

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

A DIVERSIDADE DE ESTRATÉGIAS DE BIOLOGIA REPRODUTIVA E
POLINIZAÇÃO DOS GÊNEROS *Parodia* Speg. E *Gymnocalycium* Pfeiff. ex Mittler
(CACTACEAE)

Autor: Rafael Becker

Orientador: Dr. Rodrigo Bustos Singer

Coorientadora: Dr^a. Rosana Farias Singer

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Botânica.

Porto Alegre, RS

2024

RAFAEL BECKER

A DIVERSIDADE DE ESTRATÉGIAS DE BIOLOGIA REPRODUTIVA E
POLINIZAÇÃO DOS GÊNEROS *Parodia* Speg. E *Gymnocalycium* Pfeiff. ex Mittler
(CACTACEAE)

Tese apresentada ao Programa de Pós-
graduação em Botânica da Universidade
Federal do Rio Grande do Sul, como
requisito parcial para obtenção do título
de Doutor em Botânica.

Banca examinadora:

Dr. Rodrigo Bustos Singer (orientador)

Dr^a. Caroline Turchetto

Dr. Clemens Peter Schlindwein

Dr. Matias Köhler

Porto Alegre, RS

2024

AGRADECIMENTOS

Primeiramente e acima de tudo, dedico essa tese aos meus pais, Carlos Roberto Becker e Susete Alves Becker, pelo apoio incondicional e por não terem permitido eu desistir do doutorado quando a bolsa foi cortada.

Obrigado aos meus orientadores Rodrigo Bustos Singer e Rosana Farias Singer, por toda a parceria, suporte intelectual e apoio nas saídas de campo, principalmente na primeira metade do doutorado.

Obrigado à equipe do Banco de Sementes do Jardim Botânico de Porto Alegre, Josy Matos, Ricardo Aranha, Leandro Dal Ri, Leandro Pacheco e Mariano Pairet, pelo suporte técnico nas saídas de campo e pelo convívio.

Obrigado ao destino por ter juntado no Lab 107 uma equipe tão extraordinária como a que se formou nos últimos anos. Obrigado Fernando Harold Calderón Quispe, Júlia Brandalise, Jéssica Moura e Renan Pittella, pela amizade, companheirismo e apoio diário.

Obrigado aos meus eternos irmãos, André Vinícius Bazzan Klen, Carlos Henrique Pereira Rocha Júnior e Guilherme Lanferdini Alves, pelo apoio e conversas naquela fase. Vocês têm muito peso na conclusão dessa tese.

Obrigado à Letícia Naitzel, cujo apoio e participação em campo durante a maior parte dessa jornada foi fundamental para a conclusão da tese.

Obrigado ao Dr. Diego Gurvich pela amizade, hospitalidade e colaboração nas saídas de campo na Argentina.

Agradeço à coordenação e aos professores do PPG Botânica da UFRGS que de alguma forma me auxiliaram seja com conselhos ou apoio intelectual.

Agradeço ao SISBIO pela autorização de coleta e à coordenação do Parque Estadual do Tainhas pela autorização de pesquisa nas dependências da unidade de conservação.

Agradeço à CAPES pelo fornecimento da bolsa de doutorado durante os anos de 2022 e 2023, além de fomentos para saída de campo e participação em congressos.

RESUMO

A América do Sul é uma região de grande endemismo de cactáceas globosas, principalmente na região temperada do continente. No sul do Brasil e no noroeste da Argentina, destacam-se respectivamente os gêneros *Parodia* e *Gymnocalycium*. Esses gêneros possuem um alto grau de ameaça de extinção, devido à fragmentação de habitat natural e coleta ilegal de espécimes na natureza. A presente tese trabalhou com cinco espécies do gênero *Parodia* (*P. haselbergii*, *P. graessneri*, *P. linkii*, *P. ottonis* e *P. rechensis*), no sul do Brasil, e uma espécie do gênero *Gymnocalycium* (*G. bruchii*), na região de Córdoba (Argentina), com o objetivo de aprofundar o conhecimento sobre a biologia reprodutiva e a polinização dessas espécies. Para o gênero *Parodia*, foram realizados testes de sistema reprodutivo, isolando as flores e submetendo-as aos tratamentos de polinização manual cruzada, autopolinização manual, autopolinização espontânea e polinização natural. Testes de germinação foram realizados para identificar o perfil germinativo dessas plantas. Os polinizadores foram identificados e foram mensuradas suas frequências de visitas, bem como a caracterização da conduta durante a interação. Para *G. bruchii*, foi analisada a conduta dos polinizadores envolvidos em um sistema de flores dioicas. Como resultados, foi descrito o sistema auto compatível em quatro espécies: *P. haselbergii* e *P. graessneri* como polinizador-dependentes; e *P. linkii* e *P. ottonis* como polinizador-independentes. O sistema autoincompatível foi observado em *P. rechensis*, que também demonstrou reprodução por brotação acentuada em indivíduos expostos ao sol pleno. Além disso, a polinização especializada foi observada em *P. haselbergii* (beija-flores) e *P. graessneri* (abelha *Augochlora*), enquanto as outras três espécies são melitófilas generalistas. Flores protogínicas foram identificadas em *P. haselbergii* e *P. graessneri*, sendo o primeiro registro dessa estratégia reprodutiva em cactáceas. Em *G. bruchii*, os polinizadores efetivos identificados foram coleópteros do gênero *Astylus* (Melyridae) que utilizavam as flores principalmente como local para cópula. As espécies demonstraram estratégias reprodutivas distintas e que podem estar por trás de mecanismos de especiação, além de explicar os padrões de distribuição geográficas dessas plantas. O entendimento da reprodução de espécies ameaçadas pode ajudar na tomada de decisões para a conservação de populações, que já sofrem com impactos ambientais ou de coleta ilegal excessiva, e planejamentos de reprodução e multiplicação das espécies para conservação *in-situ* e *ex-situ*.

PALAVRAS-CHAVE: cantarofilia; melitofilia; ornitofilia; protoginia; sistema de compatibilidade.

ABSTRACT

South America is a region of great endemism of globose cacti, mainly in the temperate region of the continent. In southern Brazil and northwestern Argentina, the genera *Parodia* and *Gymnocalycium* stand out respectively. These genera have a high degree of threat of extinction, due to the fragmentation of natural habitat and illegal collection of specimens in the wild. The present thesis worked with five species of the genus *Parodia* (*P. haselbergii*, *P. graessneri*, *P. linkii*, *P. ottonis* and *P. rechensis*), in southern Brazil, and one species of the genus *Gymnocalycium* (*G. bruchii*), in region of Córdoba (Argentina), with the aim of deepening knowledge about the reproductive biology and pollination of these species. For the genus *Parodia*, reproductive system tests were carried out, isolating the flowers and subjecting them to manual cross-pollination, manual self-pollination, spontaneous self-pollination and natural pollination treatments. Germination tests were carried out to identify the germination profile of these plants. Pollinators were identified and their frequency of visits was measured, as well as the characterization of their behavior during the interaction. For *G. bruchii*, the behavior of pollinators involved in a dioecious flower system was analyzed. As results, the self-compatible system was described in four species: *P. haselbergii* and *P. graessneri* as pollinator-dependent; and *P. linkii* and *P. ottonis* as independent pollinators. The self-incompatible system was observed in *P. rechensis*, which also demonstrated reproduction by enhanced budding in individuals exposed to full sun. Furthermore, specialized pollination was observed in *P. haselbergii* (hummingbirds) and *P. graessneri* (Augochlora bee), while the other three species are generalist melittophiles. Protogynous flowers were identified in *P. haselbergii* and *P. graessneri*, being the first record of this reproductive strategy in cacti. In *G. bruchii*, the effective pollinators identified were coleopterans of the genus *Astylus* (Melyridae) that used the flowers mainly as a place for copulation. The species demonstrated distinct reproductive strategies that may be behind speciation mechanisms, in addition to explaining the geographic distribution patterns of these plants. Understanding the reproduction of threatened species can help in making decisions for the conservation of populations, which already suffer from environmental impacts or excessive illegal collection, and planning for the reproduction and multiplication of species for in-situ and ex-situ conservation.

KEY WORDS: breeding system; cantarophily; melittophily; ornithophily; protogyny.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	8
<i>Cactaceae – Características gerais e distribuição</i>	8
<i>O gênero Parodia – Diversidade e taxonomia</i>	10
<i>O gênero Gymnocalycium – Diversidade e taxonomia</i>	15
<i>Biologia reprodutiva e polinização em Cactaceae</i>	16
<i>Desafios para a conservação</i>	18
<i>Justificativa e objetivos da tese</i>	24
<i>Referências</i>	26
CAPÍTULO 1: Reproductive biology as a tool to elucidate taxonomic delimitation: How different two highly specialized subspecies of <i>Parodia haselbergii</i> (Haage ex Rümpler) Brandt (Cactaceae) can be?	32
1.1 Abstract.....	32
1.2 Introduction.....	33
1.3 Methods	34
1.4 Results	38
1.5 Discussion.....	44
1.7 References.....	52
CAPÍTULO 2: Mecanismo de autopolinização espontânea e polinização generalista de <i>Parodia ottonis</i> (Lehm.) N.P. Taylor e <i>Parodia linkii</i> (Lehm.) R.Kiesling (Cactaceae)	57
2.1 Resumo	57
2.2 Introdução.....	58
2.3 Métodos	60
2.4 Resultados.....	62
2.5 Discussão	67
2.6 Considerações finais.....	70
2.7 Referências	71
CAPÍTULO 3: Biologia reprodutiva e polinização de <i>Parodia rechensis</i> (Buining) F.H.Brandt. (Cactaceae), uma espécie criticamente ameaçada de extinção	74
3.1 Resumo	74
3.2 Introdução.....	74
3.3 Métodos	77
3.4 Resultados.....	78
3.5 Discussão	82

3.6 Considerações finais.....	85
3.7 Referências	86
CAPÍTULO 4: Casa, comida e sexo: a relação entre <i>Gymnocalycium bruchii</i> (Speg.) Hosseus (Cactaceae) e <i>Astylus sp.</i> (Coleoptera).....	88
4.1 Resumo.....	88
4.2 Introdução.....	88
4.3 Métodos	90
4.4 Resultados.....	91
4.5 Discussão.....	93
4.6 Considerações finais.....	95
4.7 Referências	96
CONCLUSÃO GERAL	100
ANEXOS	102

INTRODUÇÃO GERAL

Cactaceae – Características gerais e distribuição

Cactaceae Juss. compreende mais de 1851 espécies distribuídas em 150 gêneros e possui uma distribuição exclusiva nas Américas (Korotkova *et al.*, 2021). Apesar dos principais centros de diversidade do grupo serem ambientes áridos e semiáridos, as cactáceas possuem ocorrência em diversas formações, como florestas tropicais, campos rupestres e costões rochosos. As espécies podem ser encontradas desde o sul do Canadá até o extremo sul da Patagônia. O único registro de ocorrência natural fora do continente americano é de *Rhipsalis baccifera* (J. S. Muel) Stern, uma planta epífita que pode ser encontrada na África e em Madagascar (Barthlott & Taylor, 1995), possivelmente derivada de uma dispersão secundária recente mediada por aves ou ação humana (Korotkova *et al.*, 2011; Cota-Sánchez & Bomfim-Patricio, 2009). Entretanto, outras ocorrências de caráter exótico-invasor já foram registradas em diversas regiões do mundo, com destaque para os Alpes, a costa do Mar Mediterrâneo, a África do Sul, o Oriente Médio e a Austrália (Paterson *et al.*, 2021; Novoa *et al.*, 2016; Zimmermann *et al.*, 2009).

As principais características que identificam uma espécie como pertencente ao grupo das cactáceas estão relacionadas às adaptações morfológicas e fisiológicas para a otimização do uso da água. Assim, a grande maioria das espécies apresentam os caules suculentos e clorofilados, as folhas modificadas em espinhos (uma forma de reduzir a área de transpiração do limbo foliar) e o metabolismo CAM (Carneiro *et al.*, 2016). As raízes são pivotantes no início do desenvolvimento das plantas, mas podem se especializar para formas fasciculadas, tuberosas ou grampiformes conforme o hábito e necessidade da espécie. Por exemplo, alguns grupos são exclusivamente epífitos ou rupícolas, hábitos esses que possuem formas mais especializadas de raízes que não sejam pivotantes e que são mais eficientes na absorção de água (Dubrovsky & North, 2002).

Entretanto todas essas características podem ser observadas em outras famílias botânicas, como Apocynaceae, Euphorbiaceae e Asteraceae, onde gêneros de grande importância comercial e ornamental como *Stapelia* L., *Euphorbia* L. e *Sedum* L., são comumente confundidos com cactáceas por possuírem uma evidente convergência evolutiva de caracteres vegetativos. Para tanto, os cactos podem ser facilmente diferenciados das demais famílias por apresentarem estruturas chamadas aréolas, que são

meristemas modificados espalhados pelo caule da planta (em algumas espécies pode ocorrer também no hipanto das flores), de onde partem os novos cladódios (ramos do caule), os espinhos (ou folhas) e eventualmente as flores. As aréolas apresentam morfologias distintas, tendo assim um forte valor taxonômico na determinação de grupos ou espécies (Carneiro *et al.*, 2016). Outra característica encontrada apenas em Cactaceae é o cefálio, uma região meristemática com alta produção de lanosidade na qual concentram-se as flores. Essa estrutura tem função de proteção das flores, e há evidências de que o cefálio está ligado às adaptações de atratividade de polinizadores de maior porte, como morcegos e aves (Gorelick, 2016; Simon *et al.*, 2023). Contudo o cefálio é observado principalmente em espécies colunares arborescentes, e também nos gêneros globosos *Parodia* Speg. (apenas o grupo *Wigginsia sensu* Hunt *et al.*, 2006), *Melocactus* Link & Otto e *Discocactus* Pfeiff. (Gorelick, 2016).

A família é dividida em cinco subfamílias distintas: Leuenbergerioideae (composto apenas pelo gênero *Leuenbergeria* Lodé); Pereskioideae (composto apenas pelo gênero *Pereskia* Mill.); Opuntioideae (composto por 15 gêneros e aproximadamente 250 espécies); Maihuenioideae (composto apenas pelo gênero *Maihuenia* Weber); e Cactoideae (composto por mais de 100 gêneros e 1100 espécies) (Stevens, 2001). Tanto Leuenbergerioideae quanto Pereskioideae compreendem cactos com características plesiomórficas dentro da família, como folhas verdadeiras, caules não clorofilados (exceto pela porção terminal dos caules jovens) e metabolismo C3. O gênero *Leuenbergeria* ocorre predominantemente nos países caribenhos, enquanto que *Pereskia* ocorre exclusivamente na América do Sul. Em Opuntioideae, as espécies geralmente apresentam o caule clorofilado aplanado, além de possuírem gloquídios (estruturas de origem epitelial). O gênero *Maihuenia*, contando apenas com duas espécies, ocorre exclusivamente na Patagônia e apresenta folhas suculentas reduzidas. Por fim, a subfamília Cactoideae, que compreende 80 % das espécies de cactos, apresenta um alta diversidade de hábitos, podendo ser epífitos, globosos e arborescentes, e de dimensões que variam entre 1 cm de diâmetro, até os colunares que superam os 15 m de altura (Anderson, 2001; Carneiro *et al.*, 2016; Hunt *et al.*, 2006).

Os principais centros de diversidade de cactos são, em ordem de importância, a região do sul dos Estados Unidos e o México; a região central da Cordilheira dos Andes, com destaque para o Peru e Bolívia; o leste brasileiro (com grande destaque para os campos rupestres da região da Serra do Espinhaço); e a região do Pampa no extremo sul

do Brasil e Uruguai como um todo (Anderson, 2001). No Brasil, atualmente há registro de ocorrência de 489 espécies distribuídas em 35 gêneros, sendo o endemismo uma característica marcante dessa diversidade, uma vez que 214 dessas espécies possuem ocorrência exclusiva no território brasileiro (Flora e Funga do Brasil, 2024). Os cactos podem ser encontrados em todas as regiões do país, com destaque para os campos rupestres da Serra do Espinhaço, a Caatinga baiana, o Pampa gaúcho e a região da Mata Atlântica entre São Paulo e Rio de Janeiro (Ribeiro-Silva *et al.*, 2011). Como citado anteriormente, as cactáceas podem ocorrer em diversos tipos de ambientes, não somente em regiões áridas ou semiáridas, às quais o grupo é comumente relacionado. Conseqüentemente, há uma predominância de certos hábitos dependendo de cada ambiente: na Caatinga destacam-se espécies de porte colunar e arborescente, pertencentes à tribo Cereeae (Cactoideae); no Pampa predominam espécies rupícolas de porte globoso e cilíndrico, com grande destaque para os gêneros *Parodia* e *Frailea* Britton & Rose (Cactoideae); já na Mata Atlântica há uma alta diversidade de epífitos da tribo Rhipsalideae (Cactoideae), como os gêneros *Rhipsalis* Gaertn., *Lepismium* Pfeiff., *Hattoria* Britton & Rose e *Schlumbergera* Lem. (Ribeiro-Silva *et al.*, 2011).

O Rio Grande do Sul possui atualmente registro de 65 espécies de cactos distribuídos em 11 gêneros, o que representa 28 % da diversidade do Brasil (Carneiro *et al.*, 2016). Em ordem de importância, destacam-se os gêneros: *Parodia* (32 espécies); *Frailea* (11); *Rhipsalis* (5); *Lepismium* (4); *Opuntia* Mill. (4); *Gymnocalycium* Pfeiff. (3); *Pereskia* (2); *Cereus* Mill. (1); *Echinopsis* Zucc. (1); *Epiphyllum* Haw. (1); e *Schlumbergera* (1). Dessas, ao menos 18 espécies são endêmicas do estado: três do gênero *Frailea*, uma do gênero *Gymnocalycium* e 14 do gênero *Parodia*. Considerando a divisão em domínios fitogeográficos, o Pampa gaúcho conta com 15 espécies endêmicas, enquanto a parte da Mata Atlântica conta com apenas três endemismos. Esses números destacam a importante diversidade que ocorre no Pampa, em contraste com a negligência de estudos mais aprofundados acerca da biologia reprodutiva, filogenia e conservação dessas espécies (Ribeiro-Silva *et al.*, 2011).

O gênero Parodia – Diversidade e taxonomia

O gênero *Parodia* conta atualmente com 58 a 62 espécies (Hunt *et al.*, 2006; Anceschi & Magli, 2018). Ocorre exclusivamente na América do Sul, possuindo dois grandes centros de diversidade: 1) no noroeste da Argentina e leste da Bolívia; e 2) no Uruguai e sul do Brasil (Anceschi & Magli, 2018). As espécies são caracterizadas por serem comumente globosas, às vezes cilíndricas ou curto-colunares, corpo solitário ou formando aglomerados e possuir costelas marcadas. As aréolas são lanosas quando jovens e os espinhos centrais podem ser retos, curvados, em forma de anzol e em quantidade variada, enquanto os radiais geralmente são retos e numerosos. As flores são diurnas, funilforme, vistosas, com o hipanto lanoso ou com cerdas e tépalas geralmente amarelas, em algumas espécies podendo apresentar variações de rosa, roxo, vermelho ou verde.

O gênero possui um histórico taxonômico confuso e instável. Por tratar-se de um grupo com forte apelo ornamental, como muitos outros cactos, as espécies de *Parodia* historicamente foram visadas por colecionadores e cultivadores amadores, principalmente europeus, que importavam exemplares dessas plantas para descreverem novos nomes e variações (Pontes *et al.*, 2017a). Sem muito critério científico, a taxonomia de *Parodia* acumulou muitos sinônimos, sendo atualmente confusa em certos grupos dentro do gênero.

O primeiro táxon de *Parodia* descrito foi *Cactus erinaceus* (atualmente como reconhecido como *Parodia erinacea* (Haw.) N. P. Taylor), publicado por Haworth em 1819. Mais tarde, em 1827, Link & Otto moveram quatro espécies para o então novo gênero *Echinocactus*, que chegou a contar com ao menos 14 táxons da circunscrição atual de *Parodia*. Em 1898, Schumann propõe a criação de dois subgêneros de *Echinocactus*: *Notocactus* e *Malacocarpus*, que posteriormente viriam a ser elevados ao nível de gênero. Alheio a isso, em 1923, Spegazzini propõe finalmente o gênero *Parodia*, substituindo o inválido gênero *Hickenia*, que já era atribuído a um grupo de Asclepiadaceae. A espécie-tipo foi *Parodia microsperma* Speg., uma planta que ocorre no noroeste da Argentina. Em 1964, D. M. Porter também propõe a troca do gênero *Malacocarpus* pelo novo gênero *Wigginsia*, alegando que o anterior já era utilizado para a família Rutaceae (atualmente o gênero *Malacocarpus* encontra-se em Nitrariaceae). Então, em 1966, Backeberg publica o *Kakteenlexicon*, propondo a separação de *Notocactus* em três gêneros: *Eriocactus*, *Brasilicactus* e *Notocactus* s.l. Por fim, o último gênero criado foi *Brasiliparodia*, descrito por Ritter em 1979, no qual separou-se o então gênero *Brasilicactus* em espécies com flores especializadas (*Brasilicactus*) e com flores típicas

de *Parodia* (*Brasiliparodia*) (Ancheschi & Magli, 2018). Finalmente, a junção dos então seis gêneros válidos (*Parodia* s.s., *Notocactus*, *Wigginsia*, *Eriocactus*, *Brasilicactus* e *Brasiliparodia*) ocorreu apenas em 2001 (Anderson, 2001).

Em suma, atualmente temos duas propostas de organização do gênero *Parodia* unificado (Tabela 1). A primeira foi publicada no The New Cactus Lexicon (Hunt *et al.*, 2006) e se baseia nos critérios taxonômicos dos antigos gêneros, sendo organizada em cinco grupos:

- 1- Grupo *Parodia* s.s.: contém a espécie-tipo *P. microsperma*, e abrange as espécies que ocorrem no noroeste da Argentina e Bolívia. Geralmente apresentam espinhos em forma de anzol e flores com tépalas que variam entre amarelo e vermelho (Figura 1 g-h);
- 2- Grupo *Notocactus*: abrange as chamadas “*Brazilian Parodia*”, ocorrem no sul do Brasil e Uruguai. Os espinhos são retos ou curvados (com exceção de *P. tenuicylindrica* (F. Ritter) D. Hunt e *P. alacriportana* Backeb. & Voll. que possuem os espinhos em forma de anzol); as flores são geralmente amarelas com alguns casos de tépalas rosas ou roxas. Por similaridades dos caracteres florais, o antigo gênero *Brasiliparodia*, composto por duas espécies, foi incluído como subgrupo do grupo *Notocactus* (Figura 1 a-f; Figura 2 c-d);
- 3- Grupo *Eriocactus*: espécies ocorrentes no Rio Grande do Sul, em Misiones (Argentina) e no Paraguai. Possuem o porte de barril, costelas bem marcadas, flores com aberturas maiores do perianto e lóbulos do estigma longos. Comumente ocorrem em paredões rochosos (Figura 2 a-b);
- 4- Grupo *Brasilicactus*: abrange duas espécies que possuem flores especializadas e costelas pouco marcadas. Ocorrem na região serrana entre o Rio Grande do Sul e Santa Catarina (Figura 2 e-f).
- 5- Grupo *Wigginsia*: abrange espécies que possuem cefálio e frutos carnosos (diferente do fruto seco dos demais grupos). Ocorrem nas regiões pampeanas do Rio Grande do Sul, Uruguai e Argentina (Figura 3);

A outra proposta de grupos foi publicada na sinopse do gênero *Parodia*, de Ancheschi & Magli (2018), que propõe uma organização baseada em complexos de espécies e dados de distribuição geográficas. Essa proposta naturalmente conta com a atualização de táxons que ainda não haviam sido descritos quando Hunt *et al.* publicaram o The New Cactus Lexicon. Assim, a proposta é organizada em dez grupos:

- 1- Complexo *maassii*;
- 2- Complexo *microsperma*;
- 3- Espécies dominantes (andinas);
- 4- Espécies não dominantes (andinas);
- 5- Complexo *erinacea*;
- 6- Complexo *mammulosa*;
- 7- Complexo *ottonis*;
- 8- Espécies dominantes (pampeanas);
- 9- Espécies não dominantes (pampeanas);
- 10- Antigas *Brasilicactus* e *Eriocactus*.



Figura 1: Diversidade de caracteres vegetativos e florais no gênero *Parodia* (grupos *Notocactus* [a-f] e *Parodia* s.s. [g-h], senso Hunt *et al.*, 2006). (a) *Parodia crassigibba*; (b) *Parodia crassigibba* (*Notocactus uebelmannianus*); (c) *Parodia horstii*; (d) *Parodia mueller-melchersii* (*Notocactus gutierrezii*); (e) *Parodia mammulosa*; (f) *Parodia rechensis* (subgrupo *Brasiliparodia*); (g) *Parodia chrysacanthion*; (h) *Parodia microsperma* subsp. *sanguiniflora* (Créditos: Rafael Becker [a-f]; Renan Pittella [g-h]).



Figura 2: Diversidade de caracteres vegetativos e florais do gênero *Parodia* (grupos *Eriocactus* [a-b], *Notocactus* subgrupo *Brasiliparodia* [c-d] e *Brasilicactus* [e-f]). (a) *Parodia leninghausii*; (b) *Parodia magnifica*; (c) detalhe do espinho em forma de anzol de *Parodia alacriportana*, característica marcante no grupo *Parodia*, mas presente em apenas duas espécies do grupo *Notocactus*; (d) detalhe da flor de *Parodia alacriportana*; (e) *Parodia haselbergii*; (f) *Parodia graessneri*. (Créditos: Rafael Becker [a-f]).

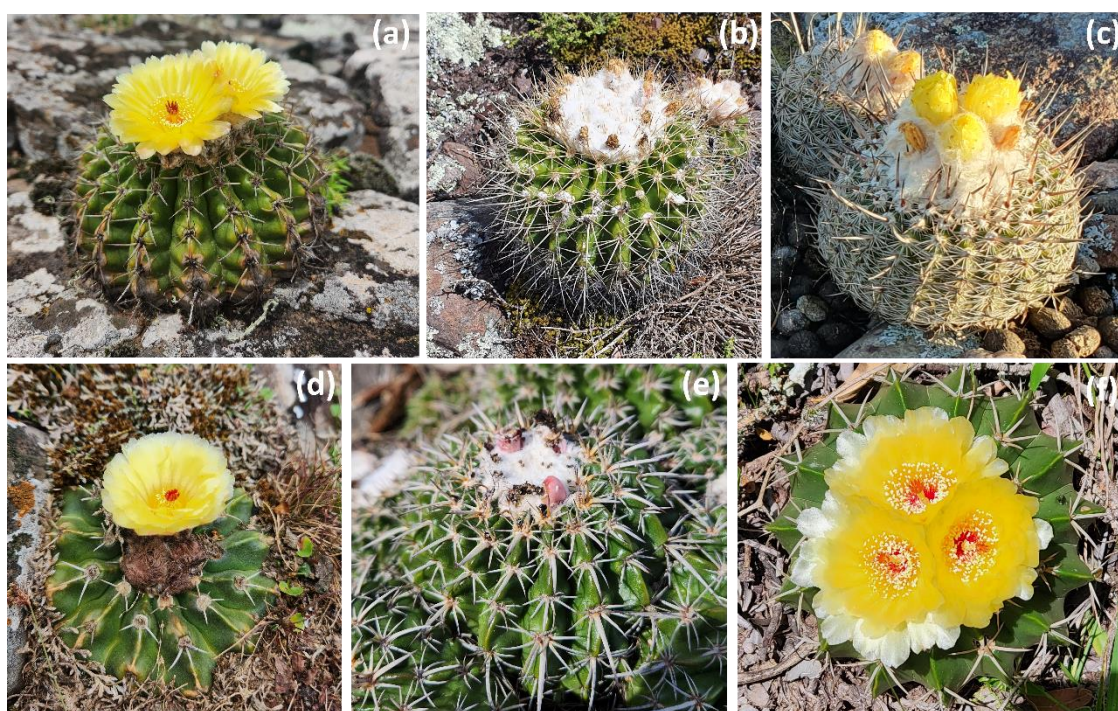


Figura 3: Diversidade de caracteres vegetativos e florais do gênero *Parodia* (grupo *Wigginsia*). (a) *Parodia erinacea*; (b) *Parodia langsdorfii*; (c) *Parodia neohorstii*; (d) *Parodia turbinata*; (e) *Parodia neoarechavaletae* (detalhe do fruto carnoso despontando no cefálio); (f) *Parodia sellowii*. (Créditos: Rafael Becker [a-f]).

No Brasil, atualmente se tem registro de ocorrência de 33 espécies de *Parodia*, o que representa 56 % da diversidade global do gênero (Carneiro *et al.*, 2016). Essas

ocorrem apenas na região Sul do país, com destaque para o Rio Grande do Sul que abriga 32 espécies. A exceção é a *Parodia carambeiensis* (Buining & Brederoo) Hofacker, uma espécie endêmica do estado do Paraná (Garcia *et al.*, 2021). O Estado de Santa Catarina abriga cinco espécies, enquanto o Paraná apenas três (Flora do Brasil, 2020). A diversidade brasileira de *Parodia*, além de ser importante em número absoluto, também possui uma rica representação considerando os grupos propostos por Hunt *et al.* (2006). Com exceção de *Parodia* s.s., que não possui nenhuma espécie com distribuição no Brasil, todos os outros quatro grupos estão representados no Brasil em sua quase totalidade, exceto por *Parodia nigrispina* (K. Schum.) Brandt (grupo *Eriocactus*) e *Parodia werdermanniana* (Herter) N. P. Taylor (grupo *Notocactus*) que ocorrem exclusivamente no Paraguai e no Uruguai, respectivamente. Todos representantes do grupo *Wigginsia* e *Brasilicactus* ocorrem no Brasil. Essa variabilidade reforça ainda mais a importância de conhecer a biologia desse grupo de espécies que é tão diversificado.

O gênero **Gymnocalycium** – *Diversidade e taxonomia*

O gênero *Gymnocalycium* Pfeiff. ex Mittler compreende aproximadamente 50 espécies que estão distribuídas desde o sul da Bolívia, passando pelo Paraguai, sul do Brasil, Uruguai e Argentina (Hunt *et al.*, 2006). O grupo é caracterizado pelo hábito globoso, solitário ou não, e facilmente reconhecido pelo receptáculo floral sem espinhos ou lanosidades (Figura 4 A), característica que dá nome ao gênero (do grego “*Gymno*” = nu; “*calycium*” = cálice) (Charles, 2009). No Brasil há a ocorrência de cinco espécies, sendo duas no Mato Grosso do Sul (*Gymnocalycium anisitsii* (K.Schum.) Britton & Rose e *Gymnocalycium marsoneri* Y. Itô) e três no Rio Grande do Sul (*Gymnocalycium denudatum* (Link & Otto) Pfeiff., *Gymnocalycium horstii* Buining e *Gymnocalycium uruguayense* (Arechav.) Britton & Rose) (Flora do Brasil, 2020). Contudo, o centro de diversidade do gênero concentra-se no centro-noroeste da Argentina, com destaque para a região montanhosa da Província de Córdoba de possui 17 espécies descritas, muitas delas endêmicas (Gurvich *et al.*, 2014).

Historicamente o gênero é dividido em subgêneros baseados em caracteres morfológicos das sementes, sendo a classificação de Schultz (1968) e modificada por Metzinger (1992) a mais aceita e que foi corroborada por análise filogenética (Demaio *et*

al., 2011). Portanto, a atual classificação aceita, baseada em dados morfológicos e genéticos propõe seis subgêneros:

- 1- *Gymnocalycium*
- 2- *Macrosemineum*
- 3- *Microsemineum*
- 4- *Muscosemineum*
- 5- *Pirisemineum*
- 6- *Scabrosemineum*

Estudos recentes evidenciaram que o gênero *Gymnocalycium* apresenta dioicéia funcional (Delbón *et al.*, 2023). A dioicéia funcional é uma estratégia reprodutiva onde ambos verticilos sexuais das flores, o androceu e o gineceu, estão estruturalmente presentes nos indivíduos, porém apenas um deles manifesta funcionalidade (Figura 4 B-C). Isso eleva os polinizadores a um grau de importância maior, já que o sucesso reprodutivo dessas plantas é totalmente dependente da conduta dos agentes polinizadores (Delbón *et al.*, 2023). Entretanto, os estudos acerca da biologia reprodutiva de espécies de *Gymnocalycium* não contemplam a relação dos polinizadores, sendo essa uma importante lacuna do conhecimento.

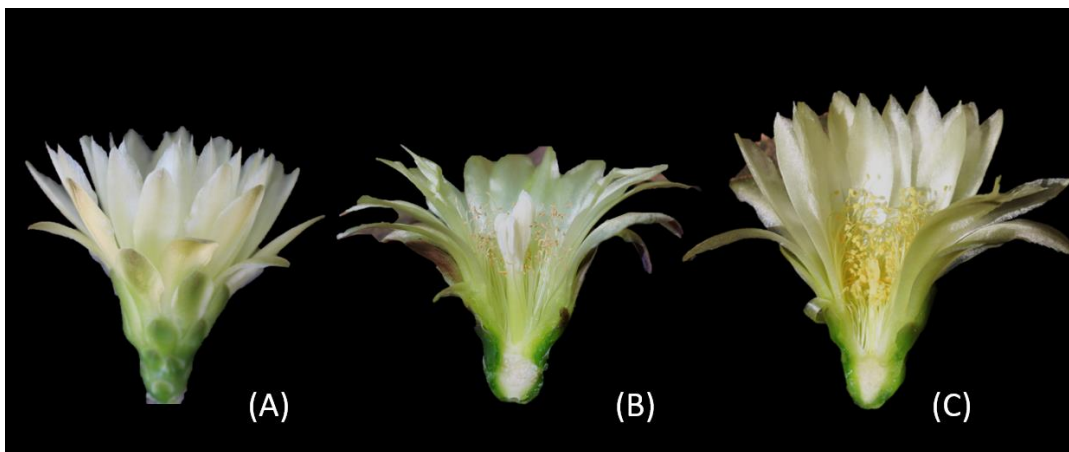


Figura 4: flor de *Gymnocalycium denudatum*, uma espécie que apresenta dioicéia funcional. (A) detalhe do receptáculo floral sem espinhos e lanosidade. (B) corte longitudinal de uma flor com gineceu funcional. (C) corte longitudinal de uma flor com androceu funcional e com o estigma atrofiado. (Crédito: Rafael Becker)

Como já dito anteriormente, a família das cactáceas abrange uma rica diversidade de formas de crescimento e hábitos, podendo ocorrer em ambientes áridos, como desertos, ou até úmidos, como florestas tropicais. Essa variedade de condições se reflete na morfologia floral do grupo, que atualmente apresenta uma variedade de estratégias de atração de polinizadores diferentes (Mandujano *et al.*, 2010). Variedades de cores de tépalas, formato do tubo floral, odores, concentração de açúcares no néctar, horário de antese permitem elaborar hipóteses de que os cactos possuem uma grande gama de síndromes de polinização (Faegri & Van der Pijl 1979; Grant & Grant, 1979). Há registros de praticamente todos os grupos de animais polinizadores interagindo com as cactáceas, com destaque para melitofilia (Tenório-Escandón *et al.*, 2022), quiropterofilia (Albuquerque-Lima *et al.*, 2024), esfingofilia (Becker *et al.*, 2023; Silva & Sazima, 1995), e ornitofilia (Bezerra-Silva *et al.*, 2023; Gorostiague & Ortega-Baes, 2017). Essa diversidade mostra que apesar de parecerem flores de estratégia generalistas (com morfologia atrativa para diversos grupos de polinizadores), os cactos podem apresentar mecanismos de restrição atrativas ou de acesso aos recursos florais, gerando interações especializadas (Schlindwein & Wittmann, 1997; Cerceau *et al.*, 2019). Também os sistemas mistos de polinização podem acontecer, como o gênero *Echinopsis* em que a antese se inicia geralmente no início da noite, mas perdura até o período da tarde do dia seguinte, viabilizando a interação com polinizadores noturnos e diurnos (Walter, 2010; Ortega-Baes *et al.*, 2011; Alonso-Pedano & Ortega-Baes, 2012). A polinização mista mediada por esfingídeos e morcegos já foi observado nas espécies *Xiquexique gounellei* (F.A.C. Weber) Lavor & Calvente e *Xiquexique tuberculatus* (Werderm.) Lavor & Calvente, de antese noturna, e estão por envolvidos também na polinização do híbrido *Xiquexique* × *heptagonus* N. P. Taylor & Albuquerque-Lima (Albuquerque-Lima *et al.*, 2024).

Diversas estratégias reprodutivas já foram identificadas na família. Tanto espécies autocompatíveis como autoincompatíveis são comumente observadas (Mandujano *et al.*, 2010), havendo uma tendência em determinados grupos, como a autoincompatibilidade na tribo Cereeae (Becker *et al.*, 2023). Além disso, outros mecanismos para evitar a autopolinização já foram observados, como a dioícia funcional em *Gymnocalycium bruchii* (Speg.) Housseus (Delbón *et al.*, 2023) e *Cylindropuntia wolfii* (L.D. Benson) M.A. Baker (Ramadoss *et al.*, 2022), e a protandria em *Hylocereus* sp. (Berger) Britton & Rose (Pimienta-Barrios & Del Castillo, 2002) e *Pilosocereus royenii* (L.) Byles & Rowley (Rivera-Marchand & Ackerman, 2006). Por outro lado, gêneros como *Frailea*

são reconhecidas por apresentarem a cleistogamia como principal estratégia reprodutiva, em que as flores não se desenvolvem por completo e a formação do fruto se inicia de forma autogâmica (Metzing & Kiesling, 2006).

Ao menos 10 % da diversidade de Cactaceae no Brasil já foi estudada quanto a sua biologia reprodutiva e a polinização (Ribeiro-Silva *et al.*, 2011). Esse número está defasado, mas apesar do aumento de interesse de pesquisa em biologia reprodutiva e polinização em Cactaceae nos últimos 13 anos, ainda não é possível considerar que essa área está suficientemente investigada. Boa parte dos estudos naturalmente se concentram na região da Caatinga, que é o maior centro de diversidade de Cactaceae no Brasil. Contudo, o estado do Rio Grande do Sul abriga uma considerável parcela das espécies que ocorrem no país e poucos estudos focaram estudar as espécies do Pampa (Schlindwein & Wittmann, 1995; Cerceau *et al.*, 2019; Becker *et al.*, 2023), evidenciando uma lacuna no conhecimento acerca da biologia reprodutiva dessas espécies.

Desafios para a conservação

Aproximadamente 31 % das espécies de cactos estão categorizadas em algum grau de ameaça segundo os critérios da International Union for Conservation of Nature (IUCN), o que torna a família o quinto grupo taxonômico mais ameaçado em números proporcionais, atrás apenas de Cycadales, anfíbios, corais e coníferas (Goettsch *et al.*, 2015). As principais ameaças são a fragmentação de habitat e conversão de campos e florestas naturais em monocultivos, assim como boa parte dos outros grupos ameaçados. Contudo, devido ao forte apelo comercial e ornamental, os cactos também sofrem pressão de coleta de colecionadores amadores e todo o comércio ilegal que envolvem as espécies raras. Uma característica marcante para muitos grupos de cactos é o grau de endemismo, o que faz com que muitas espécies tenham distribuições limitadas, aumentando ainda mais o risco de extinção. Um caso emblemático é a *Parodia rechensis* (Buining) Brandt, cuja população-tipo foi o único ponto conhecido por pelo menos 40 anos e que, por pressão de coleta excessiva, atualmente não conta com mais de cinco indivíduos (Anceschi & Magli, 2012).

Em números absolutos, para a família como um todo, atualmente existem 99 espécies classificadas como Criticamente Ameaçadas (CR), 177 como Em Perigo (EN) e

140 como Vulnerável (VU). Considerando apenas essas espécies, o principal *hotspot* de táxons ameaçados se encontra no Rio Grande do Sul, mais precisamente na região da fronteira com o Uruguai (Goettsch *et al.*, 2015). No Rio Grande do Sul, há 65 espécies de Cactaceae descritas, e 53 delas estão em alguma categoria de ameaça, sendo 16 criticamente ameaçadas, 25 em perigo e 12 vulneráveis (Carneiro *et al.*, 2016). Considerando apenas o gênero *Parodia*, das 68 espécies, apenas 23 estão classificadas como Pouco Preocupante (LC) e sete não tiveram dados suficientes para uma classificação precisa (DD). Levando em conta apenas as espécies de *Parodia* do Rio Grande do Sul, das 32 espécies apenas quatro estão como Pouco Preocupante (IUCN, 2024) evidenciando a forte ameaça que esse grupo vem sofrendo com os impactos de fragmentação e conversão dos campos sulinos.

Medidas de conservação vêm sendo tomadas no Brasil visando à proteção das cactáceas. Em 2011, foi lançado o Plano de Ação Nacional para Conservação das Cactáceas (PAN Cactaceae) pelo Ministério do Meio Ambiente, o primeiro PAN de um grupo botânico (Ribeiro-Silva *et al.*, 2011). Entre as propostas de conservação do documento, estão os alertas sobre a falta de estudos sobre a biologia reprodutiva, genética e diversidade das espécies do sul do Brasil. Praticamente 10 anos mais tarde, em 2021 foi lançado o Plano de Ação Territorial da Campanha Sul e Serra do Sudeste (PAT Campanha Sul e Serra do Sudeste), organizado pela Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Estado do Rio Grande do Sul (SEMA/RS), com o objetivo de melhorar o status de conservação de 30 espécies focais da flora e fauna das regiões da Campanha Sul e Serra do Sudeste. Dessas espécies, quatro delas são cactáceas endêmicas dessas regiões (*Parodia gaucha* Machado & Larocca, *Parodia rudibuenekeri* (Abraham) Hofacker & P. J. Braun, *Parodia neoarechavaletae* (Havlicek) Hunt e *Frailea mammifera* Buining & Brederoo) e estão classificadas com criticamente ameaçadas. O PAT vem desenvolvendo não só a pesquisa sobre a biologia dessas espécies, como também a aplicação de medidas de integração das populações locais com o gerenciamento das espécies. Em 2023, foi lançado o *Guia de Cultivo de Cactos*, um produto do PAT que promoveu um curso de cultivo das cactáceas nativas em Caçapava do Sul com o objetivo de diminuir a pressão de coleta das populações naturais (Farias-Singer *et al.*, 2023).

Portanto, os estudos com biologia reprodutiva e de polinização são de suma importância para traçar melhores medidas de conservação. Algumas espécies de cactos podem estar ameaçadas não só pela coleta ilegal e fragmentação de habitat, como também

pela dependência de relações especializadas com polinizadores que também podem estar ameaçados. Entender como funciona a fenologia, os sistemas de compatibilidade, as interações com os polinizadores, quais os recursos florais oferecidos e o perfil germinativo podem ajudar na melhor escolha do gerenciamento de espécies ameaçadas.

Tabela 1: Espécies atualmente validadas para o gênero *Parodia* com base em Hunt *et al.* (2006) e Anceschi & Magli (2018), classificados em seus respectivos grupos.

Espécie	Grupo (Hunt <i>et al.</i> , 2006)	Grupo (Anceschi & Magli, 2018)	Distribuição	Status de conservação (IUCN)
<i>P. alacriportana</i>	<i>Notocactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS e SC)	VU
<i>P. allosiphon</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS) e Uruguai	EN
<i>P. arnostiana</i>	<i>Notocactus</i>	Não referido	Brasil (RS)	CR
<i>P. aureicentra</i>	<i>Parodia</i>	Complexo <i>maassii</i>	Argentina	NT
<i>P. ayopayana</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. buiningii</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS), Argentina e Uruguai	CR
<i>P. carambeiensis</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (PR)	LC
<i>P. chrysacanthion</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Argentina	LC
<i>P. claviceps</i>	Não referido	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS) e Argentina	DD
<i>P. columnaris</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	NT
<i>P. comarapana</i>	<i>Parodia</i>	Não dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. commutans</i>	<i>Parodia</i>	Complexo <i>maassii</i>	Bolívia	LC
<i>P. concinna</i>	<i>Notocactus</i>	Dominante (pampa)	Brasil (RS) e Uruguai	VU
<i>P. crassigibba</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (pampa)	Brasil (RS)	CR

<i>P. curvispina</i>	Não referido	Complexo <i>mammulosa</i>	Brasil (RS)	DD
<i>P. erinacea</i>	<i>Wigginsia</i>	Complexo <i>erinacea</i>	Brasil (RS), Argentina e Uruguai	LC
<i>P. formosa</i>	<i>Parodia</i>	Não dominante (Andes)	Argentina e Bolívia	LC
<i>P. fusca</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS)	VU
<i>P. gaucha</i>	Não referido	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS)	EN
<i>P. gibbulosa</i>	Não referido	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. haselbergii</i>	<i>Brasilicactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS e SC)	VU
<i>P. hausteiniana</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	EN
<i>P. hegeri</i>	Não referido	Não dominante (Andes)	Bolívia	DD
<i>P. herteri</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS), Argentina e Uruguai	CR
<i>P. horrida</i>	Não referido	Complexo <i>microsperma</i>	Argentina	DD
<i>P. horstii</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS)	EN
<i>P. ibicuiensis</i>	Não referido	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS)	DD
<i>P. langsdorfii</i>	<i>Wigginsia</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS) e Uruguai	VU
<i>P. leninghausii</i>	<i>Eriocactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS)	EN
<i>P. linkii</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS, SC e PR),	LC

			Argentina, Uruguai e Paraguai	
<i>P. maassii</i>	<i>Parodia</i>	Complexo <i>maassii</i>	Argentina e Bolívia	LC
<i>P. magnifica</i>	<i>Eriocactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS)	EN
<i>P. mairanana</i>	Não referido	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. mammulosa</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>mammulosa</i>	Brasil (RS), Argentina e Uruguai	LC
<i>P. microsperma</i>	<i>Parodia</i>	Complexo <i>microsperma</i>	Argentina	LC
<i>P. mueller-melchersii</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>mammulosa</i>	Brasil (RS) e Uruguai	EN
<i>P. muricata</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS)	EN
<i>P. neoarchavaletae</i>	<i>Wigginsia</i>	Complexo <i>mammulosa</i>	Brasil (RS) e Uruguai	VU
<i>P. neobuenekeri</i>	Não referido	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS)	DD
<i>P. neohorstii</i>	<i>Wigginsia</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS)	CR
<i>P. nigrispina</i>	<i>Eriocactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Paraguai	EN
<i>P. nivosa</i>	<i>Parodia</i>	Não dominante (Andes)	Argentina	CR
<i>P. nothorauschii</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS) e Uruguai	CR
<i>P. ocampoii</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. otaviana</i>	<i>Parodia</i>	Complexo <i>maassii</i>	Bolívia	LC
<i>P. ottonis</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS), Argentina,	VU

			Uruguai e Paraguai	
<i>P. oxycostata</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS)	VU
<i>P. penicillata</i>	<i>Parodia</i>	Não referido	Argentina	EN
<i>P. prestoensis</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. procera</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	DD
<i>P. rechensis</i>	<i>Notocactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS)	CR
<i>P. ritteri</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. rudibuenekeri</i>	<i>Notocactus</i>	Não referido	Brasil (RS)	EN
<i>P. schumanniana</i>	<i>Eriocactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS), Argentina e Paraguai	VU
<i>P. schwebsiana</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. scopa</i>	<i>Notocactus</i>	Dominante (Pampa)	Brasil (RS) e Uruguai	VU
<i>P. stockingeri</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS)	EN
<i>P. stuemeri</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Argentina	LC
<i>P. subterranea</i>	<i>Parodia</i>	Complexo <i>maassii</i>	Bolívia	LC
<i>P. taratensis</i>	<i>Parodia</i>	Dominante (Andes)	Bolívia	LC
<i>P. tenuicylindrica</i>	<i>Notocactus</i>	Complexo <i>ottonis</i>	Brasil (RS) e Uruguai	EN
<i>P. tuberculata</i>	<i>Parodia</i>	Complexo <i>maassii</i>	Bolívia	LC
<i>P. turbinata</i>	<i>Wigginsia</i>	Não dominante (Pampa)	Brasil (RS) e Argentina	LC
<i>P. turecekiana</i>	<i>Notocactus</i>	Não referido	Argentina e Uruguai	VU
<i>P. warasii</i>	<i>Eriocactus</i>	<i>Brasilicactus</i> / <i>Eriocactus</i>	Brasil (RS)	EN
<i>P. werdermanniana</i>	<i>Notocactus</i>	Não dominante (Pampa)	Uruguai	CR

Justificativa e objetivos da tese

Os cactos globosos, assim como as cactáceas no geral, vêm sofrendo com a redução das populações, seja por fragmentação de habitat, conversão de campos nativos em monocultivos, herbivoria de animais de criação (principalmente ovelhas e cabras) ou a coleta ilegal excessiva feita por colecionadores. Em números proporcionais, a região do Pampa gaúcho é o local que mais concentra espécies de cactos ameaçados de extinção, no qual o gênero *Parodia* se destaca contando com 29 espécies classificadas em algum grau ameaça segundo a IUCN. Com isso, o Rio Grande do Sul se torna uma área prioritária para que sejam tomadas medidas de conservação visando melhorar o grau de ameaças dessas espécies e reduzir o declínio das populações desses cactos, muitos dos quais são endêmicos de áreas limitadas.

As medidas de conservação são de fato mais eficientes quando se conhece a biologia das espécies que se busca proteger. Apesar de muito ameaçadas, as cactáceas do Pampa foram muito pouco estudadas, recebendo alguma atenção apenas recentemente com projetos de conservação como o Plano de Ação Territorial Campanha Sul e Serra do Sudeste. Entender quais estratégias reprodutivas e quais são as relações interespecíficas envolvendo a polinização dessas espécies é de suma importância para que planos de proteção mais eficientes sejam tomados.

Portanto, a presente tese de doutorado tem como objetivo investigar a biologia reprodutiva e a polinização de cinco espécies de *Parodia* que ocorrem no Rio Grande do Sul. Para o Capítulo 1, foram estudadas duas espécies com morfologia floral especializada, *Parodia haselbergii* e *Parodia graessneri* (grupo *Brasilicactus*), a fim de entender se essas espécies de fato possuem polinização especializada e qual o grau de isolamento reprodutivo entre elas, uma vez que atualmente são classificadas como subespécies de *Parodia haselbergii*. No Capítulo 2, buscou-se investigar a biologia reprodutiva de *Parodia linkii* e *Parodia ottonis* (grupo *Notocactus*), as duas espécies do gênero com a distribuição mais ampla, para entender se alguma estratégia adotada por essas espécies pode explicar o padrão de distribuição mais abrangente dessas espécies. No Capítulo 3, foi estudada a *Parodia rechensis* (grupo *Notocactus*, subgrupo *Brasiliparodia*), uma espécie microendêmica da região da Serra Gaúcha com apenas uma população restante conhecida. Foi estudado seu sistema reprodutivo, relação com polinizadores e também padrões de crescimento vegetativo, uma vez que se trata de uma

espécie capaz de se reproduzir por brotação vegetativa. Por fim, o Capítulo 4 foi um estudo realizado com *Gymnocalycium bruchii*, uma espécie endêmica da região montanhosa de Córdoba, Argentina. Esse estudo foi realizado em parceria com o Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal da Universidad Nacional de Córdoba e buscou entender a relação específica de um polinizador coleóptero com as flores dioicas de *Gymnocalycium bruchii*. Todos os capítulos estão estruturados em forma de artigo científico. O Capítulo 1 foi publicado no periódico *Journal of Plants Research* (doi.org/10.1007/s10265-024-01555-y), e está incluído nessa tese da mesma formatação do periódico. Os demais capítulos também serão submetidos em outros periódicos científicos.

Com isso, espera-se com essa tese que a descrição da biologia reprodutiva e polinização do gênero *Parodia*, bem como a relação planta-polinizador de *Gymnocalycium bruchii*, seja melhor elucidada e que os dados levantados nesses estudos ajudem na tomada de decisões referentes à conservação dessas plantas.

Referências

ANCESCHI, G.; MAGLI, A. (2012). The last populations of *Parodia rechensis* (Buining) F.H. Brandt. *The Cactus Explorer* 5: 30–34. [e-published].

ANCESCHI, G.; MAGLI, A. (2018) A synopsis of the genus *Parodia* Spegazzini sl (Cactaceae). *Bradleya*, v. 2018, n. 36, p. 70-161.

ANDERSON, E.F. (2001). *The Cactus Family*. Portland, Oregon: Timber Press.

ALBUQUERQUE-LIMA, S.; MILET-PINHEIRO, P.; NAVARRO, D. M.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; MACHADO, I. C. (2024). Intermediary floral traits between natural hybrid and its parents in the *Xiquexique* (Cactaceae). *Organisms Diversity & Evolution*, 1-18.

ALONSO-PEDANO, M.; ORTEGA-BAES, P. (2012). Generalized and complementary pollination system in the Andean cactus *Echinopsis schickendantzii*. *Plant systematics and evolution*, 298, 1671-1677.

BARTHLOTT, W.; TAYLOR, N. P. (1995). Notes towards a monograph of Rhipsalideae (Cactaceae). *Bradleya*, 1995(13), 43-79.

BECKER, R.; BAÉZ, O. P.; FARIAS-SINGER, R.; SINGER, R. B. (2023). Contrasting Pollination Strategies and Breeding Systems in Two Native Useful Cacti from Southern Brazil. *Plants*, 12(6), 1298.

BEZERRA-SILVA, A.; ALBUQUERQUE-LIMA, S.; NADIA, T. L.; MACHADO, I. C.; FUNCH, L. S. (2023). Comparative nectar dynamics in four ornithophilous *Melocactus* (Cactaceae) species in a seasonally dry tropical forest. *Plant Species Biology*.

CARNEIRO, A.M.; FARIAS-SINGER, R.; RAMOS, R.A.; NILSON, A.D. (2016) *Cactos do Rio Grande do Sul*; Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul: Porto Alegre, Brazil.

CERCEAU, I.; SIRIANI-OLIVEIRA, S.; DUTRA, A. L.; OLIVEIRA, R.; SCHLINDWEIN, C. (2019). The cost of fidelity: foraging oligolectic bees gather huge amounts of pollen in a highly specialized cactus–pollinator association. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128(1), 30-43.

CHARLES, G. (2009) *Gymnocalycium* in habitat and culture. Author, Stamford, UK. 288 p.

COTA-SÁNCHEZ, J. H.; BOMFIM-PATRÍCIO, M. C. (2010). Seed morphology, polyploidy and the evolutionary history of the epiphytic cactus *Rhipsalis baccifera* (Cactaceae). *Polibotánica*, (29), 107-129.

DELBÓN, N.E.; ALISCIONI, N.L.; LORENZATI, M; GARCÍA, S.; SINGER, R. B.; GURVICH, D. E. (2023) Looking for non-hermaphrodite cacti: multidisciplinary studies in *Gymnocalycium bruchii* endemic to central Argentina. *Plant Reprod.* <https://doi.org/10.1007/s00497-023-00461-y>

DEMAIO, P. H.; BARFUSS, M. H.; KIESLING, R.; TILL, W.; CHIAPELLA, J. O. (2011). Molecular phylogeny of *Gymnocalycium* (Cactaceae): assessment of alternative infrageneric systems, a new subgenus, and trends in the evolution of the genus. *American Journal of Botany*, 98(11), 1841-1854.

DUBROVSKY, J. G.; NORTH, G. B. (2002). Root structure and function. *Cacti biology and uses*, 41-56.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. 3rd ed. Pergamon 279 Press, Oxford. 244pp.

FARIAS-SINGER, R; MATOS, J. Z.; RAMOS, R. A. (2023) *Guia de Cultivo de Cactos*. Secretaria do Estado do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul. Disponível em <https://www.sema.rs.gov.br/pat-campanha-sul-e-serra-do-sudeste>.

GARCIA, L. M.; IARMUL, J.; ROSA, C. D.; TARDIVO, R. C.; NUVOLONI, F. M. (2021). Population ecology and conservation status of *Parodia carambeiensis* (Cactaceae). *Rodriguésia*, 72.

GOETTSCHE, B.; HILTON-TAYLOR, C.; CRUZ-PINON, G.; DUFFY, J. P.; FRANCES, A.; HERNANDEZ, H. M.; INGER, R.; POLLOCK, C.; SCHIPPER, J.; SUPERINA, M.; TAYLOR, N. P.; TOGNELLI, M.; ABBA, A. M.; ARIAS, S.; ARREOLA-NAVA, H. J.; BAKER, M. A.; BARCENAS, R. T.; BARRIOS, D.; BRAUN, P.; BUTTERWORTH, C. A.; BURQUEZ, A.; CACERES, F.; CHAZARO-BASANEZ, M.; CORRAL-DIAZ, R.; DEL VALLE PEREA, M.; DEMAIO, P. H.; DUARTE DE BARROS, W. A.; DURAN, R.; YANCAS, L. F.; FELGER, R. S.; FITZ-MAURICE, B.; FITZ-MAURICE, W.A.; GANN, G.; GOMEZ-HINOSTROSA, C.; GONZALES-TORRES, L. R.; PATRICK GRIFFITH, M.; GUERRERO, P. C.; HAMMEL, B.; HEIL, K. D.; HERNANDEZ-ORIA, J. G.; HOFFMANN, M.; ISHIHARA, M. I.; KIESLING, R.; LAROCCA, J.; LEON-DE LA LUZ, J. L.; LOAIZA, S. C.; LOWRY, M.; MACHADO, M. C.; MAJURE, L. C.; AVALOS, J. G.; MARTORELL, C.; MASCHINSKI, J.; MENDEZ, E.; MITTERMEIER, R. A.; NASSAR, J. M.; NEGRON-ORTIZ, V.; OAKLEY, L. J.; ORTEGA-BAES, P.; FERREIRA, A. B.; PINKAVA, D. J.; PORTER, J. M.; PUENTE-MARTINEZ, R.; GAMARRA, J. R.; PEREZ, P. S.; MARTINEZ, E. S.; SMITH, M.; MANUEL SOTOMAYOR, M. D.; STUART, S. N.; MUNOZ, J. L.; TERRAZAS, T.; TERRY, M.; TREVISSON, M.; VALVERDE, T.; VAN DEVENDER, T. R.; VELIZ-PEREZ, M. E.; WALTER, H. E.; WYATT, S. A.; ZAPPI, D.; ZAVALA-HURTADO, J.; GASTON, K. J. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 1: 15142. 304.

GORELICK, R. (2016). What is a cephalium? *Bradleya*, 2016(34), 100-124.

GOROSTIAGUE, P.; ORTEGA-BAES, P. (2017). Pollination biology of *Echinopsis leucantha* (Cactaceae): passerine birds and exotic bees as effective pollinators. *Botany*, 95(1), 53-59.

GRANT, V.; GRANT, K. A. (1979). The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133: 29-37.

GURVICH D.E.; ZEBALLOS S.R.; DEMAIO, P.H. (2014) Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Cordoba, Argentina). *S Afr J Bot* 93:142–147.

HUNT, D. R.; TAYLOR, N. P.; CHARLES, G. (2006). *The New Cactus Lexicon*. Milborne Port: dH Books.

KOROTKOVA, N.; BORSCH, T.; QUANDT, D.; TAYLOR, N. P.; MÜLLER, K. F.; BARTHLOTT, W. (2011). What does it take to resolve relationships and to identify species with molecular markers? An example from the epiphytic Rhipsalideae (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 98(9), 1549-1572.

KOROTKOVA N.; AQUINO D.; ARIAS S.; EGGLI U.; FRANCK A.; GÓMEZ-HINOSTROSA C.; GUERRERO P. C.; HERNÁNDEZ H. M.; KOHLBECKER A.; KÖHLER M.; LUTHER K.; MAJURE L. C.; MÜLLER A.; METZING D.; NYFFELER R., SÁNCHEZ D.; SCHLUMPBERGER B.; BERENDSOHN W. G. (2021) Cactaceae at Caryophyllales.org – a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia* 51: 251–270.

MANDUJANO, M. D. C; CARRILLO-ANGELES, I.; MARTÍNEZ-PERALTA, C.; GOLUBOV, J. (2010). Reproductive biology of Cactaceae. pp. 197-230. In: Ramawat KG. Eds *Desert plants: biology and biotechnology*. Berlin: Heidelberg, Springer-Verlag. 503 pp.

METZING, D. (1992) Zur Benennung einiger *Gymnocalycium* - Untergattungen und Sektionen. *Gymnos* 9: 3 – 6.

METZING, D.; KIESLING, R. (2006). Notes on the diversity, biology, and taxonomy of *Frailea* (Cactaceae). *Bradleya*, 2006(24), 115-128.

NOVOA, A.; RODRÍGUEZ, J.; LÓPEZ-NOGUEIRA, A.; RICHARDSON, D. M.; GONZÁLEZ, L. (2016). Seed characteristics in Cactaceae: Useful diagnostic features for screening species for invasiveness?. *South African Journal of Botany*, 105, 61-65.

ORTEGA-BAES, P.; SARAVIA, M.; SÜHRING, S.; GODÍNEZ-ALVAREZ, H.; ZAMAR, M. (2011). Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (Cactaceae): the role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant Biology*, 13, 33-40.

PATERSON, I. D.; KLEIN, H.; MUSKETT, P. C.; GRIFFITH, T. C.; MAYONDE, S.; MOFOKENG, K.; MNQETA, Z.; VENTER, N. (2021) Biological control of Cactaceae in South Africa. *African Entomology* Vol. 29, No. 3

PIMIENTA-BARRIOS, E.; DEL CASTILLO-ARANDA, M. E. (2002) Ecophysiology of a wild platyopuntia exposed to prolonged drought. *Environmental and Experimental Botany*, v. 47, n. 1, p. 77-86.

PONTES, R. C.; MARCHIORI, J. N. C.; NETO, L. W. (2017). Notas históricas sobre a família Cactaceae no Rio Grande do Sul (Brasil) e Uruguai. I–Período Clássico (1818-1950): viajantes naturalistas e botânicos europeus. *Balduinia* 56: 01-11.

RAMADOSS, N.; ORDUÑO-BAEZ, A.; PORTILLO, C.; STEELE, S.; REBMAN, J.; FLORES-RENTERÍA, L. (2022). Unraveling the development behind unisexual flowers in *Cylindropuntia wolfii* (Cactaceae). *BMC Plant Biology*, 22(1), 94.

RIVERA-MARCHAND, B.; ACKERMAN, J. D. (2006) Bat Pollination Breakdown in the Caribbean Columnar Cactus *Pilosocereus royenii*. *Biotropica*, v. 38, n. 5, p. 635-642.

SCHLINDWEIN, C.; WITTMANN, D. (1995). Specialized solitary bees as effective pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya*, 1995(13), 25-34.

SCHLINDWEIN, C.; WITTMANN, D. (1997). Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Systematics and Evolution* 204: 179-193.

SCHÜTZ, B. (1968) Rod *Gymnocalycium* Pfeiff. *Friciana* 7: 3 – 23

SILVA, W. R.; SAZIMA, M. (1995). Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora*, 190(4), 339-343.

SIMON, R.; MATT, F.; SANTILLAN, V.; TSCHAPKA, M.; TUTTLE, M.; HALFWERK, W. (2023). An ultrasound-absorbing inflorescence zone enhances echo-acoustic contrast of bat-pollinated cactus flowers. *Journal of Experimental Biology*, 226(5).

STEVENS, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 10, April 2024.

TENORIO-ESCANDÓN, P.; RAMÍREZ-HERNÁNDEZ, A.; FLORES, J.; JUANVICEDO, J.; MARTÍNEZ-FALCÓN, A. P. (2022). A systematic review on *Opuntia* (Cactaceae; Opuntioideae) flower-visiting Insects in the world with emphasis on Mexico: Implications for biodiversity conservation. *Plants*, 11(1), 131.

The IUCN Red List of Threatened Species Version 2024.1; <http://www.iucnredlist.org>.

WALTER, H. E. (2010). Floral biology of *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(11), 757-763.

ZIMMERMANN, H. G.; MORAN, V. C.; HOFFMANN, J. H. (2009). Invasive cactus species (Cactaceae). *Biological control of tropical weeds using arthropods*. Cambridge University Press, Cambridge, 108-129.

ZAPPI, D.; TAYLOR, N. (2020). Cactaceae in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB70>>. 470 Acesso em: 20 abr. 2024