

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de **24/08/2024**.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências
Câmpus do Litoral Paulista



MORFO-ANATOMIA FLORAL E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE
Selenicereus setaceus (Salm-Dyck) Berger (CACTACEAE) EM SÃO
THOMÉ DAS LETRAS, MINAS GERAIS, BRASIL

PAULO DE SALLES PENTEADO SAMPAIO

SÃO VICENTE-SP
2022

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

MORFO-ANATOMIA FLORAL E BIOLOGIA REPRODUTIVA DE
Selenicereus setaceus (Salm-Dyck) Berger (CACTACEAE) EM SÃO
THOMÉ DAS LETRAS, MINAS GERAIS, BRASIL

PAULO DE SALLES PENTEADO SAMPAIO
ODAIR JOSÉ GARCIA DE ALMEIDA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus do Litoral Paulista, UNESP, para
obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-
Graduação em Biodiversidade de Ambientes
Costeiros.

SÃO VICENTE – SP
2022

S192m	Sampaio, Paulo Salles Penteado Morfo-anatomia floral e biologia reprodutiva de <i>Selenicereus setaceus</i> (Salm-Dyck) Berger (Cactaceae) em São Thomé das Letras, Minas Gerais, Brasil / Paulo Salles Penteado Sampaio. -- São Vicente, 2022 124 p. : il., tabs., fotos Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente Orientador: Odair Jose Garcia Almeida 1. Biologia reprodutiva. 2. Hylocereeae. 3. <i>Manduca rustica</i>. 4. <i>Selenicereus setaceus</i>. 5. ontogenia. I. Título.
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, São Vicente. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Resumo

Cactos epífitos, hemiepífitos e escandentes compreendem cerca de 10% do total de espécies de Cactaceae e são o grupo menos estudado nesta família, sendo que a flor das cactáceas apresenta características estruturais importantes para compreender a taxonomia e filogenia da família. A evolução de um hipanto de origem receptacular levou a possibilidade do desenvolvimento de um tubo floral longo nos grupos mais derivados, uma inovação chave que permitiu uma maior diversidade de polinizadores. Estudos sobre a biologia reprodutiva, morfologia, anatomia e ontogenia floral de *Selenicereus* são escassos e a maioria deles tem um viés agrícola, com foco nas pitaias comerciais, nenhum deles abordando o *Selenicereus setaceus*, o que limita o entendimento da diversidade morfológica das estruturas florais, bem como a evolução destas não somente no gênero *Selenicereus* como em Cactaceae. Assim, o objetivo desta tese foi descrever a morfologia, ontogenia e anatomia floral do cacto epífito/escandente *Selenicereus setaceus*, utilizando técnicas tradicionais de histologia vegetal e compreender, também, a biologia reprodutiva desta espécie estudando seu ciclo floral, fenologia reprodutiva, produção de néctar, visitantes florais, polinizadores potenciais e seu sistema reprodutivo. Experimentos com métodos de exclusão foram realizados para monitorar o sucesso reprodutivo e determinar quais visitantes florais eram polinizadores potenciais e tratamentos de polinização foram realizados para determinar seu sistema reprodutivo. A morfologia floral do *S. setaceus* segue o padrão da Tribo Hylocereeae, gênero *Selenicereus* e também está de acordo com o padrão morfológico para flores de Cactaceae esfingófilas. O ovário é sincárpico unilocular, apresenta uma epiderme interna com tricomas, os funículos são ramificados com um tronco central ligado a placenta portando óvulos circinótopos, bitegmentados, em número médio de 2.763 óvulos. O androceu apresenta cerca de 390 estames com anteras bitecas, basifixas com quatro sacos polínicos apresentando muitos grãos de pólen por flor com uma média de 521.690 grãos apresentados em mônades, grandes (86-96,3 μm), 3 colpados com exina espinulosa e perfurada. O néctar floral é produzido em uma câmara nectarífera onde o néctar é produzido e acumulado em uma região localizada acima do ovário, expandida e alongada ocupando grande extensão no tubo floral, sendo do tipo difusa. A ontogenia mostrou que os primórdios de androceu e gineceu surgem já nos primeiros estágios do desenvolvimento do botão floral; em um mesmo eixo num plano horizontal, sendo que o androceu possui um padrão centrífugo de desenvolvimento e o gineceu apresentando somente uma cavidade e primórdios de carpelos já unidas neste estágio de desenvolvimento inicial; comprovando então uma fusão congenital e não ontogenética. A formação do tubo floral com a cavidade nectarífera em seu interior e o crescimento em extensão destas

estruturas só ocorre faltando metade do tempo para a antese; os tricomas da epiderme nectarífera se apresentam desenvolvidos somente na pre-antese faltando dois dias para a antese; já os tricomas do canal estilar e lobos do estigma estão bem desenvolvidos faltando 10 dias para a antese. O botão floral leva 41 dias para atingir a antese e a maturação dos frutos 63 dias. Os horários de início da antese ocorrem por volta das 16h, 2h antes do pôr do sol, e a flor está totalmente aberta por volta das 20h30, com 30 cm de comprimento e 29 cm de diâmetro e o término da antese ocorre por volta das 11h. O néctar apresentou uma concentração média de soluto de 28,3% e volume médio de 133 μ L. As abelhas *Apis mellifera* foram os visitantes mais frequentes e os principais polinizadores das flores de *S. setaceus*, principalmente no período entre 05h00-06h00 quando foi observada a maior frequência e número de visitas; sendo que os visitantes noturnos foram muito escassos, com apenas uma visita registrada para a mariposa *Manduca rustica*, outro polinizador potencial. A polinização natural teve alta taxa de frutificação (89,8%); a população estudada é autocompatível; e frutifica através de autopolinização manual e espontânea que ocorre através do contato físico entre as anteras e os lobos do estigma durante o fechamento das flores. Este estudo comprovou que o *Selenicereus setaceus* apesar de se enquadrar na síndrome da esfingofilia com uma flor fenotipicamente especializada, possui uma polinização natural ocorrendo, principalmente, pela extensão da antese floral até às 11h do dia seguinte e visitação diurna realizada por *Apis mellifera*, além da autopolinização espontânea. A população do *S. setaceus* está mudando seu sistema de polinização devido à escassez do polinizador noturno e apresentando um sistema de polinização generalista com diferentes mecanismos de transporte de pólen, ou seja, a autopolinização e a polinização cruzada realizada pelas abelhas, a autopolinização e a polinização cruzada por mariposas e a autopolinização espontânea estão garantindo a produção de frutos e sementes no *S. setaceus* em São Thomé das Letras.

A autopolinização espontânea ou realizada pelas *Apis mellifera* é uma garantia para a segurança reprodutiva e manutenção da espécie no local de estudo, como indicado pela baixa taxa de fertilização dos óvulos disponíveis nas flores fenotipicamente especializadas, devido à raridade local da mariposa esfingídea.

Palavras-chave

Selenicereus setaceus, Cactaceae, sistema reprodutivo, visitantes florais diurnos, Hylocereae, antese noturna, polinizador potencial, *Manduca rustica*, *Apis mellifera*, ontogenia, anatomia, morfologia.

Abstract

Epiphytic, hemiepiphytic and scandent cacti comprise about 10% of the total species of Cactaceae and are the least studied group in this family, the cactus flower presents important structural characteristics to understand the taxonomy and phylogeny of the family. The evolution of a hypanthium of receptacular origin led to the possibility of the development of a long floral tube in the more derived groups, a key innovation that allowed for a greater diversity of pollinators. Studies on the reproductive biology, morphology, anatomy and floral ontogeny of *Selenicereus* are scarce and most of them have an agricultural bias, focusing on commercial pitayas, none of them addressing *Selenicereus setaceus*, which limits the understanding of the morphological diversity of floral structures, as well as their evolution not only in the genus *Selenicereus* but also in Cactaceae. Thus, the objective of this thesis was to describe the morphology, ontogeny and floral anatomy of the epiphytic/scandent cactus *Selenicereus setaceus*, using traditional techniques of plant histology and also to understand the reproductive biology of this species by studying its floral cycle, reproductive phenology, nectar production, floral visitors, potential pollinators and their reproductive system. Experiments with exclusion methods were performed to monitor reproductive success and determine which floral visitors were potential pollinators, and pollination treatments were performed to determine their reproductive system. The floral morphology of *S. setaceus* follows the pattern of the Tribe Hylocereeae, genus *Selenicereus* and is also in accordance with the morphological pattern for sphingophilous Cactaceae flowers. The ovary is unilocular syncarpic, presents an internal epidermis with trichomes, the funiculi are branched with a central trunk connected to the placenta carrying circumscissile, bitegmic ovules, with an average number of 2,763 ovules. The androecium presents about 390 stamens with bitegmic anthers, basifixed with four pollen sacs presenting many pollen grains per flower with an average of 521,690 grains presented in monads, large (86-96.3 μm), 3 colpate with spinulose and perforated exine. The floral nectar is produced in a nectariferous chamber where the nectar is produced and accumulated in a region located above the ovary, expanded and elongated, occupying a large extension in the floral tube, being of the diffuse type.

Ontogeny showed that the beginnings of androecium and gynoecium appear in the first stages of flower bud development; on the same axis in a horizontal plane, with the androecium having a centrifugal pattern of development and the gynoecium presenting only one cavity and primordia of carpels already united at this early stage of development; thus proving a congenital and not ontogenetic fusion. The formation of the floral tube with the nectariferous cavity in its interior and the extension growth of these structures only occurs with half the

time for anthesis; the trichomes of the nectariferous epidermis are developed only in the pre-anthesis, with two days before the anthesis; on the other hand, the trichomes of the stylar canal and stigma lobes are well developed, 10 days before anthesis. The flower bud takes 41 days to reach anthesis and fruit maturation 63 days. Anthesis start times are around 4 pm, 2 hours before sunset, and the flower is fully open around 8h30 pm, 30 cm long and 29 cm in diameter, and anthesis ends around 11 am. The nectar had an average solute concentration of 28.3% and an average volume of 133 μ L. *Apis mellifera* bees were the most frequent visitors and the main pollinators of *S. setaceus* flowers, mainly in the period between 05h00-06h00 am, when the highest frequency and number of visits was observed; and nocturnal visitors were very scarce, with only one recorded visit for the *Manduca rustica* moth, another potential pollinator. Natural pollination had a high fruiting rate (89.8%); the population studied is self-compatible; and fruit through manual and spontaneous self-pollination that occurs through physical contact between the anthers and the stigma lobes during the closing of the flowers. This study proved that *Selenicereus setaceus*, despite being part of the sphingophilous syndrome with a phenotypically specialized flower, has a natural pollination occurring mainly by the extension of floral anthesis until 11:00 am the following day and daytime visitation by *Apis mellifera*, in addition to the spontaneous self-pollination. The population of *S. setaceus* is changing its pollination system due to the scarcity of the nocturnal pollinator and presenting a generalist pollination system with different pollen transport mechanisms, that is, self-pollination and cross-pollination performed by bees, self-pollination and cross-pollination by moths and spontaneous self-pollination are guaranteeing the production of fruits and seeds in São Thomé das Letras.

Spontaneous self-pollination or self-pollination by *Apis mellifera* is a guarantee for the reproductive safety and maintenance of the species at the study site, as indicated by the low fertilization rate of the eggs available in the phenotypically specialized flowers, due to the local rarity of the sphingid moth.

Keywords

Selenicereus setaceus, Cactaceae, breeding system, diurnal floral visitors, Hylocereae, nocturnal anthesis, potential pollinator, *Manduca rustica*, *Apis mellifera*, ontogeny, anatomy, morphology.

Para ver um mundo num grão de areia
e um céu numa flor silvestre.
Segure o infinito na palma da mão
e a eternidade em um instante.

William Blake

Dedicatória

Dedico este estudo, em primeiro lugar, a minha companheira desta vida Alexandra e minhas filhas Isabel e Julia que deram toda a estrutura física e emocional para que pudesse chegar ao final desta empreitada. Se não é fácil escrever uma tese, muito mais difícil é conviver com o doutorando e aguentar sua bipolaridade, ainda mais com dois anos de pandemia que dificultaram sobremaneira este processo!!! Obrigado por darem conta de tudo sozinhas na minha ausência durante as viagens de campo, trabalhos no laboratório e redação da tese. Na verdade, não conseguirei expressar por palavras toda minha gratidão!!! Amo muito vocês, além da vida.

A minha mãe Antonieta, minha irmã Patricia por tudo que representam para mim.

Ao meu tio Antonio e tia Silvia que não mediram esforços, desde que cheguei nesta querida cidade, e foram os responsáveis com conselhos e energia positiva, desde minha graduação, pela minha evolução nesta profissão e na realização deste sonho, que é a biologia e luta pelo respeito ao meio ambiente.

Ao meu pai Paulo por todos os ensinamentos com relação à dedicação no trabalho e aos valores de justiça e caráter. Aos meus irmãos Lucas e Luis Felipe.

A minha querida sogra Silvia, meus cunhados Guilherme, Fernando, Aline e meus sobrinhos Enzo, Caio e Livia.

Ao meu cunhado Coca e meus sobrinhos Rodrigo, Pedro, Juliana e Victória; minha sobrinha neta Antonella.

Ao Claudinho, Rô, Raissa, Livia, Valdete do Camping do Noel pelos ensinamentos, conselhos e positividade!!!

Ao Eduardo Agena que me ajudou bastante com coleta de dados quando não estava em campo.

Aos meus familiares queridos que não estão mais presentes neste plano, mas foram muito importantes para que eu chegasse até aqui, meus avós maternos Ludovico e Helena; minha avó paterna Zulmira, meu querido e inesquecível sogro Sr. Sandor; meus tios: Lu, Carlinhos, Fernando e Antonio Carlos. Onde quer que vocês estejam carregue sempre nas minhas lembranças e no meu coração suas imagens vivas.

Aos amigos e amigas queridos que também já seguiram a viagem da alma, em especial a Ana Brisola, Edson Kalió, Geni, Pastor, Luigi, Pedro Mestre, Andreia, Dona Maria, Vózinha.

Agradecimentos

Inúmeras pessoas colaboraram com sugestões, críticas, apoio e amizade, durante a realização deste estudo. A todas estas pessoas, expresso meus sinceros agradecimentos, em especial a:

Ao Erich pela companhia, pela ajuda em campo e coleta de dados preciosos quando não pude estar presente em campo, pelas inúmeras conversas, pelo apoio logístico e por aturar minha teimosia. Você foi muito essencial!!

Ao Valdeci e Pedro Gabriel pelo companheirismo e pela luta incessante pela preservação da natureza e dedicação ao projeto “Plantas de Thomé” com o inventário da flora de São Thomé das Letras, valeu guerreiros!!

Ao Jóia, Pousada e Camping da Inês e Lucas por abrirem suas casas para os estudos noturnos e diurnos da saborosa.

À Chica Rosa pelos ensinamentos sobre o mundo das plantas.

Ao Diego Gonzaga por sua grande paciência, pelos valiosos conselhos e sugestões nos momentos mais inusitados, colaboração com diversas bibliografias e o trabalho com MEV do grão de pólen da espécie deste estudo que somou bastante nesta pesquisa!!

A Adriana Rigueti pelo registro da mariposa na flor da planta deste estudo; foi essencial!!

Ao Dr. Felipe Duarte pelo suporte nas análises estatísticas que agregaram muito às discussões do trabalho.

Aos meus companheiros de laboratório Felipe, Isa, Evelin, Cainã, Veronica e Gi que deram suporte e me ajudaram imensamente com a anatomia, sem vocês este estudo não seria o mesmo, vocês foram fundamentais.

À Técnica Claudia por sua ajuda e ensinamentos no Laboratório LAMOVE.

Gostaria de agradecer a Emater, Departamento de Meio Ambiente e Mineração, Chocolateria e a Prefeitura de São Thomé das Letras pelo apoio logístico nas atividades de coleta de dados e materiais em campo.

Ao Laboratório de Morfologia Vegetal (LAMOVE) da UNESP-CLP, ao Herbário da Universidade Santa Cecília (HUSC- UNISANTA) e ao Laboratório de Microscopia Eletrônica de Invertebrados do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro por abrirem as portas e sua estrutura para a realização dos experimentos e análises.

Ao Dr Leandro por emprestar alguns dos equipamentos utilizados em campo.

A todos os funcionários da UNESP- São Vicente dos diferentes setores por todo suporte dado durante meu período na pós-graduação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq – Processo 423273/2018-3) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP – Processo 19634-3/2018); bolsas de pesquisas relacionadas ao projeto do orientador “Morfologia Floral de Cactos Epífitos da Mata Atlântica”.

E por último, mas não menos importante, o meu agradecimento a uma pessoa muito especial e essencial na minha carreira acadêmica e na condução e realização desta pesquisa; o Dr. Odair Almeida que, sempre com muita paciência e dedicação trouxe ensinamentos, conselhos, proporcionou inúmeras conversas e discussões sadias sobre os mais variados temas da botânica e sempre acreditou que poderia dar certo mesmo nos momentos mais difíceis como a pandemia, quando a vida do mundo virou de cabeça para baixo. Assim desde o ano de 2017 fomos caminhando juntos.

MUITO OBRIGADO a todos que fizeram e fazem parte desta minha jornada

Sumário

Resumo.....	IV
Abstract.....	VI
Lista de Abreviações.....	XIV
Lista de Tabelas	XV
Lista de Figuras.....	XVI
Organização da Tese.....	XIX
CAPÍTULO 1	1
Introdução Geral.....	1
Objetivos	17
Referências.....	18
CAPÍTULO 2	25
Morfologia, anatomia e ontogenia floral de <i>Selenicereus setaceus</i> (Salm-Dyck) Berger (Cactaceae)	25
Resumo	25
Abstract.....	26
1 Introdução.....	27
2 Material e Métodos	29
2.1 Área de estudo.....	29
2.2 A população do <i>Selenicereus setaceus</i>	31
2.3 Morfologia floral do <i>Selenicereus setaceus</i>	32
2.4 Ontogenia e anatomia floral do <i>Selenicereus setaceus</i>	33
2.5 Micromorfologia do grão de pólen do <i>Selenicereus setaceus</i>	35
3 Resultados.....	36
3.1 Morfologia floral do <i>Selenicereus setaceus</i>	36
3.2 Ontogenia floral do <i>Selenicereus setaceus</i>	40
3.3 Anatomia floral do <i>Selenicereus setaceus</i>	53
3.3.1 Gineceu.....	53
3.3.2 Androceu.....	54
3.3.3 Câmara nectarífera.....	54
3.4 Micromorfologia do grão de pólen do <i>Selenicereus setaceus</i>	59
4 Discussão.....	60
4.1 Morfologia.....	60
4.2 Ontogenia e anatomia.....	62

4.3 Pólen.....	65
5 Conclusões.....	66
6 Referências.....	67
CAPÍTULO 3	73
Without moths, cacti form friendships with bees: reproductive biology of the Queen of Night <i>Selenicereus setaceus</i> (Cactaceae) in São Thomé das Letras, Brazil.....	73
Abstract.....	73
1 Introduction.....	74
2 Material and methods	75
2.1 Study species and study area.....	75
2.2 Floral cycle.....	80
2.3 Nectar production.....	80
2.4 Floral visitors and visitor exclusion experiments.....	81
2.5 Breeding system.....	81
2.6 Pollen:ovule ratio.....	82
3 Results.....	84
3.1 Reproductive phenology, floral cycle and nectar production.....	84
3.2 Floral visitors.....	87
3.3 Breeding system and visitor exclusion experiments	92
3.4 Pollen:ovule ratio	94
4 Discussion.....	94
5 Conclusion.....	100
6 References.....	101
CAPÍTULO 4	109
Considerações Finais.....	109

Lista de Abreviações

μL – microlitros

BRIX - quantidade de sólidos solúveis em uma solução

CLP – Campus Litoral Paulista

DE – diâmetro equatorial

DEVP - diâmetro em vista polar

DP - diâmetro polar

ENNs - nectários florais extranupciais

HUSC – Herbário da Universidade Santa Cecília

IUCN – The International Union for Conservation of Natures

LA - lado do apocolpo

MEV – microscopia eletrônica de varredura

NEF- nectários extraflorais

NFE - nectários florais extranupciais

MG – Minas Gerais

°C – graus centígrados

°GL – graduação alcoólica

sect. - seção

SP – São Paulo

UFRJ – Universidade Federal do Rio de Janeiro

UNESP – Universidade Estadual Paulista

UNISANTA - Universidade Santa Cecília

Lista de Tabelas

CAPÍTULO 2

Tabela 1.....	34
---------------	----

CAPÍTULO 3

Table 1.....	89
--------------	----

Table 2.....	94
--------------	----

Lista de Figuras

CAPÍTULO 2

Figura 1. Localização da área de estudo.....	30
Figura 2. Precipitação (mm) e temperatura média mensal para o período 2014-2018.....	30
Figura 3. Localização dos indivíduos da população de <i>Hylocereus setaceus</i> na área de estudo em São Thomé das Letras-MG.....	32
Figura 4. Flor em antese de <i>Selenicereus setaceus</i>	33
Figura 5. Botões florais de <i>Selenicereus setaceus</i> coletados em São Thomé das Letras-MG utilizados para confecção das lâminas deste estudo.....	35
Figura 6. Morfologia floral do <i>Selenicereus setaceus</i> em São Thomé das Letras-MG.....	38
Figura 7. Morfologia floral do <i>Selenicereus setaceus</i> em São Thomé das Letras-MG.....	39
Figura 8. Morfologia de algumas fases do desenvolvimento dos botões florais do <i>Selenicereus setaceus</i> até a antese, em São Thomé das Letras-MG.....	40
Figura 9. Secções longitudinais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 0,5cm e 1 dia de desenvolvimento.....	42
Figura 10. Secções longitudinais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 1,0 cm e 5 a 6 dias de desenvolvimento.....	43
Figura 11. Secções longitudinais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 1,5 cm e 9 dias de desenvolvimento.....	45
Figura 12. Secções transversais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 1,5 cm e 9 dias de desenvolvimento.....	46
Figura 13. Secções longitudinais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 4,8 cm e 18-19 dias de desenvolvimento.....	48
Figura 14. Secções longitudinais e transversais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 4,8 cm e 18-19 dias de desenvolvimento.....	49
Figura 15. Secções transversais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 9,1 cm e 29-30 dias de desenvolvimento.....	51
Figura 16. Secções transversais e longitudinais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 9,1 cm e 29-30 dias de desenvolvimento.....	52

Figura 17. Secções transversais e longitudinais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 24 cm e 39 dias de desenvolvimento.....	56
Figura 18. Secções transversais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 24 cm e 39 dias de desenvolvimento.....	57
Figura 19. Secções transversais do botão floral do <i>Selenicereus setaceus</i> com 30 cm e 41 dias de desenvolvimento (pre-antese)	56
Figura 20. Eletromicrografias do grão de pólen do <i>Selenicereus setaceus</i> (Cactaceae).....	59

CAPÍTULO 3

Figura 1. Growth forms of <i>Selenicereus setaceus</i> in São Thomé das Letras, Brazil.....	77
Figura 2. General vegetative and reproductive characteristics of <i>Selenicereus setaceus</i> in São Thomé das Letras, Brazil.....	78
Figura 3. Precipitation (mm) and average monthly temperature for the period 2014-2019 in São Thomé das Letras, Brazil.....	79
Figura 4. Location of the study area.....	79
Figura 5. Location of individuals from the population of <i>Selenicereus setaceus</i> in the study area in São Thomé das Letras, Brazil.....	80
Figura 6. Reproductive phenology of <i>Selenicereus setaceus</i> population.....	84
Figura 7. Floral bud development of <i>Selenicereus setaceus</i> from floral initiation at 0.5 cm length to anthesis (mean $\pm$ SE; $n=7$ flowers) in São Thomé das Letras, Brazil.....	85
Figura 8. Flower opening during anthesis. Measurements were taken between the inner perianth segments of <i>Selenicereus setaceus</i> flower in São Thomé das Letras, Brazil.....	86
Figura 9. Nectar production stored in nectariferous chamber during anthesis of <i>Selenicereus setaceus</i> flower in São Thomé das Letras, Brazil.....	87
Figura 10. Floral visitors and stigma movement during anthesis of <i>Selenicereus setaceus</i> in São Thomé das Letras, Brazil.....	90
Figura 11. Maximum number of potential pollinator visits to <i>Selenicereus setaceus</i> in 90 hours of observations in São Thomé das Letras, Brazil.....	91
Figura 12. Maximum number of individuals (mean $\pm$ SE; $n=8$) of <i>Apis mellifera</i> in <i>Selenicereus setaceus</i> flowers at the same time per time interval (hours) in the 42 hours of diurnal observation.....	91

Figura 13. Mean and confidence interval (non-overlapping bars show statistical difference at 95% confidence interval) for number of seeds per fruit in different breeding system treatments of *Selenicereus setaceus* in São Thomé das Letras, Brazil..... 93

Organização da tese

A tese está organizada em quatro capítulos:

Capítulo 1: “Introdução geral”

Capítulo 2: “Morfologia, anatomia e ontogenia floral de *Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck) Berger (Cactaceae)”

O capítulo 2 aborda a descrição da morfologia, ontogenia e anatomia da flor do *Selenicereus setaceus* com ocorrência no município de São Thomé das Letras-Minas Gerais; descrevendo como ocorre o desenvolvimento do androceu e gineceu desde o surgimento do botão floral, visível a olho nu, até a antese; investiga a anatomia das estruturas secretoras florais na câmara nectarífera, bem como a caracterização do grão de pólen.

Capítulo 3: “Without moths, cacti form friendships with bees: reproductive biology of the Queen of Night *Selenicereus setaceus* (Cactaceae) in São Thomé das Letras, Brazil”

O capítulo 3 é dedicado a investigação dos diversos aspectos da biologia reprodutiva do cacto *Selenicereus setaceus* no seu ambiente natural, em São Thomé das Letras-Minas Gerais; ou seja, quem são seus visitantes florais e quais deles são polinizadores potenciais, como acontece a evolução da flor durante a antese, qual seu sistema reprodutivo; como se dá a dinâmica da produção de néctar e teor de solutos durante a antese, qual a razão entre o número de grãos de pólen e óvulos, bem como entender a fenologia da floração e frutificação durante o ano.

Capítulo 4: “Considerações finais”.

Capítulo 4

Considerações finais

O Brasil é o país com a maior diversidade vegetal do planeta, porém seus dois hotspots, o Cerrado e a Mata Atlântica, onde este estudo foi realizado, estão entre os mais ameaçados à nível mundial, pois perderam muito da sua estrutura original pelas ações humanas, principalmente com o avanço das áreas urbanas, agropecuária, queimadas e extração ilegal de madeira e plantas ornamentais, sendo fundamental o incentivo a estudos com a flora nas mais variadas áreas da botânica nestes biomas.

Foram registradas seis espécies de visitantes florais: as abelhas; *Apis mellifera* e *Trigona spinipes*, a mariposa *Manduca rustica*, o besouro *Cyclocephala melanocephala*, a barata nativa da família Ectobiidae e a formiga *Camponotus rufipes*. O principal e mais frequente visitante floral em *Selenicereus setaceus* foi a abelha *Apis mellifera* principalmente no período entre 05h00-06h00 quando foi observada a maior frequência e número de visitas, sendo o polinizador efetivo na área deste estudo. Como essas abelhas não possuem condições morfológicas para coleta do néctar acumulado na câmara nectarífera dentro do estreito e longo tubo floral, quando o recurso polínico acaba, encerram-se as visitas, normalmente por volta das 9h00.

A formiga *Camponotus rufipes* Fabricius é um visitante floral diurno e noturno de tempo integral nos botões florais, flores abertas e frutos, entretanto não foram observadas entrando na flor. Em sua constante circulação pelos órgãos vegetativos e florais externos aos órgãos reprodutivos, buscam néctar secretado nos nectários florais extranupciais localizados nas aréolas do pericarpelo e do tubo floral, tanto nos botões florais como nas flores em antese e aréolas dos frutos.

As flores de *S. setaceus* autopolinizadas manualmente apresentaram 100% de taxa de frutificação, para autopolinização espontânea tiveram 66,7% de frutificação, para polinização cruzada manual - 100% de taxa de frutificação e para polinização natural tivemos 89,8% de frutificação.

Este estudo comprovou que o *Selenicereus setaceus* apesar de se enquadrar na síndrome da esfigofilia com uma flor fenotipicamente especializada, possui uma polinização natural ocorrendo, principalmente, pela extensão da antese floral até às 11h do dia seguinte e visitação diurna por *Apis mellifera*. A população do *S. setaceus* está mudando seu sistema de polinização devido a escassez do polinizador noturno e contando, principalmente, com a autopolinização e polinização por abelhas, apresentando um sistema de polinização generalista e diferentes mecanismos de transporte de pólen. A autopolinização e a polinização cruzada realizada pelas abelhas, a autopolinização e a polinização cruzada por mariposas e a autopolinização espontânea estão garantindo a produção de frutos e sementes no *S. setaceus* em São Thomé das Letras.

A autopolinização é uma garantia para a segurança reprodutiva e manutenção da espécie no local de estudo, como indicado pela baixa taxa de fertilização dos óvulos disponíveis nas flores fenotipicamente especializadas, devido à raridade local da mariposa esfingídea.

A morfologia floral do *S. setaceus* segue o padrão da Tribo Hylocereeae, gênero *Selenicereus* e também está de acordo com o padrão morfológico para flores de Cactaceae esfingófilas. O ovário é sincárpico unilocular, apresenta uma epiderme interna com tricomas, os funículos são ramificados com um tronco central ligado a placenta portando óvulos circinótrofos, bitegmentados, em número médio de 2.763 óvulos. O androceu apresenta cerca de 390 estames com anteras bitecas, basifixas com quatro sacos polínicos apresentando muitos grãos de pólen por flor com uma média de 521.690 grãos apresentados em mônades, grandes (86-96,3 μm), 3 colpados com exina espinulosa e perfurada. O néctar floral é produzido em uma câmara nectarífera onde o néctar é produzido e acumulado em uma região localizada acima do ovário, expandida e alongada ocupando grande extensão no tubo floral, sendo do tipo difusa.

A ontogenia mostrou que os primórdios de androceu e gineceu surgem em um mesmo eixo, num plano horizontal, o androceu possui um padrão centrífugo de desenvolvimento e o gineceu apresentando somente uma cavidade e primórdios de carpelos já unidas neste estágio de desenvolvimento inicial; comprovando então uma fusão congenital e não ontogenética. A formação do tubo floral com a cavidade nectarífera em seu interior e o crescimento em extensão destas estruturas assim como os tricomas papilosos da epiderme nectarífera, do canal estilar e lobos do estigma ocorrem tardiamente.

Foi observado que além do tecido nectarífero secretando e acumulando néctar na câmara nectarífera, ocorre secreção de néctar floral extranupcial realizada pelos estômatos

localizados na face abaxial das bractéolas do pericarpelo e tubo floral, que possivelmente está relacionado com a formiga *Camponotus rufipes*.

Seria interessante também que análises anatômicas fossem realizadas nas espécies de *Selenicereus* que perderam a capacidade de produção de néctar floral para que pudéssemos observar se a falta de néctar nestas espécies está ligada também a ausência no tubo floral de um tecido nectarífero e entender esta relação nas variedades com longo tempo de domesticação para a produção de frutas (pitaia).

Por fim apontamos a necessidade de que estudos adicionais de biologia reprodutiva com a espécie *Selenicereus setaceus* fossem realizados em outras localidades do país para entender se, diferenças climáticas e de altitude além de possíveis diferenças no rol de visitantes florais interferem no padrão apresentado neste estudo.

Esperamos que as informações trazidas neste estudo incentivem e deem suporte para o cultivo desta promissora fruta nativa do país, visto que ela desponta com grande potencial de aproveitamento e expansão na culinária brasileira, reunindo atributos sensoriais marcantes, apreciados pelos consumidores, como cor, sabor e aparência, além de ser rica em vitaminas, minerais e possuir baixo teor calórico; podendo ser consumida in natura ou como suco, sorvete, geleia, doces e licores.