

Anatomia de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* A. Berger (*Rhipsalideae*, *Cactaceae*)¹

Carolina Helena Gonçalves da Silva¹, Alice Calvente³, André Soller¹, Leila Teresinha Maranhão⁴, Maria Regina Torres Boeger³ & Patricia Soffiatti^{1,3}. patricia.soffiatti@ufpr.br

¹ Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

² Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Departamento de Botânica, Ecologia e Zoologia, Centro de Biociências, Campus Lagoa Nova, CEP 59078-900, Natal, RN, Brasil

³ Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, PR, Brasil

⁴ Universidade Positivo, Rua Prof. Pedro Viriato Parigot de Souza, 5300, Campo Comprido, CEP 81820-330, Curitiba, PR, Brasil

Recebido em 14.I.2013. Aceito em 17.XII.2013.

RESUMO – O objetivo deste estudo foi a análise anatômica das espécies pertencentes a *Erythrorhipsalis*, visando identificar caracteres diagnósticos, além de potenciais sinapomorfias. Seis das nove espécies foram coletadas e processadas para o estudo anatômico. As espécies apresentam epiderme unisseriada ou multisseriada; estômatos paralelocíticos; hipoderme colenquimática; abaixo desta, ocorre o parênquima clorofiliano; estruturas secretoras mucilaginosas, feixes vasculares e drusas estão presentes no córtex; o cilindro vascular é delimitado por uma camada contínua de esclerênquima externa ao floema primário colapsado; floema e xilema secundário estão presentes. Várias características mostraram-se informativas para a distinção das espécies, com potencial uso na filogenia do grupo. Destacam-se o formato das células epidérmicas, a presença e a disposição do esclerênquima no córtex e na medula, a presença de estruturas secretoras de mucilagem na medula e a disposição do parênquima não lignificado no xilema secundário.

Palavras-chave: caule, epifitismo, Mata Atlântica, sinapomorfias, taxonomia.

ABSTRACT – **Anatomy of *Rhipsalis* subgenus *Erythrorhipsalis* A. Berger (*Rhipsalideae*, *Cactaceae*).** The goal of the present study was the anatomical analysis of the species belonging to the subgenus *Erythrorhipsalis* aiming to identify diagnostic features and potential synapomorphies. Six out of the nine species were collected and processed for anatomical study. The species have uniseriate or multiseriate epidermis; parallelocytic stomata; collenchymatic hypodermis; chlorenchyma below hypodermis; mucilaginous cells, cortical bundles and druses are present in the cortex; the vascular cylinder is surrounded by a continuous layer of sclerenchyma external to the collapsed phloem; secondary phloem and xylem are present. Several features are informative for distinguishing species, with potential use in the group phylogeny. We highlight the shape of epidermal cells, the presence and arrangement of sclerenchyma in cortex and pith, the occurrence of mucilage secretory structures in the pith, and the disposition of unlignified parenchyma in the secondary xylem.

Key words: Atlantic forest, epiphytism, stem, synapomorphies, taxonomy.

INTRODUÇÃO

Cactaceae Juss. é um grupo natural que compreende 127 gêneros e 1438 espécies endêmicas do novo mundo (Hunt *et al.*, 2006), com exceção de *Rhipsalis baccifera* (J.S. Muell.) Stearn, que ocorre na África (Taylor, 1997; Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006). O monofiletismo da família e sua divisão

em quatro subfamílias, Pereskioideae, Opuntioideae, Maihuenioideae e Cactoideae, são sustentados por características morfológicas e moleculares (Nyffeler, 2002; Wallace & Gibson, 2002).

A subfamília Cactoideae constitui um grupo monofilético, suportado por caracteres moleculares e caracterizada pela redução completa de suas folhas (Nyffeler, 2002). Entretanto, as relações tribais e

genéricas dentro desta subfamília ainda carecem de entendimento e do desenvolvimento de mais estudos para solucionar estas questões (Anderson, 2001). Cactoideae é a mais diversificada das subfamílias de Cactaceae, composta por nove tribos (Hunt et al., 2006), sendo Rhipsalideae bem representada nas formações de Floresta Atlântica e com centro de diversidade no Sudeste do Brasil (Hunt et al., 2006).

Os cactos, em sua maioria, são representados por espécies terrestres que habitam regiões áridas (Hunt et al., 2006). Cerca de 220 espécies são epífitas e ocorrem em florestas tropicais e subtropicais úmidas, sendo que a maioria destas pertence às tribos *Hylocereeae* e *Rhipsalideae* (Nyffeler, 2002; Hunt et al., 2006; Calvente et al., 2011a).

A monofilia de Rhipsalideae é corroborada por estudos moleculares (Calvente et al., 2011a; Korotkova et al., 2011). Entretanto, há controvérsias quanto à delimitação dos gêneros e subgêneros, especialmente *Rhipsalis* Gaertn., que é o maior gênero na tribo (37 espécies), cuja monofilia também é comprovada nestes estudos recentes (Calvente et al., 2011a; Calvente et al., 2011b; Korotkova et al., 2011). Hunt et al. (2006) reconheceram quatro gêneros para Rhipsalideae, *Rhipsalis*, com 37 espécies, *Hatiora* Britton & Rose, *Lepismium* Pfeiff. e *Schlumbergera* Lem. com seis espécies cada. Estes mesmos autores, baseando-se principalmente na forma do caule, além de alguns caracteres reprodutivos (forma da corola), distribuíram as espécies de *Rhipsalis* em cinco subgêneros: *Calamorhipsalis*, *Epallagonium*, *Erythrorhipsalis*, *Phyllarthrorhipsalis* e *Rhipsalis*. Calvente et al. (2011a) incluem os mesmos quatro gêneros em Rhipsalideae, *Rhipsalis*, *Hatiora*, *Lepismium* e *Schlumbergera*, porém com circunscrição alterada em relação a proposta por Hunt et al. (2006), já que transferiram parte das espécies antes posicionadas em *Hatiora* (3 spp.) para *Schlumbergera* (9 spp.). Korotkova et al. (2011) incluem cinco gêneros na tribo, os quatro previamente citados e mais *Rhipsalidopsis* Britton & Rose, contendo parte das espécies transferidas para *Schlumbergera* por Calvente et al. (2011a).

Calvente (2012) reconheceu três subgêneros para *Rhipsalis*, mantendo *Calamorhipsalis*

(definido pelo pericarpelo imerso na aréola), *Erythrorhipsalis* (definido pelos caules cilíndricos, flores campanuladas e/ou exclusivamente apicais) e *Rhipsalis* (definido pelos caules cilíndricos ou alados, flores rotáceas e laterais nos segmentos do caule, raramente apicais). Korotkova et al. (2011), entretanto, reconheceram seis subgêneros para *Rhipsalis*, os cinco citados por Barthlott & Taylor (1995), porém com circunscrição modificada, e mais o subgênero *Goniorhipsalis*, originalmente descrito por Schumann (1899). Contudo, a circunscrição do subgênero *Erythrorhipsalis* permanece inalterada em ambos os estudos de Calvente (2012) e Korotkova et al. (2011).

Estudos moleculares recentes corroboram a circunscrição de *Erythrorhipsalis*, que compreende um clado com nove espécies distribuídas na Mata Atlântica, caracterizadas pelas flores pendentes, campanuladas, terminais ou laterais, ou ainda, rotáceas (Calvente, 2012). Contudo, as relações infrasubgenéricas ainda permanecem não resolvidas (Calvente et al., 2011b; Korotkova et al., 2011).

Vários trabalhos têm destacado a relevância de dados anatômicos no entendimento da evolução de grupos de plantas, bem como caracteres de importância taxonômica e filogenética na família Cactaceae e na tribo Rhipsalideae (Terrazas & Arias, 2003; Loza-Cornejo & Terrazas, 2003; Soffiatti & Angylossy, 2007, 2009; Calvente et al., 2008).

Deste modo, este estudo tem como objetivo identificar caracteres diagnósticos e potenciais sinapomorfias para o subgênero *Erythrorhipsalis*, através do estudo anatômico de seis das nove espécies que o compõem.

MATERIAL E MÉTODOS

Seis espécies pertencentes ao subgênero *Erythrorhipsalis* foram utilizadas no presente estudo, além de duas espécies, representando os grupos externos, *Hatiora salicornioides* (Haw.) Britton & Rose e *Lepismium lumbricoides* (Lem.) Barthlott. Os espécimes foram coletados em áreas de Floresta Atlântica, nos estados do Rio de Janeiro e Paraná. Estudou-se até quatro indivíduos por espécie, quando possível (Tab. 1).

Tabela 1. Espécies de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis*, *Lepismium* e *Hattiora* estudados, com respectivos número do coletor, Herbário e locais de coletas.

Espécies	Número do coletor e Herbário	Local de coleta
<i>Rhipsalis aurea</i> M.F.Freitas & J.M.A.Braga	A. Calvente 156, 157 (SPF)	Nova Friburgo, Rio de Janeiro
<i>R. campos-portoana</i> Loefgr.	A. Soller 73, 74, 87 (UPCB)	Adrianópolis e Tunas, Curitiba, Paraná
<i>R. cereuscula</i> Haw.	A. Soller 39, 110, 111 (UPCB)	Ponta Grossa, Paraná
<i>R. clavata</i> F.A.C.Weber	A. Calvente 165, 238, 240 (SPF)	Santa Maria Madalena, Rio de Janeiro
<i>R. pilocarpa</i> Loefgr.	A. Soller 71, 93, 108 (UPCB)	Campina Grande do Sul, Paraná
<i>R. pulchra</i> Loefgr.	A. Calvente 231;232 (SPF) A. Calvente 334 (SPF)	Teresópolis, Rio de Janeiro Nova Friburgo, Rio de Janeiro
<i>Hattiora salicornioides</i> Britton & Rose	A. Soller 40, 91, 141 (UPCB)	Ponta Grossa, Curitiba, Paraná
<i>Lepismium lumbricoides</i> (Lem.) Barthlott.	A. Soller 41, 72 (UPCB)	Ponta Grossa, Campina Grande do Sul, Paraná

Para o estudo anatômico, amostras do segmento basal do caule principal foram selecionadas. Essas amostras foram fixadas em FAA 70 (Johansen, 1940) e posteriormente armazenadas em etanol 70%. As amostras foram incluídas em historesina (Leica®), de acordo com instruções do fabricante. Para alguns materiais, foi utilizada a inclusão em polietilenoglicol (PEG) 1500 (Richter, 1977). Seções transversais e longitudinais foram obtidas em micrótomo de rotação com cerca de 6 e 20 µm de espessura respectivamente, coradas com azul de toluidina 0,05% (Feder & O'Brien, 1968) e montadas em lâminas permanentes com Verniz Vitral Incolor 500® (Paiva *et al.*, 2006).

Para análise dos elementos celulares do xilema secundário, fragmentos foram dissociados segundo a metodologia de Franklin (1945). O material foi posteriormente corado com safranina 1% em etanol 50% e montado em lâminas permanentes com Verniz Vitral Incolor 500® (Paiva *et al.*, 2006). A descrição do parênquima axial foi baseada na terminologia recomendada por Carlquist (2001).

As imagens das seções das porções basais dos espécimes foram obtidas em fotomicroscópio Olympus BX-40 com câmera de captura Olympus DB-71, sendo as escalas obtidas nas mesmas condições das fotos. O parênquima não lignificado foi definido “em linha” quando, em seção transversal, este continha de 1 a 2 camadas de células, e “em faixa” com mais de 3 camadas. As mensurações da espessura da cutícula (Tab. 2) foram realizadas em fotomicroscópio Olympus BX-41, com captura de

imagem pelo software Image Pro Plus. O diâmetro da região basal do caule foi mensurado com o auxílio de um paquímetro digital King tools 502.150 BL. Para ambas as mensurações foram calculadas a média e o respectivo desvio padrão para cada espécie.

Utilizou-se a análise de variância simples (One-way ANOVA), para avaliar as diferenças significativas entre as médias, no programa STATISTICA (6.0 version, StatSoft Inc., USA).

Para observação da epiderme em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) as amostras foram colocadas em clorofórmio 100% (Eggl, 1984), para a retirada da cera epicuticular. Posteriormente, as amostras foram desidratadas em série etílica ascendente, processadas em ponto crítico de CO₂, fixadas em suportes metálicos e metalizadas com ouro. As análises e obtenção das imagens (eletromicrografias) foram realizadas em microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM-6360LV. A classificação dos estômatos seguiu Eggl (1984). Os caracteres estudados encontram-se na Tabela 3.

RESULTADOS

O caule das espécies estudadas de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* e das duas espécies dos grupos externos, *Hattiora salicornioides* e *Lepismium lumbricoides*, possui organização dos tecidos semelhante, forma cilíndrica e diâmetro com média variando de 3,3 a 6,0 mm (Tab. 2). As principais variações observadas estão sumarizadas na Tabela 3.

Tabela 2. Valores médios e respectivos desvio-padrão do diâmetro do caule (mm) e da espessura da cutícula (µm) para as espécies de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis*, *Hatiora* e *Lepismium* estudadas.

Espécies		Diâmetro do caule (mm)	Espessura da cutícula (µm)
<i>Erythrorhipsalis</i>	<i>R. aurea</i>	6,0 ± 0,25 ^c	?
	<i>R. campos-portoana</i>	4,3 ± 0,20 ^b	6,3 ± 1,82 ^C
	<i>R. cereuscula</i>	3,3 ± 1,02 ^b	5,3 ± 0,94 ^B
	<i>R. clavata</i>	3,3 ± 0,34 ^b	?
	<i>R. pilocarpa</i>	4,7 ± 0,68 ^b	12,9 ± 1,84 ^E
	<i>R. pulchra</i>	4,5 ± 0,61 ^b	8,0 ± 0,98 ^D
Grupo externo	<i>Hatiora salicornioides</i>	4,4 ± 0,48 ^b	?
	<i>Lepismium lumbricoides</i>	4,5 ± 0,20 ^b	8,7 ± 1,36 ^D

Obs. Os pontos de interrogação indicam espécies que possuem apenas periderme como tecido de revestimento na porção basal. Nestas espécies, a descrição da epiderme diz respeito às porções superiores do caule e, portanto, as medidas da cutícula não foram realizadas, pois não seriam comparáveis às das demais espécies. Letras distintas na mesma coluna indicam as diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey (p<0,05).

Tabela 3. Caracteres anatômicos observados nas espécies de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis*, *Lepismium* e *Hatiora*.

		<i>Erythrorhipsalis</i>					Grupos externos			
		<i>R. campos-portoana</i>	<i>R. cereuscula</i>	<i>R. clavata</i>	<i>R. pilocarpa</i>	<i>R. pulchra</i>	<i>H. salicornioides</i>	<i>L. lumbricoides</i>		
Sistema de revestimento	Epiderme	unisseriada	X	X	X	X	X		X	
		multisseriada						X		
	células com formato retangular em ST		X	X	X				X	
		células com formato irregular em ST					X	X		
	Estômatos	em depressões						X		
	Periderme	instalada em algumas regiões		X	X	X	X			
	instalada por todo o revestimento	X			X		X	X		
Córtex	Hipoderme	estratos celulares	1;2	1;2	1;2	1	1	1;2	1	1
		esclereides	X	X	X	X	X	X		
		feixes de fibras				X	X			X
Xilema 2°	Parênquima lignificado	faixa	X	X		X	X	X		X
		linha			X	X	X	X		X
	Parênquima axial	escasso							X	
		vasicêntrico								X
Raio	porções lignificadas e não lignificadas	lignificado							X	
		delgadas	X	X	X	X	X	X	X	X
Medula	células parenquimáticas com paredes delgadas	células com paredes lignificadas	X ⁺	X ⁺	X ⁺	X	X	X ⁺	X ⁺	
		estruturas secretoras de mucilagem				X	X			
		drusas	X		X	X	X	X	X	X

Obs. (+) significa que há mais porções lignificadas do que células com paredes não lignificadas delgadas.

A epiderme, em secção transversal, é unisseriada (Figs. 1A-B, D) com células quadradas em *R. pulchra* e *Lepismium lumbricoides*; retangulares e quadradas em *R. aurea*, *R. campos-portoana* (Fig. 1B), *R. cereuscula* (Fig. 1A); retangulares em *R. clavata* e com formato irregular em *R. pilocarpa* (Fig. 1D) e *H. salicornioides*; apresenta-se multisseriada somente em *H. salicornioides*, em algumas porções (Fig. 1C). As paredes periclinais externas das células epidérmicas podem ser retas (Fig. 1B) ou convexas a levemente pontiagudas (Fig. 1D); a epiderme é coberta por cutícula espessa (Figs. 1A-D e Tab. 2). Os estômatos são paralelocíticos (Fig. 1E) e estão situados no mesmo nível das células epidérmicas ou em depressões na superfície epidérmica de *H. salicornioides*; câmaras subestomáticas estão presentes em todas as espécies. A periderme ocorre apenas em alguns regiões do caule de *R. campos-portoana*, *R. cereuscula*, *R. pilocarpa* e *R. pulchra* e é contínua em *R. aurea*, *R. clavata* (Figs. 1F-G), *H. salicornioides* e *L. lumbricoides*. A periderme é composta por súber formado por camadas de células com paredes suberizadas alternadas por camadas de células com paredes lignificadas, e feloderme composta por poucas camadas de células parenquimáticas (Fig. 1G); o felogênio origina-se a partir da epiderme (indicado pela presença da hipoderme intacta abaixo da periderme).

No córtex a hipoderme é colenquimática e constituída por uma a duas camadas de células em *R. aurea*, *R. campos-portoana*, *R. cereuscula* (Fig. 1A) e *R. pulchra* e apenas uma camada nas demais espécies. Interiormente à hipoderme ocorrem de 5-14 camadas de células parenquimáticas aproximadamente isodiamétricas, com cloroplastos nas células da região mais externa do córtex (Fig. 1D). Na região mais interna, que corresponde ao parênquima aquífero, foram observadas esclereídes solitárias dispersas aleatoriamente (Figs. 1F, J), com exceção de *L. lumbricoides* e *H. salicornioides*. Em *R. pilocarpa* (Fig. 1I), *R. pulchra* e *L. lumbricoides* foram observados feixes de fibras formando um anel na porção mais externa do córtex. Estruturas secretoras de mucilagem (Fig. 1A), idioblastos contendo drusas (Figs. 1A, D, F-G) e feixes vasculares bem desenvolvidos (Fig. 1H) (apresentando floema, xilema e calotas de fibras floemáticas) também ocorrem no córtex.

O cilindro vascular é contínuo e cilíndrico (Figs. 1A, I, J; 2A, B), com anel de esclerênquima (fibras e esclereídes) ao redor (Figs. 1A, I, J; 2B). O floema primário é colapsado (Fig. 2B) e o secundário

constituído por elementos de tubo crivado com uma a quatro células companheiras (Figs. 2C, B) e placas crivadas simples (Fig. 2D). O xilema secundário é composto predominantemente por elementos de vaso solitários (Figs. 2A, B), com pontoações opostas a alternas e placa de perfuração simples (Fig. 2E). A porosidade é difusa com parênquima axial escasso, mas também vasicêntrico em *L. lumbricoides*. Parênquima não lignificado entre os elementos axiais foi observado em linhas e faixas (Figs. 1J, 2B), com exceção de *R. cereuscula*, onde ocorre apenas em linhas; e em *R. aurea* e *R. campos-portoana*, onde ocorre em faixas (Fig. 2A). Em *H. salicornioides* ocorre apenas parênquima axial escasso entre os elementos axiais. As fibras são septadas e os raios altos e largos, multisseriados, compostos por corpo com células procumbentes e margens com células quadradas e eretas. Os raios apresentam porções lignificadas e não lignificadas (estas devido às linhas e faixas de parênquima não lignificado) (Figs. 2A, B), exceto em *H. salicornioides*, que apresentou raios inteiramente lignificados.

A medula é formada por grande parte das células com paredes lignificadas em *H. salicornioides*, *R. aurea*, *R. campos-portoana* (Fig. 2F) e *R. pulchra*, e poucas células parenquimáticas com paredes delgadas não lignificadas; em *R. cereuscula* e *R. clavata* observou-se poucas células com paredes lignificadas dispersas na medula, e a maioria das células parenquimáticas com paredes delgadas não lignificadas; as demais espécies apresentaram apenas células parenquimáticas com paredes não lignificadas (Fig. 2G); estruturas secretoras de mucilagem estão presentes em *R. clavata* e *R. pilocarpa* (Fig. 2G); drusas presentes (Fig. 2G), exceto em *R. campos-portoana*.

DISCUSSÃO

As espécies estudadas de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* e grupos externos, representados por *Hattiora salicornioides* e *Lepismium lumbricoides*, apresentaram a estrutura anatômica do caule semelhante, corroborando com os padrões anatômicos encontrados para Cactaceae como um todo. Embora ocupem ambientes méxicos, as espécies apresentam um hábito restritivo (epifítico), sendo a água o fator limitante nos microambientes onde estas plantas ocorrem. Este fator contribui, de certa forma, para manter as características xeromórficas neste grupo, como caule suculento fotossintético com ausência de folhas, epiderme recoberta por cutícula espessa,

hipoderme colenquimática, parênquima aquífero, estruturas secretoras de mucilagem e numerosos feixes vasculares corticais, adaptações observadas na maioria das espécies de cactos terrestres (Gibson & Nobel, 1986; Terrazas & Mauseth, 2002; Terrazas & Arias, 2003; Mauseth, 2006).

As características da epiderme dos caules em Cactaceae, como tipo de cutícula, ornamentações, número de camadas, formato das células, dentre outras, tem se revelado importantes para a diferenciação de gêneros e espécies, como demonstram Gibson & Horak (1978) para Pachycereeae, Terrazas & Arias (2003) e Loza-Cornejo & Terrazas (2003) para Cactoideae, Soffiatti & Angyalossy (2007) para alguns gêneros pertencentes à Cereeae, e Calvente *et al.* (2008) para seis espécies de *Rhipsalis*, dentre outros autores. Em cactos e outros grupos de plantas xerófitas, a presença de cutícula espessa impede a perda de água do corpo da planta pela transpiração e juntamente com a epiderme, protege os tecidos fotossintetizantes (Gibson & Nobel 1986; Mauseth, 1996, Mauseth & Plemons-Rodriguez 1998; Loza-Cornejo & Terrazas, 2003). Em epífitas a cutícula desempenha um papel importante, pois a água é um fator limitado (Helbsing *et al.*, 2000). A cutícula observada nas espécies estudadas é lisa, como já reportado para muitas espécies de Cactoideae (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003; Terrazas & Arias, 2003).

A espessura da cutícula variou entre 5 e 13 μm , com a maioria das espécies apresentando cutículas moderadamente espessas (entre 5 a 13 μm - seguindo o proposto por Morris *et al.* 1996), o que, segundo Mauseth (2006), é considerado menos espesso do que aquelas encontradas em espécies xéricas não suculentas. Dettke & Milaneza-Gutierrez (2008) e Boeger *et al.* (2010), no estudo de algumas espécies de *Lepismium*, *Hattoria* e *Rhipsalis*, observaram que a espessura da cutícula varia de 10 a 23 μm , corroborando com Terrazas e Arias (2003). Alguns estudos demonstram a sua validade como caráter taxonômico, como Anderson (1987), que utilizou a espessura da cutícula para diferenciar as espécies do gênero *Thelocactus*.

Nas maioria das espécies estudadas, a epiderme é unisseriada, como também ocorre na maioria das espécies pertencentes à subfamília Cactoideae (Gibson & Horak, 1978; Mauseth & Sajeve, 1992; Mauseth, 1996; Loza-Cornejo & Terrazas, 2003; Soffiatti & Angyalossy-Alfonso, 2005; Soffiatti & Angyalossy, 2007; Mauseth, 2006). A ocorrência de epiderme multisseriada é observada em algumas poucas espécies de cactos pertencentes a gêneros

que ocorrem na América do Norte, mas esta é uma característica pouco comum na família como um todo (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003). As autoras (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003) apontam a sua origem como provenientes de divisões irregulares ou periclinais das células epidérmicas.

A presença de epiderme com parede periclinal externa reta é característica predominante nas espécies da família, conforme já salientado pelos autores (Gibson & Nobel, 1986; Terrazas & Arias, 2003; Mauseth, 2006). No entanto, várias espécies deste estudo apresentaram a parede periclinal externa da célula epidérmica com aspecto ondulado ou convexo, conforme Dettke & Milaneza-Gutierrez (2008) e Calvente *et al.* (2008) ilustram para algumas espécies de *Rhipsalis*. Estes autores apontam que está é uma característica relativamente comum em *Rhipsalis*, como corroborado por este estudo. Mauseth (2006) denomina estas paredes externas convexas de papilas, e considera que estas têm importância taxonômica, como demonstrado por Herrera-Cárdenas *et al.* (2000) na circunscrição de um subgênero de *Peniocereus* (Berger) B. & R. No presente trabalho, esta característica não se mostrou relevante para este fim.

Todas as espécies apresentaram estômatos paralelocíticos, característico para família, conforme muitos autores já demonstraram, com câmaras subestomáticas (Egglí, 1984; Terrazas & Arias, 2003; Mauseth, 2006). Observou-se que em *H. salicornioides* eles estão localizados nas depressões das ondulações da epiderme, corroborando com os resultados de Calvente *et al.* (2008) e Loza-Cornejo & Terrazas (2003). A ocorrência de estômatos em depressões, segundo Loza-Cornejo & Terrazas (2003), pode ser interpretada como uma adaptação para redução à perda de água (transpiração), pois ocorre a formação de uma câmara supra-estomática.

Nas regiões basais dos caules, observa-se o desenvolvimento da periderme, a partir de divisões das células epidérmicas, que dá origem ao felogênio, fato comum na família como um todo, como já reportado por Mauseth (2006), e observado por vários autores (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003; Terrazas & Arias, 2003; Soffiatti & Angyalossy-Alfonso, 2003; Soffiatti & Angyalossy, 2007).

A ocorrência de hipoderme em espécies xerófitas suculentas é uma característica comum (Fahn & Cutler, 1992). A hipoderme desempenha a função de proteção, juntamente com a epiderme, e de sustentação, sendo colenquimática na maioria das Cactaceae (Gibson & Nobel, 1986; Mauseth,

2006). As espécies aqui estudadas apresentaram esta estrutura pouco desenvolvida, com pouco espessamento das paredes, como já relatado por Calvente *et al.* (2008) e Boeger *et al.* (2010) para outras espécies de Rhipsalidaeae. Pelo fato de serem espécies de pequeno porte, com caules estreitos, esta função de sustentação não se mostra preponderante.

O número de camadas e a espessura da hipoderme são muito variáveis em Cactaceae, podendo chegar até várias camadas de células (Terrazas & Arias, 2003; Mauseth, 2006). Nas espécies estudadas, a hipoderme variou de uma a duas camadas. Estas espécies ocorrem geralmente no sub-bosque, onde não há mudanças extremas de temperatura e luminosidade, não sendo necessária uma camada de proteção tão desenvolvida.

Mauseth (2006) relata nos caules de numerosas espécies de Cactaceae, a organização do córtex em duas regiões, uma mais externa formada por clorênquima em paliçada, e uma mais interna, com células aquíferas, observado também por vários autores em espécies da família (Gibson & Nobel, 1986; Terrazas & Arias, 2003; Soffiatti & Angyalossy-Alfonso, 2005; Soffiatti & Angyalossy, 2007; Cassimiro & Melo-de-Pinna, 2011). Todas as espécies deste estudo apresentaram o parênquima cortical sem esta diferenciação em paliçada, composto por células de formato isodiamétrico, com função fotossintética e de reserva de água, como descrito por Calvente *et al.* (2008), Dettke e Milaneze-Gutierrez (2008) e Boeger *et al.*, (2010) para outras espécies da tribo.

Estruturas secretoras de mucilagem estão presentes em todas as espécies estudadas. De acordo com alguns autores (Gibson & Nobel, 1986; Mauseth, 2006), a presença de mucilagem está diretamente relacionada ao armazenamento de água, por ser altamente higroscópica (Franceschi & Horner 1980; Paiva & Machado 2005), sendo uma importante adaptação para espécies que ocorrem em ambientes xéricos. Estas estruturas podem estar presentes tanto no córtex como na medula em *Rhipsalis*, corroborando com o observado por vários autores (Calvente *et al.*, 2008; Cassimiro & Melo-de-Pinna, 2011; Garcia, 2011).

A presença de feixes vasculares corticais é comum à todas as espécies estudadas, característica da maioria das espécies de cactos, agindo como as nervuras de uma folha, assegurando uma condução eficiente pelo corpo da planta (Mauseth, 1989; Mauseth & Sajeve, 1992; Soffiatti & Angyalossy-Alfonso, 2003, 2005; Mauseth, 2006; Soffiatti &

Angyalossy, 2007; Dettke & Milaneze-Gutierrez, 2008). Corroborando com Mauseth (2006), os feixes corticais observados são colaterais, e possuem elementos condutores de floema e xilema secundários. Na maioria das espécies estudadas, os feixes corticais estão orientados em várias direções e dispersos aleatoriamente, como também constatado por Dettke e Milaneze-Gutierrez (2008) para algumas espécies epífitas.

O cilindro vascular central possui considerável crescimento secundário, e apresenta-se contínuo, revestido por um anel de fibras e esclereídes. Segundo Gibson & Nobel (1986), este tecido esclerenquimático teria sua origem no floema primário, no entanto, Soffiatti & Angyalossy (2007) consideram que parte destas células pode ter origem também no periciclo.

A caracterização do floema secundário é pouco estudada para a maioria das espécies de cactos, mas uma característica comum notada no grupo é a pequena quantidade de floema secundário presente (Gibson & Nobel, 1986; Mauseth & Ross, 1988; Mauseth, 1996; Mauseth & Kiesling, 1997; Mauseth & Plemons-Rodriguez, 1998, Herrera-Cárdenas *et al.*, 2000; Soffiatti & Angyalossy, 2007).

O xilema secundário nas espécies aqui estudadas é semelhante ao amplamente descrito para os representantes da família (Gibson, 1973; 1977; 1978; Gibson & Horak 1978; Mauseth, 1989; 1993, 1996; Soffiatti & Angyalossy-Alfonso, 2005; Soffiatti & Angyalossy, 2007). Elementos de vaso curtos e estreitos desempenham um papel na prevenção de cavitação, aliado às fibras septadas, que atuam no armazenamento, juntamente com os raios parenquimáticos altos e largos (Mauseth, 2006, Soffiatti & Angyalossy, 2007, 2009). Este conjunto de características, aliado à ocorrência do parênquima não lignificado (Soffiatti & Angyalossy, 2009) torna o xilema secundário de Cactaceae adaptado às condições de estresse hídrico a qual estas plantas estão sujeitas (Gibson, 1973; Gibson & Nobel 1986; Mauseth, 1993; Soffiatti & Angyalossy, 2009), sendo encontrados tanto em espécies de grande porte quanto nas delgadas epífitas.

De modo geral, as características diagnósticas que permitem a separação das espécies de *Erythrorhipsalis* e podem ser possíveis sinapomorfias para alguns subgrupos dentro deste subgênero são: o formato das células epidérmicas, a presença de uma periderme contínua, o esclerênquima no córtex e na medula, a presença de estruturas secretoras de mucilagem na medula e a disposição do parênquima

não lignificado no xilema secundário. Alguns caracteres anatômicos, como o número de camadas de hipoderme, presença de estruturas secretoras de mucilagem na medula e a quantidade de parênquima não lignificado, se mostraram informativos para distinção de algumas espécies no grupo, como *R. cereuscula* e *R. clavata*, espécies que apresentam semelhanças quanto à morfologia do caule.

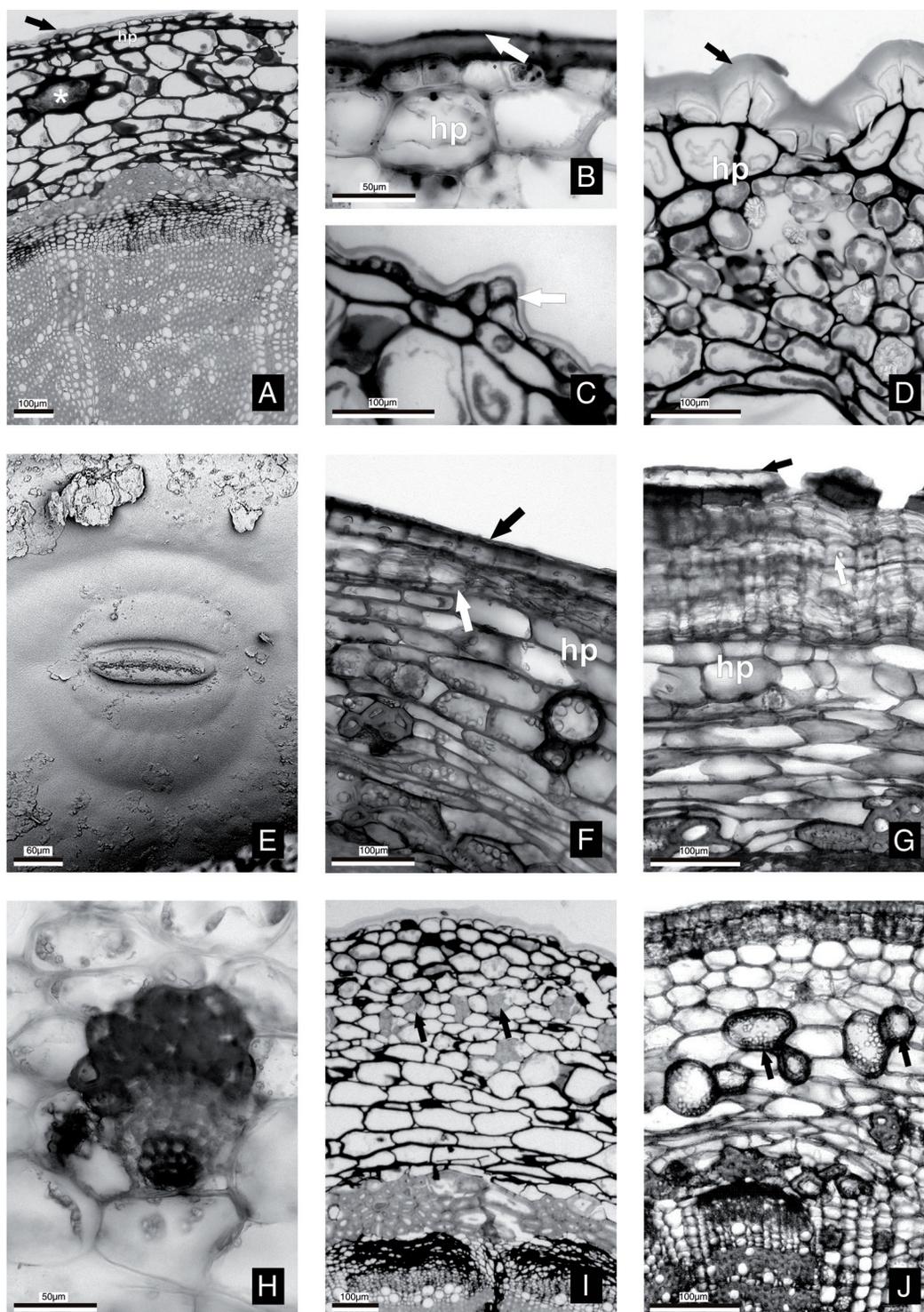
AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela concessão da bolsa de mestrado para a primeira autora; ao Julio Cezar Majcher, pelo auxílio na confecção das pranchas. Este estudo fez parte do projeto Universal do Ministério de Ciências e Tecnologia/ CNPq (Processo nº 474064/2010-7).

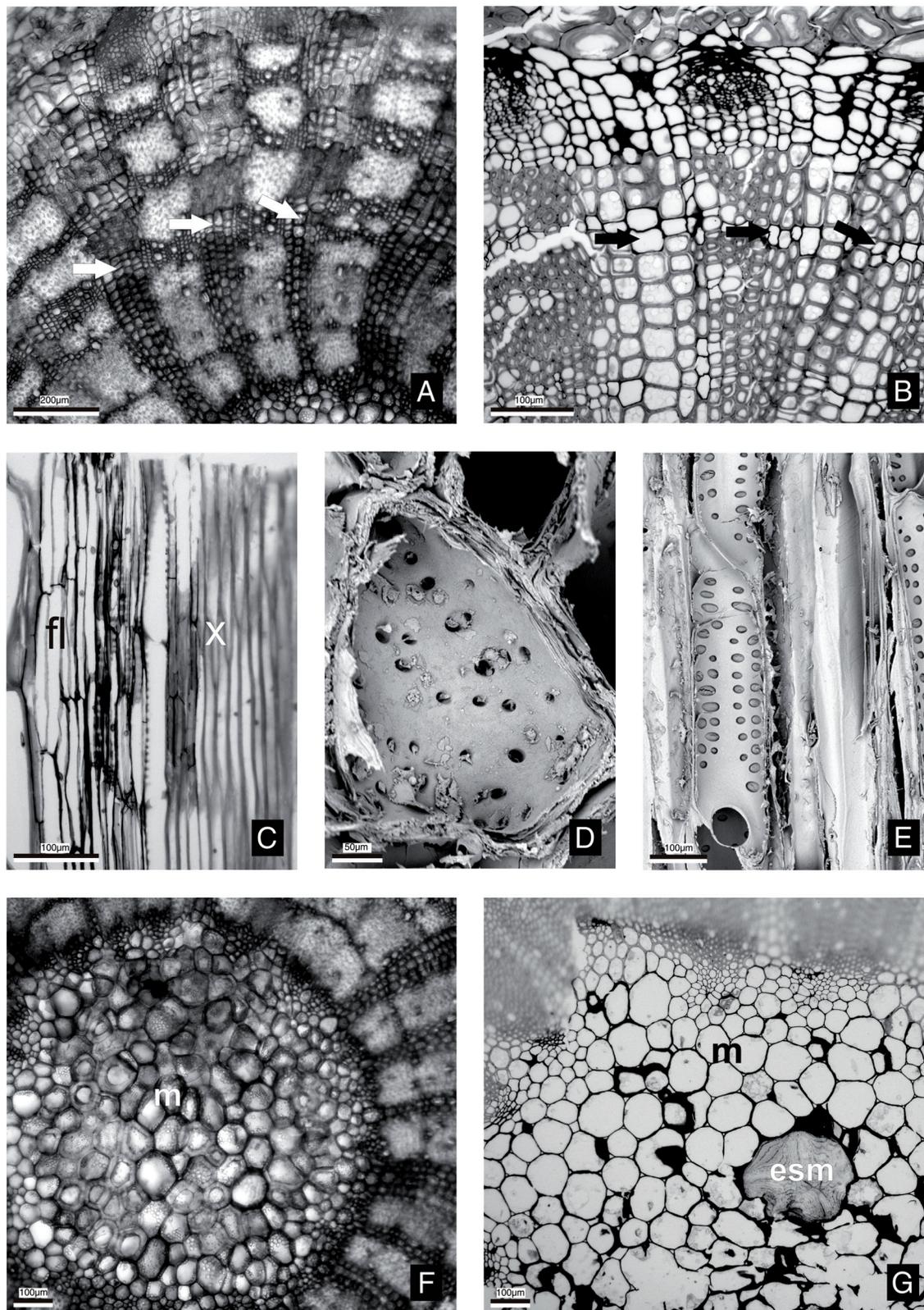
REFERÊNCIAS

- Anderson, E.F. 1987. A revision of the genus *Thelocactus* B. & R. (Cactaceae). *Bradleya*, 5:49-76.
- Anderson, E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland, EUA. 776 p.
- Barthlott, W. & Taylor, N.P. 1995. Notes towards a monograph of Rhipsalideae (Cactaceae). *Bradleya*, 13:43-79.
- Boeger, M.R.T., Soffiatti, P., Souto, M.A.G., Budchen, M., Bagatini, K.P. & Dalforno, M. 2010. Functional morphology of two *Lepismium* species (Rhipsalideae, Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81:393-400.
- Calvente, A. 2012. A new subgeneric classification of Rhipsalis (Cactoideae, Cactaceae). *Systematic Botany* 37(4):983-988.
- Calvente, A., Andreato, R.H.P. & Vieira, R.C. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. *Plant Systematics and Evolution*, 276(1-2):1-7.
- Calvente, A., Zappi, D.C., Forest, F. & Lohmann, L.G. 2011a. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hattiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58:456-468.
- Calvente, A., Zappi, D.C., Forest, F. & Lohmann, L.G. 2011b. Molecular Phylogeny, Evolution, and Biogeography of South American Epiphytic Cacti. *International Journal of Plant Sciences*, 172(7):902-914.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of Dicotyledon Wood*. 2a. Edição. Springer Verlag, Berlin. 448 p.
- Cassimiro, R.C.L. & Melo-de-Pinna, G.F.A. 2011. Morpho-anatomical variations during stem development in some epiphytic Cactaceae. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138(1):16-25.
- Dettke, G.A. & Milaneze-Gutierrez, M.A. 2008. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamília Cactoideae. *Hoehnea*, 35(4):583-595.
- Eggli, U.R.S. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematic and Evolution*, 146:197-214.
- Fahn, A. & Cutler, D.F. 1992. *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger, Berlin & Stuttgart. 176 p.
- Feder, N. & O'Brien, T.P. 1968. *Plant microtechnique: some principles new methods*. American Journal of Botany, 55:123-142.
- Franceschi, V.R. & Horner Junior, H.T. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review*, 46:361-427.
- Franklin, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155(3924):51.
- Garcia, S.L.F.P. 2011. *Morfologia funcional de duas espécies epífitas de Cactaceae*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Gibson, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica*, 5(1):29-65.
- Gibson, A.C. 1977. Wood anatomy of Opuntias with cylindrical to globular stems. *Botanical Gazette*, 138:334-351.
- Gibson, A.C. 1978. Dimorphism of secondary xylem in two species of cacti. *Flora*, 167:403-408.
- Gibson, A.C. & Horak, K.E. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar Cacti. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 65(4):999-1057.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. 1986. *The Cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge. 246 p.
- Helbsing, S., Riederer, M. & Zotz, G. 2000. Cuticles of vascular epiphytes: efficient barriers for water loss after stomatal closure? *Annals of Botany*, 86:765-769.
- Herrera-Cárdenas, R., Terrazas, T. & Loza-Cornejo, S. 2000. Anatomía comparada del tallo y de la raíz de las especies del género *Neoevansia* Marshall (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 67:7-15.
- Hunt, D., Taylor, N. & Charles, G. 2006. *The new cactus lexicon*. Dh books, UK. Páginas?
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. New York: Mc Graw Hill Book. 523 p.
- Korotkova, N., Borsch, T., Quandt, D., Taylor, N.P., Müller, K.F. & Barthlott, W. 2011. What does it take to resolve relationships and to identify species with molecular markers? An example from the epiphytic Rhipsalideae (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 98(9):1549-1572.
- Loza-Cornejo, S. & Terrazas, T. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in Northican Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, 116:27-35.
- Mauseth, J.D. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). *Bradleya*, 7:1-12.

- Mauseth, J.D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany*, 72: 81-89.
- Mauseth, J.D. 1996. Comparative anatomy of tribes Cereeae and Browningieae (Cactaceae). *Bradleya*, 14:66-81.
- Mauseth, J.D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany*, 98:901-926.
- Mauseth, J.D. & Plemons-Rodriguez, B.J. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany*, 85(2):209-218.
- Mauseth, J.D. & Ross, R. 1988. Systematic anatomy of the primitive cereoid cactus *Leptocereus quadricostatus*. *Bradleya*, 6:49-64.
- Mauseth, J.D. & Sajeve, M. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. *Annals of Botany*, 70:317-324.
- Morris, M.W., Stern, W.L. & Judd, W. S. 1996. Vegetative anatomy and systematic of subtribe *Dendrobiinae* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnaean Society*, 120:89-114.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany*, 89:312-326.
- Paiva, E.A.S. & Machado, S.R. 2005. Role of intermediary cells in *Peltodon radicans* (Lamiaceae) in the transfer of calcium and formation of calcium oxalate crystals. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48:147-153.
- Paiva, J.G.A., Fank-de-Carvalho, S.M., Magalhães, M.P., Graciano-Ribeiro, D. 2006. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica*, 20(2):257-264.
- Richter, H.G. 1977. Differential staining of oil and mucilage in idioblasts of Lauraceae. *IAWA Bulletin*, 4:76.
- Schumann, K.M. 1899. Gesamtbeschreibung der Kakteen. Neudamm, Germany. 832p.
- Soffiatti, P. & Angyalossy-Alfonso, V. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus Ritter* (Cactaceae). *Bradleya*, 21:39-48.
- Soffiatti, P. & Angyalossy-Alfonso, V. 2005. Wood anatomy in *Cipocereus Ritter* (Cactaceae). *IAWA Journal*, 26(3):299-308.
- Soffiatti, P. & Angyalossy, V. 2007. Anatomy of Brazilian Cereeae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): Stem of *Arrojadoa Britton & Rose*, *Stephanocereus A. Berger* and *Brasilicereus Backeberg*. *Acta Botanica Brasilica*, 21(4):813-822.
- Soffiatti, P. & Angyalossy, V. 2009. Increased water storage capacity in cactus wood: a study in the tribe Cereeae (Cactoideae, Cactaceae). *Haseltonia*, 15:1-6.
- Statsoft, Inc. Statistica (data analysis software system), version 8.0, 2007. <http://www.statsoft.com>
- Taylor, N.P. 1997. Cactaceae. *In Cactus and Succulent Plants – Status Survey and Conservation Action Plan* (S. Oldfield, ed.). Species Survival Comission/Cactus and Succulent Specialist Group Species, Gland, Switzerland and Cambridge. 214p.
- Terrazas, T. & Arias, S. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Botanical Review*, 68(4):444-473.
- Terrazas, T. & Mauseth, J.D. 2002. Shoot anatomy and morphology. *In Cacti: biology and uses* (P.S. Nobel, ed.). University of California Press, Berkley, p. 23-40.
- Wallace, R.S. & Gibson, A.C. 2002. Evolution and Systematics. *In Cacti: biology and uses* (P.S. Nobel, ed.). University of California Press, Berkley, p. 1-21.



Figs. 1 A-J. Caule de espécies de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* em microscopia óptica (MO) e microscopia eletrônica de varredura (MEV); **A-D, F-J.** Secções transversais do caule em MO; **E.** Secção transversal do caule em MEV; **A.** *Rhipsalis cereuscula*, vista geral do caule, mostrando a organização dos tecidos de revestimento, fundamental e vascular (a seta preta indica a cutícula; asterisco indica estrutura secretora de mucilagem); **B.** *R. campos-portoana*, detalhe da epiderme unisseriada, composta por células de formato retangular e cutícula espessa (seta preta); **C.** *Hattoria salicornioides*. Porção de epiderme multisseriada. A seta branca indica a cutícula. **D.** *R. pilocarpa*, detalhe da epiderme unisseriada composta por células de formato irregular, coberta por cutícula espessa (seta preta); **E.** *R. aurea*, estômato paralelocítico; **F, G.** *R. clavata*; **F.** Periderme em início de formação. O felogênio (seta branca) forma-se a partir da epiderme; note a hipoderme intacta logo abaixo do felogênio, e a cutícula acima do súber (seta preta); **G.** Periderme mais desenvolvida, onde o súber é constituído por camadas de células com paredes suberizadas que se alternam com células de paredes lignificadas (seta branca), note a hipoderme intacta logo abaixo, e a cutícula (seta preta); **H.** *R. campos-portoana*, detalhe de um feixe vascular cortical, com calota de fibras bem desenvolvida, xilema e floema; **I.** *R. pilocarpa*, feixes de fibras (setas pretas) distribuídos no córtex formando um cilindro; **J.** *R. clavata*, esclereides (setas pretas) dispersas pelo córtex; note a presença de grãos de amido no interior das esclereides. Legendas: hp hipoderme. Barras: **Figs. 1A, C, D, F, G, I, J** = 100 μ m; **Figs. 1B, H** = 50 μ m; **Figs. 1E** = 60 μ m.



Figs. 2 A-G. Caule de espécies de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* em MO e MEV. **A, B, F, G.** seções transversais em MO; **C.** Seção longitudinal em MO; **D, E.** Seção longitudinal em MEV; **A.** *R. campos-portoana*, xilema secundário, evidenciando as faixas de parênquima não lignificado, contínuas por entre o sistema axial e radial (setas brancas); **B.** *R. clavata*, xilema secundário, evidenciando as linhas de parênquima não lignificado, contínuas por entre o sistema axial e radial (setas pretas); **C.** *R. aurea*, xilema e floema secundário; **D-E.** *R. pulchra*; **D.** Placa crivada simples de um elemento de tubo crivado; **E.** Elemento de vaso com placa de perfuração simples e pontoações areoladas; **F.** *R. campos-portoana*, medula composta quase que inteiramente por células com paredes lignificadas; **G.** *R. pilocarpa*, medula parenquimática com estrutura secretora de mucilagem. Legendas: esm estrutura secretora de mucilagem; fl floema; m medula; x xilema. Barras: **Figs. 2A** = 200 µm; **Figs. B-C, E-G** = 100 µm; **Fig. 2D** = 50 µm.

