



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



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

PAULO DE SALLES PENTEADO SAMPAIO

SÃO VICENTE-SP
2022

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

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

PAULO DE SALLES PENTEADO SAMPAIO
ODAIR JOSÉ GARCIA DE ALMEIDA

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

SÃO VICENTE – SP
2022

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

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

Essa ficha não pode ser modificada.

Resumo

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

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

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

Palavras-chave

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

Abstract

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

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

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

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

Keywords

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

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

William Blake

Dedicatória

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Agradecimentos

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

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

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

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

À Chica Rosa pelos ensinamentos sobre o mundo das plantas.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Sumário

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

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

Lista de Abreviações

μL – microlitros

BRIX - quantidade de sólidos solúveis em uma solução

CLP – Campus Litoral Paulista

DE – diâmetro equatorial

DEVP - diâmetro em vista polar

DP - diâmetro polar

ENNs - nectários florais extranupciais

HUSC – Herbário da Universidade Santa Cecília

IUCN – The International Union for Conservation of Natures

LA - lado do apocolpo

MEV – microscopia eletrônica de varredura

NEF- nectários extraflorais

NFE - nectários florais extranupciais

MG – Minas Gerais

°C – graus centígrados

°GL – graduação alcoólica

sect. - seção

SP – São Paulo

UFRJ – Universidade Federal do Rio de Janeiro

UNESP – Universidade Estadual Paulista

UNISANTA - Universidade Santa Cecília

Lista de Tabelas

CAPÍTULO 2

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

CAPÍTULO 3

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

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

Lista de Figuras

CAPÍTULO 2

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

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

CAPÍTULO 3

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

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

Organização da tese

A tese está organizada em quatro capítulos:

Capítulo 1: “Introdução geral”

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

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

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

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

Capítulo 4: “Considerações finais”.

Capítulo 1: Introdução Geral, Objetivos e Estrutura da tese

Filogenia e taxonomia de Cactaceae e *Selenicereus*

A espécie *Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Berger ex Werderm. [= *Hylocereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Ralf Bauer] pertence ao gênero *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, à tribo *Hylocereeae* Buxbaum, subfamília Cactoideae, família Cactaceae Juss. (Hunt 2017; Korotkova *et al.* 2017).

Cactaceae é uma família bem aceita como grupo monofilético e inclui 1.438 espécies (Hunt *et al.* 2006). Goettsch *et al.* (2015), no entanto, realizaram um estudo de conservação no qual mostraram um aumento no número de espécies para 1.480. Está incluída na ordem Caryophyllales, a qual inclui entre outras famílias, a da erva-de-bicho, Polygonaceae; as insetívoras Droseraceae; os amarantus, Amaranthaceae; a guiné, Phytolaccaceae e as primaveras, Nyctaginaceae (APG IV 2016; Nobel 2002). A ordem possui como principais características o embrião curvo; presença de perisperma com endosperma escasso ou ausente e as betalainas formando pigmentos vermelhos e amarelos (betalainas e betaxantinas) ao invés de antocianinas que são os pigmentos típicos da maioria das plantas com flores (Anderson 2001; Judd *et al.* 2009; Stevens 2001).

A família estava tradicionalmente dividida em quatro subfamílias: Pereskioideae, Opuntioideae, Maihuenioideae e Cactoideae (Hunt *et al.* 2006), entretanto uma quinta subfamília, Leuenbergerioideae, foi reconhecida recentemente (Stevens 2001; Bárcenas *et al.* 2011).

Bárcenas *et al.* (2011) amostraram 538 espécies das 1.438 reconhecidas para Cactaceae encontrando forte suporte para o monofilismo de Cactoideae, Opuntioideae e Maihuenioideae, porém Pereskioideae não apareceu como monofilética em sua análise através de dados moleculares. O grupo mais basal que inclui as espécies de *Pereskia* mesoamericanas e caribenhas foram então agrupadas em Leuenbergerioideae sendo seguidas pelas *Pereskia* andinas e da América do Sul agrupadas em Pereskioideae; que são o grupo irmão das outras três subfamílias: Opuntioideae, Maihuenioideae e Cactoideae (Stevens 2001; Butterworth & Wallace 2005; Nyffeler & Eggli. 2010; Bárcenas *et al.* 2011).

Cactoideae a subfamília mais diversificada com nove tribos e o maior número de táxons possui ramos suculentos e habitam áreas secas ou áridas, mas algumas são epífitas de regiões úmidas. É caracterizada por folhas ausentes ou muito reduzidas apresentando a maior variação morfológica da família, incluindo as espécies terrestres globulares e colunares e as espécies rupícolas e epífitas, cilíndricas ou aladas (Anderson 2001).

Os cactos epífitos e hemiepífitos, cerca de 130 espécies, surgiram de cactos colunares terrestres e são classificados, principalmente, dentro de duas tribos diferentes, Rhipsalideae, principalmente distribuído na América do Sul, e Hylocereeae, principalmente no norte da América do Sul, América Central e México, implicando que dentro de Cactoideae o epifitismo evoluiu independentemente pelo menos duas vezes a partir de cactos colunares terrestres, isto é, em cada uma das distintas áreas geográficas das duas tribos (Wallace & Gibson 2002).

Hylocereeae contêm espécies escandentes, hemiepífitas e holoepipíticas; sendo seu hábito a principal característica do grupo; não apresentando sinapomorfias morfológicas claras. Muitas das espécies formam raízes aéreas, os ramos podem ser costelados, espinhosos e suculentos em vários graus, ou achatados e semelhantes a uma folha. As síndromes florais são muito diversas, com flores noturnas grandes e brancas ou vermelhas brilhantes presumivelmente polinizadas por pássaros (Korotkova *et al.* 2017).

A circunscrição da tribo Hylocereeae e dos gêneros tradicionalmente reconhecidos em Bauer (2003), entre eles *Hylocereus* com 15 espécies e *Selenicereus* com 11 espécies, tem sido questionada em estudos filogenéticos recentes que utilizaram dados moleculares (Bárcenas *et al.* 2011; Hernández-Hernández *et al.* 2011; Korotkova *et al.* 2017); sendo que este último, o mais abrangente, utilizou 60 das 63 espécies tradicionalmente reconhecidas para a tribo e concluiu que esta deveria ter uma nova circunscrição e nenhum gênero se apresentou inteiramente monofilético, sendo que *Hylocereus* aparece como monofilético dentro de *Selenicereus* que é parafilético.

Hunt (2017) fundiu *Hylocereus* e *Selenicereus* e publicou as espécies reconhecidas e novas combinações necessárias em *Selenicereus* totalizando 27 espécies. Vale salientar que segundo o Art. 11.5 do Código Internacional de Nomenclatura os dois táxons possuíam igual prioridade e ambos poderiam ter sido escolhidos por Hunt já que foram transferidos à categoria de gênero por Britton & Rose (1909) na mesma publicação.

Com isso ele estabeleceu a prioridade de publicação para *Selenicereus* ao citar explicitamente *Hylocereus* como sinonímia (Hunt 2017), porém, discordando desta escolha Korotkova *et al.* (2017) justificam que haveriam várias razões para manter *Hylocereus* ao invés de *Selenicereus*. Primeiro, *Selenicereus* sempre foi um gênero sem um conceito claro, e várias vezes tornou-se um conjunto de vários gêneros segregados. Além disso, sobre a perspectiva econômica ou de utilidade *Hylocereus* tem grande importância no mercado internacional de frutas comestíveis (pitahaya na América Latina, fruta do dragão na China), enquanto *Selenicereus* não. Portanto, manter o nome *Hylocereus* também teria implicações

relevantes para a CITES e para o comércio. No entanto, como as novas combinações em *Selenicereus* realizadas por Hunt (2017) devem ser consideradas como efetivamente publicadas e o nome agora tem prioridade sobre *Hylocereus*, sendo então aceito *Selenicereus*.

Assim Korotkova *et al.* (2017) listaram as espécies citadas em Hunt (2017) juntamente com as novas combinações necessárias devido aos resultados obtidos, sendo apresentadas um total de 31 espécies reconhecidas para *Selenicereus*.

Os dois principais subclados de Hylocereeae são distinguíveis morfologicamente; o clado hyloceroid contém espécies predominantemente escandentes ou epífitas com cladódios costados portando espinhos e flores noturnas. Em contraste, o clado phyllocactoid contém principalmente as espécies epífitas com cladódios semelhantes a folhas, achatados e sem espinhos (Korotkova *et al.* 2017).

Quanto à *Selenicereus*, Hunt (2017) dividiu em sect. **Hylocereus** aquelas espécies com pericarpelo e frutos com grandes bractéolas $\pm$ deltoides que cobrem as aréolas geralmente sem espinhos e outras três seções; com espécies onde o pericarpelo e frutos possuem bractéolas pequenas ou inconspícuas e aréolas com espinhos: sect. **Selenicereus** engloba as espécies com ramos usualmente 5-8 costados, sect. **Salmdyckia** 3-costado e sect. **Cryptocereus** 2-alado.

Para o Brasil a família Cactaceae possui 38 gêneros, 297 espécies e 94 subespécies com ocorrência em todos os biomas e estados do país; sendo que destas, 15 gêneros, 208 espécies e 78 subespécies são endêmicas (Flora e Funga do Brasil 2022).

Para o gênero *Selenicereus* com 31 espécies (Korotkova *et al.* 2017) somente uma é nativa do Brasil; o *S. setaceus*, sendo que o *S. undatus* (Haw.) D.R.Hunt que é cultivado como frutífera e *S. anthonyanus* (Alexander) D.R.Hunt, uma espécie mexicana que é cultivada como ornamental são espécies naturalizadas (Flora e Funga do Brasil 2022; Hunt 2017).

Origem das Cactaceae

A ausência de cactos no registro fóssil dificulta determinar com exatidão a origem da família (Anderson 2001; Barthlott *et al.* 2015). Os cactos são essencialmente plantas do Novo Mundo e, portanto, a família deve ter surgido depois que o antigo continente Gondwana se separou e a distância entre a África e América do Sul se tornasse uma barreira à dispersão da família; caso contrário, os cactos estariam bem representados em ambos os continentes (Anderson 2001).

A separação dos dois continentes começou entre o final do Jurássico e início do Cretáceo, cerca de 130 milhões de anos. No final do Cretáceo, 65 milhões de anos, os dois

continentes estavam separados por cerca de 800 km, o que teria impedido que muitos organismos, inclusive os cactos, conseguissem se dispersar entre eles, assim, provavelmente surgiram logo após esse período (Anderson 2001).

Nenhuma estimativa da idade da família usando relógio molecular está disponível devido à carência de fósseis, os quais são utilizados para calibração das análises. As estimativas de idade para Cactaceae contam apenas com os fósseis conhecidos de táxons distantes em parentesco; sendo assim a calibração do relógio molecular permite apenas determinar um valor aproximado de quando a família evoluiu (Korotkova 2015). Entretanto, estas abordagens indicam uma história evolutiva relativamente curta se comparada com outras famílias de plantas com flores (Mutke 2015).

O cacto ancestral mais provável deveria ter porte arbóreo com ramos lenhosos e folhas amplas não suculentas, características ainda presentes em *Pereskia* Mill./*Leuenbergeria* Lodé (Sajeva & Mauseth 1991), o gênero com o maior número de características consideradas plesiomórficas para família (Korotkova 2015).

A falta de dados sobre a história evolutiva de Cactaceae torna difícil relacionar os padrões atuais de distribuição com condições paleogeográficas; mas podemos conjecturar que a origem do clado mais basal (*Pereskia/Leuenbergeria*), tenha ocorrido no norte da América do Sul (Mutke 2015). Estas espécies atuais, agora incluída no gênero *Leuenbergeria* [*Leuenbergeria bleo* (Kunth) Lodé, *L. guamacho* (F.A.C. Weber) Lodé, *L. lychnidiflora* (DC.) Lodé, *L. portulacifolia* (L.) Lodé, *L. quisqueyana* (A.H. Liogier) Lodé, e *L. zinniiflora* (DC.) Lodé] ocorrem no norte da Venezuela, nas ilhas do Caribe, e América Central (Nyffeler & Eggli 2010); apenas *Leuenbergeria aureiflora* (F. Ritter) Lodé [= *P. aureiflora* (F. Ritter)] ocorre também no sudeste do Brasil (Mutke 2015).

Em contraste, existe um segundo clado, *Pereskia* (*P. aculeata* Mill., *P. bahiensis* Gürke, *P. grandifolia* Haw., *P. nemorosa* Rojas Acosta, *P. stenantha* F. Ritter, *P. diazromeroana* Cárdenas, *P. horrida* DC. e *P. weberiana* K. Schum.) que é restrito ao sudeste do Brasil e as regiões centrais dos Andes, na Bolívia e no Peru (Nyffeler & Eggli 2010), com a distribuição disjunta de *P. aculeata*, que ocorre também no Caribe (Mutke 2015).

Distribuição geográfica, habitat e grau de ameaça de Cactaceae

Os cactos são organismos do Novo Mundo, ou seja, as suas espécies se diversificaram pelas Américas, assim como as bromélias e beija-flores (Barthlott *et al.* 2015). A distribuição geográfica da família se estende do Canadá até a Patagônia numa amplitude de 100 graus de latitude, exceto por uma única espécie, *Rhipsalis baccifera* (J.S. Muell.) Stearn; que ocorre

também na África tropical, Madagascar, Ilhas do Oceano Índico e Sri Lanka; sendo bastante aceita a hipótese de que sua dispersão a partir do Novo Mundo foi realizada por pássaros (Anderson 2001; Barthlott *et al.* 2015; Cites & Cacti 2012; Judd *et al.* 2009).

Os extremos de ocorrência são na latitude norte 56°, perto do rio Peace, na Colúmbia Britânica e Alberta, Canadá; e 50° na latitude sul na porção argentina da Patagônia; e curiosamente membros da subfamília Opuntioideae são encontrados nos extremos latitudinais, *Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw. no norte e *Maihueniopsis darwinii* (Hensl.) F. Ritter no sul (Anderson 2001). Na direção leste-oeste, os cactos ocorrem através de todo continente da América do Sul, estendendo por aproximadamente 1000 quilômetros para o oeste da borda do continente até arquipélago Equatorial de Galápagos, e para o leste aproximadamente 400 quilômetros até a ilha brasileira de Fernando de Noronha. Várias espécies de *Opuntia* Mill. e vários gêneros da subfamília Cactoideae foram introduzidos pelo homem no Mediterrâneo, África, Ásia e Austrália, onde se naturalizaram (Anderson 2001).

Quanto ao habitat podem crescer sobre as dunas costeiras ao nível do mar ou alcançar os 5.000m nos picos Andinos. Os fatores limitantes na sua distribuição nas grandes latitudes são o frio extremo e em muitos casos as condições de umidade com os dias curtos de inverno; sendo que nos ecossistemas de savana e campos o fogo se torna limitante ao seu estabelecimento (Mutke 2015). De modo geral, prosperam de 0 a 1850 m acima do nível do mar, com temperatura entre 18°C e 27°C, e precipitações de 650 a 1500 mm anuais (Mutke 2015).

A maior parte da diversidade de cactos hoje está ligada a condições áridas ou semiáridas (Mutke 2015); sendo que a maior riqueza de espécies (≥ 23 espécies por 2.500 km²) pode ser encontrada em sete centros distintos no México, Brasil, Argentina e Bolívia (Mutke *et al.* 2015). Em geral, os cactos são maus competidores em condições úmidas e férteis. Assim, a maioria das espécies é encontrada em ecossistemas com disponibilidade limitada de água pelo menos durante alguns meses do ano, particularmente em condições edáficas como os afloramentos rochosos, solos salinos e os campos arenosos. Isto inclui as formações de deserto aberto, bem como vegetação arbustiva e florestas secas decíduas a semidecíduas (Mutke 2015).

Há três centros de diversidade principais para os cactos, um na América do Norte e dois na América do Sul. No México e o sudoeste árido dos Estados Unidos, ocorrem as tribos Cacteae e os cactos colunares de Pachycereeae (Anderson 2001); bem como muitas espécies de Opuntioideae (Mutke 2015). Estes centros de diversidade da América do Norte estão separados das áreas secas da Costa do Caribe, da Colômbia e Venezuela pelas florestas

tropicais do sul da América Central; com alguma ligação através das Ilhas do Caribe (Mutke 2015). As florestas úmidas da Bacia Amazônica e da região do Chaco, no oeste da Colômbia, separam estes habitats de cactos do hemisfério norte daqueles mais ao sul (Mutke 2015).

Os dois centros de diversidade da América do Sul estão nas áreas áridas e semiáridas do sudoeste dos Andes, incluindo partes do Peru, Bolívia, Chile e Argentina. As tribos mais representadas neste centro são: Browningieae, Notocactaceae e Trichocereaceae. O segundo centro de diversidade na América do Sul é o leste do Brasil, que inclui a vegetação seca de caatinga e áreas montanhosas com afloramentos rochosos nos campos rupestres (Anderson 2001); principalmente a cadeia de montanhas da Serra do Espinhaço e Chapada da Diamantina (Mutke *et al.* 2015); sendo que a tribo mais bem representada neste centro é a Cereaceae (Anderson 2001). O cerrado é relativamente pobre em cactos, provavelmente devido à ocorrência de fogo (Mutke 2015).

Uma alta diversidade de espécies é encontrada no sudeste do Brasil, no Bioma Mata Atlântica; ecologicamente bem distinto dos demais, caracterizado pela alta umidade de uma floresta pluvial com a presença de muitas espécies epífitas da tribo Rhipsalideae, principalmente *Rhipsalis* Gaertn.; bem como em afloramentos rochosos que ocorrem como ilhas nestas florestas (“inselbergs”) e nas dunas arenosas costeiras (Mutke 2015; Mutke *et al.* 2015). Os cactos epifíticos tropicais possuem dois centros de diversidade; o primeiro é a Mata Atlântica com a tribo Rhipsalideae e o segundo está nas florestas da América Central com Hylocereaceae (Anderson 2001). *Selenicereus* é nativo do México, América Central e América do Sul e *S. setaceus* é a única espécie que ocorre nos países mais ao sul do continente (Brasil, Paraguai, leste da Bolívia e nordeste da Argentina) (Korotkova *et al.* 2017; Hunt 2017; IPNI 2020). No Brasil, *S. setaceus* ocorre nos estados do Pará, Rondônia, Roraima, Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Sergipe, Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo e Paraná. Os biomas com registros da espécie são Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal nas formações vegetais de Floresta de Terra Firme, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila (= Floresta Pluvial), Floresta Ombrófila Mista, Restinga, Vegetação Sobre Afloramentos Rochosos (Flora e Funga do Brasil 2022).

Quanto ao grau de ameaça, os cactos estão entre os grupos taxonômicos mais ameaçados do mundo com 31% das 1.478 espécies avaliadas sofrendo algum grau de ameaça devido às altas pressões antrópicas sobre a biodiversidade da família, principalmente nas regiões áridas. Surpreendentemente, apenas 11% das espécies de cactos tinham sido avaliadas para a Lista Vermelha da IUCN até o ano de 2013. Segundo Goettsch *et al.* (2015) existem 99

(6,7%) espécies classificadas como em risco crítico de extinção, 177 (12%) como em perigo e 140 (9,4%) como vulneráveis.

As ameaças mais significativas incluem a coleta de plantas vivas e sementes para o comércio hortícola e coleções ornamentais privadas, pecuária de pequeno porte e pequena agricultura anual, incluindo a conversão da terra para agricultura e aquicultura, coleta como recursos biológicos e expansão residencial e comercial. Ao redor de 64% das espécies ameaçadas são utilizadas pelo ser humano de alguma forma e 57% (236 espécies) são utilizadas na horticultura ornamental (Goettsch *et al.* 2015). De acordo, ainda, com os autores, duas das regiões que mais apresentam espécies ameaçadas de extinção são: 1) uma área altamente restrita no sul do Rio Grande do Sul e no norte do Uruguai; 2) outro hotspot brasileiro (Mata Atlântica), localizado no leste da Bahia e norte de Minas Gerais.

Morfologia e anatomia de Cactaceae

Os cactos são geralmente plantas dotadas de caule suculento externamente esverdeado, com função fotossintetizante, muitas vezes articulado, algumas vezes possuindo células ou canais mucilaginosos, gumíferos ou laticíferos; os meristemas axilares são representados por caules curtos denominados aréolas, de onde surgem tricomas, espinhos, flores ou raramente folhas (Zappi *et al.* 2007).

As flores são vistosas, originadas a partir de aréolas modificadas ou não, possuem simetria geralmente actinomorfa (exceto *Schlumbergera* Lem.); hipanto receptacular (pericarpelo) por vezes recoberto por escamas e aréolas dotadas de tricomas e espinhos; o tubo floral pode estar presente ou ser reduzido (*Rhipsalis*); os segmentos do perianto apresentam forte transição de textura e formato, sendo os mais externos sepaloídes, passando para petaloídes; os estames são numerosos, formando uma ou mais séries contínuas de disposição espiralada e inseridos no interior do tubo floral, anteras basifixas; nectário na porção apical do ovário, sendo este geralmente ínfero, 1-locular, óvulos com placentação basal ou parietal, estigma lobado, número de lobos igual ao dos carpelos fundidos (Zappi *et al.* 2007).

O fruto é suculento, deiscente ou indeiscente, globoso até turbinado, dotado ou não de remanescentes do perianto, pericarpo esverdeado até colorido, funículos formando polpa colorida, sólida ou mucilaginosa; sementes nuas ou com arilo esclerificado, região hilo-micropilar dotada de duas depressões, embrião reto ou curvado, desprovido de endosperma e perisperma abundante (Zappi *et al.* 2017). Muitos autores classificam o fruto como baga, entretanto Almeida *et al.* (2018) apoia os conceitos de fruto discutidos em Souza *et al.* (2006),

que classifica o fruto de Cactaceae como cactidium, baseado em Hertel (1959), sinônimo de acrosarcum (Spjut, 1994).

O receptáculo é um ramo contendo o meristema apical que em contraste com outros ramos vegetativos possui crescimento determinado e diferente da maioria das flores epíginas das angiospermas, o ovário e as peças florais estão parcialmente encerradas nele e todo este conjunto recebe o nome de pericarpelo. É como se a parte inferior da flor tivesse sido puxada para baixo dentro do tecido receptacular. No interior do tubo floral é produzido o néctar e geralmente o exterior do pericarpelo apresenta brácteas e aréolas com tricomas e/ou espinhos (Anderson 2001, Pimienta-Barrios & Castillo 2002).

Os cactos variam bastante no seu porte podendo possuir espécies globulares com apenas 2cm (*Blossfeldia* Werderm.) e outras colunares alcançando os 14m de altura (*Carnegiea* Britton & Rose) (Barthlott *et al.* 2015). Nas trepadeiras e hemiepífitas é difícil de medir a altura, pois podem atingir o dossel da floresta e se espalhar sobre ele; mas já foi registrada altura de 100 m para um indivíduo de *Selenicereus* (Anderson 2001). A forma e hábito das cactáceas (cactos colunares, os pequenos cactos globulares e as epífitas), bem como as adaptações aos principais grupos de polinizadores evoluíram várias vezes independentemente e a morfologia das flores é bastante uniforme entre os grupos, fornecendo poucos caracteres valiosos. Além disso, devido à plasticidade fenotípica como resposta às condições ambientais, os táxons são morfologicamente variáveis, dificultando a interpretação dos caracteres morfológicos (Korotkova 2015). Por outro lado, Almeida *et al.* (2012, 2013) encontraram evidências macro e micromorfológicas com relevante significância para a taxonomia de tribos de cactos epífitos.

A vasta maioria dos cactos possuem folhas reduzidas em espinhos que constituem uma adaptação a sobrevivência da planta em ambientes áridos. Os espinhos protegem as plantas dos herbívoros, mas podem ter outras funções como; reflexão da luminosidade, sombrear o caule reduzindo a perda de água por evaporação, além de formar uma camada ao redor do caule reduzindo o movimento de ar, diminuindo a evaporação. Os cactos que crescem em áreas com neblina, como no deserto do Atacama no Chile usam os espinhos para condensar a neblina em líquido que por sua vez cai no solo ao redor da planta. Eles também podem atuar como uma camuflagem como em *Sclerocactus papyracanthus* (Engelm.) N.P. Taylor. Em alguns cactos, os espinhos foram reduzidos ou perdidos completamente e estas plantas são muito pequenas e se escondem no solo ou podem produzir produtos químicos que desencorajam os animais de comê-los (Anderson 2001).

As aréolas são exclusivas dos cactos, constituindo-se de gemas laterais ou axilares altamente especializadas ou ramos de crescimento curto com nós e entrenós, criando uma massa de nós compactados e a gema axilar associada a posição da folha (Anderson 2001). Aréolas de cactos desempenham pelo menos três papéis vitais na vida dos cactos produzindo três estruturas muito diferentes: espinhos, flores e ramos (Mauseth 2017). As aréolas dos cactos têm uma rede de tecidos vasculares que estão logo abaixo delas e obtêm água e nutrientes através dos traços das escamas e aréolas, sendo que os feixes corticais também contribuem, mas pouco se sabe sobre as vias vasculares próximas a cada aréola. Em uma gema axilar comum, pelo menos um feixe vascular entraria em cada escama da gema e atuaria como sua nervura central. Nos cactos, vários pequenos feixes vasculares dirigem-se para os espinhos, mas nenhum feixe jamais entra em qualquer espinho. Parece que esses feixes finos apenas formam uma rede abaixo do aglomerado de espinhos, podendo simplesmente descarregar água e nutrientes perto da base deles (Mauseth 2017).

Assim como outras partes florais a morfologia do grão de pólen varia consideravelmente dentro da família; mas de forma geral é produzido em mônades, são de tamanho médio a grande (35-125 μm), com 3-12 aberturas em forma de fenda; com exceção da subfamília Opuntioideae que é poliporado, situação única dentro da família (Anderson 2001).

Para evoluir a uma condição de ausência de folhas a epiderme e córtex do caule dos cactos tornou-se semelhante à folha e mais compatível com um papel fotossintético. Todos os membros da derivada subfamília Cactoideae não possuem folhas na sua estrutura vegetativa e possuem um córtex expandido que é o único tecido fotossintético da planta (Sajeva & Mauseth 1991). Em *Pereskia* as folhas possuem uma alta densidade de estômatos, já no caule esta densidade é baixa; em contrapartida o caule de Cactoideae possui alta densidade de estômatos, o que facilita a captura de dióxido de carbono (Sajeva & Mauseth 1991).

Vale salientar que apesar de aparentemente não possuírem folhas, a maioria dos cactos da subfamília Cactoideae possui folhas bem pequenas (a maioria com menos de 1,5 mm de comprimento) escondidas nas aréolas e aglomerados de espinhos (Mauseth 2007). O desenvolvimento foliar semelhante ao de *Arabidopsis* Heynh. ocorre em seis espécies que apresentam lâmina rudimentar, mesófilo, tecido vascular e estômatos. Nas outras 141 espécies estudadas, as folhas são progressivamente mais simples, como se o desenvolvimento parasse em diferentes pontos durante a morfogênese normal (Mauseth 2007).

A organização da estrutura interna caular é semelhante à de uma Eudicotiledônea típica, composta de epiderme, córtex e sistema vascular. Um caule de cacto geralmente tem

uma única camada de células com paredes celulares finas que compõem a epiderme, que é fortemente cutinizada (ácidos graxos de cadeia longa) no exterior e em muitos casos impregnada com grossas camadas cerosas (Anderson 2001). Esta cera é responsável pela coloração glauca, esbranquiçada ou mesmo azulada em algumas espécies. Diretamente abaixo da epiderme está a hipoderme, que diferente da epiderme consiste em várias camadas de células com paredes celulares resistentes e grossas. Estas células fornecem grande parte da proteção mecânica do caule e muitas vezes têm cristais de oxalato de cálcio (Anderson 2001).

O córtex constitui a grande parte da estrutura interna do caule, consistindo principalmente de células não especializadas que realizam a fotossíntese, o clorênquima, e o parênquima que armazena a água (Sajeva & Mauseth 1991).

Outra característica das cactáceas são os feixes corticais que, assim como os medulares, são responsáveis pelo suprimento dos amplos tecidos do córtex e da medula (Mauseth & Sajeva 1992). São raros os anéis de crescimento no caule formados na passagem das estações do ano (Anderson 2001).

Eggli (1984) examinou o arranjo das células epidérmicas vizinhas dos estômatos em mais de 150 táxons observando a presença dos estômatos paralelocíticos em Cactoideae; já Pereskioideae e Opuntioideae apresentaram estômatos paralelocíticos nas folhas, mas no caule apresentaram um tipo diferente ainda não descrito na literatura nomeado pelo autor de opuntiíode, onde as células subsidiárias são dispostas de maneira mais ou menos aleatória. Eggli (1984) não acredita que estes estômatos sejam mesógenos em sua ontogenia, como pode ser assumido com segurança para os estômatos paralelocíticos encontrados nas Cactoideae e conclui que somente investigações ontogenéticas podem esclarecer esta questão. Particularmente interessante foi o resultado obtido para os cactos epífitos da tribo Hylocereeae, os quais mostraram uma orientação bem definida dos estômatos dispostos em ângulo reto em relação ao eixo do ramo.

Calvente *et al.* (2008) em estudo com seis espécies de *Rhipsalis*; um gênero com problemas de delimitação, concluiu que os caracteres anatômicos das estruturas primárias caulinares têm muita relevância na separação das espécies estudadas; principalmente aqueles localizados na epiderme, como posicionamento dos estômatos e o padrão exibido pelas células da epiderme e depressões.

Dettcke e Milaneze-Gutierre (2008) caracterizaram a anatomia do caule de sete espécies epífitas de Cactoideae, pertencentes aos gêneros *Epiphyllum* Haw., *Hatiora* Britton & Rose, *Lepismium* Pfeiff. e *Rhipsalis* e corroboraram a presença de estômatos paralelocíticos, característicos da subfamília; além da presença de diversas características de adaptação a

ambientes xerofíticos como cutícula espessa, cera epicuticular e estômatos localizados em depressões da epiderme. A presença destes caracteres favoreceu a ocupação destas epífitas, que apesar de ocorrerem em florestas tropicais ocupam um nicho que tem a água como fator limitante.

Buxbaum (1953) produziu um grande avanço no escasso conhecimento sobre a morfologia, ontogenia e anatomia das flores de Cactaceae, num período onde a carência de dados nesta área do conhecimento levava ao desconhecimento da posição e relacionamento filogenético da família com outros grupos de plantas com flores. Almeida *et al.* (2010) descreveram detalhadamente a morfologia e anatomia floral de *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Hylocereeae); observando na superfície da epiderme a presença de estômatos paralelocíticos, parênquima clorofiliano com muitos grãos de amido e presença de cristais de oxalato de cálcio. A região nectarífera está localizada na parede interna do hipanto, se estendendo da base até a metade superior; apresentando células secretoras pequenas com citoplasma denso, núcleos grandes com muitos feixes vasculares adjacentes, com mais floema do que xilema.

Almeida *et al.* (2012) investigaram a morfologia e anatomia dos nectários florais e extraflorais presentes na espécie *Rhipsalis teres* (Vell.) Steud. e reportaram uma incomum ocorrência dentro da família Cactaceae; bractéolas funcionando como nectários extraflorais.

Mauseth *et al.* (2016) observaram que, em geral, o néctar raramente é visível nos nectários extraflorais dos cactos, principalmente se as formigas tiverem acesso às plantas já que colhem o néctar muito rapidamente para dar tempo de formar uma grande gota. Os cactos têm pelo menos quatro diferentes tipos de glândulas que se qualificam como nectários extraflorais: espinhos altamente modificados, glândulas que se assemelham a espinhos comuns e que não têm modificações aparentes, pequenas escamas logo abaixo da aréola e regiões da epiderme e córtex próximos da aréola (Mauseth *et al.* 2016).

Almeida *et al.* (2013) estudaram a morfologia e anatomia dos nectários florais, além da concentração de néctar nas tribos Hylocereeae e Rhipsalideae (Cactoideae) que possuem distintas morfologias florais; concluindo que todas as espécies analisadas de Hylocereeae possuem câmara nectarífera, nas quais o tecido de nectário possui tricomas e estômatos; já as Rhipsalideae são distinguidas por dois tipos de nectários florais: sulcado e anular, ambos os tipos de nectários apresentando apenas estômatos. A quantidade de néctar foi maior e a concentração de açúcar menor nas grandes flores de Hylocereeae; sendo que foram detectadas estruturas secretoras adicionais, os nectários extranupciais localizados nas escamas do pericarpelo e tubo floral de *Selenicereus setaceus* e *Epiphyllum phyllanthus*; tendo

apresentado uma concentração de açúcar maior do que três vezes a obtida na secreção da câmara nectarífera. Os dados forneceram fortes evidências da significância taxonômica destes caracteres na família, particularmente nos níveis de tribo e gênero.

Assim como outras partes do sistema reprodutivo de cactáceas, as características do grão de pólen variam consideravelmente dentro da família e podem fornecer informações valiosas sobre os relacionamentos entre os grupos taxonômicos. Em geral, o pólen de cacto é produzido em mônades, variando de médio a grande (35-125 μm), esferoidais a subprolados e com 3-12 aberturas colpadas. A parede celular externa da exina tem a sexina claramente separada em columelas que sustentam o teto externo, sendo este perfurado a reticulado e muitas vezes espinuloso. O pólen da subfamília Opuntioideae é único dentro da família que é poliporado (Anderson 2001).

A partir do estudo de 600 espécies de Cactaceae das Américas, Leuenberger (1976) identificou diferentes tipos de aberturas: grãos de pólen 3-colpados, 6 a 12-colpados (pantocolpados), 12-porados e os que apresentaram mais de 12 poros (pantoporados).

Schindwein (1995) caracterizou os grãos de pólen de 15 espécies com flores visitadas por abelhas do estado do Rio Grande do Sul em colpado irregular, pantocolpado, 3-zonocolpado e pantoporado para as espécies de *Opuntia* sp. Cancelli *et al.* (2017) apresentou um estudo sobre a morfologia polínica de 11 espécies da família Cactaceae, com hábito epífito, ocorrentes no Rio Grande do Sul. Os grãos de pólen apresentaram tamanhos variáveis (médios, grandes e gigantes), com formas prolato-esferoidais a prolatos; aberturas 3-6 colpadas. Gonzaga *et al.* (2019) estudou 10 taxons de *Arthrocereus* e observou que podem apresentar grãos de pólen grandes, isopolares, oblatos esferoidais, prolatos esferoidais e subprolatos, com área polar muito pequena a pequena, subcirculares e subtriangulares, 3-6-colpados com colpos longos a muito longos; exina microequinada, perfurações com anéis conspícuos a imperceptíveis.

Biologia reprodutiva e importância econômica

Desde o tempo de Darwin, é aceito que o sucesso evolutivo e ecológico de diferentes grupos de angiospermas está amplamente associado à sua eficiência reprodutiva, que inclui mecanismos de polinização, dispersão de sementes e estabelecimento de plântulas (Stebbins 1970). Darwin usou redes para excluir os visitantes florais em cinquenta e sete espécies de cinquenta e dois gêneros e depois considerou o desempenho da progênie, concluindo que a autopolinização produzia uma prole de menor vigor (Rech & Westerkamp 2014).

Estudos de biologia da polinização são um componente importante para elucidar a rede ecológica que um táxon vegetal esteja inserido, visto que a polinização bem-sucedida é o pré-requisito para a reprodução e, portanto, para a persistência temporal do táxon em uma determinada localidade (Eggli & Giorgetta 2015).

A maioria das plantas com flores depende de animais para a polinização, mas para que a transferência de pólen entre diferentes flores ocorra, é necessário que os visitantes encontrem as flores e se aproximem delas. Essa é a principal função dos atrativos florais: sinalizar aos visitantes a presença de recursos e instigar os animais a realizarem visitas (Varassin & Amaral-Neto 2014). Para ser efetivo, um atrativo precisa iniciar de maneira direta ou indireta uma cadeia de reações no aparato sensorial do visitante: uma cor ou perfume específico captado pelos sentidos dos visitantes inicia uma reação que indica que em um determinado local pode ser encontrado alimento ou satisfazer outras duas necessidades dos animais: reprodução e/ou construção de ninho (Varassin & Amaral-Neto 2014).

Pólen, néctar, óleo, goma, resina, água, entre outros, são os recursos mais importantes; sendo que a necessidade alimentar é responsável pela maioria das visitas às flores. Visitantes florais grandes (aves, morcegos, algumas abelhas e mariposas) possuem custos energéticos altos e necessitam de muito néctar (ou pólen). O custo para mantê-los é muito elevado, mas mesmo assim esta interação, para algumas plantas, é vantajosa (Faegri & Van Der Pijl 1979; Agostini *et al.* 2014).

As estruturas secretoras de atração podem ser subdivididas em duas categorias: atração pelo olfato (glândulas de odor ou osmóforos) e atração por recurso (nectários florais, elaióforos e estruturas secretoras de resina) (Endress 1994). Os nectários são estruturas secretoras de néctar, sendo constituídos de um tecido nectarífero, geralmente composto de epiderme, parênquima especializado e sistema vascular (Teixeira *et al.* 2014). De acordo com sua localização eles podem ser florais, ocorrem na flor, e extraflorais, ocorrem no corpo vegetativo; sendo que quanto à função podem ser nupciais (relacionados à polinização, mas não necessariamente florais) e extranupciais (não relacionados à polinização, mas podem ocorrer na flor) (Schmid 1988; Pacini & Nepi 2007; Teixeira *et al.* 2014).

Os sistemas de reprodução incluem os sistemas sexuais e de incompatibilidade, além de outros mecanismos morfofisiológicos que controlam o fluxo de pólen e, conseqüentemente, a reprodução (Oliveira & Maruyama 2014). A fenologia é geralmente estudada separadamente da biologia floral e da polinização, mas somente uma visão integrada desses enfoques metodológicos e teóricos da reprodução vegetal pode permitir o entendimento de estratégias reprodutivas das plantas e de interações destas com seus polinizadores e dispersores (Otárola

& Rocca 2014). A fenofase da floração tem grandes implicações na ecologia das espécies e afeta diretamente a frutificação posterior, como os frutos serão disponibilizados, e tudo isso está relacionado com a dispersão das sementes (Otárola & Rocca 2014).

As vistosas flores de Cactaceae são extremamente variáveis em forma e cor, além de serem visitadas por diversos insetos (abelhas, moscas, mariposas Sphingidae), aves e morcegos, que são atraídos pelo pólen e néctar; predominando a polinização cruzada. Os frutos são dispersos por aves e mamíferos, mas alguns gêneros, entre eles *Cereus*, são ao menos parcialmente dispersos por formigas, que são atraídas pelos funículos carnosos das sementes. Os frutos de algumas espécies são espinhosos e transportados por mamíferos (Judd *et al.* 2009).

O tamanho da flor em cactos varia consideravelmente seu comprimento, de 5mm em *Rhipsalis floccosa* Salm-Dyck ex Pfeiff. até 40cm e 25cm de diâmetro em algumas espécies de *Selenicereus*, podendo possuir tubos florais muito longos. Os cactos produzem uma variedade de cores em suas flores, sendo bem comum do amarelo ao magenta. O vermelho é frequente em regiões onde a polinização por aves é comum, e os cactos de floração noturna polinizados por mariposas e morcegos produzem flores brancas; portanto a cor da flor está claramente associada à polinização por animais (Anderson 2001).

A polinização realizada por abelhas é a mais comum e é provavelmente a condição plesiomórfica na família; sendo que alguns gêneros como *Rebutia* são polinizados por borboletas. A polinização por beija-flores ocorre em muitos gêneros, cujas flores são caracterizadas por cor vermelha, sem odor, néctar copioso, simetria bilateral e tubos florais bem desenvolvidos. Esta síndrome surgiu de forma independente nas subfamílias Opuntioideae, Pereskioideae e várias tribos das Cactoideae. Alguns gêneros predominantemente polinizados por aves são *Cleistocactus* Lem., *Disocactus* Lindl., *Eriosyce* Phil., *Matucana* Britton & Rose, *Oroya* Britton & Rose e *Schlumbergera*. *Pilosocereus* Byles & G.D. Rowley é polinizado principalmente por morcegos (Anderson 2001).

A evolução do hipanto, tendo como consequência o desenvolvimento de um tubo floral longo, pode ter sido uma inovação chave para Cactoideae permitindo uma maior diversidade de polinizadores para as flores (Schlumberger 2012). A polinização por abelhas é provavelmente plesiomórfica em Cactaceae, e talvez existam dez trocas de polinizadores; de abelhas para beija-flores e cinco de abelhas para mariposas esfingídeas, principalmente em Cactoideae (Schlumberger 2012).

Existem estudos sobre biologia da polinização e sistema reprodutivo em Cactaceae relacionadas à flora brasileira (Aona *et al.* 2006; Barthlott *et al.* 1997; Castillo-Martinez *et al.*

2005; Colaço *et al.* 2006; Ferreira *et al.* 2018; Ferreira *et al.* 2020; Guaraldo *et al.* 2013; Lenzi 2008; Locatelli & Machado 1999; Lombardi & Motta Junior 1995; Lopes 2012; Lucena 2007; Martins *et al.* 2015; Martins & Freitas 2018; Martins *et al.* 2020; Muniz *et al.* 2019; Pereira 2009; Rego *et al.* 2012; Rocha *et al.* 2007; Romão *et al.* 2007; Silva & Sazima 1995; Silveira 2015).

Para *Selenicereus* existem estudos realizados principalmente na área agrônômica com enfoques na produção, qualidade dos frutos e suas propriedades nutricionais e medicinais; destacando-se os de: Castillo-Martinez *et al.* (2005); Choo & Young (2011); Correia *et al.* (2016); Costa *et al.* (2017); Cruz *et al.* (2015); Dallos *et al.* (2010); Elmarzugli *et al.* (2016); Ha *et al.* (2018); Junqueira *et al.* (2010a); Le Bellec *et al.* (2006); Lichtenzveig *et al.* (2000); Luo *et al.* (2014); Martinez (2006); Menezes *et al.* (2015a, b); Nunes *et al.* (2014); Ramli *et al.* (2014); Vaillant *et al.* (2015); Weiss *et al.* (1994); Wichienchot *et al.* (2010). Poucos são os estudos dedicados à biologia reprodutiva; destacando-se os de: Haber & Frankie (1989); Marques *et al.* (2011); Mizrahi *et al.* (2004); Muniz *et al.* (2019); Valiente-Banuet *et al.* (2007); Weiss *et al.* (1994).

Selenicereus setaceus é uma planta que possui frutos comestíveis, em Minas Gerais é conhecida popularmente como saborosa, no Nordeste recebe os nomes de rainha-da-noite, mandacaru-de-três-quinas e espada-de-jacaré (Flora e Funga do Brasil 2022). Outras espécies, exóticas, de *Selenicereus* são conhecidas pelos nomes de pitaya ou fruta-do-dragão e seus frutos são produzidos e comercializados internacionalmente.

As espécies de pitayas mais conhecidas são: *Selenicereus undatus* (Haw.) D.R. Hunt [= *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose], que possui a casca vermelha e polpa branca; *Selenicereus monacanthus* (Lem.) D.R.Hunt [= *Hylocereus monacanthus* (Lem.) Britton & Rose] a pitaya-vermelha, com casca vermelha e polpa vermelha e o *Selenicereus megalanthus* (K.Schum. ex Vaupel) Moran [= *Hylocereus megalanthus* (K. Schum. ex Vaupel) Ralf Bauer] a pitaya-amarela ou colombiana, que possui a casca amarela com espinhos e polpa branca (Le Bellec *et al.* 2006; Hunt 2016; Hunt 2017; Korotkova *et al.* 2017).

Selenicereus setaceus é a única espécie do gênero nativa do país, apresenta casca vermelha com espinhos, que se destacam facilmente, e polpa branca. Existem alguns estudos realizados pela Embrapa, Universidade de Brasília e Universidade Federal de Lavras (Junqueira *et al.* 2002; Junqueira *et al.* 2010a; Junqueira *et al.* 2010b; Rodrigues 2010; Lima *et al.* 2013a, b) e outras visando produzir cultivares com potencial agrônômico e variedades mais produtivas. Moradores de fazendas mais antigas das regiões do Cerrado de Minas Gerais

e Goiás costumavam manter em suas propriedades sobre muros, troncos de árvores e cercas, pois utilizavam seus frutos como laxante e o suco concentrado dos cladódios, como depurativo para o sangue e em trabalhos de parto (Junqueira *et al.* 2002).

Devido ao fato de serem plantas que se adaptam às condições ambientais adversas, diferentemente do que é exigido para outras culturas, são uma alternativa viável para solos arenosos, pedregosos e afloramentos rochosos, sendo indicada para cultivo comercial como frutícola em regiões com escassez de recursos hídricos e sua exigência de manejo é mínima (Cruz *et al.* 2015). O fruto de *S. setaceus* desponta com grande potencial de aproveitamento e expansão na culinária brasileira, visto que reúne atributos sensoriais marcantes, apreciados pelos consumidores, como cor, sabor e aparência, além de ser rico em vitaminas, minerais e possuir baixo teor calórico; podendo ser consumido in natura ou como suco, sorvete, geleia, doces e licores (Andrade *et al.* 2008; Junqueira *et al.* 2002; Lima *et al.* 2013a, b). Rodrigues (2010) relatou que a casca e a polpa do *S. setaceus* têm baixo valor calórico, além de serem boas fontes de minerais, notadamente de potássio, magnésio, cálcio, sódio e ferro.

Numa revisão da literatura Silva (2014) faz uma comparação nutricional entre o *S. setaceus*, *S. undatus*, *S. megalanthus* e *S. monacanthus* e o resultado mostra que em 100 g de polpa a primeira espécie possui maior teor de proteínas, carboidratos, fibras, cálcio, ferro, potássio e magnésio.

Existe grande escassez de estudos envolvendo biologia da polinização com cactáceas epífitas/hemiepífitas/escandentes e não existem informações sobre a biologia reprodutiva da espécie *Selenicereus setaceus*; aliás a tribo Hylocereeae só apresenta estudos de biologia reprodutiva e da polinização com o *Selenicereus undatus* realizado por Valiente-Banuet *et al.* (2007) no México e com *Weberocereus tunilla* (F.A.C. Weber) Britton & Rose na Costa Rica por Tschapka *et al.* (1999); sendo a maioria dos estudos com *Selenicereus* voltados para as características agronômicas e de cultivo.

Os dados desta pesquisa trarão luz a esta desconhecida interação ecológica, na qual as grandes flores do *S. setaceus* constituem importante fonte de alimentação para os visitantes que procuram recursos alimentares nas flores desta espécie. Também poderemos conhecer as características da ontogenia e anatomia floral desta espécie visto que os estudos que envolvem anatomia dos nectários florais têm cada vez mais mostrado a grande significância destes caracteres na taxonomia da família, particularmente nos níveis de tribo e gênero (Almeida *et al.* 2013).

A importância taxonômica também é digna de nota; já que *S. setaceus* é a única espécie do gênero *Selenicereus* que é nativa do Brasil e juntamente com *Epiphyllum phyllanthus* mais

duas espécies do gênero *Pseudorhipsalis* Britton & Rose, restritas ao Acre e Amazonas, as epífitas *Pseudorhipsalis amazonica* (K. Schum.) Ralf Bauer e *Pseudorhipsalis ramulosa* (Salm-Dyck) Barthlott são as únicas quatro espécies de toda a tribo Hylocereeae que são nativas do país (Flora e Funga do Brasil 2022).

A compreensão da biologia floral tem grande importância para o melhoramento genético e otimização dos sistemas de produção (Rech & Westerkamp 2014), o que dará suporte para o cultivo desta promissora fruta nativa do país (Lima 2013a).

Vale salientar que a área de estudo sofre grande pressão antrópica pela atividade de mineração do quartzito, agropecuária e turismo; além do que a expansão urbana tem promovido a demolição das construções antigas e dos muros de pedra que constituem um dos habitats preferido do *S. setaceus* e sua população tem diminuído drasticamente (Francisca Rosa com.pes.). O cultivo desta frutífera nos terrenos das casas tanto no ambiente urbano quanto na zona rural pode contribuir na incrementação genética da espécie além de fornecer mais alimento aos polinizadores e consumidores dos frutos.

Objetivo geral

Este estudo teve como objetivo conhecer a morfologia, ontogenia e anatomia dos órgãos florais; bem como estudar a biologia reprodutiva do cacto *Selenicereus setaceus*, visando entender tanto o funcionamento do sistema reprodutivo quanto a importância relativa dos polinizadores na produção de frutos.

Referências bibliográficas

- AGOSTINI, K.; LOPES, A.V. & MACHADO, I.C. 2014. Recursos florais. IN Rech, A.R. *et al.* (orgs). Biologia da polinização. Rio de Janeiro, projeto cultural. 527 p.
- 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.; COTA-SÁNCHEZ, J.H.; & PAOLI, A.A.S. 2013. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereae and Rhipsalidae (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 15: 255-268.
- ALMEIDA, O.J.G.; PAOLI, A.A.S. & COTA-SÁNCHEZ, J.H.C. 2012. A macro- and micromorphological survey of floral and extrafloral nectaries in the epiphytic cactus *Rhipsalis teres* (Cactoideae: Rhipsalidae). *Flora* 207: 119– 125.
- ALMEIDA, O.J.G.; SOUZA, L.A.; PAOLI, A.A.S.; DAVIS, A.R. & COTA-SÁNCHEZ, H. 2018. Pericarp development in fruit of epiphytic cacti: implications for fruit classification and macro-morphology in the Cactaceae. *Botany* 96: 621-635.
- ANDERSON, E.F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. Oregon. 777pp.
- ANDRADE, R. A.; LEMOS, E. G. M.; MARTINS, A. B. G.; PAULA, R. C. de P.; JÚNIOR, J. L. P. 2008. Caracterização morfológica e química de frutos de rambutã. *Revista Brasileira de Fruticultura* 30 (4): 958-963.
- AONA, L.Y.S.; MACHADO, M.; PANSARIN, E.R.; CASTRO, C.C.; ZAPPI, D. & AMARAL, M.C.E. 2006. Pollination biology of three brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 24: 39-52.
- APG IV. 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*.
- BÁRCENAS, R.T.; YESSON, C. & HAWKINS, A. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27: 470-489.
- BARTHOLOTT, W.; POREMBSKI, S.; KLUGE, M.; HOPKE, J. & SCHMIDT, L. 1997. *Selenicereus wittii* (Cactaceae): an epiphyte adapted to Amazonian Igapo inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 206: 175-185.
- BARTHOLOTT, W.; KERSTIN, K.; GEFFERT, J.L.; IBISCH, P.L.; KOROTKOVA, N.; MIEBACH, A.; RAFIQPOOR, M.D.; STEIN, A. & MUTKE, J. 2015. Biogeography and biodiversity of cacti, *Schumannia* 7.
- BAUER, R. 2003. A synopsis of the tribe Hylocereae F. Buxb. Cactaceae. *Systematics Initiatives* 17: 3-63.
- BRITTON, N. L., & ROSE, J. N. 1909. The genus cereus and its allies in north america. *Contributions from the United States National Herbarium* 12 (10): 413–74. *JSTOR*, <http://www.jstor.org/stable/23491827> . Accessed 12 Jun. 2022.
- BUTTERWORTH, C.A. & WALLACE, R.S. 2005. Molecular Phylogenetics of the Leafy Cactus Genus *Pereskia* (Cactaceae). *Systematic Botany* 30(4): 800-808.
- BUXBAUM, F. 1953. Morphology of Cacti. Section II. The flower. Abbey Garden Press, Pasadena.

- CALVENTE, A.; ANDREATA, R.H.P. & VIEIRA, R.C. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. *Plant Systematics and Evolution* 276 (1):1-7.
- CANCELLI, R.R., MENEZES, I.C. & SOUZA, P.A. 2017. Morfologia polínica de espécies epífitas de Cactaceae Juss. do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, Porto Alegre 72 (2): 181–189.
- CASTILLO-MARTINEZ, R.; LIVERA-MUNOZ, M. & MARQUEZ-GUZMÁN, G.J. 2005. Caracterización morfológica y compatibilidad sexual de cinco genotipos de pitahaya (*Hylocereus undatus*). *Agrociencia* 39: 183-194.
- CHOO, W.S. & YOUNG, W.K. 2011. Antioxidant properties of two species of *Hylocereus* fruits. *Applied Science Research*, 2 (3): 418-425.
- CITES AND CACTI. 2012. An introduction to cacti covered by the Convention on International Trade in Endangered Species. In <http://assets.kew.org/files/CITES%20%26%20Cacti%202012.pdf> . Acesso em 03 de abril de 2017.
- COLAÇO, M.A.S.; FONSECA, R.B.S.; LAMBERT, S.M.; COSTA, C.B.N.; MACHADO, C.G. & BORBA, E.L. 2006. Biologia reprodutiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29(2): 239-249.
- CORREIA, D.; NASCIMENTO, E.H.S. & MORAIS, J.P.S. 2016. Crescimento de mudas de Pitaya (*Hylocereus polyrhizus*) em diferentes substratos. *Embrapa Agroindústria Tropical. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 115: 1-20.
- COSTA, A.C.; RAMOS, J.D.; MENEZES, T.P.; LAREDO, R.R. & DUARTE, M.H. 2017. Quality of Pitaia fruits submitted to field bagging. *Revista Brasileira de Fruticultura* (1-5).
- CRUZ, J.A.M.; RODRIGUEZ-LARRAMENDI, L.; ORTIZ-PÉREZ, R.; FONSECA-FLORES, M.A.; HERRERA, G.R. & GUEVARA-HERNANDEZ, F. 2015. Pitahaya (*Hylocereus* spp.) un recurso fitogenético con historia y futuro para el trópico seco mexicano. *Cultivos Tropicales* 36: 67-76.
- DALLOS, M.P.; TIRADO, A.; GUTIÉRREZ, Y.M.; FISCHER, G. & RIAÑO, J.R. 2010. Pitahaya, *Selenicereus megalanthus* (K. Schum. Ex Vaupel) Moran (Cactaceae). Biotecnología aplicada al mejoramiento de los cultivos de frutales tropicales. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá, pp. 105-135.
- DETTCKE, G.A. & MILANEZE-GUTIERRE. 2008. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamília Cactoideae. *Hoehnea* 35(4): 583-595.
- EGGLI, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146: 197-214.
- EGGLI, U. & GIORGETTA, M. 2015. Flowering phenology and observations on the pollination biology of south american cacti. 2. *Cereus aethiops*. *Haseltonia* 21: 19–40.
- ELMARZUGI, N.A.; CHEAH, L.K.; EID, A.M.; AZIZ, A.; ARIFFIN, F.D.; & ELMAHJOUBI, A. 2016. Phytochemical Properties and Health Benefits of *Hylocereus undatus*. *Nanomed Nanotechnol* 1(1): 1-10.
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. New York, Cambridge University Press.

- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology, 2nd edn. Toronto: Pergamon Press.
- FERREIRA, B.H.S.; SOUZA, C.S.; FACHARDO, A.L.S.; GOMES, A.C. & SIGRIST, M.R. 2020. Flowering and pollination ecology of *Cleistocactus baumannii* (Cactaceae) in the Brazilian Chaco: pollinator dependence and floral larceny. *Acta Botanica Brasilica* 34(1): 167-176.
- FERREIRA, B.H.S.; GOMES, A.C.; SOUZA, C.S.; FABRI, J.R. & SIGRIST, M.R. 2018. Pollination and reproductive system of synchronopatric species of Cactaceae (Cactoideae) subject to interspecific flow of pollen: an example of ecological adaptation in the Brazilian Chaco. *Plant Biology* 20: 101-112.
- FLORA E FUNGA DO BRASIL 2022. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br> >. Acesso em: 25 fev. 2022.
- GOETTSCHE, B. *et al.* 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 15142.
- GONZAGA, D.R.; SOUZA, M.A.; MENINI-NETO, L.; PEIXOTO, A.L.; MENDONÇA, C.B.F. & GONÇALVES-ESTEVES, V. 2019. The systematic value of pollen morphology in *Arthrocereus* A. Berger (Cactaceae, Cactoideae). *Review of Palaeobotany and Palynology* 269: 2019 33–41.
- GUARALDO, A.C.; BOENI, B.O. & PIZZO, M.A. 2013. Specialized seed dispersal in epiphytic cacti and convergence with mistletoes. *Biotropica* 45: 465–473. doi:10.1111/btp.12041
- HA, T.D.; OANH, L.T. & YEN, C.R. 2018. Flowering phenology and mating system of a red skin pitaya (*Hylocereus* spp.) germplasm collection in Taiwan. *Asian Journal of Advances in Agricultural Research* 7 (3): 1-8.
- HABER WA, FRANKIE G W. 1989. A tropical community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155–172.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T., HERNÁNDEZ, H.M., DE-NOVA, J.A., PUENTE, R., EGUIARTE, L.E. & MAGALLÓN, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44–61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000129> .
- HUNT, D.; TAYLOR, N. & CHARLES, G. 2006. The New Cactus Lexicon. DH books, Milborne Port, UK.
- HUNT, D. 2016. Cites Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens Kew, England.
- HUNT, D. 2017. *Selenicereus*. *Cactaceae Systematics Initiatives* 36: 29–36.
- IPNI 2020. International Plant Names Index. Published on the Internet Disponível em: <http://www.ipni.org> , The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens. [Retrieved 10 December 2020]. Acesso em 01 de março de 2021.
- JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A.; STEVENS, P.F. & DONOGHUE, M.J. 2009. Sistemática vegetal um enfoque filogenético. Artmed.
- JUNQUEIRA, K.P.; JUNQUEIRA, N.T.V.; RAMOS, J.D. & PEREIRA, A.V. 2002. Informações preliminares sobre uma espécie de pitaya do Cerrado. Planaltina: Embrapa Cerrados, 18p. (Documentos, 62).

- JUNQUEIRA, K. P.; FALEIRO, F. G.; BELLON, B.; JUNQUEIRA, N. T. V.; FONSECA, K. G.; LIMA, C. A.; SANTOS, E. C. 2010a. Variabilidade genética de acessos de pitaya com diferentes níveis de produção por meio de marcadores RAPD. *Revista Brasileira de Fruticultura* 32 (3): 840-846.
- JUNQUEIRA, K.P.; FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA, N.T.V.; BELLON, G.; LIMA, C.A. & SOUZA, L.S. 2010b. Diversidade genética de pitayas nativas do Cerrado com base em marcadores RAPD. *Revista Brasileira de Fruticultura* 32 (3): 819-824.
- KOROTKOVA, N. 2015. Phylogeny, evolution and systematic. In: Barthlott, W. *et al.* 2015. Biogeography and biodiversity of cacti, Schumannia 7.
- KOROTKOVA, N.; BORSCH, T. & ARIAS, S. 2017. A phylogenetic framework for the Hylocereeae (Cactaceae) and implications for the circumscription of the genera. *Phytotaxa* 327 (1): 001-046. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.327.1.1>
- LE BELLEC, F.; VAILLANT, F. & IMBERT, E. 2006. Pitahaya (*Hylocereus* spp.) a new fruit crop, a market with future. *Fruits* 61 (4): 237-250.
- LENZI, M. 2008. Biologia reprodutiva de *Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae) nas restingas da Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Tese de doutorado Recursos Genéticos Vegetais, da Universidade Federal de Santa Catarina.
- LEUENBERGER, B.E. 1976. Pollen morphology of the Cactaceae. *Cactus and succulent journal of Great Britain* 38 (4): 79–94.
- LICHTENZVEIG, J.; ABBO, S.; NERD, A.; TEL-ZUR, N. & MIZRAHI, Y. 2000. Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *American Journal of Botany* 87(7): 1058–1065.
- LIMA, C. A.; FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA, N.T.V.; COHEN, K.O.; GUIMARÃES, T.G. 2013a. Características físico-químicas, polifenóis e flavonoides amarelos em frutos de espécies de pitaias comerciais e nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fruticultura* 35 (2): 565-570.
- LIMA, C. A.; FALEIRO, F.G.; JUNQUEIRA, N.T.V. 2013b. Diversidade genética intra e interespecífica de pitaya com base nos frutos. *Revista Brasileira de Fruticultura* 35 (4): 1066-1072.
- LOCATELLI, E. & MACHADO, I.C.S. 1999. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of resting. *Bradleya* 17: 86-94.
- LOMBARDI, J.A. & MOTTA JUNIOR, J.C. 1995. Possibilidade de dispersão endornitocórica das sementes de *Rhipsalis* (Cactaceae). *Ararajuba* 3: 61-62.
- LOPES, L.T. 2012. Fenologia, biologia reprodutiva, germinação e desenvolvimento inicial de *Cipocereus minensis* subsp. *Leiocarpus* N.P. Taylor & Zappi (Cactaceae) no Planalto de Diamantina-MG. Tese (Dissertação de mestrado em Produção Vegetal). Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal – Faculdade de Ciências Agrárias, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuriu
- LUCENA, E.R.M. 2007. Fenologia, biologia da polinização e da reprodução de *Pilocereus* Byles & Rowley (Cactaceae) no nordeste do Brasil. Tese Doutorado em Biologia Vegetal. Universidade Federal de Pernambuco.
- LUO, H.; CAI, Y.; LIU, T. & YANG, S. 2014. Chemical composition and in vitro evaluation of the cytotoxic and antioxidant activities of supercritical carbon dioxide extracts of pitaya (dragon fruit) peel. *Chemistry Central Journal* 8: 1-7.

- MARQUES, V.B.; MOREIRA, R.A.; RAMOS, J.D.; ARAÚJO, N.A.; SILVA, F.O.R. 2011. Fenologia reprodutiva de pitaia vermelha no município de Lavras, MG. *Ciência Rural* 41 (6): 984-987.
- MARTÍNEZ, R.C. 2006. Aprovechamiento de La pitahaya: bondades y problemáticas. *Caos Conciencia* 1: 13-18.
- MARTINS, C. & FREITAS, L. 2018. Functional specialization and phenotypic generalization in the pollination system of an epiphytic cactus. *Acta Botânica Brasileira* 32 (3): 359-366.
- MARTINS, C.; OLIVEIRA, R.; AGUIAR, L.M.S. & ANTONINI, Y. 2020. Pollination biology of the endangered columnar cactus *Cipocereus crassisepalus*: a case of close relationship between plant and pollinator. *Acta Botânica Brasileira* 34 (1): 177-184.
- MARTINS, C.; OLIVEIRA, R.; MENDONÇA FILHO, C.V.; LOPES, L.T.; SILVEIRA, R.A.; SILVA, J.A.P.; AGUIAR, L.M.S. & ANTONINI, Y. 2015. Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae)—A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah. *Flora* 218: 62-67.
- MAUSETH, J.D. 2007. Tiny but complex foliage leaves occur in many “leafless” cacti (cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 168 (6):845–853.
- MAUSETH, J.D. 2017. An Introduction to Cactus Areoles Part I. *Cactus and Succulent Journal*. 89(3):128-134.
- MAUSETH, J.D. & SAJEVA, M. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. *Annals of Botany* 70:317-324.
- MENEZES, T. P.; RAMOS, J.D.; BRUZI, A. T.; COSTA, A. C. & RAMOS, P. S. 2015a. Autopolinização e qualidade de fruto em pitaia vermelha (*Hylocereus undatus*). *Magistra* 27: 386-393.
- MENEZES, T. P.; RAMOS, J. D.; LIMA, L. C. O.; COSTA, A. C.; NASSUR, R. C. M. R.; & RUFINI, J. C. M. 2015b. Características físicas e físico-químicas de pitaia vermelha durante a maturação. *Semina: Ciências Agrárias* 36: 631-643.
- MIZRAHI, Y.; MOUYAL, J.; NERD, A. & SITRIT, Y. 2004. Metaxenia in the Vine Cacti *Hylocereus polyrhizus* and *Selenicereus* spp. *Annals of Botany* 93 (4): 469-472.
- MUNIZ, J.P.O.; BOMFIM, I.G.A.; CORRÊA, M.C.M. & FREITAS, B.M. 2019. Floral biology, pollination requirements and behavior of floral visitors in two species of pitaya. *Revista Ciência Agronômica* 50 (4): 640-649.
- MUTKE, J.; BURSTEDDE, K., GEFFERT, J. L., MIEBACH, A., RAFIQPOOR, M. D., STEIN, A., & BARTHLOTT, W. 2015. Patterns of diversity and endemism. *Schumannia* 7: 37-67.
- MUTKE, J. 2015. Cactus ecology and biogeography. In: Barthlott, W. *et al.* 2015. *Biogeography and biodiversity of cacti*. *Schumannia* 7.
- NOBEL, P.S. (Ed.). 2002. *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley, CA, 280pp.
- NUNES, E.N.; SOUZA, A.S.B.; LUCENA, C.M.; SILVA, S.M.; LUCENA, R.F.P.; ALVES, C.A.B. & ALVES, R.L. 2014. Pitaia (*Hylocereus* sp.): uma revisão para o Brasil. *Gaia Scientia* 8(1): 90-98.

- NYFFELER, R. & EGGLI, U. 2010. A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia* 6: 109–149.
- OLIVEIRA, P.E. & MARUYAMA, P.K. 2014. Sistemas reprodutivos. In: Rech, A.R. *et al.* (orgs). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro, projeto cultural. 527 p.
- OTÁROLA, M.F. & ROCCA, M.A. 2014. Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva. In Rech, A.R. *et al.* (orgs). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro, projeto cultural. 527 p.
- PACINI, E. & NEPI, M. 2007. Nectar production and presentation. In: Nicolson, S.W. *et al.* (orgs). *Nectaries and nectar*. Springer. 395 p.
- PEREIRA, J.L. 2009. Estrutura demográfica e fenologia reprodutiva de *Cereus hildmannianus* K. Schum. (Cactaceae), em uma restinga arbustiva do município de Jaguaruna, Santa Catarina. Dissertação de mestrado no programa de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Santa Catarina.
- PIMIENTA-BARRIOS, E. & CASTILLO, R.F. 2002. Reproductive biology. In: NOBEL, P. (Editor). *Cacti, Biology and uses*. California: University of California Press, 2002. p. 75-90.
- RAMLI, N.S.; BROWN, L. ISMAIL, P. & RAHMAT, A. 2014. Effects of red pitaya juice supplementation on cardiovascular and hepatic changes in high-carbohydrate, high-fat diet-induced metabolic syndrome rats. *BMC Complementary and Alternative Medicine* 14: 189-199.
- RECH, A.R. & WESTERKAMP, C. 2014. Biologia da polinização: uma síntese histórica. In Rech, A.R. *et al.* (orgs). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro, projeto cultural. 527 p.
- REGO, J.O.; FRANCESCHINELLI, E.V. & ZAPPI, D.C. 2012. Reproductive biology of a highly endemic species; *Cipocereus laniflorus* N.P. Taylor & Zappi (Cactaceae). *Acta Botanica Brasilica* 26(1): 243-250.
- ROCHA, E.A.; MACHADO, I.C. & ZAPPI, D.C. 2007. Floral biology of *Pilocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya* 25: 129-144.
- RODRIGUES, L. J. 2010. Desenvolvimento e processamento mínimo de pitáia nativa. (*Selenicereus setaceus* Rizz.) do cerrado brasileiro. Tese de doutorado. Universidade Federal de Lavras. 164 p.
- ROMÃO, R.L.; HUGHES, F.M.; VIEIRA, A.M.C. & FONTES, E.C. 2007. Autoecologia de cabeça-de-frade (*Melocactus ernestii* Vaupel) em duas áreas de afloramentos na Bahia. *Revista Brasileira de Biociências* 5 (1): 738-740.
- SAJEVA, M. & MAUSETH, J.D. 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic succulent stems of cacti. *Annals of Botany* 68: 405-411.
- SCHLUMPBERGER, B.O. 2012. A survey on pollination modes in cacti and a potential key innovation. Pp. 300-319, in Patiny, S. (ed.), *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHLINDWEIN, C. & WITTMANN, D. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Systematics and Evolution* 204: 179-193.
- SCHMID, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries – historical perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review* 54: 179-232.

- SILVA, A.C.C. 2014. Pitaya: Melhoramento e produção de mudas. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.
- SILVA, W. R. & SAZIMA, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190:339–343.
- SILVEIRA, R.A. 2015. Ecologia de *Discocactus pseudoinsignis* e *Discocactus placentiformis* simpátricos e endêmicos da Serra do Espinhaço MG, Brasil. Dissertação de mestrado em Ecologia de Ecossistemas; Universidade Federal de Ouro Preto.
- SPJUT, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 70: 1-182.
- STEBBINS, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 307–326.
- STEVENS, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]." will do. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> . Acesso em 11 de julho de 2022.
- TEIXEIRA, S.P.; MARINHO, C.R. & PAULINO, J.V. 2014. A flor: aspectos morfofuncionais e evolutivos. IN Rech, A.R *et al.* (orgs). *Biologia da polinização*. Rio de janeiro, projeto cultural. 527 p.
- TSCHAPKA, M., VON HELVERSEN, O. & BARTHLOTT, W. 1999. Bat pollination of *Weberocereus tunilla*, an epiphytic rain forest cactus with functional flagelliflory. *Plant Biology* 1: 554–559.
- VAILLANT, F.; PEREZ, A.; DAVILA, I.; DORNIER, M. & REYNES, M. 2015. Colorant and antioxidant properties of red-purple pitahaya (*Hylocereus* sp.). *Fruits* 60 (1): 3-12.
- VALIENTE-BANUET, A.; GALLY, R.S.; ARIZMENDI, M.C. & CASAS, A. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 68 (1): 1-8.
- VARASSIN, I.G. & AMARAL-NETO, L.P. 2014. Atrativos. In Rech, A.R *et al.* (orgs). *Biologia da polinização*. Rio de janeiro, projeto cultural. 527 p.
- WALLACE, R. S. & GIBSON, A. C. Evolution and systematic. In: NOBEL, P. (Editor). *Cacti, Biology and uses*. California: University of California Press, 2002. p. 1-21.
- WEISS, J., NERD, A., MIZRAHI, Y., 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. *HortScience* 29, 1487–1492.
- WICHENCHOT, S.; JATUPORNPIPAT, M. & RASTALL, R.A. 2010. Oligosaccharides of pitaya (dragon fruit) flesh and their prebiotic properties. *Food chemistry* 120: 850-857.
- ZAPPI, D., AONA, L.Y.S. & TAYLOR, N. 2007. Cactaceae In: Melhem, T.S., Wanderley, M.G.L., Martins, S.E., Jung-Mendaçolli, S.L., Shepherd, G.J., Kirizawa, M. (eds.) *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo, vol. 5, pp: 163-194.

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

Resumo

A flor das cactáceas apresenta características estruturais importantes para compreender a taxonomia e filogenia da família, na qual a aréola é outra estrutura exclusiva dos cactos, que ocorre tanto na flor como no caule. A evolução de um hipanto de origem receptacular levou a possibilidade do desenvolvimento de um tubo floral longo nos grupos mais derivados, uma inovação chave que permitiu uma maior diversidade de polinizadores. Existe grande escassez de estudos relacionados à morfologia, anatomia e ontogenia floral tanto para a família Cactaceae, quanto para os cactos de hábito epífítico, hemiepífítico e escandente, o que limita o entendimento da diversidade morfológica das estruturas florais, bem como a evolução destas estruturas nesse grupo de plantas. Assim, o objetivo desse capítulo foi descrever a morfologia, ontogenia e anatomia floral do cacto epífito/escandente *Selenicereus setaceus*, utilizando técnicas tradicionais de histologia vegetal. As grandes flores noturnas alcançam até 34 cm de comprimento e 30 cm de largura, possuem 21 peças internas do perianto de cor branca, que exalam forte aroma adocicado. No interior do tubo se forma uma câmara nectarífera produtora de grande quantidade de néctar floral; em adição imensa quantidade de grãos de pólen é produzido pelos mais de 350 estames que compõem o androceu. O ovário apresenta muitos óvulos circinótrofos, bitegumentados, unidos a placenta por funículos ramificados. Durante sua ontogenia, logo no início do seu desenvolvimento, o botão floral com apenas 5 mm já apresenta os primórdios dos órgãos florais. O androceu apresenta padrão centrífugo de desenvolvimento. A partir de 18-19 dias (48 mm) de desenvolvimento se inicia o crescimento do tubo floral e câmara nectarífera. No momento da antese, a flor apresenta estigma com os tricomas papilosos e tricomas secretores na epiderme da câmara nectarífera. Observamos que também ocorre liberação de néctar floral extranupcial realizada pelos estômatos localizados na face abaxial das bractéolas do pericarpelo e tubo floral. A análise ontogenética mostrou que a fusão dos carpelos é congênita e não ontogenética. A morfologia floral de *S. setaceus* segue o padrão da sect. *Salmdyckia*, no clado Hyloceroide da Tribo Hylocereeae, além compartilhar características de flores esfingófilas com demais membros de Cactaceae.

Abstract

The cactus flower has important structural characteristics to understand the taxonomy and phylogeny of the family, in which the areola is an structure unique to cacti, which occurs both in the flower and in the stem. The evolution of a hypanthium of receptacular origin led to

the possibility of the development of a long floral tube in the more derived groups, a key innovation that allowed for a greater diversity of pollinators. There is a great scarcity of studies related to morphology, anatomy, and floral ontogeny in both the Cactaceae family as in the epiphytic, hemiepiphytic, and scandent cacti, which limits the understanding of the morphological diversity of floral structures, as well as the evolution of this group of plants. Thus, the objective of this chapter was to describe the morphology, ontogeny, and floral anatomy of the epiphytic/scandent cactus *Selenicereus setaceus*, using traditional techniques of plant histology. The large nocturnal flowers reach up to 34 cm in length and 30 cm in width, they have 21 internal parts of the white perianth, which exude a strong sweet aroma. Inside the tube, a nectariferous chamber is formed, producing a large amount of floral nectar; in addition, an immense amount of pollen grains is produced by the more than 350 stamens that make up the androecium. The ovary has many circinotropous, bitegmic ovules, joined to the placenta by branched funiculi. During its ontogeny, right at the beginning of its development, the floral bud already presents the beginnings of floral organs with only 5 mm. The androecium shows a centrifugal pattern of development. From 18-19 days (48 mm) of development, the growth of the floral tube and nectariferous chamber begins. At the time of anthesis, the flower exhibits a stigma with papillose trichomes and secretory trichomes in the epidermis of the nectariferous chamber. During the floral development, extranuptial floral nectar is also secreted by stomata located on the abaxial surface of the pericarpel bracteoles and floral tube. The ontogenetic analysis showed that the fusion of the floral parts is congenital and not ontogenetic. The floral morphology of *S. setaceus* follows the pattern of sect. *Salmdyckia*, in the Hyloceroid clade of the Tribe Hylocereeae, in addition to sharing characteristics of sphingophilous flowers with other members of Cactaceae.

1. Introdução

Os cactos geralmente são plantas dotadas de caule suculento externamente esverdeado, com função fotossintetizante, muitas vezes articulado, algumas vezes possuindo células ou canais mucilaginosos, gumíferos ou laticíferos; possuem ramos curtos denominados aréolas,

de onde surgem tricomas, espinhos, flores ou mais raramente folhas (Zappi *et al.* 2007; Anderson 2001).

As aréolas são estruturas exclusivas de Cactaceae, constituindo-se de gemas laterais ou axilares altamente especializadas que desempenham ao menos três papéis vitais na vida de um cacto pela produção de três estruturas muito diferentes: espinhos, flores e novos ramos (Mauseth 2017a). Estes ramos de crescimento com nós e entrenós muito curtos, criam uma massa de nós compactados, e a gema axilar associada à posição da folha que dá origem aos espinhos e estruturas reprodutivas (Anderson 2001, Pimienta-Barrios & Castillo 2002).

A flor das cactáceas possui características distintivas muito importantes na família, pois apresenta numerosos caracteres importantes na taxonomia (Anderson 2001). As flores são muitas vezes vistosas, possuem simetria geralmente actinomorfa (exceto *Schlumbergera* Lem.); hipanto receptacular (pericarpelo) por vezes recoberto por escamas e aréolas dotadas de tricomas e espinhos; o tubo floral pode estar presente ou ser reduzido como em *Rhipsalis* Gaertn.; os segmentos do perianto apresentam forte transição de textura e formato, sendo os mais externos sepaloídes, passando para petaloídes; os estames são numerosos, formando uma ou mais séries contínuas de disposição espiralada, inseridos no interior do tubo floral, anteras basifixas; nectário na porção apical do ovário, sendo este geralmente ínfero, 1-locular, óvulos com placentação basal ou parietal, estigma lobado, número de lobos igual ao dos carpelos que são fusionados (Zappi *et al.* 2007).

A evolução do hipanto e a possibilidade de desenvolver um tubo floral longo pode ter sido uma inovação chave para Cactoideae permitindo uma maior diversidade de polinizadores para as flores (Schlumberger 2012); possibilitando um espectro de síndromes de polinização mais amplo no qual as abelhas são as mais frequentes, mas nem todas as espécies são igualmente eficientes no processo de polinização (Grant & Grant 1979, Pimienta-Barrios & Castillo 2002).

Os nectários podem ser classificados de acordo com sua localização, por exemplo eles podem ser florais, ocorrendo na flor, ou extraflorais, ocorrendo no corpo vegetativo; quanto à função podem ser classificados, ainda, como nupciais (relacionados à polinização, mas não necessariamente florais) e extranupciais (não relacionados à polinização, mas podem ocorrer na flor) (Schmid 1988; Pacini & Nepi 2007; Teixeira *et al.* 2014). Em Cactaceae o néctar é secretado através de um nectário receptacular anular (*Pereskia* Mill., *Rhipsalis*), ou ao longo da porção basal do hipanto; e neste caso uma câmara nectarífera pode ocorrer e ser formada por diferentes órgãos (apêndices hipantiais ou filamentosos) (Bernardello 2007) sendo então

reconhecidos três tipos básicos de “zonas nectaríferas”: sulco, disco e câmara (Buxbaum 1953).

Segundo Mauseth *et al.* (2016), os nectários localizados nas aréolas do pericarpelo e tubo floral das cactáceas devem ser denominados de NEF (nectários extraflorais), já que estão nos ramos floríferos cobertos por escamas e aréolas, sendo que as flores estão dentro destes ramos vegetativos. Por outro lado, para Anderson (2001); Almeida *et al.* (2013, 2018); Pimienta-Barrios & Castillo (2002) e Zappi *et al.* (2007) o pericarpelo tem origem receptacular e se as flores estão parcialmente afundadas, envolvidas pelo hipanto receptacular, estes nectários localizados nas escamas do pericarpelo e tubo floral devem ser chamados de florais.

Casos bem documentados de secreção de néctar realizada por nectários localizados nas aréolas do pericarpelo e tubo floral das Cactaceae assim como ocorre com o *Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck) Berg (Almeida *et al.* 2013) são: *Lophocereus schottii* (Engelm.) Britton & Rose (Chamberlain & Holland 2008), *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck, *Leptocereus paniculatus* (Lam.) D.R. Hunt e *L. weingartianus* (Hartmann in Dams) Britton & Rose (Mauseth *et al.* 2016).

Vários estudos indicam que os NFE fornecem às plantas vários benefícios, entre eles incentivar as formigas a não apenas visitar uma planta, mas também a patrulhá-la, limpá-la e protegê-la de vários organismos prejudiciais, que variam de fungos a insetos (Chamberlain & Holland 2008; Ness 2006; Ruffner & Clark 1986; Mauseth *et al.* 2016). Formigas atraídas pelos nectários florais extranupciais podem aumentar os nutrientes do solo perto do cacto porque as formigas podem nidificar perto da planta e assim trazer nutrientes para o formigueiro de expedições de forrageamento (Mauseth *et al.* 2016).

Os cactos epífitos, hemiepífitos e escandentes compreendem cerca de 10% do total de espécies de Cactaceae e constituem o grupo menos estudado da família (Wallace & Gibson 2002; Barthlott *et al.* 2015). Todos os cactos epífitos pertencem à subfamília Cactoideae e estão incluídos principalmente em duas tribos: Hylocereeae e Rhipsalideae (Calvente *et al.* 2011, Korotkova *et al.* 2017). *Selenicereus setaceus* uma espécie epífita/escandente de Hylocereeae é a única espécie do gênero *Selenicereus* (A.Berger) Britton & Rose que é nativa do Brasil e juntamente com *Epiphyllum phyllanthus* L. Haw mais duas espécies do gênero *Pseudorhipsalis* Britton & Rose, restritas ao Acre e Amazonas, as epífitas *Pseudorhipsalis amazonica* (K. Schum.) Ralf Bauer e *Pseudorhipsalis ramulosa* (Salm-Dyck) Barthlott são as únicas quatro espécies de toda a tribo Hylocereeae que são nativas do país (Flora e Funga do Brasil 2022).

Existe grande escassez de estudos relacionados à morfologia, anatomia e ontogenia floral para a família Cactaceae, dentre os conhecidos, destacam-se os de: Buxbaum (1953); Schlindwein & Wittmann (1997); Fuentes-Perez *et al.* (2009); Almeida *et al.* (2010, 2012, 2013a, b); Mauseth *et al.* (2016); Camacho-Velazquez *et al.* (2019); Gonzaga *et al.* (2019); Gonzalez *et al.* (2021) e Rice *et al.* (2022). Para o gênero *Selenicereus* temos somente os estudos de Buxbaum (1953) para o *Selenicereus pteranthus* (Link ex Dietr.) Britton & Rose; Stefano *et al.* (2001) para o *Selenicereus grandiflorus* (L.) Britton & Rose; Almeida *et al.* (2013a) que estudou o *S. undatus* e *S. setaceus*; Ruiz-Domínguez *et al.* 2019 estudou o pólen da tribo Hylocereeae e Utaminingsih *et al.* (2019) analisou pólen de *Selenicereus monacanthus* (Lem.) D.R. Hunt.

Assim, o objetivo deste estudo é preencher a lacuna de conhecimento a respeito da morfologia, ontogenia e anatomia da flor do *Selenicereus setaceus*, fornecendo informações que serão relevantes para compreender sua biologia reprodutiva, sua classificação e evolução.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

As observações de campo e coletas de material botânico foram realizadas durante três anos (de 2017 a 2019) em expedições à área de estudo durante o período reprodutivo de *Selenicereus setaceus*. As coletas foram realizadas, no município de São Thomé das Letras-MG (Fig. 1), onde a espécie ocorre naturalmente, tanto como planta reptante nos afloramentos rochosos do Campo Rupestre, como escandente ou epífita na transição desta formação vegetal com a Mata Atlântica (Floresta Estacional Semidecídua Montana) (IBGE 2012). *Selenicereus setaceus* integra a rica flora do município com mais de 1.200 espécies (Sampaio *et al.* 2020), sendo uma das 10 espécies da família Cactaceae registradas para a localidade (Gonzaga *et al.* 2017).

O clima local é do tipo Cwb (segundo Köppen), mesotérmico úmido, com invernos secos e frios, verões brandos e úmidos; durante o período de 2014-2019 foi registrado temperatura média anual de 22,0°C, com temperaturas médias mais altas nos meses de janeiro (24,6°C) e fevereiro (24,2°C) e médias mais baixas em junho (18,8°C) e julho (18,4°C); a média das temperaturas máximas mensais nestes cinco anos foi de 27,8°C e das temperaturas mínimas foi de 16°C (Fig. 2) (INMET 2019).

A precipitação média anual no mesmo período foi de 1.264 mm anuais, sendo que, a distribuição das chuvas mostra uma concentração mais alta nos meses de outubro a março (estação chuvosa) com a média mais alta em dezembro (232 mm), enquanto que as

precipitações mais baixas ocorrem de abril a setembro (estação seca) apresentando a média mais baixa em julho (10 mm) (Fig. 2); sendo que os extremos de maior e menor precipitação mensal foram respectivamente 354 mm em janeiro de 2018 e 0,0 mm em julho de 2016 e 2017 (INMET 2019; COPASA com.pess.).

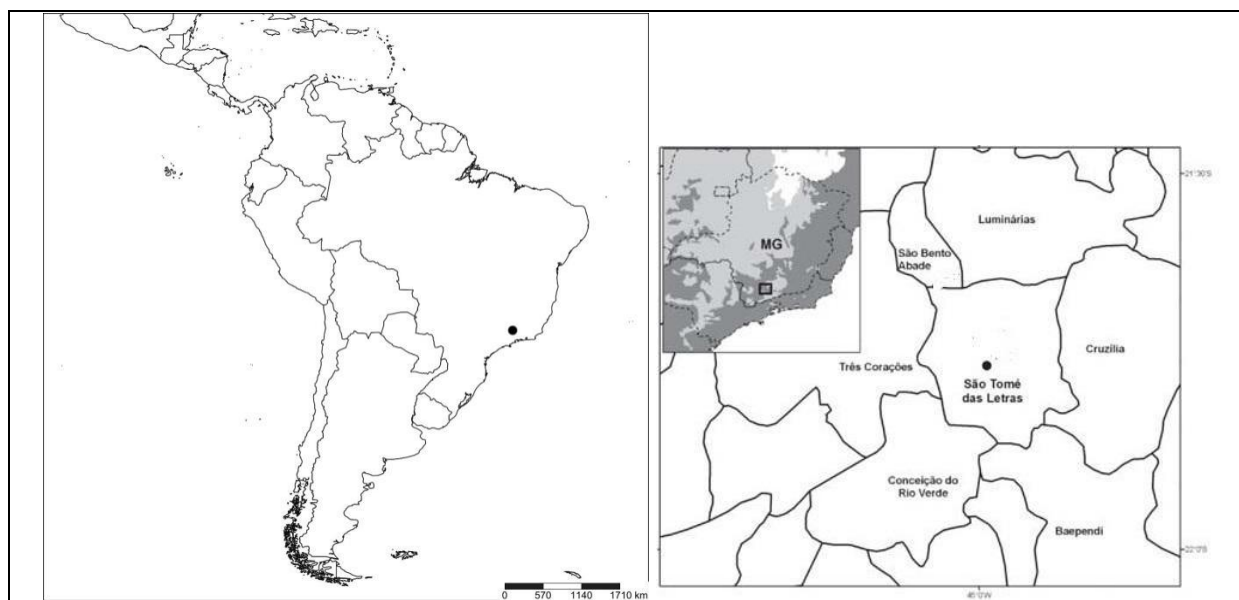


Figura 1. Localização da área de estudo (Shorthouse 2010, Lopes *et al.* 2013).

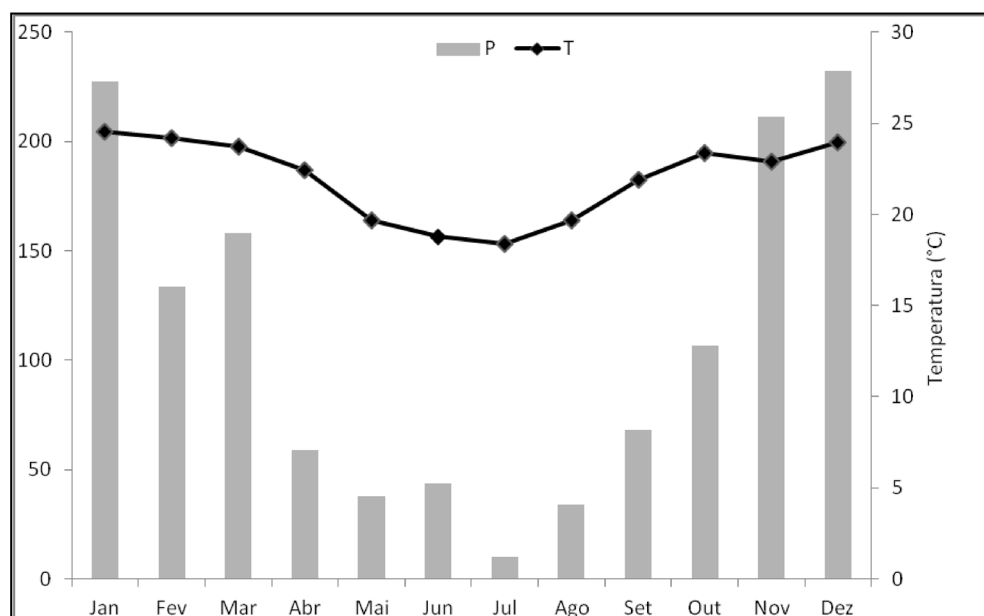


Figura 2. Precipitação (mm) e temperatura média mensal para o período 2014-2018 (INMET 2019; COPASA com.pess.).

2.2 *Selenicereus setaceus*

O material botânico foi coletado de 10 indivíduos de *S. setaceus* com ocorrência na área de estudo entre as coordenadas 21°43'16,51''S - 21°43'30,28''S e 44°58'54,96''W -

44°59'11,90''W. Os indivíduos estudados apresentaram distâncias que variaram de 30 a 450 m, um do outro, dentro de uma área de 187.510 m² e altitudes variando de 1280-1310 m (Fig. 3). Vouchers dos espécimes foram depositados no herbário da Universidade Santa Cecília - Santos (*Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck) Berg; material examinado: Sampaio, P.S.P.; 1670, 1676, 1597 e 1046; HUSC).

Na área de estudo, as plantas ocorrem em áreas naturais de Campo Rupestre e sua transição com a Mata Atlântica e o Cerrado (Fig. 3; indivíduos 1, 2, 3 e 10); e dentro do perímetro urbano em muros antigos construídos com lascas de pedra (quartzito) encaixada sem massa e até sobre telhados antigos (Figura 3; indivíduos 4 a 9).

É importante ressaltar que os indivíduos 2, 3 e 10 foram os únicos registrados fora do perímetro urbano; sendo que o indivíduo 1 também ocorre em ambiente natural, porém dentro da área urbana em uma grande formação rochosa com gruta, um monumento natural tombado pelo patrimônio histórico do estado de Minas Gerais (IEPHA 1996) e batizado com o nome de Gruta São Tomé (Fig. 3).

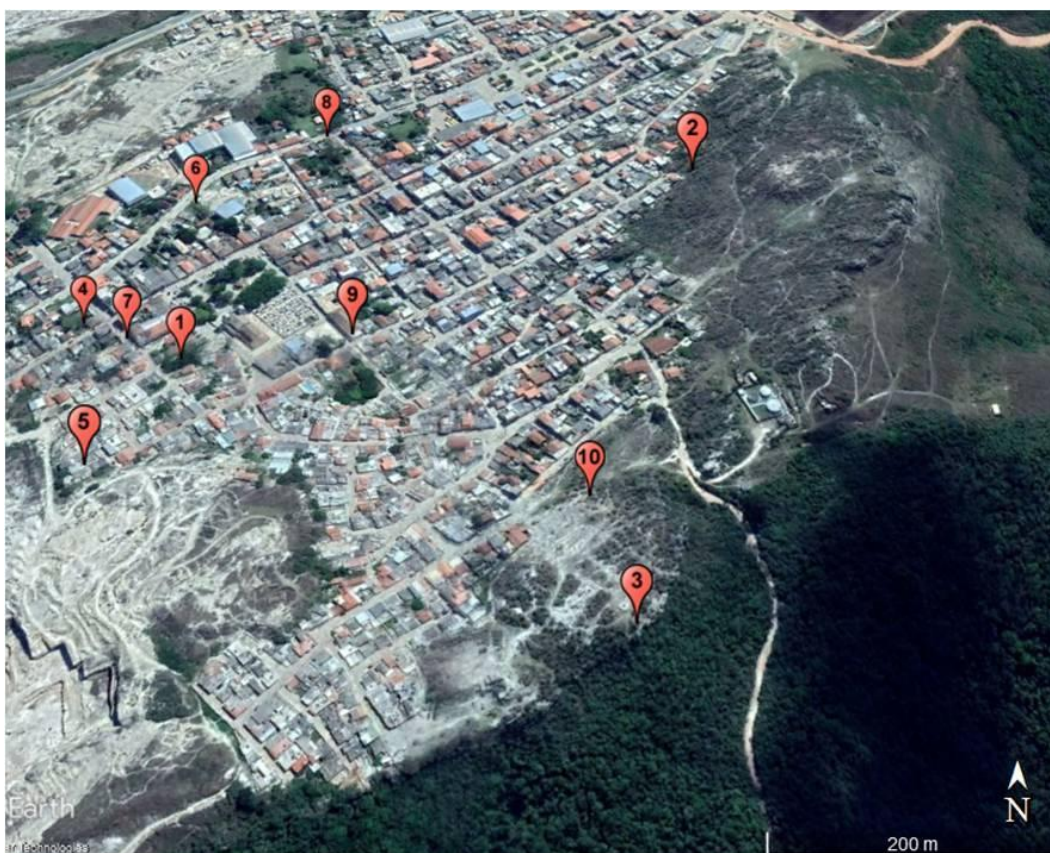


Figura 3. Localização dos indivíduos da população de *Selenicereus setaceus* na área de estudo em São Thomé das Letras-MG (Google Earth Pro 2019).

2.3 Morfologia floral do *Selenicereus setaceus*

Com a flor fresca foi observado o número, posicionamento, medidas e coloração das peças florais durante a antese.

Para a análise morfológica foi efetuada coleta de 15 flores em antese, que foram fixadas em FAA 50 (Formaldeído, ácido acético e etanol 50 °GL) por cinco dias e posteriormente armazenadas em álcool 70% (Johansen 1940).

As medidas das dimensões das estruturas florais foram obtidas com paquímetro digital graduado em mm (precisão 0,1mm) a olho nu ou com auxílio de microscópio estereoscópico Leica®; sendo que as flores foram cortadas longitudinalmente desde o ápice do perianto até a base do pericarpelo na união da flor com o cladódio (Fig. 4A), para obtenção das seguintes medidas (selecionadas por serem usuais em estudos morfológicos com flores de Cactaceae): **(1)** comprimento total da flor (ápice da flor até a base do pericarpelo na inserção com o cladódio); **(2)** perianto (medida dos segmentos externos e segmentos internos desde seu ápice até a inserção no tubo floral); **(3)** tubo floral (desde a inserção do perianto até a base da câmara nectarífera; Fig. 4A, em azul); **(4)** câmara nectarífera (desde a base do tubo floral no ápice do ovário até o primeiro filete livre da parede do tubo floral, Fig. 4A, em vermelho); **(5)** diâmetro da flor (medida entre o ápice dos segmentos externos do perianto opostos mais afastados (Fig. 4b, em vermelho); **(6)** abertura interna floral (diâmetro entre os segmentos internos do perianto opostos mais próximos; Fig. 4b, em azul); **(7)** estames (filete e antera) e **(8)** gineceu (ovário, estilete e lobos do estigma).

Todo material coletado foi fixado e conservado no Laboratório de Morfologia Vegetal (LAMOVE) do Campus do Litoral Paulista da UNESP, em São Vicente-SP.

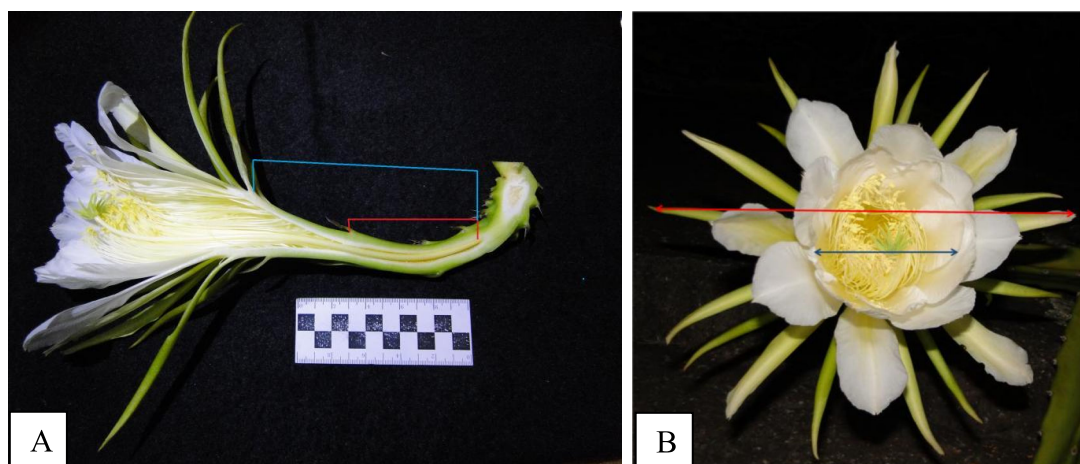


Figura 4. A: Flor em antese de *Selenicereus setaceus* cortada longitudinalmente para tomada das medidas das estruturas morfológicas, em destaque o tubo floral (azul) e a câmara nectarífera (vermelho); **B:** Flor em antese de *Selenicereus setaceus* destacando em vermelho o diâmetro externo da flor (medida entre o ápice dos segmentos externos do perianto opostos mais afastados) e em azul o diâmetro interno da flor (medida entre o ápice dos segmentos internos do perianto opostos mais próximos).

2.4 Ontogenia e anatomia floral de *Selenicereus setaceus*

Para o estudo ontogenético e anatômico da flor foram efetuadas coletas de diversos botões em variados estágios de desenvolvimento até a pré-antese (Fig. 5; Tab. 1); após serem fotografados e terem as medidas de comprimento total (ápice do botão floral até a base do pericarpelo na inserção com o cladódio) tomadas com auxílio de paquímetro digital graduado em mm (precisão 0,1mm); foram fixados em FAA 50 (Formaldeído, ácido acético e etanol 50° GL) por cinco dias e posteriormente armazenados em álcool 70%.

No laboratório os botões florais foram desidratados em série de etanol-n-butanol (Jensen 1962), incluídos em parafina (Paraplast®), seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo de rotação com espessura de 7-8 µm. As secções foram desparafinadas com xilol e coradas com Azul de Toluidina (O'Brien *et al.* 1965). As lâminas montadas em Entelan, entre lâmina e lamínula. As fotografias foram feitas com auxílio de microscópio óptico trinocular Bel, com câmera acoplada Bel Eureka.

Os estágios de desenvolvimento foram baseados nos tamanhos do comprimento total do botão (ápice do botão floral até a base do pericarpelo na inserção com o cladódio); considerado o dia 01 aquele que foi possível observar a olho nu em campo (0,4 cm), até o dia da antese (30 cm, cerca de 41 dias). Os botões florais foram selecionados de acordo com a curva de crescimento obtida desde seu surgimento até a antese; dando maior ênfase ao início do seu desenvolvimento; na qual foram selecionados 10 botões florais (Fig. 5; Tab. 1).

Tabela 1: Botões florais de *Selenicereus setaceus* coletados em São Thomé das Letras-MG utilizados para confecção das lâminas deste estudo com seu tamanho de comprimento e tempo de desenvolvimento, sendo considerado o botão com um dia de desenvolvimento aquele possível ser visto a olho nu em campo (0,4 cm).

Botão	Comprimento (cm)	Tempo de desenvolvimento (dias)
01	0,4	1
02	0,5	1

03	0,6	2-4
04	1,0	5-6
05	1,5	9
06	1,8	10-11
07	4,8	18-19
08	9,1	29-30
09	24	39
10	30	41

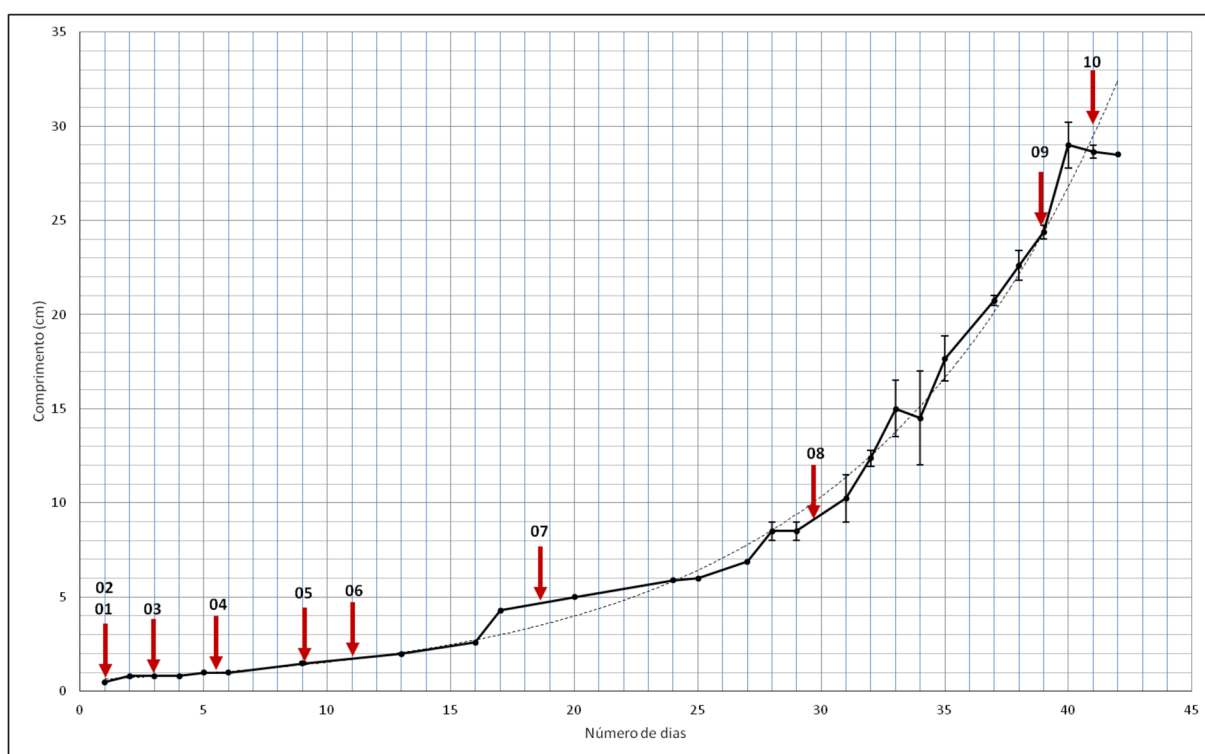


Figura 5. Botões florais de *Selenicereus setaceus* coletados em São Thomé das Letras-MG utilizados para confecção das lâminas deste estudo (seta vermelha), colocados na curva de desenvolvimento do botão floral desde seu surgimento (0,4 cm) até o dia da antese (média $\pm$ SE; $n=7$). Média (linha contínua), linha de tendência exponencial (tracejada). Foi considerado o botão com um dia de desenvolvimento, aquele possível de ser visualizado a olho nu em campo (0,4 cm). Figura obtida de Sampaio & Almeida (2022, em revisão).

2.5 Micromorfologia do grão de pólen do *Selenicereus setaceus*

Os grãos de pólen foram amostrados, a fim de analisar os atributos polínicos do táxon em questão. O material foi obtido a partir de anteras férteis de botões em pré-antese e flores em antese provenientes de coletas em campo do município de São Thomé das Letras, no estado de Minas Gerais e depositados em envelopes de papel para secarem naturalmente.

Estes envelopes foram acondicionados e armazenados em saco plástico ziplock contendo sílica-gel.

Para análise em microscópio eletrônico de varredura (MEV), as anteras foram maceradas e os grãos de pólen, não acetolisados, pulverizados sobre suportes recobertos por fita de carbono (Melhem *et al.* 2003). O conjunto foi metalizado com uma camada de ouro puro por cerca 3 minutos sendo, posteriormente, analisado nos aparelhos JEOL JSM 6390 LV do Laboratório de Microscopia Eletrônica de Invertebrados do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, no aparelho JEOL JSM 6510 do Laboratório de Imagens em Microscopia Óptica e de Varredura - LABIM/UFRJ e no Zeis Evo 40 do Laboratório de Botânica Estrutural do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

A terminologia adotada é a de Punt *et al.* (2007) levando-se em consideração o tamanho, o número de aberturas e o padrão de ornamentação da exina.

Vouchers dos espécimes foram depositados no herbário da Universidade Santa Cecília (*Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck) Berg; material examinado: Sampaio, P.S.P.; 1670, 1676, 1597 e 1046; HUSC).

3. Resultados

3.1 Morfologia floral do *Selenicereus setaceus*

As flores são hermafroditas, actinomorfas, estreitamente infundibuliformes, solitárias, laterais a subterminais, 1 por aréola, 28-34 cm de comprimento e 28-30 cm de largura entre os segmentos externos mais afastados e 7,5-8,0 cm de largura entre os segmentos internos mais próximos (Fig. 6A, B), o aroma é agradável ao olfato humano, adocicado; pericarpelo esverdeado dotado de aréolas espinescentes, lanosas (Fig. 6C, 7H).

O tubo floral tem 10-13 cm de comprimento e 1,5-2,5 cm de largura (Fig. 6B, 7J-M), externamente ele possui aréolas espinescentes com bractéolas diminutas em sua base; em direção ao ápice do tubo floral as aréolas são inermes e o tamanho das bractéolas aumenta consideravelmente medindo 0,5-1,5 cm de comprimento e 0,45-0,55 cm de largura (Fig. 6B, D-F), verde-avermelhadas (Fig. 6F).

A câmara nectarífera possui 6,5-7,5 cm de comprimento e 1,5-2,5 cm de largura (Fig. 6L, 7J-M) apresentando na epiderme interna saliências onduladas paralelas ao eixo do estilete na parte média-superior, que são as bases dos filetes fusionadas à parede da câmara nectarífera (Fig. 6L, 7L, M), sendo esta delimitada na sua parte apical pelo primeiro filete que se descola da parede do tubo floral e o limite inferior é a base do estilete no seu encontro com a coluna (Fig. 7J-M).

O perianto não apresenta peças intermediárias, ou seja, uma transição gradual entre as peças externas e internas; sendo bem definidos um perianto sepalóide (externo) e um petalóide (interno) quanto a forma e coloração. Os segmentos do perianto somam 36-41, sendo os externos 19-20 (Fig. 6A-B, I) com 8-12,1 cm de comprimento e 1,2-1,3 cm de largura, linear-lanceolados, ápice agudo, verdes, reflexos; os segmentos internos somam 17-21 (Fig. 6A-B, J); medindo 8,3-11,7 cm de comprimento e 3,1-5,1 cm de largura, lanceolados, delicados, alvos, patentes, e exalam forte aroma floral adocicado.

O androceu apresenta 317-393 estames dispostos espiraladamente e soldados ao longo do interior do tubo floral (Fig. 6A, L, 7A, B, L, M), curvos, insertos em relação aos segmentos do perianto, distribuição desigual com maior número localizado na metade inferior da flor (Fig. 6A), os filetes tem 6,1-11,2 cm de comprimento, coloração creme, as anteras são basifixas medindo entre 0,48-0,53 cm de comprimento e creme-amareladas (Fig. 7C-E).

O gineceu apresenta um ovário oblongo a oval, unilocular, em corte longitudinal mede 1,3-2,4 cm de comprimento e 0,75-0,96 cm de largura, com muitos óvulos circinótopos de placentação parietal (Fig. 7H-I). O estilete tem 25-26 cm de comprimento, coloração verde-claro (Fig. 7G), inserto, o estigma apresenta 15-16 lobos (Fig. 7F, G), com 1,3-1,4 cm de comprimento. A coluna corresponde à região de fusão e afunilamento dos carpelos no ápice do ovário até onde se distingue o estilete e possui 1,01-1,07 cm de altura com canal oco de ligação entre ovário e estilete (Fig. 7H).

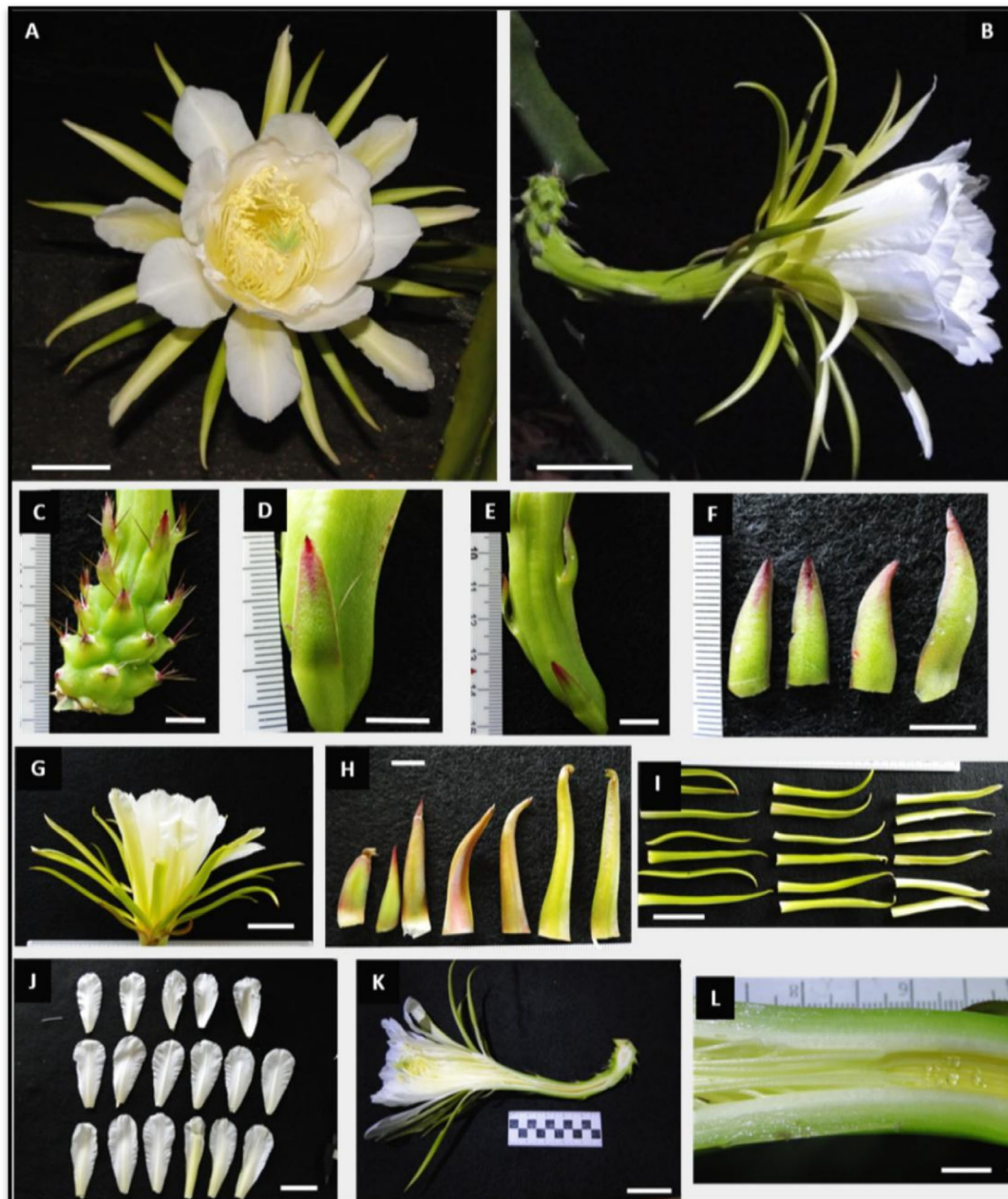


Figura 6. Morfologia floral do *Selenicereus setaceus* em São Thomé das Letras-MG: **A-B** Flor em antese; **C**: Detalhe do pericarpelo mostrando aréolas da base com espinhos e bractéolas diminutas e aumentando comprimento em direção ao ápice; **D**: Bractéola da base do tubo floral com espinho; **E**: Bractéolas da metade do tubo floral já sem espinhos; **F**: Bractéolas do ápice do tubo floral; **G**: Peças do perianto; **H-I**: Segmentos externos do perianto; **J**: Segmentos internos do perianto; **K**: Corte longitudinal da flor em antese; **L**: Ápice da câmara nectarífera mostrando os primeiros filetes livres da parede do tubo floral em alturas diferentes e gotas de néctar. Barras de escala: 5 cm (A, B, G, I-K), 1 cm (C-F, H, L).

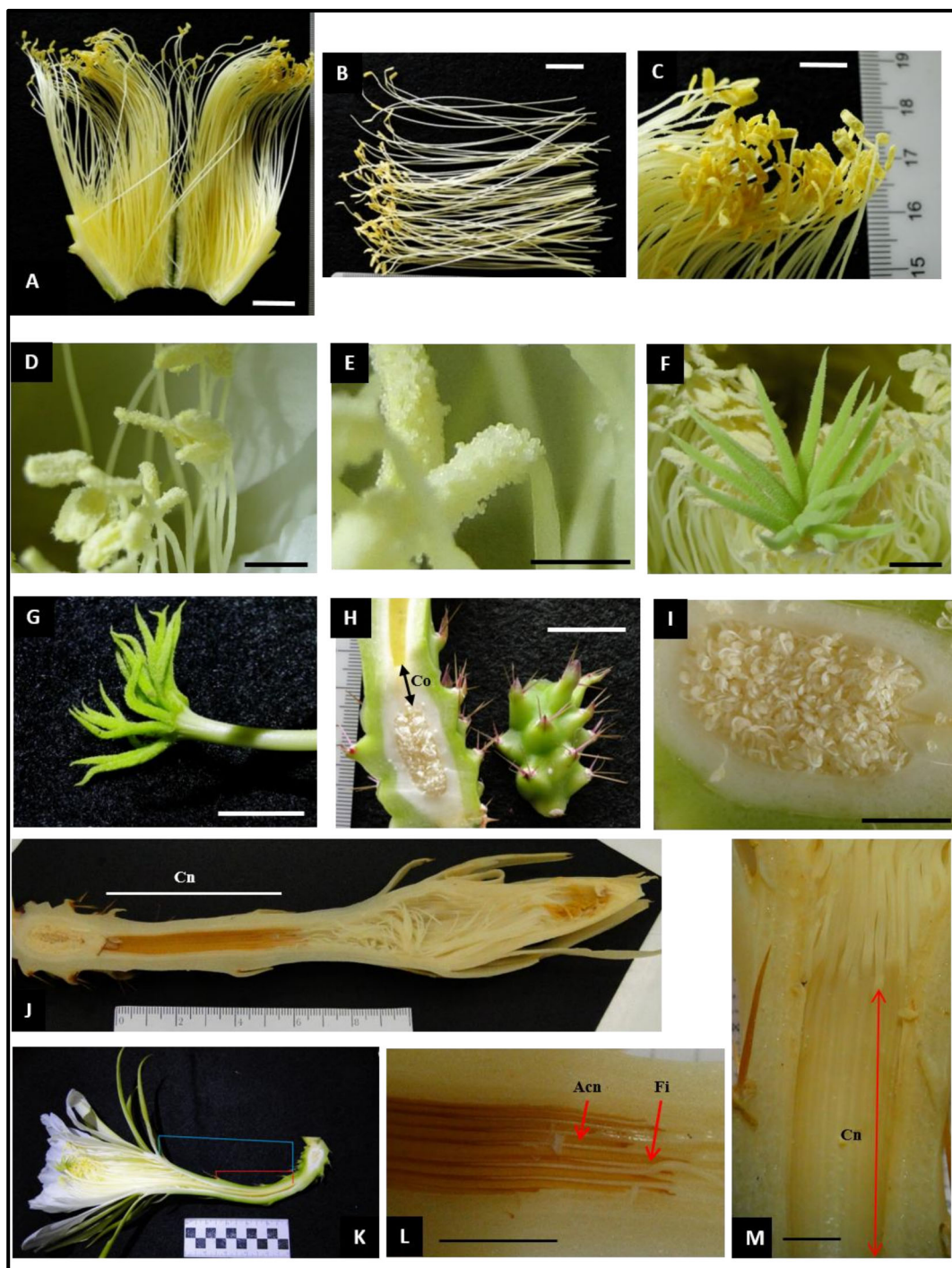


Figura 7. Morfologia floral do *Selenicereus setaceus* em São Thomé das Letras-MG: **A:** Androceu com numerosos estames adnatos ao tubo floral; **B:** Estames; **C-E:** Anteras basifixas com grão de pólen; **F:** Lobos do estigma mostrando hercogamia; **G:** Lobos do estigma; **H:** Corte longitudinal mostrando pericarpelo, ovário, coluna e parte basal da câmara nectarífera; **I:** Ovário e óvulos. **J:** Botão floral cortado longitudinalmente mostrando os limites da câmara nectarífera (branco); **K:** Flor em antese cortada longitudinalmente mostrando os limites da câmara nectarífera (vermelho) e tubo floral (azul); **L-M:** Corte longitudinal do ápice da câmara nectarífera com detalhe do primeiro filete se descolando da parede interna do tubo floral. Barras de escala: 20 mm (A, B, H, L); 10 mm (C, G); 5 mm (D, F, I); 3 mm (M); 2 mm (E). Legenda – **Acn:** Ápice da câmara nectarífera; **CN:** câmara nectarífera; **Co:** Coluna; **Fi:** Filete.

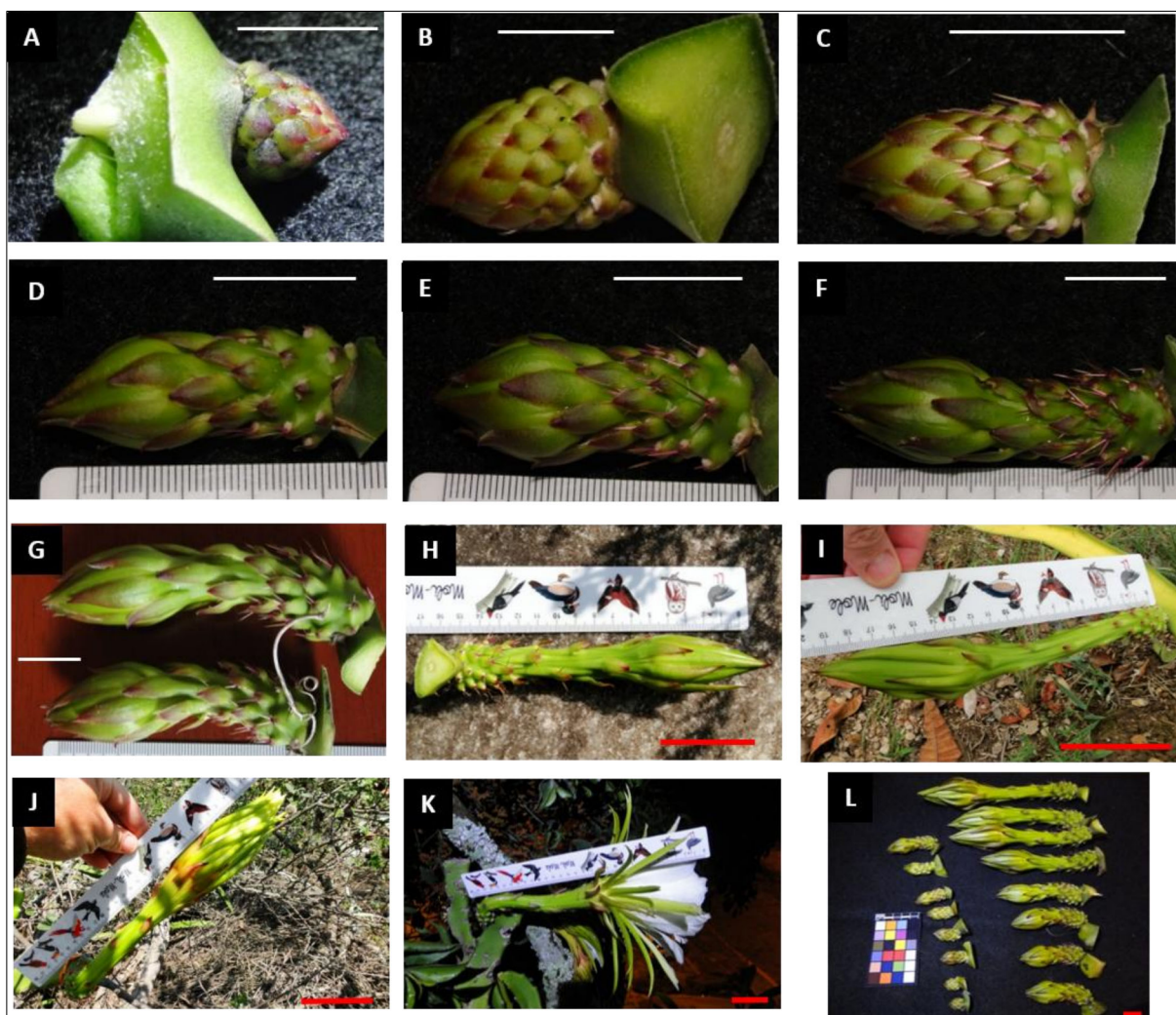


Figura 8. Morfologia de fases do desenvolvimento dos botões florais do *Selenicereus setaceus* até a antese, em São Thomé das Letras-MG: **A:** Botão floral com 0,5 cm; **B:** Botão floral com 1,5 cm; **C:** Botão floral com 3,0 cm; **D:** Botão floral com 4,0 cm; **E:** Botão floral com 4,5 cm; **F:** Botão floral com 7,0 cm; **G:** Botões florais com 8,0 cm (baixo) e 9,5 cm (cima); **H:** Botão floral com 16,0 cm; **I:** Botão floral com 20,0 cm; **J:** Botão floral com 25,0 cm; **K:** Flor com 28,0 cm; **L:** Botões florais. Barra de escala: 5 cm (H-K, L); 2 cm (C-G); 1 cm (A, B).

3.2 Ontogenia floral do *Selenicereus setaceus*

O botão floral (Fig. 5, botões 01 e 02) com 5 mm (1 dia) (Fig. 9A-B) já apresenta todas as estruturas primordiais que originam os órgãos florais do perianto, androceu e gineceu (Fig. 9). Interessante notar que os primórdios de androceu e gineceu estão dispostos no mesmo eixo, num plano horizontal, sem diferenciação do tubo floral, contendo a câmara nectarífera e seus tecidos secretores (Fig. 9D-G), somente foi observado a presença de uma região de crescimento, que originará o tubo floral (Fig. 9H-J). Quanto ao desenvolvimento do androceu percebe-se que os primórdios de estames primários com maior número de células, estão na

série próxima ao centro da flor junto aos primórdios do gineceu e os mais jovens estão na periferia, mostrando um padrão centrífugo de desenvolvimento deste órgão floral (Fig. 9E-G). Na região central existe uma cavidade e primórdios de carpelos, como protuberâncias (Fig. 9G-J), o que comprova que os carpelos já estão unidos nestes primeiros estágios de desenvolvimento primordial (fusão congenital) (Fig. 9K).

Os primórdios das peças internas e externas do perianto protegem os órgãos reprodutivos e fecham o botão. Possuem uma protoderme com uma camada de células retangulares, compactamente arranjadas, com presença de uma cutícula na face periclinal externa. O mesofilo apresenta parênquima composto por células maiores, em relação à protoderme, parede celular mais fina e maiores espaços intercelulares, com muitas células contendo mucilagem (Fig. 9B-E, H). Os tecidos vasculares são compostos por feixes vasculares colaterais. Na região basal do pericarpelo nota-se a presença de cordões procambiais, que vascularizam os órgãos florais que, nesta região, estão todos fusionados (Fig. 9D).

O botão floral (Fig. 5, botão 04) com 10 mm (5-6 dias) (Fig. 10A) apresenta aumento significativo no número de primórdios de estames e diferenciação entre antera e filete (Fig. 10F-I). O verticilo dos primórdios de estames já assume uma posição inclinada com relação ao eixo do primórdio do gineceu, promovido pela proliferação das células meristemáticas (região de crescimento) - região do gineceu e tubo floral (Fig. 10D-H); sendo os estames da série mais externa os mais jovens e mais elevados em relação a base do estilete, mas sem diferenciação do tubo floral e câmara nectarífera, pois a série de estames mais interna está próxima ao gineceu (Fig. 10F-H). Com relação ao gineceu, é possível observar a diferenciação dos carpelos com uma única cavidade ovariana central e primórdios de óvulos de placentação parietal (Fig. 10D, E, G, H); nota-se um pistilo peltado com primórdio do estilete e estigma (Fig. 10H-I).

O pericarpelo continua com a presença dos cordões procambiais (sistema ascendente) e um parênquima com muitas células mucilaginosas. As peças do perianto aumentaram em tamanho, o parênquima apresenta vários cordões procambiais, sendo o central o de maior calibre, além de muitas células de mucilagem nas peças mais externas do perianto (Fig. 10B).

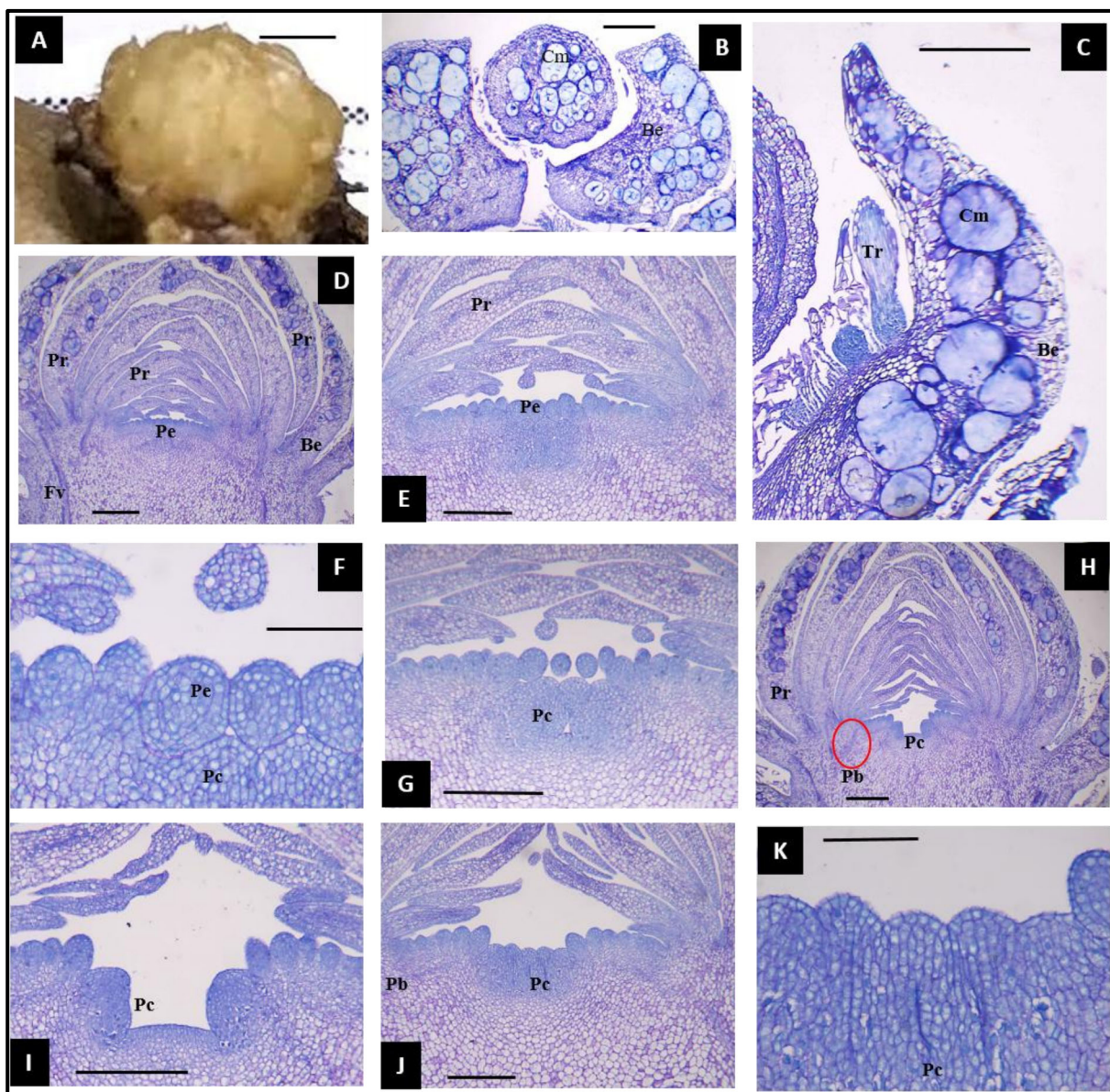


Figura 9. Secções longitudinais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 0,5cm e 1 dia de desenvolvimento: **A:** Botão floral; **B:** Bractéolas externas com células mucilaginosas; **C:** Detalhe da bractéola externa com células mucilaginosas e tricomas na face adaxial; **D:** Presença na parte central dos primórdios de estames (androceu), notam-se também os feixes vasculares ascendentes, bractéolas externas e peças do perianto; **E-F:** Detalhe dos primórdios de estames (androceu) e dos carpelos; **G-K:** Região central com primórdios de carpelos (gineceu). Barra de escala: 2 mm (A); 500 μ m (B-D; H); 300 μ m (E, G, I, J); 100 μ m (F, K). Legenda - **Be:** Bractéolas externas; **Cm:** Células com mucilagem; **Fv:** Feixes vasculares ascendentes; **Pb:** região de crescimento com tecidos meristemáticos; **Pe:** Primórdios de estames (androceu); **Pc:** Primórdios de carpelos (gineceu); **Pr:** Perianto; **Tr:** Tricoma.

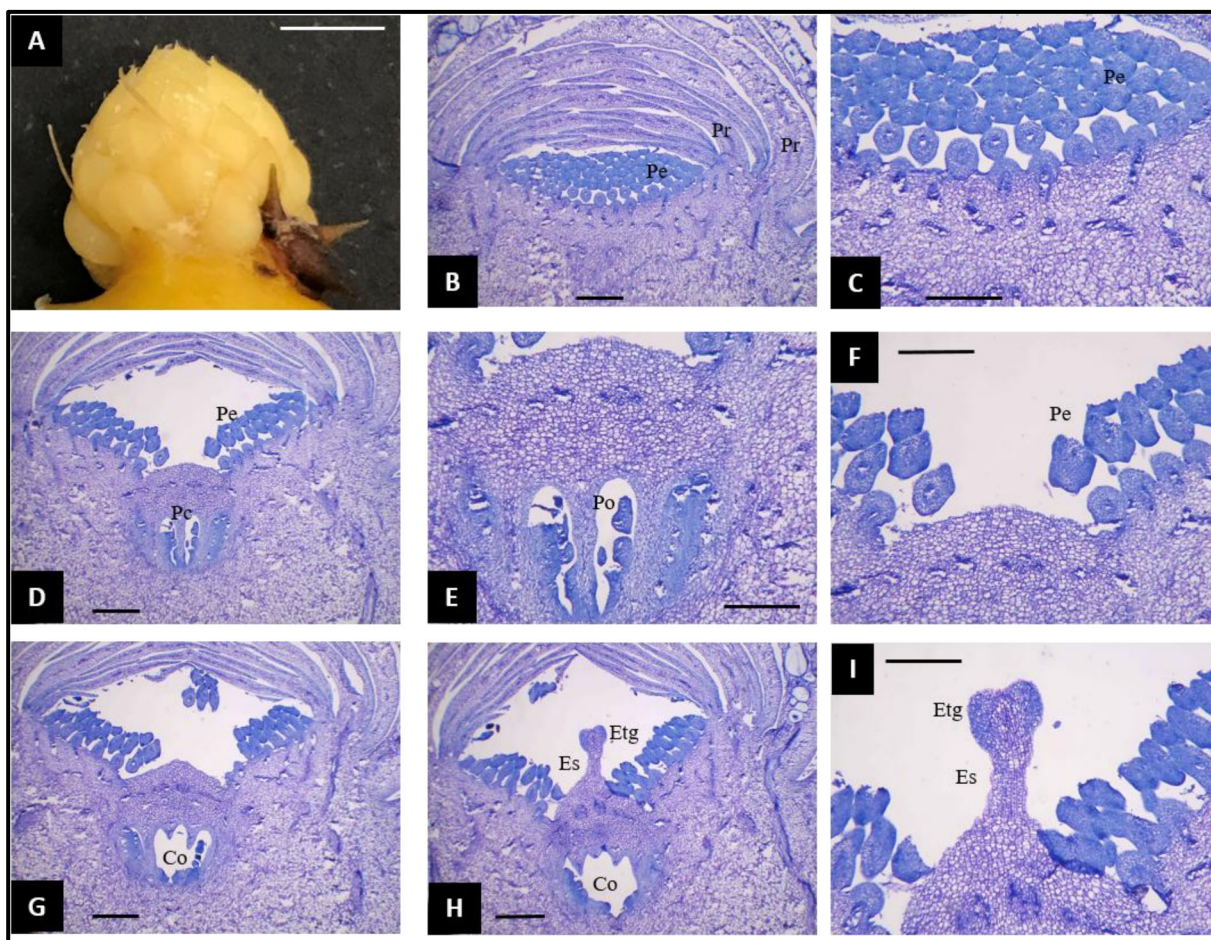


Figura 10. Secções longitudinais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 1,0 cm e 5 a 6 dias de desenvolvimento: **A:** Botão floral; **B:** Bractéolas externas com células mucilaginosas, peças do perianto e primórdios de estames na parte central; **C:** Detalhe dos primórdios de estames; **D:** Primórdios de estames e presença na parte central de primórdio de ovário (gineceu), notam-se também feixes vasculares; **E:** Detalhe do primórdio do ovário (gineceu); **F:** Detalhe dos primórdios de estames; **G:** Região central apresentado a cavidade ovariana; **H:** Gineceu com a cavidade ovariana, primórdios de estilete e estigma; **I:** Detalhe dos primórdios de estames, estilete e estigma. Barra de escala: 5 mm (A); 500 μ m (D, G, H); 300 μ m (B, C, E, F, I). Legenda - **Co:** Cavidade ovariana; **Pe:** Primórdios de estames (androceu); **Pc:** primórdio de carpelo (gineceu); **Po:** Primórdio de óvulo; **Pr:** Perianto; **Es:** Primórdio do estilete; **Etg:** Primórdio do estigma.

O botão floral (Fig. 5, botão 05) com 15 mm (9 dias) (Fig. 11A-B) apresenta um aumento significativo no tamanho e complexidade dos órgãos florais (Fig. 11, 12). Os estames jovens estão em maior número que no estágio anterior e já estão bem desenvolvidos e diferenciados em antera e filete (Fig. 11C, F, I; 12F, H, I); mas o tubo floral e câmara nectarífera estão ausentes, e a série de estames mais interna está junta à base do estilete (Fig. 11C, E, F). Com relação ao gineceu é possível visualizar a diferenciação do estilete e os lobos do estigma (Fig. 11C, F-H), a cavidade ovariana apresenta 17 carpelos e seus respectivos septos em mesmo número dos lobos do estigma, com óvulos de placentação parietal (Fig. 12A-C).

O jovem gineceu apresenta uma abertura central, desde o ápice do ovário, passando pela coluna (Fig. 12D), indo até a base do estilete, que se conecta com ela através de uma abertura central contínua; o canal estilar. O estilete apresenta uma protoderme externa composta de uma camada de células retangulares, com núcleos grandes e compactamente arranjadas, abaixo dela temos o parênquima com cordões procambiais e, na parte mais interna temos o tecido condutor em formação com uma protoderme interna, voltada para o canal estilar, com células menores que a externa e com primórdios de tricomas secretores (Fig. 12F-G).

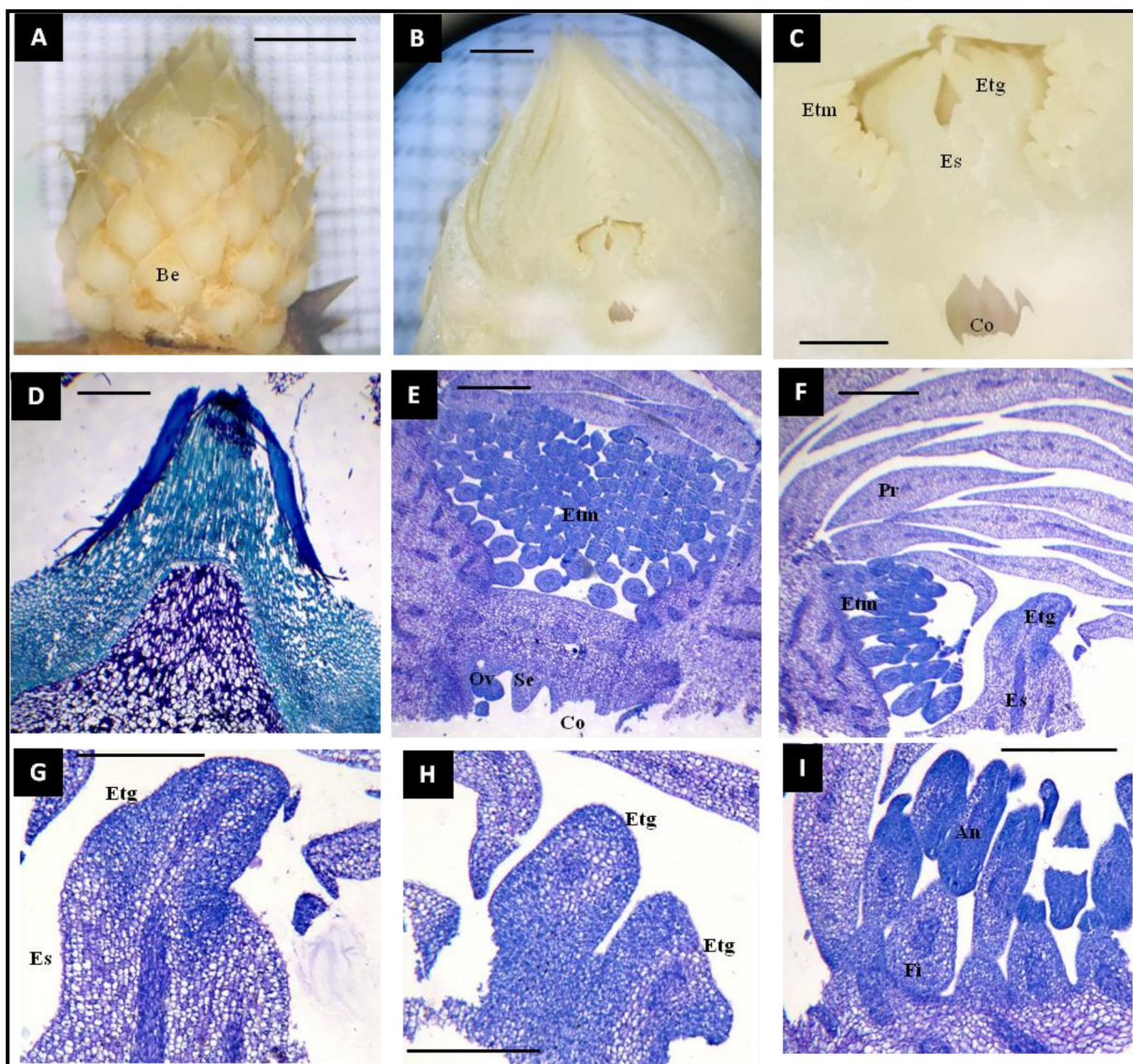


Figura 11. Secções longitudinais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 1,5 cm e 9 dias de desenvolvimento: **A:** Bractéolas externas e tricomas do botão floral; **B-C:** Botão floral cortado longitudinalmente mostrando a cavidade ovariana, coluna, estilete, lobos do estigma e estames em desenvolvimento; **D:** Espinho localizado na axila do botão floral; **E:** Região central do botão floral com parte da cavidade ovariana, óvulos jovens, septo dos carpelos e estames em desenvolvimento; **F:** Região central com o estilete e lobo do estigma em formação, estames com filete e antera e peças do perianto; **G:** Detalhe do estilete e lobo do estigma em formação; **H:** Detalhe mostrando dois lobos do estigma em desenvolvimento; **I:** Detalhe dos estames com filete e antera em formação. Barra de escala: 5 mm (A); 2 mm (B); 1 mm (C); 500 µm (D-F); 300 µm (G-I). Legenda - **An:** Antera **Be:** Bractéolas; **Co:** Cavidade ovariana; **Es:** Estilete; **Etg:** Estigma; **Etm:** Estame em formação; **Fi:** Filete; **Ov:** Óvulo em formação; **Pr:** Perianto; **Se:** Septo do Carpelo.

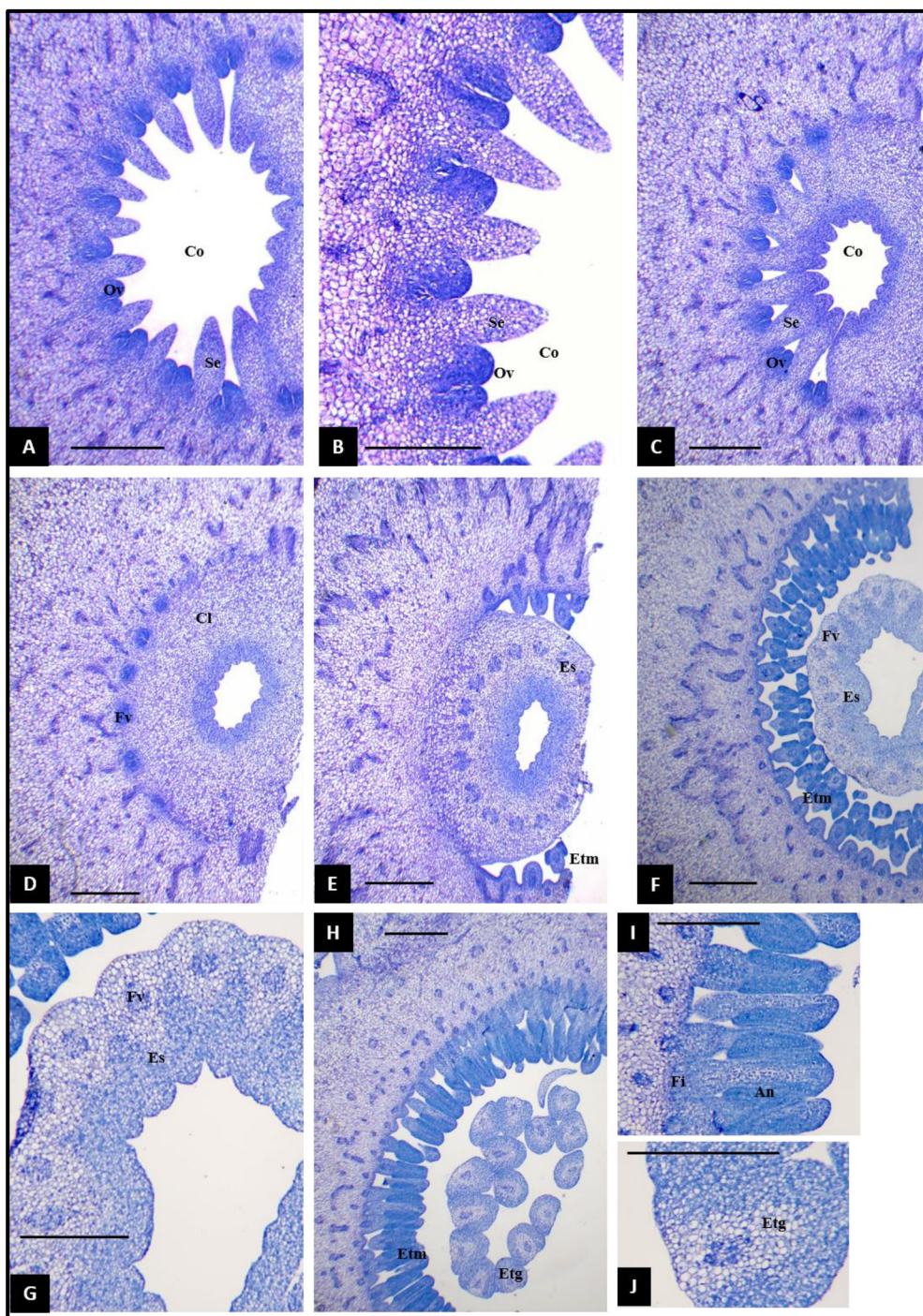


Figura 12. Secções transversais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 1,5 cm e 9 dias de desenvolvimento: **A-B:** Cavidade ovariana com septos dos carpelos e óvulos jovens entre eles; **C:** Cavidade ovariana com septos dos carpelos se unindo em direção ao ápice do ovário e óvulos jovens entre os septos ainda parcialmente separados; **D:** Coluna; **E:** Transição da coluna ao estilete; **F:** Estilete com cavidade central e presença dos estames jovens unidos ao tubo floral; **G:** Detalhe do estilete com o canal estilar; **H:** Lobos do estigma e os estames jovens; **I:** Detalhe dos estames jovens com filete e antera em formação; **J:** Detalhe de um lobo de estigma. Barra de escala: 500 μ m (A, C-F, H); 300 μ m (B, G, I-J). Legenda - **An:** Antera; **Cl:** Coluna; **Co:** Cavidade ovariana; **Es:** Estilete; **Etg:** Estigma; **Etm:** Estame em formação; **Fi:** Filete; **Fv:** Feixe vascular; **Ov:** Óvulo em formação; **Se:** Septo do Carpel.

O botão floral (Fig. 5, botão 07) com 48 mm (18-19 dias) (Fig. 13A-B) apresenta aumento significativo no seu comprimento, além do tamanho e complexidade dos órgãos florais, e surge nesta etapa do desenvolvimento um tubo floral em formação e câmara nectarífera (Fig. 13, 14), a partir dessa fase de desenvolvimento já foi possível observar tecidos diferenciados, portanto não serão utilizados mais os termos protoderme e cordões procambiais. O pericarpelo apresenta espinhos além dos tricomas na axila das bractéolas (Fig. 13A-D); sendo que estas podem apresentar na sua face abaxial estômatos secretores de néctar floral extranupcial com respectiva câmara subestomática, sem, no entanto, a presença de tecidos secretores próximos (Fig. 13E-G).

Os estames jovens apresentam antera com quatro sacos polínicos (microspogângios) que apresentam microsporocitos (grãos de pólen em formação) e reduzido tapete secretor; a antera está unida ao filete pelo conectivo, e na região central apresenta um feixe vascular colateral, com floema ao redor do xilema em “U” (Fig. 14D-H). Os filetes possuem epiderme uniestratificada com células compactas, na sua maioria retangulares ou quadradas, com núcleo proeminente. O parênquima com células poliédricas apresentando paredes celulares mais finas que a epiderme e espaços intercelulares; nota-se também a presença de células de mucilagem e na região central o feixe vascular (Fig. 14E-F).

O ovário apresenta óvulos bitegmentados, onde tanto o tegumento externo como o interno têm duas camadas, e nucelo (megasporângio), com placentação parietal e longo funículo ramificado (Fig. 13L-M; 15C-E). O tubo floral, em formação, apresenta um tecido nectarífero jovem com uma epiderme apresentando células compactas, retangulares ou quadrangulares, pequenas, com grandes núcleos. O parênquima nectarífero possui 3-4 camadas de células pequenas, compactas, poliédricas, com citoplasma denso e grandes núcleos. O parênquima subnectarífero tem células maiores, citoplasma menos denso e maiores espaços intercelulares; além da presença neste tecido dos feixes vasculares anficrivais (Fig. 14J-K). Na região apical do tubo nota-se, em corte transversal, a presença de saliências que são os filetes adnatos na parede do tubo floral (Fig. 14J-K).

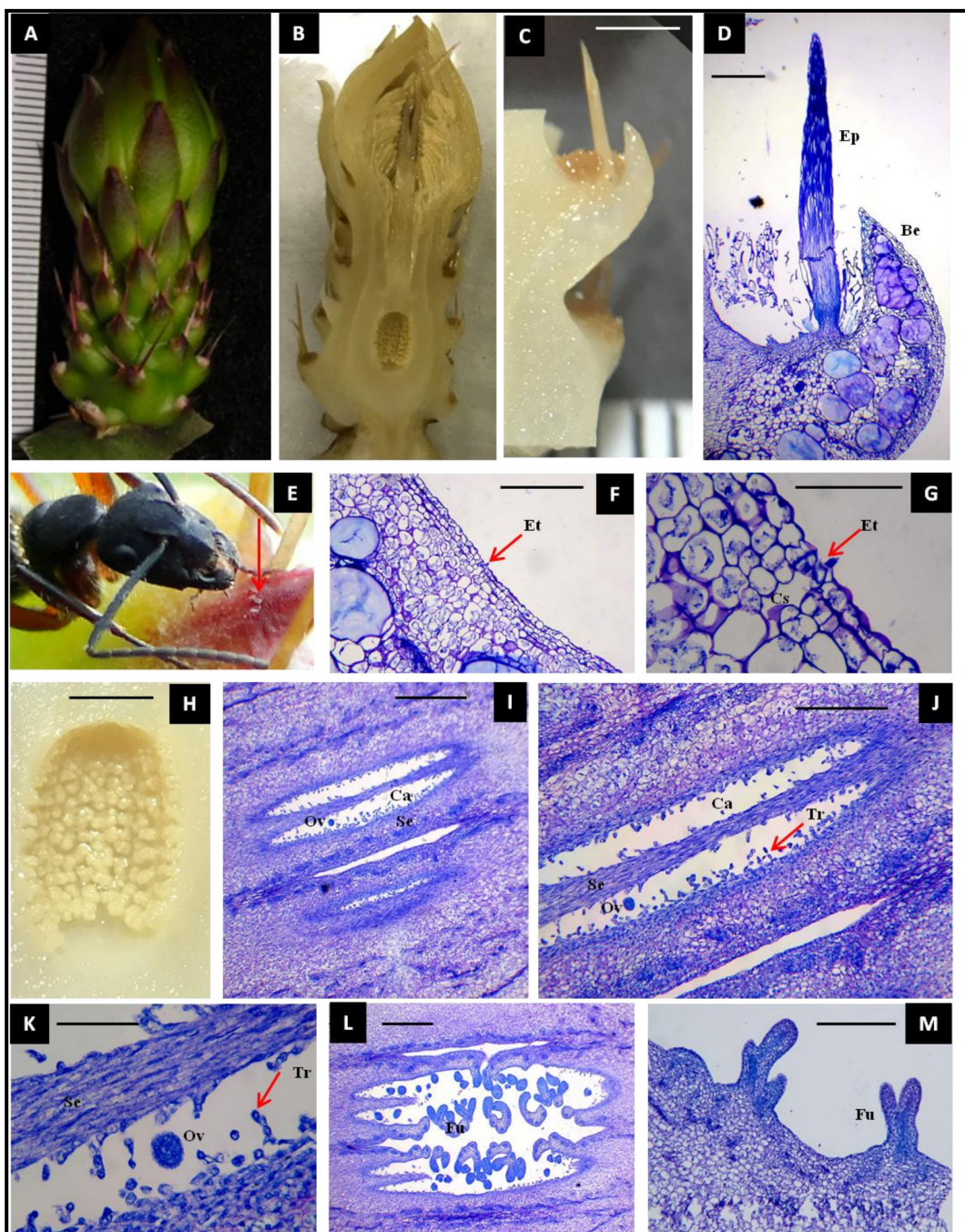


Figura 13. Secções longitudinais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 4,8 cm e 18-19 dias de desenvolvimento (0,5 cm): **A-B:** Botão floral utilizado para os cortes; **C-D:** Bractéola e espinho axilar; **E:** Formiga coletando néctar (marcado em vermelho) floral extranupcial produzido na face abaxial da bractéola; **F-G:** Bractéola mostrando na face abaxial a região de secreção do néctar floral extranupcial, o estômato (marcado em vermelho) e a câmara subestomática; **H-K:** Ovário e óvulos com detalhe dos carpelos, septo e tricomas; **L-M:** Detalhe da câmara ovariana e os funículos ramificados. Barra de escala: 2 mm (C, H); 500 µm (D, I, L); 300 µm (F, J, M); 100 µm (G, K). Legenda – **Be:** Bractéola; **Ca:** Carpelos; **Cs:** Câmara subestomática; **Ep:** Espinho; **Et:** Estômato; **Fu:** Funículo; **Ov:** Óvulo em formação; **Se:** Septo do Carpelos; **Tr:** Tricoma.

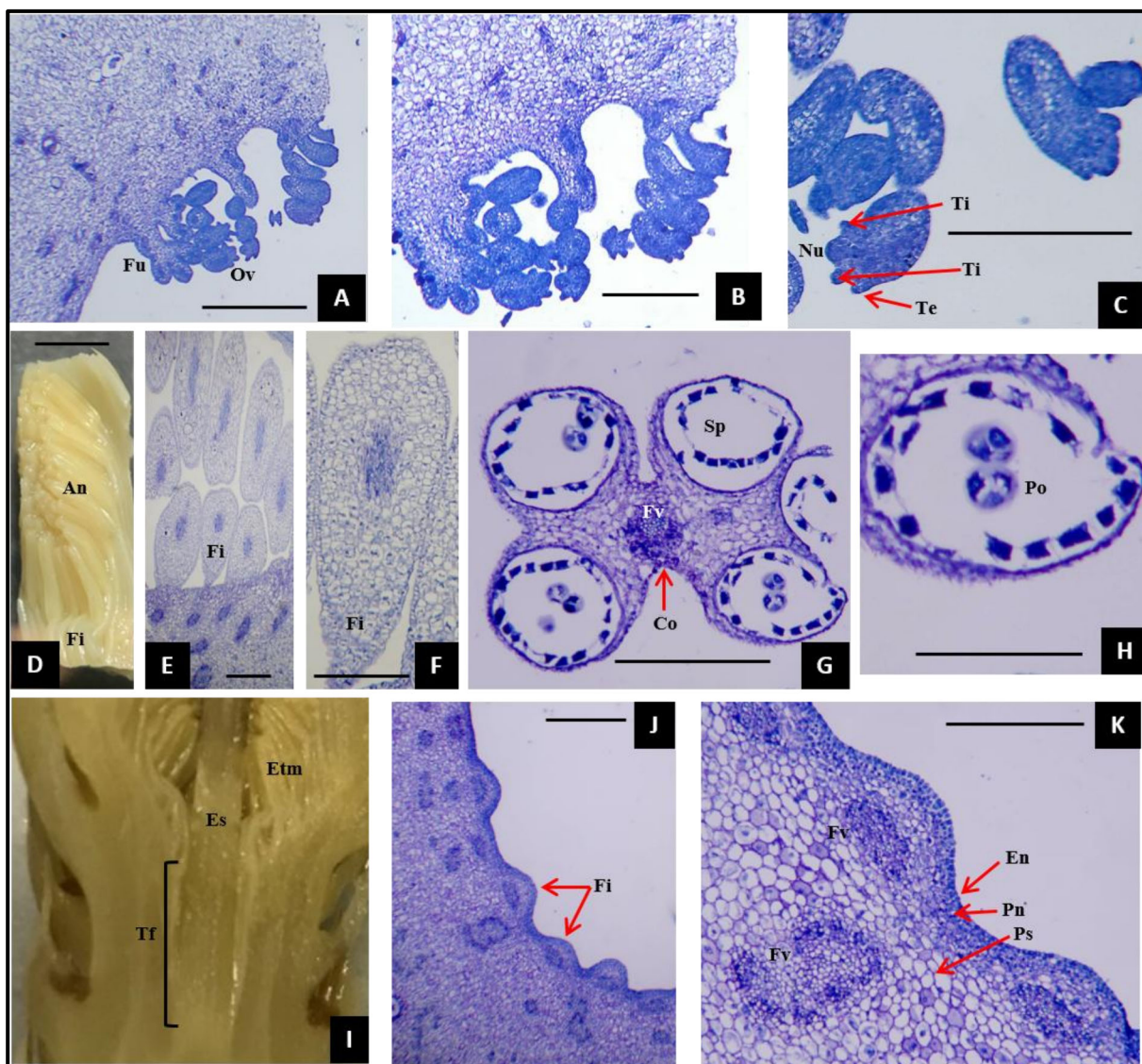


Figura 14. Secções longitudinais e transversais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 4,8 cm e 18-19 dias de desenvolvimento: **A-C:** Corte longitudinal do ovário mostrando em detalhes o funículo ramificado e óvulos com os tegumentos externos, internos e o nucelo; **D:** Fotografia do androceu com estames que foi utilizado para confecção das lâminas; **E-F:** Tubo floral com filetes em corte transversal; **G-H:** Antera com seus quatro microsporângios e tétrade de grãos de pólen em corte transversal; **I-K:** Tubo floral com as saliências dos filetes e estruturas do tecido nectarífero em formação. Barra de escala: 11 mm (I); 3mm (D) 500 µm (A, E, J); 300 µm (B, C, F, G, K); 150 µm (H); Legenda – **An:** Antera; **Co:** Conectivo; **En:** Epiderme nectarífera; **Es:** Estilete; **Etm:** Estame; **Fi:** Filete; **Fu:** Funículo; **Nu:** Nucelo; **Ov:** Óvulo em formação; **Pn:** Parênquima nectarífero; **Po:** Tétrade de grão de pólen; **Ps:** Parênquima subnectarífero; **Sp:** Saco polínico; **Te:** Tegumento externo; **Ti:** Tegumento interno; **Tf:** Tubo floral.

O botão floral (Fig. 5, botão 08) com 91 mm (29-30 dias) (Fig. 15A-B) praticamente dobrou seu comprimento em cerca de 10 dias de desenvolvimento. As maiores modificações anatômicas, além do crescimento em extensão, ocorreram nos estames, que apresentam anteras com endotécio evidente, grande quantidade de grãos de pólen em mônades onde se notam as aberturas polínicas em forma de colpo (Fig. 16C-E).

No ovário, os óvulos estão mais evidentes, apresentando curvatura acentuada, com a micrópila se direcionando para o funículo e a epiderme da cavidade ovariana apresenta tricomas (Fig. 15C-E). O tubo floral em desenvolvimento aumentou em extensão, e a região da câmara nectarífera apresenta epiderme diferenciada em tricomas secretores jovens; o parênquima subnectarífero além dos feixes vasculares contém muitas células de mucilagem e também com cristais do tipo drusa (Fig. 15F-M). Na região apical da câmara nectarífera nota-se, em corte transversal, a presença de muitas saliências que são os filetes adnatos e, diferente da base da câmara nectarífera, existem interrupções no tecido nectarífero na região mais alta do filete, ou seja, na região do filete oposta a parede do tubo floral (Fig. 15J-L).

O estilete acompanhou o crescimento em extensão do botão floral e apresenta uma epiderme compacta, células pequenas com grandes núcleos, um parênquima com muitas células de mucilagem, feixes vasculares, tecido transmissor e uma epiderme na cavidade central (canal estilar) com tricomas secretores multicelulares (Fig. 16A, F-H). Os lobos do estigma possuem uma epiderme papilosa com tricomas multicelulares secretores e um feixe vascular central (Fig. 16A, I).

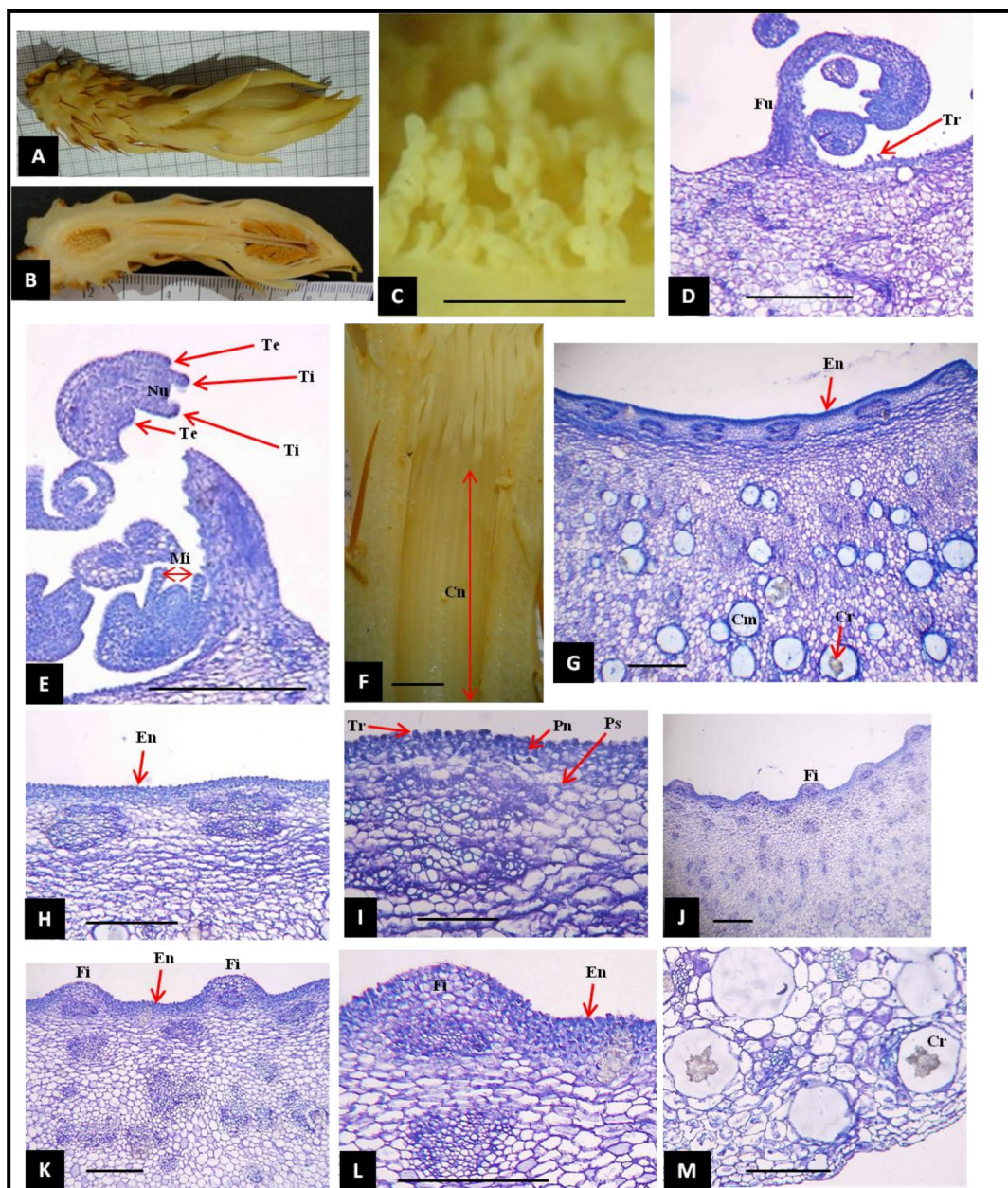


Figura 15. Secções transversais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 9,1 cm e 29-30 dias de desenvolvimento: **A-B:** Botão floral utilizado para os cortes; **C:** Fotografia de parte do ovário com óvulos; **D-E:** óvulos circinótrofos em formação com funículo ligado na parede do ovário; **F:** Fotografia da câmara nectarífera e seu limite superior onde temos o primeiro filete se descolando da parede do tubo floral em um corte longitudinal do botão floral; **G-I:** Corte transversal da base da câmara nectarífera; **J-M:** Corte transversal do ápice da câmara nectarífera. Barra de escala: 3 mm (F); 2 mm (C); 500 μ m (G, J); 300 μ m (D; E; H; K-M); 100 μ m (I). Legenda – **Cm:** Célula de mucilagem; **Cn:** Câmara nectarífera; **Cr:** Cristais de oxalato de cálcio; **En:** Epiderme nectarífera; **Fi:** Filete; **Fu:** Funiculo; **Mi:** Micrópila; **Nu:** Nucelo; **Ov:** Óvulo em formação; **Pn:** Parênquima nectarífero; **Ps:** Parênquima subnectarífero; **Te:** Tegumento externo; **Ti:** Tegumento interno; **Tf:** Tubo floral; **Tr:** Tricomas.

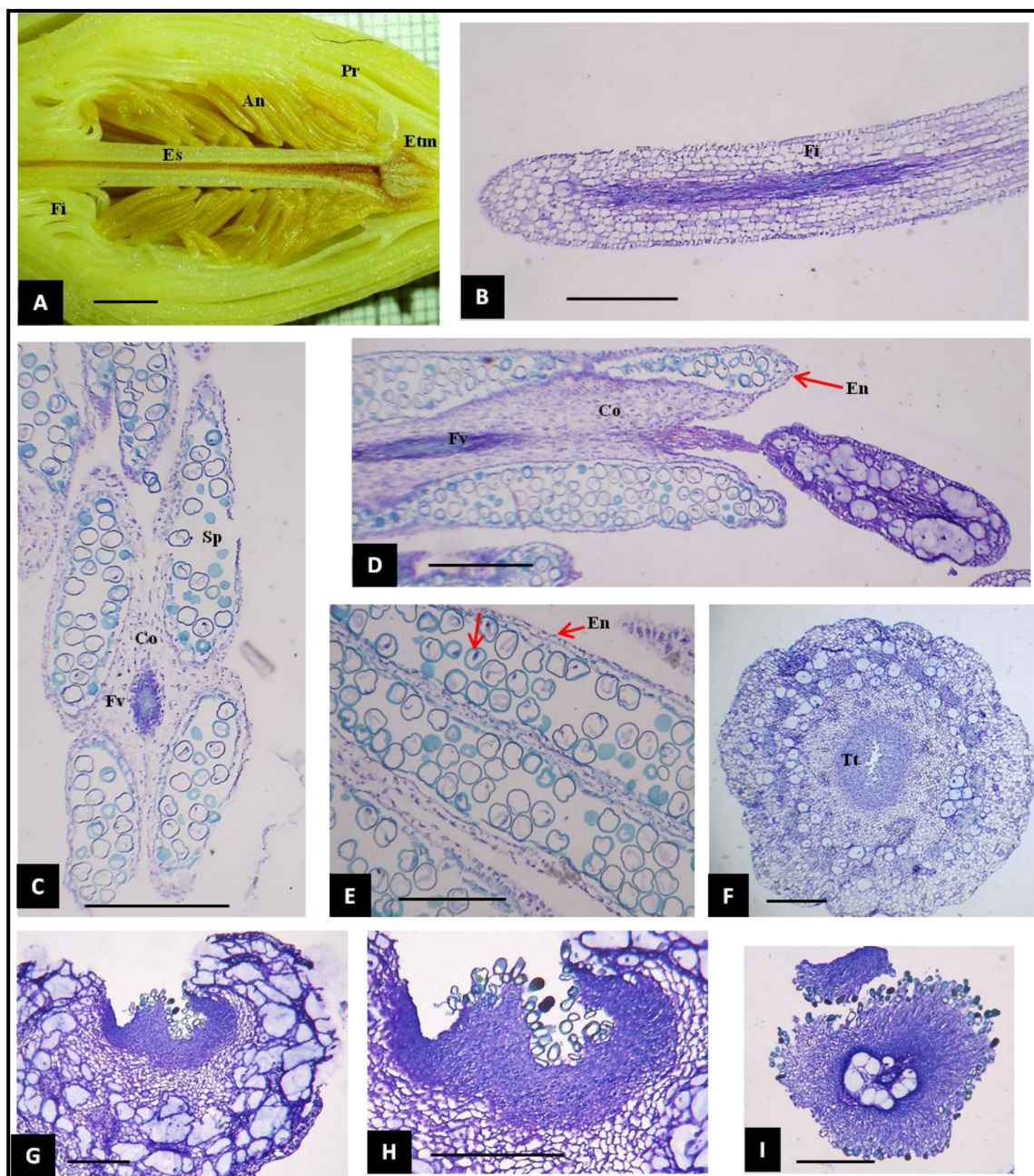


Figura 16. Secções transversais e longitudinais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 9,1 cm e 29-30 dias de desenvolvimento: **A:** Fotografia de parte da amostra do botão floral utilizado mostrando o perianto, os estames, estilete e lobos do estigma; **B:** Corte longitudinal do filete; **C:** Corte transversal da antera mostrando os quatro microsporângios com grãos de pólen em seu interior, o conectivo e o feixe vascular central; **D-E:** Corte longitudinal da antera mostrando microsporângios com grãos de pólen em seu interior, em detalhe apontado pela seta vermelha uma das aberturas polínicas colpadas; **F:** Corte transversal do estilete em sua porção basal; **G-H:** Corte transversal do estilete em sua porção apical com detalhe para os tricomas; **I:** Corte transversal de um lobo do estigma com detalhe dos tricomas. Barra de escala: 5 mm (A); 500 µm (B, C, D, F); 300 µm (E, G, H, I). Legenda – **An:** Antera; **Co:** Conectivo; **Es:** Estilete; **Etm:** Estigma; **Fi:** Filete; **Fv:** Feixe vascular; **Mi:** Microsporângio; **Pr:** Perianto; **Sp:** Saco polínico **Tt:** Tecido de transmissão.

3.3 Anatomia floral do *S. setaceus*

Para descrição da anatomia floral foram utilizados os botões florais (Fig. 5, botões 09 e 10) do *Selenicereus setaceus* em pré-antese com 24 cm (39 dias) (Fig. 17-18) e em antese com 30 cm (41 dias) (Fig. 19) já que apresentam configuração anatômica semelhante e só ocorre o aumento em extensão nestes dois dias que antecedem a antese.

3.3.1 Gineceu

O ovário é sincárpico, unilocular e apresenta uma epiderme interna com tricomas; os funículos são longos e ramificados portando óvulos circinótopos e um tronco central ligado à placenta, bitegumentados (Fig. 17C-E; 19B). Nessa região basal da flor, onde o ovário está inserido, a parede ovariana está fundida aos tecidos pericarpelares. Assim, duas regiões histológicas são evidentes: uma mais interna, de origem carpelar, com uma epiderme interna de células pequenas, compactas apresentando tricomas, abaixo desta camada temos células maiores que as anteriores com núcleos grandes, evidentes e pequenos espaços intercelulares, além dos feixes vasculares colaterais invertidos (do sistema recorrente).

A região mais externa, de origem pericarpelar, apresenta uma epiderme com células compactas, o parênquima possui duas camadas de células compactas logo abaixo da epiderme e sem núcleos evidentes, gradativamente as células e espaços intercelulares aumentam bastante seu tamanho, além de serem evidentes as cavidades secretoras de mucilagem e feixes vasculares colaterais (sistema ascendente). Entre essas camadas de origem carpelar e pericarpelar ocorre um anel de grandes feixes vasculares colaterais, também do sistema ascendente.

O estilete é oco desde a sua base, inclusive este canal estilar atravessa a coluna e chega à cavidade ovariana, sendo então o caminho percorrido pelos tubos polínicos até os óvulos. A epiderme possui uma camada de células compactamente arranjadas com cutícula espessa, logo abaixo ocorre um parênquima com células maiores e espaços intercelulares, células de mucilagem e feixes vasculares, que circundam o canal estilar, sendo estes em mesmo número que os lobos do estigma, o tecido transmissor possui células bem pequenas compactamente arranjadas e núcleos grandes, a epiderme do canal estilar é papilosa com muitos tricomas. A cavidade do estilete na porção basal é estreita e possui formato de fenda; se tornando progressivamente maior e mais esférica em direção ao ápice (Fig. 18E-I; 19H-K).

Os lobos do estigma possuem uma epiderme papilosa com muitos tricomas multicelulares que circundam todo o lobo, abaixo ocorre uma região de parênquima com 6-8 camadas de células pequenas, sem espaços intercelulares e núcleos grandes (tecido

transmissor). Na direção da porção central ocorre um parênquima com 3-4 camadas de células maiores, com espaços intercelulares e a presença de células de mucilagem; na porção mais interna ocorrem feixes vasculares anficrivais. Na região de transição dos lobos do estigma para o estilete percebemos a união gradual dos lobos do estigma entre si e o surgimento de uma epiderme uniestratificada com cutícula espessa do lado oposto onde será o canal estilar e os tricomas que antes circundavam o lobo do estigma assumem uma posição central (Fig. 18J-L; 19L).

3.3.2 Androceu

O androceu apresenta um padrão centrífugo de desenvolvimento, os estames possuem anteras bitecas com quatro sacos polínicos, e muitos grãos de pólen dispostos em mônades, com aberturas polínicas colpadas. A antera e o estilete estão unidos pelo conectivo, vascularizado por um único feixe vascular anficrival (Fig. 18 C-D; 19G). Os filetes possuem epiderme uniestratificada com células compactas e na sua maioria retangulares ou quadradas com núcleo proeminente; abaixo desta epiderme ocorre tecido parenquimático, composto por células poliédricas, de paredes celulares finas e presença de espaços intercelulares, nota-se também a presença de células de mucilagem, e na região central o feixe vascular.

3.3.3 Câmara nectarífera

A câmara nectarífera é composta por um vasto e complexo tecido nectarífero de origem hipantial e estaminal (filete) com seu limite inferior limitado pela base do hipanto na transição coluna-ovário e limite superior na região onde o primeiro filete se destaca da parede do tubo floral, onde essa transição é gradual e acontece primeiro com o surgimento de saliências correspondentes aos filetes das dezenas de estames adnatos ao tubo floral. Este tecido secretor possui uma epiderme nectarífera, uma camada homogênea de parênquima nectarífero e o parênquima subnectarífero, não secretor, com presença de feixes vasculares, que são compartilhados com o tecido secretor de néctar e os outros órgãos florais que estão adnatos no tubo floral, chegando então até as anteras (Fig. 17B-C, G-K; 18A-B; 19C-F).

A epiderme nectarífera é composta por uma camada de células com presença de grande quantidade de tricomas secretores, multicelulares, capitados e apresentando derivados fenólicos; assim como nos tricomas do canal estilar (Fig. 17G, H, J; 18H; 19C-D), o parênquima nectarífero possui de 5-6 camadas compostas de células pequenas, compactas, poliédricas, com citoplasma denso e grandes núcleos (Fig. 17H, J; 19C-D) e abaixo ocorre o parênquima subnectarífero com células maiores, citoplasma menos denso e maiores espaços

intercelulares; além da presença, neste tecido, dos feixes vasculares anficrivais e muitas células de mucilagem e idioblastos com cristais do tipo drusa (Fig. 17G-J; 19C-D).

Na região apical da câmara nectarífera nota-se, em corte transversal, a presença de muitas saliências que formam um relevo bastante ondulado que são os filetes adnatos, que gradualmente se destacam da parede do tubo floral. Nota-se que na região mais alta da ondulação do filete, em posição oposta a parede do tubo floral, não ocorre tecido secretor. Nesta porção do tubo, os tecidos do filete apresentam epiderme com cutícula e sem tricomas, um parênquima com 5-6 camadas de células grande com espaços intercelulares e o feixe vascular anficrival (Fig. 17F, I, K; 18 A, B; 19E-F).

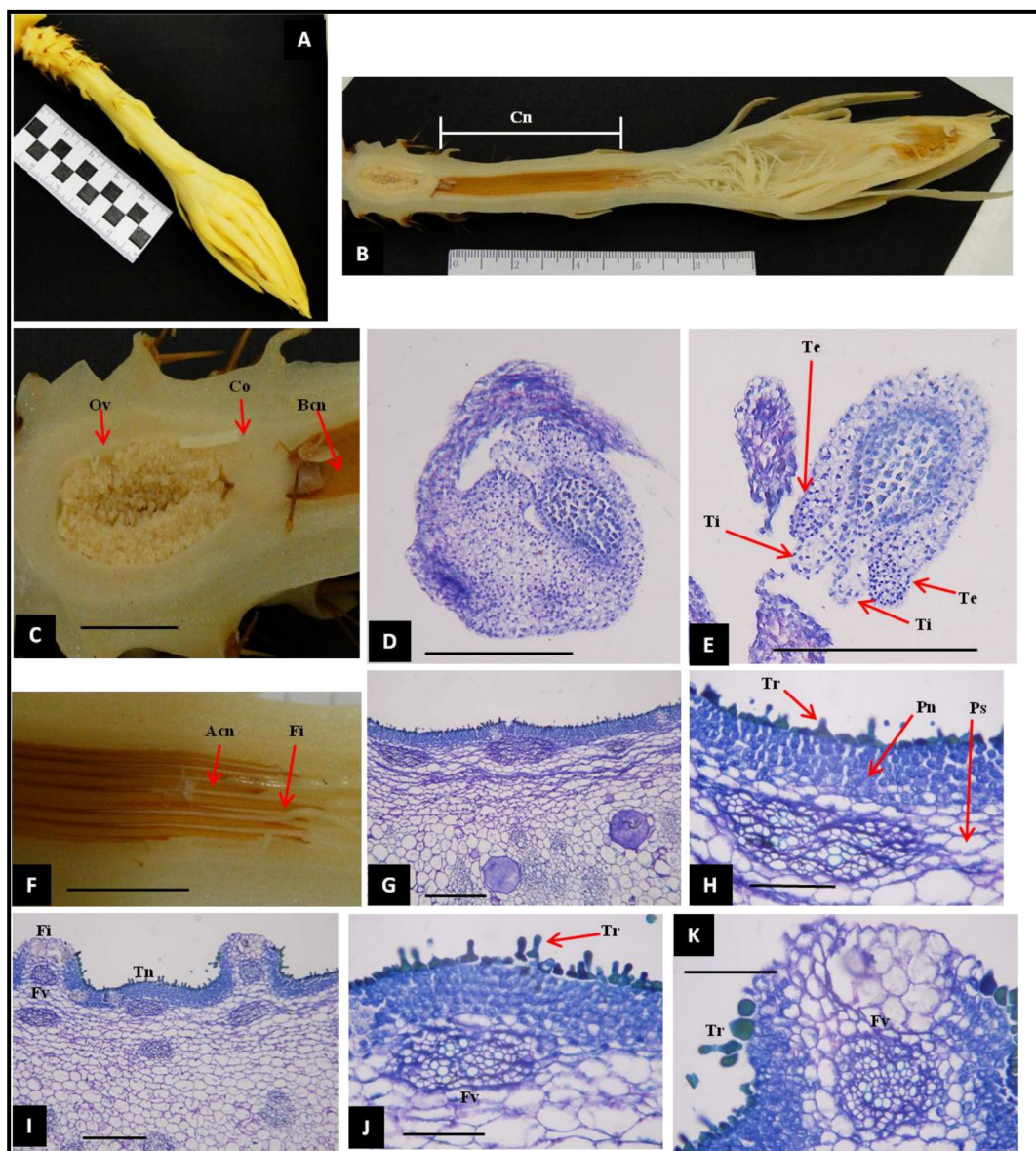


Figura 17. Secções transversais e longitudinais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 24 cm e 39 dias de desenvolvimento: **A-B**: Fotografia do botão floral utilizado e seu corte longitudinal mostrando os limites basal e apical da câmara nectarífera (**B**); **C**: Corte longitudinal da região do ovário com óvulos, coluna (transição entre ovário e câmara nectarífera) e base da câmara nectarífera; **D-E**: Corte transversal mostrando o óvulo e seus tegumentos; **F**: Fotografia do botão floral utilizado e seu corte longitudinal mostrando o limite apical da câmara nectarífera onde o primeiro filete se descola da parede do tubo floral; **G-H**: Corte transversal da base da câmara nectarífera, mostrando em detalhe a epiderme nectarífera com os tricomas secretores de néctar, o parênquima nectarífero e subnectarífero, além dos feixes vasculares; **I-K**: Corte transversal da região do ápice da câmara nectarífera mostrando o tecido nectarífero com seus tricomas secretores, os filetes e os feixes vasculares. Barra de escala: 20 mm (**F**); 10 mm (**C**); 300 µm (**D**, **G**, **E**, **I**); 100 µm (**H**, **J**, **K**). Legenda – **Acn**: Ápice da câmara nectarífera; **Bcn**: Base da câmara nectarífera; **Cn**: Câmara nectarífera; **Co**: Coluna; **Fi**: Filete; **Fv**: Feixe vascular; **Pn**: Parênquima nectarífero; **Ps**: Parênquima subnectarífero; **Te**: Tegumento externo; **Ti**: Tegumento interno; **Tn**: Tecido nectarífero; **Tr**: Tricoma secretor.

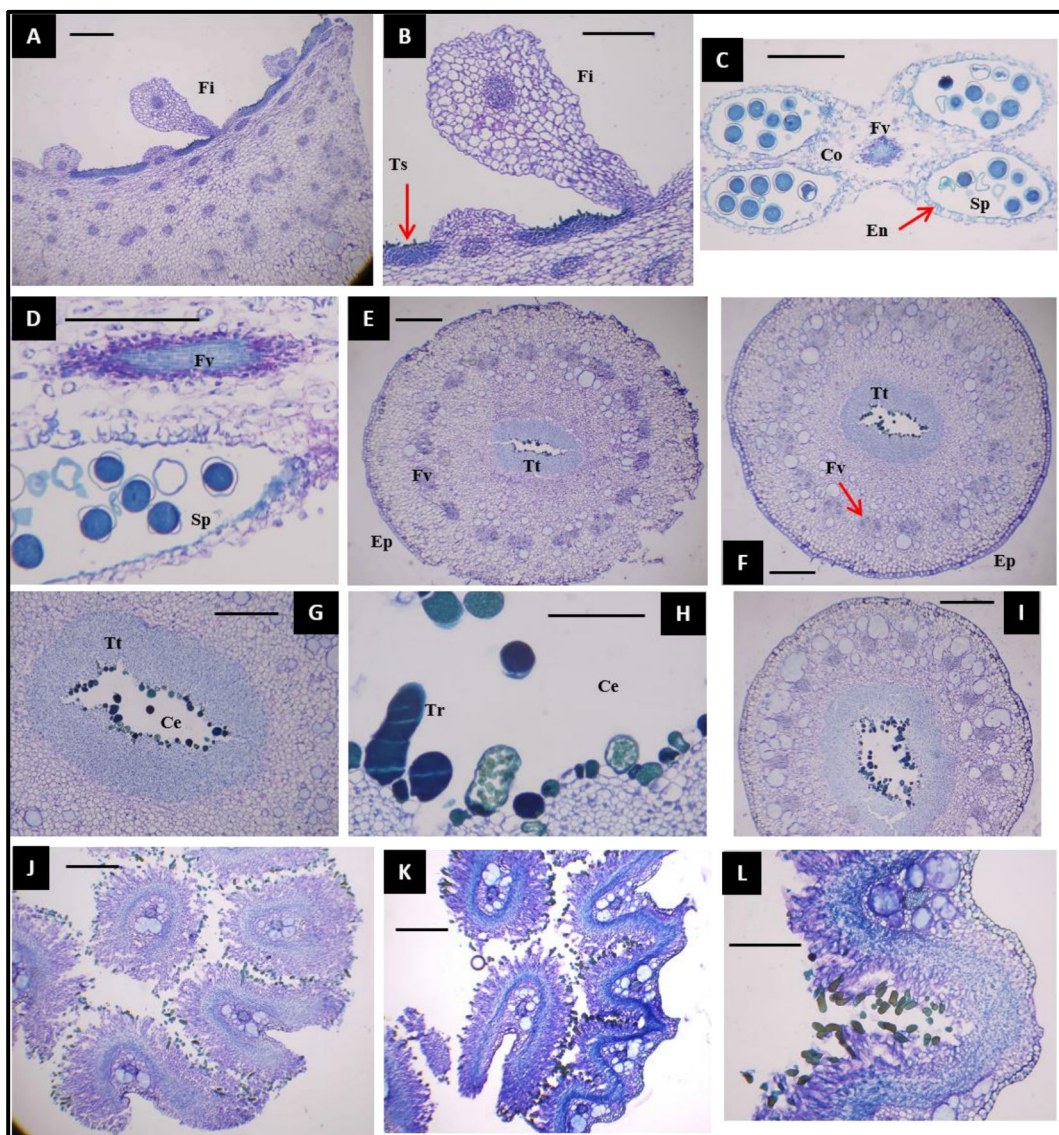


Figura 18. Secções transversais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 24 cm e 39 dias de desenvolvimento: **A-B:** Tubo floral na região acima da câmara nectarífera mostrando filetes e tecido secretor localizado entre os filetes; **C-D:** Antera com grãos de pólen; **E:** Região basal do estilete mostrando cavidade secretora na região central; **F-H:** Região mediana do estilete mostrando cavidade secretora na região central com tecido transmissor e tricomas; **I:** Região apical do estilete mostrando cavidade secretora na região central com tecido transmissor e tricomas; **J-L:** Lobos do estigma se unindo na sua porção basal junto ao estilete com presença de tricomas. Barra de escala: 500 μ m (A, E, F, I, J, K); 300 μ m (B, C, D, G, L), 100 μ m (H). Legenda – **Ce:** Canal estilar; **Co:** Conectivo; **En:** Endotécio; **Ep:** Epiderme; **Fi:** Filete; **Fv:** Feixe vascular; **Mi:** Microsporângio; **Sp:** Saco polínico; **Tr:** Tricoma; **Ts:** Tecido secretor; **Tt:** Tecido transmissor.

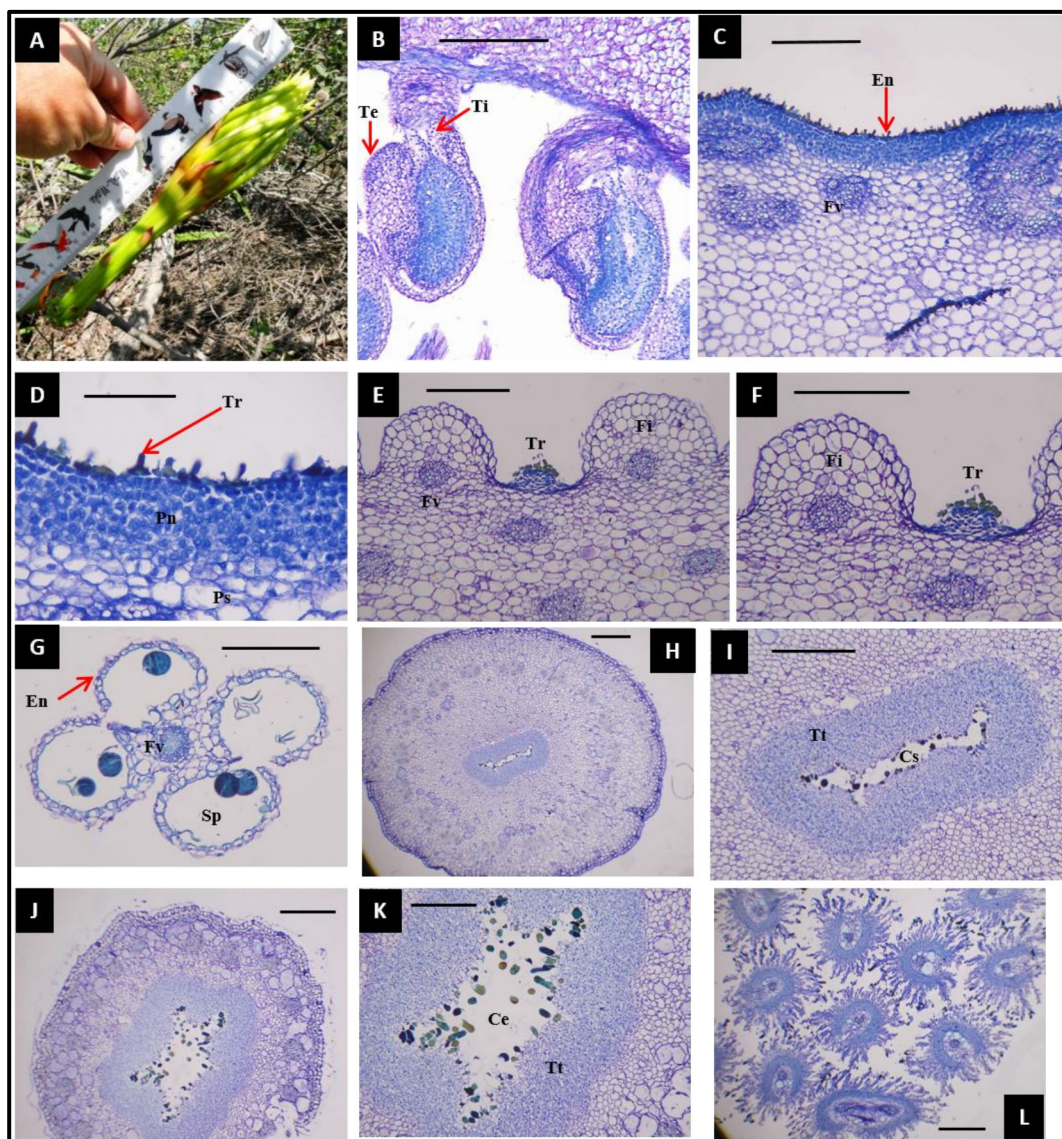


Figura 19. Secções transversais do botão floral do *Selenicereus setaceus* com 30 cm e 41 dias de desenvolvimento (pre-antese); **A:** Fotografia do botão floral utilizado; **B:** Óvulos; **C-D:** Base da câmara nectarífera mostrando em detalhe a epiderme nectarífera com os tricomas secretores de néctar, o parênquima nectarífero e subnectarífero, além dos feixes vasculares; **E-F:** Região do ápice da câmara nectarífera mostrando o tecido nectarífero com seus tricomas secretores de néctar, os filetes e os feixes vasculares; **G:** Anteras com grãos de pólen; **H-I:** Região basal do estilete mostrando cavidade estilar na região central; **J-K:** Região apical do estilete mostrando cavidade estilar na região central com tecido transmissor e tricomas; **L:** Lobos do estigma. Barra de escala: 500 µm (H, J, L); 300 µm (B, C, E, F, G, I, K), 100 µm (D). Legenda – **Ce:** Canal estilar; **En:** Epiderme nectarífera; **Fi:** Filete; **Fv:** Feixe vascular; **Pn:** Parênquima nectarífero; **Ps:** Parênquima subnectarífero; **Sp:** Saco polínico; **Te:** Tegumento externo; **Ti:** Tegumento interno; **Tr:** Tricoma; **Ts:** Tecido secretor; **Tt:** Tecido transmissor.

3.4 Micromorfologia do grão de pólen

Os grãos de pólen da flor de *Selenicereus setaceus* são grandes (91-102 μm), isopolares, prolato-esferoidais, apresentam aberturas em formato de colpos e a ornamentação da exina com espículas e perfurações (Fig. 20).

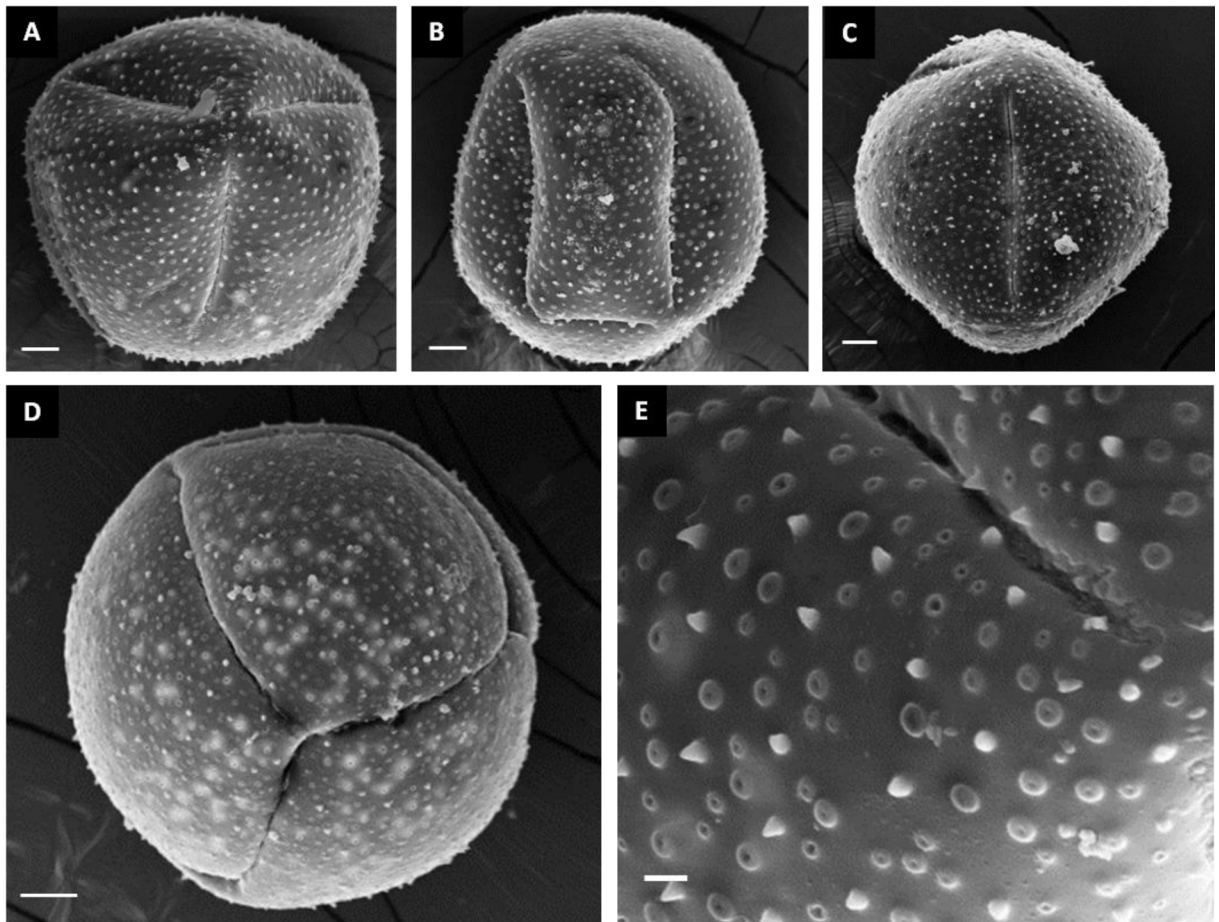


Figura 20. Eletromicrografias do grão de pólen do *Selenicereus setaceus* (Cactaceae): **A-B:** Vista polar (SEM); **C-D:** Vista equatorial (SEM); **E:** Detalhe da ornamentação (SEM). Barra de escala: 10 μm (A-D); 2 μm (E). Fotografias de Diego Rafael Gonzaga.

4. Discussão

4.1 Morfologia

A morfologia floral do *Selenicereus setaceus* segue o padrão da Tribo Hylocereeae, do gênero e da Sect. *Salmodyckia*, bem como do clado Hyloceróide (Muniz *et al.* 2019; Korotkova *et al.* 2017; Hunt 2017; Almeida *et al.* 2013; Dallos *et al.* 2010; Castillo-Martinez *et al.* 2005; Bauer 2003) e também está de acordo com o padrão morfológico para flores de Cactaceae esfingófilas (Skogen *et al.* 2019; Ferreira *et al.* 2018; Oliveira *et al.* 2014; Ortega-Baes & Gorostiague 2013; Rojas-Sandoval & Meléndez-Ackerman 2009; Aona *et al.* 2006; Silva & Sazima 1995; Locatelli & Machado 1999; Haber & Frankie 1989; Faegri & Van Der Pijl 1979; Grant & Grant 1979; Cruden *et al.* 1976).

O período médio de desenvolvimento morfológico floral completo, entre o surgimento do botão floral, com cerca de 0,5 cm até o dia da antese, é de $41 \pm 0,30$ dias (média $\pm$ SE, $n=7$), na qual o crescimento do botão floral em comprimento não é homogêneo durante os 41 (Sampaio & Almeida, em revisão); crescendo somente 3 cm nos primeiros 16 dias e 27 cm nos últimos 24 dias, que corresponde ao desenvolvimento do tubo floral com a câmara nectarífera em seu interior. Os dados para o período até a antese são semelhantes aos observados em Itumirim-MG (Rodrigues 2010), mas foram diferentes no Distrito Federal com 32 dias (Lima 2013) ou 55 dias (Junqueira *et al.* 2002). Já para outra espécie de *Selenicereus*, o *S. undatus*, o período para a antese é muito menor, 20 dias em cultivo na região de Lavras-MG (Marques *et al.* 2011; Menezes *et al.* 2015b), 16 dias em Taiwan (Ha *et al.* 2018) e no Ceará (Muniz *et al.* 2019).

As medidas de comprimento das flores foram semelhantes às de outras espécies do gênero; tanto para o *S. undatus* (Castillo-Martinez *et al.* 2005; Almeida *et al.* 2013) quanto para o *S. megalanthus* (K.Schum. ex Valpel) Moran (Dallos *et al.* 2010), que corresponde ao padrão da maioria das espécies do gênero, exceto o *S. minutiflorus* (Britton & Rose) D.R. Hunt que tem a menor flor, 3,0-3,5 cm, e as espécies *S. stenopterus* (F.A.C.Weber) D.R.Hunt, *S. anthonyanus* (F.A.C.Weber) D.R.Hunt, *S. vagans* (K.Brandegee) Britton & Rose e o *S. spinulosus* (DC.) Britton & Rose, nas quais as flores alcançam somente os 15 cm (Hunt *et al.* 2006; Hunt 2017; Korotkova *et al.* 2017). Em um estudo com oito espécies da tribo Hylocereeae, Almeida *et al.* (2013) encontraram variação de 7,8-32 cm o que mostra que a tribo tem grande variação, mas com tendência a flores grandes.

Já para o número de peças do perianto (tépalas) este número se mostrou muito variável com o *S. undatus* e *S. monacanthus* (Muniz *et al.* 2019) apresentado uma média próxima da metade do encontrado no nosso estudo (36-41).

O número de estames por flor é variável nas Cactaceae, mas prevalece a grande quantidade, assim como na tribo Hylocereeae (Almeida *et al.* 2013; Anderson 2001; Zappi *et al.* 2007; Hunt *et al.* 2006). Quando comparamos com espécies de outros gêneros, a flor de *S. setaceus* com 317-393 estames é similar a *Opuntia monacantha* Haw. (446) (Lenzi 2008), já o *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & G.D. Rowley possui cerca de 1.000 estames (Rocha *et al.* 2007) e o *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. somente 30-40 (Zappi *et al.* 2007). Com relação ao comprimento, os estames do *S. setaceus* foram semelhantes ao *S. undatus* (8,7-9,5 cm) (Castillo-Martinez *et al.* 2005).

O número de óvulos por flor varia bastante dentro do gênero e da família, *S. setaceus* tem 2.763 ± 217 óvulos (média $\pm$ SE, n=3) (Sampaio & Almeida 2022, em revisão) difere do *S. undatus* que apresentou uma média de 7.184 ± 613 e do *S. megalanthus* 1.969 ± 176 (Weiss *et al.* 1994); por sua vez a *Opuntia monacantha* apresentou somente 62 óvulos por flor (Lenzi 2008). Com relação ao comprimento do estilete, a flor de *S. undatus* apresentou medida semelhante, porém com maior número de lobos do estigma (23-27); sendo estes bifurcados (Castillo-Martinez *et al.* 2005), já a flor de *S. Setaceus* possui 15-16 lobos de estigma não ramificados.

O tecido nectarífero da flor de *S. setaceus* está localizado em uma câmara nectarífera, onde o néctar é produzido e acumulado em uma zona nectarífera localizada acima do ovário, expandida e alongada ocupando grande extensão no tubo floral. A câmara nectarífera é classificada como do tipo difusa, ou seja, apresenta os estames primários inseridos em diferentes alturas do tubo floral, de acordo com a classificação de Buxbaum (1953), concordando com as observações de Almeida *et al.* (2013) para o *S. setaceus*; porém se distingue do *S. undatus* e *Epiphyllum phyllanthus* que possuem câmara do tipo aberta, esta última mais comum na tribo Hylocereeae (Almeida *et al.* 2013) onde os estames primários estão inseridos na mesma altura do tubo floral (Buxbaum 1953).

A produção e acúmulo do néctar em uma câmara nectarífera foi também observada para outras flores esfingófilas de Cactaceae, com características de volume e concentração de soluto do néctar semelhantes ao *S. setaceus* (Almeida *et al.* 2013; Silva & Sazima 1995; Locatelli & Machado 1999; Aona *et al.* 2006; Ferreira *et al.* 2018; Faegri & Van Der Pijl 1979; Grant & Grant 1979; Haber & Frankie 1989; Rojas-Sandoval & Meléndez-Ackerman 2009; Ortega-Baes & Gorostiague 2013).

4.2 Ontogenia e anatomia

O padrão ontogenético observado durante o desenvolvimento floral de *S. setaceus*, tanto para o desenvolvimento inicial dos primórdios carpelares, como dos estames, foi similar ao observado para o gênero *Disocactus* Lindl., com o androceu apresentando padrão centrífugo de maturação e surgindo nos primeiros estágios de desenvolvimento num plano horizontal e posteriormente inclinando-se e originando os estames secundários (Buxbaum 1953).

O primórdio do gineceu surgindo, nos estágios iniciais de desenvolvimento, como uma cavidade central com pequenas protuberâncias semelhantes a corcovas foram também observadas para o gênero *Disocactus* (Buxbaum 1953), sendo que neste momento inicial de desenvolvimento primordial os carpelos já estão unidos, o que comprova uma fusão congenital, de modo que a parede do ovário se eleva, desde seu início, como um anel (Fahn 1990). As regiões de fusão entre os carpelos são distinguíveis por dobras diretas para dentro onde no interior do carpelo os primórdios dos óvulos primários surgem na região mediana-basal como observado em *Epiphyllum* (Buxbaum 1953). O funículo do tipo ramificado que conecta os óvulos à placenta por um tronco central também foi observado em *Selenicereus pteranthus* (Link ex A.Dietr.) Britton & Rose (Buxbaum 1953).

A formação do tubo floral, a cavidade nectarífera e o crescimento em extensão destas estruturas ocorrem mais tardiamente durante o desenvolvimento floral de *Selenicereus setaceus* assim como em *S. pteranthus*; e por último vem o desenvolvimento dos tricomas secretores da epiderme nectarífera, do canal estilar e lobos do estigma. O crescimento do tubo floral ocorre independente da atividade do meristema circular, ocorrendo pelo crescimento intercalar dos entrenós do receptáculo (Buxbaum 1953). Durante o desenvolvimento floral de *S. setaceus*, observamos que os tricomas secretores do canal estilar e lobos do estigma estão bem desenvolvidos faltando cerca de 10 dias para a antese; enquanto os tricomas secretores da epiderme nectarífera somente cerca de 2 dias antes da antese.

A epiderme papilosa com tricomas está em toda a superfície dos lobos do estigma, adaxial e abaxial, além da parte interna do canal do estilete em *Selenicereus setaceus* assim como em *S. pteranthus* e *S. undatus*; diferente do observado no gênero *Malacocarpus* onde o pequeno ápice de cada lobo é livre de papilas e tricomas e de *Gymnocalycium sutterianum* (Schick) Hosseus onde as papilas são muito curtas e cobrem somente a superfície adaxial do lobo (Buxbaum 1953). O número de feixes vasculares encontrados no parênquima do estilete, vindos da região do ovário, são em mesmo número de lobos do estigma em *S. setaceus* e constituem um padrão para os grupos de Cactaceae mais derivadas (Buxbaum 1953).

A anatomia básica do tecido nectarífero que integra a câmara nectarífera do *S. setaceus* é semelhante à descrita para outras espécies de cactos (Fuentes-Perez *et al.* 2009; Almeida *et al.* 2010, 2012, 2013, Agüero *et al.* 2018, Camacho-Velazquez *et al.* 2019, Gonzalez *et al.* 2021; Bernardello 2007; Buxbaum 1953).

As análises anatômicas mostraram que toda a vascularização do parênquima subnectarífero é compartilhada entre o tecido nectarífero no hipanto e também com os filetes, que estão adnatos no tubo floral.

Observamos que ocorre tecido nectarífero nas ondulações, correspondentes a fusão dos filetes na porção mediana superior da câmara nectarífera e, gradualmente, conforme os filetes vão ficando livres da parede interna do tubo floral, o tecido nectarífero deixa de ocorrer, ou seja, ocorre tecido secretor na porção basal dos filetes assim como observado também por Gonzalez *et al.* (2021) com seis espécies esfingófilas de *Echinopsis*.

Segundo a classificação de Bernardello (2007) as câmaras nectaríferas de Cactaceae possuem origem hipantial ou filamental. Entretanto, os tecidos nectaríferos, em *S. setaceus*, tem origem hipantial (receptacular), mas a vascularização é compartilhada com os estames, além de haver tecido secretor na base dos filetes, como mencionado anteriormente. Assim, em nossa interpretação a câmara nectarífera em *S. setaceus* é considerada hipantial-filamental.

As características do parênquima nectarífero descritas para o *S. setaceus* são semelhantes às encontradas tanto no gênero *Echinopsis* quanto *Cleistocactus* (Gonzalez *et al.* 2021), apresentando características de tecidos com alta atividade metabólica, provavelmente relacionadas aos processos de transformação e secreção do néctar, com várias camadas de células isodiamétricas; essas células são compactas, menores que as células do parênquima subnectarífero, de paredes espessas, com citoplasma granular denso e núcleo proeminente (Nepi 2007).

Em espécies cujos polinizadores requerem rápida descarga de grandes quantidades de néctar, o armazenamento de amido nas células do parênquima nectarífero fornece o meio mais eficiente de acumular constituintes do néctar (Belmonte *et al.* 1994). Os amiloplastos em nectários podem servir não apenas como fonte de açúcares, mas também de energia por meio da hidrólise do amido e assim essas plantas podem começar a produzir néctar a qualquer hora, principalmente à noite quando não ocorre o processo fotossintético (Belmonte *et al.* 1994).

A maioria das plantas que produzem néctar à noite tem tecidos de armazenamento no próprio nectário, em outros órgãos florais como caule, folhas ou raízes. Por outro lado, o néctar de muitas plantas é derivado diretamente de exsudatos do floema, ou seja, diretamente de produtos fotossintetizados, especialmente quando o parênquima nectarífero tem uma massa

reduzida, sendo assim não se pode esperar uma taxa de secreção de néctar muito alta (Pacini & Nepi 2007).

O parênquima subnectarífero com os feixes vasculares bicolaterais correspondendo aos feixes vasculares dos filetes estaminais e outros verticilos florais que se fundem como parte do tubo floral ao nível do nectário foram observados também nas espécies de *Cleistocactus* e *Echinopsis* (Gonzalez *et al.* 2021). No entanto, em *Denmoza rhodancatha* (Salm-Dick) Britton & Rose, a vascularização no tecido nectarífero é mais complexa; vestígios de xilema e floema provenientes do feixe vascular do parênquima subnectarífero penetram e ramificam-se profundamente no parênquima nectarífero (Gonzalez *et al.* 2021).

A secreção de néctar floral extranupcial realizada pelos estômatos localizados na face abaxial das bractéolas do pericarpelo e tubo floral também foi detectada em *Selenicereus setaceus* e *Epiphyllum phyllanthus*, possuindo alta concentração de solutos, 73,4% e 77% respectivamente (Almeida *et al.* 2013), concentrações estas bem maiores do que a encontrada no néctar floral, acumulado na câmara nectarífera destas espécies. Não identificamos organização típica de um tecido nectarífero relacionado a esta secreção extranupcial na anatomia da bractéola e não pudemos concluir como ocorre a produção e transporte deste néctar até a epiderme. Alguns nectários extranupciais são realmente desprovidos de vascularização e não possuem a organização anatômica típica dos nectários, como por exemplo aqueles localizados no vértice externo das pétalas em certas Bromeliaceae, Zingiberaceae, Paeoniaceae e outras Cactaceae (Nepi 2007).

Casos bem documentados de secreção de néctar realizada por nectários localizados nas aréolas do pericarpelo e tubo floral das Cactaceae, assim como ocorre com o *S. setaceus* (Almeida *et al.* 2013), são *Lophocereus schottii* (Engelm.) Britton & Rose (Chamberlain & Holland 2008), *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck, *Leptocereus paniculatus* (Lam.) D.R. Hunt e *L. weingartianus* (Hartmann in Dams) Britton & Rose (Mauseth *et al.* 2016). Vários estudos indicam que os EFNs (nectários florais extranupciais) fornecem às plantas vários benefícios entre eles incentivar as formigas a não apenas visitar uma planta, mas também a patrulhá-la, limpá-la e protegê-la de vários organismos prejudiciais, que variam de fungos a insetos (Chamberlain & Holland 2008; Ness 2006; Ruffner & Clark 1986; Mauseth *et al.* 2016). Formigas atraídas pelos nectários florais extranupciais podem aumentar os nutrientes do solo perto do cacto porque esses insetos podem nidificar perto da planta e assim trazer nutrientes para o ninho em expedições de forrageamento (Mauseth *et al.* 2016).

Segundo Mauseth *et al.* (2016) mesmo os nectários localizados nas aréolas do pericarpelo e tubo floral das cactáceas devem ser também denominados de NEFs (nectários

extraflorais) já que estão nos ramos floríferos cobertos por brácteas e aréolas, sendo que as flores estão dentro destes ramos vegetativos. Em contrapartida para Anderson (2001); Almeida *et al.* (2013, 2018); Pimienta-Barrios & Castillo (2002) e Zappi *et al.* (2007) o pericarpelo e tubo floral com aréolas tem origem receptacular e se as flores estão parcialmente afundadas, envolvidas pelo hipanto receptacular, estes nectários do pericarpelo devem ser chamados de florais, porque fazem parte da estrutura morfológica da flor. Feixes vasculares invertidos na posição tradicional de xilema e floema podem ser vistos em todo o comprimento da parede do ovário ínfero das cactáceas e esta característica sugere que nestas espécies o ovário se desenvolveu como resultado da involução para dentro do receptáculo, pois o afundamento do gineceu no receptáculo exige uma dobra para dentro da porção superior do eixo receptacular (Fahn 2002) o que foi observado no *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. por Almeida *et al.* (2010) e em cactos basais por N. Boke (discutido em Roth 1977).

De qualquer forma, e independente da sua nomenclatura, muitos detalhes da anatomia e morfologia destes nectários ainda são desconhecidos. A presença, estrutura e principalmente a função destas estruturas secretoras em cactos, particularmente nas subfamílias Cactoideae e Opuntioideae, são quase completamente inexploradas (Mauseth *et al.* 2016).

4.3 Pólen

Nossas análises do grão de pólen do *Selenicereus setaceus* através das imagens de MEV se aproximaram bastante da descrição geral para o pólen de todo o clado Salmdyckia onde esta espécie está incluída (Ruiz-Domínguez *et al.* 2019).

Para o *Selenicereus setaceus* coletado no Rio de Janeiro os grãos de pólen foram classificados como prolato-esferoidal, circular em vista polar, muito grande, 3-colpado e com espículas de 2 µm de comprimento (Ruiz-Domínguez *et al.* 2019).

Em adição, *S. megalanthus* e *S. ocamponis* possuem os maiores grãos do gênero, além de ser como estes prolato-esferoidais e 3-colpados (Ruiz-Domínguez *et al.* 2019; Castillo-Martinez *et al.* 2005).

Em Hylocereeae a exina possui normalmente grandes espículas de 1-3 µm de altura (Leuenberger 1976; Ruiz-Domínguez *et al.* 2019) sendo que as únicas espécies que não apresentaram espículas foram *S. minutiflorus* e *S. stenopterus*, o que sugere que dados de palinologia sejam também considerados em análises filogenéticas para a taxonomia da tribo, além de dados moleculares e morfológicos; visto que *Selenicereus* foi o táxon com maior variação nos atributos polínicos em 27 espécies analisadas na tribo Hylocereeae (Ruiz-Domínguez *et al.* 2019).

5. Conclusões

A morfologia floral do *Selenicereus setaceus* segue o padrão do gênero e da Tribo Hylocereeae, além de estar de acordo com flores de Cactaceae esfingófilas. A análise ontogenética mostrou que logo no início do desenvolvimento das estruturas florais, os primórdios do perianto, de androceu e gineceu já estão presentes, sendo que os dois últimos se originam em um mesmo eixo, num plano horizontal; com o androceu apresentando um padrão centrífugo de desenvolvimento e o gineceu uma cavidade e primórdios de carpelos já unidos neste estágio inicial; comprovando então uma fusão congenital e não ontogenética.

A formação do tubo floral com a cavidade nectarífera em seu interior e o crescimento em extensão destas estruturas são as últimas a serem formadas durante o desenvolvimento floral de *S. setaceus* seguindo o padrão de outras Cactaceae esfingófilas. Os tricomas da epiderme nectarífera se apresentam desenvolvidos somente na pre-antese faltando dois dias para a antese; já os tricomas do canal estilar e lobos do estigma estão bem desenvolvidos faltando 10 dias para a antese.

Foi observado que além do tecido nectarífero secretando e acumulando néctar na câmara nectarífera, ocorre secreção de néctar floral extranupcial realizada pelos estômatos localizados na face abaxial das bractéolas do pericarpelo e tubo floral.

6. Referências

- AGUERO, J.I.; GALATI, B.G. & TORRETA, J.P. 2018. Structure and ultrastructure of floral nectaries of two *Opuntia* species (Cactaceae) in relation to their floral visitors. *Plant Systematics and Evolution* 304: 1057-1067.
- ALMEIDA, O.J.G.; COTA-SÁNCHEZ, J.H.; & PAOLI, A.A.S. 2013a. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereae and Rhipsalidae (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 255-268.
- ALMEIDA, O.J.G.; PAOLI, A.A.S. & COTA-SÁNCHEZ, J.H.C. 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.; PAOLI, A.A.S.; SOUZA, L.A. & COTA-SANCHEZ, J.H. 2013b. Seedling morphology and development in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Cactaceae: Hylocereae). *Journal of the Torrey Botanical Society* 140(2), 2013, pp. 196–214
- ALMEIDA, O.J.G.; SOUZA, L.A.; PAOLI, A.A.S.; DAVIS, A.R. & COTA-SÁNCHEZ, H. 2018. Pericarp development in fruit of epiphytic cacti: implications for fruit classification and macro-morphology in the Cactaceae. *Botany* 96: 621-635.
- ANDERSON, E.F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. Oregon. 777pp.
- AONA, L.Y.S.; MACHADO, M.; PANSARIN, E.R.; CASTRO, C.C.; ZAPPI, D. & AMARAL, M.C.E. 2006. Pollination biology of three brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 24: 39-52.
- BARTHLOTT, W.; KERSTIN, K.; GEFFERT, J.L.; IBISCH, P.L.; KOROTKOVA, N.; MIEBACH, A.; RAFIQPOOR, M.D.; STEIN, A. & MUTKE, J. 2015. Biogeography and biodiversity of cacti, *Schumannia* 7.
- BAUER, R. 2003. A synopsis of the tribe Hylocereae F. Buxb. Cactaceae. *Systematics Initiatives* 17: 3-63.
- BELMONTE, E., CARDEMIL, L., & KALIN ARROYO, M.T. 1994. Floral nectary structure and néctar composition in *Eccremocarpus scaber* (Bignoniaceae), a hummingbird pollinated plant of central Chile. *American Journal of Botany* 81: 493–503.
- BERNARDELLO, G. 2007. A systematic survey of nectaries. In: Nicolson, S.W. *et al.* (orgs). *Nectaries and nectar*. Springer. 395 p.
- BUXBAUM, F. 1953. Morphology of Cacti. Section II. The flower. Abbey Garden Press, Pasadena.
- CALVENTE, A.; ZAPPI, D.C.; FOREST, F. & LOHMANN, L. 2011. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for Schlumbergera and Hatiora. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 456–468.

- CAMACHO-VELAZQUEZ, A.; ARIAS, S.; MARQUEZ-GUZMAN, J. & VAZQUEZ-SANTANA, S. 2019. The structure of nectaries in the genus *Strombocactus* (Cactaceae). *Bot Science* 97: 100-109.
- CANCELLI, R.R., MENEZES, I.C. & SOUZA, P.A. 2017. Morfologia polínica de espécies epífitas de Cactaceae Juss. do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, Porto Alegre 72 (2): 181–189.
- CASTILLO-MARTINEZ, R.; LIVERA-MUÑOZ, M. & MÁRQUEZ-GUZMÁN, G.J. 2005. Caracterización morfológica y compatibilidad sexual de cinco genotipos de pitahaya (*Hylocereus undatus*). *Agrociencia* 39: 183-194.
- CHAMBERLAIN, S. A. & HOLLAND, J.N. 2008. Density-mediated, context dependent consumer-resource interactions between ants and extrafloral nectar plants. *Ecology* 89(5): 1364–1374.
- CRUDEN, R.W.; KINSMAN, S.; STOCKHOUSE, R.E.; LINHART, Y.B. 1976. Pollination, fecundity, and the distribution of moth- flowered plants. *Biotropica* 8: 204-210.
- DALLOS, M.P.; TIRADO, A.; GUTIÉRREZ, Y.M.; FISCHER, G. & RIAÑO, J.R. 2010. Pitahaya, *Selenicereus megalanthus* (K. Schum. Ex Vaupel) Moran (Cactaceae). Biotecnología aplicada al mejoramiento de los cultivos de frutales tropicales. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá, pp. 105-135.
- ENDRESS, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. New York, Cambridge University Press.
- ESAU, K. 1976. Anatomia das plantas com sementes. São Paulo, Edgard Blücher.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. The principles of pollination ecology, 2nd edn. Toronto: Pergamon Press.
- FAHN, A. 1990. Plant anatomy. 4th ed. Pergamon Press, Oxford, England.
- FAHN, A. 2002. Functions and location of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. *Israel Journal of Plant Sciences* 50: 59-64.
- FERREIRA, B.H.S.; GOMES, A.C.; SOUZA, C.S.; FABRI, J.R. & SIGRIST, M.R. 2018. Pollination and reproductive system of synchronopatric species of Cactaceae (Cactoideae) subject to interspecific flow of pollen: an example of ecological adaptation in the Brazilian Chaco. *Plant Biology* 20: 101-112.
- FLORA E FUNGA DO BRASIL 2022. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br> >. Acesso em: 25 fev. 2022.
- FUENTES-PEREZ, M.; TERRAZAS, T. & ARIAS, S. 2009. Anatomia floral de cinco especies de *Opuntia* (Opuntioideae, Cactaceae) de Mexico. *Polibotanica* 27: 89-102.
- GOETTSCHE, B. *et al.* 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 15142.
- GONZAGA, D.R.; SAMPAIO, P.S.P.; MENINI-NETO, L. & PEIXOTO, A.L. 2017. Cactaceae em São Thomé das Letras, Minas Gerais, Brasil. *Anais do 68º Congresso nacional de Botânica*.
- GONZAGA, D.R.; SOUZA, M.A.; MENINI-NETO, L.; PEIXOTO, A.L.; MENDONÇA, C.B.F. & GONÇALVES-ESTEVES, V. 2019. The systematic value of pollen morphology in *Arthrocereus* A. Berger (Cactaceae, Cactoideae). *Review of Palaeobotany and Palynology* 269: 2019 33–41.

- GONZALEZ, V.V.; GOROSTIAGUE, P.; ORTEGA-BAES P.; GALATI B.G. & FERRUCCI, M.S. 2021. Nectary structure is not related to pollination system in Trichocereae cactus from Northwest Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 93 (4): 1-20.
- GRANT, V. & GRANT, K.A. 1979. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133:29–37.
- HA, T.D.; OANH, L.T. & YEN, C.R. 2018. Flowering Phenology and Mating System of a red skin pitaya (*Hylocereus* spp.) germplasm collection in Taiwan. *Asian Journal of Advances in Agricultural Research* 7 (3): 1-8.
- HABER WA, FRANKIE G W. 1989. A tropical community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155–172.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T., HERNÁNDEZ, H.M., DE-NOVA, J.A., PUENTE, R., EGUIARTE, L.E. & MAGALLÓN, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44–61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000129>.
- HUNT, D. 2017. *Selenicereus*. *Cactaceae Systematics Initiatives* 36: 29–36.
- HUNT, D.; TAYLOR, N. & CHARLES, G. 2006. *The New Cactus Lexicon*. DH books, Milborne Port, UK.
- IBGE. 2016. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Disponível em <http://cod.ibge.gov.br/83R> . Acessado em 02 de maio de 2017.
- IEPHA. 1996. Tombamento estadual do Conjunto Arquitetônico e Paisagístico do Centro Histórico de São Thomé das Letras. Disponível em: <<http://www.iepha.mg.gov.br/index.php/programas-e-aco/es/patrimonio-cultural-protetido/bens-tombados/details/1/75/bens-tombados-centro-hist%C3%B3rico-e-igreja-matriz-de-s%C3%A3o-thom%C3%A9-das-letras>>. Acessado em 04 de julho de 2019.
- INMET. Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em < <http://www.inmet.gov.br> >. Acessado em 23 de outubro de 2019.
- JENSEN, W.A. 1962. *Botanical histochemistry: principle and practice*. WH Freeman, San Francisco.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill Books, New York.
- JUNQUEIRA, K.P.; JUNQUEIRA, N.T.V.; RAMOS, J.D. & PEREIRA, A.V. 2002. Informações preliminares sobre uma espécie de pitaya do Cerrado. Planaltina: Embrapa Cerrados, 18p. (Documentos, 62).
- KOROTKOVA, N.; BORSCH, T. & ARIAS, S. 2017. A phylogenetic framework for the Hylocereae (Cactaceae) and implications for the circumscription of the genera. *Phytotaxa* 327 (1): 001-046. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.327.1.1>
- LENZI, M. 2008. *Biologia reprodutiva de Opuntia monacantha* (Willd.) Haw. (Cactaceae) nas restingas da Ilha de Santa Catarina, sul do Brasil. Tese de doutorado em Recursos Genéticos Vegetais. Universidade Federal de Santa Catarina.
- LEUENBERGER, B.E. 1976. Pollen morphology of the Cactaceae. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 38 (4): 79–94.
- LIMA, C.A. 2013. Caracterização, propagação e melhoramento genético de pitaya comercial e nativa do cerrado. Tese de doutorado em agronomia. Universidade de Brasília.

- LOCATELLI, E. & MACHADO, I.C.S. 1999. Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of resting. *Bradleya* 17: 86-94.
- LOPES, R.F.M.; FREITAS, V.L.O.; BARBOSA, P.M.M. 2013. Estrutura do componente arbóreo em áreas de cerrado no município de São Tomé Das Letras, MG. *Revista Árvore* 37(5): 801-813.
- MARQUES, V.B.; MOREIRA, R.A.; RAMOS, J.D.; ARAÚJO, N.A. & SILVA, F.O.R. 2011. Fenologia reprodutiva de pitaia vermelha no município de Lavras, MG. *Ciência Rural* 41 (6): 984-987.
- MAUSETH, J.D. 2017. An introduction to cactus areoles part 1. *Cactus and Succulent Journal* 89(3): 128-134.
- MAUSETH, J.D.; REBMANN, J.P. & MACHADO, S.R. 2016. Extrafloral nectarines in cacti. *Cactus and Succulent Journal*, 88(4): 156-171.
- MELHEM, T.S.; CRUZ-BARROS, M.A.V.; CORRÊA, M.A.S.; MAKINO-WATANABE, H. & GONÇALVES-ESTEVEZ, V.L. 2003. Morfologia polínica em plantas de Campos do Jordão (São Paulo, Brasil). *Boletim do Instituto de Botânica* 16: 1-104.
- MENEZES, T.P.; RAMOS, J.D.; LIMA, L.C.O.; COSTA, A.C.; NASSUR, R.C.M.R. & RUFINI, J.C.M. 2015b. Características físicas e físico-químicas de pitaia vermelha durante a maturação. *Semina*: 36: 631-643.
- MUNIZ, J.P.O.; BOMFIM, I.G.A.; CORRÊA, M.C.M. & FREITAS, B.M. 2019. Floral biology, pollination requirements and behavior of floral visitors in two species of pitaya. *Revista Ciência Agronômica* 50 (4): 640-649.
- NEPI, M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. In: Nicolson, S.W. *et al.* (orgs). *Nectaries and nectar*. Springer. 395 p.
- NESS, J. H. 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* 113: 506–514.
- O'BRIEN, T.P.; FEDER, N. & MACCULLY, M.E. 1965. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368-373.
- OLIVEIRA, R.; DUARTE, J.A.; RECH, A.R. & AVILA, R.S. 2014. Polinização por lepidópteros. In: Rech, A.R *et al.* (orgs). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro, projeto cultural. 527 p.
- ORTEGA-BAES, P. & GOROSTIAGUE, P. 2013. Extremely reduced sexual reproduction in the clonal cactus *Echinopsis thelegona*. *Plant Systematics and Evolution* 299: 785-791.
- PACINI, E. & NEPI, M. 2007. Nectar production and presentation. In: Nicolson, S.W. *et al.* (orgs). *Nectaries and nectar*. Springer. 395 p.
- PIMIENTA-BARRIOS, E. & CASTILLO, R.F. 2002. Reproductive biology. In: NOBEL, P. (Editor). *Cacti, Biology and uses*. California: University of California Press, 2002. p. 75-90.
- PUNT, W.; BLACKMORE, S.; NILSSON, S. & LE THOMAS, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Paleobotany and Palynology* 143: 1-81.
- RICE, R.S.; VERA-VELEZ, R.; FALCONER, D.J.; BELLIVEAU, N.A. & COTA-SANCHEZ, J.H. 2022. Macro and micromorphological characterization of staminodes in the Plains Prickly Pear *Opuntia polyacantha* Haw. (Cactaceae). *Brazilian Journal of Botany*. <https://doi.org/10.1007/s40415-022-00790-8>

- ROCHA, E.A.; MACHADO, I.C. & ZAPPI DC. 2007. Floral biology of *Pilocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya* 25: 129-144.
- RODRIGUES, L. J. 2010. Desenvolvimento e processamento mínimo de pitaiá nativa. (*Selenicereus setaceus* Rizz.) do cerrado brasileiro. Tese de doutorado. Universidade Federal de Lavras.
- ROJAS-SANDOVAL, J. & MELENDEZ-ACKERMAN, E. 2009. Pollination biology of *Harrisia portoricensis* (Cactaceae), an endangered Caribbean species. *American Journal of Botany* 96: 2270–2278.
- ROTH, I. 1977. Fruits of angiosperms. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- RUIZ-DOMINGUÉZ, C.; VOVIDES, A.P. & SOSA, V. 2019. Systematic relevance of pollen morphology in tribe Hylocereeae (Cactaceae). *PhytoKeys* 128: 121–140.
- RUFFNER, G. A. & CLARK, W. D. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): Composition and its importance to ants. *American Journal of Botany* 73: 185–189.
- SAMPAIO, P.S.P.; SATTELMAYER, E.R.; ANDRADE, V.; GABRIEL, P.P.; MARTINS, S.E.; CASTRO, J.C.; FARIA, G.I. & KITA, J.Y. 2020. Flora de São Thomé das Letras - um guia fotográfico. Disponível em: <http://sites.unisantabr/herbario/projetos/flora_sao_tome.pdf> acesso em 14 de setembro de 2020.
- SCHLINDWEIN, C. 1995. Melittophilous plants, their pollen and flower visiting bees in southern Brazil. 2. Cactaceae. *Biociências* 3 (2): 35–71.
- SCHLUMBERGER, B.O. 2012. A survey on pollination modes in cacti and a potential key innovation. Pp. 300-319, in Patiny, S. (ed.), *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHMID, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries – historical perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review* 54: 179-232.
- SCHLINDWEIN, C. & WITTMANN, D. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Pl. Syst. Evol.* 204: 179-193.
- SHORTHOUSE, D. P. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. Disponível em: <https://www.simplemappr.net> . Acessado em 10 de outubro de 2019.
- SILVA, W. R. & SAZIMA, M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190:339–343.
- SKOGEN, K.A.; OVERSON, R.P.; HILPMAN, E.T. & FANT, J.B. 2019. Hawkmoth pollination facilitates long-distance pollen dispersal and reduces isolation across a gradient of land-use change. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 104: 495-511.
- SOUZA, L.A. 2006. Fruto. IN Anatomia do fruto e da semente. L. A. SOUZA (org). Ponta Grossa, Editora UEPG, pp. 11-123.
- STEFANO, M; PAPINI, A; ANDALO, C. & BRIGHIGNA, L. 2001. Ultrastructural aspects of the hypanthial epithelium of *Selenicereus grandiflorus* (L.) Britton & Rose (Cactaceae). *Flora* 195: 194-203.

- TEIXEIRA, S.P.; MARINHO, C.R. & PAULINO, J.V. 2014. A flor: aspectos morfofuncionais e evolutivos. IN Rech, A.R *et al.* (orgs). Biologia da polinização. Rio de janeiro, projeto cultural. 527 p.
- UTAMININGSIH, E. S.; SUHARYANTO & MARYANI. 2019. Anatomical structure of sepal and petal of red dragon fruit (*Hylocereus polyrhizus* Britton & Rose) during flower development. Journal Biodjati 4(2): 163-174.
- WALLACE, R. S. & GIBSON, A. C. Evolution and systematic. In: NOBEL, P. (Editor). Cacti, Biology and uses. California: University of California Press, 2002. p. 1-21.
- WEISS, J.; NERD, A. & MIZRAHI, Y. 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. HortScience 29, 1487–1492.
- ZAPPI, D.; AONA, L.Y.S. & TAYLOR, N. 2007. Cactaceae In: Melhem, T.S., Wanderley, M.G.L., Martins, S.E., Jung-Mendaçolli, S.L., Shepherd, G.J., Kirizawa, M. (eds.) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Instituto de Botânica, São Paulo 5: 163-194.

Capítulo 3: ¹*

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

P.S.P. Sampaio^{1,2} <https://orcid.org/0000-0003-1071-7171>

O.J.G. de Almeida² <https://orcid.org/0000-0003-3506-738X>

¹ Herbário HUSC, Universidade Santa Cecília (UNISANTA), Santos, São Paulo, Brasil

² Universidade do Estado de São Paulo (UNESP), Instituto de Biociências, Campus Litoral Paulista, São Vicente, São Paulo, Brasil

Correspondence

*P.S.P. Sampaio, Herbário HUSC, Universidade Santa Cecília, Santos, São Paulo, Brasil, Rua Oswaldo Cruz 266; sala B-25, CEP 11045-907

e-mail: pspsampaio@unisanta.br

ABSTRACT

Epiphytic, hemiepiphytic, and scandent cacti comprise about 10% of the total Cactaceae species and are the least studied group in this family. Studies on the reproductive biology of *Selenicereus* are scarce and most of the studies have an agricultural bias, focusing on pitahaya fruit. We studied the reproductive biology of *Selenicereus setaceus* – its floral cycle, reproductive phenology, nectar production, floral visitors, potential pollinators, and breeding system. Experiments using exclusion methods were carried out to monitor reproductive success and determine which floral visitors were potential pollinators of *S. setaceus*. Pollination treatments were conducted to determine the reproductive system of the species. Flower development takes 41 days and fruit maturation lasts 63 days. The start times of anthesis occurs at around 4 p.m., 2 h before sunset, and the flower is totally open around 8:30 p.m., with 30 cm in length and 29 cm in diameter. The end of anthesis takes place at 11 a.m. on cloudy and cooler days. Nectar had an average solute concentration of 28.3% and average volume of 133 µL. Bee species (*Apis mellifera*) were the most frequent visitors and the main pollinators of *S. setaceus* flowers, and night visitors were very scarce, with only one visit recorded for hawkmoth (*Manduca rustica*), a potential pollinator. Natural pollination had a high fruit set (89.8%); the studied population is self-compatible; and fruits have hand pollination or spontaneous self-pollination through physical contact between the anthers and the stigma lobes during flower closure. The pollination system of *S. setaceus* is ecologically generalist in the studied populations, with natural pollination occurring by the combination of

¹ *Artigo em revisão na revista Plant Biology. Referências bibliográficas de acordo com as normas da revista. Para melhor ilustrar este capítulo foram adicionadas as figuras 1 a 5, 10, 11 e a Tabela 1.

different pollen transport mechanisms with exposure of flowers to self-pollination and cross-pollination by honey bees and by hawkmoths and spontaneous self-pollination.

Keywords

breeding system, diurnal floral visitors, Hylocereae, nocturnal anthesis, potential pollinator, *Manduca rustica*, *Apis mellifera*.

1. INTRODUCTION

Pollination biology studies are important to elucidate ecological interactions because successful pollination is a prerequisite for reproduction and, consequently, for the longevity of plant species (Eggli & Giorgetta 2015).

The relationship between flowers and their visitors is mostly established by means of floral reward – pollen, nectar, oil, gum, resin, and water are the main rewards to floral visitors (Faegri & Van Der Pijl 1979; Agostini *et al.* 2014). Plant-pollinator interactions span a spectrum from obligate specialists – a single species of pollinator for a single plant species – to facultative generalists, in which flowers may be visited by a broad range of pollinators, which also visit the flowers of many other species (Ollerton *et al.* 2007).

Caution is recommended when using pollination syndromes for organization of floral diversity or inferences about floral adaptation (Ollerton *et al.* 2009; Fernster *et al.* 2004) because pollination systems are often more generalized and dynamic than what has been suggested (Waser *et al.* 1996; Ollerton *et al.* 2009; Fernster *et al.* 2004).

Cactus flowers show a wide variety of shapes, sizes, and colors, and they have been visited by bees, hummingbirds, moths, hawkmoths, and bats, which are attracted to pollen and nectar (Grant & Grant 1979; Anderson 2001; Cardoso *et al.* 2019). In Cactaceae, the evolution of a hypanthium from receptacular origin (pericarpel), in the more derived clades, allowed the development of a long floral tube, an important innovation that has increased the diversity of floral visitors (Schlumpberger 2012).

This floral morphology diversity includes a wide spectrum of pollination syndromes, in which bees are the most frequent pollinators and may be considered plesiomorphic in Cactaceae (Grant & Grant 1979; Schlumpberger 2012). Long-distance pollinators, such as bats, birds, and hawkmoths, play a key role in the evolution of Cactaceae, promoting genetic variability (Cardoso *et al.* 2019).

Cactaceae are well accepted as a monophyletic taxon and include 1,480 species (Goettsch *et al.* 2015). Cactoideae, the most diverse subfamily, include approximately 80% of

all species in this family, with several tribes, and the greatest morphological variation and reproductive strategies, including all epiphytic cacti, which are mainly assigned to two tribes: Hylocereeae and Rhipsalideae (Anderson 2001; Hernández-Hernández *et al.* 2011, Korotkova *et al.* 2017). Epiphytic, hemiepiphytic, and scandent cacti comprise about 10% of the total Cactaceae species and are the least studied group in the family (Barthlott *et al.* 2015). A recent circumscription of Hylocereeae includes eight genera and 73 species; in which the former genus *Hylocereus* (A. Berger) Britton & Rose was transferred to *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, which now has 31 species (Hunt 2017; Korotkova *et al.* 2017).

The center of diversity of *Selenicereus* is in Mexico, Central America, and northern South America; however, *S. setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) A. Berger ex Werderm is the only species that occurs in southern South America (Brazil, Paraguay, eastern Bolivia, and northeastern Argentina). In Brazil, it is widely distributed, occurring in almost all biomes, except the Pampas (Hunt *et al.* 2006, Hunt 2017, Korotkova *et al.* 2017, Flora e Funga do Brasil 2022), frequently found in disturbed areas (Gonzaga *et al.* 2019; Flora e Funga do Brasil 2022).

Studies on the reproductive biology of *Selenicereus* are not abundant (Haber & Frankie 1989; Mizrahi *et al.* 2004; Muniz *et al.* 2019; Valiente-Banuet *et al.* 2007; Weiss *et al.* 1994) and most of the studies have an agricultural bias, given that they focus on the fruit production of pitahayas or dragon fruits (Costa *et al.* 2017; Cruz *et al.* 2015; Elmarzugi *et al.* 2016; Ha *et al.* 2018; Vaillant *et al.* 2015). In addition, studies on *S. setaceus* are even scarcer (Almeida *et al.* 2013; Junqueira *et al.* 2002; Silva *et al.* 2011; Simão *et al.* 2010) and none have addressed its reproductive biology.

Therefore, the aims of this study were twofold: 1) to determine the reproductive phenology, floral cycle, nectar production, floral visitation, potential pollinators, breeding system, and pollen:ovule ratio of *S. setaceus*; and 2) to investigate the reproductive biology of epiphytic/scandent cactus *S. setaceus* in order to understand the relationship with floral visitors.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1 Study species and study area

Selenicereus setaceus (Cactaceae, Cactoideae) occurs as scandent/epiphytic plant that grows on trees with adventitious roots along the stem (Fig. 1C-D, G, J), as a rupicolous creeping plant in crevices and on rocky outcrops of quartzite in the vegetation formations of Campo Rupestre (Fig. 1E-F, H-I, K, L) and transition with seasonal semideciduous montane

forests (IBGE 2012), or as epilithic plant in urban areas in the cracks of stone walls built with the dry-stack masonry system (Fig. 1M-O).

Selenicereus setaceus has light green trigonous stems (Fig. 2B-C), rarely 4-5 ribbed (young phase) (Fig. 2A), and 70-400 x 2.5-6 cm. Flowers are bisexual, lateral to subterminal, with one per areole, 30 ± 0.4 cm (mean $\pm$ SE, $n=15$) and open for one night only. The pericarpel is green with small scales and felt-like and spiny areoles. Narrow and long floral tube 12 ± 0.7 cm (mean $\pm$ SE, $n=15$); the outer perianth segments of flowers are red-green and the inner segments are white and delicate (Fig. 2H-J); stamens are numerous 367 ± 25 (mean $\pm$ SE, $n=3$). The mature fruit is red with spiny areoles and dried floral remnants (Fig. 2L). Young individuals have few cladodes that may reach 1 m in length, but the oldest ones spread over an area of 75 m² of rock and reach 8 m in height as a scandent tree (*Ceiba speciosa* (A.St.-Hil.) Ravenna) (Fig. 1C-D).

We performed the fieldwork in São Thomé das Letras, Minas Gerais, Brazil (Fig. 4); located in the Serra da Mantiqueira mountain range at an altitude between 1,280 and 1,498 m; and climate classified as Cwb (according to Köppen) with a cold and dry season from April to September and a hot and humid season from October to March. The annual average temperature is 22 °C, and rainfall has an average of 1,264 mm per year (INMET 2019) (Fig. 3).

We searched for wild *S. setaceus* individuals in an area of 228 km² and we found only 10 native plants in a restricted area of 1 km² (21°43'16.51"S – 21°43'30.28"S and 44°58'54.96"W – 44° 59'11.90"W). The plants occur in the “Antonio Rosa Municipal Park” (the municipal unit for nature conservation) and in its damping zone (Fig. 5).

Vouchers were deposited at the Santa Cecília University Herbarium - HUSC (*Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck) Berg; examined material: Sampaio, P.S.P.; 1670, 1676, 1597 and 1046. The experiments and the observations took place from September 2017 to December 2019.

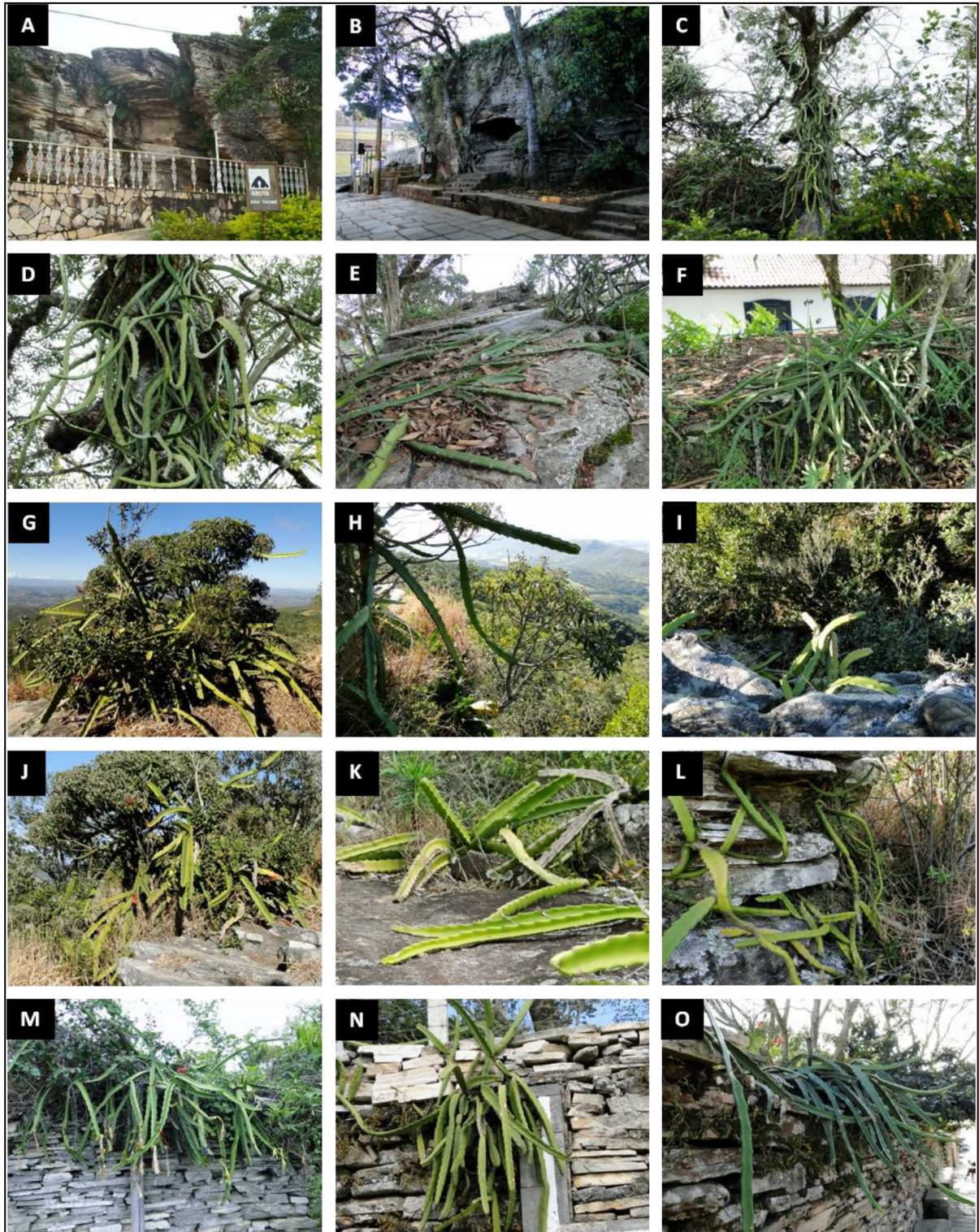


Figure 1. A-B: Overview of the Gruta São Tomé; C-O: Growth forms of *Selenicereus setaceus* in São Thomé das Letras, Brazil; C-D: Scandent plant climbing on an 8-meter tree (*Ceiba speciosa* (A.St.-Hil.) Ravenna) with pendant stems. E-L: Creeping plant on a rocky outcrop in Campo Rupestre. M-O: Scandent plant growing in cracks of stone walls (quartzite) with pendant stems in an urban area.

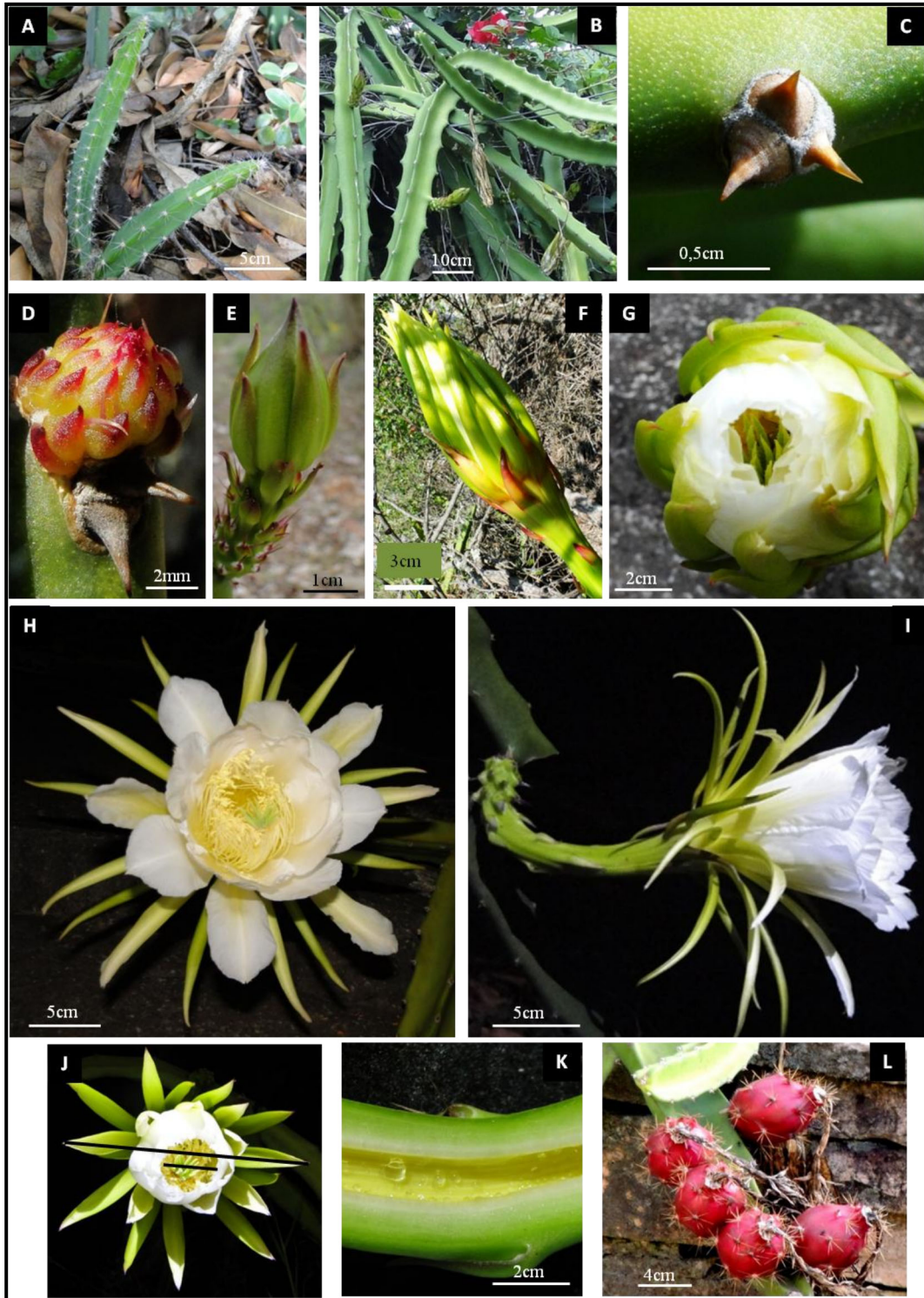


Figure 2. A-L: General vegetative and reproductive characteristics of *Selenicereus setaceus* in São Thomé das Letras, Brazil. **A:** young branches; **B:** adult branches with flower buds; **C:** areola with three spines; **D:** areola with 0.5cm flower bud; **E:** 7cm flower bud; **F:** flower bud in pre-anthesis with 28 cm; **G:** 2cm floral opening at 5:53 pm; **H-I:** Floral anthesis in frontal and lateral views at 8:43 p.m. **J:** Floral anthesis at 7:11 p.m. showing two floral diameter measurements: distance between the outermost perianth segments (bigger bar) and distance between the innermost perianth segments (small bar). **K:** Detail of the floral tube, showing the nectar chamber with nectar drops. **I:** Mature fruits (picture by Erich Sattelmayer).

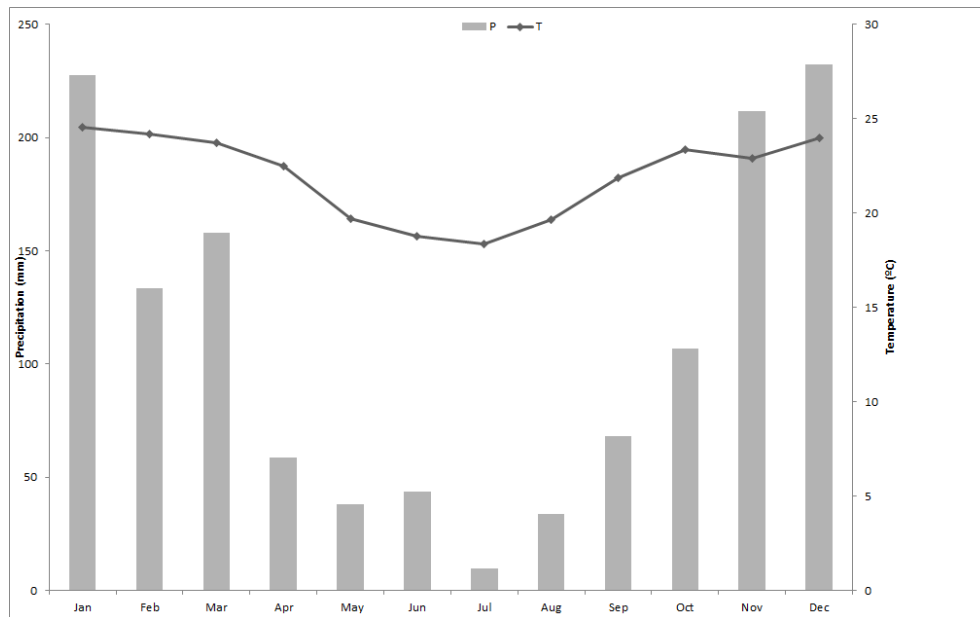


Figure 3. Precipitation (mm) and average monthly temperature for the period 2014-2019 in São Thomé das Letras, Brazil (INMET 2019; COPASA com. pers.).

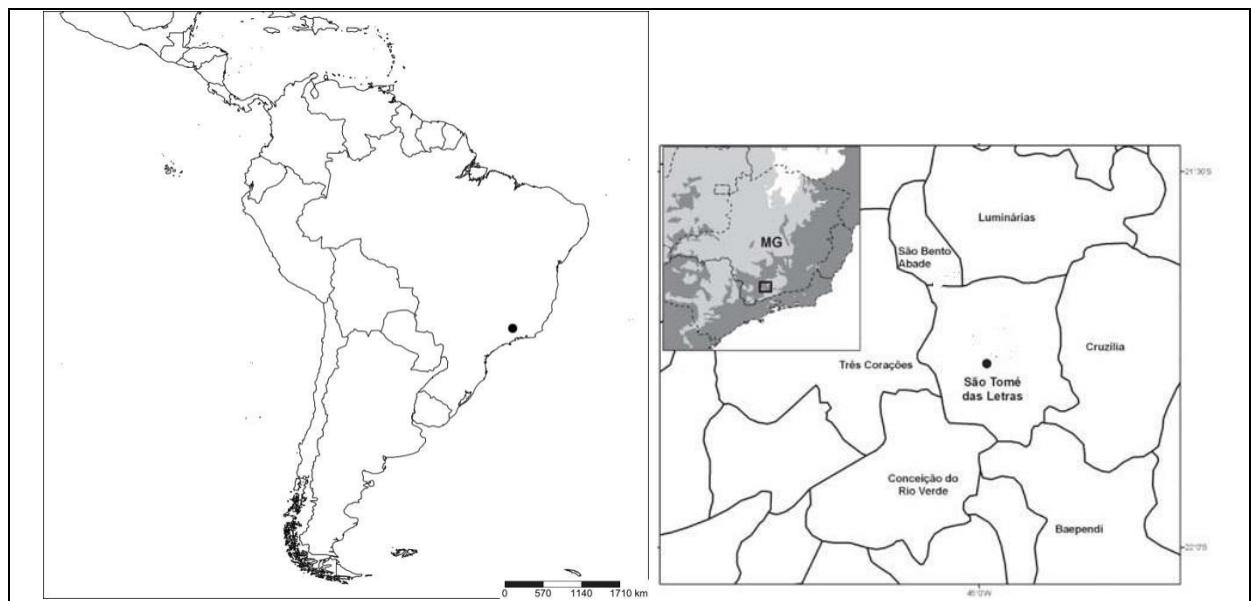


Figure 4. Location of the study area (Shorthouse 2010, Lopes *et al.* 2013).



Figure 5. Location of individuals from the population of *Selenicereus setaceus* in the study area in São Thomé das Letras, Brazil (Google Earth Pro 2019).

2.2 Floral cycle

Anthesis (n=15 flowers) was recorded every 60 min per plant, from the start to the end of the process. Floral diameter was measured twice as: 1) the distance between the outermost perianth segments and 2) the distance between the innermost perianth segments (Fig. 2J). The movement of the stamens in the androecium, stigma lobes, and tepals were also recorded. In addition, anther dehiscence, and stigma receptivity were also observed and recorded. A handheld magnifier and portable lights were used to aid in the observations.

2.3 Reproductive phenology

For assessment of phenological patterns, phenophases were recorded weekly in marked flowers: emergence and growth of flower buds, start and end of anthesis, immature fruits (initial stage of ripening), unripe fruits (green color), and ripe fruits (full red color) (Otarola & Rocca 2014). During the study, the structures were photographed and organ dimensions were measured with a caliper (graduated in millimeters). The flowering and fruit periods were

monitored as to the onset, development, and maturation of floral buds, flowers, and fruit set. The number of pre-anthesis flowers per individual in the population was also recorded.

2.4 Nectar production

Nectar volume accumulated in the nectar chamber nectary inside the floral tube and solute concentration were measured during anthesis. Nectar volume was verified using a Gilson single-channel micropipette (10 to 200 μ L) and 500 μ L microcentrifuge tubes. The nectar solute concentration was assessed using an Atago handheld refractometer (0 to 32% BRIX). All analyses were performed in previously bagged virgin flowers, which were dissected longitudinally (Fig. 1G-H) immediately before collecting and measuring the nectar solute concentration. For the nectar dynamics study, one different bagged flower in the *S. setaceus* population was analyzed every 2 h during the night (n=8).

2.5 Floral visitors and visitor exclusion experiments

Continuous visual observations were performed throughout anthesis, from 4 p.m. to 11 a.m., totaling 90 h (Lehner 1979). Floral visits were photographed and filmed using a Sony Lens G camera and a Bushnell Essential E2 camera trap, and floral visitors were assessed in terms of behavior, time and frequency of the visits, how they got the reward, and whether they touched the reproductive whorls. The assessments followed the protocol used by Ferreira *et al.* (2020) for classification of floral visitors, using the terms potential pollinators, non-pollinators, thieves, and robbers.

Floral visitors were identified through photos and, whenever possible, one individual of each species was captured with an entomological net or forceps and then stored in 70% ethanol for identification at the Department of Zoology of the Santa Cecilia University.

Thus, to investigate the effectiveness of potential pollinators (during the daytime and nighttime), we conducted visitor exclusion experiments following the methods proposed by Valiente-Banuet *et al.* (2007), Martins *et al.* (2015), and Rocha *et al.* (2007). In our experiment, the floral buds were bagged before anthesis and fruit set was checked. For **(1)** nocturnal pollination (n=10 on eight plants), the flowers were unbagged at 7 p.m. and bagged again at 5 a.m. (on the same night). For **(2)** diurnal pollination (n=12 on eight plants), the flowers were unbagged (exposed to visitors) from 4 p.m. to 7 p.m. and from 5 a.m. to flower senescence. For **(3)** diurnal pollination – flower opening (n=8 on eight plants), the flowers were unbagged only at the onset of flower opening, from 4 p.m. to 7 p.m., and bagged again at 7 p.m. For **(4)** diurnal pollination – flower senescence (n=8 on eight plants), the flowers

were unbagged to allow visitors from after 5 a.m. to flower senescence. After anthesis, with the senescence of the perianth and androecium, the veil bags were removed and young fruits were marked with colored tape to assess fruit set.

The chi-square test was applied to verify if the percentage values of fruits obtained in the treatments were different. Statistical tests were carried out using Microsoft Excel, and statistical analyses were performed using the software “R”, version 2.13.0 (Ihaka & Gentleman 1996; Zar 2010).

2.6 Breeding system

To investigate the breeding system of the *S. setaceus* population, some treatments were designed, such as hand self-pollination, spontaneous self-pollination, and cross-pollination, based on the studies by Valiente-Banuet *et al.* (2007), Ferreira *et al.* (2018, 2020), Martins *et al.* (2015), and Rocha *et al.* (2007). Experiments were performed during anthesis, from 9 p.m. to 10 p.m. At that time, the flowers already had a large flower opening and the stigma lobes were separated and turgid. To isolate the flowers from visitors, the floral buds were covered with veil bags.

Three experiments were performed. For **(1)** hand self-pollination (n=10 on eight plants), the floral buds were bagged and hand-pollinated 2 h after flower opening using pollen obtained from the same flower by saturating the stigma with fresh pollen with a brand-new paintbrush and were then bagged again. For **(2)** spontaneous self-pollination (n=9 on eight plants), the flowers were kept bagged throughout anthesis. For **(3)** hand cross-pollination (n=10 on eight plants), the floral buds were bagged and hand-pollinated 2 h after flower opening using a brand-new paintbrush with pollen collected from different individuals, at least 50 m far from each other, and then bagged again. The collected pollen grains were stored in plastic flasks for hand-pollination on the same night according to Silva *et al.* (2011). For **(4)** natural pollination (n=118 on 10 plants), the flowers were not bagged, but only marked with colored tape for assessment of fruit set.

After anthesis, with the senescence of the perianth and androecium, the veil bags were removed and young fruits were marked with colored tape for assessment of fruit set. Fruits that reached the maturation stage were collected and their seeds were counted.

The chi-square test was applied to verify if the percentage values of fruits obtained in the treatments were different. After confirming the normality ($W = 0.96$; $p = 0.78$) and homogeneity of residual variance ($F = 0.79$; $p = 0.52$) in ANOVA, this technique was assumed to be the most appropriate to evaluate the differences between the treatments and the

number of seeds. Excel and R 2.13.0 were used for the statistical analyses (Ihaka & Gentleman 1996; Zar 2010).

Self-incompatibility (ISI) and autogamy (AI) indices were calculated for fruit set according to Zapata & Arroyo (1978). ISI was calculated dividing the fruit:flower ratio of the hand self-pollination treatment by the fruit:flower ratio of the cross-pollination treatment. The AI index, in turn, was calculated by dividing the fruit:flower ratio of spontaneous self-pollination by the fruit:flower ratio of cross-pollination. According to Zapata & Arroyo (1978), ISI and AI values greater than 0.2 indicate self-compatibility and autogamy, respectively.

2.7 Pollen:ovule ratio

To analyze the pollen:ovule (P/O) ratio, three buds were used in pre-anthesis, collected from different individuals and then fixed in FAA 50 for 5 days and preserved in 70% alcohol (Johansen 1940).

A stereoscopic microscope and tweezers to handle the anthers were used for pollen grain estimation, and 20 anthers were randomly obtained from each floral bud (three buds), and each set (4) of five anthers was stored separately in Eppendorf tubes containing 1,000 μL of lactic acid (70%). The anthers were macerated with a glass rod to eliminate the cellular content, thus facilitating the visualization of the external part of the pollen grain.

The solution was homogenized in a vortex mixer and an aliquot of 10 μL from each Eppendorf tube was placed in a Neubauer chamber to count the number of pollen grains, with the aid of a light microscope (100x magnification) and a hand counter. This experiment was conducted with four samples with five anthers per floral bud (20 anthers), and each sample consisted of four reading fields in the Neubauer chamber (adapted from Cruden 1977; Lloyd 1972; Radaeski & Bauermann 2016; Silva *et al.* 2017).

The values obtained from the pollen grain counts were used in the formula: $N = a \times 1000/10 \times 5$, i.e., the amount of pollen grains per anther (N) was calculated by multiplying the average (a) of the number of pollen grains obtained in the four readings of each sample by the volume of lactic acid in the solution (1,000 μL) and by dividing this value by the product between the volume of lactic acid in the sample (10 μL) and the number of anthers in each tube (five) (adapted from Cruden 1977; Lloyd 1972; Radaeski & Bauermann 2016; Silva *et al.* 2017). The number of pollen grains per flower was calculated by multiplying the average estimate of pollen grains per anther by the average number of anthers per flower.

Using the same floral buds, we cut the ovary into four equal parts and counted the ovules in each quarter of the ovary under a stereoscopic microscope, extrapolating the value obtained to estimate the total number of ovules per ovary; the ratio between the number of pollen grains and ovules per flower was then calculated (adapted from Cruden 1977; Lloyd 1972; Radaeski & Bauermann 2016; Silva *et al.* 2017).

3. RESULTS

3.1 Reproductive phenology, floral cycle and nectar production

Selenicereus setaceus has an annual flowering/fruiting pattern with floral bud production starting between the second half of August and the beginning of September. The first flowers open at the end of September, having their peak from October to November. Fruiting lasts from November to January, with its peak from December to January (Figure 6).

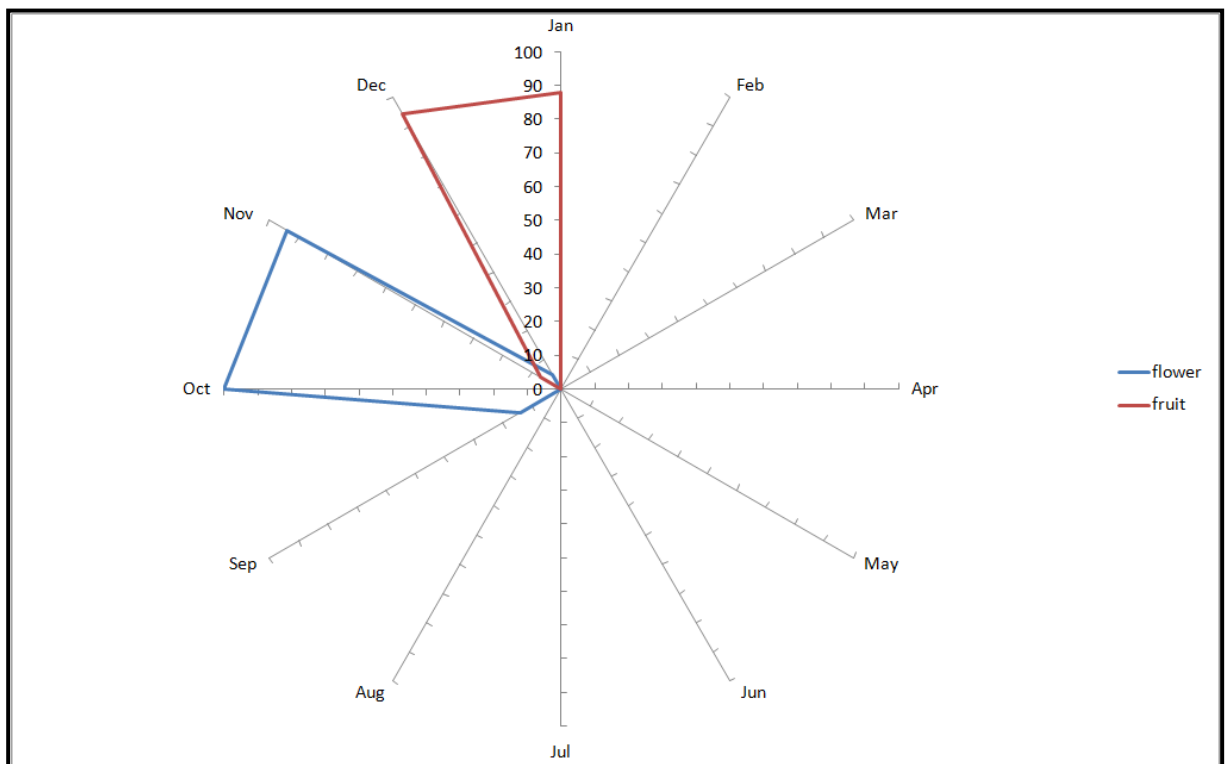


Figure 6. Reproductive phenology of *Selenicereus setaceus* population (n=10 individuals) exhibiting number of flowers and fruits produced in the year 2017 in São Thomé das Letras, Brazil.

Each individual is able to produce dozens of flowers per year. However, flowering is gradual and continuous during the blooming period (September–November) at the end of the dry season and at the beginning of the rainy season. An average of 1 ± 0.8 flowers (mean $\pm$

SE, $n=6$ individuals) per individual per night was obtained in 2017, but the number of flowers varied from 0 to 12 (biggest plant).

Flower development from a 5 mm floral bud takes 41 ± 0.30 days (mean $\pm$ SE, $n=7$) (Fig. 7) and the time between anthesis and fruit maturation lasts 63 ± 2.36 days (mean $\pm$ SE, $n=5$). The flower ($n=15$) starts to open around 4 p.m. (Fig. 8), 2 h before the sunset, showing a rounded opening of 2 cm to 3 cm in the tepals (Fig. 10B). At that time, the stigma lobes are united vertically (Fig. 10K). After 6 p.m., the opening movements accelerate (tepals moving faster), ceasing around 8:30 p.m. when the flower has totally opened, 4 h after the initial opening (Fig. 2H-I).

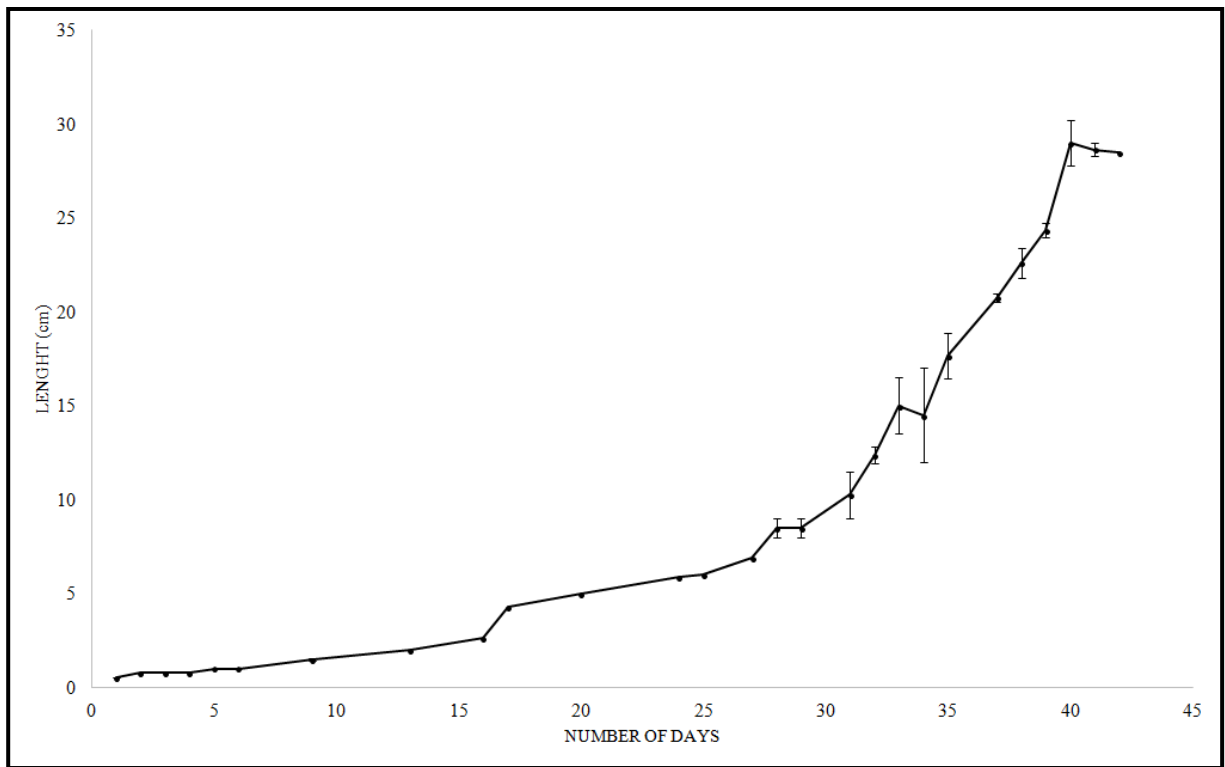


Figure 7. Floral bud development of *Selenicereus setaceus* from floral initiation at 0.5 cm length to anthesis (mean $\pm$ SE; $n=7$ flowers) in São Thomé das Letras, Brazil. Continuous line (Mean).

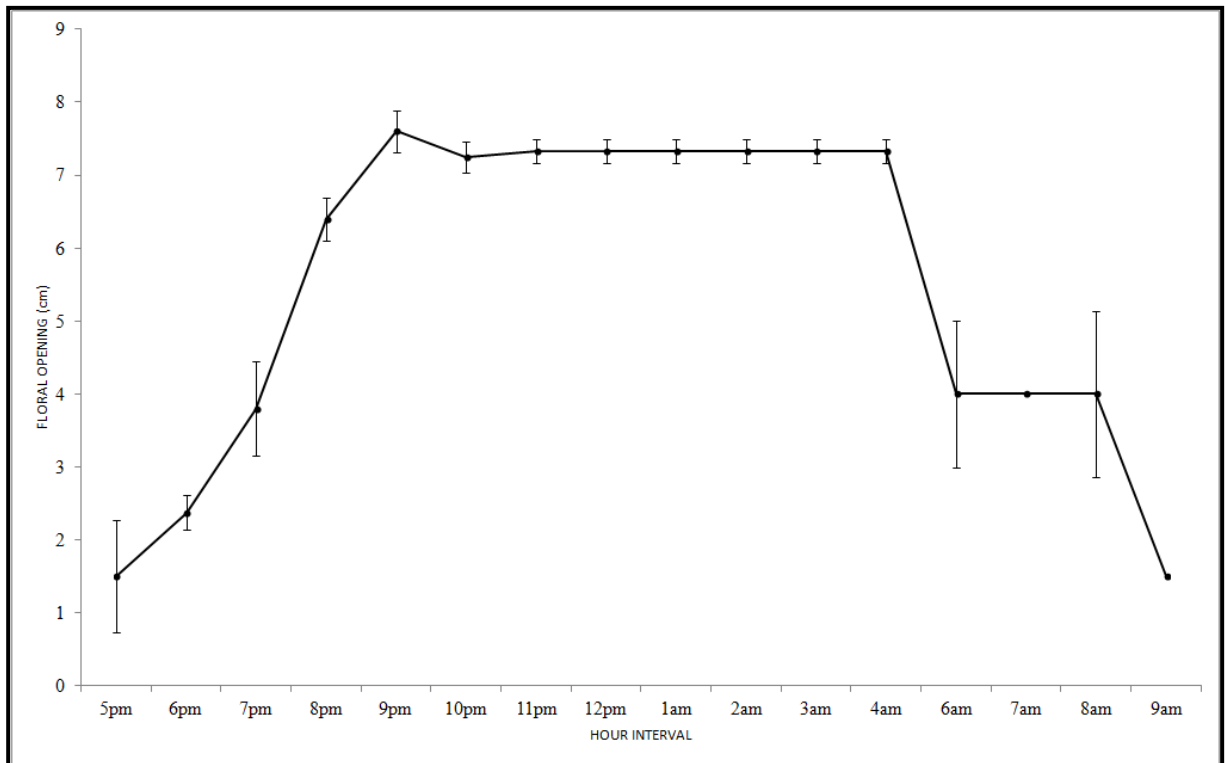


Figure 8. Flower opening during anthesis. Measurements were taken between the inner perianth segments of *Selenicereus setaceus* flower in São Thomé das Letras, Brazil (mean $\pm$ SE; $n=11$ flowers).

The opened flowers have 30 ± 0.4 cm (mean $\pm$ SE, $n=15$) in length and 29 ± 0.5 cm (mean $\pm$ SE, $n=15$) in diameter between the external perianth segments and 7.5 ± 0.4 cm (mean $\pm$ SE, $n=15$) in diameter between the internal perianth segments (Fig. 2H). That is, the visitors find an “entrance” of 7.5 cm to access and collect the floral rewards (Fig. 2J). The floral scent is sweet and intense (to human senses) and it is apparently produced by the white internal perianth segments. The anthers release the pollen grains through longitudinal slits after 6 p.m. The androecium has about 317-393 stamens that produce vast amounts of pollen grains that get stuck in the anther wall or fall down, accumulating on the internal surface of the tepals. The receptive stigma contains turgid and shiny 15-16 lobes away from each other. There is a temporary approach herkogamy in the flower due to the position of the stigma far from the stamens (Fig. 10K), which changes later (Fig. 10L).

The flowers remain open at 4 a.m. and then the stigma lobes start to lose their turgidity, becoming flaccid and dropping down. By the end of anthesis, the stigma lobes are in contact with the open anthers (Fig. 10L). Thus, the spatial difference between stigma and anthers lasts only about 8 h. At the sunrise, the tepals begin to move into the center of the flower, starting the closing movement, which lasts until 11 a.m. on cloudy and cooler days.

The nectar produced accumulates in the nectariferous chamber inside the floral tube (Fig. 2I, K) from flower opening to nectar collection, with a volume of $133 \pm 18 \mu\text{L}$ (mean $\pm$ SE, $n=8$) and a concentration of $28.3 \pm 0.8\%$ (mean $\pm$ SE, $n=8$). According to our analysis, nectar was produced regularly during anthesis, starting with $50 \mu\text{L}$ at 6 p.m. and reaching its peak at 11 p.m. ($160 \mu\text{L}$) and at 5 a.m. ($235 \mu\text{L}$) (Fig. 5). Interestingly, we noted the plant reabsorbed the nectar during flower senescence because the amount of nectar was about $110 \mu\text{L}$ at 9 a.m. (Fig. 9).

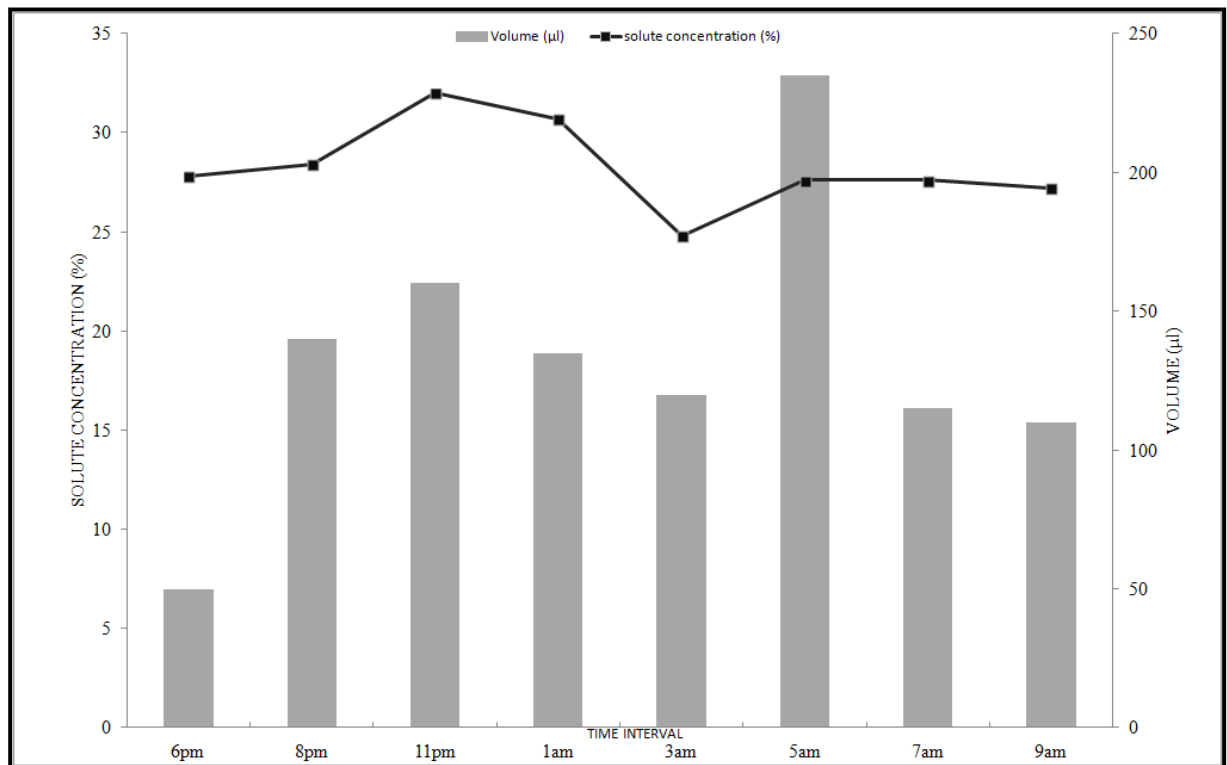


Figure 9. Nectar production stored in nectariferous chamber during anthesis of *Selenicereus setaceus* flower in São Thomé das Letras, Brazil. Nectar solute concentration (%) and volume (μL).

3.2 Floral visitors

We recorded six species visiting the flowers (Fig 10A-J; Table 1) during 90 h, 48 h at night – from 7 p.m. to 5 a.m. - and 42 h in the daytime – from 4 p.m. to 7 p.m., and from 5 a.m. to 11 a.m. The most frequent visitor and potential pollinator was the honey bee *Apis mellifera* Linnaeus, which visited the flowers throughout the observation period during diurnal anthesis (42 h), on average 3 ± 2 individuals (mean $\pm$ SE, $n=8$ flowers) per flower, with up to 23 honey bees visiting a single flower simultaneously (5-6 a.m.) (Fig. 10A-D; 11; 12).

Preanthesis started with few flowers around 4 p.m. (Fig. 7). At that time, the flowers had an opening of 1.5 – 2 cm, which was enough for the honey bees to enter the flowers and collect pollen grains from the open anthers (Fig. 10A-B).

As time went by, the opening in anthesis increased, as well as the number of honey bees entering the flowers. At that time, from 4 p.m. to 7 p.m., we observed 2 ± 0.9 individuals (mean $\pm$ SE, n=7 flowers) with visits by up to seven honey bees to the same flower (Fig. 10B; 11; 12).

A second bee, the stingless non-pollinator bee *Trigona spinipes* Fabricius (Fig. 10E; 11), was seen on the flower at the beginning of anthesis. Although the two bees competed for the same resource (pollen grains), *A. mellifera* dominated the area, not allowing *T. spinipes* to reach the stamens inside the flower, except once in every daytime observation period, in which, in the absence of *A. mellifera*, *T. spinipes* had access to the interior of the flower (Fig. 10E). At sunset, the honey bees stopped collecting pollen grains. At that time, around 6 p.m., the flowers were not fully open yet, and the stigma lobes were close to each other (Fig. 10K).

During the night, only one visit by a potential pollinator, the hawkmoth *Manduca rustica* Fabricius, was recorded at 7:30 p.m. (Fig. 10F; 11) in November 2019. The hawkmoth landed on the flower, crawled down among the stamens to get close to the floral tube entrance, access the nectar chamber, and collected the nectar with its long proboscis. The visit lasted about 25 s and, during the visit, the hawkmoth's body and wings touched the anthers and stigma and lots of pollen grains stuck on the ventral part of its body.

Another casual nighttime visitor was *Cyclocephala melanocephala* Fabricius, a thief beetle that was found walking on the internal surfaces of the perianth to eat the fallen pollen grains, and to copulate (Fig. 10G; 11). They may stay in the flower up to 2 days after anthesis and were not observed feeding on floral parts or reaching the anther and stigma.

At the beginning of dawn, between 5 and 6 a.m., *A. mellifera* resumed harvesting pollen grains (Fig. 10C, D; 11; 12). This is the period of most intense visitation, with 4 ± 2 individuals (mean $\pm$ SE, n=8 flowers), with visits by up to 23 honey bees to the same flower. The flowers still had a 4 cm ($\pm$ 1cm, SE) opening between the internal perianth segments.

Honey bees landed on the flowers and walked over the anthers and stigma lobes. With their first pair of legs, they collected large amounts of pollen grains from anthers that were exposed by their dehiscence; they also collected those pollen grains that fell and were accumulated directly on the adaxial surface of the tepals. They stored the pollen grains in their pollen baskets, located in the third pair of legs (Fig. 10A, D). In addition, lots of pollen grains got stuck on hairs surrounding the bee's body. The bees went through the stigma lobes several

times and could visit open flowers in the same plant, as they could visit open flowers in other plants nearby.

In all observed visits, *A. mellifera* bees were unable to reach the nectary. These bees have no morphological features that allow them to reach the nectar in the nectar chamber, so whenever the pollen resource is gone, the visits end, which happens around 10 a.m. (Fig. 11; 12). At this time, the perianth is withered and almost totally closed. No visits of *T. spinipes* were recorded during this time, in the morning.

The non-pollinator ant *Camponotus rufipes* Fabricius patrols the exterior of floral buds, flowers, and immature fruits, both at daytime and nighttime. The ants search for the nectar secreted by nectaries located at the areoles on the surface of the scales in the pericarpel and floral tube (Fig. 10I-J).

Visits of the native cockroach from the family Ectobiidae were observed on a perianth segment twice, entering and leaving the flowers in the morning (Fig. 10H). However, it did not collect any resource or have any relationship with other visitors (honey bees, in this case).

Table 1. Floral visitors recorded in *Selenicereus setaceus* flowers in São Thomé das Letras, Brazil.

SPECIES	PERIOD	RESOURCE
<i>Apis mellifera</i>	Daytime	Pollen
<i>Trigona spinipes</i>	Daytime	Pollen
<i>Manduca rustica</i>	Nocturnal	Nectar
<i>Cyclocephala melanocephala</i>	Nocturnal / Daytime	Pollen
<i>Camponotus rufipes</i>	Daytime /nocturnal	Nectar
Ectobiidae	Daytime	——

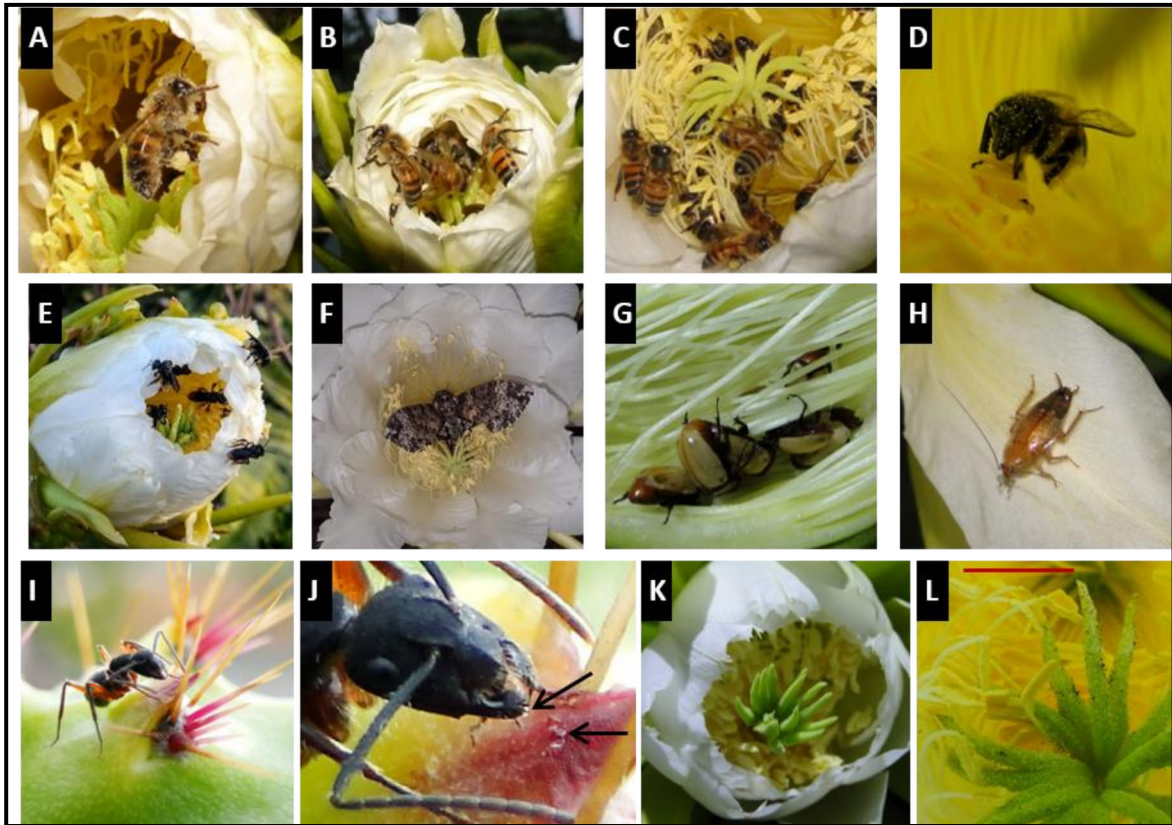


Figure 10. Floral visitors and stigma movement during anthesis of *Selenicereus setaceus* in São Thomé das Letras, Brazil. **A:** Flower at 5:51 p.m. – beginning of anthesis – *Apis mellifera* with pollen grains trapped in the hair with deposit and storage in the pollen basket located on the third pair of legs. **B:** Flower at 6:05 p.m. – sunset – with several *A. mellifera* bees inside the unopened flower. **C:** Highest number of *A. mellifera* bees inside the flower at 5:12 a.m. **D:** *Apis mellifera* collecting pollen grains inside the flower at 7:25 a.m. **E:** *Trigona spinipes* collecting pollen grains at the beginning of flower anthesis at 5:28 p.m. (picture by Erich Sattelmayer). **F:** *Manduca rustica* collecting nectar at 7:30 p.m. (picture by Adriana Rigueti). **G:** *Cyclocephala melanocephala* in postanthesis flowers – two days after. **H:** Cockroach from the family Ectobiidae on a perianth segment. **I-J:** *Camponotus rufipes* collecting nectar from a scale on the pericarpel. **K:** Stigma lobes at the beginning of anthesis at 6:11 p.m. **L:** Stigma lobes at the end of anthesis at 8:24 a.m. – note the lobes touching the anthers. Scale bar: 1 cm (L).

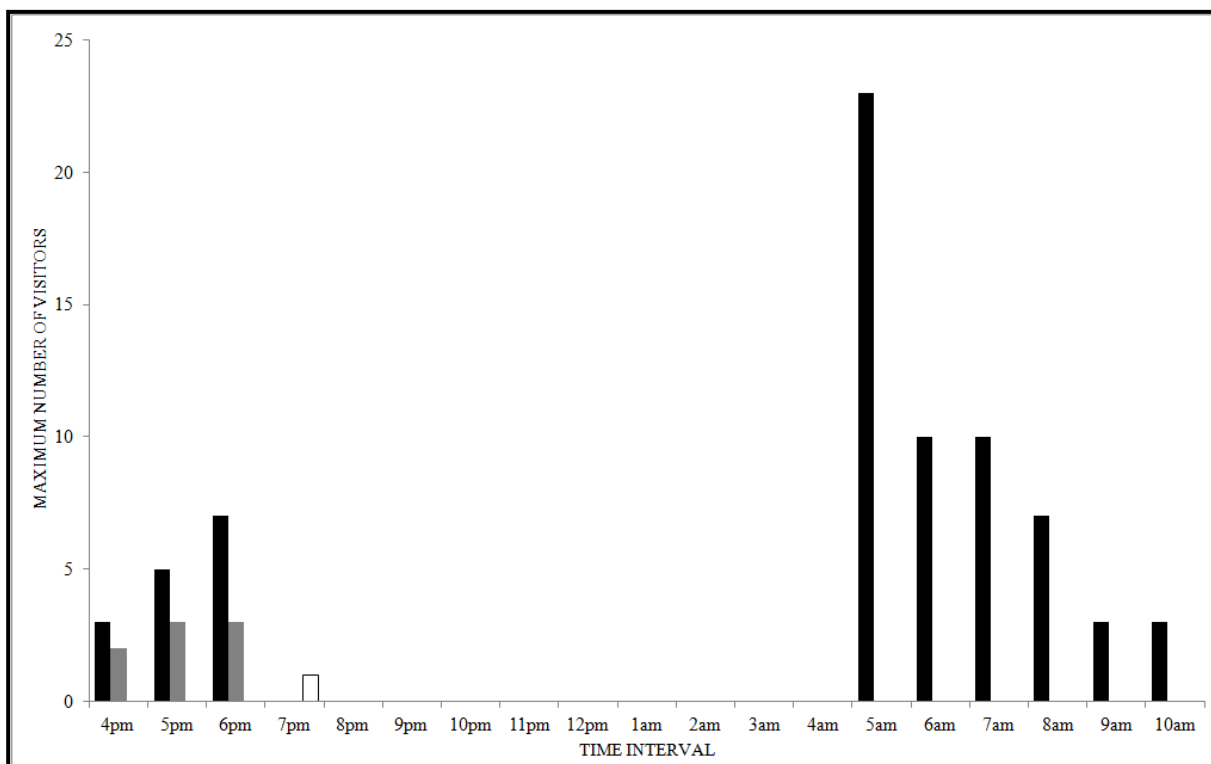


Figure 11. Maximum number of potential pollinator visits to *Selenicereus setaceus* in 90 hours of observations in São Thomé das Letras, Brazil. *Manduca rustica* (white bar), *Apis mellifera* (black bars), and *Trigona spinipes* (grey bars).

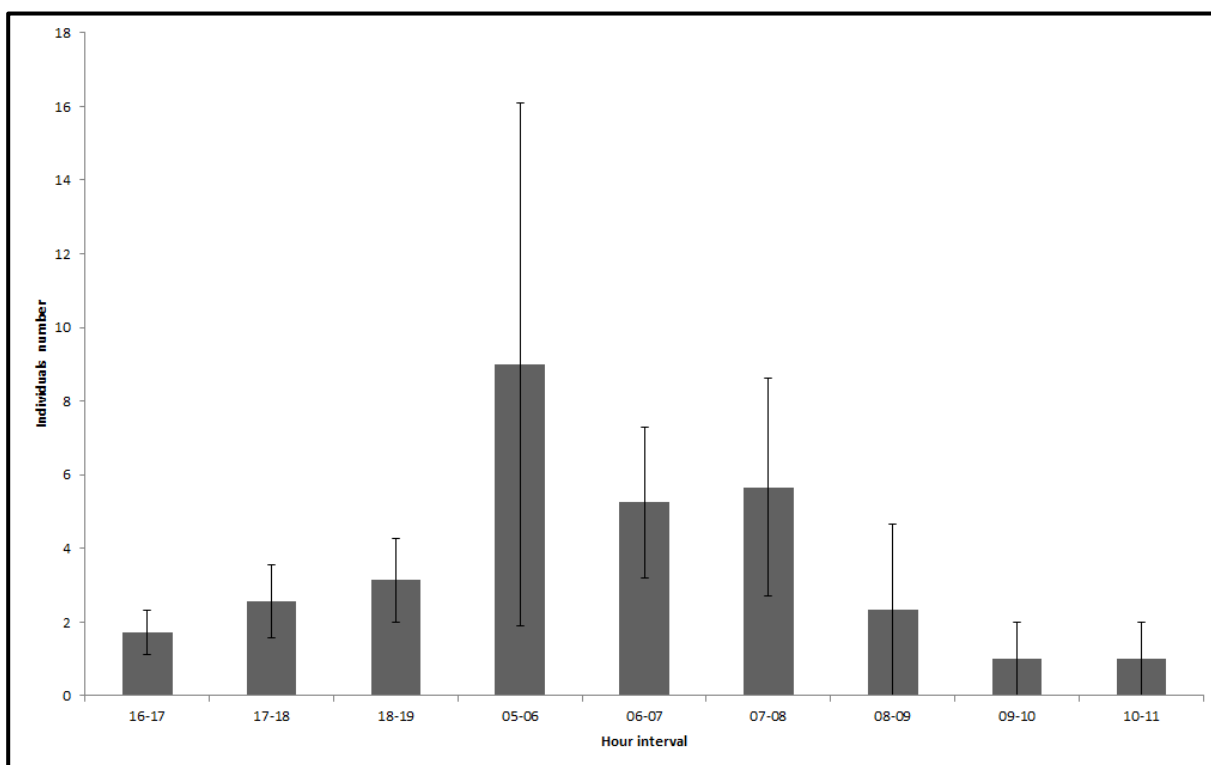


Figure 12. Maximum number of individuals (mean $\pm$ SE; $n=8$) of *Apis mellifera* in *Selenicereus setaceus* flowers at the same time per time interval (hours) in the 42 hours of diurnal observation.

3.3 Breeding system and visitor exclusion experiments

The spontaneous self-pollination yielded a 66.7% fruit set; the hand self-pollinated flowers resulted in a 100% fruit set; the hand cross-pollinated flowers had a 100% fruit set; and the control group (natural pollination) showed an 89.8% fruit set (Table 2) with statistically significant differences ($X^2=8,3$; $p=0.04$).

The self-incompatibility index (ISI) was 1 and the autogamy index (AI) was 0.66. That is, *S. setaceus* is self-compatible and fruit set occurs through self-pollination.

With respect to the average number of seeds per fruit in the different breeding systems, we observed less seed production in fruits from spontaneous self-pollination – 262 ± 29 (mean $\pm$ SE, $n=3$) and from hand self-pollination – 329 ± 22 (mean $\pm$ SE, $n=3$), and more seed production from hand cross-pollination – 587 ± 35 (mean $\pm$ SE, $n=3$) and from natural pollination (control groups) – 658 ± 50 (mean $\pm$ SE, $n=4$) (Table 2). The statistical analysis showed that seed production was significantly lower in both manual and spontaneous self-pollination treatments ($p < 0.008$) (Fig. 13; Table 2).

The treatments of temporal exclusion of floral visitors showed differences ($X^2=8,95$; $p=0.02$) (Table 2), the flowers exposed to daytime visitors (4 – 7 p.m., and 5 – 11 a.m.) had a 100% fruit set and the flowers exposed during the night (7 p.m. – 5 a.m.) had a 50% fruit set. In the treatments in which daytime exposure of the flowers was split into two, we had a 62.5% fruit set for those flowers exposed to visitors from 4 to 7 p.m.; and an 87.5% fruit set for those flowers exposed from 5 to 11 a.m. (Table 2).

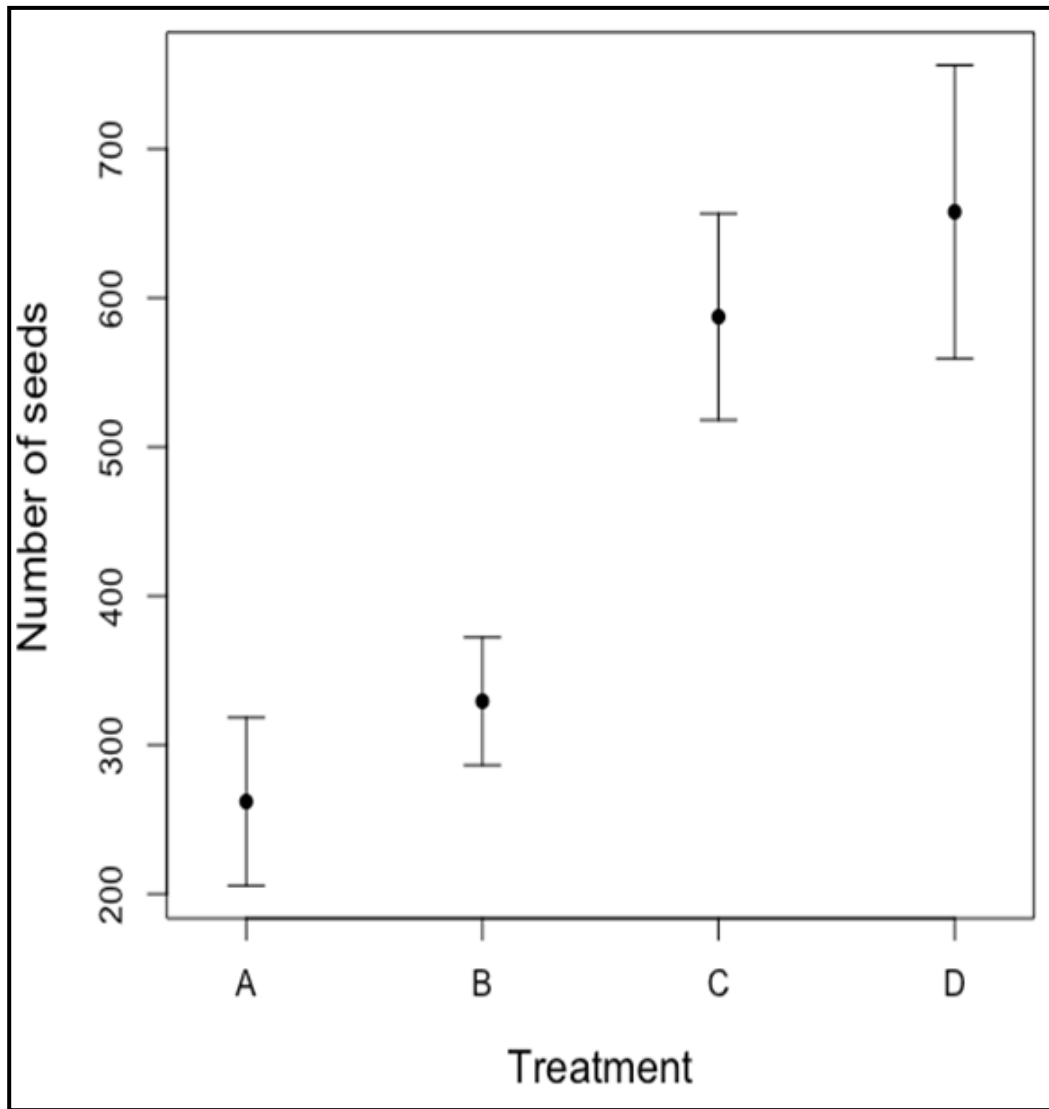


Figure 13. Mean and confidence interval (non-overlapping bars show statistical difference at 95% confidence interval) for number of seeds per fruit in different breeding system treatments of *Selenicereus setaceus* in São Thomé das Letras, Brazil. **A:** Spontaneous self-pollination; **B:** Hand self-pollination; **C:** Hand cross-pollination; **D:** Natural pollination.

Table 2. Fruit set (%) and number of seeds (mean $\pm$ SE) per treatment of *Selenicereus setaceus* in São Thomé das Letras, Brazil. The dashes indicate that it was not possible to collect mature fruits for seed counting.

	Diurnal pollination	Nocturnal pollination	Diurnal pollination (4pm-7pm)	Diurnal pollination (5am- 11am)	Spontaneous self-pollination	Hand self- pollination	Hand cross- pollination	Natural pollination
Fruit set (%)	100% (n=12)	50% (n=10)	62.5% (n=8)	87.5% (n=8)	66.7% (n=9)	100% (n=10)	100% (n = 10)	89.8% (n=118)
Seeds per fruit	—	—	—	—	^a 262 $\pm$ 29 (n=3)	^a 329 $\pm$ 22 (n=3)	^b 587 $\pm$ 35 (n = 3)	^b 658 $\pm$ 50 (n=4)

n = Number of flowers or fruits used for each treatment in this study. Values followed by diferente letters in the same line differ significantly ($P < 0,05$).

3.4 Pollen grain:ovule ratio

The flower of *S. setaceus* contained $521,690 \pm 62,520$ pollen grains (mean $\pm$ SE, $n=3$) and $2,763 \pm 217$ ovules (mean $\pm$ SE, $n=3$), thus presenting a P/O of 189:1. According to Cruden's (1977) classification, which relates P/O to the reproductive system and to the habitat, *S. setaceus* is a plant that occurs in disturbed environments and presents facultative autogamy.

4 DISCUSSION

Selenicereus setaceus has huge infundibuliform (funnel-shaped) white flowers, produces a large amount of nectar (stored in the nectar chamber at the base of a deep floral tube), and the flowers give off an intense sweet fragrance. This set of characteristics suggests pollination by Sphingidae (commonly known as hawkmoths or sphinx) (Aona *et al.* 2006; Ferreira *et al.* 2018; Faegri & Van Der Pijl 1979; Grant & Grant 1979; Rojas-Sandoval & Meléndez-Ackerman 2009; Ortega-Baes & Gorostiague 2013; Skogen *et al.* 2019). The long floral tube of *S. setaceus* ($12 \text{ cm} \pm 0.7 \text{ cm}$) plays an important role in restricting the access to the nectar chamber nectary and, therefore, only long-tongued moths are able to feed on it (Haber & Frankie 1989).

We recorded only one visit by the hawkmoth *Manduca rustica* in November 2019. This may be explained by the inverse relationship between moth activity and lower temperatures, as the number of active moths decreases significantly below 15°C , probably because they cannot “warm-up” and fly (Cruden *et al.* 1976). Thus, in the studied region, the populations of *S. setaceus* bloom from September to November, but in September and October, the average minimum temperature is 15.7°C , with several nights in which the temperature drops below 15°C .

°C because of the high altitude (1,300 m). On the other hand, in November, the temperatures are higher at night and the minimum temperature is 18.1 °C; nevertheless, we recorded only one visit by the hawkmoth (Fig. 2).

The prolonged dry season, which can last 5–6 months in the study area, is directly related to the life cycle of the Sphingidae, as shown in the Costa Rican seasonal forest, where adult hawkmoths were almost totally absent at the end of the dry season. About 2 weeks after the onset of the rainy season, the number of hawkmoth species and individuals suddenly increased (Haber & Frankie 1989). Hence, the low temperatures and rain that begin in October after 5–6 months of dry/cold season are some of the possible factors that might be influencing the scarcity of hawkmoths in the study area.

Selenicereus setaceus has an annual flowering/fruiting pattern that lasts for 5 months and its blooming period is synchronized with the beginning of the hotter and rainy season, as also observed for other *Selenicereus* species (Weiss *et al.* 1994; Ha *et al.* 2018; Junqueira *et al.* 2002; Muniz *et al.* 2019) and for the sphingophilous species *Echinopsis rhodotricha*, *Harrisia balansae*, and *Praecereus saxicola* in the Brazilian Chaco; a fact that guarantees resources for the maintenance of both anthophilous (nectar and pollen) and frugivorous fauna (Ferreira *et al.* 2018).

We found a high amount (133 µL) of diluted nectar (28% BRIX) produced by *S. setaceus*, which matches the flower preferences of sphinxes (Haber & Frankie 1989; Silva & Sazima 1995; Rojas-Sandoval & Melendez-Ackerman 2009; Ferreira *et al.* 2018). These findings are in disagreement with the observations made for *S. undatus* and *S. monacanthus*, grown in Mexico and Brazil, respectively, which do not produce nectar and whose only reward to the floral visitor are the pollen grains (Valiente-Banuet *et al.* 2007; Muniz *et al.* 2019). The absence of nectar production in *S. undatus* in this case, according to the authors, was due to the long use of this species as a crop by the Mexican people, producing artificially selected varieties so as not to depend on pollinators.

The hawkmoth *Manduca rustica* landed on the *S. setaceus* flower for about 25 s, crawled down among the stamens to get close to the floral tube entrance, accessed the nectar chamber nectary, and collected nectar with its long proboscis. This visit strategy occurs because of the floral morphology, with arrangement of the stamens (and stigmas) in the lower portion of the floral throat, which are considerably larger in this species and may therefore allow hawkmoths to enter the throat when visiting the flowers, as observed for *Manduca rustica*, *Agrius cingulatus*, and *M. sexta* upon visiting flowers of *Selenicereus costaricensis*, *Cereus peruvianus*, and *Harrisia balansae*, respectively (Haber & Frankie 1989; Silva &

Sazima 1995; Ferreira *et al.* 2018). In other plant species, without these morphological features, hawkmoths fly and hover above the flower, as observed for *Agrius cingulatus* visiting a flower of *Micranthocereus purpureus* (Aona *et al.* 2006) and *Manduca rustica* in *Praecereus saxicola* and *Echinopsis rhodothrica* (Ferreira *et al.* 2018). Sphinxes commonly visited flowers adapted for other pollinator groups, including bats, hummingbirds, bees, and small moths; and visits of hawkmoths to bat-pollinated flowers are more common and frequent than visits of bats to moth-pollinated flowers (Haber & Frankie 1989).

In *Selenicereus setaceus*, we found a large nectar volume between 8:00 p.m. and 1:00 a.m., with a peak at 11:00 p.m., which is in line with the more intense behavior of moths until 00:00 a.m. (Haber & Frankie 1989; Aona *et al.* 2006). This pattern was similar, with little variation in peak time, for other sphingophilous flowers, such as *S. costaricensis* (Haber & Frankie 1989), *Cipocereus minensis* (Martins *et al.* 2015), and *Harrisia portoricensis* (Rojas-Sandoval & Melendez-Ackerman 2009).

Selenicereus setaceus has nocturnal anthesis, but its flowers start to open around 4:00 p.m., 2 h before the sunset, with floral senescence about 5 h after the sunrise – 11:00 a.m. on cloudy and cooler days. A similar behavior was reported for *S. megalanthus*, *S. monacanthus*, *S. undatus*, and *S. costaricensis* (Valiente-Banuet *et al.* 2007; Muniz *et al.* 2019; Weiss *et al.* 1994). The variation in temperature explains 83% of the variation in the period during which the flower remained open during the day, as high temperatures usually induced flowers to close before sunrise, so diurnal bees were unable to visit *Lophocereus schottii* flowers in the Sonoran Desert (Holland & Fleming 2002).

The non-pollinator ant *Camponotus rufipes* found on the external surface of the stem and floral buds, and even on the flower, both during the day and night, was seeking the nectar secreted by the scales, on the areoles located on the pericarpel and floral tube surfaces. Nectar secretory structures, unrelated to pollination, are common in several epiphytic cacti of the Hylocereeae and Rhipsalideae tribes (Almeida *et al.* 2012; 2013) and in other species in the Cactaceae family (Chamberlain & Holland 2008; Mauseth *et al.* 2016). These nectaries are involved in a mutualistic ant-plant relationship, in which the ant protects plant tissues against herbivory and other damage, such as fungal infections, receiving nectar as a reward (Chamberlain & Holland 2008; Mauseth *et al.* 2016).

Fruit set among plants whose flowers were exclusively exposed to nocturnal visitors had a 50% pollination rate and, because of the lack of potential pollinator sphinxes, we believe that high capacity of self-pollination explains the 50% fruit set found in those flowers exposed at nighttime.

On the other hand, the flowers exposed to honey bee visits had a 100% fruit set. The bees were present daily throughout the daytime observation period (42 h) with their foraging behavior, collecting and storing the vast pollen resource that constitutes the main protein source for immature honey bees within the brood cell (Pinheiro *et al.* 2014), passing repeatedly over the anthers and the stigmas, thereby favoring mainly autogamy and geitonogamy when visiting flowers in the same plant or among neighboring flowers that may belong to the same plant (Weiss *et al.* 1994).

By decoding waggle dances, Visscher & Seeley (1982) showed that honey bees regularly forage several kilometers from the nest, but the most common distance was 600–800 m; but in Yorkshire, UK, the mean was 2–3 km and the circle enclosing 95% of the colony's foraging activity had a radius of 6 km (Beekman & Ratnieks 2000), which would allow *Apis mellifera* to visit all individuals of the *S. setaceus* population in the area of this study, eventually promoting cross-pollination, in addition to autogamy and geitonogamy.

The morning pollination made by *A. mellifera* has been reported for other pitahayas species, for example, in *S. undatus*, *S. monacanthus*, *S. megalanthus*, and *S. costaricensis* (Weiss *et al.* 1994; Valiente-Banuet *et al.* 2007; Muniz *et al.* 2019). However, short diurnal visits at floral closure produced a low fruit set, with more effective hand-pollination with higher fruit set and quality, except for *S. megalanthus*, which presented a high fruit set with natural bee pollination (Weiss *et al.* 1994). There are other cactus species with nocturnal anthesis that also extend their anthesis to receive daytime visits (Locatelli & Machado 1999; Silva & Sazima 1995; Fleming 2000; Rocha *et al.* 2007; Ortega-Baes *et al.* 2010; Ortega-Baes & Gorostiague 2013; Martins *et al.* 2020; Martins *et al.* 2015; Ferreira *et al.* 2018; Holland & Fleming 2002).

As with *S. setaceus*, the scarcity or lack of nocturnal visitors may have caused these species to become generalists, expanding the range of pollinators when plants keep their nocturnal flowers open and receptive for longer hours after sunrise. This time extension in anthesis may lead to seasonal variation in abundance, reliability, and competition among nocturnal visitors, given that diurnal pollinators (bees and birds) are more effective and more stable (Fleming 2000).

The pollination system of *S. setaceus* can be classified as ecologically generalist, as the plant is visited by potential nocturnal (hawkmoth) and diurnal (bees) pollinators that explore different resources (nectar or pollen) and flower regions (floral tube or stamens) (Ollerton *et al.* 2007). On the other hand, the flower is phenotypically specialized when it offers copious nectar production, stored in the nectar chamber nectary at the base of a long floral tube that

restricts visitation by long-tongued sphinxes; and it has a white perianth with nocturnal anthesis and a sweet and pleasant aroma (Ollerton *et al.* 2007).

Regarding the breeding system, *S. setaceus* is self-compatible and the fruit set occurs through spontaneous (66.7%) and forced self-pollination (100%) treatments. All the *S. setaceus* flowers analyzed ($n=15$) showed an interesting movement in the stigma lobes at the end of anthesis. After 4:00 a.m., they started to become flaccid and projected downward, even touching the anthers, getting in contact with the pollen grains. Because of that movement, approach herkogamy at the onset of anthesis did not last until the end of anthesis. Thus, herkogamy of the studied flowers of *S. setaceus* seems to be temporal and apparently explains the 66.7% fruit set in spontaneous self-pollination treatments.

As the population of *S. setaceus* is located on top of a mountain at about 1,300 m of altitude, we have a relevant and very common abiotic characteristic to consider, although it has not been tested: the flower may have been shaken by the wind, displacing the pollen grains deposited on the inner surface of the corolla and anthers, being then gathered by the stigma.

This hypothesis was proposed for *Harrisia portoricensis* occurring on an island where hand self-pollination experiments obtained a 47% fruit set. In the case of autogamy, no fruits were recorded and the presence of the moth, the only recorded floral visitor, is very rare; nonetheless, the species has a high fruit set. The wind could also be the explanation as to why pollination did not take place when flowers were bagged (i.e., autogamy treatment), as bags placed over the flowers limited flower movement considerably, which most likely prevented self-pollination from occurring (Rojas-Sandoval & Meléndez-Ackerman 2009).

Factors that may have contributed to self-compatibility in the study population include isolation due to the restricted occurrence of *S. setaceus* individuals in about 1 km² of a total traveled distance of 228 km²; scarcity of long-tongued hawkmoth species that could travel great distances and could facilitate long-distance pollen dispersal and reduce isolation, considering that hawkmoths have been documented to travel over great distances (30 km; Skogen *et al.* 2019; Haber & Frankie 1989; Linhart & Mendenhall 1977); and exotic bees as daytime visitors, promoting mainly autogamy and geitonogamy.

Although most of cacti owe their adaptive success to cross-fertilization, with consequent genetic diversity and heterozygosity, self-fertilization mechanisms have arisen with an adaptive advantage in association with the colonization of new habitats, particularly those that are remote from the main area of a species distribution (Stebbins 1970), especially

in cases when pollinators are scarce or unpredictable as a mechanism of reproductive assurance (Guerrero *et al.* 2019).

Nevertheless, the breeding system of the genus *Selenicereus* may be very flexible. For instance, *S. undatus* populations did not fruit through spontaneous self-pollination in Minas Gerais, Brazil (Menezes *et al.* 2015), and in Israel (Weiss *et al.* 1994), but in Mexico (Valient-Banuet *et al.* 2007) and in Ceará, Brazil (Muniz *et al.* 2019), a 100% fruit set was reported for this treatment. Similar inconsistencies occur concerning forced hand self-pollination in populations of *S. undatus*. Silva *et al.* (2011) and Ha *et al.* (2018) reported low fruit set ratios in plants studied in São Paulo, Brazil, and in Taiwan, but Pushpakumara *et al.* (2005), Weiss *et al.* (1994), and Valient-Banuet *et al.* (2007) found high fruit set ratios.

On the other hand, when we looked at seed production per fruit in *S. setaceus*, the differences in the fertilization efficiency of available ovules ($2,763 \pm 217$) were significant between self-pollination treatments and natural pollination. Self-pollination treatments had 100% and 66.7% fruit set for hand-pollination and spontaneous self-pollination, respectively, but the mean seed production per fruit and fertilization rate (%) were low (329 ± 22 ; 11% and 262 ± 29 ; 9%), while natural pollination (89.8% fruit set) had higher mean seed set and fertilization rate per fruit (658 ± 50 ; 23%).

The difference was significant between natural pollination and spontaneous self-pollination ($F=24.4$; $p=0.0002$) and between natural pollination and hand self-pollination ($F=24.4$; $p=0.0008$); showing that self-compatibility did not translate into effective fertilization of available ovules, as also demonstrated by natural pollination in *S. setaceus* (despite a low average fertilization of only 23% of the total number of ovules per flower).

The frequency of self-pollination in *Curatella Americana* in the absence of pollinators was strongly influenced by historical climatic instability and not by present-day pollinators; then historical instability in climate has favored autogamy, most likely as a reproductive insurance strategy facilitating colonization and population maintenance over time (Rech *et al.* 2021). A similar pattern could be occurring in the *Selenicereus setaceus* studied here, due to the low rates of ovule fertilization in the self-pollination treatments, because the absence of the pollinator in the area, probably caused by the environmental changes.

Nevertheless, studies on germination rates and seedling establishment would be central to evaluate the quality of the seeds produced and the offspring, as well as the potential of the seedlings to establish themselves in the environment. It would be very important to measure genetic diversity in *S. setaceus* populations in the area assessed by this study and to evaluate populations from other Brazilian regions as well.

5 CONCLUSION

Although *S. setaceus* flowers are phenotypically specialized and fit into the sphingophily syndrome, natural pollination by *Apis mellifera* occurs mainly by the extension of the floral anthesis and daytime visitation, given the scarcity of night visits by the hawkmoth. The studied population of *S. setaceus* is changing its pollination system, i.e., relying on self-pollination and bee pollination and presenting a generalist pollination system with different pollen transport mechanisms. Self-pollination and cross-pollination by honey bees, self-pollination and cross-pollination by hawkmoths, and spontaneous self-pollination may ensure the production of fruits and seeds. Self-pollination could be seen as a guarantee for the reproductive insurance and maintenance of the species in the studied area, as indicated by the low fertilization rate of the ovules, due to the local rarity of the hawkmoth.

6 REFERENCES

- Agostini K, Lopes AV, Machado IC. 2014. Recursos florais. In: Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC (Eds), *Biologia da polinização. Projeto Cultural*, Rio de Janeiro, BR: 129-150.
- Almeida OJG, Cota-Sánchez JH, & Paoli AAS. 2013. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereeae and Rhipsalidae (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 255-268.
- Alvarado MRM, Gómez Cruz MA, Rindermann RS. 2003. Pitahaya de México – producción y comercialización en el context internacional. In: Valez, F. *et al.* (editores). *Pitayas y Pitahayas*. Universidad Autónoma Chapingo, CIESTAAM. 175 p.
- Anderson EF. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland, Oregon, US: 777pp.
- Andrade RA, Lemos EGM, Martins ABG Paula RCP, Júnior JLP. 2008. Caracterização morfológica e química de frutos de rambutã. *Revista Brasileira de Fruticultura* 30 (4): 958-963.
- Aona LYS, Machado M, Pansarin ER, Castro CC, Zappi D, Amaral MCE. 2006. Pollination biology of three brazilian species of *Micranthocereus* Backeb. (Cereeae, Cactoideae) endemic to the “campos rupestres”. *Bradleya* 24: 39-52.
- Barthlott, W, Hunt, DR. 1993. Cactaceae. In: Kubitzki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants*. v.2. Springer-Verlag, Berlin: 161-197.
- Barthlott W, Kerstin K, Geffert JL et al. 2015. *Biogeography and biodiversity of cacti*. Schumannia 7, Bonn, GER: 215pp.
- Beekman M, Ratnieks W. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology* 14: 490-496.
- Calvente A, Zappi DC, Forest F, Lohmann, LG. 2011. Molecular phylogeny, evolution, and biogeography of south American epiphytic cacti. *International Journal of Plant Sciences* 172(7): 902-914.

- Cardoso WC, Calvente A, Almeida OJG, Sakuragui CM. 2019. Floral biology of cacti and ecological implications. In: Santos MR (Ed), Cacti ecology, conservation, uses and significance. Nova Science Publishers, New York, US: 57-78.
- Chamberlain SA, Holland JN. 2008. Density-mediated, context dependent consumer-resource interactions between ants and extrafloral nectar plants. *Ecology* 89: 1364–1374.
- Costa AC, Ramos JD, Menezes TP, Laredo RR, Duarte MH. 2017. Quality of Pitaia fruits submitted to field bagging. *Revista Brasileira de Fruticultura* 39: 1-5.
- Cruden, RW. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32–46.
- Cruden RW, Kinsman S, Stockhouse RE, Linhart YB. 1976. Pollination, fecundity, and the distribution of moth- flowered plants. *Biotropica* 8: 204-210.
- Cruz JAM, Rodriguez-Larramendi L, Ortiz-Pérez R, Fonseca-Flores MA, Herrera GR, Guevara-Hernandez F. 2015. Pitahaya (*Hylocereus* spp.) un recurso fitogenético con historia y futuro para el trópico seco mexicano. *Cultivos Tropicales* 36: 67-76.
- Eggl U, Giorgetta M. 2015. Flowering phenology and observations on the pollination biology of south american cacti. 2. *Cereus aethiops*. *Haseltonia* 21: 19–40.
- Elmarzugi NA, Cheah LK, Eid AM, Aziz A, Ariffin FD, Elmahjoubi A. 2016. Phytochemical Properties and Health Benefits of *Hylocereus undatus*. *Journal of Nanomedicine and Nanotechnology* 1: 1-10.
- Faegri K, Van Der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Paris, FR: 244 pp.
- Fernster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.
- Ferreira BHS, Souza CS, Fachardo ALS, Gomes AC, Sigrist, MR. 2020. Flowering and pollination ecology of *Cleistocactus baumannii* (Cactaceae) in the Brazilian Chaco: pollinator dependence and floral larceny. *Acta Botanica Brasilica* 34(1): 167-176.
- Ferreira BHS, Gomes AC, Souza CS, Fabri JR, Sigrist MR. 2018. Pollination and reproductive system of synchronopatric species of Cactaceae (Cactoideae) subject to

interspecific flow of pollen: an example of ecological adaptation in the Brazilian Chaco. *Plant Biology* 20: 101-112.

Fischer E, Araujo AC, Gonçalves F. 2014. Polinização por vertebrados. In: Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC. (Eds), *Biologia da polinização*. Projeto Cultural, Rio de Janeiro, BR: 311-326.

Fleming TH. 2000. Pollination of Cacti in the Sonoran Desert: When closely related species vie for scarce resources, necessity is the mother of some pretty unusual evolutionary inventions. *American Scientist* 88: 432-439.

Fleming TH, Geiselman C, Kress WJ. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104: 1017-1043.

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>. Accessed in: 18 april 2022.

Goettsch B, Hilton-Taylor C, Cruz-Pinón G, *et al.* 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 15142.

Gonzaga DR, Peixoto AL, Menini-Neto L. 2019. Patterns of richness and distribution of Cactaceae in the Serra da Mantiqueira, Southeast Brazil, and implications for its conservation. *Acta Botanica Brasilica* 33: 1-9.

Grant V, Grant KA. 1979. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133: 29–37.

Guerrero PC, Antinao CA, Vergara-Merino B, Villagra CA, Carvalho GO. 2019. Bees may crive the reproduction of four sympatric cacti in a vanishing coastal mediterranean-type ecosystem. *PeerJ* 7:e7865 doi:10.7717/peerj.7865.

Ha TD, Oanh LT, Yen CR. 2018. Flowering Phenology and Mating System of a red skin pitaya (*Hylocereus* spp.) germplasm collection in Taiwan. *Asian Journal of Advances in Agricultural Research* 7: 1-8.

Haber WA, Frankie G W. 1989. A tropical community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155–172.

Hernández-Hernández, T, Hernández, HM, De-Nova, JA, Puente, R, Eguiarte, LE, Magallón, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44–61.

- Holland NJ, Fleming TH. 2002. Co-pollinators and specialization in the pollinating seed-consumer mutualism between senita cacti and senita moths. *Oecologia*, 133: 534–540.
- Hunt D. 2017. *Selenicereus*. *Cactaceae Systematics Initiatives* 36: 29–36.
- Hunt D, Taylor N, Charles G. 2006. *The New Cactus Lexicon*. DH books, Milborne Port, UK: 373 pp.
- IBGE. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira: Manuais técnicos em geociências número 1. Rio de Janeiro.
- Ihaka R, Gentleman R, 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comp. Graph. Stat.* 5 (3): 299–314.
- INMET. Instituto Nacional de Meteorologia. 2019. < <http://www.inmet.gov.br> >. Accessed in: 23 October 2019.
- Johansen DA. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York: 523pp.
- Junqueira KP, Faleiro FG, Junqueira NTV, Bellon G, Lima CA, Souza LS. 2010. Diversidade genética de pitayas nativas do Cerrado com base em marcadores RAPD. *Revista Brasileira de Fruticultura* 32: 819-824.
- Junqueira KP, Junqueira NTV, Ramos JD, Pereira, AV. 2002. Informações preliminares sobre uma espécie de pitaya do Cerrado. Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, BR: 18p.
- Korotkova N, Borsch T, Arias S. 2017. A phylogenetic framework for the Hylocereeae (Cactaceae) and implications for the circumscription of the genera. *Phytotaxa* 327: 1-46.
- Le Bellec F, Vaillant F, Imbert E. 2006. Pitahaya (*Hylocereus* ssp.) a new fruit crop, a market with future. *Fruits* 61: 237-250.
- Lehner PN. 1979. *Handbook of ethological methods*. Garland STPM Press, New York, US: 403 pp.
- Lichtenzweig J, Abbo S, Nerd A, Tel-Zur N, Mizrahi Y. 2000. Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *American Journal of Botany* 87: 1058–1065.
- Lima CA, Faleiro FG, Junqueira NTV, Cohen KO, Guimarães TG. 2013a. Características físico-químicas, polifenóis e flavonoides amarelos em frutos de espécies de pitaias comerciais e nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fruticultura* 35: 565-570.

- Lima CA, Faleiro FG, Junqueira NTV. 2013b. Diversidade genética intra e interespecífica de pitaya com base nos frutos. *Revista Brasileira de Fruticultura* 35: 1066-1072.
- Lloyd DG. 1972. Breeding systems in *Cotula* L. (Vompositae, Anthemidae). *New Phytologist* 71: 1181-1194.
- Linhart YS, Mendenhall JA. 1977. Pollen dispersal by hawkmoth in *Lindenia rivalis* Benth. population in Beliza. *Biotropica* 9: 143.
- Locatelli E, Machado ICS. 1999 Floral biology of *Cereus fernambucensis*: a sphingophilous cactus of resting. *Bradleya* 17: 86-94.
- Lopes RFM., Freitas VLO, Barbosa PMM. 2013. Estrutura do componente arbóreo em áreas de cerrado no município de São Tomé Das Letras, MG. *Revista Árvore* 37(5): 801-813.
- Mandujano MC, Carrillo-Angeles I, Martínez-Peralta C, Golubov J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. In: K.G. Ramawat (ed.), *Desert Plants*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 197-230.
- Marques VB, Moreira RA, Ramos JD, Araújo NA, Silva FOR. 2011. Fenologia reprodutiva de pitaia vermelha no município de Lavras, MG. *Ciência Rural* 41: 984-987.
- Martins C, Oliveira R, Aguiar LMS, Antonini Y. 2020. Pollination biology of the endangered columnar cactus *Cipocereus crassisepalus*: a case of close relationship between plant and pollinator. *Acta Botanica Brasilica* 34: 177-184.
- Martins C, Oliveira R, Mendonça Filho C, Lopes LT, Silveira RA, Silva JAP, Aguiar LMS, Antonini Y. 2015. Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae)—A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah. *Flora* 218:62-67.
- Mauseth JD, Rebmman JP, Machado SR. 2016. Extrafloral nectaries in cacti. *Cactus and Succulent Journal* 88: 156-171.
- Menezes TP, Ramos JD, Bruzi AT, Costa AC, Ramos PS. 2015. Autopolinização e qualidade de fruto em pitaia vermelha (*Hylocereus undatus*). *Magistra* 27: 386-393.
- Mizrahi Y, Mouyal J, Nerd A, Sitrit Y. 2004. Metaxenia in the Vine Cacti *Hylocereus polyrhizus* and *Selenicereus* spp. *Annals of Botany* 93: 469-472.
- Muniz JPO, Bomfim IGA, Corrêa MCM, Freitas BM. 2019. Floral biology, pollination requirements and behavior of floral visitors in two species of pitaya. *Revista Ciência Agronômica* 50: 640-649.

- Ness JH. 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* 113: 506–514.
- Oliveira R, Duarte JA, Rech AR, Avila RS. 2014. Polinização por lepidopteros. In: Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC. (Eds), *Biologia da polinização*. Projeto Cultural, Rio de Janeiro, BR: 235-258.
- Ollerton J, Killick A, Lamborn E., Watts S., Whiston M. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon* 56: 717–728.
- Ollerton J, Alarcón R, Waser NM, Price MV, Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter CI, Rotenberry J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103(9):1471-80.
- Ortega-Baes P, Gorostiague P. 2013. Extremely reduced sexual reproduction in the clonal cactus *Echinopsis thelegona*. *Plant Syst Evol* 299: 785-791.
- Ortega-Baes P, Saravia M, Suhring S, Godínez-Alvarez H, Zamar M. 2010. Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (cactaceae): the role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant Biology* 13: 33–40.
- Pimienta-Barrios E, Castillo RF. 2002. Reproductive biology. In: Nobel PS. (Ed), *Cacti, Biology and uses*. University of California Press, London, UK: 75-90.
- Pinheiro M, Gaganone MC, Nunes CEP, Sigrist MR, Santos IA. 2014. Polinização por abelhas. In Rech, A.R *et al.* (orgs). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro, Projeto Cultural. 527 p.
- Pushpakumara DNG, Gunasena HPM, Karyawasam M. 2005. Flowering and fruiting phenology, pollination vectors and breeding system of dragon fruit (*Hylocereus* spp.) Sri Lankan Journal of Agricultural Sciences 42: 81-91.
- Radaeski JN, Bauermann SG. 2016. Avaliação da produção polínica de *Bromus catharticus* Vahl e *Guadua trinii* (Nees) Nees ex Rupr. (Poaceae) para a interpretação de dados fósseis. *Biotemas* 29 (4): 9-18.
- Rech AR, Ollerton j, Dalsgaard B, Jorge LR, Sandel B, Svenning J, Baronio GJ, Sazima M. 2021. Population-level plant pollination mode is influenced by Quaternary climate and pollinators. *Biotropica* 53: 632–642.

- Rocha EA, Machado IC, Zappi DC. 2007. Floral biology of *Pilocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya* 25: 129-144.
- Rojas-Sandoval J, Melendez-Ackerman E. 2009. Pollination biology of *Harrisia portoricensis* (Cactaceae), an endangered Caribbean species. *American Journal of Botany* 96: 2270–2278.
- Ruffner GA, Clark WD. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): Composition and its importance to ants. *American Journal of Botany* 73: 185–189.
- Sazima M, Buzato S, Sazima I. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany* 83: 705-712.
- Schlumpberger BO. 2012. A survey on pollination modes in cacti and a potential key innovation. In: Patiny S. (ed.), *Evolution of plant pollinator relationships*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 301-319.
- Shorthouse, DP. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. Disponível em: <https://www.simplemappr.net> . Acessado em 10 de outubro de 2019.
- Silva ACC, Martins ABG, Cavallari LL. 2011. Qualidade de frutos de pitaya em função da época de polinização, da fonte de pólen e da coloração da cobertura. *Revista Brasileira de Fruticultura* 33: 1162-1168.
- Silva DF, Pio R, Nogueira PV, Silva PAO, Figueiredo AL. 2017. Pollen viability and quantification of pollen grains in species of *Physalis*. *Revista Ciência Agronômica* 48 (2): 365-373.
- Silva WR, Sazima M. 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190: 339–343.
- Simão E, Socolowski F, Takaki M. 2007. The epiphytic cactaceae *Hylocereus setaceus* (Salm-Dick ex DC.) Ralf Bauer seed germination is controlled by light and temperature. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50: 655-662.
- Simão E, Takaki M, Cardoso VJM. 2010. Germination response of *Hylocereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Ralf Bauer (Cactaceae) seeds to temperature and reduced water potentials. *Brazilian Journal of Biology* 70: 135-144.

- Skogen KA, Overson RP, Hilpman ET, Fant JB. 2019. Hawkmoth pollination facilitates long-distance pollen dispersal and reduces isolation across a gradient of land-use change. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 104: 495-511.
- SPECIESLINK. 2021. < <https://specieslink.net/search/> > Accessed in: 07 mar. 2021.
- Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307–326.
- Taylor NP, Zappi D. 2004. *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanical Gardens, Kew, London, UK: 499 pp.
- Tel-Zur N. 2013. Pitahayas: introduction, agrotechniques, and breeding. *Acta Horticulturae* 995: 109-115.
- Vaillant F, Perez A, Davila I, Dornier M, Reynes M. 2015. Colorant and antioxidant properties of red-purple pitahaya (*Hylocereus* sp.). *Fruits* 60: 3-12.
- Valiente-Banuet A, Gally RS, Arizmendi MC, Casas A. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 68: 1-8.
- Visscher PK, Seeley TD. 1982. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* 63: 1790–1801.
- Wallace RS, Gibson AC. 2002. Evolution and systematic. In: Nobel PS. (Ed), *Cacti, Biology and uses*. University of California Press, London, UK: 1-21p.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Weiss J, Nerd A, Mizrahi Y. 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. *HortScience* 29: 1487–1492.
- Zapata TR, Arroyo MTK. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th ed., Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ., 944 pp.

Capítulo 4

Considerações finais

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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