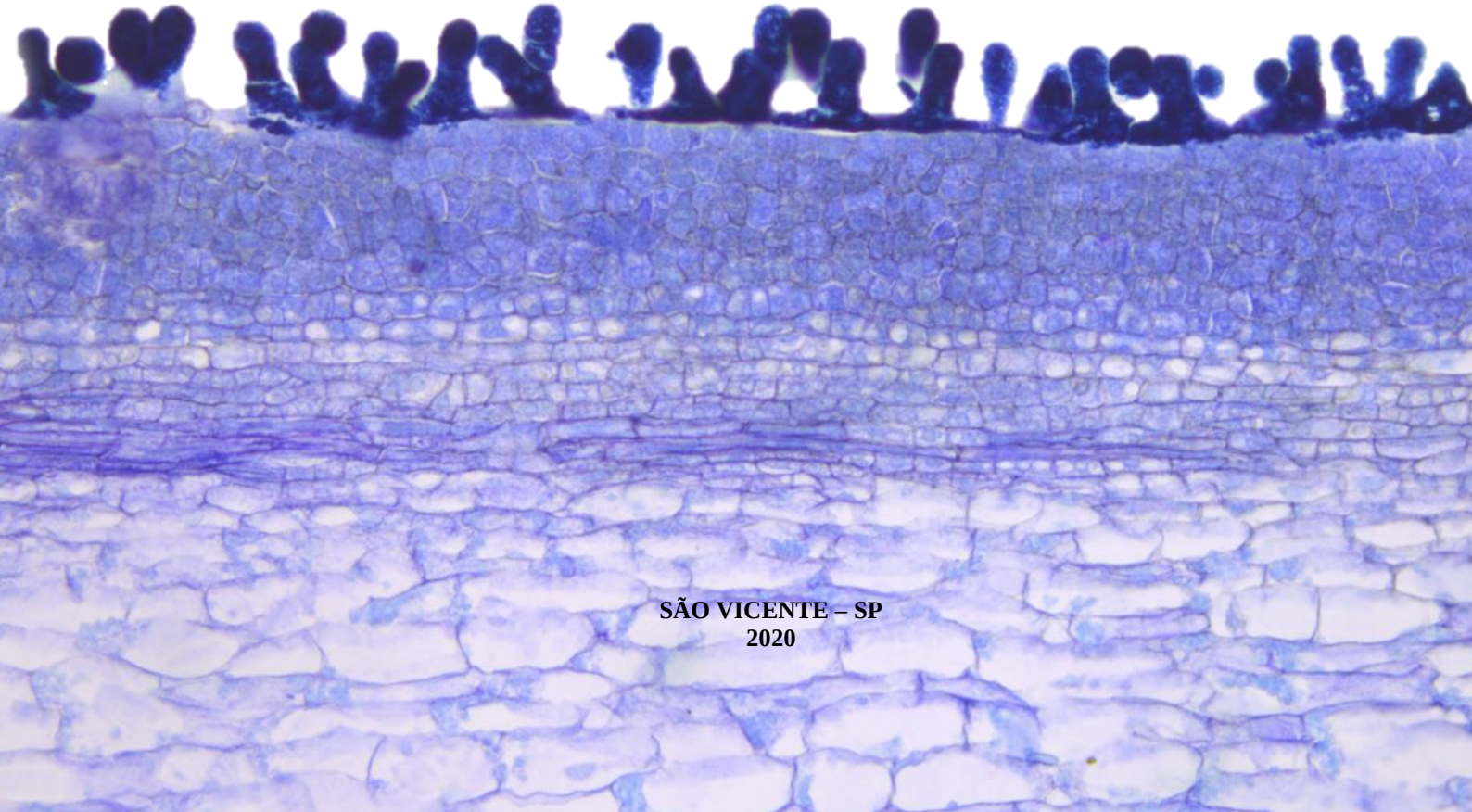
ANATOMIA COMPARADA DOS ÓRGÃOS FLORAIS DE *CEREUS FERNAMBUCENSIS* LEM. E *CEREUS HILDMANNIANUS* K. SCHUM. (CACTACEAE)

MARIA JULIANA DA SILVA



SÃO VICENTE – SP
2020

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Júlio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

ANATOMIA COMPARADA DOS ÓRGÃOS FLORAIS DE *CEREUS FERNAMBUCENSIS* LEM. E *CEREUS HILDMANNIANUS* K. SCHUM. (CACTACEAE)

PÓS-GRADUANDA: MARIA JULIANA DA SILVA

ORIENTADOR: PROF. DR. ODAIR JOSÉ GARCIA DE ALMEIDA

COORIENTADOR: PROF. DR. JOÃO VICENTE COFFANI-NUNES

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

SÃO VICENTE – SP
2020

S586a

Silva, Maria Juliana da

Anatomia comparada dos órgãos florais de Cereus fernambucensis Lem. e Cereus hildmannianus K. Schum. (Cactaceae) / Maria Juliana da Silva. -- São Vicente, 2020

66 p. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente

Orientador: Odair José Garcia de Almeida

Coorientador: João Vicente Coffani-Nunes

1. Mata Atlântica - SP. 2. Anatomia vegetal. 3. Mandacaru. 4. Flor. 5. Gineceu. 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.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus do Litoral Paulista

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Anatomia comparada dos órgãos florais de *Cereus fernambucensis* Lem. e *Cereus hildmannianus* K. Schum. (Cactaceae)

AUTORA: MARIA JULIANA DA SILVA
ORIENTADOR: ODAIR JOSÉ GARCIA DE ALMEIDA
COORIENTADOR: JOAO VICENTE COFFANI NUNES

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em BIODIVERSIDADE DE AMBIENTES COSTEIROS, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. ODAIR JOSÉ GARCIA DE ALMEIDA
Instituto de Biociências / UNESP/CLP

Prof. Dr. YOANNIS DOMÍNGUEZ RODRÍGUEZ
Instituto de Biociências / UNESP/CLP

Prof. Dr. LUIZ ANTONIO DE SOUZA
Depto de Biologia / UEM

São Vicente, 06 de março de 2020

Dedico à minha querida mãe Iria Maria (Dona Lia), por sua vida, amor e dedicação, pela compreensão, paciência e partilha de vida.

AGRADECIMENTOS

Àquele que É, por sua Luz e Proteção diária, e à minha mãe Santíssima, a Senhora do Rosário de Fátima, por seu cuidado e proteção materna.

Agradeço aos “anjos” que Deus colocou em minha vida, pois cada um com seu jeito de ser amigo, profissional, família, enfim, com o seu jeito de ser gente colaboraram para a minha construção profissional e pessoal nesta etapa da vida. Assim, agradeço:

À minha mãe Iria Maria, por sua doação, paciência, resiliência e seus sacrifícios, por sempre motivar-me neste processo de construção árduo que é a vida pessoal e profissional. Ao meu irmão Gilvan e ao meu sobrinho Davi Miguel que chegou para encantar a minha vida. Também à vó Cida, pois sem seu apoio, carinho e acolhimento, algumas decisões teriam ficado em segundo plano ou nem mesmo se tinham realizado.

À Vaneide Anjos, Bruno Blanco e Ana Maria Cannãn, vocês são a família onde Deus com muito carinho me plantou e não tenho palavras para expressar a tamanha gratidão que trago em meu peito. Obrigada por todo carinho, amizade, amparo, fortaleza, ensinamentos.

Agradeço aos meus mestres e orientadores Prof. Dr. Odair Almeida e Prof. Dr. João Vicente, por aceitarem o desafio de me orientarem nessa jornada acadêmica, por todos os conselhos e direcionamentos profissionais, pela amizade e também pelas correções e contribuições para o aprimoramento e concretização do trabalho. Oportunamente agradeço aos Professores Dr Luis A. Souza, Dr. Yoannis Dominguéz e Dr. Fábio Jordano, pelas importantes contribuições sugeridas para o aprimoramento e finalização desse trabalho.

Aos amigos Erick e Maike pela amizade construída dentro e fora do ambiente de trabalho na Instituição UNISEPE/Registro, a esta instituição agradeço pelos aprendizados profissionais e pessoais. Valeu cada passo dado junto ao longo desses anos dedicados.

Aos amigos da vida religiosa na pessoa do Caueh (música católica), Rita e Pe. Marciel por todo apoio, amizade, incentivo, acolhida e carinho das orações. Gratidão!

Aos amigos da pós-graduação, especialmente à Cláudia Neves por sua amizade, respeito, carinho e por todo apoio pessoal e profissional, sua ajuda foi essencial. Gratidão! Agradeço ainda aos amigos Bruno, Erick, Fernanda, Aline e à Roberta, pela amizade construída, pelo companheirismo e pelos sorrisos e aprendizados gerados nessa etapa da pós-graduação.

Aos colegas estagiários de graduação e pós-graduação do Laboratório de Morfologia Vegetal (La-MOVE) e do Laboratório de Morfofisiologia Animal (LABMA), pelas experiências vividas, pelos aprendizados, sorrisos e lamentos partilhados.

À esta Instituição a Universidade Estadual Paulista (UNESP/CLP), em especial ao programa de Pós-Graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros, pela oportunidade de realizar este novo passo na vida acadêmica em nível de Mestrado.

Aos professores do CLP pelas disciplinas cursadas e aos funcionários, em especial à minha amiga Cláudia técnica de laboratório por todo seu auxílio com as atividades práticas da pesquisa, à Fabiana da secretaria da pós-graduação, ao pessoal da biblioteca, em especial à dona Conceição, por sua atenção, por seu zelo e sua dedicação para conosco estudantes dos cursos. Agradeço aos funcionários da Unesp de Registro, por todo suporte administrativo e físico concedido por esta unidade, dentre eles o laboratório, sala de estudos, biblioteca e realização do Estágio Docência com os estudantes ingressantes da turma de Agronomia 2018.2, agradeço a oportunidade de trabalhar e também aprender com vocês na disciplina ministrada.

Agradeço à administração do Parque Estadual Xixová-Japuí pela autorização e apoio nas coletas, assim como agradeço à Alessandra e dona Sueli por todo apoio e essencial colaboração para as coletas do material botânico na Reserva Biológica da Serra do Japi.

Agradeço ao Instituto de Estudos Avançados do Mar (IEAMar/UNESP), na pessoa da Gabriela por todo suporte e auxílio no uso dos equipamentos.

Por fim, agradeço aos que de alguma maneira contribuíram para a realização e conclusão deste trabalho acadêmico.

Não importa o que aconteça, continue a nadar.

(Graham Walters)

RESUMO

Cactaceae constitui um grupo endêmico de plantas do Novo Mundo com exceção de *Rhipsalis baccifera*. No Brasil, a Mata Atlântica, presente nas regiões Sul, Sudeste e Nordeste, compreende um importante ecossistema para o grupo. Incluído na tribo Cereeae, subfamília Cactoideae, o gênero *Cereus* Mill. apresenta 48 espécies, na qual, duas têm ocorrência para o estado de São Paulo: *Cereus fernambucensis* Lem. e *Cereus hildmannianus* K.Schum. Tendo em vista a importância dos estudos anatômicos e morfológicos para solucionar questões de ordem taxonômica, este estudo analisou de modo comparativo a morfo-anatomia floral de *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus*. Foram realizados estudos macromorfológicos e histológicos incluindo microscopia de luz e eletrônica de varredura. Os resultados revelaram 67 caracteres morfo-anatômicos, na qual 55 foram semelhantes e 12 diferentes. Foram encontrados 17 caracteres morfológicos (14 semelhantes e 3 diferentes) e 50 caracteres anatômicos (41 semelhanças e 9 diferenças). As duas espécies compartilham a maioria das características estruturais florais. Entretanto, as análises anatômicas revelaram alguns caracteres, que podem ser diagnósticos importantes para separar as duas espécies, sendo eles: o número de estratos do mesofilo no perianto tepaloide, no tubo floral, no filete; a organização do tecido transmissor no estigma e no estilete (canal estilar), o número de estratos celulares do tecido receptacular (pericarpelo) que envolve o ovário, e o número de estratos do tegumento interno dos óvulos. Os dados compilados neste trabalho são os primeiros resultados envolvendo os caracteres florais anatômicos para as espécies, contribuindo para o aumento de informações sobre essas plantas, e favorecendo o entendimento de sua estrutura floral, que possam orientar futuras relações taxonômicas para *Cereus* e para Cactaceae.

Palavras-chave: Mata Atlântica, Mandacaru, Flor, Perianto, Androceu, Gineceu.

ABSTRACT

Cactaceae is an endemic group of plants of the Americas, except for Rhipsalis baccifera. In Brazil, the Atlantic Forest, present in the South, Southeast and Northeast regions, comprises an important ecosystem for the group. Included in the tribe Cereeae, subfamily Cactoideae, the genus *Cereus* Mill. has 48 species, in which two have occur in the São Paulo state: *Cereus fernambucensis* Lem. and *Cereus hildmannianus* K.Schum. In view of the importance of anatomical and morphological studies to solve taxonomic issues, this study compared the floral morpho-anatomy of *C. fernambucensis* and *C. hildmannianus*. Macromorphological and histological studies were performed including light and scanning electron microscopy. The results revealed 67 morpho-anatomical characters, of which 55 were similar and 12 different. There were found 17 morphological characters (14 similar and 3 different) and 50 anatomical characters (41 similarities and 9 differences). The two species share most of the structural floral characteristics. However, anatomical analyzes revealed some characters, that may be of interesting to separate the two species, namely: the number of mesophyll strata in the tepaloid perianth, in the floral tube, and in the fillet; the organization of the transmitting tissue in the stigma and the style (stylar canal), the number of cell layers in the receptacle tissue (pericarpel) that surrounds the ovary, and the number of layers in the internal integument of the eggs. The data compiled in this work are the first results involving the anatomical floral characters for the species, contributing to the increase the knowledge about these plants, and favoring the understanding of their floral structure, which can guide future taxonomic relationships for Cereus and Cactaceae.

Keywords: Atlantic Forest, Mandacaru, Flower, Perianth, Androecium, Gynoeicum.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Locais de observações e coletas dos espécimes 21

Figura 2. Amostras de botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento 22

Figura 3. Morfologia dos botões e flores de *Cereus fernambucensis*.....28

Figura 4. Morfologia dos botões e flores de *Cereus fernambucensis* 29

Figura 5. Anatomia floral do perianto (tépalas) de *Cereus fernambucensis*. 35

Figura 6. Anatomia do hipanto (tubo floral) de *Cereus fernambucensis* 36

Figura 7. Anatomia do androceu da flor de *Cereus fernambucensis*.....37

Figura 8. Anatomia do gineceu da flor de *Cereus fernambucensis* 37

Figura 9. Anatomia do gineceu da flor de *Cereus fernambucensis* 38

Figura 10. Anatomia do gineceu da flor de *Cereus fernambucensis* 39

Figura 11. Morfologia do botão e da flor de *Cereus hildmannianus* 41

Figura 12. Morfologia floral de *Cereus hildmannianus*.....42

Figura 13. Anatomia floral do perianto (tépalas) de *Cereus hildmannianus*.....48

Figura 14. Anatomia do hipanto (tubo floral) de *Cereus hildmannianus*.....49

Figura 15. Anatomia do androceu de *Cereus hildmannianus*.....50

Figura 16. Anatomia do androceu de *Cereus hildmannianus*.....51

Figura 17. Anatomia do gineceu de *Cereus hildmannianus*.....52

Figura 18. Anatomia do ovário de *C. hildmannianus*.....53

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Semelhanças morfológicas compartilhadas entre as flores de *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus*.....54

Tabela 2. Diferenças morfológicas entre as flores de *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus* 54

Tabela 3. Semelhanças compartilhadas – Comparação das características anatômicas das flores de *C. fernambucensis,* e *C. hildmannianus*. 54

Tabela 4. Diferenças anatômicas entre as flores de *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus* 55

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO E REVISÃO DE LITERATURA 13

1.1 Distribuição e Classificação de Cactaceae 13

1.2 Morfologia e anatomia floral em Cactaceae 15

1.3 *Cereus* Mill 17

2. MATERIAL E MÉTODOS 19

2.1 Local de coleta e material botânico coletado 19

2.2 Análises morfológicas e anatômicas 23

2.3 Análise em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) 24

2.4 Aquisição de imagens e edição das pranchas 25

3. RESULTADOS 26

3.1 Caracterização Morfológica e Anatômica de *Cereus fernambucensis* 26

3.1.1 Morfologia floral 26

3.1.2 Anatomia da flor 29

3.2 Caracterização Morfológica e Anatômica de *Cereus hildmannianus* 39

3.2.1 Morfologia Floral 39

3.2.2 Anatomia da flor 42

4. DISCUSSÃO 56

5. CONCLUSÕES 61

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 62

1. INTRODUÇÃO E REVISÃO DE LITERATURA

1.1 Distribuição e Classificação de Cactaceae

Cactaceae está inserida na ordem Caryophyllales (APG IV, 2016), seus representantes constituem um grupo endêmico de plantas do Novo Mundo (Barthlott et al., 2015), com exceção da epífita *Rhipsalis baccifera* J. S. Muell, que ocorre também no continente Africano, Sri Lanka e Sul da Índia (Barthlott e Hunt, 1993; Cota-Sánchez e Bomfim-Patrício, 2010; Barthlott et al., 2015). No Novo Mundo as cactáceas se distribuem do sul do Canadá ao sul da Argentina, seus integrantes podem ser encontrados em diversas fisionomias vegetacionais, desde desertos extremamente secos a exuberantes florestas tropicais. Os hábitats de cactos representam uma grande gama de condições ambientais, eles crescem das dunas de areia costeiras até próximo aos 5.000 mil metros de elevação nos altos Andes (Anderson, 2001; Barthlott et al., 2015).

De acordo com Goettsch et al. (2015) Cactaceae é o quinto grupo taxonômico mais ameaçado de extinção, muitos dos seus representantes ocorrem na Mata Atlântica brasileira. O Bioma Mata Atlântica é considerado um dos biomas mais ricos em biodiversidade do mundo, com endemismo estimado de mais de 50% em diversas regiões (Mori et al., 1981; Thomas et al.,1998). Todavia, seus hábitats têm sido reduzidos e, conforme nos mostra o relatório de mapeamento do Bioma realizado pela Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, ano base 2017/2018, dos 131 milhões de hectares que fazem parte da Mata Atlântica por lei restam 12,4% de mata remanescente, somando mata, mangue, restinga e vegetação natural não florestal (Brasil, 2019).

As espécies desse grupo de plantas são de extrema importância ecológica, social e econômica (Mizrahi, 2014). Quanto ao uso pelo homem, as Cactaceae constituem um grupo de plantas culturalmente significativo, são muito apreciadas como plantas ornamentais, e atraem inúmeros colecionadores por todo o mundo colocando em risco de extinção algumas populações

naturais de cactos (Anderson, 2001; Souza e Lorenzi, 2012). O comércio de plantas de todas as espécies de cactáceas é controlado pelas disposições da Convenção Internacional de Comercialização de Plantas – CITES, uma lista atualizada de espécies e gêneros foi incluída no levantamento de 2016 (Hunt, 2016).

Devido à destruição de grande proporção da Mata Atlântica, a manutenção e proteção dos poucos remanescentes são cruciais para a sobrevivência de espécies endêmicas; visto que no litoral sudeste do Brasil existem centros de endemismo importantes para Cactaceae, próximo a duas grandes metrópoles brasileiras (região metropolitana de São Paulo e do Rio de Janeiro), onde as matas estão fragmentadas e a qualidade do hábitat é comprometida pela poluição resultante do crescimento populacional desordenado (Zappi et al, 2011).

De acordo com Goettsch et al. (2015) entre as espécies de cactos ameaçadas, 64% são utilizados, de alguma forma, por humanos e 57% são mais comumente utilizados para a horticultura ornamental, outros também são utilizados como alimento para consumo humano. Essas plantas apresentam diversas propriedades terapêuticas, o remédio Elixir Sanativo produzido pelo laboratório LAPERLI possui em sua composição *Cereus hildmannianus* K. Schum (Mandacaru), *Piptadenia colubrina* (Vell.) Benth (Angico), *Schinus terebinthifolius* Raddi (Aroeira) e *Physalis angulata* Linnaeus (Camapu), indicado como cicatrizante e segundo sua bula, o extrato do Mandacaru tem propriedades antissépticas (Andrade et al., 2005).

Taxonomicamente, Cactaceae reúne 139 gêneros e 1.866 espécies e, está dividida em cinco subfamílias: Leuenbergioideae, Pereskioideae, Opuntioideae, Maihuenioideae e Cactoideae (Stevens, 2001). Cactoideae é a subfamília mais representativa em número de espécies e hábitos compreendendo nove tribos (Browningieae, Cacteae, Calymmantheae, Cereeae, Notocacteae, Pachycereeae, Trichocereeae, Hylocereeae e Rhipsalideae), na qual Cereeae contém o gênero *Cereus* (Anderson, 2001). No Brasil a família é representada por 39

gêneros e 270 espécies, desse total 16 gêneros e 50 espécies são listados para o estado de São Paulo (Zappi e Taylor, 2020).

Estudos filogenéticos e moleculares de sistemática em Cactaceae têm aumentado nos últimos anos, porém a alta complexidade nas formas e hábitats e a ausência de hipóteses filogenéticas estáveis, que expliquem a relação das linhagens desta família, dificultam o consenso na classificação (Calvente et al., 2011; Hernández-Hernández et al., 2011). Assim, dados morfoanatômicos e dados moleculares compilados fornecem importantes informações das famílias e grupos melhorando as estimativas da filogenia e auxiliando de maneira eficiente em classificações (Wallace e Gibson, 2002).

1.2 Morfologia e anatomia floral em Cactaceae

Cactaceae reúne em sua morfologia floral muitos caracteres que fazem com que suas flores sejam únicas: numerosos segmentos do perianto pouco diferenciados em sépalas e pétalas, numerosos estames dispostos em espiral, um ovário sincárpico com quatro ou mais carpelos unidos e envolvidos por tecido pericarpelar; ovário unilocular com placentação parietal (Boke, 1980). Estas características morfológicas e também características anatômicas das flores, associadas com dados moleculares contribuem para o entendimento das relações taxonômicas e evolutivas dentro dessa família e também no grupo das angiospermas (Nyffeler e Eggli, 2010).

Estudos sobre a morfologia floral e a anatomia em Cactaceae, auxiliados pelos avanços tecnológicos em microscopia, tem aumentado nos últimos 70 anos. Uma descrição abrangente sobre as estruturas morfológicas da flor de cactos pode ser encontrada em Buxbaum (1953), com abordagens descritivas para estruturas do ovário, óvulos, estigma, tépalas, tubo floral, e classificação dos nectários.

Muitas pesquisas envolvendo morfoanatomia contribuíram com análises dos órgãos reprodutivos do gênero *Pereskia* (Boke, 1963, 1966; Roth, 1977; Rosa e Souza, 2003), em Opuntioideae foram exploradas as características anatômicas de cinco espécies do gênero *Opuntia* no México (Fuentes-Pérez et al., 2009). Para os cactos epífitos foram analisados em relação à morfologia e anatomia das estruturas florais, nectários e volume e concentração do néctar como caráter sistemático (Almeida et. al. 2010, 2012, 2013) com ênfase nas tribos Hylocereeae e Rhipsalideae. Ainda em Cactoideae, espécies de *Cereus* foram estudadas quanto à sua biologia floral (Silva e Sazima, 1995; Locatelli e Machado, 1999).

O trabalho de Almeida et al. (2013) descreveu de forma comparativa a morfologia das flores para representantes de Hylocereeae e Rhipsalideae. Os representantes de Hylocereeae possuem flores grandes e vistosas, e o nectário do tipo câmara, que para a maioria das espécies da tribo apresentaram o subtipo câmara aberta com secreção por estômatos e tricomas, contrastando com Rhypsalideae que apresentaram dois tipos de nectário: anular e sulco, este último incluindo o subtipo suporte, e com estrutura secretora apresentando apenas estômatos (Almeida et al. 2013).

Ao analisarem a anatomia das flores de espécies de *Opuntia*, Fuentes-Pérez et al. (2009) observaram que há semelhanças de caracteres do pericarpelo com o caule vegetativo, pontuando também algumas distinções quanto à hipoderme nessa estrutura. O ovário dessas espécies encontra-se envolvido por tecido pericarpelar e sua distinção ocorre pela formação de um anel de feixes vasculares colaterais. Esta característica também foi observada na estrutura do ovário em flores de *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Almeida et al., 2010) e *Rhipsalis teres* (Vell.) Steud. que tem flor epígina com o ovário afundado no pericarpelo (Almeida et al., 2012), característica comum entre os cactos, exceto para *Pereskia*, que apresenta ovário súpero em algumas espécies.

A origem do ovário ínfero nas flores de cactos é um caráter que tem sido explicitado por diversos autores, como nos trabalhos de Roth, (1977), Boke (1980), Dickson (2000), entre outros, que apresentaram evidências significativas de que os cactos estão entre poucas plantas que tem o ovário envolvido por tecido externo receptacular, dentre essas características podemos citar a presença de folhas, bractéolas, brácteas, espinhos e os feixes invertidos nos ovários de muitas espécies.

1.3 *Cereus* Mill

Cereus é um dos mais antigos gêneros entre os cactos, tendo sido descrito por Philip Miller em 1754 (Anderson, 2001), a palavra *Cereus* vem do latim, e quer dizer cera ou vela, que se refere à forma colunar da planta descrita atualmente como *Cereus hexagonus* (L.) Mill. (Anderson, 2001). O gênero compreende atualmente 48 espécies (The Plant List, 2020), no Brasil ocorrem 16 espécies, das quais foram foco desse estudo *C. fernambucensis* Lemaire e *C. hildmannianus* K. Schumann.

Para Anderson (2001), *Cereus* é um dos gêneros menos compreendidos na tribo Cereeae, talvez até mesmo de toda a família dos cactos. Romeiro-Brito et al. (2016) afirmaram que *Cereus* é um ótimo modelo para estudos evolutivos devido às suas especializações em hábitat, à diversidade de ambientes em que seus representantes ocorrem e à sua diversificada distribuição em toda a América do Sul e nos Biomas Brasileiros. Algumas dessas plantas podem ocorrer próximo ou mesmo nos costões rochosos do litoral, onde sofrem influência direta da concentração de sais marinhos (Zappi et al., 2015), como acontece com *C. fernambucensis* (mandacaru-da-praia).

Trabalhos sobre a anatomia que incluem os órgãos reprodutivos como flores possuem grande valor na taxonomia vegetal, sendo utilizados para resolver diversos impasses na classificação e direcionando as linhagens evolutivas, pois os sistemas vasculares vegetais

mantêm-se relativamente inalterados, mesmo se sua forma tiver sido modificada pela evolução (Wallace e Gibson, 2002; Stuessy, 2009).

Estudos taxonômicos com *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus* distinguem as espécies por suas características diagnósticas morfológicas, principalmente no que se refere aos órgãos vegetativos e hábitat onde ocorrem, como pode ser visto em Zappi et al (2007) e Anderson (2001). Contudo, anatomicamente essas espécies são pouco exploradas e sua estrutura floral ainda é desconhecida, o que também ocorre com outras espécies da família. Para Judd et al, (2009) Cactaceae é uma família taxonomicamente difícil, com problemas na delimitação de gêneros e espécies. Nesse cenário da falta de delimitação de gêneros e espécies na família, e também em virtude da carência de informações sobre a anatomia floral dentro de *Cereus*, acreditamos que elementos da anatomia floral possam ajudar a distinguir essas duas espécies de cactos terrestres colunares.

Tendo em vista a importância dos estudos anatômicos e morfológicos para solucionar questões de ordem taxonômica, o presente estudo analisou de modo comparativo a morfoanatomia floral de *Cereus fernambucensis* e *Cereus hildmannianus*, no intuito de encontrar características compartilhadas e exclusivas entre essas duas espécies. Os resultados obtidos contribuem para o aumento de informações sobre essas plantas, e favorecem o entendimento de sua estrutura floral na anatomia do perianto, androceu e gineceu, que possam orientar futuras relações taxonômicas em *Cereus* e em Cactaceae.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de coleta e material botânico coletado

O material botânico (flores e botões florais) de *Cereus fernambucensis* e *Cereus hildmannianus* foi coletado em duas áreas vegetacionais do Bioma Mata Atlântica no estado de São Paulo, o Parque Estadual Xixová-Japuí e Reserva Biológica Municipal da Serra do Japí, em períodos diurnos e noturnos.

Cereus fernambucensis tem distribuição ampla no litoral brasileiro, seus representantes ocorrem desde o Nordeste até o Sul do estado de São Paulo (Zappi et al, 2007). Para esta pesquisa os indivíduos foram coletados no Parque Estadual Xixová-Japuí (23º59'07'' S e 46º22'29" W), município de São Vicente (Fig. 1 A-D), a vegetação da área é caracterizada como Formação Arbórea/Arbustiva-herbácea sobre Sedimentos Marinhos Recentes (São Paulo, 2010), o local das coletas é uma extensa área de costão rochoso que fica entre a praia de Paranapuã e praia de Itaquitanduva (Moura et al., 2007).

Cereus fernambucensis é uma planta nativa, terrestre e de hábito arbustivo, formando aglomerados com muitas ramificações (Fig. 1 B-C), sua forma de crescimento é decumbente, os artículos têm crescimento indeterminado e elevam-se poucos metros acima do solo. O caule (ramo) suculento apresenta cor verde, os ramos são costelados (4), as aréolas lanosas contêm espinhos na cor castanho. As flores são brancas e de antese noturna (Locatelli e Machado, 1999) (Fig. 1 D). O fruto é acessório tipo cactidium (Almeida et al., 2018), também é carnoso com pericarpo vermelho-arroxeado tornando-se deiscente na maturação, as sementes são pretas (Anderson, 2001; Taylor e Zappi, 2004; Zappi et al, 2007).

Por outro lado, os representantes de *C. hildmaniannus* apresentam ampla distribuição no Sudeste e Sul do Brasil ocorrendo em floresta úmida / subúmida do Sul: em locais rochosos e em solos rasos e secos na mata de planalto (Taylor e Zappi, 2004). Os espécimes para o estudo

foram coletados na Reserva Biológica Municipal da Serra do Japí (23º13’15.9’’S e 46º55’32.7” W), município de Jundiaí, no entorno da propriedade particular conhecida como Chácara dos Padres. Este local é uma área aberta de afloramento rochoso com características xéricas, um encrave vegetacional que difere da vegetação predominante no seu entorno (Fig. 1 E-I).

Cereus hildmannianus é uma planta nativa, terrestre de hábito arborescente, sendo observados indivíduos em diferentes fases de crescimento, dentre eles plantas com altura de aproximadamente 4 metros, possui caule cilíndrico, colunar, costelados (5-7) e ramificado de coloração verde-escura, as aréolas contém espinhos castanhos (Fig. 1 F-H). O fruto carnoso é do tipo cactidium (Almeida et al., 2018), na maturação o pericarpo é amarelo-alaranjado tornando-se deiscente por fendas laterais, com polpa branca e sementes pretas (Anderson, 2001; Taylor e Zappi, 2004; Zappi et al, 2007).

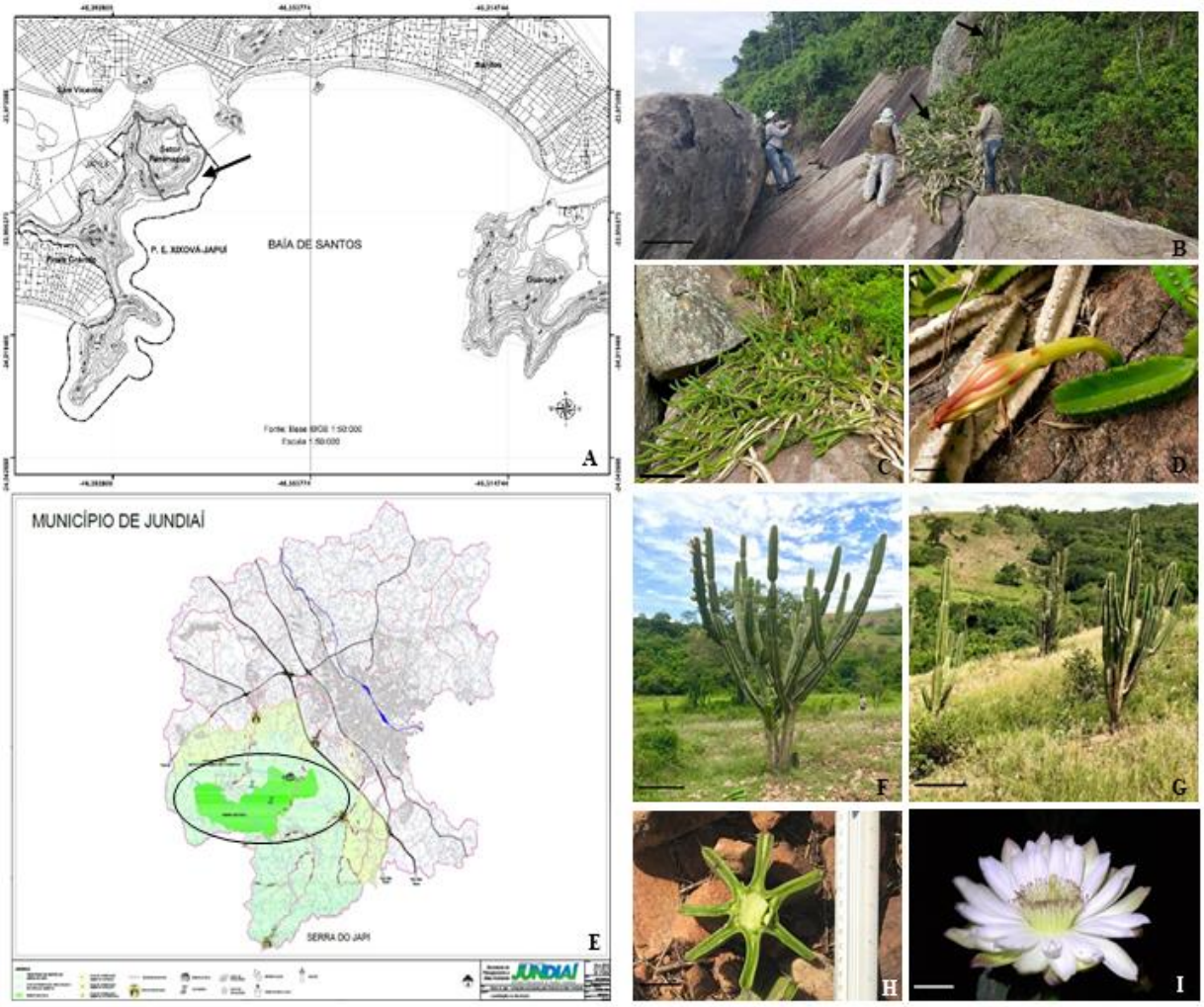


Figura 1. Locais de observações e coletas dos espécimes. (A-D) *Cereus fernambucensis*: (A) Mapa dos limites do Parque Estadual Xixová-Japuí, a seta indica a área de ocorrência das populações no Setor Paranapuã. (B) Principal ponto de observação e coleta dos indivíduos. (C) População estabelecida sobre a rocha. (D) Imagem aproximada do ramo florido; (E-I) *C. hildmannianus*: (E) Mapa dos limites (destaque em verde) da Reserva Biológica da Serra do Japi. (F-G) Área de coleta com solo pedregoso, plantas em vários estágios de crescimento, indivíduos férteis com 2 m a ~ 4 metros de altura em "F". (H) Corte transversal do caule costelado. (I) Flor em antese noturna. Barras: 80 cm (B, C); 4 cm (D, I); 70 cm (F, G); 3 cm (H).

A identificação morfológica e confirmação taxonômica das espécies se deu através de consultas às bases de dados online como Flora do Brasil, The Plant List e livros com descrições sobre a família, gêneros e espécies (Anderson, 2001; Zappi et al, 2004, 2007; Hunt, 2006). As excursões a campo para observações e coletas do material botânico ocorreram em 2016 e 2019, conforme período fenológico de floração das espécies que vai de outubro a janeiro (Zappi et al. 2007). Foram coletadas flores e botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento, desde o estágio de 0,4 cm ao seu maior comprimento (22/24 cm e 27 cm) antecedendo a antese e de

acordo com a espécie coletada. Somaram-se cerca de 75 amostras florais, sendo 30 de *C. fernambucensis* e 45 de *C. hildmannianus*. (Fig. 2 A-F).

Figura 2. Amostras de botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento. (A-C) *Cereus fernambucensis*: (A) Diferentes estágios de desenvolvimento de acordo com seu tamanho em centímetros. (B-C) Botão floral em vista externa e interna; (D-F) *Cereus hildmannianus*: (D) Diferentes estágios de desenvolvimento de acordo com seu tamanho em centímetros. (E-F) Observação externa e interna do botão floral. Barras: 4,5 cm (A, B); 3,5 cm (C); 5 cm (D); 4 cm (E, F).

Para a confecção das exsicatas, que serviram de material testemunho (*voucher*) desta pesquisa, três amostras de ramos vegetativos e férteis foram coletadas e herborizadas utilizando-se das técnicas de herborização de suculentas, sugeridas por Fidalgo e Bononi (1989). Essas amostras estão em processamento e, posteriormente receberão um número de identificação para registro no acervo, serão depositados nas coleções botânico-científicas do Herbário da Universidade Santa Cecília (HUSC) e do Herbário da Universidade Estadual Paulista, câmpus de Registro (SPVR).

2.2 Análises morfológicas e anatômicas

No laboratório, as flores e os botões florais frescos e/ou fixados em FAA 50 foram dissecados e seccionados transversalmente e/ou longitudinalmente com execuções à mão livre (Fig. 2 C e E). A partir desses procedimentos analisaram-se as estruturas dos órgãos perianto, androceu e gineceu, sendo descritas com auxílio de Estereomicroscópio (Zeiss Stemi Dv4) e câmera fotográfica para registro das imagens. Essas atividades foram realizadas no laboratório didático da UNESP, Câmpus Experimental de Registro.

Para o estudo anatômico flores e botões florais foram fixados em FAA 50 (formaldeído, ácido acético e etanol 50%) de acordo com o protocolo de Johansen (1940), e posteriormente conservados em álcool 70%. Para a confecção das lâminas permanentes, as peças fixadas foram desidratadas em série etanol-n-butanol (Jensen, 1962), em seguida incluídas em parafina (Paraplast®). Após emblocamento as peças foram seccionadas transversalmente e longitudinalmente em Micrótomo de rotação Leica®, depois foram coradas com corante Azul de Toluidina (O`Brien et al., 1965) e montadas em resina sintética Entellan®. Estes protocolos técnicos foram executados no Laboratório de Morfologia Vegetal do Instituto de Biociências da UNESP/CLP em São Vicente.

As lâminas permanentes foram analisadas sob microscópio de luz e as descrições florais incluem: secções transversais das tépalas do perianto; secções transversais e longitudinais do tubo floral, também chamado hipanto, incluindo o nectário em seu interior; secções transversais e longitudinais do androceu (filete e antera); e secções transversais e longitudinais do gineceu, composto pela região do estigma, estilete, ovário (incluso o pericarpelo) e óvulos.

Para as lâminas correspondentes às secções da base da flor salienta-se que devido à natureza mista desta porção nas flores de Cactaceae, isto é, tecido receptacular e tecido carpelar, para a descrição anatômica desta porção foram considerados tecidos pericarpelares: a epiderme externa e as camadas de células subsequentes até a região de grandes feixes vasculares. E

tecidos carpelares: a região interna (ovário) compreendendo os estratos celulares internos ao anel de grandes feixes vasculares, os feixes invertidos e a epiderme interna, conforme a descrição de Almeida et al. (2018).

2.3 Análise em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Para complementar as informações das análises de superfície da flor e dos botões florais foram acrescidas as técnicas em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), utilizando-se amostras de estruturas florais - superfície do ovário, óvulos, estigma, nectário, anteras e tépalas - e botões florais em fases iniciais de desenvolvimento.

Amostras de *C. fernambucensis* foram desidratadas em série etílica (etanol 50% - 60% - 70% - 80% - 90% - 100% - uma hora cada concentração), em seguida foram submetidas a desidratação em série com álcool PA/acetona PA (3:1 álcool-acetona; 1:1 álcool-acetona; 1:3 álcool-acetona; acetona PA 1; Acetona PA2 - uma hora cada passo), passando pelo Ponto Crítico de Secagem (Bal-TEC CPD 030), posteriormente fixadas nos suportes (*stubs)* e metalizadas em ouro (Bal-TEC SCD 050), antes da análise em MEV FEI Quanta 250 da Central de Microscopia Eletrônica no COMCAP da Universidade Estadual de Maringá.

As amostras de *C. hildmannianus* passaram pelo mesmo procedimento de desidratação em série etílica e também foram submetidas a desidratação em série com álcool PA/acetona PA, conforme citado no parágrafo anterior para *C. fernambucensis*. Porém, devido às especificações/recomendações de uso do ponto crítico de secagem (PCS), após permanecer em acetona por 2 horas, as amostras retornaram ao meio alcoólico (3:1 acetona-álcool; 1:1 acetona-álcool; 1:3 acetona-álcool; álcool PA), passando pelo PCS (Ponto Crítico Balzers Union), fixados nos *stubs* e metalizadas em ouro (Metalizador MED 010 da Balzers Union), antes da análise em MEV FEI Quanta 200 do Centro de Microscopia Eletrônica da UNESP em Botucatu.

2.4 Aquisição de imagens e edição das pranchas

As fotomicrografias das lâminas permanentes foram obtidas por meio do fotomicroscópio Leica® programa Leica DFC450, versão 4.3 equipado com câmera digital, no Instituto de Estudos Avançados do Mar – IEAMar/UNESP, São Vicente. Todas as imagens digitais obtidas nessa pesquisa foram editadas e reunidas em pranchas com o auxílio de softwares como Photoshop, Fiji - ImageJ e Microsoft PowerPoint.

3. RESULTADOS

Nessa seção estão apresentadas as descrições morfoanatômicas para as estruturas dos órgãos florais de *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus*. Ao final das descrições encontra-se uma lista com 67 características (Tab. 1-4). Observou-se que desse total, 55 caracteres analisados foram semelhantes entre as espécies, e 12 foram diferentes. A morfologia somou 17 caracteres, deste total 14 são semelhantes e 3 diferentes. A anatomia, por sua vez, somou 41 semelhanças em detrimento de 9 diferenças, a partir de 50 caracteres estudados.

3.1 Caracterização Morfológica e Anatômica de *Cereus fernambucensis*

3.1.1 Morfologia floral

Os botões florais de *C. fernambucensis* (Fig. 2 A-C) surgem das aréolas laterais dos ramos vegetativos. São sésseis em relação aos ramos e têm ápice em formato de lança, externamente possuem cor verde (Fig. 3 A). As flores analisadas apresentaram comprimento máximo entre 22 cm e 24 cm (Fig. 3 B) e antese noturna.

As flores são bissexuais, infundibuliformes, brancas, de simetria actinomorfa, e com longo hipanto tubuloso (tubo floral); possuem ovário inferior, como na maioria das cactáceas (Fig. 3 B, D, E, G). Bractéolas de aparência triangular estão presentes na região externa da base da flor (ovário), estas se distribuem ao longo do tubo floral do botão jovem à flor adulta tornando-se distanciadas uma das outras, e podem ter função de proteção recobrindo aréolas glabras (Fig. 3 C). Na porção final do tubo floral antecedendo o perianto, notam-se também brácteas lanceoladas de ápice agudo e de cor vinho nas fases que antecedem a antese.

O perianto (ou perigônio) é formado por quatro séries de peças florais morfologicamente distintas, sem apresentar diferenciação entre cálice e corola, portanto, para essas peças usamos o termo tépalas. As tépalas apresentam notável transição de texturas, cores e formatos, a série

mais externa dos verticilos possui cor verde-claro com ápice róseo, as mais interna são de cor branca (Fig. 3 F). Em campo, notou-se que o tubo floral nessa espécie se torna decíduo após a antese, evidenciando uma região de separação entre o tubo e a base da flor (ovário/pericarpelo), exibindo uma nítida mudança externa na cor da flor que se apresenta amarelada na porção do tubo e perianto com ápice róseo, mas com a região basal verde (ovário) (Fig. 3 G-I).

Na superfície interna do tubo floral ocorre vasta região nectarífera de cor levemente esbranquiçada, que se estende desde a base do tubo floral, próximo a inserção do estilete, até mais ou menos a metade da flor onde se inicia a inserção da primeira série de filetes (Fig. 3 J-L). Neste ponto, os filetes se inserem na mesma altura no interior do tubo floral e sua base marca a região terminal do nectário, configurando-o no tipo câmara e subtipo câmara aberta. O néctar secretado se acumula em forma de gotículas sobre a epiderme da câmara nectarífera (Fig. 3 E, L-M).

O androceu possui muitos estames dialistêmones de alturas distintas entre si, inseridos no interior do tubo floral, organizados em forma de espiral, os filetes têm cor alvo - esverdeado, as anteras são deiscentes longitudinalmente, de cor castanho-claro, com inserção basifixa do filete (Fig. 4 A-E).

As flores apresentam gineceu sincárpico, com estigma lobado podendo variar em número de 14 e16 lobos, de cor verde brilhante, o estilete tem cor alvo-esverdeado e alonga-se na mesma proporção do tubo floral. O ovário é ínfero, pluricarpelar, e encontra-se totalmente envolto por tecido receptacular (pericarpelo). Ovário unilocular possui muitos óvulos circinótropos com longo funículo, os óvulos na cavidade ovariana organizam-se em fileiras ou colunas com placentação parietal (Fig. 4 F-L).

Figura 3. Morfologia dos botões e flores de *Cereus fernambucensis*. (A) Botão floral séssil e em forma de lança. (B) Flor em pré-antese. (C) Visão externa da flor evidenciando bractéolas. (D) Visão interna. (E) Ovário ínfero. (F) Tépalas seriadas. (G-I) Flor em pós-antese com tubo floral decíduo. (J) Flor pré-antese em corte transversal. (K) Base da câmera nectarífera vista em MEV. (L) Flor na pós-antese em corte longitudinal. (M) Porção final do nectário (an = antera, br = bractéola, es = estilete, fi = filete, ne = nectário, ov = ovário, pe = pericarpelo, st = estigma, tf = tubo floral, tp = tépalas). Barras: 4 cm (A, F, G, L); 3,5 cm (B, D); 1,5 cm (C); 0,7 cm (E); 0,9 cm (H); 0,6 cm (I); 2 cm (J); 500 μm (K); 0,85 cm (M).

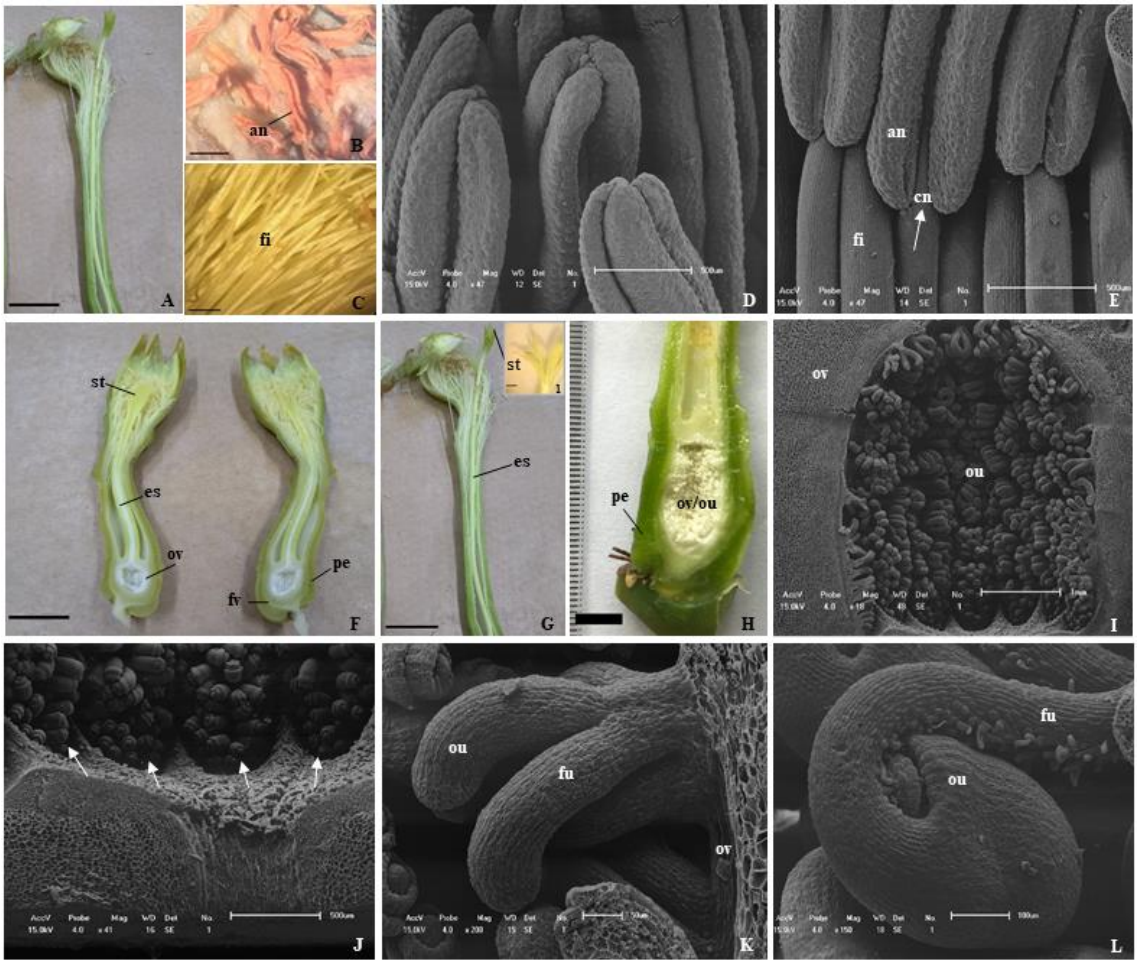


Figura 4. Morfologia dos botões e flores de *Cereus fernambucensis*. (A) Corte longitudinal da flor, androceu com muitos estames. (B-C) Pormenor do androceu, observe antera e filete. (D) Anteras ao MEV. (E) Inserção basifixa do filete na antera (vista em MEV). (F) Gineceu em corte longitudinal. (G) Estilete longo e detalhe do estigma lobado (G1). (H) Pericarpelo. (I) Ovário unilocular com muitos óvulos. (J) Região placentária. (K) Funículo longo. (L) Óvulo circinótropo. (an = antera, cn = conectivo, es = estilete, fi = filete, fu = funículo, fv = feixe vascular, ou = óvulo, ov = ovário, pe = pericarpelo, st = estigma). Barras: 3 cm (A, G); 1,5 mm (B); 5 mm (C); 500 μm (D, E, J); 2 cm (F); 3mm (G1); 0,7 cm (H); 1 mm (I); 50 μm (K). 100 μm (L).

3.1.2 Anatomia da flor

Perianto – As tépalas externas apresentam epiderme unisseriada, glabra em ambas as faces (adaxial e abaxial), fina cutícula, com estômato na face abaxial. Em secção transversal as células da epiderme abaxial têm aparência arredondada ou poliédrica, podendo apresentar-se papilosa, já na face adaxial ocorrem células retangulares, achatadas ou de formatos irregulares. O mesofilo parenquimático é homogêneo, apresenta aproximadamente 19-20 camadas de células de formato arredondado e tamanhos duas vezes maiores em relação às células da epiderme, feixes vasculares colaterais e de pequeno porte estão alinhados ao longo dessa

estrutura na porção mais próxima à face adaxial, células e grandes cavidades secretoras também estão presentes, mas em maior quantidade na porção adaxial (Fig. 5 A-C).

Perianto – As tépalas internas em secção transversal apresentam epiderme uniestratificada, glabra, cuticularizada, com células arredondadas ou poliédricas em ambas as superfícies abaxial e adaxial, podendo estas ter uma aparência levemente papilosa na face abaxial e mais alongada na face adaxial. O mesofilo parenquimático também é homogêneo, assim como nas tépalas externas; contudo, possui um número menor (14-16) de camadas de células. As células subepidérmicas que formam o mesofilo são arredondadas e pouco maiores que as células da epiderme, porém nas camadas seguintes muitas células variam em forma (arredondadas a irregulares) e tamanho, com conspícuos espaços intercelulares. Imersos no tecido parenquimático encontram-se feixes vasculares colaterais de pequeno porte, com maior quantidade de células do floema, e também estão presentes células e cavidades secretoras de mucilagem (Fig. 5 D-F).

Estrutura do hipanto (tubo floral) – Histologicamente podem-se identificar duas regiões distintas: a primeira corresponde ao tecido hipodérmico e ao mesofilo externo; e a segunda corresponde ao mesofilo interno e tecido nectarífero. O mesofilo externo foi limitado após as camadas da hipoderme até a última camada de parênquima antes dos grandes feixes vasculares colaterais (em secção transversal); já o mesofilo interno foi limitado pelo parênquima após esses grandes feixes vasculares até a epiderme interna, onde se inicia a diferenciação celular do tecido nectarífero (Fig. 6 A-D).

O tubo floral seccionado transversalmente na porção acima do ovário apresenta contorno cilíndrico, podendo formar pequenas depressões epidérmicas. A epiderme externa é cuticularizada, estomatífera, glabra, unisseriada, as células são pequenas e achatadas de formato retangular. Abaixo das células ordinárias da epiderme ocorrem 2-3 camadas de células de formato retangular/tabular, caracterizando uma hipoderme. Após o tecido hipodérmico

identifica-se o mesofilo parenquimatoso, este é homogêneo, pluriestratificado com cerca de 16-20 estratos de células de tamanhos variados, estas de parede delgada e contorno irregular. No mesofilo estão imersas células e cavidades secretoras de mucilagem (Fig. 6 E), há também feixes vasculares colaterais de diferentes calibres, os feixes diminutos apresentam maior quantidade de xilema em relação ao floema, os feixes de grandes calibres devido à sua organização e localização caracterizam o limite de separação entre as duas regiões anatômicas (Fig. 6 F).

Na região interna do hipanto o mesofilo é homogêneo, parenquimatoso, pluriestratificado com 7-9 camadas de células isodiamétricas, após estas camadas existem feixes vasculares colaterais responsáveis por irrigar o tecido nectarífero, esses feixes adjacentes ao nectário (subnectaríferos) apresentam uma quantidade maior de células do floema em relação ao xilema. O tecido nectarífero apresenta parênquima composto por células bastante compactadas, pequenas e de citoplasma denso com grandes núcleos visíveis (Fig. 6 G). Através das análises em MEV foram observados tricomas e estômatos na superfície epidérmica. Os tricomas são simples, unicelulares e secretores (Fig. 6 H-I). No tecido nectarífero também foram observados idioblastos contendo cristais do tipo drusas.

Na porção apical do tubo floral, local de formação e inserção dos filetes, as características morfológicas e anatômicas são semelhantes quanto à epiderme externa. O mesofilo é pluriestratificado formado por parênquima de preenchimento, também foram observadas células isoladas de colênquima abaixo da epiderme, cujas paredes celulares são mais espessadas que as células parenquimáticas, o espessamento tende ao tipo angular. Nesta estrutura as cavidades mucilaginosas são em maior quantidade e localizam-se pouco abaixo da epiderme, há abundância de feixes vasculares concêntricos do tipo anficrival dispersos irregularmente por toda a estrutura (Fig. 6 J). Os feixes na porção mediana do mesofilo são de menor calibre, já os feixes de maior calibre estão posicionados mais próximos à epiderme

interna e serão estes a irrigarem os filetes. Esta epiderme interna apresenta-se lisa (glabra), unisseriada e lobada delimitada por células de formato cúbico. Os lobos epidérmicos da face interna do tubo floral, apresentando feixes vasculares do tipo anficrival, indicam pontos de inserção dos filetes (Fig. 6 K-L).

Estrutura do androceu – Os estames são formados por filetes com epiderme de contorno cilíndrico, esta é glabra, cuticularizada e unisseriada com células de formato cuboide em secções transversais, seguidas de 3-4 camadas de células parenquimáticas grandes, de contorno redondo-ovoides, no centro do tecido parenquimático há um único feixe vascular concêntrico anficrival (Fig. 7 A). O conectivo é um tecido estéril cuja função é interligar as tecas da antera e ligar estas ao filete, este tecido é formado por células parenquimáticas com um único feixe vascular, em que o xilema é quase que completamente envolvido pelo floema (Fig. 7 B-C). Em secções transversais da antera jovem, no parênquima do conectivo foram observados idioblastos com cristais tipo drusas.

As anteras são bitecas, tetraesporangiadas, e lateralmente unidas pelo conectivo. Estruturalmente as anteras jovens dessa espécie apresentam quatro estratos parietais constituídos de epiderme unisseriada, endotécio, uma camada média e tapete secretor uni-binucleado. Os estratos parietais: camada média e tapete secretor sofrem desintegração, isto é, são consumidos durante o processo de microsporogênese, dessa forma restam na antera madura apenas uma epiderme unisseriada com células volumosas, contendo compostos secundários e o endotécio apresentando espessamento da parede secundária em forma de faixas (Fig. 7 B-C).

Estrutura do gineceu - O estigma lobado apresenta epiderme secretora e tricomatosa. Em secção transversal, cada lobo tem forma de “U”, caracterizado pela organização do tecido transmissor, esta porção da estrutura apresenta células compactas de citoplasma denso e núcleo evidente, contrastando com uma região central de células poliédricas amplas, onde está imerso

um único feixe vascular colateral, mas com grande quantidade de floema circundando o xilema (Fig. 8 A-C). Na região central também ocorrem células secretoras de mucilagem.

O estilete seccionado transversalmente, apresenta contorno circular, epiderme cuticularizada, glabra, estomatífera e unisseriada de células isodiamétricas cuboides. O mesofilo homogêneo possui diversos estratos de células parenquimáticas de formato poliédrico e tamanho mais ou menos variável, observam-se células e muitas cavidades secretoras de mucilagem originadas da ruptura de algumas células parenquimáticas, e um anel de 16 feixes vasculares concêntricos anficrivais, este número pode sofrer variação de acordo com o número de lobos no estigma floral, ou ser um indicativo para estes (Fig. 8 D-G). No interior do estilete ocorre tecido transmissor composto por células parenquimáticas compactas diminutas e de citoplasma denso, na região central há uma fenda ou canal estilar com epiderme formando pequenas reentrâncias ou lobos irregulares, que na análise em MEV revelou-se uma epiderme contendo tricomas unicelulares, estruturalmente semelhantes aos que ocorrem na epiderme externa dos lobos estigmáticos (Fig. 8 D-E, H-I).

Por ser uma flor epígina, o ovário está localizado em sua região mais basal. A base da flor tem natureza mista, ou seja, a parede do ovário é formada por duas regiões anatomicamente distintas (o pericarpelo (tecido receptacular) e carpelos). Assim, em secção transversal é observado tecido receptacular associado ao tecido carpelar, estando delimitados pelo sistema vascular formado por um anel de grandes feixes vasculares colaterais (Fig. 9 A).

Externamente, o ovário é revestido por epiderme unisseriada, estomatífera, glabra, recoberta por uma fina cutícula, as células epidérmicas são retangulares (em secção transversal). Após a epiderme há a formação de duas ou três camadas de células da hipoderme, estas têm formato tabular ou retangulares e achatadas. O mesofilo do pericarpelo é composto por parênquima pluriestratificado com 13-15 camadas de células poliédricas e ovoides de tamanhos variados, nesse parênquima ocorrem idioblastos contendo grãos de amido, feixes vasculares de

pequeno calibre e muitas cavidades secretoras de mucilagem, sendo delimitado pelo anel de grandes feixes vasculares colaterais (Fig. 9 B-D).

A região interna do ovário (carpelos) é identificada partindo das células parenquimáticas após o anel de grandes feixes vasculares colaterais, até a epiderme interna da cavidade ovariana (corte transversal). O mesofilo nessa estrutura compreende células parenquimáticas de tamanho reduzido, isodiamétricas de formato arredondado, algumas delas estavam sofrendo divisões anticlinais formando muitos estratos celulares, note-se que em direção ao interior do ovário as células gradualmente possuem menor diâmetro (Fig. 9 D). Ainda no mesofilo identificam-se feixes vasculares colaterais de pequeno calibre, alguns deles estavam em posição invertida, ou seja, com o xilema voltado para a face externa da estrutura (Fig. 9 E). A epiderme interna é unisseriada e podem haver regiões glabras ou tricomatosas (Fig. 9 F; 10 A).

Os óvulos são circinótropos, bitegumentados, crassinucelados, estes encontram-se conectados à placenta por meio de longos funículos ramificados, que são formados por células parenquimáticas de formato retangular e um único feixe vascular central. Em análise de MEV foram observados tricomas na região da placenta, ao longo da superfície epidérmica ventral do funículo e na porção apical do óvulo, região próxima à micrópila, funcionando como obturador (Fig. 10 B-C).

O tegumento externo do óvulo apresenta duas camadas de células parenquimáticas isodiamétricas de formato cuboide, o tegumento interno possui três estratos celulares, composto por células menores, ambos os tegumentos apresentam aumento de estratos celulares na região apical, próximo à micrópila, que é delimitada apenas pelo tegumento interno (Fig. 10 D-F).

O nucelo é bem desenvolvido e apresenta muitas camadas de células parenquimáticas com diferentes formatos cuboides ou cilíndricas e núcleo bem marcado, com muitas células observadas sofrendo divisões periclinais (Fig. 10 D, F).

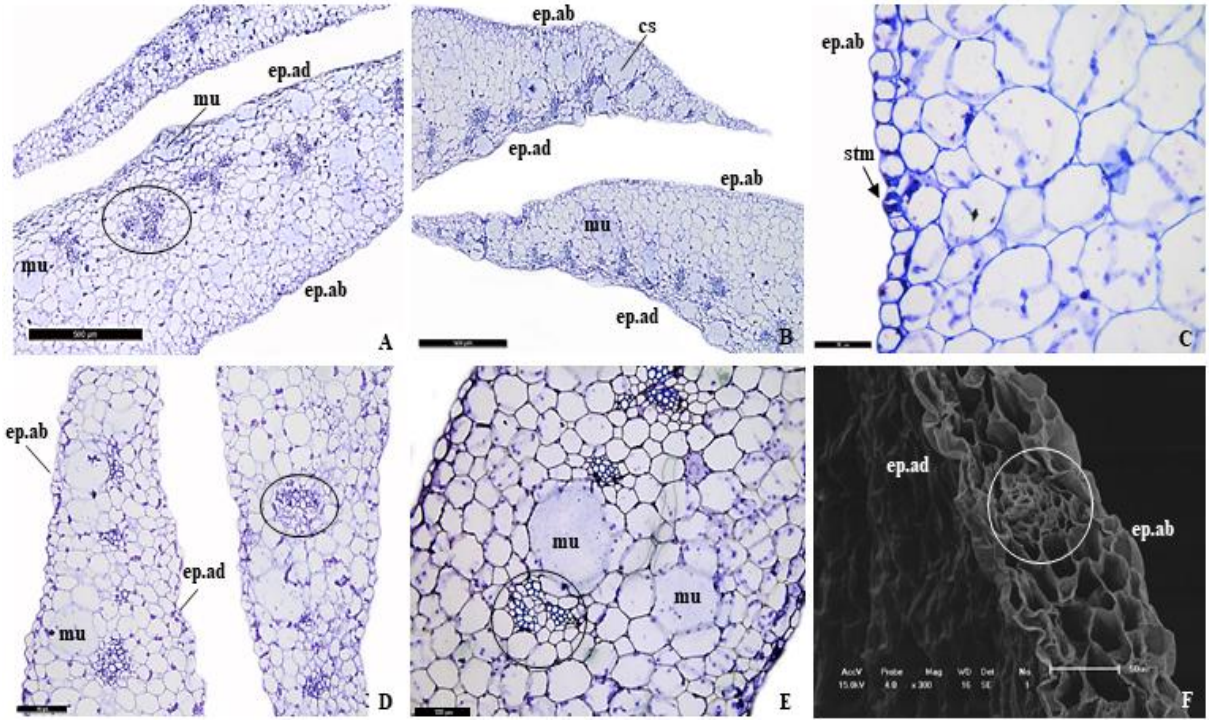


Figura 5. Anatomia floral do perianto (tépalas) de *Cereus fernambucensis*. (A-C) Secções das tépalas externas, no mesofilo o feixe vascular (área circulada), presença de cavidades secretoras de mucilagem e estômato paralelocítico na epiderme abaxial. (D-F) Tépalas internas nas extremidades apicais e mesofilo notar os feixes vasculares (área circulada) e cavidades secretoras de mucilagem. (F) Mesofilo visto em MEV. (cs = cavidade secretora, ep.ab = epiderme abaxial, ep.ad = epiderme adaxial, mu = mucilagem, stm = estômato). Barras: 500 µm (A, B, D); 50 µm (C, F); 100 µm (E);

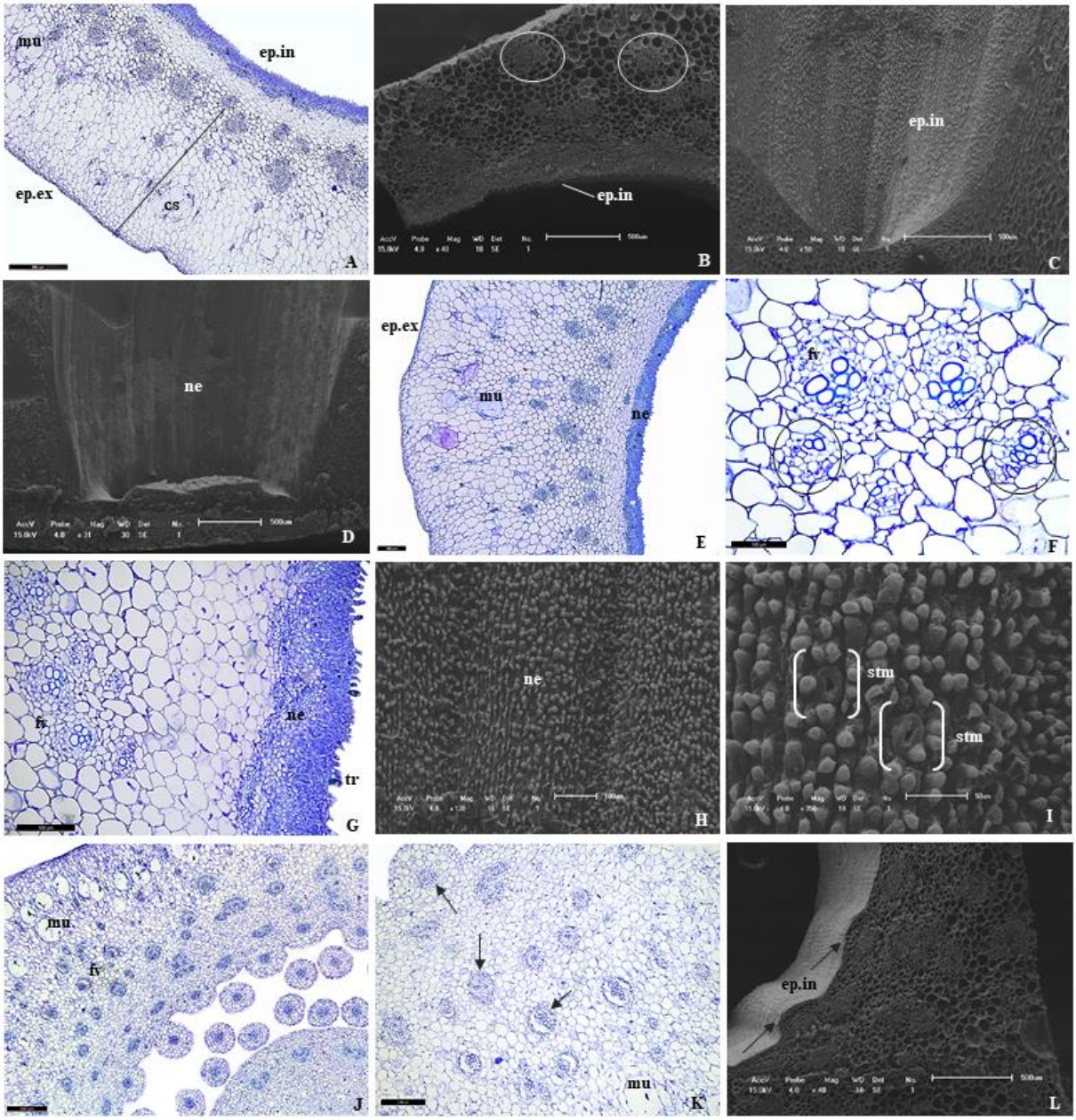


Figura 6. Anatomia do hipanto (tubo floral) de *Cereus fernambucensis*. (A-B) Mesofilo parenquimático, notar os feixes vasculares de grande calibre no mesofilo externo. (C-D) Porção interna do tubo esbranquiçada, vista em MEV. (E-G) Observar a região em forma de faixa contínua (azulada) do tecido nectarífero. (F) Feixes vasculares colaterais de grande calibre e feixes invertidos de pequeno calibre (área circulada) no mesofilo. (G) Corte transversal do tecido nectarífero evidenciando tricomas secretores. (H-I) Em MEV observe a epiderme interna do botão jovem com tricomas e estômatos. (J-L) Porção final do tubo floral com feixes vasculares concêntricos dispersos no mesofilo, e em MEV a região epidérmica de inserção dos filetes (lobos). (cs = cavidade secretora, ep.ex = epiderme externa, ep.in = epiderme interna, fv = feixe vascular, ne = nectário, mu = mucilagem, tr = tricoma). Barras: 500 µm (A, B, C, D, E, L); 100 µm (F, G, H); 50 µm (I); 300 µm (J); 200 µm (K).

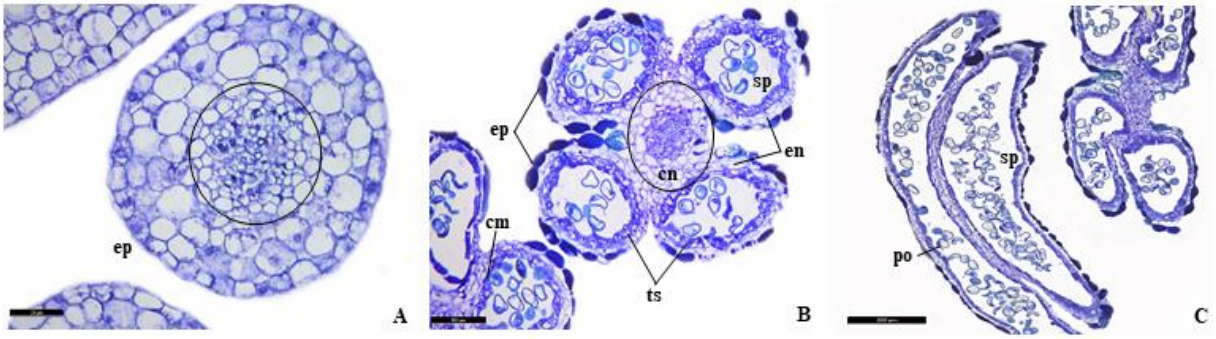


Figura 7. Anatomia do androceu da flor de *Cereus fernambucensis*. (A) Filete em corte transversal, observar o único feixe vascular central. (B) Secção transversal da antera jovem, observar os estratos parietais. (C) Estrutura da antera em estágio intermediário de maturação, note-se a redução dos estratos parietais em relação à imagem "B". (cm = camada média, cn = conectivo, en = endotécio, ep = epiderme, po = pólen, sp = saco polínico ts = tapete secretor). Barras: 50 μm (A); 100 μm (B); 200 μm (C).

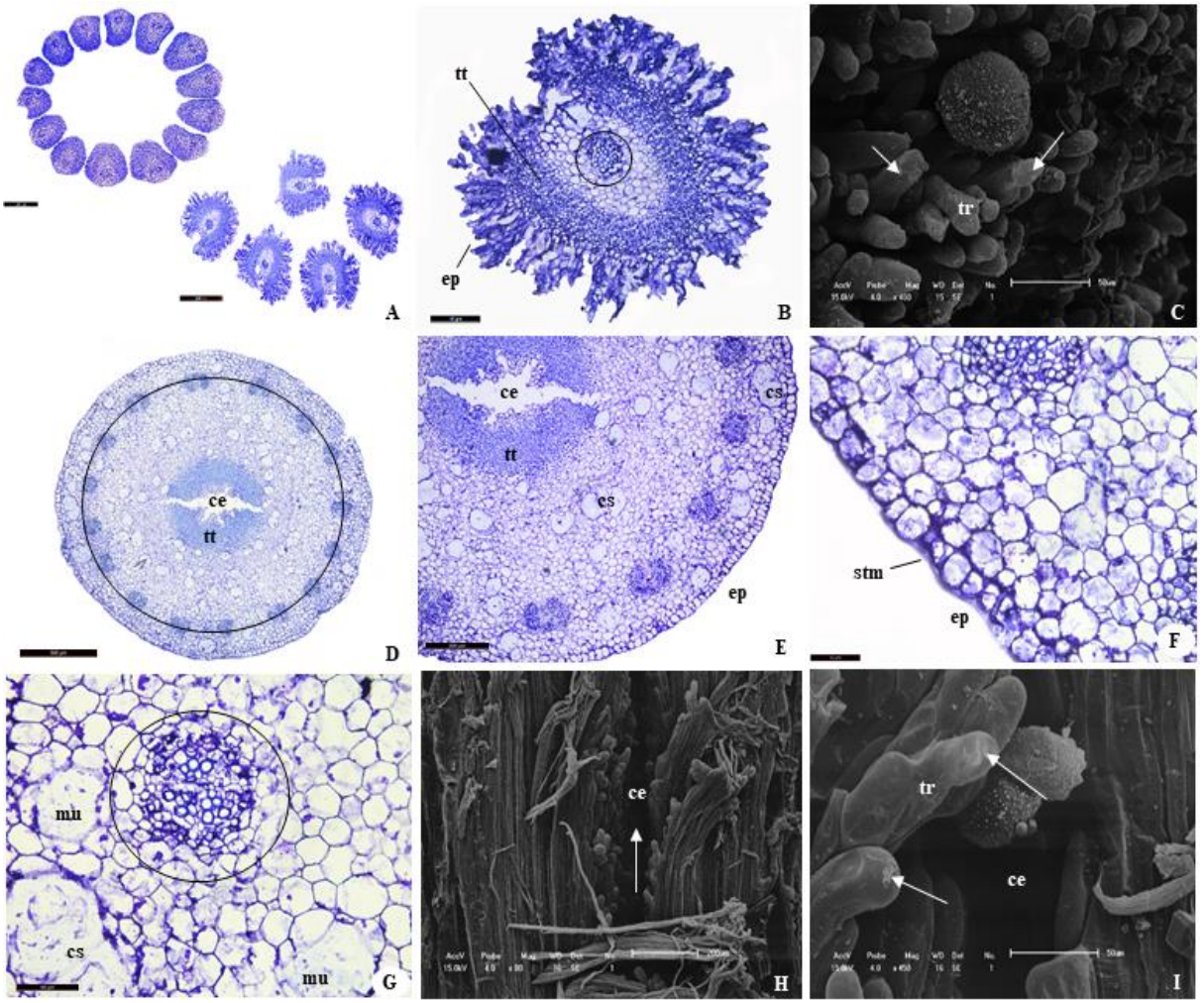


Figura 8. Anatomia do gineceu da flor de *Cereus fernambucensis*. (A) Secção transversal do estigma lobado em duas diferentes fases de maturação da flor. (B) Secção transversal da estrutura de um lobo, mostrando a epiderme tricomatosa, tecido transmissor e o feixe vascular central. (C) Tricomas epidérmicos do lobo. (D) Estilete, anel de feixes vasculares. (E-G) Estilete. (F) Epiderme externa com estômatos. (G) Mesofilo homogêneo, com cavidades secretoras de mucilagem e feixe vascular anficrival de grande calibre. (H-I) MEV do canal estilar em secção longitudinal. (ce = canal estilar, cs = cavidade secretora, ep = epiderme, mu = mucilagem, stm = estômato, tr = tricoma, tt = tecido transmissor). Barras: 200 μm + 400 μm (A); 100 μm (B); 50 μm (C, F, G, I), 500 μm (D), 200 μm (E, H).

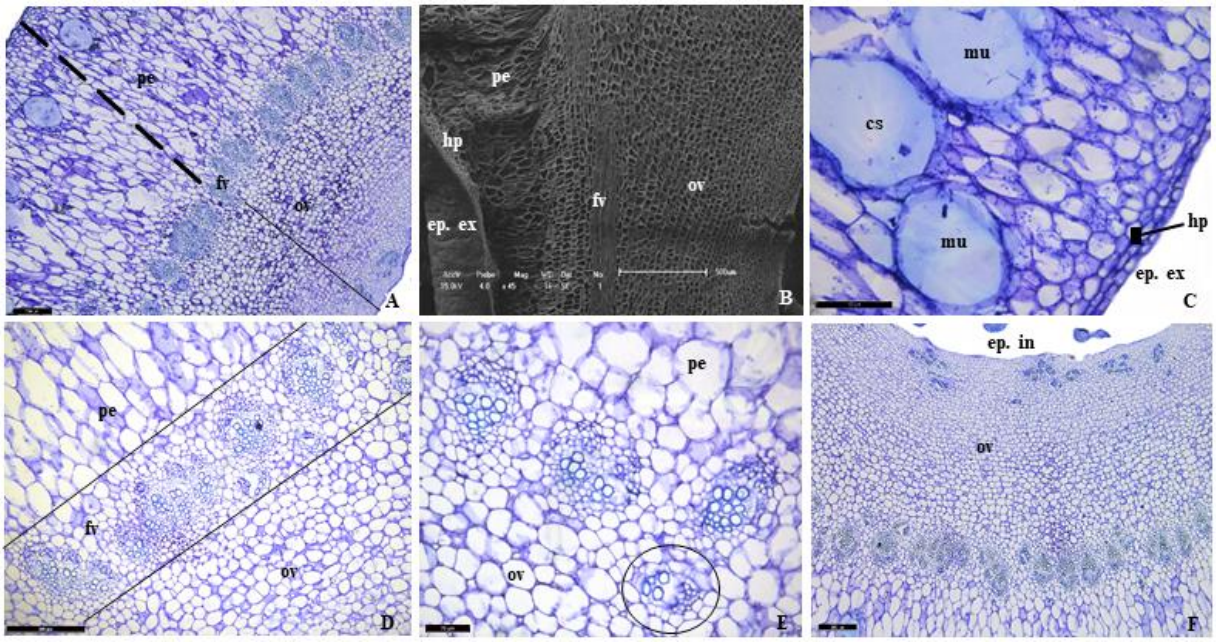


Figura 9. Anatomia do gineceu da flor de *Cereus fernambucensis*. (A) Parede do ovário com duas regiões distintas: região externa o tecido pericarpelo (tracejado), e a porção interna o ovário (linha contínua). (B) MEV da base do ovário em seção longitudinal. (C) Corte transversal da base da flor, observar no pericarpelo a epiderme externa, a hipoderme, e o mesofilo com cavidades secretoras de mucilagem. (D) Feixes vasculares colaterais, limite dos tecidos pericarpelo e ovário. (E) Feixes vasculares de pequeno calibre em posição invertida no ovário. (F) Ovário: mesofilo e epiderme interna. (cs = cavidade secretora, ep.ex = epiderme externa, ep.in = epiderme interna, fv = feixe vascular, hp = hipoderme, mu = mucilagem, ov = ovário, pe = pericarpelo). Barras: 300 μm (A, D, F); 500 μm (B); 100 μm (C), 70 μm (E).

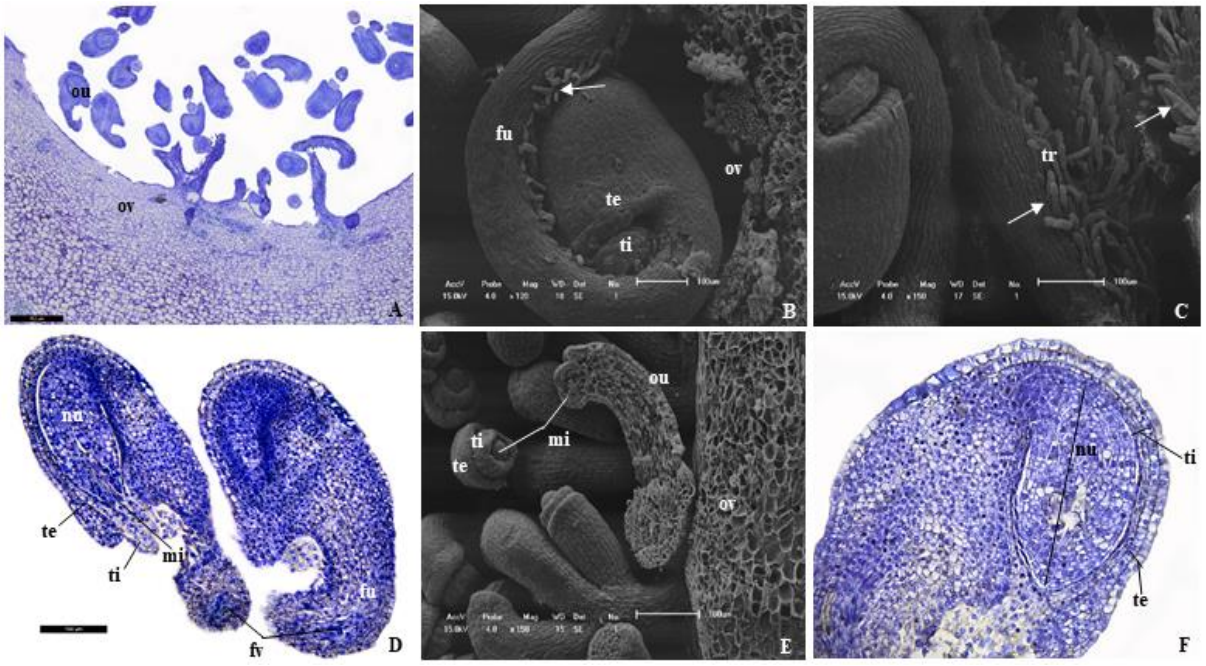


Figura 10. Anatomia do gineceu da flor de *Cereus fernambucensis*. (A) Corte transversal do ovário. (B-C) Óvulos circinótropos (curvatura 360º) com tricomas na epiderme ventral do funículo, vistos em MEV. (D-E) Óvulos jovens em microscopia de luz e MEV. (F) Nucelo bem desenvolvido. (fu = funículo, fv = feixe vascular, mi = micrópila, nu = nucelo, ou = óvulo, ov = ovário, te = tegumento externo, ti = tegumento interno, tr = tricoma). Barras: 400 μm (A); 1 mm (B); 500 μm (C), 100 μm (D, E, F).

3.2 Caracterização Morfológica e Anatômica de *Cereus hildmannianus*

3.2.1 Morfologia Floral

Os botões florais de *C. hildmannianus* surgem nas aréolas lanosas laterais do caule, são sésseis, em forma de tocha com ápice floral arredondado (Fig. 11 A-C), externamente possuem cor verde-escuro, as flores em pré-antese tiveram comprimento máximo de 27 cm (Fig. 11 D).

As flores são bissexuais, epígenas, infundibuliformes, de simetria actinomorfa, grandes e vistosas atingindo ca. de 18 cm de abertura do perianto, de antese noturna, duram apenas uma noite (Fig. 11 F-H), de odor levemente adocicado ao olfato humano (dados observados em campo). As flores abertas possuem tubo floral verde, as tépalas externas apresentam variação de cor, sendo observadas flores de cor verde a levemente amarelado, ou ainda alguns indivíduos com perianto tepaloide em tons de rosas mais acentuados e bordas vináceas, dando à flor um aspecto rosado.

Bractéolas ou folhas escamiformes de ápice bifurcado estão presentes na flor recobrindo aréolas glabras, distribuem-se da base da flor até próximo a porção apical do tubo; contudo, são melhores visualizadas nos botões mais jovens, tornando-se distanciadas e diminutas ou quase imperceptíveis na fase final da pré-antese floral (Fig. 11 D-E, H). As brácteas estão presentes na porção final do tubo floral e antecedem a primeira série dos verticilos tepaloides, apresentam textura carnosa e ápice arredondado.

Os segmentos do perianto, assim como detalhado para a espécie anterior, foram descritos como tépalas por não ser possível diferenciar as peças do cálice e da corola. As tépalas apresentam muitas peças florais reunidas em quatro séries distintas morfologicamente, com transição de textura e formato, entretanto, algumas vezes pode ser difícil definir com clareza onde começa uma sequência de peças florais e se inicia a próxima série. Os segmentos externos das tépalas têm cor verde e bordos vináceos, com ápice arredondado; os segmentos mais internos são brancos (Fig. 11 I-L).

O nectário está localizado na superfície interna do tubo floral, inicia-se na base do tubo logo acima do teto do ovário e início do estilete, e estende-se até próximo a porção final do tubo floral, formando uma câmara nectarífera, classificado como nectário do tipo câmara aberta. A região mostra-se levemente esbranquiçada e o final do tecido nectarífero foi definido pelo ponto de inserção da primeira série dos filetes (Fig. 11 M-O).

O androceu compõe-se de numerosos estames dialistêmones, inseridos no tubo floral de forma espiralada, os filetes são alvo-esverdeados e as anteras de coloração castanho-claras com margem delgada e cor marrom. A inserção da antera no filete é basifixa, apresenta deiscência longitudinal completa (Fig. 11 O-Q).

O gineceu é sincárpico, o estilete tem cor esverdeada e alonga-se na mesma proporção do tubo floral, o estigma é alvo-amarelado, lobado com número de lobos variável ((12)15 a 17). O ovário ínfero é externamente indiferenciado do tecido receptacular (pericarpelo) (Fig. 12 A-

C), e quando seccionado o pericarpelo apresenta abundante mucilagem transparente. O interior da cavidade ovariana (unilocular) contém muitos óvulos circinótropos organizados em fileiras/colunas caracterizando a região placentária, a placentação é do tipo parietal e os óvulos estão conectados à parede do ovário por um longo funículo ramificado (Fig. 12 D-H).

Figura 11. Morfologia do botão e da flor de *Cereus hildmannianus*. (A-C) Botões jovens, em "A" o botão inicial está quase recoberto pela lã da aréola. (D) Flor em final de pré-antese. (D-E) Bractéolas (setas). (F-H) Início da antese, abertura total da flor e pós-antese floral. (I-J) Tépalas com 4 séries: em vista externa e interna na flor em antese. (K) Perianto com variação de cor floral. (L) Longo tubo floral, em vista interna e externa. (M-N) Epiderme interna do tubo floral, observar a câmara nectarífera subtipo aberta, na superfície notar as gotículas do néctar (setas). (O) Androceu poliestêmone. (P) Inserção basifixa do filete ao MEV. (Q) Deiscência rimosa completa ao MEV. (an = antera, br = bractéola, en = endotécio, ep = epiderme, es = estilete, fi = filete, ne = nectário, st = estigma tf = tubo floral, tp = tépalas, tpe = tépalas externas, tpi = tépalas internas). Barras: 4 mm (A); 1 cm (B, M); 2 cm (C, I); 4 cm (D, F, G, H); 5 mm (E); 5 cm (J, L); 3,5 cm (K); 1,5 cm (N); 2,5 cm (O); 500 μm (P); 2 mm (Q).

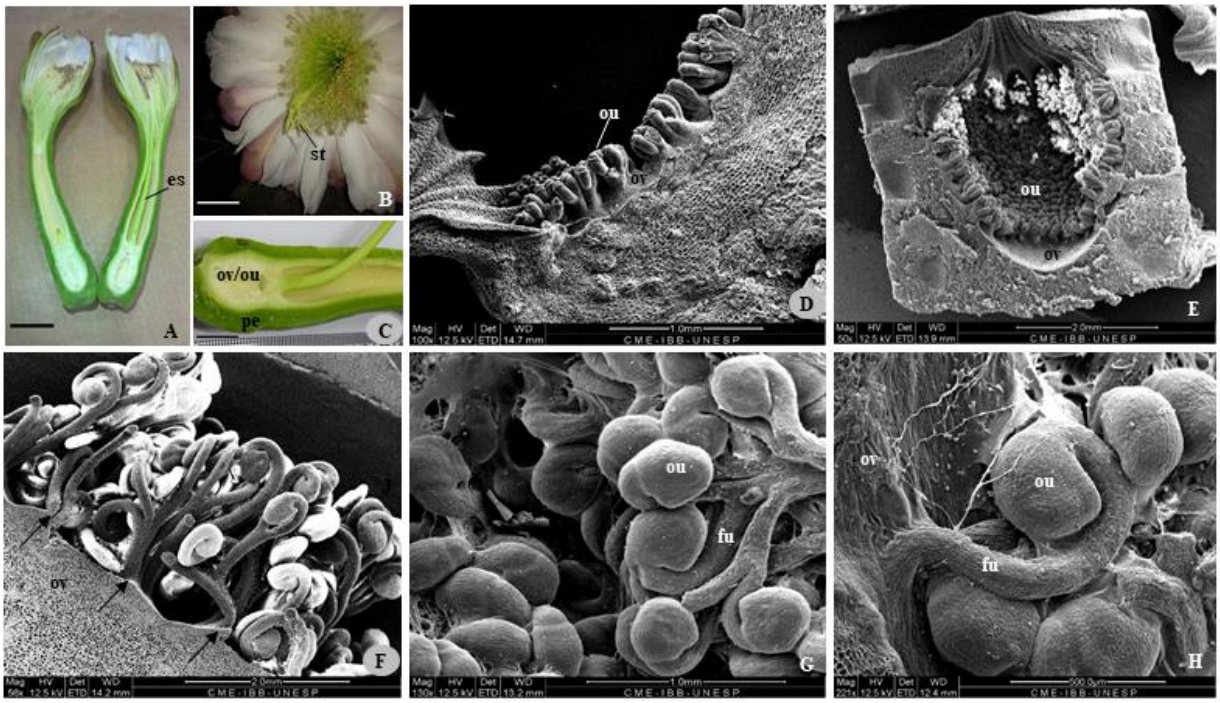


Figura 12. Morfologia floral de *Cereus hildmannianus*. (A-B) Estilete longo e estigma lobado. (C) Interior da flor epígina, observar ovário envolto por tecido pericarpelar. (D-E) Ovário unilocular com muitos óvulos. (F) Placentação parietal. (G-H) Óvulos circinótropos com longo funículo. (es = estilete, fu = funículo, ou = óvulo, ov = ovário, pe = pericarpelo, st = estigma). Barras: 4,5 cm (A); 2,5 cm (B); 2 cm (C); 1 mm (D, G); 2 mm (E, F); 500 μm (H).

3.2.2 Anatomia da flor

Perianto – As tépalas externas apresentam epiderme unisseriada, glabra em ambas as faces (adaxial e abaxial), cuticularizada. Em corte transversal as células da epiderme abaxial são cuboides, na face adaxial as células são menores, achatadas e retangulares. A superfície da epiderme abaxial observada ao MEV apresenta estômatos paralelocíticos no mesmo plano que as células epidérmicas. Entretanto, na face adaxial em nenhuma das técnicas empregadas nas análises revelou-se a presença dos estômatos (Fig. 13 A-F).

O mesofilo apresentou entre 22 e 26 camadas de células parenquimáticas, é homogêneo com células achatadas ou de formatos irregulares e tamanhos duas vezes maiores em relação às células da epiderme, mergulhado nesse parênquima ocorrem idioblastos contendo grãos de amido. Contudo, se observa que as células parenquimáticas mais próximas à porção adaxial formam camadas de células achatadas, alongadas e mais ou menos simétricas, os espaços intercelulares são na maioria inconspícuos, feixes vasculares colaterais de pequeno porte estão

dispersos no mesofilo posicionados em direção à epiderme inferior, sendo maior a quantidade de células do xilema em relação ao floema. Células e cavidades secretoras de mucilagem estão presentes no mesofilo, distribuídas mais ou menos uniformemente entre os ápices e regiões medianas nesta estrutura (Fig. 13 B).

Perianto – As tépalas internas apresentam epiderme uniestratificada, glabra, cuticularizada, com células arredondadas ou poliédricas em ambas as superfícies abaxial e adaxial, estas podendo ter uma aparência levemente papilosa na face abaxial e mais alongada na face adaxial. O mesofilo é homogêneo, pluriestratificado contando-se entre 11e 23 estratos de células parenquimáticas, estas são arredondadas e pouco maiores que as células da epiderme, nas camadas seguintes as células assumem formatos que variam em forma (arredondadas a irregulares) e tamanho com conspícuos espaços intercelulares, feixes vasculares colaterais de pequeno porte estão imersos no tecido parenquimático com maior ocorrência de células do floema, no mesofilo também ocorrem células e cavidades secretoras de mucilagem (Fig. 13G-I).

Estrutura do hipanto (tubo floral) – Na porção acima do ovário, em secções transversais, o tubo floral apresenta contorno cilíndrico, com leves ondulações epidérmicas. A epiderme externa é cuticularizada, estomatífera, unisseriada, as células são pequenas quadradas a retangulares, abaixo da epiderme ocorrem duas a três camadas de células hipodérmicas de formato tabular, pouco maiores que as epidérmicas. Histologicamente, nessa estrutura pode-se distinguir duas regiões que foram denominadas de mesofilo externo, após o tecido hipodérmico até a última camada de parênquima antes dos grandes feixes vasculares colaterais; e o mesofilo interno, limitado após esses grandes feixes vasculares até a epiderme interna, onde as células diferenciam-se em tecido nectarífero (Fig. 14 A-D).

O mesofilo externo é homogêneo e pluriestratificado, as camadas são formadas por células de tamanhos grandes e pequenos com contornos assimétricos, ocorrem células e

cavidades secretoras de mucilagem, feixes vasculares colaterais de pequeno calibre estão dispersos no mesofilo (Fig. 14 D). Na porção mediana da estrutura, o mesofilo contém feixes vasculares de grande calibre do tipo anficrival (Fig. 14 E-F), estes feixes ascenderão para irrigar os filetes.

O mesofilo interno também tem aspecto homogêneo, parenquimatoso, pluriestratificado, mas com número menor de estratos celulares com células isodiamétricas arredondadas. Internamente a estas camadas existem feixes vasculares colaterais que compõem o tecido nectarífero adjacente. Este tecido nectarífero, em cortes transversais e/ou longitudinais, pode ser identificado por uma região com cor azul acentuada, caracterizada por apresentar células bastante compactadas, pequenas, de citoplasma denso com núcleo grande (Fig. 14 E, G). A epiderme interna é secretora, formada por tricomas glandulares simples, unicelulares, as análises em MEV permitiram identificar também estômatos nessa superfície epidérmica, estes junto com os tricomas são responsáveis pela secreção do néctar (Fig. 14 H-J). No tecido nectarífero podem ser observados idioblastos contendo cristais do tipo drusas.

Na porção apical do tubo floral, local de inserção dos filetes, as características morfológicas e anatômicas são semelhantes quanto à estrutura da epiderme, com mesofilo homogêneo e pluriestratificado, contudo apresenta considerável abundância de feixes vasculares concêntricos anficrivais (Fig. 15 A-C). À medida que se aproximam da cavidade interna do tubo os feixes estão presentes em maior quantidade, imersos em camadas de células parenquimáticas de contorno cilíndrico, menores e mais compactadas, há ainda a presença de células de colênquima, estando isoladas ou mesmo em agrupamentos no mesofilo, caracterizadas pelo espessamento do tipo angular da parede celular. A epiderme interna, nessa altura do tubo, é glabra, unisseriada e lobada delimitada por células de formato cúbico. Os lobos epidérmicos indicam pontos de inserção ou separação dos filetes em formação, na epiderme interna do tubo floral (Fig. 15 C-D).

Estrutura do androceu – Os filetes que compõem o androceu apresentam uma epiderme de contorno cilíndrico, cuticularizada, glabra, uniestratificada formada por células cuboides em secções transversais, algumas delas sofrendo divisões periclinais. Internamente à epiderme ocorrem quatro camadas de grandes células parenquimáticas, contudo podem ser identificadas também a presença de células isoladas do colênquima, estas células apresentaram espessamento angular da parede, têm forma esférica ou ovoide, ocorrem também células secretoras e no centro do tecido parenquimático há um único feixe vascular concêntrico anficrival (Fig. 15 E).

A porção apical do filete é conectada à antera através do tecido conectivo, sua função é interligar as tecas da antera e ligar estas ao filete, é formado por células parenquimáticas isodiamétricas e um único feixe vascular anficrival ao centro, podendo ocorrer idioblastos com cristais do tipo drusas (Fig. 15 F; 16 A-B). Em análise de MEV foram observados estômatos paralelocíticos na epiderme do conectivo.

As anteras são bitecas, tetrasporangiadas, e lateralmente unidas pelo tecido conectivo. Apresentam quatro estratificações parietais formada por epiderme, endotécio, camada média e tapete secretor uni-binucleado (Fig. 16 A-C). Todas as camadas parietais são observadas em botões jovens; contudo, nas anteras maduras são observadas apenas a epiderme que apresenta células grandes e volumosas, papilosas, com conteúdo de secreção celular e o endotécio que apresenta espessamento parietal secundário em forma de faixas em orientações periclinal e anticlinal, observados em microscopia de luz e MEV (Fig. 16 D-F).

Estrutura do gineceu – O estigma é lobado, no qual os lobos, em corte transversal, têm contorno quase circular (Fig. 17 A), diferindo de *C. fernambucensis* que tem lobos em forma de "U". A epiderme é tricomatosa e secretora, os tricomas são multicelulares, nas camadas subepidérmicas formadas por tecido transmissor, as células são diminutas com citoplasma denso e núcleo evidente. No centro, as células parenquimáticas são maiores, mais ou menos isodiamétricas e ocorre um único feixe vascular colateral (Fig. 17 A-C).

O estilete em sua porção apical, que antecede os lobos do estigma, apresenta contorno ondulado com pequenas depressões epidérmicas, esta epiderme se mostra cutinizada, unisseriada, glabra, com complexos estomáticos onde os estômatos encontram-se afundados na epiderme sendo observados em MEV, as células epidérmicas são longas e retangulares, porém com aspecto cuboide em secções transversais (Fig. 17 D-G).

O mesofilo homogêneo possui diversos estratos de células parenquimáticas esféricas, cerca de 10 camadas de tamanho mais ou menos variável, alguns idioblastos contendo grãos de amido, muitas células e cavidades secretoras de mucilagem, sendo mais abundantes após o anel de 12 feixes, este número de feixes pode sofrer variação na flor. Os feixes vasculares são concêntricos anficrivais, localizados nas regiões de alternância entre o tecido transmissor e as células do parênquima fundamental (Fig. 17 G-I). No centro do estilete nota-se o tecido transmissor formado de células diminutas com citoplasma denso, ao centro do tecido há uma grande fenda ou canal estilar, a epiderme interna forma reentrâncias ou lobos mais ou menos simétricos de células grandes cilíndricas ou cuboides, com algumas células epidérmicas modificadas projetando-se em forma de tricomas tectores ou papilas epidérmicas. (Fig. 17 D, E, G).

Assim como na flor de *C. fernambucensis*, a base da flor de *C. hildmannianus* é formada por duas regiões anatomicamente distintas, o pericarpelo e os carpelos unidos, tendo entre elas a presença de tecido vascular formado por um anel de feixes vasculares colaterais de grande calibre, que definem seus limites (Fig. 18 A, B, G). A epiderme externa da parede do ovário (pericarpelo) é unisseriada, glabra, estomatífera e recoberta por uma delgada cutícula, composta por pequenas células retangulares, logo abaixo, ocorrem 2-3 camadas de células da hipoderme, formada por células retangulares e achatadas. O mesofilo do pericarpelo é homogêneo, composto por células parenquimáticas de tamanhos e formatos variados, tendo cerca de 28 camadas de células parenquimáticas repletas de amido, onde estão imersos feixes vasculares

colaterais de pequeno calibre e também células e cavidades secretoras de mucilagem (Fig. 18 C-E).

A região mais interna (carpelar), após o anel de grande feixes, é composta por células parenquimáticas de tamanho reduzido, isodiamétricas de formato globoso, algumas delas estavam sofrendo divisões anticlinais, onde também estão presentes células secretoras e feixes vasculares invertidos; internamente tem vários estratos de células parenquimáticas que vão ficando gradualmente menores em direção ao interior do ovário, a epiderme interna é unisseriada, podendo haver regiões glabras ou tricomatosas observadas em MEV (Fig. 18 F-H).

Os óvulos são circinótropos, bitegumentados, crassinucelados, estão ligados à placenta por meio de um longo funículo ramificado. A vascularização do funículo é feita por um único feixe vascular colateral. Na superfície da epiderme ventral do funículo, em análise de MEV, foram observados tricomas ao longo de toda esta estrutura, estes tricomas devem ter a função de obturador no processo de desenvolvimento do tubo polínico na flor.

O tegumento externo dos óvulos é constituído por duas camadas de células parenquimáticas isodiamétricas de formato retangulares a cuboide em secções transversais e em análises de MEV, sendo a primeira camada constituída de células grandes contendo substâncias fenólicas. O tegumento interno, possui duas camadas de células retangulares ou cuboides em secções transversais, porém em tamanho muito menores se comparadas com as células do tegumento externo (Fig. 18 I). Ambos os tegumentos apresentam aumento de estratos celulares na região apical dos óvulos, no entanto, o tegumento interno cresce um pouco mais que o externo, delimitando a micrópila, como em *C. fernambucensis*.

O nucelo apresenta-se bem desenvolvido com muitas camadas de células parenquimáticas de diferentes formatos cuboides ou cilíndricas e núcleos bem marcados. Nesta região muitas células foram observadas sofrendo divisões periclinais (Fig. 18 I).

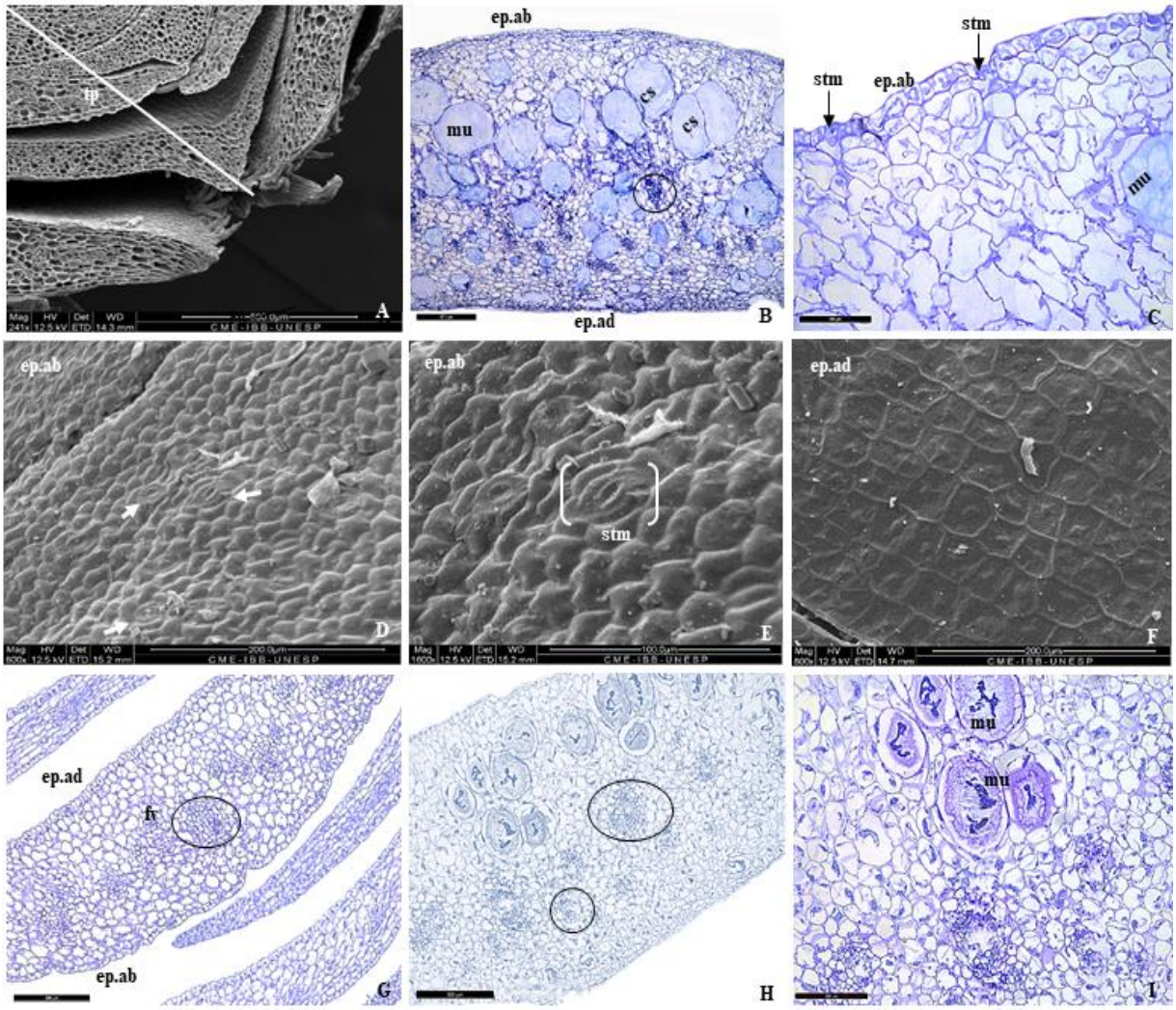


Figura 13. Anatomia floral do perianto (tépalas) de *Cereus hildmannianus*. (A) Secção transversal das tépalas vistas em MEV. (B-C) Tépalas externas: mesofilo com muitas cavidades secretoras de mucilagem e epiderme estomatífera. (D-E) Epiderme abaxial com estômatos vistos ao MEV, pormenor de um estômato paralelocítico. (F) Superfície epidérmica adaxial. (G-H) Secção transversal das tépalas internas: mesofilo homogêneo, feixes vasculares colaterais de diferentes calibres. (I) Estruturas secretoras de mucilagem. (cs = cavidade secretora, ep.ab = epiderme abaxial, ep.ad = epiderme adaxial, mu = mucilagem, stm = estômato, tp = tépalas). Barras: 500 μm (A, B); 100 μm (C, E, I, G); 200 μm (D, F); 300 μm (H).

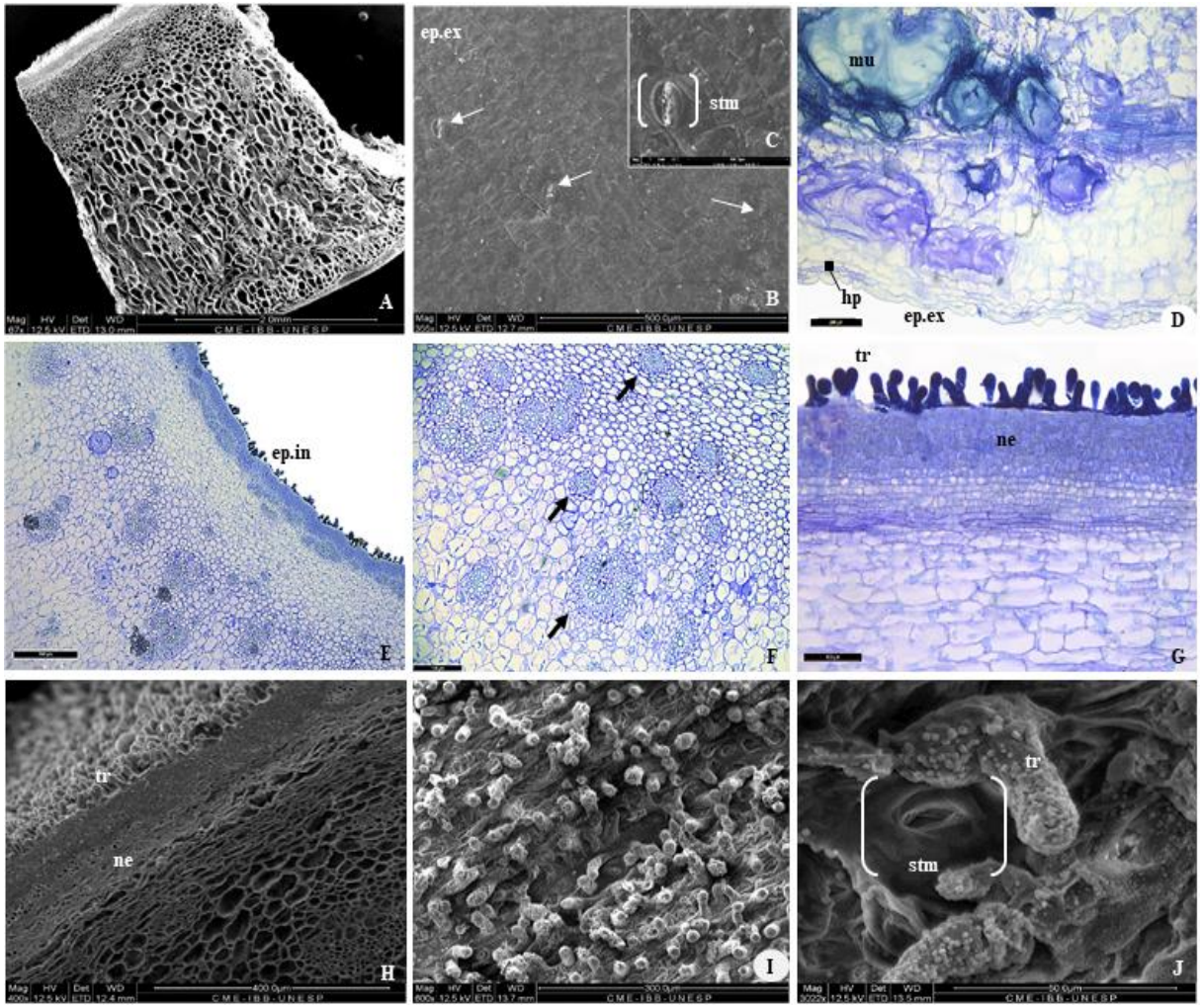


Figura 14. Anatomia do hipanto (tubo floral) de *Cereus hildmannianus*. (A) MEV do mesofilo homogêneo na porção acima do ovário. (B) Superfície epidérmica externa com estômatos. (C) Pormenor do estômato. (D) Camadas da hipoderme, e grandes cavidades secretoras de mucilagem. (E-F) Feixes vasculares de grande e de pequeno calibre dispersos no mesofilo externo, e pormenor (setas) desses feixes. (G-I) MEV da epiderme interna do tecido nectarífero com tricomas e estômatos. (J) MEV com pormenor de estômato e tricoma do nectário. (ep.ex = epiderme externa, ep.in = epiderme interna, hp = hipoderme, mu = mucilagem, ne = nectário, stm = estômato, tr = tricoma). Barras: 2 mm (A); 500 µm (B, E); 100 µm (C, G); 200 µm (D, F); 400 µm (H); 300 µm (I); 50 µm (J).

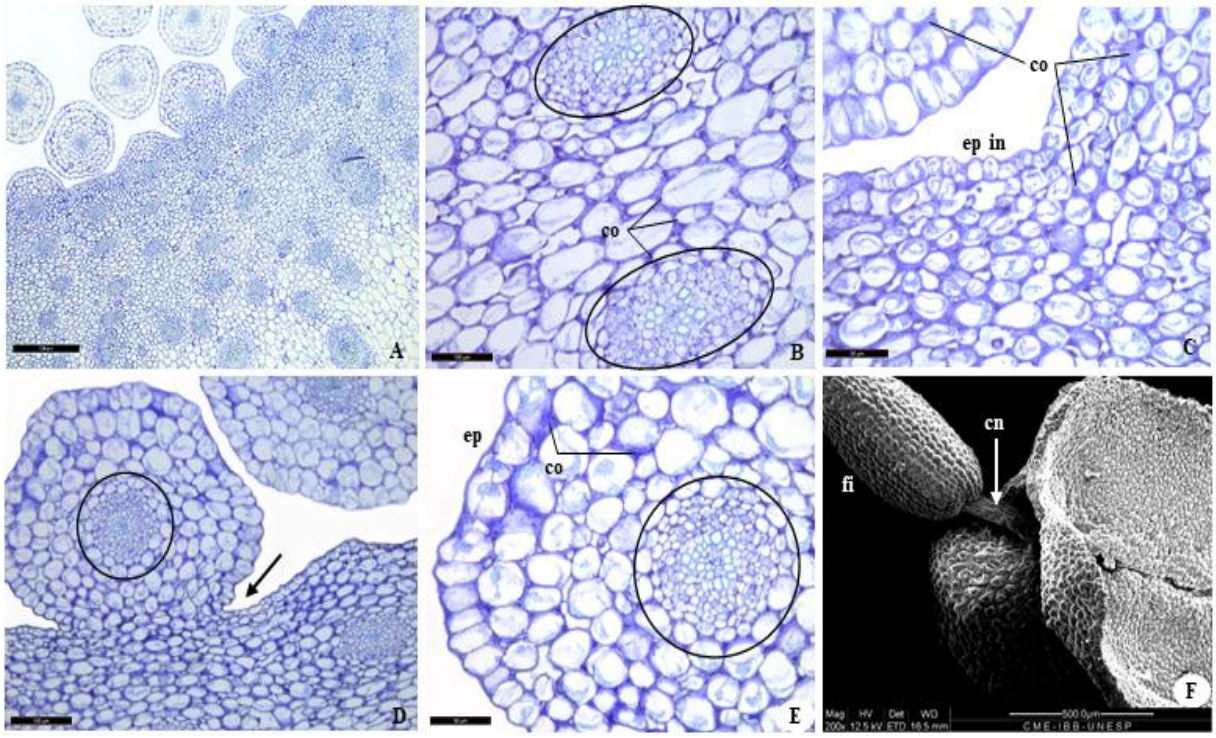


Figura 15. Anatomia do androceu de *Cereus hildmannianus*. (A) Secção do tubo floral na região de formação dos filetes, note-se a abundância de feixes vasculares. (B) Pormenor dos feixes vasculares concêntricos do tipo anficrival. (C) Mesofilo interno, observam-se células de colênquima angular. (D) Inserção do filete. (E) Estrutura do filete com células de colênquima e ao centro único feixe anficrival. (F) Superfície do filete em MEV, observar o ponto de união filete-antera (cn = conectivo, co = colênquima, ep = epiderme, ep.in = epiderme interna, fi = filete). Barras: 500 μm (A, F); 100 μm (B, D); 50 μm (C, E).

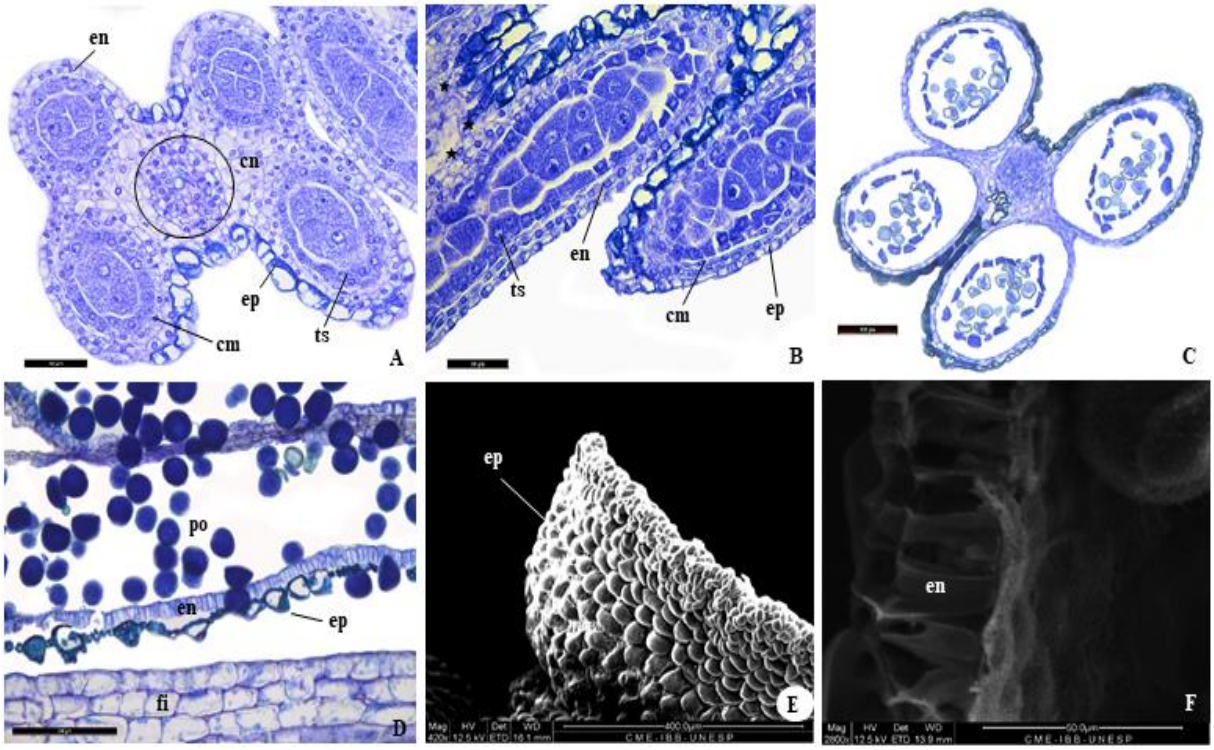


Figura 16. Anatomia do androceu de *Cereus hildmannianus*. (A) Tecas unidas pelo conectivo. (B) Camadas parietais da antera; no conectivo notam-se cristais do tipo drusas (estrelas). (C) Antera em fase intermediária de maturação, notar a redução das camadas parietais. (D) Secção longitudinal da antera madura, observa-se o endotécio e a epiderme. (E) Células epidérmicas volumosas contendo compostos fenólicos. (F) Pormenor do endotécio com espessamento da parede celular em forma de faixas. (cm = camada média, cn = conectivo, en = endotécio, ep = epiderme, fi = filete, po = pólen, ts = tapete secretor). Barras: 50 µm (A, B, F); 100 µm (C); 200 µm (D); 400 µm (E).

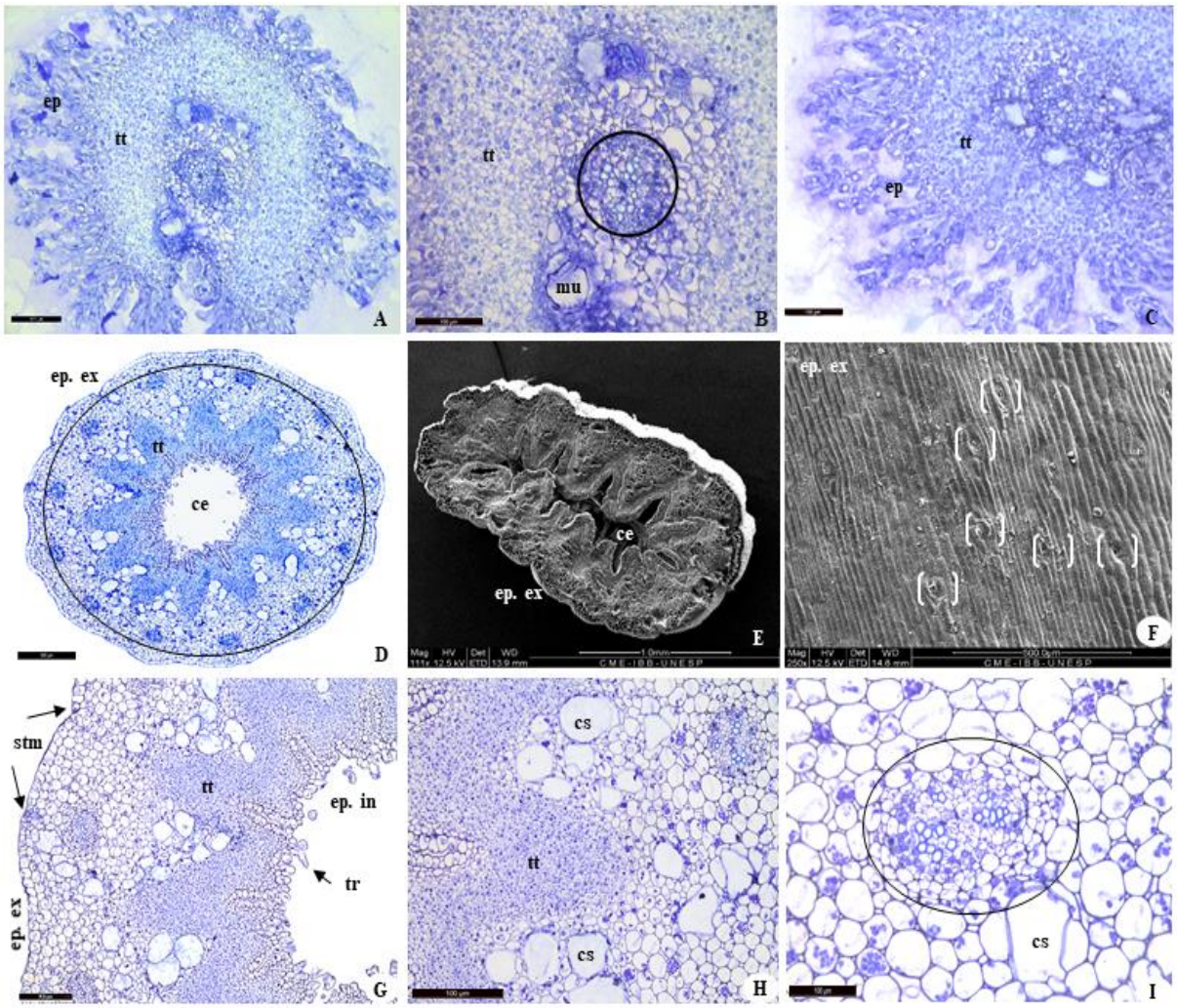


Figura 17. Anatomia do gineceu de *Cereus hildmannianus*. (A) Secção transversal do lobo do estigma evidenciando o contorno quase circular do tecido transmissor. (B) Feixe vascular do tipo anficrival. (C) Epiderme secretora do lobo. (D-I) Secções do estilete: observam-se a posição e organização dos feixes vasculares, o tecido transmissor fendido formando um canal estilar, a epiderme externa estomatífera e a epiderme interna tricomatosa. (ce = canal estilar, cs = cavidade secretora, ep = epiderme, ep.ex = epiderme externa, ep.in = epiderme interna, mu = mucilagem, stm = estômato, tr = tricoma, tt = tecido transmissor). Barras: 100 μm (A, B, C, H, I); 500 μm (D, F), 1 mm (E), 200 μm (G).

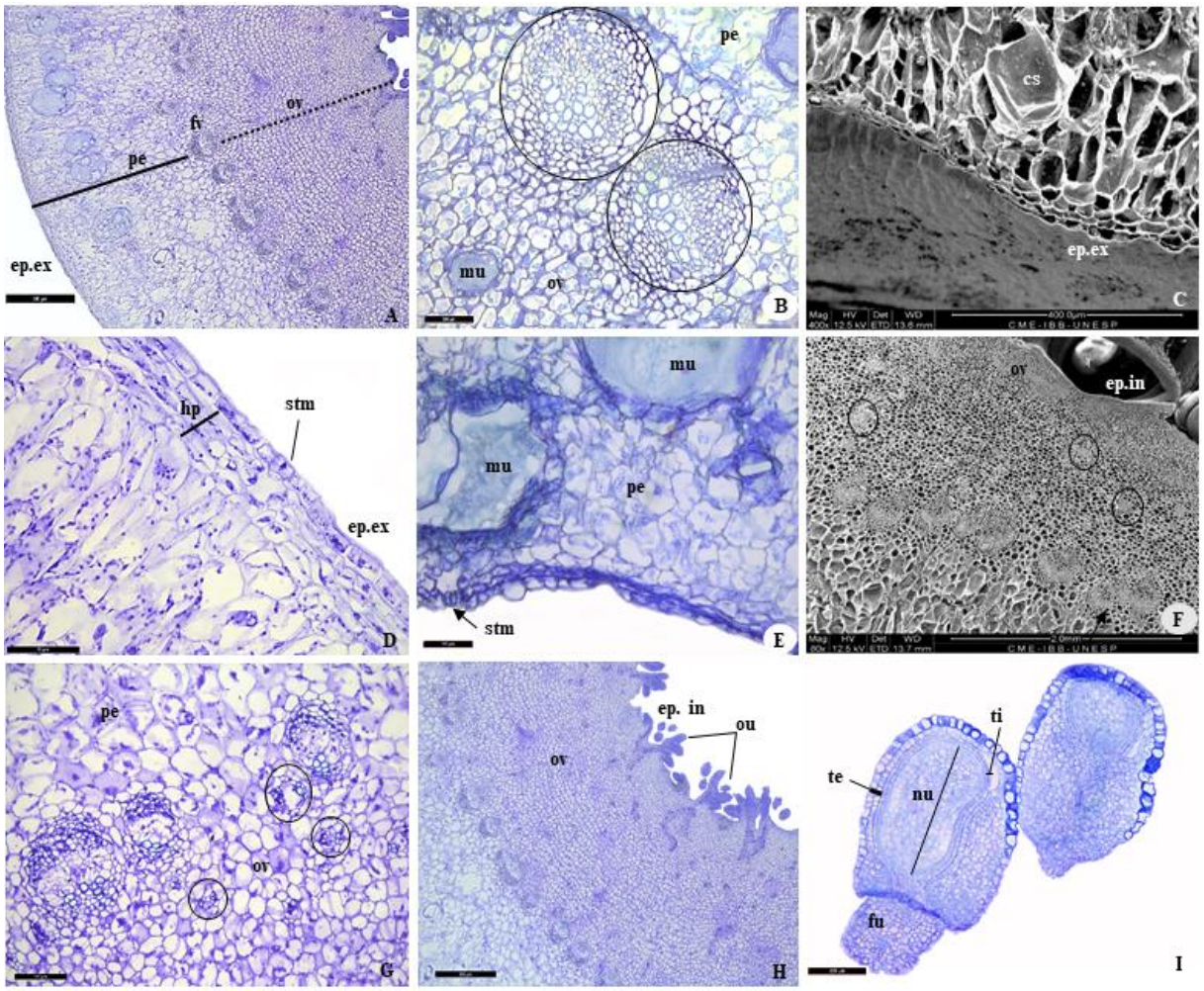


Figura 18. Anatomia do ovário de *Cereus hildmannianus*. (A) Parede do ovário, estrutura com duas regiões distintas (pericarpelo+ovário). (B) Feixes vasculares colaterais de grande calibre. (C-E) Região do pericarpelo, observam-se epiderme externa estomatífera, hipoderme e mesofilo com grandes cavidades secretoras de mucilagem. (F-H) Mesofilo interno do ovário, detalhe dos feixes vasculares invertidos. (H) Ovário e cavidade ovariana com primórdios ovulares. (I) Camadas parietais do óvulo, tegumentos internos e externos, na porção central o nucelo bem desenvolvido. (cs = cavidade secretora, ep.ex = epiderme externa, ep.in = epiderme interna, fu = funículo, fv = feixe vascular, hp = hipoderme, mu = mucilagem, nu = nucelo, ou = óvulo, ov = ovário, pe = pericarpelo, stm = estômato, te = tegumento externo, ti = tegumento interno). Barras: 500 µm (A, H); 200 µm (B, E, I); 400 µm (C), 70 µm (D); 2 mm (F); 100 µm (G).

Tabela 1 – Semelhanças morfológicas compartilhadas entre as flores de *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus.* *nectário classificado de acordo com Buxbaum (1953)

Estrutura / Característica	***C. fernambucensis & C. hildmannianus***
Botão floral	Séssil
Flor (forma, sexo, simetria)	Infundibuliforme, bissexual, simetria actinomorfa
Tépalas _ internas	Brancas
Nectário _ posição	Superfície interna do tubo floral
Nectário _ tipo/subtipo*	Câmara /Aberta
Estames (organização)	Dialistêmones, espiralados
Antera (deiscência, inserção)	Longitudinal, basifixa
Estigma	Lobado
Gineceu _ soldadura	Sincárpico
Ovário _ posição	Ínfero
Pericarpelo	Presente
Ovário	Unilocular, com muitos óvulos
Placentação	Parietal
Óvulo	Circinótropos, com funículo longo ramificado

Tabela 2 – Diferenças morfológicas entre as flores de *C. fernambucensis,* e *C. hildmannianus.*

Estrutura / Característica	***C. fernambucensis***	***C. hildmannianus***
Botão floral _ forma	Lança (ápice agudo)	Tocha (ápice arredondado)
Tépalas externas (ápice/cor)	Lanceolado, de cor verde com ápice róseo	Arredondado, de cor verde com ápice e bordas vináceas
Gineceu (Estigma)	número: 14-16 lobos	número: (12), 15-17 lobos

Tabela 3: – Semelhanças compartilhadas – Comparação das características anatômicas das flores de *C. fernambucensis,* e *C. hildmannianus*

Estrutura/Características	***C. fernambucensis & C. hildmannianus***
Tépalas externas _ Epiderme	Unisseriada, cuticularizada, glabra em ambas as faces
Tépalas externas _ Estômatos	Presente – face abaxial
Tépalas externas _ Mesofilo	Parênquima homogêneo
Tépalas externas _ Feixe vascular (tipo)	Colateral
Tépalas externas _ Céls. e Cavidades secretoras	Presentes no mesofilo
Tépalas internas _ Epiderme	Unisseriada, glabra, cuticularizada
Tépalas internas _ Mesofilo	Parênquima homogêneo
Tépalas internas _ Feixe vascular (tipo)	Colateral
Tépalas internas _ Céls. e cavidade Secretoras	Presentes no mesofilo
Tubo floral _ Epiderme externa	Unisseriada, cuticularizada, glabra e estomatífera
Tubo floral _ Hipoderme	2 a 3 camadas de células
Tubo floral _ Mesofilo	Homogêneo, com duas regiões distintas
Tubo floral _ Mesofilo externo – feixes vasculares (tipo)	Diminutos do tipo colateral

Tubo floral _ estrutura secretora	Presentes no mesofilo (células e cavidades)
Tubo floral _ Mesofilo interno	Parênquima homogêneo
Tubo floral _ Mesofilo interno – feixes vasculares	Colaterais subnectaríferos
Nectário _ Epiderme	Tricomatosa e estomatífera
Filete _ Epiderme	Unisseriada, glabra, cuticularizada
Filete _ Feixe vascular (tipo)	Concêntrico anficrival
Antera _ epiderme	Unisseriada, apresenta células volumosas com conteúdo fenólico
Antera _ organização	Bitecas, tetraesporangiadas
Antera _ Conectivo - feixe vascular	Único e central do tipo anficrival
Antera _ endotécio	Espessamento secundário da parede celular em faixas
Antera _ tapete secretor	Uni-binucleado
Estigma _ epiderme	Secretora e tricomatosa
Estigma _ feixe vascular	Único e colateral
Estilete _ epiderme	Unisseriada, glabra, cuticularizada, estomatífera
Estilete _ mesofilo	Parênquima homogêneo e pluriestratificado
Estilete _ estruturas secretoras	Células e cavidades secretoras de mucilagem
Estilete _ tecido transmissor – fendido	Canal estilar
Estilete_ tecido transmissor-epiderme interna	Tricomatosa
Pericarpelo _ epiderme Externa	Unisseriada, glabra, cuticularizada, estomatífera
Pericarpelo _ hipoderme	2 ou 3 camadas de células
Pericarpelo _ feixes vasculares (tipo)	Colateral (grande calibre)
Carpelo _ mesofilo	Parênquima homogêneo e pluriestratificado
Carpelo _ feixes vasculares (tipo)	Colaterais (pequeno calibre), alguns invertidos
Carpelo _ epiderme. Interna	Unisseriada, com regiões glabras e tricomatosas
Óvulos _ organização0	Bitegumentados, crassinucelados
Óvulos _ funículo – feixe vascular (tipo)	Único e colateral
Óvulos _ funículo – tricoma	Presente
Óvulos _ tegumento externo	2 camadas de células

Tabela 4 – Diferenças anatômicas entre as flores de *C. fernambucensis* e *C. hildmannianus*

Estrutura / Característica	***C. fernambucensis***	***C. hildmannianus***
Tépalas externas _ Mesofilo Nº. camadas	Ca. 19 - 20	Ca. 22 - 26
Tépalas (internas) _ Mesofilo Nº. camadas	14 - 16	11 - 23
Tubo floral _ Mesofilo interno Nº. camadas	7 - 9	11 - 16
Filete _ Nº. camadas	3 - 4 camadas de células	4 - 5 camadas de células
Estigma – Secção Transversal	Contorno em forma de “U”	Contorno quase circular
Estilete _ feixes vasculares	Anel de 16 feixes concêntricos anficrival	Anel de 12 feixes concêntricos anficrival
Estilete _ tecido transmissor - epiderme	Pequenas reentrâncias ou lobos irregulares	Reentrâncias ou lobos mais ou menos simétricos
Pericarpelo _ mesofilo	Ca.13 - 15 camadas	Ca. 28 camadas
Óvulos _ tegumento interno	3 camadas de células	2 camadas de células

4. DISCUSSÃO

As flores de ambas as espécies são grandes, com mais de 20 centímetros de comprimento, apresentam longo tubo floral, têm antese noturna, perianto interno branco, pólen abundante e néctar como recompensas aos seus visitantes florais. Essas características morfológicas indicam que as espécies apresentam tendência para a síndrome de polinização por esfingídeos e morcegos. Tais observações corroboram com os trabalhos de Silva e Sazima (1995), Locatelli e Machado (1999), que relataram visitas por mariposas em outras espécies do gênero *Cereus.* Atributos relacionados ao longo tubo floral, antese noturna e flores grandes e brancas, também são apontados por Almeida et. al, (2010, 2013) para cactos epífitos da tribo Hylocereeae.

As análises da estrutura do nectário para as duas espécies foram feitas à luz do trabalho de Buxbaum (1953), e segundo este autor os integrantes de Cactaceae podem apresentar um dos três tipos principais da classificação dos nectários: câmara (hipantial), anular e sulco. O tipo câmara pode apresentar os subtipos: câmara aberta, fechada, difusa, semi-aberta e coberta por lã. O tipo câmara aberta é caracterizado por apresentar a primeira série de estames inseridos na mesma altura no interior do tubo floral, definindo assim os limites superiores da câmara nectarífera, nesta estrutura os filamentos dos estames estão ligeiramente flexionados.

Todas as flores analisadas para *C. fernambucensis* e a maioria das flores de *C. hildmannianus* apresentaram as características do nectário seguindo a classificação tipo e subtipo câmara aberta. Entretanto, também foi observada uma pequena variação na flor em antese, de uma amostra apenas, de *C. hildmannianus* onde o nectário apresentou característica do tipo câmara difusa. Desta forma, uma análise mais detalhada dos tipos de nectários florais em comunidades de *Cereus* com "n" amostral significativo, pode indicar tendências evolutivas quanto à micromorfologia dos nectários, permitindo ainda, interpretar melhor qualquer variação intra e/ou interespecífica.

Em relação ao androceu, os filetes de ambas as espécies apresentaram epiderme simples, com células cuboides e mesofilo parenquimatoso pluriestratificado. Contudo o número de camadas do mesofilo foi maior em *C. hildmannianus* em comparação à *C. fernambucensis*, além da presença de células do colênquima observadas em pontos isolados logo abaixo das células da epiderme. Morfologicamente percebemos que todos os filetes nestas espécies se encontram inseridos na superfície da epiderme interna do tubo floral, organizados de forma espiralada. Segundo Buxbaum (1953), as inserções destes filamentos nas Cactaceae ocorrem de maneiras distintas devido às séries que se formam, sendo assim a primeira série de inserções é considerada primária e o ponto de inserção destes delimita a porção final do nectário tipo câmara aberta.

As anteras são bitecas e tetraesporangiadas, quando jovens estão dotadas de quatro estratos parietais: a epiderme, o endotécio, a camada média e o tapete secretor, respectivamente. A epiderme é a camada mais externa das anteras, esta apresenta um único estrato de células mostrando-se delgadas em sua maioria, porém com os avanços da maturação da antera, grande parte destas células se tornam volumosas e cheias de conteúdo de secreção celular. Nota-se ainda que em algumas regiões há obstrução das paredes celulares deixando em evidência a camada do endotécio.

O endotécio localiza-se abaixo da epiderme e constitui-se de uma única camada de células achatadas com núcleos visíveis, porém menores que as da epiderme. Esta caracterização corrobora com os estudos de Fuentes-Pérez (2009) com cinco indivíduos de *Opuntia* em que o endotécio das espécies também apresentou uma única camada. Observações das anteras na fase de flor adulta revelou células do endotécio com espessamento secundário em posições anticlinais e periclinais nas paredes celulares. Segundo Mariath et al., (2006), o espessamento das paredes do endotécio tem função na deiscência da antera e sua ausência pode estar

relacionada a uma condição derivada no processo de evolução dessa estrutura em algumas plantas.

A camada média também é uniestratificada e está localizada entre o endotécio e o tapete secretor, esta camada apresenta células com citoplasma bastante reduzido e às vezes é difícil distingui-la entre as demais camadas, em fases distintas de maturação da antera. A análise do botão floral em fase final da pré-antese mostrou que esse estrato parietal sofre degeneração antes da deiscência da estrutura.

O tapete constitui a camada parietal mais interna, este apresenta células uni-binucleadas e foi identificado neste estudo como sendo do tipo secretor ou glandular, segundo a classificação utilizada por Mariath et al, (2006). Pois de acordo com esses autores, neste tipo básico as células do tapete permanecem circundando o lóculo e adjacentes aos demais estratos parietais, como pode ser constatado em secções transversais da antera em desenvolvimento nas flores de *C. fernambucensis* e também em *C. hildmannianus*. O tapete secretor sofre modificações no processo de microsporogênese, e assim como a camada média, degenera-se antes da deiscência da antera. Desse modo permanecem na antera adulta apenas os estratos parietais epiderme e endotécio.

No gineceu o carácter anatômico do estilete formando um único canal estilar é compartilhado pelas duas espécies. Sobre essa característica do estilete Fahn (1967) explica que o mesmo pode ser oco ou sólido nas angiospermas, dependendo do grau de fechamento dos carpelos. Na maioria das angiospermas o estilete é sólido. Em plantas com gineceu sincárpico, como é o caso das espécies estudas, pode conter um único canal ou vários canais, cujo número é igual ao dos carpelos.

Além das espécies citadas esse caráter da fenda estilar no tecido transmissor foi reportado para outras espécies de Cactaceae ocorrendo em espécies de *Opuntia* Mill. (Fuentes-

Pérez et al., 2009), e para o cacto epífito *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose (O.J.G Almeida dados não publicados) que também tem grandes flores.

Contudo, em outras linhagens de cactos epífitos, como *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Almeida et al., 2010), *Hatiora* Britton & Rose, *Lepismium* Pfeiff e *Rhipsalis* Gaertn. (O.J.G. Almeida; et al., dados não publicados) não foi observado o estilete fendido. Assim, embora não existam informações sobre esse estado de caráter para outras linhagens de cactos terrestres, a presença desse canal estilar parece ser um aspecto conservativo para toda a família, pois está presente em linhagens intermediárias (subfamília Opuntioideae) e em grupos mais derivados (Cactoideae), exceto em linhagens epífitas da tribo Rhipsalideae (Barcenas et al., 2011).

Para os representantes de Cactaceae que apresentam flores epíginas há um consenso entre os estudos de Boke (1963, 1980); Roth (1977) e Dickson (2000) de que o caráter ovário ínfero apresenta origem receptacular, pressupondo que os carpelos tenham afundado no tecido final do eixo caulinar, seguida pela fusão do tecido receptacular à parede dorsal do carpelo.

As espécies de *Cereus* aqui analisadas apresentaram ovário ínfero, bractéolas na base da flor/botão e tecido receptacular (pericarpelo) envolvendo o ovário. Em secções anatômicas a natureza mista do ovário é evidenciada pela presença de hipoderme, de um anel de grandes feixes vasculares e pela presença de feixes vasculares colaterais invertidos na porção do ovário, tais observações sustentam a hipótese sobre a natureza de origem receptacular para essa estrutura.

Essas características também foram mencionadas nos estudos de Fuentes-Pérez (2009), para as espécies de *Opuntia,* em flores de *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Almeida et al., 2010) e *Rhipsalis teres* (Vell.) Steud. que tem flor epígina com o ovário afundado no pericarpelo (Almeida et al., 2012), corroborando Dickson (2000), que reportou que o gineceu

de um cacto típico não foliar é composto de vários carpelos fechados em um receptáculo floral (pericarpelo), com ovário unilocular e placentação parietal.

Os óvulos de *Cereus fernambucensis* e *C. hildmaniannus* são numerosos e organizados dentro de uma única cavidade. No interior do ovário, os óvulos estão aderidos à parede através da placenta e na maturação apresentam um funículo longo, bastante desenvolvido e ramificado, de modo que envolve completamente o óvulo (curvatura 360º). Esta morfologia diferenciada é reportada por Fahn (1967) para Plumbaginaceae, em *Opuntia* e em outros gêneros de Cactaceae, e são classificados como óvulos do tipo circinótropos. Para Endres (2011), a curvatura do óvulo permite o posicionamento da micrópila próximo à placenta facilitando o acesso do tubo de pólen à micrópila.

Nas espécies estudadas o carácter tegumento dos óvulos apresentou diferenças entre as espécies. Ambas são bitegumentadas e compartilham o mesmo número de camadas do tegumento externo formado por dois estratos. Mas em relação ao tegumento interno as espécies diferem por *C. fernambucensis* apresentar três camadas de células, enquanto que em *C. hildmannianus* esse tegumento permanece com duas camadas.

Obturador, na definição de Fahn (1967) é uma consequência da placenta ou canal estilar que aproxima o tecido transmissor da micrópila. Bouman (1984), amplia essa descrição ao afirmar que o obturador é uma estrutura especial que tem uma função na orientação e crescimento do tubo de pólen, este pode ser de origem placentária, funicular ou da combinação de placenta e funículo, apresentando-se como uma saliência coberta por tricomas secretores ou uma região com epiderme papilosa. Nas espécies estudadas a estrutura identificada como obturador caracteriza tricomas e está presente na placenta e no funículo, sendo, portanto, de origem funicular e placentária para ambas as espécies. Esses tricomas são abundantes ao longo da região ventral dos funículos e se estendem até a região da micrópila.

5. CONCLUSÕES

As investigações anatômicas das flores de *Cereus* usadas neste estudo, sugerem que as duas espécies são bastante semelhantes anatomicamente, pois dos 50 caracteres analisados, 41 foram interpretados como compartilhados. Assim, como caracteres anatômicos diagnósticos, podemos nos utilizar do número de estratos do mesofilo para a arquitetura do perianto tepaloide, do tubo floral e do filete. Quanto ao gineceu, as análises da organização do tecido transmissor no estigma e no estilete (canal estilar); o número de estratos celulares do tecido receptacular (pericarpelo) que envolve o ovário; e o número de estratos do tegumento interno dos óvulos, sendo três em *C. fernambucensis* e duas camadas em *C. hildmannianus*, podem auxiliar na separação destas espécies de cactos colunares da Mata Atlântica.

Embora morfoanatomicamente estas duas espécies compartilhem a maioria das características aqui analisadas, sabemos que ainda existem muitas lacunas no conhecimento sobre as estruturas florais tanto sobre o gênero *Cereus* como para Cactaceae de maneira geral, que possam dar sustentabilidade aos dados para o gênero. Dessa forma estudar a anatomia floral de outros representantes de *Cereus* ou de Cactoideae permitirá avaliar a importância sistemática de características como: a vascularização das tépalas e do ovário, bem como as caracterizações do canal estilar, funículo ou placenta ramificada e nectário, identificando possíveis variações presentes em nível de gênero, subfamília e em Cactaceae.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida, O.J.G.; Cota-Sánchez, J.H. & Paoli, A.A.S. 2013. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereeae and Rhipsalideae (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 15*: 255-268.

Almeida, O.J.G.; Paoli, A.A.S. & Cota-Sánchez, J.H. 2012. A macro- and micromorphological survey of floral and extrafloral nectaries in the epiphytic cactus *Rhipsalis teres* (Cactoideae: Rhipsalideae*). Flora, 207*: 119-125.

Almeida, O.J.G.; Paoli, A.A.S. & Souza, L.A. 2010. Flower morpho-anatomy in *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad***,** *81*: 65-80.

Almeida, O.J.G.; Souza, L.A.; Paoli, A.A.S.; Davis, A.R. & Cota-Sanchez, J.H. 2018. Pericarp development in fruits of epiphytic cacti: implications for fruit classification and macro-morphology in the Cactaceae. *Botany, 96*: 621-635.

Anderson, E.F. 2001. **The Cactus Family**. Portland, Oregon: Timber press, 777p.

Andrade, C.T.S.; Marques, J.G.W. & Zappi, D.C. 2005. Utilização Medicinal de Cactáceas por sertanejos baianos. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, *8*: 36-42.

Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society, 181*: 1-20

Bárcenas, R.T; Yesson, C.E.; Hawkins, J.A. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics*, *27*: 470-489.

Barthlott, W.; Burstedde, K.; Geffert, J.; Ibisch, P.; Korotkova, N.; Miebach, A.; Rafiqpoor, M. D.; Stein, A. & Mutke, J. 2015. Biogeography and Biodiversity of Cacti. *Schumannia, 7*: 208.

Barthlott, W.; Hunt, D.R. 1993. Cactaceae. *In:* Kubitzki, K. J. G. R.; Bittrich V. (Orgs.), The families and genera of vascular plants. *Springer-Verlag*, *2*:161-197.

Boke, N.H. 1963. Anatomy and development of the flower and fruit of *Pereskia pititache. American Journal of Botany, 50*: 843-858.

Boke, N.H. 1966. Ontogeny and structure of the flower and fruit of *Pereskia aculeata*. *American Journal of Botany, 53*: 534-542.

Boke, N.H. 1980. Developmental Morphology and Anatomy in Cactaceae. *BioScience, 30*: 605–610.

Bouman, F. 1984. The ovule, 123-157. *In*: Johri, B.M. (ed.). ***Embryology of angiosperms*.** Berlin: Springer-Verlag, 830p.

Brasil. 2019. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica.** São Paulo: Relatório Técnico Período 2017-2018, Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.

Buxbaum, F. 1953. **Morphology of Cacti. Section II. The flower.** California, Pasadena: Abbey Garden Press, 93-170p.

Calvente, A.; Zappi, D.C.; Forest, F. & Lohmann, L.G. 2011. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schumbergera* and *Hatiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *58*: 456-468.

Cota-Sánchez, H.J.; & Bomfim-Patrício, M.C. 2010. Seed Morphology, Polyploidy and the Evolutionary History of the Epiphytic Cactus *Rhipsalis Baccifera* (Cactaceae). *Polibotánica*, *29*: 107-129.

Dickison, W.C. 2000. **Integrative Plant Anatomy**. California: Academic Press., 1st ed, 533p.

Endress, P.K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany*, *98*: 370-396.

Fahn, A. 1967. **Plant anatomy**. Oxford: Pergamon Press, 1st English ed., 534 p.

Fidalgo, O. & Bononi, V.L.R. 1989. **Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico.** São Paulo: Instituto de Botânica/Imprensa Oficial do Estado de São Paulo, 62p. (série documentos).

Fuentes-Pérez, M.; Terrazas, T.E. & Arias, S. 2009. Anatomía floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae) de México. *Polibotánica*, *27*: 87-100.

Goettsch, B.; Hilton-Taylor, C.; Cruz-Piñón, G.; Duffy, J.; Frances, A.; Hernández, H.; Inger, R.; Pollock, C.; Schipper, J.; Superina, M.; Taylor, N.; Tognelli, M.; Abba, A.; Arias, S.; Arreola-Nava, H.; Baker, M.; Barcenas, R.; Barrios, D.; Braun, P. & Gaston, K. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants, 1*: 1-7.

Hernández-Hernández, T.; Hernández, H.M.; D-Nova, J.A.; Puente, R.; Eguiarte, L.E.E & Magallón, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*, *98*: 44-61.

Hunt, D. 2016. **Cites Cactaceae Checklist**. London: Kew Garden, 3rd Edition, 172p.

Hunt, D.R.; Taylor, N. & Charles, G. 2006. **The New Cactus Lexicon**. Milborne Port.: Text. dh Publications, 373p.

Jensen, W.A. 1962. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 408p.

Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York: McGraw Hill Books, 523p.

Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P. F. & Donoghue, M.J. 2009. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético.** Porto Alegre: Artmed, 3ª ed., 612p.

Locatelli, E. & Machado, I.C. 1999. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of restinga. *Bradleya, 17*: 86-94.

Mariath, J.E.A.; Santos, R.P. & Bittencourt Jr., N.S. 2006. Flor, 329-354. *In*: Appezzato-Da-Glória, B.; Carmello-Guerreiro, S. M (eds.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: Editora da Universidade Federal de Viçosa-UFV, 2. ed., 438p.

Mizrahi, Y. 2014. *Cereus peruvianus* (Koubo) new cactus fruit for the world. *Revista Brasileira de Fruticultura, 36*: 68-78.

Mori, S.A.; Boom, B.M. & Prance, G.T. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia, 33*: 233-245.

Moura, C.; Pastore, J.A. & Franco, G.A.D.C. 2007. Flora Vascular do Parque Estadual Xixová-Japuí Setor Paranapuã, São Vicente, Baixada Santista, SP. *Revista do Instituto Florestal*, São Paulo, *19*: 149-172.

Nyffeler, R & Eggli, U. 2010. An up-to-date familial and suprafamilial classification of succulent plants. *Bradleya, 28*: 125-144.

O'Brien, T.P.; Feder, N. & Mccully, M.E. 1965. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma, 59*: 368-373.

Romeiro-Brito M.; Moraes E.M.; Taylor, N.P.; Zappi, D.C. & Franco, F.F. 2016. Lineage-Specific evolutionary rate in plants: Contributions of a screening for *Cereus* (Cactaceae). *Applications in Plant Sciences, 4*: 1-8.

Rosa, S.M. & Souza, L.A. 2003. Morfo-anatomia do fruto (hipanto, pericarpo e semente) em desenvolvimento de *Pereskia aculeata* Miller (Cactaceae). *Acta Scientiarum Biological Sciences, 25*: 415-428.

Roth, I. 1977. **Fruits of Angiosperms**. Berlin: Gebruder Borntraeger, XVI, 675p.

São Paulo (Estado). 2010. Secretaria do Meio Ambiente. Parque Estadual Xixová-Japuí – Plano de Manejo – Volume principal. Instituto Florestal: Coordenadoria de Infraestrutura e meio Ambiente. Documentação e Pesquisa Ambiental. 544p. Disponível em: <https://www.infraestruturameioambiente.sp.gov.br/fundacaoflorestal/planos-de-

manejo/planos-de-manejo-planos-concluidos/plano-de-manejo-pe-xixova-japui/>. Acessado em: 10 de dez. de 2019.

Silva, W.S. & Sazima, M. 1995. Howkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora, 190*:339-343.

Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2012. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III.** São Paulo, Nova Odessa: Instituto Plantarum, 3ª ed. 768p.

Stevens, P. F. (2001). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acessado em: 23 de jan. de 2020.

Stuessy, T.F. 2009. **Plant taxonomy – the systematic evaluation of comparative data.** New York: Columbia University Press, 2.ed., 539p.

Taylor, N. & Zappi, D. 2004. **Cacti of Eastern Brazil.** England: Royal Botanic Gardens, Kew, 511p.

The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; Disponível em: <http://www.theplantlist.org/>. Acessado em: 15 de jan. de 2020.

Thomas, W.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M., Garrison, J. & Arbeláez, A.L. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation, 7*: 311-322.

Wallace, R.S. & Gibson, C. 2002. Evolution and Systematics, p.1-21. *In*: Nobel, P. S. (org.). **Cacti biology and uses**. Berkeley: University of California Press, 291p.

Zappi, D. & Taylor, N. Cactaceae. *In:* **Flora do Brasil 2020 under construction.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB1445>. Accessed on: 24 Mar. 2020.

Zappi, D.; Aona, L.Y.S.; & Taylor, N.P. 2007. Cactaceae, 163-193. *In*: Wanderley, M.G.L.; Sherphed, G.J.; Melhem, T.S. & Giulietti, A.M. (eds.). **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo.** São Paulo: Instituto de Botânica, v.5, 523p.

Zappi, D.; Taylor, N. & Santos, M.R., Larocca, J. 2015. Cactaceae. *In:* Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB1434>. Acessado em: 12 de dez. de 2019.

Zappi, D.C.; Taylor, N.P. & Larocca, J. 2011. A riqueza das Cactaceae no Brasil, 15-26. *In*: Ribeiro-Silva, S.; Zappi, D.C.; Taylor, N.P. & Machado, M.C. (orgs.). **Plano de ação nacional para a conservação das cactáceas**. Brasília: ICMBio, 112 p. (Série Espécies Ameaçadas, 24).