

Dinâmica espaço-temporal de *Melocactus ernestii* subsp. *ernestii* (Cactaceae) no Nordeste do Brasil

FREDERIC MENDES HUGHES^{1,3}, MARCELINO DE LA CRUZ ROT²,
ROBERTO LISBOA ROMÃO¹ e MARINA SIQUEIRA DE CASTRO¹

(recebido: 17 de dezembro de 2010; aceito: 28 de julho de 2011)

ABSTRACT – (Spatio-temporal dynamics of *Melocactus ernestii* subsp. *ernestii* (Cactaceae) in northwestern Brazil): *Melocactus ernestii* Vaupel ssp. *ernestii* occurs in discontinuous outcrops in eastern Brazil. We investigated the spatio-temporal pattern of mortality events and survival of seedlings of *M. ernestii* relationship with plants and perennials, from the use of plots, assigned with the aid of measuring tapes, which were taken the Cartesian coordinates of the centroid of the stages of development, with subsequent analysis of point patterns based on Ripley's K function. Were mapped in plots 686 individuals of *M. ernestii*. The spatial pattern varied depending on the scale of the development stage and degree of weathering of the outcrops. The recruitment events and mortality were spatially structured and influenced by seasonal pulses of rainfall. Seedlings emerged ca. 50 cm from the centroid of adults. From the 136 seedlings monitored for 18 months, 84% died. The results showed that microsites initially effective in the maintenance of seed germination may not be effective in the establishment of seedlings. The magnitude of biotic interactions in stressful environments is species-specific and indicates that a positive association between adult plants and seedling survival is not consistent over time. This type of modeling population allows a better understanding of the role of positive and negative interactions as forces community structure, and may help to understand the complexity of biotic interactions in severe environmental gradients.

Key words - independent labeling model, recruitment, Ripley's K function, spatial structure

RESUMO – (Dinâmica espaço-temporal de *Melocactus ernestii* subsp. *ernestii* (Cactaceae) no Nordeste do Brasil) *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* ocorre em afloramentos rochosos descontínuos no leste do Brasil. O presente estudo investigou o padrão espaço-temporal dos eventos de mortalidade e sobrevivência de plântulas da *M. ernestii* e a relação com as plantas perenes, a partir da utilização de parcelas, alocadas com auxílio de trenas, onde foram tomadas as coordenadas cartesianas do centróide dos estádios de desenvolvimento, com posterior análises de padrões de ponto baseado na função K de Ripley. Foram mapeados nas parcelas 686 indivíduos da *M. ernestii*. O padrão espacial variou em função da escala, do estágio de desenvolvimento e do grau de intemperização dos afloramentos. Os eventos de recrutamento e mortalidade foram espacialmente estruturados e influenciados por pulsos de precipitação sazonais. As plântulas emergiram a ca. 50 cm do centróide dos adultos. Das 136 plântulas monitoradas em 18 meses, 84% morreram. Os resultados mostraram que microsítios inicialmente eficazes na manutenção de sementes e promotores da germinação não necessariamente podem ser eficazes para o estabelecimento das plântulas. A magnitude das interações bióticas em ambientes estressantes é espécie-específica e indica que associação positiva entre plantas adultas e sobrevivência de plântulas não é consistente com o tempo. Este tipo de modelagem populacional permite melhor compreensão sobre o papel das interações positivas e negativas como forças estruturadoras de comunidades e pode ajudar a entender a complexidade das interações bióticas em gradientes ambientais severos.

Palavras-chave - estrutura espacial, função K de Ripley, modelo de marcas independentes, recrutamento

Introdução

O gênero *Melocactus* Link & Otto está inserido na família Cactaceae, uma das mais distintas famílias de plantas do Novo Mundo (Hunt *et al.* 2006), e é constituído de um total de 36 espécies (Anderson 2001). O centro de

diversidade foi proposto para o Estado da Bahia (Rizzini 1982, Ritz *et al.* 2007), com 18 táxons endêmicos de um total de 22 espécies e subespécies reconhecidas para o estado (Taylor & Zappi 2004), muitas destas (ca. 45%) ameaçadas de extinção (IUCN 2009).

A distribuição e demografia dos cactos é afetada por múltiplos fatores que interatuam em diferentes escalas de espaço e tempo (Flores *et al.* 2004, Colaço *et al.* 2006, Méndez *et al.* 2006, Munguía-Rosas & Sosa 2008, Peters *et al.* 2008). Essas interações espaço-temporais são dinâmicas e podem mudar dependendo do estágio de desenvolvimento e da história de vida da planta ou da

-
1. Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, 44031-460 Feira de Santana, BA, Brasil.
 2. Universidade Politécnica de Madrid, Departamento de Biología de Plantas, 28040 Madrid, Espanha.
 3. Autor para correspondência: fmhughes@ufmg.br

severidade abiótica e que geram flutuação na densidade populacional em função tanto de processos dependentes da densidade quanto estocásticos ou independentes da densidade (Ruedas *et al.* 2000, Chu *et al.* 2008, De la Cruz *et al.* 2008).

Estudos envolvendo Cactaceae mostram que plantas adultas e arbustos favorecem a germinação e estabelecimento de novos indivíduos de cactos na população pelas modificações nas propriedades do solo e condições microclimáticas, *i.e. nurse plants* ou plantas berçário (Flores & Jurado 2003, López & Valdivia 2007, Larrea-Alcázar & Soriano 2008). Embora associações entre cactos e plantas perenes tenham sido documentadas (Franco & Nobel 1989, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Arriaga *et al.* 1993, Reyes-Olivas *et al.* 2002, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004, Godínez-Álvarez *et al.* 2005, Larrea-Alcázar & Soriano 2008), a importância destas associações na distribuição espacial de cactos globosos é pouco estudada (Mandujano *et al.* 2002, Reyes-Olivas *et al.* 2002, Larrea-Alcázar & Soriano 2008).

Algumas espécies de cactos toleram o estresse imposto pela radiação solar direta e se estabelecem em espaços abertos, uma vez que o recrutamento também é facilitado por elementos do microrrelevo tais como pedras, buracos ou fendas, denominados de *nurse objects* (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Reyes-Olivas *et al.* 2002, Flores & Jurado 2003, Munguía-Rosas & Sosa 2008). Cactos globulares ocorrem em microhabitats sob arbustos e também são capazes de se estabelecer em áreas abertas, sugerindo que a associação positiva entre cactos e plantas perenes é facultativa (Mandujano *et al.* 2002, López & Valdivia 2007, Larrea-Alcázar & Soriano 2008).

O cacto globoso *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* ocorre exclusivamente no leste do Brasil desde o NE de Minas Gerais até os Brejos de Altitude nos estados de Pernambuco e Paraíba, com populações disjuntas em *inselbergs* gnáissicos e rochas cristalinas e areníticas circundadas por matriz de Caatinga arbórea consistindo predominantemente de vegetação xerófila (Taylor & Zappi 2004).

O presente trabalho focou no estudo da demografia, associação espacial e temporal entre *M. ernestii* em diferentes estádios de desenvolvimento e entre os cactos e as plantas perenes para determinar níveis da estrutura espacial e os eventos de recrutamento e mortalidade. As hipóteses levantadas foram: (1) Flutuações na densidade populacional de *M. ernestii* são determinadas por eventos sazonais de precipitação e não são regulados por processos dependentes da densidade, (2) Há uma

mudança na estrutura espacial dos diferentes estádios de desenvolvimento de *M. ernestii*, (3) As plantas adultas de *M. ernestii* facilitam o recrutamento e estabelecimento de suas plântulas, (4) Plântulas de *M. ernestii* estão associadas positivamente com as plantas perenes, (5) Os eventos de sobrevivência e mortalidade de *M. ernestii* estão estruturados espacialmente.

Material e métodos

Área e espécie de estudo – *M. ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* é amplamente distribuída no leste do Brasil (Taylor & Zappi 2004). É uma planta suculenta, com forma globular e com um cefálio terminal cilíndrico em adultos. A floração e frutificação ocorrem de forma contínua ao longo do ano, mas com picos sazonais da produção; o sistema reprodutivo é misto, representado por baixos níveis de autogamia e elevada produção de frutos e sementes por polinização cruzada; os beija-flores são os principais vetores de pólen; frutos e sementes são dispersos por lagartos territoriais, como, por exemplo, *Tropidurus semitaeniatus* Spix, 1825 (Fonseca *et al.* 2008, Hughes 2009).

O estudo foi conduzido em um fragmento de floresta estacional decidual, dentro dos domínios morfoclimáticos do bioma Caatinga (IBGE 1993, Juárez & Liu 2001), com enclaves de afloramentos rochosos areníticos com distintos níveis de desgaste, no município de Nova Itarana, Bahia, Brasil (12°57' S, 39°55' W; 525 m). Durante o mapeamento dos três afloramentos encontrados, as parcelas foram categorizadas com base nos percentuais de solo: < 25%, ligeiramente intemperizado, entre 25% e 50% moderadamente intemperizado e > 50%, muito intemperizado; 1/3 das parcelas foram enquadradas em uma ou outra categoria mencionada perfazendo 43,9% de solo na área de estudo. A tipologia climática da região varia de semi-árido e subúmido a seco, com temperatura média de 25 °C e a precipitação média anual é de aproximadamente 700 mm; a estação chuvosa ocorre de novembro a abril (Inmet 2009). Esta região é uma área prioritária para conservação da biodiversidade do bioma caatinga, apresentando fragmentos de mata seca e afloramentos rochosos preservados com elevado número de endemismos (MMA 2004).

Padrão espacial – Foram estabelecidas sete parcelas contíguas de 10 × 10 m e duas outras parcelas em afloramentos menores: uma de 10 × 10 m e outra de 15 × 15 m (Parcela “B”) englobando totalmente os afloramentos. Dentro de cada parcela foram registradas as coordenadas do centróide de cada planta em relação aos eixos das parcelas e também os seus diâmetros. Os indivíduos foram classificados de acordo com o tamanho e morfologia de plântulas (< 50 mm de diâmetro), juvenis (≥ 50 mm) e adultos (com cefálio). As nove parcelas foram agrupadas para avaliar o padrão espacial em uma ampla área de 40 × 40 m – englobando as sete parcelas contíguas, 70 × 70 m – a parcela anterior mais a de

15 × 15 m e 90 × 90 m – todas as nove parcelas. Ajustaram-se os eixos cartesianos (x; y) das parcelas agrupadas para se ter valores dos pares coordenados compreendidos na mesma área amostral evitando duplicidade de pontos e compondo desse modo uma matriz de estrato arbóreo com ilhas de afloramentos.

Aspectos demográficos – Foi selecionada aleatoriamente uma parcela para acompanhar todos os indivíduos de *M. ernestii* em 18 meses (censo mensal de julho de 2007 a dezembro de 2008). Foram registradas as coordenadas de todas as plantas perenes encontradas e os casos de recrutamento, crescimento, mortalidade e sobrevivência de *M. ernestii*.

Análises estatísticas – Após constatação da normalidade e homogeneidade pelos testes Shapiro-Wilk e Bartlett a partir dos resíduos na ANOVA, foram realizados testes comparativos das médias (Tukey, $P < 0,05$) entre o grau de intemperismo do afloramento rochoso (*i.e.* categorias relativas aos percentuais de solo nas parcelas estudadas) e o número de indivíduos em cada estágio de desenvolvimento (*i.e.* plântula, juvenil, adulto e todas as categorias em conjunto). A hipótese nula estabelecida foi a de ausência de dependência dos estádios da espécie ao espaço colonizado.

Aspectos demográficos – Foram conduzidas análises de correlação de Spearman e testes de Wilcoxon ($H_0: m_+ = m_-$) entre a sobrevivência e a mortalidade total mensal de plântulas de *M. ernestii* e a precipitação média mensal, temperatura e umidade (Inmet 2009), para verificar as interrelações entre variáveis climáticas e demográficas e se as flutuações na densidade populacional ocorriam além desses níveis (*i.e.* primeira hipótese).

Padrão espacial de distribuição – O padrão de distribuição espacial nos estádios de desenvolvimento de *M. ernestii* em separado (análise univariada) e entre as fases (análise bivariada) (*i.e.* segunda hipótese) foi determinado utilizando a função K de Ripley (Ripley, 1977). A função K calcula todas as distâncias entre todas as plantas em um mapa de pontos para investigar o padrão espacial. De maneira simplificada, o processo consiste de um círculo de raio t centrado em cada planta, onde o número de vizinhos presentes dentro da área do círculo é contado: variando o raio é possível detectar o padrão espacial em escalas diferentes. Esta flexibilidade na escala de distâncias é que difere substancialmente a função K de outras ferramentas usadas (De la Cruz *et al.* 2008).

Para facilitar a visualização e interpretação dos resultados, foi utilizada a função $L(t) = (K(t)/\pi)^{1/2-t}$, uma forma linearizada da função K como sugerido por Ripley (1977). Para avaliar a segunda hipótese (*i.e.* diferença entre o padrão espacial das fases de desenvolvimento), a hipótese nula de Completa Aleatoriedade Espacial (CSR) para a função univariada foi assumida e testada através de simulações de Monte Carlo, construindo intervalos de confiança através dos maiores e menores valores da Função K para cada simulação e para cada escala de distância.

Para a análise de padrões entre os pares de estádios de desenvolvimento de *M. ernestii* e entre as plantas perenes, foi empregado um estimador bivariado $L_{1,2}$ derivado da função K de Lotwick & Silverman (1982) para testar a hipótese assumida para Completa Independência Espacial (CSI). Este estimador mede a dependência espacial entre dois padrões espaciais (p.e. se plântulas estão associadas positivamente ou negativamente pela presença de adultos). Se $L_{1,2}(t) = 0$, os padrões são independentes; valores positivos e negativos de $L_{1,2}(t)$ indicam associação espacial positiva e negativa, respectivamente (De la Cruz *et al.* 2008).

Espacializando sobrevivência e mortalidade – As análises dos padrões espaciais de mortalidade e sobrevivência das plântulas em relação aos outros estádios de desenvolvimento (*i.e.* terceira hipótese) e perenes (*i.e.* quarta hipótese) foram realizadas com o modelo nulo de rotulagem independente desenvolvido por De la Cruz *et al.* (2008). Existem modelos nulos para muitas análises multivariadas de padrão de pontos, os quais são muito restritivos quanto ao tipo de pergunta que podem ajudar a resolver, porque não é possível testar se as associações positivas ou negativas entre os dois padrões (p.e. mortalidade e sobrevivência das plântulas) podem ser mediadas por um terceiro padrão (p.e. seca). Essa informação é útil para revelar os mecanismos que determinam as causas e os padrões espaciais e temporais da mortalidade de plântulas (De la Cruz *et al.* 2008). Para facilitar a visualização e interpretação dos resultados foi utilizada a forma linearizada da função K: $L(L_{1,2}^*[t] = \{K_{1,2}^*[t] / \pi\}^{1/2-t})$.

A quinta hipótese foi testada a partir da diferença na intensidade de agrupamento (*i.e.* se as plântulas mortas eram mais ou menos estruturadas que as plântulas vivas) com a diferença $K_1(t) - K_2(t)$. Para o mesmo fim foi testado se os pontos de cada padrão foram circundados por pontos de uma mesma marca com maior ou menor frequência do que o esperado com as diferenças $K_1(t) - K_{1,2}^*(t)$ e $K_2(t) - K_{1,2}^*(t)$. O efeito espécie-específico exercido por plantas adultas e perenes no destino de plântulas vivas e mortas de *M. ernestii* foi avaliado pela função bivariada $K_{1,2}^*$ (De la Cruz *et al.* 2008).

Em todos os testes realizados foram utilizados intervalos de confiança de 95%. Estes foram construídos a partir dos maiores e menores valores da função K computada em 999 simulações do modelo nulo selecionado. Análises estatísticas e padrão espacial foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team 2007).

Resultados

Aspectos demográficos – Foram detectados 686 indivíduos de *M. ernestii* em uma área de 1.025 m² (densidade média total de 0,67 plantas m⁻²), com grande variação no número de indivíduos entre as parcelas estudadas. Esta variação tem uma forte relação com o grau de intemperismo dos afloramentos rochosos,

evidenciada pelos valores da ANOVA: plântula ($F_{3,634} = 22,050$, $P = 0,003$), juvenis ($F_{3,247} = 17,775$, $P = 0,005$), adultos ($F_{3,470} = 31,530$, $P = 0,001$) e todas as categorias combinadas ($F_{3,1411} = 61,907$, $P = 0,0001$). Em geral, as parcelas apresentaram maior número de indivíduos em afloramentos menos intemperizados (tabela 1).

Tabela 1. Valores médios do número de indivíduos entre os estádios de desenvolvimento encontrados nas nove parcelas. (X) afloramento pouco intemperizado, (Y) moderadamente intemperizado e (Z) muito intemperizado (CV (%) = coeficiente de variação).

Table 1. Mean values for the number of individuals among stages of development found in nine plots. (X) little weathered outcrop, (Y) and moderately weathered (Z) very weathered (CV (%) = coefficient of variation).

Tratamentos	Plântula	Juvenil	Adulto	Todos
X	32,33 ^a	12,33 ^a	28,33 ^a	73,00 ^a
Y	8,33 ^b	3,33 ^b	7,33 ^b	17,00 ^c
Z	28,67 ^a	11,33 ^a	8,67 ^b	48,33 ^b
Média Geral	23,11	9,00	14,78	46,11
CV (%)	55,94	54,81	79,55	60,87

Letras diferentes sobrescritas na mesma linha indicam diferença estatística da média pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

Different superscript letters in the same line indicate statistically different means by Tukey's test ($P < 0.05$).

Eventos de sobrevivência e mortalidade – Foram registrados 165 indivíduos de *M. ernestii* na parcela em 18 meses estudados, dos quais 117 morreram mais frequentemente na fase de plântulas (75,90%), seguido por juvenis (13,76%) e adultos (10,34%). Das 136 plântulas georreferenciadas, 114 morreram, representando 83,82% do total.

As análises de Wilcoxon dos valores de mortalidade em relação à estação seca e chuvosa apresentaram maior ocorrência deste evento no período seco ($Z = -2,375$, $P = 0,005$). Não houve mudança na estrutura da população em relação aos adultos e juvenis, mas a flutuação dos valores de densidade foi devido ao número de plântulas na população recrutadas em diferentes momentos durante os meses de acompanhamento.

Os eventos de mortalidade ocorreram nas plântulas com diâmetro ≤ 30 mm, como resultado das flutuações ambientais: meses consecutivos de baixa ou nenhuma precipitação ($r_s = -0,753$, $P = 0,007$). O recrutamento de novas plântulas na população foi significativamente

correlacionada com a umidade ($r_s = 0,817$, $P = 0,002$) e sempre ocorreu após pulsos de precipitação.

Padrão espacial univariado – A função K de Ripley calculada para todos os indivíduos de *M. ernestii* rejeitou a hipótese nula de Completa Aleatoriedade Espacial (CSR) em todas as parcelas (figura 1 a-d), embora as intensidades sejam diferentes, com picos de agregação observados entre as escalas de distâncias em todos os casos. Na parcela G o padrão aleatório foi evidenciado apenas acima de 2,00 m; as demais parcelas apresentaram padrão agregado em todas as escalas, mas com pico de agrupamento em 0,50 m. A parcela F, com ausência de plantas, não foi incorporada nas análises. As plantas nas parcelas H – L foram dispostas em agregados em todas as escalas.

O padrão espacial do estágio adulto variou entre aleatório e agregado nas parcelas e escalas monitoradas (figura 1 e-h). As plantas no estágio adulto na parcela G estavam agregadas entre 0,50-1,00 m e dispostas de modo aleatório nas demais escalas. Na parcela I os indivíduos adultos estavam distribuídos de forma aleatória nas escalas, no entanto nas parcelas H e J – L estavam agregados em todas as escalas.

A estruturação espacial do estágio juvenil (figura 1 i-l) se apresentou variável nas parcelas avaliadas: completamente aleatório na parcela C (figura 1 k) e com níveis de agregação apenas a pequena escala nas demais parcelas, com destaque para parcela D (figura 1 l) com maior intensidade de agregação que as demais. Esse padrão de agregação pode ser interpretado como perfil de agrupamentos evidentes, uma vez que a função, que é cumulativa, encontra cada vez mais indivíduos até 1,00 m e, após esta escala, a relativa ausência de indivíduos produz a queda na curva (figura 1 l). As parcelas E-H, com ausência de plantas neste estágio, inviabilizaram as simulações. Nas parcelas I – L a CSR foi rejeitada em todas as escalas.

O padrão espacial do estágio plântula, embora em outra escala e intensidade, foi predominantemente agregado (figura 1 m-p). Neste estágio, após a marca de 0,50 m de distância, há uma diminuição dos valores da função. Embora o padrão agregado esteja claro para as plântulas, o perfil de distribuição deste estágio é mais complexo, pois apresenta picos distintos de agrupamentos (figura 1 n, p), o que representa núcleos distintos de agregação nestas parcelas. Nas demais parcelas (E, G-L) a hipótese CSR foi rejeitada em todas as escalas.

Quando analisamos as parcelas de dimensões maiores que 100 m² (J, K e L) nos diferentes estádios de desenvolvimento de *M. ernestii*, a curva da função apresenta comportamento similar ao encontrado na

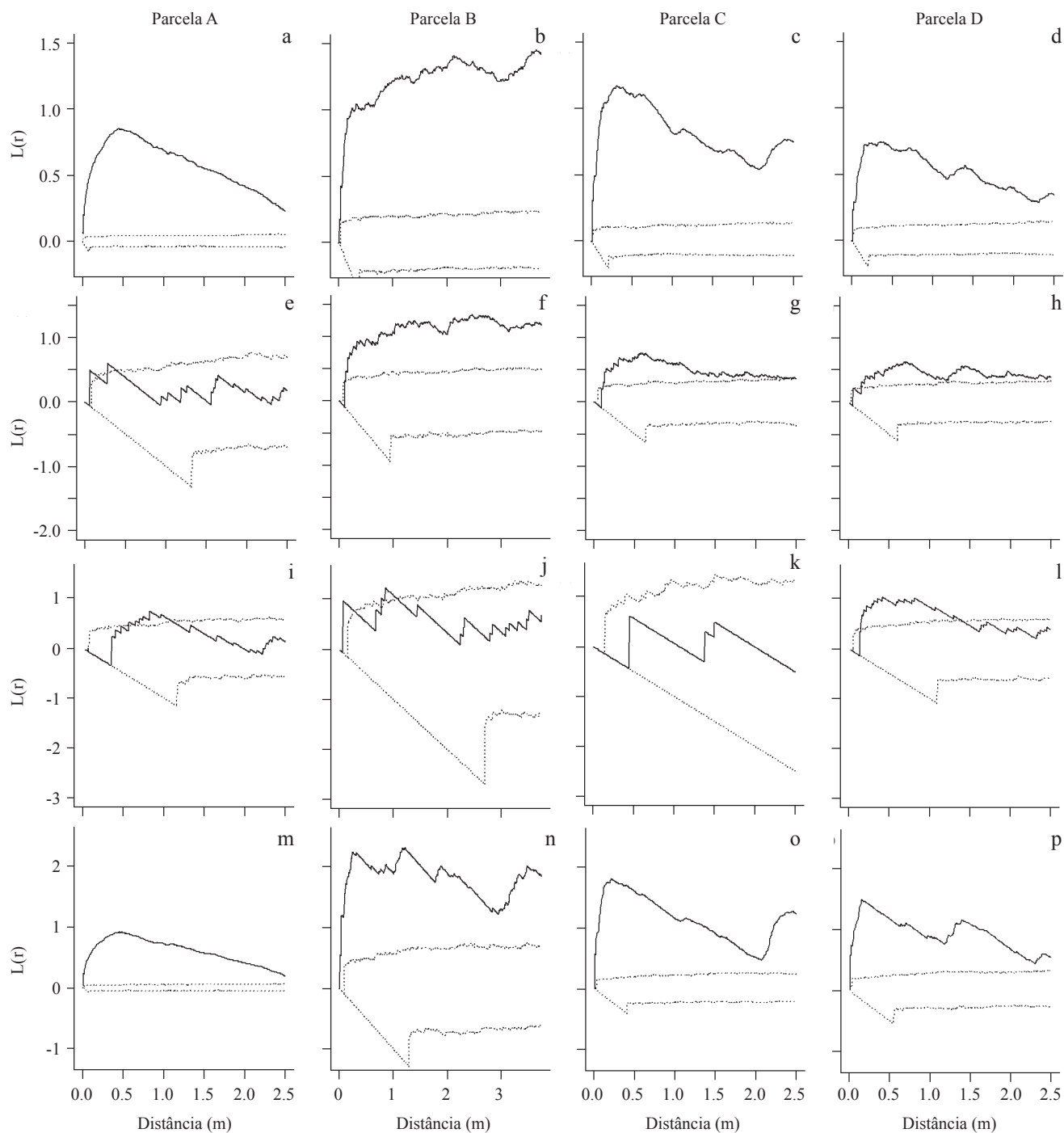


Figura 1. Padrão espacial de *M. ernestii* subsp. *ernestii* em diferentes parcelas e escalas, descrito pela função $L_{(t)}$: todos os indivíduos (a-d), adultos (e-h), juvenis (i-l) e plântulas (m-p). Linhas pontilhadas representam os limites dos intervalos de confiança para a hipótese de CSR, geradas a partir de 999 simulações. Linhas sólidas representam a função univariada $L_{(t)}$ observada para círculos de $t = 2,5$ m com 95% de significância. O valor de $L_{(t)}$ acima do envelope de confiança indica agrupamento, valores dentro do envelope aleatoriedade, e valores abaixo do envelope indicam regularidade.

Figure 1. Spatial pattern of *M. ernestii* ssp. *ernestii* in different plots and scales, described by the function $L_{(t)}$: all individuals (a-d), adult (e-h), juveniles (i-l) and seedlings (m-p). Dashed lines represents the limits of the confidence intervals for the hypothesis of CSR, generated from 999 simulations. The solid lines represent the univariate function $L_{(t)}$ observed for circles $t = 2.5$ m with 95% significance. The value of $L_{(t)}$ above the confidence envelope indicate clustering, values within the envelope of randomness, and below the envelope indicate regularity.

Figura 1b, não sendo possível identificar em quais escalas os agrupamentos são mais evidentes.

Padrão Espacial Bivariado – As plântulas e adultos de *M. ernestii* estão associados positivamente entre 0-0,80 m nas parcelas analisadas, mas com diferença na intensidade de agrupamento (figura 2 a-d). Fato semelhante ocorre na relação entre plântulas e juvenis, mas com ausência de associação nas escalas abaixo

de 0,40 m (figura 2 e, g-h), com exceção da parcela B (figura 2 f) com a hipótese de CSI aceita em todas as escalas. Os padrões entre juvenis e adultos apresentaram associação espacial em pequena escala (de 0 a 0,70 m; figura 2 j-l), com exceção da parcela A, sem associação positiva a curta distância (figura 2 i). As demais parcelas analisadas apresentaram padrão similar ao encontrado nas parcelas demonstradas na figura 2, com exceção da parcela I, na qual a relação entre juvenis e adultos e entre

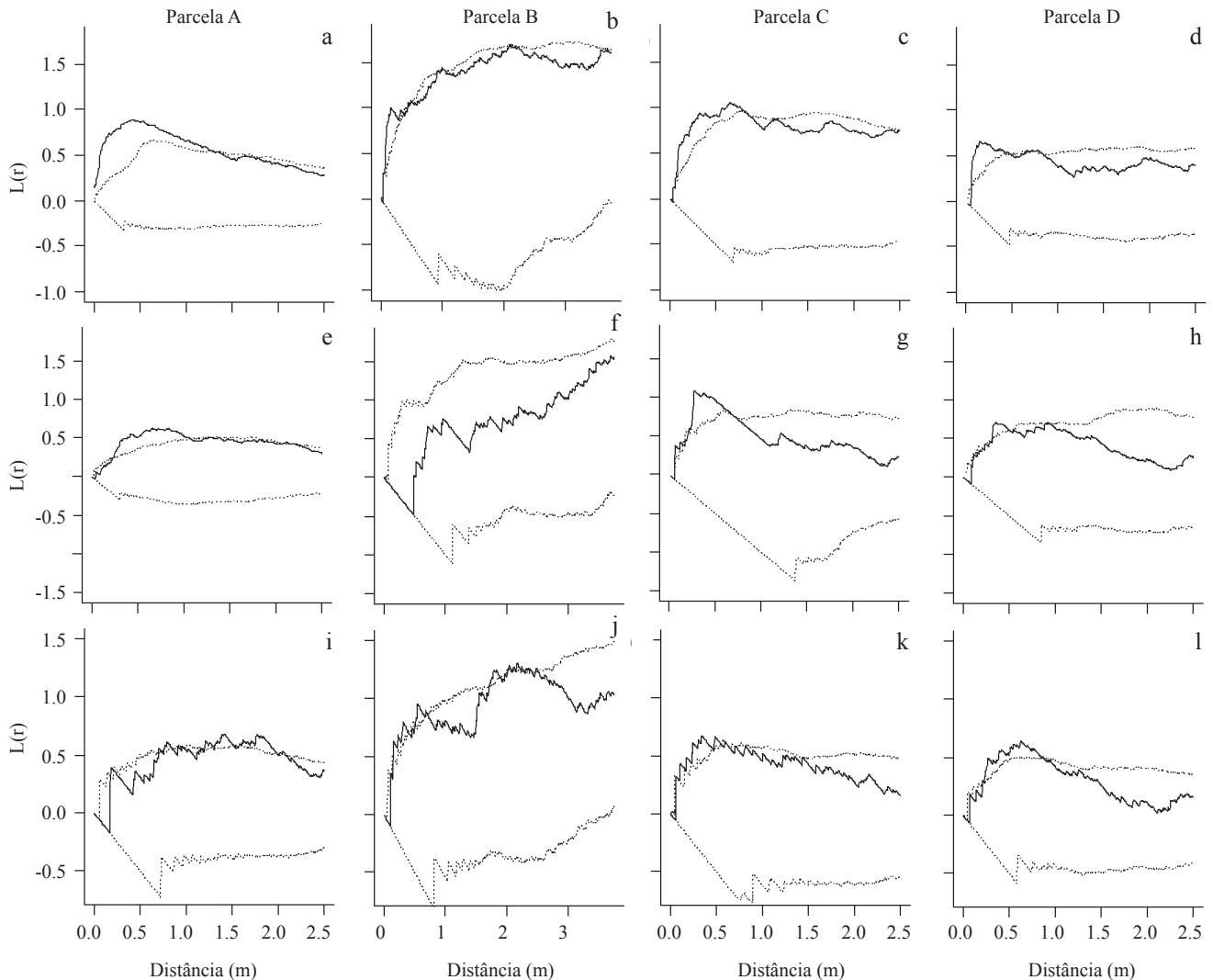


Figura 2. Padrão espacial de *M. ernestii* subsp. *ernestii* em diferentes escalas descrito pela função $L_{1,2}$: plântula com adultos (a-d), plântulas com juvenis (e-h) e juvenis com adultos (i-l). Linhas pontilhadas representam os limites dos intervalos de confiança para a hipótese de CSI, geradas a partir de 999 simulações. Linhas sólidas representam a função bivariada $L_{1,2}$ observada para círculos de $t = 2,5$ m com 95% de significância. O valor de $L_{1,2}$ acima do envelope de confiança indica agrupamento, valores dentro do envelope aleatoriedade, e valores abaixo do envelope indicam regularidade.

Figure 2. Spatial pattern of *M. ernestii* ssp. *ernestii* at different scales described by the function $L_{1,2}$: seedling with adult (a-d), juvenile with seedling (e-h) and juvenile with adults (i-l). Dotted lines represent the limits of the confidence intervals for the hypothesis of CSI, generated from 999 simulations. Solid lines represent the bivariate function $L_{1,2}$ circles observed for $t = 2.5$ m with 95% significance. The value of $L_{1,2}$ above the confidence envelope indicate clustering, values within the envelope of randomness, and below the envelope indicate regularity.

juvenis e plântulas permitiu que se aceitasse a hipótese de Completa Independência Espacial (CIS) em todas as escalas. As parcelas J – L (> 100 m²) apresentaram pico de agregação entre 0 a 2,0 m e acima de 5 m para as análises bivariadas.

Não houve associação entre plantas adultas da *M. ernestii* georeferenciadas na parcela A e as demais perenes (figura 3 a-d). Padrão semelhante foi encontrado na relação entre juvenis (figura 3 g-h), no entanto,

apresentando associação positiva com *Aspidosperma pyriforme* Mart. (Apocynaceae) entre 0,80-1,40 m (figura 3 e) e *Jatropha ribifolia* (Pohl) Baill. (Euphorbiaceae) em pequena escala (figura 3 f). As plântulas de *M. ernestii* apresentaram associação positiva à escala 0,20-0,50 m com *Loasa rupestris* Gard. (Loaseaceae) (figura 3 l) e a 1,25-2,20 m com *Aechmea lingulata* (L.) Baker (Bromeliaceae) (figura 3 l), mas não houve associação com *A. pyriforme* e *J. ribifolia* (figura 3 i-j).

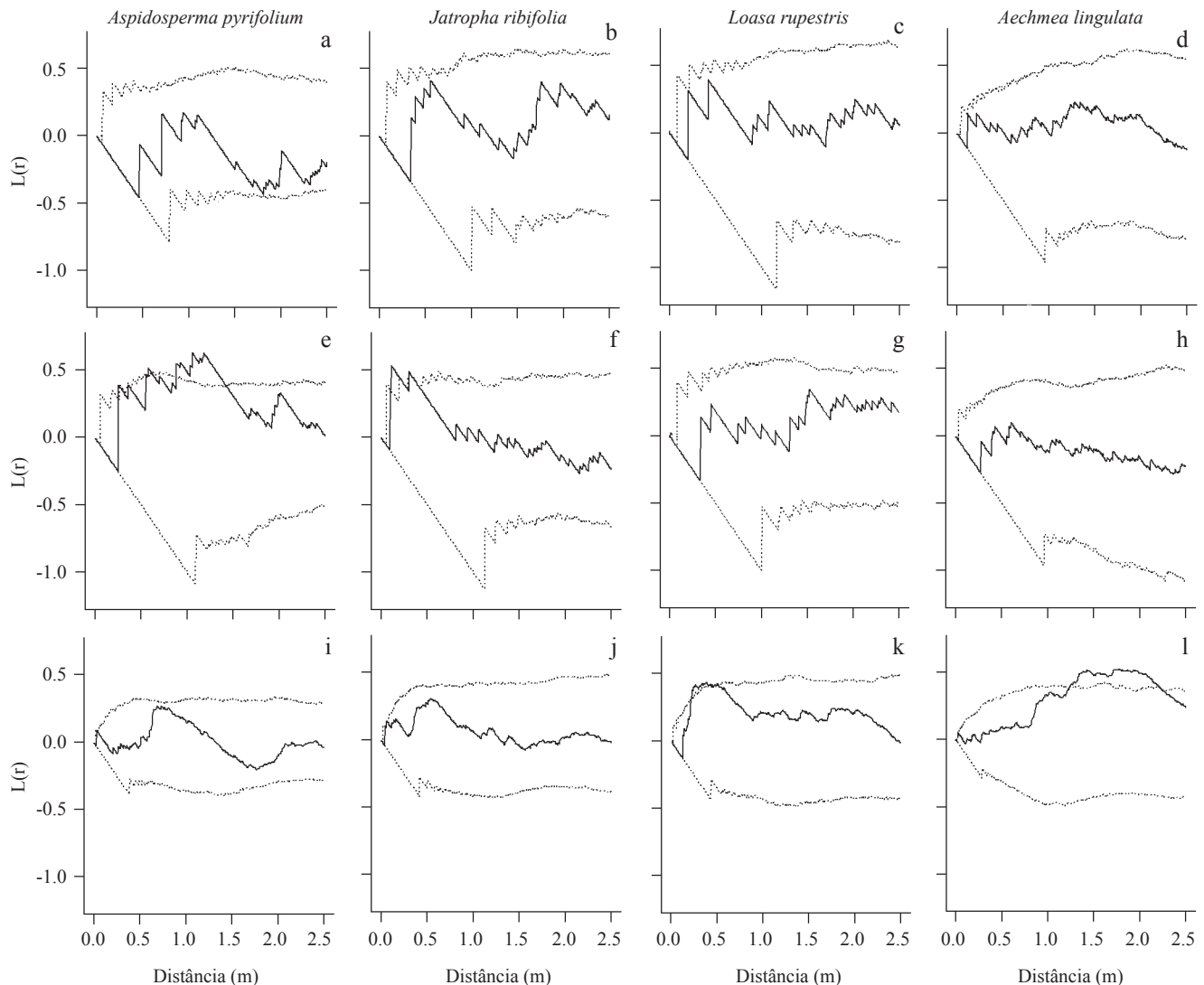


Figura 3. Padrão espacial, em diferentes escalas, descrito pela função $L_{1,2}$ das plantas perenes *A. pyriforme* (a, e, i), *J. ribifolia* (b, f, j), *L. rupestris* (c, g, k) e *A. lingulata* (d, h, l) e dos estádios de desenvolvimento de *M. ernestii* subsp. *ernestii* amostrados na parcela A: adultos (a-d), juvenis (e-h) e plântulas (i-l). Linhas pontilhadas representam os limites dos intervalos de confiança para a hipótese de CSI, geradas a partir de 999 simulações. Restante da legenda como na Figura 2.

Figure 3. Spatial pattern at different scales, described by the function $L_{1,2}$ of perennials *A. pyriforme* (a, e, i), *J. ribifolia* (b, f, j), *L. rupestris* (c, g, k) and *A. lingulata* (d, h, l) and developmental stages of *M. ernestii* ssp. *ernestii* sampled in plot A: adults (a-d), juvenile (e-h) and seedlings (i-l). Dotted lines represent the limits of the confidence intervals for the hypothesis of CSI, generated from 999 simulations. Remainder of legend as in Figure 2.

Espacialização dos Eventos de Mortalidade e Sobrevivência – A diferença entre o padrão de sobrevivência e mortalidade mostra que esta é mais agrupada que a primeira (*i.e.* diferença negativa; figura 4a). Por meio dos testes de segregação constatou-se que os índices não diferiram do esperado, portanto os casos de sobrevivência das plântulas de *M. ernestii* apresentam padrão aleatório em todas as escalas

(figura 4b). Já os índices para a mortalidade das plântulas mostram que estas foram circundadas por plântulas mortas mais do que o esperado em todas as escalas (figura 4c), o que confirma a separação espacial de ambos os fenômenos (sobrevivência e mortalidade).

A associação espacial da sobrevivência e mortalidade de plântulas de *M. ernestii* com indivíduos

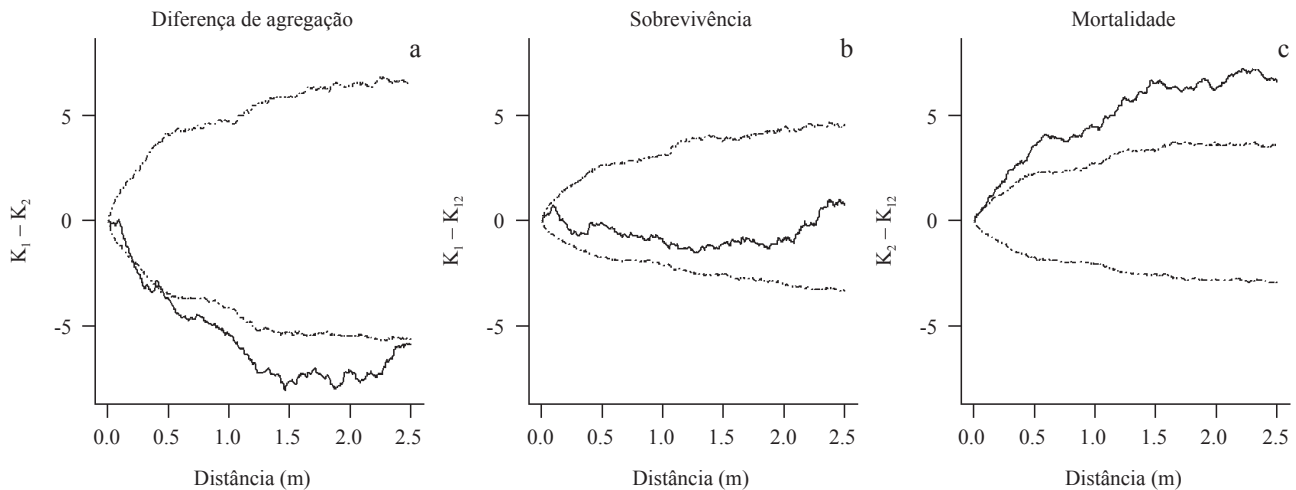


Figura 4. Diferença entre o padrão espacial de sobrevivência e mortalidade de plântulas de *M. ernestii* subsp. *ernestii* em um censo mensal de julho de 2007 a dezembro de 2008. K_1 : função K univariada para o padrão de sobrevivência, K_2 : função K univariada para o padrão de mortalidade, e K_{12} : função K bivariada para o padrão de sobrevivência e mortalidade. (a) Rejeição entre K_1 e K_2 . (b) Aleatoriedade entre K_1 e K_{12} . (c) Agregação entre K_2 e K_{12} . Linhas sólidas representam a diferença e as linhas pontilhadas a significância da função do padrão de distribuição, computado com 999 simulações das marcas aleatórias “sobrevivência” e “mortalidade”. Em todos os casos, a diferença esperada na hipótese nula de rotulagem aleatória é 0. Valores da função acima da linha superior do envelope de confiança indicam agrupamento, valores dentro do envelope aleatoriedade, e valores abaixo da linha inferior do envelope repulsão.

Figure 4. Difference between the spatial pattern of survival and mortality of seedlings of *M. ernestii* ssp. *ernestii* on a monthly census in July 2007 to December 2008. K_1 : univariate K function for the pattern of survival, K_2 : univariate K function for the pattern of mortality, and K_{12} : bivariate K function for the pattern survival and mortality. (a) Rejection of K_1 and K_2 . (b) Randomness between K_1 and K_{12} . (c) Aggregation between K_2 and K_{12} . Solid line represents the observed difference and the dashed lines the significance of the standard distribution function, computed with 999 simulations of random marks “survival” and “mortality.” In all cases, the expected difference in under the null hypothesis of random labeling is 0. Function values above the upper confidence envelope indicate clustering, values within the envelope of randomness, and values below the lower envelope repulsion.

adultos da comunidade variou com a espécie de planta considerada (figura 5). A sobrevivência de plântulas apresentou associação negativa acima de 0,25 m com adultos e juvenis em conjunto (figura 5a), ao passo que a mortalidade teve associação positiva aproximadamente na mesma escala (figura 5b). Esta relação espacial e temporal se manteve quando associamos a sobrevivência e mortalidade de plântulas com o estágio adulto (figura

5c-d) e o estágio juvenil (figura 5e-f). A relação com as demais espécies perenes em conjunto não foi significativa (figura 5g-h), o mesmo ocorrendo com *A. pyriformis* (figura 5i-j) e *A. lingulata* (figura 5o-p). A sobrevivência de plântulas da *M. ernestii* foi associada positivamente com *J. ribifolia* a 0,40-0,50 m e 0,90-1,70 m (figura 5k-l) e com *L. rupestris* acima de 1,00 m (figura 5 m-n).

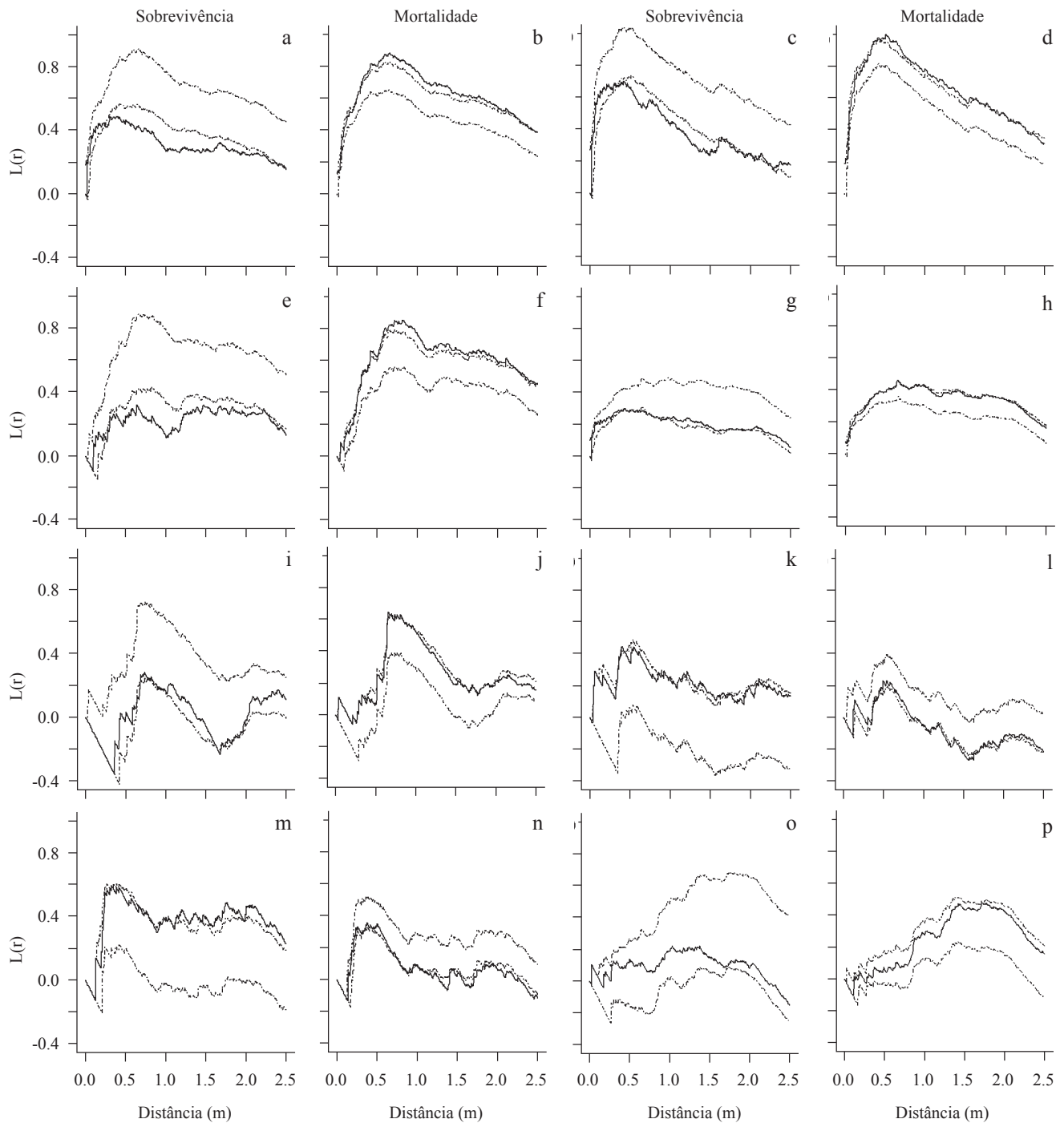


Figura 5. Mudanças temporais da relação espacial entre: adultos e juvenis (a-b), adultos (c-d), juvenis (e-f), todas as plantas perenes (g-h), *A. pyriformis* (i-j), *J. ribifolia* (k-l), *L. rupestris* (m-n) e *A. lingulata* (o-p) com a sobrevivência e mortalidade de plântulas de *M. ernestii* subsp. *ernestii*. O valor significativo esperado na aceitação da hipótese de rotulagem independente ocorre nas escalas onde a função observada L_{12} não excede o envelope simulado.

Figure 5. Temporal shifts of the spatial relationship between: adult and juvenile (a-b), adults (c-d), juveniles (e-f), all perennials (g-h), *A. pyriformis* (i-j), *J. ribifolia* (k-l), *L. rupestris* (m-n) and *A. lingulata* (o-p) and survival and mortality of *M. ernestii* ssp. *ernestii* seedlings. Significant departures from the expected values under the hypothesis of independent labeling occur at scales where the observed L_{12} function exceeds the simulated envelopes.

Discussão

Fatores ambientais e demográficos – O estabelecimento de muitas espécies de plantas apresenta-se frequentemente sob plantas adultas de outras espécies (Ellner & Shmida 1981), o que tem sido considerado um tipo de facilitação de grande importância na determinação da estrutura de comunidades de plantas de ambientes áridos (Callaway 2007). Desta forma, as sementes dispersas a longa distância podem ser ineficientes quando o ambiente mais favorável é localizado próximo à planta-mãe e a distribuição de ambientes similares é imprevisível (Ellner & Shmida 1981, Escudero *et al.* 2005, Méndez *et al.* 2006, De la Cruz *et al.* 2008).

O elevado número de sementes produzidas e a sobrevivência de plântulas de cactos em períodos favoráveis conduz a um padrão de distribuição espacial agregado, como observado em espécies de zonas áridas e semi-áridas (Flores-Martínez *et al.* 1994, Leirana-Alcocer & Parra-Tabla 1999). No entanto, isto não implica no incremento de indivíduos em populações naturais de *M. ernestii*, com valores elevados de mortalidade (83,82%) em plântulas, fortemente influenciados pelos baixos valores de precipitação durante a estação seca (Godínez-Álvarez *et al.* 2005). Adicionalmente, os baixos valores de sobrevivência das plântulas com diâmetro ≤ 30 mm em *M. ernestii* determinam que a dinâmica populacional desta espécie dependa da sobrevivência dos adultos (Méndez *et al.* 2004).

O padrão de pulso de precipitação é o fator direcionador e dominante dos processos biológicos em escala temporal e espacial em ambientes áridos e semi-áridos, afetando a dinâmica dos processos do solo e populações de plantas (Drezner & Lazarus 2008). As mudanças na disponibilidade da água têm sido sugeridas como o mais importante fator mediador da facilitação e competição em ambientes semi-áridos (Maestre *et al.* 2005).

O estudo demográfico em *M. ernestii* detectou decréscimo da mortalidade na medida em que as plantas incorporam fitomassa e aumentam de tamanho, similar ao encontrado por Esparza-Olguín *et al.* (2002) para a cactácea *Neobuxbaumia macrocephala* (Weber ex Schum.) Dawson. Uma vez alcançado um diâmetro > 30 mm, aumentam as chances de sobrevivência das plântulas em *M. ernestii*. Muitos cactos colunares (p.e. *Neobuxbaumia* Backeb., *Carnegiea gigantea* Britton & Rose, *Lophocereus schottii* Englem.) apresentam valores muito elevados de mortalidade, próximo dos 100%, durante os primeiros anos de vida (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet

2004). Ruedas *et al.* (2000) consideram que a diferença entre a densidade dos estádios de desenvolvimento pode indicar a ação dos efeitos estocásticos ambientais independentes da densidade, em fases específicas do ciclo de vida, bem como a influência dos microsítios no recrutamento de *Mammillaria magnimamma* Haworth., fatos estes observados em *M. ernestii*. Este processo aleatório termina por gerar distribuição desigual de indivíduos entre os estádios, a partir do recrutamento, após pulsos de precipitação geradores de condições ambientais favoráveis para germinação e estabelecimento (Mandujano *et al.* 2001, Esparza-Olguín *et al.* 2002). Estas condições específicas também foram relacionadas com combinações particulares de precipitação e temperatura para as espécies de cactáceas *Carnegiea gigantea*, *Echinocactus horizonthalonius* Lem., *Ferocactus cylindraceus* Engelm., *Neobuxbaumia macrocephala* e *Opuntia echios* Howell (Pierson & Turner 1998, Hicks & Mauchamp 2000, Esparza-Olguín *et al.* 2002, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004).

M. ernestii apresenta estrutura populacional na qual o número de indivíduos decresce monotonicamente com o tamanho, o mesmo ocorrendo com as espécies de cactáceas *Ferocactus acanthodes* (Lem.) Britton & Rose, *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg, e *Opuntia echios* (Jordan & Nobel 1981, Godínez-Álvarez *et al.* 1999, Hicks & Mauchamp 2000). Este tipo de estrutura populacional sugere crescimento e/ou manutenção da população, na qual os valores de mortalidade decrescem com o tamanho (Martínez-Ramos & Álvarez-Buylla 1995).

Em populações com características demográficas adversas, tais como a baixa densidade populacional de indivíduos adultos e de plântulas sobreviventes, a ausência de reprodução clonal e dependência de indivíduos adultos para manutenção da estrutura etária representam os maiores riscos para o contingente de cactáceas (Hernández-Oria *et al.* 2007). As populações de *M. ernestii* têm sofrido transformações em função da destruição de habitats por atividades antrópicas e extrativismo predatório pelo potencial ornamental, os quais são impactantes para o contingente populacional das espécies do gênero *Melocactus* (Taylor & Zappi 2004).

Estruturação espacial e eventos de sobrevivência e mortalidade na *M. ernestii* – Muitos fatores são responsáveis por determinar o padrão agregado dentro de populações de plantas. Os mais importantes são a heterogeneidade ambiental, o tipo de dispersão

e a facilitação proporcionada por outras espécies (Escudero *et al.* 2005, De la Cruz *et al.* 2008). Avaliação em uma fina escala revelou que plântulas da *M. ernestii* emergem principalmente de forma agregada junto a indivíduos adultos e juvenis da espécie. Esta associação positiva pode ser interpretada pelo fenômeno de recrutamento agrupado dos diásporos, em função da dispersão a curta distância promovida pelo lagarto territorialista *Tropidurus semitaeniatus* (predominante em períodos secos) ou pela autocoria (predominante em períodos chuvosos), conferindo locais seguros para recrutamento (Hughes 2009). A avaliação destes fatores evidencia a importância da adaptação e colonização desta espécie em afloramentos rochosos (Escudero *et al.* 2005).

Plantas adultas de *M. ernestii* atuam de forma positiva no padrão espacial das plântulas co-específicas nos primeiros estádios de desenvolvimento (figura 3 a-d). Inversamente, as plantas perenes não apresentam nenhum tipo de associação com as plântulas de *M. ernestii*, com exceção de *Loasa rupestris* (figura 3k) e *Aechmea lingulata* (figura 3l). Em ambientes áridos e semi-áridos a associação preferencial entre determinadas espécies de plantas já estabelecidas parece ser fundamental na germinação e no recrutamento de novos indivíduos nas populações de algumas espécies de cactáceas (Mandujano *et al.* 1998, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). No entanto, a ocorrência de plântulas e juvenis de *M. ernestii* de forma isolada em fendas de rocha e sob blocos de pedra coaduna com as hipóteses de exclusividade de habitat e de facilitação por estruturas do microrrelevo (*nurse objects*), uma vez que a necessidade de uma planta berçário (*nurse plant*) nestas circunstâncias é altamente facultativa (Mandujano *et al.* 2002, López & Valdivia 2007, Larrea-Alcázar & Soriano 2008, Munguía-Rosas & Sosa 2008).

As espacializações dos eventos de sobrevivência e mortalidade das plântulas de *M. ernestii* em função das plantas adultas co-específicas permitiram detectar uma associação espacial negativa entre o padrão de plântulas vivas e plantas adultas, mas associação positiva com outras espécies. Nossos resultados sustentam a idéia que a magnitude das interações bióticas em ambientes severos é espécie-específica (De la Cruz *et al.* 2008) e indicam que a associação positiva entre plantas adultas e plântulas sobreviventes (figure 2a-d) não é consistente a longo do tempo (figura 5c)

O padrão agregado das plântulas, relacionado à associação positiva da mortalidade com plantas adultas de *M. ernestii*, sustenta a hipótese de que a facilitação nos estádios iniciais de desenvolvimento provida pelo

sítio materno não se sustenta após períodos de elevada escassez hídrica (De la Cruz *et al.* 2008). Estes padrões espaciais de sobrevivência e mortalidade configuram, em longo prazo, o padrão espacial da população adulta. No entanto, estas interações são dinâmicas e podem mudar dependendo do estágio do ciclo de vida, do grau da severidade abiótica (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, De la Cruz *et al.* 2008) e do grau de intemperização do afloramento rochoso para as espécies exclusivas de habitat saxícola.

Arriaga *et al.* (1993) detectaram *Jatropha vernicosa* Brandege, *Haematoxylum brasiletto* Karst. e *Tecomastans* (L.) Juss. atuando como plantas berçário na cactácea *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxbaum. Apenas as espécies perenes *Loasa rupestris* e *Jatropha ribifolia* mostraram efeito de facilitação sob as plântulas de *M. ernestii* durante os meses monitorados, com base no modelo nulo de rotulagem independente. Por outro lado, estas inferências podem estar representando apenas relações de co-existência destas espécies na dimensão do espaço em função dos elementos do microrrelevo. A relação de facilitação entre diferentes membros da comunidade vegetal tem sido demonstrada por estudos em regiões que apresentam gradientes ambientais severos e estes efeitos podem depender da natureza específica da relação entre plântulas e plantas adultas (Flores & Jurado 2003, Flores *et al.* 2004, Callaway 2007, Brooker *et al.* 2008, De la Cruz *et al.* 2008). Desse modo, estudos controlados devem ser conduzidos para melhor aproximação destas relações (Munguía-Rosas & Sosa 2008).

Os processos que geram o padrão de distribuição espacial de indivíduos adultos e os padrões de distribuição espacial da sobrevivência e mortalidade de plântulas de *M. ernestii* são independentes. A associação negativa entre a sobrevivência de plântulas com plantas adultas e juvenis, e a associação positiva da mortalidade aproximadamente na mesma escala parece indicar que o território já ocupado pelos adultos é o mais apropriado para o estabelecimento das plântulas. A partir de 0,25 m de distância do centróide dos adultos e juvenis se encontram ambientes nos quais a sobrevivência se vê comprometida, o que não impede recrutamentos eventuais sob facilitação por elementos do microrrelevo (Flores & Jurado 2003, Munguía-Rosas & Sosa 2008).

Em populações naturais de *M. ernestii* a presença de associação positiva entre plântulas e indivíduos adultos sustenta o processo de facilitação intraespecífica nos primeiros estádios de desenvolvimento. O custo benefício emergente desta condição relativamente benigna é impulsionado, pelo menos em parte, pelo grau

de estresse abiótico. Chu *et al.* (2008) consideram que a associação negativa da sobrevivência das plântulas com os adultos pressupõe efeitos de densidade nos eventos de mortalidade. No entanto esta circunstância não parece aplicável a *M. ernestii*, uma vez que cerca 90% das plântulas morrem por causa de secas sazonais, não havendo mortes adicionais além destes níveis.

A continuidade dos estudos envolvendo processos de facilitação em ambientes com severidade ambiental é necessária, assim como reconsiderações sobre a importância relativa de associações com *nurse plants* e *nurse objects* em cactos globulares, uma vez que estas associações são na grande maioria das vezes facultativas (Brooker *et al.* 2008, Munguía-Rosas & Sosa 2008, Peters *et al.* 2008) e, em contraste com a associação *nurse plant*, os microambientes não competem por recursos (Resler *et al.* 2005).

Agradecimentos – Agradecemos à Dra. Denise Viola e a dois revisores anônimos pelas valiosas sugestões feitas ao manuscrito; ao Dr. Marlon Câmara Machado, Dr. Nigel Taylor e ao Dr. Abel Augusto Conceição, pela identificação das espécies vegetais; à bióloga Alice Ferreira da Silva Hughes, pelo suporte em campo, e ao apoio logístico do Sr. João Martins de Freitas, proprietário da Fazenda Recreio dos Freitas. Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia (Fapesb: PPP-013/2006).

Referências bibliográficas

- ANDERSON, E.F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland.
- ARRIAGA, L.Y., MAYA, DIAZ, S. & CANCINO, J. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* 4:349-356.
- BERTNESS, M. & CALLAWAY, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191-193.
- BROOKER, R.W., MAESTRE, F.T., CALLAWAY, R.M., LORTIE, C.L., CAVIERES, L.A., KUNSTLER, G., LIANCOURT, P., TIELBÖRGER, K., TRAVIS, J.M.J., ANTHELME, F., ARMAS, C., COLL, L., CORCKET, E., DELZON, S., FOREY, E., KIKVIDZE, Z., OLOFSSON, J., PUGNAIRE, F., QUEIROZ, C.L., SACCONI, P., SCHIFFERS, K., SEIFAN, M., TOUZARD, B. & MICHALET, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34.
- CALLAWAY, R. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht.
- CHU, C.J., MAESTRE, F.T., XIAO, S., WEINER, J., WANG, Y.S., DUAN, Z.-H. & WANG, G. (2008). Balance between facilitation and resource competition determines biomass–density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 11:1189-1197.
- COLAÇO, M.A.S., FONSECA, R.B. & MACHADO, C.G. 2006. Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *Melocactus paucispinus* G.Heimen & R.Paul (Cactaceae), no município de Morro do Chapéu, Bahia. *Acta Botanica Brasílica* 29:239-249.
- DE LA CRUZ, M., ROMÃO, R.L., ESCUDERO, A. & MAESTRE, F.T. 2008. Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography* 31:1-11.
- DREZNER, T.D. & LAZARUS, B.L. 2008. The population dynamics of columnar and other cacti: a review. *Geography Compass* 2:1-29.
- ELLNER, S. & SHMIDA, A. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* 51:133-144.
- ESCUDERO, A., ROMÃO, R.L., DE LA CRUZ, M. & MAESTRE, F.T. 2005. Spatial pattern and neighbour effects on *Helianthemum squamatum* seedlings in a Mediterranean gypsum community. *Journal of Vegetation Science* 16:383-390.
- ESPARZA-OLGUÍN, L., VALVERDE, T. & VILCHIS-ANAYA, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103:249-259.
- FLORES, J., BRIONES, O., FLORES, A. & SÁNCHEZ-COLÓN, S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58:1-18.
- FLORES, J. & JURADO, E. 2003. Are nurse-protector interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14:911-916.
- FLORES-MARTINEZ, A., EZCURRA, E. & SANCHEZ-COLON, S. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 82:325-330.
- FONSECA, R.B.S., FUNCH, L.S. & BORBA, E.L. 2008. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31:237-244.
- FRANCO, A.C. & NOBEL, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., RÍOS-CASANOVA, L. & PÉREZ, F. 2005. Characteristics of seedling establishment of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50:375-407.

- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H. & VALIENTE-BANUET, A. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* 174:109-118.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., VALIENTE-BANUET, A. & VALIENTE-BANUET, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77:203-208.
- HERNÁNDEZ-ORIA, J.G., CHÁVEZ-MARTÍNEZ, R. & SÁNCHEZ-MARTÍNEZ, E. 2007. Factores de riesgo em las Cactaceae amenazadas de uma região semiárida em el sur del desierto Chihuahuense, México. *Interciencia* 32:718-734.
- HICKS, D.J. & MAUCHAMP, A. 2000. Population structure and growth patterns of *Opuntia echios* var. *gigantea* along an elevational gradient in the Galapagos Islands. *Biotropica* 32:235-243.
- HUGHES, F.M. 2009. Ecologia reprodutiva e morfometria de *Melocactus ernestii* (Vaupel) no município de Nova Itarana. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.
- HUNT, D.R., TAYLOR, N.P. & CHARLES, G. 2006. The newcactuslexicon. Volumes I. International Cactaceae Systematics Group. DH Books. Milborne Port.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1993. Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil. Departamento de Recursos naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- INMET. 2009. National Institute of Meteorology. www.inmet.gov.br (acesso em 12/01/2009).
- IUCN. 2009. IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.redlist.org> (acesso em 28/04/2009).
- JORDAN, P.W. & NOBEL, P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62:901-906.
- JUÁREZ, R.I.N. & LIU, W. 2001. FFT Analysis on NDVI annual cycle and climatic regionality in northeast Brazil. *International Journal of Climatology* 21:1803-1820.
- LARREA-ALCÁZAR, D.M. & SORIANO, P.J. 2008. Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiarid valley in western Venezuela. *Plant Ecology* 196:153-161.
- LEIRANA-ALCOCER, J. & PARRA-TABLA, V. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* 41:421-428.
- LÓPEZ, R.P. & VALDIVIA, S. 2007. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert. *Journal of Vegetation Science* 18:263-270.
- LOTWICK, H.W. & SILVERMAN, B.W. 1982. Methods for analyzing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society B Methodological* 44:406-413.
- MAESTRE, F.T., VALLADARES, F. & REYNOLDS, J. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93:748-757.
- MANDUJANO, M.C., MÉNDEZ, I. & GOLUBOV, J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86:911-921.
- MANDUJANO, M.C., MONTAÑA, C., FRANCO, M., GOLUBOV, J. & FLORES-MARTÍNEZ, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82:344-359.
- MANDUJANO, M.C., FLORES-MARTÍNEZ, A., GOLUBOV, J. & EZCURRA, E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *Southwestern Naturalist* 47:162-168.
- MARTÍNEZ-RAMOS, R. & ÁLVAREZ-BUYLLA, E. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- MÉNDEZ, M., DORANTES, A., DZIB, G., ARGÁEZ, J. & DURÁN, R. 2006. Germinación y establecimiento de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79:33-41.
- MÉNDEZ, M., DURAN, R. & OLMSTED, I. 2004. Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* 36:492-504.
- MMA. 2004. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação (J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins, org.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- MUNGUÍA-ROSAS, M.A. & SOSA, V.J. 2008. Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany* 101:175-185.
- PETERS, E.M., MARTORELL, C. & EZCURRA, E. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72:593-601.
- PIERSON, E.A. & TURNER, R.M. 1998. An 85-year study of saguaro *Carnegiea gigantea* demography. *Ecology* 79:2676-2693.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2007. R: a language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing.
- RESLER, L.M., BUTLER, R.D. & MALANSON, P.G. 2005. Topographic shelter and conifer establishment and mortality in an alpine environment, Glacier National Park, Montana. *Physical Geography* 26:112-125.

- REYES-OLIVAS, A., GARCÍA-MOYA, E. & LÓPEZ-MATA, L. 2002. Cactishurb interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environment* 52:431-445.
- RIPLEY, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society B Methodological* 39: 172-212.
- RITZ, C.M., MARTINS, L., MECKLENBURG, R., GOREMYKIN, V. & HELLWIG, F. 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *American Journal of Botany* 94:1321-1332.
- RIZZINI, C.T. 1982. *Melocactus* no Brasil. IBDF, Rio de Janeiro.
- RUEDAS, M., VALVERDE, T. & ARGÜERO, S.C. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento temprano de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66:25-35.
- TAYLOR, N.P. & ZAPPI, D.C. 2004. *Cacti of eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- VALIENTE-BANUET, A. & EZCURRA, E. 1991. Shade as a cause of the association between cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79:961-971.