematics Evolution* 209, 23-137.
- Machado, M.C., Lendel, A., R. Nyffeler. Sistemática filogenética da tribo Cereeae Salm-Dyck (Cactaceae). (Dados não publicados).
- Malarbo-Souza, D.T., Nogueira-Couto, R.H., Toledo, V.A.A., 2002. Insetos associados às flores de diferentes espécies de maracujá (*Passiflora* spp.). *Maringá* 24(5), 1269-1274.

- Ministério do Meio Ambiente, 2002. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga. Universidade Federal de Pernambuco, Fundação Internacional do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido, Recife.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-845.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martínez, A., Fleming, T.H., Valiente-Banuet, A., 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments* 56, 117-127.
- Moura, R.A., Purchio, A., Wada, C.S., Almeida, T.V. Técnicas de Laboratório. 3ª ed. Livraria Atheneu Editora, São Paulo.
- Nassar, J.M., Ramírez, N., Linares, O., 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84, 918-927.
- Nagamitsu, T., Inoue, T., 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. *Oecologia* 110, 423-439.
- Parfitt, B.D., 1985. Dioecy in North American Cactaceae: a review. *Sida* 11, 200-206.
- Petit, S., 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae* and *Glossophaga longirostris elongate* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27: 538-541.
- Petit, S., Pors, L., 1996. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats in Curaçao. *Conservation Biology* 10, 769-775.
- Petit, S., Freeman, C.E., 1997. Nectar production of two sympatric columnar cacti. *Biotropica* 29, 175-183.
- Porsch, O., 1939. Cactaceae. In: Druck, J.N., Das bestäubungsleben der kakteen-blüte II. Jahrbucher der Deutschen kakteengesellschaft E.V.
- Radford, A.E., Dickison, W.C., Massey, J.R., Bell, C.R., 1974. Vascular Plant Systematics. Harper & Row publishers, New York.
- Raw, A., 1996. Territories of the ruby-topaz hummingbird, *Chrysolampis mosquitus* at flowers of the “turk’s-cap” cactus, *Melocactus salvadorensis* in the dry Caatinga of north-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 56, 581-584.

- Renner, S., 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melastomataceae. *Biotropica* 15, 251-256.
- Robinsohn, I. 1924. Die farbunsreaktion der narbe, stigmatochromie, als morpho-biologische blütenuntersuchungs methode. *Sitzungsberichten Academie der Wissenschaften Wién, math-nat., Abteilung. I, Band 133*, 180-213.
- Rocha, E.A., Agra, M.F.; Zappi, D.C., Taylor, N.P., 2006. Lista anotada das Cactaceae no estado da Paraíba, Brasil. *Bradea* 11, 61-68.
- Rocha, E.A., Machado, I.C.S., Zappi, D.C., 2007. Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Wederm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya* 25, 129–144.
- Rodal, M.J.N., Andrade, K.V.A., Sales, M.F., Gomes, A.P.S., 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 58(3), 517-526.
- Rojas-Martinez, A.A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, A., Alcântara-Egüen, Arita, H., 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae* in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26, 1065-1077.
- Ruiz, A., Santos, M., Soriano, P.J., Cavelier, J., Cadena, A., 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29, 469-479.
- Santos, M., Arita, H.T., 2002. Priority areas for the conservation of New World nectar-feeding bats. Pp. 342-363. In: Fleming, T.H., Valient-Banuet, A. (Eds.). *Columnar cacti and theirs mutualists: evolution, ecology, and conservation*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Schlindwein, C. & Wittmann, D., 1995. Specialized solitary bees as effective pollinators of south Brazilian species of *Notocatus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya* 13, 25-34.
- Schlindwein, C., Wittmann, D., 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Systematics Evolution* 24, 179-193.
- Scogin, R. (1985). Nectar constituents of the Cactaceae. *The Southwestern Naturalist* 30, 77-82.
- Silva, W.R., Sazima, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190, 339-343.

- Simmons, N.B., Wetterer, A.L., 2002. Phylogeny and convergence in cactophilic bats. Pp. 87-121. In: Fleming, T.H., Valiente-Banuet, A. (Eds.). Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation. The University of Arizona Press, Tucson.
- Sosa, M., Soriano, P.J., 1992. Los murciélagos y los cactus: una relación muy estrecha. *Carta Ecológica* 61, 7-10.
- Sosa, M., Soriano, P.J., 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal Tropical Ecology* 12, 805-818.
- Tabarelli, M., Silva, J.M.C., Santos, A.M.M., Vicente, A., 2000. Análise de representatividade das unidades de conservação de uso direto e indireto na Caatinga: análise preliminar. In: Workshop Avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga. Petrolina-Pernambuco, pp. 13.
- Tabarelli, M., Vicente, A., 2004. Lacunas de conhecimento sobre as plantas lenhosas da Caatinga. In: Sampaio, E.V.S.B. et al. (Eds.), *Vegetação e Flora da Caatinga. Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas, Recife*, pp. 25-35.
- Taylor, N.P., Zappi, D.C., 2002. Distribuição das espécies de Cactaceae na Caatinga. In: Sampaio, E.V.S.B. et al. (Eds.), *Vegetação e Flora da Caatinga. Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas, Recife*, pp. 123-125.
- Taylor, N., Zappi, D., 2004. *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew, 499p.
- Tschapka, M., Helversen, O. von, Barthlott, W., 1999. Bat Pollination of *Weberocereus tunilla*, an Epiphytic Rain Forest Cactus with Functional Flagelliflory. *Plant Biology* 1, 554-559.
- Valiente-Banuet, A., 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de Cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75, 99-104.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A., Domingues-Canseco, L., 1996. Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal Tropical Ecology* 12, 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M.D.C., Dávila, P., 1997a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37, 331-341.

- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.D.C., Dávila, P., 1997b. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central México. *American Journal of Botany* 84, 452-455.
- Valiente-Banuet, A., Gally, R. S., Arizmendi, M.C., Casas, A., 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 68, 1-8.
- Viana, M.L. de, Ortega Baes, P., Saravia, M., Badano, E.I., Schlumpberger, O. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 49(1): 279-285.
- Vogel, S., 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen I. Flora* 157, 562-602.
- Waser, N.M., 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: Real, L. (Ed.), *Pollination biology*. Academic Press, New York, pp. 241-285.
- Zappi, D.C., 1989. A família Cactaceae nos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço Minas Gerais, Brasil. Dissertação de mestrado. USP, São Paulo. 272p.
- Zappi, D.C., 1994. *Pilosocereus* (Cactaceae). The genus in Brazil. *Succulent Plant Research* 3, 1-160.
- Zeisler, M., 1938. Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beiheft Botanisches Zentralblatt* 58, 308-318.

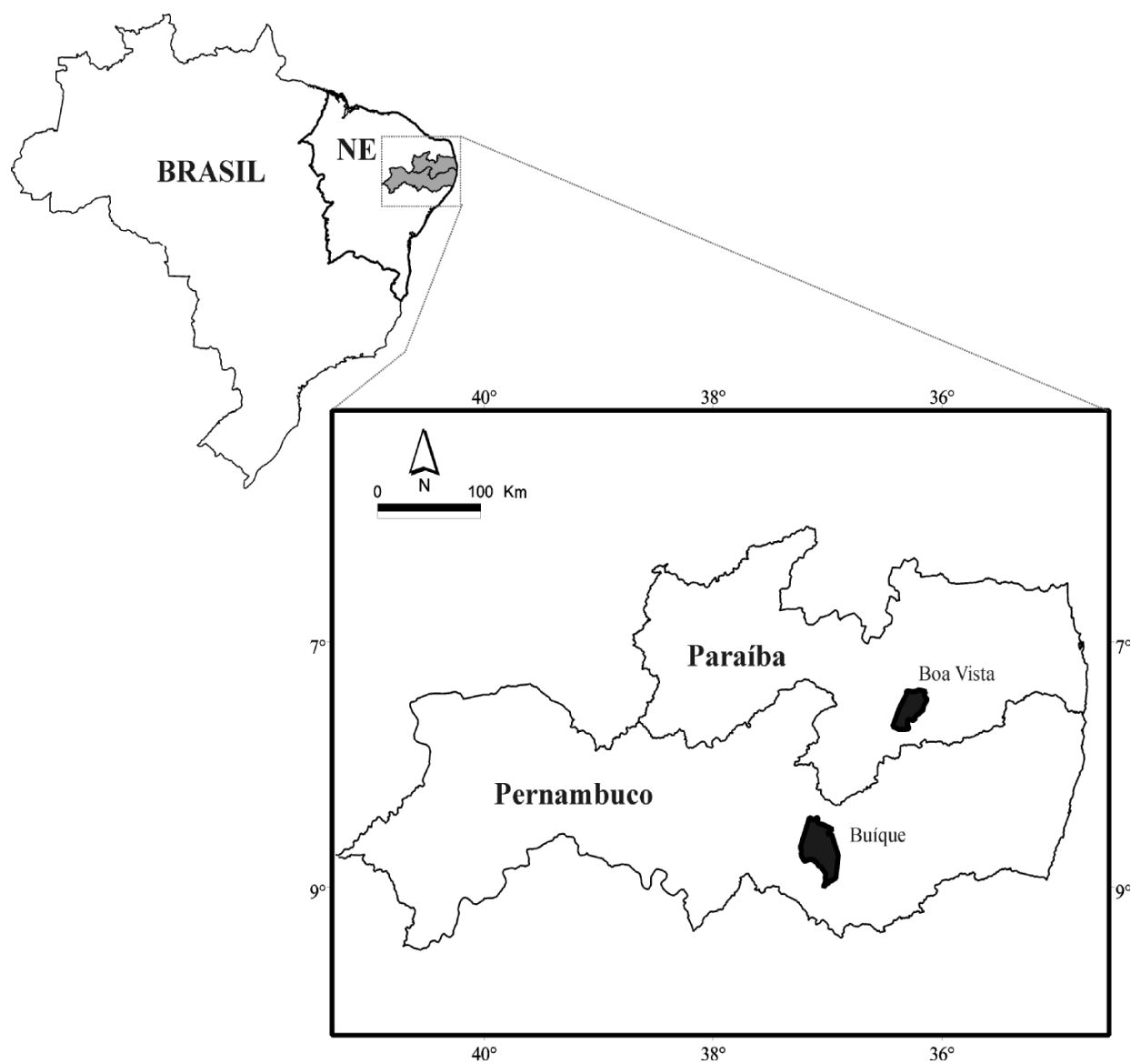


Figura 1. Mapa do Brasil com ênfase na região Nordeste, destacando em preto os municípios das duas áreas de estudos, uma no Estado da Paraíba (Fazenda Dona Soledade, no município de Boa Vista-PB) e a outra em Pernambuco (Parque Nacional do Catimbau, na parte que abrange o município de Buíque - PE).

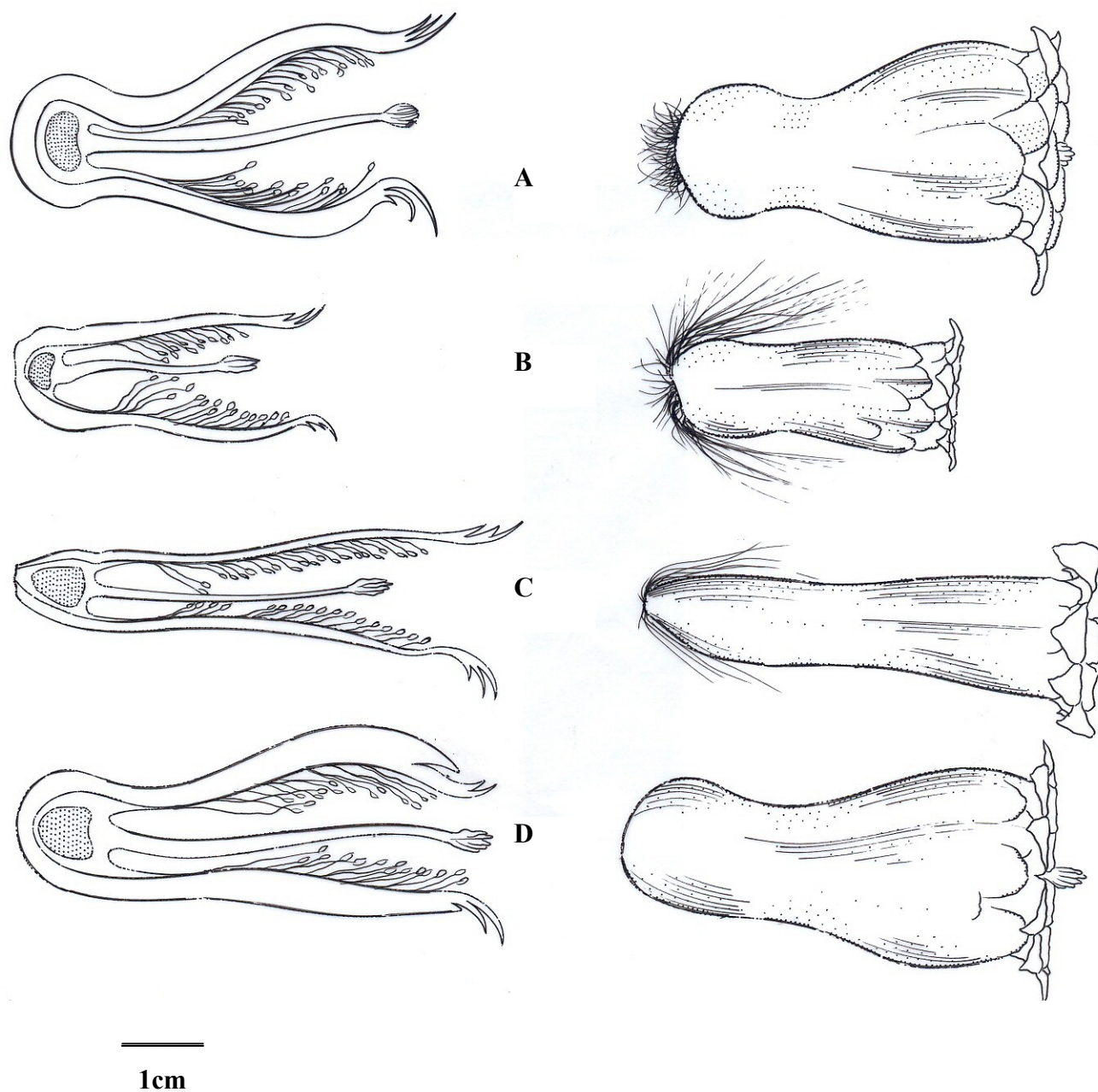


Figura 2. Esquemas das flores das espécies de *Pilosocereus* (Cactaceae) estudadas. (A) *Pilosocereus catingicola* (B) *P. chrysostele* (C) *P. gounellei* (D) *P. pachycladus*. Colunas da esquerda em corte longitudinal.

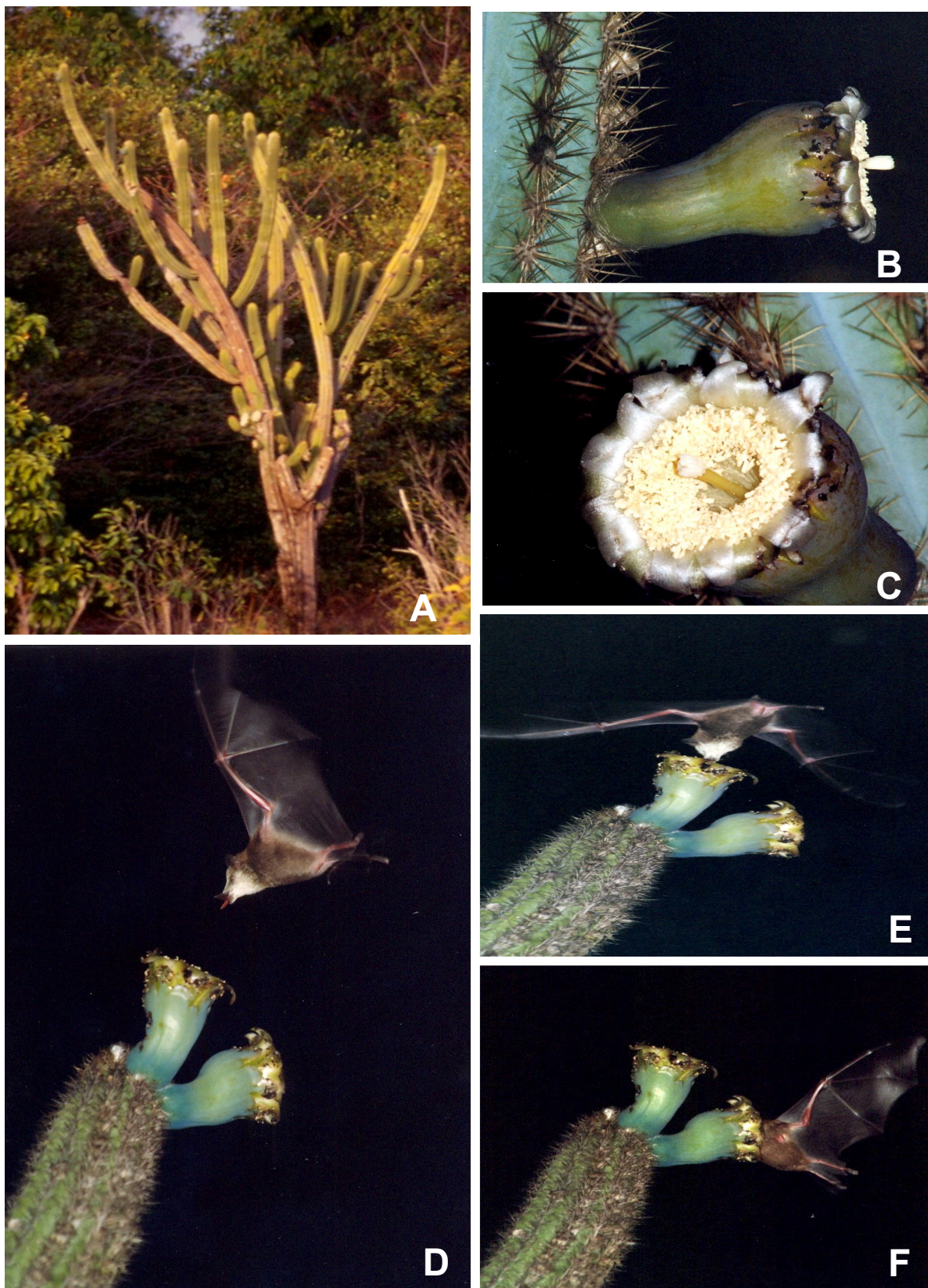


Figura 3. *Pilosocereus catingicola*. (A) hábito. (B) flor em vista lateral e (C) frontal. (D), (E) e (F) visitas de *Lonchophylla mordax* (Glossophaginae). Observe o pólen depositado no pescoço e no focinho em (D) e (E).



Figura 4. *Pilosocereus chrysostele*. (A) hábito. (B) flor em vista frontal. Visitas de *Glossophaga soricina* (C) e *Lonchophylla mordax* (D).

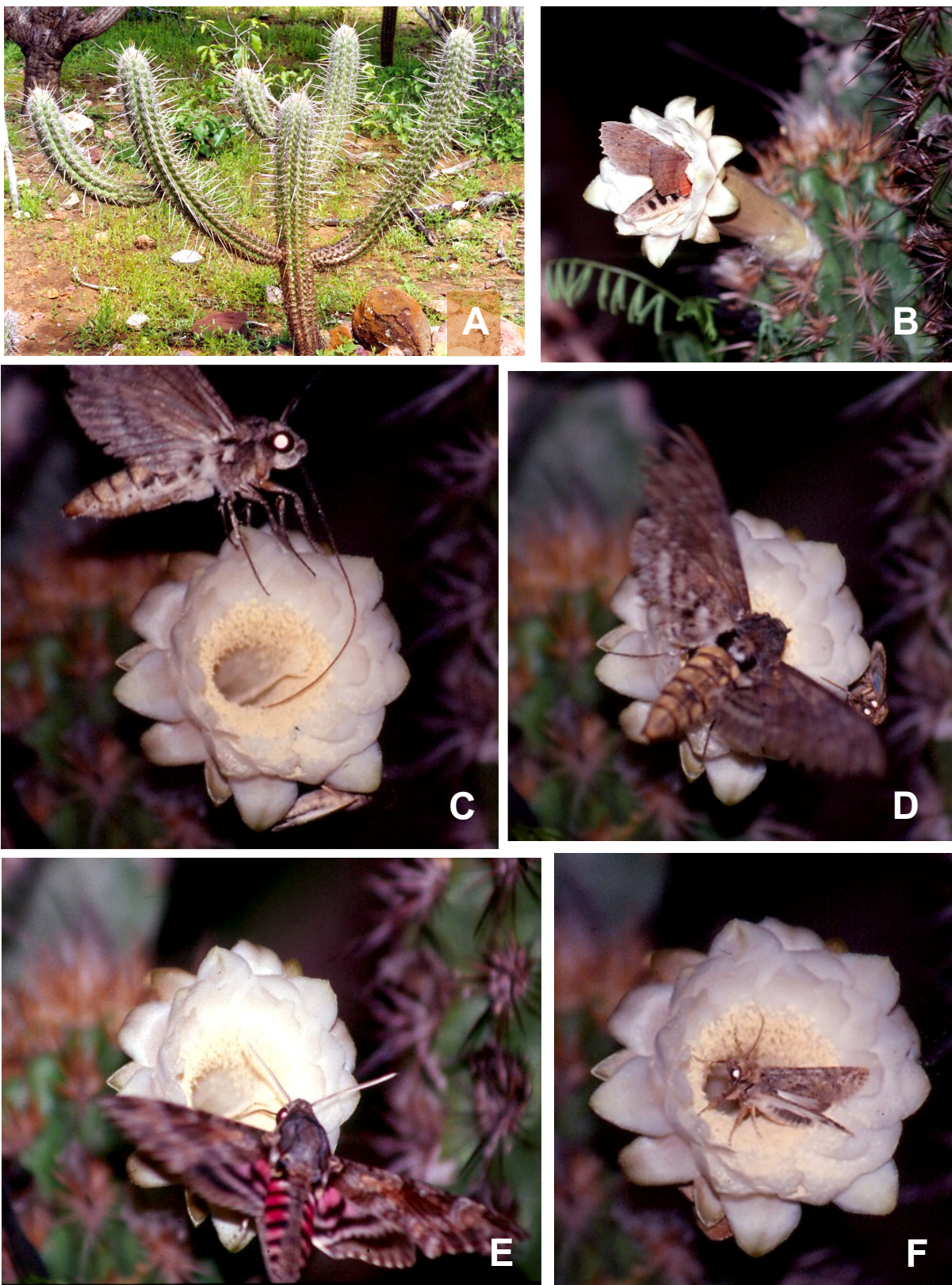


Figura 5. *Pilosocereus gounellei*. (A) hábito. Vistantes florais (B-F). (B) *Erinnyes ello ello*. (C) e (D) *Cocytius antaeus*. (E) *Agrius cingulatus* e (F) Noctuidae.

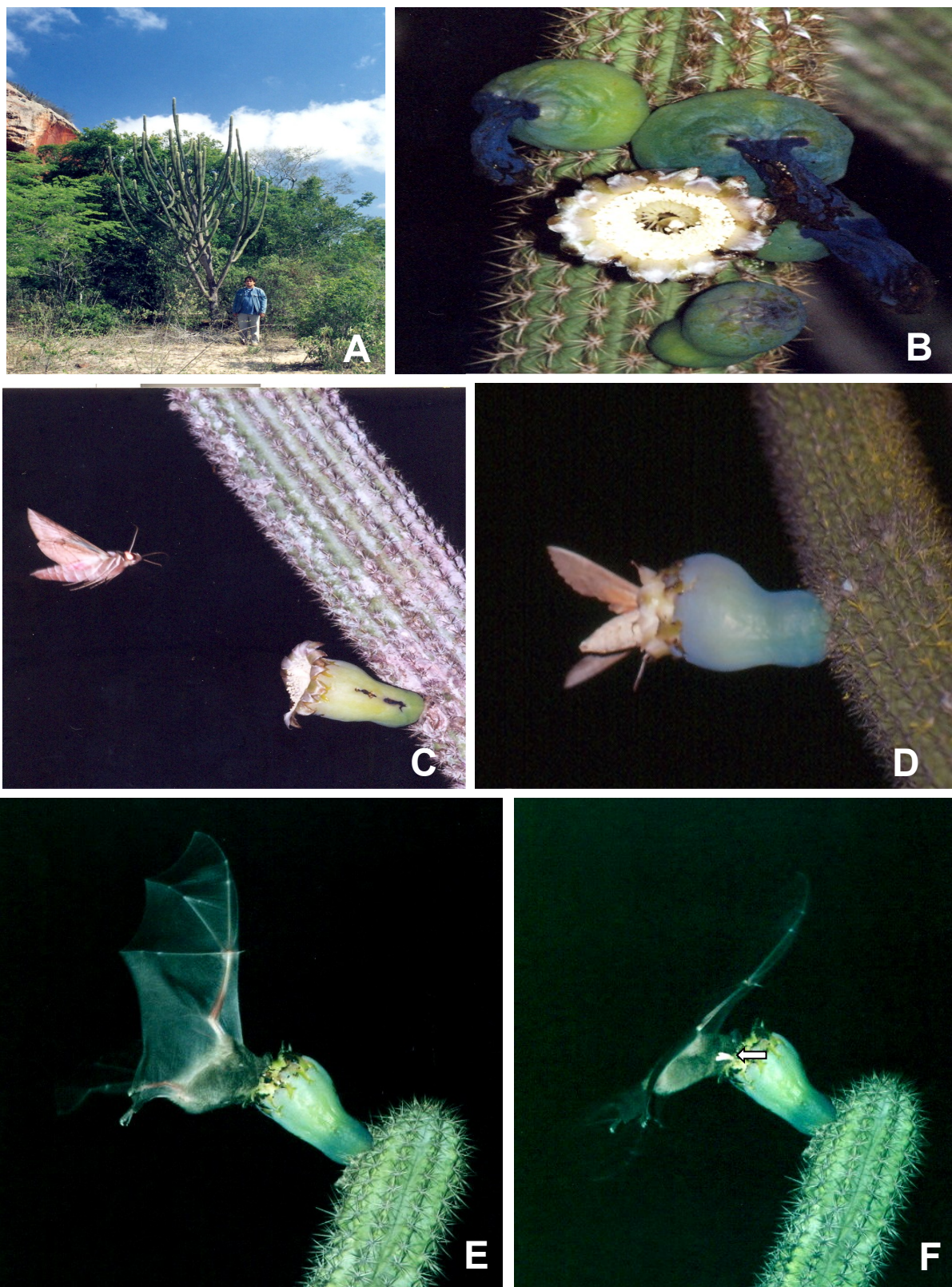


Figura 6. *Pilosocereus pachycladus*. (A) hábito. (B) flor em vista frontal. (C) aproximação para visita de *Agrius cingulatus* e (D) visita de *Erinnys ello ello*. (E) visitas de *Glossophaga soricina* e notar em (F) contato de estigma com o torax (seta).

Tabela 1. Principais características entre as quatro espécies de *Pilosocereus* (Cactaceae).

Caracteres	<i>P. catingicola</i>	<i>P. chrysostele</i>	<i>P. gounellei</i>	<i>P. pachycladus</i>
Hábito	Arbóreo	Arbustivo	Arbustivo	Arbóreo
Altura	4-7 m	1,2-2,5 m	1,5-3 m	4-14 m
Pseudo-cefálio	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Flor (compr.)	6,78±0,36 cm	4,51±0,27 cm	7,18±0,71 cm	6,74±0,39 cm
Flor (abertura tubo)	2,73±0,19 cm	2,16±0,16 cm	2,31±0,31 cm	2,7±0,2 cm
Tipo Floral	Campanulada	Tubo	Tubo	Campanulada
Volume acumulado (18:00-8:00h) de néctar (µl)	1483-1708	565-944	298-431	1288-1997
Concentração néctar (%)	11-19	14-24	15-31	11-17
Forma do ovário	Alongado	Deprimido	Alongado	Alongado
Nº grãos de pólen por antera	1.388±91	1.389±99	1.234±103	1.299±104
Nº óvulos	7.562±702	3.812±322	6.254±739	7.518±683
Razão P/O	243,3	460,1	243,5	236,4
Nº sementes por fruto	6.314±1.051	3.159±439	5.438±1.173	6.100±1.357
Visitantes e polinizadores (em negrito)	Morcegos , esfingídeos, beija-flores e abelhas	Morcegos e abelhas	Esfingídeos , beija-flores e abelhas	Morcegos , esfingídeos, beija-flores e abelhas
Síndrome de Polinização	Quiropterófila	Quiropterófila	Esfingófila	Quiropterófila

Tabela 2. Polinização seletiva e formação de frutos em quatro espécies de *Pilosocereus* com ou sem a presença de *Trigona spinipes*.

Espécies	Local	<i>Trigona spinipes</i>	Morcegos Flor/Fruto (%)	Esfingídeos Flor/Fruto (%)	<i>Xylocopa grisescens</i> Fruto/Flor (%)	Beija-flores Flor/Fruto (%)
<i>P. catingicola</i>	Parna Catimbau	Presente (PN)	45/33 (73,3%)	15/7 (42,7%)	15/1 (6,7%)	10/0
		Ausente	45/41 (91%)	15/12 (80%)	15/4 (26,7%)	10/0
<i>P. chrysostele</i>	Parna Catimbau	Presente (PN)	45/17 (40%)	-	-	-
		Ausente	45/42 (95,6%)	-	-	-
<i>P. gounellei</i>	Faz. Dona Soledade	Presente (PN)	-	45/33 (73,3%)	15/3 (20%)	6/0
		Ausente	-	45/43 (96%)	15/7 (46,7%)	6/0
<i>P. pachycladus</i>	Faz. Dona Soledade	Presente (PN)	45/37 (82,2%)	15/9 (60%)	15/2 (13,3%)	10/0
		Ausente	45/42 (95,6%)	15/13 (86,7%)	15/5 (33,3%)	10/0

5. CAPÍTULO II

Biologia floral e reprodutiva de *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & G.D. Rowley: uma cactaceae quiropterófila endêmica de Caatinga.

(Manuscrito publicado no periódico *Bradleya*)

Biologia Floral e Reprodutiva de *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & G.D.

Rowley: uma Cactaceae Quiropterófila Endêmica de Caatinga⁵

Emerson Antônio Rocha⁶

Isabel Cristina Machado⁷

Daniela Cristina Zappi⁸

Abstract: Brasil is the third major centre of diversity for the family Cactaceae, with approximately $\frac{3}{4}$ of the species found in the country being endemic, and a total of 162 native species, amongst those around 20 belonging to *Pilosocereus*. This family is exclusively pollinated by animals, varying widely between beetles, bees, moths, hummingbirds and bats. *Pilosocereus tuberculatus* is a tree-like cactus with candelabriform branching, restricted to a few localities in the states of Pernambuco, Bahia, Sergipe and Southern Piauí. The present work consists in the observation of bat-pollination in natural populations of the species in an area of dryland vegetation ('Caatinga') in the municipality of Buíque, state of Pernambuco, Brasil. The zigomorphic flowers present olive-green outer perianth segments and white inner perianth segments with purplish spots, straight, almost cylindric flower tube reaching 3,5-4,0 cm long. Night time anthesis, strong smell and flowers internally white with abundant nectar (23-309µl) of relatively low sugar content (6,8-17,0%) are characteristics of bat-pollination syndrome. Polen and stigma are functional during the anthesis as a whole, from between 18:00-18:20h and 8:20-8:50h of the following morning. Visits were recorded during the day (by bees: *Apis mellifera*, *Trigona spinipes*, *Xylocopa grisescens* and hummingbird:

⁵

⁶¹ Parte da tese de doutorado do primeiro autor.

² Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco / Departamento de Ciências Biológicas, Pavilhão Jorge Amado, UESC, Rod. Ilhéus-Itabuna km 16, 45650-000 Ilhéus, BA, Brasil. e-mail: lucenaemerson@yahoo.com.br

³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brasil. e-mail: imachado@ufpe.br

⁷⁴ Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond, Surrey, TW9 3AE. Inglaterra. e-mail: d.zappi@rbgkew.org.uk

Heliomaster squamosus), and during the night (bats: *Glossophaga soricina* and *Lonchophyla mordax*). The bats were observed in gaps varying between 5 seconds and 55 minutes, during 10 nights. In *P. tuberculatus* spontaneous self-pollination did not form fruits. The ratio of fruits formed by cross-pollination (96%) compared with the manual self-pollination (0%) indicate that the predominant reproductive system in *P. tuberculatus* is allogamy, and that its reproduction depends on the efficiency of the pollen-vectors. According with the behaviour displayed during the bats, bees and hummingbird's visits, and the the ratio of natural fruit formation, it is most probable that the species depends mostly on its nocturnal visitors for pollination. Bat-pollination, which is predominant for the genus *Pilosocereus*, has been interpreted as a mechanism of parallel evolution between cacti and bats, and it is possible to consider *P. tuberculatus* as an example of this close relationship, highlighting the new register of the glossofagineous bat *Lonchophyla mordax* as a cactophilic bat.

Key Words: *Pilosocereus*, floral biology, Caatinga, bat pollination, self-incompatibility, pollinator's sharing, Northeastern Brazil, Cactaceae.

Resumo: O Brasil é considerado o terceiro maior centro de diversidade das Cactaceae, onde cerca de $\frac{3}{4}$ das espécies ocorrentes no país são endêmicas, com um total de 162 espécies nativas, das quais cerca de 20 pertencem ao gênero *Pilosocereus*. Esta família é exclusivamente zoófila, possuindo ampla variedade de animais registrados como polinizadores, desde besouros, abelhas, esfingídeos, beija-flores e morcegos. *Pilosocereus tuberculatus* é uma espécie arbórea, com ramificação candelabriforme, com distribuição restrita a poucas áreas e endêmica da Caatinga nos Estados de Pernambuco, Bahia, Sergipe e Sul do Piauí. Neste trabalho, observamos polinização por morcegos em populações naturais de *P. tuberculatus* em uma área de Caatinga, no município de Buíque, Pernambuco, Brasil. Suas flores zigomorfas apresentam segmentos externos do perianto de coloração verde-olivácea e segmentos internos alvos com máculas vináceas, tubo floral reto, quase cilíndrico, apresentando cerca de 3,5-4,0 cm de comprimento. A antese noturna, o odor forte, exalado pelas flores, sua cor esbranquiçada, a grande quantidade de néctar (23-309 μ l) e baixas concentrações de açúcar (6,8-17,0%) caracterizam essa espécie como quiropterófila. O pólen está disponível e o estigma receptivo durante todo o período de antese, que se inicia por volta das 18:00-18:20h e termina por volta das 8:20-8:50h da manhã seguinte. Foram registradas visitas tanto no período diurno (abelhas: *Apis mellifera*, *Trigona spinipes*, *Xylocopa grisescens*

e beija-flor: *Heliomaster squamosus*), quanto no noturno, exclusivamente dos morcegos (*Glossophaga soricina* e *Lonchophyla mordax*). As visitas dos morcegos foram observadas em intervalos de 5 segundos a 55 minutos durante 18 noites, totalizando 270 horas de observação. Em *P. tuberculatus* não houve formação de frutos a partir de autopolinização espontânea. Os resultados de frutos formados por polinização cruzada (96%) comparados com os resultados de autopolinização manual (0%), indicam que em *P. tuberculatus* a alogamia é o sistema predominante de reprodução, dependendo da atuação eficiente dos animais vetores de pólen. De acordo com o comportamento das visitas dos morcegos, das abelhas e dos beija-flores, e com os resultados das taxas de formação natural de frutos e dos experimentos de polinização seletiva, esta espécie depende principalmente dos seus visitantes noturnos, embora as abelhas *Xylocopa grisescens* também atuem na formação de frutos. A quiropterofilia, encontrada nas Cactaceae do gênero *Pilosocereus*, tem sido interpretada como mecanismo de evolução paralela entre cactos e morcegos, podendo *P. tuberculatus* ser considerado como um exemplo dessa estreita relação, sendo o morcego glossofagíneo *L. mordax* um novo exemplo de morcego cactofílico, uma vez que este é o primeiro registro de visitas desta espécie de morcego a flores de Cactaceae.

Palavras-chave: *Pilosocereus*, biologia floral, Caatinga, quiropterofilia, partilha de polinizadores, auto-incompatibilidade, Nordeste do Brasil, Cactaceae.

Introdução

A família Cactaceae é constituída por cerca de 124 gêneros e 1.438 espécies, com distribuição nas regiões tropicais e temperadas do Novo Mundo (Hunt *et al.*, 2006), principalmente em áreas quentes e secas. O Brasil é considerado o terceiro maior centro de diversidade da família, com um total de 162 espécies nativas, das quais cerca de $\frac{3}{4}$ são endêmicas (Taylor & Zappi, 2004). As espécies de Cactaceae são geralmente xerofíticas, áfilas, com caule e ramos suculentos, espinhosos, sendo caracterizadas pela presença de aréolas e de flores solitárias e vistosas, com ovário ínfero receptacular. O tratamento sistemático mais recente e abrangente para o grupo é o de Wallace (1995), que divide a família em quatro subfamílias, três das quais anteriormente reconhecidas, Pereskioideae, Cactoideae e Opuntioideae, e uma nova subfamília, Maihuenioideae, para acomodar *Maihuenia*, um gênero

basal com relação aos outros, que anteriormente estava situado dentro da subfamília Pereskioideae.

Pertencente à tribo Cereeae da subfamília Cactoideae, o gênero *Pilosocereus* Byles & Rowley é o maior da tribo em número de espécies e o que apresenta maior representatividade para o Brasil, com cerca de 35 espécies distribuídas do México até o Paraguai. No Brasil, as espécies de *Pilosocereus* ocorrem em uma série de ambientes diversos, incluindo Caatinga, restinga e afloramentos rochosos em cerrados ou campos rupestres do leste do Brasil (Zappi, 1994). Este gênero diferencia-se das outras Cactaceae por apresentar flores relativamente curtas, tubo floral glabro e liso, e frutos depresso-globosos, com restos do perianto enegrecidos, pendentes, com pericarpo deiscente por fendas laterais ou centrais irregulares, e polpa funicular sólida, alva ou colorida (Zappi, 1994).

Pilosocereus tuberculatus é uma espécie endêmica de Caatinga ocorrendo nos Estados de Pernambuco, Bahia, Sergipe e possivelmente no sul do Piauí (Braun & Esteves Pereira, 2003), com distribuição restrita às áreas de solo arenoso nas proximidades do Rio São Francisco. Distingue-se das demais espécies de *Pilosocereus* por apresentar acentuada lignificação do cilindro central de seus ramos, atingindo até o ápice dos ramos mais jovens, e pelo tipo de ramificação candelabroforme (Taylor & Zappi, 2004).

Exclusivamente zoófila, a família Cactaceae possui uma ampla variedade de animais registrados como polinizadores, desde besouros, abelhas, esfingídeos, beija-flores e morcegos (Porsch, 1939; Grant & Grant, 1979a, b, c; Grant *et al.*, 1979; Hunt & Taylor, 1990; Schlindwein & Wittmann, 1995, 1997; Silva & Sazima, 1995; Raw, 1996; Locatelli *et al.*, 1997, Locatelli & Machado, 1999a, b).

Aproximadamente 750 espécies e 270 gêneros de plantas dos trópicos do Velho e Novo mundo são polinizadas por morcegos (Dobat, 1985). Para Vogel (1968), polinização por morcegos ocorre principalmente em áreas tropicais e subtropicais, sendo frequentemente encontrada na família Cactaceae, em 160 espécies pertencentes a 37 gêneros. Atualmente são conhecidas pelo menos 18 espécies de morcegos que visitam cactos colunares em diferentes regiões das américas, muitas das quais são cactofílicas obrigatórias, havendo estudos comparativos da morfologia de glossofagíneos e suas relações que facilitam a interação destes morcegos com as flores de Cactaceae (Simmons & Wetterer, 2002). Alguns estudos têm mostrado a atuação de polinizadores noturnos (morcegos) e diurnos (abelhas e beija-flores) em distintas espécies de Cactaceae colunares no México (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b; Aona *et al.*, 2006).

A polinização e a biologia floral de Cactaceae têm despertado interesse de diversos

pesquisadores, gerando várias publicações nas últimas décadas (Porsch, 1939; Alcorn *et al.*, 1959; Fleming *et al.*, 1994, 1996, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997; Nassar *et al.*, 1997; Petit & Freeman, 1997; Ruiz & Santos, 1997; Horner *et al.* 1998; Locatelli & Machado, 1999a, b; Tschapka *et al.*, 1999; Valiente-Banuet, 2002; Molina-Freaner *et al.*, 2004). Contudo, a maior parte desses trabalhos envolvendo quiropterofilia em Cactaceae foi realizada com espécies restritas ao México, América Central, Caribe e Noroeste da América do Sul.

No Brasil, com relação ao gênero *Pilosocereus*, há registro apenas de um estudo sobre a biologia da polinização (Locatelli *et al.*, 1997), envolvendo *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* para a restinga do Estado da Paraíba, sendo constatada sua polinização pelo morcego filostomídeo *Glossophaga soricina*.

A região Nordeste do Brasil apresenta uma área com cerca de 935.000 Km², dominada pelo ecossistema Caatinga (Rodal & Sampaio, 2002), que abrange cerca de 83% do Estado de Pernambuco (Huec, 1972). A Caatinga nordestina apresenta 58 espécies de Cactaceae (Taylor & Zappi, 2002), muitas delas endêmicas e que carecem de informações sobre sua biologia floral e reprodutiva. Segundo Machado & Lopes (2003, 2004), a Caatinga apresenta alta porcentagem de espécies polinizadas por morcegos (13,1%), sendo este sistema de polinização o terceiro mais freqüente nesta formação vegetacional.

O presente estudo contém informações detalhadas sobre a biologia floral e o sistema reprodutivo de *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley, uma Cactaceae quiropterófila endêmica de Caatinga, sendo dada ênfase ao papel dos morcegos na polinização e fecundação das flores em relação aos visitantes diurnos observados.

Material e métodos

Local de estudo

As observações de campo foram feitas no Parque Nacional do Catimbau (permissão IBAMA nº 02019.009424/2004-32), que abrange parte de três municípios pernambucanos (Ibimirim, Tupanatinga e Buíque). Para o presente estudo, o acesso à área foi feito através do Município de Buíque, entre os meridianos de 8°32'05" e 8°35'13" e os paralelos de 37°13'64" e 37°14'95" W, com altitudes de até 925 m acima do nível do mar. O local caracteriza-se pela presença de afloramentos rochosos de arenitos, e por uma vegetação semicaducifólia, xerofítica, sendo constituída por enclaves herbáceos, arbustivos e arbóreos, com elementos florísticos representantes de Caatinga subarbustiva. As observações de campo estenderam-se de setembro de 2003 a junho de 2005.

Morfologia e biologia floral

Foram registrados dados sobre o hábito das plantas, morfologia das flores, coloração, emissão de odor, horário, sequência e duração de antese, disponibilidade e viabilidade de pólen, assim como disponibilidade, volume e concentração de néctar. A receptividade do estigma foi testada utilizando-se permanganato de potássio e H₂O₂ (peróxido de hidrogênio), observando-se a reação ao peróxido de hidrogênio com auxílio de lente de aumento (Zeisler, 1938; Galen & Plowright, 1987).

O volume e a concentração de açúcares no néctar foram medidos com micro-seringa graduada, com capacidade para 10 e 25 µl e refratômetro de bolso Atago N1 (0 a 32%), respectivamente, em 15 flores de diferentes indivíduos previamente ensacadas. As medidas foram realizadas durante o período de antese (19:00-9:00h), em horários sucessivos, com intervalos de duas horas.

A viabilidade dos grãos de pólen foi verificada em grãos corados com carmim acético 2% em 15 flores de diferentes indivíduos (Radford *et al.*, 1974). A razão pólen/óvulo (P/O) foi estimada utilizando-se câmara de Newbauer em 15 flores de diferentes indivíduos (Cruden, 1977).

A análise da duração, horário e comportamento dos visitantes às flores, foi feita através de observações naturalísticas contínuas (Lehner, 1979), em indivíduos focais, durante 18 noites, totalizando 270 horas de observação, das 17h (pouco antes do pôr-do-sol na região) até às 12h do dia seguinte, complementadas pela análise de fotografias tomadas durante as visitas.

Sistema reprodutivo

Para análise do sistema reprodutivo foram realizados experimentos de autopolinização espontânea e manual e de polinização cruzada. Em todos eles, os botões em pré-antese foram ensacados com papel semi-permeável, e as flores, em antese, marcadas para o acompanhamento da possível formação de frutos. No experimento de autopolinização manual, as flores recém abertas foram polinizadas e novamente encobertas, enquanto que na autopolinização espontânea os botões previamente ensacados não foram manipulados.

Nos testes de polinização cruzada, os grãos de pólen foram permutados entre as flores previamente ensacadas de indivíduos de uma mesma população e de populações diferentes nas primeiras horas da antese, simulando a rota de visita realizada pelos polinizadores. As flores foram re-ensacadas após a manipulação. Para o teste controle (polinização natural), as flores expostas aos visitantes foram simplesmente marcadas com fita adesiva. Para cada experimento foram utilizadas 45 flores distribuídas em diferentes indivíduos.

A eficácia reprodutiva foi verificada através da atuação dos polinizadores (Zapata & Arroyo, 1978). Para tanto foram marcadas 45 flores de 30 indivíduos diferentes cujas flores foram contadas e observadas quanto à formação de frutos sob condições naturais. O índice de eficácia reprodutiva foi então calculado através da razão entre porcentagem de frutos formados em condições naturais (controle) e porcentagem de frutos formados através de polinização cruzada manual (Zapata & Arroyo, 1978).

Polinização seletiva

A atuação dos diferentes visitantes florais, diurnos e noturnos, foi analisada a partir do percentual de formação de frutos e sementes em flores expostas de maneira seletiva aos distintos visitantes. Algumas flores (n=45) de diferentes indivíduos foram deixadas expostas para receberem visitas exclusivamente de morcegos, das 18:30 às 3:30 horas; outras flores (n=15) foram expostas apenas a abelhas *Xylocopa grisescens*, no período das 4:00h às 8:00 h., e outro grupo de flores (n=6) foi exposto unicamente aos beija-flores, das 4:00h às 8:00 h. Antes e após cada período específico de exposição aos diferentes visitantes de cada grupo de flores, as mesmas ficavam encobertas com sacos de papel semi-permeável, os quais foram retirados apenas durante o período do respectivo experimento. Os três tratamentos de polinização seletiva, envolvendo morcegos, abelhas e beija-flores, foram feitos comparativamente em indivíduos de *Pilosocereus tuberculatus* cujas flores eram ou não visitadas ativamente por abelhas *Trigona spinipes*, objetivando analisar a influência da presença dessa abelha nas flores em relação à formação de frutos.

Material botânico e zoológico

A caracterização da morfologia floral foi realizada através de estudo detalhado da flor em microscópio estereoscópico. Foram feitas descrições das estruturas reprodutivas a partir de material fresco, seco e fixado em álcool 70°. A identificação do material botânico foi feita com auxílio de chaves analíticas, diagnoses e descrições encontradas em bibliografia especializada (Zappi 1994; Taylor & Zappi 2004). Os espécimes-testemunho foram herborizados e encontram-se depositados nos acervos dos Herbários das Universidades Federal de Pernambuco (UFP) e Estadual de Santa Cruz (HUESC) (E.A. Rocha 1158, 1163, 1216, 1261).

Os insetos visitantes às flores foram capturados com auxílio de puçá e mantidos a seco para posterior identificação e análise de seus atributos morfológicos e locais de deposição do pólen no corpo. Os morcegos foram capturados com redes de nylon (“mist nets”), colocadas ao lado das populações de *P. tuberculatus* no período das 17:00 às 5:00h. Os espécimes-

testemunho estão depositados na coleção do Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco.

Análises estatísticas

O teste de Lilliefors foi aplicado para verificar a normalidade dos dados. Foi calculado o coeficiente de Spearman (rs) para verificar se há relação entre a produção de néctar e a frequência de visita dos morcegos. Para ver se havia diferença entre o número médio de sementes formadas nos tratamentos de polinização seletiva, usou-se o teste ANOVA e posteriormente o teste t para identificar diferenças entre os pares. Por último, foi aplicado o teste Quiquadrado (χ^2) para verificar diferenças na formação de frutos entre os tratamentos referentes à eficácia reprodutiva e número de frutos formados na polinização natural e polinização cruzada, bem como para comparar o sucesso reprodutivo, considerando os diferentes polinizadores nas mesmas condições (ausência ou presença da abelha *Trigona spinipes*). Os testes estatísticos foram feitos com auxílio do programa BioEstat 3.0 (Ayres *et al.*, 2003).

Resultados

Características gerais da espécie e biologia floral

Pilosocereus tuberculatus é uma espécie arbórea com tronco presente, ramificado acima do solo, cladódios 5-7 costelados, paralelos ao solo e arqueados no ápice, atingindo a fase reprodutiva com 1,3-4 m de altura (Fig. 1A). Os indivíduos estudados estavam distribuídos de 0,5 a 30m de distância um do outro, formando três populações descontínuas, distantes entre si cerca de 500-2000 m. O período de floração se estendeu ao longo do ano todo, com picos durante os meses de outubro, novembro e dezembro. No pico de floração, o número de flores abertas por noite foi de 2-10 flores por indivíduo, com cada flor durando apenas uma noite.

As flores são levemente zigomorfas, freqüentemente localizadas na região apical externa de seus cladódios, apresentando elementos externos do perianto de coloração verde-olivácea e os internos alvos com máculas vináceas; pericarpelo verde-claro, obcônico, com 10-12 mm comprimento, 14-16 mm de largura; tubo floral reto, quase cilíndrico, com cerca de 3,5-4,0 cm de comprimento (Fig. 1B, C). O androceu é polistêmone (ca. de 1.000 estames), disposto em dois grupos, sendo o inferior (que protege a câmara nectarífera) com filetes mais grossos, maiores e recurvados para o centro da flor, acompanhando o estilete, e o grupo

superior com filetes mais finos, curtos e retilíneos. Ambos os grupos de estames produzem grande quantidade de pólen (ca. de 1.200 grãos por antera) com alta taxa de viabilidade (98%). A razão entre o número de grãos de pólen e óvulos por flor (P/O) é de 272,72. O gineceu apresenta ca. de 4.400 óvulos, estilete longo, 3,8-4,2 cm de comprimento, com estigma 15-16 lobado, lobos com ápice obtuso, 5-6 mm de comprimento, receptivos desde a abertura da flor e situados um pouco acima das anteras, os quais deslocam-se para a parte inferior da flor nas últimas 2-3 horas que antecedem o final da antese.

A abertura das flores iniciou por volta das 17:40-18:00h, com a distensão lenta e gradual das pétalas. A antese é assincrônica, e se prolonga por aproximadamente uma hora, estando as flores totalmente abertas entre 19:00-19:20h. No início da antese é percebido um leve odor de hortaliça estragada, o qual diminui gradativamente após a total abertura das flores.

O néctar é produzido tanto no tecido externo de botões, flores e frutos (nectários extraflorais), bem como no nectário que se localiza na parte superior do ovário. Na câmara nectarífera abaulada, localizada na base do tubo floral, é acumulado em média 213,3µl. Há néctar disponível ao longo de todo o período em que as flores permanecem abertas, sendo em maior quantidade nas primeiras quatro horas da antese (19:00-23:00), havendo posteriormente uma forte queda na produção, a qual é novamente aumentada a partir de 1:00h da madrugada (Fig. 2A). A concentração média de açúcares no néctar foi de 12,3%, havendo pequena variação durante toda à noite (Fig. 2A).

O fruto é uma baga, globosa a subglobosa, deiscente e de cor púrpura quando maduro, com cerca de 3,6-4,2 cm de diâmetro e, aproximadamente 3.200 sementes negras, cuja maturação demora cerca de 30-40 dias.

Visitantes florais

As flores de *P. tuberculatus* são visitadas por animais noturnos e diurnos (Tab. 1). Durante o período noturno, foram observadas visitas frequentes dos morcegos *Glossophaga soricina* e *Lonchophyla mordax* (Phyllostomidae). As visitas iniciam geralmente quando as flores já estão completamente abertas, a partir das 19:00h. No entanto, quando o número de flores abertas na população é baixo (uma flor para cada 30 indivíduos), as visitas podem ocorrer logo no início da antese, por volta das 18:00h (Fig. 1D). O comportamento de visita das duas espécies de morcegos é semelhante. O morcego paira acima da flor introduzindo sua cabeça no tubo floral e a língua no interior do tubo, até atingir a câmara nectarífera (Fig. 1D, E). As visitas são breves, durando cerca de 1 segundo em cada flor. O intervalo entre uma visita e outra varia de 5 segundos a 55 minutos, sendo o último registro feito às 3:10h. Essa

freqüência de visitas de morcegos pode está relacionada com a produção de néctar ($r_s=0,7$ e $p=0,049$) (Fig. 2). Os morcegos recebem grande quantidade de pólen e freqüentemente contatam o estigma da flor, geralmente com a parte ventral do corpo ou com regiões da cabeça, principalmente garganta e focinho. O morcego visita diversas flores de diferentes indivíduos em seqüência, através de incríveis manobras de vôo, durante as quais retira néctar das flores de *P. tuberculatus*.

Na manhã do dia seguinte, as flores de *P. tuberculatus* são freqüentemente visitadas por diversas abelhas. *Xylocopa grisescens*, uma espécie de grande porte, é a primeira a chegar, a partir das 4:20h. Estas abelhas dirigem-se diretamente para o interior da flor para coletar néctar, adentrando-se quase que com todo corpo, contatando o estigma geralmente com a região dorsal. Logo depois, ocorrem as visitas de *Trigona spinipes*, as quais apresentam comportamento variado, deslocando-se pelas anteras e estigma para coleta de pólen ou dirigindo-se para o interior da flor para coletar néctar. Neste último caso, as abelhas precisam romper as barreiras formadas pelos filetes dos estames que circundam estreitamente o estilete, dificultando a passagem até a câmara nectarífera. Nesse processo, *T. spinipes* danifica as flores, que ficam na maioria dos casos com estigmas e estiletes totalmente destruídos. Em alguns casos este comportamento foi freqüente na tarde anterior à antese, sendo comum encontrar flores em antese ou até mesmo botões florais com perfurações laterais ou apicais, já totalmente danificados por estes insetos (ca. de 40-50% das flores e botões). Além dessas duas espécies, a partir das 4:40h, *Apis mellifera* também foi observada nas flores de *P. tuberculatus*, regularmente até as 8:00h, apresentando também comportamento similar ao de *Trigona spinipes*, havendo entre as duas disputa pelos recursos florais. *Apis mellifera*, entretanto, não causa tantos danos às estruturas florais, pois muitas vezes utilizam os caminhos já abertos pelas *T. spinipes* nas flores de *P. tuberculatus*. As visitas das abelhas geralmente terminam após as 8:30h, permanecendo na flor após este horário apenas *T. spinipes*.

Pequenas formigas (*Campanotus* spp., *Cephalotes* sp., *Dorymyrmex* sp. e *Pseudomyrmex* sp.) e besouros (*Ciclocephala* sp.) também foram observados nas flores de *P. tuberculatus*. Os besouros foram vistos ocasionalmente no início da noite ou da manhã, permanecendo no interior da flor até o seu fechamento. Por outro lado, as formigas apresentaram estreita inter-relação de atração/defesa com esta espécie de Cactaceae, que começa desde a exploração do néctar oferecido pelos nectários extra-florais durante a fase de botão, perdurando até a frutificação. As formigas estão presentes na planta em todos os horários do dia, e quando presentes em grande número, muitas vezes impedem a predação dos

botões florais por *Trigona spinipes*. Tanto as formigas como os besouros ocasionalmente podem contatar os órgãos sexuais da flor.

Ainda no período da manhã, a partir das 4:40h, beija-flores (*Helimaster squamosus*) visitam as flores de *P. tuberculatus* regularmente até às 8:00h em intervalos de 5 a 42 minutos. Introduzem seu bico no tubo da corola provavelmente tentando alcançar o néctar e, dessa forma, eventualmente contactam, com o pescoço, o estigma e as anteras. No entanto, durante este horário de visita, o estigma encontra-se muitas vezes já deslocado para a parte inferior da flor e a disponibilidade de pólen é baixa, além do mesmo ser bastante disputado por *Trigona spinipes*.

Sistema reprodutivo

Os testes para avaliar o sistema reprodutivo mostraram que *P. tuberculatus* é auto-incompatível, uma vez que nem as autopolinizações espontâneas nem as manuais formaram frutos (Tabela 1). Em *P. tuberculatus* cerca de 69% das flores oriundas da polinização natural formaram frutos, existindo uma forte tendência a não formação de parte de seus frutos (31%), o que deve estar relacionado a presença de *T. spinipes* em suas flores e a eficiência dos polinizadores (Tab. 2). Por sua vez, nos experimentos controlados de polinização cruzada, cerca de 96% das flores formaram frutos, indicando uma eficácia reprodutiva de 0,73.

Quando foi comparado o número de frutos formados entre polinização por morcegos nas duas situações, com a presença de *Trigona* e na ausência da mesma, não houve diferença significativa. Entretanto, comparando o sucesso reprodutivo entre os tratamentos de polinização seletiva (morcegos e *Xylocopa grisescens*) nas mesmas condições (ausência e presença de *Trigona*), observou-se que, na ausência de *Trigona*, a *X. grisescens* foi quase três vezes mais eficiente na formação de frutos (Tab. 2). No entanto, quando havia a presença da *Trigona*, o morcego foi mais eficiente como polinizador em relação a *X. grisescens* ($\chi^2=5,11$; g.l.=1; $p=0,02$) (Tab. 2).

Entretanto, com relação ao número médio de sementes formadas de acordo com os polinizadores e tratamento (*Xylocopa grisescens*, polinização cruzada manual e morcegos), observou-se que houve uma menor produção de sementes quando as flores foram polinizadas exclusivamente por abelhas *X. grisescens* ($t=4,9$; g.l.=88; $p<0,001$). Por sua vez, não houve diferença entre o número médio de sementes formadas pela polinização cruzada manual e pela polinização por morcegos.

Discussão

Morfologia e biologia floral

Nas populações estudadas de *P. tuberculatus*, o número de flores/indivíduo por dia foi geralmente baixo, podendo, algumas vezes durante o pico de floração atingir 8-10 flores por planta. Esta estratégia de produzir poucas flores a cada dia, classificada por Gentry (1974) como estado constante (“steady state”) é uma das características associadas a visitas por polinizadores com comportamento “traplining” (Feisinger & Colwell, 1978), como é o caso de alguns morcegos, em certas regiões áridas, que estabelecem rotas diárias ou muitas vezes migram para áreas nas quais existe disponibilidade de recursos oferecidos por espécies de Cactaceae (Sosa & Soriano, 1992; Petit, 1997; Ruiz *et al.*, 1997; Valiente-Banuet, 2002).

Para Barthlott (1988), certos tipos densos de cefálios em *Pilosocereus* são estruturas associadas à polinização por morcegos, cujas asas ficariam protegidas do choque com os espinhos através do adensamento de tricomas ou de cerdas macias nessas regiões floríferas modificadas. No entanto, as flores de *P. tuberculatus*, apesar de não terem cefálio, apresentam características tipicamente quiropterófilas, tais como antese noturna, peças florais (segmentos do perianto, estames, estilete e estigma) curtas e espessas, resistentes às visitas dos morcegos em busca do néctar, flores brancas ou esverdeadas, odor desagradável, lembrando hortaliças estragadas, câmara nectarífera abaulada e protegida pelos filetes dos estames internos, os quais se dobram em direção ao estilete e grandes quantidades de néctar, com baixas concentrações de açúcares (Porsch, 1939; Faegri & Van Der Pijl, 1979; Dobat & Peikert-Holle, 1985; Zappi 1989, 1994; Simmons & Wetterer, 2002). Essas características de flores quiropterófilas estão também presentes em alguns outros gêneros da família Cactaceae como *Carnegiea*, *Coleocephalocereus*, *Espostoopsis*, *Facheiroa*, *Neobuxbaumia*, *Stenocereus*, *Stephanocereus*, *Weberocereus*, entre outros.

No entanto, por mais clara que seja a síndrome de polinização apresentada por uma espécie, isto não determina qual o efetivo polinizador da mesma (Waser, 1983; Herrera, 1995; Siqueira Filho & Machado, 2001). São conhecidas, em algumas espécies de Cactaceae quiropterófilas, outras estratégias para atrair diferentes visitantes, tais como, mariposas, abelhas e beija-flores (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997; Fleming *et al.*, 2001; Molina-Freaner *et al.*, 2004). Observamos que características de certas flores poderiam possibilitar transições entre polinização por morcegos e beija-flores, como, por exemplo *Cipocereus minensis* ssp. *minensis*, *Micranthocereus purpureus* e *Pilosocereus coerulescens* (Zappi *obs. pess.*), como relatado para espécies de outras famílias (Sazima *et al.*, 1994). Porém, raros são os estudos que

comprovam o compartilhamento de recursos florais de uma mesma espécie de Cactaceae por mariposas e morcegos (Locatelli *et al.*, 1997; Tschapka *et al.*, 1999), e de acordo com Haber & Frankie (1989), visitas de mariposas a flores quiropterófilas, são mais frequentes do que visitas de morcegos às flores esfingófilas. No entanto, não foram observadas visitas de mariposas durante o presente trabalho. Provavelmente as visitas não foram favorecidas devido a algumas características da flor, como odor desagradável e néctar com baixa concentração de açúcares, que talvez possam torná-las menos atraentes aos esfingídeos. A composição dos tipos de açúcares no néctar pode determinar o tipo de visitante floral (Baker & Baker 1982, 1983). Segundo Baker & Baker (1983) e Baker *et al.* (1998), morcegos preferem néctar rico em hexoses, enquanto mariposas e esfingídeos apresentam uma tendência a visitar flores com néctar rico em ou dominado por sacarose. Esta também poderia ser uma das explicações para as visitas noturnas exclusivas por morcegos em *P. tuberculatus*, porém são necessárias análises da composição do néctar nas diferentes espécies de *Pilosocereus* estudadas.

A quiropterofilia exclusiva é um fato novo para os representantes brasileiros do gênero *Pilosocereus*, pois estes dois vetores de polinização parecem estar associados à partilha de recursos florais, a exemplo de alguns casos como *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* (Locatelli *et al.*, 1997) e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (obs. pess.).

O volume de néctar por flor de *P. tuberculatus* é alto durante as primeiras horas da antese (309-495µl), caindo bruscamente entre 23:00 e 24:00 horas (31-64µl), aumentando novamente entre 1:00 e 3:00 horas (215-319µl) e caindo gradativamente após as 4:00 horas (65-34µl) até antes do fechamento, por volta das 8:00h da manhã seguinte. A faixa de variação na concentração de açúcares no néctar (9-14%) enquadra-se nos dados de Baker (1975), Machado *et al.* (1998) e Tschapka *et al.* (1999) para flores quiropterófilas, estando um pouco abaixo da registrada por Molina-Freaner (2004) para uma espécie de Cactaceae do México, *Pachycereus pecten-aboriginum*, polinizada por visitantes diurnos e noturnos. Segundo Scogin (1985), a variação do néctar em algumas espécies de Cactaceae não apresentou diferença significativa nas concentrações de açúcares nas flores polinizadas por mariposas (15-34%), morcegos (17-26%) e beija flores (22-30%), além da sobreposição entre as concentrações para os diferentes tipos de visitantes florais. Para Locatelli & Machado (1999b), esta sobreposição provavelmente pode favorecer a polinização das espécies através da partilha dos polinizadores.

O pólen também é um recurso bastante importante para a dieta de morcegos glossofagíneos durante o seu forrageio em espécies de Cactaceae (Sosa & Soriano, 1992; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Petit & Freeman, 1997). Em *P. tuberculatus* é possível que este comportamento também ocorra, pois existe uma grande oferta de pólen pelas suas flores. No

entanto, isso precisaria ser melhor analisado através de um estudo do conteúdo estomacal desses animais.

Visitantes noturnos e diurnos

A importância dos recursos florais de *P. tuberculatus* para os morcegos ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau fica evidenciada quando se observa que esta planta floresce ao longo de quase todo o ano, e é visitada durante a noite exclusivamente por duas espécies de morcegos.

Glossophaga soricina e *Lonchophylla mordax* foram considerados os únicos morcegos polinizadores de *P. tuberculatus* na área de estudo. Em outros trabalhos, *Glossophaga soricina* foi considerado como o principal vetor de pólen de várias Cactaceae, sendo uma espécie cactofílica com papel bastante conhecido, considerado por alguns como uma cactofílica oportunista (Alvarez & González, 1970; Lemke, 1984; Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Simmons & Wetterer, 2002). De acordo com Simmons & Wetterer (2002), uma espécie de morcego é considerada cactofílica oportunista quando a espécie ou algumas de suas populações utilizam produtos de cactos quando disponíveis, mas que não dependem disso para sua sobrevivência.

Após uma extensa revisão na literatura, não foram encontrados registros sobre a polinização de Cactaceae por *Lonchophylla mordax*, existindo apenas um único estudo, realizado por Aona *et al.* (2006), no qual os autores mencionam esta espécie de morcego como um dos possíveis polinizadores de *Micranthocereus purpureus*. O pequeno tamanho desse morcego, segundo Reid (1997) e Wetterer *et al.* (2000), impossibilitaria a sua polinização em espécies de Cactaceae. No presente estudo, foi observado, contudo, que *L. mordax* teve um papel semelhante ao de *G. soricina*, atuando como polinizador efetivo, havendo sobreposição no uso dos recursos pelos polinizadores.

O deslocamento do estigma e a deposição de grãos de pólen nos elementos petalóides de *P. tuberculatus* provocados pelas visitas dos morcegos foi também observado em *P. catingicola subsp. salvadorensis* e *P. pachycladus subsp. pernambucoensis (obs. pess.)*, sendo estes indicadores de que a flor foi visitada. Estes indicadores podem inclusive ser utilizados para outras espécies de *Pilosocereus* com morfologia floral semelhante, sendo necessário apenas o conhecimento prévio dos elementos florais anteriormente às visitas.

O papel desempenhado pelos visitantes diurnos em flores de antese noturna da família Cactaceae já é bem conhecido devido à sua importância como polinizadores secundários (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Locatelli *et al.*, 1997; Locatelli & Machado, 1999b). Entre os visitantes diurnos de *P. tuberculatus*, foi comprovado que apenas a abelha *Xylocopa grisescens*

pode atuar como vetor eficiente de pólen, ao contrário do beija-flor *Heliothys squamosus*, que se mostrou ser pilhador, pois não atuou na formação de frutos (Tab. 2). A abelha *T. spinipes*, além de danificar partes florais, apresenta comportamento de forrageio agressivo que, segundo Nagamitsu & Inoue (1997), aumenta quando a flor é visitada por um maior número de indivíduos da mesma colméia, assegurando dessa forma o seu uso exclusivo e com isso impedindo, por exclusão competitiva, acesso a outras espécies de abelhas. Durante este forrageio é comum observar partes florais de *P. tuberculatus* completamente destruídas durante a procura de alimento por estas abelhas, que perfuram o perianto e danificam a câmara nectarífera, estigma, filete, estilete e anteras, inclusive em botões florais. Isto é frequentemente constatado em outras Cactaceae presentes na Caatinga, a exemplo de *Pilosocereus catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei*, *P. pachycladus*, *P. pentaedrophorus*, *Harrisia adscendens*, *Cereus jamacaru* e *C. albicaulis*, *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* (obs. pess.).

O fato de *P. tuberculatus* ainda apresentar produção de néctar nas primeiras horas da manhã (Fig. 2A), pode ter relação com seu polinizador secundário, a abelha *Xylocopa grisescens*, que ao visitar suas flores, contacta os órgãos sexuais, que durante este período os lobos do estigma estão mais abertos e separados entre si. Em *P. tuberculatus* estas visitas de *X. grisescens* aumentam as chances de polinização, principalmente em áreas onde haja a fragmentação do ambiente de Caatinga, e que por sua vez exista uma menor população desses morcegos, ou até mesmo, sua ausência, semelhante ao relatado no México por Valient-Banuet (2002). Essa relação das espécies de Cactaceae com seus polinizadores secundários, apesar de documentada (Locatelli & Machado, 1999a; Valient-Banuet, 2002; Aona *et al.*, 2006), necessita de estudos mais específicos, para ser melhor compreendida. Para Valient-Banuet (2002), “a crise da polinização” tem como causa o desaparecimento ou diminuição das densidades populacionais de vetores de pólen. No caso dos sistemas das Cactaceae colunares do México, segundo este autor, existem duas causas que afetam as densidades de polinizadores: 1) a destruição, devido aos interesses agrícolas, de grandes áreas com vegetação natural dominadas por Cactaceae colunares e 2) a perturbação dos refúgios de morcegos nectarívoros.

No caso de *P. tuberculatus*, a sobreposição no uso dos recursos florais tanto pelos visitantes noturnos (*G. soricina* e *L. mordax*) como pelos diurnos (*Xylocopa grisescens*) pode favorecer o sucesso reprodutivo desta espécie auto-incompatível, como será discutido adiante, pois a ausência de uma das duas espécies de morcegos pode ser compensada pela outra ou mesmo pela abelha. Isto é particularmente importante, uma vez que esta área de Caatinga vem sofrendo fortes pressões decorrentes dos processos de isolamento e fragmentação, tratando-se

de um enclave vegetacional cercado por pequenas propriedades que exploram os recursos silvestres locais e desenvolvem cultivos agrícolas variados, apesar da área ser uma Unidade de Conservação protegida por lei.

Esta região é caracterizada por alta diversidade de Cactaceae, com vários habitats suportando no mínimo seis e, às vezes, até 15 espécies, das quais seis são arbóreas (obs. pess.). As populações de Cactaceae do Nordeste brasileiro, especialmente, as arbóreas, como *P. tuberculatus*, vêm sofrendo uma crescente redução devido ao processo de fragmentação da Caatinga. Na área de estudo, esta redução é ocasionada principalmente pela ação da agropecuária, inclusive pelos plantios de uma espécie introduzida (*Opuntia ficus-indica* - Cactaceae), com finalidade de alimentar os rebanhos. Além disso, o hábito da população local de destruir os cactos devido ao fato destes apresentarem um risco para os seus familiares e seus rebanhos de caprinos, ovinos e bovinos, faz com que as espécies, muitas vezes, fiquem restritas em algumas regiões de afloramentos rochosos, ou formando cercas vivas ao redor das casas ou próximos a cercas.

Pilosocereus tuberculatus, pelos dados apresentados, é uma importante fonte de recursos para os morcegos *G. soricina* e *L. mordax*, com os quais sua interação ainda é pouco conhecida, principalmente com respeito a *L. mordax*, o qual revelou-se como mais uma espécie cactofílica de ocorrência na Caatinga nordestina. Visitas de *Lonchophylla mordax* a outras espécies de diferentes famílias foi recentemente documentada na mesma área por Vogel *et al.* (2005) em *Mimosa lewisii* (Leguminosae). As relações destas duas espécies de morcego com flores de Cactaceae na área de estudo, deve ser intensa, pelo menos durante alguns meses do ano, fato este importante para subsidiar planos de conservação dos glossofagíneos em áreas de semi-árido.

Sistema reprodutivo

Algumas espécies de Cactaceae apresentam diversos mecanismos que favorecem a alogamia, tais como androdioiccia (Valiente-Banuet *et al.*, 1997), ginodioiccia (Parfitt, 1985; Hoffman, 1992) e trioiccia (Fleming *et al.*, 1994), porém grande parte, a exemplo de *P. tuberculatus* é hermafrodita (Silva & Sazima, 1995; Schlindwein & Wittmann, 1995, 1997; Raw, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Locatelli *et al.*, 1997; Locatelli & Machado, 1999a, b; Tschapka *et al.*, 1999; Molina-Freaner *et al.*, 2004).

A ausência de formação de frutos nos tratamentos de autopolinização manual e espontânea sugere que *P. tuberculatus* seja predominantemente alógama, concordando com outros resultados obtidos para a família Cactaceae (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997). Desse

modo, os morcegos são fundamentais para o sucesso reprodutivo de *P. tuberculatus* como polinizadores noturnos, enquanto que, no início da manhã, *Xylocopa grisescens* pode atuar como um polinizador alternativo, possibilitando elevada taxa de produção de frutos e sementes, assegurando o fluxo gênico da espécie (Tab. 1).

Apesar de não haver diferença significativa na produção de *P. tuberculatus* com a ausência ou presença de *Trigona spinipes*, observa-se uma tendência a maior produção de frutos na ausência desta abelha. Esta tendência pode ser visualizada no experimento de polinização seletiva, onde se constatou que *X. grisescens* aumenta em quase três vezes sua eficiência, apenas na ausência de *T. spinipes* (Tab. 2). Isto pode indicar uma vantagem positivo para a planta, uma vez que *P. tuberculatus* apresenta polinizadores noturnos e diurnos, aumentando a possibilidade de formação de frutos durante a antese.

Em resumo, alguns morcegos glossofagíneos, a exemplo de *G. soricina* e *L. mordax* apresentam uma relação de interdependência com algumas cactáceas colunares (Locatelli *et al.*, 1997; Ruiz & Santos, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997; Tschapka *et al.*, 1999; Simmons & Wetterer, 2002; Molina-Freaner *et al.*, 2004). No Parque Nacional do Catimbau, estes dois morcegos são os principais agentes de polinização de *P. tuberculatus*, uma espécie auto-incompatível e que, conseqüentemente, depende de seus vetores de pólen para sua reprodução sexuada. Por sua vez, *P. tuberculatus* proporciona néctar e pólen para a alimentação e atividade reprodutiva de *G. soricina* e *L. mordax*. A destruição da cobertura vegetal de áreas de Caatinga por atividades agrícolas pode ocasionar redução nas populações de Cactaceae, diminuindo por sua vez as fontes de alimento para estas espécies de morcegos. Segundo Ruiz & Santos (1997), esta redução na população dos morcegos limitaria por sua vez a capacidade de polinização e dispersão das Cactaceae e de outras espécies quiropterófilas, tornando mais lenta a recuperação de áreas degradadas.

Devido aos dados apresentados, sugerimos a ampliação da área de preservação dos glossofagíneos proposta por Santos & Arita (2002), para outras regiões do Nordeste Setentrional, a exemplo do Parque Nacional do Catimbau, em Pernambuco, bem como para as áreas de ocorrência de *P. tuberculatus* referidas por Taylor & Zappi (2004) e Braun & Esteves (2003), para os estados da Bahia, Sergipe, Sul do Piauí e outras localidades de Pernambuco.

Agradecimentos

A Eliana Akie Simabukuru (Departamento de Botânica da UFPE), pelo apoio institucional; Universidade Estadual de Santa Cruz pela ajuda de custo dada a E.A. Rocha; CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa a I.C. Machado; IBAMA pela autorização e

apoio logístico; Marlene Alencar Barbosa (Curadora do Herbário UFP), pelo acesso às dependências do Herbário; Deoclécio Queiroz Guerra (UFPE) pela identificação dos morcegos; Tarcila Nadia pela ajuda na estatística; Mário F. Silva e Genivaldo Constantino da Silva pela ajuda no trabalho de campo.

Referências

- ALCORN, S. M.; MCGREGOR, S. E.; BUTLER, G. D. & KURTZ, E. B. (1959). Pollination requirements of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cactus Succ. J.* **31**: 39-41.
- ALVAREZ, T. & GONZÁLEZ, L. Q. (1970). Análisis polínico del contenido gástrico del murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* **18**: 137-165.
- AYRES, M.; AYRES JÚNIOR, M.; AYRES, D. L. & SANTOS, A. S. 2003. BioEstat 3.0. Aplicações estadísticas nas áreas das ciencias biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá/MCT-CNPq/Conservation Internacional, Belém.
- AONA, L. Y. S.; MACHADO, M.; PANSARIN, E. R.; CASTRO, C. C.; ZAPPI, D. & AMARAL, M. C. E. 2006. Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* **24**: 39-52.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. (1982). Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. In: Nitecki, M. H. (Ed.). *Biochemical aspects evolutionary biology*. The University of Chicago Press, USA, pp. 131-171.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones, C. E. & Little, R. J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, USA, pp. 117-141.
- BAKER, H. G.; BAKER, I. & HODGES, S. A. (1998). Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and the subtropics. *Biotropica* **30**: 559-586.
- BARTHLOTT, W. (1988). Über die Systematischen Gliederungen der Cactaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* **63**(1-2): 17-40.
- BRAUN, P. J. & ESTEVES PEREIRA, E. 2003. Brasil and its Columnar Cacti – 70 years after Werdermann. *Kaktusy (CZ)* **39** (Special 2002/1): 1-47.
- CHITTKA, L. & THOMSON, J. D. (2001). *Cognitive Ecology of Pollination*. Cambridge, Cambridge University Press.

- CRUDEN, R. W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- DOBAT, K. & PEIKERT-HOLLE, T. (1985). *Blüten und Fledermäuse*. Waldemar Kramer, Frankfurt. p. 240-243.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. London, Pergamon Press. 3 edition. 244p.
- FEISINGER, P. & COLWELL, R. K. (1978). Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* **18**: 779-795.
- FLEMING, T. H.; MAURICE, S.; BUCHMANN & TUTTLE, M. D. (1994). Reproductive biology and related male and female fitness in trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* **81**: 858-867.
- FLEMING, T. H.; TUTTLE, M. D. & HORNER, M. A. (1996). Pollination biology and relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwest. Nat.* **41**: 257-269.
- FLEMING, T. H.; SAHLEY, C. T.; HOLLAND, J. N.; NASON, J. & HAMRICH, J. L. (2001). Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol. Monogr.* **71**: 511-530.
- GALEN, C. & PLOWRIGHT, R. C. (1987). Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Can. J. Bot.* **65**: 107-111.
- GENTRY, A. H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**(1): 64-68.
- GRANT, V. & GRANT, K. A. (1979a). Pollination of *Echinocereus fasciculatus* and *Ferocactus wislizenii*. *Pl. Syst. Evol.* **132**: 85-90.
- GRANT, V. & GRANT, K. A. (1979b). Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Pl. Syst. Evol.* **132**: 321-325.
- GRANT, V. & GRANT, K. A. (1979c). The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Pl. Syst. Evol.* **133**: 29-37.
- GRANT, V.; GRANT, K. A. & HURD, P. D. (1979). Pollination of *Opuntia linndheimeri* and related species. *Pl. Syst. Evol.* **132**: 313-320.
- HABER, W. A. & FRANKIE, G. W. (1989). A tropical community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* **21**: 155-172.
- HELVERSEN, O. VON. (1993). Adaptations of flowers to the pollination by Glossophagine bats. **In**: Barthlott, W.; Naumann, C. M.; Schmidt-Loske, K. & Schuchmann, K. L.

- (Eds.). *Animal-plant Interactions in Tropical Environments*, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenige, Bonn, pp. 41-59.
- HERRERA, C. M. (1995). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: Lloyd, D. G. & Barrett, S. C. H. (Eds.). *Floral Biology*, Chapman & Hall, New York, pp. 65-87.
- HOFFMAN, M. T. 1992. Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding system, sex ratios and geographical range of sexual dimorphism. *Am. J. Bot.* **79**: 1382-1388.
- HORNER, M. A.; FLEMING, T. H. & SAHLEY, C. T. (1998). Foraging behavior and energetic of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Zool.* **244**: 575-586.
- HUEC, K. (1972). A região da Caatinga do Nordeste brasileiro. In: K. Huec (Ed.). *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica*, Polígono, São Paulo, pp. 306-327.
- HUNT, D.R., TAYLOR, N.P. & CHARLES, G. (Eds.). 2006. *The New Cactus Lexicon*, 2 vols (Text & Atlas). dh books, Milborne Port, U.K.
- HUNT, D. & TAYLOR, N. P. (1990). The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* **8**: 85-107.
- LEHNER, P. N. (1979). Handbook of ethological methods. Garland STPM Press, New York.
- LEMKE, T. O. (1984). Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* **65**: 538-548.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I. C. S. (1999b). Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* **17**: 75-85.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I. C. S. (1999a). Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya* **17**: 86-94.
- LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. S. & MEDEIROS, P. (1997). Floral biology and pollination in *Pilosocereus catingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. *Bradleya* **15**: 28-34.
- MACHADO, I. C. S. & LOPES, A. V. (2003). Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em caatinga. In: I. R. Leal *et al.* (Eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, pp. 515-563.
- MACHADO, I. C. S. & LOPES, A. V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Ann. Bot.* **94**: 365-376.

- MACHADO, I. C. S; SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1998. *Irlbachia alata* (Gentianaceae), a bat-pollinated herb from the Atlantic forest in northeastern Brazil. *Pl. Syst. Evol.* **209**: 23-137.
- MOLINA-FREANER, F.; ROJAS-MARTÍNEZ, A.; FLEMING, T. H. & VALIENTE-BANUET, A. (2004). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *J. Arid Envir.* **56**: 117-127.
- NASSAR, J. M.; RAMÍREZ, N. & LINARES, O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *Am. J. Bot.* **84**: 918-927.
- NAGAMITSU, T. & INOUE, T. (1997). Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. *Oecologia* **110**: 423-439.
- PARFITT, B. D. (1985). Dioecy in North American Cactaceae: a review. *Sida* **11**: 200-206.
- PEEBLES, R. H. & PARKER, H. (1946). Watching the Saguaro bloom. *Bull. Tor. Bot. Club* **75**: 516-522.
- PETIT, S. (1997). The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae* and *Glossophaga longirostris elongate* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* **27**: 538-541.
- PETIT, S. & FREEMAN, C. E. (1997). Nectar production of two sympatric columnar cacti. *Biotropica* **29**:175-183.
- PORSCH, O. (1939). Cactaceae. In: Druck, J. (Ed.). *Das Bestäubungsleben der Kakteen-blüte II. Cactaceae (DKG)* **1939**: 81-142.
- RADFORD, A. E.; DICKISON, W. C.; MASSEY, J. R. & BELL, C. R. (1974). *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row publishers, New York.
- RAW, A. (1996). Territories of the ruby-topaz hummingbird, *Chrysolampis mosquitus* at flowers of the “turk’s-cap” cactus, *Melocactus salvadorensis* in the dry caatinga of north-eastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.* **56**: 581-584.
- REID, F. A. (1997). *A field Guide to the Mammals of Central América and Southeast México*. Oxford: Oxford University Press.
- RODAL, M. J. N. & SAMPAIO, V. S. B. (2002). A vegetação do bioma caatinga. In: Sampaio, E. V. S. B. *et al.* (Eds.). *Vegetação e Flora da Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas, Recife – PE, pp. 11-24.
- RUIZ, A. & SANTOS, M. (1997). Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona arida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* **29**(4): 469-479.

- SANTOS, M. & ARITA, H. T. (2002). Priority areas for the conservation of New World nectar-feeding bats. In: Fleming, T. H. & Valiente-Banuet, A. (Eds.). *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 342-363.
- SAZIMA, M.; BUZATO, S. & SAZIMA, I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. *Ann. Bot.* **83**: 705-712.
- SAZIMA, M.; BUZATO, S. & SAZIMA, I. 2003. *Dyssochroa viridiflorum* (Solanaceae): a reproductively bat-dependent epiphyte from the Atlantic Rainforest in Brazil. *Ann. Bot.* **92**: 725-730.
- SAZIMA, M.; SAZIMA, I. & BUZATO, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Pl. Syst. Evol.* **191**: 237-246.
- SCHLINDWEIN, C. & WITTMANN, D. (1995). Specialized solitary bees as effective pollinators of south Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya* **13**: 25-34.
- SCHLINDWEIN, C. & WITTMANN, D. (1997). Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Pl. Syst. Evol.* **24**: 179-193.
- SCOGIN, R. (1985). Nectar constituents of the Cactaceae. *Southwest. Nat.* **30**: 77-82.
- SILVA, W. R. & SAZIMA, M. (1995). Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* **190**: 339-343.
- SIMMONS, N. B. & WETTERER, A. L. (2002). Phylogeny and convergence in cactophilic bats. In: Fleming, T. H. & Valiente-Banuet, A. (Eds.). *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 87-121.
- SOSA, & SORIANO. (1992). Los murciélagos y los cactus: una relación muy estrecha. *Carta Ecol.* **61**: 7-10.
- TAYLOR, N. P. (1991). The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* **9**: 1-80.
- TAYLOR, N. P. & ZAPPI, D. C. (2002). Distribuição das espécies de Cactaceae na Caatinga. In: Sampaio, E. V. S. B. et al. (Eds.). *Vegetação e Flora da Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas, Recife – PE, pp. 123-125.
- TAYLOR, N. & ZAPPI, D. (2004). *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew, 499p.

- TSCHAPKA, M.; HELVERSEN, O. VON & BARTHLOTT, W. (1999). Bat Pollination of *Weberocereus tunilla*, an Epiphytic Rain Forest Cactus with Functional Flagelliflory. *Pl. Biol.* **1**: 554-559.
- VALIENT-BANUET, A. (2002). Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de Cactáceas columnares de México. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **75**: 99-104.
- VALIENTE-BANUET, A.; ARIZMENDI, M. D. C.; ROJAS-MARTÍNEZ, A. & DOMINGUES-CANSECO, L. (1996). Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* **12**: 103-119.
- VALIENTE-BANUET, A.; ROJAS-MARTÍNEZ, A.; ARIZMENDI, M. D. C. & DÁVILA, P. (1997a). Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central México. *Am. J. Bot.* **84**: 452-455.
- VALIENTE-BANUET, A.; ROJAS-MARTÍNEZ, A.; ARIZMENDI, M. D. C. & DÁVILA, P. (1997b). Pollination Biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, Central México. *J. Arid Envir.* **37**: 331-341.
- VOGEL, S. (1968). Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. *Flora* **157**: 562-602.
- VOGEL, S., LOPES, A.V. & MACHADO, I.C. (2005). Bat pollination in the NE Brazilian endemic *Mimosa lewisii* Barneby: an unusual case and first report for the genus. *Taxon* **54**(3): 55-60.
- WALLACE, R. S. (1995). Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya* **13**: 1-12.
- WASER, N. M. (1983). The adaptative nature of floral traits: ideas and evidence. In: Real, L. (Ed.). *Poll. biol.* Academic Press, New York, pp. 241-285.
- WETTERER, A. L.; ROCKMAN, M. V. & SIMMONS, N. B. (2000). Phylogeny of phyllostomid bats: data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **248**: 1-200.
- ZAPPI, D. C. (1989). *A família Cactaceae nos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço Minas Gerais, Brasil*. Dissertação de mestrado. USP, São Paulo.
- ZAPATA, T. R. & ARROYO, M. T. K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* **10**: 221-230.
- ZAPPI, D. C. (1994). *Pilosocereus* (Cactaceae). The genus in Brazil. *Succ. Pl. Res.* **3**: 1-160.
- ZEISLER, M. (1938). Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beih. Bot. Centralbl.* **58**: 308-318.

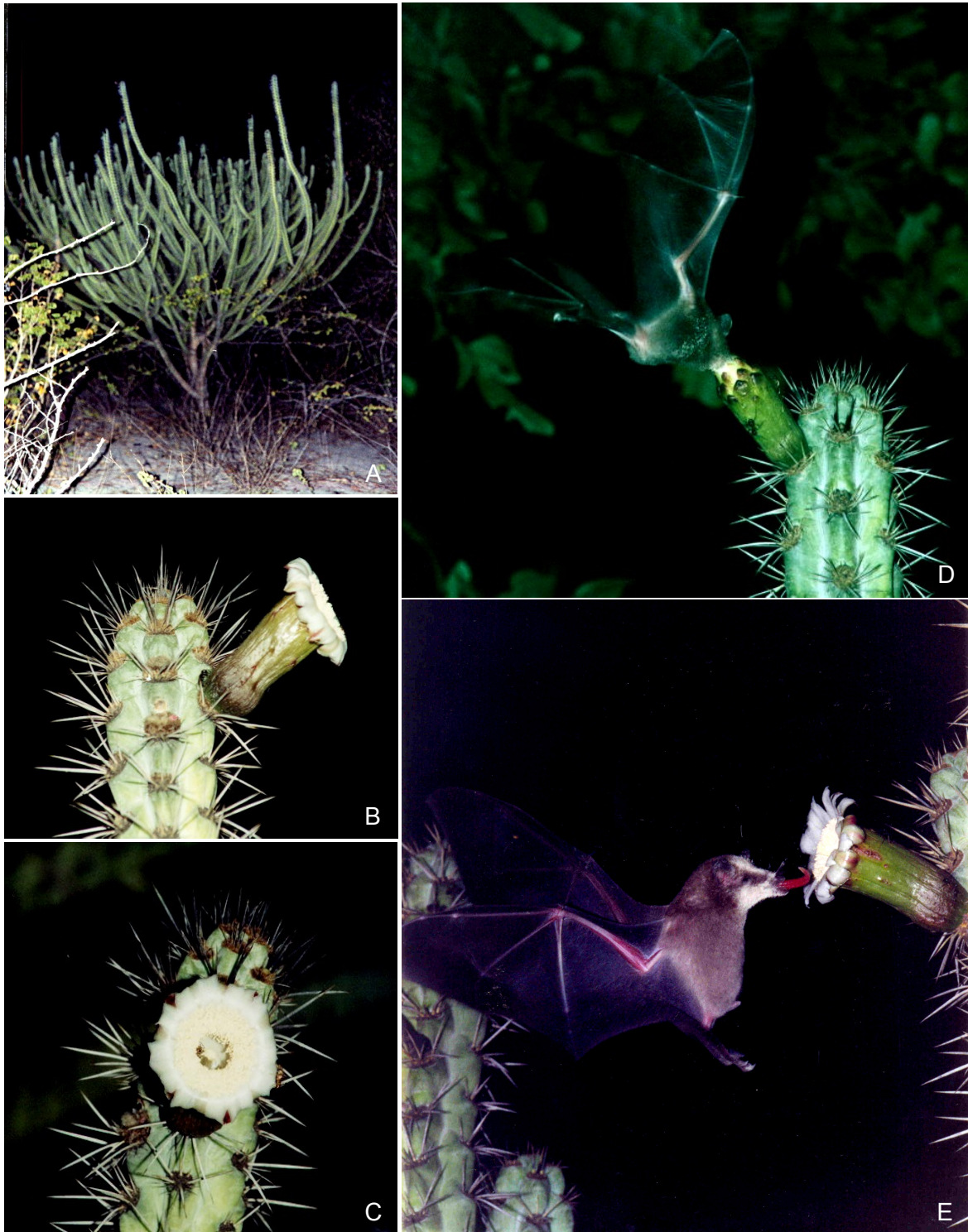


Figura 1. *Pilosocereus tuberculatus*. (A) hábito. (B) flor em vista lateral e (C) ventral. (D) *Lonchophylla mordax* (Glossophaginae) visitando uma flor no início da antese e (E) após coletar néctar em uma flor aberta. Observe o pólen depositado no pescoço e no focinho.

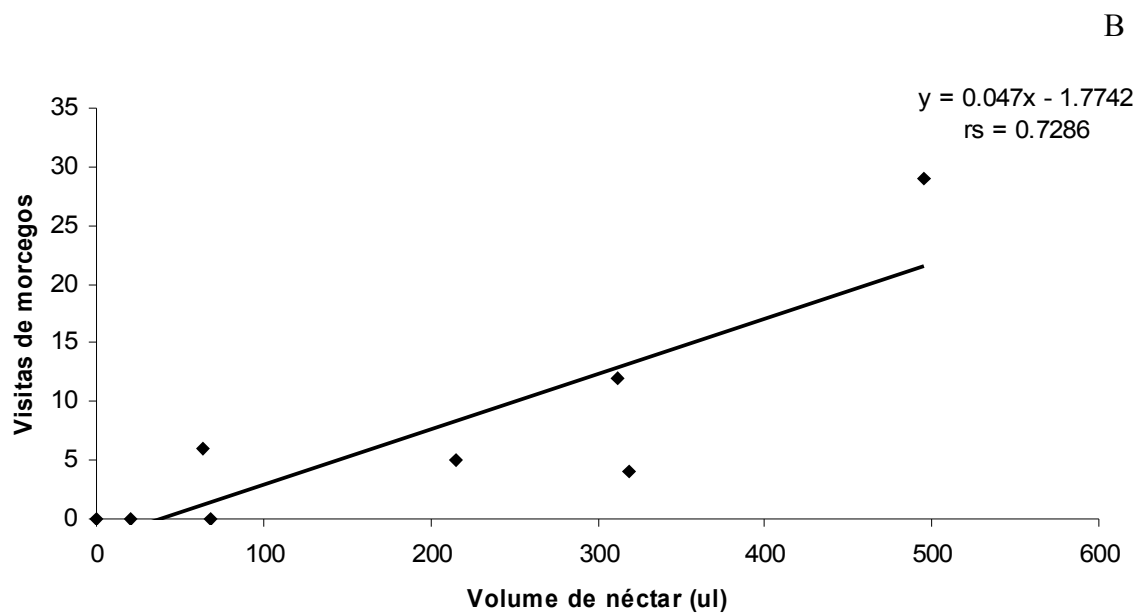
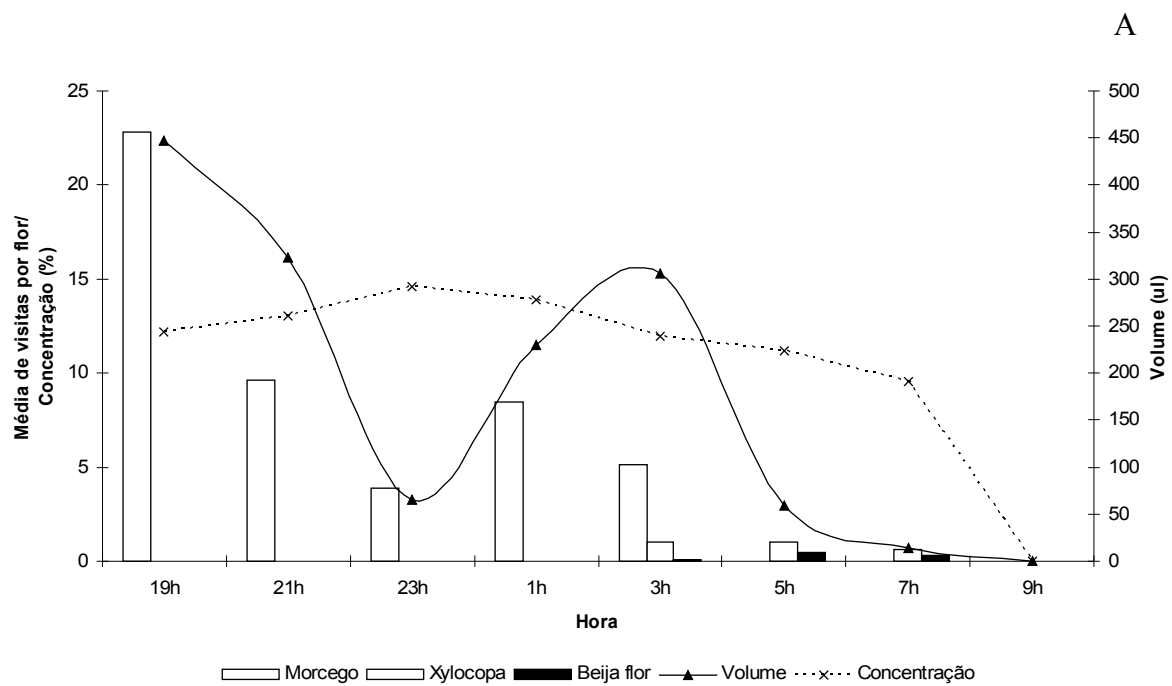


Figura 2. Produção de néctar e frequência de visitas. a. Média do volume e concentração de néctar em *Pilosocereus tuberculatus* durante a antese e frequência de visitantes florais (n=15); b. Correlação de Spearman entre o volume de néctar e as visitas de morcegos (p=0,049).

Tabela 1. Sistemas de cruzamentos e formação de frutos e sementes em *P. tuberculatus*.

	Autopolinização espontânea	Autopolinização manual	Polinização natural	Polinização cruzada
Flor/Fruto(%)	45/0	45/0	45/31(69)	45/43(96)
Nº médio de sementes	0	0	3345	3375

Tabela 2. Polinização seletiva e formação de frutos em *P. tuberculatus* com ou sem a presença de trigonas. PN=polinização natural.

<i>Trigona</i>	Morcego Flor/Fruto(%)	<i>Xylocopa</i> Flor/Fruto(%)	Beija-flor Flor/Fruto
Presente (PN)	45/31(69)	15/2(13)	6/0
Ausente	45/42(93)	15/6(40)	6/0

6. CAPÍTULO III

Fenologia reprodutiva de espécies quiropterófilas e esfingófilas da família Cactaceae em duas áreas de Caatinga no Nordeste do Brasil.

(Manuscrito a ser submetido ao Periódico Journal of Arid Environments)

Fenologia reprodutiva de espécies quiropterófilas e esfingófilas da família Cactaceae em duas áreas de Caatinga no Nordeste do Brasil¹

Emerson Antônio Rocha²

Daniela Cristina Zappi³

Isabel Cristina Machado⁴

Abstract

Phenology of eight species of Northeastern Brazilian Cactaceae with nocturnal anthesis: *Cereus albicaulis* (Britton & Rose) Luetzelb., *C. jamacaru* DC. subsp. *jamacaru*, *Harrisia adscendens* (Guerke) Britton & Rose, *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D. Rowley, *P. gounellei* subsp. *gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & Rowley, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi and *P. tuberculatus* (Werderm.) Byles & G.D. Rowley was followed during three years in the Parque Nacional do Catimbau (8°32'14" e 8°35'12" S; 37°14'42" e 37°15'02"W), Pernambuco, and during one year at Fazenda Dona Soledade (07°20'30" e 7°20'85" S; 36°18'06" e 36°18'31"W), Boa Vista, Paraíba. Observations took place every two weeks, from January 2004 to December 2006 in the Parque Nacional do Catimbau (6 species), and from January 2006 to February 2007 for the Fazenda Dona Soledade (2 species). Flowering and fruiting phases were statistically analysed using Lilliefors test to verify normality and Spearman (rs) correlation to verify the relation between precipitation and the phenologic variables. Within this study, species of *Pilosocereus* present a continuous flowering pattern, while *Cereus* and *Harrisia* flower annually, peaking during the dry season. Fruit production was observed throughout the year, with this resource constantly available for frugivores, especially birds and bats, the main dispersors of these cacti. Adaptation to different biotic (pollinators, dispersors) and abiotic factors (precipitation, soil type) occur in the studied species and might thus explain the different reproductive patterns observed.

¹ Parte da tese de doutorado do primeiro autor.

² Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco / Departamento de Ciências Biológicas, Pavilhão Jorge Amado, UESC, Rod. Ilhéus-Itabuna km 16, 45650-000 Ilhéus, BA, Brasil. e-mail: lucenaemerson@yahoo.com.br

³ Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond, Surrey, TW9 3AE. Inglaterra. e-mail: d.zappi@kew.org

⁴ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brasil. e-mail: imachado@ufpe.br

Keywords: *Cereus*, *Harrisia*, *Pilosocereus*, Flowering, Fruiting, Caatinga, Cactaceae.

Resumo

A fenologia reprodutiva de oito espécies de Cactaceae com antese noturna: *Cereus albicaulis* (Britton & Rose) Luetzelb., *C. jamacaru* DC. subsp. *jamacaru*, *Harrisia adscendens* (Guerke) Britton & Rose, *Pilosocereus cattingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D. Rowley, *P. gounellei* subsp. *gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & Rowley, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi e *P. tuberculatus* (Werderm.) Byles & G.D. Rowley, foi acompanhada durante três anos (seis espécies) no Parque Nacional do Catimbau (8°32'14" e 8°35'12" S; 37°14'42" e 37°15'02"W), Pernambuco, e por um ano (duas espécies) na Fazenda Dona Soledade (07°20'30" e 7°20'85" S; 36°18'06" e 36°18'31"W), Boa Vista, Paraíba, Nordeste do Brasil. As observações fenológicas foram quinzenais e estenderam-se de janeiro de 2004 a dezembro de 2006 no Parque Nacional do Catimbau, e de janeiro de 2006 a fevereiro de 2007 para as espécies monitoradas na Fazenda Dona Soledade. Os dados foram analisados estatisticamente, utilizando-se o teste de Lilliefors para verificar a normalidade e correlação de Sperman (rs) para verificar a relação entre precipitação e as variáveis fenológicas. As cinco espécies de *Pilosocereus* estudadas exibiram padrão de floração contínuo, enquanto que as duas espécies de *Cereus* e *Harrisia adscendens* apresentaram eventos anuais de floração, com picos na estação seca. Foi observada produção de frutos ao longo do ano, resultando em uma disponibilidade constante de alimento para frugívoros, especialmente aves e morcegos, principais dispersores dessas Cactaceae. Respostas distintas a fatores bióticos, como polinizadores e dispersores, e abióticos, como precipitação e tipo de solo, devem ocorrer nestas oito espécies de Cactaceae, o que poderia justificar as diferenças de padrões reprodutivos observados.

Palavras-chave: *Cereus*, *Harrisia*, *Pilosocereus*, Floração, Frutificação, Caatinga, Cactaceae.

1. Introdução

A região Nordeste do Brasil apresenta uma área com cerca de 935.000 Km², dominada pelo Bioma Caatinga (Rodal & Sampaio, 2002), que é o único exclusivamente brasileiro (MMA, 2002). A Caatinga nordestina apresenta 58 espécies de Cactaceae (Taylor & Zappi, 2002), muitas delas endêmicas e que carecem de informações sobre sua ecologia. Segundo Machado & Lopes (2003, 2004), a Caatinga apresenta 13,1% de suas espécies polinizadas por

morcegos, sendo este sistema de polinização o terceiro mais freqüente neste bioma e as Cactaceae como uma das famílias mais representativas em sua paisagem.

A família Cactaceae é constituída por cerca de 124 gêneros e 1.438 espécies, com distribuição nas regiões tropicais e temperadas do Novo Mundo (Hunt et al., 2006), principalmente em áreas quentes e secas. O Brasil é considerado o terceiro maior centro de diversidade da família, com um total de 162 espécies nativas, das quais cerca de $\frac{3}{4}$ são endêmicas (Taylor & Zappi, 2004). É uma família exclusivamente zoófila, apresentando ampla variedade de vetores de pólen, entre eles besouros, abelhas, beija-flores, esfingídeos e morcegos (Porsch, 1939; Grant & Grant, 1979a, b, c; Grant et al., 1979; Hunt & Taylor, 1990; Schlindwein & Wittmann, 1995, 1997; Silva & Sazima, 1995; Locatelli et al., 1997; Nassar et al., 1997; Ruiz et al., 1997; Locatelli & Machado, 1999a, b; Aona et al., 2006; Nassar et al., 2007; Rocha et al., 2007).

Nas últimas décadas, foram realizados vários estudos sobre os aspectos ecológicos de Cactaceae, principalmente sobre a polinização e a biologia floral (Porsch, 1939; Alcorn et al., 1959; Fleming et al., 1994, 2001; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b, 2007; Nassar et al., 1997; Petit & Freeman, 1997; Ruiz et al., 1997; Locatelli & Machado, 1999a, b; Tschapka et al., 1999; Molina-Freaner et al., 2004; Aona et al., 2006). Contudo, existem poucos estudos fenológicos com esta família, sendo a grande maioria realizada em países da América Central e outros países (Ruiz et al., 2000; Fleming et al., 2001; Pettit, 2001; Martino et al., 2002; Nassar & Ramirez, 2004; Quirino, 2006).

No Brasil, trabalhos sobre a fenologia de Cactaceae são escassos e muito recentes, a maioria ainda não publicados (Quirino, 2006; Lima, 2007); entretanto, são encontradas abordagens fenológicas em artigos cujo enfoque principal é a biologia da polinização e da reprodução (Locatelli et al., 1997, Locatelli & Machado 1999 a, b; Colaço et al., 2006; Leal et al., 2006; Aona et al., 2006).

No presente trabalho são apresentadas informações detalhadas da fenologia de oito espécies de Cactaceae ocorrentes em Caatinga: *Cereus albicaulis* (Britton & Rose) Luetzelb., *C. jamacaru* DC. subsp. *jamacaru*, *Harrisia adscendens* (Guerke) Britton & Rose, *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D. Rowley, *P. gounellei* subsp. *gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & Rowley, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi e *P. tuberculatus* (Werderm.) Byles & G.D. Rowley. Objetiva-se entender os padrões de floração e frutificação em nível de população de Cactaceae que apresentam flores com antese noturna nas áreas de estudo, possibilitando compreender melhor as relações entre estas espécies vegetais e os animais polinizadores e dispersores,

fornecendo subsídios para planos de manejo em áreas preservadas de Caatinga e trabalhos com educação ambiental.

2. Material e métodos

2.1. Locais de estudo

O estudo foi realizado em dois estados do Nordeste do Brasil. Em Pernambuco, no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau), permissão IBAMA nº 02019.009424/2004-32, que ocupa uma área poligonal de 62.300 hectares e abrange parte de três municípios (Buíque, Ibimirim e Tupanatinga). Para o presente estudo, o acesso foi feito através do Município de Buíque, entre os meridianos de 8°32'14" e 8°35'12" S e os paralelos de 37°14'42" e 37°15'02"W, com altitudes de até 1.005 m acima do nível do mar (Chapada de São José e Serra Nova Jerusalém) e temperatura e precipitação médias anuais de 25°C e 1.095,9 mm, respectivamente, com maior precipitação entre os meses de abril a julho (SUDENE, 1990) (Fig. 1).

De acordo com Rodal et al. (1998) e Andrade et al. (2004), o local caracteriza-se pela presença de afloramentos rochosos de arenitos, e por uma vegetação semicaducifolia, xerofítica, constituída por uma Caatinga arbustiva nas vertentes a sotavento, entre as cotas de 600-800 m; Campo Rupestre, nas áreas mais elevadas, entre 900 e 1.000 m; Floresta perenifolia, localizada no sopé de algumas serras, na cota de 800 m; e vegetação arbustiva perenifolia, situada nas vertentes a barlavento, entre 600 e 800 m.

Na Paraíba, a área de estudo foi a Fazenda Dona Soledade, uma propriedade particular com vegetação de Caatinga, possuindo aproximadamente 690 ha., localizada entre os municípios de Cabaceiras e Boa Vista. O acesso à área foi feito através do Município de Boa Vista, entre os meridianos de 07°20'30" e 7°20'85"S e os paralelos de 36°18'06" e 36°18'31"W, com altitudes de até 450 m acima do nível do mar e temperatura e precipitação médias anuais de 25°C e 330 mm, respectivamente, com maior precipitação entre os meses de março a maio (GOVERNO DA PARAÍBA, 2007) (Fig. 2).

2.2. Espécies estudadas

Foram monitorados 204 indivíduos em fase reprodutiva, pertencentes a oito espécies de Cactaceae, sendo quatro esfingófilas, das quais três arbustivas *Cereus albicaulis* (N=10, PARNA Catimbau), *Harrisia adscendens* (N=10, PARNA Catimbau) e *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* (N=30, Faz. Dona Soledade), e uma arbórea *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* (N=20, PARNA Catimbau). As outras quatro espécies são quiropterófilas, todas pertencentes

ao gênero *Pilosocereus*: *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* (N=32, PARNA Catimbau), *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (N=31, Faz. Dona Soledade), *P. tuberculatus* (N=35, PARNA Catimbau), arbóreas e *P. chrysostele* (N=36, PARNA Catimbau) de porte arbustivo. Estas espécies foram selecionadas por apresentarem antese noturna e síndrome de quiropterofilia ou esfingofilia.

2.3. Coleta e análise de dados fenológicos

As observações fenológicas foram quinzenais e estenderam-se de janeiro de 2004 a dezembro de 2006 no Parque Nacional do Catimbau, e de janeiro de 2006 a fevereiro de 2007 para as espécies monitoradas na Fazenda Dona Soledade. Foi registrado o número de botões, flores abertas, flores secas (aquelas cujo ovário não se desenvolveu, seja por falha na polinização ou pela predação da flor, que é realizada principalmente pela abelha *Trigona spinipes*) e frutos (verdes e maduros). O número de indivíduos monitorados em cada espécie variou de 10 a 36. A partir dos dados obtidos, foi calculada a intensidade de cada fenofase por espécie e na comunidade, através da ocorrência (presença/ausência) de cada fenofase por indivíduo e por espécie e da porcentagem de indivíduos em cada fenofase/mês, de acordo com as indicações de Bencke & Morellato (2002) e SanMartin-Gajardo & Morellato (2003). Dessa forma, foi possível evidenciar ocorrência de sincronia intra- e inter-específicas, seqüenciamento na floração, bem como a frequência de indivíduos em floração e frutificação ao longo do ano, distribuída de acordo as duas síndromes florais (esfingofilia e quiropterofilia).

A floração foi classificada de acordo com os padrões propostos por Gentry (1974) e Newstrom et al. (1994), os quais também foram aplicados à frutificação, semelhante ao adaptado por Ziparro (2004).

2.4. Análises estatísticas

Foi aplicado o teste de Lilliefors para verificar a normalidade dos dados. Para avaliar a influência da pluviosidade nos padrões fenológicos observados, foi utilizado o teste de coeficiente de Correlação de Sperman (rs) (Sokal & Rohlf, 1995), utilizando-se o “software” BIOESTAT 3.0 (Ayres et al., 2003).

2.5. Material botânico

A identificação das espécies foi realizada levando-se em conta alguns aspectos morfológicos, sendo realizada com auxílio de chaves analíticas, diagnoses e descrições encontradas em bibliografia especializada (Zappi 1994; Taylor & Zappi 2004). Os espécimes-

testemunhos foram herborizados e encontram-se depositados nos acervos dos Herbários das Universidades Federal de Pernambuco (UFP) e Estadual de Santa Cruz (HUESC): *Cereus albicaulis* (E.A. Rocha 1307, 1391), *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* (E.A. Rocha 1289, 1528), *Harrisia adscendens* (E.A. Rocha 1305, 1400), *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* (E.A. Rocha 1596, 1597), *P. chrysostele* (E.A. Rocha 1490, 1514, 1534), *P. gounellei* subsp. *gounellei* (E.A. Rocha 1486, 1520), *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (E.A. Rocha 1487, 1521) e *P. tuberculatus* (E.A. Rocha 1158, 1163, 1216, 1261). As referidas espécies são, a partir de agora, citadas ao longo do texto colocando-se apenas o gênero e o epíteto específico.

3. Resultados

A floração e a frutificação das oito espécies de Cactaceae nas duas áreas estudadas apresentaram semelhanças entre si, sobretudo, nas que apresentam relações filogenéticas muito próximas, a exemplo das que pertencem ao mesmo gênero (*Cereus* e *Pilosocereus*) ou as que apresentam o mesmo vetor de polinização (*Cereus* e *Harrisia*), existindo sempre uma espécie em floração e em frutificação a cada quinzena (Fig. 3). Entre as espécies, a floração variou de contínua a anual, apresentando duração breve a longa (Figs.3-11).

As espécies esfingófilas estudadas no PARNA Catimbau apresentaram-se floridas de dezembro até meados de julho, havendo períodos de sobreposição desta fenofase, inclusive em relação aos picos (Fig. 3A). A produção de flores em *Cereus albicaulis* mostrou-se restrita à estação seca (Figs. 3A, 4) e para *Harrisia adscendens*, foram observadas flores entre meados de dezembro à abril, período que corresponde ao final da estação seca/início das chuvas na área (Figs. 3A, 5). Tais dados são corroborados pela correlação negativa significativa (correlação de Sperman), com intervalo de dois meses de antecedência entre precipitação e floração de *C. albicaulis* (-0,4936; $p < 0,01$) e *H. adscendens* (-0,5106; $p < 0,01$), indicando haver sazonalidade na floração dessas espécies.

Cereus jamacaru apresentou floração mais longa entre as espécies esfingófilas (janeiro/julho), ocorrendo geralmente de maneira bastante regular (Fig. 6), dando-se a produção de flores no final da estação seca/início e durante toda a estação chuvosa (Fig. 3A). O teste de correlação de Sperman apontou uma correlação significativa positiva entre a floração (botão/flores) e a pluviosidade para *C. jamacaru* (0,5041; 0,5598 respectivamente; $p < 0,01$). Um grande número de indivíduos dessas três espécies foi observado florescendo ao mesmo tempo e com muitas flores abertas por noite (3-18), por poucos meses (geralmente dois a quatro).

Pilosocereus gounellei apresentou floração contínua com vários picos ao longo do ano (Figs. 3B, 7), com grande produção de flores geralmente após a ocorrência de chuvas, principalmente nos meses de janeiro, abril e junho.

A floração das espécies quiropterófilas de *Pilosocereus* estudadas correu também de forma bastante regular durante o período de estudo, apresentando flores/frutos ao longo do ano, embora com maior intensidade no início e durante a estação chuvosa (Fig. 3). Seus indivíduos apresentaram floração sincrônica inter-específica, evidente principalmente durante o pico das fenofases.

Apenas *P. tuberculatus* apresentou correlação significativa positiva em relação à precipitação e floração (0,351 para emissão de botões e 0,459 com flores em antese; $p < 0,01$). Possivelmente devido à sua estreita relação com as chuvas, esta espécie revelou um aumento considerável no número de flores produzidas entre dezembro/2003-janeiro/2004 e dezembro/2004-janeiro/2005 (Fig. 8), período afetado pelo fenômeno “La Niña”, o que proporcionou um acréscimo de 1100% no volume médio da precipitação para o período.

Pilosocereus catingicola e *P. chrysostele* apresentaram pico de floração bastante similar, compreendendo o final da estação seca até meados da estação chuvosa (Figs. 3A, 9, 10). Dentre todas as cactáceas acompanhadas, *P. pachycladus* foi a espécie que apresentou duração de pico de floração mais extenso compreendendo o final da estação seca e todo período chuvoso, estendendo-se até agosto (Figs. 3B, 11).

A produção de flores mostrou-se moderada e bem distribuída nas populações das espécies de *Pilosocereus* estudadas, ocorrendo de modo alternado entre os indivíduos de *P. gounellei* e *P. tuberculatus*, em que o percentual máximo de indivíduos com presença da fenofase foi de 40% (abril/2006) e 27% (janeiro/2004), respectivamente (Figs. 7, 8), e de modo sincrônico para as demais (Figs. 9-11).

É intensa a florivoria nas espécies de Cactaceae analisadas na Caatinga, as quais apresentam as estruturas reprodutivas bastante danificadas, muitas vezes completamente predadas, destacando-se principalmente as espécies *P. chrysostele* e *P. gounellei* que apresentaram cerca de 50-80% de suas flores e botões totalmente destruídos pelas abelhas *Trigona spinipes*, influenciando diretamente no número de frutos produzidos nestas duas espécies. Em *P. chrysostele* o número de estruturas reprodutivas, inclusive, diminuiu a cada ano (Fig. 10).

Todas as oito espécies de Cactaceae estudadas produziram frutos durante o período de estudo e, assim como a floração, a frutificação foi diferente entre as espécies quanto à frequência e duração. Porém, mais uma vez, entre as espécies que apresentavam relações

filogenéticas mais próximas, a exemplo das que pertencem ao mesmo gênero (*Cereus* e *Pilosocereus*) ou que apresentam os mesmos vetores de polinização (*Cereus* e *Harrisia*), houve semelhança nos padrões de frutificação (Figs. 3-11).

As espécies *Cereus albicaulis*, *C. jamacaru* e *Harrisia adscendens* apresentaram sazonalidade na frutificação, com a intensidade de frutos ocorrendo poucos dias após a antese, demorando cerca de 30-40 dias para seu total amadurecimento. A produção de frutos nestas três espécies ocorreu geralmente após as primeiras chuvas na região, entre os meses de janeiro a abril (Figs. 3-6), havendo correlação significativa positiva para as espécies de *Cereus* (0,4041; 0,5835 respectivamente; $p < 0,01$).

Em *P. gounellei*, apesar da frutificação estar presente em pelo menos dois indivíduos por ano na população analisada, houve uma queda em sua produção, que ocorre logo após o término do período das chuvas e início da estiagem, principalmente entre os meses de setembro a dezembro (Fig. 7). Para as demais espécies analisadas de *Pilosocereus* o pico de frutificação geralmente ocorre durante a estação chuvosa (Fig. 3), com exceção de *P. tuberculatus*, cuja maior produção de frutos ocorre no final da estação seca (Figs. 3, 8).

4. Discussão

As espécies de Cactaceae analisadas apresentaram padrões fenológicos distintos. *Cereus albicaulis* e *C. jamacaru*, bem como *Harrisia adscendens* se enquadram no padrão cornocópia (sensu Gentry, 1974) ou anual (Newstrom et al., 1994), com floração/frutificação ocorrendo de forma regular no período estudado. As espécies do gênero *Pilosocereus* caracterizaram-se pela produção constante de flores e frutos (padrão “stead-state” sensu Gentry, 1974 e contínuo, segundo Newstrom et al., 1994).

Estes dados são semelhantes aos obtidos por outros estudos para a família Cactaceae no Brasil (Leal et al., 2006; Quirino, 2006; Lima, 2007). Entretanto, para a maioria das espécies de Cactaceae estudadas, o padrão contínuo não ocorre, a exemplo de *Cereus peruvianus*, *Melocactus zehntneri*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Pilosocereus tillianus*, *Pilosocereus* sp., *Pterocereus gaumeri*, *Tacinga palmadora*, *Trichocereus pasacana*, *Weberocereus tunilla* as quais são, na sua maioria, anuais ou sub-anuais (Silva & Sazima, 1995; Valient-Banuet et al., 1996; Ruiz et al., 1997; Locatelli & Machado, 1999; Tschapka, 1999; Badano & Schlumpberger, 2001; Méndez et al., 2005).

A maioria dos estudos realizados com a família Cactaceae indica haver correlação negativa entre a floração e a precipitação (Ruiz et al., 2000; Leal et al., 2006; Quirino, 2006; Lima, 2007), o que parece ser um padrão característico para a família em remanescentes de

Caatinga. Neste estudo, o mesmo foi observado nas populações de *Cereus albicaulis*, *Harrisia adscendens* e *Pilosocereus chrysostele*, e, excetuando-se *Cereus jamacaru* e *P. tuberculatus*, as demais espécies mostraram-se indiferentes ao fator chuva.

De acordo com Oliveira (1998), vários fatores podem desencadear o início da floração em espécies de um mesmo sistema de polinização de uma mesma área, como mudanças na pluviosidade, temperatura, fotoperíodo e fogo. Segundo Quirino (2006), o padrão de floração é direcionado através de fatores genéticos, mas a intensidade da floração parece ter uma correlação com diversos caracteres ecológicos, como por exemplo a interação planta-polinizador, proporcionando aos animais visitantes o recurso nutritivo por um período de tempo mais longo (Waser, 1983), além de promover a resiliência dos polinizadores (van Schaik *et al.*, 1993).

Segundo alguns autores (Alencar *et al.*, 1979; Lovejoy & Bierregaard Jr., 1990; Terborgh, 1990; Williams-Linera & Meave, 2002; Lima, 2007), geralmente a floração de muitas espécies ocorre na época seca ou no início da estação chuvosa, para que a maturação dos frutos e a dispersão de suas sementes ocorram durante a época das chuvas, o que facilitaria o estabelecimento e a perpetuação dessas plantas, o que parece também estar ocorrendo com estas espécies de *Pilosocereus* estudadas.

O pico da produção de frutos no início/durante a chuvosa observado nas espécies de *Pilosocereus* analisadas, parece ser uma estratégia comum dessas espécies, possibilitando dessa forma maior eficiência no processo de germinação, através do aproveitamento de maior disponibilidade de água e umidade no solo. Em levantamento realizado por van Schaik *et al.* (1993) para florestas tropicais secas, o pico de frutificação da comunidade ocorria, na maioria dos casos, na estação chuvosa das respectivas áreas, fazendo com que o pico de floração se desloque para o final da estação seca, como também referido por Daubenmire (1972) e Frankie *et al.* (1974).

A variabilidade existente entre plantas da mesma espécie que crescem em condições similares dentro de uma mesma localidade, indica que a resposta fenológica pode ser uma manifestação do estado interno de cada indivíduo (Borchert 1983, 1994; Williams-Linera & Meave, 2002).

No entanto, segundo Williams-Linera & Meave (2002) isto não significa dizer que em muitos casos devemos desconsiderar os fatores abióticos, e que, pelo contrário, é preciso considerar que o ambiente abiótico também funciona como uma força seletiva constante que modela a temporalidade e a atividade das plantas. Para Silva & Sazima (1995), uma evidência em favor da regulação endógena da antese em *Cereus peruvianus*, uma espécie esfingófila,

seria a permanência do horário mais freqüente de antese (18:00 a 18:30h) nas plantas que florescem em dezembro e janeiro, quando o fotoperíodo é mais longo. Entretanto, evidências de que muitas espécies de regiões áridas florescem no período de maior insolação, também foi observada numa área de Chaco na Argentina por Marco & Paez (2002), em oito espécies de plantas que floresciam geralmente entre outubro e fevereiro, com picos nos meses de outubro a dezembro.

No Parque Nacional do Catimbau, este também parece ser um dos fatores que estão atuando na floração das espécies de Cactaceae, principalmente nas esfingófilas dos gêneros *Cereus* e *Harrisia*, tendo em vista que o pico de floração da maioria das espécies aqui estudadas ocorre geralmente nos meses de janeiro a março, quando o fotoperíodo é mais longo.

Nas quatro espécies quiropterófilas de *Pilosocereus* (*P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. pachycladus* e *P. tuberculatus*) e nas espécies esfingófilas estudadas (*Cereus albicaulis*, *C. jamacaru*, *Harrisia adscendens* e *P. gounellei*), a floração e a frutificação foram semelhantes, o que pode estar sendo influenciado principalmente por fatores endógenos, destacando-se entre eles as relações filogenéticas, concordando com os resultados obtidos por Silva & Sazima (1995), para *Cereus peruvianus* e por Quirino (2006), para *Pilosocereus chrysostele* e *P. gounellei*, estas duas últimas, estudadas em uma outra área de Caatinga na Paraíba. Entretanto, este padrão semelhante na floração encontrado para todas as espécies que apresentam o mesmo vetor de pólen, quer seja esfingídeos ou morcegos, também pode ter uma explicação ecológica, podendo as espécies estarem otimizando os recursos à presença de seus polinizadores, embora isso possa também levar a uma competição pela partilha de polinizadores e gerar interferências no sucesso reprodutivo.

Para alguns autores (Fleming, 1985; Soriano et al., 1991; Sosa & Soriano 1996), a falta de sincronia entre os picos de floração e frutificação intra-específicos seria uma possível consequência da competição por dispersores e/ou polinizadores numa mesma área. Isto parece estar ocorrendo com as espécies de Cactaceae nos locais de estudo, uma vez que estas apresentam características florais similares e partilham os mesmos polinizadores e dispersores, podendo, inclusive, estar atuando como recursos florais chave (van Schaik et al., 1993), uma vez que florescem e frutificam na época seca (a exemplo das espécies *P. pachycladus* e *P. tuberculatus*), o que, especialmente em áreas com elevada sazonalidade climática, como a Caatinga, é vital para a manutenção da fauna local.

Quando se compara os gráficos de intensidade das fenofases das cinco espécies de *Pilosocereus*, *P. chrysostele* destaca-se pela menor produção de estruturas reprodutivas (botões, flores e frutos). Isto pode ter relação com a pressão causada por *Trigona spinipes* no

Parque Nacional do Catimbau, em decorrência do alto índice de predação de suas partes florais por estas abelhas, como pode ser verificado nos resultados obtidos por Rocha et al. (2007) nesta mesma área, para espécie *P. tuberculatus*. Alguns estudos (Renner, 1983; Nagamitsu & Inoue 1997; Méndez et al. 2005; Rocha et al., 2007) referem-se à predação total ou parcial das estruturas reprodutivas de espécies de plantas, inclusive da família Cactaceae, ocasionada por insetos, os quais estariam afetando diretamente a reprodução das mesmas, através de uma grande taxa de aborto de suas flores e frutos.

Os padrões de floração e a alternância inter e intra-específica das Cactaceae estudadas torna-se fundamental para a manutenção de pelo menos duas espécies nectarívoras de morcegos (*Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax*) em áreas preservadas de Caatinga, a exemplo do Parque Nacional do Catimbau e da Fazenda Dona Soledade, similar a alguns resultados obtidos por estudos realizados com outras espécies da família Cactaceae e seus respectivos visitantes em áreas de Semi-árido (Valiente-Banuet et al., 1991; Badano & Schlumpberger, 2001; Leal et al., 2006; Quirino, 2006) e Campo Rupestre (Colaço et al., 2006).

O fato de algumas espécies de morcegos permanecerem residentes em certas áreas deve-se também a necessidade de uma dieta variada ao longo do ano, sendo néctar e pólen utilizados durante uma parte do ano e frutos e/ou insetos na outra parte (Fleming et al., 1972; Ruiz et al., 1997). Outros autores (LaVal & Fich, 1977; Bonacorso, 1979; Dinerstein, 1986) enfatizam que o consumo de pólen-néctar e frutos permitem aos morcegos glossofagíneos apresentar períodos reprodutivos mais amplos que os morcegos frugívoros, os quais dependem exclusivamente da oferta estacional de frutos.

Devido aos dados apresentados, sugerimos a ampliação da área de preservação de *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. pachycladus* e *P. tuberculatus* referidas por Taylor & Zappi (2004) e por Braun e Esteves (2003), para os estados da Bahia, Sergipe, Alagoas, Paraíba, Rio Grande do Norte, Piauí e outras localidades de Pernambuco para outras regiões do Nordeste Setentrional, a exemplo do Parque Nacional do Catimbau, em Pernambuco e a região dos Cariris Velhos na Paraíba. Dessa forma, podem ser resguardadas as populações dos glossofagíneos existentes nos locais de estudo, visto que a alternância da floração/frutificação entre as espécies de *Pilosocereus* gera uma contínua oferta de recursos nutritivos nas áreas estudadas.

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFPE, pelo apoio institucional; Universidade Estadual de Santa Cruz pela ajuda de custo a E.A. Rocha; CNPq

pela bolsa de produtividade em pesquisa a I.C. Machado; IBAMA pela autorização e apoio logístico; Marlene Alencar Barbosa (Herbário UFP), pelo acesso às dependências do Herbário; Leonard Krause e Patrícia Cara, pelas sugestões ao manuscrito e ajuda na análise dos dados; Genivaldo Constantino da Silva e Marcelo dos Santos Soares pela ajuda no campo.

Referências bibliográficas

- Alcorn, S.M., McGregor, S.E., Butler, G.D., Kurtz, E.B., 1959. Pollination requeriments of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cactus Succulent Journal* 31, 39-41.
- Alencar, J. da C., Almeida, R.A., Fernandes, N.P., 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9, 163-198.
- Andrade, K.V.S.A., Rodal, M.J.N., Lucena, M.F.A., Gomes, A.P.S., 2004. Composição florística de um trecho do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco – Brasil. *Hoehnea* 31, 337-348.
- Aona, L.Y.S., Machado, M., Pansarin, E.R., Castro, C.C., Zappi, D., Amaral, M.C.E., 2006. Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 24, 39-52.
- Ayres, M., Ayres Júnior, M., Ayres, D. L., Santos, A. S. 2003. BioEstat 3.0. Aplicações estadísticas nas áreas das ciencias biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá/MCT-CNPq/Conservation Internacional, Belém.
- Badano, E.I., Schlumpberger, B.O., 2001. Sistema de cruzamiento e estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste argentino. *Gayana* 58, 115-122.
- Bencke, C.S., Morellato, L.P.C., 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25, 1-13.
- Bonaccorso, F.J., 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum of Biology Science* 24, 359-408.
- Borchert, R., 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15, 81-89.
- Borchert, R., 1994. Soil and stem water storage determinate phenology and distrubuition of tropical dry forest trees. *Ecology* 75, 1437-1449.
- Braun, P.J., Esteves Pereira, E., 2003. Brasil and its Columnar Cacti – 70 years after Werdermann. *Kaktusy (CZ)* 39 (Special 2002/1), 1-47.

- Colaço, M.A.S., Fonseca, R.B.S., Lambert, S.M., Costa, C.B.N., Machado, C.G., Borba, E.L., 2006. Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira Botânica* 29, 239-249.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60, 147-170.
- Dinerstein, E., 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica* 18, 307-318.
- Fleming, T.H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66, 688-700.
- Fleming, T.H., Hooper, E.T., Wilson, D.E., 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53, 555-569.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Buchmann, S.L., Tuttle, M.D., 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81, 858-867.
- Fleming, T.H., Sahley, C.T., Holland, J.N., Nason, J.D., Hamrick, J.L., 2001. Sonoran desert columnar cacti and evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71, 511-530.
- Frankie, G.W., Baker, H.G., Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62, 881-919.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6, 64-68.
- GOVERNO DA PARAÍBA [on line]. Disponível na internet via [www.url: http://www.paraiba.pb.gov.br](http://www.paraiba.pb.gov.br). Consulta realizada sobre dados climáticos 28/março/2007.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979a. Pollination of *Echinocereus fasciculatus* and *Ferocactus wislizenii*. *Plant Systematics and Evolution* 132, 85-90.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979b. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132, 321-325.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979c. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133, 29-37.
- Grant, V., Grant, K.A., Hurd, P.D., 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution* 132, 313-320.
- Hunt, D., Taylor, N.P., 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* 8, 85-107.

- Hunt, D.R., Taylor, N.P., Charles, G. (Eds.), 2006. The New Cactus Lexicon, 2 vols (Text & Atlas). Milborne Port: dh books.
- LaVal, R.K., Fitch, 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. Occas. Paper Museum Natural History University Kansas 69, 1-28.
- Leal, F.C.; Lopes, A.V., Machado, I.C., 2006. Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29, 379-389.
- Lima, A.L.A., 2007. *Padrões fenológicos de espécies lenhosas e cactáceas em uma área do semi-árido do Nordeste do Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco. 71p.
- Locatelli, E., Machado, I.C.S., 1999a. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of the restinga. *Bradleya* 17, 86-94.
- Locatelli, E., Machado, I.C.S., 1999b. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* 17, 75-85.
- Locatelli, E., Machado, I.C.S., Medeiros, P., 1997. Floral biology and pollination in *Pilosocereus catingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. *Bradleya* 15, 28-34.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr., R.O., 1990. Central Amazonian forest and the minimum critical size of ecosystems Project. Pp. 60-71. In: A. H. Gentry (Ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, USA.
- Machado, I.C.S., Lopes, A.V., 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em caatinga. In: I. R. Leal et al. (Eds.), *Ecologia e Conservação da Caatinga*, pp. 515-563. Recife: Editora Universitária da UFPE.
- Machado, I.C.S., Lopes, A.V., 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 94, 365-376.
- Marco, D.E. & Paez, S.A., 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in Dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments* 52, 1-16.
- Martino, A.M.G., Arangurín, J.O., Arends, A., 2002. Feeding habits of *Leptonycteris curasoae* in Northern Venezuela. *The Southwestern Naturalist* 47, 78-85.
- Méndez, M., Duran, R., Dorantes, A., Dzib, G., Simá, L., Simá, P. & Orellana, R., 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments* 62, 363-376.

- Ministério do Meio Ambiente, 2002. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, Fundação International do Brasil – Fundação Biodiversitas, EMBRAPA Semi-Árido.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martínez, A., Fleming, T.H. & Valient-Banuet, A. (2004). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments* 56, 117-127.
- Nagamitsu, T. & Inoue, T., 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. *Oecologia* 110, 423-439.
- Nassar, J.M., Ramírez, N., 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248, 31-44.
- Nassar, J.M., Ramírez, N., Linares, O., 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84, 918-927.
- Nassar, J.M., Ramírez, N., Lampo, M., González, J.A., Casado, R., Nava, F., 2007. Reproductive biology and mating system estimates of two andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany* 99, 29-38.
- Newstrom, L.E.; Frankie, G.W., Baker, H.G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26, 141-159.
- Oliveira, P.E., 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. Pp. 169-192. In: S. M. Sano & S. P. Almeida (Eds.), *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA, Planaltina.
- Pettit, S., Freeman, C.E., 1997. Nectar production of two sympatric of columnar cacti. *Biotropica*, 29, 175-183.
- Pettit, S., 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments* 49, 521-531.
- Porsch, O., 1939. Cactaceae. In: Druck, J. (Ed.). *Das Bestäubungsleben der Kakteen-blüte II*. Cactaceae (DKG) 1939, 81-142.
- Quirino, Z.G.M., 2006. Fenologia, síndromes de polinização e dispersão de recursos florais de uma comunidade de caatinga no cariri paraibano. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco. 164p.
- Renner, S., 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* Bees in Melastomataceae. *Biotropica* 15, 251-256.

- Rocha, E.A.; Machado, I.C.S., Zappi, D.C., 2007. Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Wederm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya* 25, 129–144.
- Rodal, M.J.N., Sampaio, E.V.S.B., 2002. A vegetação do bioma caatinga. Pp. 11-24. In: Sampaio, E. V. S. B. et al. (Eds.), *Vegetação e Flora da Caatinga*. Recife: Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas.
- Rodal, M.J.N., Andrade, K.V.A., Sales, M.F., Gomes, A.P.S., 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 58, 517-526.
- Ruiz, A., Santos, M., Soriano, P.J., Cavalier, J., Cadena, A., 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona arida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29, 469-479.
- Ruiz, A., Santos, M., Cavellier, J., 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32, 397-407.
- SanMartin-Gajardo, I., Morellato, L.P.C., 2003. Fenologia de Rubiaceae do subbosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26, 299-309.
- Schlindwein, C., Wittmann, D., 1995. Specialized solitary bees as effective pollinators of south Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya* 13, 25-34.
- Schlindwein, C., Wittmann, D., 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Systematics and Evolution* 24, 179-193.
- Silva, W.R., Sazima, M., 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190, 339-343.
- Soriano, P.J.; Sousa, M., Rossell, O., 1991. Hábitos alimentários de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) em uma zona árida de los Andes venezolanos. *Revista Biología Tropical* 39, 263-268.
- Sosa, M., Soriano, P.J., 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology* 12, 805-818.
- SUDENE, 1990. Dados pluviométricos mensais do Nordeste. Recife, Pernambuco.
- Taylor, N.P., Zappi, D.C., 2002. Distribuição das espécies de Cactaceae na Caatinga. Pp. 123-125. In: E.V.S.B. Sampaio et al. (Eds.). *Vegetação e Flora da Caatinga*. Recife: Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas.
- Taylor, N.P., Zappi, D.C., 2004. *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens. Kew. 499p.

- Terborgh, J., 1990. An overview of research at Cocha Cashu Biological Station. Pp. 48-59. In: A.H. Gentry (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, USA.
- Tschapka, M.; Helversen, O. Von, Barthlott, W., 1999. Bat pollination of *Weberocereus tunilla*, an epiphytic rain forest cactus with functional flagelliflory. *Plant Biology* 1, 554-559.
- Valiente-Banuet, A.; Arizmendi, M.C.; Rojas-Martínez, A., Domingues-Canseco, L., 1996. Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12, 103-119.
- Valiente-Banuet, A.; Rojas-Martínez, A.; Casas, A.; Arizmendi, M.C., Dávila, P., 1997a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37, 331-341.
- Valiente-Banuet, A.; Rojas-Martínez, A.; Arizmendi, M.C., Dávila, P., 1997b. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84, 452-455.
- Valiente-Banuet, A.; Gally, R.S.; Arizmendi, M.C., Casas, A., 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 68, 1-8.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J., 1993. The phenology of tropical forest: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecological and Systematics* 24, 353-377.
- Waser, N.M. 1983. Competition for pollination floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. Pp. 277-293. In: C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Scientific and Academic Editions.
- Walter, H., Lieth, H., 1960-67. *Klimadiagramm-Weltatlas*. Jena: Fischer.
- Williams-Linera, G., Meave, J., 2002. Patrones fenológicos. Pp. 407-431. In: M.R. Guarita & G.H. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Costa Rica: Libro Universitario Regional.
- Zappi, D.C., 1994. *Pilosocereus* (Cactaceae). The genus in Brazil. *Succulent Plant Research* 3, 1-160.
- Ziparro, V.B., 2004. Fenologia reprodutiva da comunidade arbórea em floresta atlântica no parque estadual Intervales, SP. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista. 138pp.

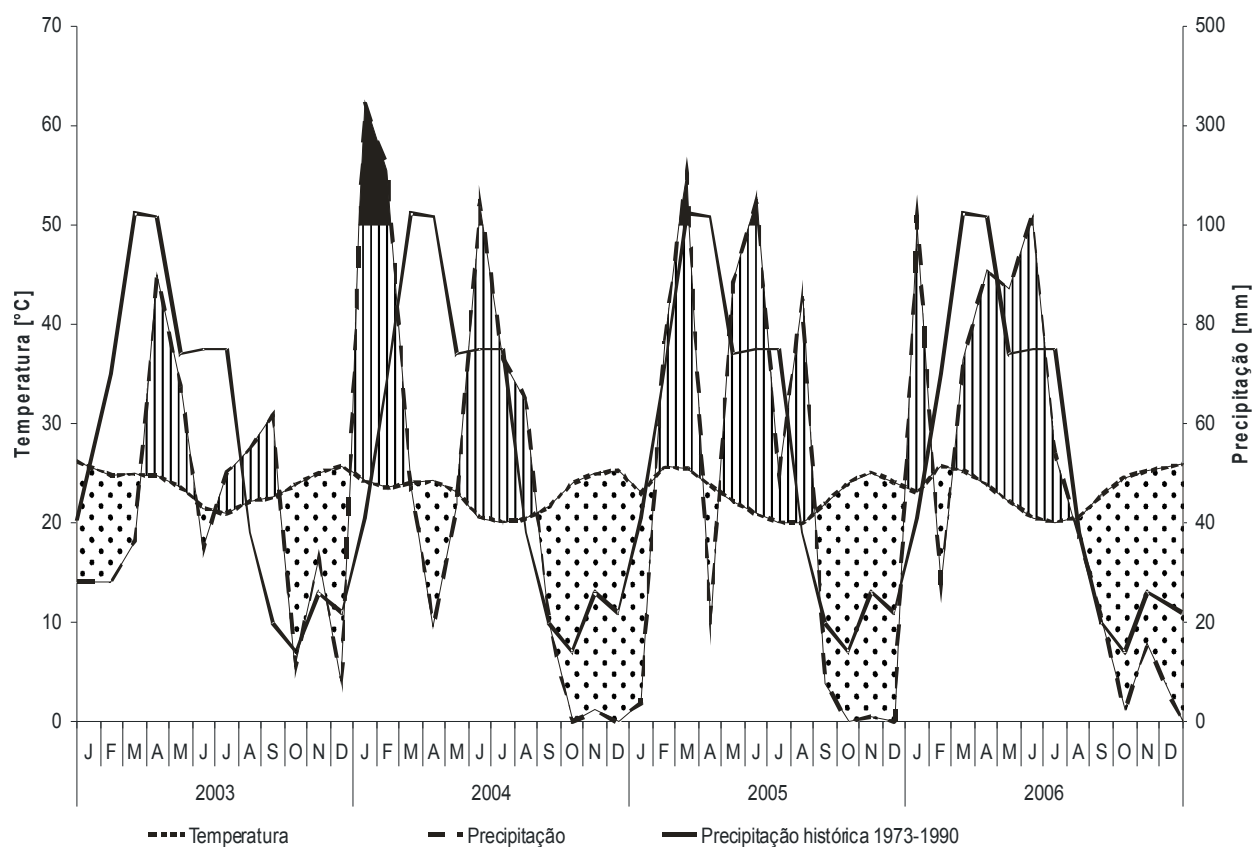


Figura 1. Diagrama climático médio para a região do Parque Nacional do Catimbau, com precipitação histórica (1973 a 1990) e dados do período de estudo (2003 a 2006), modificado de Walter & Lieth (1960) (Fonte: Dados de temperatura e precipitação: Instituto Tecnológico de Pernambuco).

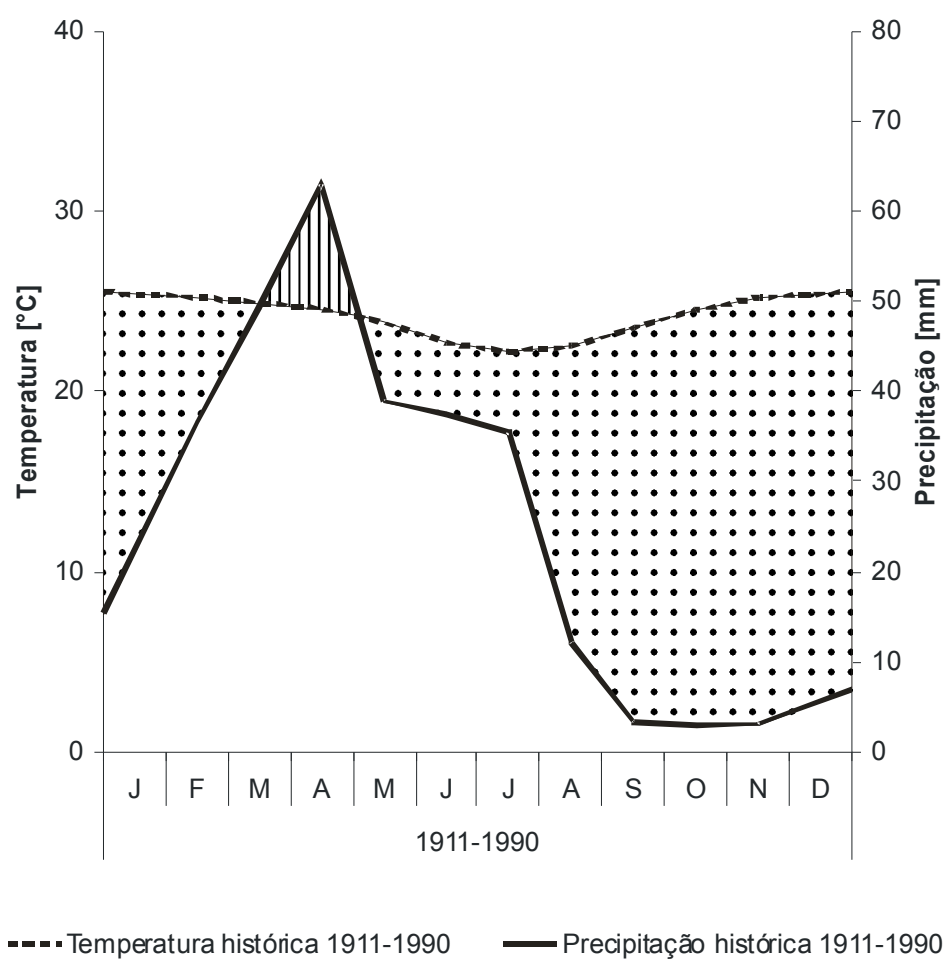
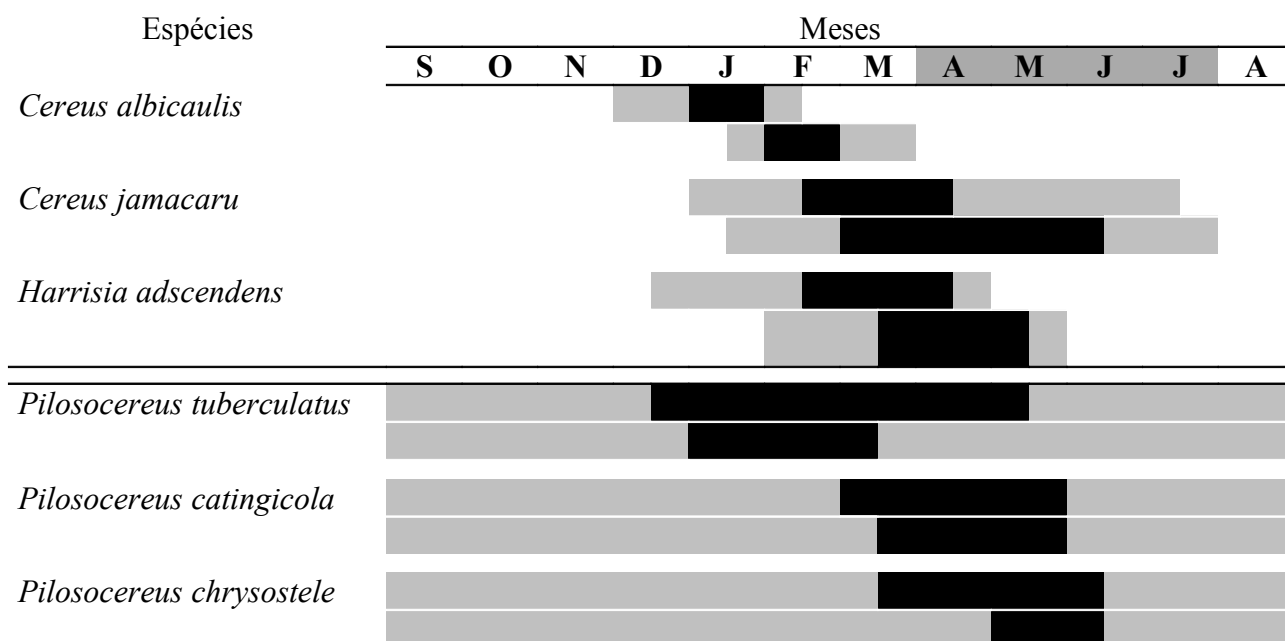


Figura 2. Diagrama climático médio para a região da Fazenda Dona Soledade (período de 1911 a 1990), modificado de Walter & Lieth (1960) (Fonte: Unidade Acadêmica Ciências Atmosféricas da UFCG).

A



B

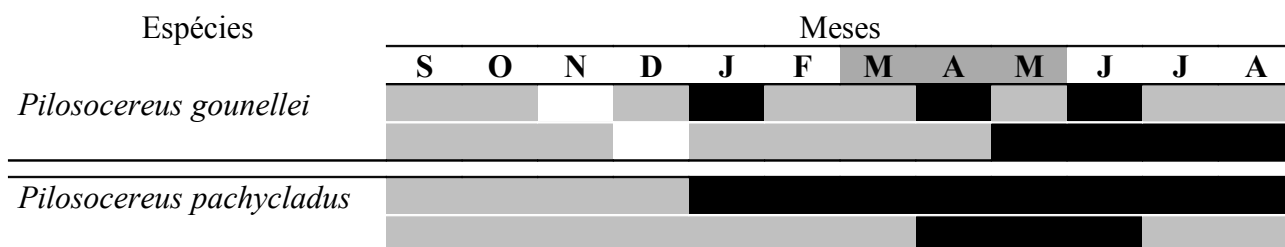


Figura 3. Seqüenciamento fenológico da floração (1ª barra) e da frutificação (2ª barra) das espécies de Cactaceae estudadas ao longo do ano. A) Espécies ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau; B) Espécies ocorrentes na Fazenda Dona Soledade. Os meses achureados indicam a estação chuvosa. As barras cinza indicam a presença da fenofase e as negras, o pico. As linhas separam as espécies esfingófilas (acima) das quiropterófilas (abaixo).

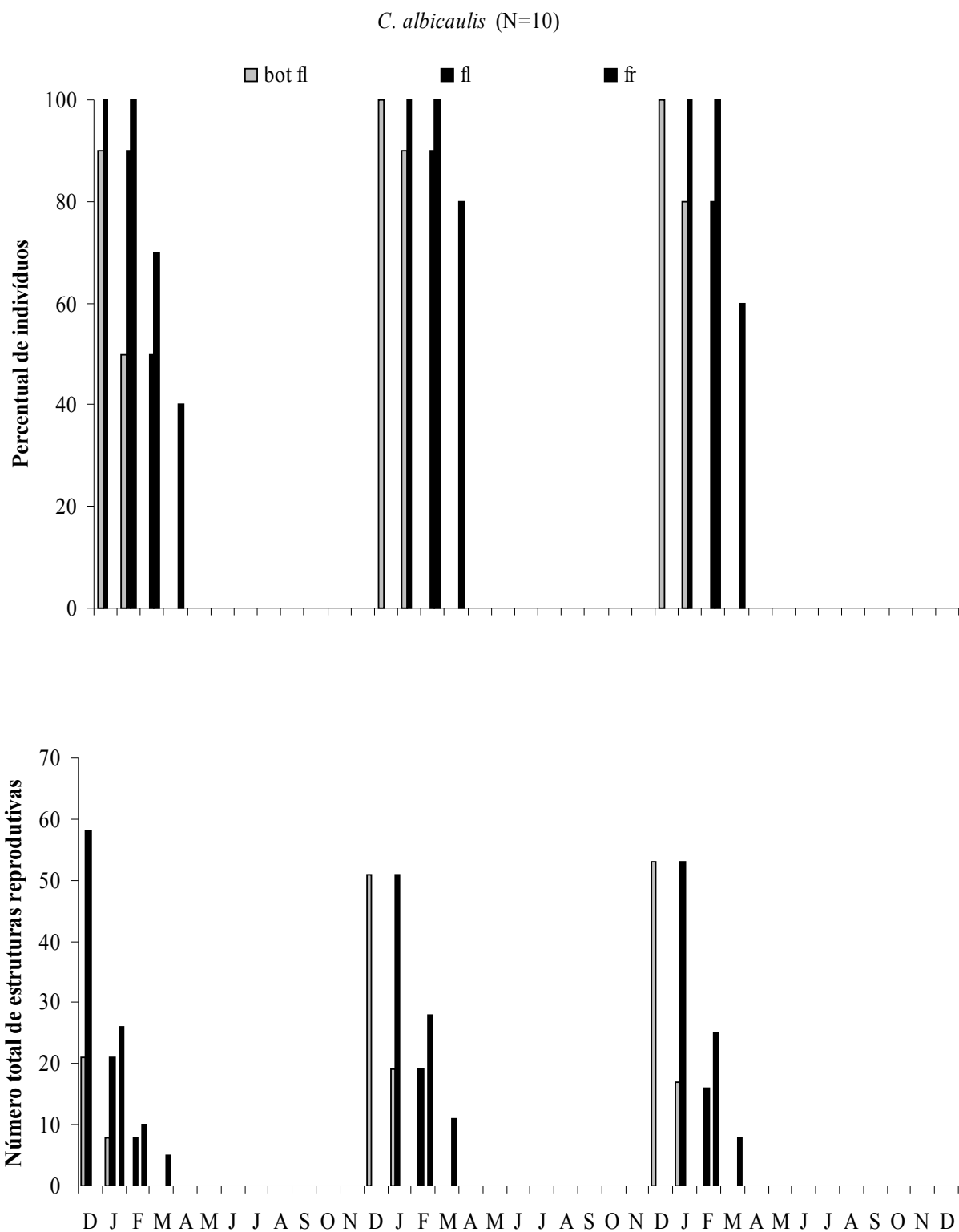


Figura 4. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Cereus albicaulis*, Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006).

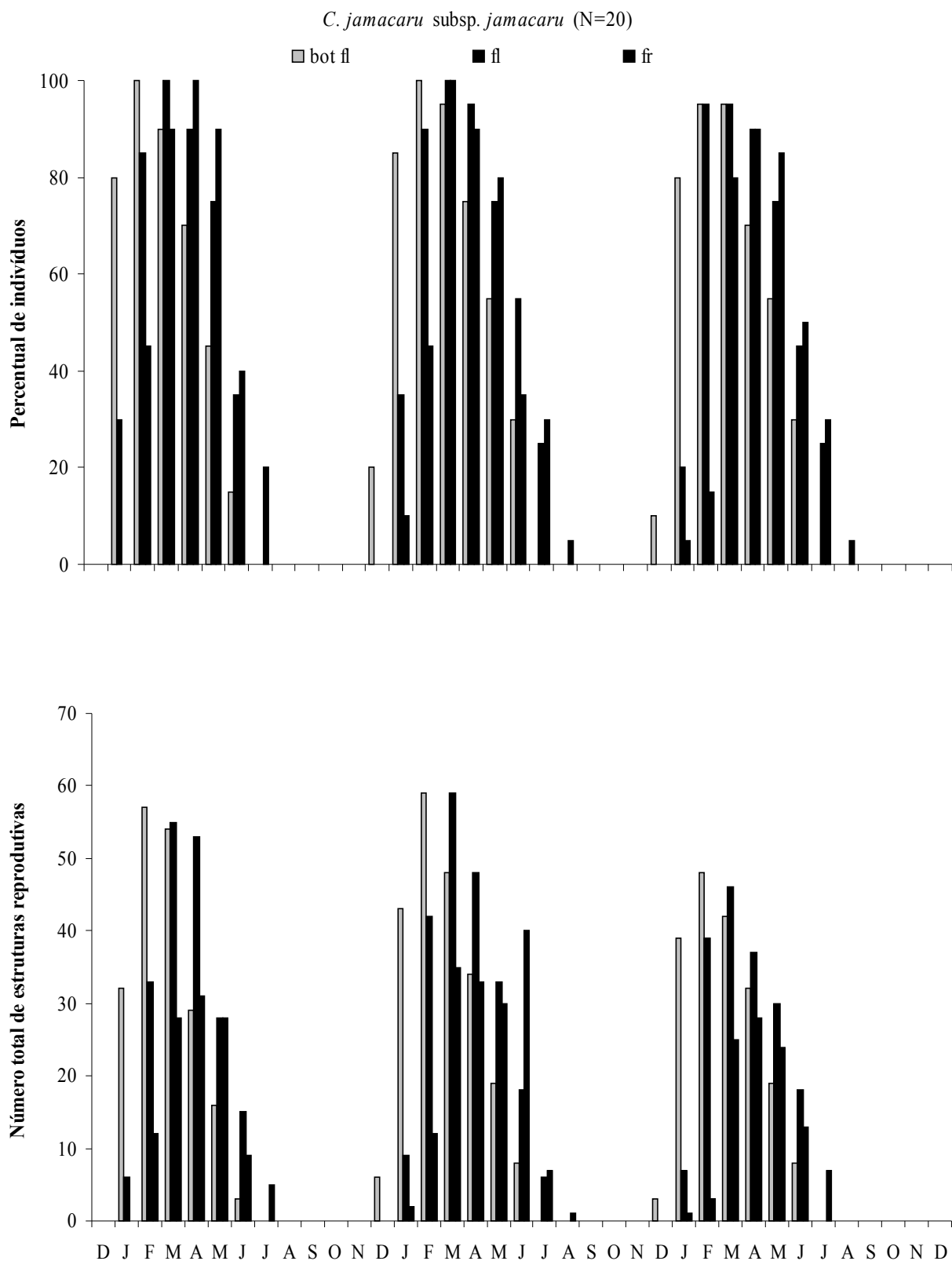


Figura 6. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Cereus jamacaru* subsp. *Jamacaru*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006).

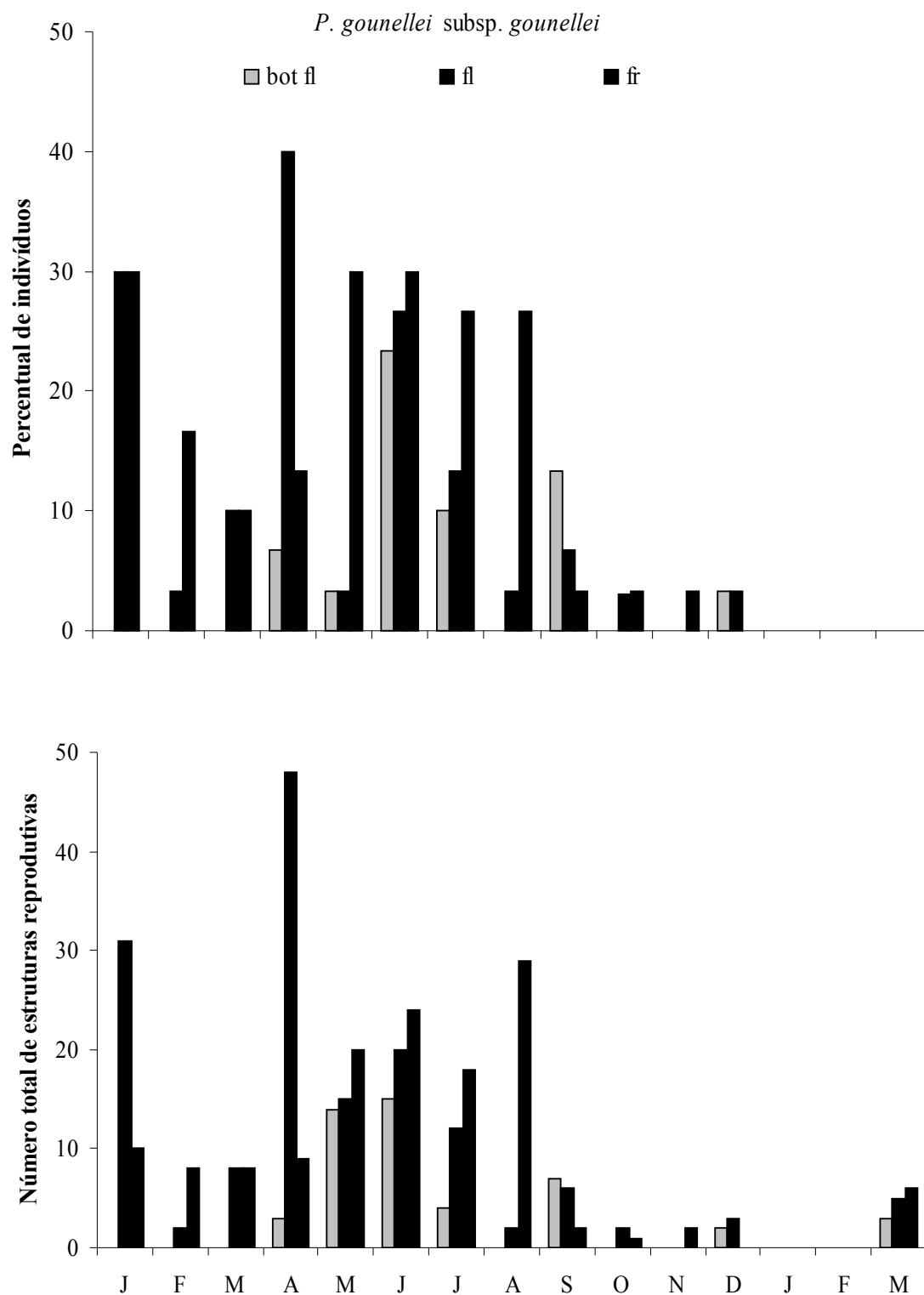


Figura 7. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*/Fazenda Dona Soledade (jan/2006-mar/2007).

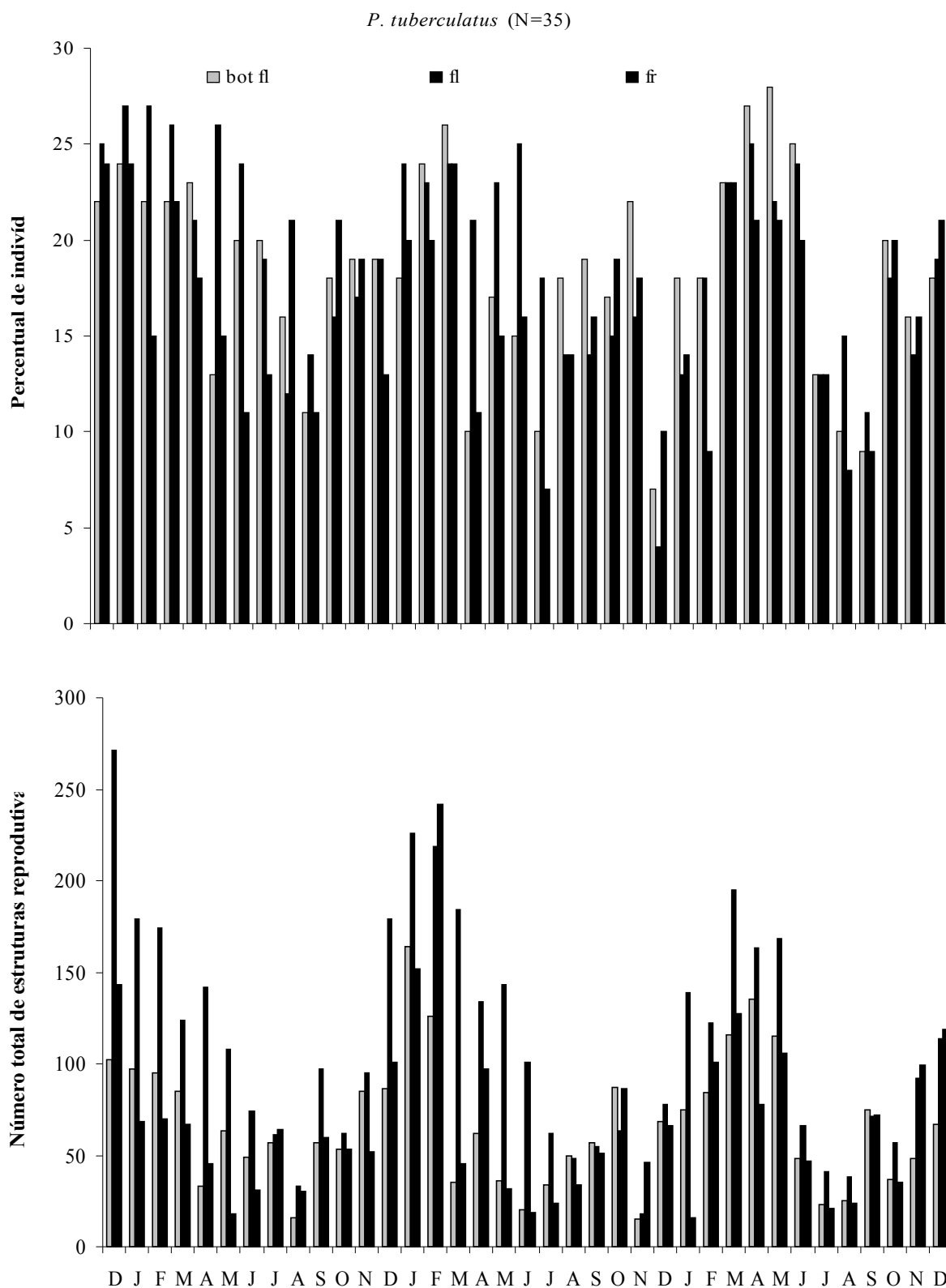


Figura 8. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus tuberculatus*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006).

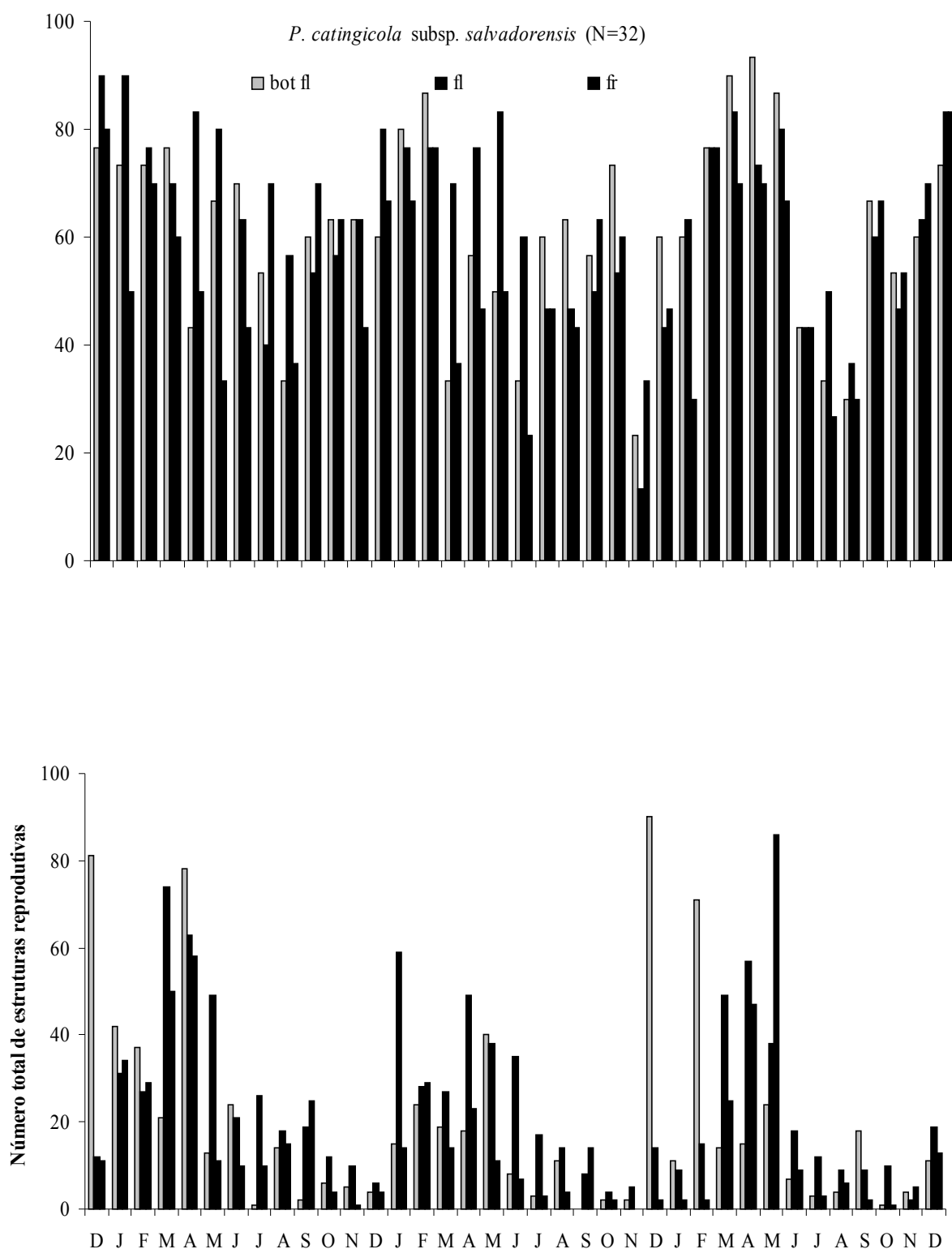


Figura 9. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus catingicola* subsp. *Salvadorensis*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006).

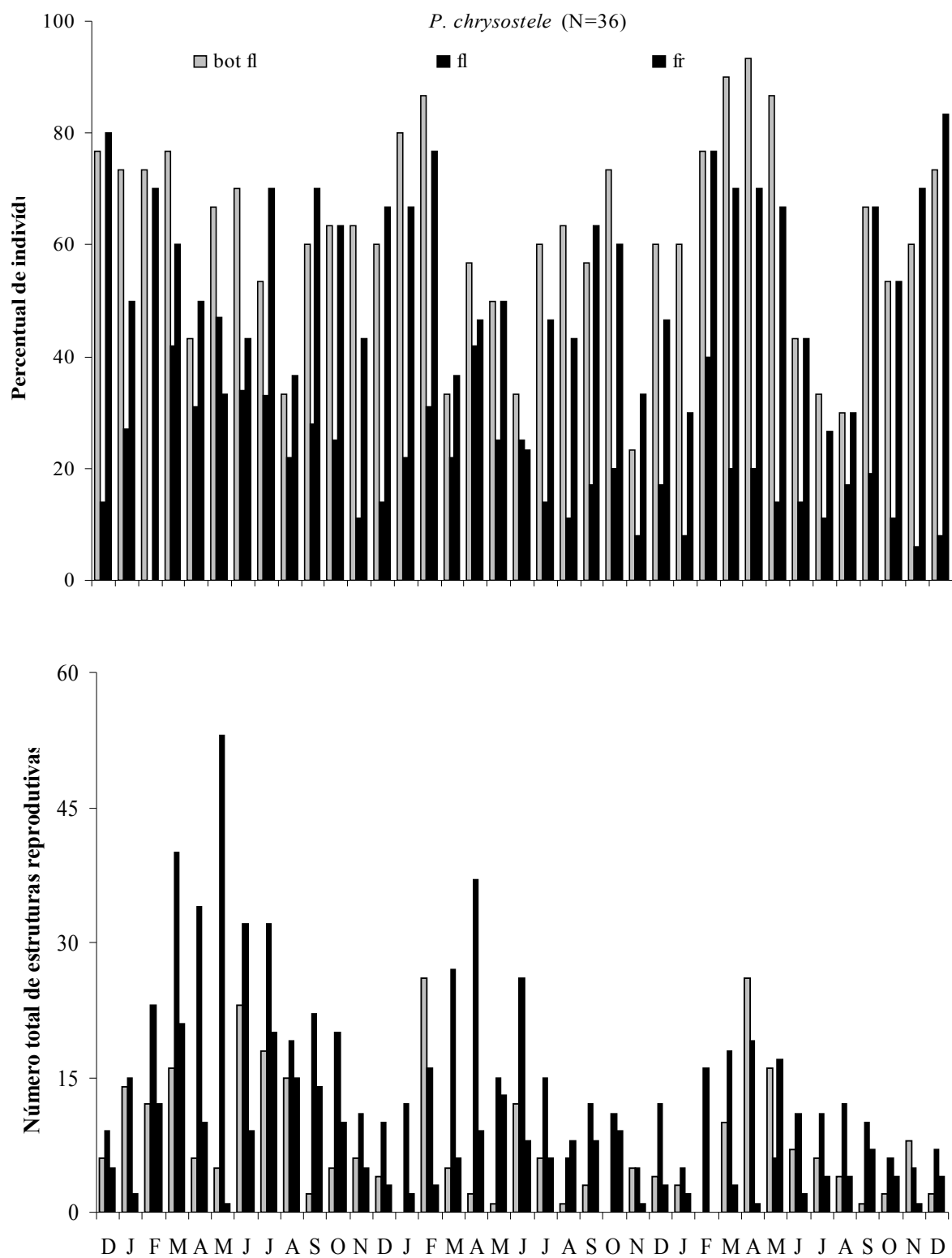


Figura 10. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus chrysostele*/Parque Nacional do Catimbau (dez/2003-dez/2006).

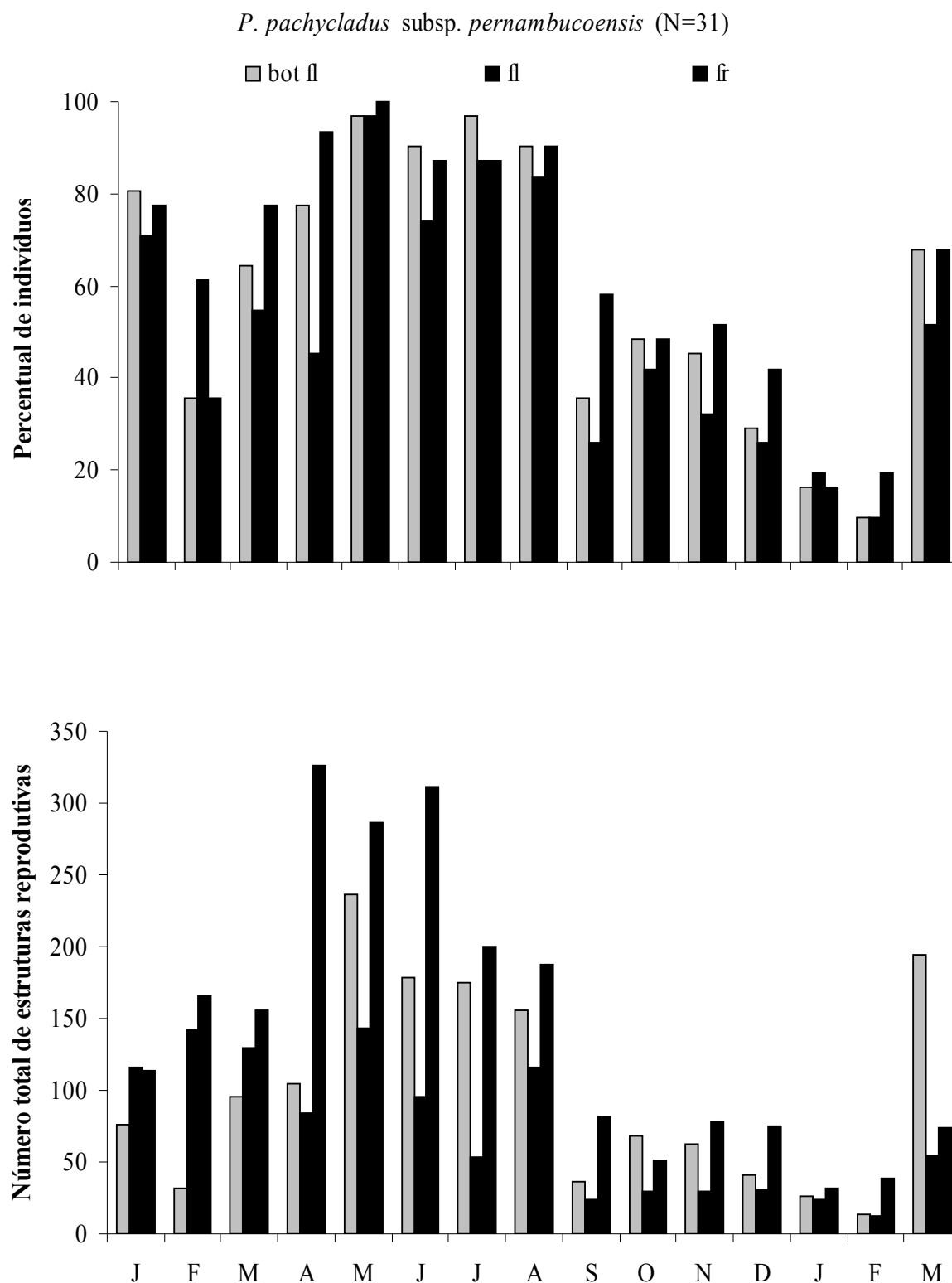


Figura 11. Percentual de indivíduos apresentando as estruturas reprodutivas (botão floral, flores e frutos) e seu número total na população de *Pilosocereus pachycladus* subsp. *Pernambucoensis*/Fazenda Dona Soledade (jan/2006-mar/2007).

CONCLUSÕES

- A polinização por morcegos predomina em *Pilosocereus*, uma vez que das cinco espécies abordadas, quatro são quiropterófilas (*P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele*, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* e *P. tuberculatus*), sendo polinizadas predominantemente por morcegos Glossophaginae e apenas *P. gounellei* subsp. *gounellei* é polinizada predominantemente por esfingídeos.
- Embora dependam principalmente dos seus visitantes noturnos, como demonstrado pelos experimentos de exclusão de visitantes, a abelha *Xylocopa grisescens* também atua como polinizador em *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. gounellei* subsp. *gounellei*, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* e *P. tuberculatus*, mostrando ser um polinizador alternativo dessas espécies.
- A alogamia é o sistema predominante de reprodução nas cinco espécies de *Pilosocereus* estudadas, dependendo da atuação eficiente dos animais vetores de pólen. No entanto, *P. gounellei* subsp. *gounellei* é a única que apresenta autocompatibilidade (cerca de 13%), o que pode estar relacionado à forte sazonalidade dos seus agentes polinizadores noturnos.
- O fato da floração de *P. gounellei* subsp. *gounellei* coincidir com a floração de outras espécies de *Pilosocereus* (sincronopátricas) que vem sendo polinizadas por morcegos na Caatinga, pode ter contribuído para que esta espécie tenha se adaptado à polinização por esfingídeos para fugir da competição gerada pela partilha de polinizadores em áreas deste bioma.
- A floração das Cactaceae analisadas apresenta padrão contínuo para as cinco espécies de *Pilosocereus*, enquanto que as espécies dos gêneros *Cereus* e *Harrisia* possuem floração anual, com o período abrangendo tanto a estação seca quanto a chuvosa nas respectivas áreas de estudo.
- As espécies de *Pilosocereus* aqui estudadas são importantes fontes de alimento para os morcegos nectarívoros da região, especialmente *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax*, bem como na alimentação de diversas espécies de esfingídeos na Caatinga, podendo ser consideradas como recursos-chave neste ambiente, uma vez que florescem também na época seca, período de escassez de recursos.
- A área de distribuição mais ampla de *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*, em relação à área de ocorrência de *P. chrysostele* e *P. tuberculatus* pode estar relacionada à polinização exclusiva por morcegos em *P. chrysostele* e por morcegos e abelhas em *P. tuberculatus*.

- Por *P. gounellei* subsp. *gounellei* apresentar autocompatibilidade e polinização por esfingídeos e abelhas, isso pode ter provavelmente influenciado na distribuição extremamente ampla desta espécie em relação às outras espécies do gênero.
- Os dados biológicos de outros grupos de Cactaceae relacionados à *P. gounellei*, a exemplo de *Micranthocereus*, não são suficientes para dar suporte que ajudem a inferir as hipóteses evolutivas acerca da biologia floral e da guilda de polinizadores em *Pilosocereus*.

RESUMO

As flores de Cactaceae apresentam um variado conjunto de características, como: cor, forma, tamanho, odor, horário de antese e disposição dos órgãos reprodutivos, refletido num amplo espectro de biótipos florais: melitofilia, ornitofilia, esfingofilia e quiropterofilia, sendo a família inteiramente zoófila. No que diz respeito às suas espécies quiropterófilas, o gênero *Pilosocereus* é um dos mais representativos e importantes na Caatinga. Entretanto, poucos são os estudos de biologia floral e fenologia para espécies de Cactaceae que ocorrem em áreas de Caatinga, apesar deste ser o único bioma exclusivamente brasileiro. O presente trabalho traz informações sobre a biologia floral e reprodutiva de cinco espécies de *Pilosocereus*, todas endêmicas de Caatinga, com exceção de *P. catingicola* ssp. *salvadorensis*, incluindo uma revisão bibliográfica sobre a fenologia, a polinização e sistema reprodutivo de outras 70 espécies de Cactaceae em diversos países. Além disso, esta tese analisa a fenologia reprodutiva de oito espécies de Cactaceae com flores de antese noturna em duas áreas de Caatinga. As cinco espécies de *Pilosocereus* analisadas apresentaram padrão de floração contínuo, com picos entre dezembro e maio (estação chuvosa), enquanto que as espécies de *Cereus* e *Harrisia* apresentaram padrão de floração anual, com picos de floração na estação seca. No gênero *Pilosocereus*, observamos polinização por morcegos, esfingídeos e abelhas em populações naturais de *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele*, *P. gounellei* subsp. *gounellei*, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* e *P. tuberculatus*. Em todas as cinco espécies analisadas, o pólen está disponível e o estigma receptivo durante todo o período de antese, que se inicia geralmente por volta das 17:30-18:00h e termina por volta das 9:00-10:00h da manhã seguinte. A antese noturna, o forte odor desagradável exalado pelas flores, a coloração clara, a grande quantidade de néctar (38-495µl) e as baixas concentrações de açúcares (10-31%) são atributos florais associados à síndrome de quiropterofilia, e foram encontrados nas cinco espécies de *Pilosocereus* estudadas. Apesar das características quiropterófilas das espécies, foram registradas visitas noturnas tanto de morcegos, como *Glossophaga soricina* e *Lonchophyla mordax*, e de esfingídeos, *Agrius cingulatus*, *Cocytius antaeus*, *Erinnyis alope*, *E. ello ello*, *E. swairsoni* e *Manduca rustica rustica*, além de visitas no período diurno, por abelhas: *Apis mellifera*, *Trigona spinipes* e *Xylocopa grisescens* e beija-flores: *Chlorostilbon aureoventris*, *Heliomaster squamosus* e *Phaetornis gounellei*. Os resultados da formação de frutos, por polinização cruzada, comparados com os resultados de autopolinização manual (0-13,3%), indicam que a alogamia é o sistema predominante de reprodução, encontrado em quatro das cinco espécies de *Pilosocereus* estudadas nas duas áreas, assinalando a dependência

na atuação eficiente dos animais vetores de pólen. Apenas *P. gounellei* é autocompatível. De acordo com o comportamento dos visitantes noturnos e diurnos e com os resultados das taxas de formação natural de frutos, as espécies estudadas dependem principalmente dos seus visitantes noturnos, embora a abelha *Xylocopa grisescens* também atue na formação de frutos. Apesar da quiropterofilia ser predominante nas espécies de *Pilosocereus*, *P. gounellei* foi visitada e polinizada durante a noite exclusivamente por esfingídeos, fato raro neste gênero, e que precisa ser melhor interpretado à luz do seu possível significado evolutivo. Por sua vez, a sobreposição no uso dos recursos florais pelos morcegos *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax* pode favorecer as espécies *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele*, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* e *P. tuberculatus*, pois a ausência de um dos morcegos pode ser compensada pela presença do outro. Isto é particularmente importante, uma vez que as duas áreas onde foram desenvolvidos os estudos vêm sofrendo fortes pressões decorrentes dos processos de fragmentação e isolamento, tratando-se de refúgios vegetacionais cercado por pequenas propriedades que exploram os recursos silvestres locais e desenvolvem cultivos agrícolas variados. Dessa forma, fica evidente que as espécies de *Pilosocereus* aqui estudadas são importantes fontes de alimento, tratando-se de recursos florais chave para os morcegos nectarívoros residentes, especialmente *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax*, bem como na manutenção dos diferentes esfingídeos ocorrentes nestas áreas de Caatinga.

ABSTRACT

Cactaceae flowers display a wide range of characters, including colour, shape, size, scent, time of anthesis and arrangement of reproductive structures that reflects in a wide spectrum of floral syndromes attracting bees, hummingbirds, butterflies and moths and bats, and the family is entirely dependent on animals for its pollination. The genus *Pilosocereus* is one of the most representative and important genera in the Caatinga in terms of bat pollination. However, there are few floral biology and phenology studies of cactus species in the the Caatinga, the only biome that is entirely Brazilian. This work brings information regarding floral and reproductive biology of five species of *Pilosocereus*, mainly endemic from the Caatinga, with the exception of *P. catingicola* ssp. *salvadorensis*; it includes a complete bibliographic revision of the phenology, pollination and reproductive system of some other 70 species of Cactaceae in different countries. Including; and also the phenologic analysis of eight species of night flowering cacti within two areas of Caatinga. The flowering pattern of the five studied species of *Pilosocereus* was continuous, with peaks between December and May (rainy season), while the species of *Cereus* and *Harrisia* presented annual flowering pattern, peaking during the dry season. For *Pilosocereus* it was observed pollination by bats, hawkmoths and bees in natural populations of *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele*, *P. gounellei*, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* and *tuberculatus*. For all five species pollen is available and the stigma is receptive throughout anthesis, starting at around 17:30–18:00h and finishing around 9:00-10:00h of the following morning. Characters such as the nocturnal anthesis, the strong, unpleasant smell of the flowers, pale colour, abundant nectar (38-495µl) and low sugar concentration (10-31%) are all associated to bat pollination syndrome, and were present in all five *Pilosocereus*. However, bat visits (*Glossophaga soricina* and *Lonchophyla mordax*) were not exclusive, and hawkmoths (*Agrius cingulatus*, *Cocytius antaeus*, *Erinnyis alope*, *E. ello ello*, *E. swairsoni* and *Manduca rustica rustica*) were also recorded as night-time visitors, as well as bees (*Apis mellifera*, *Trigona spinipes* and *Xylocopa grisescens*) and hummingbirds (*Chlorostilbon aureoventris*, *Heliothraupis squamosus* and *Phaetornis gounellei*) during the day. Fruit set for cross-pollination, when compared with self-pollination (0-13,3%), indicate that alogamy is the predominant reproductive system, found in four of the five *Pilosocereus* studied in the two areas, and highlighting the dependency of these species on animals as efficient pollen vectors. Only *P. gounellei* is self-compatible. The behaviour of diurnal and nocturnal visitors and the rate of natural fruit formation, *Xylocopa grisescens* bees also have a role in fruit formation. Bat

pollination is predominant in species of *Pilosocereus*, however *P. gounellei* subsp. *gounellei* has been visited and pollinated at night exclusively by hawkmoths, a rare occurrence within this genus, and one that has to be interpreted taking into account its possible evolutionary meaning. On the other hand, the overlap of floral resource use by two species of bats (*Glossophaga soricina* and *Lonchophylla mordax*) may be advantageous for the pollination of *P. catingicola*, *P. chrysostele*, *P. pachycladus* and *P. tuberculatus*, as the absence of one species of bat may be compensated by the presence of the other. This gains more importance when we take into account that the areas studied are suffering strong pressures of fragmentation and isolation, as they are relatively small refugia surrounded by small properties where natural resources are exploited and land use is varied and intense. It is evident that the species of *Pilosocereus* studied are important sources of food, as key resources for nectarivorous bats resident in the area, as well as in the maintenance of the local hawkmoths from these areas of Caatinga.

ANEXOS

Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the "Caatinga" in northeastern Brazil¹

Emerson Antônio Rocha², Isabel Cristina Machado³ and Daniela Cristina Zappi⁴

¹Part of the PhD thesis of the first author.

²Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco / Departamento de Ciências Biológicas, Pavilhão Jorge Amado, UESC, Rod. Ilhéus-Itabuna km 16, 45650-000 Ilhéus, BA, Brasil (email: lucenaemerson@yahoo.com.br).

³Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901 Recife, PE, Brasil (email: imachado@ufpe.br).

⁴Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AE, England (email: d.zappi@rbgkew.org.uk).

Summary: Brazil is the third major centre of diversity for the family Cactaceae, with approximately ¼ of the species found in the country being endemic, and a total of 162 native species, including around 20 belonging to *Pilosocereus*. This family is exclusively pollinated by animals, varying widely between beetles, bees, butterflies, moths, hummingbirds and bats. *Pilosocereus tuberculatus* is a tree-like cactus with candelabriform branching, with a relict distribution restricted to a few localities in the states of Pernambuco, Bahia, Sergipe and probably southern Piauí. The present work reports observations of bat-pollination in natural populations of the species in an area of dryland woody vegetation ('caatinga') in the municipality of Buíque, state of Pernambuco, Brazil. The slightly zygomorphic flowers have olive-green outer perianth-segments and white inner perianth-segments with purplish spots, and a straight, almost cylindric flower tube 3.5–4.0 cm long. Nocturnal anthesis, a strong smell and internally white flowers with abundant nectar (23–309 µl) of relatively low sugar content (9.5–17.0%) are characteristic of the bat-pollination syndrome. Pollen is available and the stigma is functional during anthesis as a whole, from between 18:00–18:20h and 8:20–8:50h the following morning. Visits were recorded during the day by bees (*Apis mellifera*, *Trigona spinipes* and *Xylocopa grisescens*) and a hummingbird

(*Helimaster squamosus*) and during the night by bats (*Glossophaga soricina* and *Lonchophylla mordax*). The bats were observed at intervals varying between 5 seconds and 55 minutes, during 18 nights (i.e. 270 hours of observation). In *P. tuberculatus* spontaneous self-pollination did not produce fruits. The ratio of fruits formed by cross-pollination (69%) compared with manual self-pollination (0%) indicates that the predominant reproductive system in *P. tuberculatus* is allogamy, and that its reproduction depends on the efficiency of the pollen-vectors. Based on behaviour displayed during bat, bee and hummingbird visits, and the ratio of natural fruit formation, *P. tuberculatus* depends mostly on its nocturnal visitors for pollination. Bat-pollination, which is predominant for the genus *Pilosocereus*, has been interpreted as a mechanism of parallel evolution between cacti and bats, and it is possible to consider *P. tuberculatus* as an example of this close relationship, including a the new record of the glossophagine bat *L. mordax* as a cactophilic bat.

Zusammenfassung: Brasilien ist das drittgrößte Diversitätszentrum der Familie der Kakteen, und ungefähr ¼ der im Lande vorkommenden Arten sind endemisch. Insgesamt kommen 162 einheimische Arten vor, wovon etwa 20 zu *Pilosocereus* gehören. Die Familie wird ausschliesslich durch unterschiedliche Tiere

bestäubt: Käfer, Bienen, Schmetterlinge, Nachtfalter, Kolibris und Fledermäuse. *Pilosocereus tuberculatus* ist eine baumförmige Kakteenart mit kandelaberartiger Verzweigung, und mit einer reliktschen Verbreitung an wenigen Orten in den Bundesstaaten Pernambuco, Bahia, Sergipe, sowie möglicherweise im südlichen Piauí. Die vorliegende Arbeit berichtet über Beobachtungen zur Bestäubung durch Fledermäuse in natürlichen Populationen in einem Gebiet mit Trockenwald- ('caatinga') Vegetation im Município Buique, Bundesstaat Pernambuco, Brasilien. Die leicht zygomorphen Blüten haben olivegrüne äussere Perianthsegmente und weisse innere Perianthsegmente mit purpurnen Punkten, sowie eine gerade, 3,5–4,0 cm lange, fast zylindrische Blütenröhre. Die nächtliche Anthese, der ausgeprägte Blütenduft und die innen weiss gefärbten Blüten mit reichlich Nektar (23–309 µl) mit eher tiefem Zuckergehalt (9,5–17,0%) sind für das Syndrom der Fledermausbestäubung charakteristisch. Pollen ist während der ganzen Anthese vorhanden, und die Narbe ist während der ganzen Zeit, d.h. zwischen 18:00–18:20h und 8:20–8:50h am nächsten Morgen, funktional. Während des Tages wurden Besuche durch Bienen (*Apis mellifera*, *Trigona spinipes* und *Xylocopa grisescens*) und einem Kolibri (*Helimaster squamosus*) beobachtet, während der Nacht durch Fledermäuse (*Glossophaga soricina* und *Lonchophylla mordax*). Die Fledermäuse wurden in Intervallen von 5 Sekunden bis 55 Minuten beobachtet (total 270 Beobachtungsstunden während 18 Nächten). Spontane Selbstbestäubung führt bei *P. tuberculatus* nicht zur Fruchtbildung. Das Verhältnis von Früchten, welche aus Kreuzbestäubung (69%) bzw. manueller Selbstbestäubung (0 %) resultieren, zeigt, dass sich *P. tuberculatus* in erster Linie durch Allogamie fortpflanzt, und dass die Fortpflanzung auf der Effizienz der Fledermäuse als Pollenvektoren beruht. Auf Grund des Verhaltens während der Bestäubung durch Fledermäuse, Bienen und Kolibris und den Verhältnissanteilen von natürlich erscheinenden Früchten zeigt sich, dass *P. tuberculatus* in erster Linie von den nächtlichen Blütenbesuchern abhängig ist. Die Bestäubung durch Fledermäuse, welche bei der Gattung *Pilosocereus* vorherrscht, wurde als parallele Evolution zwischen Kakteen und Fledermäusen interpretiert. Es scheint, dass *P. tuberculatus* als

Beispiel dieser engen Beziehung betrachtet werden kann. Die Fledermaus *L. mordax* wurde zudem erstmals als mit Kakteen assoziierte Fledermaus erkannt.

Resumo: O Brasil é considerado o terceiro maior centro de diversidade das Cactaceae, onde cerca de ¼ das espécies ocorrentes no país são endêmicas, com um total de 162 espécies nativas, das quais cerca de 20 pertencem ao gênero *Pilosocereus*. Esta família é exclusivamente zoófila, possuindo ampla variedade de animais registrados como polinizadores, desde besouros, abelhas, esfingídeos, beija-flores e morcegos. *Pilosocereus tuberculatus* é uma espécie arbórea, com ramificação candelabriforme, com distribuição relictual, restrita a poucas áreas e endêmica da caatinga nos Estados de Pernambuco, Bahia, Sergipe e provavelmente Sul do Piauí. Neste trabalho, observamos polinização por morcegos e pela abelha *Xylocopa grisescens* em populações naturais de *P. tuberculatus* em uma área de caatinga, no município de Buique, Pernambuco, Brasil. Suas flores levemente zigomorfas apresentam segmentos externos do perianto de coloração verde-olivácea e segmentos internos alvos com máculas vináceas, tubo floral reto, quase cilíndrico, apresentando cerca de 3,5–4,0 cm de comprimento. A antese noturna, o odor forte, exalado pelas flores, sua cor esbranquiçada, a grande quantidade de néctar (23–309 µl) e baixas concentrações de açúcar (6,8–17,0%) caracterizam essa espécie como quiropterófila. O pólen está disponível e o estigma receptivo durante todo o período de antese, que se inicia por volta das 18:00–18:20h e termina por volta das 8:20–8:50h da manhã seguinte. Foram registradas visitas tanto no período diurno (abelhas: *Apis mellifera*, *Trigona spinipes*, *Xylocopa grisescens* e beija-flor: *Helimaster squamosus*), quanto no noturno, exclusivamente dos morcegos: *Glossophaga soricina* e *Lonchophylla mordax*). As visitas dos morcegos foram observadas em intervalos de 5 segundos a 55 minutos durante 18 noites, totalizando 270 horas de observação. Em *P. tuberculatus* não houve formação de frutos a partir de autopolinização espontânea. Os resultados de frutos formados por polinização cruzada (96%) comparados com os resultados de autopolinização manual (0%), indicam que em *P. tuberculatus*, a aloгамia é o sistema predominante de reprodução, dependendo da atuação eficiente dos animais vetores de pólen. De acordo com o com-

portamento das visitas dos morcegos, das abelhas e dos beija-flores, e com os resultados das taxas de formação natural de frutos e dos experimentos de polinização seletiva, esta espécie depende principalmente dos seus visitantes noturnos, embora as abelhas *Xylocopa grisescens* também atuem na formação de frutos. A quiropterofilia, encontrada nas Cactaceae do gênero *Pilosocereus*, tem sido interpretada como mecanismo de evolução paralela entre cactos e morcegos, podendo *P. tuberculatus* ser considerado como um exemplo dessa estreita relação, sendo o morcego glossófagino *L. mordax* um novo exemplo de morcego cactofílico, uma vez que este é o primeiro registro de visitas desta espécie de morcego a flores de Cactaceae.

Introduction

The Cactaceae are represented by c. 124 genera and over 1,438 species, distributed in tropical and temperate Neotropical regions (Hunt *et al.*, 2006), especially in hot, dry climates. Brazil is considered the third largest centre of diversity for this family, with a total of 162 native species, of which approximately 75% are endemic (Taylor & Zappi, 2004). The species of Cactaceae are generally xerophytes, lacking leaves, with succulent, spiny stems and branches, characterized by the presence of areoles and bearing flowers with an inferior, receptacular ovary. The latest phylogenetic work on the family by Nyffeler (2002) proposes paraphyly of the basal genus *Pereskia*, pointing out a possible need to create a new classification system to replace the phylogeny proposed by Wallace (1995), which suggests that the family should be divided into four subfamilies, Pereskioideae, Cactoideae, Opuntioideae and Maihuenioideae.

The genus *Pilosocereus* Byles & Rowley belongs to subfamily Cactoideae, tribe Cereeae, being the largest genus of the tribe, with 35 species distributed from Mexico to Paraguay, but with greatest species diversity in Brazil, where they occur in a series of different environments, including dry woody vegetation ('caatinga'), coastal dunes and forest on sands ('restinga'), rock outcrops and highlands ('campos rupestres') in Eastern Brazil (Zappi, 1994). This genus is defined by its relatively short flowers with glabrous, smooth flower-tube and depressed-globose fruits bearing blackened, pendulous perianth remains, dehiscent by lateral or central irregular slits, and with solid, white or coloured funicular pulp (Zappi, 1994). Recent molecular

work developed by M. Machado (in prep.) suggests that this genus may actually be paraphyletic, and that the subgenus *Gounellea* Zappi (1994), where *Pilosocereus tuberculatus* is placed together with *Pilosocereus gounellei*, may represent a different entity, worthy of recognition at generic level.

P. tuberculatus is endemic to the 'caatinga', occurring in the states of Pernambuco, Bahia, Sergipe and possibly in southern Piauí (Braun & Esteves Pereira, 2003), with a distribution restricted to sandy soils near the São Francisco River. It can be distinguished from all other species of the genus by its extremely lignified vascular cylinder, tree-like habit and candelabrum branching (Taylor & Zappi, 2004), and probably represents the most basal representative of the genus (Zappi, 1994). Of all studied species of *Pilosocereus*, *P. tuberculatus* seems to have an intimate relationship of attraction/defense with ants occupying the hollow dead branches of the plant (Zappi, 1994). It was considered that a floral biology study of this poorly known species could shed light on its relictual, restricted distribution, and provide important information on its biology, ultimately to contribute towards its conservation.

The Cactaceae are exclusively zoophilous, with a wide variety of animals recorded as pollinators, from beetles, bees, butterflies and moths, hummingbirds and bats (Porsch, 1939; Grant & Grant, 1979a, b, c; Grant *et al.*, 1979; Hunt & Taylor, 1990; Schlindwein & Wittmann, 1995, 1997; Silva & Sazima, 1995; Raw 1996; Locatelli *et al.*, 1997; Locatelli & Machado, 1999 a, b). Approximately 750 species and 270 genera of tropical plants are recorded as pollinated by bats (Dobat, 1985). Vogel (1968) states that bat pollination occurs mainly in tropical and subtropical areas, being frequently found in the Cactaceae, in 160 species belonging to 37 genera. At least 18 species of bats visit columnar cacti in different Neotropical regions, and many of these species have been classified as obligately cactophilic, following comparative studies between glossophagine bat behaviour and morphology and their interaction with cactus flowers (Simmons & Wetterer, 2002). Some studies have shown activity from both nocturnal (bats) and diurnal (bees and hummingbirds) pollinators in different species of columnar cacti in Mexico and Brazil (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b, 2007; Aona *et al.*, 2006).

Pollination and floral biology of Cactaceae

have been widely studied (Porsch 1939; Alcorn *et al.* 1959; Fleming *et al.*, 1994, 1996, 2001; Valiente-Banuet 2002; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997, 2007; Nassar *et al.*, 1997; Petit & Freeman, 1997; Ruiz & Santos, 1997; Horner *et al.*, 1998; Locatelli & Machado, 1999 a, b; Tschapka *et al.*, 1999; Molina-Freaner *et al.*, 2004; Aona *et al.*, 2006). However, most work involving bat pollination in Cactaceae has been carried out on species restricted to Mexico, Central America and Northwestern South America.

Pollination biology of *Pilosocereus* in Brazil has only been studied by Locatelli *et al.* (1997), with *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* in coastal vegetation of Paraíba State, Northeastern Brazil, where the phyllostomid bat *Glossophaga soricina* acted as pollinator.

Northeastern Brazil has an area of approx. 935,000 km² covered by the 'caatinga' ecosystem (Rodal & Sampaio, 2002) that represents approximately 83% of Pernambuco State (Huec, 1972). There are 58 species of Cactaceae in the Northeastern 'caatinga' (Taylor & Zappi, 2002), several of which are endemic, but information is still lacking on their floral and reproductive biology. According to Machado & Lopes (2003, 2004), the 'caatinga' has a high proportion of bat-pollinated species (13.1%), representing the third commonest pollination system of this vegetation.

The floral biology and reproductive system of *P. tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley, a bat-pollinated cactus endemic from the Caatinga, are explored in detail in this paper, with emphasis on the role of the bats in the pollination and fertilization of the flowers in relation to the daytime visitors observed.

Material and methods

Area of study

Field observations were carried out in the Parque Nacional do Catimbau (IBAMA permit 02019.009424/2004-32), located between three municipalities in the State of Pernambuco, Brazil (Mun. Ibirimir, Tupanatinga and Buíque). Access to the area was through Buíque, between 8°32'05" – 8°35'13" and 37°13'64" – 37°14'95" W, the locality reaching 925 m altitude. The site is characterized by the presence of arenitic rock outcrops and semideciduous xerophytic vegetation with herbaceous, shrubby and tree-like physiognomy. Field studies were conducted between September 2003 and December 2006.

Morphology, floral biology and reproductive system

Data on the plant's habit, floral morphology, emission of floral scent, timing, sequence and duration of anthesis, availability and viability of pollen, as well as volume and concentration of nectar were measured. Stigmatic receptivity was tested with potassium permanganate and hydrogen peroxide (H₂O₂) and the reaction was observed with the help of a hand-lens (Zeisler, 1938; Galen & Plowright, 1987).

The volume and concentration of sugar in the nectar were measured with a graduated microsyringe with capacity for 10 and 25 µl and a pocket refractometer Atago N1 (0–32%), in 15 previously bagged flowers from different plants. The measurements took place during anthesis (19:00–9:00h), at intervals of 2 hours. Morphological characterization of the flower included its detailed study under a stereoscopic microscope. Descriptions of the reproductive structures were made from fresh, dried and alcohol preserved flowers (alcohol 70%).

Recording of frequency, duration, time and behaviour of the floral visitors was carried out by continuous observations in habitat (Lehner, 1979) made on selected plants, during 18 nights, totalling 270 hours of observation. The individuals studied were separated between 0.5 to 30m from each other, forming three discontinuous populations, about 0.5–2.0 km apart. Observation began in late afternoon, prior to sunset, and continued throughout the night until mid morning of the following day, being complemented by photographs taken during possible vector visits. Pollen viability was verified for pollen grains coloured with aceto-carmin 2% in 15 flowers of different individuals (Radford *et al.*, 1974). The ratio between pollen/ovules (P/O) was estimated using a Newbauer chamber in 15 different individuals (Cruden, 1977). Four treatments for analysing the reproductive system were used: spontaneous self-pollination, manual self-pollination, crossed pollination and control (natural conditions).

Each treatment used 45 flowers from different specimens and all treatments involved bagging of flower-buds before anthesis in semi-permeable plastic bags. During anthesis, the flowers were marked in order to follow possible fruit formation. For manual self-pollination the flowers were bagged and pollinated on the day of anthesis with the same flower's pollen, while spontaneous self-pollination did not involve

manipulation of the bagged flowers.

Reproductive efficiency was verified through pollinator performance (Zapata & Arroyo, 1978), by marking 45 flowers from 35 different specimens and counting and observing fruit set in natural conditions. A further 45 flowers from the same 35 specimens were bagged to perform cross-pollination. The reproductive efficiency index was calculated as the ratio between the percentage of fruits formed naturally (control) and the percentage of fruits formed through manual cross-pollination.

Selective pollination

The performance of the nocturnal and diurnal floral visitors was analysed based on the percentage of fruit and seed formation in flowers exposed selectively to the different visitors. Some flowers (n=45) of different individuals were exposed to nocturnal visitors, from 18:30 to 3:30h, while others (n=15) were exposed to *Xylocopa grisescens* bees, between 4:00 and 8:00h. A further set of flowers (n=6) was exposed to hummingbirds, from 4:00 to 8:00h. Before and after each of these specific periods the flowers remained bagged until the end of the experiment. Those three selective-pollination experiments involving bats, bees and hummingbirds were compared with individuals of *P. tuberculatus* where the flowers were actively visited by *Trigona spinipes* and others that were not visited by this bee, with the aim of analysing the influence of the presence of the *Trigona* bee in fruit setting.

Botanical and zoological material

The determination of botanical material was carried out with the help of analytical keys and descriptions found in specific literature (Zappi, 1994; Taylor & Zappi, 2004). Voucher specimens of the studied populations were deposited in the collections of the herbaria at Universidade Federal do Pernambuco (UFP) and Estadual de Santa Cruz (HUESC) (E.A. Rocha 1158, 1163, 1216, 1261).

Insects visiting the flowers were captured with a net and kept dry for identification and analysis of their morphology and of potential pollen deposits on their bodies. Bats were captured with mist nets placed besides the *P. tuberculatus* populations between 17:00 and 5:00h. The voucher specimens are now included in the collection of the Floral and Reproductive Biology Laboratory of the Botany Department of the Universidade Federal de Pernambuco.

Statistical analysis

The Liliefors test was applied to verify the normality of data. Spearman's rank correlation coefficient (rs) was calculated to verify the relationship between nectar production and the frequency of bat visits. To verify whether there was a difference between the mean number of seeds formed in the selective pollination treatments, the ANOVA test was used, followed by a t test to identify discrepancies between the pairs. The χ^2 test was used to verify any differences in fruit formation between the treatments of reproductive efficiency and the number of fruits formed in natural and crossed pollination, as well as the reproductive success, considering the different pollinators under the same conditions (absence or presence of the bee *T. spinipes*). Statistical tests were carried out using BioEstat 3.0 software (Ayres *et al.*, 2003).

Results

General characteristics of the species and its floral biology

P. tuberculatus is a tree-like species of cactus with a trunk bearing branches above ground, the branches 5–7 ribbed, parallel to the soil then arched upwards at the apex, reaching reproductive maturity at 1.3–4 m tall (Figure 1A). The individuals studied were separated between 0.5 to 30m from each other, forming three discontinuous populations, around 0.5–2.0 km apart from each other. Flowering occurred throughout the year, with peaks during October, November and December (spring-summer). During such peaks, the number of flowers open per night was around 2–10 flowers per individual, and each flower lasted for one night only.

The flowers are slightly zygomorphic, often placed near the apex towards the outside of the branches, with olive-green outer perianth-segments and white inner perianth-segments with faint purple marks; pericarpel pale green, obconic, 10–12 mm long, 14–16 mm wide; flower-tube straight, almost cylindric, 3.5–4.0 cm long (Figure 1B). The stamens are numerous (c. 1,000 stamens), disposed in two groups, with the innermost protecting the nectar chamber having thicker filaments that are curved forward towards the style; outer stamens with more delicate, straight, shorter filaments (Figure 1C). In both groups of stamens the anthers present large amounts of pollen (c. 1,200 grains per anther) with high viability (98%). The ratio between pollen grains and ovules per flower (P/O) is 272.72. The ovary



Figure 1. *Pilosocereus tuberculatus*. (A) Habit. Lateral (B) and frontal (C) view of the flower. *Lonchophylla mordax* (Glossophaginae) visiting a flower in the beginning of anthesis (D) and after nectar collection in an open flower (E). Note pollen deposited on its snout and chin.

locule has c. 4,400 ovules, the style is 3.8–4.2 cm long, the stigma 5–16-lobed, the lobes 5–6 mm long, obtuse at apex, receptive from the moment of anthesis and slightly exerted in relation to the anthers, and moving towards the lower/outer side of the flowers during the 2–3 hours prior to the end of anthesis.

Anthesis started at around 17:40–18:00h, with the slow and gradual opening of the perianth-segments. Opening is asynchronous, lasting approximately one hour, the flowers being fully open between 19:00–19:20h. From the beginning of anthesis the flowers exhale a strong smell of rotten vegetables that becomes fainter once the flowers are completely open.

Nectar is produced extra-florally in buds, flowers and fruits from nectaries from areoles associated with scales outside the flower-tube, and inside the flower, in the swollen nectar-chamber located at the base of the flower-tube that accumulates to around 213.3 µl. The volume of nectar per flower of *P. tuberculatus* was noticeably larger during the first four hours of anthesis (309–495 µl), falling sharply between 23:00 and 24:00h (31–64 µl), increasing again between 1:00 and 3:00h (215–319 µl) and falling after 4:00h (65–34 µl) until prior to closure, at around 8:00h the next morning (Figure 2A). Mean concentration of sugars in the nectar was 12.3%, with little variation throughout the night (Figure 2A).

Fruits are berry-like, globose to depressed-globose, 3.6–4.2 cm diam., dehiscent by irregular central slits, the pericarpel dark purple to wine-coloured when ripe, funicular pulp solid, magenta, with c. 2,900 black seeds. Fruits take around 30–40 days to develop and ripen.

Floral visitors

P. tuberculatus flowers are visited by nocturnal and diurnal animals. During the night, frequent visits by *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla mordax* (Phyllostomidae) bats were observed (Figure 1). The visits generally start when flowers are at full anthesis, from 19:00h, but, when the number of flowers per individual is low (one flower per 30 individuals), visits started as soon as the flower began to open, at around 18:00h. The behaviour of both bats during the visits is similar. The bat hovers above and in front of the flower, introduces its head inside the flower-tube and then its tongue, reaching the nectar-chamber (Figure 1D). Visits are brief, lasting c. 1 second per flower. The gap between visits varies between 5 seconds and 55 minutes, with the last record

taken at 3:10h. The frequency of bat visits may be correlated to nectar production ($r_s=0.7$ and $p=0.049$) that also appeared to be bimodal (Figure 2B). The bats receive copious amounts of pollen and frequently make contact with the stigma, generally with the ventral part of their body or with their head, especially on the throat and nose (Figure 1E). The bats visit several flowers of different individuals in sequence, through incredible flight displays, while collecting nectar from *P. tuberculatus* flowers.

In the morning, *P. tuberculatus* flowers are frequently visited by various bees. *X. grisescens*, a large bee, is the first to arrive, from 4:20h. Such bees fly straight to the inside the flower to collect nectar, immersing almost their entire body, contacting the stigma with their dorsal area. Afterwards, visits by *T. spinipes* were observed in some individuals. The behaviour of this bee is varied and includes both wandering around anthers and stigma to collect pollen, or entering the flower in search of nectar. In this last case, such bees have to break the barrier offered by the innermost filaments that surround the style, making it difficult to reach the nectar-chamber. During this process, *T. spinipes* damage the flowers, leaving them in most cases with the style and stigmas totally destroyed. In some cases this kind of behaviour happened in the afternoon before anthesis, and it is common to find flowers in anthesis or even flowerbuds with lateral perforations, already totally damaged by these insects (c. 40–50% of flowers and buds). Apart from these species of bee, the common honey bee, *Apis mellifera* was also observed visiting the flowers from 4:40 until 8:00h, presenting similar behaviour to *T. spinipes*, with both species of bees competing for the floral resources. *A. mellifera* bees however, do not cause as much damage to the flowers, as they often use the way previously left open by *T. spinipes* visits. It is worth mentioning that, due to the territoriality and elevated numbers of *T. spinipes* in *P. tuberculatus* in the studied area, the visits of *A. mellifera* were rather few (they were observed only three times in 270 hours of observation). After 8:30h, bee visits generally ceased, with sporadic presence of *T. spinipes* in flowers after that time.

Small ants and beetles also were observed in *P. tuberculatus* flowers. Ants presented an intimate relationship of attraction/defense with this species of *Pilosocereus*, inhabiting the hollow dead branches of the plant and continuously exploiting the nectar offered by extra-floral

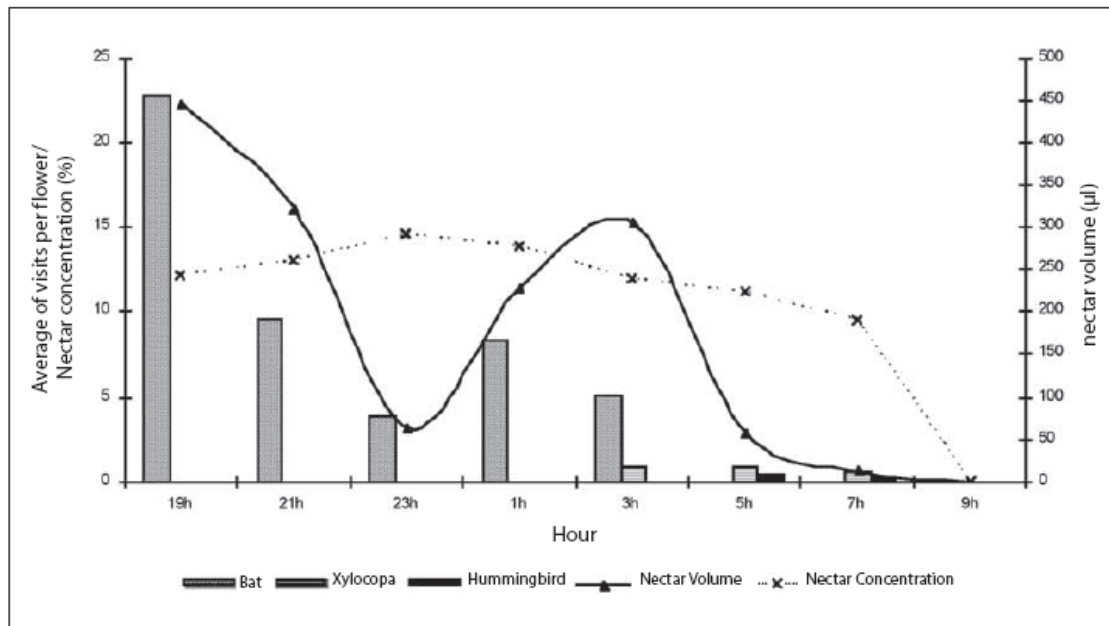


Figure 2A. Frequency of floral visitors and average nectar volume and concentration of *Pilosocereus tuberculatus* during anthesis.

nectaries on the outside of buds, flowers and fruits. When ants are present around the plant in large numbers (30–40% of the individuals), they stop flower-bud predation by *T. spinipes*. Beetles were seen occasionally at night-fall or early in the morning, remaining in the flower until it closed. Both ants and beetles may occasionally make contact with anthers and stigmas of the flowers.

Also during the morning, from 4:40h, hummingbirds (*Helimaster squamosus*) visited the flowers of *P. tuberculatus* regularly until 8:00h in gaps of 5 to 42 minutes. They introduce their bill in the flower-tube, probably trying to reach the nectar and thus sometimes making contact between their ventral region and the stigma, or between their head and the stamens. However, during this time of the morning, the stigma is already displaced towards the lower/outer part of the flower and the availability of pollen is low, as it has largely been removed by *T. spinipes*.

Reproductive system

Tests to evaluate the breeding system have shown that *P. tuberculatus* is self-incompatible, as neither spontaneous nor manual self-pollination achieved fruit set (Table 1). In *P. tuberculatus*, c. 69% of the flowers that were naturally pollinated formed fruits, with a significant propor-

tion of flowers (31%) failing to form fruit. In the case of cross-pollinated flowers, c. 95.5% of the flowers formed fruits, with a reproductive efficiency of 0.9. The comparison between the number of fruits formed by bat pollination in both situations, with or without the presence of *T. spinipes* bees, showed no significant difference. However, when comparing the reproductive success between selected pollination involving bats and *X. grisescens* bees (with and without *T. spinipes* visits), it was observed that, in the absence of *T. spinipes*, *X. grisescens* was as efficient in achieving fruit formation as were the bats (Table 2). On the other hand, in the presence of *T. spinipes*, the bats were more efficient in relation to *X. grisescens* ($\chi^2=5.11$; g.l=1; $p=0.02$) (Table 2).

In relation to the mean number of seeds formed through the different pollinator groups and treatments (*X. grisescens*, manual cross-pollination and bats), it was observed that seed production was less than when flowers were exclusively pollinated by *X. grisescens* ($t=4.9$; g.l=88; $p<0.001$). On the other hand, there was no difference between the mean number of seeds formed by manual cross-pollination and bat pollination.

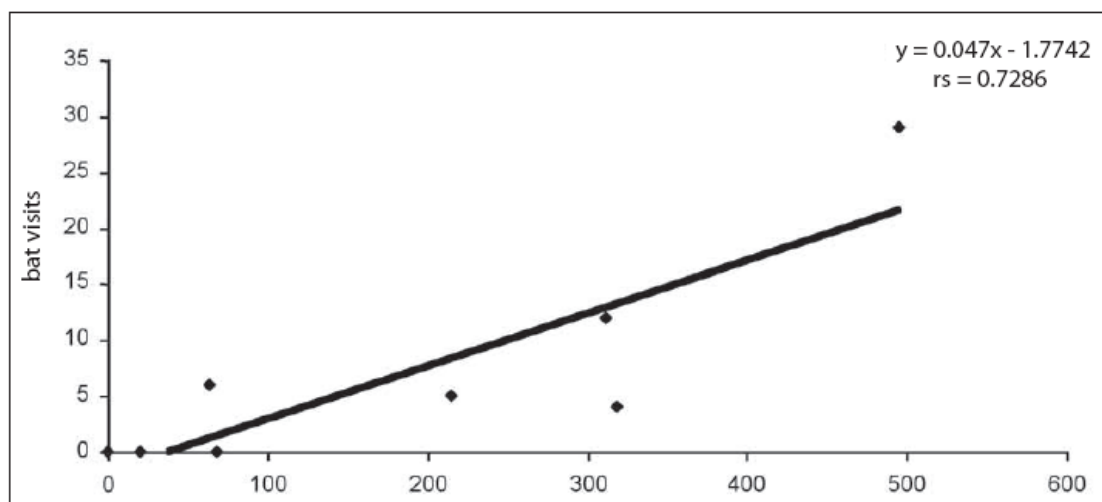


Figure 2B. Spearman's correlation between nectar volume and bat visits ($p=0.049$).

Discussion

Morphology, floral biology and reproductive system

The number of flowers/individual/day is relatively low in *P. tuberculatus*, and on only a few occasions, during peak flowering it reached 8–10 flowers/plant. This strategy of producing few flowers/day was classified by Gentry (1974) as steady state, and is one of the characters frequently associated with pollinators exhibiting traplining behaviour (Feisinger & Colwell, 1978), as is seen in some bats living in arid regions, where the animals establish daily routes or, sometimes, migrate to areas where there are suitable cactus species (Sosa & Soriano, 1992; Petit, 1997; Ruiz *et al.*, 1997; Valiente-Banuet, 2002).

Barthlott (1988) associates certain types of dense cephalium with bat-pollination, suggesting these structures, with their densely disposed trichomes and bristles, might function as landing platforms or protect the bat's wings from hitting the spines. *P. tuberculatus*, however, does not have a developed cephalium but its flowers present many characters that can be associated with bat pollination, such as nocturnal anthesis, short, stout perianth-segments, stamens, style and stigmas able to resist the impact caused by the visits of bats, greenish or whitish flowers with disagreeable smell (rotten vegetables), nectar-chamber swollen and protected by the innermost filaments that are bent towards the style and abundant nectar with low sugar concentration (Porsch, 1939; Faegri & van der Pijl, 1979; Dobat & Peikert-Holle, 1985; Zappi, 1989, 1994;

Simmons & Wetterer, 2002). Such characters are also present in other genera of Cactaceae, such as *Carnegiea*, *Coleocephalocereus*, *Espostoopsis*, *Facheiroa*, *Neobuxbaumia*, *Stenocereus*, *Stephanocereus* and *Weberocereus*.

However, no matter how clear the pollination syndrome of a plant species may be, it does not determine the identity of the effective pollinator for this species (Waser 1983; Herrera, 1995). Some species of bat-pollinated cacti also have alternative strategies to attract different visitors, such as moths, bees and hummingbirds (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997; Fleming *et al.*, 2001; Molina-Freaner *et al.*, 2004). It was observed that certain flowers have characteristics that might make it possible for a transition between pollinators, such as bats and hummingbirds, in Brazilian cactus species such as *Cipocereus minensis* subsp. *minensis*, *Micranthocereus purpureus* and *Pilosocereus aurisetus* (Zappi, pers. obs.), as seen in other plant families by Sazima *et al.* (1994). There are few studies testing the possibility of an effective division of floral resources of the same species of cactus by hawkmoths and bats (Locatelli *et al.*, 1997; Tschapka *et al.*, 1999) and, according to Haber & Frankie (1989), visits of hawkmoths to bat pollinated flowers are more frequent than visits of bats to moth pollinated ones. In the present study there was no observation of hawkmoths visiting *P. tuberculatus*. It is possible that the combination of the flower characteristics, such as unpleasant smell and nectar with low concentration of sugar might make such flowers

Table 1. Breeding systems, fruit and seed set in *P. tuberculatus*.

	Spontaneous self-pollination	Manual self-pollination	Natural pollination	Cross pollination
Flower/Fruit (%)	45/0	45/0	45/31(69)	45/43(96)
Mean number of seeds	0	0	3345	3375

Table 2. Selective pollination and fruit set in *P. tuberculatus* in the presence or absence of *Trigona* bees.

NP = natural pollination

<i>Trigona spinipes</i>	Bat Flower/Fruit (%)	Bee (<i>Xylocopa grisescens</i>) Flower/Fruit (%)	Hummingbird Flower/Fruit (%)
Present (NP)	45/31(69)	15/2(13)	6/0
Absent	45/42(93)	15/6(40)	6/0

unattractive to moths. Exclusive bat pollination is a new record for Brazilian *Pilosocereus*, as two pollination vectors (bat and hawkmoth) are involved in pollination of species such as *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* (Locatelli *et al.*, 1997) and *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (Rocha *et al.*, in prep.).

The composition of the nectar might determine the type of visitor to a given flower (Baker & Baker, 1982, 1983). According to Baker & Baker (1983) and Baker *et al.* (1998), bats prefer nectar rich in hexoses, while hawkmoths tend to visit flowers with nectar rich or dominated by saccharose. This could also be one of the explanations for nocturnal visits by bats to *P. tuberculatus*. However, it will be necessary to analyse the composition of the nectar of the different species of *Pilosocereus* studied.

The volume of nectar per flower of *P. tuberculatus* was noticeably higher during the first four hours of anthesis, falling sharply between 23:00 and 24:00h, and increasing again between 1:00 and 3:00h. Nectar sugar concentration varied between 9–14%, fitting well with the data presented by Baker (1975), Machado *et al.* (1998) and Tschapka *et al.* (1999) for bat pollinated flowers, but is slightly below the value recorded by Molina-Freaner (2004) for the Mexican cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*, pollinated both by day and night visitors. According to Scogin (1985), the nectar variation between different species of cacti does not present significant differences between hawkmoth (15–34%), bat (17–26%) and hummingbird (22–30%) pollinators and the categories were found largely overlapping. Locatelli & Machado (1999b) concluded that this overlap may favour the pollination of species

through the presence of more than one pollinator.

Pollen is also an important resource in the diet of glossophagine bats when they are feeding from cacti (Sosa & Soriano, 1992; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Petit & Freeman, 1997). It is possible that this is also true for *P. tuberculatus*, where abundant pollen is available in each flower. To confirm this a study of stomach contents of the bats would need to be carried out.

Night and day visitors

The importance of the floral resources offered by *P. tuberculatus* for bats at the Parque Nacional do Catimbau is clear when considering that this species flowers throughout the year and is exclusively visited by two species of bat.

G. soricina and *L. mordax* were found to be the only bats pollinating *P. tuberculatus* in the study area. Other authors consider *G. soricina* to be the main pollen vector of several cacti, and the bat is clearly recognized for its cactophilic role that some consider as opportunistic cactophilic (Alvarez & González, 1970; Lemke, 1984; Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Simmons & Wetterer, 2002). Simmons & Wetterer (2002) state that a species is considered as opportunistic cactophilic when the species or its populations use cactus products when these are available, but it does not depend exclusively on these resources for its survival.

After a thorough bibliographic search for the bat *L. mordax* as a cactus pollinator, we found only a recent study by Aona *et al.* (2006) where this species of bat is listed as one of the possible pollinators of the Brazilian campo rupestre cactus, *Micranthocereus purpureus*. According to Reid (1997) and Wetterer *et al.* (2000), the small

dimensions of this species of bat make it unlikely as a pollinator species of Cactaceae. During the present study, however, we have observed that *L. mordax* played a similar role alongside *G. soricina*, acting as an effective pollinator, with overlap of the use of resource by both pollinators.

Overlap in the use of floral resources by *G. soricina* and *L. mordax* may favour *P. tuberculatus*, as the absence of one species may be compensated by the presence of the other, especially if we take into account that this area of 'caatinga' has been suffering strong pressures due to habitat destruction for agriculture and harvest of wood for energy production that may be in due course be causing increased fragmentation. The region studied is characterized by a high diversity of cacti, where several different habitats support at least 6 and, sometimes, up to 15 different species, of which 6 are tree-like cacti (pers. obs.). The Cactaceae populations in Northeastern Brazil, especially in the case of tree-like species such as *P. tuberculatus*, have been suffering increasing reduction through agricultural development.

The movement of the stigma to the lower/outer part of the flower and the deposition of pollen grains on the perianth-segments of *P. tuberculatus* caused by the visit of bats was also observed in *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* and *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (Rocha *et al.*, in prep.), and is a good indicator that the flower was visited. Such indicators can be used for other species of *Pilosocereus* with similar floral morphology, requiring only knowledge of the floral morphology prior to the visits.

Diurnal visitors to nocturnal cactus flowers play a well understood role as secondary pollinators of these plants (Valiente-Banuet, 2002; Valiente-Banuet *et al.*, 1997a, b; 2007; Locatelli *et al.*, 1997; Locatelli & Machado, 1999b). Amongst the diurnal visitors of *P. tuberculatus*, it was proven that only the bee *X. grisescens* is able to act as an efficient pollen-vector, while the hummingbird *H. squamosus* is more likely to be a nectar-robber, as its visits did not result in fruit formation (Table 2). Domestic honey bees *A. mellifera* also did not act as efficient pollen-vectors due to their low number of recorded visits, during which they were always rejected by *T. spinipes* bees. This last bee presents aggressive feeding behaviour that, according to Nagamitsu & Inoue (1997), increases when the flower is visited by a large number of individuals from the same beehive, ensuring the exclusive use of the resource

and excluding access to other species of bees. During this type of feeding behaviour it is common to observe floral parts of *P. tuberculatus* being completely destroyed. This has also been frequently been observed in other Cactaceae from the caatinga, such as *Pilosocereus catingicola*, *P. chrysostele*, *P. gounellei*, *P. pachycladus*, *P. pentadrophorus*, *Harrisia adscendens*, *Cereus jamacaru*, *C. albicaulis*, *Tacinga inamoena* and *T. palmadora* (E.A. Rocha, pers. obs.).

P. tuberculatus still produces nectar in the first hours of the morning (Figure 2A), and this may be in relation to its secondary pollinator, the bee *X. grisescens*. While visiting the flowers, this bee contacts anthers and stigma-lobes and, during this period, it was noticed that the stigma-lobes are more open and spread apart than later, as the flower becomes older. Visits by *X. grisescens* increase the chances of pollination of the cactus, especially in areas where the severe fragmentation of the caatinga may impact on the size or even presence of bat populations, as was suggested by Valiente-Banuet (2002) for Mexican deserts. The relationships between species of cacti and their secondary pollinators have been documented (Locatelli & Machado, 1999a; Valiente-Banuet, 2002; Aona *et al.*, 2006). However, it is necessary to study them more specifically to gain a better understanding of their ecological implications. For Valiente-Banuet (2002), the "pollination crisis" has been caused by the disappearance or diminution of the existing pollen-vectors and, in the case of Mexican columnar cacti, there are two main factors that affect the pollinator density: habitat destruction of large areas by agricultural development and the disturbance of the refuges of nectarivorous bats. In the specific case of *P. tuberculatus*, the overlap of the use of floral resources by nocturnal (*G. soricina* and *L. mordax*) and diurnal (*X. grisescens*) visitors may favour the reproductive success of this self-incompatible species, as will be discussed below, since the absence of one or even both species of bat may be compensated by the presence of the bee. This is particularly important because the study area, even as a legally protected conservation area, is currently affected by isolation and fragmentation, as it is surrounded by agricultural land.

The region displays high cactus diversity, with several habitats supporting at least six and sometimes 15 species, amongst which are six arborescent cacti (E.A. Rocha, pers. obs.). A severe reduction in the size of tree-like species

populations in Northeastern Brazil has been recorded in the last 20 years, as its habitat, the caatinga, becomes increasingly fragmented due to agriculture, including planting of an introduced cactus species (*Opuntia ficus-indica*) as cattle fodder. There is also a local trend of destruction of cactus populations when they are seen as a threat to the locals and their families or to their domestic animals, restricting the populations to non-arable and uncultivated land surrounding rock outcrops.

According to our data, *P. tuberculatus* is an important source of resources for *G. soricina* and *L. mordax* bats, however the interaction between the cactus and these species is still poorly understood, especially concerning *L. mordax* that was recorded for the first time as a cactophilic species in the Northeastern Brazilian caatinga. Visits by *L. mordax* to other species in different plant families in caatinga vegetation, such as *Mimosa lewisii* (Leguminosae) was documented recently by Vogel *et al.* (2005). In any case, the relationship between this species of bat and cactus flowers in the studied area must be intense, at least during a few months of the year, and this information is of importance for conservation plans involving glossophagine bats in semi-arid regions.

Reproductive system

Some species of cacti exhibit different mechanisms to favour allogamy, such as androdioecy (Valiente-Banuet *et al.*, 1997), gynodioecy (Parfitt, 1985; Hoffman, 1992) and trioecy (Fleming *et al.*, 1994), but most species, including *P. tuberculatus*, are hermaphrodites (Silva & Sazima, 1995; Schlindwein & Wittmann, 1995, 1997; Raw, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Locatelli *et al.*, 1997; Locatelli & Machado, 1999a, b; Tschapka *et al.*, 1999; Molina-Freaner *et al.*, 2004).

The absence of fruit formation in manual and spontaneous self-pollination suggests that the species is predominantly allogamous, in agreement with other results obtained for many other Cactaceae (Valiente-Banuet, 2002; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997). Thus, it is possible to consider bats as fundamental elements in the reproductive success of *P. tuberculatus* as its nocturnal pollinators, while in the following morning, *X. grisescens* may act as an alternative pollinator, promoting high rates of production of fruits and seeds and ensuring the genetic flux of this cactus (Table 1).

There was no significant difference between the fruit and seed production in the absence or presence of *T. spinipes*, but there is a trend to larger fruit production in its absence. This trend was observed in the selective pollination experiment, where *X. grisescens* was as efficient as the bats only when *T. spinipes* was absent (Table 2).

In summary, some glossophagine bats, such as *G. soricina* and *L. mordax*, have an interdependent relationship with some columnar cacti (Locatelli *et al.*, 1997; Ruiz & Santos, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997; Tschapka *et al.*, 1999; Simmons & Wetterer, 2002; Molina-Freaner *et al.*, 2004). At the Parque Nacional do Catimbau, such bats are the main pollination agents of *P. tuberculatus*, a self-incompatible species that, consequently, depends on its pollen vectors for its sexual reproduction. On the other hand, *P. tuberculatus* provides nectar and pollen as food for *G. soricina* and *L. mordax*. The destruction of the vegetation of the 'caatinga' through agricultural activities may reduce the cactus populations, resulting in a decrease in food sources for these species of bat. According to Ruiz & Santos (1997), the reduction in the bat population would also result in a reduction in the pollination and dispersal of the cacti, making the recovery of disturbed areas a more difficult and lengthy process.

Our data support the increase in the preservation area proposed by Santos & Arita (2002) for glossophagine bats in other regions of Northeastern Brazil, such as the Parque Nacional do Catimbau, in Pernambuco State, and also for other areas where *P. tuberculatus* is found in the states of Pernambuco, Bahia, Sergipe and southern Piauí (Taylor & Zappi, 2004; Braun & Esteves, 2003).

Acknowledgements

The authors would like to thank Eliana Akie Simabukuru (Head of the Botany Department, Universidade Federal de Pernambuco), for institutional support; the Universidade Estadual de Santa Cruz for financial support to E.A. Rocha; CNPq for the productivity grant of the second author; IBAMA for the permits and logistic support; Marlene Alencar Barbosa (Herbarium UFP), for access to the Herbarium collections; Deoclécio Queiroz Guerra (Universidade Federal de Pernambuco) for identifying the bats; Tarcila Nadia for help with statistics; Nigel Taylor for inspiration and insights into the cactus family, continued support and encouragement, and

improvements to the text; Mário F. Silva for help capturing the bats and Genivaldo Constantino da Silva for his support during the fieldwork.

References

- ALCORN, S. M., MCGREGOR, S. E., BUTLER, G. D. & KURTZ, E. B. (1959). Pollination requirements of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cact. Succ. J. (U.S.)* **31**: 39–41.
- ALVAREZ, T. & GONZÁLEZ, L. Q. (1970). Análisis polínico del contenido gástrico del murciélagos Glossophaginae de México. *Anal. Esc. Nac. Cienc. Biol.* **18**: 137–165.
- AONA, L. Y. S., MACHADO, M., PANARIN, E. R., CASTRO, C. C., ZAPPI, D. & AMARAL, M. C. E. (2006). Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* **24**: 39–52.
- AYRES, M., AYRES JÚNIOR, M., AYRES, D. L. & SANTOS, A. S. (2003). BioEstat 3.0. Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá/MCT-CNPq/Conservation Internacional, Belém.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. (1982). Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. In: Nitecki, M. H. (Ed.). *Biochemical aspects evolutionary biology*. The University of Chicago Press, USA, pp. 131–171.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones, C. E. & Little, R. J. (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, USA, pp. 117–141.
- BAKER, H. G., BAKER, I. & HODGES, S. A. (1998). Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and the subtropics. *Biotropica* **30**: 559–586.
- BARTHOLOTT, W. (1988). Über die Systematischen Gliederungen der Cactaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* **63**: 17–40.
- BRAUN, P. J. & ESTEVES PEREIRA, E. (2003). Brasil and its Columnar Cacti – 70 years after Werdermann. *Kaktusy* **39** (Special 2002/1): 1–47.
- CHITTKA, L. & THOMSON, J. D. (2001). *Cognitive Ecology of Pollination*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CRUDEN, R. W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32–46.
- DOBAT, K. & PEIKERT-HOLLE, T. (1985). *Blüten und Fledermäuse*. Waldemar Kramer, Frankfurt, pp. 240–243.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. 3rd ed., Pergamon Press, London.
- FEISINGER, P. & COLWELL, R. K. (1978). Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* **18**: 779–795.
- FLEMING, T. H., MAURICE, S., BUCHMANN, S. L. & TUTTLE, M. D. (1994). Reproductive biology and related male and female fitness in trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* **81**: 858–867.
- FLEMING, T. H., TUTTLE, M. D. & HORNER, M. A. (1996). Pollination biology and relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwest. Nat.* **41**: 257–269.
- FLEMING, T. H., SAHLEY, C. T., HOLLAND, J. N., NASON, J. & HAMRICH, J. L. (2001). Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol. Monogr.* **71**: 511–530.
- GALEN, C. & PLOWRIGHT, R. C. (1987). Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Can. J. Bot.* **65**: 107–111.
- GENTRY, A. H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64–68.
- GRANT, V. & GRANT, K. A. (1979a). Pollination of *Echinocereus fasciculatus* and *Ferocactus wislizenii*. *Pl. Syst. Evol.* **132**: 85–90.
- GRANT, V. & GRANT, K. A. (1979b). Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Pl. Syst. Evol.* **132**: 321–325.
- GRANT, V. & GRANT, K. A. (1979c). The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Pl. Syst. Evol.* **133**: 29–37.
- GRANT, V., GRANT, K. A. & HURD, P. D. (1979). Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Pl. Syst. Evol.* **132**: 313–320.
- HABER, W. A. & FRANKIE, G. W. (1989). A tropical community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* **21**: 155–172.
- HELVENSEN, O. VON. (1993). Adaptations of flowers to the pollination by Glossophagine bats. In: Barthlott, W., Naumann, C. M., Schmidt-Loske, K. & Schuchmann, K. L. (Eds.). *Animal-plant Interactions in Tropical Environments*, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenige, Bonn, pp. 41–59.

- HERRERA, C. M. (1995). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In: Lloyd, D. G. & Barrett, S. C. H. (Eds.). *Floral Biology*, Chapman & Hall, New York, pp. 65–87.
- HOFFMAN, M. T. (1992). Functional dioecy in *Echinocereus coccineus* (Cactaceae): breeding system, sex ratios and geographical range of sexual dimorphism. *Amer. J. Bot.* **79**: 1382–1388.
- HORNER, M. A., FLEMING, T. H. & SAHLEY, C. T. (1998). Foraging behavior and energetic of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Zool.* **244**: 575–586.
- HUEC, K. (1972). A região da Caatinga do Nordeste brasileiro. In: Huec, K. (Ed.). *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica*, Polígono, São Paulo, pp. 306–327.
- HUNT, D. R., TAYLOR, N. P. & CHARLES, G. (EDS.) (2006). *The new Cactus Lexicon*, 2 vols (Text & Atlas). dh books, Milborne Port, U.K.
- LEHNER, P. N. (1979). *Handbook of ethological methods*. Garland STPM Press, New York.
- LEMKE, T. O. (1984). Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* **65**: 538–548.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I. C. S. (1999b). Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadorea*. *Bradleya* **17**: 75–85.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I. C. S. (1999a). Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya* **17**: 86–94.
- LOCATELLI, E., MACHADO, I. C. S. & MEDEIROS, P. (1997). Floral biology and pollination in *Pilosocereus cattingicola* (Cactaceae) in Northeastern Brazil. *Bradleya* **15**: 28–34.
- MACHADO, I. C. S. & LOPES, A. V. (2003). Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em caatinga. In: I. R. Leal et al. (Eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, pp. 515–563.
- MACHADO, I. C. S. & LOPES, A. V. (2004). Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Ann. Bot.* **94**: 365–376.
- MACHADO, I. C. S., SAZIMA, I. & SAZIMA, M. (1998). Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Pl. Syst. Evol.* **209**: 231–237.
- MOLINA-FREANER, F., ROJAS-MARTÍNEZ, A., FLEMING, T. H. & VALIENTE-BANUET, A. (2004). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *J. Arid Envir.* **56**: 117–127.
- NASSAR, J. M., RAMÍREZ, N. & LINARES, O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *Amer. J. Bot.* **84**: 918–927.
- NAGAMITSU, T. & INOUE, T. (1997). Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. *Oecologia* **110**: 423–439.
- NYFFELER, R. (2002). Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* sequences. *Amer. J. Bot.* **89**: 312–326.
- PARFITT, B. D. (1985). Dioecy in North American Cactaceae: a review. *Sida* **11**: 200–206.
- PEEBLES, R. H. & PARKER, H. (1946). Watching the Saguaro bloom. *Bull. Tor. Bot. Club* **75**: 516–522.
- PETIT, S. (1997). The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae* and *Glossophaga longirostris elongate* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* **27**: 538–541.
- PETIT, S. & FREEMAN, C. E. (1997). Nectar production of two sympatric columnar cacti. *Biotropica* **29**: 175–183.
- PORSCH, O. (1939). Cactaceae. In: Druck, J. (Ed.). *Das Bestäubungsleben der Kakteen-blüte II. Cactaceae (DKG)* **1939**: 81–142.
- RADFORD, A. E.; DICKISON, W. C., MASSEY, J. R. & BELL, C. R. (1974). *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row publishers, New York.
- RAW, A. (1996). Territories of the ruby-topaz hummingbird, *Chrysolampis mosquitus* at flowers of the “turk’s-cap” cactus, *Melocactus salvadorensis* in the dry caatinga of north-eastern Brazil. *Rev. Bras. Biol.* **56**: 581–584.
- REID, F. A. (1997). *A Field Guide to the Mammals of Central América and Southeast México*. Oxford University Press, Oxford.
- RODAL, M. J. N. & SAMPAIO, V. S. B. (2002). A vegetação do bioma caatinga. In: Sampaio, E. V. S. B. et al. (Eds.). *Vegetação e Flora da Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas, Recife – PE, pp. 11–24.

- RUIZ, A. & SANTOS, M. (1997). Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* **29**: 469–479.
- SANTOS, M. & ARITA, H. T. (2002). Priority areas for the conservation of New World nectar-feeding bats. In: Fleming, T. H. & Valiente-Banuet, A. (Eds.). *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 342–363.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. (1999). Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. *Ann. Bot.* **83**: 705–712.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA, I. (2003). *Dyssochroa viridiflorum* (Solanaceae): a reproductively bat-dependent epiphyte from the Atlantic Rainforest in Brazil. *Ann. Bot.* **92**: 725–730.
- SAZIMA, M., SAZIMA, I. & BUZATO, S. (1994). Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Pl. Syst. Evol.* **191**: 237–246.
- SCHLINDWEIN, C. & WITTMANN, D. (1995). Specialized solitary bees as effective pollinators of south Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya* **13**: 25–34.
- SCHLINDWEIN, C. & WITTMANN, D. (1997). Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Pl. Syst. Evol.* **24**: 179–193.
- SCOGIN, R. (1985). Nectar constituents of the Cactaceae. *Southwest. Nat.* **30**: 77–82.
- SILVA, W. R. & SAZIMA, M. (1995). Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* **190**: 339–343.
- SIMMONS, N. B. & WETTERER, A. L. (2002). Phylogeny and convergence in cactophilic bats. In: Fleming, T. H. & Valiente-Banuet, A. (Eds.). *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 87–121.
- SOSA, M. & SORIANO, P. J. (1992). Los murciélagos y los cactus: una relación muy estrecha. *Carta Ecol.* **61**: 7–10.
- TAYLOR, N. P. (1991). The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* **9**: 1–80.
- TAYLOR, N. P. & ZAPPI, D. C. (2002). Distribuição das espécies de Cactaceae na Caatinga. In: Sampaio, E. V. S. B. et al. (Eds.). *Vegetação e Flora da Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas, Recife – PE, pp. 123–125.
- TAYLOR, N. & ZAPPI, D. (2004). *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- TSCHAPKA, M., HELVERSEN, O. VON & BARTHOLOTT, W. (1999). Bat Pollination of *Weberocereus tunilla*, an Epiphytic Rain Forest Cactus with Functional Flagelliflory. *Pl. Biol.* **1**: 554–559.
- VALIENTE-BANUET, A. (2002). Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de Cactáceas columnares de México. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **75**: 99–104.
- VALIENTE-BANUET, A., ARIZMENDI, M. D.C., ROJAS-MARTÍNEZ, A. & DOMINGUES-CANSECO, L. (1996). Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* **12**: 103–119.
- VALIENTE-BANUET, A., GALLY, R. S.; ARIZMENDI, M. C. & CASAS, A. (2007). Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Arid Envir.* **68**: 1–8.
- VALIENTE-BANUET, A., ROJAS-MARTÍNEZ, A., ARIZMENDI, M. D. C. & DÁVILA, P. (1997a). Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central México. *Amer. J. Bot.* **84**: 452–455.
- VALIENTE-BANUET, A., ROJAS-MARTÍNEZ, A., ARIZMENDI, M. D. C. & DÁVILA, P. (1997b). Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central México. *J. Arid Envir.* **37**: 331–341.
- VOGEL, S. (1968). Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen I. Flora* **157**: 562–602.
- VOGEL, S., LOPES, A.V. & MACHADO, I.C. (2005). Bat pollination in the NE Brazilian endemic *Mimosa lewisii* Barneby: an unusual case and first report for the genus. *Taxon* **54**: 55–60.
- WALLACE, R. S. (1995). Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya* **13**: 1–12.
- WASER, N. M. (1983). The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: Real, L. (Ed.). *Pollination biology*, Academic Press, New York, pp. 241–285.

- WETTERER, A. L., ROCKMAN, M. V. & SIMMONS, N. B. (2000). Phylogeny of phyllostomid bats: data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **248**: 1–200.
- ZAPATA, T. R. & ARROYO, M. T. K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* **10**: 221–230.
- Zappi, D. C. (1989). *A família Cactaceae nos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço Minas Gerais, Brasil*. Dissertação de mestrado. USP, São Paulo.
- Zappi, D. C. (1994). *Pilosocereus* (Cactaceae). The genus in Brazil. *Succ. Pl. Res.* **3**: 1–160.
- Zeisler, M. (1938). Über die Abgrenzung der eigentlichen Narbenfläche mit Hilfe von Reaktionen. *Beih. Bot. Centralbl.* **58**: 308–318.

Guide for Authors

The *Journal of Arid Environments* will publish papers in the areas described in its [aims and scopes](#) containing the results of original work and review articles within the general field described by its title. It will be wide in scope, and will include physiological, ecological, anthropological, geological and geographical studies related to arid (including all dryland types) environments. Contributions should have different results and not be numbered serially. Reviews of relevant books will also be printed.

1. SUBMISSION OF MANUSCRIPTS

General

Submission for all types of manuscripts to Journal of Arid Environments proceeds totally online.

Via the Elsevier Editorial System Website for this journal at <http://ees.elsevier.com/yjare>, you will be guided stepwise through the creation and uploading of the various files. When submitting a manuscript to Elsevier Editorial System, authors need to provide an electronic version of their manuscript. For this purpose only original source files are allowed, so no PDF files. Authors should select a category designation for their manuscripts (article, priority communication, research note, etc.). Authors may send queries concerning the submission process, manuscript status, or journal procedures to the Editorial Office at jae@elsevier.com. Once the uploading is done, the system automatically generates an electronic (PDF) proof, which is then used for reviewing. All correspondence, including the editor's decision and request for revisions, will be by e-mail.

If online submission is not possible, manuscripts may be submitted by sending the source files on disk together with a matching hard copy (both text and figures and tables) by registered mail to the editorial office *Please note that this is not the preferred way of submission and could cause a considerable delay in publication of the article.*

Journal of Arid Environments
UK Editorial-Production
1 West
Elsevier
The Boulevard, Lanford Lane,
Kidlington, OX5 1GB, UK
Email: jae@elsevier.com
Tel: +44 1865 843530
Fax: +44 1865 843915

Each paper will be independently peer-reviewed by international specialists. Please submit, with the manuscript, the names and addresses of five potential referees. It is required that potential referees not be from the same institution as the authors.

Revised manuscripts should be returned including revision notes. The revision notes should address the issues raised in the referee report and clearly state per page (indicate paragraph and line) which changes have been made. Additional materials may be requested at the discretion of the editor.

Illustrations:

Please be informed that: 1. Colour illustrations *in print* will be charged on the author. Illustration costs are EURO 350 for every first page. All subsequent pages cost EURO 175. You may include more than one figure per page. 2. Colour illustrations *on the web* (ScienceDirect) are free of charge.

Please note: Because of technical complications which can arise by converting colour figures to 'grey scale' (for the printed version should you not opt for colour in print) please submit in addition usable black and white prints corresponding to all the colour illustrations.

Please see detailed information on illustrations further below in the guide for authors.

Copyright

Submission of an article implies that the work described has not been published previously (except in the form of an abstract or as part of a published lecture or academic thesis), that it is not under consideration for publication elsewhere, that its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the responsible authorities where the work was carried out, and that, if accepted, it will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other language, without the written consent of the Publisher.

Upon acceptance of an article, authors will be asked to transfer copyright (for more information on copyright see <http://www.elsevier.com/copyright>). This transfer will ensure the widest possible dissemination of information. A letter will be sent to the corresponding author confirming receipt of the manuscript. A form facilitating transfer of copyright will be provided.

If excerpts from other copyrighted works are included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article. Elsevier has pre-printed forms for use by authors in these cases: contact ES Global Rights Department, P.O. Box 800, Oxford, OX5 1DX, UK; phone: (+44) 1865 843830, fax: (+44) 1865 853333, e-mail: permissions@elsevier.com

2. PREPARATION OF TEXT

Presentation of manuscript

General

Please write your text in good English (American or British usage is accepted, but not a mixture of these). Italics are not to be used for expressions of Latin origin, for example, *in vivo*, *et al.*, *per se*. Use decimal points (not commas); use a space for thousands (10 000 and above).

Authors in Japan kindly note: Upon request Elsevier Japan will provide a list of people who can check and improve the English of an article (before submission). Please contact our Tokyo office:

Elsevier Japan K.K., 1-9-15 Higashi Azabu, Minato-ku, Tokyo 106-0044, Japan; tel.: +81-3-5561-5032; fax: +81-3-5561-5045; e-mail: jp.info@elsevier.com

Manuscripts must be in double-spaced form with wide margins. A font size of 12 or 10 pt is required. Avoid full justification, i.e., do not use a constant right-hand margin.) Ensure that each new paragraph is clearly indicated. Present tables and figure legends on separate pages at the end of the manuscript. If possible, consult a recent issue of the journal to become familiar with layout and conventions. Number all pages and lines consecutively.

Provide the following data on the title page (in the order given):

1. Title.

Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.

2. Author names and affiliations.

Please give full name details for all authors. Please include initials by which you wish to be cited (e.g. T.H. Smith). Where the family name may be ambiguous (e.g., a double name), please indicate this clearly. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name, and, if available, the e-mail address of each author.

3. Corresponding author.

Clearly indicate who is willing to handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. **Ensure that telephone and fax numbers (with country and area code) are provided in addition to the e-mail address and the complete postal address.**

4. Present/permanent address.

If an author has moved since the work described in the article was done, or was visiting at the time, a 'Present address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

5. Abstract.

A concise and factual abstract is required, (maximum length of 200 words). The abstract should state briefly the purpose of the research, the principal results and major conclusions. An abstract is often presented separate from the article, so it must be able to stand alone. References should therefore be avoided, but if essential, they must be cited in full, without reference to the reference list. Non-standard or uncommon abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their first mention in the abstract itself.

6. Keywords.

Immediately after the abstract, provide a maximum of 6 keywords, avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, 'and', 'of'). Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes. Keywords should be chosen to expand the probability of a hit in a search programme provided by the title.

7. Introduction.

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results. While descriptive papers will be considered for publication, the addition of a testable hypothesis is highly recommended.

8. Materials and methods.

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

9. Results.

This should highlight the key results (and not repeat material already in figures or tables).

10. Discussion and Conclusions.

Please relate your findings to past and current published work, indicating the significance of your contribution, with its limitations, advantages and possible applications.

11. Acknowledgements

Place acknowledgements, including information on grants received, before the references, in a separate section, and not as a footnote on the title page.

12. Appendices.

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: (Eq. A.1), (Eq. A.2), etc.; in a subsequent appendix, (Eq. B.1) and so forth.

13. References.

See *separate section*, below.

14. Figure legends, tables, figures, schemes.

Present these, in this order, at the end of the article. They are described in more detail below. High-resolution graphics files must always be provided separate from the main text file (see *Preparation of illustrations*).

Further information on:

a. Text graphics.

Present incidental graphics not suitable for mention as figures, plates or schemes at the end of the article and number them 'Graphic 1', etc. Their precise position in the text can then be defined similarly (both on the manuscript and in the file). See further under the section, *Preparation of illustrations*. Ensure that high-resolution graphics files are provided, even if the graphic appears as part of your normal wordprocessed text file.

b. Plant names.

Check the International Plant Names Index: <http://www.ipni.org/index.html>

Plant names are to be presented in italics. After the first mention, the name may be abbreviated (e.g. *G. chilensis*)

c. Date Analysis.

The number of replicates and a measure of variability (e.g. standard deviation, coefficient of variation or standard error) must be included when summary statistics such as means are presented. Inclusions of an ANOVA table should be avoided and is only advisable when it shows critical aspects of the experiment.

d. Mathematical formulae.

Present simple formulae in the line of normal text where possible. In principle, variables are to be presented in italics. Use the solidus (/) instead of a horizontal line, e.g.,

X/Y rather than

$\frac{X}{Y}$

Powers of e are often more conveniently denoted by exp.

Number consecutively any equations that have to be displayed separate from the text (if referred to explicitly in the text).

e. Footnotes.

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article, using superscript Arabic numbers. Many wordprocessors build footnotes into the text, and this feature may be used. Should this not be the case, indicate the position of footnotes in the text and present the footnotes themselves on a separate sheet at the end of the article. Do not include footnotes in the Reference list.

Table footnotes. Indicate each footnote in a table with a superscript lowercase letter.

f. Tables.

Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text. Place footnotes to tables below the table body and indicate them with superscript lowercase letters. Avoid vertical rules. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in tables do not duplicate results described elsewhere in the article.

g. Nomenclature and units.

Follow internationally accepted rules and conventions: use the international system of units (SI). If other quantities are mentioned, give their equivalent in SI.

h. Preparation of supplementary data.

Elsevier now accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, movies, animation sequences, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com/>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please ensure that data is provided in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit <http://www.elsevier.com/authors>.

Files can be stored on diskette, ZIP-disk or CD (either MS-DOS or Macintosh).

3. REFERENCES

Responsibility for the accuracy of bibliographic citations lies entirely with the authors.

Citations in the text:

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications should not be in the reference list, but may be mentioned in the text. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

Citing and listing of web references:

As a minimum, the full URL should be given. Any further information, if known (author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

Text:

All citations in the text should refer to:

1. Single author: the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
3. Two authors: both authors' names and the year of publication;
3. Three or more authors: first author's name followed by 'et al.' and the year of publication.

Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed first alphabetically, then chronologically.

Examples: "as demonstrated (Allan, 1996a, 1996b, 1999; Allan and Jones, 1995). Kramer et al. (2000) have recently shown"

List:

References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters "a", "b", "c", etc., placed after the year of publication. Journal names should not be abbreviated.

Examples:

Reference to a journal publication:

Van der Geer, J., Hanraads, J.A.J., Lupton, R.A., 2000. The art of writing a scientific article. *Journal of Scientific Communications* 163, 51-59.

Reference to a book:

Strunk Jr., W., White, E.B., 1979. *The Elements of Style*, third ed. Macmillan, New York.

Reference to a chapter in an edited book:

Mettam, G.R., Adams, L.B., 1999. How to prepare an electronic version of your article, in: Jones, B.S.,

Smith, R.Z. (Eds.), Introduction to the Electronic Age. E-Publishing Inc., New York, pp. 281-304.

4. PREPARATION OF ILLUSTRATIONS

â€¢Electronic illustrations

Please submit your artwork electronically.

General points

Always supply high-quality printouts of your artwork, in case conversion of the electronic artwork is problematic.

Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.

Save text in illustrations as "graphics" or enclose the font.

Only use the following fonts in your illustrations: Arial, Courier, Helvetica, Times, Symbol.

Number the illustrations according to their sequence in the text.

Use a logical naming convention for your artwork files, and supply a separate listing of the files and the software used.

Provide all illustrations as separate files and as hardcopy printouts on separate sheets.

Provide captions to illustrations separately.

Produce images near to the desired size of the printed version.

A detailed guide on electronic artwork is available on our website:

<http://www.elsevier.com/artworkinstructions>

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalised, please "save as" or convert the images to one of the following formats (Note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below.):

EPS: Vector drawings. Embed the font or save the text as "graphics".

TIFF: Colour or greyscale photographs (halftones): always use a minimum of 300 dpi.

TIFF: Bitmapped line drawings: use a minimum of 1000 dpi.

TIFF: Combinations bitmapped line/half-tone (colour or greyscale): a minimum of 500 dpi is required.

DOC, XLS or PPT: If your electronic artwork is created in any of these Microsoft Office applications please supply "as is".

Please do not:

Supply embedded graphics in your wordprocessor (spreadsheet, presentation) document;

Supply files that are optimised for screen use (like GIF, BMP, PICT, WPG); the resolution is too low;

Supply files that are too low in resolution;

Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Non-electronic illustrations

If online submission is not possible, illustrations may be submitted by registered mail to the editorial office (*Please note that this is not the preferred way of submission and could cause a considerable*

delay in publication of the article.)

Provide all illustrations as high-quality printouts, suitable for reproduction (which may include reduction) without retouching. Number illustrations consecutively in the order in which they are referred to in the text. They should accompany the manuscript, but should not be included within the text. Clearly mark all illustrations on the back (or - in case of line drawings - on the lower front side) with the figure number and the author's name and, in cases of ambiguity, the correct orientation.

Mark the appropriate position of a figure in the article

Captions

Ensure that each illustration has a caption. Supply captions on a separate sheet, not attached to the figure. A caption should comprise a brief title (*not* on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Line drawings

Supply high-quality printouts on white paper produced with black ink. The lettering and symbols, as well as other details, should have proportionate dimensions, so as not to become illegible or unclear after possible reduction; in general, the figures should be designed for a reduction factor of two to three. The degree of reduction will be determined by the Publisher. Illustrations will not be enlarged. Consider the page format of the journal when designing the illustrations.

Photocopies are not suitable for reproduction. Do not use any type of shading on computer-generated illustrations.

Photographs (halftones)

Please supply original photographs for reproduction, printed on glossy paper, very sharp and with good contrast. Remove non-essential areas of a photograph. Do not mount photographs unless they form part of a composite figure. Where necessary, insert a scale bar in the illustration (not below it), as opposed to giving a magnification factor in the legend.

Note that photocopies of photographs are not acceptable.

Colour illustrations

Submit colour illustrations as original photographs, high-quality computer prints or transparencies, close to the size expected in publication, or as 35 mm slides. Polaroid colour prints are not suitable. If, together with your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. For colour reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://authors.elsevier.com/artwork>.

Please note: Because of technical complications which can arise by converting colour figures to 'grey scale' (for the printed version should you not opt for colour in print) please submit in addition usable black and white prints corresponding to all the colour illustrations.

Supplementary material published in the online version of papers.

Supplementary material such as additional pictures, computer programs, computer simulations, etc, can be added to a regular paper, and will be published in the online version only.

5. SHORT COMMUNICATIONS

These are concise, but complete descriptions of a limited investigation, which will not be included in a later paper. Examples include descriptive research on seed-germination conditions, plant responses to salinity, animal feeding habits, etc.

Short communications should not exceed 2400 words (six printed pages), excluding references and legends. Submissions should include a short abstract not exceeding 10% of the length of the communication and which summarizes briefly the main findings of the work to be reported. The bulk of the text should be in a continuous form that does not require numbered sections such as Introduction, Materials and methods, Results and Discussion. However, a Cover page, Abstract and a list of Keywords are required at the beginning of the communication and Acknowledgements and References at the end. These components are to be prepared in the same format as used for full-length research papers. Occasionally authors may use sub-titles of their own choice to highlight sections of the text. The overall number of tables and figures should be limited to a maximum of three (i.e. two figures and one table).

6. THINK NOTES

Short, one page notes describing new developments, new ideas, comments on a controversial subject, or comments on recent conferences will also be considered for publication. These notes should be sent directly by e-mail to the Editorial Office (jae@elsevier.com).

7. PROOFS

When your manuscript is received by the Publisher it is considered to be in its final form. Proofs are not to be regarded as 'drafts'.

One set of page proofs in PDF format will be sent by e-mail to the corresponding author, to be checked for typesetting/editing. No changes in, or additions to, the accepted (and subsequently edited) manuscript will be allowed at this stage. Proofreading is solely your responsibility.

A form with queries from the copyeditor may accompany your proofs. Please answer all queries and make any corrections or additions required.

The Publisher reserves the right to proceed with publication if corrections are not communicated.

Return corrections within 2 days of receipt of the proofs. Should there be no corrections, please confirm this.

Elsevier will do everything possible to get your article corrected and published as quickly and accurately as possible. In order to do this we need your help. When you receive the (PDF) proof of your article for correction, it is important to ensure that all of your corrections are sent back to us in one communication. Subsequent corrections will not be possible, so please ensure your first sending is

complete. Note that this does not mean you have any less time to make your corrections, just that only one set of corrections will be accepted.

6. OFFPRINTS

The corresponding author, at no cost, will be provided with a PDF file of the article via e-mail or, alternatively, 25 free paper offprints. The PDF file is a watermarked version of the published article and includes a cover sheet with the journal cover image and a disclaimer outlining the terms and conditions of use.

For any further information please contact the Author Support Department at authorsupport@elsevier.com

ATA DA PROVA PÚBLICA DE DEFESA DE TESE DO ALUNO EMERSON ANTÔNIO ROCHA MELO DE LUCENA, DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL DO CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO.

Às nove horas, do dia trinta e um de julho de dois mil e sete, na sala de aula teórica, do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, do Centro de Ciências Biológicas, realizou-se a prova pública de tese do Doutorando EMERSON ANTÔNIO ROCHA MELO DE LUCENA, intitulada: "FENOLOGIA, BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO E DA REPRODUÇÃO DE PILOSOCEREUS BYLES & ROWLEY (CACTACEAE) NO NORDESTE DO BRASIL". A Banca Examinadora teve como membros titulares os Professores: a Dra. ISABEL CRISTINA SOBREIRA MACHADO, do Departamento de Ciências Farmacêuticas, da Universidade Federal de Pernambuco, o Dr. LEANDRO FREITAS, do Jardim Botânico Rio de Janeiro; a Dra. MARIA DE FÁTIMA AGRA, do Departamento de Botânica, da Universidade Federal da Paraíba; e a Dra. CIBELE CARDOSO DE CASTRO, do Departamento de Ciências Biológicas, da Universidade Federal Rural de Pernambuco e a Dra. ANA VÍRGÍNIA DE LIMA LEITE, do Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco. Como Membro Suplente, a Dra. INARA ROBERTA LEAL, do Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco; e a Dra. MARY JANICE LIMA DOS SANTOS. A Dra. ANDREA PEDROSA HARAND, na qualidade de Vice-Coordenadora do Programa iniciou a sessão apresentando os membros da banca e convidando a Dra. ISABEL CRISTINA SOBREIRA MACHADO para presidir a sessão, na qualidade de orientadora do aluno. A Dra. ISABEL CRISTINA SOBREIRA MACHADO convidou o aluno para fazer a exposição do seu trabalho. Após a apresentação do aluno, a Dra. ISABEL CRISTINA SOBREIRA MACHADO convidou o Dr. LEANDRO FREITAS, para fazer a sua arguição em forma de diálogo. Em seguida, o doutorando foi arguido, também em forma de diálogo, pela Dra. MARIA DE FÁTIMA AGRA. Posteriormente, o doutorando foi arguido em forma de diálogo pela Dra. CIBELE CARDOSO DE CASTRO e finalmente também na forma de diálogo foi arguido pela Dra. ANA VÍRGÍNIA DE LIMA LEITE. Após o término das arguições, a Dra. ISABEL CRISTINA SOBREIRA MACHADO teceu agradecimentos aos membros da banca pelas sugestões, fez alguns comentários sobre o trabalho de seu orientando, e em seguida solicitou aos presentes que se retirassem por alguns instantes para que se procedesse a avaliação do mesmo. Após reunir-se, a Banca Examinadora atribuiu ao Doutorando EMERSON ANTÔNIO ROCHA MELO DE LUCENA, a seguinte menção: "APROVADO", por unanimidade, e face a este resultado o mesmo está apto a receber o grau de Doutor em Biologia Vegetal pela Universidade Federal de Pernambuco. Nada mais havendo a tratar, a sessão foi encerrada às 14:30 h, e para constar como Vice-Coordenadora, EU, ANDREA PEDROSA HARAND, lavrei, datei e assinei esta ATA, que também assinam os demais presentes.

Recife, 31 de julho de 2007.

Isabel Cristina Machado

Castro

Leite

Roberto

Leite

Freitas

Andrea Pedrosa Harand

Emerson Rocha Melo de Lucena