EMILIA ARRUDA

**HISTOGÊNESE DE SEGMENTOS CAULINARES DE
ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE)**

**SÃO PAULO
2010**

EMILIA ARRUDA

**HISTOGÊNESE DE SEGMENTOS CAULINARES DE
ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE)**

SÃO PAULO

2010

EMILIA ARRUDA

**HISTOGÊNESE DE SEGMENTOS CAULINARES DE
ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE)**

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo para obtenção do Título de
Doutor em Ciências na área de
Botânica (Anatomia Vegetal).

Orietadora: Profa. Dra. Gladys
Flávia Melo-de-Pinna.

SÃO PAULO

2010

ARRUDA, EMILIA

HISTOGÊNESE DE SEGMENTOS CAULINARES DE ESPÉCIES DE
OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE).

141 PÁGINAS.

TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO. DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA.

1. CACTACEAE; 2. OPUNTIOIDEAE; 3. ANATOMIA VEGETAL;
4. TRAQUEÍDES VASCULARES; 5. ARÉOLAS.

COMISSÃO JULGADORA

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Aos meus queridos pais, ao meu adorável
irmão, minha querida cunhada e ao meu
amável e inesquecível avô (*in memoriam*)
pelo apoio e carinho incondicionais!

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo auxílio financeiro nos primeiros meses de doutorado. À FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), em especial aos assessores por acreditarem no meu projeto aprovando a concessão da bolsa para realização deste trabalho. Sinto-me especialmente grata e orgulhosa por ter podido fazer parte desta grande escola: a Universidade de São Paulo. Por toda a incrível estrutura desta instituição e por todas as oportunidades de aprendizagem e crescimento fundamentais à minha formação. Aos secretários do Departamento de Botânica, Carlos Oliveira, Cezário Vieira Santos Filho e Norberto Palacios, e da pós-graduação, Érika Takamoto, Helder Rossi e Vera Lima, por simplificarem as etapas burocráticas. À excelente equipe de professores do Laboratório de Anatomia Vegetal: Profa. Berta Lange de Morretes, Profa. Nanuza Luiza de Menezes, Profa. Verônica Angyalossy, Prof. Gegório Ceccantini, Profa. Maria Emília Estelita, pelos valiosos ensinamentos que levarei para toda minha vida! Em especial à minha querida orientadora e grande amiga Flávia (Profa. Gladys Flávia Melo-de-Pinna), que juntamente com a Júlia e o Prof. Mário de Pinna, foram quase uma família desde a minha chegada à São Paulo! Uma pessoa única que espero levar pela minha vida inteira! Com ela dei meus primeiros passos na botânica, e tão intensa e apaixonante foi a forma como essa ciência entrou na minha vida através da primeira disciplina nesta área – Fitomorfologia, na Universidade Federal de Pernambuco, ministrada pela Profa. Isabel Cristina Machado (Depto. Botânica) e por ela – que decidi abraçá-la como carreira! Tenho imensa admiração pelo seu entusiasmo com o trabalho, característico de quem ama o que faz, nos incentivando a publicar nossos dados, sempre! Só tenho a agradecer a você por tudo, pelo imenso apoio e incentivo ao longo desses anos de orientação e agradável convivência, pelas discussões sempre muito produtivas, e também pelos *happy hours*, porque afinal ninguém é de ferro! Obrigada por ter acreditado no meu trabalho e, principalmente, por ter podido fazer parte de uma equipe tão

unida, motivada e produtiva como a sua! Aliás, agradeço imensamente a esta equipe integrada por: Carla Verna, Diego Manãs, José Hernandez, Maria Cristina Zampieri, Michele, Natália Antonutti, Rafael Cruz, Renata Lemos, Roberta Magna e Vanessa Godofredo, pela responsabilidade com a leitura criteriosa de nossos textos, pelas valiosas sugestões, pelas discussões de outros textos científicos que sempre rendiam algum parágrafo em nossos próprios textos. Obrigada por acreditarem no meu trabalho! A todos os integrantes do Laboratório de Anatomia Vegetal (André Lima, Gustavo Burin, Bianca Brasil, Cairo Faleiros, Carla Verna, Celina Nakamura, Cristiane Gonçalves, Deusa Deise, Diego Manãs, Flávia Nascimento, Guliano Lecosselli, Graziela, Guilherme Freire, José Hernandez, Karen, Luiz Horta, Marcelo Pace, Maria Cristina Zampieri, Mariane de Souza-Baena, Marina Cattai, Marina Milanello, Marlene Luz, Marli Botânico, Natacha Lorigo, Natália Antonutti, Paula Elbl, Pedro, Rafael Cruz, Rafael Pigozzo, Renata Lemos, Ricardo, Ricardo Cardim, Roberta Magna, Thais Muntoreanu, Thales, Thales Hurtado, Vanessa Godofredo, Viginia, Viviane Jono) e a todas as pessoas que passaram pela minha vida ao longo desses 6 ótimos e inesquecíveis anos de convivência! À Gi (Gisele Costa, técnica do nosso laboratório), com sua incontestável competência e organização, tornando nossa vida no laboratório cada dia melhor, juntamente com as novas técnicas Tássia Santos e Paula Jardim. Ao Waldir Caldeira e ao Irwandro Roberto Pires, ambos técnicos da microscopia eletrônica, que foram fundamentais no processamento e análise de várias amostras. Ao Ms. Marlon Machado do Herbário (HUEFS), da Universidade Estadual de Feira de Santana na Bahia, pela identificação no material botânico, e por ceder um “lugarzinho” para nossa turma ficar junta durante o 60º Congresso Nacional de Botânica, ocorrido em Feira de Santana em 2009, onde ainda tivemos a oportunidade de conhecer Marcelo Moro, que logo se tornou nosso companheiro de congresso! Excelente!!! Aos amigos ZeH (José Hernandez), pela força e pelos momentos inesquecíveis que passamos juntos, pelas divertidas viagens de campo, amenizando o clima da caatinga e os eventuais “acidentes” com os espinhos! Uma pessoa muito especial, um grande amigo que

quero levar por toda minha vida! À Vanessa Godofredo, uma grande amiga para todas as horas, com quem tantas vezes discuti meu trabalho, sempre fornecendo aquela luz tão importante para o fechamento de uma idéia. Mas também pelos momentos de diversão e descontração quando saímos juntas. Obrigada pela força! À Carla Verna, com quem tive a oportunidade de conviver melhor neste último ano. Nos tornamos companheiras de jornada com as espinhudas rendendo inclusive uma provável publicação! Uma pessoa divertida e de grande coração! Boa sorte na sua carreira! À Cris (Maria Cristina Zampieri) pela forma carinhosa e atenciosa com que sempre me tratou, praticamente uma segunda mãe pra mim. Te adoro Cris! E como esquecer a minha grande “irmã” Thais Muntoreanu uma pessoa indescritível, vivemos muita coisa juntamente com nossos demais amigos de pensão (Gabriel, Bruna, Jonatas Eduardo, Bruno Mufalo, Karin Janete Vera López, Mathieu Mondou, Guilherme Klein, Rafael). Éramos muitos, e a pensão ficou pequena pra gente... Montamos então nossa própria república, onde vivemos alguns dos melhores anos de nossas vidas! Sinto muita falta de vocês, das baladas, das conversas na madrugada, dos almoços e jantares temáticos (“noite do cuscuz”, “da tapioca”...), do sushi, do “cinema em casa”, que nos unia cada vez mais. Por tudo que aprendi e vivi com vocês. Difícil continuar sem vocês! Um agradecimento todo especial às pessoas mais importantes da minha vida: à minha família! Principalmente aos meus queridos e amáveis pais, meu adorável irmão e minha querida cunhada, a mais nova integrante da família, por me ajudarem em tudo, estando sempre ao meu lado! Sofreram junto comigo em todos os momentos difíceis, tentando superar a distância a cada partida, amenizada pelas noites em que nos falávamos através do *skype*. Pelo indispensável apoio diário por saber e acreditar que era o melhor pra mim. E também pela alegria daqueles momentos de expectativa com a minha chegada à Recife e, sobretudo, pela participação ativa nas minhas conquistas, vibrando muito junto comigo, sempre! O amor de vocês por mim ficou ainda mais claro no começo deste ano, quando adoeci e precisei voltar pra casa, um dos momentos mais delicados e difíceis que já vivi (como diria o ZeH: “quase *game over!*”).

Obrigada por serem sempre tão atenciosos e cuidadosos comigo. Tenham certeza de que vocês são a coisa mais importante e valiosa que tenho, estão no meu coração. Muito obrigada mãe (Maria do Carmo Pereira de Arruda), pai (Eraldo José de Arruda), Júnior (Eraldo José de Arruda Júnior) e Eliane (Maria Eliane Carvalho de Oliveira), por tudo, por toda a força que sempre me deram, por acreditarem em mim. Amo muito, muito vocês! Ao meu amável e inesquecível avô (Pedro José de Arruda, *in memoriam*). Sei o quanto você me admirava e ficava orgulhoso de ver sua neta “chegar tão longe”, como costumava dizer. O quanto sonhava com esse momento, mas infelizmente... Não deu tempo... Sentimos muito sua partida esse ano, mas entendemos que foi melhor assim! Às minhas queridas médicas, Dra. Rosinete Guimarães e Dra. Cláudia Macêdo, minhas reumatologista e fisioterapeuta, respectivamente, as grandes responsáveis pela minha recuperação e retorno às atividades no mínimo tempo possível. Enfim a todas as pessoas maravilhosas que tive a oportunidade de encontrar, conhecer e conviver, e que contribuíram de alguma forma com esse capítulo tão importante da minha história e por tudo que tive a oportunidade de viver até aqui... Jamais esquecerei!

Obrigada!

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL	10
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
CAPÍTULO I. REGIÃO AREOLAR DE ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE):	34
ORGANIZAÇÃO E DESENVOLVIMENTO	
RESUMO	35
ABSTRACT	36
INTRODUÇÃO	37
MATERIAL E MÉTODOS	38
RESULTADOS	40
DISCUSSÃO	45
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	54
CAPÍTULO II. SISTEMAS DE REVESTIMENTO E FUNDAMENTAL EM SEGMENTOS CAULINARES	67
DE ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE)	
RESUMO	68
ABSTRACT	69
INTRODUÇÃO	70
MATERIAL E MÉTODOS	72
RESULTADOS E DISCUSSÃO	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	84
CAPÍTULO III. DIMORFISMOS DO LENHO EM SEGMENTOS CAULINARES DE ESPÉCIES DE	98
OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE)	
RESUMO	99
ABSTRACT	100
INTRODUÇÃO	101
MATERIAL E MÉTODOS	103
RESULTADOS	105
DISCUSSÃO	110
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	117
CONSIDERAÇÕES FINAIS	135
RESUMO	139
ABSTRACT	140

INTRODUÇÃO GERAL

INTRODUÇÃO GERAL

Neste tópico serão descritas algumas características da família Cactaceae, focando em uma breve apresentação da diversidade morfológica do grupo, seguida da estrutura do meristema apical caulinar, organização da região areolar e anatomia dos segmentos caulinares. Tópicos que serão abordados nos capítulos descritos nesta tese.

A FAMÍLIA CACTACEAE

Cactaceae é uma das principais famílias incluídas na ordem Caryophyllales cuja monofilia é suportada por numerosos caracteres morfológicos, destacando-se curtos segmentos caulinares modificados em aréolas e ovário protegido em um receptáculo (denominado de pericarpelo) (Gibson & Nobel 1986), além de caracteres moleculares (Judd *et al.* 2008).

Com cerca de 1500 espécies distribuídas nos mais variados ambientes e com ampla diversidade de hábitos e formas (Anderson 2001), a família é tradicionalmente dividida em três subfamílias: “Pereskioideae”, antes composta por *Pereskia* e *Maihuenia*, representantes mais basais, além de Opuntioideae e Cactoideae (Butterworth 2006).

“Pereskioideae” retém os mais numerosos estados de caracteres plesiomórficos que incluem caules não-suculentos, folhas bem desenvolvidas e persistentes, inflorescências cimosas, numerosos estiletos, e algumas apresentam ainda ovário súpero com placentação basal (Judd *et al.* 2008).

Sendo o grupo do qual se diversificaram todas as outras Cactaceae (Edwards *et al.* 2005).

A grande diversidade da família é encontrada nas duas subfamílias Opuntioideae e Cactoideae, com muitos representantes apresentando características “típicas” de um cacto: caules suculentos e fotossintetizantes; folhas efêmeras ou vestigiais e células xilemáticas (traqueídes vasculares) com amplo espessamento de parede secundária (Nobel 1978; Edwards *et al.* 2005).

A subfamília Opuntioideae com cerca 220-350 espécies, está representada por cinco tribos monofiléticas (Wallace & Dickie 2002, Fig. 1), geralmente circunscritas pela presença de gloquídeos nas aréolas e rígido arilo que envolve as sementes (Anderson 2001). Os representantes desta subfamília apresentam ainda caules suculentos cilíndricos ou aplanados; reduzidas folhas senescentes presentes apenas nos indivíduos jovens, sendo persistentes e amplas em *Pereskopsis*; pólen poliporado; deleção do gene *accD*; presença de traqueídes vasculares – “WBT” (“wide-band tracheids”, traqueídes com bandas de espessamento de parede secundária) e ocorrência de dois tipos de espinhos em suas aréolas, dentre eles o gloquídeo, que constitui uma das sinapomorfias desta subfamília (Judd *et al.* 2008). *Opuntia* é o gênero mais representativo desta subfamília, com cerca de 125 espécies. Pesquisas recentes tem demonstrado a artificialidade do gênero (parafilético), com base em análises moleculares, sendo destacada a importância de análises anatômicas para fornecer novos dados que possam auxiliar nas relações filogenéticas do grupo (Griffith & Porter 2009).

Figura 1. Árvore consenso das Opuntioideae obtida por Wallace & Dickie (2002), através de comparações de sequências *rp/16*.

Cactoideae, a maior subfamília com cerca de $\frac{3}{4}$ dos representantes da família Cactaceae representa o grupo com elevado grau de diversidade, com sua monofilia suportada pela extrema redução ou completa perda de folhas; o

hilo característico nas sementes; freqüente presença de costelas nos caules e deleção do íntron *rpoC1* no genoma do cloroplasto (Nyffeler 2002).

MERISTEMA APICAL CAULINAR (MAC)

Estudos sobre o meristema apical caulinar vem sendo feito à aproximadamente 250 anos desde os primeiros trabalhos com Wolff (1759 *apud* Steeves 2006) através da “*Theoria Generationis*”, que explicava a origem de novos tecidos e folhas a partir do ápice meristemático. Alguns anos mais tarde Nageli (1858 *apud* Steeves 2006) introduziu o conceito de *meristema* enquanto Hanstein (1860 *apud* Tooke & Battey 2003) descreveu aqueles que seriam os meristemas primários formadores dos sistemas primários: dermatogênio, periblema e pleroma, fornecendo as noções iniciais de organização e função do meristema apical caulinar. Integrando todos estes conceitos, Schmidt (1924 *apud* Tooke & Battey 2003), propôs uma nova interpretação para o meristema apical caulinar, descrevendo a estrutura que ficou conhecida como *túnica-corpo*, surgindo assim o primeiro modelo de zonação apical caulinar. Neste modelo, a túnica constitui uma ou mais camadas de células superficiais que sofrem divisões, preferencialmente, anticlinais promovendo um aumento da superfície caulinar, enquanto que o corpo apresenta uma massa de células centrais que se dividem em vários planos proporcionando um aumento em volume do corpo (Esau 1960; Fahn 1990).

Outros modelos de zonação apical foram descritos tanto em “gimnospermas” (Foster 1938) como em angiospermas (Gifford 1954), nos quais foi demonstrada a presença de alguns limites histológicos denominados: zona central (CZ), zona periférica (PZ) e zona medular (RZ). Recentes pesquisas em *Arabidopsis thaliana* tem demonstrado padrões de expressão gênica na região do meristema apical caulinar que corroboram a teoria da zonação, como por exemplo os genes *STM*, *WUS* e *CLV* (Leyser & Day 2003).

Em Cactaceae um dos primeiros pesquisadores a estudar o meristema apical caulinar foi Boke (1941), que descreveu sua organização cujo aspecto geral é aparentemente similar à zonação apical presente nas demais angiospermas (Mauseth 2004). Como nas demais angiospermas, a túnica origina a protoderme, a zona central é responsável pela formação do resto do corpo, enquanto a zona periférica forma os primórdios e demais estruturas foliares, feixes corticais (quando presentes), além dos feixes vasculares centrais do estelo e a zona medular origina a medula e os feixes medulares, (quando presentes).

No trabalho acima mencionado, N. Boke analisou duas espécies pertencentes à diferentes subfamília: *Opuntia cylindrica* – Opuntioideae e *Trichocereus spachianus* – Cactoideae, mostrando uma aparente similaridade entre os meristemas apicais dessas duas espécies. No entanto, na zona medular de *O. cylindrica*, feixes medulares estão ausentes, sendo observado, como em várias outras espécies do gênero, células similares às traqueídes vasculares (Boke 1941,1944; Gibson 1977b,1978; Arruda & Melo-de-Pinna 2010), embora em nenhum desses trabalhos tenha sido analisada sua origem

ontogenética. Estas observações sugerem algumas prováveis origens para estas células medulares: 1) a partir de porções medulares de procâmbio sendo, portanto, vasculares; ou 2) origem do sistema fundamental, e, portanto, não seriam traqueídes, e sim idioblastos traqueoidais, como observado em várias outras famílias (Fanh & Arzee 1959; Tucker 1964; Dickison 1973; Fahn 1990; Pant & Bhatnagar 1977; Olatunji & Nengim 1980; Koller & Rost 1988; Zanega-Godoy & Costa 2003).

Associado às análises anatômicas, recentes estudos com o meristema apical caulinar de Cactaceae tem sugerido que genes como *SHOOT-MERISTEMLESS* (*STM*), *WUSCHEL* (*WUS*) e *CLAVATA* (*CLV*) são os principais fatores envolvidos no controle do maior volume de tecidos neste meristema e que genes como *PERIANTHA* estariam envolvidos com o tamanho dos primórdios foliares bem como a filotaxia (Mauseth 2004,2007). Ainda segundo Mauseth (2004), análises em meristemas como os de Cactaceae que são gigantes, podem fornecer modelos mais detalhados de mapas de expressão gênica relacionadas à zonação do MAC, bem como dos eventos que levaram á extrema redução foliar nos representantes da família.

ARÉOLAS

As aréolas são estruturas únicas de cactos podendo ser definidas como uma gema axilar ou lateral altamente especializada ou ainda um ramo extremamente curto (Gibson & Nobel 1986). As aréolas apresentam um meristema areolar, que consiste em uma cópia exata do meristema apical caulinar com relação ao tipo de zonação apical, sendo responsável pela

formação de estruturas como tricomas, espinhos e gloquídeos, bem como qualquer órgão (raízes, flores, frutos), além de novos segmentos caulinares, como forma de reprodução vegetativa, bastante comum nas Opuntioideae (Gibson & Nobel 1986; Nyffeler 2002).

Embora represente uma das sinapomorfias da família e, aparentemente, importante sob o ponto de vista evolutivo, a aréola ainda é um tema pouco explorado, diante do potencial revelado pela diversidade morfológica da família.

Um dos primeiros pesquisadores a estudarem este caráter em Cactaceae foi Boke (1944). Neste trabalho o autor descreve e ilustra a organização geral da aréola em um representante do gênero *Opuntia* (Opuntioideae) discutindo a origem de estruturas como gloquídeos e espinhos, sugerindo que as mesmas constituem estruturas foliares homólogas. Em outro trabalho, Boke (1951) faz uma análise comparativa entre os dados obtidos em Cactoideae e Opuntioideae, descrevendo que a estrutura da aréola em uma espécie do gênero *Echinocereus* (Cactoideae) é semelhante à encontrada em *Opuntia*. Além disso, o autor descreve que o processo de formação dos espinhos é semelhante nas duas espécies, discutindo uma possível homologia entre estas estruturas. Boke (1955,1961) menciona a ocorrência de aréolas dimórficas, que consiste na presença de aréolas determinadas e indeterminadas em um mesmo caule. Segundo o autor, as aréolas são determinadas quando o meristema areolar se transforma em um espinho “encerrando” assim sua atividade.

Como mencionado anteriormente, as aréolas são potencialmente capazes de formar todos os órgãos dentre eles novos segmentos caulinares,

representando assim uma importante estrutura para estudo do desenvolvimento.

SEGMENTOS CAULINARES

O sistema caulinar, que compreende todas as estruturas resultantes da atividade do meristema apical caulinar e/ou do meristema areolar, na maioria das Cactaceae está representado por um segmento caulinar principal (primário) e suas ramificações (secundários e posteriores), originando a planta madura, com seus tecidos e órgãos diferenciados.

Na estrutura interna do segmento caulinar, alguns caracteres anatômicos importantes podem ser destacados como: a presença de uma hipoderme colenquimática, observado em Opuntioideae e Cactoideae, que juntamente com a epiderme desempenham a função principal de proteção à dessecação, além de promover flexibilidade, e juntas evitarem a excessiva incidência de raios solares auxiliada pela presença de cristais prismáticos ou drusas (Gibson & Nobel 1986; Soffiatti & Angyalossy 2003, 2005; Arruda *et al.* 2005; Yoshikawa *et al.* 2004; Calvente *et al.* 2008). Estes dois tecidos juntos formam o denominado *skin* constituindo a estrutura que apresenta maior número de caracteres diagnósticos e adaptativos da família (Gibson & Nobel 1986; Terrazas & Arias 2003).

Internamente à hipoderme, localiza-se o tecido parenquimático cortical, geralmente subdividido em parênquima clorofiliano, porção mais externa responsável pela fotossíntese, e parênquima armazenador/ aquífero, mais interno responsável pelo armazenamento (Metcalf & Chalk 1950; Gibson

& Nobel 1986; Sajeve & Mauseth 1991). Em algumas espécies esta subdivisão está ausente, como em muitos cactos epífitos (Calvente *et al.* 2008). Estruturas secretoras de mucilagem e feixes vasculares podem estar presentes, tanto no parênquima cortical como no medular (Gibson & Nobel 1986; Mauseth & Sajeve 1992; Mauseth 1993b; Calvente *et al.* 2008).

No sistema vascular, o floema ainda é pouco estudado, estando (tanto o floema primário como o secundário) constituído por elementos de tubo crivados, células companheiras e células parenquimáticas, podendo apresentar fibras e/ou esclereídes (Bailey & Srivastava 1962; Mauseth & Landrum 1997).

O xilema nas Cactaceae é mais bem estudado, e alguns trabalhos sobre o tema merecem destaque como Gibson (1975,1976,1977b), em que o autor correlaciona aspectos do lenho com o hábito das espécies em diferentes grupos incluindo representantes das subfamílias Opuntioideae e Cactoideae. Outros trabalhos mencionam caracteres evolutivos e adaptativos presentes neste tecido em várias espécies de Cactaceae (Mauseth & Ross 1988; Mauseth 1993a; Mauseth & Plemons-Rodriguez 1998). No Brasil alguns estudos foram desenvolvidos sobre o tema com diferentes abordagens (Soffiatti & Angyalossy 2003,2005,2007; Godofredo & Melo-de-Pinna 2008; Melo-de-Pinna 2009; Arruda & Melo-de-Pinna 2010).

Com relação à composição celular, o xilema secundário pode apresentar fibras, além de elementos de vaso e células parenquimáticas, e de acordo com a presença ou ausência de fibras libriformes, podemos utilizar a denominação proposta por Gibson (1973): *fibroso* cujas fibras estão presentes, sendo encontrado geralmente em espécies com hábito arbóreo ou em epífitas, e o

não-fibroso cujas fibras estão ausentes, sendo observado, principalmente, em cactos globosos, cilíndricos e cespitosos.

Além desses tipos celulares, o xilema das Cactaceae pode apresentar ainda traqueídes vasculares, denominadas de “wide-band tracheides-WBTs” por apresentarem um amplo espessamento de parede secundária (Mauseth 2006).

As WBTs constituem células não lignificadas e inaperfuradas encontradas em folhas e caules de muitos gêneros em três famílias de Caryophyllales: Cactaceae, Aizoaceae e “Portulacaceae” (Mauseth *et al.* 1995; Landrum 2001,2002,2006; Melo-de-Pinna *et al.* 2006). Estas células vem despertando o interesse de muitos pesquisadores, podendo representar um importante caráter em estudo das relações filogenéticas do grupo (Mauseth & Plemons 1995; Landrum 2001,2002,2006,2008; Melo-de-Pinna *et al.* 2006; Godofredo & Melo-de-Pinna 2008). Segundo Bailey (1953) as WBTs podem representar uma variação do tipo mais comum de traqueíde, que consiste em uma célula alongada cujo conteúdo citoplasmático é eliminado na maturidade funcional.

Outros estudos tem descrito células similares às WBTs, mas em grupos filogeneticamente não relacionados, como samambaias (Ophioglossaceae) e monocotiledôneas, a exemplo das Xyridaceae (Mauseth *et al.* 1995).

As WBTs se caracterizam pela presença de bandas de espessamento de parede secundária, dispostas horizontalmente (Carlquist 1988), sendo denominadas de “*células com bandas de espessamento helicoidal*” por Carlquist (1975). No entanto, devido à presença de outros espessamentos, tais

como: anelar, dupla hélice, anelar-helicoidal ou helicoidal-dupla hélice, este termo tornou-se problemático por restringir-se ao espessamento helicoidal. Sendo assim, em 1995 James Mauseth e colaboradores propuseram o termo WBTs (“wide-band tracheids” - traqueídes com bandas de espessamento de parede secundária), que vem sendo utilizado até a presente data por vários pesquisadores.

Os espessamentos anelar e helicoidal são encontrados com mais frequência (Abreu 2008; Mauseth 2004; Arruda *et al.* 2004; Melo-de-Pinna *et al.* 2006; Godofredo & Melo-de-Pinna 2008). Já o espessamento dupla hélice foi registrado em espécies do gênero *Anacampseros* L. “Portulacaceae” (Landrum 2002) e em Cactaceae nos gêneros *Discocactus* e *Melocactus* (Melo-de-Pinna *et al.* 2006; Arruda & Melo-de-Pinna 2010), enquanto que o espessamento anelar-helicoidal foi observado por Gibson (1977a,b) em espécies de *Opuntia* e Arruda & Melo-de-Pinna (2010) em espécies de *Cereus*, *Pilosocereus* e *Micranthocereus*.

As WBTs desempenham importante papel na condução (Gibson & Nobel 1986; Mauseth *et al.* 1995; Landrum 2001), sendo mais resistentes à cavitação e, conseqüentemente, ao embolismo (Gibson & Nobel 1986; Carlquist 1988; Mauseth 1993a), além de atuar no armazenamento de água (Gibson & Nobel 1986; Mauseth 1993a). Godofredo (2010) menciona que a função de armazenamento destas células está intimamente relacionada ao tipo de espessamento da parede da célula determinando a superfície de parede primária presente na célula, dessa forma uma célula com espessamento anelar ou helicoidal, apresenta-se em grande parte constituída por parede primária,

ampliando sua permeabilidade. Dessa forma, uma matriz de WBTs seria mais resistente à perda de água do que uma matriz de elementos de vaso. Ainda segundo Godofredo (2010), o tipo de espessamento também pode influenciar na função de sustentação promovida pelas WBTs, que parecem seguir a mesma seqüência de diferenciação observada nos elementos de vaso (anelar-helicoidal-escalariforme-reticulado-pontoado). No entanto, a autora chama a atenção ao fato que essas células não ultrapassam o padrão dupla-hélice, que pode ser classificado entre um elemento de vaso helicoidal e um escalariforme, sendo assim capazes de fornecer a sustentação necessária para um cacto em estágios iniciais de desenvolvimento.

Em Cactaceae, as WBTs foram primeiramente observadas por Schleiden (1845 *apud* Gibson 1977b), que as descreveu como células inaperfuradas e anucleadas, sendo simplesmente denominadas de traqueídes vasculares. Ainda segundo o autor, estas células ocorrem no xilema secundário e adjacente ao xilema primário de cactos altamente especializados. O autor as comparou ainda com as células hialinas das folhas de *Sphagnum* (Bryophyta). Van Tieghem (1885 *apud* Gibson 1977b) afirmou que estas traqueídes apresentavam protoplasma e núcleo, e as classificou como células “parenquimatosas”. No entanto, o autor não menciona a origem dessas células (sistema vascular ou fundamental). Sendo elementos traqueais (traqueídes vasculares), a presença de conteúdo citoplasmático pode indicar que as células analisadas por Van Tieghem (1885 *apud* Gibson 1977b), não se encontravam em estágio final de diferenciação, como foi observado por Godofredo (2010) em *Pilosocereus aurisetus*. Neste trabalho, a autora verificou a presença de

núcleo nos estágios iniciais de diferenciação das traqueídes vasculares (“WBTs”), as quais já apresentavam espessamento de parede secundária.

Ganong (1895 *apud* Boke 1944) descreveu a ocorrência de traqueídes largas e espiraladas em *Leuchtenbergia* Hooker (Cactaceae) que se assemelham ao tecido de transfusão de “gimnospermas” e, provavelmente, atuam no armazenamento de água.

Apenas em espécies de *Opuntia* (Opuntioideae), células similares às WBTs são descritas também na região medular ou adjacente a esta, sendo denominada, simplesmente, de traqueídes (Conde 1975; Gibson 1977b, 1978). Boke (1944) menciona que estas células não parecem ser de origem vascular, mas sim de um tecido fundamental, o que as descaracterizam como um elemento traqueal. Arruda & Melo-de-Pinna (2010) também verificaram células semelhantes na região medular de *Opuntia monacantha*, e descreveram que a espessura das bandas de parede secundária nas células medulares é menor em relação às traqueídes vasculares do sistema axial do xilema, caráter que permite distinguir dois tipos celulares. A ocorrência de células com características semelhantes às WBTs foram descritas por Landrum (2006) na região medular do caule de *Anacampseros*, sendo denominadas pelo autor de WBTs não-xilemáticas.

Estudos filogenéticos das Caryophyllales (Applequist & Wallace 2001; Cuenoud *et al.* 2002; Klak *et al.* 2004; Butterworth & Wallace 2005; Edwards *et al.* 2005), tem mostrado que a história evolutiva das WBTs ainda permanece obscura. Mauseth (2004) propôs quatro hipóteses sobre a origem destas células em Cactaceae, das quais três delas sugerem uma origem única. A

primeira hipótese menciona que as WBTs estão presentes em todas as espécies e, a aparente ausência em algumas delas pode estar relacionada ao órgão ou à região deste que foi analisada, devido à breve ocorrência destas células no lenho. Na segunda hipótese as WBTs representam uma perda evolutiva nos cacto em que estão ausentes. Na terceira sugere uma modificação na filogenia baseado na presença desta célula, no entanto, pouco efetiva. A quarta e última hipótese propõe o surgimento múltiplo destas células dentro o que envolveria inúmeras origens independentes, sendo, portanto, pouco parcimoniosa. Godofredo (2010) realizou a reconstrução deste caráter a partir da filogenia proposta por Nyffeler (2002) e sugeriu que as únicas hipóteses, descritas por Mauseth (2004), que são capazes de explicar a distribuição destas células na família seriam as duas primeiras, que dependem basicamente de análises em diferentes fases do desenvolvimento, bem como em diferentes órgãos e tecidos.

Diante do exposto, o gênero *Opuntia* se mostra um grupo bastante interessante para estudos da **região areolar** por apresentar uma diversidade morfológica (1); da **anatomia dos segmentos caulinares**, focando nos sistemas dérmico e fundamental, pois tem revelando importantes fontes de informações sobre as relações filogenéticas em Cactoideae e, praticamente, nada foi realizado em Opuntioideae (2) e, do **xilema secundário** diante da diversidade anatômica, principalmente, sobre a ocorrência e distribuição das WBTs (3).

Sendo assim, o presente estudo teve por objetivo analisar os três aspectos destacados acima, em representantes de Opuntioideae, com uma

análise pioneira sobre o desenvolvimento de segmentos caulinares, trazendo resultados inéditos ao grupo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, D.D. 2008. **Germinação e morfo-anatomia do desenvolvimento em *Melocactus ernestii* Vaupel e *M. paucispinus* Heimen & R.J. Paul (Cactaceae).** Dissertação de mestrado. Departamento de Botânica, IB, Universidade de São Paulo.
- ANDERSON, E.F. 2001. **The cactus family.** Timber Press, Portland, Oregon.
- APPLEQUIST, W.L. & WALLACE, R.S. 2001. Phylogeny of the Portulacaceae cohort based on *ndhF* sequence data. **System. Bot.** **26**: 406-419.
- ARRUDA, E. & MELO-DE-PINNA, G.F. 2010. Wide-band tracheids in the photosynthetic and non-photosynthetic stem in species of Cactaceae. **Journal of the Torrey Botanical Society** **137**: 16-29.
- ARRUDA, E.C.P.; MELO-DE-PINNA, G.F.A. & ALVES, M. 2004. Elementos traqueais de cinco táxons de Cactaceae da caatinga pernambucana, Brasil. **Acta Bot. Bras.** **18**: 731-736.
- ARRUDA, E.C.P.; MELO-DE-PINNA, G.F.A. & ALVES, M. 2005. Anatomia dos órgãos vegetativos de Cactaceae da caatinga pernambucana. **Rev. Bras. Bot.** **28**: 589-601.
- BAILEY, I.W. 1953. Evolution of the tracheary elements tissue of land plants. **Amer. J. Bot.** **40**: 4-8.

- BAILEY, I. & SRIVASTAVA, L.M. 1962. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, IV. The fusiform initials of the vascular cambium and the form and structure of their derivatives. **J. Arnold Arbor.** **43**: 187-202.
- BARTHLOTT, W. & HUNT, D.R. 1993. Cactaceae. In Kubizki (ed) **The families and genera of vascular plants**. Springer. Berlin Heidelberg New York, pp 162-197.
- BOKE, N.H. 1941. Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. **Amer. J. Bot.** **28**: 656-664.
- BOKE, N.H. 1944. Histogenesis of the leaf and areoles in *Opuntia cylindrica*. **Amer. J. Bot.** **31**: 299-316.
- BOKE, N. 1951. Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. **Amer. J. Bot.** **38**: 23-28.
- BOKE, N. 1955. Dimorphic areoles of *Epithelantha*. **Amer. J. Bot.** **42**: 725-723.
- BOKE, N.H. 1961. Areole dimorphism *Coryphanta*. **Amer. J. Bot.** **48**: 593-603.
- BUTTERWORTH, C.A. 2006. Resolving “Nyffeler’s Puzzle” – the intriguing taxonomic position of *Blossfeldia*. **Haseltonia** **12**: 3-10.
- BUTTERWORTH, C.A. & WALLACE, R.S. 2005. Molecular phylogenetics of the leafy cactus genus *Pereskia* (Cactaceae). **System. Bot.** **30**:800-808.
- CALVENTE, A.M.; ANDREATA, R.H.P. & VIEIRA, R.C. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. **Plant Systematic and Evolution** **276**: 1-7.

- CARLQUIST, S. 1975. **Ecological strategies of xylem evolution**. Berkeley, University California Press.
- CARLQUIST, S. 1988. **Comparative wood anatomy**. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- CONDE, L. 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). **Ann. Missouri Bot. Gard.** **62**: 125-173.
- CUENOUD, P.; SAVOLAINEN, V.; CHATROU, L.W.; POWELL, M.; GRAYER, R.J. & CHASE, M.W. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. **Systematics** **89**: 132-144.
- DICKISON, W.C. 1973. Nodal and leaf anatomy of *Xanthophyllum* (Polygonaceae). **Bot. J. Linn. Soc.** **67**: 103-115.
- EDWARDS, E.J.; NYFFELER & DONOGHUE, M.J. 2005. Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* paraphyly for the transition to the cactus life form. **Amer. J. Bot.** **92**: 1177-1188.
- ESAU, K. 1960. **Anatomy of seed plants**. Wiley & Sons, EUA.
- FAHN, A. 1990. **Plant anatomy**. 4th ed. Pergamon Press, Oxford.
- FANH, A. & ARZEE, T. 1959. Vascularization of articulated Chenopodiaceae and the nature of their fleshy cortex. **American Journal of Botany** **46**: 330-338.
- FOSTER, A.S. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. **Bull. Torrey Bot. Club.** **65**: 531-556.

- GIBSON, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). **Biotropica** 5: 29-65.
- GIBSON, A.C. 1975. Another look at the cactus research of Irving Widmer Bailey. **Cact. Succ. J.** 76-85 (suppl.).
- GIBSON, A.C. 1976. Vascular organization in shoots of Cactaceae. I. Development and morphology of primary vasculature in Pereskioideae and Opuntioideae. **Amer. J. Bot.** 63: 414-426.
- GIBSON, A.C. 1977a. Vegetative anatomy of *Maihuenia* (Cactaceae) with some theoretical discussions of ontogenetic changes in xylem cell type. **Bull. Torrey Bot. Club.** 104: 35-48.
- GIBSON, A.C. 1977b. Wood anatomy of opuntias with cylindrical to globular stems. **Bot. Gaz.** 138: 334-351.
- GIBSON, A.C. 1978. Wood anatomy of platyopuntias. **Aliso** 9: 279-307.
- GIBSON, A.C. & NOBEL, P. 1986. **The cactus primer**. Cambridge, Haward University Press.
- GIFFORD, E.M. Jr. 1954. The shoot apex in angiosperms. **Bot. Rev.** 20: 477-529.
- GODOFREDO, V.R. 2010. **Ontogênese, função e evolução das traqueides vasculares em Cactaceae, tendo como modelo o cacto colunar *Pilosocereus aurisetus* (Werderh.) Byles & G.D. Rowley**. Dissertação de Mestrado. Departamento de Botânica, IB, Universidade de São Paulo.

- GODOFREDO, V.R. & MELO-DE-PINNA, G.F.A. 2008. Occurrence of wide-band tracheids in Cactaceae: wood variation during *Pilosocereus aurisetus* development. **J. Torrey Bot. Soc.** **135**: 94-102.
- JUDD, W.; CAMPBELL, C.; KELLOGG, E.; STEVENS, P. & DONOGUE, M. 2008. **Plant Systematic – A phylogenetic approach**. 3ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- KLAK, C; REEVES, G. & HEDDERSON, T. 2004. Unmatched tempo of evolution in Southern African semi-desert ice plants. **Nature** **427**: 63-65.
- KOLLER, A.L. & ROST, T.L. 1988. Structural analysis of water-storage tissue in leaves of *Sansevieria* (Agavaceae). **Bot. Gaz.** **149**: 260-274.
- LANDRUM, J.V. 2001. Wide-band tracheids in leaves of genera in Aizoaceae: the systematic occurrence of a novel cell type and its implications for the monophyly of the subfamily Ruschioideae. **Plant Syst. Evol.** **227**: 49-61.
- LANDRUM, J.V. 2002. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny? **Taxon** **51**: 463-473.
- LANDRUM, J. 2006. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. **J. Plant Res.** **119**: 497-504.
- LANDRUM, J.V. 2008. Wide-band tracheids from a southern African succulent and their responses to varying light intensities: A pre-adaptation for future water stress? **Inter. J. Bot.** **4**: 99-103.

- LEYSER, O. & DAY, S. 2003. **Mechanisms in Plant Development**. Blackwell Publishing.
- MAUSETH, J. 1993a. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. **Ann. Bot.** **72**: 81-89.
- MAUSETH, J. 1993b. Medullary bundles and the evolution of cacti. **Amer. J. Botany** **80**: 928-932.
- MAUSETH, J. 2004. Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. **J. Plant Res.** **117**: 69-76.
- MAUSETH, J. 2006. Wood in the cactus subfamily Opuntioideae has extremely diverse structure. **Bradleya** **24**: 93-106.
- MAUSETH, J. 2007. Tiny but complex foliage leaves occur in many "leafless" cacti (Cactaceae). **Intern. J. Plant Sci.** **168**: 845-853.
- MAUSETH, J. & ROSS, R. 1988. Systematic anatomy of the primitive cereoid cactus *Leptocereus quadricostatus*. **Bradleya** **6**: 49-64.
- MAUSETH, J. & SAJEVA, M. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. **Ann. Bot.** **70**: 317-324.
- MAUSETH, J.; UOZUMI, Y.; PLEMONS, B.J. & LANDRUM, J.V. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. **J. Plant Res.** **108**: 517-526.
- MAUSETH, J. & PLEMONS, B.J. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. **Amer. J. Bot.** **82**: 1199-1205.

- MAUSETH, J. & LANDRUM, J.V. 1997. Relictual vegetative anatomical characters in Cactaceae: the genus *Pereskia*. **J. Plant. Res.** **110**: 55-64.
- MAUSETH, J. & PLEMONS-RODRIGUEZ, B. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. **Amer. J. Bot.** **85**: 209-218.
- MELO-DE-PINNA, G.F.A.; ARRUDA, E.C.P. & ABREU, D.D. 2006. Wide-band tracheids in Brazilian cacti. **Bradleya** **24**: 53-60.
- MELO-DE-PINNA, G.F. 2009. Non-lignified parenchyma in Cactaceae and Portulacaceae. **Botanical Journal of The Linnean Society** **159**: 322-329.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1950. **Anatomy of the dicotyledons**. Clarendon Press, Oxford.
- NOBEL, P.S. 1978. Surface temperatures of cacti – influences of environmental and morphological factors. *Ecology* **59**(5): 986-996.
- NYFFELLER, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL/trnF* sequences. **Amer. J. Bot.** **89**: 312-326.
- OLATUNJI, O.A. & NENGIM, R.O. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae. **Bot. J. Linn. Soc.** **80**: 357-370.
- PANT, D.D. & BAHTNAGAR, S. 1977. Morphological studies in *Nepenthes* (Nepenthaceae). **Phytomorphology** **27**: 13-34.

- SAJEVA, M. & MAUSETH, J. 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. **Ann. Bot.** **68**: 405-411.
- SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **Bradleya** **21**: 39-48.
- SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2005. Wood anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **IAWA** **26**: 299-308.
- SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2007. Anatomy of Brazilian Cereeae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backerg. **Acta Botanica Brasilica** **21**: 813-822.
- STEEVES, T.A. 2006. The shoot apical meristem and historical perspective. **Can. J. Bot.** **84**: 1629-1633.
- TOOKE, F. & BATTEY, N. 2003. Models of shoot apical meristem functions. **New Phytologist** **159**: 37-52.
- TUCKER, S.C. 1964. The terminal idioblasts in magnoliaceous leaves. **Amer. J. Bot.** **51**: 1051-1062.
- WALLACE, R.S. & DICKIE, S.L. 2002. Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae. In D. Hunt & N. Taylor (eds), **Studies in the Opuntioideae**. Milborne Port Sherbone, England.
- YOSHIKAWA, R.C.S.; SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2004. Stem and root anatomy of *Melocactus bahiensis* and *Melocactus concinnus* (Cactaceae, Subfamília Cactoideae, Tribe Cereeae). **Rev. Biol. Neotrop.** **27**: 45-52.

ZANEGA-GODOY, R. & COSTA, C.G. 2003. Anatomia foliar de quatro espécies de *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do planalto central brasileiro. **Acta Bot. Bras.** 17: 101-118.

CAPÍTULO I

**REGIÃO AREOLAR DE ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE
(CACTACEAE): ORGANIZAÇÃO E DESENVOLVIMENTO**

RESUMO

Uma das características mais marcantes de Cactaceae são as aréolas, que consistem de ramos extremamente reduzidos, constituindo uma sinapomorfia de Cactaceae. Os espinhos de Cactaceae são considerados estruturas foliares, representando um dos caracteres evolutivamente mais importantes. Para entender o desenvolvimento, a origem, a disposição e a diferenciação das estruturas areolares, esse trabalho mostra uma análise comparativa de regiões areolares (incluindo a folha originada do meristema apical caulinar), morfologicamente distintas em quatro representantes de Opuntioideae. Para tanto, foram analisadas regiões do segmento apical caulinar contendo aréolas em diferentes estágios de desenvolvimento e os resultados obtidos são descritos a seguir. As espécies estudadas apresentam regiões areolares com os seguintes caracteres macroscópicos: 1. Espinhos (gloquídeos), longos tricomas e amplas folhas persistentes – *Autrocyllindropuntia subulata*; 2. Espinhos (lignificados e gloquídeos) e folhas reduzidas senescentes – *Opuntia monacantha*; 3. Espinhos (gloquídeos) folhas reduzidas senescentes – *O. rufida* e 4. Espinhos (gloquídeos) e folhas e espinhos lignificados aparentemente ausentes – *O. microdasys*. Os tricomas constituem o primeiro produto do meristema areolar, formados a partir de divisões da túnica, os quais permanecem unidos pela base, e livres na sua porção apical, se diferenciando basipetamente. Os espinhos (lignificados e os gloquídeos) são formados a partir da zona periférica do meristema areolar, que se alongam com a instalação do meristema basal após sua emergência da superfície da aréola. O processo de lignificação dessas estruturas é basípeto e centrífugo, com os espinhos lignificados tornado-se completamente lignificados enquanto que nos gloquídeos a base permanece parenquimática. O traço areolar atinge apenas a base da aréola sem constituir uma conexão com os espinhos. Além dessas estruturas, *O. microdasys* foi a única que apresentou estruturas intermediárias entre folhas e espinhos sugerindo um estágio provavelmente anterior à completa modificação em espinho, e conseqüentemente a extrema redução foliar observada em Cactaceae como as Cactoideae.

Palavras chave: Cactaceae, gemas axilares, tricomas, espinhos (gloquídeos), espinhos (lignificados).

ABSTRACT

One of the most remarkable features of Cactaceae are the areoles, consisting of very reduced shoots, and constituting a sinapomorphy of the family. The spines are leaf modified and represent one of the most important evolutionary characters. To understand the development, origin, arrangement and differentiation of the areole structures, this we did a comparative analysis of areole regions (including the leaf originated from the shoot apical meristem), morphologically distinct in four representatives of Opuntioideae. For this study, regions of the shoot apex with areole in different stages of development were analyzed, and the results obtained are described below. The analyzed species can present areole regions with one of more of following macroscopic characters: 1. Spines (glochids), long trichomes and wide persistent leaves – *Austrocylindropuntia subulata*; 2. Spines (lignified spines and glochids) and reduced senescent leaves – *Opuntia monacantha*; 3. Spines (glochids) reduced leaves senescent – *O. rufida* and 4. Spines (glochids) and leaves and lignified spines apparently absent – *O. microdasys*. The trichomes are the first product of the meristem, which are formed from tunic cells division, remaining unified by their base, and free on their apical portion and have a basipeta differentiation. The spines (lignified and glochids) are formed from the peripheral zone of the areole meristem, that elongate with the installation of the basal meristem after its emergency of the areole surface. The lignification process of these structures is centrifugal, with lignified spines being completely lignified while the glochids presents their base parenchymatic. The areole trace reaches only the base of the areole without constituting a connection with spines. In addition these structures, *O. microdasys* was the only specie with spine-leaves transition forms, suggesting an previous stage before the complete modification to spine, and consequently the extreme leaf reduction observed in Cactaceae such as the Cactoideae.

Key words: Cactaceae, axillary buds, trichomes, spines (glochids), spines (lignified).

INTRODUÇÃO

Uma das mais marcantes e distintas características das Cactaceae é a presença de aréolas, definidas como gemas axilares ou laterais altamente especializadas, ou ainda ramos extremamente reduzidos (Gibson & Nobel 1986; Judd *et al.* 2008). Anatomicamente, estas aréolas consistem de um meristema areolar responsável pela formação de tricomas, espinhos e gloquídeos, bem como qualquer órgão (raízes, flores, frutos), além de outros segmentos caulinares, como forma de reprodução vegetativa tão comum nas *Opuntioideae* de um modo geral (Gibson & Nobel 1986; Nyffeler 2002).

Dentre os produtos areolares, os que mais chamam a atenção de inúmeros pesquisadores são os espinhos e sua relação evolutiva com a perda de folhas, podendo estar presentes em diferentes fases do desenvolvimento (Anderson 2001). Estes espinhos representam uma das sinapomorfias das Cactaceae (Judd *et al.* 2008) e podem ser distinguidos dois grandes grupos: os lignificados, presentes na maioria das Cactaceae e os gloquídeos, um tipo minúsculo de espinho constituindo uma das autapomorfias da subfamília *Opuntioideae* (Gibson & Nobel 1986; Judd *et al.* 2008).

Evolutivamente os espinhos são considerados por muitos pesquisadores a única evidência de folhas em muitas espécies de Cactaceae, sendo denominados de folhas modificadas, principalmente devido à sua formação a partir das gemas modificadas, conhecidas como aréolas, conforme descritas anteriormente (Anderson 2001).

Dentre os trabalhos anatômicos envolvendo aréola, podem ser citados Boke (1944), que descreveu aspectos gerais da aréola em *Opuntia cylindrica* (Opuntioideae) e *Trichocereus spachianus* (Cactoideae), discutindo a origem de estruturas como gloquídeos e espinhos, sugerindo uma provável homologia. Em outro trabalho, Boke (1951) analisou a estrutura da aréola em quatro espécies do gênero *Echinocereus* (Cactoideae), abordando, dentre outros aspectos, o processo de formação dos espinhos.

Para entender como se processa o desenvolvimento, a origem, a disposição e a diferenciação das estruturas areolares é fundamental compreender o desenvolvimento do meristema areolar. Sendo assim, este trabalho mostra uma análise comparativa de regiões areolares morfológicamente distintas em quatro representantes de Opuntioideae, e através de uma interpretação anatômica do desenvolvimento das estruturas, são descritas novas contribuições ao estudo da origem foliar dos espinhos em Cactaceae.

MATERIAL E MÉTODOS

Para este estudo foram analisadas amostras de ápices caulinares de plantas adultas de *Austrocyllindropuntia subulata* (Muehl.) Backeb., *Opuntia monacantha* (Will.) Haw., *Opuntia microdasys* (Lhem.) Pfeif. e *Opuntia rufida* Engelm., com aréolas em diferentes estágios do desenvolvimento, até sua completa diferenciação (Fig. 1).

Para cada espécie foram coletadas três amostras da região apical do segmento caular, contendo aréolas em diferentes estágios de desenvolvimento, conforme descrição da figura 1. As amostras da região areolar representadas pelos estágios 1 ao 3, foram fixadas em solução de Karnovsky – glutaraldeído, paraformaldeído em tampão fosfato (Ruzin 1999), desidratadas em série etanol-butanol (50-100%), e então incluídas em parafina. Em seguida o material foi seccionado transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (Reichertt-Jung, Autocut 2040).

Fig. 1. Representação esquemática dos diferentes estágios de desenvolvimento da região areolar. Neste estudo foram considerados os estágios 1 ao 3, finalizando com o desenvolvimento de um novo segmento caular.

Os cortes foram corados em safranina e azul de astra (Bukatsch 1972) e as lâminas montadas em Entellan®. Todas as imagens foram capturadas utilizando o sistema digital de imagem IM50 acoplado ao microscópio Leica DMLB.

As análises em Microscopia Eletrônica de Varredura foram feitas a partir da superfície das aréolas, as quais foram desidratadas em série etanólica (10-100%) e submetidas ao ponto crítico com gás carbônico (CPD 030, Balzer). As amostras foram montadas nos suportes metálicos (*stubs*) após o ponto crítico, para então serem metalizadas com ouro (Silveira 1989).

RESULTADOS

As regiões areolares analisadas foram classificadas, quanto ao aspecto macroscópico, nos seguintes tipos: 1. amplas folhas, espinhos lignificados e longos tricomas; 2. folhas reduzidas e espinhos lignificados; 3. folhas diminutas senescentes e aparente ausência de espinhos lignificados; 4. folhas e espinhos lignificados aparentemente ausentes (Figs. 2-5).

ANATOMIA DA REGIÃO AREOLAR

A região areolar em todas as espécies apresenta-se anatomicamente constituída pelo meristema areolar, responsável pela formação das estruturas foliares, ou seja, os espinhos (lignificados e gloquídeos), além dos tricomas (Figs. 6-11).

A análise anatômica da região areolar tem início com o meristema areolar, que, nas espécies estudadas, é estruturalmente similar ao meristema apical caulinar subdividido em quatro regiões distintas: a zona 1 ou a túnica, que é unisseriada dando origem à protoderme; a zona 2 ou região central apresentando células menores, densamente coradas; a zona 3 ou zona periférica que origina espinhos: lignificados e gloquídeos e os tricomas e zona 4 ou meristema central responsável pela formação da medula (Fig. 6). No início do desenvolvimento areolar, o meristema areolar forma uma grande estrutura foliar central com localização oposta ao primórdio foliar, em seguida são formadas outras duas estruturas foliares menores paralelas entre si, e este processo se repete algumas vezes gerando uma conformação como representada pelas figuras 12 e 13. Quando as estruturas foliares encontram-se diferenciadas, ocorre a instalação de um tecido meristemático cujas células iniciais sofrem divisões periclinais produzindo células derivadas para o exterior do órgão (Fig. 9).

Os tricomas areolares estão presentes em todas as espécies examinadas, os quais são tectores (não-glandulares) e se formam a partir de divisões anticlinais e periclinais conferindo aspecto multisseriado à base da estrutura, enquanto que na porção mais distal, as células sofrem apenas divisões periclinais formando células maiores que as basais, tornando-se unisseriados nas porções mais distais (Figs. 6-11). Estes tricomas apresentam diferenciação basípeta, ou seja, do ápice para a base, cujas células permanecem não lignificadas em toda a sua extensão (Figs. 6-11). Em *A. subulata*, além dos tricomas já descritos, ocorrem ainda longos tricomas que

emergem da aréola sendo vistos a olho nu, no entanto, são estruturalmente semelhantes aos demais tricomas areolares (Figs. 10,11).

Corroborando as observações macroscópicas, os espinhos lignificados são observados apenas em *A. subulata* (Fig. 14) e *O. monacantha*, sendo registrados desde os primeiros estágios de diferenciação das estruturas areolares (Figs. 2-5,13). Estes espinhos são multicelulares e multisseriados, apresentando-se lignificados desde o ápice até a base, sendo possível ainda perceber uma organização na estrutura interna, com uma camada de revestimento apresentando células isodiamétricas lignificadas. Imediatamente, interna a estas se observam 3-4 camadas de células apresentando parede primária que se colapsam quando as células mais internas tornam-se lignificadas (Figs. 15-16). O processo de lignificação dos espinhos é basípeto (do ápice para a base), no eixo longitudinal e, centrífugo quando em seção transversal sem considerar a lignificação da epiderme (Figs. 15-18). Vale salientar ainda que nos espinhos de *A. subulata* a camada de células mais externa (epiderme) se lignifica simultaneamente as camadas mais internas (Fig. 16).

Além dos tricomas e dos espinhos lignificados, a região areolar de todas as espécies estudadas apresentou um tipo especial de espinho denominado de gloquídeo, que são estruturas multicelulares e multisseriados, e se caracterizam principalmente pela presença de células em forma de farpa (Figs. 19-20). A diferenciação dos gloquídeos é basípeta, quando observado longitudinalmente e centrífuga (do centro à periferia) quando analisada em seção transversal (Fig. 12). Embora se apresentem quase que completamente

lignificados, os gloquídeos, ao contrário dos espinhos, mantêm a base não-lignificada com presença de células com características vasculares (Figs. 21-24), onde em *O. microdasys* foi possível perceber a presença de células de mucilagem (Fig. 24). Ainda nesta espécie foram observadas estruturas intermediárias entre folhas e espinhos, que se caracterizam pela presença de vascularização apenas nos limites da região mediana, quando em seção longitudinal, enquanto as células da região apical sofrem lignificação (Figs. 25-27). Nesta estrutura o sistema vascular é constituído por um feixe vascular colateral com o xilema apresentando elementos de vaso anelares e helicoidais (Figs. 25-26).

Nos espinhos lignificados (Fig. 14) e nos gloquídeos (Fig. 21) foi registrado na região basal um crescimento intercalar, caracterizado pela presença de células meristemáticas que apenas nos espinhos lignificados se diferenciam completamente durante o desenvolvimento da estrutura (Fig. 17). No caso dos gloquídeos, mesmo com a lignificação da região apical-mediana, as células basais permanecem com características meristemáticas (Fig. 21).

Tanto os espinhos como os gloquídeos não apresentam vascularização. No entanto, são observados traços areolares, a partir do segmento caulinar, que atingem apenas a base dessas estruturas (Figs. 8,28,29). Em *A. subulata*, *O. monacantha* e *O. rufida*, estão presentes ainda traços foliares que se conectam com sistema vascular dos primórdios foliares, os quais são colaterais com a presença de elementos de vaso anelares e helicoidais e traqueídes vasculares com espessamentos anelares (Figs. 8,10,29).

A tabela 1 reúne as principais características morfológicas e anatômicas descritas para as espécies estudadas.

FOLHA ORIGINADA A PARTIR DO MERISTEMA APICAL CAULINAR

Conforme mencionado anteriormente, folhas provenientes do meristema apical caulinar estão presentes em *A. subulata*, *O. monacantha* e *O. rufida* (Figs. 2-5). Em *A. subulata* as folhas são persistentes, enquanto que em *O. monacantha* e *O. rufida* estas senescem logo nos primeiros estágios de desenvolvimento areolar (Figs. 2-5). A conexão entre estas folhas e o segmento caulinar é dada através de uma constrição presente na base do órgão, tornando clara a distinção entre a lâmina foliar e o segmento caulinar (Figs. 8,10,28).

Na estrutura interna das folhas, em seção transversal, é possível observar a epiderme unisseriada, apresentando estômatos paracíticos, localizados ao nível das demais células epidérmicas (Figs. 30,31). Apenas em *O. monacantha* se observa a instalação de um felogênio na região do bordo foliar (Fig. 32), que em *O. rufida* apresenta células com paredes sinuosas. Em *O. monacantha* (Fig. 33) e *O. rufida* o mesofilo é isomorfo (Fig. 34) e em *A. subulata*, embora a folha seja cilíndrica, é possível distinguir o parênquima paliádico e um parênquima mais interno onde as células são isodiamétricas (Fig. 35). Neste mesofilo ocorrem também muitas células mucilaginosas, drusas e amiloplastos (Figs. 32-36). Em *O. rufida* (Figs. 37-38) e *O. monacantha* o sistema vascular é constituído por uma unidade vascular central, enquanto em *A. subulata* as unidades vasculares apresentam distribuição

cilíndrica sendo constituído por 6-12 unidades colaterais que são bastante reduzidas e 2-4 unidades vasculares maiores na região central (Figs. 36,37,39). O floema em todas as espécies é bastante reduzido apresentando elementos de tubo crivado, células companheiras e parênquima, e o xilema, ainda em crescimento primário, apresenta elementos de vaso com espessamento anelar e parênquima. Ainda no xilema primário, foram observadas traqueídes vasculares apenas em *A. subulata* (Fig. 39).

DISCUSSÃO

Quanto à morfologia geral das aréolas, Boke (1951,1961) descreveu a ocorrência de dois tipos básicos: 1. dimórficas, representado pela presença de aréolas com e sem crescimento determinado em diferentes regiões do corpo da planta, como verificado em muitas espécies; 2. monomórficas as que apresentam crescimento determinado com o meristema areolar se diferenciando completamente, cessando sua atividade como ocorre em muitos gêneros de cactos globosos. De acordo com a classificação de Boke (1951, 1961), nas espécies estudadas foram observadas aréolas com e sem crescimento determinado, caracterizando o tipo dimórfico.

As análises anatômicas realizadas demonstraram que as aréolas das espécies examinadas estão, estruturalmente, constituídas pelo meristema areolar, que é similar ao meristema apical caulinar descrito para representantes da família Cactaceae (Boke 1941; Mauseth 2006). Como produtos gerados deste meristema, foram registrados em todas as espécies tricomas e espinhos (gloquídeos) e, apenas em *A. subulata* e *O. monacantha* espinhos lignificados.

Essa composição é similar à descrita por Boke (1941,1944), para outras espécies da família.

A estrutura do meristema apical caulinar observada nas espécies estudadas é similar à descrita por vários outros autores (Boke 1941,1944; Gibson & Nobel 1986; Mauseth 2006). Boke (1941) descreveu a organização do meristema apical em duas espécies de Cactaceae (*Opuntia cylindrica* – Opuntioideae e *Tricocereus spachianus* – Cactoideae) como sendo uma condição aparentemente única dentre as angiospermas, diferente do padrão túnica-corpo descrito por Schmidt (1924 *apud* Steeves 2006), e denominou *zonação apical*. No entanto, atualmente já se sabe que a zonação observada no meristema apical de Cactaceae é idêntica à das demais angiospermas (Brown *et al.* 1964; Sussex & Rosenthal 1973). O meristema apical caulinar e o meristema areolar nas Opuntioideae estudadas são anatomicamente semelhantes às descrições da literatura.

No meristema apical descrito por Boke (1941), a camada que irá formar a protoderme é denominada de zona 1. O autor menciona que a principal diferença estaria no corpo, que apresenta três zonas muito distintas, com a zona mais próxima ao ápice do corpo sendo denominada zona inicial ou zona 2, cujas células são densamente coradas e se dividem em diferentes planos de simetria. A zona 3 ou zona periférica está diretamente relacionada à produção dos feixes vasculares do estelo (e feixes corticais quando presentes) e das estruturas foliares. Finalmente a zona 4 ou meristema central, que formará a medula (e feixes medulares quando presentes).

No estudo comparativo de Boke (1941) o meristema das duas espécies é similar quanto ao aspecto geral da zonação. No entanto, *O. cylindrica* não apresenta feixes medulares como *T. spachianus*, em vez disso estão presentes traqueídes vasculares. Vários autores descrevem a ocorrência dessas células na região medular de espécies de *Opuntia* (Boke 1941,1944; Gibson 1977,1978), embora em nenhum desses trabalhos tenha sido analisada a sua origem. Diante do observado por Boke (1941), estas células medulares em espécies de *Opuntia* poderiam ter duas origens: 1) a partir de porções de procâmbio medulares, comumente presentes em representantes de Cactoideae e que resultam na formação dos feixes medulares, portanto, traqueídes; 2) do sistema fundamental, e, portanto, não seriam traqueídes, mas idioblastos traqueoidais como ocorrem em várias outras famílias não relacionadas filogeneticamente, podendo representar assim uma convergência adaptativa (Fahn & Arzee 1959; Tucker 1964; Dickison 1973; Fahn 1990; Pant & Bhatnagar 1977; Olatunji & Nengim 1980; Koller & Rost 1988; Zanega-Godoy & Costa 2003). Nas espécies estudadas essas traqueídes estão ausentes até o estágio analisado.

As características morfológicas e estruturais do meristema apical caulinar de Cactaceae chamam a atenção devido à forma, tamanho e espessura deste meristema, o qual se assemelha a um meristema floral. Para tentar entender o que se passava neste meristema, Mauseth (2004) realizou um estudo com o meristema apical de algumas espécies da família dando uma interpretação genética para a sua estrutura. Segundo o autor esta morfologia tão peculiar é resultante do controle de genes como *SHOOT-MERISTEMLESS*, *WUSCHEL* e *CLAVATA* que são responsáveis pelo controle no crescimento e

espessura do meristema, havendo, segundo o autor, uma superexpressão do *WUSCHEL*.

Como mencionado anteriormente o meristema areolar nas espécies estudadas assim como em muitas outras espécies de Cactaceae é estruturalmente semelhante ao meristema apical caulinar descrito acima. E na zona 1 ou túnica se originam os tricomas, cujas células basais se dividem periclinal e anticlinalmente formando uma base multicelular e multisseriada, com as células apicais se dividindo apenas periclinalmente formando uma região apical multicelular unisseriada. Esses tricomas apresentam diferenciação basípeta (do ápice para a base), corroborando as descrições da literatura que os descreve como multicelulares e unisseriados (Boke 1944,1951; Gibson & Nobel 1986). A partir dos trabalhos realizados sobre a formação da base multisseriada dos tricomas, podemos observar que em grupos basais como *Pereskia* (Gibson & Nobel 1986) este “tecido” é mais evidente, quando comparado a outros grupos mais derivados como *Opuntioideae* e *Cactoideae* (Boke 1944,1951).

Outro produto do meristema areolar são os espinhos (tanto os lignificados como os gloquídeos) que se desenvolvem a partir da zona 3 (Boke 1944) ou zona periférica, apresentando processo de lignificação basípeta (longitudinal) e centrífugo (transversal). Vale salientar que os gloquídeos são definidos como minúsculos espinhos que se formam da mesma maneira que os espinhos lignificados, sendo considerados uma sinapomorfia da subfamília *Opuntioideae* (Gibson & Nobel 1986; Stuppy 2002).

Boke (1944) menciona que algumas características permitem distinguir os espinhos lignificados dos gloquídeos, incluindo sua aderência à superfície das aréolas, com os espinhos lignificados sendo fortemente aderidos, enquanto que os gloquídeos apresentam uma base parenquimática permitindo uma fácil liberação. Boke (1944) menciona ainda que os gloquídeos diferem dos espinhos por serem menores e apresentarem células em forma de farpas (“*barbed*”). Corroborando o descrito por Boke, algumas diferenças também foram observadas entre os espinhos lignificados e os gloquídeos nas espécies estudadas, sobretudo quanto ao aspecto das células basais e o processo de lignificação das células.

Com relação ao processo de lignificação das células dos espinhos em seção transversal, embora o sentido em ambos os casos seja centrífugo, nos espinhos lignificados há, provavelmente, lignificação simultânea da epiderme e das células centrais. Já nos gloquídeos, a epiderme permanece não lignificada e todo o processo ocorre do centro para a periferia. Godofredo (2010) estudando a região areolar de *Pilosocereus aurisetus* (Cactoidaeae) registrou que o processo de lignificação dos espinhos é centrípeto. Esses resultados podem ser informativos com a continuidade de novos estudos em outros representantes da família.

Uma região meristemática na base dos gloquídeos é mencionada por Gibson & Nobel (1986). Boke (1944) relata a ocorrência de um tecido similar, ao qual denomina de felogênio cuja função é de conferir uma auto-proteção ao segmento caulinar, evitando que os espinhos adentrem o parênquima quando pressionados (Gibson & Nobel 1986). Nas espécies estudadas um tecido

meristemático é perceptível na base das estruturas foliares já diferenciadas e complementando as observações de Boke (1944), talvez possa se tratar de uma *poliderme* como ocorre em raízes e caules de certas espécies de Rosaceae, Myrtaceae, Hypericaceae e Onagraceae, onde o felogênio se divide gerando apenas células do súber ou felema (Fahn 1990).

Boke (1944) estudando aréolas em *Opuntia cylindrica* registrou estruturas entre espinhos lignificados e gloquídeos, as descrevendo como estruturas intermediárias. No presente estudo, estruturas similares às descritas por Boke (1944) foram observadas apenas em *O. microdasys*, que representam estágios intermediários entre folhas-espinhos. Essas informações podem atuar como evidências para a origem filogenética dos espinhos lignificados e gloquídeos em Cactaceae, como apresentado na figura 40.

Fig. 40. Representação dos prováveis eventos evolutivos ocorridos na região areolar de Cactaceae originando as estruturas foliares.

Com relação à vascularização, os espinhos lignificados apresentam-se não vascularizados nas espécies estudadas, com o traço areolar atingindo apenas a base da aréola com o sentido de lignificação (longitudinal) basípeto. Quando diferenciados apresentam-se completamente lignificados desde o ápice até a base, exceto os gloquídeos cuja base permanece parenquimática e onde, provavelmente, há tecidos vasculares. Gibson & Nobel (1986)

mencionam que a ausência de tecidos vasculares nos espinhos provavelmente está relacionada com a rápida lignificação das suas células, sobretudo as apicais impedindo a formação de sistema vascular em seu interior. Esta hipótese pode ser comprovada no presente estudo, onde os gloquídeos com base não lignificada apresentam células com características vasculares, diferente dos espinhos que são completamente lignificados e não apresentam tecido vascular. Ainda segundo os autores, nas angiospermas de um modo geral, o sinal que desencadeia o desenvolvimento de sistema vascular no primórdio foliar é proveniente do ápice desta estrutura, que nos espinhos das Cactaceae está esclerificado e morto. Além disso, a base lignificada impede que o traço areolar proveniente do sistema vascular caulinar “penetre” na base do espinho e estabeleça a conexão com o sistema vascular em seu interior. Godofredo (2010) observou situação semelhante nos espinhos de *Pilosocereus aurisetus* uma espécie colunar de Cactoideae, com folhas vestigiais.

Os traços de aréola nas espécies estudadas estão constituídos por elementos xilemáticos (elementos de vaso com espessamentos anelares e helicoidais e traqueídes vasculares) e floemáticos. Esta composição também é citada por Godofredo (2010), em traços areolares em *Pilosocereus aurisetus* (Cactoideae).

Folhas provenientes do meristema apical caulinar estão presentes em *A. subulata*, *O. monacantha* e *O. rufida*, sendo senescentes nestas últimas duas espécies. As folhas em Cactaceae, como em qualquer outra angiosperma, podem apresentar as mais variadas formas e tamanhos. No entanto, é observada uma tendência geral à extrema redução principalmente em

representantes da subfamília mais derivada, Cactoideae. Mauseth (2007) discute a redução foliar na subfamília Cactoideae, através do controle de genes como *KNOX*, *PHANTASTICA* e *YODA*. Conforme explica o autor, estes genes são responsáveis pelo controle do crescimento e alargamento da lâmina foliar bem como do meristema marginal nos demais grupos de plantas, e em Cactaceae a atividade desses genes foi se “perdendo” ao longo da evolução, culminando com a extrema redução foliar nas Cactoideae. O autor relata ainda a presença de sistema vascular constituído apenas por xilema nos primórdios foliares. No entanto, nas espécies estudadas o sistema vascular apresenta tanto xilema quanto floema.

A partir dos estágios de desenvolvimento foi possível observar crescimento intercalar na base dos espinhos lignificados, característica descrita por alguns autores como presente na base foliar (Esau 1965; Font Quer 1975). Esta observação, somada ao registro feito por Godofredo (2010) que descreve as mesmas características em *Pilosocereus aurisetus*, podem ser consideradas mais uma evidência da origem foliar dos espinhos em Cactaceae.

Os resultados obtidos neste estudo com novas evidências de estruturas intermediárias (folhas-espinho) em Opuntioideae, demonstram que estamos no caminho correto, cujos trabalhos sobre a origem foliar dos espinhos (lignificados e gloquídeos) em Cactaceae devem ser focados em grupos basais, representando uma nova fonte de dados a serem utilizados na construção de mais uma página na história evolutiva da família.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, E.F. 2001. **The cactus family**. Timber Press, Portland, Oregon.
- BOKE, N.H. 1941. Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. **Amer. J. Bot.** **28**: 656-664.
- BOKE, N. H. 1944. Histogenesis of the leaf and areole in *Opuntia cylindrica*. **Amer. J. Bot.** **31**: 299-316.
- BOKE, N. 1951. Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. **Amer. J. Bot.** **38**: 23-28.
- BOKE, N. 1961. Areole dimorphism *Coryphanta*. **Amer. J. Bot.** **48**: 593-603.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Microkosmos** **61**: 255.
- DICKISON, W.C. 1973. Nodal and leaf anatomy of *Xanthophyllum* (Polygonaceae). **Bot. Journal Linn. Soc.** **67**: 103-115.
- ESAU, K. 1965. **Plant Anatomy**. 2nd ed. New York. John Wiley and Sons.
- FANH, A. & ARZEE, T. 1959. Vascularization of articulated Chenopodiaceae and the nature of their fleshy cortex. **Amer. J. Bot.** **46**: 330-338.
- FAHN, A. 1990. **Plant anatomy**. 4th ed. Pergamon Press, Oxford.
- FONT QUER, P. 1975. **Diccionario de Botánica**. Editorial Labor, S.A. Barcelona. pg. 623.
- GIBSON A.C. 1977. Wood anatomy of opuntias with cylindrical to globular stems. **Bot. Gaz.** **138**: 334-351.

- GIBSON A.C. 1978. Woody anatomy of platyopuntias. **Aliso** **9**: 279-307.
- GIBSON, A. C. & NOBEL, P. S. 1986. **The Cactus Primer**. Harvard University Press, Cambridge, London.
- GODOFREDO, V.R. 2010. **Ontogênese, função e evolução das traqueides vasculares em Cactaceae, tendo como modelo o cacto colunar *Pilosocereus aurisetus* (Werderh.) Byles & G.D. Rowley**. Dissertação de Mestrado. Departamento de Botânica, IB, Universidade de São Paulo.
- JUDD, W.; CAMPBELL, C.; KELLOGG, E.; STEVENS, P. & DONOGUE, M. 2008. **Plant Systematic – A phylogenetic approach**. 3ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- KOLLER, A.L. & ROST, T.L. 1988. Structural analysis of water-storage tissue in leaves of *Sansevieria* (Agavaceae). **Bot. Gaz.** **149**: 260-274.
- MAUSETH, J. 2004. Giant shoot apical meristems in cacti have ordinary leaf primordial but altered phyllotaxy and shoot diameter. **Ann. Bot.** **94**: 145-153.
- MAUSETH, J. 2006. *Blosfeldia* lacks cortical bundles and persistent epidermis; is it basal within Cactoideae? **Bradleya** **24**: 73-82.
- MAUSETH, J. 2007. Tiny but complex foliage leaves occur in many "leafless" cacti (Cactaceae). **Intern. J. Plant Sci.** **168**: 845-853.
- NYFFELER, R. 2002. Phylogenetic Relationships in the Cactus Family (Cactaceae) Based on Evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* Sequences. **Amer. J. Bot.** **89**: 312-326.

- OLATUNJI, A.O. & NENGIM, R.O. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae. **Bot. J. Linn. Soc.** **80**: 357-370.
- PANT, D.D. & BHATNAGAR, S. 1977. Morphological studies in *Nepenthes* (Nepenthaceae). **Phytomorphology** **27**: 13-34.
- RUZIN, S.E. 1999. **Plant microtechnique and microscopy**. Oxford University Press, Oxford.
- SILVEIRA, M. 1989. Preparação de amostras biológicas para Microscopia eletrônica de varredura. In: **Manual sobre técnicas básicas de microscopia eletrônica**. São Paulo: USP. v. 1, p, 71-79.
- STUPPY, W. 2002. Seed characters and the generic classification of the Opuntioideae. **Succ. Pl. Res.** **6**: 25-60.
- STEEVES, T.A. 2006. The shoot apical meristem an historical perspective. **Can. J. Bot.** **84**: 1629-1633.
- SUSSEX, I.M. & ROSENTHAL, D. 1973. Differential H³-thymidine labeling of nuclei in the shoot apical meristem of *Nicotiana*. **Bot. gaz.** **134**: 295-301.
- TUCKER, S.C. 1964. The terminal idioblasts in magnoliaceous leaves. **Amer. J. Bot.** **51**: 1051-1062.
- ZANEGA-GODOY R. & COSTA, C.G. 2003. Anatomia foliar de quatro espécies de *Catleya* Lindl. (Orchidaceae) do planalto central brasileiro. **Acta Bot. Bras.** **17**: 101-118.

Figuras 2-5. Morfologia das aréolas nas espécies estudadas. 2. *Austrocyllindropuntia subulata*. Região areolar com amplas folhas cilíndricas e espinhos lignificados, além dos longos tricomas (seta). 3. Região areolar do segmento jovem de *Opuntia monacantha* apresentando reduzidas folhas e espinhos lignificados. Em detalhe (canto superior direito), região areolar no segmento adulto com amplos espinhos lignificados e folhas ausentes. 4. Região areolar de *Opuntia rufida* mostrando a ocorrência de reduzidas folhas no segmento jovem e resquícios das mesmas no segmento maduro (seta). Nota a aparente ausência de espinhos lignificados. 5. Região areolar de *Opuntia microdasys* com folhas e espinhos lignificados aparentemente ausentes.

Figuras 6-11. Seções longitudinais de regiões areolares. 6. Aspecto geral do meristema areolar de *Austrocyllindropuntia subulata*. Notar tricomas nas laterais do meristema areolar. 1-Túnica, 2-Zona central, 3-Zona periférica, 4-Zona medular. 7. Aspecto geral das estruturas areolares de *Opuntia microdasys*. 8. Detalhe da conexão entre o sistema vascular caulinar e foliar em *Opuntia rufida*. Notar a constrição na base da folha (seta). 9. Tecido meristemático na base das estruturas areolares de *Opuntia rufida*. Notar padrão de divisões celulares em detalhe (canto superior esquerdo). 10. Aspecto geral da região areolar de *Austrocyllindropuntia subulata*. Notar região de constrição na base da lâmina foliar (seta). 11. Detalhe da formação dos tricomas a partir da túnica. Área tracejada-Aréola, Fo-Folha. Barras: 40µm (6); 80µm (7,8,9); 150µm (10); 20µm (11).

Figura 12. Aspecto geral da região areolar de *Opuntia monacantha* em seção transversal evidenciando o sentido de diferenciação e desenvolvimento das estruturas areolares. Notar tricoma em seção transversal (seta). 13-16. *Austrocyllindropuntia subulata*. 13. Seção longitudinal da região areolar destacando o desenvolvimento das estruturas areolares. 14. Detalhe do meristema da base do espinho (seta). 15-16. Seções transversais do espinho evidenciando organização interna e diferenciação centrífuga das células. Notar ainda (16) células adjacentes a periferia colapsadas (seta). Fo-Folha, Barras: 40µm (12,13,14); 80µm (15); 40µm (16).

Figuras 17-18. Seções longitudinais do espinho de *Opuntia monacantha*. 17. Células lignificadas na região da base. 18. Células lignificadas no ápice do espinho. 19-20. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) dos gloquideos. 19. *Opuntia rufida*. 20. *Austrocylindropuntia subulata*. Barras: 40µm (17); 80µm (18); x200 (19); x400 (20).

Figuras 21-24. Gloquídeos de *Opuntia microdasys*. 21. Seção longitudinal destacando a estrutura geral do gloquídeo. Notar a presença de células com características vasculares na região basal (seta) que se apresenta não lignificada. 22-24. Seções transversais do gloquídeo. 22. Ápice. 23. Região mediana. 24. Base. Em detalhe a ocorrência de células mucilaginosas (*). Barras: 80µm (21); 40µm (22); 20µm (23,24).

Figuras 25-27. Seções longitudinais da estrutura intermediária de *Opuntia microdasys*. 25. Aspecto geral. 26. Detalhe da região mediana evidenciando a discreta vascularização (seta) e presença de células mucilaginosas (*). Notar paredes sinuosas das células. 27. Detalhe do ápice mostrando a lignificação das células. Barras: 150µm (25); 80µm (26); 40µm (27).

Figuras 28-30. *Opuntia rufida*. 28. Seção longitudinal do segmento caulinar destacando os traços de aréola (setas). 29. Detalhe da conexão do sistema vascular do segmento caulinar e da folha. 30. Vista frontal da epiderme da folha mostrando estômatos paracíticos (seta). 31. Seção transversal da folha de *Opuntia monacantha* mostrando estômatos ao mesmo nível das demais células epidérmicas (setas). Fo-Folha; Tm-Tecido meristemático. Barras: 150µm (28); 40µm (29); 20µm (30); 40µm (31).

Tabela 1. Resumo das principais estruturas observadas nas aréolas das espécies estudadas.

Espécies	Morfologia areolar	Estruturas areolares
<i>Austrocylindropuntia subulata</i>	Aréola com amplas e persistentes folhas e espinhos lignificados	Espinhos (lignificados e gloquídeos), tricomas, folhas
<i>Opuntia monacantha</i>	Aréolas com folhas reduzidas e senescentes e espinhos lignificados	Espinhos (lignificados e gloquídeos), tricomas, folhas
<i>Opuntia rufida</i>	Aréolas com folhas reduzidas e senescentes	Espinhos (gloquídeos), tricomas, folhas
<i>Opuntia microdasys</i>	Aréolas sem espinhos (lignificados) e folhas aparentes	Espinhos (gloquídeos), tricomas, estruturas intermediárias (folha-espinho)

Figuras 32-35. Folhas provenientes do meristema apical caulinar. 32-33. *Opuntia monacantha*. 32. Detalhe da periderme no bordo foliar em seção transversal. 33. Seção longitudinal da folha mostrando a organização geral dos tecidos. 34. Seção longitudinal da folha de *Opuntia rufida*. Notar a ocorrência de célula de mucilagem (Cm) e constrição entre a base da folha e o caule (seta). 35. Aspecto geral da folha de *Austrocyllindropuntia subulata* em seção transversal. Pp-Parênquima paliçádico; Pi-Parênquima interno. Barras: 20µm (32); 40µm (33,34); 150µm (35).

Figura 36. Seção transversal da folha de *Austrocyllindropuntia subulata* mostrando a disposição das unidades vasculares. 37 Representação esquemática da disposição das unidades vasculares da folha de *Opuntia* (A) e *Austrocyllindropuntia* (B). 38. Seção transversal da folha de *Opuntia monacantha* mostrando a unidade vascular central. Note o floema bastante reduzido (seta). 39. Detalhe das unidades vasculares da folha de *Austrocyllindropuntia subulata*. Note WBT "wide-band tracheid", traqueíde vascular (seta). Barras: 150µm (36); 20µm (38); 40µm (39).

CAPÍTULO II

**SISTEMA DE REVESTIMENTO E FUNDAMENTAL EM SEGMENTOS
CAULINARES DE ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE)**

RESUMO

O sistema de revestimento e fundamental constitui uma das principais fontes de informação em Cactaceae. O estudo desses dois sistemas tem sido utilizado inclusive para resolver relações incertas intra e inter específicas de representantes da família, concentrados em sua maioria na subfamília Cactoideae. Este trabalho apresenta uma caracterização anatômica geral dos segmentos caulinares de quatro espécies de Opuntioideae com ênfase nos sistemas de revestimento e fundamental visando trazer novas contribuições aos estudos anatômicos da subfamília. Alguns caracteres permitiram distinguir as espécies examinadas, tais como: epiderme plana com estômatos situados ao mesmo nível das demais células epidérmicas em *A. subulata*, *O. dillenii* e *O. monacantha*; epiderme papilosa com estômatos abaixo das demais células epidérmicas e tricomas em *O. microdasys*. Os estômatos são paracíticos em *O. dillenii*, hexacíticos em *A. subulata* e *O. monacantha* e paracíticos e paralelocíticos em *O. microdasys*. O parênquima clorofiliano apresenta células retangulares em *O. microdasys* e *O. dillenii* e quadrangulares em *O. monacantha* e *A. subulata*. Canais secretores de mucilagem adjacentes ao floema ocorrem apenas em *O. microdasys* e *O. monacantha*. Outros caracteres foram registrados em todos os representantes estudados como: diferentes tipos de drusas na hipoderme colenquimática e parênquima, cavidades e células secretoras de mucilagem. Embora o número de espécies analisadas possa limitar as interpretações taxonômicas dos dados, os aspectos anatômicos descritos nos sistemas de revestimento e fundamental das espécies analisadas, foram bastante informativos merecendo ser melhor explorado, inclusive em outros representantes da subfamília. Assim, este estudo representa o primeiro passo rumo para entender os eventos ocorridos durante a evolução desses sistemas em Opuntioideae.

Palavras-chave: Cactaceae, Opuntioideae, anatomia, skin.

ABSTRACT

The skin (epidermis + hypodermis) and growth system are two of the principal source of information in Cactaceae. The study of the two systems has been used to solve uncertain relations intra and inter specific between representatives of the family, the majority of them concentrated in subfamily Cactoideae. This work presents a general anatomical characterization of the stem segments of four species of Opuntioideae with emphasis on the skin and growth system, in order to bring new contributions to the anatomical studies of the subfamily. Some characters are distinctive for the studied species, such as: flat epidermis with stomata located in the same level of the remaining epidermal cells in *A. subulata*, *O. dillenii* and *O. monacantha*; papillose epidermis with stomata bellow the remaining epidermal cells and trichomes in *O. microdasys*. The stomata are paracytic in *O. dillenii*, hexacytic in *A. subulata* and *O. monacantha* and paracytic in *O. microdasys*. The palisade cortex presents rectangular cells in *O. microdasys* and *O. dillenii*, and cubic in *O. monacantha* and *A. subulata*. Mucilaginous channels next to the phloem are found only in *O. microdasys* and *O. monacantha*. Other characters were registered in all studied representatives, such as: different types of druses in the collenchymatic hypodermis and parenchyma, cavities and mucilage secretory cells. Although the number of analyzed species may limit the taxonomic interpretation of the obtained data, the anatomical aspects described on the skin and fundamental systems of the studied species were greatly informative, deserving to be better explored, including other representatives of the subfamily. Thus, this study represents the first step to understand the events during the evolution of these systems in Opuntioideae.

Key words: Cactaceae, Opuntioideae, anatomy, skin.

INTRODUÇÃO

Opuntioideae constitui uma das três subfamílias tradicionalmente reconhecidas em Cactaceae, apresentando cerca de 220-350 espécies com hábitos arborescente, arbustivos ou cespitosos, e distribuição no Canadá, América do Norte, Caribe, América Central e do Sul (Anderson 2001; Wallace & Dickie 2002). Embora seja monofilética, a subfamília apresenta circunscrição bastante controversa, principalmente dentro do gênero *Opuntia* (Griffith & Porter 2009). Os principais gêneros atualmente reconhecidos são: *Austrocyllindropuntia*, *Brasiliopuntia*, *Consolea*, *Cumulopuntia*, *Cylindropuntia*, *Grusonia*, *Maihueniopsis* (incluindo *Puna*), *Miqueliopuntia*, *Opuntia*, *Pereskiopsis*, *Pterocactus*, *Quiabentia*, *Tacinga*, *Tephocactus* e *Tunila*, sendo *Opuntia sensu lato* (*Opuntia*, *Nopalea*, *Consolea*, *Tacinga* – algumas espécies, *Brasiliopuntia*, *Maihueniopsis*, *Tunila* e *Miqueliopuntia*) o grupo mais representativo. Os gêneros encontram-se distribuídos nas seguintes tribos: Austrocyllindropuntieae, Pterocactaeae, Cylindropuntieae e Tephrocactaeae, Opuntieae (Anderson 2001; Wallace & Dickie 2002; Griffith & Porter 2009).

Como os demais representantes da família Cactaceae, as Opuntioideae são comumente encontradas em ambientes áridos, cuja capacidade de habitar essas regiões é favorecida, principalmente, pela presença de uma estrutura interna altamente especializada, sobretudo quanto à capacidade de armazenamento de água e nutrientes (Conde 1975; Gibson & Nobel 1986).

“The *skin*” nas Cactaceae é descrita como uma estrutura formada pela epiderme juntamente com 1-várias camadas de células hipodérmicas responsáveis pela proteção do parênquima clorofiliano situado imediatamente

interno a este tecido (Gibson & Nobel 1986; Darling 1989). Do ponto de vista fisiológico, o conhecimento deste sistema é essencial para o entendimento dos mecanismos que auxiliam na sobrevivência destas plantas em ambientes áridos (Nobel 1999). Além da importante função fisiológica, desempenhada por estes dois tecidos, “the skin” representa ainda uma das principais fontes de dados diagnósticos na família Cactaceae (Terrazas & Arias 2003), a maioria com representantes da subfamília Cactoideae, como Darling (1989) que menciona propriedades relacionadas à eficiência na função de proteção a incidência de raios UV sobre a superfície caulinar de cactos saguaro (*Cereus giganteus*) conferida por estas camadas, sendo capazes de refletir até 80% de raios infra-vermelhos.

Loza-Cornejo & Terrazas (2003), destacam a importância taxonômica de caracteres utilizados na descrição de espécies de Cactoideae da América do Norte, como o aspecto da epiderme em seção transversal, espessura da cutícula, largura das células epidérmicas, número de camadas da hipoderme, além da presença e do tipo de cristais, como por exemplo, corpos de sílica que muitas vezes são utilizados para resolver classificações controversas, como observado em *Echinocereus*. Ainda com representantes de Cactoideae, Calvente *et al.* (2008) destacando alguns caracteres importantes na separação de espécies de *Rhipsalis*, como por exemplo a posição dos estômatos, bem como o formato exibido pelas células epidérmicas e depressões. Lemos & Melo-de-Pinna (submetido) demonstraram que características do sistema de revestimento em espécies epífitas de Cactaceae podem variar com o desenvolvimento dos segmentos caulinares e sugerem que uma vez utilizados

na sistemática do grupo, devem ser considerados a partir de regiões mais diferenciadas, como a região basal de segmentos primários.

Para Opuntioideae os trabalhos estão concentrados na década de 70, com espécies de *Cylindropuntia* ocorrentes na América do Norte (Hamilton 1970) e de *Opuntia* onde são descritos caracteres anatômicos relacionados aos sistemas de revestimento, fundamental e vascular importantes na diagnose de 5 espécies do gênero (Conde 1975). Mesmo com a grande representatividade das Opuntioideae o número de espécies estudadas sob o aspecto anatômico ainda é pequeno.

Sendo assim, este trabalho apresenta uma análise dos sistemas de revestimento e fundamental de segmentos caulinares de representantes da subfamília Opuntioideae, trazendo novas contribuições aos estudos anatômicos de Cactaceae.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostras das regiões apical, mediana e basal de 03 segmentos caulinares maduros de *Austrocyllindropuntia subulata*, *Opuntia dillenii* (Ker Gawl.) Haw., *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff. e *Opuntia monacantha* Haw. e *Opuntia rufida* Engelm., foram fixadas em FAA50 (formaldeído, ácido acético, etanol 50%) e desidratadas em série etanol-butanólica 50-100%-Butanol Puro (Johansen 1940). Em seguida, foram incluídas em parafina, emblocadas e seccionadas transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (Reichert-Jung, Autocut 2040). As seções obtidas foram coradas com azul de astra 1% e

safranina 1% (Kraus *et al.* 1998), e em seguida montadas lâminas permanentes com Entellan® (Purvis *et al.* 1964).

Para a análise da epiderme em vista frontal foi realizada a técnica de dissociação com uso da solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético 1:1 (Franklin 1945). Após a perda da coloração natural, o material foi lavado em água destilada e corado com safranina 1% aquosa. As lâminas semi-permanentes foram montadas em glicerina 50% (Purvis *et al.* 1964).

A epiderme em vista frontal foi analisada em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), sendo o material desidratado em série etanólica (50-100%), submetido a ponto crítico e posteriormente metalizado, seguindo metodologia descrita por Silveira (1989). Para esta análise foram consideradas as regiões apicais e medianas dos segmentos caulinares.

Teste histoquímico utilizando ácido tânico e cloreto de ferro III (Pizzolato & Lillie 1973) foi realizado para verificar a provável natureza mucilagínosa da substância presente nas estruturas secretoras.

As principais estruturas foram registradas no Sistema de Digitalização de Imagens (IM50) acoplado ao microscópio Leica DMLB.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A tabela 1 mostra os principais resultados obtidos a partir da análise dos sistema de revestimento e fundamental dos segmentos caulinares em representantes de Opuntioideae.

Em todas as espécies estudadas, segundo levantamento realizado, o sistema de revestimento em seção transversal está constituído pela epiderme unisseriada revestida por uma cutícula (Tabela 1, Figs. 1,2). Na maioria dos cactos “não-pereskia”, os quais dependem da realização da fotossíntese no sistema caular, o sistema de revestimento predominante no ápice e na região mediana é a epiderme (Gibson & Horak 1978; Mauseth 1996,1999). Nestes cactos a epiderme permanece funcional por décadas, controlando as trocas gasosas necessárias à realização do processo fotossintético (Darling 1989).

Em *Austrocylindropuntia subulata* (Muehl.) Backeb., *Opuntia dillenii* e *O. monacantha* a epiderme apresenta aspecto plano com os estômatos situados ao mesmo nível das demais células epidérmicas (Fig. 1) em todas as regiões analisadas, corroborando o mencionado por outros autores para a família Cactaceae (Conde 1975; Eggli 1984; Darling 1989; Calvente *et al.* 2008). Esta localização superficial dos estômatos, provavelmente, favorece rápidas trocas gasosas durante sua abertura, podendo representar uma adaptação ao mecanismo fotossintético CAM (Gibson & Horak 1978; Gibson & Nobel 1986).

Em outras espécies os estômatos situam-se abaixo das células epidérmicas, podendo representar uma estratégia adaptativa a perda excessiva de água por evaporação (Fahn & Cutler 1992). Em *O. microdasys*, a epiderme tem aspecto papiloso, com estômatos situados em pequenas depressões

envoltas pelos tricomas (Figs. 2-8). Dentre as espécies de Opuntioideae estudadas (ver Tabela 1), é descrita a ocorrência de epiderme papilosa (Gibson & Nobel 1986). Em *Cylindropuntia leptocaulis* e *C. kleiniae* a epiderme é descrita como ondulada, enquanto que em *C. imbricata*, *O. phaeacantha*, *O. engelmannii*, *Grusonia kunzei*, *C. santamaría* e *G. bradtiana*, como plana (Tabela 1, Hamilton 1970; Conde 1975). Isso demonstra que o caráter epiderme em seção transversal nas Opuntioideae é variável, considerando as diferentes tribos e o hábito das espécies (ver tabela 1).

Apenas na epiderme de *O. microdasys* ocorrem tricomas unisseriados, uni ou multicelulares. Segundo Loza-Cornejo & Terrazas (2003), em Cactaceae, é comum os tricomas no caule serem descritos como papilas para distingui-los dos tricomas presentes na região areolar. Segundo Fahn (1990) as papilas são tricomas não-glandulares unicelulares ou multicelulares unisseriados, e podem atuar na captação de energia luminosa que é bastante limitada em plantas que crescem em ambientes sombreados. Nas plantas do presente trabalho, geralmente distribuídas em ambientes desérticos, estes tricomas parecem estar envolvidos com a redução da perda de água e favorecimento de um microclima para a abertura dos estômatos (Gibson & Nobel 1986).

Loza-Cornejo & Terrazas (2003), mencionam ainda que as papilas epidérmicas são comumente utilizadas na caracterização taxonômica de alguns grupos como, por exemplo, o reconhecimento de platyopuntias (atual clado *Opuntia* (Wallace & Dickie 2002). Gibson & Nobel (1986) também mencionam a ocorrência de tricomas em outros dois representantes da subfamília

Opuntioideae (*Pterocactus tuberosus* e *Opuntia basilaris*), os quais conferem um aspecto papiloso, assim como observado em *O. microdasys*, corroborando os dados obtidos até o momento (das tribos Pterocactae e Opuntieae), sugerindo que este pode representar um importante caráter taxonômico neste grupo.

Os tipos estomáticos observados em Opuntioideae foram hexacítico em *A. subulata* e *O. monacantha* e paracíticos nas demais espécies estudadas (ver Tabela 1), seguindo a classificação de Fryns-Claessens & Van-Cothem (1973). Em Cactoideae, Loza-Cornejo & Terrazas (2003) mencionam que todas as 70 espécies de 21 gêneros estudados apresentam o tipo paralelocítico, podendo representar um importante caráter taxonômico para a subfamília. Conforme mencionado anteriormente, nas Opuntioideae (Tabela 1), apenas dois tipos são descritos: hexacítico e paracítico, indicando uma possível tendência do grupo que poderá ser útil na diagnose de representantes desta subfamília, e em futuras interpretações das relações filogenéticas da família.

Em vista frontal, as células epidérmicas apresentam paredes retas em *A. subulata* e *O. microdasys* e sinuosas apenas em *O. monacantha* (Figs. 9-14). Já em *O. dillenii*, as paredes das células epidérmicas são sinuosas apenas no ápice e retas nas regiões medianas e basais (Fig. 14). Infelizmente, este caráter não foi analisado em outras espécies de Opuntioideae (ver Tabela 1), impossibilitando qualquer discussão no grupo. No entanto, vale salientar que em Cactoideae, este é um aspecto que vem revelando importantes ferramentas taxonômicas (Loza-Conejo & Terrazas 2003; Calvente *et al.* 2008) e que em

alguns grupos se apresenta variável durante o desenvolvimento dos segmentos caulinares (Lemos & Melo-de-Pinna submetido).

Na região basal do segmento caulinar de todas as espécies analisadas, a epiderme é substituída pela periderme, a qual se instala a partir de camadas epidérmicas ou subepidérmicas (Fig. 15), semelhante ao descrito em outras espécies da família (Gibson & Nobel 1986; Mauseth 1999; Soffiatti & Angyalossy 2003).

As Cactaceae apresentam inúmeras características anatômicas, mas nenhuma delas é tão marcante e importante sob o ponto de vista adaptativo e taxonômico quanto o “*skin*”, que consiste da epiderme juntamente com a hipoderme (Bailey 1961; Gibson & Nobel 1986; Darling 1989).

O sistema fundamental é formado externamente pela hipoderme (Figs. 1-2,15-16), que em todas as regiões analisadas (ápice, meio e base), é multisseriada. Em *O. dillenii* a hipoderme apresenta cerca de 3-4 camadas de células, em *O. microdasys* 2-3 camadas, em *O. monacantha* 3-5 camadas e em *A. subulata* 8-10 camadas de células. Na hipoderme são observadas extensas câmaras subestomáticas, que atingem o parênquima cortical (Figs. 1-2).

A hipoderme, conforme mencionado também em várias outras espécies de Cactaceae, tem recebido diferentes terminologias: colenquimática (Loza-Cornejo & Terrazas 2003; Soffiatti & Angyalossy 2003; Arruda *et al.* 2005; Yoshikawa *et al.* 2004; Godofredo & Melo-de-Pinna 2008) ou pseudo-hipoderme colenquimatosa (Metcalf & Chalk 1950). No presente estudo, adotamos o termo hipoderme colenquimática.

Embora a hipoderme colenquimática esteja presente na maioria das Opuntioideae e Cactoideae, ela pode estar ausente em alguns gêneros como em *Blossfeldia Werderm.* (Mauseth 2006) e *Gymnocalycium Pfeiff.* (Gibson & Horak 1978), uma característica que juntamente à outras torna estes gêneros mais basais dentro da subfamília Cactoideae (Mauseth 2006).

Nas espécies analisadas as células da hipoderme apresentam espessamento anelar de parede primária. Na hipoderme as células podem apresentar paredes com diferentes padrões de espessamento como anelar (típico de Opuntioideae) ou lamelar com o lume irregular, conforme verificado em espécies de Cactoideae (Loza-Cornejo & Terrazas 2003; Arruda *et al.* 2005). Diferenças nos tipos de espessamento das paredes das células da hipoderme são mencionadas por outros autores (Soffiatti & Angyalossy 2003; Arruda *et al.* 2005), podendo representar um caráter diagnóstico para a família.

Drusas arredondadas ocorrem no interior das células hipodérmicas (Figs. 15-18). Quando observadas ao microscópio de varredura, apresentam pequenos cristais que se projetam (Fig. 18). Tanto a epiderme como a hipoderme podem apresentar cristais, que atuam principalmente na proteção do parênquima clorofiliano, refletindo a excessiva incidência de raios solares nas Cactaceae bem como na proteção contra herbivoria (Darling 1989; Gibson & Nobel 1986; Fahn & Cutler 1992).

Em Cactoideae os cristais podem apresentar diferentes formatos, desde simples como os prismáticos e suas várias formas, além dos agregados como as drusas, talvez favorecendo sua interpretação taxonômica (Bailey 1961; Gibson & Nobel 1986; Loza-Cornejo & Terrazas 2003). Loza-Cornejo &

Terrazas (2003) que mencionam alguns tipos de inclusões celulares, como os cristais, corpos de sílica, esferocristais e taninos, na separação de algumas espécies como no gênero *Equinocereus*. Gibson & Horak (1978) subdividiram a tribo Pachycereeae em duas subtribos utilizando este caráter na hipoderme e Silva & Alves (1999) na separação de seis espécies de *Pilosocereus*.

Em Opuntioideae, no entanto, os cristais são agregados do tipo drusa (Gibson & Nobel 1986; Nobel 2002) e sua utilização na taxonomia é mais limitada, embora possa haver diferentes subtipos quanto ao aspecto geral dessas estruturas. Como descrito na literatura, as espécies de Opuntioideae analisadas no presente estudo apresentaram apenas drusas (cristal composto globoso ou um agregado de cristais – Esau 1960; Gibson & Nobel 1986), as quais apresentam distribuição contínua na primeira camada de células da hipoderme, imediatamente interna à epiderme, estando distribuídas aleatoriamente nas demais camadas deste tecido. Esta distribuição das drusas na hipoderme também é descrita na literatura para outros representantes de Opuntioideae (Gibson & Nobel 1986).

O parênquima cortical está subdividido em um parênquima externo, cujas células são alongadas e em forma de paliças, sendo denominado de parênquima paliçádico e uma porção mais interna constituída por células isodiamétricas, descrita como parênquima armazenador, este último compreende parte do córtex interno e da medula (Figs. 19-22). As células do parênquima clorofiliano, em seção transversal, são quadrangulares em *A. subulata* e *O. monacantha* (Fig. 21) e retangulares em *O. dillenii* e *O. microdasys* (Fig. 22). Quanto ao número de camadas de células, o parênquima

clorofiliano apresenta de 4-6 camadas em *O. dillenii*, 5-8 em *O. monacantha*, 7-8 em *A. subulata* e 6-8 camadas em *O. microdasys*.

Esta subdivisão do parênquima é mencionada em outras espécies das subfamílias Opuntioideae e Cactoideae (Metcalf & Chalk 1950; Gibson & Nobel 1986; Mauseth & Ross 1988; Arruda *et al.* 2005). Sajeve & Mauseth (1991) através de um estudo comparativo entre caules de *Pereskia* e espécies de Cactoideae, verificaram que o caule destes dois grupos mostra-se bastante diferente anatomicamente. Os autores observaram muitas modificações relacionadas às trocas gasosas e a realização do processo fotossintético, que são consideradas derivadas em Cactoideae, sendo uma delas a subdivisão do parênquima cortical, como observado no presente estudo. Embora sejam representantes de Opuntioideae, os quais variam desde ausência de folhas na maturidade até folhas persistentes, o caule é o principal órgão fotossintetizante, como ocorre em Cactoideae (ausência de folhas).

No parênquima armazenador estão presentes ainda estruturas mucilaginosas sendo células e cavidades em todas as espécies (Figs. 23-24), e canais apenas em *O. monacantha* e *O. microdasys* (Opuntieae, Figs. 25-26). Estes canais apresentam um epitélio e uma cavidade central, tendo origem esquizo-lisígena. Segundo Wittler & Mauseth (1984a,b), os canais secretores são constituídos por um epitélio e pelo lume, geralmente de origem esquizógena. Ainda segundo os autores, restos das células que se degeneram durante este processo compõem o fluido presente no interior do canal.

A distribuição dos canais secretores é restrita às regiões medianas e basais do segmento caulinar, adjacentes ao floema primário. As células e

cavidades ocorrem desde o ápice até a base do segmento caulinar, tanto no córtex como na medula. Nas espécies descritas na literatura, atuais representantes das Tribos *Cylindropuntieae* e *Opuntieae*, apenas células e cavidades foram descritas (Conde 1975), podendo representar um importante caráter taxonômico, bem como ser utilizado em interpretações filogenéticas, uma vez que sua ocorrência está limitada, até o momento, há representantes da tribo *Opuntieae*, mais derivada dentro da subfamília *Opuntioideae*.

Segundo Wittler & Mauseth (1984a,b), estas estruturas podem secretar mucilagem, látex ou outras substâncias, sendo, portanto, necessária a realização de testes histoquímicos para comprovação da sua natureza. No presente estudo, por meio de testes histoquímicos, foi registrada a presença de polissacarídeos presentes na mucilagem.

Gibson & Nobel (1986) e Nobel (2002), relatam que estas estruturas podem estar envolvidas com a suculência nos cactos, podendo ampliar a capacidade de absorção e retenção de água. Ainda de acordo com os autores, a grande maioria dos cactos geralmente apresenta estruturas mucilaginosas por todo o córtex e medula do caule, podendo estar presentes também em outros órgãos, como flores e frutos, inclusive em cactos mais derivados. Gibson & Nobel (1986) mencionam que as células mucilaginosas parecem ter surgido primeiro no córtex e posteriormente na medula, pois muitos cactos basais têm estruturas mucilaginosas apenas no córtex.

Ainda no sistema fundamental foi possível observar drusas (Figs. 27-29). Essas drusas foram registradas no parênquima cortical e no medular, estando mais concentradas quando adjacentes aos canais mucilaginosos de *O.*

microdasys e *O. monacantha*, e próximo ao floema como em todas as espécies. Essas drusas se diferenciam morfológicamente daquelas presentes na hipoderme, especialmente, quanto ao comprimento das projeções dos cristais. De acordo com Gibson & Nobel (1986) o formato das drusas depende da natureza da parede celular. Isto pode explicar a presença de drusas “arredondadas” na hipoderme, cuja parede primária é mais espessada, e de drusas “ponteagudas” no sistema fundamental com células parenquimáticas de parede delgadas. Diferentes estados de caráter nas drusas entre espécies de Opuntioideae podem possibilitar sua utilização na delimitação taxonômica dentro da subfamília, já que até o momento não há registros de outros tipos de cristais em seus representantes, como observado em Cactoideae (Loza-Cornejo & Terrazas 2003).

O sistema fundamental apresenta ainda uma porção medular que consiste de células isodiamétricas, conforme mencionado por outros autores para representantes da família. Este parênquima pode inclusive desempenhar a mesma função do parênquima armazenador do córtex (Conde 1975; Gibson & Nobel 1986; Arruda *et al.* 2005).

Nesta região ocorrem ainda células e cavidades mucilaginosas (Fig. 20), além de células com espessamento de parede secundária com características de traqueídes vasculares apenas em *O. monacantha* (Figs. 30-31). Estas células ainda não foram descritas em representantes da família, embora haja relatos sobre a ocorrência de traqueídes vasculares (“WBTs”) adjacentes ao xilema primário em espécies de Opuntioideae (Conde 1975). Recentemente, Landrum (2006) descreveu células similares às “WBTs” na região medular em

Anacampseros arachnoides “Portulacaceae” e as denominou de WBTs não-xilemáticas. Nos trabalhos acima descritos não é mencionado processo ontogenético das referidas células, cujo desenvolvimento é fundamental para entender sua origem nas Caryophyllales.

As espécies examinadas no presente estudo apresentam caracteres anatômicos similares aos descritos na literatura, sendo a presença de células com espessamento de parede secundária na região medular aparentemente única em Opuntioideae.

Embora o número de espécies analisadas possa limitar as interpretações taxonômicas dos dados (Tabela 1), os aspectos anatômicos descritos nos sistemas de revestimento e fundamental das espécies analisadas, bem como daquelas descritas na literatura, podem ser bastante informativos. Nesse aspecto, alguns caracteres merecem destaque, como: posição dos estômatos em relação às demais células epidérmicas, presença de projeções epidérmicas, aspecto geral das células do parênquima paliçádico, presença de canais secretores no parênquima cortical, além das já descritas células medulares com espessamento de parede. Sendo assim, este estudo representa o primeiro passo no entendimento dos eventos ocorridos durante a evolução dos sistemas de revestimento e fundamental em Cactaceae, considerando os representantes das Opuntioideae, visto que as outras duas subfamílias são focos de numerosos trabalhos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, E.F. 2001. **The cactus family**. Timber Press, Portland, Oregon.
- ARRUDA, E; MELO-DE-PINNA, G.F. & ALVES, M. 2005. Anatomia dos órgãos vegetativos de Cactaceae da caatinga pernambucana. **Rev. Bras. Bot.** **28**: 589-601.
- BAILEY, I.W. 1961. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, II. Foliar vasculature of *Pereskia*, *Peresklopsis* and *Quiabentia*. **J. Arnold Arbor.** **43**: 376-383.
- CALVENTE, A.M.; ANDREATA, R.H.P. & VIEIRA, R.C. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. **Plant Systematic and Evolution** **276**: 1-7.
- CONDE, L. 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). **Ann. Missouri Bot. Gard.** **62**: 125-173.
- DARLING, M. 1989. Epidermis and hypodermis of saguaro cactus (*Cereus giganteus*): Anatomy and spectral properties. **Amer. J. Bot.** **76**: 1698-1706.
- EGGLI, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. **Plant Sys. Evol.** **146**: 197-214.
- ESAU, K. 1960. **Anatomy of seed plants**. Wiley & Sons, EUA.
- FAHN, A. 1990. **Plant anatomy**. 4th ed. Pergamon Press, Oxford.
- FAHN, A. & CUTLER, D. 1992. **Xerophytes**. Gubrunder Borntraeger, Berlin.
- FRANKLIN, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood – resin composites and a new macerating method for wood. **Nature** **155**: 51.

- FRYNS-CLAESSENS, E. & VAN-COTHEM, W. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. **The Bot. Review** **39**: 71-138.
- GIBSON, A.C. & HORAK, K. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican cacti. **Ann. Missouri Bot. Gard.** **65**: 999-1057.
- GIBSON, A.C. & NOBEL, P. 1986. **The cactus primer**. Cambridge, Haward University Press.
- GODOFREDO, V.R. & MELO-DE-PINNA, G.F.A. 2008. Occurrence of wide-band tracheids in Cactaceae: wood variation during *Pilosocereus aurisetus* development. **J. Torrey Bot. Soc.** **135**: 94-102.
- GRIFFITH, M.P. & PORTER, M. 2009. Phylogeny of Opuntioideae. **Int. J. Plant Sci.** **170**:107-116.
- HAMILTON, A. 1970. The comparative morphology of three cylindropuntias. **Amer. J. Botany** **57**: 1255-1263.
- JOHANSEN, D. 1940. **Plant microtechnic**. Mc Grow Hill Book Company, Inc. New York.
- KRAUS, J.E.; SOUSA, H.C.; REZENDE, M.H.; CASTRO, N.M.; VECCHI, C. & LUQUE, R. 1998. Astra blue and basic fucsin double staining of plant materials. **Biotech. Histochem.** **73**:235-243.
- LANDRUM, J.V. 2006. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non xilary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. **J. Plant Res.** **119**: 497-504.

- LOZA-CORNEJO, S. & TERRAZAS, T. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American cactoideae (Cactaceae). **J. Plant Res.** **11**: 27-35.
- LE MOS, R.C.C. & MELO-DE-PINNA, G.F.A. (submetido). Morpho-anatomical variations during stem development in some epiphytic Cactaceae. **Plant Systematic and Evolution**.
- MAUSETH J. 1996. Comparative anatomy of tribes Cereeae, Browningeae (Cactaceae). **Bradleya** **14**: 66-81.
- MAUSETH, J. 1999. Comparative anatomy of *Espostoa*, *Pseudoespostoa*, *Thrixanthocereus* and *Vatricania* (Cactaceae). **Bradleya** **17**: 27-37.
- MAUSETH, J. 2006. *Blossfeldia* lacks cortical bundles and persistent epidermis; is it basal within Cactoideae? **Bradleya** **24**: 73-82.
- MAUSETH, J. & ROSS, R. 1988. Systematic anatomy of the primitive cereoid cactus *Leptocereus quadricostatus*. **Bradleya** **6**: 49-64.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1950. **Anatomy of the dicotyledons**. Clarendon Press, Oxford.
- NOBEL, P.S. 1999. cacti. Biology and uses. University of California Press. Berkeley, California.
- NOBEL, P.S. 2002. **Cacti: biology and uses**. University of Califórnia Press, Berkeley.
- PIZZOLATO, T.D. & LLLLIE, R.D. 1973. Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. **Journal Histochem. Cytochem.** **21**: 56-64.

- PURVIS, M.; COLLIER, D. & WALLS, D. 1964. **Laboratory techniques in botany**. Butterworths, London.
- SAJEVA, M. & MAUSETH, J. 1991. Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. **Ann. Bot.** **68**: 405-411.
- SILVA, D. & ALVES, J.L. 1999. Anatomia dos órgãos vegetativos de seis espécies de *Pilosocereus* (Cactaceae). **Bol. Bot. USP** **18**: 53-60.
- SILVEIRA, M. 1989. Preparação de amostras biológicas para Microscopia eletrônica de varredura. In: **Manual sobre técnicas básicas de microscopia eletrônica**. São Paulo: USP. v. 1, p, 71-79.
- SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **Bradleya** **21**: 39-48.
- TERRAZAS, T. & ARIAS, S. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. **The Botanical Review** **68**: 444-473.
- WALLACE, R.S. & DICKIE, S.L. 2002. Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in the Opuntioideae. In: Hunt, D. & Taylor, N. **Studies in the Opuntioideae**. Milborne Port Sherbone, England.
- WITTLER, G.H. & MAUSETH, J. 1984a. Schizogeny and ultrastructure of developing latex ducts in *Mammillaria guerrerensis* (Cactaceae). **Amer. J. Bot.** **71**: 1128-1138.
- WITTLER, G.H. & MAUSETH, J. 1984b. The ultrastructure of developing latex ducts in *Mammillaria heyderi* (Cactaceae). **Amer. J. Bot.** **71**: 100-110.

YOSHIKAWA, R.C.S.; SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2004. Stem and root anatomy of *Melocactus bahiensis* and *Melocactus concinnus* (Cactaceae, Subfamília Cactoideae, Tribe Cereeae). **Rev. Biol. Neotrop.** **27**: 45-52.

Tabela 1. Principais caracteres anatômicos observados no segmento caulinar de espécies de Opuntioideae. (-) Caráter não observado pelo(s) autores.

Espécies/ Caracteres	Hábito	Hábitat	Epiderme em secção transversal	Epiderme em vista frontal	Tipo de estômato	Referência
Tribo Austrocyliandropuntieae						
<i>Austrocyliandropuntia subulata</i>	Arborescente	Montanhas	Plana	Paredes retas	Hexacíticos	Presente trabalho
Tribo Pterocactae						
<i>Pterocactus tuberosus</i>	Prostrado	Montanhas	Papilosa	-	-	Gibson & Nobel (1986)
Tribocyliandropuntieae						
<i>Grusonia bradtiana</i>	Herbáceo	Desertos	Plana	-	Paracíticos	Hamilton (1970)
<i>Grusonia kunzei</i>	Herbáceo	Desertos	Plana	-	Paracíticos	Hamilton (1970)
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	Arborescente	Desertos	Plana	-	-	Conde (1975)
<i>Cylindropuntia kleiniae</i>	Arbustivo	Desertos	Ondulada	-	-	Conde (1975)
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	Arborescente	Desertos	Ondulada	-	-	Conde (1975)
<i>Cylindropuntia santamaría</i>	Escandente	Desertos	Plana	-	Paracíticos	Hamilton (1970)
Tribo Opuntieae						
<i>Opuntia dillenii</i>	Arbustivo	Costa	Plana	Paredes retas	Paracíticos	Presente trabalho
<i>Opuntia microdasys</i>	Arbustivo	Desertos	Papilosa	Paredes sinuosas	Paracíticos	Presente trabalho
<i>Opuntia monacantha</i>	Arborescente	Campos Ruprestres	Plana	Paredes sinuosas	Hexacíticos	Presente trabalho
<i>Opuntia basilaris</i>	Arbustivo	Desertos	Papilosa	-	-	Gibson & Nobel (1986)
<i>Opuntia phaeacantha</i>	Arbustivo	Desertos	Plana	-	-	Conde (1975)
<i>Opuntia engelmannii</i>	Arbustivo	Desertos	Plana	-	-	Conde (1975)

Tabela 1. Cont. Principais caracteres anatômicos observados no segmento caulinar de espécies de Opuntioideae. (-) Caráter não observado pelo(s) autores.

Espécies/ Caracteres	Localização dos estômatos	Projeções epidérmicas	Estrutura secretora	Aspecto das células do parênquima paliçádico	Células medulares com espessamentos de parede	Referência
Tribo Austrocyliandropuntiae						
<i>Austrocyliandropuntia subulata</i>	Ao mesmo nível	Ausentes	Células e cavidades	Quadrangulares	Ausentes	Presente trabalho
Tribo Pterocactae						
<i>Pterocactus tuberosus</i>	-	Presentes	-	-	-	Gibson & Nobel (1986)
Tribo Cyliandropuntieae						
<i>Grusonia bradtiana</i>	-	Ausentes	-	-	-	Hamilton (1970)
<i>Grusonia kunzei</i>	-	Ausentes	-	-	-	Hamilton (1970)
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	-	Ausentes	Células e cavidades	-	-	Conde (1975)
<i>Cylindropuntia kleiniae</i>	-	Ausentes	Células e cavidades	-	-	Conde (1975)
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	-	Ausentes	Células e cavidades	-	-	Conde (1975)
<i>Cylindropuntia santamaria</i>	-	Ausentes	-	-	-	Hamilton (1970)
Tribo Opuntieae						
<i>Opuntia dillenii</i>	Ao mesmo nível	Ausentes	Células e cavidades	Quadrangulares	-	Presente trabalho
<i>Opuntia microdasys</i>	Abaixo do nível	Presentes	Células, cavidades e canais	Retangulares	-	Presente trabalho
<i>Opuntia monacantha</i>	Ao mesmo nível	Ausentes	Células, cavidades e canais	Quadrangulares	-	Presente trabalho
<i>Opuntia basilaris</i>	-	Presentes	-	-	-	Gibson & Nobel (1986)
<i>Opuntia phaeacantha</i>	-	Ausentes	Células e cavidades	-	-	Conde (1975)
<i>Opuntia engelmannii</i>	-	Ausentes	Células e cavidades	-	-	Conde (1975)

Figuras 1-5. Seções transversais do segmento caulinar. 1. *Opuntia monacantha* mostrando epiderme plana unisseriada e hipoderme colenquimática multisseriada apresentando drusas arredondadas. 2. *Opuntia microdasys* destacando a epiderme papilosa com estômatos abaixo do nível das demais células epidérmicas, hipoderme colenquimática com câmaras subestomáticas. 3-5. Tricomas unicelulares e unisseriados de *Opuntia microdasys*. 6. Epiderme do segmento caulinar de *Opuntia microdasys*, a partir de material dissociado. Notar arranjo dos tricomas. 7-8. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) evidenciando os tricomas e seu arranjo em torno dos estômatos. Barras: 40µm (1); 80µm (2); 40µm (3-5); 80µm (6); 500µm (7); 1000µm (8).

Figuras 9-12. Epiderme do segmento caulinar a partir de material dissociado. 9. *Austrocylindropuntia subulata*. 10. *Opuntia dillenii*. 11. *Opuntia monacantha*. 12. *Opuntia microdasys*. 13. Detalhe do estômato hexacítico de *Opuntia monacantha*. Notar paredes sinuosas das células epidérmicas. 14. Detalhe do estômato paracítico de *Opuntia dillenii*. Notar paredes celulares não sinuosas. Barras: 80µm (9-12); 40µm (13,14).

Figuras 15-16. Seções do segmento caular. 15. Base do segmento caular de *Opuntia monacantha* evidenciando a periderme. Notar a presença da hipoderme colenquimática com drusas. 16. Seção transversal do segmento caular de *Austrovyndropuntia subulata* destacando a birrefringência das drusas da hipoderme colenquimática em luz polarizada. 17-18. Drusas hipodérmicas. 17. Detalhe de uma drusa a partir de material dissociado. 18. Drusa vista em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Notar pequenas projeções ponteagudas. Barras: 150µm (15); 350µm (16); 50µm (17); ×100 (18).

Figuras 19-22. Seções transversais do segmento caular. 19. Parênquima cortical subdividido em parênquima paliçádico (Pp) e parênquima armazenador (Pa) de *Opuntia rufida*. 20. Região medular (Me) de *Austrocyllindropuntia subulata* mostrando células parenquimáticas isodiamétricas e cavidades secretoras (*). 21. Parênquima paliçádico de *Opuntia dillenii* apresentando células quadrangulares em *Austrocyllindropuntia subulata*. 22. Parênquima paliçádico contendo células retangulares em *Opuntia microdasys*. Barras: 350µm (19,20); 150µm (21,22).

Figuras 23-25. Seções transversais do segmento caular. 23. Cavidade secretora de *Opuntia monacantha*. Notar drusas ponteadas no parênquima cortical (setas). 24. Célula secretora de mucilagem (Cm) de *Opuntia dillenii*. 25-26. Canal secretor de mucilagem (Ca) de *Opuntia microdasys*. 25. Seção transversal. 26. Seção longitudinal. Barras: 150µm (23,24); 350µm (25,26).

Figuras 27-29. Drusas ponteagudas do parênquima de *Austrocyllindropuntia subulata*. 27. Material dissociado. 28. Microscopia Eletrônica de Varredura. 29. Seção transversal do segmento caular sob luz polarizada. 30-31. Seções transversais do segmento caular de *Opuntia monacantha* destacando a ocorrência de células medulares com espessamento de parede. Barras: 50µm (27); x1000 (29); 150µm (29); 350µm (30); 40µm (31).

CAPÍTULO III

**DIMORFISMO DO EM SEGMENTOS CAULINARES DE
ESPÉCIES DE OPUNTIOIDEAE (CACTACEAE)**

RESUMO

Lenho das Opuntioideae representa uma das estruturas mais complexas, com diferentes tipos de polimorfismo registrados em Cactaceae. Para entender este lenho e como sua estrutura está relacionada com a ocorrência e distribuição das traqueídes vasculares (WBTs “wide-band tracheids”), este trabalho mostra um estudo anatômico do xilema secundário em diferentes regiões do segmento caulinar de quatro espécies de Opuntioideae. Os resultados obtidos mostraram uma estrutura bastante diversificada na matriz celular, espessura e tamanho das porções de sistema axial. Na região apical o xilema apresenta elementos de vaso e parênquima em todas as espécies, e traqueídes vasculares apenas em *Austrocyllindropuntia subulata*, *Opuntia microdasys* e *O. rufida*. Na região mediana é possível observar a ocorrência de alguns padrões na matriz celular das porções de sistema axial, e traqueídes vasculares em *A. subulata* também ocorrem no sistema radial a partir de conversões de iniciais radiais em iniciais fusiformes. Em *O. monacantha* ocorrem porções apresentando apenas elementos de vaso e parênquima, com faixas de fibras, e traqueídes vasculares ausentes. Em *O. microdasys* e *O. rufida* é possível observar porções de sistema axial com uma fase inicial apresentando uma matriz de traqueídes vasculares, seguida por uma fase parenquimática. A região basal de segmentos caulinares mostra grandes variações e a ocorrência de células medulares com características de traqueídes vasculares, representa um provável caso de homeose. Variações na atividade cambial resultam em diferentes padrões do lenho e muitas questões permanecem não resolvidas sobre a origem e o controle gênico.

Palavras chave: Cactaceae, homeose, Opuntioideae, WBTs.

ABSTRACT

The wood of the Opuntioideae represents one of the structures most complex, with different types of polymorphic wood registered in the Cactaceae. To understand this wood and as its structure it is related with the occurrence and distribution of the vascular tracheids (WBTs “wide-band tracheids”), this work shows an anatomical study of secondary xylem in different regions of the stem segment of four species of Opuntioideae. The results had shown a diversified structure on the matrix, thickness and size of the portions of axial system. In the apical region xylem presents vessel members and parenchyma cells in all the species, and vascular tracheids only in *Austrocylindropuntia subulata*, *Opuntia microdasys* and *O. rufida*. In the medium region it is possible to observe the occurrence of some patterns on the cellular matrix of the portions of axial system, and vascular tracheids in *A. subulata* also in the ray system from conversions of ray initials in fusiform initials. In *O. monacantha* only vessel members and parenchyma cells occur in the portions of axial system, and bands of fibers with vascular tracheids absent. In *O. microdasys* and *O. rufida* it is possible to observe portions of axial system with an initial phase with WBTs matrix followed by a parenchyma phase. On the base region of the stem segment shows greater variation of patterns, and the occurrence of cells likely to vascular tracheids in the pith, represent a probable case of homeosis. Variations in the cambial activity results in different patterns of the wood and many questions remain unresolved about origin and genetic controls.

Key words: Cactaceae, homeosis, Opuntioideae, WBTs.

INTRODUÇÃO

Polimorfismo do lenho é uma característica bastante descrita em Cactaceae, e se caracteriza pela presença de um tipo de lenho (xilema secundário) com diferentes fases de diferenciação das iniciais cambiais, durante o desenvolvimento da planta (Mauseth 1989; Mauseth & Plemons 1995). Estes polimorfismos podem ter importantes conseqüências adaptativas, fisiológicas e evolutivas (Mauseth & Plemons 1995). Sendo assim, o tipo de lenho produzido pelas plantas nas diferentes fases do seu desenvolvimento, atende as diferentes necessidades fisiológicas e estruturais pelas quais o corpo da planta passa ao longo do seu desenvolvimento.

Antes do conhecimento destes tipos de polimorfismos, o lenho em Cactaceae era simplesmente classificado como *fibroso* ou *não-fibroso* de acordo com a presença ou ausência de fibras (Gibson 1973). Esta classificação recebeu outra terminologia em Mauseth & Plemons (1995): lenho monomórfico fibroso (lenho fibroso) e monomórfico “WBTs” (traqueídes com amplo espessamento de parede secundária) ou parenquimatoso (lenho não fibroso)

A principal característica dessas traqueídes vasculares (“WBTs”) é a presença de bandas de espessamento de parede secundária, dispostas horizontalmente (Carlquist 1988). Estas células constituem uma variação das traqueídes comumente observadas no xilema devido, à alternância de parede primária e bandas de parede secundária (Mauseth *et al.* 1995). Landrum (2006) as define como: “*células mortas lignificadas, imperfuradas com bandas que se projetam para o interior do lume celular*”.

Segundo Landrum (2002,2006,2008) as “WBTs”, representam uma das principais características surgidas no lenho, com função tanto no transporte como no armazenamento de água, desempenhando assim importante papel adaptativo à ambientes xéricos.

Atualmente, são reconhecidos vários tipos de polimorfismos mostrando a ampla diversidade do caráter na família: lenho dimórfico WBTs/fibroso, dimórfico WBTs/parenquimatoso, dimórfico parenquimatoso/fibroso, além do trimórfico WBTs/fibroso/parenquimatoso (Mauseth 1989; Mauseth & Plemons 1995). Nestes polimorfismos o lenho passa por várias mudanças na atividade cambial ao longo do seu desenvolvimento, e a matriz celular constituiu-se de diferentes tipos celulares: parênquima, fibras ou WBTs. Esta classificação é bastante utilizada, sobretudo nas Cactoideae. Melo-de-Pinna (2009) chama atenção para o termo parenquimatoso. De acordo com a autora o lenho parenquimatoso, quando associado à fase fibrosa, representa o parênquima não-lignificado, tão comumente descrito em várias famílias de eudicotiledôneas e já mencionado para outras espécies de Cactaceae (Soffiatti & Angyalossy 2003, 2005, 2007; Yoshikawa *et al.* 2004; Godofredo & Melo-de-Pinna 2008).

As Opuntioideae apresentam uma das estruturas anatômicas mais complexas, relacionadas principalmente ao sistema vascular. Mauseth (2006) realizou um amplo estudo sobre os tipos de lenhos em 48 representantes de Opuntioideae, reconhecendo 07 tipos de dimorfismo do lenho com base nos tipos celulares. Embora este trabalho tenha revelado importantes informações sobre a diversidade do lenho em Opuntioideae, o autor não discute se há variação ao longo do segmento caulinar (região apical, basal, mediana) e se

em uma mesma seção transversal, as porções do sistema axial apresentam diferentes organizações. Chamamos atenção para este dois aspectos, pois Arruda & Melo-de-Pinna (2010), verificaram a presença de variações em porções do sistema axial em uma mesma seção transversal do segmento caulinar em *O. monacantha*, analisando a base fotossintetizante e não fotossintetizante do caule.

Outro caráter, aparentemente, único em Opuntioideae é a presença de células com características semelhantes às WBTs na região medular e sua provável correlação com as variações dos tipos de lenho em Opuntioideae (Boke 1941,1944).

Para entender esta complexidade de padrões vasculares, descritos em Opuntioideae, e suas prováveis relações com a ocorrência e distribuição das WBTs, este trabalho mostra um estudo anatômico de segmentos caulinares maduros em quatro espécies da subfamília, focando no sistema vascular, buscando novas informações sobre provável origem das traqueídes perimedulares e os padrões de organização desde o ápice até a base do caule.

MATERIAL E MÉTODOS

Para o presente estudo foram analisadas regiões apical, mediana e basal não-fotossintetizante (Fig. 1) de 03 segmentos caulinares maduros de *Austrocylindropuntia subulata* (Muehl.) Backeb., *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff., *Opuntia monacantha* Haw. (Figs. 1-5) e *Opuntia rufida* Engelm. As amostras foram fixadas em FAA50 (formaldeído, ácido acético e etanol 50%) e

desidratadas em série etanol-butanol 50-100%-Butanol Puro (Johansen 1940). Em seguida foram incluídas em parafina, emblocadas e seccionadas transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (Reichertt-Jung, Autocut 2040). As seções obtidas foram coradas com azul de astra 1% e safranina 1% (Kraus *et al* 1998), e posteriormente montadas lâminas permanentes em Entellan® (Purvis *et al.* 1964).

Para a análise dos padrões de espessamento da parede secundária das traqueídes vasculares, foi utilizada a técnica de dissociação por meio da solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético 1:1 (Franklin 1945). Após a perda da coloração natural, o material foi lavado em água destilada, e corado com safranina 1% aquosa. As lâminas semi-permanentes foram montadas em glicerina 50% (Purvis *et al.* 1964), sendo examinadas 5 lâminas/ região/ espécie.

O registro das principais estruturas anatômicas foi realizado no Sistema de Digitalização de Imagens (IM50) acoplado ao microscópio Leica DMLB.

As representações esquemáticas de seções transversais das três regiões do caule (ápice, meio e base) foram confeccionadas com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio de luz.

RESULTADOS

ANATOMIA DO SISTEMA VASCULAR

As espécies estudadas apresentaram xilema secundário bastante diversificado, quando observado em seção transversal, quanto à matriz celular, tamanho e espessura das porções de sistema axial (Fig. 6-8).

No **ápice** de *O. monacantha* foram observados apenas feixes vasculares, ou seja, sem atividade do câmbio fascicular ou interfascicular (Figs. 9,10). Nesta espécie foi possível observar ainda que alguns feixes apresentam uma bainha de células parenquimáticas, como mostra a figura 9.

Em *Austrocylindropuntia subulata*, *O. rufida* e *O. microdasys*, o sistema vascular na região apical já apresenta início da atividade do câmbio fascicular. O xilema apresenta-se constituído por elementos de vaso, parênquima e traqueídes vasculares (Figs. 11-14). A partir de seções transversais e longitudinais foi possível observar que essas traqueídes surgem em uma região entre a medula e os elementos de vaso do protoxilema (Fig. 13-14).

Na **região mediana** com a atividade do câmbio fascicular e interfascicular, já é possível registrar as variações na matriz celular do xilema secundário, bem como no tamanho e espessura das porções de sistema axial (Figs. 6-8). Os principais tipos de variações em tamanho e espessura das porções do sistema axial observados foram: 1) grande diferença de tamanho, mas com espessura similar, como em *O. monacantha*; 2) tamanho e espessura diferentes como em *O. microdasys* e 3) tamanho e espessura similares, como em *A. subulata* (Figs. 6).

Em *O. microdasys* e *O. rufida* são observados dois padrões de organização das porções de sistema axial em uma mesma seção transversal, sendo o tipo 1 constituído por uma fase inicial com traqueídes vasculares, elementos de vaso e parênquima, seguida por uma fase apresentando apenas elementos de vaso e parênquima, e o tipo 2 com porções apresentando apenas elementos de vaso e parênquima (Fig. 15-18). Em *O. monacantha* um dos tipos de organização da porção do sistema axial difere do tipo 1 descrito acima pela ausência de traqueídes vasculares na fase inicial e o outro tipo apresenta fibras e elementos de vaso (Figs. 17-20). *Austrocyllindropuntia subulata* foi a única que apresentou uniformidade na organização das porções do sistema axial em seção transversal, constituídas apenas de elementos de vaso, parênquima e traqueídes vasculares (Fig. 21). Vale salientar ainda que em todas as espécies estudadas foi possível registrar a presença de elementos axiais na região do raio (conversão de iniciais radiais em iniciais fusiformes) e de elementos radiais no sistema axial, pela conversão de iniciais fusiformes em iniciais radiais (Figs. 19-21).

Na tabela 1 estão descritos os tipos de dimorfismo do lenho registrados na **região basal não-fotossintetizante**. Em *Austrocyllindropuntia subulata* a matriz celular do xilema secundário se manteve como na região mediana, exceto pelo número de células (Fig. 22). Nas demais espécies foram observadas grandes variações na matriz, composição, tamanho e espessura das porções de sistema axial devido à intensa e abrupta variação da atividade cambial.

Em *O. microdasys* foi possível observar a presença de porções de sistema axial constituídas por (1) fase inicial apresentando traqueídes vasculares e parênquima, seguida por parênquima e elementos de vaso e por fim fibras e elementos de vaso; (2) difere do tipo descrito acima por apresentar uma faixa mais ampla de parênquima e poucos elementos de vasos e, principalmente, pela ausência da fase com fibras e elementos de vaso; (3) fase inicial semelhante aos tipos descritos, mas na segunda fase há uma curta faixa de fibras e elementos de vaso, seguida por uma ampla fase parenquimática e (4) apenas elementos de vaso e parênquima (Figs. 6-8, 23-26).

Opuntia monacantha e *O. rufida* apresentaram variações na organização das porções do sistema axial ao longo de toda região basal não fotossintetizante. Apenas nesta região começam a se diferenciar as primeiras traqueídes vasculares de *O. monacantha* (Fig. 6-8).

Em uma porção mais próxima à base fotossintetizante do segmento caulinar de *O. rufida* o xilema secundário é mais homogêneo apresentando porções de sistema axial constituídas por (1) fase inicial apresentando parênquima e traqueídes vasculares, seguida por uma ampla fase com parênquima e elementos de vaso e (2) apenas elementos de vaso e parênquima (Figs. 23-25) Em uma região mais diferenciada da base do caule foi possível distinguir as seguintes variações: (1) fase inicial apresentando parênquima e traqueídes vasculares, seguida por uma ampla faixa apresentando fibras e elementos de vaso; (2) fase inicial apresentando parênquima e traqueídes vasculares, seguida por uma ampla faixa parenquimática; (3) fase inicial com elementos de vaso e parênquima, seguida

por uma fase apresentando elementos de vaso e fibras; (4) apenas elementos de vaso e parênquima (Figs. 26-28).

Em *O. monacantha* a região do segmento caulinar próxima a base fotossintetizante apresenta as seguintes variações nas porções de sistema axial: (1) fase inicial com elementos de vaso e parênquima, seguida por uma ampla fase apresentando elementos de vaso e fibras; (2) parênquima e elementos de vaso com algumas faixas de fibras; (3) apenas elementos de vaso e células parenquimáticas (Fig. 29). Analisando uma região mais basal, foi possível observar as seguintes variações: (1) fase inicial apresentando parênquima e traqueídes vasculares, seguida por uma ampla faixa com parênquima e elementos de vaso; (2) fase inicial com parênquima e traqueídes vasculares, seguida por parênquima e elementos de vaso com faixas de fibras; (3) apenas elementos de vaso e parênquima. Nesta região foi possível observar a conversão de iniciais radiais em iniciais fusiformes formando traqueídes vasculares isoladas (Figs. 30-32).

Até a fase de desenvolvimento analisada neste estudo, o sistema radial de todas as espécies está constituído por células parenquimáticas não lignificadas, e como mencionado anteriormente é possível observar a conversão de iniciais radiais em iniciais fuciformes gerando traqueídes vasculares em *A. subulata* e *O. monacantha*, que se distribuem por todo o sistema radial (Figs. 22-23). Em *O. monacantha*, foram registradas ainda células com características de traqueídes vasculares na região medular (Figs. 34-35). Já em *O. microdasys* e *O. rufida* as traqueídes vasculares ficam restritas aos raios próximos ao sistema axial, com a porção central do sistema

radial entre duas porções axiais constituída apenas por células parenquimáticas não lignificadas (Figs. 23,28).

PADRÕES DE ESPESSAMENTO DE PAREDE SECUNDÁRIAS DAS TRAQUEIDES VASCULARES E DAS CÉLULAS MEDULARES

Nas espécies estudadas foi possível perceber diferenças estruturais nas bandas de espessamento das traqueídes vasculares do sistema axial, do sistema radial e das células medulares com espessamentos de parede. As células do sistema axial apresentam bandas mais espessas do que as do raio e às células medulares com espessamentos de parede (Figs. 34-35). Por fim, as células do sistema axial apresentam um formato fusiforme com maior número de bandas de espessamento enquanto que as células medulares com características de traqueídes vasculares e as traqueídes vasculares radiais são isodiamétricas e apresentam menor número de bandas (Fig. 33).

As traqueídes vasculares apresentaram espessamentos do tipo anelar, helicoidal, anelar-helicoidal e dupla hélice (Figs. 36-39). Os tipos anelar e helicoidal foram observados em: *A. subulata*, *O. microdasys* e *O. rufida*. Em *O. monacantha* foi observado apenas o espessamento anelar (Fig. 36). Em *A. subulata* ocorre ainda o espessamento dupla-hélice, enquanto que em *O. microdasys* e *O. rufida* apresentam também o tipo anelar-helicoidal, restritos à base não fotossintetizante do segmento caulinar (Fig. 38-39). Quanto à distribuição no corpo da planta, o tipo anelar ocorre no ápice do segmento caulinar, enquanto que os tipos anelar e helicoidal ocorrem na região mediana e na base (Tabelas 2 e 3).

DISCUSSÃO

O xilema secundário das cinco espécies de Opuntioideae analisadas no presente trabalho apresentou uma estrutura bastante diversificada quanto à composição da matriz celular, tamanho e espessura das porções de sistema axial.

Em Cactaceae, Aizoaceae e “Portulacaceae”, além dos elementos traqueais comumente encontrados nas angiospermas, o xilema secundário pode apresentar ainda um tipo peculiar de traqueídes, as WBTs – “*wide-band tracheids*” (Mauseth 2006), representando uma das principais modificações evolutivas das Caryophyllales. As WBTs, as fibras e o parênquima estão diretamente relacionados à presença e ao tipo de polimorfismo no lenho em Cactaceae (Mauseth & Plemons 1995; Mauseth & Plemons-Rodriguez 1997), e a ocorrência e distribuição das traqueídes vasculares requer especial atenção, principalmente quando se pretende analisar as diferentes fases do xilema secundário (Mauseth 2004; Godofredo & Melo-de-Pinna 2008; Arruda & Melo-de-Pinna 2010).

O polimorfismo se caracteriza pela presença de diferentes tipos de lenho durante o desenvolvimento da planta (Mauseth & Plemons 1995). Os principais tipos de polimorfismos registrados são: 1. lenho dimórfico fibroso/parenquimatoso, em que o sistema axial mais interno é constituído por elementos de vaso, células parenquimáticas e fibras e o mais externo por elementos de vaso e células parenquimáticas; 2. lenho dimórfico WBTs/fibroso, sendo formados na porção mais interna do sistema axial do xilema, elementos de vaso, células parenquimáticas e WBTs, e na mais externa, elementos de

vaso, células parenquimáticas e fibras; 3. lenho dimórfico WBTs/parenquimatoso; 4. lenho trimórfico WBTs/fibroso/parenquimatoso (Mauseth & Plemons 1995; Mauseth & Plemons-Rodriguez 1997). Algumas espécies de Cactaceae apresentam lenho com apenas uma fase durante toda a vida da planta, são os chamados lenhos monomórficos, que podem ser de dois tipos: fibroso ou não fibroso - WBTs (Gibson 1973; Mauseth & Plemons 1995; Mauseth & Plemons-Rodriguez 1997). O lenho monomórfico parenquimatoso ainda não foi registrado nos representantes da família (Mauseth & Plemons-Rodriguez 1997). Estes tipos, geralmente são descritos para representantes de Cactoideae. No entanto, nesta classificação a matriz celular nas diferentes fases do lenho é constante em todo o cilindro xilemático e em uma mesma seção transversal.

Em Opuntioideae, ao contrário, o lenho apresenta-se distinto nas várias porções de sistema axial do cilindro vascular em uma mesma seção transversal, tornando esta classificação bastante problemática. Observando a complexidade e variedade no lenho das Opuntioideae, Mauseth (2006) descreveu alguns padrões, diferente dos tipos de polimorfismo registrados em Cactoideae. Estes tipos de lenho algumas vezes se sobrepõem aos tipos observados e descritos de modo geral para Cactaceae, em outros casos podem representar variações.

Os lenhos dimórficos em Opuntioideae foram classificados por Mauseth (2006) segundo o dimorfismo do sistema axial, radial e uma combinação dos dois, resultando em sete tipos diferentes. Os resultados obtidos no presente estudo mostram que há uma ampla variação no dimorfismo do lenho,

corroborando o observado por Mauseth (2006). No entanto, a variação em uma mesma seção transversal (ver Tabela 1) foi registrada pela primeira vez no presente estudo para as Opuntioideae, demonstrando que uma das principais diferenças entre o lenho das Opuntioideae e das Cactoideae está na intensa e abrupta variação da atividade cambial, que em Opuntioideae produz diferentes porções de sistema axial em uma mesma seção transversal, por atividade do câmbio fascicular e interfascicular. No último caso, provavelmente, por conversão de iniciais radiais em iniciais fusiformes.

Austrocyllindropuntia subulata foi a única que apresentou lenho monomórfico WBTs, pois em todas as regiões analisadas só foram registradas porções do sistema axial constituídas por elementos de vaso, parênquima e traqueídes vasculares. Curiosamente, o gênero *Austrocyllindropuntia* está em uma posição basal nas Opuntioideae, segundo filogenia proposta por Wallace & Dickie (2002), próxima a *Maihuenia* (Maihuenioideae) cujos representantes (02 espécies) apresentam lenho constituído por uma matriz de WBTs, parênquima e elementos de vaso, que pode apresentar, em *M. patagonica*, alternância de faixas de fibras (Mauseth 1999b). De acordo com Godofredo (2010) o padrão de evolução do lenho em Cactaceae, a partir de reconstrução dos estados ancestrais, demonstra que, provavelmente, o ancestral de Cactoideae tinha lenho monomórfico WBT e que é possível que o ancestral dos cactos também já apresentassem este tipo de lenho.

Analisando a tabela 1 foi possível perceber que em todas as espécies há presença de porções do sistema axial constituídas apenas de elementos de vasos e parênquima. Este fato nos chamou atenção, ao considerarmos a

possibilidade de serem traços de aréolas (análogos aos traços foliares), mas a falta de um estudo mais detalhado que comprove a presença de protoxilema, característica utilizada na separação de traço foliar e feixe cortical, nos limita ao simples registro do caráter e nos estimula a continuar esses estudos. Destacamos também que a presença de uma bainha parenquimática envolvendo esses “feixes” vasculares pode ser considerada como uma forte evidência anatômica dessas estruturas serem traços de aréolas e que esta bainha trata-se da endoderme, presente nas unidades vasculares das folhas e nos traços foliares (Menezes *et al.* 2003).

Quanto à ocorrência no corpo da planta, as traqueídes vasculares foram observadas em todas as regiões de *A. subulata*, *O. microdasys* e *O. rufida*, enquanto que em *O. monacantha* estas células se restringem à região da base não fotossintetizante. Estas observações mostram que o padrão de distribuição das traqueídes vasculares em *O. monacantha* é um muito próximo daquele observado em um cacto colunar adulto, enquanto que as outras três espécies se comportam como um cacto colunar jovem, como descrito por Godofredo & Melo-de-Pinna (2008) em *Pilosocereus aurisetus* e Arruda & Melo-de-Pinna (2010) em espécies de Opuntioideae e Cactoideae, reforçando a importância dos estudos entre base fotossintetizante e não fotossintetizante do caule em espécies de Cactaceae para estudos de ocorrência e distribuição das traqueídes vasculares.

Células com características similares às traqueídes vasculares foram observadas apenas na região medular da base não fotossintetizante de *O. monacantha*. Landrum (2006) observou em caule de *Anacampseros*

arachnoides ("Portulacaceae"), células com características similares as traqueídes e as denominou de "WBTs não xilemáticas", sem, no entanto, mencionar a sua origem. Do material analisado de *O. monacantha*, incluindo desde o ápice ate a base do segmento caulinar, não foram observadas regiões de procâmbio na região medular, que indicassem a origem vascular dessas células. Por tanto, com base nos dados obtidos, essas células tem origem a partir da diferenciação de células parenquimáticas da medula, sugerindo que este possa ser mais um caso de *homeose* em plantas, fenômeno relacionado ao desenvolvimento de células, órgãos e tecidos em locais diferentes do habitual (Sattler 1988).

Mauseth (2006) descreve que a localização incomum das WBTs, como na região medular e nos raios, pode indicar que os genes que controlam seu desenvolvimento devem ser ativados por fatores morfogenéticos que podem estar presentes em células da medula e do raio.

Conde (1975) e Gibson (1977) observaram células similares às descritas acima em outras espécies de *Opuntia* e descreveram que quando próximas ao xilema primário são vasculares e quando próximas da medula são do sistema fundamental. Em ambos os casos os autores as denominam de traqueídes vasculares. Já Mauseth (2006) observou células adjacentes ao xilema primário e as descreveu como traqueídes perimedulares. Nas espécies estudadas observamos que há duas situações quanto a presença dessas traqueídes perimedulares. Em um primeiro caso, essa matriz de WBTs próxima a medula ocorre em um sistema axial resultante da atividade do câmbio interfascicular, ou seja, não observamos presença de xilema primário. Neste caso, sua origem seria cambial. Na segunda situação, as WBTs foram observadas entre os

elementos de vaso do protoxilema e a medula, indicando que, provavelmente, essas células se diferenciaram do xilema primário (procâmbio ou parênquima do protoxilema).

Com relação aos padrões de espessamento da parede secundária, nas espécies examinadas no presente trabalho, as traqueídes apresentam-se como descrito na literatura (Landrum 2001; Arruda *et al.* 2004; Yoshikawa *et al.* 2004; Melo-de-Pinna *et al.* 2006), com os seguintes padrões de espessamento: anelar, helicoidal, dupla hélice e anelar-helicoidal. Os tipos anelar e helicoidal estão presentes no ápice, meio e base de *A. subulata*, *O. microdasys* e *O. rufida*. O tipo anelar-helicoidal ocorre apenas na base de *O. microdasys* e *O. rufida*, enquanto que o espessamento dupla hélice ocorre apenas na base de *A. subulata*. Em *O. monacantha* as traqueídes vasculares estão restritas à base do segmento caulinar, como mencionado anteriormente, e são do tipo anelar.

Variações no padrão de espessamento de traqueídes vasculares são mencionadas por outros autores (Abreu 2008; Godofredo 2010). Godofredo (2010) sugere que o tipo de espessamento dessas células pode influenciar na função de sustentação promovida por elas, seguindo provavelmente a mesma seqüência de diferenciação observada nos elementos de vaso (anelar-helicoidal-escalariforme-reticulado-pontoado), sem, no entanto, ultrapassar o padrão dupla-hélice análogo a um elemento de vaso helicoidal ou escalariforme, sendo assim capazes de fornecer a sustentação necessária para um cacto em estágios iniciais de desenvolvimento. Esta situação citada pela autora se assemelha muito aquela observada nas espécies estudadas,

com as traqueídes anelares surgindo nas porções mais jovens, que estão em processo de alongamento e crescimento, enquanto que as células com “menor” superfície de parede, ou seja, dupla hélice ou anelar-helicoidal se diferenciando nas porções mais maduras do segmento caulinar, na sua base.

A diversidade morfológica e anatômica revelada em Opuntioideae a torna um excelente laboratório, permitindo que paradigmas sobre a evolução do lenho em Cactaceae e origem das WBTs sejam resolvidos. Neste estudo, demonstramos que a atividade contínua do câmbio gerando mudanças abruptas na matriz celular do lenho de Opuntioideae é controlada de forma heterogênea em uma mesma seção transversal e que compreender os fatores que controlam essa variação é um grande desafio para os botânicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, D.D. 2008. **Germinação e morfo-anatomia do desenvolvimento em *Melocactus ernestii* Vaupel e *M. paucispinus* Heimen & R.J. Paul (Cactaceae).** Dissertação de mestrado. Departamento de Botânica, IB, Universidade de São Paulo.
- ARRUDA, E.C.P.; MELO-DE-PINNA, G.F.A. & ALVES, M. 2004. Elementos traqueais de cinco táxons de Cactaceae da caatinga pernambucana, Brasil. **Acta Bot. Bras. 18:** 731-736.
- ARRUDA, E. & MELO-DE-PINNA, G.F. 2010. Wide-band tracheids in the photosynthetic and non-photosynthetic stem in species of Cactaceae. **Journal of the Torrey Botanical Society 137:** 16-29
- BOKE, N.H. 1941. Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. **Amer. J. Bot. 28:** 656-664.
- BOKE, N.H. 1944. Histogenesis of the leaf and areoles in *Opuntia cylindrica*. **Amer. J. Bot. 31:** 299-316.
- CARLQUIST, S. 1988. **Comparative wood anatomy.** Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- CONDE, L. 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). **Ann. Missouri Bot. Gard. 62:** 125-173.
- FRANKLIN, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood – resin composites and a new macerating method for wood. **Nature 155:** 51.

- GIBSON, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). **Biotropica** **5**: 29-65.
- GIBSON, A.C. 1977. Wood anatomy of opuntias with cylindrical to globular stems. **Bot. Gaz.** **138**: 334-351.
- GODOFREDO, V.R. & MELO-DE-PINNA, G.F.A. 2008. Occurrence of wide-band tracheids in Cactaceae: wood variation during *Pilosocereus aurisetus* development. **J. Torrey Bot. Soc.** **135**: 94-102.
- GODOFREDO, V.R. 2010. **Ontogênese, função e evolução das traqueídes vasculares em Cactaceae, tendo como modelo o cacto colunar *Pilosocereus aurisetus* (Werderh.) Byles & G.D. Rowley**. Dissertação de Mestrado. Departamento de Botânica, IB, Universidade de São Paulo.
- JOHANSEN, D. 1940. **Plant microtechnic**. Mc Grow Hill Book Company, Inc. New York.
- KRAUS, J.E.; SOUSA, H.C.; REZENDE, M.H.; CASTRO, N.M.; VECCHI, C. & LUQUE, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. **Biotech. Histochem.** **73**:235-243.
- LANDRUM, J.V. 2001. Wide-band tracheids in leaves of genera in Aizoaceae: the systematic occurrence of a novel cell type and its implications for the monophyly of the subfamily Ruschioideae. **Plant Syst. Evol.** **227**: 49-61.
- LANDRUM, J.V. 2002. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny? **Taxon** **51**: 463-473.

- LANDRUM, J.V. 2006. Wide-band tracheids in genera of Portulacaceae: novel, non xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. **J. Plant Res.** **119**: 497-504.
- LANDRUM, J.V. 2008. Wide-band tracheids from a southern African succulent and their responses to varying light intensities: A pre-adaptation for future water stress? **Inter. J. Bot.** **4**: 99-103.
- MAUSETH, J. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus inortus* (Cactaceae). **Bradleya** **7**: 1-12.
- MAUSETH, J. 1999. Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a relictual, leaf-bearing cactus. **J. Plant Res.** **112**: 307-315.
- MAUSETH, J. 2004. Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. **J. Plant Res.** **117**: 69-76.
- MAUSETH, J. 2006. Wood in the cactus subfamily Opuntioideae has extremely diverse structure. **Bradleya** **24**: 93-106.
- MAUSETH, J. & PLEMONS, B.J. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. **Amer. J. Bot.** **82**: 1199-1205.
- MAUSETH, J. & PLEMONS-RODRIGUEZ, B. 1997. Presence of paratracheal water storage tissue does not alter vessel characters in cactus wood. **Amer. J. Bot.** **84**: 815-822.
- MAUSETH, J.; UOZUMI, Y.; PLEMONS, B.J. & LANDRUM, J.V. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. **J. Plant Res.** **108**: 517-526.

- MELO-DE-PINNA, G.F.A. 2009. Non-lignified parenchyma in Cactaceae and Portulacaceae. **Bot. J. Linnean Soc.** **159**: 322-329.
- MELO-DE-PINNA, G.F.A.; ARRUDA, E.C.P. & ABREU, D.D. 2006. Wide-band tracheids in Brazilian cacti. **Bradleya** **24**: 53-60.
- MENEZES, N.L.; SILVA, D.C. & MELO-DE-PINNA, G.F.A. 2003. Folha. In: B. Apezato-da-Glória & S.M. Carmello-Gerreiro, **Anatomia vegetal**. Ed. UFV, Viçosa.
- PURVIS, M.; COLLIER, D. & WALLS, D. 1964. **Laboratory techniques in botany**. Butterworths, London.
- SATTLER R. 1988. Homeosis in plant. **Amer. J. Bot.** **75**: 1606-1617.
- SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **Bradleya** **21**: 39-48.
- SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2005. Wood anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **IAWA Journal** **26**: 299-308.
- WALLACE, R.S. & DICKIE, S.L. 2002. Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in the Opuntioideae. In: Hunt, D. & Taylor, N. **Studies in the Opuntioideae**. Milborne Port Sherbone, England.
- YOSHIKAWA, R.C.S.; SOFFIATTI, P. & ANGYALOSSY, V. 2004. Stem and root anatomy of *Melocactus bahiensis* and *Melocactus concinnus* (Cactaceae, Subfamília Cactoideae, Tribe Cereeae). **Rev. Biol. Neotrop.** **27**: 45-52.

Tabela 1. Dimorfismo registrados na base do segmento caulinar não-fotossintetizante com base na matriz celular do sistema axial. (A e B = diferentes regiões analisadas da base não-fotossintetizante). A= próxima ao caule fotossintetizante; B = região mais basal.

Austrocylindropuntia subulata

Traqueídes vasculares

Opuntia microdasys

Traqueídes vasculares/ parênquima

Traqueídes vasculares/parênquima/ fibra

Parênquima

Opuntia monacantha

A

Parênquima/ fibra

Parênquima/ fibras (faixas)

Parênquima

B

Traqueídes vasculares/ parênquima

Traqueídes vasculares/ parênquima + fibras (faixas)

Parênquima

Opuntia rufida

A

Traqueídes vasculares/ parênquima

Parênquima

B

Traqueídes vasculares/ fibra

Traqueídes vasculares/ parênquima

Parênquima/ fibra

Parênquima

Tabela 2. Distribuição e origem das WBTs nas espécies estudadas.

ESPÉCIES	DISTRIBUIÇÃO DAS WBTs	ORIGEM
<i>Austrocylindropuntia subulata</i>	Perimedulares e xilema secundário (sistema axial e células isoladas por todo o raio)	Câmbio fascicular e interfascicular (conversão de iniciais radiais em fusiformes)
<i>Opuntia microdasys</i>	Perimedulares, xilema primário e nos primeiros estágios de desenvolvimento do xilema secundário (sistema axial e células do raio imediatamente adjacentes)	Procâmbio, câmbio fascicular e interfascicular
<i>Opuntia monacantha</i>	Perimedulares, primeiros estágios de desenvolvimento do xilema secundário (sistema axial e células isoladas por todo raio)	Câmbio fascicular e interfascicular (conversão de iniciais radiais em fusiformes)
<i>Opuntia rufida</i>	Perimedulares, xilema primário e nos primeiros estágios de desenvolvimento do xilema secundário (sistema axial e células do raio imediatamente adjacentes)	Procâmbio, câmbio fascicular e interfascicular

Tabela 3. Distribuição dos tipos de espessamento das WBTs no segmento caulinar maduro.

ESPÉCIES	ÁPICE	REGIÃO MEDIANA	BASE
<i>Austrocylindropuntia subulata</i>	Anelar, helicoidal	Anelar, helicoidal	Anelar, helicoidal, dupla hélice
<i>Opuntia microdasys</i>	Anelar, helicoidal	Anelar, helicoidal	Anelar, helicoidal, anelar-helicoidal
<i>Opuntia monacantha</i>	-	-	Anelar
<i>Opuntia rufida</i>	Anelar, helicoidal	Anelar, helicoidal	Anelar, helicoidal, anelar-helicoidal

Figuras 1-5. Segmentos caulinares maduros crescidos e mantidos em casa de vegetação que desenvolveram periderme na base. 1. Detalhe da base fotossintetizante (Bf) e não fotossintetizante (Nf) do segmento caular. 2. *Austrocyllindropuntia subulata*. 3. *Opuntia microdasys*. 4. *Opuntia monacantha*. 5. *Opuntia rufida*.

Figura 6. Representação esquemática de porções de sistema axial com diferentes tamanhos e espessura similar (A), tamanhos similares e espessura variada (B) e tamanho e espessura similar (C). Padrões definidos a partir de uma mesma seção transversal.

Figura 8. Representação esquemática de porções de sistema axial nas diferentes regiões do segmento caulinar. A. *Opuntia*

Figuras 9-14. Apice do segmento caulinar. 9. Seção transversal de *Opuntia monacantha* mostrando bainha de células parenquimáticas. 10. Seção longitudinal de *Opuntia rufida*. 11-13. *Opuntia microdasys*. 11. Seção transversal evidenciando traqueíde perimedular (seta). Notar feixes de tamanhos diferentes. 12. Seção longitudinal mostrando traqueíde perimedular (seta). 13. Seção transversal destacando traqueídes perimedulares. 14. Seção longitudinal de *Opuntia rufida* destacando traqueídes vasculares próximas aos elementos de vaso do protoxilema (seta). Barras: 40µm (9-14).

Figuras 15-19. Região mediana do segmento caulinar. 15. Porção de sistema axial de *Opuntia microdasys* com matriz inicial de traqueídes (A) seguida por parênquima (B). Notar traqueídes perimedulares e no raio adjacente ao sistema axial (Ra). 16. Seção longitudinal de *Opuntia rufida*. 17-19. Seções transversais de *Opuntia monacantha*. 17. Porção de parênquima axial apresentando parênquima e elementos de vaso. 18. Porção de sistema axial com fase inicial contida por elementos de vaso e células parenquimáticas (A) seguido por uma fase contendo fibras e elementos de vaso (B). 19. Porções de sistema axial apresentando diferentes tamanhos e alternância de faixas contendo células parênquimáticas e elementos de vaso e fibras e elementos de vaso (cabeça de seta). Notar converção de elementos radiais em iniciais fusiformes (seta). Ra-Raio. Barras: 80µm (15,16); 40µm (17); 80µm (18); 150µm (19).

Figuras 20-21. Região mediana do segmento caular. 20. Seção longitudinal de *Opuntia monacantha* destacando a presença de fibras xilemáticas. 21. Seção transversal de *Austrocyllindropuntia subulata* mostrando xilema uniformemente constituído por uma matriz de traqueídes vasculares, elementos de vaso e células parenquimáticas. Notar traqueídes vasculares nos raios (Ra). 22-23. Seções transversais da base do segmento caular. 22. *Austrocyllindropuntia subulata* mostrando estrutura semelhante à figura 21. 23. Porção de sistema axial de *Opuntia rufida* apresentando uma matriz inicial de traqueídes vasculares seguida por uma matriz parenquimática. Notar nova porção de sistema axial proveniente da conversão de iniciais radiais em iniciais fusiformes (seta). Ca-Canal mucilaginoso; FI-Floema; Ra-Raio. Barras: 80µm (20); 150µm (21-23).

Figuras 24-27. Seções transversais da base do segmento caulinar. 24-25. *Opuntia microdasys*. Porção de sistema axial evidenciando a matriz parenquimática e poucos elementos de vaso. 26. Porção de sistema axial de *Opuntia rufida* com alternância de matriz parenquimática (A,C) e com fibras (B). 27. Porção de sistema axial de *Opuntia microdasys* apresentando matriz inicial parenquimática, seguida por curta faixa de fibras e elementos de vaso (cabeça de seta), e por fim ampla faixa parenquimática. Notar porção de sistema axial com matriz parenquimática na mesma seção (seta). Ra = Raio. Barras: 150µm (24); 40µm (25); 150µm (26,27).

Figuras 28-31. Seções transversais da base do segmento caulinar. 28. Porção de sistema axial de *Opuntia rufida* destacando a fase inicial da matriz de traqueíds vasculares, seguida por uma matriz de fibras. Notar traqueídes vasculares do sistema axial (seta) e perimedulares (cabeça de seta). 29-31. *Opuntia monacantha*. 29. Porção do sistema axial com fase inicial de traqueídes vasculares, seguidas por sucessivas faixas de parênquima e fibras. Notar a presença de estreita porção de sistema axial proveniente da conversão de iniciais radiais em iniciais fusiformes (seta). 30-31. Porções do sistema axial com traqueídes vasculares (axiais e radiais) e parênquima associado a faixas de fibras (setas). Barras: 150µm (28,29); 80µm (30,31).

Figuras 32-35. Base do segmento caulinar de *Opuntia monacantha*. 32. Seção transversal com células apresentando característica de traqueídes vasculares da região medular (Me). Notar porção de sistema axial com matriz parenquimática apresentando faixas de fibras (seta). 33. Seção longitudinal destacando aspecto fusiforme das traqueídes vasculares do sistema axial (seta) e isodiamétrica das traqueídes radiais (cabeça de seta). 34-35. Detalhe das células com características de traqueídes vasculares presentes na região medular. Barras: 150µm (32); 80µm (33,34); 40µm (35).

Figuras 36-39. Traqueídes vasculares "wide-band tracheids" com diferentes tipos de espessamento de parede secundária obtidas de material dissociado. 36. Espessamento anelar. 37. Espessamento helicoidal e anelar. 38. Espessamento dupla hélice. 39. Espessamento anelar-helicoidal. Barras: 20 μ m (36-39).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A proposta inicial deste trabalho foi realizar um estudo em representantes de Opuntioideae abordando temas, tradicionalmente, estudados em outras subfamílias, mas que, diante da diversidade de Opuntioideae, ainda são poucos explorados neste grupo. Para isto, foram selecionados três temas: anatomia da região areolar, sistema de revestimento e fundamental e dimorfismo do lenho em segmentos caulinares adultos.

Os resultados foram surpreendentes, embora esperados diante da diversidade morfológica que o grupo apresenta. Como importantes contribuições aos estudos das Cactaceae, reconhecemos alguns pontos discutidos nos capítulos.

No primeiro capítulo foram apresentados dados inéditos sobre a ocorrência de estruturas intermediárias entre folha e espinho, mostrando que a conexão vascular dessas estruturas com o caule não se limita a sua região basal, mas se estende até 2/3 da estrutura. Fato ainda não registrado na literatura e que nos estimula a continuar investigando a anatomia da região areolar em grupos basais de Cactaceae.

No capítulo sobre anatomia dos sistemas de revestimento e fundamental do segmento caular, a idéia foi resgatar os estudos sobre este tema em representantes de Opuntioideae, pois a literatura tem reforçado que essas regiões são importantes fontes de informações nas relações das Cactaceae. Como a literatura para Opuntioideae é bastante limitada, ainda não foi possível

propor um padrão de diferenciação das estruturas presentes na epiderme e na região cortical do grupo, como já foi feito em algumas Cactoideae. No entanto, com a elaboração de uma tabela comparativa, inserindo dados da literatura, fica claro que o grupo necessita de novos estudos e que alguns caracteres como a presença de papilas e da hipoderme multisseriada, comuns a outras Cactaceae, podem ser utilizados para entender os eventos evolutivos na família. Neste capítulo também são descritos canais de mucilagem associados ao floema primário, aparentemente, únicos para a subfamília Opuntioideae.

E finalmente, no terceiro e último capítulo que aborda o dimorfismo do lenho em segmentos caulinares, foram apresentados dados sobre a variação na atividade do câmbio em diferentes estágios de desenvolvimento. A realização desta análise, inédita para as Opuntioideae, permitiu novos registros sobre a distribuição das traqueides vasculares e sua origem a partir do câmbio e/ou do procâmbio, informações ainda desconhecidas para o grupo e algumas vezes apresentadas de forma equivocada pela falta de um estudo em diferentes regiões do caule. A atividade heterogênea do câmbio verificada em uma seção transversal do caule, com porções de sistema axial apresentando variações quanto à matriz celular, sua espessura e tamanho, pode ser descrita neste estudo e uma vez entendendo que o dimorfismo do lenho em Opuntioideae é o resultado de uma atividade contínua do câmbio, principalmente, da região interfascicular, podemos pensar se este fenômeno pode estar relacionado ao hábito “palmado”, ou seja, dorsiventral do cladódio, uma vez que *Austrocyllindropuntia subulata* (cladódio cilíndrico) foi a única que apresentou o lenho homogêneo.

Diante de todo trabalho realizado e na perspectiva de trazer novas e importantes informações que permitam entender alguns paradigmas da anatomia de Cactaceae, concluimos este estudo reforça a importância da anatomia em grupos basais e que apenas com a análise em diferentes estágios de desenvolvimento do órgão é possível entender a complexidade das Cactaceae.

RESUMO

Opuntioideae constitui uma das três subfamílias tradicionalmente reconhecidas em Cactaceae, apresentando cerca de 220-350 espécies com hábitos arborecente, arbustivos ou cespitosos, e distribuição no Canadá, América do Norte, Caribe, América Central e do Sul. A subfamília é reconhecida com mais derivadas que não suculentas e folhosas “Pereskioideae” e menos derivadas que as Cactoideae. No presente estudo são abordados aspectos anatômicos da região areolar, sistema fundamental e de revestimento, bem como dos padrões vasculares, através do desenvolvimento dessas estruturas no segmento caulinar de quatro espécies de Opuntioideae. Os resultados deste estudo, incorporados à literatura disponível serão essenciais para esclarecer importantes paradigmas dos estudos em Cactaceae, como a evolução do lenho e a função das traqueídes vasculares nos diferentes tipos de polimorfismo do lenho e a origem foliar dos espinhos nas aréolas.

Palavras chave: Cactaceae, Opuntioideae, anatomia, aréolas, dimorfismo.

ABSTRACT

Opuntioideae constitutes one of the three recognized subfamilies traditionally in Cactaceae, with 220-350 species with habits arborescent, shrub or caespitose and distribution in Canada, North America, Caribbean, Central and South America. The subfamily is viewed as more derived than the leafy, nonsucculent “Pereskioideae” and less derived than Cactoideae. In the present research are showed anatomical characters on the areoles, skin and growth system and vascular patterns, through the development of these structures on the stem segments of four Opuntioideae species. The results this study, incorporated to available literature will be essential for important paradigms of the studies in Cactaceae, as the wood evolution and function of the vascular tracheids in the different types of polymorphism of the wood and foliar origin of the spines in the areoles.

Key words: Cactaceae, Opuntioideae, anatomy, areoles, dimorphism.

Capa: Segmento caular de *Opuntia monacantha* Haw.