

Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil

MIGUEL A.S. COLAÇO¹, ROSENEIDE B.S. FONSECA¹, SABRINA M. LAMBERT¹,
CRISTIANA B.N. COSTA¹, CAIO G. MACHADO¹ e EDUARDO L. BORBA^{2,3}

(recebido: 16 de outubro de 2005; aceito: 30 de março de 2006)

ABSTRACT – (Reproductive biology of *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), in the Chapada Diamantina, northeastern Brazil). The reproductive biology of *Melocactus glaucescens* and *M. paucispinus* (Cactaceae) was studied in the municipality of Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia State, comprising the phenology, floral biology, pollination and mating system of the species. It was recorded flowering and fruiting periods, flower visitors, frequency and kind of visits, and the strategy and behavior of the visitors on the flowers. Experimental pollinations were carried out to determine the mating systems of the species. The flowering period of both *Melocactus* species overlapped during the study period. The floral characteristics of the species are typical of ornithophily: showy colors, tubular structure, and nectar with low concentration of solutes, between 20% and 30%. The hummingbird *Chlorostilbon aureoventris* Boucier & Mulsant (1948) was the most frequent flower visitor, performing 82% and 89% of the visits in *M. paucispinus* and *M. glaucescens*, respectively. Other hummingbird and butterfly species also visited the flowers of both species. The overlap in the flowering period and the similarity in the guild of pollinators of those and other sympatric species of *Melocactus* favour the occurrence of hybridization, as it has been observed in that area. *Melocactus glaucescens* presented self-incompatibility and allogamy. Conversely, *M. paucispinus* is self-compatible and autogamous, however presenting lower fruit set in selfing than in outcrossing, possibly due to the occurrence of inbreeding depression. Interspecific experimental pollinations indicate the occurrence of inter-compatibility between *M. paucispinus* and *M. concinnus* Buining & Brederoo, supporting current hypotheses of natural hybridization between them.

Key words - Cactaceae, *Melocactus*, ornithophily, pollination, reproductive biology

RESUMO – (Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil). Foi estudada a biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* e *M. paucispinus* (Cactaceae) no Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia, sendo abordados aspectos da fenologia, biologia floral, polinização e sistema reprodutivo. Foram registrados os períodos de floração e frutificação, visitantes florais, frequência e tipo de visitas, além de estratégia e comportamento dos visitantes às flores. Foram realizadas polinizações experimentais para verificar o sistema reprodutivo das espécies. As duas espécies de *Melocactus* estudadas apresentaram sobreposição de floração ao longo do período de estudo. Os atributos florais de ambas as espécies são típicos da síndrome da ornitofilia: cores atrativas, estrutura tubulosa e produção de néctar com baixa concentração de solutos, entre 20% e 30%. O beija-flor *Chlorostilbon aureoventris* Boucier & Mulsant (1948) foi o visitante mais frequente, com 82% e 89% do total de visitas para *M. paucispinus* e *M. glaucescens*, respectivamente. Outras espécies de beija-flores e borboletas também visitaram as flores das espécies. A sobreposição no período de floração e a similaridade na composição da guilda de polinizadores destas e demais espécies simpátricas de *Melocactus* favorece a hibridação no gênero, como foi observado na região. *Melocactus glaucescens* apresentou auto-incompatibilidade e alogamia, enquanto *M. paucispinus* é auto-compatível e autogâmica, porém com menor frutificação em autopolinização do que em polinização cruzada, possivelmente devido à ocorrência de depressão endogâmica. Polinizações interespecíficas indicam a ocorrência de inter-compatibilidade entre *M. paucispinus* e *M. concinnus* Buining & Brederoo, sustentando hipóteses correntes de hibridação entre estas espécies.

Palavras-chave - biologia reprodutiva, Cactaceae, *Melocactus*, ornitofilia, polinização

1. Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Rodovia BR 116, km 03, 44031-460 Feira de Santana, BA, Brasil.
2. Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Av. Antônio Carlos, 6627, 31270-901 Belo Horizonte, MG, Brasil.
3. Autor para correspondência: borba@gmx.net

Introdução

O gênero *Melocactus* compreende 36 espécies (Anderson 2001) de pequenos cactos globosos, comuns em regiões áridas e semi-áridas de zonas tropicais e subtropicais das Américas. Embora amplamente

distribuído, o centro de diversidade e concentração deste táxon encontra-se no leste do Brasil, especialmente na Bahia, com 18 táxons endêmicos de um total de 22 espécies e subespécies reconhecidas (Taylor 2000).

A taxonomia do gênero tem sido muito estudada (Taylor 1991, 2000, Taylor & Zappi 2004), em parte devido à sua importância econômica (Anderson 2001), no entanto aspectos de sua biologia reprodutiva têm sido pouco abordados. Taylor (1991), em sua revisão do gênero, resumiu informações gerais sobre a biologia reprodutiva das espécies de *Melocactus*, porém com poucas informações específicas. Apesar de sua homogeneidade morfológica, os diferentes membros do gênero possuem importantes diferenças em suas características florais, polinização e sistema reprodutivo (Locatelli & Machado 1999, Nassar & Ramírez 2004).

Os botões florais das espécies de *Melocactus* têm desenvolvimento criptocárpico, tornando-se visíveis cerca de 24 horas ou menos antes da antese. As flores são pequenas, possuindo 2/3 ou mais de seu comprimento dentro do cefálio; apresentam antese diurna geralmente curta, abrindo normalmente durante a tarde e fechando no início da noite. A estrutura e a coloração indicam que suas flores são adaptadas à ornitofilia (Roger & Evans 1981, Howard 1989, Taylor 1991). Embora possa ocorrer autopolinização em *Melocactus*, observações de algumas espécies no habitat e em casa de vegetação indicam que as flores deste gênero são adaptadas à polinização cruzada, sendo regularmente visitadas por beija-flores (Roger & Evans 1981, Raw 1986, Howard 1989, Locatelli & Machado 1999); no entanto outros polinizadores ou visitantes também podem ser importantes (Taylor 1991). Os frutos de *Melocactus* são pequenos e desenvolvem-se protegidos dentro do cefálio; quando maduros são suculentos, de coloração variando de branca a vermelha, apresentam pequenas sementes pretas na polpa do fruto, as quais são localmente dispersas por lagartos e formigas (Taylor 1991, Fonseca 2004).

Melocactus glaucescens Buining & Brederoo é uma espécie endêmica da Chapada Diamantina, no Município de Morro do Chapéu, Bahia, sendo conhecidas apenas quatro populações, com um número reduzido de indivíduos (Taylor & Zappi 2004). Trata-se de uma espécie criticamente ameaçada de extinção, figurando na lista vermelha da IUCN e no Apêndice I da CITES (Taylor & Zappi 2004). A espécie é caracterizada por apresentar cefálio branco sem cerdas e cladódio glauco, possui flores rosa-magenta, localizadas dentro do cefálio e frutos cônicos, vermelhos (Taylor 1991, Fonseca 2004).

Melocactus paucispinus G. Heimen & R. Paul é também endêmica da Chapada Diamantina, mas com uma distribuição um pouco mais ampla nesta região (Taylor 1991, Machado 1999, Machado & Charles 2004, Lambert *et al.* 2006a). É uma espécie que figura no Apêndice I da CITES como ameaçada de extinção (Taylor & Zappi 2004), e caracteriza-se por possuir um cladódio globoso-depresso com 7-15 cm (Taylor 1991). As flores, assim como as de *M. glaucescens*, são rosa-magenta e seus frutos são rosa-lilás pálido (Taylor 1991, Fonseca 2004). Ocorre hibridação de ambas espécies com outras espécies congênicas na região, podendo ocasionalmente causar extinção local das populações (Taylor 1991).

Neste trabalho, objetivamos estudar a biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* e *M. paucispinus*, no Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil, enfocando aspectos de fenologia, biologia floral, polinização e sistema reprodutivo. Este estudo é parte integrante de um projeto de conservação e manejo destas duas espécies de Cactaceae e outros grupos de plantas da Chapada Diamantina, Bahia, ameaçadas de extinção, envolvendo estudos de demografia, biologia, variabilidade, propagação e etnobotânica.

Material e métodos

Espécies e populações em estudo – Para *M. glaucescens* Buining & Brederoo, foram utilizadas duas populações em diferentes áreas de Morro do Chapéu. A primeira população (Área I) foi utilizada para o estudo de visitantes florais, e localiza-se no extremo-oeste do Município de Morro do Chapéu a 22 km da sede, ao lado da rodovia BA 052, no Parque Estadual de Morro do Chapéu, a 910 m de altitude (11°29'19" S e 41°10'43" W). Trata-se de uma área de tensão fitoecológica, onde a vegetação é um complexo de caatinga e cerrado com predominância de arbustos baixos (CPMR 1995, anexo XI); apresenta clima do tipo Cwa - tropical de altitude - (CPMR 1995, anexo IV), temperatura média anual de 22 °C e índice pluviométrico de 700 mm (CPMR 1995, anexo V). Esta população possui cerca de 180 indivíduos, sendo cerca de 80 adultos, em uma área de cerca de 3.300 m², com densidade média 0,05 indivíduos por m². Neste local são observados diversos indivíduos de *M. ernestii* Vaupel crescendo em simpatria com *M. glaucescens*, com ocorrência de hibridação entre essas espécies (Taylor 1991). A segunda população (Área II) foi utilizada para o estudo do sistema reprodutivo, e localiza-se a cerca de 50 km do Município de Morro do Chapéu, próximo ao distrito de Brejões, numa altitude de 748 m (11° 16' 23" S e 41° 05' 06" W). Esta população encontra-se numa área antropizada, de atividade agrícola, próxima a áreas de contato caatinga-vegetação rupestre (CPMR 1995, anexo

XI), apresenta clima do tipo Bsh - semi-árido quente - (CPMR 1995, anexo IV), temperatura média anual de 21-22 °C e índice pluviométrico de 700-800 mm (CPMR 1995, anexo V).

A população estudada de *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul localiza-se a cerca de 3 km da sede do Município, numa altitude de 1.104 m (11° 33' 52" S e 41° 10' 37" W) - Área III. A população encontra-se em uma área de tensão fitoecológica, caracterizando-se por apresentar vegetação do tipo de contato cerrado - vegetação rupestre - (CPMR 1995, anexo XI), apresenta clima do tipo Cwb - tropical de altitude com verão brando - (CPMR 1995, anexo IV), temperatura média anual de 19,5 °C e índice pluviométrico de 700-800 mm (CPMR 1995, anexo V). Esta população possui cerca de 860 indivíduos, sendo cerca de 120 adultos, em uma área de cerca de 11.400 m², com densidade média 0,08 indivíduos por m². Na população estudada, *M. paucispinus* ocorre em simpatria com *M. concinnus* Buining & Brederoo, havendo indícios de hibridação entre essas espécies (Taylor 1991, Lambert *et al.* 2006).

Fenologia, biologia floral e polinização – Os estudos de fenologia, biologia floral e sistemas de reprodução foram realizados de maio a novembro de 2003. Informações adicionais foram obtidas de Fonseca (2004), que estudou a fenologia destas populações de agosto de 2002 a julho de 2003. Foram realizadas sete visitas, uma por mês, ao longo do período de estudo. Foram selecionados e marcados 50 indivíduos de cada espécie nas Áreas I (*M. glaucescens*) e III (*M. paucispinus*), todos reprodutivamente ativos (com o cefálio desenvolvido) de diferentes tamanhos, visando o estudo fenológico. Foi registrado, em cada uma das espécies, o número de flores e de frutos durante todos os meses do período de estudo. As sessões de observação sobre biologia floral e polinização foram de cinco horas por dia (13h00 às 18h00), durante a pré-antese e antese das flores de *M. glaucescens* e *M. paucispinus*. A localização, estrutura, odor, período de antese, e duração das flores foram registrados *in situ*. Para determinação do volume e concentração de solutos do néctar utilizou-se micro-seringa graduada e refratômetro de bolso, respectivamente, com as medições efetuadas em flores recém abertas de indivíduos ensacados no dia anterior. A receptividade do estigma foi testada com peróxido de hidrogênio a 10%.

Foram observadas 20 flores de *M. glaucescens* e 20 de *M. paucispinus* para descrição dos seus estágios de desenvolvimento. Foram registrados os horários de surgimento destas flores (botão) na superfície do cefálio, de elevação dos elementos do perianto (em relação ao cefálio), da abertura da flor e do final da antese.

Foram registradas todas as espécies que visitaram as flores de *M. glaucescens* e *M. paucispinus*, do início ao fim da antese, através do método de observação indivíduo focal (Altmann 1974). As sessões de observação foram de 60 minutos cada e realizadas entre 13h00 e 18h00. No total, foram realizadas 40 horas de observação em *M. glaucescens* e 35 horas em *M. paucispinus*.

Durante as sessões, foram registrados os horários e número de visitas às flores, bem como a frequência, o comportamento e as estratégias dos visitantes, agonismos intra e interespecíficos e os locais de deposição de pólen nos visitantes. Definiu-se por visita de forrageio cada investida realizada pelo visitante ao explorar os recursos, retirando néctar, pólen ou quaisquer outras partes da flor. A frequência das visitas foi calculada dividindo-se o número total de visitas de cada espécie de visitante pela soma das horas de observação realizada para cada espécie de *Melocactus*. O número de indivíduos de *Melocactus* observados em cada sessão de observação variou de um a dois, de acordo com o campo de visão do observador.

Os beija-flores que visitaram as flores foram observados a olho desarmado ou com auxílio de binóculos 7 × 25 mm e identificados *in situ*, por comparação com guia de campo (Grantsau, 1988). A classificação utilizada seguiu Sick (1997). Alguns espécimes de beija-flores foram capturados com auxílio de redes de neblina (“mist net”) de tamanho 7 × 2,5 m, malha de 20 mm, para identificação das áreas de deposição de pólen, sendo os mesmos libertados imediatamente após tal procedimento.

Foram observadas e registradas também todas as espécies de invertebrados que visitavam as flores de *M. glaucescens* e *M. paucispinus*, bem como o número de flores visitadas, a duração das visitas e o comportamento alimentar de cada espécie. Alguns insetos que visitaram as flores de *Melocactus* foram capturados com auxílio de rede entomológica ou pinça, e conservados a seco ou em álcool a 70%.

Sistema reprodutivo – Foram realizados três tratamentos para avaliar o sistema reprodutivo de *M. glaucescens* e *M. paucispinus*: auto-polinização espontânea (flores isoladas sem nenhum tipo de manipulação), auto-polinização experimental e polinização cruzada experimental. Para *M. paucispinus*, foi realizada ainda polinização cruzada experimental inter-específica, com *M. concinnus* como doador de pólen; este experimento não foi realizado no sentido inverso pela baixa disponibilidade de flores de *M. concinnus*. Um tratamento controle foi monitorado (polinização aberta) para verificação da frutificação em condições naturais. A amostragem variou de 22 a 33 flores por tratamento, conforme a disponibilidade das mesmas. Não foi realizada emasculação nas flores, pois experimentos prévios indicaram que este procedimento ocasionava o fenescimento prematuro destas, podendo ocasionar falsos resultados negativos. Os indivíduos foram inteiramente isolados para garantir que não houvesse intervenção de visitantes durante estes procedimentos. As polinizações foram realizadas utilizando-se pincéis finos. Para assegurar a polinização cruzada, foi utilizado pólen de 2-3 flores de indivíduos diferentes. Utilizou-se entre 1-4 flores por indivíduo para os tratamentos de auto-polinização e polinização cruzada experimental. Índices de auto-incompatibilidade (ISI) e autogamia (IA) foram calculados para produção de frutos (Ruiz-Zapata & Arroyo

1978). ISI foi calculado dividindo a razão frutos/flores produzidos em auto-polinização experimental por frutos/flores produzidos em polinização cruzada experimental. IA foi calculado dividindo a razão frutos/flores produzidos em auto-polinização espontânea por frutos/flores produzidos em polinização cruzada experimental. Segundo Ruiz-Zapata & Arroyo (1978) valores de ISI e IA acima de 0,2 indicam auto-compatibilidade e autogamia, respectivamente.

Foram coletadas flores nos períodos de 24, 48 e 72 horas após a realização dos tratamentos, sendo fixadas em FAA em álcool 50% por 48 horas e posteriormente transferidas para etanol 70%. Os pistilos destas flores foram colocados em solução de NaOH 10N em estufa a 60 °C por 10 minutos, sendo posteriormente submetidos ao hipoclorito de sódio por 1h 40 min e corados com azul de anilina 0,2%. Após este procedimento, foram preparadas lâminas para análise de crescimento dos tubos polínicos e penetração dos óvulos em microscopia de epifluorescência, para os diferentes tratamentos (Martin 1959).

Resultados

Fenologia e biologia floral – Tanto *M. glaucescens* Buining & Brederoo quanto *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul apresentaram floração e frutificação em todos os meses de observação, evidenciando a sobreposição destas para ambas as espécies, porém com picos alternados de floração. Para *M. glaucescens* ocorreu pico de floração entre julho e setembro, meses com menor frutificação. Para *M. paucispinus* a floração apresentou dois picos, um de maio a junho e outro de agosto a novembro. De acordo com Fonseca (2004), outros picos de floração ocorrem também em dezembro e fevereiro/março em *M. glaucescens*, e em março em *M. paucispinus*. A frutificação foi maior em junho e menor em setembro (figura 1).

As flores de ambas as espécies emergem do interior do cefálio (figura 2, 3) e apresentam odor adocicado em baixa intensidade. Estas são morfologicamente muito similares, tubulosas, com numerosos estames (*ca.* 200) de diferentes tamanhos adnados ao tubo floral até 2/3 do seu comprimento, circundando o estigma lobulado. Os filetes se dilatam na sua porção basal protegendo a câmara nectarífera localizada na base do tubo. As flores de *M. glaucescens* possuem tubo floral com 13,5-18 × 3-3,5 mm, 23-25 tépalas, com 4,5-8 × 1-2,5 mm, câmara nectarífera 3,5-5,5 mm compr., filetes 2-3,5 mm compr., estigma com 3-5 lobos, estilete 9-10,5 mm compr. e ovário 4-5 × 1,5-2,5 mm. As flores de *M. paucispinus* possuem tubo floral com 12,5-19 × 2,5-3,5 mm, 24-26 tépalas, com 4-8 × 1-2 mm, câmara nectarífera 3-5 mm compr., filetes 2,5-4 mm compr., estigma com 4-5 lobos,

estilete 9-11 mm compr. e ovário 4-5 × 1,5-2,5 mm.

Os botões de ambas as espécies permanecem ocultos no interior do cefálio até o dia da antese. Nesse dia, após as 10h00, os botões começam a surgir na superfície do cefálio e entre o período de 11h00 e 13h00 ocorre o alongamento das tépalas, tornando-as mais evidentes. A pré-antese (considerada como o tempo decorrido entre a elevação total do ápice do botão até o início da antese) ocorre entre as 13h00 e 14h00. A antese inicia-se a partir das 14h00 quando ocorre o afastamento das extremidades das tépalas internas, formando um pequeno orifício que aumenta de diâmetro progressivamente até a abertura total da flor. Este evento tem duração de 20 a 40 minutos aproximadamente, em ambas as espécies. O pólen encontra-se disponível e o estigma receptivo antes da antese estar completada.

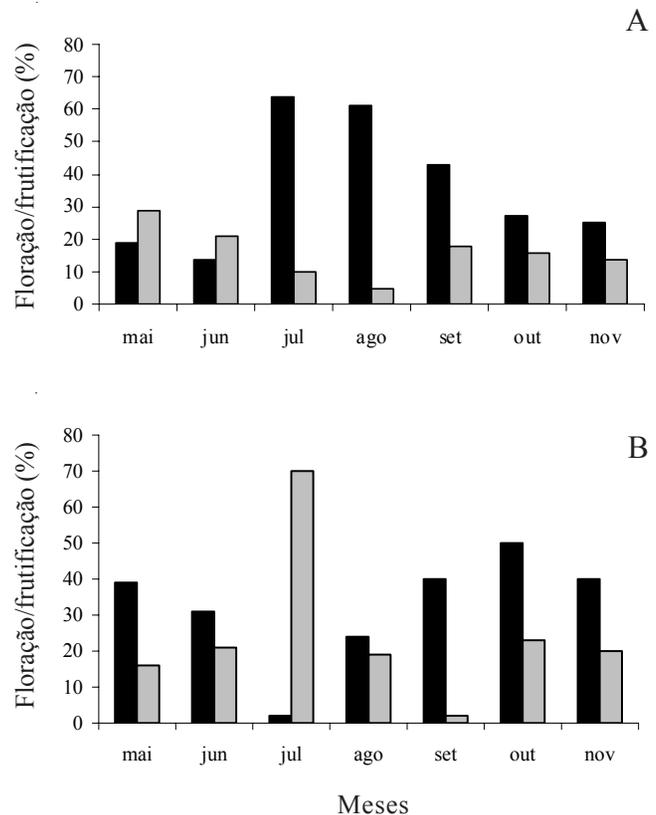


Figura 1. Fenograma de floração (■) e frutificação (■) de espécies de *Melocactus* em duas áreas do Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia, no período de maio a novembro de 2003. A. *M. glaucescens* Buining & Brederoo ($n = 50$). B. *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul ($n = 50$).

Figure 1. Phenogram of flowering (■) and fruiting (■) period of *Melocactus* species in two sites in the Municipality of Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia State, during May to November 2003. A. *M. glaucescens* Buining & Brederoo ($n = 50$). B. *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul ($n = 50$).



Figuras 2-7. *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo (2) e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (3) em duas áreas no Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia. 4, 5. *Chlorostilbon aureoventris* Boucier & Mulsant (1948) visitando flor de *M. paucispinus*; note a carga de pólen no bico (seta). 6. *Phoebis philea* Johansson (1763) visitando flor de *M. paucispinus*. 7. *Trigona spinipes* Fabricius (1793) visitando flor de *M. paucispinus*.

Figures 2-7. *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo (2) and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (3) in two sites in the Municipality of Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia State. 4, 5. *Chlorostilbon aureoventris* Boucier & Mulsant (1948) visiting flower of *M. paucispinus*; notice the pollen load on the bill (arrow). 6. *Phoebis philea* Johansson (1763) visiting flower of *M. paucispinus*. 7. *Trigona spinipes* Fabricius (1793) visiting flower of *M. paucispinus*.

As duas espécies apresentam características de síndrome de ornitofilia; suas flores são tubulosas de coloração lilás e duram apenas um dia, apresentando antese diurna (14h00 às 18h30). O néctar começa a ser produzido no início da antese (14h00), com média de volume igual a $7,1 \pm 1,7 \mu\text{L}$ ($n = 10$) em *M. glaucescens* e $6,5 \pm 0,7 \mu\text{L}$ ($n = 10$) em *M. paucispinus* durante a primeira hora de observação. Há um pico na produção de néctar a partir das 16h00 ($30,4 \pm 3,7 \mu\text{L}$ para *M. glaucescens* e $33,6 \pm 4,1 \mu\text{L}$ para *M. paucispinus*). A concentração média de solutos presentes no néctar em ambas espécies é de $29 \pm 3\%$.

Visitantes florais e polinizadores – Foram registradas visitas de três espécies de beija-flores para ambas as espécies de *Melocactus*: *Chlorostilbon aureoventris* Boucier & Mulsant (1948), *Eupetomena macroura* Gmelin (1788) e *Phaethornis pretrei* Lesson & De Lattre (1839). Todas as espécies visitaram de forma legítima as flores observadas. Durante as visitas, o bico desses troquilídeos tocou o estigma e as anteras, tanto com a maxila inferior quanto com a maxila superior.

Machos e fêmeas de *Chlorostilbon aureoventris* foram os visitantes mais frequentes, com 82,2% e 89,2% das visitas em *M. glaucescens* e *M. paucispinus*, respectivamente (tabela 1, figura 4, 5). Visitas desta espécie foram registradas em todos os meses de estudo,

Tabela 1. Frequências de visitas às flores de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), em duas áreas do Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil.

Table 1. Frequencies of visits to flowers of *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), in two sites of the Municipality of Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil.

Visitante	<i>M. glaucescens</i>	<i>M. paucispinus</i>
Trochilidae		
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	129 (82,17%)	362 (89,16%)
<i>Phaethornis pretrei</i>	15 (9,55%)	2 (0,49%)
<i>Eupetomena macroura</i>	3 (1,91%)	2 (0,49%)
Hymenoptera		
<i>Trigona spinipes</i>	3 (1,91%)	19 (4,68%)
Lepidoptera		
<i>Phoebis philea</i>	2 (1,27%)	21 (5,17%)
Coleoptera		
Cucujidae	5 (3,19%)	-
Total	157	406

e ocorriam mesmo antes da abertura completa das flores. As visitas eram feitas com vôo adejado; algumas vezes, no entanto, esta ave forrageou pousada na planta quando o número de flores era maior ou igual a quatro.

Eupetomena macroura realizou poucas visitas às flores de *M. glaucescens* e de *M. paucispinus* (1,9% e 0,5%, respectivamente). Todas as visitas foram legítimas, com apenas uma investida a cada flor. *E. macroura* foi expulso por *C. aureoventris*, através de perseguições agressivas em todas as ocasiões em que foi visto visitando as flores de *Melocactus*.

Phaethornis pretrei teve frequência de visitas igual a 9,5% em *M. paucispinus* e 0,5% em *M. glaucescens* (tabela 1). Esta espécie concentrou suas visitas no final da tarde, próximo ao crepúsculo. As visitas ocorreram em vôos rápidos e adejadas, realizando mais de uma investida (até três) à mesma flor. Esta espécie foi frequentemente expulsa por indivíduos machos de *C. aureoventris*. *Augastes lumachellus* Lesson (1838) não foi visto durante as observações, entretanto foi registrado como visitante floral de *M. paucispinus* (M. Machado, dados não publicados).

Os indivíduos coletados de *Phaethornis pretrei* e *Chlorostilbon aureoventris* nas populações das espécies apresentaram pólen em seus bicos, tanto na maxila inferior (maior quantidade) quanto na maxila superior.

Outros visitantes também foram observados para ambas as espécies de *Melocactus* (tabela 1). *Phoebis philea* Johansson (1763) (Lepidoptera; figura 6) realizou visitas legítimas às flores, sendo observados diversos encontros agonísticos com *C. aureoventris* nos horários mais quentes do dia, quando foi registrada a maioria das visitas dessas borboletas. Durante a visita o animal pousava sobre as flores, distendendo a probóscide e introduzindo-a na câmara nectarífera, ficando a probóscide impregnada de pólen. *Trigona spinipes* Fabricius (1793) (Hymenoptera; figura 7) foi observada forrageando nas flores. Estas abelhas raspavam as anteras com as pernas anteriores e ao final transferiam o pólen para as corbículas das pernas posteriores. Esta espécie destrói os tecidos florais (tépalas internas, estames e eventualmente o estigma) durante o forrageio. Uma espécie de Coleoptera da família Cucujidae foi registrada em visita coletiva ($n = 5$) em uma única flor de *M. glaucescens*. Os indivíduos foram detectados no interior da flor antes da antese e permaneceram entre as anteras por mais de cinco horas (horário em que foram detectados até o horário em que foram coletados). As visitas desses insetos ocorreram principalmente nos horários mais quentes do dia, mesmo antes da antese total das flores.

Foi observado que as três espécies de beija-flores e os insetos visitantes florais de ambas espécies utilizaram as flores das espécies simpátricas de *Melocactus* de forma indiscriminada. Tal comportamento foi registrado na Área I em *M. ernestii* Vaupel, que floresce em sincronia e é simpátrica com *M. glaucescens*, e na Área III em *M. concinnus* Buining & Brederoo, que também floresce em sincronia e é simpátrica com *M. paucispinus*, tendo sido observada a ocorrência de visitas seqüenciais entre as espécies de um mesmo local (polinizações interespecíficas).

Sistema reprodutivo – Na tabela 2 são apresentados os resultados obtidos nos diferentes tratamentos realizados para ambas as espécies. Para *M. glaucescens* foram obtidos valores similares nos tratamentos de auto-polinização espontânea e induzida. Esses foram muito inferiores aos obtidos em polinização cruzada induzida e polinização natural, sendo estes últimos similares entre si. Os índices de auto-incompatibilidade (ISI) e autogamia (IA) foram de 0,153 e 0,057 respectivamente. A análise de crescimento dos tubos polínicos revelou que nos tratamentos de auto-polinização espontânea e auto-polinização induzida, ocorreu a germinação dos grãos de pólen; no entanto, os tubos polínicos, na sua maioria, interromperam o crescimento no próprio estigma. Apenas alguns poucos percorreram o estilete, mas cessaram seu crescimento na base deste, não tendo sido observadas penetrações nos óvulos neste tratamento (figura 8). Tubos normais no interior do estilete foram observados em polinização cruzada

induzida, com a penetração dos óvulos ocorrendo em menos de 24 horas (figura 9, 10).

Para *M. paucispinus* foram também obtidos valores similares de frutificação em auto-polinização espontânea e auto-polinização induzida. Estes foram cerca de metade dos valores obtidos em polinização cruzada induzida e polinização natural, sendo estes últimos também similares entre si (tabela 2). Ressalta-se que os nove frutos formados em auto-polinização espontânea estavam distribuídos em oito indivíduos. Os valores de polinização cruzada inter-específica com *M. concinnus* foram similares aos de polinização cruzada intra-específica. Os valores obtidos para os índices de auto-incompatibilidade (ISI) e autogamia (IA) foram de 0,528 e 0,543, respectivamente. Não foram detectadas diferenças na morfologia e crescimento dos tubos polínicos em *M. paucispinus* nos diferentes tratamentos, com a penetração dos óvulos ocorrendo em menos de 24 horas (figura 11, 12), inclusive para polinização cruzada inter-específica (figura 13).

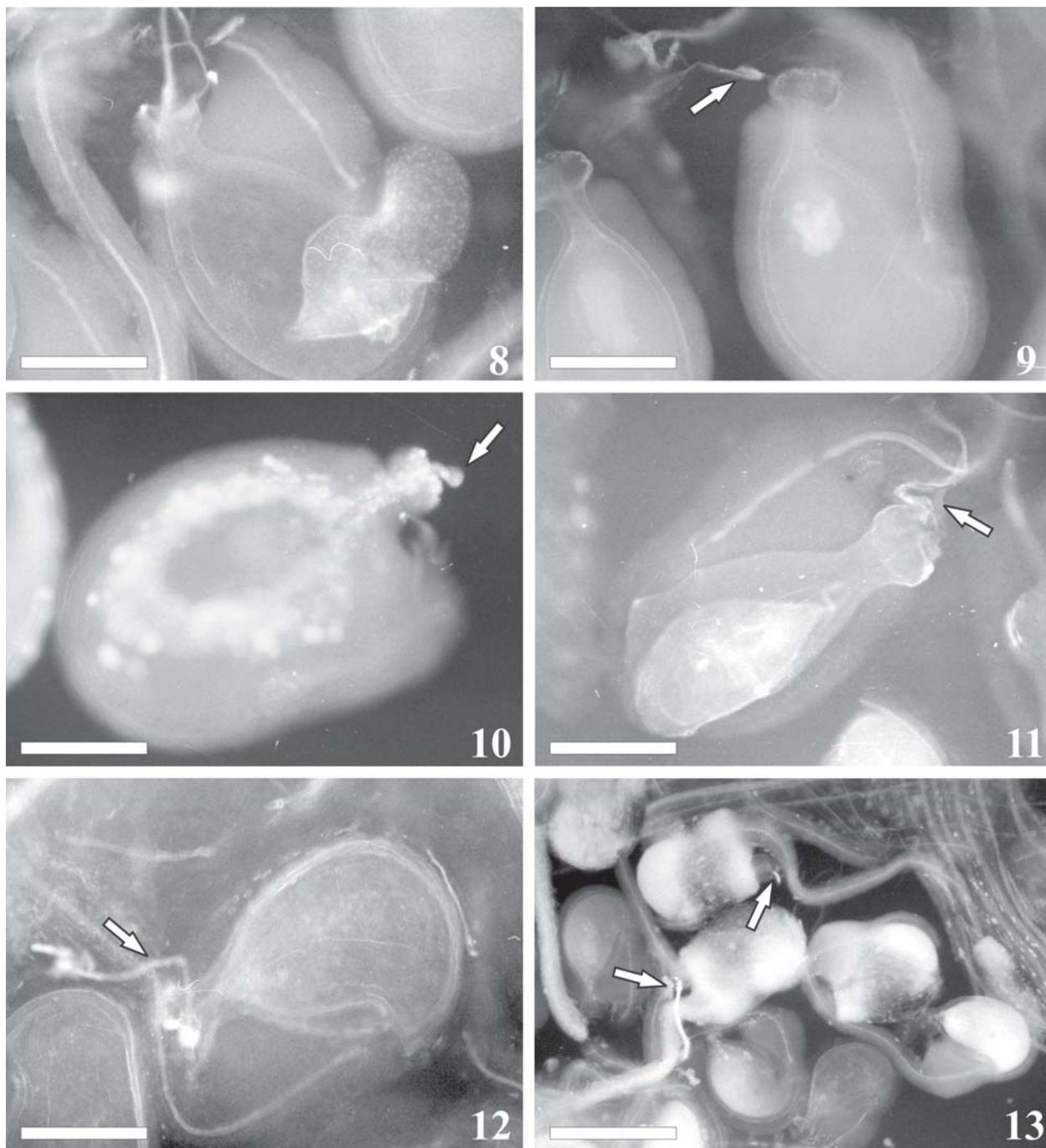
Discussão

A oferta de flores observada durante todos os meses de estudo para *M. glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul aparentemente representa uma importante fonte de recursos alimentares para os seus visitantes florais, sendo de fundamental importância em áreas de caatinga, onde há sazonalidade de recursos (Machado & Sazima 1995). A sobreposição na floração observada aqui entre *M. glaucescens* e

Tabela 2. Formação de frutos nos diferentes tratamentos de polinização experimental realizados em flores de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), em duas áreas do Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. O número de indivíduos utilizados em cada tratamento e que frutificaram são apresentado entre parênteses.

Table 2. Fruit set in different experimental pollination treatments carried out in flowers of *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), in two sites of the Morro do Chapéu Municipality, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. The number of individuals used in each treatment and number of individuals which developed fruits are presented in parentheses.

Tratamento	<i>M. glaucescens</i>		<i>M. paucispinus</i>	
	Frutos/Flores	Frutificação (%)	Frutos/Flores	Frutificação (%)
Auto-polinização espontânea	2(9)/22(16)	9,1	9(8)/33(19)	27,3
Auto-polinização induzida	1(1)/29(16)	3,4	9(8)/32(19)	28,1
Polinização cruzada induzida	16(13)/27(17)	59,3	15(10)/29(16)	51,7
Polinização inter-específica (× <i>M. concinnus</i>) induzida	-	-	15(9)/26(15)	57,7
Polinização natural (controle)	16(10)/22(12)	72,7	14(9)/28(14)	60,7



Figuras 8-13. Análise de crescimento *in situ* dos tubos polínicos em microscopia de epifluorescência em polinizações experimentais em *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul, em Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, Bahia. 8. *M. glaucescens*, auto-polinização após 24 horas. 9, 10. *M. glaucescens*, polinização cruzada após 24 horas. 11. *M. paucispinus*, auto-polinização após 24 horas. 12. *M. paucispinus*, polinização cruzada intra-específica após 24 horas. 13. *M. paucispinus*, polinização cruzada inter-específica com *M. concinnus* Buining & Brederoo após 48 horas. Setas indicam os tubos polínicos penetrando os óvulos. Barras = 0,5 mm (8-12); 1,0 mm (13).

Figures 8-13. Analysis of pollen tube growth in epifluorescence microscopy in experimental pollinations in *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul, in the Morro do Chapéu Municipality, Chapada Diamantina, Bahia State. 8. *M. glaucescens*, selfing after 24 hours. 9, 10. *M. glaucescens*, intraspecific outcrossing after 24 hours. 11. *M. paucispinus*, selfing after 24 hours. 12. *M. paucispinus*, intraspecific outcrossing after 24 hours. 13. *M. paucispinus*, interspecific outcrossing with *M. concinnus* Buining & Brederoo as pollen donor, after 48 hours. Arrows indicate the pollen tubes penetrating the ovules. Bars = 0.5 mm (8-12); 1.0 mm (13).

M. paucispinus foi reportada também para *M. glaucescens* e *M. ernestii* Vaupel por Fonseca (2004); estas duas espécies ocorrem simpatricamente na Área I e apresentam 59% de sobreposição de floração (considerando-se o número de indivíduos em flor), dados que são congruentes com a hipótese de hibridação entre elas, citada por alguns autores (Taylor 1991, Taylor & Zappi 2004, Lambert *et al.* 2006a). Fato similar ocorre com *M. concinnus* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* na Área III (Taylor 1991, Taylor & Zappi 2004, Lambert *et al.* 2006a).

Tanto *M. glaucescens* quanto *M. paucispinus* apresentam produção de néctar com baixa concentração de solutos, entre 20% e 30%, dentro do espectro de concentração de flores ornitófilas (Feinsinger 1976, Snow & Snow 1980). O volume e a concentração de néctar em *M. glaucescens* e *M. paucispinus* são bastante similares aos observados para outras espécies ornitófilas de Cactaceae (Locatelli & Machado 1999).

A semelhança encontrada nas flores de *Melocactus* (horário de antese, cor, morfologia, concentração e volume de néctar) pode explicar porque *M. glaucescens* e *M. paucispinus* possuem guildas de visitantes florais tão semelhantes, assim como é mais um fator que ajuda a esclarecer a formação de híbridos entre algumas espécies simpátricas de *Melocactus* na Chapada Diamantina.

As três espécies de beija-flores encontradas visitando as flores de *Melocactus* foram registradas em todos os meses de estudo, podendo ser consideradas residentes (Araújo 1996, Machado 2000). A principal delas, *Chlorostilbon aureoventris* Boucier & Mulsant (1948), apresenta comportamento fortemente territorialista, muito similar ao observado por Raw (1996) para *Chrysolampis mosquitus* L. (1758) em *M. salvadorensis* Werderm. e por Locatelli & Machado (1999) para *Chlorostilbon aureoventris* em *M. zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelb. e *Opuntia palmadora* Britton & Rose. Os valores de produção de frutos em polinizações naturais para ambas as espécies indicam que estas não são polinizador-limitadas, favorecendo seu sucesso reprodutivo.

As diferenças comportamentais apresentadas pelas aves promovem exploração de recursos de maneira diferente, podendo diminuir a competição intraespecífica (Krebs & Davies 1997). Os machos de *C. aureoventris* são preferencialmente territorialistas defendendo o território com maior agressividade intraespecífica em relação às fêmeas. Este mesmo padrão de comportamento foi observado por Locatelli & Machado (1999) em *O. palmadora* e

M. zehntneri. A agressividade interespecífica com outras espécies subordinadas, *E. macroura* Gmelin (1788) e *P. pretrei* Lesson & De Lattre (1839), foi semelhante ao que observou Raw (1996), no territorialismo de *C. mosquitus* em *M. salvadorensis*, na caatinga do nordeste brasileiro. Provavelmente os machos de *C. aureoventris* promovem com mais intensidade a troca de genes entre os indivíduos presentes apenas em seu território. Este fator provavelmente é o responsável pela sub-estruturação genética observada e conseqüente endogamia em *M. paucispinus* (Lambert *et al.* 2006a) e em *M. glaucescens* (Lambert *et al.* 2006b). As fêmeas de *C. aureoventris*, assim como os indivíduos de *P. pretrei*, no entanto, atuam como “traplining”, promovendo o fluxo gênico a distâncias mais longas. Este fato favorece a coesão genética dentro de uma população (Franceschinelli & Kesseli 1999, Franceschinelli & Bawa 2000), assim como entre populações conspecíficas próximas, e também favorece o cruzamento entre espécies simpátricas. Este último caso justificaria a presença de híbridos em muitos locais de ocorrência destas espécies com outras congênicas (Taylor 1991, Lambert *et al.* 2006). Diferentes comportamentos entre machos e fêmeas de beija-flores também foram registradas por Buzato (1995) na floresta Atlântica do Sudeste brasileiro.

A destruição das peças florais (tépalas, estames e estigmas) provocada por *Trigona spinipes* Fabricius (1793) pode comprometer os eventos da polinização e seus fenômenos subseqüentes, uma vez que em muitas das flores visitadas por elas o estigma e a maioria dos estames eram destruídos. No entanto, ao contrário do que observou Piratelli (1996) em *Hippeastrum* (Amaryllidaceae), a ação de *Trigona spinipes* aparentemente não interferiu na visita dos beija-flores às flores de *Melocactus*, mesmo estando estas danificadas. Estas abelhas foram consideradas pilhadoras de pólen em *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) (Teixeira & Machado 2000).

A baixa frequência de visitas associada ao comportamento empregado pelos besouros da família Cucujidae encontrados visitando as flores de *Melocactus* indica que a cantarofilia tem pouca importância para a polinização destas espécies. Todas as espécies de beija-flores e borboletas encontradas visitando as flores de ambas as espécies de *Melocactus* realizaram visitas legítimas, sendo portanto seus polinizadores efetivos. *Chlorostilbon aureoventris* devido à alta frequência e constância observada ao longo do período de estudo, é apontado como o principal vetor

de pólen das duas espécies.

Os índices de auto-incompatibilidade (ISI) e autogamia (IA) encontrados para *M. glaucescens* permitem identificar a espécie como auto-incompatível e alogâmica. Tais resultados são sustentados pelas análises de crescimento de tubo polínico, aparentemente apresentando auto-incompatibilidade gametofítica (Richards 1997). Com base em observações de plantas em cultivo, Taylor (1991) inferiu que *M. glaucescens* poderia ser auto-incompatível, uma vez que indivíduos isolados não produziam frutos em casa de vegetação. O presente estudo comprova portanto tal suposição. Este sistema reprodutivo parece ser predominante na família Cactaceae (Boyle 1997, Boyle & Idnurm 2001, Pimienta-Barros & Castillo 2002).

Para *M. paucispinus* os índices de ISI e IA classificam a espécie como auto-compatível e autógama. O fato dos frutos formados em auto-polinização (espontânea e induzida) estarem distribuídos em um número grande de indivíduos (12 dos 38 amostrados) suporta a conclusão de auto-compatibilidade, refutando a idéia de ter sido um evento isolado, associado a um ou poucos indivíduos. A disponibilidade de pólen e a receptividade estigmática antes da antese estar completa são fatores que tendem a favorecer a auto-polinização. Sendo *M. paucispinus* auto-compatível é de se esperar que se reproduza basicamente por autogamia, no entanto foi observada formação de frutos, em auto-polinização, inferior àquela obtida por polinização cruzada para a espécie. Este fato pode ser devido à ocorrência de depressão endogâmica em uma população que perdeu recentemente a auto-incompatibilidade, não tendo ainda purgado seus alelos recessivos deletérios (Lande & Schemske 1985, Schemske & Lande 1985, Husband & Schemske 1996). Resultado similar foi encontrado por Mandujano *et al.* (1996) para *Opuntia rastrera* F.A.C.Weber. Análises de isoenzimas indicam um alto coeficiente de endogamia para esta espécie (Lambert *et al.* 2006a), sendo também reforçada pelo comportamento dos polinizadores, como descrito anteriormente. Os resultados encontrados para polinização cruzada inter-específica sustentam a hipótese de hibridação entre *M. paucispinus* e *M. concinnus*, o que também é suportado por análises morfológicas e aloenzimáticas realizadas para as mesmas (Lambert *et al.* 2006a).

Em sua monografia para o gênero *Melocactus*, Taylor (1991) indica que o sistema reprodutivo do gênero não é bem estudado, mas ressalta que observações realizadas em plantas nativas e cultivadas indicam que a maioria das espécies é auto-compatível e capaz de se

auto-polinizar. Os dois trabalhos de biologia reprodutiva conhecidos para o gênero (Locatelli & Machado 1999, Nassar & Ramírez 2004) corroboram tais observações e apontam auto-incompatibilidade para *M. zehntneri* e autogamia para *M. curvispinus* Pfeiff. É necessária a realização de estudos similares em mais espécies do gênero, com o intuito de traçar a evolução dos sistemas de reprodução no grupo.

Sugerimos que para a realização do manejo visando a conservação de *M. glaucescens* e *M. paucispinus* sejam adicionalmente realizados estudos para determinar o status das populações de seus polinizadores, aparentemente residentes e que podem estar sendo impactadas pela degradação de habitat observada em ambos os locais. Também deve ser considerado o manejo das espécies de *Melocactus* simpátricas com *M. glaucescens* e *M. paucispinus*, especialmente *M. ernestii* e *M. concinnus*, espécies de distribuição mais ampla e que podem vir a ameaçar a viabilidade das populações devido à possibilidade de formação de zonas híbridas (Taylor 1991).

Agradecimentos – Agradecemos Rubeney Fonseca pelo auxílio nos trabalhos de campo, Marlon Câmara Machado por informações sobre as espécies, e a dois assessores anônimos por comentários e sugestões. Este trabalho foi financiado pelo Fundo Nacional do Meio Ambiente (FNMA #75/2001). M.A.S. Colaço recebeu bolsa de estudos da Capes; R.B.S. Fonseca e C.B.N. Costa receberam bolsas de estudos da Fapesb e S.M. Lamberti recebeu bolsa de estudos CNPq. E.L. Borba tem suporte dado pelo CNPq (PQ2).

Referências bibliográficas

- ALTMANN, S.A. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior* 49:227-265.
- ANDERSON, E.F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland.
- ARAÚJO, A.C. 1996. Beija-flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BOYLE, T.H. 1997. The genetics of self-incompatibility in the genus *Schlumbergera* (Cactaceae). *The Journal of Heredity* 88:209-214.
- BOYLE, T.H. & IDNURM, A. 2001. Physiology and genetics of self-incompatibility in *Echinopsis chamaecereus* (Cactaceae). *Sexual Plant Reproduction* 13:323-327.
- 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, Campinas.

- CPMR. 1995. Projeto mapas municipais. Município de Morro do Chapéu (BA). Ministério de Minas e Energia, Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Superintendência Regional de Salvador, Salvador.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46:257-291.
- FONSECA, R.B.S. 2004. Fenologia reprodutiva e dispersão de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heiman & R. Paul (Cactaceae) no município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina - Bahia - Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.
- FRANCESCHINELLI, E.V. & BAWA, K.S. 2000. The effect of ecological factor on the mating system of *Helicteres brevispira* St. Hil. *Heredity* 84:105-111.
- FRANCESCHINELLI, E.V. & KESSELI, R. 1999. Population structure and gene flow of the Brazilian shrub *Helicteres brevispira*. *Heredity* 82:355-363.
- GRANTSAU, R. 1988. Os beija-flores do Brasil. *Expressão e Cultura*, Rio de Janeiro.
- HOWARD, R.A. 1989. Flora of the Lesser Antilles. *Journal of the Arnold Arboretum* 5:408-410.
- HUSBAND, B.C. & SCHEMSKE, D.W. 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* 50:54-70.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1997. An introduction to behavioral ecology. Blackwell, London.
- LAMBERT, S.M., BORBA, E.L., MACHADO, M.C. & ANDRADE, S.C.S. 2006a. Allozyme diversity and morphometrics of *Melocactus paucispinus* (Cactaceae) and evidence for hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, North-eastern Brazil. *Annals of Botany* 97:389-403.
- LAMBERT, S.M., MACHADO, M.C. & BORBA, E.L. 2006b. Allozyme diversity and morphometrics of the endangered *Melocactus glaucescens* (Cactaceae), and investigation of the putative hybrid origin of *Melocactus xalbicephalus* (*Melocactus ernestii* × *M. glaucescens*) in north-eastern Brazil. *Plant Species Biology* 21:93-108.
- LANDE, R. & SCHEMSKE, D.W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39:24-40.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I.C.S. 1999. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya* 17:75-85.
- MACHADO, C.G. 2000. Distribuição espacial, fenologia e polinização de Bromeliaceae na Mata Atlântica do alto da Serra de Paranapiacaba, SP. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MACHADO, I.C. & SAZIMA, M. 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga, nordeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 18:27-33.
- MACHADO, M.C. 1999. The cacti of Morro do Chapéu, Bahia, Brasil. *British Cactus and Succulent Journal* 17:203-213.
- MACHADO, M.C. & CHARLES, G. 2004. *Pilosocereus bohlei* Hofacker - a remarkable new species from Brazil. *British Cactus and Succulent Journal* 22:188-192.
- MANDUJANO, M.D.C., MONTANA, 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? *American Journal of Botany* 83:63-70.
- MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34:125-128.
- NASSAR, J.M. & RAMÍREZ, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248:31-44.
- PIMIENTA-BARRIOS, E. & DEL CASTILLO, R.F. 2002. Reproductive biology. *In* Cacti: biology and uses (P.S. Nobel, ed.). University of California Press, Berkeley, p.75-90.
- PIRATELLI, J.A. 1997. Comportamento alimentar de beija-flores em duas espécies de *Hippeastrum* Herb. (Amaryllidaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 57:261-273.
- RAW, A. 1996. Territories of the ruby-topaz hummingbird *Chrysolampis mosquitos* at flowers of the "turk's - cap" cactus *Melocactus salvadorensis* in the dry Caatinga of Northeastern Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 56:581-584.
- RICHARDS, A.J. 1997. Plant breeding systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- ROGER, C.N. & EVANS, P.A. 1981. *Melocactus macracanthos* in habitat. *Cactus and Succulents Journal* 43:33-36.
- RUIZ-ZAPATA, T. & ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive biology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 10:221-230.
- SCHEMSKE, D.W. & LANDE, R. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39:41-52.
- SICK, H. 1997. Ornitologia brasileira. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- SNOW, D.W. & SNOW, B.K. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the Brazilian Museum of National History (Zool.)* 38:105-139.
- TAYLOR, N.P. 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* 9:1-80.
- TAYLOR, N.P. 2000. Taxonomy and phytogeography of the Cactaceae of eastern Brazil. PhD Thesis, The Open University e Royal Botanic Gardens, Kew.
- TAYLOR, N.P. & ZAPPI, D.C. 2004. Cacti of eastern Brazil. Royal Botanic Gardens, Kew.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 14:347-357.