



**Ecologia de *Discocactus zehntneri*
subsp. *boomianus* (Cactaceae) em
Afloramento Rochoso do Semi-Árido
Baiano (Brasil)**

Instituto de Biologia

Universidade Federal da Bahia

João Paulo Loyola de Oliveira

**Ecologia de *Discocactus zehntneri*
subsp. *boomianus* (Cactaceae) em
Afloramento Rochoso do Semi-Árido
Baiano (Brasil)**

Salvador

2009

João Paulo Loyola de Oliveira

**Ecologia de *Discocactus zehntneri*
subsp. *boomianus* (Cactaceae) em
Afloramento Rochoso do Semi-Árido
Baiano (Brasil)**

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biologia da
Universidade Federal da Bahia,
para a obtenção de Título de Mestre
em Ecologia e Biomonitoramento.
Orientador: Dr. Mauro Ramalho

Salvador

2009

Sistema de Bibliotecas - UFBA

Oliveira, João Paulo Loyola de.

Ecologia de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* (Cactaceae) em afloramento rochoso do semi-árido baiano (Brasil) / João Paulo Loyola de Oliveira. - 2009.
84 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Mauro Ramalho.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2009.

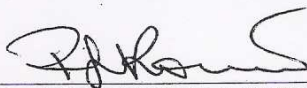
1. Cacto - Ecologia. 2. Cacto - Reprodução. 3. Cacto - Populações. 4. Regiões áridas - Bahia. I. Ramalho, Mauro. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia.
III. Título.

CDD - 583.56


COMISSÃO EXAMINADORA



Membro: **Dr. MAURO RAMALHO**
Instituição: Universidade Federal da Bahia



Membro: **Dr. ROBERTO LISBOA ROMÃO**
Instituição: Universidade Estadual de Feira de Santana



Membro: **Dr. JACQUES HUBERT CHARLES DELABIE**
Instituição: Universidade Estadual de Santa Cruz

HOMOLOGADA EM . / . / 200 .

Agradecimentos

- A Deus, por ter me suportado nas horas difíceis e me incentivado à humildade nas horas de vitórias. “Porque dele e por ele, e para ele, são todas as coisas; glória, pois, a ele eternamente. Amém.” (Rm 11:36);
- A Deus, por ter me abençoado colocando no meu caminho todos os abaixo listados e suprido com as concessões conseguidas;
- A FAPESB, pela concessão de apoio financeiro ao meu mestrado (nº BOL 1099/2007) e por ter continuado a acreditar no meu trabalho com o termo aditivo (nº 219/2008);
- A Universidade Federal da Bahia, que possibilitou, através dos seus professores e funcionários, minha formação de excelente qualidade, e a todos os contribuintes que pagaram pelos meus estudos nessa instituição;
- Ao Dr. Mauro Ramalho, por aceitar o desafio e entrar no maravilhoso mundo das cactáceas (apesar de falar que trabalho com ouriços...) e por toda a orientação;
- Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, pela capacitação teórica e prática, e em especial a Jussara, sempre tão solícita, mesmo nos momentos de preenchimento do relatório da CAPES;
- Ao CPRM, na pessoa do Superintendente Ivanaldo V. G. da Costa e do geólogo Antonio J. Dourado Rocha, pelo apoio logístico no CIEG de Morro do Chapéu, e aos caríssimos Adenilton, Ivanilton, José Carlos e Silvano;
- Aos Ecopolenses (ECOPOL), em especial a Marília (Mau), Jaqueline (Jaque), Ludmila (Lud), Oscar (Fred), pelo esforço desprendido sob o sol dos lajedos e Daniela, Zafira, Maise, Fernanda, Camila e Paulo pelos apoios laboratoriais;
- Ao Dr. Roberto Lisbôa Romão, pelo *insight* do sítio materno nos aglomerados;
- Ao Dr. Jacques Hubert Charles Delabie, pela identificação das formigas;
- Ao Dr. José Geraldo de Aquino Assis por ter me apresentado às cactáceas e por ser meu orientador *honoris causa* e por todo o apoio;

- Ao Laboratório de Cultura de Tecidos, principalmente Nazaré, pela ajuda nas coletas e nos testes de germinação, Msc. Sheila, pela ajuda nas coletas e “aporrinhações” e Dr^a. Moema, pelas elucidações técnicas nas germinações;
- Ao Bel. Frederic Hughes, pelas ajudas intensivas com as análises de distribuição espacial e por toda a disponibilidade e dedicação;
- Ao Msc. Gilson Carvalho, pelos auxílios nas análises estatísticas;
- André Gonçalves (Deco), Rafael Abreu (Rafrog), Francisco Sanches (Chico), Perdigão, irmão Delmar, Marquinhos e sua família por todo apoio em campo;
- Ao Bel. João Paulo Franco pelos envio de diversos artigos, os quais não tive acesso;
- A todos os colegas do ECOBIO pela força de sempre e à caloura na secretaria Marinalva pelo apoio de anos;
- Aos meus pais, meus exemplos de vida, Jailson (Jajá) por ter ido me ajudar nas minhas coletas e Amélia (Mamãe), por fazer todo o “rango” que levava pra campo e por ter costurado muitos protetores de vual para as flores, a ambos por toda a dedicação e amor desprendido a mim ao logo de todos esses anos;
- À minha linda irmã Danielle (Irmãããã) por todo o apoio e compreensão;
- À minha futura esposa, Msc. Jana, pelas ajudas em campo e com as tabelas quilométricas, pelo suporte emocional, por me aturar nos piores momentos do mestrado e por me amar tanto;
- À minha sogrinha Liege, por ter ajudado costurando dezenas de protetores de vual para isolamento das flores;
- Aos meus amados irmãos de “sangue” da Igreja no Lar, pelas orações e suporte espiritual;
- A todos que ajudaram direta ou indiretamente e todos que, se não ajudaram, também não atrapalharam;
- À onça por chegar perto, mas não ter nos atacado, hehhehe;
- Aos *Discocactus* por tantos dedos furados e tantas emoções.

Índice

Introdução Geral	1
Distribuição espacial de <i>Discocactus zehntneri</i> subsp. <i>boomianus</i> (Buining & Brederoo) N. P. Taylor & Zappi, uma Cactaceae rara do semi-árido brasileiro: Influência de fatores bióticos e abióticos	6
Resumo	7
Introdução	9
Material e Métodos	11
Resultados	16
Discussão	25
Conclusões	36
Referências bibliográficas	36
Sucesso reprodutivo de <i>Discocactus zehntneri</i> subsp. <i>boomianus</i> (Buining & Brederoo) N. P. Taylor & Zappi (Cactaceae) em vegetação rupestre no semi-árido: variáveis populacionais relacionadas	51
Resumo	52
Introdução	54
Material e Métodos	56
Resultados	61
Discussão	63
Conclusão	66
Referências bibliográficas	66
Conclusão Geral	77
Referências Bibliográficas	79
Anexo	84

Introdução Geral

Os estudos de padrões espaciais se tornaram muito importantes em ecologia de populações nas duas últimas décadas, com desenvolvimento de ferramentas muito sofisticadas de análise. A organização espacial das interações e dos processos ecológicos se tornou, em si mesmo, um vasto campo de pesquisa teórica, em que se evidencia o papel central do próprio espaço. Algumas das principais abordagens tratam de efeitos do arranjo espacial de elementos de uma paisagem em mosaico sobre a conectividade funcional em uma população (migração, dispersão de pólen e sementes, etc.); o papel da complexidade espacial na estabilização de interações e persistência de espécies com interações antagônicas; a dinâmica de expansão de invasões associadas ao rompimento de barreiras à dispersão protagonizadas por agentes antrópicos; e, finalmente, os mecanismos internos às populações que afetam o espaçamento ou grau de agregação de seus indivíduos (Tilman & Kareiva 1997).

Esse estudo trata basicamente de mecanismos que afetam o espaçamento dentro das manchas populacionais distribuídas sobre matriz rochosa. Estudos teóricos indicam que vários padrões dinâmicos ou estáticos podem resultar de uma variedade de interações locais combinadas com a dispersão, mesmo num ambiente uniforme. Também demonstram que padrões em uma escala espacial podem resultar de processos operando em outra escala. Em contrapartida, a percepção simples de que as probabilidades de interações (importantes) entre indivíduos em uma população devem ser uma função da distância resultará em importantes formulações teóricas que exploram o caráter discreto (patchy) do espaço (Levin & Pacala 1997). Esse grande avanço teórico ainda não foi acompanhado por análises empíricas correspondentes.

Aqui será feito um estudo empírico do espaçamento entre indivíduos, em diferentes escalas espaciais, partindo da caracterização do próprio padrão espacial e dos mecanismos com maior influência aparente sobre o espaçamento da espécie de interesse.

Muitos são os mecanismos capazes de influenciar a dinâmica espacial das populações vegetais, e parecem não agir isoladamente. Esses são relacionados com interações planta-animal (p.e. polinização, Aizen & Feinsinger 1994, dispersão, Willson &

Traveset 2000 e herbivoria, Packer & Clay 2003), relações competitivas ou de facilitação, intra ou inter-específicas entre as plantas (Barton 1993, Fowler 1995, Flores & Jurado 2003), a variabilidade e disponibilidade de hábitat e micro-hábitats (Kadmon & Shmida 1990, Barton 1993), também revelam grande importância nesse aspecto.

A interação de facilitação ocorre em muitos tipos vegetacionais, mas se destaca em ambientes de estresse abiótico. Essa interação pode influenciar no padrão de distribuição, produtividade, diversidade e reprodução das espécies de uma comunidade vegetal (Callaway, 1995).

Os mecanismos envolvidos na facilitação proporcionam melhoria de fatores ambientais, isso proporciona maiores condições para o estabelecimento de outras plantas da mesma espécie ou de outras espécies. Esses mecanismos segundo Callaway (1995), podem influenciar de muitas formas no desenvolvimento promovendo modificação dos recursos: luz, temperatura, umidade do solo, nutrientes do solo, oxigenação do solo; modificação do substrato; proteção contra herbívoros; polinização; concentração de propábulos; micorrizas, e indivíduos no solo.

Nos ambientes semi-áridos, a ocorrência de processos de facilitação em plantas parece ser relativamente comum, provavelmente porque, com mais frequência, confere vantagens adaptativas que superam os riscos associados da competição intra ou inter-específica. A facilitação, conhecida também como interação *nurse-protégé* (Cody 1993), nessa interação sementes e/ou indivíduos jovens se beneficiam de um micro-ambiente formado por plantas adultas facilitadora ou enfermeira.

Se a facilitação ocorre intraespecificamente e, mais especificamente, promovida pela planta-mãe, trata-se da formação do sítio materno segundo a hipótese de Ellner & Shmida (1981), que prevê riscos maiores de recrutamento associado à dispersão a longas distâncias, em virtude da imprevisibilidade do ambiente quanto a outros sítios de recrutamento longe da planta-mãe, principalmente em ambientes xéricos (Escudero et al. 1999, 2000).

Flores & Jurado (2003) revisaram a ocorrência da facilitação em ambientes áridos, e propuseram cinco hipóteses para ocorrência dessas interações, das quais quatro foram sustentadas por estudos de caso com cactáceas.

Partes vegetativas de algumas plantas funcionam mecanicamente como armadilhas de sementes e, com isso, oferecem sítios de deposição e desenvolvimento de novos indivíduos, como no gênero *Opuntia* (Yeaton 1978).

Como nos ambientes áridos o desenvolvimento sob condições expostas e de insolação intensa é particularmente crítico durante a fase de plântula ou juvenil, várias espécies se beneficiam com a maior umidade e sombreamento nas proximidades de facilitadoras: nessa interação os gêneros *Carnegiea* e *Neobuxbaumia* (Turner et al. 1966, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991) estão envolvidos.

Plantas que promovem proteção contra herbivoria, pastejo e inclusive pisoteio foram registradas na família Cactaceae (McAuliffe 1984) no gênero *Opuntia* (Cody 1993, Rebollo et al. 2002).

Por fim, em solos pouco profundos de regiões áridas, algumas plantas facilitadoras contribuem para aumentar o aporte de nutrientes e, com isso, beneficiam o desenvolvimento de outras plantas nas imediações. Entre as cactáceas podemos citar os gêneros *Carnegiea*, *Ferocactus* e *Pachycereus* (Franco & Nobel 1989, Carrillo-García et al. 2000).

A forma de dispersão de sementes também tem influência sobre o espaçamento dos indivíduos nas populações de plantas (Howe & Smallwood 1982). O potencial de colonização de novas áreas tende a ser maior em espécies que possuem sementes adaptadas à dispersão pelo vento (anemocoria) ou por vertebrados (zoocoria), como aves e mamíferos. Espécies com auto-dispersão explosiva (balocoria) e espécies dispersas por formigas (mirmecocoria) são menos eficientes na colonização de novas áreas e estão predispostas à distribuição agregada (Willson & Traveset 2000).

Por sua vez, a hidrocoria promove principalmente padrões de dispersão aleatórios e/ou a longas distâncias (Howe & Smallwood 1982, Willson & Traveset 2000), que variam com o tipo de topografia e presença de barreiras ao fluxo de água.

Na família Cactaceae, que apresenta frutos do tipo baga, observa-se o predomínio de dispersão zoocórica. Esses frutos carnosos, com alto teor de água, atraem animais vertebrados e invertebrados nesses ambientes de baixa oferta hídrica.

Nas cactáceas das caatingas, a mirmecocoria foi observada em *Cereus jamacaru*, *Melocactus bahiensis*, *Opuntia palmadora*, *Pilosocereus gounellei*, *P. piauhiensis* e *P.*

pachycladus. As sementes dessas espécies não têm elaiissomos, típicos da síndrome de mirmecocoria, mas são removidas dos frutos e levadas até os ninhos pelas formigas (Leal 2003, Leal et al. 2007). A saurocoria (dispersão por lagartos) foi registrada em *Opuntia inamoena* e *O. palmadora* (Griz & Machado 2001). Três espécies de lagartos foram registradas consumindo frutos de *Melocactus glaucescens* e *M. paucispinus*, explorados também por formigas (Fonseca 2004). Em campo rupestre, no semi-árido, aves frugívoras foram identificadas como potenciais dispersoras de sementes de *Stephanocereus luetzelburgii* (Faustino & Machado 2006). É provável que a importância relativa de diferentes dispersores como lagartos, roedores, aves e formigas varie com o tipo de hábitat nas caatingas, como Montiel & Montana (2003) constataram na dispersão de sementes de *Opuntia rastrera* no deserto Chihuahuan.

Esses dois mecanismos, facilitação e dispersão de sementes, propulsores da dinâmica espacial da espécie focal, que influenciam a densidade e tamanho populacional, podem apresentar efeitos indiretos no sucesso reprodutivo das plantas.

Vários estudos têm demonstrado que a densidade e o tamanho de populações naturais produzem variações no sucesso reprodutivo em plantas (Roll et al. 1997, Molina-Montenegro & Cavieres 2006, Metcalfe & Kunin 2006, Aizen & Feinsinger 1994, Morgan 1999, Ry et al. 2000, Kolb & Lindhorst 2006), cujos mecanismos subjacentes podem ser as interações diretas entre as próprias plantas ou os efeitos indiretos sobre a atratividade e atividade de vetores de pólen e dispersores de sementes.

A espécie focal, *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N. P. Taylor & Zappi, Cactaceae endêmica do Município de Morro do Chapéu, no semi-árido brasileiro. Destaca-se por apresentar sistema reprodutivo sexuado e assexuado. Na maioria das vezes, os brotos da reprodução assexuada permanecem próximos à planta-mãe, após a emancipação, e se misturam aos indivíduos de origem germinativa, que também ficam densamente concentrados, em virtude do padrão de dispersão de suas sementes.

Os indivíduos possuem pequeno porte e corpo globoso. Os adultos possuem cefálio, estrutura formada por tricomas lanosos por onde emergem flores brancas tubulares (2,5 cm) de odor adocicado e antese noturna. Dois vetores se destacam na polinização, esfingídeos e coleópteros (Oliveira & Ramalho n.p.). Os frutos são do tipo baga indeiscente, com coloração que varia do branco ao vermelho vivo. Os frutos possuem em média 118 (± 45)

sementes, globulares com ornamentações mamilares, pequenas com dimensões médias de 1,34 mm de largura, 1,48 mm de altura com estreitamento na base com ca. 1,15mm (Figura 1A - artigo 1).

Esse *Discocactus* se distribui em populações em manchas populacionais, os indivíduos apresentam graus variados de agregação e estruturação espacial aparente. As porções de habitats se distribuem em áreas de endemismo, entre as coordenadas geográficas 11° 29' S e 41° 20' W e 11° 28' S 41° 22' W, no município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina-Bahia (Figura 1- artigo 2). As altitudes variam entre 700 e 900 metros e as declividades entre 2 e 9 graus. Devido à topografia as áreas estão submetidas a diferentes domínios climáticos: Semi-árido quente (BSh) e Tropical de altitude com verão quente (Cwa), segundo a classificação de Köppen (1936), com temperaturas médias anuais de 21-22°C e 20-21°C e pluviosidades anuais de 600mm e 700mm, respectivamente (Rocha & Costa 1995).

Essas áreas contêm flora xerófila de baixo porte, que recobre de maneira esparsa e descontínua os solos rasos e pouco intemperizados, entre afloramentos areníticos (Rocha & Costa 1995). Nas maiores altitudes (900m) a vegetação típica de campos rupestres. Como o local deste estudo se encontra em área de transição, optou-se por usar um termo mais neutro, no caso “vegetação rupestre”.

O processo de facilitação pode ter um papel importante sobre o recrutamento bem sucedido e, portanto, sobre o padrão espacial da população. Em Cactaceae, dependendo do grupo ou espécie, tem se identificado um conjunto variado de agentes dispersores de sementes, cujos efeitos sobre a dispersão espacial ainda são pouco compreendidos.

Em seguida, o estudo analisa comparativamente de que maneira o sucesso reprodutivo se relaciona com a densidade, quantidade de indivíduos e estrutura espacial local nas manchas populacionais. Em última análise, a questão é se existe um componente espacial associado às variações de sucesso reprodutivo entre indivíduos em uma população.

Esse trabalho teve por objetivo discutir a influência dos processos de facilitação e de dispersão sobre as seguintes características populacionais de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*: padrão de distribuição espacial, tamanho e densidade. Por fim, avaliar a influência da variação nessas características populacionais sobre o sucesso reprodutivo.

Distribuição espacial de *Discocactus zehntneri*
subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N. P.
Taylor & Zappi, uma Cactaceae rara do semi-
árido brasileiro: Influência de fatores bióticos e
abióticos¹

Oliveira, J.P.L. & Ramalho, M.

¹ Artigo a ser submetido ao Journal of Vegetation Science

**Distribuição espacial de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N. P. Taylor & Zappi, uma Cactaceae rara do semi-árido brasileiro:
Influência de fatores bióticos e abióticos**

Oliveira, J.P.L.1,2 & Ramalho, M.1,3

1 Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Geremoabo, Ondina, Salvador, Bahia, BR

2 E-mail biologojoo@gmail.com; **3** ramauro@ufba.br

Resumo

Questão: Interações de facilitação e sistemas de dispersão de sementes em ambiente semi-árido influenciam o padrão de distribuição espacial nas populações?

Localização: Oeste da sede do município de Morro do Chapéu, Bahia, Brasil (11° 29'S e 41°20'W e 11°28'S e 41°22'W).

Métodos: Foram avaliadas as associações intra e inter-específicas como indicadores de facilitação e identificados padrões de distribuição através da função K de Ripley. Registrados visitas e comportamento de consumidores dos frutos de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* e verificados agentes abióticos no processo de dispersão. A área foi caracterizada quanto à especificidade de hábitat e topografias locais. Foi avaliada a relação entre *Discocactus* e formigueiros em *Allamanda puberula*.

Resultados: Nas análises univariadas o padrão de distribuição dos indivíduos desse *Discocactus* é agregado, enquanto o padrão das plantas potencialmente facilitadoras é aleatório, com exceção de *Melocactus* spp. Nas análises bivariadas a distribuição das associações intraespecíficas é agregada para escalas < 0,5 m e aleatórias em escalas maiores, enquanto o padrão de distribuição das associações inter-específicas é aleatório com exceção de *Allamanda puberula*. Os *Discocactus* apresentaram dispersão primária exclusivamente por formigas, e dispersão secundária pela água, desse modo, ocorre um gradiente crescente de densidade com a declividade.

Conclusões: Os padrões de distribuição de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* sustentam a hipótese de sítio materno, o padrão agregado é em virtude da ação conjunta dos agentes de dispersão primária (mirmecocoria) e secundária (hidrocoria). A facilitação mais provável ocorre entre o *Discocactus* e a *Allamanda*, essa como sítio de nidificação dos dispersores do *Discocactus*.

Palavras-chaves: *Discocactus*; Cactaceae; Facilitação; Dispersão.

Introdução

Todo ecossistema possui heterogeneidade espacial expressa por fatores abióticos e pela distribuição das populações e comunidades biológicas (Greig-Smith 1979). Assim, nas populações naturais, a distribuição agregada dos indivíduos é um padrão muito comum, embora também sejam observadas distribuições aleatórias ou regulares. Esses diferentes padrões populacionais podem ser determinados por um conjunto de fatores: de um lado, a variação na oferta de habitats, micro-habitats, recursos e, de outro, os processos de reprodução ou dispersão e as interações intra e inter-específicas (Fowler 1986, 1988).

Nas interações entre plantas terrestres têm sido enfatizado os efeitos opostos da competição e da facilitação. Esses processos não ocorrem isoladamente e, por isso, podem produzir efeitos complexos e variáveis, tanto sobre a distribuição e abundância das populações, como sobre a estrutura das comunidades (Callaway 1995, Callaway & Walker 1997, Hunter & Aarssen 1988, Foster 1999).

A competição tem efeitos negativos e pode ocorrer em qualquer fase do ciclo de vida das plantas (Casper & Jackson 1997, Foster 1999), devido à limitação de nutrientes, água ou luz. A facilitação beneficia uma ou mais plantas envolvidas no processo, através da disponibilização de recursos no solo (umidade, nutrientes e oxigênio; Callaway 1995); ciclagem de nutrientes (Franco & Nobel 1989, Pugnaire et al. 1996, Carrillo-García et al. 2000); e sombreamento, que, isoladamente ou em conjunto podem promover principalmente a sobrevivência de plantas jovens ou a formação de bancos de sementes (Fowler 1986, El-Bana et al. 2002).

As interações facilitadoras têm sido estudadas principalmente em ambientes áridos ou semi-áridos (Ellner & Shmida 1981, Fowler 1986, Callaway 1995, Pugnaire et al. 1996,

Escudero et al. 2005, De la Cruz et al. 2008), onde plantas adultas já estabelecidas podem propiciar condições microclimáticas mais favoráveis (ou menos extremas), diminuição do estresse hídrico com: maiores umidades no solo, temperaturas mais amenas e sombreamento, fundamentais ao estabelecimento e crescimento de plântulas e juvenis de muitas espécies.

Além das interações de competição ou facilitadoras entre as plantas, a dispersão de sementes pode ter forte influência sobre a estrutura das comunidades (p.ex. Hubbell 1999) e sobre a estrutura espacial das populações, dependendo do agente dispersor (Howe & Smallwood 1982). O padrão espacial de deposição de sementes no banco de sementes é influenciado pelo carreamento da água de chuva e/ou do vento (El-Bana et al. 2002) e pelo “efeito poleiro”, neste caso, com deposição concentrada sob as copas que servem de repouso para animais frugívoros (Fowler 1986, Holl 1999, Verdú & García-Fayos 2003, Jordano et al. 2006). A distribuição agregada parece ser mais comum em populações de espécies balocóricas e mirmecocóricas, enquanto as sementes de espécies anemocóricas ou zoocóricas (envolvendo vertebrados) têm mais chances de serem espalhadas por áreas mais amplas, mais afastadas da planta-mãe (Willson & Traveset 2000). Por sua vez, o sucesso de recrutamento de novas plântulas pode ser afetado pela distância de dispersão em relação à planta mãe, devido à ação de patógenos ou predadores, como prevê a hipótese de fuga (Janzen 1970).

Discocactus zehntneri subsp. *boomianus* é uma Cactaceae rara, com distribuição restrita a solos rasos em áreas de afloramentos rochosos do semi-árido baiano. As populações locais têm distribuição em mosaico, acompanhando a descontinuidade aparente de porções de habitats adequados na paisagem. Com o intuito de caracterizar e explicar o padrão de distribuição espacial dos indivíduos nas populações desta espécie, foram

analisados o seu sistema de dispersão de sementes e o papel relativo dos agentes associados, bem como potenciais fatores facilitadores do recrutamento, dadas as restrições também severas do hábitat.

Material e Métodos

Área de estudo:

Esse estudo foi conduzido em áreas de endemismo de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*, no semi-árido (Brasil), entre as coordenadas geográficas 11° 29' S e 41° 20' W e 11° 28' S 41° 22' W, no município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina-Bahia. As altitudes variam entre 700 e 900 metros e as declividades entre 2 e 9 graus. Devido à topografia as áreas estão submetidas a diferentes domínios climáticos: Semi-árido quente (BSh) e Tropical de altitude com verão quente (Cwa), segundo a classificação de Köppen (1936), com temperaturas médias anuais de 21-22°C e 20-21°C e pluviosidades anuais de 600mm e 700mm, respectivamente (Rocha & Costa 1995).

Essas áreas contêm flora xerófila de baixo porte, que recobre de maneira esparsa e descontínua os solos rasos e pouco intemperizados, entre afloramentos areníticos (Rocha & Costa 1995). Nas maiores altitudes (900m) a vegetação típica de campos rupestres. Como o local deste estudo se encontra em área de transição, optou-se por usar um termo mais neutro, no caso “vegetação rupestre”.

Especificidade do hábitat

As áreas de distribuição das populações estão compostas por mosaicos de afloramentos rochosos contínuos, os lajedos, em meio a solos rasos com bancos de areia

e/ou pedregosos. Após inspeções extensivas in loco, verificou-se que os lajedos eram não-habitat para a espécie focal e as demais áreas foram consideradas como habitats, ou seja, os lajedos não possibilitavam o desenvolvimento dos *Discocactus* enquanto os bancos de areia, depósito de pedras e ilhas de vegetação proporcionavam o recrutamento dessas plantas. Dentro dos habitats também se constatou que alguns componentes estruturais podiam ser essenciais para o estabelecimento de sementes e/ou recrutamento (tais como pedras, rachaduras, depósitos de vegetação morta), que no conjunto foram considerados micro-habitats adequados no recrutamento de espécimes de *Discocactus*.

Espécie focal

Discocactus zehntneri subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N. P. Taylor & Zappi é endêmica do Município de Morro do Chapéu. Essa cactácea tem pequeno porte e corpo globoso. Os indivíduos adultos possuem cefálio, estrutura formada por tricomas lanosos por onde emergem flores brancas de antese noturna. Os frutos são do tipo baga indeiscente, com coloração que varia do branco ao vermelho vivo. Os frutos possuem em média 118 (± 45) sementes, globulares com ornamentações mamilares, pequenas com dimensões médias de 1,34 mm de largura, 1,48 mm de altura com estreitamento na base com ca. 1,15mm (Figura 1A).

Delineamento Amostral do Padrão de distribuição espacial

Foram feitas amostras em cinco populações endêmicas no mosaico de afloramentos rochosos da paisagem. Em cada população local foram amostradas seis parcelas de 10 m² método adaptado de Escudero et al. (2005): dois conjuntos de três parcelas pareadas, ao longo de duas transecções acompanhando a altura, para se detectar possíveis efeitos da

inclinação do terreno sobre a distribuição espacial. As parcelas foram arranjadas da seguinte maneira: (a) duas parcelas, na parte mais baixa da população (inferiores); (b) duas parcelas, a 20 metros acima das inferiores (superiores); e (c) duas parcelas intermediárias, equidistantes das superiores e inferiores. Todos os indivíduos das parcelas superiores e inferiores foram mapeados através de georreferenciamento e medidos (diâmetro do corpo e diâmetro e altura do cefálio dos adultos), nas parcelas intermediárias foram quantificados os indivíduos entre as categorias adultos e indivíduos imaturos (Figura 2).

As parcelas foram distribuídas a partir de 50 metros do limite de cada população local. Todas foram dispostas no sentido SE-NO, acompanhando a declividade predominante e sempre a partir da área mais baixa, isto é, onde foram delimitadas as parcelas inferiores. Para determinar a declividade, as altitudes na aresta mais alta e mais baixa das populações foram medidas com auxílio de GPS.

Foram mapeados os indivíduos de *Discocactus* na fase adulta (indivíduos com cefálio), juvenil (indivíduos com > 10 mm) e de plântula (indivíduos com ≤ 10 mm), indivíduos vivos e mortos.

Para a determinação das densidades os indivíduos jovens foram definidos como aqueles com diâmetro igual ou superior a três centímetros, porém sem cefálio; todos os indivíduos com cefálio foram considerados adultos, independente do tamanho.

Para avaliar possíveis efeitos de interações inter-específicas foram mapeadas as seguintes espécies na comunidade vegetal local, na área de distribuição das populações do *Discocactus*: *Allamanda puberula* A. D.C., *Melocactus* spp., *Micranthocereus flaviflorus* Buining & Brederoo, *Mimosa irrigua* Barneby, *Pilosocereus gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley. *Mimosa irrigua* apresentou frequência muito baixa nas parcelas e por isso teve que ser retirada das análises para determinação do padrão de distribuição

espacial. Além do fato de serem plantas conspícuas na paisagem, *A. puberula* destaca-se pelo fato de abrigar formigueiros e *M. irrigua* por apresentar nectários extra-florais visitados por formigas.

Análise dos dados do Padrão de distribuição espacial

Os padrões espaciais foram determinados através de teste de “Completa Aleatoriedade Espacial” (CAE), para relações univariadas entre indivíduos de mesma categoria ou espécie, e teste de “Completa Independência Espacial” (CIE) para as relações bivariadas entre indivíduos de categorias diferentes (interação intraespecífica) ou espécies diferentes (interação inter-específica). As hipóteses foram testadas usando a função K de Ripley. Coordenadas aleatórias em 999 simulações foram geradas através do teste de Monte Carlo, estabelecendo-se intervalos de confiança de 95%, no modelo neutro (De la Cruz 2008). Valores acima da linha superior do intervalo de confiança indicam agregação, valores dentro do intervalo indicariam aleatoriedade, e valores abaixo indicariam distribuição regular.

Essas análises foram realizadas no ambiente R com o “pacote ecespa” (R Development Core Team 2008).

Dispersão de sementes

Nos meses de março a maio de 2008, durante o período de frutificação, foram feitas observações in loco nas plantas que possuíam frutos. Quando se detectava uma planta frutificada com frugívoros, a mesma era observada por períodos variáveis de acordo com o frugívoro, até que se tivesse uma amostragem do maior número possível características comportamentais apresentados pelo mesmo. Registrou-se a visita e comportamento dos

frugívoros com o objetivo de detectar prováveis agentes dispersores, no final dos registros os frugívoros foram coletados ativamente através de sugador entomológico.

Além da observação direta dos frugívoros, foram recolhidas fezes de lagartos, aves e mamíferos cursores, totalizando ca. 50 amostras. Esse material foi acondicionado em sacos de papel para posterior triagem e verificação da presença ou ausência de sementes de *Discocactus* conforme metodologia de Fragoso (1997) e Galetti et al. (1997).

Foram observadas e registradas características do hábitat, tais como declividade, barreiras ou sítios potenciais de deposição de sementes que pudessem influenciar a ação de agentes dispersores. Foram analisadas as características morfológicas dos diásporos que poderiam facilitar a remoção ou transporte dos mesmos por diferentes agentes.

Relação entre formigueiros e *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*

Em observações prévias no campo (pilotos) verificou-se que alguns dispersores potenciais eram formigas que tinham relação com a planta arbustiva *Allamanda puberula* (Apocynaceae). Para analisar um possível efeito indireto de facilitação, também se mediu a distribuição de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* a partir de plantas focais de *A. puberula*. Com um indivíduo desta planta como referência, foram feitas transecções, ao longo das quais foram colocadas parcelas a intervalos de 10m, e quantificados os indivíduos jovens (indivíduos \geq três centímetros de diâmetro) e adultos (indivíduos com cefálio) do *Discocactus*. Nesta análise foram observados ainda três aspectos complementares: 1) ocorrência de outros indivíduos de *A. puberula* nas proximidades do indivíduo de referência; 2) ocorrência de *M. irrigua* e 3) ocorrência de formigueiro nas plantas de *A. puberula* ou no solo.

A diferença das médias do número de indivíduos de *Discocactus* nas parcelas com e sem formigueiro foi testada, comparando-se as médias com o teste T (programa Graphpad Instat). A Análise Multivariada da Variância (MANOVA, programa SPSS) foi utilizada para analisar a relação dos indivíduos jovens e adultos com presença ou ausência de formigueiros.

Resultados

Padrão de Distribuição Espacial

Gradiente de altura

As parcelas distribuídas em três níveis de altura formaram o conjunto amostral (superior+intermediária+inferior) que possibilitou a determinação de um gradiente consistente, em sete dos dez conjuntos amostrais. Foi observado um aumento progressivo no número de indivíduos por área, em direção às menores alturas, ou seja, nas porções mais baixas de cada população.

Nos dois conjuntos da população 2, observou-se maior número de indivíduos nas porções superiores. Das parcelas superiores, na parcela 1 composta por 42% de hábitat (68% de não-hábitat), ocorreu 1943 indivíduos, enquanto em seus pares intermediário e inferior ocorrem, respectivamente, 79 e 868 indivíduos. Na parcela 2, com 55% de hábitat, ocorreu 1831 indivíduos e em seus pares intermediário e inferior, 1068 e 687, respectivamente. Esse padrão diferenciado provavelmente ocorreu em virtude principalmente da menor declividade na área de distribuição desta população e disponibilidade de sítios de recrutamento.

Na população 6 o conjunto formado pela parcela 2, apresentou na parcela intermediária uma maior concentração de indivíduos em relação às demais. Neste caso, a parcela intermediária, composta de 85% de hábitat, abrigava 542 indivíduos; a parcela superior 41,5% de hábitat, com 381 indivíduos, enquanto a parcela inferior com 94% de hábitats continha somente 50 indivíduos. A disponibilidade de sítios para a deposição de sementes em parcelas superiores e intermediárias diminui a probabilidade de fluxo dessas sementes para a parcela inferior.

Análises univariadas

A distribuição dos espécimes de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* nas populações locais rejeita a hipótese de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE), quando se consideram todas as categorias de tamanho. O padrão de distribuição desta espécie de *Discocactus* é agregado em todas as escalas amostradas, ou seja, em todas as distâncias consideradas na amostra (Figura 3).

Na escala da paisagem, fica evidenciado que o hábitat adequado para esse *Discocactus* está distribuído em manchas circundadas por lajedos, que impossibilitam a fixação dos indivíduos e dependendo de sua extensão, a longo prazo, contribuem para a distribuição em mosaico das populações.

Quando consideramos a distribuição espacial dos adultos, os valores calculados para as funções K de Ripley variaram tanto em intensidade quanto no padrão espacial na escala analisada, no entanto, em oito das 14 parcelas ocorreu agrupamento em alguma escala (Figura 4). Essas variações foram registradas até mesmo dentro de uma mesma população (Figura 4; Tabela 1).

Podemos observar distribuições agregadas entre os adultos em todas as populações (Figuras 4B, D, E, H, J, K, L e M).

A hipótese de CAE para as distribuições dos adultos foi aceita em algumas escalas (Figuras 4L-a partir de 0,7 e 4M-entre 1e e 1,7 metro), em todas elas (Figuras 4F e N), ou não apresentou diferença significativa e, desse modo, também aceitam a hipótese (Figuras 4A e C) e (Figura 4H-pequenas escalas).

Em algumas parcelas das populações não houve registro de indivíduos adultos ou esses apresentaram um N insuficiente para a detecção de um padrão.

Os juvenis e as plântulas apresentaram padrão agregado nas diferentes escalas em todas as parcelas (Figura 5).

Dado o pequeno número de indivíduos adultos mortos mapeados, verificou-se predominância de parcelas sem adultos mortos e as análises ficaram restritas a poucas parcelas. Ainda assim, em uma das parcelas superiores da população 2 e em uma das parcelas inferiores da população 4 detectou-se padrão aleatório de indivíduos mortos em todas as escalas; enquanto o padrão agregado foi observado em todas as escalas em uma das parcelas inferiores das populações 5 e 6.

A distribuição espacial dos indivíduos juvenis mortos foi predominantemente agregada, com apenas duas parcelas fugindo a esse padrão.

Quando consideramos em conjunto as cinco espécies vegetais potencialmente facilitadoras (espécies que tiveram co-ocorrência com *Discocactus*) nas cinco populações de *Discocactus* (isto é, *A. puberula* + *Melocactus* spp. + *M. flaviflorus* + *M. irrigua* + *P. gounellei*), dois tipos de distribuição foram encontrados através da análise univariada: agregada, nas populações 1 e 2, e aleatória nas populações 4, 5 e 6.

A análise univariada de cada uma das espécies acima revela padrões de distribuição com predominância à aleatoriedade, exceto para *Melocactus* spp., que apresentou distribuição agregada.

Apesar de amplamente distribuída, poucos indivíduos de *A. puberula* foram encontrados, nas poucas parcelas em que a análise foi possível, observou-se o padrão que corrobora a CAE, em todas as escalas. *Melocactus* spp. apresentou distribuição agregada na maioria das parcelas e populações. *Micranthocereus flaviflorus* também foi encontrada em apenas três parcelas, com distribuição aleatória ou regular. *Pilosocereus gounellei* foi encontrado em cinco parcelas, com distribuição aleatória em quatro delas e agregada em uma.

Análises bivariadas Intraespecíficas

Nas análises bivariadas também foram observadas variações do padrão de distribuição espacial, ocorreram em todas as escalas ou em escalas específicas, de acordo com os testes de hipótese de Completa Independência Espacial através da função K de Ripley.

Associações, até a escala aproximada de 0,5m, apresentam distribuição agregada entre plântulas e juvenis de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e, portanto, rejeitam a hipótese de CIE. Entretanto, em escalas maiores, a distribuição apresentou aleatoriedade na maioria das parcelas (Figura 6A).

As plântulas possuem padrão espacial de associação com adultos bem semelhante à detectada com juvenis, distribuição agregada em pequenas escalas (Figura 6B), da mesma forma, a associação em pequenas escalas, também foi observada nas análises entre juvenis

e adultos, e em escalas maiores a distribuição é aleatória, consistente com a hipótese de CIE (Figura 6C).

As associações de todas as categorias (plântula, juvenil e adulto), com espécimes mortos, também rejeitam a hipótese de CIE para as escalas até ca. 0,5m.

As plântulas associadas com juvenis mortos apresentaram muita variação no tipo de distribuição espacial, ainda assim, em cerca de 70% das parcelas verificou-se distribuição agregada em pequena escala espacial ($< 0,5m$). Nas escalas maiores a distribuição passa a ser aleatória. A hipótese de CIE foi aceita em todas as escalas em algumas parcelas das populações 1 e 2, além de ser confirmada em escalas maiores em algumas parcelas das populações 4, 5 e 6.

Assim como em outras associações, a distribuição de plântulas com juvenis mortos nas análises bivariadas da função K de Ripley, nas parcelas superiores da população 2, rejeitaram a hipótese de CIE, com agregação em todos os pontos.

Com poucas exceções, na análise das plântulas associadas aos adultos mortos verificou-se distribuição agregada em pequenas escalas espaciais e, em geral, a partir de 0,5m, o padrão passou a ser aleatório.

A associação entre juvenis e adultos mortos apresentou padrão de distribuição agregada, até as escalas 0,3m a 0,9m, a depender da parcela. A partir de 1,0m a grande maioria das parcelas apresentou distribuição aleatória.

Análises bivariadas Inter-específicas

O papel de algumas plantas na comunidade vegetal como facilitadoras do recrutamento de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* também foi avaliado. Entretanto, a

freqüência de cada espécie variou muito nas cinco populações, de modo que não foi possível fazer comparações detalhadas entre espécies em uma mesma população.

Na análise de associação espacial entre o conjunto de espécies (*A. puberula* + *Melocactus* spp. + *M. flaviflorus* + *M. irrigua* + *P. gounellei*) e todas as categorias de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* foi constatado o padrão aleatório em todas as escalas, com isso a CIE foi aceita. Ou seja, a ocorrência de um indivíduo de qualquer uma destas espécies não interfere nem positiva nem negativamente na presença de *Discocactus*, ficando assim descartada a hipótese de facilitação (Figura 7 A).

Análises para testar a associação entre a distribuição espacial do *Discocactus* em relação a *Allamanda puberula* mostraram padrão aleatório em 60% das parcelas. Entretanto, observou-se agregação em alguma escala em sete das 17 parcelas em que houve co-ocorrência das duas espécies. Nestes casos a possibilidade de facilitação não pode ser descartada (Figura 7 B).

O padrão de associação entre *Discocactus* e *Melocactus* spp. foi aleatório, apesar das semelhanças gerais na forma de vida, provável compartilhamento de alguns agentes dispersores, e preferências aparentes pelos mesmos tipos de hábitat.

As distribuições apresentadas revelam diferenças sutis na intensidade do padrão de distribuição quando comparadas com o resultado das análises bivariadas entre o *Discocactus* e o conjunto de outras espécies, isso ocorre em virtude do expressivo número de indivíduos de *Melocactus* spp.

A associação entre *Discocactus* e *M. flaviflorus* é aleatória em todas as escalas, apresentando intensidades no padrão que se aproximam dos limites negativos do intervalo de confiança, ou seja, próximo à distribuição regular. Em linhas gerais, este também foi o resultado da análise da associação com *P. gounellei*.

Houve co-ocorrência de *M. irrigua* com *Discocactus* apenas na população 1, onde a análise da associação resultou em distribuição aleatória.

Com exceção de *A. puberula*, que apresentou distribuição agregada em algumas escalas da associação com o *Discocactus*, os demais padrões apresentaram aleatoriedade, ou seja, a hipótese de facilitação também está rejeitada quando se considera cada espécie isoladamente.

Dispersão de sementes

A interação entre *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e os frugívoros joaninha (Coleoptera: Coccinellidae) e ninfa de gafanhoto (Orthoptera), ambos consumiram a polpa dos frutos, no entanto, não houve nenhum caso de remoção de sementes.

Na interação entre o *Discocactus* e a comunidade de formigas foram registrados os comportamentos e as frequências de visitas aos frutos e a ocorrência de formigueiros.

Ação direta das formigas frugívoras

Das cinco espécies de formigas registradas, algumas coletavam recursos nos frutos mas não removiam as sementes, e neste caso foram denominadas de frugívoras-não dispersoras (resumidamente, não-dispersoras); enquanto outras removiam as sementes, e foram categorizadas como frugívoras/dispersoras (resumidamente dispersoras), independente do destino final das sementes após a remoção.

As formigas *Solenopsis globularia* (Smith) e *Paratrechina fulva* (Mayr) apresentaram baixa frequência de visitas aos frutos e se comportaram como não-dispersoras. Enquanto as espécies *Crematogaster distans* Mayr, *Dorymyrmex thoracicus* (Gallardo) e *Forelius maranhaoensis* Cuzzo atuaram como dispersoras. Essas formigas

atuam como dispersores primários, promovendo a liberação das sementes no meio e contribuindo para acelerar o processo de dispersão secundária pelas águas pluviais.

O comportamento das formigas dispersoras foi variado, interagindo com o fruto/semente das seguintes formas: (a) removiam as sementes do fruto, chegando até a extremidade do cefálio de onde eram descartadas na base da própria planta-mãe; (b) derrubando as sementes próximo à planta-mãe, por contato acidental ao passar por entre os espinhos adensados dispostos do cefálio à base da planta. (c) derrubando as sementes ao longo do caminho entre a planta visitada e o ninho, às vezes entre pedras (sítios adequados para germinação); (d) carregamento e descarte das sementes no ninho, após remoção do funículo e polpa residual do fruto (Figura 2B).

Os indivíduos de *D. thoracicus* apresentaram os comportamentos de dispersão equivalentes aos tipos b, c e d citados anteriormente, com registro de remoção de até 15,7m da planta-mãe até o ninho. Observou-se remoção de sementes a 1,76m por *F. maranhaoensis*, até seu ninho.

Os frutos de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* ficam protegidos pelo forte adensamento de espinhos inclusive no cefálio, onde aparentemente não estão acessíveis aos animais de maior porte. Lagartos, aves e mamíferos cursores, não foram observados ingerindo os frutos, ca. 50 amostras de fezes desses animais foram então recolhidas na área de distribuição das populações, principalmente nos períodos de frutificação intensa. O objetivo básico foi verificar a robustez da premissa de dispersão primária exclusivamente por formigas. Na triagem desse material, identificou-se uma grande variedade de morfos de sementes, inclusive outras espécies de Cactaceae, mas nunca sementes do *Discocactus*. Por isso, a possibilidade de dispersão por vertebrados foi descartada.

Algumas características da semente facilitam o transporte pela água das chuvas, após a dispersão primária pelas formigas. As sementes possuem forma globular com ornamentações mamilares, que promovem rolamento e/ou flutuação na água. Nas populações, esse carreamento acontece a partir das áreas mais altas da topografia, através de porções lisas dos lajedos, até pontos de fixação por barreiras, que no caso extremo ficavam a mais de 200m abaixo das áreas fonte de sementes. Essas barreiras são constituídas por pedras de diversos tamanhos, bancos de deposição de areia e plantas vivas e mortas da mesma espécie ou de outras espécies da comunidade vegetal.

Relação entre formigueiros e distribuição de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*

A. puberula oferece abrigo a formigueiros no seu delgado tronco que possui uma densidade que possibilita a formação de ninhos e *M. irrigua* oferece néctar em nectários extra-florais para as formigas. Dos 49 formigueiros de *Crematogaster distans* inventariados, 46 estavam associados ao tronco de *A. puberula*, ou seja, 94%, evidenciando o papel chave dessa planta como sítio de nidificação no ambiente rupestre, com solos muito rasos. Os nectários extraflorais de *M. irrigua* também foram visitados principalmente por essa mesma espécie de formiga dispersora do *Discocactus*.

Na análise de facilitação indireta de recrutamento de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* pela presença de *A. puberula*, além do indivíduo usado como referência para disposição das parcelas, também se registrou a ocorrência de pelo menos mais um indivíduo (N= 64) em 70% das parcelas analisadas (N=60, somando cerca de 1622 m²). Em contrapartida, *M. irrigua* ocorreu em apenas 10% das parcelas amostradas, com 11 indivíduos.

Formigueiros foram encontrados em 59% das parcelas. Nessas parcelas, o número total de *Discocactus* foi de 977, sendo 211 adultos e 766 jovens. Nas parcelas sem formigueiros foram contados 655 espécimes, desses 141 adultos e 514 jovens. A diferença das médias do número de indivíduos do *Discocactus* das parcelas com (média 27.91 DP±28.78) e sem formigueiro (média 27.29 DP±28.61) não foi significativa, de acordo com o teste T ($p = 0.9351$, d.f.= 57). Não foram encontradas diferenças significativas entre as parcelas com e sem formigueiros, com a MANOVA aplicada à variação na quantidade de jovens e adultos ($F=0,006$, d.f.= 1, $p=0,937$ para os jovens; e $p= 0,938$ para adultos).

Discussão

Padrão de Distribuição Espacial

Gradiente de altura

A maioria das parcelas pareadas (70%), dispostas em diferentes alturas (superior, intermediária e inferior) comprova a existência de um gradiente de declividade, com aumento progressivo na densidade de indivíduos na população de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* em direção às porções mais baixas do terreno. Esse padrão corrobora a hipótese de dispersão hidrocórica e também explica boa parte do padrão de distribuição espacial e, principalmente, o grau de agregação de plântulas e juvenis nas diferentes alturas.

A importância relativa da dispersão hidrocórica e seus efeitos sobre o recrutamento e estrutura espacial das populações podem variar, dependendo da declividade local. Por exemplo, na população 2, com baixa declividade, encontrou-se maior densidade de indivíduos nas parcelas superiores do terreno. Esse padrão oposto à maioria das populações

pode ser explicado, fundamentalmente, pela diminuição da hidrodinâmica e, portanto, pelo baixo potencial de transporte das sementes para as porções mais baixas.

A presença de barreiras ao fluxo de água, que se desloca das porções mais altas para as mais baixas da população, também reforça o papel da hidrocoria na estrutura espacial. Por exemplo, na população 6 havia forte concentração de barreiras nas parcelas intermediárias onde houve intensa colonização, e, como conseqüência, o estabelecimento e recrutamento nas parcelas inferiores foram relativamente baixos.

Neste ambiente semi-árido, surpreendentemente a água é um importante agente dispersor de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e determinante de sua estrutura populacional espacial.

Análises univariadas e bivariadas: padrões intra e inter-específicos

Distribuição espacial dentro de cada categoria de tamanho de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*

O padrão de distribuição agregado de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* se expressa em todas as escalas amostradas, rejeitando a hipótese de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE). Isto indica que a probabilidade de recrutamento está estruturada espacialmente, ao redor de sítios favoráveis ao estabelecimento.

Uma vez que alguns indivíduos chegam à idade adulta nesses sítios favoráveis, dois processos se combinam para gerar o padrão global de espaçamento persistente nas populações: um centrípeto, com a entrada de sementes nos agregados, e outro centrífugo, resultante dispersão de sementes a partir do próprio agregado. O primeiro tem como vetor principal a hidrocoria, associada à declividade e às barreiras ao fluxo de água. No segundo

processo, os fatores determinantes são bióticos, em particular a mirmecocoria e a reprodução assexuada.

Ao contrário dos padrões de dispersão aleatória ou a longas distâncias associados à hidrocoria (Howe & Smallwood 1982, Willson & Traveset 2000), no hábitat de vegetação rupestre a dispersão eficiente das sementes de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* pela água da chuva se dá a distâncias relativamente curtas (algumas dezenas de metros) e tende a promover a concentração das sementes em sítios de recrutamento associados a barreiras naturais.

D. zehntneri subsp. *boomianus* possui reprodução assexuada e sexuada. Na maioria das vezes, os brotos da reprodução assexuada permanecem próximos à planta-mãe, após a emancipação, e se misturam aos indivíduos de origem germinativa, que também ficam densamente concentrados, em virtude do padrão de dispersão de sementes por formigas. Esse tipo de distribuição espacial sustenta a hipótese de sítio materno (Ellner & Shmida 1981), que prevê riscos maiores de recrutamento associado à dispersão a longas distâncias, dada a imprevisibilidade do ambiente, principalmente em ambientes xéricos (Escudero et al. 1999, 2000). Nestas condições, as plantas progenitoras promovem um micro-hábitat que aumenta as chances de recrutamento, efeito contrário às previsões da hipótese de fuga de Janzen (1970).

Entretanto, ao contrário do mecanismo associado à hipótese de sítio materno (Ellner & Shmida, 1981), no caso do *Discocactus*, as plantas adultas também promovem as chances de estabelecimento de sementes vindas de outros agregados (outros sítios maternos), pelo processo “centrípeto” descrito acima. Sob o ponto de vista desta Cactaceae, o transporte pela água de chuva acaba reduzindo os riscos de dispersão aleatória às distâncias maiores, devido à estrutura do hábitat neste ambiente semi-árido.

Em particular, a variação no padrão de distribuição espacial dos adultos, entre aleatório (nas porções altas) e agregado (nas porções baixas do terreno) sustenta o papel central da hidrocoria na estruturação espacial da população. Com taxas maiores de entrada de sementes nas porções mais baixas (pelo processo centrípeto), os agregados tornam-se maiores, aumentando também as chances de que contenham mais de um adulto, num dado momento.

Provavelmente, devido aos efeitos competitivos mais severos na fase jovem de vida das plantas nos ambientes semi-áridos (Fowler 1986), poucas plântulas de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* parecem capazes de recrutamento bem sucedido em sítio favorável ainda desocupado. Isto se reflete principalmente sobre o padrão aleatório de distribuição de adultos na porção superior das populações. Nesta porção há efeitos mais importantes da dispersão biótica por formigas sobre a estrutura espacial e, por esse processo centrífugo, poucas sementes chegam ao mesmo sítio favorável ainda desocupado e/ou recém ocupado por plântulas e, como conseqüência, poucas vezes mais de uma planta chega à fase adulta ao mesmo tempo, num agregado.

A competição entre plantas nas fases mais precoces pode ser muito importante em regiões áridas e semi-áridas (Fowler 1986). Nestas condições, a sobrevivência das plântulas é fortemente dependente da densidade, em função da competição por espaço e depleção de recursos escassos, principalmente nutrientes e água. Quando consideramos apenas as áreas de hábitat, a densidade de indivíduos imaturos do *Discocactus* pode chegar a 37 ind./m² e até 164 ind./m² em uma das amostras. Nestas condições de adensamento, a hipótese de competição mais severa nos estágios jovens também é fortalecida pelas baixas taxas de mortalidade dos adultos nas parcelas.

Em contrapartida, nos agregados já estabelecidos de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*, a competição entre jovens é amenizada pelos benefícios do micro-habitat, com micro-clima mais ameno. Os padrões espaciais agregados tanto de juvenis como de plântulas indicam facilitação do recrutamento pelos adultos já estabelecidos. Embora poucas plantas cheguem à idade adulta em cada agregado, há chances maiores de que isso aconteça nas porções mais baixas do terreno, onde também há maior entrada de nutrientes e umidade. Se o aumento do agregado também produz uma retroalimentação positiva sobre essas entradas, os adultos também podem ser beneficiados.

As plantas mortas em quaisquer categorias de tamanho apresentaram padrão agregado na maioria das parcelas, ou seja, o padrão agregado persiste por longo tempo nas populações do *Discocactus*. Em particular, considerando o padrão concordante de distribuição de adultos vivos e mortos, fica evidenciado que os agregados tendem a manter uma mesma estrutura por muito tempo, porém distinta em diferentes partes da população (frequentemente agregada nas parcelas inferiores, p.ex.). Ou seja, processos distintos atuando em diferentes porções da população parecem estar consistentemente ordenados por altura do terreno e produzem uma estrutura espacial consistente e com grande inércia temporal.

Distribuição espacial entre categorias - facilitação intraespecífica

As plântulas se distribuem de forma mais compacta nos agregados com adultos, ou seja, há uma distribuição espacial centrada nos indivíduos reprodutivos. A queda rápida da densidade de plântulas com aumento da distância do centro de agregados de adultos sugere que a sobrevivência ou o recrutamento são muito mais baixos nas áreas mais abertas. No caso das plântulas, os agregados aumentam as chances de estabelecimento, influenciando

fortemente a captação centrípeta de sementes trazidas pela água da chuva; e facilitam o recrutamento, melhorando as condições microclimáticas.

Da mesma forma, nas associações entre plântulas e adultos, as relações espaciais consistentes entre plantas juvenis e adultas, com fortes associações nas escalas menores (Figura 6 B), ratificam a hipótese de sítio materno (Ellner & Shmida 1981). Entretanto, esse padrão final resulta da ação conjunta de processos intraespecíficos de facilitação e competição. O aumento da densidade nos agregados, tanto por reprodução assexuada quanto sexuada, intensifica a competição. No entanto, o elevado recrutamento e, principalmente, as vantagens do micro-habitat 'materno' amenizam seus efeitos.

Assim como as associações entre plântulas, juvenis e adultos vivos, a associação dessas categorias com indivíduos mortos (juvenis e adultos), também aponta para um processo de facilitação de estabelecimento e recrutamento nos sítios pré-colonizados. Esse processo pode envolver a deposição de sementes nas estruturas mortas, que se tornam ambientes protetores das fases juvenis (Flores & Jurado 2003).

Facilitação Inter-específica

Nas áreas sob forte insolação e déficit hídrico dos lajedos e solos rasos dos arredores, qualquer objeto sobre o solo pode oferecer alguma proteção relevante. Quando esse objeto é uma outra planta, em alguns casos se diz que há facilitação por uma 'planta enfermeira' (Franco & Novel 1989, Flores & Jurado 2003). As análises das associações de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* com o conjunto de plantas selecionadas da comunidade ou com cada uma delas isoladamente produziram padrão predominante aleatório, sustentando a hipótese de Completa Independência Espacial. Isto descarta ou pelo menos enfraquece muito a hipótese de facilitação inter-específica. A expectativa era de que essas outras

espécies vegetais poderiam ter efeito microclimático importante, melhorando as condições de recrutamento do *Discocactus*.

Já a associação espacial do *Discocactus* e *A. puberula*, observada em porções expressivas das populações amostradas, sustenta o argumento da existência de efeito facilitador indireto, porque a *Allamanda* abriga ninhos das principais formigas dispersoras do *Discocactus*. Nas sete parcelas em que a associação entre *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e *A. puberula* foi consistente, rejeitando a CIE (Figura 7 B), as formigas teriam um efeito mais importante sobre a dispersão (ainda que a curtas distâncias) e também era de se esperar um padrão centrífugo de distribuição de juvenis mais acentuado do que nas demais parcelas (isto é, a distribuição agregada de juvenis em relação aos adultos deveria se manter consistente em escalas espaciais maiores). Entretanto, somente uma parcela onde houve coexistência dessas espécies apresentou um padrão diferenciado, de agregação em todas as escalas, na distribuição entre juvenis e adultos.

Em virtude do padrão apresentado, a distribuição de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* parece pouco dependente de interações facilitadoras diretas com outras espécies vegetais. A distribuição do *Discocactus* está mais fortemente influenciada pela hidrocoria e fatores físicos associados (inclinação e barreiras do terreno), pela facilitação intraespecífica e pela dispersão por formigas. Esses fatores se combinam, com diferentes intensidades, dependendo da altura da população no terreno inclinado, para gerar variações sutis na distribuição espacial dos indivíduos de diferentes idades.

Modelo geral sobre a estrutura espacial da população de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* na vegetação rupestre do semi-árido

Em geral, constata-se a distribuição de jovens centrada ao redor de agregados com indivíduos reprodutivos, ficando, portanto, sustentado o modelo de facilitação intraespecífica ou a hipótese de sítio materno. Entretanto, comparando-se a distribuição de plântulas, juvenis e adultos, por faixa de altura nas populações do *Discocactus*, ficam evidenciados dois processos, um centrípeto e outro centrífugo, contribuindo para as variações observadas nas escalas espaciais de agregação de plântulas, juvenis e adultos.

O processo centrífugo está mais diretamente relacionado à dispersão primária por formigas, enquanto o centrípeto à dispersão secundária pela água da chuva.

Os agregados nas partes mais baixas da população aumentam as chances de captação centrípeta de sementes (no sentido de que as sementes entram nos agregados) trazidas pela água da chuva das porções superiores e, como conseqüência, também contém maior adensamento de plântulas num dado momento.

No padrão orientado pela dispersão por formigas, a curtas distâncias, algumas sementes chegam aos sítios favoráveis ainda desocupados, nos arredores dos agregados pré-existent, porém a taxas muito baixas (processo centrípeto). Como nestas áreas abertas as taxas de sobrevivência de plântulas também são muito baixas, aquelas poucas que esporadicamente sobrevivem (em anos mais úmidos, por exemplo), são detectadas já na fase juvenil. Na porção inferior da população esse efeito está amplificado porque mais sementes estão chegando aos sítios favoráveis ainda desocupados e cada juvenil estabelecido em um novo sítio também contribui para estabelecimento de sementes carregadas pela água de chuva (processo centrípeto). Como conseqüência, plântulas, juvenis e adultos apresentaram padrão agregado principalmente nas porções baixas do terreno.

Dispersão de sementes

Os frutos de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* têm características atrativas para várias espécies de formigas, que podem atuar, ou não, na sua dispersão. As formigas dos gêneros *Paratrechina* Motschoulsky e *Solenopsis* Westwood possuem hábito alimentar onívoro (Fowler et al. 1991). *Paratrechina fulva* e *Solenopsis globularia* comportaram-se como frugívoras ocasionais, com baixa frequência de visitação. *S. globularia* também foi encontrada visitando as flores, possivelmente na busca de néctar. Essas duas espécies não são dispersoras e poderiam ter efeitos deletérios por competição com as dispersoras, se estivessem em maior frequência.

Como, via de regra, as formigas promovem a dispersão a curtas distâncias (Van der Pijl 1982), as espécies *Crematogaster distans*, *Dorymyrmex thoracicus* e *Forelius maranhaoensis* se destacam pela grande distância de transporte das sementes do *Discocactus*. Segundo Gómez & Espadaler (1998) haveria diferenças consistentes entre as subfamílias de formigas Myrmicinae e Dolichoderinae, no que se refere à distância de remoção de sementes a curtas distâncias, respectivamente, 0,69m e 0,87m. Neste estudo, *C. distans* (Myrmicinae) removeu as sementes até 1,86m, enquanto *D. thoracicus* e *F. maranhaoensis* (ambas Dolichoderinae) transportaram as sementes até 15,7m (ca. 18 vezes do padrão) e 1,76m, respectivamente. O descarte intencional de sementes na base da planta mãe por *C. distans* foi registrado pela primeira vez neste estudo e seu significado ecológico-comportamental precisa ser avaliado.

Exceto pelos registros de transporte a longas distâncias, as três espécies de formigas dispersoras de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* apresentaram comportamentos comumente registrados em outros grupos (Beattie & Culver 1981, Leal 2003): após a remoção do fruto, a semente pode ser derrubada próxima à planta-mãe ou em qualquer parte do percurso até o

ninho, ou inclusive no seu interior. Esta certa imprevisibilidade na distância de dispersão maximiza as chances de colonizar novos sítios, muitas vezes sob pedras.

As sementes carregadas até o ninho podem ter dois destinos, dependendo do hábito alimentar da espécie. *D. thoracicus* e *F. maranhaoensis* consomem líquidos e provavelmente retiram fluídos da polpa do fruto ainda aderido à semente, e/ou retiram o funículo e dispensam as sementes limpas, que ficam menos susceptíveis ao ataque de patógenos (Oliveira et al. 1995, Leal & Oliveira 1998). As sementes levadas até o ninho por *C. distans* provavelmente são consumidas por essa espécie onívora, pois este tem sido registrado como recurso alimentar importante para Myrmicinae em regiões áridas (Fowler et al. 1991).

Quando não há visitação pelas formigas, as sementes ficam presas até estágios adiantados de desidratação do fruto indeiscente, sob intensa e prolongada insolação, de modo que provavelmente tornam-se indisponíveis. Portanto, a derrubada de sementes pelas formigas no substrato também é essencial para que haja dispersão secundária pelas águas pluviais.

Nos ambientes semi-áridos, a velocidade e direção do fluxo superficial da água das enxurradas são determinados pela inclinação e pelas barreiras naturais sobre o solo, em particular a vegetação (Wilcox et al. 2003). Assim, a deposição das sementes carregadas pela água também tende a ser influenciada pelas características micro-topográficas (Dunkerley & Brown 1995), e pela capacidade de retenção dessas barreiras (Greig-Smith 1979). A ação conjunta desses elementos está subjacente ao argumento de estruturação da população de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* por faixas de altura, devido à maior influência do processo centrípeto de estabelecimento de sementes nos agregados situados nas porções mais baixas do terreno.

Relação entre formigueiros e *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*

Crematogaster distans possui características arborícolas e apresentaram como sítio preferencial de nidificação as plantas de *Allamanda puberula*. Como essa planta tem distribuição aleatória, o mesmo se aplica aos ninhos das formigas.

A densidade e padrão de distribuição de formigueiros de espécies de formigas dispersoras de sementes podem influenciar as distâncias e padrão espacial de dispersão de sementes (Andersen 1988). Assim, a baixa densidade de ninhos de *C. distans*, refletida através da distribuição aleatória constatada para *A. puberula*, no hábitat parece se relacionar com as maiores distâncias de dispersão, em contraste com resultados observados em outros hábitats (p.ex., Gómez & Espadaler 1998).

Mesmo não havendo diferenças significativas na densidade de *D. zehntneri* entre sítios com e sem formigueiros em *A. puberula*, foram detectadas associações entre as distribuições de *A. puberula* e *Discocactus* que sugerem facilitação em algumas escalas espaciais. Por fim, deve-se ter em mente os benefícios do outro lado da relação: *D. zehntneri* fornece frutos como recurso para as formigas *C. distans*, enquanto *A. puberula* abriga ninhos dessas formigas no delgado tronco.

Em uma revisão do gênero *Discocactus*, Buining (1980) apontou a co-ocorrência com várias plantas potencialmente facilitadoras, como várias acácias, frequentemente descritas como mirmecófilas na América Central (Belt 1874, Janzen 1966). Dado o papel das formigas na dispersão primária e secundária de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* esse processo de facilitação indireta pelas plantas hospedeiras desses insetos deverá ser melhor analisado com manipulação experimental do número de ninhos.

Conclusões

Os padrões de distribuição de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* sustentam tanto a hipótese de facilitação intraespecífica, como a hipótese de sítio materno.

Das associações inter-específicas, a mais conspícua ocorreu entre *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e *A. puberula* em virtude do potencial dessa como sítio de nidificação dos dispersores do *Discocactus*.

A mirmecocoria, como dispersão primária, mostrou-se importante para o padrão agregado de distribuição espacial, principalmente nas porções superiores da população. As formigas também disponibilizam as sementes para dispersão secundária por hidrocoria, que afeta principalmente o recrutamento nas porções mais baixas da população, pelo carreamento das sementes pelas águas pluviais e interceptação pelas barreiras de pedras, plantas e os próprios agregados de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*.

Referências bibliográficas

Andersen A. 1988. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia* 75: 507–511.

Beattie, A.J. & Culver, D.C. 1981. The Guild of Myrmecochores in the Herbaceous Flora of West Virginia Forests. *Ecology* 62(1): 107-115

Belt, T. 1874. *The Naturalist in Nicaragua*. J.M. Dent, London.

Buining, A.F.H. 1980 *Discocactus*. Printed in the Netherlands by: Drukkerij Van Spijk BV., Venlo.

Carrillo-García, A., Bashan, Y. & Bethlenfalvay, G.J. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil* 218: 207-214.

Casper, B.B. & Jackson, R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review Ecology and Systematic* 28: 545-570.

Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.

Callaway, R.M. & Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.

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.

Dunkerley, D.L., & K.J. Brown. 1995. Runoff and runoff areas in a patterned chenopod shrubland, arid western New South Wales, Australia: Characteristics and origin. *Journal of Arid Environments* 30: 41-55.

El-Bana, M.I., Nijs, I. & Kockelbergh, F. 2002. Microenvironmental and vegetational heterogeneity induced by phytogenic nebkhas in arid coastal ecosystem. *Plant and Soil* 247: 283-293.

Ellner, S. & Shmida, A. 1981. Why are adaptations for long range seed dispersal rare in desert plants. *Oecologia* 51: 133-144.

Escudero, A., Somolinos, R.C., Olano, J.M. & Rubio, A. 1999. Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum* (L.) Dum., an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *Journal of Ecology* 87: 290-302.

Escudero, A., Iriondo, J.M., Olano, J.M., Rubio, A. & Somolinos, R. 2000. Factors affecting establishment of a gypsophite: the case of *Lepidium subulatum*. *American Journal of Botany* 87: 861- 871.

Escudero, A. Romão, R., 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.

Flores, J. & Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.

Foster, B.L. 1999. Establishment, competition, and the distribution of native grasses among Michigan old fields. *Journal of Ecology* 87: 476-489.

Fowler, H.G., Forti, L.C.; Brandão, C.R.F.; Delabie, J.H.C. & Vasconcelos, H.L. 1991. Ecologia nutricional de formigas. In: Panizzi, A.R. e Parra, J.R.P. (eds). *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. Pp.131-223. Manole Editora Ltda. São Paulo.

Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 89-110.

Fowler, N. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69: 947-961.

Fragoso, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-529.

Franco, A.C. & Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.

Galetti, M; Martuscelli, P.; Olmos, F. & Aleixo, A. 1997. Ecology and conservation of the jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic Forest of Brazil. *Biological Conservation* 82: 31-39.

Gómez C & Espadaler X. 1998. Myrmecochorous dispersal distance: a world survey. *Journal of Biogeography* 25: 573-580.

Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 67: 755-779.

Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242.

Hunter, A.F. & Aarssen, L.W. 1988. Plants helping plants. *Bioscience* 38: 34-39.

Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.

Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-75.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.

Jordano, P., M. Galetti, M.A. Pizo, and Silva, W.R. 2006. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. In: Duarte, C.F., Bergallo, H.G., Dos Santos, M.A., & Va, A.E. (eds.). *Biologia da conservação: essências*. Pp. 411-436. Editorial Rima, São Paulo, Brasil.

Köppen, W. 1936. Das Geographische System der Klimatologie. Berlin, 44 p.

Leal, I.R. & Oliveira, P.S. 1998. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 30: 170-178.

Leal, I.R. 2003. Dispersão de sementes por formigas na caatinga, In Leal, I.R., Tabarelli, M. & Silva, J.M. (eds.), *Ecologia e conservação da caatinga*, p.435-460. Editora da Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Oliveira, P. S., M. Galetti, F. Pedroni & Morellato, L.P.C. 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Biotropica* 27: 518-522.

Pugnaire, F.I., Haase, P. & Puigdefábregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semi-arid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.

Rocha, A.J.D. & Costa, I.V.G. 1995. Projeto Mapas Municipais - Município de Morro do Chapéu (Ba): informações básicas para o planejamento e administração do meio físico. Prefeitura de Morro do Chapéu, Morro do Chapéu, Bahia.

R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Verdú, M. & García-Fayos, P. 2003. Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14: 35-42.

Wilcox, B.P., Breshears, D.D. & Allen, C.D. 2003. Ecohydrology of a resource-conserving semiarid woodland: effects of scale and disturbance. *Ecological Monographs* 73(2): 223-239.

Willson, M. & Traveset, A. 2000. The Ecology of Seed Dispersal. In: M. Fenner (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 85-110. 2nd. Edition. CAB International, Wallingford, UK.

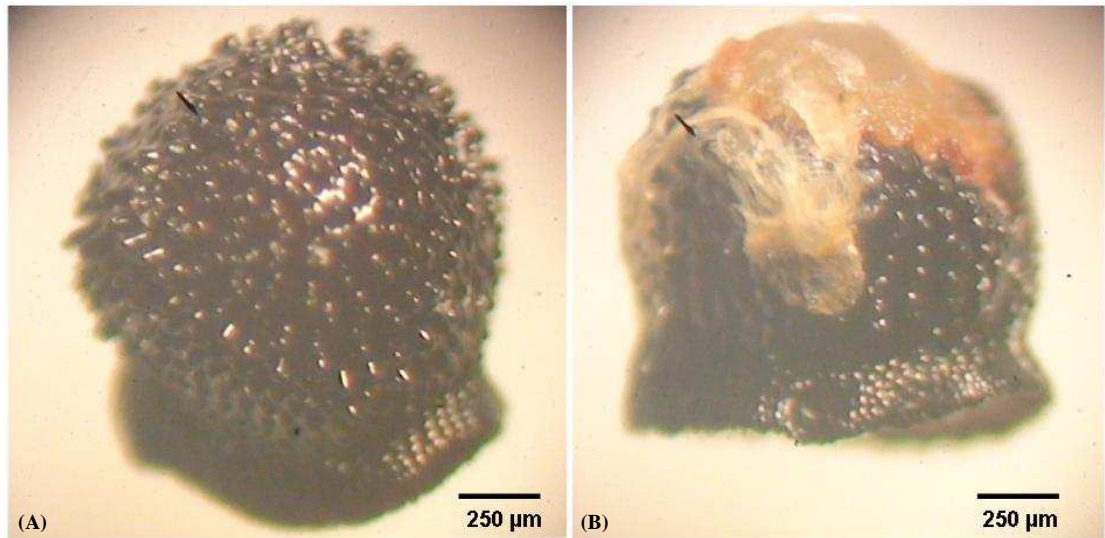


Figura 1 - Sementes de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*. (A) Sem resíduo de polpa. (B) Com resíduo de polpa.

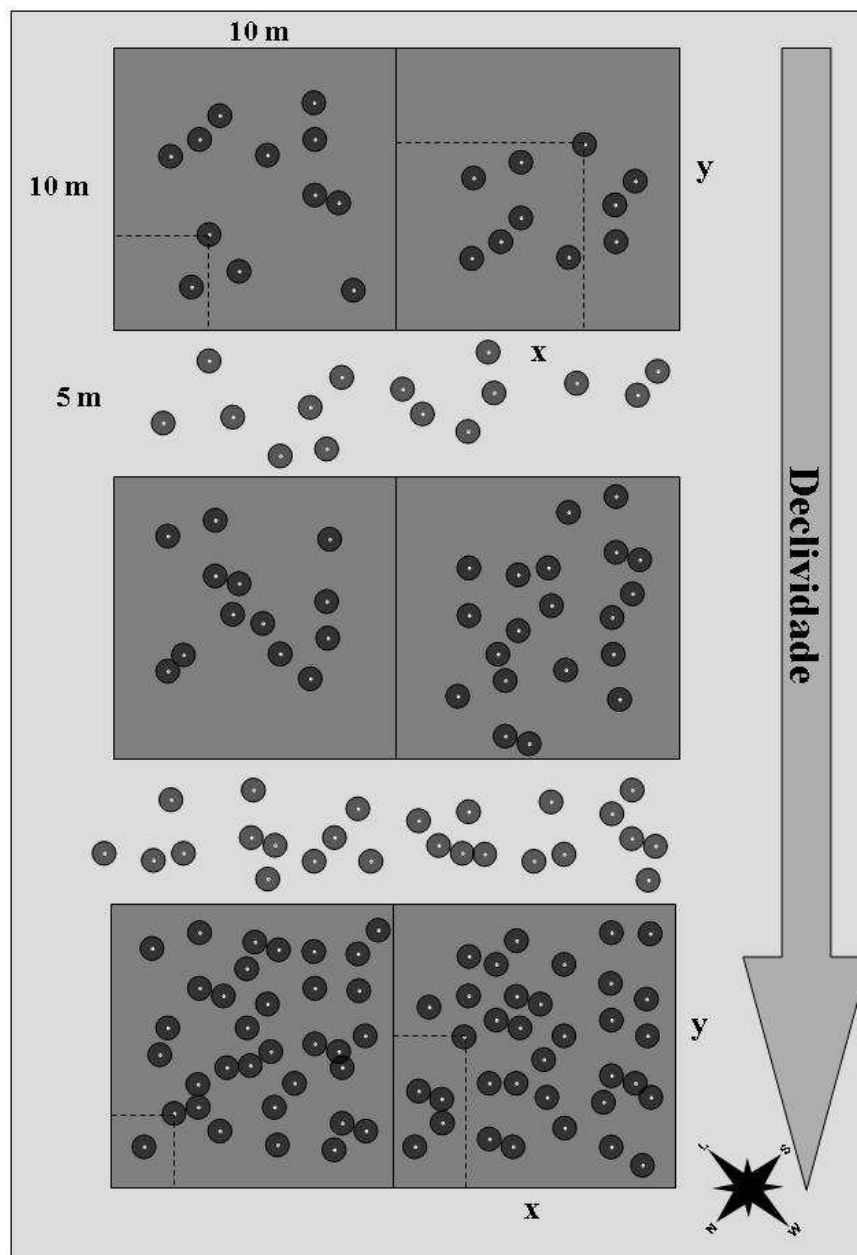


Figura 2 - Esquema de amostragem distribuído no gradiente de altitude, parcelas de 10 m² distando 5 metros entre pares. Linhas pontilhadas representam o mapeamento pelo qual todas as plantas das parcelas superiores e inferiores foram submetidas fornecendo as coordenadas para o georreferenciamento.

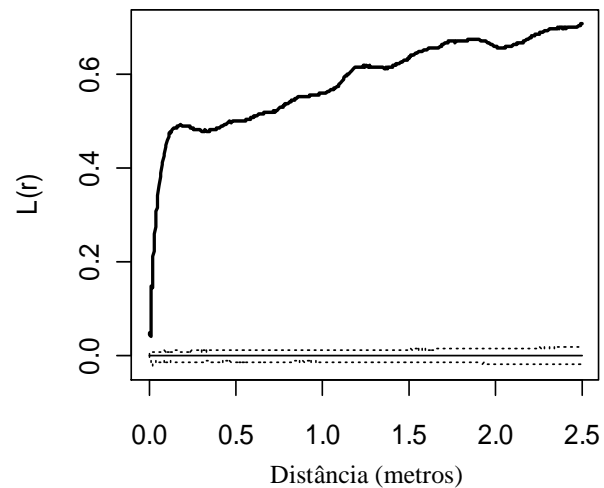


Figura 3 - Padrão de distribuição espacial *D. zehntneri* subsp. *boomianus* em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função $L(t)$. Todas as categorias de tamanhos foram inclusas nessa análise. Linhas sólidas representam a função $L(t)$ univariada observada, para círculos de raio $t = 2,5$ metros. Linhas pontilhadas representam os limites do intervalo de confiança de 95%, quando sustentada a hipótese de Completa Aleatoriedade Espacial, e foram geradas a partir de 999 simulações de coordenadas aleatórias.

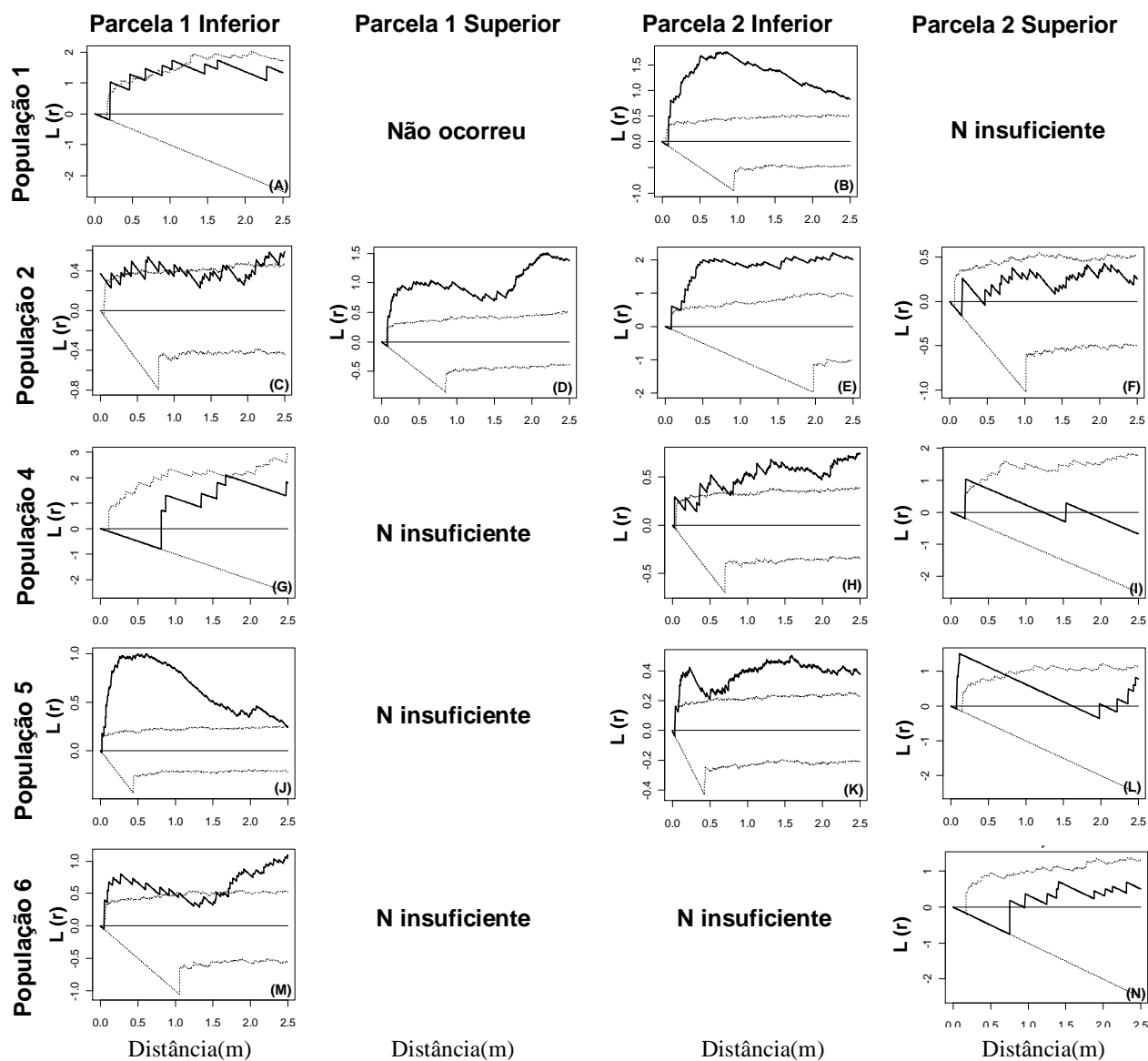


Figura 4 - Padrão espacial em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função $L(t)$. Todos os adultos de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* foram inclusos nessa análise. Linhas sólidas representam a função $L(t)$ univariada observada, para círculos de raio $t = 2,5$ metros com 95% de significância. Linhas pontilhadas representam os limites do envelope de confiança para a hipótese de Completamente Aleatoriedade Espacial, geradas a partir de 999 simulações de coordenadas aleatórias. Os valores de $L(t)$ acima da linha superior do envelope de confiança indicam agregação, valores dentro do envelope aleatoriedade, e valores abaixo da linha inferior do intervalo regularidade.

Tabela 1. Padrões espaciais univariados entre adultos de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* gerados a partir da aplicação da função K de Ripley. Parcelas: Inferiores (Inf) e Superiores (Sup). Distribuição aleatória (AL), Distribuição agregada (AG). T= distribuição em todas as escalas. nr = ausência ou número de indivíduos insuficiente para detecção do padrão.

População	1	1	1	1	2	2	2	2	4	4	4	4	5	5	5	5	6	6	6	6
Parcela	1 Inf	1 Sup	2 Inf	2 Sup	1 Inf	1 Sup	2 Inf	2 Sup	1 Inf	1 Sup	2 Inf	2 Sup	1 Inf	1 Sup	2 Inf	2 Sup	1 Inf	1 Sup	2 Inf	2 Sup
Padrões Espaciais.	AL	nr	AG	nr	AL	AG	AG	AL	AL	nr	AG	AL	AG	nr	AG	AG	AG	nr	nr	AL
Escala (m)	T	nr	T	nr	T	T	T	T	T	nr	> 0,5	T	T	nr	T	< 0,7	< 1e > 1,7	nr	nr	T

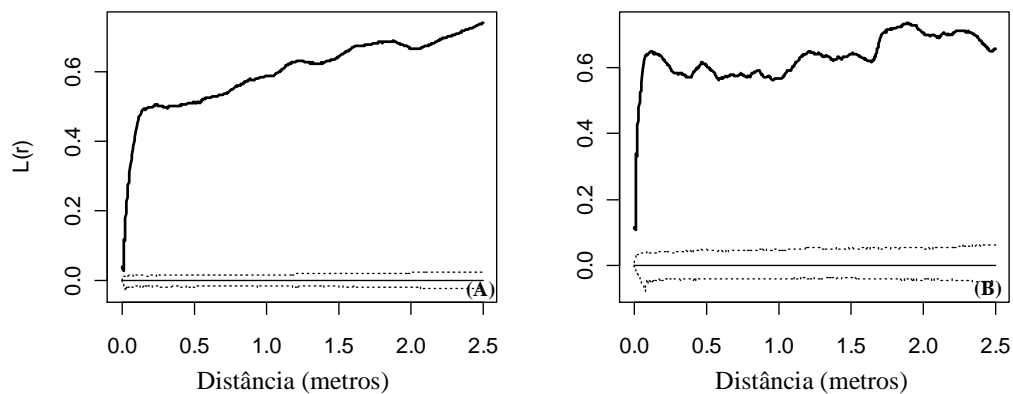


Figura 5 - Padrão de distribuição espacial univariada *D. zehntneri* subsp. *boomianus* em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função $L(t)$. (A) Padrão de distribuição entre juvenis. (B) Padrão de distribuição entre plântulas. Linhas sólidas representam a função $L(t)$ univariada observada, para círculos de raio $t = 2,5$ metros. Linhas pontilhadas representam os limites do intervalo de confiança de 95%, quando sustentada a hipótese de Completa Aleatoriedade Espacial, e foram geradas a partir de 999 simulações de coordenadas aleatórias.

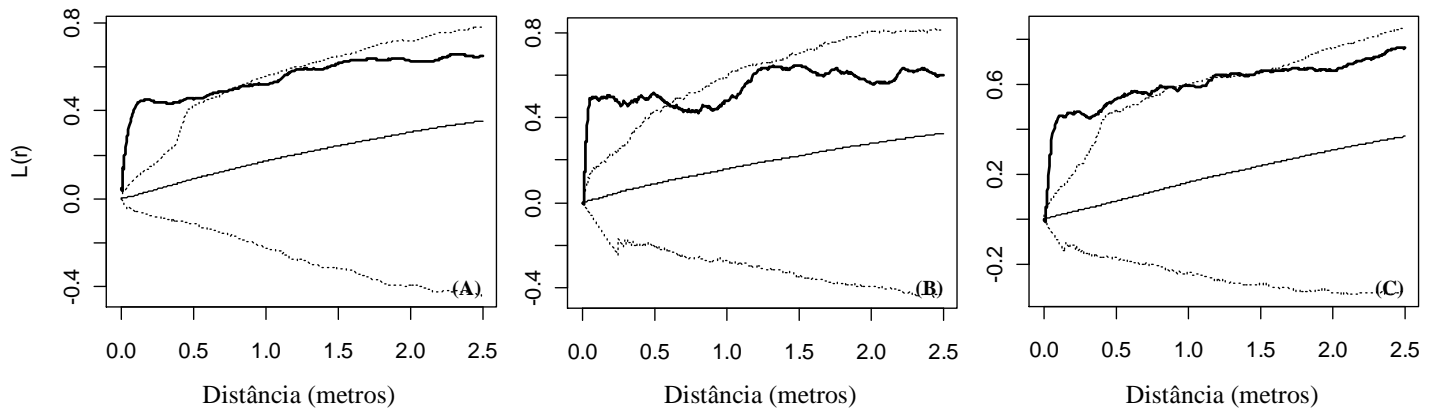


Figura 6 - Padrão de distribuição espacial bivariada *D. zehntneri* subsp. *boomianus* em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função $L(t)$. (A) Padrão de distribuição entre plântulas e juvenis. (B) Padrão de distribuição entre plântulas e adultas. (C) Padrão de distribuição entre juvenis e adultas. Linhas sólidas representam a função $L(t)$ univariada observada, para círculos de raio $t = 2,5$ metros. Linhas pontilhadas representam os limites do intervalo de confiança de 95%, quando sustentada a hipótese de Completa Independência Espacial, e foram geradas a partir de 999 simulações de coordenadas aleatórias.

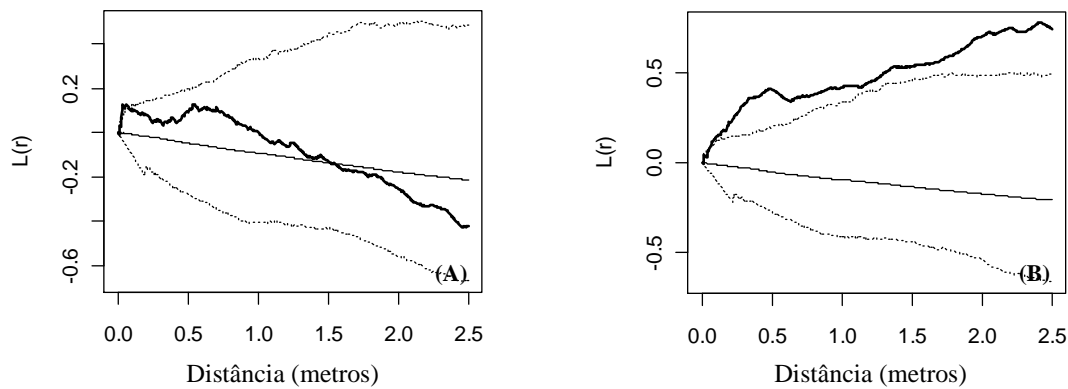


Figura 7 - Padrão de distribuição espacial bivariada entre *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e as possíveis facilitadoras em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função $L(t)$. (A) Padrão de distribuição entre o *Discocactus* e todas as possíveis facilitadoras em conjunto. (B) Padrão de distribuição entre *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e *Allamanda puberula*. Linhas sólidas representam a função $L(t)$ univariada observada, para círculos de raio $t = 2,5$ metros. Linhas pontilhadas representam os limites do intervalo de confiança de 95%, quando sustentada a hipótese de Completa Independência Espacial, e foram geradas a partir de 999 simulações de coordenadas aleatórias.

Sucesso reprodutivo de *Discocactus zehntneri*
subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N. P.
Taylor & Zappi (Cactaceae) em vegetação
rupestre no semi-árido: variáveis populacionais
relacionadas¹

Oliveira, J.P.L. & Ramalho, M.

¹ Artigo a ser submetido ao Journal of Vegetation Science

Sucesso reprodutivo de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N.

P. Taylor & Zappi (Cactaceae) em vegetação rupestre no semi-árido: variáveis
populacionais relacionadas

Oliveira, J.P.L.1,2 & Ramalho, M.1,3

1 *Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua
Barão de Geremoabo, Ondina, Salvador, Bahia, BR*

2 *E-mail biologojoao@gmail.com; 3 ramauro@ufba.br*

Resumo

Questão: O padrão de distribuição espacial, densidade e tamanho populacional de populações endêmicas de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* influenciam no seu sucesso reprodutivo?

Localização: Oeste da sede do município de Morro do Chapéu, Bahia, Brasil (11° 29'S e 41°20'W e 11°28'S e 41°22'W).

Métodos: Foi avaliado o sucesso reprodutivo, através do número de frutos produzidos por planta, de sementes por fruto, viabilidade das sementes e massa das sementes e correlacionamos esses resultados com a densidade e tamanho populacional de cada população e de forma qualitativa com o padrão de distribuição.

Resultados: As diferentes densidades e tamanhos populacionais não apresentaram efeito significativo sobre as variáveis dependentes relacionadas com o sucesso reprodutivo entre as populações de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*. O padrão de distribuição espacial

apresentado com maior frequência foi o agregado, esse padrão não foi estritamente relacionado com a densidade local. O tamanho populacional variou em ordem de grandeza de mais de 10 vezes e densidade efetiva variou cerca de quatro vezes.

Conclusão: Não houve diferença significativa no sucesso reprodutivo de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* nas diferentes densidades ou tamanhos populacionais.

Palavras-chaves: *Discocactus*; Cactaceae; Dinâmica espacial; Sucesso reprodutivo.

Introdução

O sucesso reprodutivo das plantas pode ser afetado pela densidade e pelo tamanho das populações naturais (Roll et al. 1997; Molina-Montenegro & Cavieres 2006; Metcalfe & Kunin 2006; Aizen & Feinsinger 1994; Morgan 1999; Ry et al. 2000; Kolb & Lindhorst 2006). Frequentemente, os mecanismos subjacentes são as interações entre as próprias plantas ou com vetores de pólen e dispersores de sementes.

A maior densidade contribui para que uma florada torne-se mais conspícua e atrativa aos polinizadores e, conseqüentemente, pode levar ao aumento da fecundação e produção de sementes, por exemplo (Kirchner 2005). Em contrapartida, sob maiores densidades também pode haver maior competição intraespecífica por polinizadores (Molina-Montenegro & Cavieres 2006) e/ou dispersão de pólen a distâncias mais curtas (Lloyd 1982), o que provoca níveis mais altos de endogamia (Mitchell et al. 2004). Os efeitos observados do tamanho da população sobre os polinizadores e os resultados sobre o sucesso reprodutivo muitas vezes são similares àqueles da densidade (Ågren 1996; Luijten et al. 2000; Hackney e McGraw 2001; Brys et al. 2004).

A forma e a distância de dispersão podem exercer influência sobre a densidade e padrão espacial de distribuição dos indivíduos numa população de plantas e, conseqüentemente, afetar o sucesso reprodutivo. Em populações de espécies balocóricas e mirmecocóricas a distribuição agregada parece ser mais comum, enquanto as sementes de espécies anemocóricas ou zoocóricas (envolvendo vertebrados) têm maiores possibilidades de dispersão por áreas mais amplas (Willson & Traveset 2000), dessa forma, a densidade entre as plantas é reduzida e a distribuição menos agregada.

Na família Cactaceae, os estudos revelaram predominância de dispersões zoocóricas. Os animais são atraídos por seus frutos carnosos, principalmente em virtude da escassez de água em ambientes semi-áridos.

A mirmecocoria foi registrada na Caatinga para espécies dos gêneros *Cereus*, *Melocactus*, *Opuntia*, *Pilosocereus* (Leal 2003; Leal et al. 2007), com partição de recursos com lagartos no gênero *Melocactus* (Fonseca 2004). Lagartos também exerceram papel importante, em região de Caatinga, na dispersão no gênero *Opuntia* (Griz & Machado 2001). Ornitocoria foi registrada em campo rupestre por Faustino & Machado (2006), que identificaram aves frugívoras, potenciais dispersoras de sementes de *Stephanocereus luetzelburgii*. Dispersão zoocórica também foi registrada para *Opuntia rastrera* no Deserto Chihuahuan (Montiel & Montana 2003), nesse estudo, a importância relativa da dispersão por roedores, aves e formigas varia com o hábitat.

Entretanto, podemos ressaltar que nenhum desses estudos relacionou os vetores de dispersão com o padrão de distribuição, densidade e tamanho das populações, tampouco o que as características de distribuição das populações refletem no sucesso reprodutivo.

Populações mais adensadas e/ou de menor tamanho podem ser mais ou menos vulneráveis à depressão endogâmica a depender do sistema reprodutivo das plantas (Husband & Schemske 1996). A autogamia diminui a possibilidade de fluxo gênico e, conseqüentemente, menor variabilidade genética e depressão endogâmica. Se as espécies apresentarem auto-incompatibilidade, principal estratégia que leva à polinização cruzada (Heslop-Harrison 1983), esse efeito, de baixa variabilidade, é atenuado e, conseqüentemente, a população fica menos vulnerável a depressão genética e efeitos estocásticos.

O sistema reprodutivo predominante na família Cactaceae é o auto-compatível com ca. 58% (Rocha 2007), no entanto a autopolinização parece não ser predominante, em virtude da gama de vetores de polinização (abelhas, borboletas, esfingídeos, beija-flores e morcegos) apresentados. A polinização cruzada, promovida por esses vetores, diminui a possibilidade de depressão endogâmica.

Os estudos ecológicos em Cactaceae têm crescido significativamente (GodínezÁlvarez et al. 2003). No entanto, ainda são incipientes estudos que relacionam aspectos espaciais das populações com o sucesso reprodutivo dos indivíduos (p.e. Aizen & Feinsinger 1994). Nenhum desses estudos com contexto ecológico foi conduzido no gênero *Discocactus* Pfeiffer.

Nessa lacuna do conhecimento se insere o estudo com *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*, endêmica da vegetação rupestre, no semi-árido brasileiro. Na Chapada Diamantina (Bahia) ocorre em paisagens de manchas vegetacionais, formando agregados discretos sobre os afloramentos rochosos, em zonas transicionais entre a vegetação de caatingas e o campo rupestre de altitude (este acima de 900 m). Este estudo analisa a relação entre sucesso reprodutivo e as seguintes variáveis populacionais desse *Discocactus*: padrão de distribuição espacial, tamanho e densidade populacional.

Material e Métodos

Área de estudo

Esse estudo foi conduzido na área de endemismo de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*, no semi-árido brasileiro, na Chapada Diamantina, sob as coordenadas geográficas 11° 29' S e 41°20' W e 11°28'S e 41°22'W, no município de Morro do Chapéu-Bahia (Figura 1). As

altitudes variam entre 700 e 900 metros e as declividades entre 2 a 9 graus. Devido ao efeito orográfico, o clima varia entre Semi-árido quente (BSh) e Tropical de altitude com verão quente (Cwa), segundo a classificação de Köppen (1936), com temperaturas médias anuais de 21-22°C e 20-21°C e pluviosidades anuais de 600 mm e 700 mm, respectivamente (Rocha & Costa 1995).

A fisionomia da vegetação varia muito em curta escala espacial e nas maiores altitudes (900 m) ocorre vegetação típica de campos rupestres (Figura 2). Nesta paisagem dinâmica de arenitos, quartzitos e solos arenosos pouco profundos, a fisionomia da vegetação varia em escalas espaciais muito curtas e as populações do *Discocactus* aparecem em mosaico, formando agregados de numerosos indivíduos apenas nos afloramentos rochosos, ainda pouco intemperizados. Como o local de ocorrência do *Discocactus* fica em área de transição com o campo rupestre, optou-se por usar um termo mais neutro, no caso “vegetação rupestre”.

Espécie focal

Discocactus zehntneri subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N. P. Taylor & Zappi é endêmica do Município de Morro do Chapéu. Esse cactus tem pequeno porte e corpo globoso. Os indivíduos adultos possuem cefálio, uma estrutura lanosa por onde emergem flores brancas tubulares (2,5 cm) de antese noturna e odor adocicado. Dois vetores se destacam na polinização, esfingídeos e coleópteros (Oliveira & Ramalho n.p.). Os frutos são do tipo baga, com coloração que varia do branco ao vermelho vivo, com sementes dispersadas primariamente por formigas (Oliveira & Ramalho n.p.).

Delineamento e Amostragem

Padrão de distribuição espacial

Foram feitas amostras em cinco populações locais (ou sub-populações) em mosaico. Em cada população local foram amostradas seis parcelas de 10 m²: dois conjuntos de três parcelas pareadas, ao longo de duas transecções acompanhando a altura, para se detectar possíveis efeitos da inclinação do terreno sobre a distribuição espacial. As parcelas foram arranjadas da seguinte maneira: (a) duas parcelas, na parte mais baixa da população (inferiores); (b) duas parcelas, a 20 metros acima das inferiores (superiores); e (c) duas parcelas intermediárias, equidistantes das superiores e inferiores. Todos os indivíduos das parcelas superiores e inferiores foram georreferenciados e medidos (diâmetro do corpo e diâmetro e altura do cefálio dos adultos). Nas parcelas intermediárias foram quantificados indivíduos maduros e imaturos.

As parcelas foram distribuídas a partir de 50 metros do limite inferior de cada população local. Todas foram dispostas no sentido SE-NO, acompanhando a declividade predominante e sempre a partir da área mais baixa, isto é, onde foram delimitadas as parcelas inferiores.

Densidade da população efetiva

Ao longo de um transecto estabelecido no sentido N-S em cada uma das populações, foram sorteados 50 pontos. Em cada ponto, foram lançadas quatro parcelas de um metro quadrado, duas à direita e duas à esquerda do transecto, totalizando 200 m² de área amostrada por população. Na população 2, com menor extensão espacial, foi possível amostrar apenas 41 pontos. Foram contados os indivíduos jovens (ou imaturos) e adultos. Os indivíduos jovens foram definidos como aqueles com diâmetro igual ou superior a 3,0

cm, porém sem cefálio; todos os indivíduos com cefálio foram considerados adultos, independente do tamanho.

Tamanho da população efetiva

Cada população local (de cada lajedo) foi inventariada sistematicamente em toda sua extensão para contagem de indivíduos adultos (com cefálio). Essa categoria foi considerada a População Efetiva, ou seja, aquela reprodutivamente ativa.

Frutificação

Durante o período de frutificação, entre os meses de março e maio de 2008, foram quantificados os indivíduos frutificados e o número de frutos por planta. Frutos foram amostrados para quantificar o número de sementes e a taxa de fertilização, isto é, a proporção de sementes viáveis, as sementes foram utilizadas nos testes de germinação.

Testes de germinação

Todas as sementes utilizadas nos testes foram tratadas e submetidas a desinfestação química com álcool absoluto (por 1 minuto) e NaClO (por 30 minutos), lavadas com água destilada, antes de serem colocadas em placas de Petri com papel germitest.

Para a detecção de dormência, as sementes foram submetidas a quatro tratamentos: controle, embebição em água (por duas horas) e embebição em Giberelina, a 500 ppm ou 1000 ppm (por duas horas).

Para avaliar a sensibilidade ao sombreamento, as sementes foram submetidas a três tratamentos: 1) Laboratório (sombreado); 2) Casa de Vegetação, em ambiente exposto à iluminação natural; 3) Casa de Vegetação, porém em ambiente com 93% de sombreamento,

comparado com a exposição total do ambiente exposto. Nos experimentos de germinação, as sementes foram embebidas em água e colocadas nas placas em ambiente exposto, no cactário (pertencente ao Laboratório de Citogenética Vegetal, Instituto de Biologia, UFBa). Essas 100 sementes foram pesadas em balança analítica (Massa das sementes), antes e após a embebição com água.

Os delineamentos foram inteiramente casualizados, com quatro repetições contendo 25 sementes cada. Os testes de dormência, sensibilidade ao sombreamento e de germinação foram feitos nesta seqüência, pois o resultado do teste anterior sempre foi levado em consideração para a montagem do teste seguinte.

Análise dos dados

A distribuição espacial dos adultos foi analisada com o teste de “Completa Aleatoriedade Espacial” (CAE). A CAE foi testada com a função K de Ripley. Coordenadas aleatórias em 999 simulações foram geradas através do teste de Monte Carlo, estabelecendo-se intervalos de confiança de 95%, para o modelo neutro (De la Cruz 2008). As análises foram realizadas no ambiente R com o “pacote ecespa” (R Development Core Team 2008).

As variáveis independentes, isto é, densidade e tamanho populacional foram correlacionados com as variáveis dependentes, usadas como medidas do sucesso reprodutivo: número de frutos por planta, número de sementes por fruto, fertilização (viabilidade) e massa das sementes. As correlações de Pearson foram calculadas com o software PASW Statistics 17 do SPSS. Para analisar a significância dos resultados observados de correlação, usou-se o teste de randomização “Bootstrap” com 1000 simulações para cada um dos pares de variáveis, com o software BioEstat 5.0.

Os testes de germinação foram submetidos à análise de variância (ANOVA), utilizando o programa estatístico SISVAR 4.3 e as médias comparadas pelo teste de Scott-Knott.

Resultados

Frutificação

Em termos absolutos, o número de indivíduos frutificados foi maior nas populações maiores e com maior densidade (Tabela 1). Em termos relativos ao número de indivíduos, a proporção de indivíduos na população 4, com densidade média, foi maior (32,89%) quando comparamos com as menores, 1 e 2, com 16,47 e 13,74%, respectivamente, e as populações maiores, 5 com 24,48% e 6 com 20,31% dos indivíduos frutificados.

Entretanto, os parâmetros usados como medidas do sucesso reprodutivo não mostram qualquer tendência de variação e, igualmente importante, variaram muito pouco entre as cinco populações.

A média de frutos produzidos por indivíduo é baixa e pouco variável entre as populações. O número de sementes/fruto e a taxa de viabilidade de sementes foram muito altos em todas as populações e a biomassa de sementes permaneceu praticamente constante. Entretanto, a quantidade de sementes por fruto variou muito dentro de cada população (alto desvio padrão) e, principalmente na população menor e com menor densidade (Tabela 1).

Embora a análise conjunta não mostre tendência relevante de variação no sucesso reprodutivo, nas populações maiores e adensadas, alguns indivíduos chegaram a produzir até cinco frutos, enquanto na população com tamanho e densidade menores observou-se a maior variação na quantidade de sementes por fruto.

Teste de germinação

As sementes tratadas com Giberelina (GA_3) a 500 ppm ou apenas embebidas em água tiveram porcentagens de germinação de 94 e 96 % e, portanto, bem acima do controle e do tratamento com GA_3 a 1000 ppm, com 85 e 83% de germinação, respectivamente.

Dado o resultado anterior, as sementes foram apenas embebidas em águas para o teste de germinação. Nenhuma semente sob condições de sombreamento germinou, enquanto que as sementes expostas à iluminação natural germinaram.

Distribuição espacial

Quando se considera conjuntamente a distribuição de todos os indivíduos de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* nas populações locais, a hipótese de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE) foi rejeitada em todas as escalas espaciais analisadas, ou seja, o padrão de distribuição é agregado. Entretanto, a distribuição dos adultos variou com a escala espacial da análise, embora em todas as populações locais (as manchas sobre cada lajedado) tenham sido mais frequentes as distribuições agregadas, principalmente na porção inferior das manchas, área mais baixa da população nos lajedados (Figura 3 B, D, E, H, J, K, L e M). Na porção superior a distribuição aleatória foi mais comum do que na inferior. A distribuição espacial das parcelas não foi estritamente relacionada com a densidade local, ou seja, as maiores densidades não necessariamente apresentaram distribuição mais agregada em relação às menores densidades.

Este padrão espacial foi observado nas cinco populações e, muito provavelmente, está associado à prevalência de diferentes mecanismos de dispersão de sementes (mirmecocoria ou hidrocoria) atuando em diferentes escalas e em diferentes alturas, em

função da inclinação comum dos afloramentos rochosos onde se estabelecem as manchas populacionais (Oliveira & Ramalho n.p.).

Entre as cinco populações, o tamanho variou uma ordem de grandeza (mais de 10 vezes) e a densidade efetiva variou cerca de quatro vezes. As populações com maior número de adultos também apresentaram maior densidade média (Tabela 1).

A correlação entre as variáveis independentes (Densidade ou Tamanho da População Efetiva) e as variáveis dependentes (Fruto/Planta, Sementes/Fruto, Taxa de Fertilização e Massa das Sementes) não foram significativas, de acordo com o teste de randomização (Tabela 2). Ou seja, na escala observada de variação entre as populações na paisagem, os indivíduos adultos apresentaram sucesso reprodutivo similar. No entanto, se o estudo tivesse um maior refinamento e as variáveis fossem consideradas entre aglomerados com diferentes padrões de distribuição (p.e. Figura 3 D e F) é possível que a diferença fosse expressa.

Embora a tendência central relacionada à densidade intermediária entre as populações sugira associação entre variáveis independentes e dependentes Fruto/Planta, Sementes/Fruto e Massa das sementes (Tabela 1), a grande variação em torno da média de cada uma das variáveis do sucesso reprodutivo indica que a relação seria espúria.

Discussão

Na escala de variação observada entre e dentro das manchas populacionais do *Discocactus*, os prováveis efeitos deletérios de competição por nutrientes, água, vetores de pólen e dispersores estão sendo compensados pelos benefícios do maior adensamento, trazidos com amenização do micro-clima e possíveis melhorias nas condições do solo

(Oliveira & Ramalho n.p.). Não há efeitos observáveis da variação de tamanho entre as populações sobre os vários componentes do sucesso reprodutivo, por dois prováveis motivos: 1) não há alteração na atividade de polinizadores e dispersores entre as populações; 2) há fluxo gênico (dispersão de pólen) entre as populações menores na escala desta paisagem em mosaico.

Não houve déficit de produção de sementes nas pequenas populações provavelmente porque a atratividade ou atividade dos polinizadores não sofreu alteração em virtude deste parâmetro, ao contrário do que tem sido generalizado (p.ex., Ågren 1996). O valor moderado da razão P/O ($128,0 \pm 4,25$; de acordo com Cruden 1977) e grãos de pólen pequenos, em conjunto, sugerem que *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* tem um sistema reprodutivo baseado na autogamia facultativa (p.ex., Barrett et al. 1997). Entretanto, um agente polinizador é indispensável, pois não houve autopolinização espontânea nos testes de exclusão (Oliveira & Ramalho n.p.).

Um dos principais polinizadores de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* é um esfingídeo do gênero *Manduca* (Oliveira & Ramalho n.p.), com grande mobilidade e autonomia de vôo típicos dos esfingídeos (More et al. 2005) que deve ser capaz de se deslocar através das manchas populacionais e mesmo entre manchas próximas. Além disso, as manchas populacionais apresentaram sincronia de floração e, portanto, a mobilidade deste polinizador poderia assegurar polinização cruzada em ampla escala espacial e, dessa forma, reduzir a possibilidade de depressão endogâmica.

Embora não tenha sido observada correlação significativa entre as variáveis populacionais e as medidas de sucesso reprodutivo, nas áreas de maior densidade, alguns indivíduos conseguem produzir mais frutos com quantidade similar de sementes, enquanto em áreas de menor densidade muitos frutos produzem poucas sementes, nisso se dá a maior

variação ao redor da média. Portanto, como a viabilidade e biomassa das sementes se mantêm estável, é provável que o adensamento tenha efeito marginal positivo sobre o sucesso reprodutivo e isto leva a dois argumentos e previsões complementares: 1) nas populações ou áreas de menor densidade o déficit de polinização (menor atração de polinizadores) pode estar ocorrendo com mais frequência; 2) nas áreas de maior densidade, os níveis de endogamia não diferem das áreas de menor densidade ou, pelo menos, não têm efeitos perceptíveis sobre o sucesso reprodutivo. No primeiro caso, a atratividade das manchas populacionais menores pode ser dependente da oferta de flores nas outras populações que poderiam ou não levar a saciedade do esfingídeo polinizador. No segundo caso, como a espécie deve produzir sementes regularmente também por autopolinização, a transferência de pólen a curtas distâncias (endogamia), sob maior densidade de adultos, pode de fato não ter efeitos perceptíveis sobre a germinação ou viabilidade de sementes, nas análises comparativas.

A variação entre a população 4 e 6 também sugere que poderiam existir efeitos deletérios sobre o sucesso reprodutivo em densidades maiores. Com densidade intermediária, a população 4 produziu a maior quantidade de sementes por frutos, mantendo a fertilidade e biomassa. Esse resultado pode ser explicado por uma possível competição intraespecífica por polinizadores nas populações 5 e 6 mais adensadas, por exemplo, conforme observaram Molina-Montenegro & Cavieres (2006) e Feldman et al. (2004).

A proporção de sementes com capacidade de germinação não reduz necessariamente em pequenas populações (Morgan 1999). Na verdade a germinação pode ser refratária à variação no tamanho e densidade populacionais em espécies com sistemas de autopolinização facultativa, como *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*.

A germinação do *Discocactus* de acordo com o teste de dormência se enquadra no tipo dormência tegumentar (Borghetti 2004). A diferença entre o controle e os tratamentos com GA₃ 500ppm e embebição em água mostram que a dormência das sementes de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* pode ser quebrada simplesmente pela água. Isso significa que os inibidores da germinação presentes no tegumento são hidrossolúveis de modo que, nas condições naturais, a dispersão secundária pela água remove os inibidores e as sementes são depositadas aptas a germinação. Embora secundária (pós derrubada das sementes por formigas), a hidrocoria tem papel de destaque na dispersão de sementes e, indiretamente, também sobre a estruturação espacial das populações de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* (Oliveira & Ramalho n.p.).

Conclusão

Não houve diferença significativa no sucesso reprodutivo de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* nas diferentes densidades ou tamanhos populacionais.

Referências Bibliográficas

Ågren, J. 1996. Population Size, Pollinator Limitation, and Seed Set in the Self-Incompatible Herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77(6): 1779-1790.

Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.

Barrett, S.C.H.; Harder, L.D. & Worley, C.D. 1997. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. In Silvertown, J.; Franco, J. & Harper, J.L. (eds.) *Plant life histories*, pp. 57-76. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Borghetti, F. 2004. Dormência embrionária. In: Ferreira, A.G. & Borghetti, F. (eds.) *Germinação: do básico ao aplicado*, pp. 109-123. Artmed Editora, S.A., Porto Alegre.

Brys, R., Jacquemyn, H. & Endels, P. 2004. Reduced reproductive success in small populations of the selfincompatible *Primula vulgaris*. *Journal of Ecology* 92: 5-14.

Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. *Evolution* 31: 32-36.

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.

Faustino, T.C. & Machado, C.G. 2006. Frugivoria por aves em uma área de campo rupestre na Chapada Diamantina, BA. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14(2): 137-143.

Feldman, T.S., Morros, W.F. & Wilson, W.G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197-207.

Fonseca, R.B.S. 2004. Fenologia reprodutiva e dispersão de *Melocactus glaucescens*

Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G.Heimen & R.Paul (Cactaceae) no Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina – Bahia – Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.

GodínezÁlvarez, H., Valverde, T. & Ortegabaes, P. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69(2): 173-203.

Griz, L.M.S. & Machado, I.C.S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.

Hackney, E.E. & McGraw, J.B. 2001. Experimental demonstration of an Allee effect in American ginseng. *Conservation Biology* 15: 129-136.

Heslop-Harrison, J. 1983. Self-Incompatibility: Phenomenology and Physiology. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 218: 371-395.

Husband, B.C. & Schemske, D.W. 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* 50: 54-70.

Kirchner, F., Luijten, S.H., Imbert, E., Riba, M., Mayol, M., González-Martínez, S.C., Mignot, A. & Colas, B. 2005. Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111: 130-142.

Kolb, A. & Lindhorst, S. 2006. Forest fragmentation and plant reproductive success: a case study in four perennial herbs. *Plant Ecology* 185: 209–220.

Köppen, W. 1936. *Das Geographische System der Klimatologie*. Berlin, 44 p.

Lloyd, D.G. 1982 Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *American Naturalist* 120: 571-585.

Luijten, S.H., Dierick, A. & Oostermeijer, J.G.B. 2000. Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-incompatible perennial (*Arnica montana*) in the Netherlands. *Conservation Biology* 14: 1776-1787.

Leal, I.R. 2003. Dispersão de sementes por formigas na caatinga, In Leal, I.R., Tabarelli, M. & Silva, J.M. (eds.), *Ecologia e conservação da caatinga*, p.435-460. Editora da Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Leal, I. R., Wirth, R. & Tabarelli, M. 2007. Seed Dispersal by Ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil. *Annals of Botany* 99: 885-894.

Metcalf, D.B. & Kunin, W.E. 2006 The effects of plant density upon pollination success, reproductive effort and fruit parasitism in *Cistus ladanifer* L. (Cistaceae). *Plant Ecology* 185:41–47.

Mitchell, R.J., Karron, J.D., Holmquist, K.G. & Bell., J.M. 2004. The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional Ecology* 18: 116-124.

Molina-Montenegro, M.A. & Cavieres, L.A. 2006. Effect of density and flower size on the reproductive success of *Nothoscordum graminum* (Alliaceae). *Gayana Botánica* 63(1): 93-98.

More, M.; Kitching, I.J. & Cocucci, A.A. 2005. *Sphingidae: Hawkmoths of Argentina / Esfingidos de Argentina Literature of Latin America*, Buenos Aires, Argentina.

Morgan, John W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* 13(2): 266-273.

Rocha, A.J.D. & Costa, I.V.G. 1995. Projeto Mapas Municipais - Município de Morro do Chapéu (Ba): informações básicas para o planejamento e administração do meio físico. Prefeitura de Morro do Chapéu, Morro do Chapéu, Bahia.

Rocha, E.A. 2007. Fenologia, Biologia da Polinização e da Reprodução de *Pilosocereus Byles & Rowley* (Cactaceae) no Nordeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco.

Roll, J., Mitchell, R.J., Cabin R.J. & Marshall, D.L. 1997. Reproductive Success Increases with Local Density of Conspecifics in a Desert Mustard (*Lesquerella fendleri*) *Conservation Biology* 11(3): 738-746.

Ry, M. K., Matthies, D. & Spillmann, H.-H. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88: 17-30.

Willson, M. & Traveset, A. 2000. The Ecology of Seed Dispersal. In: M. Fenner (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 85-110. 2nd. Edition. CAB International, Wallingford, UK.

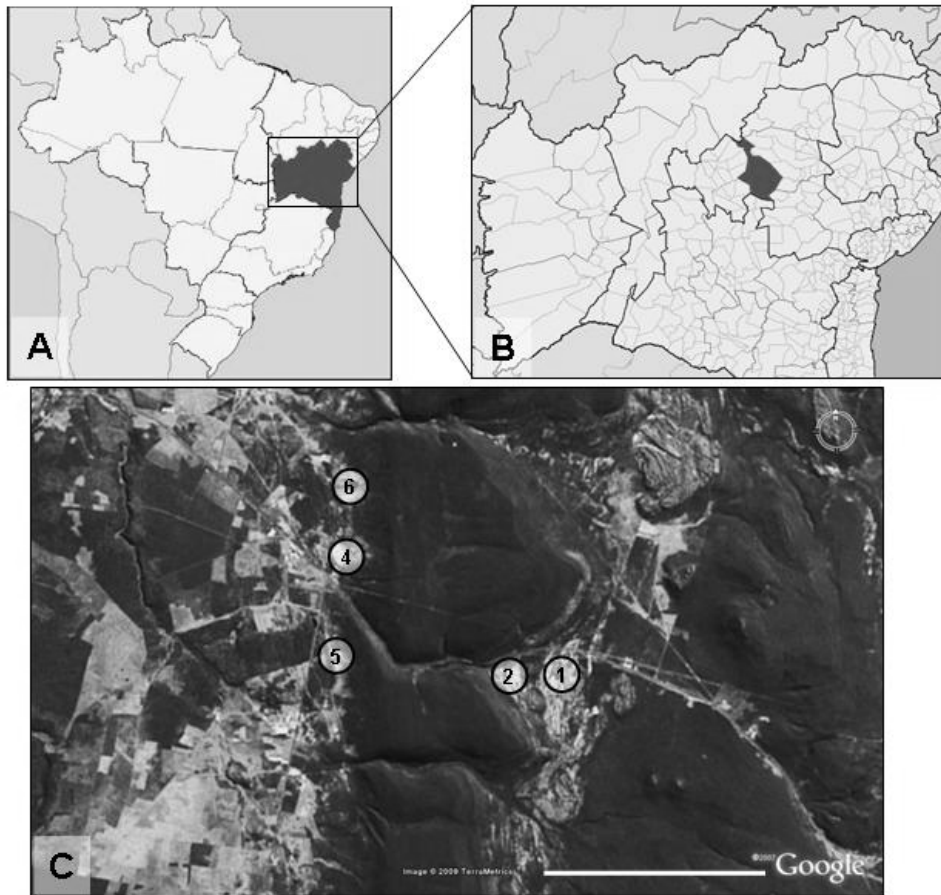


Figura 1 - Localização e distribuição das populações de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* na escala da paisagem. A- Localização no Brasil. B- Localização do município na Bahia. C- Distribuição das populações nas áreas. A escala da imagem de satélite é 3,6Km.

Fonte: Google Earth.

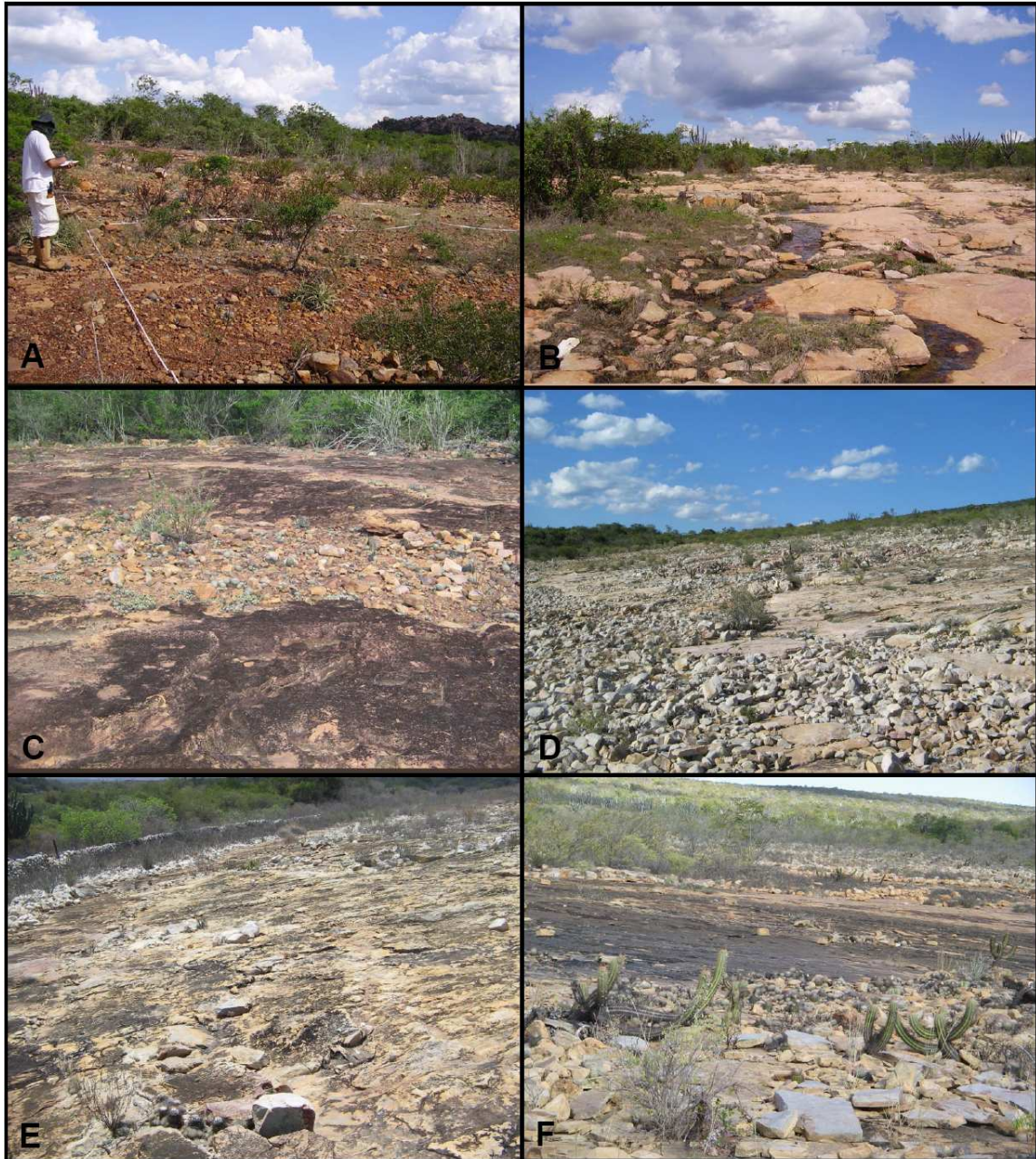


Figura 2 - Fisionomia da vegetação das diferentes populações. (A) População 1, (B) População 1 (com fluxo de água em destaque), (C) População 2, (D) População 4, (E) População 5 e (F) População 6.

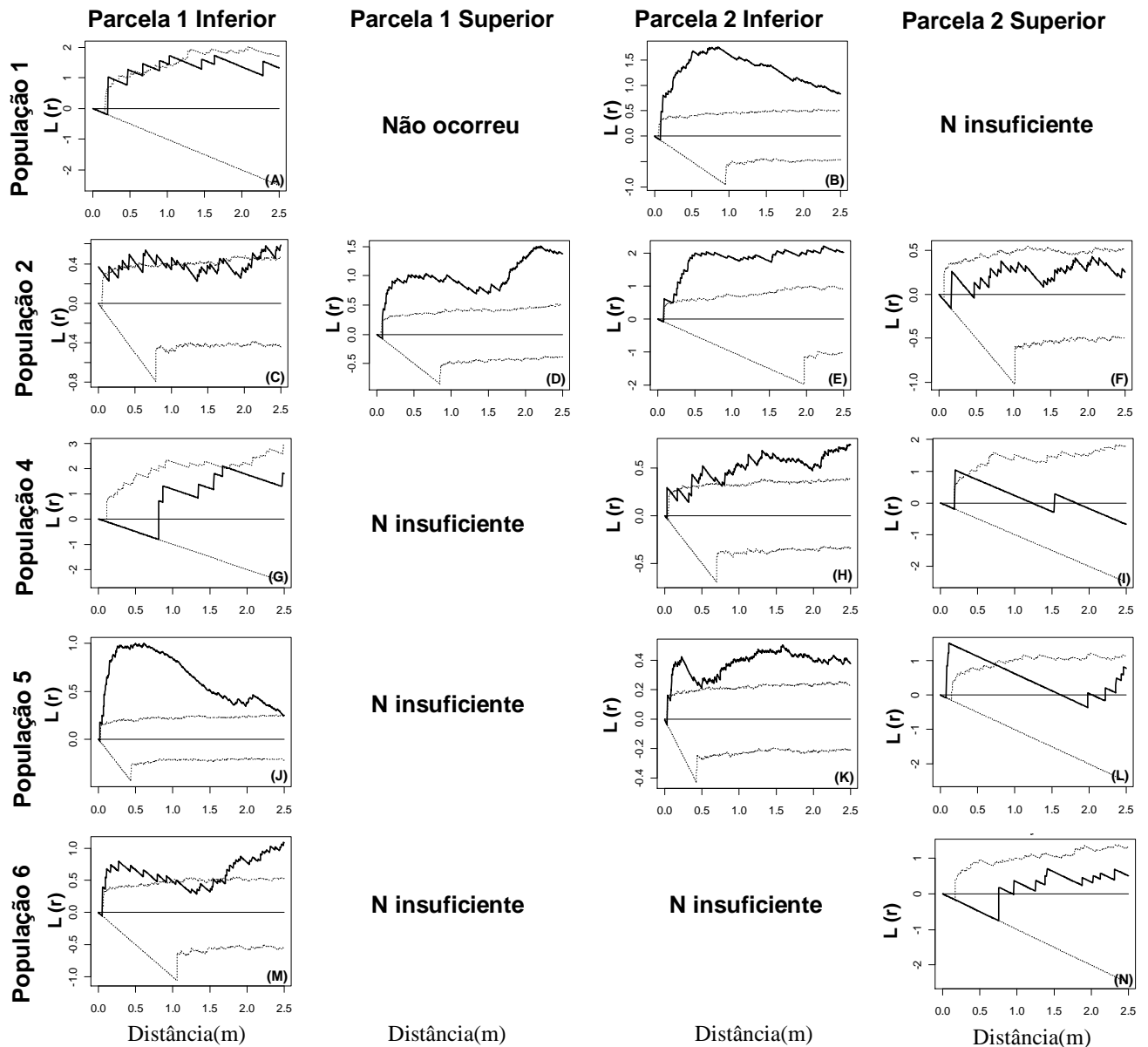


Figura 3 - Padrão de distribuição espacial em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função $L(t)$, dos indivíduos adultos de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus*. Linhas sólidas representam a função $L(t)$ univariada observada, para círculos de raio $t = 2,5$ metros com 95% de significância. Linhas pontilhadas representam os limites do envelope de confiança para a hipótese de CAE, geradas a partir de 999 simulações. Os valores de $L(t)$ acima da linha superior do envelope de confiança indicam agregação, valores dentro do envelope aleatoriedade, e valores abaixo da linha inferior do intervalo regularidade.

Tabela 1. Variáveis populacionais de *Discocactus zehntneri* subsp. *boomianus* no semiárido.

Massa considerada de 100 sementes.

Pop	População efetiva	Densidade	Frutos/Planta	Sementes/Fruto	Fertilidade	Massa das sementes (g)
1	249	0.47	1.44 (1-3)	112.75 (\pm 62.84)	96.82 (\pm 3.65)	0.1026
2	342	0.84	1.38 (1-3)	102.09 (\pm 39.06)	97.64 (\pm 2.67)	0.0962
4	532	0.95	1.54 (1-5)	125.13 (\pm 47.29)	96.72 (\pm 3.38)	0.1076
5	1536	1.33	1.35 (1-5)	106.78 (\pm 39.61)	97.31 (\pm 3.41)	0.1018
6	2969	1.72	1.56 (1-5)	116.16 (\pm 44.15)	96.81 (\pm 5.29)	0.1003

Tabela 2. Resultado da Correlação de Pearson e das simulações de *Bootstrap* entre as variáveis dependentes: densidade e tamanho da população e independentes.

		Frutos/Planta	Sementes/Fruto	Fertilidade	Massa das sementes
Densidade	Pearson Correlation	0.317	0.096	-0.060	-0.110
	Sig. (2-tailed)	0.603	0.878	0.923	0.860
	r (simulação)	0.776	-0.129	0.3321	0.3808
	p-valor (simulação)	0.285	0.424	0.469	0.400
		Frutos/Planta	Sementes/Fruto	Fertilidade	Massa das sementes
População efetiva	Pearson Correlation	0.398	0.119	-0.218	-0.133
	Sig. (2-tailed)	0.506	0.849	0.724	0.831
	r (simulação)	0.136	0.4955	-0.242	0.0103
	p-valor (simulação)	0.275	0.408	0.426	0.431

Conclusão Geral

Não há efeitos aparentes da variação no tamanho ou densidade populacional sobre o sucesso reprodutivo de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*. Isto também significa que mesmo nos maiores agregados, provavelmente, os indivíduos continuam tendo benefícios líquidos superiores em relação aos custos de partição de recursos limitados em solos rasos e expostos a forte déficit hídrico. A viabilidade alta e praticamente constante das sementes também sugere que os mecanismos de dispersão de pólen não são limitantes na escala espacial desta análise, ou pelo menos não haveria diferença neste parâmetro entre sementes geradas por auto-polinização ou polinização cruzada. Entretanto, seria necessário analisar também as taxas de sobrevivência de plântulas e juvenis, gerados por adultos em agregados com diferentes densidades, para testar melhor a influência da densidade sobre o sucesso reprodutivo. A análise de variabilidade genética (análise de paternidade) das sementes também pode ser uma ferramenta valiosa para análise da escala espacial da polinização cruzada, considerando-se que se trata de uma espécie com populações em mosaico, restrita a biótopos particulares no semi-árido e sob risco de extinção. Estudo associado sobre o comportamento de forrageio do esfingídeo do gênero *Manduca* deverá revelar aspectos de sua mobilidade, taxa de transferência de pólen e, enfim, sua contribuição para a polinização cruzada nas várias escalas espaciais (dentro dos agregados, entre agregados e entre as manchas populacionais).

A relação entre a estrutura espacial das populações de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e a distribuição de *Allamanda puberula* associada a formigueiros também merece uma análise mais detalhada, dada a importância das formigas para a dispersão primária em toda a área de ocorrência desta espécie focal.

O estudo filogenético com *Discocactus* (Machado 2004) é instrumento que, em conjunto com estudos no gênero *Allamanda*, possibilitam avaliar a origem dessa associação facilitadora e, inclusive, alguma influência sobre diferenciação e distribuição atual de *D. zehntneri* subsp. *boomianus* e de outras espécies do gênero.

As formigas também disponibilizam as sementes para dispersão secundária por hidrocoria, o que afetou principalmente o recrutamento nas porções mais baixas da população pelo carreamento das sementes, pelas águas pluviais e interceptação pelas

barreiras de pedras, plantas e os próprios agregados de *D. zehntneri* subsp. *boomianus*. A mirmecocoria, como dispersão primária, mostrou-se importante para a escala espacial de distribuição agregada principalmente nas porções superiores da população. A manipulação da paisagem local com pequenas barreiras é uma abordagem experimental alternativa que também poderá contribuir para compreensão das escalas de influência espacial desses dois processos, na estruturação da população.

Referências Bibliográficas

Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.

Barton, A.M. 1993. Factors Controlling Plant Distributions: Drought, Competition, and Fire in Montane Pines in Arizona. *Ecological Monographs* 63(4): 367-397.

Carrillo-García, A., Bashan, Y. & Bethlenfalvay, G.J. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant Soil* 218: 207-214.

Cody, M.L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* 24: 139-154.

Ellner, S. & Shmida, A. 1981. Why are adaptations for long range seed dispersal rare in desert plants. *Oecologia* 51: 133-144.

Escudero, A., Somolinos, R.C., Olano, J.M. & Rubio, A. 1999. Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum* (L.) Dum., an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *Journal of Ecology* 87: 290-302.

Escudero, A., Iriondo, J.M., Olano, J.M., Rubio, A. & Somolinos, R. 2000. Factors affecting establishment of a gypsophite: the case of *Lepidium subulatum*. *American Journal of Botany* 87: 861- 871.

Faustino, T.C. & Machado, C.G. 2006. Frugivoria por aves em uma área de campo rupestre na Chapada Diamantina, BA. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14(2): 137-143.

Flores, J. & Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.

Franco, A.C. & Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.

Fonseca, R.B.S. 2004. Fenologia reprodutiva e dispersão de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G.Heimen & R.Paul (Cactaceae) no Município de Morro do Chapéu, Chapada Diamantina – Bahia – Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia.

Fowler, N.L. 1995. Density-dependent demography in two grasses: a five-year study. *Ecology* 76: 2145–2164.

Griz, L.M.S. & Machado, I.C.S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.

Howe, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

Kadmon, R. & Shmida, A. 1990. Spatiotemporal demographic processes in plant populations: an approach and a case study. *American Naturalist* 135: 382–397.

Kolb, A. & Lindhorst, S. 2006. Forest fragmentation and plant reproductive success: a case study in four perennial herbs. *Plant Ecology* 185: 209–220.

Köppen, W. 1936. Das Geographische System der Klimatologie. Berlin, 44 p.

Leal, I.R. 2003. Dispersão de sementes por formigas na caatinga, In Leal, I.R., Tabarelli, M. & Silva, J.M. (eds.), *Ecologia e conservação da caatinga*, p.435-460. Editora da Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

Leal, I. R., Wirth, R. & Tabarelli, M. 2007. Seed Dispersal by Ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil. *Annals of Botany* 99: 885-894.

Levin, S.A. & Pacala, S.W. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. In: Tilman, D. & Kareiva, P. (Eds) *Spatial Ecology. The role of space in populations dynamics and interpecific interactions*. Pp. 271-295p. New Jersey, Princeton University Press.

McAuliffe, J.R. 1984. Prey refugia and the distributions of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* 65: 82-85.

Machado, M.C. 2004. O gênero *Discocactus* Pfeiff (Cactaceae) no estado da Bahia, Brasil: variabilidade morfológica, variabilidade genética, taxonomia e conservação. Dissertação (Mestrado).113 f. Feira de Santana-BA. Universidade Estadual de Feira de Santana.

Metcalf, D.B. & Kunin, W.E. 2006. The effects of plant density upon pollination success, reproductive effort and fruit parasitism in *Cistus ladanifer* L. (Cistaceae). *Plant Ecology* 185: 41 –47.

Molina-Montenegro, M.A. & Cavieres, L.A. 2006. Effect of density and flower size on the reproductive success of *Nothoscordum graminum* (Alliaceae). *Gayana Botánica* 63(1): 93-98.

Montiel, S. & Montana, C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two hábitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* 166: 241–248.

Morgan, J.W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* 13(2): 266-273.

Packer, A. & Clay, K. 2003. Soil pathogens and *Prunus serotina* seedling and sapling growth near conspecific trees. *Ecology* 84: 108–119.

R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rebollo, S., Milchunas, D.G., Noy-Meir, I. & Chapman, P.L. 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98: 53-64.

Rocha, A.J.D. & Costa, I.V.G. 1995. Projeto Mapas Municipais - Município de Morro do Chapéu (Ba): informações básicas para o planejamento e administração do meio físico. Prefeitura de Morro do Chapéu, Morro do Chapéu, Bahia.

Roll, J., Mitchell, R.J.; Cabin R.J. & Marshall, D.L. 1997. Reproductive Success Increases with Local Density of Conspecifics in a Desert Mustard (*Lesquerella fendleri*). *Conservation Biology* 11(3): 738-746.

Ry, M.K., Diethart M. & Hans-Heinrich Spillmann, H.-H. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88: 17-30

Tilman, D. & Kareiva, P. 1997. Spatial Ecology. The role of space in populations dynamics and interpecific interactions. New Jersey, Princeton University Press.

Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G. & Booth, J. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127: 95-102.

Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.

Willson, M. & Traveset, A. 2000. The Ecology of Seed Dispersal. In: M. Fenner (ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Pp. 85-110. 2nd. Edition. CAB International, Wallingford, UK.

Yeaton, R.I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66: 651-656.

Anexo

Normas para publicação na revista

Journal of Vegetation Science

International Association for Vegetation Science

Edited by:

Alessandro Chiarucci, Sandra Díaz, Meelis Pärtel and J. Bastow Wilson

Print ISSN: 1100-9233

Online ISSN: 1654-1103

Frequency: Bi-monthly

Current Volume: 20 / 2009

ISI Journal Citation Reports® Ranking: 2007: 2/39(Forestry), 31/152 (Plant Sciences), 40/116 (Ecology)

Impact Factor: 2.251

Author Guidelines

Scope

The Journal of Vegetation Science publishes papers on all aspects of vegetation science, with particular emphasis on papers that develop new concepts or methods, test theory, identify general patterns, or that are otherwise likely to interest a broad readership.

Papers may focus on any aspect of vegetation science including theory, methodology, spatial patterns (including plant geography and landscape ecology), temporal changes (including palaeoecology and demography), processes (including ecophysiology), and description of ecological communities (by phytosociological or other methods), provided the focus is on increasing our understanding of plant communities. Papers with a more applied focus should be directed to our sister journal, Applied Vegetation Science.

Acceptance criteria

To be acceptable, a paper must have something that will interest an international readership, even if its immediate scope is local. (Other papers, even if competently executed, would be better published in a local or regional journal.) A paper can be new/interesting by doing one of several things:

- Develop new concepts in understanding vegetation, or
- Test concepts applicable to all plant communities, or
- Add particularly well executed empirical examples that are part of a growing literature on a general conceptual issue, or
- Represent a particular interesting combination of models, observational data, and experiments, or
- Demonstrate new and generally useful methods, or
- Present a particularly exemplary or thorough analysis, i.e. be a definitive paper, even if concepts and methods are not novel. A definitive paper is one that represents the state of the art (methods and statistics) that presents a critical and final (definitive) test for an interesting hypothesis, even if that hypothesis is not new and even if many other papers have collected data that bears, in a less definitive way, on the hypothesis. It might be regional in its scope, but be a model of how to write a type of paper or how to apply methods, or
- Describe the vegetation of an area, whether large or small, when that description will be of interest to readers worldwide because that habitat/vegetation will be of such interest, or when it attains the exemplary qualities described above, or
- Demonstrate how vital vegetation science is to social questions of the day (species invasion, global warming, nitrogen deposition).

The questions in the paper can be addressed by many means, including description, experiments, simulations, meta-analysis, inference, extrapolation, etc. We do not limit the nature of the approach, as long as the work is sound.

As a very rough rule of thumb, we would accept a paper if in our judgement we think that 66% of vegetation scientists would regard it as having some interest, or 10% would regard it as being very interesting.

Manuscripts

The language must be in English (either British or American throughout). There is no maximum length, but longer papers should contain greater content of interest, in proportion to their length. Shorter articles are also welcome.

One of the Chief Editors or Associate Editors will be selected as Co-ordinating Editor for each submitted manuscript, and will make the final decision on acceptance.

There are four categories of contributed paper: Ordinary article (including reviews), Forum, Letter, and Report.

Forum

Forum papers are essays with original ideas / speculation / well-sustained arguments. They will usually contribute to free debate of current and often controversial ideas in vegetation science. There may be criticism of papers published in JVS/AVS, or (if interesting to our readers) of papers published elsewhere. An Abstract is required, but otherwise the sectional format is flexible. Maximum length is normally four pages. Forum papers have high priority in publication.

Letter

A letter is a very short but refereed paper (roughly half a page) with one scientific idea. It will have the highest priority in publication. The section is intended for positive ideas, not for papers primarily intended to criticise.

Report

This includes items that are not scientific papers: e.g. news items, obituaries (normally commissioned), the existence of databases and technical information.

A report cannot comprise the announcement and/or description of a new computer program. We can accept paid advertisements for computer programs. Moreover, we carry reviews of computer programs, and authors of new programs are very welcome to submit them for review. Papers that, whilst mentioning a particular program, are basically descriptions of a new method, can be submitted as ordinary articles.

Submission

The Journal of Vegetation Science accepts submission at <http://mc.manuscriptcentral.com/jvsci>. This enables the quickest possible review. Manuscript submission online can be as Word document (.doc) or RTF (.rtf). On acceptance, you will be required to upload your manuscript as one text file and additional high resolution graphics files. TIFF (.tiff) or EPS (.eps) are our preferred formats. Full upload instructions and support are available online from the submission site via the 'Get Help Now' button. Please submit your covering letter or comments to the editor when prompted online.

Please forward any general submission queries to jvsci@editorialoffice.co.uk.

Copyright Transfer Agreement Form

All non-OnlineOpen papers *must* be accompanied by a signed Copyright Transfer Agreement Form (CTA) upon acceptance for publication. Signature of the CTA is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless a signed form has been received. Please note that signature of the Copyright Transfer Agreement Form does not affect ownership of copyright in the material. (Government employees need to complete the Author Warranty sections, although copyright in such cases does not need to be assigned). After submission authors will retain the right to publish their paper in various medium/circumstances (please see the form for further details). To assist authors an appropriate form will be supplied by the editorial office. Alternatively, authors may like to download a copy of the form [here](#).

Open Access Service

OnlineOpen is a pay-to-publish service from Blackwell that offers authors whose papers are accepted for publication the opportunity to pay up-front for their manuscript to become open access (i.e. free for all to view and download) via the Wiley InterScience website. Each OnlineOpen article will be subject to a one-off fee of \$3000 to be met by or on behalf of the Author in advance of publication. Upon online publication, the article (both full-text and PDF versions) will be available to all for viewing and download free of charge. The print version of the article will also be branded as OnlineOpen and will draw attention to the fact that the paper can be downloaded for free via the Wiley InterScience service.

Any authors wishing to send their paper OnlineOpen will be required to complete the combined payment and copyright licence form available from our website.

(Please note this form is for use with OnlineOpen material ONLY.)

Once complete this form should be sent to the Editorial Office along with the rest of the manuscript materials at the time of acceptance or as soon as possible after that (preferably within 24 hours to avoid any delays in processing). Prior to acceptance there is no requirement to inform an Editorial Office that you intend to publish your paper OnlineOpen if you do not wish to do so.

Format

Double-space manuscripts (including tables and references). Number all pages, and number the lines on each page.

Use scientific names of taxa, and avoid vernacular names.

Units of measurement must follow the International System of Units: e.g. $\text{mg m}^{-2} \text{yr}^{-1}$.

Numbers with units of measurement must be in digits, 3.5 g. Numbers in the text of up to ten items (i.e. integers) should be in words, e.g. "ten quadrats", "five sampling times"; otherwise in digits, e.g. "11 sampling times". Use a decimal point. Thousands in large numbers should be indicated by a space, e.g. 10 000 for ten thousand.

Technical Checklist

If your paper is eventually accepted, there are several technical issues that will need to be checked. You can check these when you receive the Co-ordinating Editor's response and make necessary modifications (the Co-ordinating Editor may give you directions on such issues, or may not, depending on how busy they are at the time). If your paper is accepted, it will be passed via the Editorial Office to the Final Editors. If only minor technical issues remain, they may make the changes themselves, perhaps checking with you first, or asking you by a note on the proofs to check the changes. For more major changes (e.g. if there are many language problems), the Final Editors will be unable to correct your paper for you, and you will be given the choice of doing this work yourself, even at this late stage, or having it done at cost to you. Exceptions to these charges can be made only for ecologists from the developing world. It is quite possible that none of this will apply to your paper, but we warn all authors at the submission stage just in case it turns out that it does.

<p>Abstract: Up to 250 words (fewer for a Forum paper). No references. The abstract for ordinary papers should have named sections, normally: Question, Location, Methods, Results, and Conclusions. Vary this structure when necessary: e.g. for reviews; omit Location for theoretical papers; make other small changes when expression is clearly enhanced</p>
<p>Title: Catch the reader's attention with topical issues or an interesting hypothesis</p>
<p>Logical structure: The Introduction should state what topics will be addressed, and those topics should be addressed by the Methods, Results and Discussion</p>
<p>Author list: e.g.:</p> <p>Bush, George W.^{1,2}; Smith, A.B.^{1,3} & Coxon, E. Fred⁴*</p> <p><i>¹Ecology Department, Little Marsh University, 11 Main St., Little Marsh, Berkshire, UK;</i></p> <p><i>²E-mail gw_bush@lmu.ac.uk; ³E-mail ab_smith @lmu.ac.uk;</i></p>

4Botany Department, Herbicide Manufacturers, P.O. Box 2002, Southend-on-Sea, UK;	
*Corresponding author; Fax +4412345678; E-mail doughnut@herbicide.co.uk; Url: www.herbicide.co.uk/efcoxon	
Keywords: e.g. Aardvark; Copper mobility; New Zealand; Zebra tail [don't duplicate words from the title]	
Nomenclature source: Give if relevant	
Introduction: Ending with questions or hypotheses	
Results: The claims in the Results section text should match what's in the figures and tables	
Citation format in text, e.g.: (Smith et al. 1999; Tan & Sim 1970)	
Table and Figure captions: Understandable without reading the text.	
Tables: Concise, with row and column labels as self-explanatory as possible	
Figures	a. Not too many of them, and compact
	b. Readable at the size they will be printed
	c. No superfluous lines (e.g. across a graph, or to the top and right of a graph).
	d. Lines and symbols explained in direct language, e.g. * = Litter removed <u>not:</u> * = LRT <u>or</u> * = Treatment LR <u>or</u> * = Treatment 3
	e. Symbol key in the figure itself, not a word key ('dashed line', 'open circles') in the caption
Reference format [take especial care with book chapters]	
Greig-Smith, P. 1983. <i>Quantitative plant ecology</i> . 3rd ed. Blackwell, Oxford.	
Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 2000. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. <i>Journal of Vegetation Science</i> 11: 359-368.	
Levin, S.A. 2001. Immune systems and ecosystems. <i>Conservation Ecology</i> 5(1): article 17. URL: http://www.consecol.org/vol5/iss1/art17 [Ecological Society of America].	
Whittaker, R.H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. In: Woodwell, G.M. & Smith, H.N. (eds.) <i>Stability and diversity in ecological systems</i> , pp. 178-196. Brookhaven National Laboratory, Brookhaven, NY.	
There should not be an unnecessary number of references. A reference that is cited only once, and that time along with several others, may be redundant.	
Citation of JVS/AVS papers: Are any directly-relevant recent JVS or AVS papers cited?	

Electronic appendices: All appendices (except mathematical ones), large figures & tables, extra photographs and raw data, go here.

Figures and tables

Electronic artwork: JVS requires submission of electronic artwork. Vector graphics (e.g. line artwork) should be saved in Encapsulated Postscript Format (.eps), and half-tones in Tagged Image File Format (.tif). TIFF files should be supplied at a minimum resolution of 300 dpi (dots per inch) at the final size at which they are to appear in the journal. Colour files should be in CMYK format. Figure sections should be designated with upper case letters. Magnification bars should be given on electron and light micrographs.

The definitions of symbols and lines should be given as a visual key on the figure itself, not as a word key (e.g. "solid bars", "open circle", "dashed line") in the legend. Figure and table legends should be included within the text file on the same page as the figure/table to which they refer. The legend should contain sufficient information for the figure/table to be understood without reference to the text of the paper. To this end, the first sentence of the legend should comprise a short title for the figure/table.

Artwork guidelines are available at <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp>

Tables: Tables should be typed on separate pages, as an integral part the text file. They should have a brief descriptive title and be self-explanatory. Units should appear in parentheses in the column headings, not in the body of the table. Repeated words or numerals on successive lines should be written in full. Footnotes should be minimal. When the precision of data is expressed as standard error (se) or standard errors of differences (sed) the degrees of freedom (df) should be given.

The journal welcomes colour figures and plates, when information would be lost if reproduced in black and white. Please note there is a charge for colour in print - if you have colour figures please fill in the form available here. In the event that an author is not able to cover the costs of reproducing colour figures in colour in the printed version of the journal, The Journal of Vegetation Science offers authors the opportunity to reproduce colour figures in colour for free in the online version of the article (but they will still appear in black and white in the print version). If an author wishes to take advantage of this free colour-on-the-web service, they should liaise with the Editorial Office to ensure that the appropriate documentation is completed for the Publisher.

Cover images: Electronic artwork/original photographs of high quality suitable for the cover are welcomed. They should be sent to the Editorial Office and be accompanied by a relevant caption. It is preferred, but not essential, that images should be related to submitted papers. Contributors are required to assign copyright to the Association by UK law.

Sections

Title: This should be strongly directed towards attracting the interest of potential readers.

Author names and addresses: Follow exactly the format in an issue of the journal. Give an E-mail address for all authors. Fax and web addresses may be given for the corresponding author.

Abbreviations. List any that will be frequently used in the text.

Nomenclatural reference (as a source for the authors of scientific names).

Abstract: Up to 250 words (fewer for a Forum paper). Include no references.

The abstract for ordinary papers should have named sections, normally: Question, Location, Methods, Results, and Conclusions. Vary this structure when necessary: e.g. for reviews use whatever structure is appropriate; for theoretical papers Location is not needed; for Forum papers a different and compressed structure will probably be appropriate.

Keywords: These should not duplicate the title.

Main text: Start this on a new page. Indicate new paragraphs by indentation. Avoid footnotes.

Variation from the usual Introduction - Methods - Results - Discussion structure is acceptable when appropriate.

If coloured figures are required, a financial contribution for the extra cost will be negotiated.

Acknowledgements: Keep them brief. References to research projects/funds and institutional publication numbers go here.

References

Citations in the text: Use forms such as: Smith (2005) or (Smith 2005) or Smith et al. (2005) or (Smith 2005 a, b; Jones 2006).

References section: Use the formats below. Journal names; always give the full name.

Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 2000. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science* 11: 359-368.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Blackwell, Oxford, UK

Whittaker, R.H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. In: Woodwell, G.M. & Smith, H.N. (eds.) *Stability and diversity in ecological systems*, pp. 178-196. Brookhaven National Laboratory, Brookhaven, NY, US.

Levin, S.A. 2001. Immune systems and ecosystems. *Conservation Ecology* 5(1): article 17. URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art17> [Ecological Society of America].

Noble, D.L. 1978. Seedfall and establishment of Engelmann spruce and subalpine fir. United States Department of Agriculture [report no. 575], Washington, DC, US.

Ronco, F. jr 1979. Establishment of seedlings in clearcut openings in Colorado [Rocky Mountain Experimental Station report no. 273]. United States Department of Agriculture, Washington, DC, US.

Wallin, G. 1973. Lövsjogsvegetation i Sjuhäradsbygden. Ph.D. thesis, Uppsala University, Uppsala, SE.

Computer programs: All information on computer programs used should be in the Methods section, e.g. "performed by DoStats (version 6.2, StatProgs Inc., Springfield, NY, US)". There should be no entry in the References section.

Unpublished material: The References section can contain only material that is published, in press or is a thesis. Indicate all other material as "unpubl." or "pers. comm." (the latter with date and description of the type of knowledge, e.g. "local farmer"); "submitted" may be used only if the cited item is in some journal's editorial process, and the reference will have to be removed if the item has not been firmly accepted by that journal by the time proofs are corrected for citing paper.

References to web pages that cannot be guaranteed to remain valid for say 25 years should be avoided. It is preferable to include such material as an electronic appendix to the paper. When essential, reference to such ephemeral web pages should be given in the text, and the citation not listed under References.

Supporting Information: Appendices (except mathematical ones) are not printed, but are provided as Supporting Information. This facility can be used for raw data, extra tables, extra figures or maps (including coloured ones), etc.

Criticism and responses

If a paper (Forum or otherwise) has a major element criticising a particular paper or body of work of (an) other scientist(s), the latter will be invited to comment on the paper (doing this does not prevent the criticised scientist(s) from writing a reply). However, those comments will be taken in context, and there will in addition be one or two referees who are outside the controversy.

The author who has been criticised will be offered a right of reply in the same journal issue, so long as the reply is received before an indicated deadline, typically four weeks from acceptance of the criticism, especially since the criticised author will already have seen the criticism (see above). The reply will be refereed. It will be sent to the author of the original criticism, to check there is nothing unreasonable or offensive.

The criticising authors have no automatic right of further responses, but the editor may allow this. The sequence will normally finish with the author(s) of the originally criticised paper, or when the participant next due to submit does not do so, or submits an article that says nothing that is both new and valid as judged by referees. Such further responses will normally be published in a later issue.

The editor will ensure that the process is fair to all concerned, and that the readers of the journal can evaluate both sides and make their own decision.

Correction of simple errors

If a paper is submitted that contains only a correction for a simple error in a paper published by another author, but one that is likely to mislead readers, if the error does not appear to affect the results (e.g. it is an error in a formula, though the correct formula was used in the original calculations), the original author will be offered the opportunity submit an erratum with an acknowledgement to the author who pointed it out, which would be published in place of the submitted critical paper.

An author may of their own initiative submit an erratum note for an error that is likely to mislead readers.

Page charges and subscriptions

There are no page charges. However, please consider taking a subscription to *J. Veg. Sci.* and/or *Appl. Veg. Sci.*: they carry important articles in your field. Subscriptions help us to avoid charges. The personal subscription rates are very reasonable and include membership of IAVS.

For those in the developing world, assistance may be available through the International Association for Vegetation Science: contact the Secretary General (Joop.Schaminee@wur.nl).

In addition, both *J. Veg. Sci.* and *Appl. Veg. Sci.*, as well as many other journals of ecological interest, are available online in the BioOne package and they offer schemes by which institutions in less-developed countries can obtain access at reduced rates, or in cases of extreme hardship possibly free. Please contact the following programs for eligibility and subscription rates:

HINARI (World Health Organization initiative) www.who.int/hinari/eligibility/e/

e-IFL (Soros Foundation initiative) www.eifl.net/

ALUKA (Andrew W. Mellon Foundation initiative) www.ithaka.org/aluka/index.htm

Author Services

Online production tracking is now available for your article through Blackwell's Author Services. Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The author will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit our website for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

Early View

The Journal of Vegetation Science is covered by Wiley Interscience's Early View service. Early View articles are complete full-text articles published online in advance of their publication in a printed issue. Articles are therefore available as soon as they are ready, rather than having to wait for the next scheduled print issue. Early View articles are complete and final. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the authors' final corrections have been incorporated. Because they are in final form, no changes can be made after online publication. The nature of Early View articles means that they do not yet have volume, issue or page numbers, so Early View articles cannot be cited in the traditional way. They are therefore given a Digital Object Identifier (DOI), which allows the article to be cited and tracked before it is allocated to an issue. After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article. To receive an e-mail alert once your article has been published, please see this page.

Offprints

Authors will be provided with electronic offprints of their paper in PDF format free of charge, and this PDF may be distributed subject to the Publisher's terms and conditions. Paper offprints of the printed published article may be purchased if ordered via the method stipulated on the instructions that will accompany the proofs. Printed offprints are posted to the correspondence address given for the paper unless a different address is specified when ordered. Note that it is not uncommon for printed offprints to take up to eight weeks to arrive after publication of the journal. Electronic offprints are sent to the first author at his or her first email address on the title page of the paper, unless advised otherwise. Please ensure that the name, address and email of the receiving author are clearly indicated on the manuscript title page if he or she is not the first author of the paper.

Author material archive policy

Please note that unless specifically requested, Blackwell Publishing will dispose of all hardcopy or electronic material submitted two months after publication. If you require the return of any material submitted, please inform the editorial office or production editor as soon as possible if you have not yet done so.

