

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Opuntia monacantha*
(WILLD.) HAW. (CACTACEAE) NAS RESTINGAS DA
ILHA DE SANTA CATARINA, SUL DO BRASIL**

MAURÍCIO LENZI

FLORIANÓPOLIS – SC

2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

MAURÍCIO LENZI

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Opuntia monacantha*
(WILLD.) HAW. (CACTACEAE) EM RESTINGAS DA
ILHA DE SANTA CATARINA, SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, da Universidade Federal de Santa Catarina, como requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área de Concentração Recursos Genéticos Vegetais.

Linha de Pesquisa: Biologia Reprodutiva e Fluxo Gênico Vegetal.

Orientador: Dr. Afonso Inácio Orth

2008



DEDICO...

AOS MEUS FILHOS FRANCESCA E OTÁVIO
MATHEUS PELA PACIÊNCIA, COMPREENSÃO E
AMOR INCONDICIONAL.

AOS MEUS PAIS ORLANDO E OZELINDA POR
TODA AJUDA E CONFIANÇA.

À GEÓRGIA PELO COMPANHEIRISMO E
INCENTIVO.

A TODA MINHA FAMÍLIA PELO CARINHO E
APOIO.

À NOSSA SENHORA DE FÁTIMA PELA
PROTEÇÃO E GRAÇAS RECEBIDAS.

OPUNTIA monacantha.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof^o. Afonso Inácio Orth pela orientação, confiança, apoio e estímulos.

Ao Prof^o. Ademir Reis pelo companheirismo e sinceridade nas discussões a respeito deste estudo.

Ao Prof^o Miguel Pedro Guerra pelas sugestões, correções e discussões a cerca de inúmeros estudos realizados em conjunto.

Ao Prof^o. César Butignol pelo companheirismo no Lab. de Entomologia Agrícola e pelas discussões sobre os predadores de *Opuntia monacantha*.

Aos Profs. do PPG-RGV e PPG-BVE por toda ajuda e conhecimentos repassados.

À amiga Bernadete Ribas pelo carinho, incentivo, paciência e eficiência.

Aos companheiros do Lab. de Entomologia Agrícola André A. Sezerino, José F. Barbosa, Georg Altrak, Ilana Hasse e Ivan D. Faoro, e do Lab. de Fisiologia e Desenvolvimento Genético Vegetal, em especial à Luísa Peixoto, pela excelente convivência.

As queridas amigas Adriana C. M. Dantas, Josy Z. Matos, Karine L. Santos, Juliana Rogalski, Maris de F. Gaio e Neusa Stainer por todo carinho, convivência e auxílio em diversas etapas deste estudo.

Aos amigos César Mendes, João Paulo Medeiros, Márcio A. Bernardo, Rhae, Ricardo C. Romano, Roberto Mubarak e Rodrigo Alves pelo companheirismo, fidelidade e apoio.

À Ragna Pfuetzenreiter e ao Francisco Amorim pela confiança e estímulos.

À Dra. Daniela Zappi e Dr. Nigel Taylor (Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido) pela identificação de *Opuntia monacantha* e discussões sobre a sua classificação taxonômica.

À Dra. Léia Scheinvar (Universidad Nacional Autónoma de México, México) pela atenção e elucidações sobre *Opuntia monacantha*.

À M.Sc. Karen Kubo pelo auxílio na obtenção das imagens do pólen.

Ao Dr. Clemens Schlindwein (Dept. Botânica, UFPE) pela identificação de *Cephalocolletes isabellae*.

Ao Prof^o. Benedito C. Lopes (Dept. Ecologia e Zoologia, UFSC) pelo apoio, identificação das formigas e valiosas discussões.

Ao Fábiano F. Albertoni (Dept. Ecologia e Zoologia, UFSC) pela confirmação de *Camptodes* sp.

Ao Profº. Maurício Graipel pelas discussões ecológicas e auxílio com os experimentos de identificação da fauna dispersora.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

À FATMA e ao IBAMA pelas autorizações das pesquisas nos parques ambientais.

A todos que de alguma forma contribuíram para o desenvolvimento deste estudo.

SUMÁRIO

| | |
|---|-----|
| Dedicatória | iii |
| Agradecimentos | iv |
| Sumário | vi |
| Resumo | 1 |
| Abstract | 2 |
| Capítulo I: Introdução geral..... | 3 |
| Objetivos: Objetivos..... | 8 |
| Capítulo II: Áreas de estudo: restingas da Ilha de Santa Catarina..... | 9 |
| Capítulo III: Biologia reprodutiva do cacto <i>Opuntia monacantha</i> (Willd.) Haw. nas restingas da Ilha de Santa Catarina, SC..... | 13 |
| Capítulo IV: Visitantes florais de <i>Opuntia monacantha</i> (Willd.) Haw. (Cactaceae) nas restingas da Ilha de Santa Catarina, SC..... | 38 |
| Capítulo V: Influência da herbivoria por <i>Cactoblastis cactorum</i> Berg. (Lepidoptera: Pyralidae) sobre a dinâmica regenerativa de <i>Opuntia monacantha</i> (Willd.) Haw. (Cactaceae) em zona costeira do sul do Brasil..... | 53 |
| Capítulo VI: Dispersão endozoocórica e hidroocórica marítima da cactácea litorânea <i>Opuntia monacantha</i> (Willd.) Haw. (Cactaceae) na Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil..... | 68 |
| Capítulo VII: Considerações finais..... | 83 |
| Referências bibliográficas | 85 |

RESUMO

As cactáceas possuem adaptações evolutivas associadas à sua história de vida, apresentando modificações morfológicas e fisiológicas funcionais no seu corpo, biologia floral, sistema reprodutivo e nos mecanismos de perpetuação e dispersão. Este estudo foi desenvolvido sobre vegetação de restinga, em duas praias de Florianópolis, SC, Brasil. O objetivo central foi o de determinar e descrever as estratégias reprodutivas da *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae), relacionando seus modos de reprodução e multiplicação às interações com a fauna polinizadora e dispersora na restinga. Os resultados indicaram que a espécie apresenta sobreposição de fenofases vegetativas e reprodutivas. Os cladódios e epidermes dos frutos apresentam alta capacidade de regeneração e multiplicação clonal por meio de suas aréolas. Os cladódios terminais são os que apresentam maior atividade reprodutiva. A morfologia e biologia floral foram relacionadas à melitofilia. O sistema sexual preferencial da espécie é a xenogamia, mas a autocompatibilidade polínica é moderadamente tolerada. As sementes testadas são recalcitrantes e possuem boa capacidade de germinação sob tratamento laboratorial, porém foi observada uma baixa germinação de sementes e estabelecimento das plântulas no campo. Não foram encontradas plântulas oriundas de sementes nas áreas estudadas. A queda de cladódios e frutos próximos às plantas mãe gerou a formação de densos agrupamentos da espécie. Os visitantes florais levantados foram abelhas, coleópteros e formigas. As abelhas fêmeas de *Cephalocolletes isabellae* Urban, 1995 (Hymenoptera: Colletidae) foram os polinizadores mais abundantes e freqüentes nas flores de *O. monacantha*, sendo sua presença relacionada à oligoetia quando na coleta de pólen nas flores da espécie. Os besouros *Campodes* sp. (Coleoptera: Nitidulidae) foram relacionados à autogamia nas flores. Larvas do pirálídeo *Cactoblastis cactorum* Berg, 1885 (Lepidoptera: Pyralidae) são os herbívoros de cladódios, frutos e sementes de *O. monacantha*, sendo constatado, após o ataque, um acréscimo na brotação vegetativa e um decréscimo no investimento reprodutivo sexual. O marsupial *Didelphis aurita* Wied-Newied, 1826 (Mammalia: Didelphidae) foi o único frugívoro e dispersor de frutos e sementes de *O. monacantha*, apresentando locais específicos para alimentação nas áreas estudadas. Os cladódios e frutos de *O. monacantha* apresentam capacidade de flutuação e tolerância à água do mar. A hidrocoria marítima ocorreu após a invasão marinha sobre a vegetação de restinga. Conclui-se que a sobreposição de fenofases, o longo período de floração e de permanência dos frutos nas plantas, os diferentes modos de multiplicação clonal (cladódios e epidermes de frutos) e a dispersão sexual (frutos e sementes), possivelmente, representam as estratégias mais importantes no fluxo gênico das populações de *O. monacantha* e na manutenção das populações da fauna de restingas.

Palavras chave: *Opuntia monacantha*, *Cephalocolletes isabellae*, *Didelphis aurita*, abelha oligolética, *Cactoblastis cactorum*, endozoocoria, hidrocoria marítima.

ABSTRACT

The cactus have evolutionary adaptations associated with their life history, showing morphological, physiological and functional changes in their body, floral biology, reproductive system and the mechanisms of perpetuation and dispersion. This study was carried out on the vegetation of a sand bank area, in two beaches of Florianopolis, SC, Brazil. The central objective was to determine and describe the reproductive strategies of the *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae), relating their reproduction behaviors and propagation with the interactions with the pollinators and dispersers fauna in the sand bank areas. The results indicated that the species presents an overlapping reproductive and vegetative phenology. The cladodes and fruit skins have high regeneration capacity and clonal multiplication through their areola. The terminal cladodes presented the highest reproductive activity. The morphology and floral biology were related with a melitophily syndrome. The preferential sexual system of the species is the xenogamy, but the autocompatibility is moderately tolerated. The seeds tested are recalcitrant and have a good germination capacity under laboratorial treatments, however low germination and seedlings establishment in the field. There were not found seedlings in the studied areas. The drop of the cladodes and fruits near the mother plant led to the formation of dense groups of individuals of the species. The main flower visitors were bees, ants and beetles. Female bees of Urban, 1995 (Hymenoptera: Colletidae), pollinators of the species, were the most abundant and frequent insects in the flowers of *O. monacantha*, and their presence were related to a oligoletic behavior. The beetles *Camptodes* sp. (Coleoptera: Nitidulidae) were related to autogamy. The piralid larvae *Cactoblastis cactorum* Berg, 1885 (Lepidoptera: Pyralidae) are herbivores of cladodes, fruits and seeds of *O. monacantha*, and after the attack was found an increase in the emission of vegetative sprouts and a decrease in the investment of sexual reproduction. The marsupial *Didelphis aurita* Wied-Newied, 1826 (Mammalia: Didelphidae) was the only frugivorous and thus, disperser of fruits and seeds of *O. monacantha* in the areas, presenting specific eating places in the studied areas. The cladodes and fruits of *O. monacantha* present fluctuation capacity and seawater tolerance. The maritime hydroocory occurred after the marine invasion on the sand bank area vegetation. The result showed that the phenological overlapping of some reproductive phases, the long period of flowering and fruit remaining on the plants, the different modes of dispersion (cladodes of fruits skins) and sexual dispersion (fruits and seeds), possibly, play a great role in the gene flow of populations of *O. monacantha* and in the maintenance of the populations of the fauna of sand bank areas.

Kew words: *Opuntia monacantha*, *Cephalocolletes isabelae*, *Didelphis aurita*, oligoletic bee, *Cactoblastis cactorum*, endozoocory, hydroocory maritime.

Capítulo I

Introdução geral

A família Cactaceae Lindl. apresenta aproximadamente 100 gêneros e 1.500 espécies, com ampla distribuição nas regiões tropicais do Novo Mundo, sendo a América do Sul o possível centro de origem da família (Souza & Lorenzi, 2005). Segundo Rizzini (1987), as espécies de Cactaceae que ocorrem no Brasil podem ser classificadas em cinco grupos, de acordo com o seu hábitat: 1) silvícolas - que habitam florestas pluviais: amazônica e atlântica, com predominância de espécies epífitas; 2) savanícolas – ocorrem no cerrado; 3) campestres – ocorrem em campos rupestres de Minas Gerais; 4) litorâneas – ocorrem no litoral brasileiro e 5) xerófilas – que ocorrem no bioma caatinga, abrangendo o maior número de espécies. As cactáceas encontram-se subdivididas em três subfamílias: Pereskioideae, Opuntioideae e Cactoideae, sendo recentemente proposta uma nova subfamília, Mahiuenioideae (Souza & Lorenzi, 2005). No Brasil existe uma grande diversidade de gêneros, espécies e variedades de cactos, ocorrendo aproximadamente 40 gêneros e 200 espécies (Scheinvar, 1985; Taylor & Zappi, 2004; Souza & Lorenzi, 2005).

O gênero *Opuntia*, incluído em Opuntioideae, é representado por mais de 150 espécies (Taylor & Zappi, 2004), também conhecidas popularmente como opúntias, nopáleas ou palmas-forrageiras. Scheinvar (1985), no Estado de Santa Catarina, Sul do Brasil, levantou quatro espécies de opúntias; duas silvestres, *Opuntia dillenii* var. *reitzii* Scheinvar e *Opuntia arechavaletae* Speg., e duas cultiváveis, *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. e *Opuntia spinulifera* Salm-Dyck. *O. arechavaletae* passou recentemente a sinônimo de *Opuntia urumbeba* Vell., assim como *O. urumbeba* à *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Taylor & Zappi, 2004). Estabeleceu-se, neste caso, que todas as informações encontradas para estas sinônimas são consideradas para *O. monacantha*.

Opuntia monacantha possui ampla distribuição geográfica, sendo que sua ocorrência abrange diversos estados do Brasil até parte de alguns países vizinhos como Argentina, Paraguai e Uruguai. Na Ilha de Santa Catarina é uma espécie abundante e comum, habitando a vegetação de restinga sobre dunas fixas e costões rochosos em áreas mais próximas da faixa da praia (Scheinvar, 1985).

As restingas são ecossistemas litorâneos característicos do Bioma da Mata Atlântica e que vêm sofrendo grande fragmentação pela ocupação urbana. A vegetação de restinga possui características particulares, como grande tolerância à salinidade, presença de solo arenoso e a alta incidência luminosa, exercendo papel fundamental na estabilização dos sedimentos e na manutenção da drenagem natural. A preservação da fauna residente e migratória, associada à restinga, encontra neste ambiente disponibilidade de alimentos e locais seguros para nidificar e proteger-se dos predadores, visto que, esta vegetação compreende um mosaico de formações oferecendo diversos habitats para inúmeras espécies animais (Falkenberg, 1999; Scherer *et al.*, 2005). Portanto, faz-se necessária a geração de novas informações, a fim de embasar estudos de conservação destas espécies e conseqüentemente das próprias restingas.

O. monacantha é uma espécie herbácea colonizadora, ocorrendo sobre as chamadas Formações Pioneiras com Influência Marinha, que são sistemas edáficos de primeira ocupação (Falkenberg, 1999). Segundo Scarano *et al.* (2001) e Lüttge & Scarano (2004), a densidade, abundância e freqüência, bem como, o tamanho e a forma que uma espécie apresenta estão ligados, dentre outros fatores, ao estrato ou tipo de formação vegetal no qual se encontra, sendo estes dependentes das variações climáticas de cada tipo de ambiente.

As opúntias apresentam uma morfologia característica, como resultado de adaptações evolutivas onde, geralmente, há a presença de aréolas com pêlos e espinhos, um caule suculento com uma epiderme verde, a falta de folhas copadas e frutos constituídos por uma baga simples e carnácea formada por um ovário inferior fundido em tecido de caule do receptáculo (Scheinvar, 1985; Souza & Lorenzi, 2005) (Fig. 1).

Os órgãos tipo caule, conhecidos como cladódios, são suculentos e sua forma é tipicamente de oblonga a espatulada-oblonga (Fig. 1) e seu tamanho varia conforme a espécie (Scheinvar, 1985; Souza & Lorenzi, 2005).



Figura 1. Esquema de um ramo de *Opuntia monacantha*: cladódio sub-terminal (CST), cladódio terminal (CT) e cladódio jovem (CJ). Foto: Maurício Lenzi

Segundo Nerd & Mizrahi (2001), os cladódios são classificados em cladódios terminais formados no ciclo reprodutivo anterior e os subterminais que são aqueles formados em anos antecedentes, ou seja, cladódios que precedem os terminais. Além destes, existem os cladódios jovens do ano em curso, que foram ou estão sendo formados e que ainda estão imaturos. Em geral, os cladódios subterminais apresentam-se unidos desde o caule até os cladódios terminais formando vários ramos, distribuídos por toda a planta (Fig. 1).

Os cladódios e a epiderme dos frutos das opúntias possuem as aréolas ou gemas, que são estruturas com a capacidade de diferenciarem-se em raízes, ramos, frutos, espinhos, gloquídeos, pêlos setosos, lã, feltro, cerdas, glândulas

nectárforas e botões florais (Scheinvar, 1985). A queda de cladódios e frutos próximos à planta mãe é o mecanismo mais comum de multiplicação no gênero *Opuntia* (Nerd & Mizrahi, 1997; Mandujano *et al.*, 1998a).

O sucesso ecológico e evolutivo de diferentes grupos de angiospermas vem sendo associado à sua eficiência reprodutiva, a qual inclui mecanismos de reprodução sexual e assexual, dispersão de sementes e fixação de indivíduos juvenis (Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Nas opúntias, a fragmentação dos cladódios é um mecanismo comum e eficiente de multiplicação clonal. Porém, neste caso, há a possibilidade de ocorrência da autogamia gerada pelo acréscimo de clones, influenciando desta forma na dinâmica de estabelecimento e permanência das populações (Mandujano *et al.*, 1998b; Evans *et al.*, 2004; Griffith, 2004).

Considerável atenção tem sido dada à análise da polinização de plantas por animais e sua correlação com o sucesso das angiospermas e sua diversificação (Crepet, 1983). Alguns autores têm sugerido que as interações entre as plantas e os animais polinizadores tendem a ser especializadas e isso tem sido um pré-requisito para a especiação e irradiação evolutiva de angiospermas, como por exemplo, as Cactaceae (Mandujano *et al.*, 1996; Schlindwein & Wittmann, 1997; Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

Os animais também são os principais agentes de transporte das sementes para os locais de germinação, uma relação mutuamente benéfica já que os mesmos usam os vários recursos fornecidos pelas plantas como, por exemplo, a polpa carnácea (Jordano, 1987). Conforme relata Harper (1977), nem todo consumo influencia diretamente na regulação demográfica das plantas, já que, níveis baixos ou moderados de ataque de herbívoros ou parasitas podem ser suportados pelos vegetais, sem que isso, venha a interferir significativamente no tamanho das populações.

Ambientes próximos à faixa de praia são suscetíveis à influência marinha, como a ação da invasão marinha (“overwash”) sobre dunas e planícies costeiras. Tal fato pode afetar o desenvolvimento e a permanência das populações de plantas da vegetação de restinga. Porém, frutos e sementes de espécies que

possuem tolerância à água, alta salinidade e soterramento podem se beneficiar (Castellani & Santos, 2005).

Neste contexto, esta Tese está estruturada em outros seis capítulos, sendo que o Capítulo II traz informações geográficas e ecológicas sobre as áreas de estudo, os capítulos III, IV, V e VI apresentam os resultados gerados para a espécie a partir de estudos da biologia reprodutiva, visitantes florais, herbivoria e dispersão, respectivamente. No capítulo VII são abordadas as considerações finais.

Objetivos

Objetivo central

Determinar as estratégias reprodutivas de *O. monacantha*, buscando associá-las às interações existentes com a fauna polinizadora, herbívora e dispersora em ambiente de restinga.

Objetivos específicos

Capítulo III

- Determinar a fenologia de *O. monacantha*;
- Descrever e avaliar a morfologia e biologia floral da espécie;
- Caracterizar funcionalmente o sistema reprodutivo sexual e assexual, buscando comparar as vantagens ecológicas entre ambos, para a espécie.

Capítulo IV

- Determinar a diversidade de espécies visitantes florais e os potenciais polinizadores de *O. monacantha*;
- Descrever a associação das abelhas com as flores de *O. monacantha*.

Capítulo V

- Caracterizar a herbivoria sobre *O. monacantha*, visando avaliar seu impacto sobre a dinâmica reprodutiva e regenerativa da espécie.

Capítulo VI

- Caracterizar a dispersão de cladódios e frutos de *O. monacantha*, identificando seus modos e agentes dispersores.

Capítulo II

Áreas de estudo: restingas da Ilha de Santa Catarina



Vista panorâmica do Parque Municipal da Galheta, Florianópolis, SC.
Foto: Maurício Lenzi

Áreas de estudo

Os estudos foram conduzidos no município de Florianópolis, na Ilha de Santa Catarina, Brasil. A ilha possui 436,5 km² e está localizada entre os paralelos de 27°10' e 27°50' de latitude Sul e entre os meridianos 48°25' e 48°35' de longitude Oeste, apresentando forma alongada no sentido Norte-sul (Cecca 1997) (Fig. 1 a).

O clima da Ilha de Santa Catarina enquadra-se no tipo Cfa na classificação de Köppen (1948), com temperatura, precipitação pluviométrica e umidade relativa do ar médias anuais de 22°C, 1.400mm e 82,14%, respectivamente (Cecca 1997). Fevereiro, o mês mais quente, apresenta uma temperatura média mensal de 24,5°C e julho, o mês mais frio, uma média mensal de 16,4°C. Os ventos dominantes na Ilha de Santa Catarina são do quadrante Norte. Os ventos Sudeste, Sul e Nordeste apresentam freqüências menores, seguidos pelos ventos do Sudoeste e Noroeste (Herrmann, 1989).

Os dados apresentados foram obtidos em região costeira, com vegetação de restinga, em duas áreas de estudo, distando aproximadamente 32 km entre si: a primeira área está localizada entre as praias Mole e da Galheta, inserida no Parque Municipal da Galheta, na costa leste da ilha (27°35'83.1''S e 48°25'70.6''W): possui, predominantemente, vegetação de restinga herbácea e arbustiva, situada sobre dunas e costões rochosos (Fig. 1 b); a segunda área está localizada na praia da Armação, inserida no Parque Municipal da Lagoa do Peri, na costa sul da ilha (27°44'36'' S e 48°30'65'' W), apresentando vegetação herbácea e arbustiva, situada sobre dunas fixas (Fig. 1c).

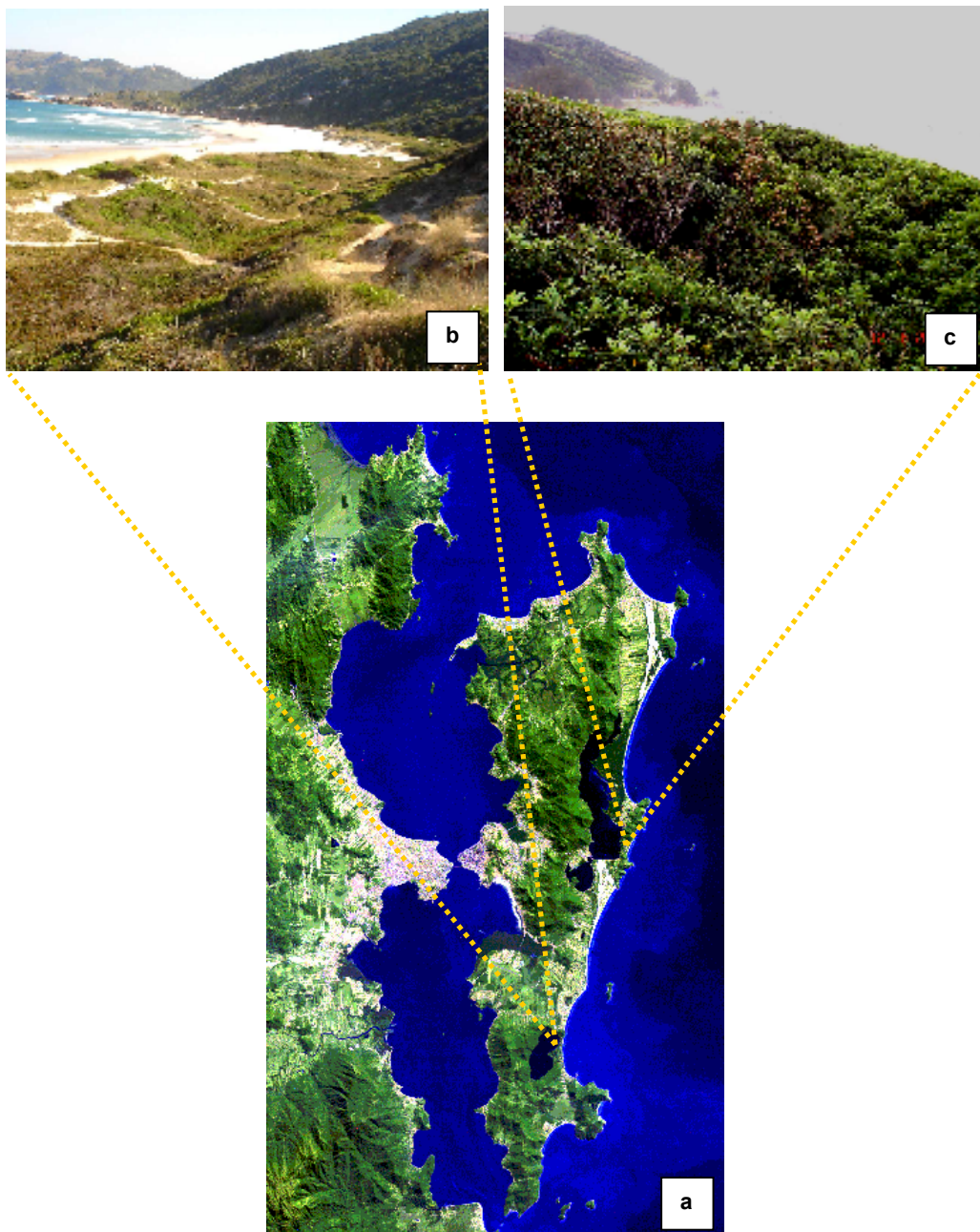


Figura 1. Mapa de localização geográfica da Ilha de Santa Catarina (a) e áreas de estudo: Parque Municipal da Galheta (b) e Parque Municipal da Lagoa do Peri (c), município de Florianópolis, SC.

Fonte: Imagem de satélite da Ilha de Santa Catarina (a), produzida pelo laboratório de Geoprocessamento / Deptº. Geociências da UFSC, 2002. Foto: áreas de estudo (b, c), Maurício Lenzi.

Características vegetacionais

A vegetação de restinga ocorre quase que exclusivamente nas planícies costeiras, que são unidades geomorfológicas formadas por sedimentos marinhos (dunas de areia) ao longo da costa. Apresenta características particulares, como grande tolerância à salinidade, ao solo arenoso e à alta incidência luminosa. O impacto da urbanização humana tem causado grande fragmentação destes ambientes costeiros, dificultando a compreensão da dinâmica reprodutiva da flora e do comportamento de animais frugívoros e suas interações com as plantas (Falkenberg, 1999; Scherer *et al.*, 2005).

Segundo Falkenberg (1999), a restinga herbácea e/ou subarbustiva apresenta uma vegetação constituída principalmente por plantas de pequeno porte, compreendendo os agrupamentos vegetais mais próximos do mar, recebendo maior influência marinha. Podem ocorrer espécies como: *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br., *Canavalia rosea* (Sw.) DC., *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw., *Panicum racemosum* (P. Beauv.) Spreng., *Eupatorium casarettoi* (B. L. Rob.) Steyerm., *Polypodium lepidopteris* (Langsd. & Fisch.) Mart., *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, entre outras. A restinga arbustiva apresenta espécies com maior porte, que possuem entre um metro a cinco metros de altura, principalmente sobre as dunas semifixas, fixas, depressões e cordões arenosos, com vegetação densa. Ocorrem neste habitat espécies como: *Butia capitata* var. *odorata* (Barb. Rodr.) Becc., *Lithraea brasiliensis* Marchand Cogn., *O. monacantha*, *Tibouchina asperior* Cogn, *Psidium cattleianum* Sabine, *Eugenia uniflora* L., entre outras. A vegetação florestal ou arbórea de restinga não foi estudada, visto que não há relatos de opúntias no interior de florestas e/ou em ambientes de sub-bosque.

Capítulo III

Biologia reprodutiva do cacto *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. nas restingas da Ilha de Santa Catarina, SC.



Opuntia monacantha (Willd.) Haw. (Cactaceae).

Foto: Maurício Lenzi

Introdução

A família Cactaceae, em especial o gênero *Opuntia* Mill., apresenta grande importância como alimento humano, há pelo menos 9000 anos atrás. A exploração é mais intensa nos cladódios jovens e frutos carnáceos comestíveis de inúmeras espécies e variedades. As opúntias são utilizadas em várias partes do mundo, seja como ornamental ou forrageiro, conforme a espécie (Griffith, 2004).

Espécies de Cactaceae apresentam alguns caracteres morfológicos, fisiológicos e ecológicos que refletem sua história de vida, os quais são interpretados como adaptativos (Schlindwein, 1995; Mandujano *et al.*, 1998a; Soffiatti & Angyalossy, 2003). Neste caso, vários trabalhos avaliam os padrões fenológicos, características florais e sistemas reprodutivos associados ao ambiente em que vivem e à fauna polinizadora, como de *Opuntia polyacantha* Haw. e *Opuntia phaeacantha* Engelm. (Osborn *et al.*, 1988), *Opuntia imbricata* (Haw.) DC. (McFarland *et al.*, 1989), *Opuntia brunneogemmia* (F. Ritter) C. Schlindwein e *Opuntia viridirubra* (F. Ritter) P. J. Braun & Esteves. (Schlindwein & Wittmann, 1997) e *Opuntia spinosissima* Mill. (Negrón-Ortiz, 1998).

A multiplicação clonal é tida como a forma predominante de regeneração no gênero *Opuntia*, ocorrendo pela queda dos cladódios terminais e frutos junto à planta mãe (Mandujano *et al.*, 1998b). A reprodução sexual tem grande importância na manutenção da fauna polinizadora e dispersora. A dispersão de sementes contribui substancialmente no aumento da diversidade genética das populações de plantas (Richards, 1997). A associação da multiplicação clonal com a reprodução sexual favorece a instalação, regeneração, permanência e distribuição das populações naturais de cactos (Molina-Freaner & Tapia, 2005).

O objetivo deste estudo foi o de caracterizar os padrões fenológicos, a morfologia e biologia floral e os sistemas reprodutivos de *O. monacantha*; comparando o sistema reprodutivo sexual e o assexual, de acordo com às vantagens adaptativas ao ambiente de restinga.

Material e métodos

A fenologia da espécie foi observada durante 42 meses, de julho de 2003 até dezembro de 2006, na área de estudo no Parque Municipal da Galheta, Florianópolis, SC. As observações e avaliações dos padrões fenológicos foram realizadas sobre 40 indivíduos adultos, com altura entre um e dois metros. As avaliações foram feitas da seguinte forma:

A fase vegetativa foi acompanhada mensalmente em 10 indivíduos, escolhendo-se aleatoriamente um (01) ramo. Nestes, selecionou-se três cladódios terminais, contado-se o número de aréolas formadas, número de aréolas que originaram brotos e o local onde as aréolas se encontravam. Foi quantificada a razão brotos/aréolas, dividindo o percentual de brotos formados com o percentual de aréolas presentes nos cladódios terminais ($n = 30$). As plantas e cladódios utilizados foram etiquetados com plaquetas de metal devidamente identificadas.

A fase reprodutiva foi avaliada semanalmente, em três períodos reprodutivos nos anos de 2003 a 2006. Nos 40 indivíduos avaliados escolheram-se aleatoriamente três ramos de cladódios, utilizando quatro cladódios terminais. As avaliações foram feitas da seguinte maneira: a) duração de floração/indivíduo; b) número de flores produzidas/indivíduo; c) número de flores abertas/indivíduo/dia e, d) número de flores abertas na população/dia. O padrão fenológico da espécie foi determinado em nível de indivíduo e em nível populacional, seguindo-se as classificações de Gentry (1974). Ao final de 24 meses de acompanhamento (no ano de 2006), foi quantificada a razão entre o número de botões florais emitidos e dos frutos formados naturalmente pelos cladódios terminais. Desta forma, determinou-se a razão flor/fruto, através do percentual de frutificações proveniente da polinização natural pelo percentual do número de flores presentes nos cladódios terminais.

O desenvolvimento dos frutos foi avaliado mensalmente (anos de 2006/2007), analisando-se coloração, forma e tamanho, relacionado-as à

maturação e dispersão. Os indivíduos e frutos avaliados foram etiquetados na base do pedicelo com plaquetas metálicas devidamente identificadas.

As características florais relacionadas às síndromes de polinização foram avaliadas, conforme os padrões propostos por Faegri & van der Pijl (1979). As flores (n= 33) de *O. monacantha* foram avaliadas na ântese, no campo e/ou no laboratório, pelo tamanho (altura da corola e diâmetro), em 15 indivíduos, com um paquímetro.

A análise sobre a receptividade do estigma foi realizada seguindo-se metodologia proposta por Galen & Plowright (1987), utilizando-se peróxido de hidrogênio a 10%, em 60 flores na pré-ântese, ântese total e senescência, previamente ensacadas em papel encerado.

Para a quantificação dos grãos de pólen foram analisadas sete flores de indivíduos distintos, nas quais foram retiradas, aleatoriamente cinco anteras de cada uma das flores amostradas e armazenadas individualmente em tubos tipo Eppendorf de 1ml. Estas foram maceradas e diluídas em 500 μ l de ácido láctico, concentração de 85%. Posteriormente, foi retirada uma amostra de 1,5 μ l da solução de cada tubo tipo Eppendorf, totalizando quatro repetições por tubo. Cada amostra foi colocada em uma lâmina e os grãos de pólen presentes foram contados sob microscópio óptico (aumento de 100X). A quantidade de grãos de pólen, de cada antera, foi estimada conforme Petri *et al.* (1976), e o número de grãos de pólen, por flor, foi estimado por meio da multiplicação do número médio de grãos de pólen por antera pelo número de anteras por flor.

O número de óvulos foi determinado por meio do corte da parede do ovário (n= 45), seguindo-se a contagem dos mesmos sob estereomicroscópio (aumento 16X). Foram calculados a média e o desvio padrão para o número de óvulos por flor. A razão pólen/óvulo (P/O) foi calculada de acordo com Cruden (1977).

A morfologia externa do grão de pólen e do óvulo foi observada através de metodologia em microscopia eletrônica de varredura. As amostras vegetais foram coletadas a fresco, em campo, colocadas em tubos tipo Eppendorf com uma solução 2,5% de glutaraldeído, 2,5% de paraformaldeído em tampão cacodilato

pH 7 (0,05 M) com CaCl_2 (fixador Karnovsky modificado) por pelo menos uma hora (Kitajima & Leite, 1999). Em seguida as amostras foram lavadas com tampão cacodilato 0,05 M por três vezes. A pós-fixação foi realizada com tetróxido de ósmio (OsO_4) por uma hora. Para a desidratação, secagem ao ponto crítico e metalização, o tetróxido de ósmio foi descartado e as amostras foram lavadas com água destilada, sendo submetidas a soluções crescentes de acetona (30, 50, 70 e 90%) por 10min e a solução de acetona 100% foi colocada nas amostras por três vezes. As amostras foram submetidas ao aparelho de secagem ao ponto crítico que substitui a acetona pelo gás carbônico, eliminado pela elevação da temperatura (Bray, 1993). As amostras foram metalizadas com ouro e em seguida, visualizadas ao microscópio eletrônico de varredura (MEV – DSM940 A e LEO). As imagens foram obtidas e cedidas pelo NAP/MEPA (Núcleo de Apoio à Pesquisa em Microscopia Eletrônica Aplicada à Agricultura da ESALQ/USP).

A descrição do movimento tigmotrópico dos estames foi realizada durante observações sobre flores de *O. monacantha* com ou sem a presença de visitantes florais. Foi registrada a hora em que os estames se alongam e da abertura das anteras.

O sistema de reprodução sexuado e assexuado (multiplicação clonal) de *O. monacantha*, foi determinado por meio de acompanhamentos e avaliações em campo e laboratório, respectivamente:

A reprodução sexuada foi avaliada com os seguintes testes de polinização: a) polinização livre (controle), sem ensacamento de flores, b) autopolinização espontânea (obrigatória) que leva em conta a formação de frutos originados de flores ensacadas antes da ântese e que não sofrem nenhum tipo de manipulação, c) autopolinização manual, onde com auxílio de um pincel macio foi depositada sobre o estigma da flor uma boa quantidade de grãos de pólen oriundos dessa mesma flor, d) cruzada manual, onde uma mistura de pólen proveniente de flores de plantas diferentes, distando em torno de 10m entre si, foi transferida para o estigma de outras flores, e) apomixia, que levou em conta a formação de frutos e sementes sem o evento da polinização, retirando-se do estigma (“stigma clipped”)

(McFarland *et al.*, 1989; Osborn *et al.*, 1988; Weiss *et al.*, 1993). A avaliação de frutos partenocárpicos foi feita dissecando-se os frutos de cada experimento de polinização.

Para os trabalhos descritos acima, foram utilizadas dez plantas, com quatro repetições, totalizando 40 plantas, como unidade experimental cada cladódio ($n= 4$), e como repetição o número de flores ($n= 3$) utilizado por cladódio, totalizando 120 flores cada teste de polinização. Para se detectar diferenças estatisticamente significativas entre os diferentes testes de polinização utilizou-se o teste de Kruskal-Wallis ($\alpha=5\%$ de probabilidade) no programa Statix 6.0.

Foi calculado o “Índice de auto-incompatibilidade” (ISI *sensu* Bullock, 1985), pela divisão do percentual de frutificações provenientes de autopolinizações pelo percentual de frutificações oriundas de polinizações cruzadas. A eficácia reprodutiva foi calculada pela razão entre o percentual de frutos formados por polinização aberta (controle) e o dos frutos formados por polinização cruzada manual (Zapata & Arroyo, 1978).

O comprimento e diâmetro (cm) dos frutos ($n= 88$) e o comprimento (mm) das sementes (comprimento) ($n= 150$) foi determinado com paquímetro. O peso dos frutos e das sementes foi avaliado em uma balança semi-analítica, utilizando frutos maduros ($n= 88$) oriundos da polinização natural. O número das sementes foi determinado por meio de contagem, de frutos dos diferentes testes de polinização.

A germinação das sementes foi avaliada em sementes de frutos apresentando 240 dias, resultantes da polinização livre, polinização cruzada manual e autopolinização manual. Foram realizadas de duas maneiras: a primeira foi realizada no campo em quatro parcelas de 50 x 50 cm cada, com duas parcelas em alta incidência luminosa (costão rochoso) e duas em baixa incidência luminosa (sub-bosque). Foram semeadas 100 sementes no solo (≥ 2 cm de profundidade), por parcela; a segunda maneira foi desenvolvida no laboratório seguindo-se a metodologia citada por Mondragón-Jacobo & Pimienta-Barrios

(2001), realizando-se a escarificação das sementes com ácido sulfúrico (H_2SO_4), em 150 sementes de cada teste de polinização. As sementes foram colocadas em placas de Petri com papel filtro e acondicionadas em BOD ($\geq 30^\circ C$), com umidade relativa do ar constante ($\geq 78\%$) e fotoperíodo de 12hs. A avaliação da porcentagem de germinação foi realizada a cada sete dias durante sete meses.

A presença de plântulas no campo, com origem natural, foi determinada em visitas mensais ao longo de três anos (2004/05/06), em 10 parcelas fixas de 100 x 5m, em cada área em estudo.

Os mecanismos de multiplicação clonal foram determinados diretamente no campo, avaliando-se 100 cladódios terminais, 30 cladódios subterminais e 100 frutos maduros, por aproximadamente um ano (2004/05). Cladódios jovens não foram testados. Para as análises dos dados foram calculadas as taxas percentuais de enraizamento e brotação dos cladódios e frutos.

Os nomes dos táxons citados estão de acordo com os dados verificados nas bases do *International Plant Names Index* (IPNI), *Missouri Botanical Garden – W³ Tropicos* (MOBOT) e referências especializadas.

Os nomes dos autores das espécies vegetais seguem Brummitt & Powell (1992).

Resultados

Fenologia - As aréolas presentes nos cladódios terminais de *O. monacantha* são responsáveis pela formação média de $1,78 \pm 0,7$ brotos (novos cladódios) por cladódio terminal ao ano. Uma vez diferenciada a aréola forma apenas um broto, apresentando um valor relativamente baixo (0,3) para a razão brotos/aréolas nos cladódios terminais (n=30). Contudo, ocorre um aumento desta razão quando considerado o longo período de brotação (Fig. 1) e o número médio de cladódios envolvidos neste processo.

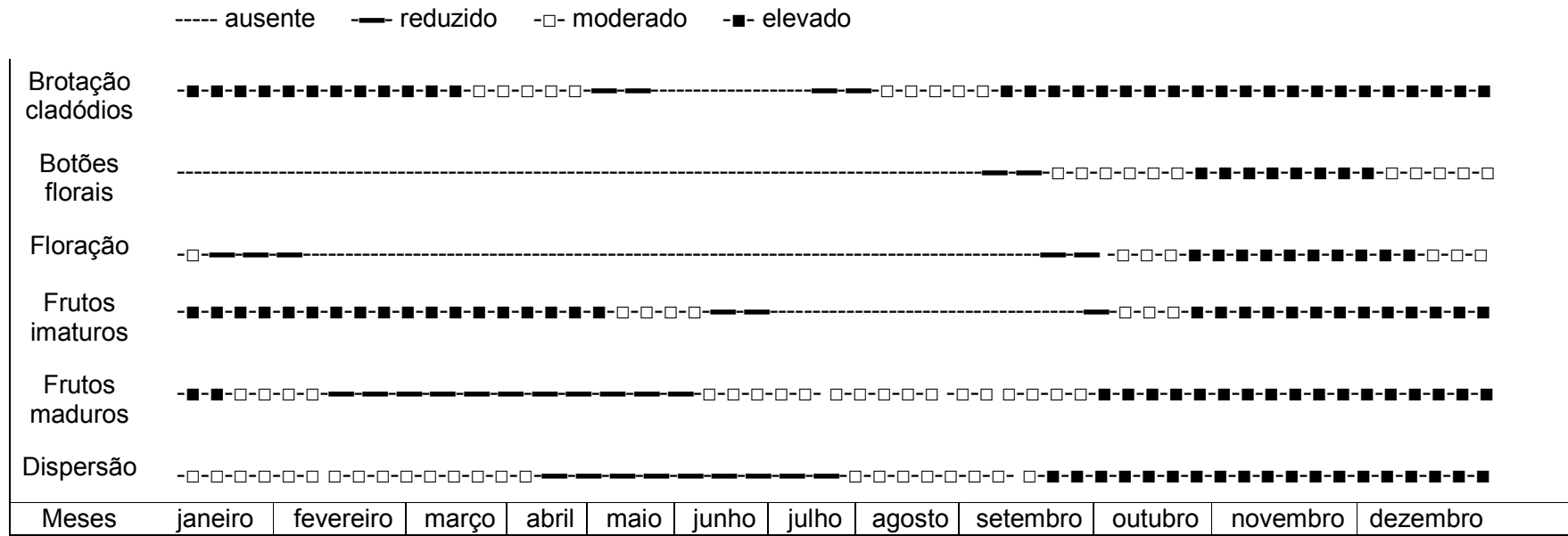


Figura 1. Padrão fenológico de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC.

Observou-se que as aréolas dos cladódios subterminais e dos frutos também podem se diferenciar em brotos. O processo de brotação ocorre em épocas determinadas do ano, do mês de agosto ao mês de maio, e com maior concentração entre os meses de outubro a março (Fig. 1).

Os brotos, ou cladódios do ano, com aproximadamente quatro meses, já apresentam forma e tamanho de um cladódio terminal. Entretanto, próximo ao final do seu primeiro ano de vida já atingiam a idade reprodutiva, considerados cladódios terminais. Todos os 100 cladódios terminais avaliados no ano de 2003 emitiram brotos, formando em média $1,78 \pm 0,7$ brotos por cladódio terminal. No ano seguinte (2004), apenas 42 brotos tornaram-se cladódios terminais reprodutivos, emitindo em média $8,25 \pm 4$ botões florais por cladódio terminal.

A emissão dos botões florais se iniciou pelas aréolas dos cladódios terminais, mas também é comum os cladódios subterminais e frutos (pedicelo) apresentarem botões florais. Uma vez diferenciada, a aréola formava apenas um broto. A razão flor/aréola foi de 7,3 flores para cada cladódio terminal ($n= 40$). O início do processo ocorre no final do mês de setembro, apresentando uma maior concentração entre os meses de outubro e novembro e finalizando-se em dezembro (Fig. 1). A formação dos botões florais e da sua abertura dá-se concomitante, tornando longa e contínua a floração da espécie (Fig. 1 e 2).

O período de floração da espécie durou em torno de 100 dias, do final de setembro a meados de janeiro, com picos entre os meses de outubro e dezembro (Fig. 2), quando chega a abrir, num único dia, e em alguns casos, até nove flores por indivíduo. A floração de *O. monacantha* apresenta um padrão contínuo, ou seja, poucas flores abertas ao dia por indivíduo, mas muitas na população e por um período longo. Observa-se que o número e a média de flores abertas ao dia, na população, são diretamente ligados ao número de plantas floridas por dia (Fig. 2).

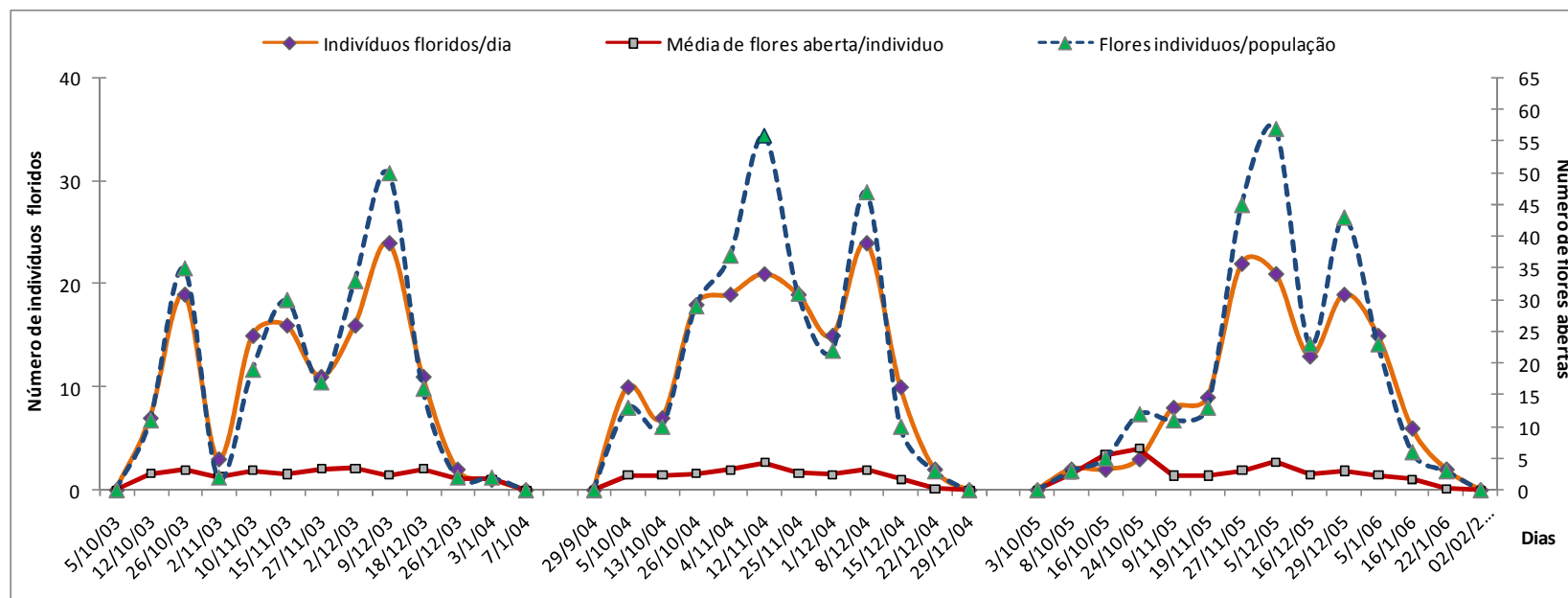


Figura 2: Dinâmica da floração de *Opuntia monacantha*, durante três períodos reprodutivos (2003 a 2006) da espécie, em Florianópolis, SC.

Os frutos imaturos, com até 30 dias após a ântese, mantiveram as características de botões florais, com exceção da corola que já não está mais presente a partir do terceiro dia subsequente a ântese. Após este período ocorreu uma aceleração no seu crescimento e ao iniciar seu amadurecimento, por volta dos 120 dias, apresentam-se, aparentemente, formados e parcialmente violáceos. Aos 160 dias, após a fertilização das flores, há uma homogeneização no desenvolvimento dos frutos, apresentando uma coloração violácea intensa. O amadurecimento total dos frutos e de sua dispersão ocorreu em torno dos 240 dias. Entretanto, uma parte considerável dos frutos ainda se manteve afixados aos cladódios, apresentando queda ao longo de todo o ano. A dispersão se caracterizou pela queda dos frutos ao chão, sempre próximo a planta mãe.

Alguns frutos permaneceram nas plantas por até mais de um ano, sendo que as aréolas presentes nestes, em geral, podiam formar botões florais, e em alguns casos brotos. Foram vistas cadeias compostas por mais de três frutos unidos.

Morfologia e biologia floral - Os botões florais são laterais e subapicais (Fig. 3 a), surgindo em maior número nas extremidades dos cladódios. São compostos por um pericarpelo comprido, que liga a flor ao cladódio, com o pericarpo revestindo a parte inferior do ovário e o receptáculo contendo o perianto, o androceu e o gineceu (Fig. 3 b). As gemas e gloquídeos presentes nos frutos persistem até a sua dispersão.

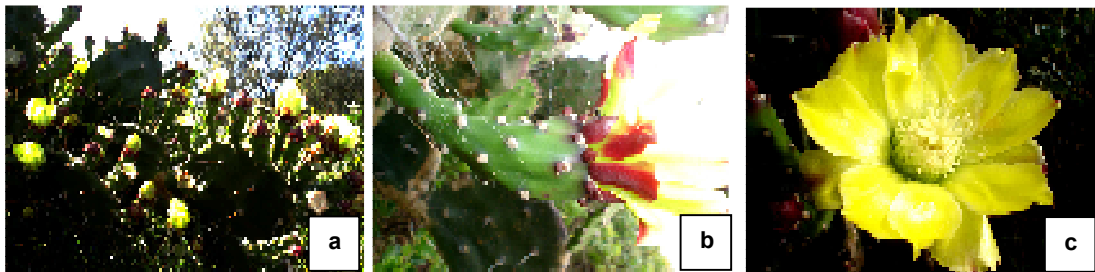


Figura 3. Morfologia floral de *Opuntia monacantha*. Botões florais subapicais concentrados nas extremidades de cladódios terminais (a); vista lateral da flor, observar detalhes do pericarpelo e corola (b); vista panorâmica da flor em ântese (c). Fotos: Maurício Lenzi.

A espécie é homogâmica, possui flores monóclinas, radiais e rasas, com sépalas em tom violáceo e pétalas em tom amarelo vibrante (Fig. 3 b, c). Os filetes são brancos e numerosos (Tab. 1), e portam uma antera amarela sagitada. Os estames formam um arranjo circular ao redor do estilete e são tigmotrópicos, retraíndo-se ao menor toque. O movimento dos estames ocorre na direção do estilete, não importando o local de contato. Por isso, quando se movem em direção ao centro, as anteras dos estames de fora permanecem acima dos estames mais curtos.

Tabela 1: Morfologia e biologia floral de *Opuntia monacantha*, número de amostras (N), média (x), desvio padrão (sd), características e estruturas avaliadas, na Ilha de Santa Catarina, SC., Brasil.

| Características florais | N | x ± sd | Observações |
|--------------------------------|----------|------------------|--|
| Diâmetro da corola em antese | 30 | 7,40 ± 1,34 (mm) | Próximo às 11:00h |
| Altura da corola em antese | 30 | 4,06 ± 0,66 (mm) | Próximo às 11:00h |
| Estames por flor | 7 | 446 ± 43 | Branco-esverdeados com arranjo circular ao redor do estilete |
| Grãos de pólen por antera | 28 | 360 ± 152 | Antera amarela sagitada e basi-dorfixa |
| Grãos de pólen por flor | 7 | 160.750 ± 68 | Amarelo, periporado, reticulado e com 10 poros |
| Óvulos por ovário | 45 | 62 ± 23 | Unilocular e com números óvulos |
| Razão pólen/óvulo | 52 | - | 3.568:1 - razão para uma flor |

Os estames mais próximos do estilete são curtos e abundantes, enquanto os mais longos, e em menor número, estão localizados próximos às sépalas. Os numerosos grãos de pólen (Tab. 1) são amarelos, esféricos, periporados, reticulados e possuem 10 poros germinativos (Fig. 4 a). O estilete é simples, oco e branco. O estigma lobado aparece no centro da flor um pouco mais alto do que estames e anteras. O ovário é unilocular, ínfero e fundido em tecido de caule do receptáculo. Os óvulos são numerosos, em média 62 ± 23 por ovário (n= 45) e

possuem forma discóide (Fig. 4 b). A razão pólen/óvulo foi de 3.568:1 para uma flor, enquadrando *O. monacantha* como uma espécie xenogâmica facultativa, conforme a classificação de Cruden (1977) (Tab. 1).

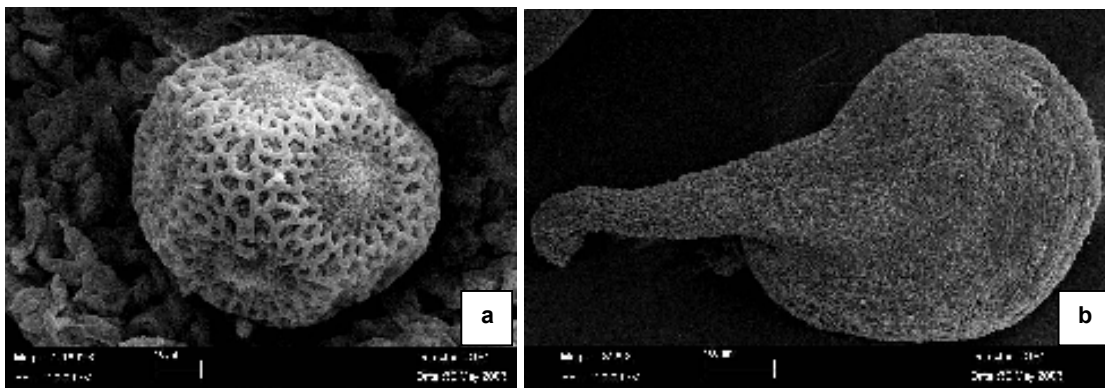


Figura 4. Microscopia eletrônica de varredura de estruturas reprodutivas de *Opuntia monacantha*. Observar no grão de pólen os quatro poros germinativos visíveis (a). Rudimento seminal, observar a sua forma discóide (b).

Fonte: Imagens obtidas pelo NAP/MEPA (Núcleo de Apoio à Pesquisa em Microscopia Eletrônica Aplicada à Agricultura da ESALQ/USP).

As flores possuem fragrância suave e o recurso trófico floral oferecido aos visitantes foi o pólen. Não foi constatada a produção de néctar nas flores de *O. monacantha* nas áreas estudadas.

A ântese das flores é diurna e sua duração é de apenas um dia. A longevidade média das flores é de aproximadamente dez horas, podendo variar conforme a exposição a luz solar. As flores iniciam sua abertura por volta das 6:30h e começam o processo de fechamento próximo das 15:00h, fechando-se totalmente entre por volta das 17:00h. O estigma permanece receptivo desde o início da abertura das flores até seu fechamento. A deiscência das anteras inicia-se junto a ântese, sendo total as 10:00h. No dia seguinte à ântese, as pétalas encontram-se fechadas e úmidas e entre o terceiro e quarto dia após a ântese o conjunto floral seca e cai via um tecido de abscisão no receptáculo.

Os frutos permanecem verdes com o tamanho do pedicelo até os 45 dias após a ântese e a partir dos 90 dias ocorre o abortamento daqueles frutos sem sementes e o início do processo de amadurecimento daqueles com sementes. Entre os 90 a 160 dias, os frutos (n= 88) adquirem maior tamanho e uma

coloração violácea. Ao término de sua maturação, por volta dos 200 dias após a ântese, apresentam uma coloração violácea intensa, comprimento médio de $9,84 \pm 1,62$ cm, diâmetro médio de $4,78 \pm 0,44$ cm e peso médio de $71,85 \pm 18,52$ g. O peso das sementes ($n= 150$) com a polpa foi de $8,81 \pm 3$ g e sem as sementes de 8g.

O valor relativo calculado para o índice de autocompatibilidade (ISI) foi de 0,2 (moderado) e aquele para a eficácia reprodutiva (IER) foi de 0,80 (alto), corroborando os resultados dos experimentos dos testes de polinização apresentados na Tabela 2. A razão média entre o número de flores ($n= 120$) e frutos ($n= 66$) formados a partir da polinização natural foi de 7,8 frutos por cladódio terminal. O número médio de flores por cladódio terminal foi de $8,25 \pm 2,4$ (Tab. 1).

O. monacantha é moderadamente autocompatível e seu sistema de polinização preferencial é a xenogamia. As maiores taxas de formação de frutos (Tab. 2) e sementes (Tab. 3) foram obtidas por meio dos experimentos de polinização livre (polinização natural) e polinização manual (cruzada manual) com pólen exógeno.

Tabela 2: Número de frutos formados em três períodos de desenvolvimento, oriundos dos diferentes testes de polinização, nas flores ($n= 120$ flores p/teste) de 10 plantas de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC. *Letras minúsculas diferentes na linha indicam diferença estatisticamente significativa para os testes de polinização nos diferentes períodos de avaliação. Letras maiúsculas diferentes na coluna indicam diferença estatisticamente significativa entre os testes de polinização para cada período de avaliação. Análises realizadas com base no teste de Kruskal-Wallis ($\alpha=5\%$ de probabilidade).

| Teste | Período (dias) | | |
|------------------------------|----------------|--------|-------|
| | 30 | 120 | 240 |
| Polinização livre (controle) | 117 Aa* | 108 Ab | 66 Ac |
| Autopolinização espontânea | 103 Aa | 77 Bb | 5 Cc |
| Autopolinização manual | 106 Aa | 61 Bb | 28 Bc |
| Polinização cruzada manual | 119 Aa | 102 Ab | 49 Ac |
| Apomixia | 112 Aa | 20 Cb | - |

As sementes de *O. monacantha* mantêm durante todo o seu desenvolvimento a forma discóide do óvulo (Fig. 3 b). O crescimento da semente e seu amadurecimento ocorrem 30–60 dias depois da ântese. Quando totalmente formadas possuem um comprimento médio de $3,80 \pm 0,62\text{mm}$ ($n=150$) e peso médio de $0,81 \pm 0,25\text{g}$. As sementes possuem um funículo branco e grosso que as rodeia, um perisperma bem desenvolvido e um embrião curvado em seu interior.

Em frutos oriundos de polinização natural ($n= 88$), a formação de um número médio ($96,5 \pm 24$) de sementes (Tab. 3), foi superior (62 ± 23) ao de óvulos presentes nos ovários ($n= 45$) (Tab. 1); refletindo-se em uma alta taxa (156%) de formação de sementes, comparado ao teste de polinização cruzada manual (74%), autopolinização manual (26%) e autopolinização espontânea (6,5%) (Tab. 3).

Tabela 3: Número de frutos utilizados (N), média (X), desvio padrão (SD) e porcentagem (%) do número de sementes, oriundos de diferentes testes de polinização em 10 plantas de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC.

| Testes polinização | N | X \pm SD | % |
|----------------------------|----|---------------|-----|
| Polinização livre | 88 | 96,5 \pm 24 | 156 |
| Autopolinização espontânea | 4 | 4 \pm 1,7 | 6,5 |
| Autopolinização manual | 30 | 16 \pm 12,2 | 26 |
| Polinização cruzada manual | 88 | 46 \pm 33 | 74 |

As sementes, tratadas em laboratório, apresentaram boa viabilidade de germinação (Fig. 5). Taxa de germinação de 76% para o teste de polinização livre e de 31% para o teste de polinização cruzada manual. O período para a germinação total das sementes foi longo, em torno de 11 meses. O maior número de sementes (30%) germinou aos cinco meses após o início dos experimentos (Fig. 5).

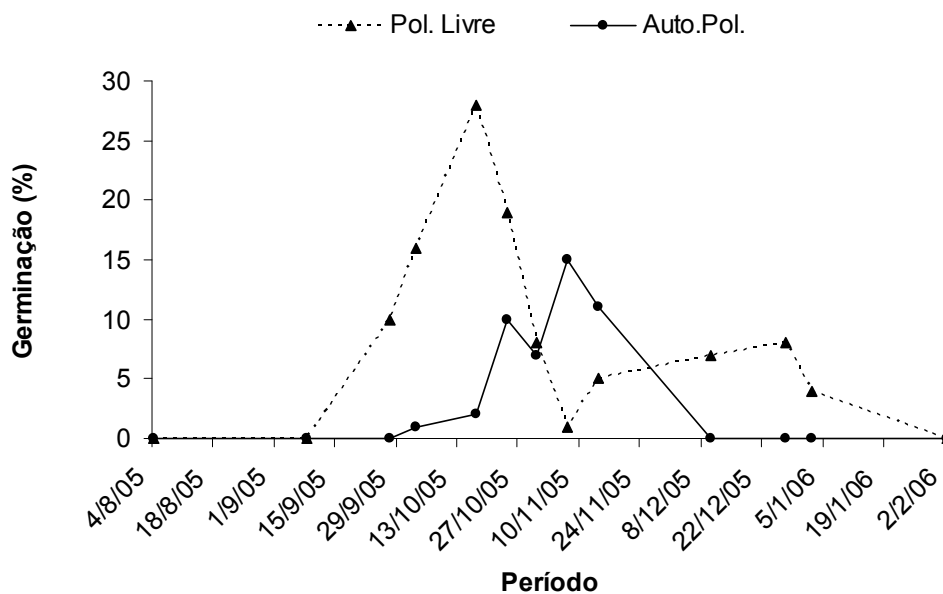


Figura 5. Porcentagem (%) de germinação das sementes (n = 150) de frutos de *O. monacantha*, dos testes de polinização livre e autopolinização, em diferentes períodos de avaliação.

Em campo, a germinação das sementes oriundas de frutos de polinização livre, foi quase nula, sendo observada a emergência de apenas cinco plântulas, em uma única parcela sobre costão rochoso. Após 18 meses de acompanhamento restaram duas plântulas, as quais após 24 meses não foram encontradas, bem como nenhuma nova plântula.

Reprodução assexual (Multiplicação clonal) - Considerando-se os resultados demonstrados na tabela 1, os 2,95% das gemas avaliadas diferenciaram-se em brotos (cladódios jovens) e as demais se diferenciaram em botões florais (13,68%) ou se mantiveram dormentes (83,37%) (Fig. 6 a).

Os cladódios terminais (n= 100) apresentaram altas taxas de enraizamento (95%) e brotação (98%) (Fig. 6 b). Os cladódios subterminais (n= 30) apresentaram, comparativamente, taxas razoáveis de enraizamento (45,5%) e brotação (48,5%), mas, também, uma considerável taxa de mortalidade (28,5%). Os frutos (n= 100) apresentaram uma alta taxa (100%) de enraizamento e brotação (96,8%) (Fig. 6 c), A maior ocorrência de frutos e cladódios jovens foi

observada nas extremidades dos cladódios terminais, indicando que estas aréolas são mais ativas do que as do centro dos cladódios (Fig. 6 a).

Os cladódios subterminais e cladódios terminais, quando desprendidos ou não da planta mãe, tocam o chão e originam raízes, brotos e botões florais, por meio das aréolas. Não raro, observaram-se agrupamentos de inúmeras plantas jovens unidas a restos de frutos e cladódios próximos às supostas plantas mãe (Fig. 6 d).

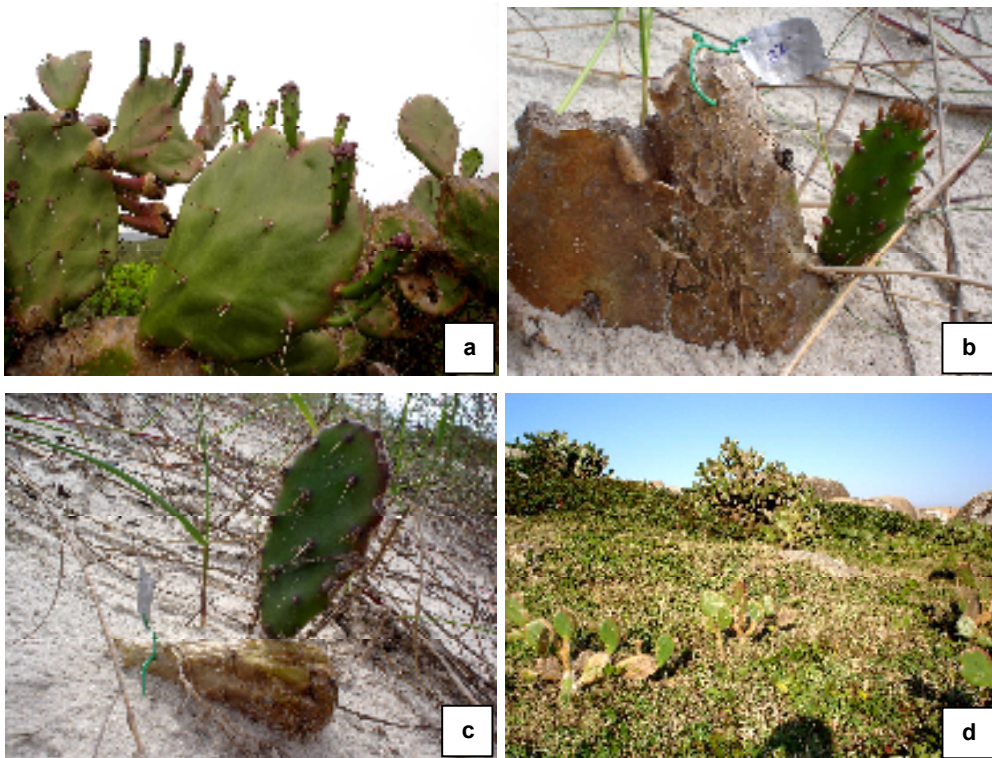


Figura 6. Reprodução e multiplicação de *Opuntia monacantha*: botões florais e brotos em cladódios terminais (a); brotação em fragmento de um cladódio terminal (b); brotação em fruto (c); agrupamentos de *Opuntia monacantha* (d), em Florianópolis, SC.

Fotos: Maurício Lenzi.

Discussão

O padrão fenológico de *O. monacantha* apresenta épocas definidas de brotação vegetativa, fase reprodutiva sexual e dispersão dos frutos, estando

possivelmente associadas às adequações climáticas, como temperatura, pluviosidade e luminosidade. Desta forma, pode ocorrer a sobreposição das fases vegetativas e reprodutivas, havendo a formação de brotos vegetativos, concomitante à presença de botões florais, frutos verdes e maduros. A pequena variação observada na floração, entre os três períodos reprodutivos, está de acordo para a maioria de espécimes de cactáceas (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

Nas opúntias, em regiões subtropicais, o início da diferenciação das aréolas em botões florais ocorre principalmente no ciclo da primavera, depois do frio do inverno, o que coincide com um aumento das temperaturas e da duração do dia em setembro/outubro (Nerd & Mizrahi, 1997). Nerd & Mizrahi (2001) mencionam que, para *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. o período de aparecimento das flores se estende por várias semanas, e que as plantas podem apresentar, simultaneamente, início de diferenciação das aréolas, flores e frutos jovens. Para Wessels & Swart (1990) e Nerd & Mizrahi (2001), um padrão fenológico tão assíncrono pode apresentar vantagens ecológicas para as cactáceas, já que muitas destas plantas reagem favoravelmente à incidência de geadas, no fim da temporada de frio em áreas nativas. Na literatura existe apenas um relato fenológico (Scheinvar, 1985) para *O. monacantha*, o qual corrobora os dados levantados neste trabalho. Segundo este autor, a planta floresce durante os meses da primavera entre outubro e dezembro, quando também surgem os frutos, os quais, perduram por longos períodos nos cladódios, indicando sobreposição de fenofases e, possivelmente, a dispersão tardia dos frutos. Geralmente, o amadurecimento dos frutos das opúntias é assincrônico, ocorrendo ao longo de todo o ano entre quatro a 428 dias depois da ântese. Os primeiros frutos que caem são, de fato, flores abortivas (Grant & Grant, 1981).

O padrão de floração de *O. monacantha* é do tipo disponibilidade regular ou “steady state”, estando associado às abelhas e ao tipo de forrageamento de fixação “trapliners”, conforme a classificação *sensu* Gentry (1974). Para Siqueira Filho & Machado (2001), a estratégia de floração do tipo disponibilidade regular,

com a produção de poucas flores por dia, durante um longo período, pode favorecer cruzamentos aleatórios entre indivíduos de diferentes grupos.

As flores de *O. monacantha* apresentam algumas características particulares, como flores diurnas, pétalas de coloração amarelo vibrante, corola vistosa e grande quantidade de estames e anteras com grãos de pólen reticulados e de grande tamanho. Para Faegri & van der Pijl (1979) e Grant & Hurd (1979), estas características estão associadas aos insetos, especialmente às abelhas.

O movimento dos estames das flores de *O. monacantha* ocorre na direção do estilete, não importando o local de contato. Por isso, quando se movem em direção ao centro, as anteras dos estames de fora permanecem acima dos estames mais curtos. No caso das opúntias, existe uma especificidade entre as flores e as abelhas visitantes, pois ambas possuem adaptações morfológicas, funcionais e comportamentais selecionadas evolutivamente à polinização das flores, como por exemplo, o movimento tigmotrópico dos estames (Schlindwein & Wittmann, 1997).

O sistema reprodutivo preferencial constatado para *O. monacantha* é o alogâmico, apesar de detectada uma moderada autocompatibilidade polínica. Esta afirmação é corroborada pelos resultados obtidos nos experimentos dos testes de polinização, no valor relativo encontrado para o índice de autocompatibilidade (ISI) e àquele para a eficácia reprodutiva (IER), bem como para a razão pólen/óvulo. Estudos da biologia reprodutiva de outras opúntias têm indicado a xenogamia como o mecanismo preferencial de polinização (Osborn *et al.*, 1988; McFarland *et al.*, 1989; Nerd & Mizrahi, 2001), embora alguns indiquem à presença concomitante da autocompatibilidade moderada (Pimienta-Barrios, 1994; Nerd & Mizrahi, 1997; Schlindwein & Wittmann, 1997) e da pseudocleistogamia (Pimienta-Barrios, 1994; Nerd & Mizrahi, 1997).

Em revisão para o gênero *Opuntia*, Reyes-Agüero *et al.* (2006) avaliam a existência de sistemas mistos de cruzamento, nos quais os níveis de autogamia e xenogamia mudam ao longo da estação de floração ou de um local para outro. Logo, em um local a autopolinização pode ocorrer em 61,1% de uma população,

como em *Opuntia anacantha* var. *retrorsa* (Speg.) R.Kiesling (do Chaco Argentino) enquanto que em 67% das plantas de outro local tiveram polinização cruzada. As espécies *Opuntia brunneogemmia* e *O. viridirubra*, são moderadamente auto-compatíveis no sul do Brasil (52% das sementes férteis) enquanto que a maior taxa de fecundação (84–100%) foi conseguida por meio de polinização cruzada. Em contraste, *Opuntia lindheimeri* Engelm., no estado do Texas (EUA), é essencialmente xenogâmica no começo da ântese, quando o estigma está localizado acima das anteras; embora no final desse período as anteras das flores desta espécie estão tão altas quanto o estigma. Neste caso, frutos normais foram produzidos durante autopolinização artificial, enquanto que flores ensacadas, não polinizadas artificialmente, não produziram frutos. Concluiu-se que essa espécie é autocompatível, mas não autogâmica. No sul do Colorado (EUA), *Opuntia polyacantha* Haw. é essencialmente xenogâmica e *Opuntia phaeacantha* Engelm. é autogâmica e xenogâmica.

O. monacantha apresenta um maior investimento na reprodução sexual, conforme constatado pelos resultados da razão entre número de aréolas, flores e frutos, e também por meio de altas taxas de frutificação e de formação de sementes. Por outro lado, os frutos são envoltos em tecido de caule, conferindo-lhes a capacidade de enraizamento e brotação, o que também os torna propágulos clonais. Porém, a queda de cladódios e frutos próximos às plantas mãe favorece a formação de agrupamentos, podendo, também, exercer um papel importante na polinização pelo aumento de flores disponíveis. Para Coelho & Barbosa (2004) e Siqueira-Filho & Machado (2001), a formação de agrupamentos pode favorecer o aumento do atrativo visual e concentração de recursos para os agentes polinizadores, pois a agregação de flores garante uma maior oferta de recursos tróficos.

Os resultados acerca da taxa de frutificação efetiva, em especial do tratamento de polinização natural, demonstram haver uma excelente formação de sementes, havendo um maior número de sementes do que originalmente de óvulos. Entretanto, por meio das observações destas sementes, percebeu-se que

algumas não apresentam boa formação, indicando que podem ser apomíticas e/ou abortadas, já que o experimento de apomixia resultou em aborto dos frutos ainda jovens e com sementes mal formadas. A apomixia vem sendo relatada apenas para algumas opúntias, tais como: *Opuntia aurantiaca* Lindl., *Opuntia dillenii* Haw., *Opuntia leucantha* Link. & Otto e *Opuntia tortispina* Engelm. & J.M. Bigelow. Sementes apomíticas, quase sempre, têm origem nucelar (agamospermia esporofítica) e não apresentam anormalidades, porém, podem ocorrer, na maioria das vezes, paralelamente à reprodução sexuada (Mondragón-Jacobo & Pimienta-Barrios, 2001). Entretanto, Osborn *et al.* (1988) salientam que as sementes de opúntias oriundas da xenogamia possuem maior viabilidade quando comparadas aos outros modos de polinização. Talvez, por isso, tenha sido constatado, para *O. monacantha*, um maior número de sementes formadas e germinadas, oriundas dos frutos dos testes de polinização natural e polinização cruzada manual.

A partenocarpia não foi constatada em *O. monacantha*, neste estudo. Tal sistema reprodutivo não é comum no gênero *Opuntia* (Nerd & Mizrahi, 2001). Embora não se conheçam populações naturais e comerciais partenocárpicas, existem algumas plantas individuais no campo, cujos frutos contêm sementes abortadas (Weiss *et al.*, 1993). Ainda não se determinou porque as sementes abortam, mas o tamanho do fruto e de seu desenvolvimento depende da quantidade de sementes fecundadas e abortadas (Pimienta, 1994; Barbera *et al.*, 1994; Nerd & Mizrahi, 1997; Sudzuki-Hills, 2001).

O. monacantha possui sementes muito pequenas, numerosas e duras. Para Potter *et al.* (1984), Reinhardt *et al.* (1999) e Reyes-Agüero *et al.* (2006), estas são características comuns das sementes de opúntias, estando associadas à dormência por longos períodos (até mais de 15 anos de longevidade), à impermeabilidade do tegumento e o endurecimento funicular. As sementes de *O. monacantha* apresentaram boa germinação após a imersão em ácido sulfúrico. Diversificados métodos laboratoriais têm obtido êxito quando utilizados na quebra da dormência de sementes recém coletadas (Reyes-Agüero *et al.*, 2006), embora, as sementes de *Opuntia* spp. com pelo menos um ano após a coleta não precisam

de tratamento especial para germinar (Mandujano *et al.*, 1996). Para Montiel & Montaña (2003), a dormência das sementes de *Opuntia rastrera* F. C. AWeber., também está relacionada à formação de grandes bancos de sementes de longa duração, os quais, segundo estes autores, garantiriam, a longo prazo, maiores chances de sobrevivência, regeneração e variabilidade genética das populações. Reinhardt *et. al* (1999) associam o padrão invasor de algumas opúntias à dormência natural de suas sementes. Por outro lado, Montiel & Montaña (2003) e Vilá & Gimeno (2003) sugerem para *Opuntia* spp., uma relação compensatória entre a formação a longo prazo de grande bancos de sementes e sua baixa viabilidade de germinação e forte pressão predatória (pássaros, roedores e formigas), embora, Mandujano *et al.* (1997) relatem a importância da endozoocoria no sucesso germinativo das sementes de *Opuntia rastrera*. No entanto, existe uma taxa de fixação de juvenis (mudas) muito baixa em comunidades onde está presente, aproximadamente um juvenil para cada três milhões de sementes produzidas (Mandujano *et al.* 1997). Dentro desta perspectiva, esta informação explica, em parte, o baixo sucesso de germinação e fixação de juvenis de *O. monacantha*.

Em revisão sobre a germinação de sementes de opúntias, Reyes-Agüero *et al.* (2006), discutem que as melhores taxas germinativas são obtidas quando as sementes são tratadas em câmara de crescimento (BOD). *Opuntia ficus-indica* atinge taxas de até 90% de germinação com uma temperatura dia/noite de 30/20 °C e somente 55% quando as sementes são mantidas em temperatura ambiente, e 43% se as sementes forem colocadas em ambiente não externo (ambos os casos com uma temperatura média mensal de 30 °C). Para *Opuntia streptacantha* Lemaire e *Opuntia robusta* H. Wendland ex Pfeiffer, as taxas de germinação de sementes foram de 71% e 42% respectivamente, quando elas foram colocadas em câmaras de crescimento (BOD) a uma temperatura constante de $35 \geq 30$ °C, em *O. stricta* a melhor temperatura dia/noite para a germinação foi de 30/20 °C.

Plântulas de *O. monacantha* não foram encontradas nas áreas estudadas no período deste estudo. Portanto, infere-se que fatores abióticos, como por

exemplo, o clima e o tipo de solo, possam estar envolvidos no processo de germinação das sementes e posteriormente no estabelecimento dos juvenis. No ciclo vital de *Opuntia* spp., a planta juvenil é o estágio mais vulnerável e o seu estabelecimento é largamente limitado às áreas de dossel de “plantas berçário” perenes. Portanto, as plantas juvenis mais prováveis de desaparecer são aquelas que se desenvolvem em espaços abertos, sem a proteção de plantas maiores de opúntias ou outros arbustos (Mandujano *et al.*, 1998b). Várias características da reprodução sexual, como número de brotos florais, o sucesso em produzir frutos, o número e o tamanho de sementes e provavelmente a sobrevivência de plantas jovens são afetados pelo clima, especialmente a quantidade de chuvas (Reyes Agüero *et al.*, 2006). Neste trabalho, as únicas plântulas de *O. monacantha* observadas em campo foram aquelas obtidas por meio da germinação de sementes da espécie plantadas em solo presente em costões rochosos. Vargas & Gonzalez (1992) plantaram exemplares juvenis de 4-5 semanas em diferentes micro-habitats e descobriram que a mortalidade mais alta (77–86%) ocorreu em solo estéril que não tinha a cobertura de indivíduos de opúntias mais velhos, enquanto que a maior taxa de sobrevivência (57–70%) ocorreu em frestas de rochas ou na base de tufo de grama.

A ocorrência da reprodução sexual com a assexual é considerada vantajosa quando comparada à existência de apenas um modo de multiplicação, pois ambas as formas de reprodução são importantes sob condições adversas e competitivas (Cruden, 1977; Faegri & van der Pijl, 1979). A alta frequência dos diferentes modos de multiplicação no gênero *Opuntia* pode manter combinações genéticas particulares, perpetuar híbridos, desenvolver populações densas e prontamente colonizar novos locais (Rebman & Pinkava, 2001). Para Abrahamson (1980), existe um balanço entre a reprodução sexuada e assexuada, influenciando diretamente na demografia das populações de plantas. Nesse sentido, a multiplicação clonal seria um complemento à reprodução sexuada e uma forma de crescimento e de persistência das populações locais (Mandujano *et al.*, 1998b; Molina-Freaner & Tapia, 2005). Estudos com espécies clonais relatam uma baixa

participação da reprodução sexuada na formação das populações. Em cactáceas, este fato contribui na formação de populações com menos diversidade genética do que em espécies com reprodução exclusivamente sexuada (Persson & Gustavsson, 2001; Nassar *et al.*, 2002; Cavallari, 2004; Molina-Freaner & Tapia, 2005).

O. monacantha ocorre em ambiente com condições adversas, tais como, solo arenoso e/ou rochoso, altas salinidade e incidência luminosa. Segundo Rogalski (2007), para *Dychia breviflora* Baker, uma bromélia reófito, a multiplicação vegetativa pode ser interessante para plantas clonais que ocorrem em ambientes adversos, tanto para a formação, devido ao efeito fundador (aumento rápido do tamanho das populações), como para a manutenção das populações. Por outro lado, em cactáceas, apesar da multiplicação clonal ser um modo eficiente de ocupação de novas áreas principalmente naquelas alteradas, sua sobreposição à reprodução sexuada pode trazer conseqüências a longo prazo às populações de cactos, como aumento de homozigotos e endogamia (Mandujano *et al.*, 1998b). Molina-Freaner & Tapia (2005) constataram grande perda da variabilidade genética em populações dos cactos *Stenocereus gummosus* Engelm. e *Stenocereus eruca* Brandegeee, relacionando essa perda ao desequilíbrio na relação dos dois modos de reprodução (assexuado e sexuada) das espécies. Porém, estes autores esclareceram que a combinação da reprodução sexuada com o recrutamento clonal, a longo prazo, pode favorecer os mecanismos de regeneração das populações, principalmente quando o incremento no banco de sementes é substancial para originar novas combinações genotípicas. *O. monacantha* apresentou sobreposição de fenofases vegetativas e reprodutivas ao longo dos três anos de estudo, demonstrando que a espécie se utiliza de um padrão constante de reprodução e perpetuação.

A morfologia e biologia floral de *O. monacantha* estão associadas, em específico, à síndrome de polinização realizada por abelhas, indicando que as flores são dependentes das abelhas para a sua fertilização. O sistema preferencial de reprodução sexuada é a xenogamia, com a formação de um elevado número

de frutos e sementes, porém ainda pode ocorrer a autogamia, com uma menor formação de frutos e sementes. A baixa germinação das sementes no campo está relacionada a fatores adaptativos à dormência e formação de bancos de sementes de longa duração.

A multiplicação clonal em *O. monacantha* é altamente freqüente e ocorre pela queda dos cladódios e frutos próximos às plantas mães; a combinação da reprodução sexual com a reprodução clonal é vantajosa para *O. monacantha* a curto e longo prazo e está garantindo a sobrevivência e permanência das populações da espécie nas áreas estudadas.

Capítulo IV

**Visitantes florais de *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw.
(Cactaceae) nas restingas da Ilha de Santa Catarina, SC, Brasil.**



Fêmeas de *Cephalocolletes isabellae* Urban, 1995 (Colletidae) coletando pólen em flores de *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae).
Foto: Maurício Lenzi

Introdução

As cactáceas apresentam uma variada gama de síndromes florais relacionadas a diferentes grupos de animais visitantes florais, como morcegos (Casas *et al.*, 1999; Nassar *et al.*, 2002; Ibarra-Cerdeña, 2005), pássaros (Osborn *et al.*, 1988 ; Casas *et al.*, 1999; Colaço *et al.*, 2006) e insetos das ordens Coleoptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera (Osborn *et al.* 1988; McFarland *et al.*, 1989; Schlindwein & Wittmann, 1997; Negrón-Ortiz, 1998; Casas *et al.*, 1999; Colaço *et al.*, 2006).

O gênero *Opuntia* possui flores com adaptações evolutivas, geralmente, associadas aos seus polinizadores, o que as inclui na categoria de flores melitófilas, ou com síndrome de flores polinizadas por abelhas (Faegri & van der Pijl, 1979). Compreendem, principalmente, plantas com um longo período de floração, flores grandes com forma de Ciátio, tépalas numerosas, cores atrativas, fragrância leve e suave, numerosas anteras com pólen, estilete saindo do centro dos estames, estigmas pegajosos e verdes, lobos de estigmas que facilitam o pouso de insetos e ocasionalmente nectários (Grant *et al.*, 1979 ; Osborn *et al.*, 1988; Nerd & Mizrahi, 1995; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Paralelamente, as espécies de abelhas, principalmente as polinizadoras efetivas, evoluíram para uma morfologia e/ou comportamento especializado na coleta de recursos florais de difícil acesso ou na exploração de recursos florais específicos. Estas abelhas altamente especializadas, dependentes de uma espécie de planta são denominadas oligoléticas (Schlindwein, 1985; Schlindwein & Wittmann, 1997; Osborn *et al.*, 1988; McFarland *et al.*, 1989) e suas guildas, são quase que exclusivamente formadas por espécies solitárias (Schlindwein, 2004).

Opuntia monacantha (Willd.) Haw. é uma Cactaceae litorânea com ocorrência limitada à vegetação de restinga próxima a faixa de praia. É espécie comum na Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. O objetivo principal deste estudo foi o de levantar a diversidade de visitantes florais e o de determinar os potenciais polinizadores e suas interações com as flores de *O. monacantha*.

Material e métodos

Os dados foram obtidos em duas áreas de restinga, distando aproximadamente 32 km entre si: a primeira área esta localizada na praia da Galheta, inserida no Parque Municipal da Galheta, na costa Leste da ilha ($27^{\circ}35'83.1''\text{S}$ e $48^{\circ}25'70.6''\text{W}$) e possui, predominantemente, vegetação de restinga herbácea e arbustiva, situada sobre dunas e costões rochosos; a segunda área está localizada na praia da Armação e está inserida no Parque Municipal da Lagoa do Peri, costa Sul da ilha ($27^{\circ}44'36''\text{S}$ e $48^{\circ}30'65''\text{W}$), apresentando vegetação herbácea e arbustiva, situada sobre dunas fixas.

O registro da presença dos insetos visitantes florais foi realizado desde o momento da ântese das flores até sua senescência por meio de acompanhamento visual, registro fotográfico e anotações de campo.

Para análise da frequência e abundância dos principais visitantes florais, foram realizadas contagens visuais dos visitantes florais (Schlindwein & Wittmann, 1997) sobre 15 flores ao dia. Utilizaram-se três flores distribuídas em cada uma das cinco plantas utilizadas. Estas plantas encontravam-se próximas umas das outras a fim de facilitar, ao mesmo tempo, a visualização dos visitantes florais. As contagens foram feitas das 7:00h às 17:00h do dia. Para cada hora de observação houve um intervalo de tempo de 60 minutos. Os besouros foram contados diretamente nas flores em ântese ($n=60$), ao longo de dois dias, alternados entre as duas áreas estudadas. Para as contagens dos insetos visitantes florais se utilizou um contador manual.

O tempo de permanência dos insetos visitantes florais foi registrado nas flores ($n=30$), ao longo de todo um dia, utilizando-se um cronômetro.

A presença e o comportamento dos visitantes extraflorais e da sua busca pelo néctar extrafloral foram determinados por meio de observações em campo.

Amostras dos insetos visitantes florais foram capturadas com auxílio de pinças e redes entomológicas. Os espécimes capturados foram acondicionados em frascos apropriados, contendo cianeto de potássio. Para cada um destes

frascos correspondiam dados relativos à data, hora e local de coleta. Posteriormente, foram alfinetados e conservados em gavetas entomológicas. Exemplares foram enviados a especialistas para a determinação do grupo sistemático, ou foram identificadas junto ao acervo da coleção entomológica do Laboratório de Entomologia Agrícola do Centro de Ciências Agrárias, UFSC, onde permanecem para referência e consultas.

A contagem dos visitantes florais foi avaliada durante 35h de visualizações diretas. As observações do comportamento dos visitantes florais foram realizadas por aproximadamente 60h. As contagens, observações e coletas ocorreram em dias ensolarados, alternados entre as duas áreas estudadas.

Considerou-se visitante floral aquele inseto que pousasse nas flores, independente de tocar ou não nos órgãos reprodutivos (anteras e estigma) das flores. Os potenciais polinizadores foram determinados mediante sua abundância, frequência e comportamento nas flores. Foi anotado o número de vezes que os insetos visitantes tocaram os estigmas das flores (Schlindwein & Wittmann, 1997)

A carga de pólen das abelhas potenciais polinizadoras foi observada diretamente sobre seus corpos (n= 30), determinando-se assim, quais os locais e estruturas onde as mesmas transportavam este recurso floral. A coleta destas abelhas foi realizada individualmente em frascos apropriados. Para determinar se os grãos de pólen aderidos aos seus corpos pertenciam à espécie *O. monacantha*, amostras dos mesmos foram coletadas e comparadas em sua morfologia externa, com os grãos de pólen coletados diretamente de anteras de botões florais ainda fechados. Para as comparações dos grãos de pólen utilizou-se um estereomicroscópio (aumento de 4 e 16X). A metodologia utilizada para a amostragem dos grãos de pólen foi modificada de Schlindwein & Wittmann (1997), onde: a escopa das abelhas foi lavada em ethanol 70%, sendo que após uma leve mixagem duas gotas da substância foram gentilmente distribuídas sob lâmina com ácido láctico a 85% e levadas ao estereomicroscópio (aumento de 4 e 16X) e quando necessário ao microscópio de luz (aumento de 100X).

Imediatamente após a senescência das flores (fechamento das pétalas) (n= 15), foi verificada a presença de insetos no seu interior e, se constatada, cada espécie teve o número de exemplares contado. A captura de exemplares para identificação seguiu a metodologia anteriormente descrita.

Resultados

As flores de *O. monacantha* são visitadas por três grupos de insetos: as abelhas (Hymenoptera: Apoidea), as formigas (Formicidae: Formicinae) e os besouros (Coleoptera). Na tabela 1, observar-se que as abelhas observadas pertencem a quatro famílias (Apidae, Colletidae, Halictidae e Megachillidae), as formigas a uma família (Formicidae) e os besouros a duas famílias (Scarabaeidae-Melolonthinae e Nitidulidae) (Tab. 1).

Tabela 1: Espécies de insetos visitantes florais de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC, separados por ordem e famílias.

| Ordem/Familia | Espécie | N |
|--------------------|--|-----|
| HYMENOPTERA | | |
| Apidae | <i>Bombus (Fervidobombus) morio</i> Swederus, 1787 | 08 |
| | <i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793 | 09 |
| | <i>Xylocopa (Neoxylocopa) brasilianorum</i> Linnaeus, 1767 | 07 |
| Colletidae | <i>Cephalocolletes isabelae</i> Urban, 1995 ♂ | 137 |
| | <i>Cephalocolletes isabelae</i> Urban, 1995 ♀ | 563 |
| Halictidae | <i>Augochlora</i> sp.1 | 02 |
| | <i>Augochlora</i> sp.2 | 02 |
| | <i>Augochlora</i> sp.3 | 01 |
| | <i>Augochloropsis cupreola</i> Cockerell, 1900 | 01 |
| | <i>Dialictus (Chloralictus)</i> sp.1 | 01 |
| | <i>Dialictus (Chloralictus)</i> sp.2 | 01 |

Continua...

Tab.1. Continuação.

| | | |
|-------------------|--|------------|
| Megachilidae | <i>Megachile (Pseudocentron) gomphrenoides</i> Vachal, 1909 | 05 |
| Formicidae | <i>Camponotus rufipes</i> Fabricius, 1775 <i>Camponotus</i> sp. | - - |
| TOTAL: | | 737 |
| COLEOPTERA | | |
| Nitidulidae | <i>Camptodes</i> sp. | 183 |
| Scarabaeidae- | <i>Cyclocephala</i> sp. | 02 |
| Melontonthinae | | |
| TOTAL: | | 185 |

Foi constante a presença de visitantes florais ao longo de toda a ântese das flores de *O. monacantha*. O início das visitas coincidiram com a abertura das flores, por volta das 7:00h, elevaram-se próximo das 11:00h e encerraram-se junto à sua senescência, em torno das 17:00h.

Dentre as abelhas observadas (Fig. 1), fêmeas de *Cephalocolletes isabellae* Urban, 1995 (Hymenoptera: Colletidae) (Fig. 2 a, b), foram os visitantes florais de *O. monacantha* mais numerosos (n= 563) (Tab. 1), abundantes (76%) (Fig. 1) e freqüentes (98,5%), ao longo de toda a ântese.

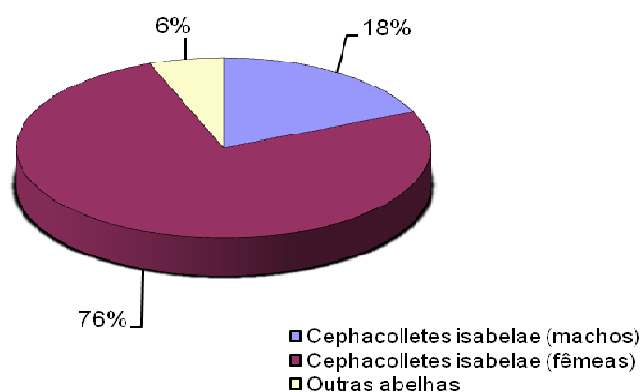


Figura 1. Porcentagem de visitas das abelhas sobre as flores de *Opuntia monacantha*, Florianópolis, SC.

As fêmeas de *C. isabelae* foram consideradas os principais polinizadores de *O. monacantha*; sua morfologia está perfeitamente adaptada à coleta dos grãos de pólen de *O. monacantha*, pois demonstraram grande eficiência na coleta de pólen (Fig. 2 a, b) e, embora a mesma não tenha sido quantificada, observou-se uma grande quantidade de pólen estocado nas suas escopas. As fêmeas de *C. isabelae* durante as visitas tocaram na maioria das vezes (68%) os estigmas, em especial quando pousavam nas flores sobre os mesmos. Durante o pouso, não trazia grandes quantidades de pólen endógeno estocado nas escopas, embora carregasse indiretamente uma boa quantidade distribuída por todo o corpo, depositando-os acidentalmente no estigma. O contato do corpo das fêmeas em especial quando coletavam pólen (Fig. 2 a, b), promoveu o movimento tigmotrópico dos estames (conforme descrito no Capítulo III); desta forma, grãos de pólen foram depositados sobre todo o corpo destas abelhas (Fig. 2 b). Estas abelhas apresentaram acentuado movimento intra e interfloral, sendo suas visitas consideradas longas, com duração média de 90 ± 93 s. em cada flor observada ($n= 30$).



Figura 2. Abelhas fêmeas de *Cephalocolletes isabelae* em visitas às flores de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC.: coleta de pólen (a); grãos de pólen depositados sobre o corpo de *C. isabelae* (b).

Fotos: Maurício Lenzi.

As observações acerca das cargas de grãos de pólen, carregadas nas escopas das fêmeas de *C. isabelae* demonstraram que 93,5% deste pólen pertenciam à espécie *O. monacantha*.

Os machos de *C. isabelae* apresentaram uma abundância inferior (18%) à das fêmeas da espécie, porém mostraram alta frequência (75%) de visitas ao longo de todo o dia em flores de *O. monacantha* (Fig. 3). Machos de *C. isabelae* foram considerados polinizadores potenciais.

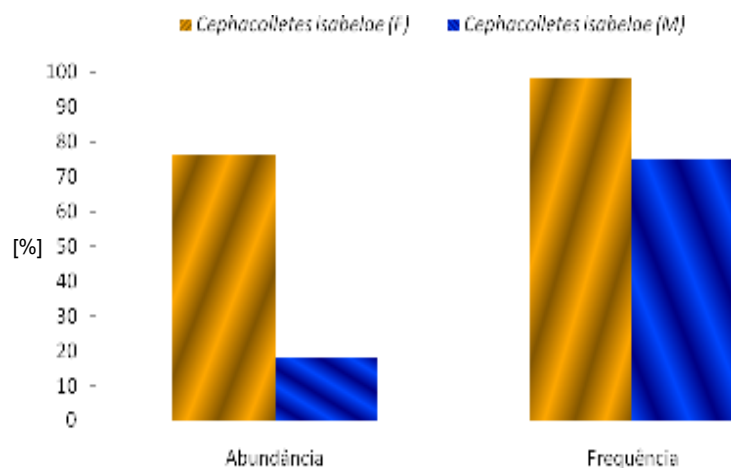


Figura 3. Abundância e frequência relativa [%] de visitas de fêmeas (F) e machos (M) de *Cephalocolletes isabelae* (Hymenoptera: Colletidae) às flores de *Opuntia monacantha* (Cactaceae), em Florianópolis, SC.

As visitas dos machos de *C. isabelae* não foram relacionadas à coleta de grãos de pólen. Estas abelhas, durante suas visitas, sempre se direcionavam diretamente ao interior da flor, junto à base do pistilo; pareciam buscar outro recurso do que pólen, possivelmente o néctar, embora este estivesse ausente. Devido ao movimento trigmotrópico dos estames, uma boa quantidade de pólen era depositada sobre seus corpos. Suas visitas às flores foram breves, em média $22,6 \pm 5,3$ seg. por flor. O movimento tigmotrópico dos estames parecia dificultar a passagem entre os estames e de sua permanência nas flores. Durante as visitas, principalmente no pouso, contataram (23%) os estigmas das flores.

As demais espécies de abelhas juntas apresentaram uma baixa abundância (6%) nas flores (Fig. 1). Embora tenham sido feitas as contagens visuais, a frequência por espécie não foi calculada. Essas abelhas, em alguns casos, ou

estavam ausentes em uma das áreas estudadas, ou foram avistadas em apenas um dia de estudo.

Xylocopa (Neoxylocopa) brasilianorum Linnaeus, 1767 (Fig. 4 a), foi considerada um polinizador potencial; tocando (100%) os estigmas das flores; observou-se que quando deixava as flores carregava grande quantidade de pólen sobre todo o corpo.

Bombus (Fervidobombus) morio Swederus, 1787, apresentou comportamento semelhante ao descrito para *X. (N.) brasilianorum*, e é considerada, também, uma polinizadora potencial.

As abelhas *Trigona spinipes* Fabricius, 1793 (Fig. 4 b) concentraram suas visitas às flores nas primeiras horas da manhã; durante o tempo que permaneciam nas flores tocaram poucas vezes os estigmas, apenas quando se preparavam para alçarem vôo. Portanto, são considerados visitantes florais indefinidos. Observou-se a coleta de estames, anteras e pétalas das flores de *O. monacantha* por parte destas abelhas.

A família Halictidae foi representada por espécies de *Augochlora*, *Augochloropsis cupreola* Cockerell, 1900 e *Dialictus (Chloralictus)* (Tab. 1); não foram vistas tocando os estigmas das flores, portanto, são considerados visitantes florais indefinidos.

A abelha *Megachile (Pseudocentron) gomphrenoides* Vachal, 1909 (Megachilidae) foi pouco avistada sobre as flores de *O. monacantha* e durante as visitas tocaram algumas vezes os estigmas; coletaram grande quantidade de pólen, estocando-o na escopa abdominal ventral; foram considerados polinizadores potenciais.

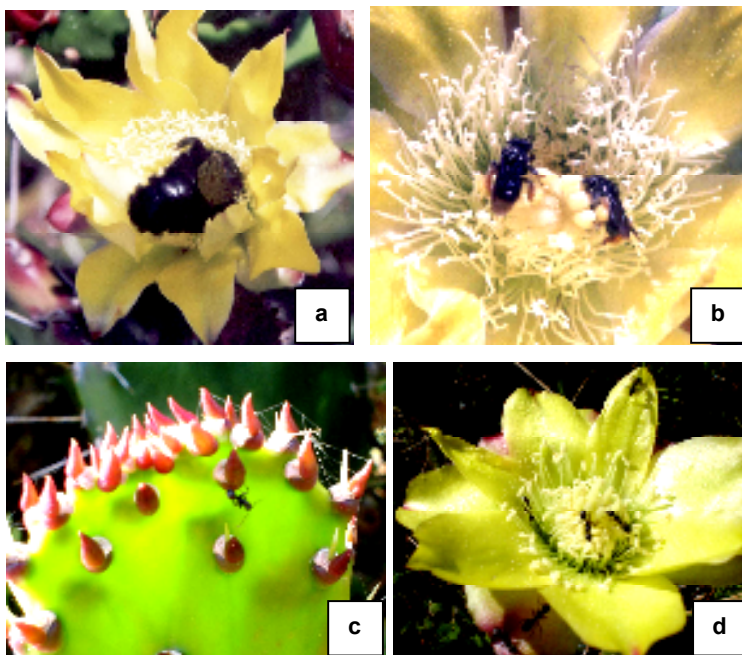


Figura 4. Visitantes florais e extraflorais de *O. monacantha*: abelha *Xilocopa* (*Neoxylocopa*) *brasilianorum* coletando pólen (a); abelhas *Trigona spinipes* caminhando sobre anteras e estigma (b); formigas *Camponotus* sp. coletando néctar extrafloral em um cladódio jovem (a) e caminhando sobre anteras e estigma (d).
Foto: Maurício Lenzi.

Foi constante a presença das formigas *Camponotus* sp. e *Camponotus rufipes* Fabricius, 1775 (Formicidae) sobre plantas de *O. monacantha*; todas as formigas pareciam buscar alguma substância extrafloral secretada na base das aréolas e dos gloquídeos nos cladódios jovens (Fig. 4 c), botões florais e frutos verdes; foram consideradas visitantes florais indefinidos, embora tenham caminhado sobre as estruturas reprodutivas (Fig. 4 d).

Os besouros da família Nitidulidae, *Camptodes* sp., foram abundantes (n=183) e freqüentes (92%) nas flores (n=60); foram considerados polinizadores potenciais. Sua participação na promoção da autopolinização deve ser considerada, pois apresentaram grande movimentação no interior das flores; que além da procura de pólen para consumo, utilizaram as flores como abrigo e local para cópula. Outros dois espécimes de besouros da família Scarabaeidae e subfamília Dynastinae, *Cyclocephala* sp., foram observados uma única vez

consumindo estames e copulando nas flores; foram considerados visitantes florais indefinidos.

Foi constatado que, ao final do dia, quando se inicia o processo de senescência das flores de *O. monacantha*, os machos das abelhas *C. isabellae* e os besouros *Camptodes* sp., procuram o interior das flores para se abrigarem, onde ambas as espécies permaneceram no interior das mesmas já fechadas até o dia seguinte, quando alçam vôo para outras flores. Nas 15 flores manualmente abertas foi encontrada, por flor, uma média de $3 \pm 1,7$ (máx= 7; mín= 1) machos de *C. isabellae* e uma média de 15 ± 8 (máx= 26; mín= 1) besouros *Camptodes* sp. Pode-se perceber que ambas as espécies buscam abrigo noturno, sendo que os machos de *C. isabellae* permaneciam imóveis durante a manipulação para a aberturas das flores, enquanto que os *Camptodes* sp. apresentaram grande movimentação nas flores.

Discussão

As flores de *O. monacantha* apresentam características morfológicas e funcionais particulares, que segundo Faegri & van der Pijl (1979) estão associadas aos insetos, especialmente às abelhas. As abelhas aparecem como o principal grupo de visitantes florais de diversas espécies vegetais em ambientes de restinga, desenvolvendo um importante papel na polinização de espécies vegetais litorâneas (Gottsberger *et al.*, 1988; Costa & Ramalho, 2001; Lenzi *et al.*, 2003; Silva-Souza *et al.*, 2004; Silva *et al.*, 2007). Em estudo, no litoral do Rio Grande do Sul, Schlindwein & Wittmann (1997) levantaram seis famílias de abelhas, sendo 41 espécies em *Opuntia brunneogemma* (Ritter) Schl. e 30 espécies em *Opuntia viridirubra* (Ritter) Schl. Se compararmos esse levantamento melissofaunístico com o encontrado para *O. monacantha* se percebe que, quatro famílias, cinco gêneros e seis espécies de abelhas são comuns a ambos os estudos. Segundo Kevan & Baker (1983), trabalhos que permitem relacionar as interações de abelhas entre si e com determinadas plantas, mostram fundamentalmente as

relações mutualísticas existentes entre essas plantas e seus polinizadores, bem como das interações competitivas entre as plantas pelos seus polinizadores e entre polinizadores na disputa pela utilização dos recursos florais. Sendo assim, esta abordagem parece ser uma maneira bastante adequada e completa para se estudar as interações co-evolutivas existentes na polinização entomófila de plantas autóctones (Bertin, 1989; Roubick, 1989; Silva-Souza *et al.*, 2004).

Existem variadas formas e motivos para as abelhas visitarem flores e são diversas as características morfológicas e funcionais pelas quais as flores atraem as abelhas, resultando em uma diversidade de interações entre ambas (Roubik, 1989). No caso das opúntias, existe uma especificidade entre as flores e as abelhas visitantes exclusivas de uma família ou mesmo de um gênero de plantas, sendo consideradas oligoléticas (Schlindwein & Wittmann, 1997).

Neste estudo, foi constatada uma associação específica entre as flores de *O. monacantha* e fêmeas de *C. isabellae*. A presença destas abelhas foi constante durante todo o período de floração da espécie, demonstrando uma dependência das abelhas pelas flores na coleta do pólen e das flores pelas abelhas à sua fertilização. As análises da carga do pólen carregado pelas fêmeas demonstraram que estas abelhas coletaram, na sua maioria, apenas pólen das flores de *O. monacantha*. A pequena taxa de pólen exógeno encontrado está, possivelmente, associada à contaminação realizada pelas outras espécies de abelhas poliléticas (generalistas) quando vindas das visitas de outras espécies vegetais. Desse modo, conforme Silva *et al.* (2007), a restrição do acesso ao pólen reduz as perdas provocadas pelos visitantes não polinizadores e os gastos energéticos com a sua produção. Para Schlindwein (2004), apesar de um espectro amplo de fontes de pólen disponível, várias espécies de abelhas restringem a alimentação das larvas no armazenamento larval ao pólen de apenas poucas espécies de plantas da mesma família ou do mesmo gênero de planta. Este fenômeno ocorre em pelo menos 12 famílias de abelhas, geralmente de espécies solitárias. Levantamentos regionais da apifauna indicam que o número de espécies oligoléticas diminui do Sul do Brasil sentido ao Norte (Schlindwein, 2004); sendo que *C. isabellae* está

incluída na categoria de abelhas que possuem especialização com o gênero *Opuntia*, estando relacionadas à procura de néctar e patrulhamento (machos) nas flores. São poucos os estudos de caso que avaliam o papel das abelhas especializadas como polinizadores, mas há indícios que as abelhas envolvidas, em geral, são polinizadores efetivos, não substituíveis por abelhas generalistas.

A interação entre opúntias e abelhas oligoléticas, não está totalmente elucidada e a maioria dos himenópteros que interagem com *Opuntia* são poliléticos (Reyes-Agüero *et al.*, 2006), mas já existem trabalhos com espécies de *Opuntia* com esta premissa, tais como: *O. polyacantha* Haw. e *O. phaeacantha* Engelm (Osborn *et al.* 1988), *O. imbricata* (Haw.) DC. (McFarland *et al.*, 1989), *O. brunneogemmia* e *O. viridirubra* (Schlindwein & Wittmann, 1997), embora seja desconhecida a existência de himenópteros exclusivos de uma única espécie de *Opuntia*. Contudo, há a possibilidade de as abelhas de dois gêneros *Diadasia* (Apidae) e *Lithurge* (Megachilidae) terem co-evoluído com *Opuntia* spp., sendo que, pelo menos quatro espécies de *Lithurge* e cinco de *Diadasia*, estão relacionadas a espécies de *Opuntia* desta maneira (Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

O movimento tigmotrópico positivo (sensíveis ao toque) constatado em *O. monacantha* fez com que as visitas florais fossem rápidas. Embora, as fêmeas de *C. isabellae* permanecessem por longos períodos nas flores, em média 90 seg., o desvio padrão (± 93) desta média indicou que houve grande variação no tempo de permanência de *C. isabellae* nas flores, indicando que as visitas também podem ser curtas.

As outras espécies de abelhas visitantes florais de *O. monacantha* também saíam das flores com seus corpos cobertos de pólen, em parte pelo movimento tigmotrópico dos estames. Existem dois tipos de tigmotaxia positiva, no primeiro caso os estames se movem em direção ao local de contato, facilitando o processo de contato do pólen com o corpo do inseto (Toumey, 1895 *in* Reyes-Agüero *et al.*, 2006), no segundo caso, no qual *O. monacantha* se enquadra, os estames tigmotrópicos quando tocados se retraem em direção ao estilete, e isso segundo Schlindwein & Wittmann (1997) pode ser uma estratégia eficiente da planta na

fertilização das próprias flores; para o segundo caso, o processo estaria facilitando o contato do pólen com o corpo do inseto, embora que, ao mesmo tempo, esse contato faz com que o inseto abandone rapidamente a flor e, que quando estiver visitando outra flor, em vez de pousar diretamente sobre os estames, pouse sobre o estigma (Schlindwein & Witmann, 1997; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Este fato explicaria o porquê dos machos de *C. isabellae* e das outras espécies de abelhas permanecerem pouco tempo nas flores de *O. monacantha*, quando comparado às fêmeas da espécie. Schlindwein & Witmann (1997) sugerem que, desta forma, o roubo de pólen é reduzido, desde que as anteras de baixo, mais ricas em pólen, sejam cobertas pelas anteras de cima, forçando os himenópteros a passarem pela massa de pólen e subirem pelo estilete, promovendo a autogamia.

A constante presença de besouros e de seu comportamento nas flores de *O. monacantha* não foram suficientes para classificá-los como polinizadores efetivos. Porém, sua grande movimentação nas flores pode ter efeito positivo na fertilização destas, visto que estes insetos caminhavam sobre anteras e estigmas promovendo a autogamia. Besouros são tidos como visitantes florais freqüentes e abundantes de opúntias silvestres. Em geral, existe um consenso sobre o papel limitado de coleópteros na polinização de *Opuntia* spp. (Grant & Connell, 1979; del Castillo & Gonzalez, 1988; McFarland *et al.*, 1989; Mandujano *et al.*, 1996; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). No entanto, o coleóptero *Trichochrous* sp. em visita às flores de *Opuntia robusta* Pfeiff. satura de pólen a parte adaxial do estigma fertilizando-as. É possível que um grande número destes insetos nas flores de *Opuntia* spp. e seu movimento contínuo pode ter feito com que o pólen fique aderido ao estigma ou ao estilete (Castillo & Gonzalez, 1988), assim como constatado em *O. monacantha* neste estudo.

A autocompatibilidade pode ser uma vantagem para muitas espécies na ocupação de novos ambientes, principalmente onde os polinizadores são escassos ou específicos (Richards, 1997). A visita dos polinizadores é um estímulo à polinização e ao aumento na quantidade de óvulos fecundados. Para Richards (1997), a polinização cruzada pode ter sucesso quando a capacidade

reprodutiva não é limitada pela escassez de polinizadores, porém quando a limitação ocorre, a autopolinização pode ser favorecida por visitantes não adaptados à morfologia floral. No caso de *Opuntia* spp. esta talvez seja uma estratégia a ser considerada, pois o inventário de visitantes florais de 36 taxa de *Opuntia*, revisto por Reyes-Agüero *et al.* (2006), demonstra uma alta riqueza de grupos polinizadores, tais como: heminópteros (84 espécies, mais 19 outras não identificadas até gênero), seguidos pelos coleópteros (11 espécies, mais sete identificadas até gênero), duas espécies de lepidópteros e 10 espécies de aves. Contudo, o número total das espécies de polinizadores efetivos compreende apenas 28 taxa de himenópteros (28 espécies identificadas até gênero; três espécies de aves que polinizam quatro espécies de *Opuntia* nas Ilhas Galápagos e uma espécie na Argentina). A riqueza de polinizadores pode ser ainda maior, já que as espécies de polinizadores foram registradas somente para 19 espécies de *Opuntia*, 9,4% das 202 catalogadas por Hunt (2002), *in* Reyes-Agüero *et al.* (2006). Négron-Ortiz (1998) relaciona a presença da espécie *Crematogaster ashmeadi* (Mayr, 1886) à autogamia em *Opuntia spinosissima* (Martyn) Mill., em ambiente artificial e à xenogamia aos beija-flores, em ambiente natural, para esta mesma espécie de cacto.

As flores de *O. monacantha* são visitadas exclusivamente por insetos, porém são as abelhas seus principais polinizadores, sendo que as fêmeas de *C. isabellae* apresentam associação mutualística com as flores de *O. monacantha*, portanto são denominadas oligoléticas; estas abelhas promovem a polinização cruzada na espécie vegetal, e por consequência, esta fornece o pólen como recurso trófico às mesmas.

Capítulo V

Influência da herbivoria por *Cactoblastis cactorum* Berg. (Lepidoptera: Pyralidae) sobre a dinâmica regenerativa de *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae) em zona costeira do sul do Brasil



Larvas de *Cactoblastis cactorum* sobre planta de *Opuntia monacantha*.
Foto: Maurício Lenzi.

Introdução

O gênero *Opuntia* é nativo das Américas. No início do século XX, algumas espécies de opúntias foram introduzidas na Austrália e nos Estados Unidos da América, com fins ornamentais e agronômicos, tornando-se invasoras nesses países (Zimmermann *et al.*, 2000; Brutsch & Zimmermann, 2001). Para o controle biológico dessas plantas foram utilizadas larvas de *Cactoblastis cactorum* (Berg., 1885) (Lepidoptera: Pyralidae, Phycitinae), que se alimentam exclusivamente de Cactaceae - Opuntioideae (Krebs, 1972; Stiling, 1996).

Originário do norte da Argentina, mas com ocorrência natural em alguns países vizinhos, *C. cactorum* pode depositar até 100 ovos reunidos em uma estrutura em forma de bastão, a qual se fixa na superfície de um ou mais cladódios (Zimmermann *et al.*, 2000). Após nascerem, as larvas adentram essas estruturas e se desenvolvem internamente passando por seis instares, atingindo em média 3cm de comprimento no último instar. Uma vez completado o desenvolvimento larval, os indivíduos deixam os cladódios e empupam, em casulos de seda, em geral, sob os restos dos cladódios caídos sobre o solo. As mariposas adultas emergem depois de 60 a 70 dias de período pupal. Esse ciclo pode se repetir até duas vezes ao ano (Zimmermann *et al.*, 2000; Brutsch & Zimmermann, 2001).

Atualmente, *C. cactorum* tem se dispersado pelo mundo por meio do comércio internacional de cladódios e frutos de *Opuntia*. No entanto, se por um lado *C. cactorum* tem sido considerado um excelente controle biológico para espécies de cactáceas invasoras, por outro, sua introdução em alguns ambientes pode vir a se tornar um sério problema para diversas espécies de opúntias nativas, de qualquer forma ainda são escassos os estudos que avaliaram tal impacto (Zimmermann *et al.*, 2000; Foxcroft *et al.*, 2007).

Para Stiling (1996), a interação entre *C. cactorum* e cactáceas do gênero *Opuntia* é um exemplo clássico de herbivoria. Para Odum (1988), porém, esse tipo de combinação, na qual uma espécie de menor tamanho afeta adversamente a

outra de maior tamanho, de forma indireta, na luta por recursos limitados denomina-se herbivoria ou parasitismo. Neste estudo adotou-se o termo herbivoria.

As plantas possuem estratégias variadas de defesa e repulsão de seus inimigos (Janzen, 1969; Coley & Barone, 1996; Stiling, 1996), sendo os metabólitos secundários o meio de defesa mais estudado (Mello & Silva-Filho, 2002). São também reconhecidos alguns casos de relações de proto-cooperação e mutualismo (Odum, 1988), denominadas de anti-herbivoria, como as formigas que destroem, em alguns casos, os ovos de vários insetos herbívoros (Oliveira *et al.*, 1999). Cactáceas, em geral, possuem espinhos como defesa à herbivoria, e diversas espécies de *Opuntia* apresentam espinhos conspícuos de diversos tamanhos e formas (Scheinvar, 1985).

Opuntia monacantha (Willd.) Haw. (Cactaceae) é uma planta característica da vegetação de restinga do Estado de Santa Catarina, no sul do Brasil (Scheinvar, 1985). Portanto, por habitar áreas próximas ou sobrepostas à região de ocorrência natural de *C. cactorum*, pressupõe-se que *O. monacantha* seja naturalmente consumida por larvas deste piralídeo. Supõe-se que, mecanismos de defesa e regeneração desta planta, capazes de se contrapor a este ataque, devem estar presentes. Objetivou-se neste estudo, verificar a ocorrência e quantificar a herbivoria de *C. cactorum* sobre *O. monacantha*.

Material e métodos

Utilizou-se, na área de estudo entre a praia Mole e a praia da Galheta, um trecho de trilhas de aproximadamente 600m de comprimento, distante em torno de 50m da faixa de areia da praia. Foram avaliadas apenas plantas de *O. monacantha* com mais de 30cm de altura, situadas até dois metros em cada lado das trilhas.

Para a contagem e separação dos ramos nas plantas amostradas (n= 20) foram seguidos os critérios propostos por Nerd & Mizrahi (2001), anteriormente

descritos no Capítulo I. Para a avaliação da herbivoria considerou-se o ramos como unidade experimental, sendo tomadas três repetições, em cada uma das 20 plantas amostradas.

A seleção dos ramos foi feita de maneira aleatória, sendo os mesmos etiquetados com plaquetas de metal. Considerou-se consumida a planta ou parte desta (cladódio, fruto e semente), que apresentasse: (a) algum tipo de dano físico simultaneamente, (b) que tivesse em seu interior larvas de *C. cactorum* ou algum outro herbívoro.

Para se confirmar a identificação taxonômica de *C. cactorum*, foram coletados quatro cladódios com larvas presentes no seu interior, e levados ao laboratório de Entomologia Agrícola do CCA/UFSC. Em sala de criação, os cladódios e as larvas foram acondicionados em gaiolas teladas que possuíam em seu fundo 15cm de solo (areia) de praia. A temperatura no local foi a ambiente, já a umidade relativa do ar ficou em torno de $76 \pm 5\%$, e a luz foi controlada por fotofase de 12h. As observações do comportamento e desenvolvimento das larvas foram diárias. A alimentação se deu por meio de frutos e pedaços de cladódios que semanalmente eram ofertados às larvas. Os adultos que emergiram foram mortos, montados em alfinetes entomológicos e posteriormente identificados por meio de consulta ao acervo do Laboratório de Entomologia Agrícola do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Santa Catarina - CCA/UFSC e a especialistas. Para a identificação das larvas utilizaram-se as observações e à chave sistemática proposta por Habeck & Bennett (2002). Os espécimes coletados e montados estão depositados na coleção do laboratório de Entomologia Agrícola do CCA, UFSC.

Em campo, as plantas eram inspecionadas semanalmente ao longo de todo o dia. Aqueles cladódios e frutos onde foi verificada a suposta herbivoria eram abertos com o auxílio de um estilete e examinados a olho nu. Era então registrada a presença e o número de larvas *C. cactorum*.

Os cladódios do ano (jovens) foram desconsiderados nas contagens, pois os mesmos apresentavam-se em diversos estágios iniciais de crescimento, sendo, portanto, difícil a sua análise, dentro dos critérios estabelecidos.

A influência da herbivoria sobre o investimento reprodutivo assexual e sexual de *O. monacantha* foi avaliada entre os meses de novembro e dezembro de 2005. Nesta etapa, foram marcados e acompanhados 81 cladódios terminais de 65 plantas, para cada critério avaliado: a) a ocorrência ou não de herbivoria nos cladódios terminais, b) o número de brotos (cladódios jovens) e de botões florais formados pelos cladódios terminais herbivorados e não herbivorados. No caso dos cladódios herbivorados, os resultados foram coletados após aproximadamente 90 dias da saída das larvas do seu interior.

O desenvolvimento dos cladódios e frutos herbivorados foi acompanhado semanalmente, no campo e simultaneamente no laboratório, onde foi avaliada sua capacidade de recuperação e regeneração por meio das aréolas, cicatrização de tecidos danificados, emissão de brotos ou raízes e relações simbióticas. Em sala de criação, pedaços de cladódios e de frutos foram acondicionados em vasos plásticos que possuíam em seu fundo 15cm de solo (areia) de praia. A temperatura no local foi a ambiente, já a umidade relativa do ar ficou em torno de $76 \pm 5\%$ e a luz foi controlada por fotoperíodo de 12h.

Resultados

Observou-se que os cladódios e os frutos serviram de abrigo e alimentação apenas para as larvas *Cactoblastis cactorum* (Fig. 1 a). Os cladódios, quando herbivorados, apresentavam uma tonalidade amarelada e com indícios de necrose, tanto no interior quanto na face externa da estrutura (Fig. 1 b).

Foram amostrados nas trilhas, ao longo do mês de setembro, um total de 98 indivíduos de *O. monacantha*, com tamanho igual ou superior a 30cm de altura. Destes, apenas 20 plantas possuíam mais de cinco ramos de cladódios.

Todos os indivíduos de *O. monacantha* observados apresentaram algum indício ou tipo de dano causado por *C. cactorum* (Tab. 1), porém a porcentagem de cladódios (68%) e de frutos (85%) não herbivorados foi superior às mesmas estruturas consumidas.



Figura 1. Herbivoria de *Opuntia monacantha* (Cactaceae) por *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera:Pyralidae), em Florianópolis, SC.: presença de larvas no interior de um cladódio (a); aspecto da planta após um severo ataque das larvas (b). Fotos: Maurício Lenzi.

Plantas menores de 70cm de altura não apresentaram sinais de herbivoria, estando ou não próximas às plantas herbivoradas. Cactos maiores com aproximadamente 2m de altura, aparentemente, apresentam epiderme mais espessa (rugosa) no caule e nos cladódios subterminais. Nesses cladódios, a herbivoria por *C. cactorum* foi menor do que nos cladódios terminais (Tab. 1).

Observou-se, que os cladódios jovens (do ano) não apresentaram indícios ou danos de herbivoria por *C. cactorum*.

As plantas de *O. monacantha* são grandes produtoras de frutos, formando em média 8 ± 10 frutos por unidade amostral (ramos), porém a maior parte desses (85%) não foi herbivorado (Tab. 1). Observou-se o desenvolvimento de frutos imaturos na presença de outros maduros, sendo que nenhum fruto imaturo apresentou sinais de herbivoria. Os frutos herbivorados apresentaram grande perda das sementes e parte de sua estrutura (Fig. 2 a).

Tabela 1: Número registrado (N), média (X), desvio padrão (SD) e porcentagem (%) do número de estruturas avaliadas em 20 plantas de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC.

| Estruturas | N | X | SD | % |
|--|----------|----------|-----------|----------|
| Ramos | 194 | 9,7 | 3,6 | - |
| Cladódios | 310 | 5,2 | 1,6 | - |
| Cladódios herbivorados por <i>C. cactorum</i> | 99 | 1,6 | 1,4 | 32 |
| Cladódios terminais herbivorados | 80 | 1,3 | 1 | 81 |
| Cladódios subterminais herbivorados | 19 | 0,3 | 0,6 | 19 |
| Frutos por ramos | 493 | 8 | 10 | - |
| Frutos herbivorados | 74 | 1,2 | 1,4 | 15 |

Os resultados apresentados na tabela 2 indicam que, a herbivoria por *C. cactorum* incrementa o investimento reprodutivo da espécie, pois justamente o maior número de cladódios terminais com emissão de brotos e flores foram aqueles anteriormente herbivorados. Nesse sentido, percebeu-se um maior investimento reprodutivo assexuado por parte dos cladódios terminais herbivorados, enquanto as mesmas estruturas não consumidas investiram numa maior produção de flores e frutos, ou seja, na reprodução sexual (Tab. 2).

No interior de um cladódio terminal atacado (n= 30) foi registrada uma média de 11 ± 9 larvas. Nos frutos atacados (n= 50) esse número foi menor, em média $4,5 \pm 3$ larvas.

Apesar de não terem sido quantificados, observou-se em campo, sob a planta mãe, e em laboratório, que a maioria dos cladódios e frutos herbivorados emitiu brotos e raízes (Fig. 2 b). Observou-se, também, que houve cicatrização das injúrias causadas pela herbivoria nos cladódios e frutos que continuaram afixados nas plantas. Somado a isso, as aréolas restantes desenvolveram novos brotos e flores (Fig. 2 a). Os cladódios e frutos muito afetados não apresentaram este potencial de cicatrização.

Tabela 2. Média (X), desvio padrão (SD), número (N) e porcentagem (%) da influência da herbivoria por *Cactoblastis cactorum* sobre a formação de estruturas reprodutivas (sexual/assexual) por critério avaliado em 65 plantas de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC. *Letras minúsculas diferentes na linha indicam diferença estatisticamente significativa para os critérios estruturas com e sem herbivoria. Letras maiúsculas diferentes na coluna indicam diferença estatisticamente significativa entre os tratamentos avaliados. Análises realizadas com base no teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

| Estruturas avaliadas | Sem herbivoria | | | Com herbivoria | | |
|-----------------------------------|----------------|-----------------|----|----------------|----------------|----|
| | N | X ± SD | % | N | X ± SD | % |
| Cladódio terminal não reprodutivo | 11 | 0,14 ± 0,34 Ac* | 13 | 14 | 0,17 ± 0,42 Ac | 17 |
| Cladódio terminal reprodutivo | 18 | 0,22 ± 0,42 Bb | 22 | 73 | 0,90 ± 0,3 Ab | 88 |
| Cladódio jovem/cladódio terminal | 19 | 0,28 ± 0,5 Bb | 23 | 47 | 1,06 ± 0,8 Aa | 58 |
| Botões florais/cladódio terminal | 61 | 7,38 ± 5 Aa | 75 | 09 | 0,91 ± 2 Bb | 11 |

Nas gaiolas de criação, os frutos na sua maioria eram desprezados pelas larvas. Em campo, evento semelhante foi observado. Por diversas vezes foram avistados grupos de larvas, formados por inúmeros indivíduos, movendo-se de um cladódio para outro. Estes grupos, em geral, se dividiam, formando grupos menores com aproximadamente 10 indivíduos, os quais se instalavam em cladódios aparentemente não herbivoradas. Raramente foi avistado algum indivíduo solitário sobre as plantas. Embora o tamanho das larvas não tenha sido determinado, observou-se que os grupos, especificamente, eram formados por larvas de diferentes tamanhos, sendo sempre menores às que saíam do interior dos frutos.

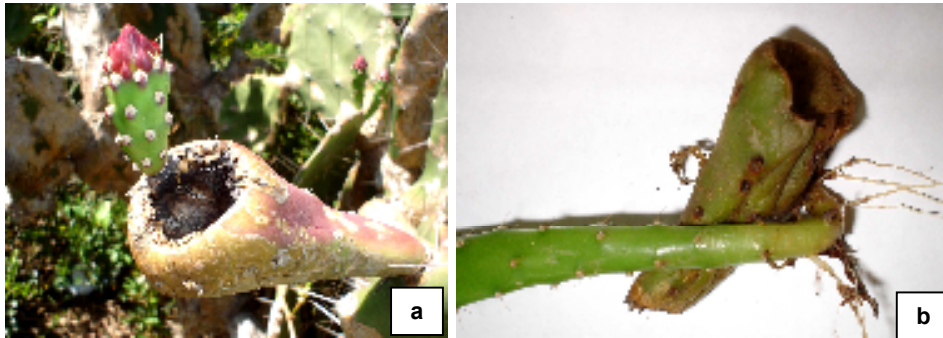


Figura 2. Frutos de *Opuntia monacantha* herbivorados por *Cactoblastis cactorum*, em Florianópolis, SC.: frutos após a saída de larvas, observar a perda das sementes, emissão de botão floral (a), raízes e brotos (b), pelas aréolas de frutos herbivorados. Fotos: Maurício Lenzi.

No final de novembro e todo o mês de dezembro observou-se a presença de pupas de *C. cactorum* em cladódios fixados às plantas, sendo que a maioria das pupas ($n= 20$) se encontrava na parte interna dos cladódios herbivorados ($n= 12$). Contudo, o número de pupas foi superior ($n= 21$) em restos de cladódios caídos sob as plantas ($n= 10$). Neste caso, todas as pupas se encontravam aderidas aos cladódios na face externa (Fig. 3 a) sempre voltada para o chão.

Nos quatro cladódios levados ao laboratório para a criação de adultos, foram registradas 54 larvas, mas apenas 18 completaram seu desenvolvimento, nas gaiolas de criação (Fig. 3 b). Após 63 dias do início do empupamento, os adultos de *C. cactorum* emergiram.

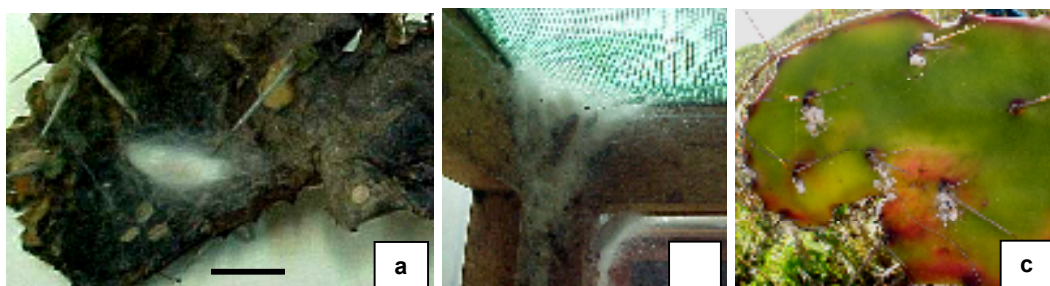


Figura 3. Pupas de larvas de *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) (a, b) e ataque de cochonilhas *Dactylopius* sp. (Hemiptera) em planta de *Opuntia monacantha* (c), em Florianópolis, SC. Barra de escala= 1cm. Foto: Maurício Lenzi.

Registrou-se a presença de cochonilhas *Dactylopius* sp. (Hemiptera: Dactylopiidae) sobre cladódios, e eventualmente frutos, de *O. monacantha*. A influência deste parasita sobre a biologia da planta não foi estudada, porém percebeu-se necrose nos cladódios, em especial, onde estavam as cochonilhas (Fig. 3 c), o que sugere um efeito negativo sobre estas estruturas. Observou-se, também, que a maior incidência de cochonilhas está na região próxima as aréolas dos cladódios e frutos.

Discussão

No presente estudo, se registra o primeiro ataque de *Cactoblastis cactorum* sobre uma espécie de *Opuntia* brasileira, na sua área natural de ocorrência. A herbivoria simultânea dos cladódios e de frutos e a prevalência de herbivoria sobre os cladódios terminais sugerem que, o agente de herbivoria dessa cactácea não esteja se alimentando de estruturas anteriormente atacadas. É possível que a planta após o ataque passe a produzir alguma substância de defesa e repulsão de novos herbívoros, ou que as fêmeas ovipositem apenas em cladódios intactos.

Mello & Silva-Filho (2002) propõem que, as plantas podem responder ao ataque de herbívoros de inúmeras maneiras, sendo os metabólicos secundários o meio mais eficaz, principalmente para insetos herbívoros; por outro lado, a associação de uma grande diversidade de espécies de insetos e plantas em áreas tropicais pode evolutivamente ter favorecido uma maior diversidade de arranjos e mecanismos contra a herbivoria (Coley & Barone, 1996). Apesar disso, aparentemente não se observou nenhum tipo de mecanismo que resultasse na repulsão ou morte das larvas, e os abundantes espinhos e gloquídeos presentes nos cladódios e frutos parecem estar envolvidos na defesa contra herbívoros maiores, e não contra insetos, como *C. cactorum*. Entretanto, percebe-se comparativamente neste estudo, uma redução do número de pupas encontradas em campo em relação àquele de larvas presentes nos cladódios. Robertson & Hoffmann (1989) relatam que, ao entrar nos cladódios, as larvas de *C. cactorum*

estimulam a exudação de uma goma, a qual causa a morte de um grande número de larvas coespecíficas, principalmente em seus primeiros instares. Fato semelhante também foi constatado e confirmado por Lobos & Cornelli (1997), para larvas *C. cactorum* em cladódios de *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., na Argentina.

Embora, as formigas *Camponotus* sp. e *C. rufipes* (Formicidae) tenham sido vistas apenas coletando néctar extrafloral nas aréolas e gloquídeos dos cladódios e em frutos imaturos de *O. monacantha*, acredita-se que, esses insetos estejam envolvidos em algum tipo de simbiose mutualística com esta planta. Corroborando tal hipótese, o fato das formigas estarem presentes apenas durante a época em que as plantas de *O. monacantha* se encontram em fase reprodutiva, ou seja com flores, frutos e cladódios imaturos, é uma forte evidência da existência de uma estreita e complexa relação de defesa das formigas para com estas estruturas contra parasitas e herbívoros. Para Lobos & Cornelli (1997), as formigas herbivoradoras e micro-himenópteros parasitas causam grande parte da mortalidade dos ovos e de larvas de *C. cactorum* em cladódios de *O. ficus-indica*. Oliveira *et al.* (1999) estudando o comportamento de formigas em nectários florais de outra cactácea (*Opuntia stricta* Haw.) percebeu uma relação simbiótica, denominada por esses autores de anti-herbivoria; as formigas ao coletarem o néctar extrafloral acabavam também, alimentando-se ou destruindo os ovos de outros insetos, dentre estes os ovos dos piralídeos. O resultado positivo desta relação, ainda segundo Oliveira *et al.* (1999), seria o aumento no valor adaptativo vegetativo e reprodutivo dessas plantas e uma maior oferta de recursos para as formigas.

A sobrevivência e manutenção da população de *O. monacantha* na área de estudo, poderia ser favorecida pelas aréolas. Os cladódios que caem de maneira natural da planta mãe, são o mecanismo típico de dispersão das *Opuntia* selvagens (Nava *et al.*, 1981) e até cladódios imaturos de pequeno tamanho (menores que 15cm) são capazes de gerar novos brotos e raízes (Mondragón-Jacobo & Pimienta-Barrios, 2001). Os frutos jovens e em desenvolvimento também apresentam tal propriedade, pois, se cortados e colocados em contato

com o solo, produzem novas raízes (Pimentia-Barrios, 1994; Nerd & Mizrahi, 2001). Assim, se a herbivoria não comprometer todas as aréolas presentes nessas estruturas, o ataque poderia estar favorecendo, tanto a dispersão clonal, como a dispersão sexual da espécie, embora o ataque nos frutos possa comprometer a integridade das sementes.

Conforme relata Harper (1977), nem todo consumo influencia diretamente na regulação demográfica das plantas, já que, níveis baixos ou moderados de ataque podem ser suportados pelos vegetais, sem que isso venha a interferir significativamente no tamanho das populações. Corroborando essa idéia, Odum (1988) relata que, a competição e a herbivoria diminuem a taxa de crescimento das populações afetadas, mas isso não significa necessariamente que a interação seja nociva, nem à sobrevivência a longo prazo, nem por considerações evolutivas. O fato de haver um substancial incremento na emissão de novos brotos por parte das aréolas de *O. monacantha*, como constatado neste estudo, corrobora esta afirmativa. Entretanto, ocorre uma redução, também substancial, na emissão de botões florais, refletindo uma perda no investimento reprodutivo sexual da espécie. Hoffmann *et al.* (1998) descrevem que a herbivoria de *C. cactorum* sobre *Opuntia stricta* Haw. causa, inicialmente, redução na reprodução sexuada e gera a fragmentação das populações desta cactácea. Contudo, ainda segundo estes autores, em menos de cinco anos a abundância das plantas pode aumentar consideravelmente dentro dos fragmentos, em parte pela multiplicação clonal e recuperação da reprodução e dispersão sexual da espécie. Desta forma, sugere-se que as populações de *O. monacantha* estejam se comportando de maneira similar à descrita acima.

A ausência da herbivoria nos frutos imaturos e o reduzido ataque nos frutos maduros sugerem que essas estruturas não sejam preferenciais para a oviposição de *C. cactorum*. Além disso, as larvas, em determinado momento, migram dos frutos para os cladódios, os quais apresentaram uma taxa maior de herbivoria e um número superior de larvas em seu interior. A migração de grupos de larvas dos frutos para os cladódios e entre estes, simultaneamente, sugere que, o recurso

alimentar se esgota rapidamente ou, a formação de populações muito numerosas de larvas no interior dos cladódios não seja favorecida. Neste caso, a formação de grupos menores em busca dos cladódios aparentemente não herbivorados, poderia explicar, em parte, esse comportamento. Para Lobos & Cornelli (1997), as larvas de *C. cactorum* ovipositam preferencialmente nos cladódios de *O. ficus-indica*, sendo o ataque aos seus frutos raro e acidental.

Os frutos não estão uniformemente distribuídos nos cladódios, ou seja, em algumas plantas os cladódios possuem maior número de frutos do que outros. Este fato está provavelmente relacionado à influência do número de cladódios terminais atacados por larvas de *C. cactorum*, que geram menos flores e conseqüentemente frutos. Contudo, existe uma sobreposição de fenofases de desenvolvimento dos frutos, ocorrendo a formação de frutos imaturos enquanto os frutos maduros ainda não foram dispersos. Entende-se, portanto que, a herbivoria sobre os frutos é compensada por uma grande e contínua produção dos mesmos na população de *O. monacantha*. Dessa forma, estaria ocorrendo uma oferta constante deste recurso para a população de larvas *C.cactorum*.

A abundância de frutos ofertados por *O. monacantha* poderia, também, estar relacionada a alguma estratégia de defesa da planta, já que os frutos guardam as sementes. Nesse caso, a hipótese proposta por Janzen (1971) para leguminosas, parece explicar, em parte, essa dinâmica de frutificação de *O. monacantha*, onde a saciação do herbívoro ocorreria pela produção maciça de recursos, sendo essa produção superior à capacidade de consumo das larvas. Por outro lado, a oferta constante poderia propiciar um aumento ou descontrole na reprodução de larvas (Stiling, 1996). De qualquer modo, o fato de *C. cactorum* apresentar apenas dois ciclos reprodutivos ao ano e os frutos de *O. monacantha* não serem as estruturas mais consumidas, quando comparadas aos cladódios, indica uma complexa interação entre o ritmo reprodutivo do piralídeo e o da planta. Tal fato estaria garantindo o sucesso reprodutivo de *C.cactorum* e assegurando a permanência das populações de *O. monacantha* na área estudada.

Apesar da razoável taxa de herbivoria encontrada entre o número de cladódios por ramos e cladódios herbivorados, não há, necessariamente, uma constatação que a herbivoria esteja se concentrando nesse parâmetro, pois uma maior porcentagem na taxa de herbivoria foi constatada entre o número de ramos e cladódios não herbivorados. Portanto, a disponibilidade de alimento na área de estudo não estaria interferindo na taxa de herbivoria. Sendo assim, esse fato não pode ser explicado pelas hipóteses de vigor de Price (1991) e Yanagizawa *et al.* (2000), as quais associam a ocorrência e a intensidade de herbivoria ao tamanho e grau de agrupamento das plantas e, de que, plantas mais vigorosas conseguiriam utilizar eficazmente os recursos do meio, sendo, porém, consumidas com maior frequência.

O fato de apenas as plantas maiores de *O. monacantha* serem herbivoradas poderia estar associado a uma maior concentração ou liberação de algum tipo de atrativo para as mariposas de *C. cactorum*. Pophof *et al.* (2005), associam a liberação de terpenóides por *Opuntia stricta* à atração de mariposas de *C. cactorum*. Segundo estes autores, cinco dos oito tipos de componentes orgânicos voláteis identificados foram receptados pelas mariposas e relacionadas à sua atração.

Além das larvas de *C. cactorum*, as cochonilhas do gênero *Dactylopius* (Hemiptera: Coccoidea, Dactylopiidae) também foram observadas sobre os cladódios e frutos de *O. monacantha*. Segundo Flores-Flores & Takelenburg (2001), este é um pequeno grupo de insetos confinado às cactáceas dos gêneros *Opuntia* e *Nopalea* Salm-Dyck. Sem dúvida é uma das pragas mais daninhas às opúntias, mas lhe foi atribuída uma função útil como agente de controle biológico de opúntias invasoras e como produtor de corante, o ácido carmínico.

Os dados obtidos nesta pesquisa demonstram que, as plantas de *O. monacantha* são consumidas por larvas do piralídeo *C. cactorum*, mas que aparentemente apresentam potencial de brotação, enraizamento e de cicatrização dos tecidos injuriados.

O fato de haver um maior investimento na emissão de novos brotos vegetativos, pelos cladódios terminais, logo após o ataque das larvas *C. cactorum*, demonstra que a planta incrementa a reprodução clonal em curto prazo. A emissão massiva de botões florais pelos cladódios terminais não herbivorados demonstra, também, em curto prazo, um efeito negativo para a reprodução sexual. Tal interação, entre *C. cactorum* e *O. monacantha*, reflete um equilíbrio e uma complexa relação entre os ciclos reprodutivos destas espécies.

Capítulo VI

Dispersão endozoocórica e hidroocórica marítima da cactácea litorânea *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae) na Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil.



Fruto de *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae) parcialmente herbivorado por *Didelphis aurita* (Wied-Newid, 1826) (Mammalia: Didelphidae) em Florianópolis, SC.
Foto: Maurício Lenzi.

Introdução

As restingas são ecossistemas litorâneos e sua vegetação apresenta características particulares, como grande tolerância à salinidade, ao solo arenoso e à alta incidência luminosa. O impacto da urbanização humana tem causado grande fragmentação destes ambientes costeiros, dificultando a compreensão da dinâmica reprodutiva da flora e do comportamento de animais frugívoros e suas interações com as plantas (Falkenberg, 1999; Scherer *et al.*, 2005).

As cactáceas possuem adaptações morfológicas e fisiológicas associadas à sua história de vida. O gênero *Opuntia* da subfamília Opuntioideae, apresenta representantes com o caule modificado em cladódios, estruturas em forma de palma, envolvidas na multiplicação, reprodução e dispersão. As aréolas presentes nos cladódios possuem alta capacidade de diferenciação meristemática, podendo gerar raízes, brotos e flores. Os frutos são carnáceos e possuem ovário ínfero revestido em tecido de caule, também, possuindo as aréolas na epiderme e, com isso, possuem as mesmas características propagativas e reprodutivas dos cladódios (Scheinvar, 1985; Mandujano *et al.*, 1998a).

Existem muitos fatores que atuam na determinação dos padrões de dispersão das plantas; os frugívoros são um elemento importante neste processo, contribuindo nos estágios sucessionais e na manutenção da heterogeneidade de diversos habitats (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006). A dispersão de sementes é um importante evento para a reprodução de plantas e o seu entendimento é fundamental para a compreensão dos padrões de colonização e estabelecimento das populações de cactos (Silva, 1988; Mandujano *et al.*, 1996; Pedroni & Sanchez, 1997; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Em estudos realizados no Brasil, que avaliam a dispersão de cactos, é relatado o envolvimento de frugívoros como aves (Silva, 1988; Pedroni & Sanches, 1997; Scherer *et al.*, 2007), macacos (Pedroni & Sanches, 1997), lagartos (Castro & Galetti, 2004) e morcegos (Zortéa & Chiarello, 1994; Passos *et al.* 2003; Passos *et al.* 2004); neste processo, o sucesso da dispersão de sementes depende diretamente do comportamento alimentar do

frugívoro após a retirada do fruto, do seu processamento e dos movimentos pós-alimentares (Jordano & Schupp, 2000). O destino das sementes é dependente da danificação durante a mandibulação ou digestão (Corlett & Lucas 1990) e do tipo de local onde serão descartadas (Scherer *et al.*, 2007).

Na Ilha de Santa Catarina, alguns mamíferos têm sido apontados como frugívoros dispersores de várias espécies vegetais, dentre eles o marsupial *Didelphis aurita* (Wied-Newied, 1826) (Mammalia: Didelphimorphia, Didelphidae), também conhecido como gambá-de-orelha-preta (Graipel *et al.*, 2001). Entretanto, são poucos os estudos que avaliam as interações entre mamíferos dispersores e plantas litorâneas, sendo inexistentes até o presente momento para *O. monacantha*.

A ação de invasão marinha (“overwash”) pode afetar o desenvolvimento e a permanência das populações de plantas da vegetação de restinga. Por outro lado, frutos e sementes de espécies que possuem tolerância à água, à alta salinidade e ao soterramento podem se beneficiar (Castellani & Santos, 2005).

Os padrões e mecanismos de dispersão via endozoocoria e hidroocoria marítima sobre uma espécie de cactácea litorânea nativa nunca foi descrito, sendo assim, todas as informações obtidas neste estudo são de fundamental importância para o seu entendimento.

Material e métodos

O estudo foi realizado em área litorânea com vegetação herbácea e arbustiva de restinga e na faixa de praia. As áreas estudadas estão localizadas na praia da Armação, Parque Municipal da Lagoa do Peri, costa Sul (27°44'36” S e 48°30'65” W) e na praia da Galheta, Parque Municipal da Galheta, costa Leste (27°35'8.31”S e 48°25'7.06”W). O trabalho no campo foi desenvolvido mensalmente, de janeiro a dezembro de cada ano, e durante três anos consecutivos (2005/06/07).

A reprodução assexuada e a dispersão dos propágulos vegetativos foram registradas por meio de observações mensais nas plantas de *O. monacantha* (n=

40), avaliando-se as épocas de ocorrência, os mecanismos e as estruturas envolvidas.

Para a avaliação da dispersão endozoocórica foram avaliados: a) frutos que apresentassem parte de sua estrutura consumida, ou seja, que tivessem servido de alimento a algum animal, e sem sementes; b) sementes que germinadas ou não, encontradas em fezes e/ou espalhadas próxima à planta mãe (n= 40). Foi considerada semente germinada aquela que possuísse uma radícula.

Observou-se que as impressões das presas (caninos superiores e inferiores) do frugívoro permanecem nos frutos e/ou nos pedicelos (Fig. 1).

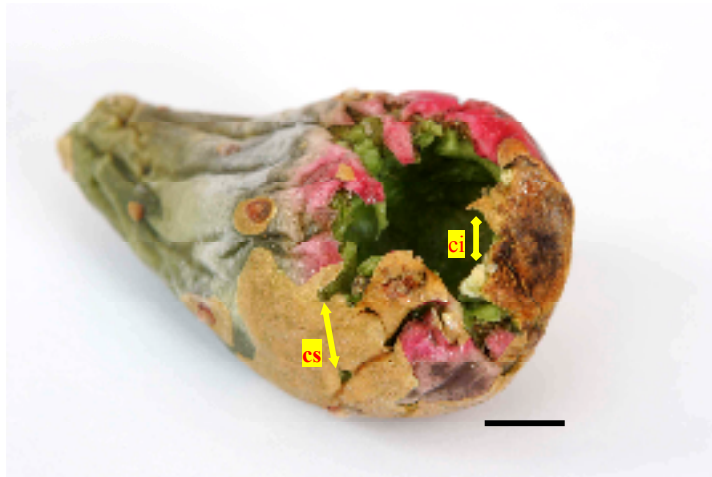


Figura 1. Perfurações ocasionadas pelas presas de *Didelphis aurita* após consumo de frutos de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC.: medida de largura mínima na base dos caninos superiores (cs) e largura mínima na base dos caninos inferiores (ci). Barra de escala= 1 cm.

Foto: Maurício Lenzi.

As coletas dos frutos foram realizadas ao longo da vegetação herbácea próximo à faixa de praia e no interior da vegetação arbustiva, em torno de aproximadamente 1.000 m de comprimento por 20 m de largura. O local onde os frutos foram encontrados teve sua área medida (m²). Nestes locais, os frutos foram contados, observado seu estado de conservação e se apresentavam enraizamento, brotação e indícios de frugivoria. Frutos recentemente

herbivorados e/ou em bom estado de conservação foram coletados para futuras análises. Mensalmente, entre outubro de 2006 e setembro de 2007, foi registrado o número de novas deposições de frutos nestas mesmas áreas, a fim de se determinar o consumo anual dos dispersores. A posição dos locais foi determinada com o uso de um aparelho GPS modelo Garmin GBR 21.

Em laboratório, foi verificado se as impressões de dentes deixadas nos frutos de *O. monacantha* coincidiram ou não em tamanho e forma com a da arcada dentária de uma única espécie de mamífero presente na Ilha de Santa Catarina, *Didelphis aurita*; baseado nas impressões das arcadas dentárias deixadas nos frutos (Fig. 1), foi obtida a medida da largura mínima entre perfurações atribuídas aos caninos superiores e caninos inferiores (Fig. 1), e medidas da largura mínima na base dos caninos superiores e dos caninos inferiores dos crânios (n=18) de *D. aurita*, os quais se encontram tombados na Coleção Científica de Mamíferos da UFSC. Os resultados foram submetidos ao Teste t (Statistic) para se detectar diferenças significativas ($p > 0,05$) entre as médias obtidas.

Frutos maduros (n= 30) nas plantas (n= 3) foram identificados com pequenas etiquetas metálicas na região da base do pedicelo, a fim de se determinar qual a distância que poderiam ser carregados pela espécie dispersora. Frutos (n= 90) foram avaliados da mesma forma e deixados no solo, em três locais diferentes, após uma semana foi feita a contagem do número dos frutos herbivorados. Realizaram-se três contagens em períodos diferentes.

Os estudos a cerca do processo da invasão marinha (“overwash”) sobre a vegetação de restinga, e da dispersão de propágulos e sementes por hidrocooria marítima, foram realizados em dois transectos 920 x 6m e 1.150 x 5m nas praias da Galheta e Armação, respectivamente. Os levantamentos foram realizados entre os meses de agosto e novembro de 2005 e julho e dezembro de 2006. Foram avaliados o período em que ocorre o processo, a medida da distância (metros) da invasão do mar sobre a vegetação de restinga, a medida da distância (metros) das estruturas dispersas (frutos e cladódios), a partir da faixa de areia da praia, sobre a vegetação de restinga, o número de estruturas dispersas (frutos e

cladódios) e observados os efeitos deste processo sobre as plantas de *O. monacantha* já existentes na área atingida pela invasão marinha.

Cladódios (n= 15) e frutos (n= 30) foram jogados ao mar para detectar se possuíam alguma capacidade de flutuação. Em laboratório, em recipientes plásticos (n= 5), com água marinha renovada semanalmente, foram deixados cladódios (n= 5) e frutos (n= 10) para se avaliar o tempo de tolerância à imersão na água do mar.

Resultados

A multiplicação clonal de *O. monacantha* se dá pela queda de cladódios e frutos próximo à planta mãe (n= 40); os que se desprendem naturalmente das plantas mães, em sua maioria, podem ser frutos verdes e maduros, ou com indício de herbivoria. Os frutos possuem a mesma capacidade propagativa, onde as aréolas, quando tocam o chão, diferenciam-se em raízes ou brotos. Observou-se que este modo de multiplicação pode originar densos agrupamentos com indivíduos em variados estágios de desenvolvimento.

Dispersão endozoocórica – o tamanho médio das impressões de perfurações dos caninos (Fig. 1) deixadas nos frutos coletados (n= 60) apresentou uma distância interna entre os caninos superiores de $11,71 \pm 1,83\text{mm}$ (n= 30) e nos caninos inferiores de $5,91 \pm 1,24\text{mm}$ (n= 60) (Fig. 2). Nos crânios de *Didelphis aurita* (n= 18), avaliados no laboratório, o tamanho médio da distância da base dos caninos superiores da maxila foi de $12,0 \pm 1,63\text{mm}$ e da base dos caninos inferiores da mandíbula foi de $5,5 \pm 0,5\text{mm}$ (Fig. 2). Não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas entre as medidas dos caninos superiores (t= 0,350; p=0,723) e caninos inferiores (t=1,028; p=0,307) de frutos e medidas das presas.

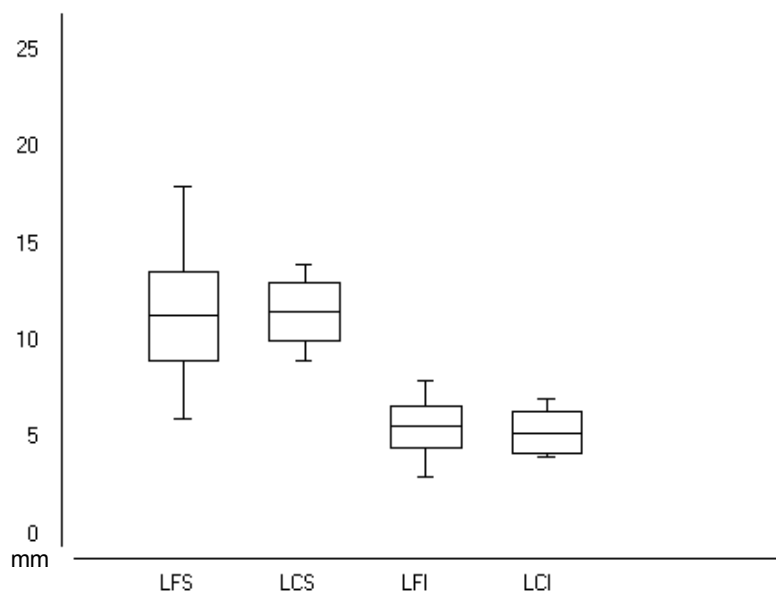


Figura 2: Semelhanças entre as medidas obtidas dos dentes de *Didelphis aurita* e daquelas deixadas em frutos de *Opuntia monacantha*, em Florianópolis, SC.: média, desvio padrão e $\max \geq \min$ das medidas relativas (mm) à largura mínima (mm) nos frutos entre caninos superiores (LFS), largura mínima em gambás entre caninos superiores (LCS), largura mínima nos frutos entre caninos inferiores (LFI) e largura mínima em gambás entre caninos inferiores (LCI).

Houve coleta de frutos maduros ou em fase de maturação nas plantas e daqueles caídos no chão sob as plantas mãe. Foi constatado que apenas 17% dos frutos identificados foram removidos e carregados a uma distância de até 80m dos locais de origem, esses frutos foram encontrados em duas das áreas de alimentação monitoradas.

Os frutos (n= 90) oferecidos nas áreas de alimentação (n= 3) foram todos remexidos (100%), mas não carregados para outros locais; o consumo deles foi alto (87%) e a maioria destes (90%) teve a polpa e as sementes totalmente consumidas. Apenas a polpa e as sementes foram removidas, o restante da estrutura (pedicelo) foi descartado. Na maioria das vezes as aréolas restantes nos pedicelos diferenciam-se em raízes e brotos, originando novos clones. Estes locais de alimentação apresentaram um grande acúmulo de restos de frutos e de

inúmeras plantas jovens, em diferentes estágios de desenvolvimento (Fig. 3 a, b); observou-se ainda a ocorrência de poucas plantas adultas.

Foram encontrados oito locais de alimentação, todos sob a vegetação arbustiva da restinga, no sub-bosque. Os locais apresentaram uma área média de $66 \pm 14,64\text{m}^2$ (n= 8) a uma distância máxima de até 30m entre si.



Figura 3. Dispersão de frutos de *Opuntia monacantha* após consumo da polpa e sementes, em Florianópolis, SC.: aspectos do descarte dos frutos por *Didelphis aurita* (a, b); brotação vegetativa pelas aréolas (a, b). Fotos: Maurício Lenzi.

A ave gralha-azul, *Cyanocorax caeruleus* (Veillot, 1818), foi observada sobre frutos de *O. monacantha*; estas aves bicavam os frutos e voavam de uma planta para outra, ocasionando algumas vezes a queda de frutos. Contudo, não foi possível observar se consumiam a polpa e as sementes ou algum outro recurso alimentar.

Invasão marinha – Observou-se que a passagem de tempestades sobre o oceano Atlântico gera ressacas (marés altas), conseqüentemente ocasionando a invasão marinha (“overwash”) sobre a vegetação de restinga (Fig. 4 a). O avanço das marés altas influenciou na paisagem da praia, como por exemplo, na alteração (remoção e deposição) das dunas frontais.

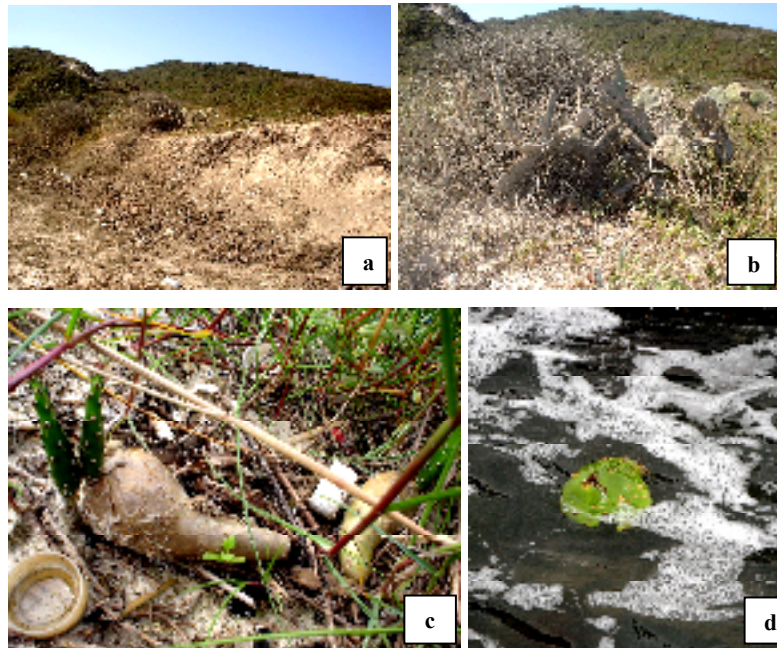


Figura 2. Detalhes da dispersão marítima de *Opuntia monacantha* em Florianópolis, SC, em Florianópolis, SC.: invasão das águas sobre as dunas (a); danos causados a um espécime de *O. monacantha* (b); detalhes da brotação dos frutos em lixo de maré (c); constatação da capacidade de flutuação dos cladódios (d).

Fotos: Maurício Lenzi.

Foi observado que as plantas existentes nas áreas avaliadas apresentaram algum tipo de dano causado pelas ondas; constatou-se, também, que algumas destas plantas foram totalmente removidas e outras tombadas, apresentando acentuada brotação vegetativa após algumas semanas da invasão marinha. Grande parte de suas estruturas (cladódios e frutos) foram levadas pelas ondas, e possivelmente carregadas e depositadas em outros locais na praia e/ou em outras praias. Logo após o término das ressacas, os cladódios e frutos se estabeleciam por meio de enraizamento e brotação, fato esse constatado no lixo de maré (Fig. 4 c).

O primeiro levantamento da dispersão via hidrocooria marítima foi realizado no ano de 2005, aos sete dias após uma invasão marinha sobre a vegetação de restinga na praia da Galheta (Fig. 4 a, b) (Tab. 1). Os cladódios encontrados no lixo de maré (n= 14), trazidos pelas ondas e depositados sobre as dunas e

vegetação de restinga, foram depositados até uma distância média de $3,5 \pm 0,97\text{m}$ e os frutos ($n= 33$) até uma distância média de $4,58 \pm 0,87\text{m}$. No mesmo período na praia da Armação foram encontrados, em circunstâncias semelhantes, cladódios ($n= 27$) até uma distância média de $2,58 \pm 1,13\text{m}$ e frutos ($n= 7$) até uma distância média de $3 \pm 0,71\text{m}$ (Tab. 1). Ao longo do ano e nos anos subsequentes foram observadas outras invasões marinhas havendo remoção de cladódios e frutos já em fase de enraizamento e brotação e nova deposição dos mesmos (Tab. 1).

Tabela 1: Dispersão marítima de estruturas propagativas (cladódios) e reprodutivas (frutos) de *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae) avaliados em transectos nas praias da Galheta e Armação no município de Florianópolis, SC, entre os meses de agosto e novembro do ano de 2005 e julho e dezembro de 2006. Número de estruturas encontradas a partir da faixa de praia = (N), média (X) em metros (m) e, desvio padrão (SD).

| Avaliação | | Praia da Galheta | | Praia da Armação | |
|-------------|------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|
| Período | Estruturas | N | X m \pm SD | N | X m \pm SD |
| Agosto/05 | Cladódios | 36 | $2,65 \pm 1,23$ | 43 | $2,40 \pm 1,13$ |
| | Frutos | 132 | $4,50 \pm 1,19$ | 19 | $2,95 \pm 1,26$ |
| Novembro/05 | Cladódios | 14 | $3,5 \pm 0,97$ | 27 | $2,58 \pm 0,98$ |
| | Frutos | 33 | $4,58 \pm 0,87$ | 7 | $3 \pm 0,71$ |
| Julho/06 | Cladódios | 19 | $2,16 \pm 1,10$ | 39 | $2,35 \pm 1,17$ |
| | Frutos | 73 | $3,2 \pm 0,73$ | 22 | $1,98 \pm 0,99$ |
| Dezembro/06 | Cladódios | 6 | $2,5 \pm 0,61$ | 18 | $2,42 \pm 1,22$ |
| | Frutos | 3 | $3,5 \pm 1,42$ | 3 | 2 ± 1 |

Na praia da Galheta, no mês de novembro de 2005, dos 14 cladódios restantes após a dispersão marítima, constatou-se que 12 (85,7%) emitiram brotos vegetativos (Fig. 4 c) e 14 (100%) emitiram raízes, sendo que apenas um (01) emitiu botão floral; dos 33 frutos amostrados, no mesmo local e período, constatou-se que 23 (69,7%) emitiram brotos e 33 (100%) raízes, não havendo registro da emissão de botões florais. Na praia da Armação, no mesmo período,

dos 27 cladódios e sete frutos restantes após a invasão marinha; constatou-se, também, que todos (100%) emitiram raízes e brotos (Tab. 1).

Entre julho e dezembro de 2006, o padrão da dispersão e de regeneração de cladódios e frutos, ocasionados pela invasão marinha, foi semelhante. Entretanto, muitos dos cladódios e frutos da dispersão anterior já não mais se encontravam no local. A dispersão ocorrida no ano de 2006 (Tab. 1) foi mais concentrada em uma faixa com menor extensão.

Os cladódios (n= 15) e frutos (n= 30) possuem boa capacidade de flutuação (Fig. 4 d). Em laboratório, a partir da segunda semana, após imersão em água do mar, começaram a apresentar indícios de necrose e putrefação (cladódios n= 5 e frutos n= 10).

Discussão

É rara a presença de indivíduos jovens isolados em populações de *O. monacantha*, sendo os juvenis, possivelmente a maioria, de origem clonal. Foi observado que os cladódios, frutos e restos de frutos (pedicelos), por meio da alta capacidade das aréolas em se diferenciarem em raízes e brotos, formam densos agrupamentos junto às plantas mães. Para Mandujano *et. al.* (1998b) e Evans *et. al.* (2004), além da gravidade, as forças naturais que contribuem para esses desligamentos permanecem desconhecidas, mas coiotes, gado, cervos ou coelhos podem desempenhar um papel natural a esse respeito nos desertos, ainda que o efeito do vento possa também ser importante.

O. monacantha possui sementes recalcitrantes, pequenas e numerosas. Segundo Montiel & Montaña (2003), a dormência das sementes de *Opuntia rastrera* Weber está relacionada à formação de grandes bancos de sementes de longa duração. Montiel & Montaña (2003) e Vilá & Gimeno (2003) sugerem, para *Opuntia* spp., uma relação compensatória entre a formação a longo prazo de grandes bancos de sementes e sua baixa viabilidade de germinação e forte pressão predatória (pássaros, roedores e formigas), embora Mandujano *et al.*

(1997) relatem a importância da endozoocoria no sucesso germinativo das sementes.

As impressões das presas (caninos) encontradas nos restos dos frutos de *O. monacantha* indicam que apenas uma espécie de frugívoro utiliza a polpa e sementes como alimento na Ilha de Santa Catarina. Os resultados das análises destas impressões nos frutos, comparadas com aquelas das arcadas dos crânios de *D. aurita*, mostraram não haver diferenças significativas entre as médias encontradas ($p > 0,05$); o que reforça a hipótese previamente sugerida.

O consumo por *D. aurita* deve estar relacionado aos hábitos generalistas da espécie, pois de acordo com Graipel *et al.* (2001) e Graipel *et al.* (2006), é uma espécie generalista no que se refere ao uso de habitat e dieta. Para estes autores, na Ilha de Santa Catarina é provavelmente a espécie de mamífero mais abundante, sendo comum em vários ambientes, incluindo as restingas, o que em parte é atribuído à ausência de herbívoros de maior porte na Ilha de Santa Catarina, alimenta-se de modo oportunístico ou em função da disponibilidade de recursos. Nesse sentido, os gambás podem ser o mais importante dispersores de sementes de *O. monacantha* em ambientes de restinga nas áreas estudadas.

Apesar de terem sido avistados indivíduos de *C. caeruleus* sobre frutos de *O. monacantha*, as observações não foram suficientes para se determinar a frugivoria pela espécie. Os corvos estão relacionados à dispersão de *O. ficus-indica*, bem como a outras espécies de aves a opúntias silvestres (Montiel & Montaña, 2000; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Há, também, um relato de Scherer *et al.* (2007) sobre o uso de frutos de *O. monacantha* pela ave *Mimus saturninus* (Lichtenstein, 1823) (Passeriformes: Mimidae) em ambiente de restinga, embora estes autores relatem uma baixa importância destes frutos na dieta alimentar desta ave. Já *C. caeruleus* poderia, também, estar se beneficiando de outro recurso nas plantas de *O. monacantha*, neste caso, o das larvas herbívoras. A larva de *Cactoblastis cactorum* (Berg., 1885) (Lepidoptera: Pyralidae) utiliza as plantas, frutos e sementes de *O. monacantha* como alimento, na Ilha de Santa Catarina (Lenzi *et al.*, 2006).

Os frutos de *O. monacantha* afixados nas plantas ou caídos sob estas e, também, aqueles servidos nos experimentos, foram removidos e transportados por *D. aurita* para locais específicos de alimentação. Estes locais encontravam-se sempre no sub-bosque da vegetação herbácea e arbórea, podendo estar próximos ou não às plantas mães. Não se sabe ainda por que *D. aurita* apresenta este comportamento alimentar. Sugere-se que, estes marsupiais busquem instintivamente locais mais seguros para se alimentarem, visto que a maior concentração de plantas de *O. monacantha* ocorre em áreas mais abertas, na vegetação rasteira, próximas da faixa de praia e nos costões rochosos; portanto, ambientes mais suscetíveis a predadores. As vantagens esperadas para *O. monacantha* seriam a dispersão das sementes, a multiplicação clonal, o transporte para locais mais distantes (colonização) e a quebra da dormência das sementes (endozoocoria). Corroborando esta hipótese, Mandujano *et al.* (1997) relatam que, o comportamento alimentar do frugívoro pode interferir diretamente na reprodução sexuada de *Opuntia rastrera* F.A.C. Weber, por meio da colonização de locais distantes e aumento da variabilidade genética da população. Estes autores descobriram que, no deserto de Chihuahua (EUA e México), os cervos são dispersores mais eficientes do que coiotes, isto porque durante o processo de ingestão e digestão dos frutos eles não afetam a viabilidade da semente e depositam um pequeno número de sementes por excremento, aumentando o número de locais de deposição das sementes.

O processo de dispersão via hidrocooria marítima ainda não havia sido relatado para a família Cactaceae, sendo desconhecida uma hipótese para explicar os mecanismos evolutivos envolvidos por *O. monacantha* nesta dinâmica dispersiva. As invasões marinhas (“overwash”), que ocorrem junto às ressacas causadas pela passagem de tempestades sobre o Oceano Atlântico, possuem um papel primordial nos padrões de remoção de indivíduos ou partes de *O. monacantha* e na sua posterior deposição nas praias. Castellani & Santos (2005), em estudo sobre a invasão do mar em praias da Ilha de Santa Catarina, inclusive na praia da Galheta, sugerem para *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. BR.

(Convolvulaceae) uma avaliação mais integrada da dinâmica de ocupação das populações desta espécie. Estes autores atentam que, devido aos constantes riscos de destruição e reconstrução de seus habitats, que podem gerar ciclos de remoção e re-colonização populacional, a dispersão marinha garante a colonização de novas áreas. A invasão marinha pode, também, reduzir o vigor reprodutivo pela remoção dos ramos reprodutivos, interferir no estabelecimento das sementes e juvenis por meio do aumento da salinidade e a certos graus de soterramento (Castellani & Santos, 2005).

Os cladódios e frutos de *O. monacantha* podem permanecer viáveis na água do mar por mais de duas semanas. Somado a isso, a dormência prolongada das sementes pode, a longo prazo, garantir o sucesso germinativo e o de estabelecimento da espécie. A capacidade de flutuação apresentada por cladódios e frutos de *O. monacantha* e a tolerância que apresenta pela água do mar indica uma dispersão marinha destes propágulos a longas distâncias. Ainda que não haja uma explicação coerente, que associe uma adaptação na morfologia e fisiologia de cladódios e frutos à dispersão hidrocoórica, as modificações adquiridas na morfologia das opúntias (como por exemplo, a reserva de recursos e proteção) aos ambientes áridos onde habitam, poderiam estar indiretamente ligadas aos processos de dispersão via flutuação. Segundo Hills (2001), cladódios e frutos são protegidos por uma grossa camada de cutina que os protege de fungos, bactérias e da alta incidência luminosa, e por tecidos internos constituídos por grandes células mucilaginosas que podem reter água; nestas células pode haver, também, a retenção de maiores quantidades de O₂ e CO₂, o que poderia favorecer a sobrevivência e flutuação de cladódios e frutos durante o período em que permanecem na água do mar.

O enraizamento e brotação vegetativa originados pelas aréolas presentes em cladódios e epidermes de frutos de *O. monacantha*, podem vir, a curto prazo, garantir uma maior chance de colonização e estabelecimento de novas populações desta espécie. Porém, os acompanhamentos e avaliações realizados em diferentes períodos, após a primeira invasão marinha, demonstraram que

grande parte dos cladódios e frutos inicialmente estabelecidos, foram novamente removidos pelo mar. Possivelmente, estas estruturas foram carregadas pelas correntes marinhas e re-depositadas em outros locais na mesma praia ou até mesmo em outras praias, já que possuem capacidade de flutuação e tolerância à água do mar.

Os frutos e sementes de *O. monacantha* são consumidos por apenas uma espécie de mamífero (*D. aurita*) na área estudada; sendo responsável pela dispersão endozoocórica porém, também participa da multiplicação clonal da espécie, por intermédio do deslocamento dos frutos, que possuem capacidade de brotação vegetativa, até áreas específicas de alimentação.

As invasões marinhas causam a remoção e re-deposição de plantas de *O. monacantha* e partes destas nas áreas estudadas. A capacidade de flutuação e tolerância à água do mar que os cladódios e frutos de *O. monacantha* possuem, demonstram que, a espécie, também, se dispersa via hidroocoria marítima.

Capítulo VII

Considerações finais

A sobreposição constante de fenofases vegetativas e reprodutivas que *Opuntia monacantha* apresentou ao longo dos anos de estudo indica que a espécie mantém um padrão fenológico assincrônico; revela, assim, uma possível estratégia evolutiva de adequação ao tipo de ambiente litorâneo, à polinização das flores, herbivoria e dispersão de frutos e sementes e conseqüente resiliência de suas populações.

As áreas de restingas estudadas foram constantemente perturbadas pela invasão marinha, o que ocasionou a remoção de dunas frontais. Este fato gerou a perda de plantas inteiras de *O. monacantha*, influenciando na sua dinâmica regenerativa. Somado a isso, *O. monacantha* ainda encontra no ambiente de restinga fatores adversos, como ventos marítimos fortes, alta incidência luminosa e solo arenoso com alto teor de salinidade. Desta forma, estudos que visem avaliar a importância de *O. monacantha* como espécie fundamental à estabilidade de dunas e à manutenção da fauna polinizadora e dispersora devem ser altamente considerados, afim de subsidiar propostas de conservação de *O. monacantha*, das espécies associadas e das próprias restingas.

A morfologia das flores e a biologia floral de *O. monacantha* estão dentro do esperado para espécies com a síndrome de polinização por abelhas, o que a enquadra como uma espécie melitófila. Isto indica a importância desta cactácea como espécie provedora de recursos florais (pólen) à entomofauna associada, a qual é praticamente composta por abelhas nativas. A constatação da presença de abelhas oligoléticas coletando apenas pólen nas flores de *O. monacantha*, durante todo o período de floração, demonstra uma importante relação mutualística entre estas duas espécies. Tal associação, entre *O. monacantha* e abelhas fêmeas de *C. isabellae*, aponta para uma dependência destas abelhas pelo pólen e das flores pelas abelhas à sua fertilização.

O sistema reprodutivo misto de *O. monacantha* é representado sexuadamente pela xenogamia e autogamia e assexuadamente pela multiplicação clonal. Desta forma, a produção massiva de frutos e o grande número de sementes formadas por meio da polinização cruzada sugerem, a longo prazo, o incremento na diversidade genética das populações da espécie. Corroborando esta afirmativa, a baixa germinação de sementes

no campo e a ausência de plântulas nas áreas estudadas indicam que a espécie se utiliza da formação de bancos de sementes para garantir a manutenção das suas populações. A alta capacidade de enraizamento e brotação das aréolas presentes nos cladódios e epidermes dos frutos contribui na multiplicação clonal e na formação de grandes agrupamentos, facilitando a colonização e manutenção das populações da espécie. Contudo, esta estratégia reprodutiva pode vir a diminuir a variabilidade genética nas populações da espécie, aumentando o número de homozigotos e ocasionando o favorecimento da endogamia.

A herbivoria pelas larvas de *C. cactorum* sobre *O. monacantha* gera uma considerável perda para o sistema reprodutivo sexual a curto prazo, visto que os cladódios terminais são mais ativos apenas durante um ciclo reprodutivo. Contudo, a espécie, a longo prazo, pode se beneficiar da herbivoria, pois, logo após o ataque, a mesma responde de forma positiva, investindo, substancialmente, na formação de brotos, os quais não são herbivorados, e que se tornaram reprodutivos ainda no mesmo ano. Tal interação, entre *C. cactorum* e *O. monacantha*, reflete um equilíbrio mutualístico e uma complexa relação entre os ciclos reprodutivos destas espécies.

Os diferentes modos de dispersão e multiplicação caracterizados, neste estudo, para *O. monacantha*, indicam que a colonização de novas áreas é favorecida a curto prazo pela perpetuação clonal e a longo prazo pela formação de bancos de sementes de longa duração. A endozoocoria favorece num primeiro momento, a dispersão clonal via restos de frutos (pedicelos) e, num segundo momento, a dispersão sexual via sementes. A hidrocoria marítima deve possuir grande importância no fluxo gênico dentro e entre populações da espécie, pois o transporte de cladódios, frutos e sementes, possivelmente, deve atingir grandes distâncias por meio das correntes marinhas. Logo, sugere-se que os efeitos da autocompatibilidade e reprodução clonal da espécie podem, desta forma, estar sendo reduzidos.

Estudos que visem levantar dados sobre a distribuição demográfica, densidade e estrutura genética de populações de *O. monacantha* poderão contribuir substancialmente na compreensão da dinâmica populacional da espécie, sendo fundamentais para sua conservação.

Referências bibliográficas

- ABRAHAMSON, W. G. 1980. Demography and vegetative reproduction. *In: Demography and evolution in plant populations* (Solbrig O. T., ed.). Oxford, Blackwell. p. 89-106.
- BARBERA, G., INGLESE, P., La MANTIA, T. 1994. Seed content and fruit characteristics in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Miller). **Scientia Horticulturae** **58**:161–165.
- BERTIN, I. R. Pollination biology. 1989. *In: Plant-animal interactions* (Warren, G. A., eds). New York, USA, McGraw-Hill Book Company. p. 23-83.
- BRAY, D. F. 1993. A comparison of HMDS, Peldri II and critical point drying methods for SEM of biological specimens. **Microscopy Research and Technique** **26**: 489-495.
- BRUMMITT, R. K; POWWEL, C. E. 1992. Authors of plants names. Kew: Royal Botanic Gardens, U.K.
- BRUTSCH, M. O.; ZIMMERMANN, H. G. 2001. Controle e utilização das *Opuntia* selvagens. *In: Agroecologia, cultivo e usos da palma-forrageira* (FAO/SEBRAE, eds). João Pessoa, Brasil, SEBRAE. p.158-162.
- BULLOCK, S. H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest. **Biotropica** **17**:287-301.
- CASAS, A.; VALIENTE-BANUET, A.; ROJAS-MARTÍNEZ, A.; VILÁ, P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. **American Journal of Botany** **86**(4): 534–542.
- CASTELLANI, T. T.; SANTOS, F. A. M. dos. 2005. Abundância de ramos reprodutivos e produção de sementes em populações de *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br. na Ilha de Santa Catarina, Brasil **Acta Botanica Brasilica** **19**(2): 251-264.
- CASTRO, E. R. de; GALETTI, M. 2004. Frugivoria e dispersão de sementes pelo lagarto Teiú *Tupinambis merianae* (Reptilia: Teiidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** **44**(6): 91-97.
- CAVALLARI, M. M. **Estrutura genética de populações de *Encholorium* (Bromeliaceae) e implicações para sua conservação.** 2004. 92p. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2004.

- CECCA – Centro de Estudos Cultura e Cidadania. 1997. **Uma cidade numa ilha**. Florianópolis, Santa Catarina, Editora Insular. 248 p.
- COELHO, P. C. & BARBOSA, A. A. A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Mull. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. **Acta Botanica Brasilica** **18**(3): 481-489.
- COLAÇO, M. A. S.; FONSECA, R. B. S.; LAMBERT, S. M.; COSTA, C. B. N.; MACHADO, C. G.; BORBA, E. L. 2006. Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **29**(2): 239-249.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review Ecology and Systematics** **27**: 305-335.
- CORLETT, R. T.; LUCAS, P. W. 1990. Alternative seed-handling strategies in primates: seed-spitting by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). **Oecologia** **82**: 166-171.
- COSTA, J. A. S.; M. RAMALHO. 2001. Ecologia da polinização em ambiente de duna tropical (APA do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil). **Sitientibus Série Ciências Biológicas** **1**(2): 141-153.
- CREPET, W. L. 1983. The role of pollination in the evolution of the angiosperms. *In*: **Pollination biology** (Real, L., ed.). Orlando, Academic Press. p. 29-50.
- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. **Evolution** **31**: 32-36.
- CASTILLO, R. F.; GONZÁLEZ, E. M. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). **Agrociencia** **71**: 185–196.
- DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ, L. E.; MORALES-MÁVIL, J. E.; ALBA-LANDA, J. 2006. Germinación de semillas de *Ficus insipida* (Moraceae) defecadas por tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y monos araña (*Atteles geoffroyi*). **International Journal of Tropical Biology** **54**(2): 387-394.
- EVANS, L. S.; IMSON, G. J.; KIM, J. E. 2004. Relationships between numbers of stem segments on longest stems, retention of terminal stem segments and of establishment and detached terminal stem segment for 25 species of *Cylindropuntia* and *Opuntia* (Cactaceae). **Journal of the Torrey Botanical Society** **13**(13): 195-203.

- FAEGRI, K.; van der PIJL, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. New York, USA, Pergamon Press. 291 p.
- FALKENBERG, D. B. 1999. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, sul do Brasil. Florianópolis: **Insula** **28**: 1-30.
- FLORES-FLORES, V.; TAKELENBURG, A. 2001. Produção de corante Dacti (*Dactylopius coccus* Costa). In: **Agroecologia, cultivo e usos da palma-forrageira** (FAO/SEBRAE eds). João Pessoa, Brasil, SEBRAE. p. 169-186.
- FOXCROFT, L. C.; HOFFMANN, J. H.; VILJOEN, J. J.; KOTZE, J. J. 2007. Factors influencing the distribution of *Cactoblastis cactorum*, a biological control agent of *Opuntia stricta* in Kruger National Park, South Africa. **South African Journal of Botany** **73**: 113–117.
- GALEN, C.; PLOWRIGH, R. C. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptive. **Canadian Journal of Botanic** **65**: 11-107.
- GENTRY, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoneaeceae. **Biotropica** **6**(1): 64-68.
- GOTTSBERGER, G.; CAMARGO, J. M. F.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. A bee-pollinated tropical community: the beach vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. **Botanische Jahrbücher für Systematik** **109**(4): 469-500.
- GRAIPEL, E. M.; CHEREM, J. J.; XIMENEZ, A. 2001. Mamíferos terrestres não voadores da Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. **Biotemas** **14**(2): 109-140.
- GRAIPEL, E. M.; CHEREM, J. J.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A.; GLOCK, L. 2006. Dinâmica populacional de marsupiais e roedores no Parque Municipal da Lagoa do Peri, Ilha de Santa Catarina, Sul do Brasil. **Mastozoología Neotropical** **13**(1): 31-49.
- GRANT, V.; HURD, P. D. 1979. Pollinations of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. **Plant Systematics and Evolution** **132**: 321-325.
- GRANT, V.; CONNELL, W. A. 1979. The association between *Carpophilus* beetles and cactus flowers. **Plant Systematics and Evolution** **133**: 99–102.
- GRANT, V.; GRANT, K. A.; HURD, P.D. 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. **Plant Systematics and Evolution** **132**: 313–320.

- GRANT, B. R.; GRANT, P. R. 1981. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on the Galapagos. **Oecologia** **49**:179–187.
- GRIFFITH, P. M. 2004. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. **American Journal of Botany** **91**(11): 1915–1921.
- HABECK, D.H. ; BENNETT, F. D. 2002. **Cactus Moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg)**. Disponível em < <http://edis.ifas.ufl.edu/IN213>> acesso em 18 de fevereiro de 2005.
- HARPER, J.L., 1977. **Population biology of plants**. London, Academic Press. 881p.
- HAWORTH, H.A. 1819. Supplementum plantarum succulentarum: 81. Disponível em <http://www.botanicus.org> [acesso em 05/11/2008].
- HERRMANN, M. L. P. **Aspectos ambientais dos entornos da porção central da Ilha de Santa Catarina**. Florianópolis, 1989. 228f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina. 1989.
- HILLS. F. S. 2001. Anatomia e morfologia. *In: Agroecologia, cultivo e usos da palmeira forrageira* (FAO/SEBRAE, eds). João Pessoa, Brasil, SEBRAE. p. 28-35.
- HOFFMANN, J. H.; MORAN, V. C.; ZELLER, D. A. 1998. Evaluation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Phycitidae) as a biological control agent of *Opuntia stricta* (Cactaceae) in the Kruger National Park, South Africa. **Biological Control** **12**: 20–24.
- IBARRA-CERDENÁ, C.; IÑIGUEZ-DÁ VALOS, L. I.; CORDERO, V.S. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. **American Journal of Botany** **92**(3): 503–509.
- JANZEN, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. **Evolution** **23**: 1-27.
- JANZEN, D.H. 1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. **Ecology** **52**: 964-979.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. **American Naturalist** **129**: 657–677.

- JORDANO, P.; SCHUPP, E. W. 2000. Determinants of seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs** **70**: 591-615.
- KEVAN, P. G.; BAKER, H. G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. **Annual Review Entomology** **28**: 407-453.
- KITAJIMA, E. W.; LEITE, B. 1999. **Curso introdutório de microscopia eletrônica de varredura**. 2.ed. Piracicaba: ESALQ, Núcleo de Apoio à Pesquisa/Microscopia Eletrônica Aplicada à Pesquisa Agropecuária. 46p.
- KÖPPEN, W. 1948. **Climatologia**. México - Buenos Aires, Ed. Fondo de Cultura Económica. 478p.
- KREBS, C.J. 1972. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. New York, USA, Harper & Row Publishers. 694 p.
- LENZI, M.; ORTH, A. I.; LAROCCA, S. 2003. Associação das abelhas silvestres (Hym., Apoidea) visitantes das flores de *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae), na Ilha de Santa Catarina (sul do Brasil). **Acta Biologica Paranaense** **32**(1, 2, 3, 4): 107-127.
- LENZI, M.; SOARES, J.; ORTH, A. I. 2006. Herbivoria de *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae) por *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) em restingas da Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. **Biotemas** **19**(3): 35-44.
- LOBOS, E.; CORNELLI, J. O. 1997. Observations on *Cactoblastis cactorum* (Berg) as a pest of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) in Argentina with suggestions on possible control methods. **Journal Professional Association for Cactus Development** **2**: 97-102.
- LÜTTGE, U.; SCARANO, F.R. 2004. Ecophysiology. **Revista Brasileira de Botânica** **27**(1): 1-10.
- MANDUJANO, M. C., MONTAÑA, C.; EGUIART, E. L. E. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? **American Journal of Botany** **83**: 63-70.
- MANDUJANO, M. C.; GOLUBOV, J.; MONTAÑA, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. **Journal of Arid Environments** **36**: 259-266.

- MANDUJANO, M. C. GOLUBOV, J., MONTAÑA, C., MAUSETH, J. D.; PLEMONS-RODRIGUEZ, B. J. 1998a. Evolution of extreme xenomorphic characters in woody: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. **American Journal of Botany** **85**: 209-218.
- MANDUJANO, M. C.; MONTAÑA, C.; MÉNDEZ, I.; GOLUBOV, J. 1998b. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. **Journal of Ecology** **86**: 911-921.
- McFARLAND, J. D; KEVAN, P. G.; LANE, M.A. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. **Canadian Journal of Botany** **67**: 24-28.
- MELLO, M. O.; SILVA FILHO, M. C. 2002. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. **Brazilian Journal of Plant Physiology** **14**(2): 71-81.
- MOLINA-FREANER, M. F.; TAPIA, R. C. 2005. Clonal diversity and allelic relationship between two closely related species of columnar cacti from the Sonoran Desert: *Stenocereus eruca* an *Stenocereus gummosus*. **International Journal of Plant Sciences** **166**(2): 257-264.
- MONDRAGÓN-JACOBO, C.; PIMIENTA-BARRIOS, E. 2001. Multiplicação. *In*: **Agroecologia, cultivo e usos da palma-forrageira** (FAO/SEBRAE, eds.). João Pessoa, Paraíba, Brasil, SEBRAE. p. 65-71.
- MONTIEL, S.; MONTAÑA, C. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. **Plant Ecology** **146**: 221–229.
- MONTIEL, S.; MONTAÑA, C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats fro the Chihuahuan Desert. **Plant Ecology** **166**: 241-248.
- NASSAR, J. M.; HAMRICK, J. L.; FLEMING. T. H. 2002. Allozyme diversity and genetic structure of the leafy cactus (*Pereskia guamacho* [Cactaceae]). **The Journal of Heredity** **93**(3): 193-200.
- NAVA, C. R.; LÓPEZ, J. J.; GASTO, G. E. J. 1981. Dinámica poblacional del ecosistema natural de *Opuntia streptacantha* Lemaire. **Boletín da Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro** **7**(5): 219-271.

- NEGRÓN-ORTIZ, V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low? **Sex Plant Reproduction 11**: 208–212.
- NERD, A.; MIZRAHI, Y. 1995. Reproductive biology. *In: Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear* (Barbera, G.; Inglese, P.; Pimienta, B. E.; Arias, J. E. de, eds.). Rome, FAO. p. 49–58.
- NERD, A. MIZRAHI, Y. 1997. Reproductive biology of cactus fruit crops. **Horticultural Reviews 18**: 321-347.
- NERD, A.; MIZRAHI, Y. 2001. Biologia reprodutiva. *In: Agroecologia, cultivo e usos da palma-forrageira* (FAO/SEBRAE, eds.). João Pessoa, Paraíba, Brasil, SEBRAE. p. 49-57.
- ODUM, E. P. 1988. **Ecologia**. Editora Guanabara Koogan S. A, Rio de Janeiro, Brasil. 434 p.
- OLIVEIRA, P. S.; RICO GRAY, V.; DÍAZ CASTELAZO, C.; CASTILLO GUEVARA, C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). **Functional Ecology 13**: 623-631.
- OSBORN, M. M.; KEVAN P. G.; LANE, M. A. 1988. Pollination biology in *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. **Plant Systematics and Evolution 159**: 85-94.
- PASSOS, F. C.; SILVA, WESLEY R.; PEDRO, W. A. ; BONIN, M. R. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia 20** (3): 511–517
- PASSOS, F. C.; GRACIOLLI, G. 2004. Observações da dieta de *Artibeus lituratus* (Olfers) (Chiroptera, Phyllostomidae) em duas áreas do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia 21** (3): 487–489.
- PEDRONI, F. & SANCHES, M. 1997. Dispersão de sementes de *Pereskia aculeata* Muller (Cactaceae) num fragmento florestal no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia 57**(3): 479-486.

- PERSSON, H. A.; GUSTAVSSON, B. A. 2001. The extent of clonality and genetic diversity in lingoberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) revealed by RAPDs and leaf-shape analysis. **Molecular Ecology** **10**: 1385-1397.
- PETRI, J. L.; PASQUAL, M.; PELLEGRIN, M. 1976. Estudo da quantidade de pólen em diversos cultivares de macieira (*Malus* sp.). **Anais do III Congresso Brasileiro de Fruticultura, Vol. II**, Campinas, Brasil. p. 467-471.
- PIMIENTA-BARRIOS, E. 1994. Prickly pear (*Opuntia* spp.), a valuable crop for the semi arid lands of Mexico. **Journal of Arid Environments** **28**: 1-11.
- PIMIENTA-BARRIOS, E.; MUÑOZ-URIAZ, A. 2001. Domesticação das opúntias e variedades cultivadas. In: **Agroecologia, cultivo e usos da palma-forrageira** (FAO/SEBRAE, eds.). João Pessoa, Paraíba, Brasil, SEBRAE. p. 61-64.
- POPHOF, B.; STANGE, G.; ABRELL, L. 2005. Volatile organic compounds as signals in a plant–herbivore system: electrophysiological responses in olfactory sensilla of the moth *Cactoblastis cactorum*. **Chemical Senses** **30**: 51–68.
- POTTER, R. L.; PETERSEN, J. L.; UECKERT, D. N. 1984. Germination responses of *Opuntia* species to temperature, scarification and other seed treatments. **Weed Science** **32**: 106-110.
- PRICE, P. W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. **Oikos** **62**(2): 244–251.
- REBMAN, J. P.; PINKAVA, D. J. 2001. *Opuntia* cacti of North America - an overview. **Flower Entomology** **84**: 474–483.
- REINHARDT, C. F.; ROSSOUW, L.; THATCHER, L.; LOTTER, W. D. 1999. Seed germination of *Opuntia stricta*: implications for management strategies in the Kruger National Park. **South African Journal of Botany** **65**(4): 295-298.
- REYES-AGÜERO, J. A.; AGUIRRE, R. J. R.; VALIENTE-BANUET A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. **Journal of Arid Environments** **64**: 549-585.
- RICHARDS, A.J. 1997. **Plant breeding systems**. Londres, Chapman & Hall. 544p.
- RIZZINI, C. 1987. Cactáceas: Os segredos da sobrevivência. **Ciência Hoje** **30**: 30-39.

- ROBERTSON, H. G.; HOFFMANN, J. H. 1989. Mortality and life-tables of *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae) compared on two host-plant species. **Bulletin of Entomological Research** **79**: 7-17.
- ROGALSKI, J. M. 2007. **Biologia da conservação da reófito *Dyckia breviflora* Baker (Bromeliaceae), Rio Itajaí-Açú, SC**. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Recursos Genéticos Vegetais, 86f. Florianópolis.
- ROUBIK, D. W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York, USA, Cambridge, University Press. 524 p.
- SCARANO, F. R.; DUARTE, H. M.; RIBEIRO, K. T.; RODRIGUES, P. J. F. P.; BARCELLOS, E. M. B.; FRANCO, A. C.; BRULFERT, J.; DELÉENS, E.; LÜTTGE, U. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society** **136**: 345-364.
- SCHEINVAR, L. 1985. **Cactáceas**. Flora Ilustrada Catarinense. (Reitz, R., ed.). Itajaí, Brasil, Herbário Barbosa Rodrigues. 384p.
- SCHERER, A.; MARASCHIN-SILVA, F.; BAPTISTA, L. R. M. 2005. Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de Restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **19**(4): 717-726.
- SCHLINDWEIN, C. 1995. Melittophilous plants, their pollen and flower visiting bees in southern Brazil. Cactaceae. **Biociências** **3**(2): 35-71.
- SCHLINDWEIN, C.; WITTMANN, D. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. **Plant Systematics and Evolution** **204**: 179-193.
- SCHLINDWEIN, C. 2004. Are oligolectic bees always the most effective pollinator? *In*: **Solitary bees. Conservation, rearing and management for pollination**. (Freitas, B.M.; Pereira, J.Q.P., eds). p. 231-240.
- SCHERER, A.; MARASCHIN-SILVA, F.; BAPTISTA L.R. de M. 2007. Padrões de interações mutualísticas entre espécies arbóreas e aves frugívoras em uma comunidade de Restinga no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. **Acta Botânica Brasilica** **21**(1): 203-212.

- SIQUEIRA-FILHO, J. A.; MACHADO, I. C. S. 2001. Biologia reprodutiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 15(3): 427-443.
- SILVA, F. O. da; VIANA, B. F.; PIGOZZO, C. M. 2007. Floração, produção de néctar e abelhas visitantes de *Eriope blanchetii* (Lamiaceae) em dunas costeiras, Nordeste do Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** 97(1): 87-95.
- SILVA, W. R. 1988. Ornitorcoria em *Cereus peruvianus* na Serra do Japi, Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia** 48(2): 381-389.
- SILVA-SOUZA, D. A.; LENZI, M.; ORTH, A. I. 2004. Contribuição à ecologia da polinização de *Tabebuia pulcherrima* Sandw. (Bignoniaceae) em área de restinga, no sul de Santa Catarina. **Biotemas** 17(2): 47-66.
- SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY, V. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **Bradleya** 21: 39-48.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. 2005. **Botânica Sistemática. Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II.** Nova Odessa, SP, Instituto Plantarum. 640 p.
- STILING, P. D. 1996. **Ecology: theories and applications.** New Jersey, USA, Prentice Hall Inc., Upper Saddle River. 539 p.
- SUDZUKI HILLS, F. S. 2001. Anatomia e morfologia. *In: Agroecologia, cultivo e usos da palma-forrageira* (FAO/SEBRAE, eds.). João Pessoa, Paraíba, Brasil, SEBRAE. p. 28-35.
- TAYLOR, N.; ZAPPI, D. 2004. **Cacti of Eastern Brazil.** Kew, England, Royal Botanic Gardens. p. 190-192.
- VARGAS, M. M. C.; GONZÁLEZ, E. M. 1992. Habitat heterogeneity and seed dispersal of *Opuntia streptacantha* in nopaleras of central Mexico. **Southwestern Naturalist** 37: 379-385.
- VILÁ, M.; GIMENO, I. 2003. Seed predation of two alien *Opuntia* species invading Mediterranean communities. **Plant Ecology** 167: 1-8.

- YANAGIZAWA, Y. A. N. P.; FIDALGO, A. O.; MAIMONI-RODELLA, R. C. S. 2000. Herbivoria em capítulos de picão-preto e sua relação com o tamanho e o grau de agrupamento das plantas. **Planta Daninha** **18**: 135-142.
- WEISS, J.; NERD, A.; MIZRAHI, Y. 1993. Vegetative parthenocarpy in the cactus pear *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. **Annals of Botany** **72**: 521-526.
- WESSELS, A. B., SWART, E. 1990. Morphogenesis of the reproductive bud and fruit of the prickly pear (*Opuntia ficus indica* (L.) Mill. cv. Morado). **Acta Horticulture** **275**: 245–253.
- W3 TROPICOS. Disponível em <http://www.tropicos.org> [Acesso em 24/10/2008].
- ZAPATA, T. R. & ARROYO, M. T. K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica** **10**: 221-230.
- ZIMMERMANN, H. G.; SANDI, Y.; CUEN, M. P.; GOLUVOB, J.; SOBERÓN, J.; SARUKHÁN, J. K. 2000. *Cactoblastis cactorum*, una nueva plaga de muy alto riesgo para las *Opuntia* de México. **Biodiversitas** **6**(33): 15-30.
- ZORTÉA, M. & A.G. CHIARELLO. 1994. Observations on the big fruit-eating bat, *Artibeus lituratus*, in an Urban Reserve of South-east Brazil. **Mammalia** **58**(4): 665-670.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)