

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CAROLINA HELENA GONÇALVES DA SILVA

**ANATOMIA E EVOLUÇÃO DE CARACTERES ANATÔMICOS
SELECIONADOS DO CAULE DO GÊNERO *Rhipsalis* Gaertner (CACTACEAE)**

CURITIBA

2012

CAROLINA HELENA GONÇALVES DA SILVA

**ANATOMIA E EVOLUÇÃO DE CARACTERES ANATÔMICOS
SELECIONADOS DO CAULE DO GÊNERO *Rhipsalis* Gaertner (CACTACEAE)**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Botânica, Área de concentração em Estrutura e Fisiologia do Desenvolvimento Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Botânica.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Patricia Soffiatti

Co-orientadoras: Prof^a. Dr^a. Alice de Moraes Calvente, Prof^a. Dr^a. Leila Teresinha Maranhão e Prof^a. Dr^a. Maria Regina Torres Boeger

CURITIBA

2012

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Silva, Carolina Helena Gonçalves da

Anatomia e evolução de caracteres anatômicos do caule do gênero *Rhipsalis* Gaertner (Cactaceae) / Carolina Helena Gonçalves da Silva. – Curitiba, 2012.

48 f.: il. color. ; 30cm.

Orientador: Patrícia Soffiatti

Co-orientadora: Alice Moraes Calvente

Co-orientadora: Leila Teresinha Maranhão

Co-orientadora: Maria Regina Torres Boeger

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

1. Cactaceae – Aspectos morfológicos 2. Botânica - Taxonomia 3. Sinapomorfia I. Título II. Soffiatti, Patrícia III. Calvente, Alice Moraes IV. Maranhão, Leila Teresinha V Boeger, Maria Regina Torres VI. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BOTÂNICA



“ANATOMIA E EVOLUÇÃO DE CARACTERES ANATÔMICOS SELECIONADOS DO CAULE DO GÊNERO *RHIPSALIS* GAERTNER (CACTACEAE)”

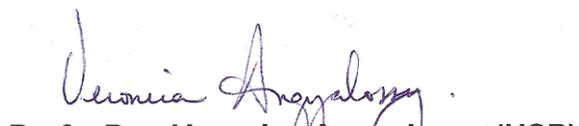
por

CAROLINA HELENA GONÇALVES DA SILVA

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão formada pelos Professores



Prof. Dra. Patrícia Soffiatti (UFPR) - PRESIDENTE



Prof. Dra. Veronica Angyalossy (USP)



Prof. Dra. Sandra Maria Alvarenga Gomes (UFPR)

Curitiba, 26 de março de 2012.

*Dedico aos amores da minha vida, Julian, Regina,
Ronildo, Rosicler, meus avós e meus irmãos por todo
apoio, amor e paciência.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal do Paraná e ao programa REUNI por investir no “upgrading” do meu conhecimento.

Ao meu marido (eterno namorado e amigo) pela dedicação, carinho, incentivo, compreensão e ajudas. Principalmente por todo amor que eu recebo diariamente. Te amo e admiro muito. A toda minha família, pelo amparo e carinho. Aos meus pais Regina, Ronildo e Rosicler (stepmother), irmãos Rafaella, Bruno e Eduardo e avós queridos. E digo que vocês são parte de todo o meu crescimento pessoal e profissional.

Agradeço a Patrícia Soffiatti, minha orientadora, pela oportunidade que me deu e pela confiança em mim depositada na realização deste projeto. A Maria Regina, co-orientadora, por aceitar me orientar, mesmo mais tarde mudando de projeto. A Alice Calvente por todo o empenho de vir para Curitiba e passar o seu conhecimento, todas as correções, colaborações e ceder grande parte do material de estudo. A Leila por todo carinho e conhecimento transmitidos à mim desde a graduação. As Prof^{as}. Dr^{as}. Verônica Angyalossi (USP-SP), Sandra M. A. Gomes (UFPR-PR) e suplente Silvana Nisgoski (UFPR-PR), por aceitarem participar da banca de defesa desta dissertação.

Aos meus amigos que tornaram tudo mais divertido. Agradeço por toda a ajuda e participação ativa em todos os momentos desse mestrado. Inicialmente a Sikandra, que além de amiga se tornou uma irmã e acrescentou muitos membros na minha família. Ao Edimar e a Andressa por serem meus parceiros, ela um pouco mãe, um pouco filha, uma sempre cuidando da outra; ele por procurar e dar vários conselhos estar sempre presente transmitindo alegria e a ambos por toda a ajuda à meia noite ou vir para a federal cedo, ou até mesmo no feriado, sábado, domingo... a Ellen pelas metodologias aprendidas e pela garantia de bolas fora. Ao Jesus que me ajudou muitíssimo. A Betina por diversos momentos deliciosos. Ao André que me ajudou e coletou diversas espécies. A Sussu, Will, Lucas, Bianca, Lígia, Angelita e Suelen pelo convívio no laboratório que rendeu muitos momentos inesquecíveis. À prof. Josiane que me mostrou a Botânica com um olhar apaixonado. Aos meus queridos amigos e tios que sempre estiveram presentes me aconselhando e incentivando, pelo grande apoio e por terem compartilhado momentos de vitórias, alegrias, angústias e dúvidas. Maria Joaquina, Kris, Regeane e Lenira. A todas essas pessoas maravilhosas e importantes na minha vida, sem vocês eu não teria conseguido!

A todos os professores e servidores que contribuíram para a conclusão deste trabalho, especialmente: ao corpo docente e coordenação deste Programa de Pós-Graduação em Botânica. Aos funcionários Nilson e Beth pelo apoio, ajudas, conselhos e pelas inúmeras conversas.

Ao centro de microscopia eletrônica de varredura da UFPR e seus técnicos Fábio, Luiz e Dionir pelo imenso auxílio na preparação e registro fotográfico do material, além da paciência pela grande quantidade de material.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho. Deixo aqui meu muito obrigada!

RESUMO

Rhipsalis Gaertner é o maior gênero da tribo Rhipsalideae, distribuído em três subgêneros. Os representantes desse gênero são constituídos por plantas epífitas ou rupícolas com caules cilíndricos ou aplanados. Cerca de 81% das espécies são endêmicas do Brasil e características de Mata Atlântica. Estudos filogenéticos recentes corroboram a monofilia de *Rhipsalis*, e reiteram a importância de estudos morfoanatômicos para buscar as sinapomorfias nos subgêneros que o compõem, pois há muitos problemas de delimitação de espécies dentro dos subgêneros. Este estudo pretende analisar a anatomia de 27 espécies pertencentes à *Rhipsalis* e grupos externos, com o objetivo de caracterizar as espécies e verificar se há e quais são as potenciais sinapomorfias que corroborem a delimitação do gênero e dos subgêneros, além de entender como se deu a evolução de algumas características anatômicas selecionadas no grupo. Para tanto foram selecionadas as porções basais dos caules das espécies, para a descrição morfoanatômica. Com base nas características anatômicas observadas foi elaborada uma matriz de caracteres. As espécies apresentaram características comuns encontradas em várias outras espécies de Cactaceae não epífitas. Características como a forma do cilindro central, presença de esclerênquima, e localização das estruturas secretoras de mucilagem se apresentaram como caracteres potencialmente informativos para os estudos filogenéticos do gênero, podendo representar sinapomorfias para alguns clados, além de algumas características terem mostrado valor diagnóstico. A análise de evolução dos caracteres selecionados indicou a ocorrência de múltiplos surgimentos para várias das características analisadas. A alta variabilidade dos caracteres estudados pode estar relacionada com a alta plasticidade fenotípica do grupo, sujeito a grandes variações ambientais devido ao hábito epífito.

Palavras-chave: Cactoideae. Epifitismo. Floresta atlântica. Sinapomorfias. Taxonomia.

ABSTRACT

Rhipsalis Gaertner is the largest genus of the tribe Rhipsalideae, distributed in three subgenera. The genus representatives are epiphytic, rupicolous ou terrestrial species, with cylindrical or with expanded wings stems. Approximately 81% of the species are endemic to Brazil and are characteristic of the Atlantic forest. Recent molecular phylogenetic studies corroborate *Rhipsalis* monophyly and points out the importance of morpho-anatomical studies in the search for sinapomorphies to support the subgenera, due to delimitation problems within the genus. This study aims to analyze the anatomy of 27 species of *Rhipsalis* and external groups, in order to characterize the species and search for potential synapomorphies corroborating the delimitation of the genus and subgenera and to understand the evolution of some anatomical features selected in the group. The basal portion of stems were selected for the anatomical description. A matrix of characters was elaborated based on the anatomical features observed for each species. The species exhibited characteristics in common with several other Cactaceae non epiphytic species. Features such as the shape of the central cylinder, the presence of sclerenchyma, and location of mucilage secretory structures are potentially informative characters for phylogenetic studies of the genus and may represent synapomorphies for some clades. Furthermore, some features can be used as diagnostic characters for taxa. The study of the evolution of the selected characters indicated multiple shifts for several analyzed features. The high variability of the studied characters may be related with the high phenotypic plasticity of the group, subject of great environmental variations due to the epiphytic habit.

Keywords: Atlantic forest. Cactoideae. Epiphytism. Sinapomorphies. Taxonomy.

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1 – Sistema de revestimento. A-D, F. Secções transversais do caule. E. Eletrofotomicrografia de Varredura (MEV) A-B. *Rhipsalis pulchra*. C. *R. dissimilis*. D. *R. pentaptera*. E. *R. russellii*. F. *R. clavata*.....20
- FIGURA 2 – Sistema fundamental. A-F. Secções transversais do caule. A. *Rhipsalis dissimilis*. B. *R. triangulares*. C. *R. pilocarpa*. D. *R. clavata*. E. *R. dissimilis*. F. *R. russellii*. ...21
- FIGURA 3 – Sistema vascular. A-C, E. Secções transversais do caule. D. Secção longitudinal. F. Elementos dissociados do xilema. A. *Rhipsalis baccifera*. B. *R. oblonga*. C. *R. cereuscula*. D. *R. teres*. F. *R. grandiflora*... ..22
- FIGURA 4 – Árvore de consenso onde estão indicados os hábitos das espécies, com base em Calvente *et al.* (2011b).....23
- FIGURA 5 – Reconstrução do estado ancestral da espessura da cutícula em *Rhipsalis*..24
- FIGURA 6 – Reconstrução do estado ancestral da ocorrência de esclerênquima em *Rhipsalis*.
.....25
- FIGURA 7 – Reconstrução do estado ancestral do carácter presença de estruturas secretoras de mucilagem em *Rhipsalis*.26
- FIGURA 8 – Reconstrução do estado ancestral do carácter tipo de tecido da medula em *Rhipsalis*.
.....27
- FIGURA 9– Reconstrução do estado ancestral do carácter tipo de parênquima axial no xilema 2ª em *Rhipsalis*.....28
- FIGURA 10 – Reconstrução do estado ancestral do carácter forma do cilindro vascular em *Rhipsalis*.
.....29
- FIGURA 11 – Reconstrução do estado ancestral do carácter diâmetro (mm) do caule em *Rhipsalis*.
.....30

LISTA DE TABELAS

- TABELA 1 – Espécimes de *Rhipsalis*, *Lepismium* e *Hatiora* (estes dois últimos representando os grupos externos), com respectivos números de coleta e locais de ocorrência, utilizados no presente estudo.14
- TABELA 2 – Valores médios e respectivos desvio-padrão das características quantitativas para diâmetro do caule (mm) e espessura da cutícula (μm).....18
- TABELA 3 – Caracteres anatômicos observados nas espécies de Espécimes de *Rhipsalis*, *Lepismium* e *Hatiora* estudadas.19

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 MATERIAL E MÉTODOS	12
3 RESULTADOS.....	15
4 DISCUSSÃO	31
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	40
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42

1 INTRODUÇÃO

A família Cactaceae A. L. de Jussieu é um grupo natural que compreende 127 gêneros e 1438 espécies endêmicas ao novo mundo (HUNT *et al.*, 2006), com exceção de apenas uma espécie, *Rhipsalis baccifera*, que ocorre na África (TAYLOR, 1997; JUDD *et al.*, 1999; ANDERSON, 2001; HUNT *et al.*, 2006). O monofiletismo da família e sua divisão em quatro subfamílias, Pereskioideae, Opuntioideae, Maihuenioideae e Cactoideae, é sustentado por características morfológicas e moleculares (NYFFELER, 2002; WALLACE & GIBSON, 2002).

A subfamília Cactoideae representa a última linhagem divergente em Cactaceae e constitui um grupo monofilético, suportado por caracteres moleculares, caracterizada pela redução completa de suas folhas (NYFFELER, 2002). As relações tribais e genéricas dentro desta subfamília, entretanto, ainda carecem de entendimento e do desenvolvimento de mais estudos para solucionar estas questões dentro dos grupos (ANDERSON, 2001). Cactoideae é a mais diversificada das subfamílias, composta por nove tribos (HUNT *et al.*, 2006), sendo a tribo Rhipsalideae bem representada nas formações de Floresta Atlântica, e o seu centro de diversidade localiza-se no Sudeste do Brasil (HUNT *et al.*, 2006, CALVENTE *et al.*, 2011a; KOROTKOVA *et al.*, 2011).

Os cactos, em sua maioria, são representados por espécies terrestres que habitam regiões áridas (HUNT *et al.*, 2006). Cerca de 220 espécies, no entanto, são epífitas e ocorrem em florestas tropicais e subtropicais úmidas (NYFFELER, 2002; HUNT *et al.*, 2006; CALVENTE *et al.*, 2011a), sendo que a maioria destas pertencem às tribos Hylocereae e Rhipsalideae.

A monofilia de Rhipsalideae é corroborada por estudos moleculares (CALVENTE *et al.*, 2011a; CALVENTE *et al.*, 2011b; KOROTKOVA *et al.*, 2011). Entretanto, há controvérsias quanto à delimitação dos gêneros e subgêneros, especialmente *Rhipsalis*, que é o maior gênero na tribo, com 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 35 espécies, *Hatiora*, com seis espécies, *Lepismium*, com seis espécies e *Schlumbergera*, com seis espécies. Estes mesmos autores, baseando-se na forma do caule, que pode ser cilíndrico ou “alado” (este termo utilizado unicamente para epífitas, referindo-se às expansões laterais do caule), além de outros caracteres reprodutivos, como forma da corola, distribuíram as

espécies de *Rhipsalis* em cinco subgêneros: *Calamorhipsalis*, *Epallagonium*, *Erythrorhipsalis*, *Phyllarthrorhipsalis*, e *Rhipsalis*.

Calvente (2010) reconheceu três subgêneros para o gênero *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, sendo raramente apicais). Korotkova *et al.* (2011), entretanto, reconheceram seis subgêneros para *Rhipsalis*, os cinco citados por Barthlott e Taylor (1995), porém com circunscrição modificada, e mais o subgênero *Goniorhipsalis*, que foi originalmente descrito por Schumann (1899). A circunscrição do subgênero *Erythrorhipsalis* permanece inalterada em ambos os estudos de Calvente (2010) e Korotkova *et al.* (2011).

As espécies de *Rhipsalis* são, na maioria, endêmicas do Brasil (81%) e diversas apresentam distribuição restrita. Apenas três espécies do gênero possuem ampla distribuição na América tropical: *Rhipsalis micrantha* (Kunth) DC., que ocorre do Peru até a Costa Rica, *Rhipsalis floccosa* Salm-Dyck ex Pfeiff., que ocorre do Paraguai até a Venezuela e *Rhipsalis baccifera*, que ocorre em toda a América do Sul, México, Caribe e Flórida (nos EUA) (BARTHLOTT, 1993). *Rhipsalis baccifera* é a única espécie a extrapolar a distribuição americana da família, uma vez que ocorre amplamente em áreas tropicais úmidas do continente Africano e parte do continente Asiático (HUNT *et al.*, 2006).

Os representantes do gênero são constituídos por plantas epífitas, rupícolas ou terrestres, perenes; os caules são segmentados com crescimento definido, cilíndricos ou achatados bilateralmente; nus ou com tricomas espinescentes; possuem aréolas muito pequenas e inconspícuas, botões florais globosos com as flores espalhadas ao longo do segmentos; flores diurnas; pericarpelo com frutos suculentos, globosos, brancos, rosa pálido a vermelho rosado (BARTHLOTT & TAYLOR, 1995; EGGLI, 2002; PAULA & RIBEIRO, 2004).

Como observado no trabalho de Calvente *et al.* (2011a), embora os clados sejam bem suportados por dados moleculares, há muita convergência entre os caracteres morfológicos utilizados na identificação e classificação das espécies do gênero *Rhipsalis* devido à grande variação morfológica existente no grupo. Segundo os mesmos autores, a investigação de caracteres anatômicos seria interessante para corroborar as categorias infragenéricas em *Rhipsalis*.

Neste contexto, podem ser citados alguns estudos em Cactaceae, com resultados relevantes, como Terrazas e Arias (2003), que realizaram uma completa revisão sobre a anatomia do caule de espécies pertencentes à Cactoideae, e por meio da análise filogenética,

destacaram a relevância de alguns. Loza-Cornejo e Terrazas (2003) analisaram setenta espécies pertencentes a 21 gêneros norte americanos de Cactoideae buscando caracteres anatômicos da epiderme e hipoderme para fins diagnósticos de identificação. Soffiatti e Angylossy (2007) encontraram caracteres com valor diagnóstico no estudo anatômico de quatro gêneros da tribo Cereeae. Especificamente em Rhipsalideae, Calvente *et al.* (2008), investigaram seis espécies de *Rhipsalis* e concluíram que os estudos anatômicos mostram que algumas características, principalmente da epiderme, podem ser usados para a separação das espécies.

Levando-se em consideração a importância de *Rhipsalis* na flora brasileira e as questões de delimitação dentro do gênero, este trabalho pretende analisar a anatomia de 27 espécies pertencentes à *Rhipsalis* Gaertner e grupos externos, representados pelas espécies *Lepismium lumbricoides* Pfeiffer e *Hatiora salicornioides* Britton e Rose, com o objetivo de caracterizar as espécies e verificar se há e quais são as potenciais sinapomorfias que corroboram a delimitação do gênero e dos subgêneros, além de entender como se deu a evolução de algumas características anatômicas selecionadas no grupo.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Vinte e sete espécies pertencentes ao gênero *Rhipsalis* foram utilizadas no presente estudo, além de duas espécies, representando os grupos externos, *Hatiora salicornioides* e *Lepismium lumbricoides*. Os espécimes foram coletados em áreas de Floresta Atlântica, no Brasil, nos estados da Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo e Paraná; e também nas Florestas Andinas dos países Costa Rica e Equador. Estudou-se até quatro exemplares por espécie (Tab. 1), quando possível.

Para o estudo anatômico, amostras do segmento basal do caule principal foram selecionadas. Essas amostras foram fixadas em FAA₇₀ (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). Secções 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®.

Para análise dos elementos celulares do xilema secundário, fragmentos foram dissociadas 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®. A descrição do parênquima axial foi baseada na terminologia recomendada por Carlquist (2001).

As imagens das secções 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 corte transversal, este continha de 1 a 2 camadas de células, e “em faixa” com mais de 3 camadas. As mensurações da espessura da cutícula 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, e então se utilizou o teste de Tukey ($p < 0,05$) para identificar as diferenças e os grupos que diferiram entre si, e estabelecer intervalos discretos para realizar a codificação dos estados de caráter para diâmetro do caule e espessura da cutícula. O teste foi realizado no programa STATISTICA (6.0 version, StatSoft Inc., USA). Após a análise estatística, a definição dos estados de caráter para espessura da cutícula seguiu Morris *et al.* (1996).

Para observação da epiderme em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) as amostras foram colocadas em clorofórmio 100% (EGGLI, 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 Egli (1984).

Uma matriz de caracteres foi elaborada com base nas características anatômicas observadas para cada espécie para os sistemas de revestimento, fundamental e vascular (Tab. 3), e os estados de caráter utilizados nas análises de reconstrução dos estados ancestrais foram definidos com base nestas características, sendo apresentados apenas aqueles informativos. Os caracteres foram codificados como binários ou multiestado, e tratados como não ordenados e não polarizados. O mapeamento e a reconstrução dos estados de caráter ancestrais foram realizados no programa Mesquite 2.75. A topologia utilizada foi obtida por Calvente *et al.* (2011b) através da análise combinada de regiões do DNA do núcleo e do cloroplasto (*psbA-trnH*, *trnQ-rps16*, *rpl32-trnL*, ITS e MS). As árvores filogenéticas apresentadas (Fig. 5 a 11) são um consenso de maioria de 50% das árvores obtidas através da análise bayesiana das sequências das espécies de *Rhipsalis* estudadas.

Tabela 1: Espécimes de *Rhipsalis*, *Lepismium* e *Hattoria* (estes dois últimos representando os grupos externos), com respectivos números de coleta e locais de ocorrência, utilizados no presente estudo.

Subg.	Espécies	Voucher	Local de coleta
Calamorrhopsalis	<i>Rhipsalis dissimilis</i> (G.A. Lindberg) K. Schum.	A. Soller 84* (UPCB)	PR, Tibagi, Parque Estadual do Guarulá
		A. Soller 112*; 113* (UPCB)	PR, Ponta Grossa, Vila Velha
	<i>R. floccosa</i> Salm-Dyck ex Pfeiff.	A. Calvente 153 (SPF)	RJ, Nova Friburgo, Macaé de Cima
		A. Calvente 164 (SPF)	RJ, Santa Maria Madalena
		A. Calvente 276* (SPF)	ES, Castelo, Prox. Parque Estadual do Fom o Grande
	<i>R. para do xa</i> (Salm-Dyck ex Pfeiff.) Salm-Dyck	A. Soller 78 (UPCB)	PR, Adriánópolis e Tunas, Parque das Lauráceas
		A. Soller 94 (UPCB)	PR, Campina Grande do Sul, Rio Capivari
	A. Calvente 145 (SPF)	RJ, Nova Friburgo, Macaé de Cima	
	A. Calvente 177 (SPF)	RJ, Silva Jardim	
	A. Calvente 241 (SPF)	RJ, Rio de Janeiro, Parque Nacional da Tijuca	
	A. Soller 134; 135; 136 (UPCB)	SP, São Paulo - USP	
Erythrorhopsalis	<i>R. aurea</i> M. F. Freitas & J. M. A. Braga	A. Calvente 156; 157 (SPF)	RJ, Nova Friburgo, Parque Estadual do Três Picos
	<i>R. campos-portoana</i> Loefgr.	A. Soller 73 (UPCB)	PR, Curitiba, Praça Augusto Steimbock
		A. Soller 74 (UPCB)	PR, Adriánópolis e Tunas, Parque das Lauráceas
		A. Soller 87 (UPCB)	PR, Curitiba, Parque Barigui
	<i>R. cereuscula</i> Haw.	A. Soller 39 (UPCB)	PR, Ponta Grossa, Vila Velha - Arenitos
		A. Soller 110; 111 (UPCB)	PR, Ponta Grossa, Vila Velha
	<i>R. clavata</i> F.A.C. Weber,	A. Calvente 165 (SPF)	RJ, Santa Maria Madalena
	A. Calvente 238; 240 (SPF)	RJ, Rio de Janeiro, Parque Nacional da Tijuca	
<i>R. pilocarpa</i> Loefgr.	A. Soller 71; 93; 108 (UPCB)	PR, Campina Grande do Sul, Rio Capivari	
<i>R. pulchra</i> Loefgr.	A. Calvente 231; 232 (SPF)	RJ, Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos	
	A. Calvente 334 (SPF)	RJ, Nova Friburgo, Pico do Caleadônia	
Rhipsalis	<i>R. baciferia</i> Mill.	L. Versieux 442	Costa Rica
	<i>R. cereoides</i> (Bakkebl. & Voil) Bakkebl.	A.A. Barros 2302* (RB)	RJ, Niterói, Pedra da Itacoatiara
	<i>R. crispata</i> (Haw.) Pfeiff.	A. Calvente 215 (SPF)	SP, Rio Claro
		A. Calvente 366*; 368* (SPF)	SP, São Sebastião, Ilhabela
	<i>R. crispimarginata</i> Loefgr.	A. Calvente 178 (SPF)	RJ, Silva Jardim
		A. Calvente 202 (SPF)	RJ, Mangaratiba, Reserva Rio da Pedras
	<i>R. elliptica</i> G.Lindb. ex K. Schum	A. Calvente 286 (SPF)	ES, Domingos Martins
		A. Calvente 320 (SPF)	MG, Santa Maria do Salto
		A. Calvente 337; 338 (SPF)	SP, Ubatuba, Picinguaba
	<i>R. grandiflora</i> Haw	A. Soller 130; 131; 132; 133 (UPCB)	SP, São Paulo - USP
	<i>R. lindbergiana</i> K. Schum	A. Soller 127; 128; 129 (UPCB)	RJ, Rio de Janeiro, aos redores do Jardim Botânico
		A. Calvente 248 (SPF)	RJ, Rio de Janeiro, Reserva Biológica do Tingüá
		A. Calvente 285 (SPF)	ES, Domingos Martins
	<i>R. mesembryanthemoides</i> Haw	A. Soller 123 (UPCB)	RJ, Rio de Janeiro, em frente ao parque Laje
		A. Soller 124; 125; 126 (UPCB)	RJ, Rio de Janeiro, em frente ao parque Laje
	<i>R. micrantha</i> (Kunth) DC	A. Calvente 361; 366 (SPF)	Costa Rica
		A. Calvente 383*; 386* (SPF)	Equador
	<i>R. oblonga</i> Loefgr.	A. Calvente 406; 407; 408 (SPF)	SP, Ubatuba, Picinguaba
	<i>R. oliveira</i> N.P. Taylor & Zappi	A. Calvente 144 (SPF)	RJ, Nova Friburgo, Macaé de Cima
		A. Calvente 221; 227 (SPF)	RJ, Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos
<i>R. pachyptera</i> Pfeiff	A. Calvente 250 (SPF)	RJ, Rio de Janeiro, Reserva Biológica do Tingüá	
	A. Calvente 336; 339; 346; 354 (SPF)	SP, Ubatuba, Picinguaba	
<i>R. pentaptera</i> A. Dietr	A. Soller 118; 119; 120; 122 (UPCB)	RJ, Rio de Janeiro - São Conrado	
<i>R. ruseellii</i> Britton & Rose	A. Calvente 184 (SPF)	MG, Estrada para o Sero	
	A. Calvente 314 (SPF)	BA, Juaquara	
	A. Calvente 327 (SPF)	MG, Santa Maria do Salto	
<i>R. teres</i> (Vell.) Steud	A. Soller 95 (UPCB)	PR, Campina Grande do Sul, Rio Capivari	
	A. Soller 115 (UPCB)	PR, Antonina, Rio Cachoeira	
	A. Soller 116 (UPCB)	PR, Curitiba - Praça Hercúlio Zibarth	
	A. Calvente 255 (SPF)	SP, São Vicente, Estrada de Ferro Sorocabana	
<i>R. triangularis</i> Werderm	A. Calvente 87*; 89*; 90* (RUSU)	RJ, Parque Natural Municipal da Praia	
Hattoria	<i>Hattoria salicoides</i> Britton & Rose	A. Soller 40 (UPCB)	PR, Ponta Grossa, Vila Velha - Arenitos
		A. Soller 91 (UPCB)	PR, Curitiba - Praça Hercúlio Zibarth
		A. Soller 161 (UPCB)	PR, Curitiba, Centro Politécnico - Mata viva
Lepismium	<i>Lepismium lumbroides</i> (Lem.) Barthlott	A. Soller 41 (UPCB)	PR, Ponta Grossa, Vila Velha
		A. Soller 72 (UPCB)	PR, Campina Grande do Sul, Rio Capivari

Fonte: O autor (2012)

Nota: a classificação subgenérica utilizada seguiu o proposto por Calvente (2010).

* representa os indivíduos rupícolas estudados; os demais são epífitos.

3 RESULTADOS

Anatomia

O caule das espécies estudadas de *Rhipsalis* e das duas espécies dos grupos externos, *Hattoria salicornioides* e *Lepismium lumbricoides*, possuem uma organização semelhante. Os caules apresentam-se revestidos por epiderme ou periderme, o córtex possui uma hipoderme colenquimática pouco desenvolvida, parênquima clorofiliano isodiamétrico, parênquima aquífero, feixes corticais, drusas e podem apresentar esclereídes e estruturas secretoras de mucilagem. O cilindro vascular é bem desenvolvido, com expressivo crescimento secundário. A medula pode ser lignificada, ou apresentar células parenquimáticas com paredes primárias, drusas, e estruturas secretoras de mucilagem (Fig. 1A). Os resultados estão sumarizados na Tabela 3.

A forma do caule para grande parte das espécies é cilíndrica, sendo angular ou com alas estreitas (menos de 1 cm) em *R. cereoides*, *R. dissimilis*, *R. micrantha*, *R. paradoxa*, *R. pentaptera* e *R. trigona*; ou com alas expandidas (> 1 cm) em *R. crispata*, *R. crispimarginata*, *R. elliptica*, *R. oblonga*, *R. olivifera*, *R. pachyptera*, *R. russellii* e *R. triangulares*. O diâmetro do caule variou de 1,7 a 11,4 milímetros (Tab. 2). A maioria das espécies estudadas são epífitas; daquelas que podem apresentar-se epífitas ou rupícolas, foram estudados indivíduos epífitos e rupícolas de *R. crispata*, *R. floccosa* e *R. micrantha*; e apenas os rupícolas de *R. dissimilis* e *R. triangulares*.

Sistema de revestimento

Epiderme: unisseriada (Fig. 1B), com exceção da *Rhipsalis lindbergiana* e *R. mesembryantemoides* que apresentaram epiderme secundariamente bisseriada, e *R. dissimilis* (Fig. 1C), *R. grandiflora* e *Hattoria salicornioides* apresentaram epiderme secundariamente multisseriada em algumas regiões, sendo que na última a epiderme apresenta depressões ou sulcos; células epidérmicas com formatos irregular (Fig. 1C) em secção transversal foram observadas células epidérmicas com o formato irregular, exceto em *R. aurea*, *R. campos-portoana*, *R. cereuscula*, *R. crispata*, *R. elliptica*, *R. micrantha*, *R. olivifera*, *R. paradoxa*, *R. puniceodiscus* e *R. trigona* que apresentaram células retangulares a quadradas, *R. clavata*, *R. cereoides*, *R. crispimarginata*, *R. mesembryantemoides* e *R. oblonga* que apresentaram apenas células retangulares, e *R. pulchra* (Fig. 1B) e *Lepismium lumbricoides* que apresentaram apenas células quadradas; as paredes periclinais das células pode ser reta (Fig. 1B) ou convexa a pontiagudas (Fig. 1C); coberta por cutícula espessa (Tab. 2) (não foi observada

diferença na espessura da cutícula entre os indivíduos rupícolas e epífitas da mesma espécie), com flanges cuticulares (Fig. 1B, D) facilmente evidenciadas entre uma a várias células; estômatos paralelocíticos (Fig. 1E) estão situados no mesmo nível das células epidérmicas, e em depressões na superfície epidérmica em *R. grandiflora*, *R. lindbergiana*, *R. pentaptera* (Fig. 1D), *R. teres* e *H. salicornioides*, com câmaras subestomáticas; periderme foi observada em alguns regiões do caule, em *R. dissimilis*, *R. campos-portoana*, *R. cereuscula*, *R. crispata*, *R. crispimarginata*, *R. lindbergiana*, *R. pentaptera*, *R. pilocarpa*, *R. pulchra*, *R. puniceodiscus* e *R. teres*, sendo contínua em *R. aurea*, *R. clavata* (Fig. 1F), *R. cereoides*, *R. mesembryantemoides*, *L. lumbricoides* e *H. salicornioides*, composta por súber formado por camadas de células com paredes suberizadas alternadas com camadas de células com paredes lignificadas, e feloderme composta por poucas camadas de células parenquimáticas (Fig. 1F); o felogênio, pouco evidente, origina-se da epiderme e em alguns casos, tardiamente de outras regiões.

Sistema fundamental

Córtex: hipoderme colenquimáticas constituída por uma a duas camadas de células (Fig. 1B), com exceção de *R. baccifera*, *R. dissimilis* (Fig. 1C), *R. crispata*, *R. oblonga*, *R. olivifera*, *R. pachyptera*, *R. russellii* e *R. triangulares* (Fig. 2B) com duas a três camadas; *R. floccosa*, *R. lindbergiana*, *R. micrantha*, *R. paradoxa*, *R. pentaptera*, *R. puniceodiscu* e *R. teres* que apresentaram duas camadas; *R. clavata*, *R. pilocarpa*, *L. lumbricoides* e *H. salicornioides* que apresentaram apenas uma camada. Abaixo da hipoderme, as espécies apresentaram várias camadas de células parenquimáticas isodiamétricas, com cloroplastos nas células da região mais externa do córtex; na região mais internas Parênquima aquífero esclereídes solitárias foram observadas dispersas aleatoriamente no córtex (Fig. 2D), sendo que em *R. pachyptera*, *R. pentaptera* (Fig. 1D), *R. russellii* e *R. triangularis* (Fig. 2B) as esclereídes estão dispostas formando uma camada quase contínua abaixo da hipoderme, e em *R. cereoides* a camada está apenas nas alas, com exceção de *R. mesembryantemoides*, *R. puniceodiscus* e *R. trigona* que não apresentaram esclereídes nesta região; em *R. pilocarpa* (Fig. 2C), *R. pulchra* (Fig. 1A) e *L. lumbricoides* foram observadas calotas de fibras formando um anel na porção mais externa do córtex; estruturas secretoras de mucilagem estão presentes (Fig. 2A), exceto em *R. russellii*; idioblastos contendo drusas dispersos por todo o córtex (Fig. 2C; D).

Medula: com parênquima lignificado em *R. baccifera*, *R. dissimilis* (Fig. 2F), *R. puniceodiscus*, *R. teres*, *R. trigona* e *H. salicocornioides*; todas as demais espécies apresentaram células parenquimáticas não lignificadas na medula (Fig. 2E), sendo que em *R.*

aurea, *R. campos-portoana*, *R. cereoides*, *R. crispimarginata*, *R. floccosa*, *R. lindbergiana*, *R. micrantha*, *R. oblonga*, *R. paradoxa* e *R. pulchra* foi observado grande parte das células lignificadas; em *R. cereuscula*, *R. clavata*, *R. crispata*, *R. grandiflora*, *R. mesembryanthemoides*, *R. olivifera*, *R. pachyptera*, *R. pentaptera*, *R. russellii* (Fig. 2F), *R. teres* e *R. triangularis* observou-se esclereídes dispersas aleatoriamente na medula; estruturas secretoras de mucilagem estão presentes em *R. cereoides*, *R. clavata*, *R. crispata*, *R. crispimarginata*, *R. elliptica*, *R. grandiflora*, *R. micrantha*, *R. pachyptera*, *R. paradoxa*, *R. pilocarpa*, *R. pentaptera*, *R. russellii* (Fig. 2F), e *R. triangularis*; drusas presentes (Fig. 2F), exceto em *R. campos-portoana*, *R. cereoides*, *R. crispata*, *R. lindbergiana*, *R. micrantha* e *R. olivifera*.

Sistema vascular

Feixes corticais são bem desenvolvidos (Fig. 3B), apresentando floema, xilema e calotas de fibras floemáticas. Estão dispersos aleatoriamente, exceto em *R. crispata* e *R. crispimarginata* em que os feixes estão organizados na região mediana apenas das expansões alares.

Cilindro central: contínuo; com formato cilíndrico (Fig. 3A), exceto em *R. crispata*, *R. crispimarginata*, *R. elliptica*, *R. oblonga* (Fig. 3B) e *R. pachyptera*, que apresentaram formato oval; e *R. cereoides* (Fig. 3C), *R. olivifera*, *R. russellii* e *R. triangularis*, com formato triangular; anel contínuo de esclerênquima (fibras e esclereídes) ao redor do cilindro vascular (Fig. 3A; B); floema primário colapsado e secundário constituído por elementos de tubo crivado com uma a várias células companheiras, placas crivadas simples (Fig. 3D), parênquima axial; xilema secundário composto predominantemente por **elementos de vaso** solitários (Fig. 3E), curtos e estreitos, com pontoações opostas a alternas e placa de perfuração simples (Fig. 3F), com porosidade difusa; **parênquima axial** escasso, mas também vasicêntrico escasso em *R. baccifera*, *R. crispimarginata* (Fig. 3E), *R. elliptica*, *R. lindbergiana*, *R. mesembryanthemoides*, *R. oblonga*, *R. olivifera*, *R. triangularis* e *L. lumbricoides*; **parênquima não lignificado** entre os elementos axiais foi observado em linhas e faixas (Fig. 3A), com exceção de *R. baccifera*, *R. cereuscula*, *R. crispimarginata*, *R. dissimilis*, *R. floccosa*, *R. lindbergiana*, *R. paradoxa*, *R. pentaptera* e *R. russellii*, nas quais ocorre apenas em linhas; em *R. campos-portoana*, *R. crispata*, *R. elliptica*, e *R. paradoxa*, nas quais ocorre em faixas; em *H. salicornioides* ocorre apenas escasso, entre os elementos axiais; e em *R. cereoides*, na qual não ocorre; **fibras** septadas; **raios** altos e largos, multisseriados, compostos por corpo com células procumbentes e margens com células quadradas e eretas; raios com porções lignificadas e não lignificadas (estas devido as linhas e faixas de

parênquima não lignificado) (Fig. 3A), exceto em *R. cereoides*, *R. crispimarginata* (Fig. 3E), *R. elliptica*, *R. floccosa*, *R. olivifera*, *R. pachyptera* e *H. salicornioides*, que apresentaram raio inteiramente lignificado.

Tabela 2: Valores médios e respectivos desvio-padrão das características quantitativas para diâmetro do caule (mm) e espessura da cutícula (μm).

Espécies		Diâmetro do caule (mm)	Espessura da cutícula (μm)
<i>Calamorhipsalis</i>	<i>Rhipsalis dissimillis</i>	$9,0 \pm 1,67^d$	$26,9 \pm 8,52^F$
	<i>R. floccosa</i>	$4,7 \pm 1,02^b$	$9,5 \pm 3,53^D$
	<i>R. paradoxa</i>	$5,5 \pm 1,45^c$	$5,5 \pm 1,63^C$
	<i>R. puniceodiscus</i>	$3,3 \pm 0,19^b$	$3,9 \pm 0,41^B$
	<i>R. trigona</i>	$4,3 \pm 0,40^b$	$12,9 \pm 4,54^E$
<i>Erythorhipsalis</i>	<i>R. aurea</i>	$6,0 \pm 0,25^c$?
	<i>R. campos-portoana</i>	$4,3 \pm 0,20^b$	$6,3 \pm 1,82^C$
	<i>R. cereuscula</i>	$3,3 \pm 1,02^b$	$5,3 \pm 0,94^B$
	<i>R. clavata</i>	$3,3 \pm 0,34^b$?
	<i>R. pilocarpa</i>	$4,7 \pm 0,68^b$	$12,9 \pm 1,84^E$
	<i>R. pulchra</i>	$4,5 \pm 0,61^b$	$8,0 \pm 0,98^D$
<i>Rhipsalis</i>	<i>R. baccifera</i>	$5,4 \pm 0,63^c$	$4,1 \pm 0,72^B$
	<i>R. cereoides</i>	$10,5 \pm 1,55^d$?
	<i>R. crispata</i>	$8,1 \pm 1,84^d$	$4,5 \pm 1,16^B$
	<i>R. crispimarginata</i>	$5,4 \pm 0,72^c$	$2,2 \pm 0,52^A$
	<i>R. elliptica</i>	$6,0 \pm 1,14^c$	$3,6 \pm 0,62^B$
	<i>R. grandiflora</i>	$8,7 \pm 1,02^d$	$8,5 \pm 1,35^D$
	<i>R. lindbergiana</i>	$5,4 \pm 0,69^c$	$6,4 \pm 0,59^C$
	<i>R. mesembryanthemoides</i>	$2,1 \pm 0,15^a$?
	<i>R. micrantha</i>	$7,7 \pm 1,95^d$?
	<i>R. oblonga</i>	$3,5 \pm 0,73^b$	$2,5 \pm 0,62^A$
	<i>R. olivifera</i>	$6,0 \pm 1,18^c$	$5,9 \pm 0,52^C$
	<i>R. pachyptera</i>	$8,5 \pm 0,77^d$?
	<i>R. pentaptera</i>	$5,7 \pm 0,51^c$	$6,3 \pm 0,99^C$
	<i>R. russellii</i>	$8,7 \pm 2,10^d$	$6,4 \pm 1,25^C$
	<i>R. teres</i>	$5,2 \pm 0,36^c$	$5,2 \pm 1,25^B$
<i>R. triangularis</i>	$10,7 \pm 0,60^d$	$8,3 \pm 1,71^D$	
Grupo externo	<i>Hatiora salicornioides</i>	$4,4 \pm 0,48^b$?
	<i>Lepismium lumbricoides</i>	$4,5 \pm 0,20^b$	$8,7 \pm 1,36^D$

Fonte: O autor (2012)

Nota: Os pontos de interrogação indicam espécies que possuem apenas periderme como tecido de revestimento na porção basal. Letras distintas na mesma coluna indicam as diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 3: Caracteres anatómicos observados nas espécies de Espécimes de *Rhpsalis*, *Lepismium* e *Hatoria* estudadas.

		<i>Calamorrhpsalis</i>					<i>Erythrorhpsalis</i>					<i>Rhpsalis</i>										Grupo externo												
		dissimilis	floccosa	paradoxa	puniceodiscu	trigona	aurea	campos-portoana	cereuscula	clavata	pilocarpa	pulchra	baccifera	cereoides	crispata	crispimarginata	elliptica	grandiflora	lindbergiana	mesembryanthemoides	micrantha	oblonga	olivifera	pachyptera	pentaptera	russellii	teres	triangularis	Hatoria salicornioides	Lepismium sp.				
Morfologia	Caule	forma	ES	C	ES	C	ES	C	C	C	C	C	C	ES	EX	EX	EX	C	C	C	ES	EX	EX	EX	ES	EX	C	EX	C	C				
		hábito	R	ER	E	E	E	E	E	E	E	E	E	R	ER	E	E	E	E	E	ER	E	E	E	E	E	E	R	E	E				
Sistema de revestimento	Epiderme	unisseriadas		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X			X				
		bisseriada																	X	X	X													
		multisseriada	X															X														X		
		forma celular quadrada			X	X	X	X	X	X	X		X			X	X					X		X								X		
		forma celular retangular			X	X	X	X	X	X	X		X			X	X	X				X	X	X								X		
Estômatos	afundados	flanges cuticulares a cada_ células	1;4	2;3	1	1;4	1;2	1;2	2;3	2;3	1	2;3	1;2	1;2	1;2	1;2	1;2	3;6	1	3;4	1;3	1;2	1;2	1;2	1	1;5	1;2	1;3	1;3	1	1			
		instalada em algumas regiões	X			X		X	X	X	X				X	X			X	X					X	X					X	X		
		instalada por todo o revestimento					X	X	X	X				X						X	X			X						X	X			
		estratos celulares	2;3	2	2	2	1;2	1;2	1;2	1	1	1;2	2;3	1;2	2;3	1;2	1;2	1;2	2	1;2	2	2;3	2;3	2;3	2	2;3	2	2;3	1	1	1	1		
		esclereídes	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X!	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X!	X!	X!	X	X!			X		
Medula	Feixes corticais	dispersos aleatoriamente	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
		dispersos apenas nas alas														X	X																	
		cilíndrica	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X		
		oval														X	X	X																
		triangular													X									X					X					
Sistema vascular	PNL	faixa				X	X	X	X	X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
		linha	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
		escasso		X												X																	X	
		vasicêntrico	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
		escasso	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Raio	Xilema 2°	lignificado		X		X								X	X	X																X		
		porções lignificadas e não lignificadas	X		X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	

Fonte: O autor (2012)

Nota: Na característica “Caule – forma” foi codificados como (C) cilíndrico, (ES) angular ou com alas estreitas (menos de 1 cm), ou (EX) com alas expandidas (> 1 cm); na característica “hábito” foi codificados como (E) epífita, (R) rupícola, ou (EP) epífita e rupícola; na característica “Córtex – esclereídes” o (!) significa que as esclereídes formam um anel abaixo da hipoderme; na característica “Medula – células parenquimáticas lignificadas”, o (+) significa que há mais porções lignificadas do que células com parede primária. PNL – parênquima não lignificado; PA – parênquima axial.

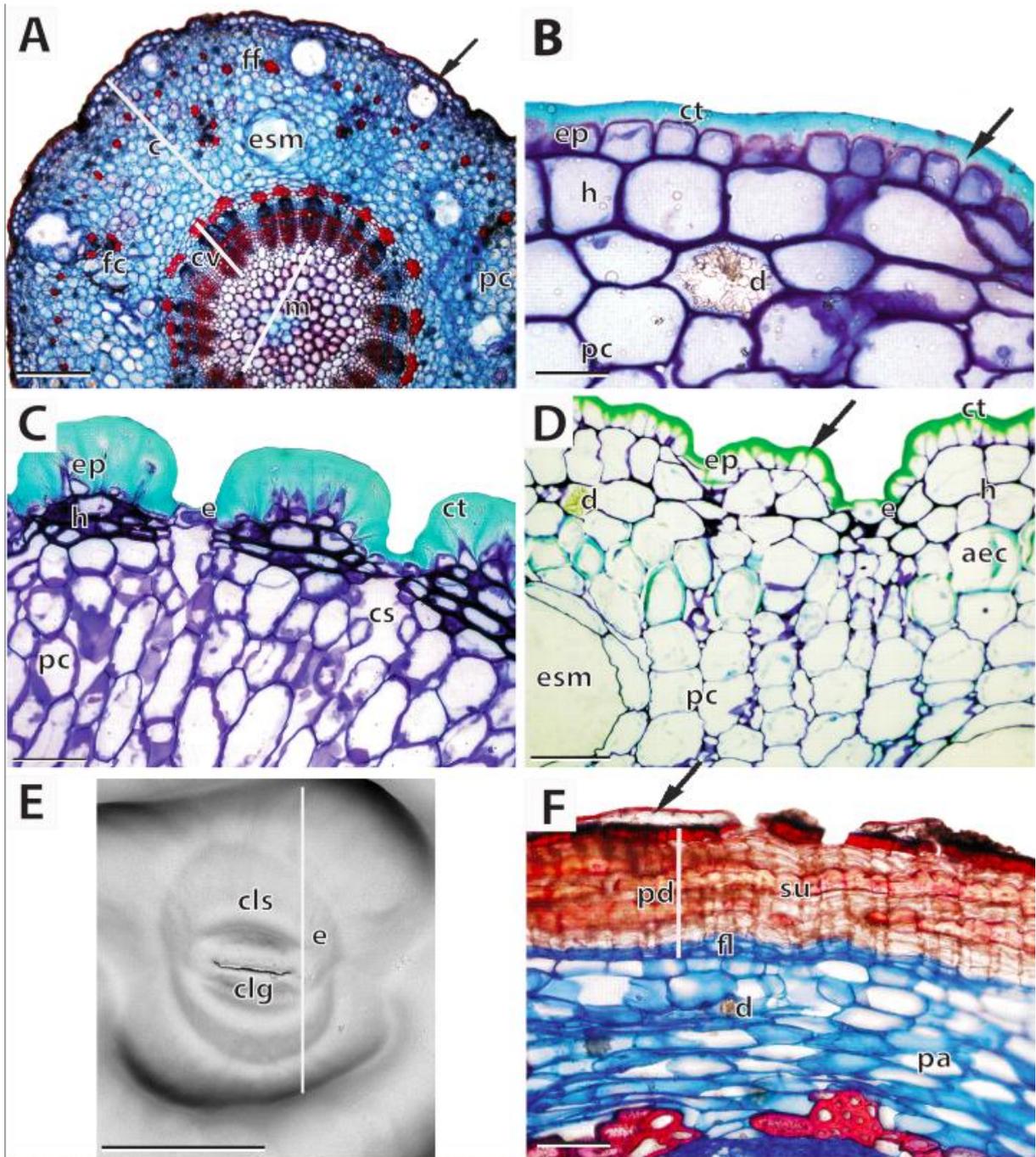


Figure 1: Sistema de revestimento. A-D, F. Secções transversais do caule. E. Eletrofotomicrografia de Varredura (MEV) A-B. *Rhipsalis pulchra*. Vista geral do caule de, mostrando a organização dos tecidos de revestimento (seta indica epiderme), fundamental e vascular. B. Detalhe. Note epiderme unisseriada compostas por células de formato quadrado (seta indica flange cuticular). C. *R. dissimilis*. Note cutícula muito espessa e epiderme com porções multisseriadas, conferindo um aspecto bem ondulado e irregular à superfície; estômatos situados nas depressões. D. *R. pentaptera*. Epiderme com superfície irregular causada pelas células grandes da hipoderme; estômatos situados nas depressões (seta indica flange cuticular). E. *R. russellii*. Detalhe de um estômato paralelocítico. F. *R. clavata*. Periderme composta por feloderme pouco desenvolvida e súber composto por camadas de células com paredes suberizadas alternadas com camadas de células com paredes lignificadas; note remanescentes da epiderme (seta). Legendas: aec anel de esclereides; c córtex; clg células guarda; cls células subsidiárias; cs câmara subestomática; ct cutícula; cv cilindro vascular; d drusa; e estômato; ep epiderme; esm estrutura secretora de mucilagem; fc feixe cortical; ff feixe de fibras; fl feloderme; h hipoderme; m medula; pa parênquima aquífero; pc parênquima clorofiliano; pd periderme; su súber. Barras. A = 500 μm . C e D = 100 μm . B, E e F = 50 μm .

Fonte: O autor (2012)

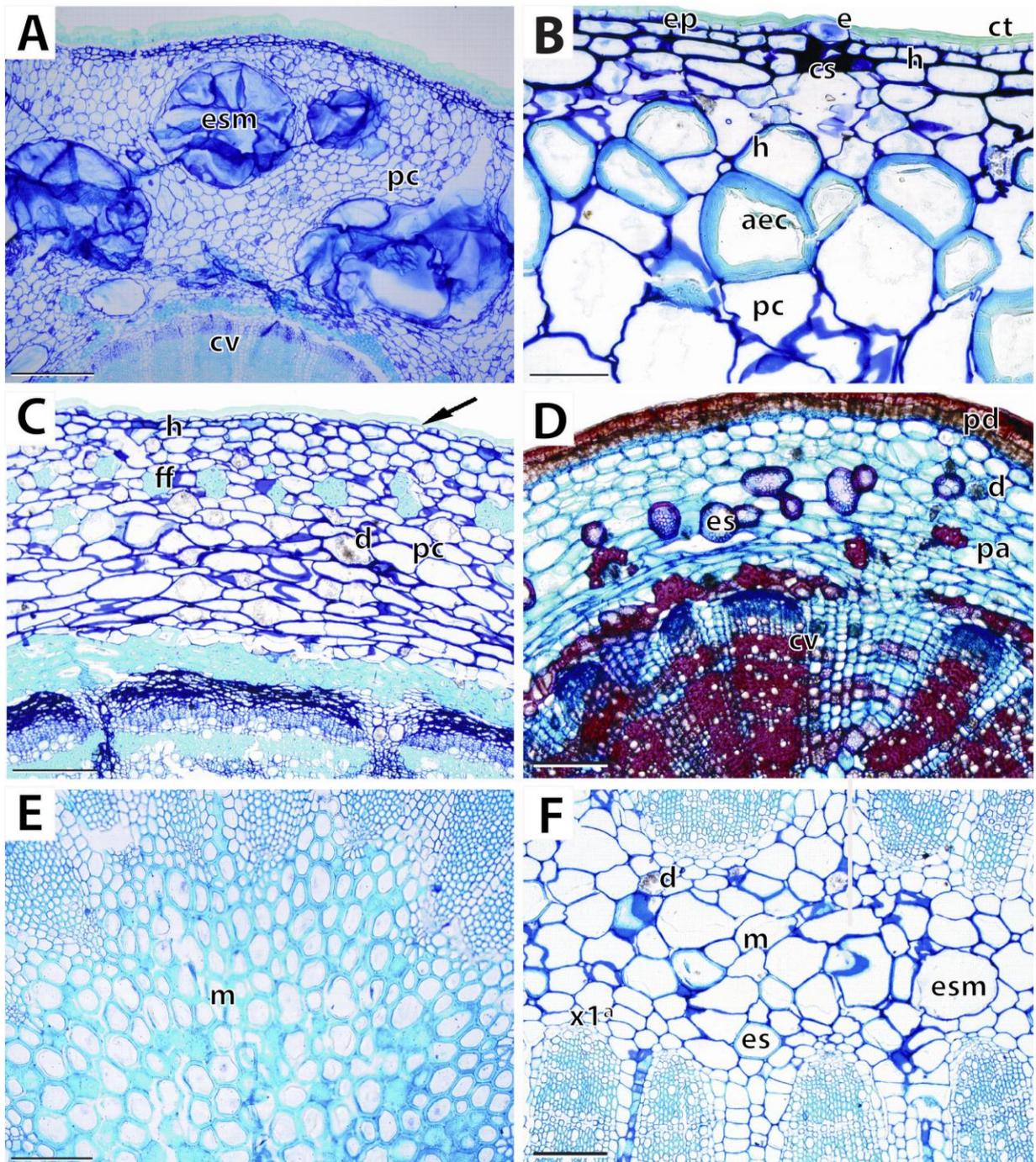


Figure 2: Sistema fundamental. A-F. Secções transversais do caule. A. *Rhipsalis dissimilis*. Note numerosas estruturas secretoras de mucilagem. B. *R. triangulares*. Note as esclereides formando um anel abaixo da hipoderme, sendo esta composta por até três camadas. C. *R. pilocarpa*. Feixes de fibras dispostos formando um anel descontínuo no córtex. D. *R. clavata*. Esclereídes dispersas aleatoriamente no córtex. E. *R. dissimilis*. Medula lignificada F. *R. russellii*. Medula parenquimática com estrutura secretora de mucilagem, esclereides solitárias e drusas. Legenda: aec anel de esclereides; cs câmara subestomática; ct cutícula; cv cilindro vascular; d drusa; e estômato; ep epiderme; es esclereide solitária; esm estrutura secretora de mucilagem; ff feixe de fibras; h hipoderme; m medula; pa parênquima aquífero; pc parênquima clorofiliano; pd periderme. Barras. A = 500 μm . C, D, E e F = 200 μm . B = 100 μm .

Fonte: O autor (2012)

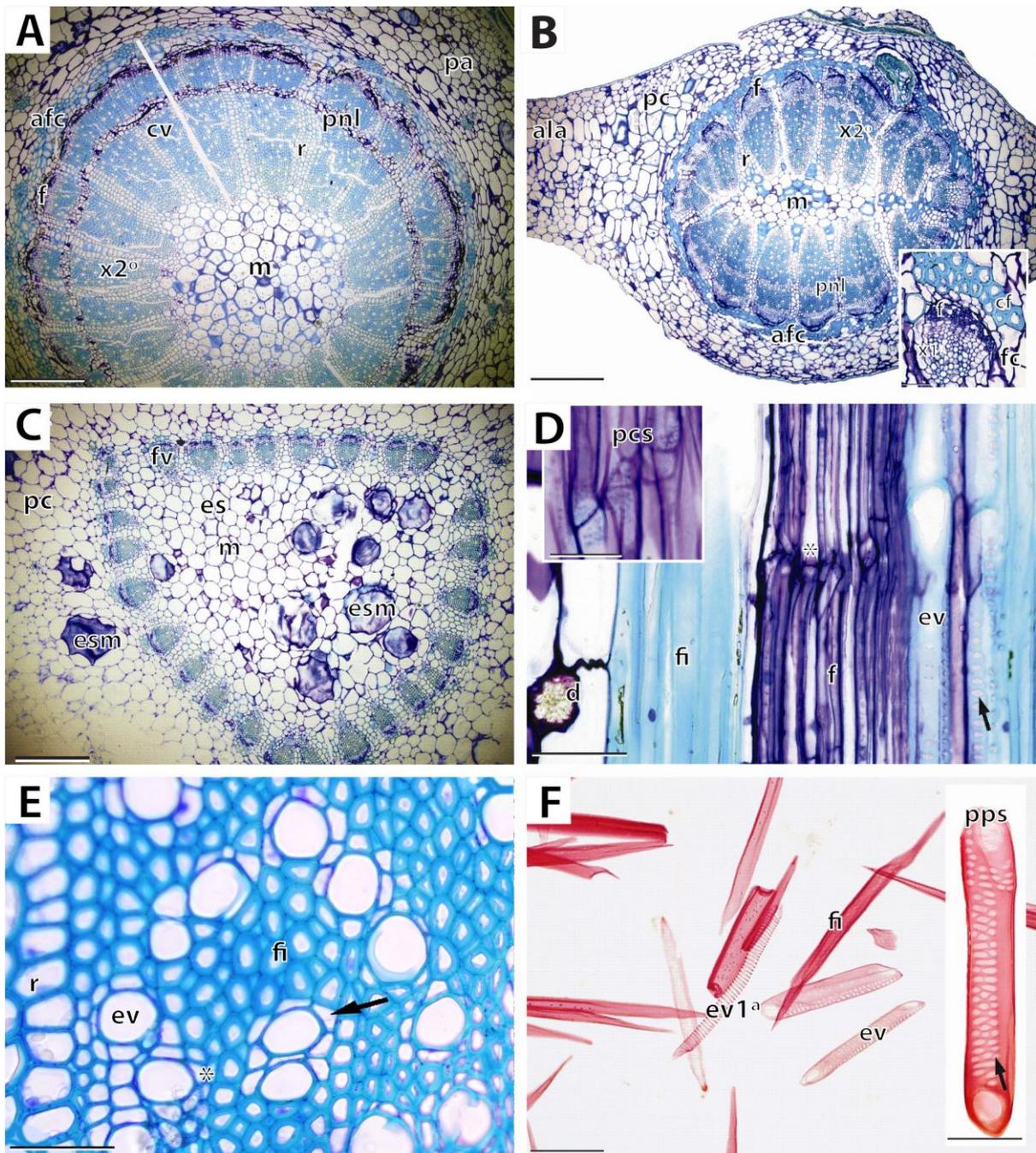


Figure 3: Sistema vascular. A-C, E. Secções transversais do caule. D. Secção longitudinal. F. Elementos dissociados do xilema. A. *Rhipsalis baccifera*. Cilindro vascular com formato cilíndrico. Note a o anel de fibras e esclereides ao redor do cilindro vascular e a faixa de parênquima não lignificado B. *R. oblonga*. Cilindro vascular com formato oval. Detalhe do feixe cortical abaixo, à direita, com calota de fibras, floema e xilema secundários. C. *R. cereuscula*. Cilindro com formato triangular no indivíduo jovem. D. *R. teres*. Floema secundário. Elementos de tubo crivado (*); detalhe da placa crivada simples, em cima, à esquerda; a seta indica elemento de vaso. E. *R. crispimarginata*. Xilema secundário. Parênquima axial escasso (*) e parênquima paratraqueal vasicêntrico escasso (seta); F. *R. grandiflora*. Note os elementos de vaso do xilema primário e secundário e fibras. Detalhe de um elemento de vaso à direita, com placa simples e pontoações alternas a opostas. Legendas: afc anel de fibras; ala expansão alar; cv cilindro vascular; d drusa; es esclereide solitária; esm estrutura secretora de mucilagem; ev elemento de vaso; f floema; fc feixe cortical; fi fibras; fv feixe vascular; m medula; pa parênquima aquífero; pc parênquima clorofiliano; pcs placa crivada simples; pnl parênquima não lignificado; pps placa de perfuração simples; r raio; x2^a xilema secundário. A, B e C = 500 µm. F = 100 µm. D, E, detalhe de B e detalhe de F = 50 µm. Detalhe de D = 20 µm.

Fonte: O autor (2012)

Reconstrução dos estados de caráter ancestral

Oito características que se mostraram informativas: seis anatômicas e duas de morfologia externa foram selecionadas para a reconstrução dos estados de caráter ancestrais, respectivamente: espessura da cutícula, presença de drusas, ocorrência de esclerênquima, presença de estruturas secretoras de mucilagem, tipo de tecido da medula, tipo de parênquima axial no xilema secundário, forma do cilindro vascular e diâmetro do caule. Os números de referência para os clados de *Rhipsalis* são apresentados na Figura 4.

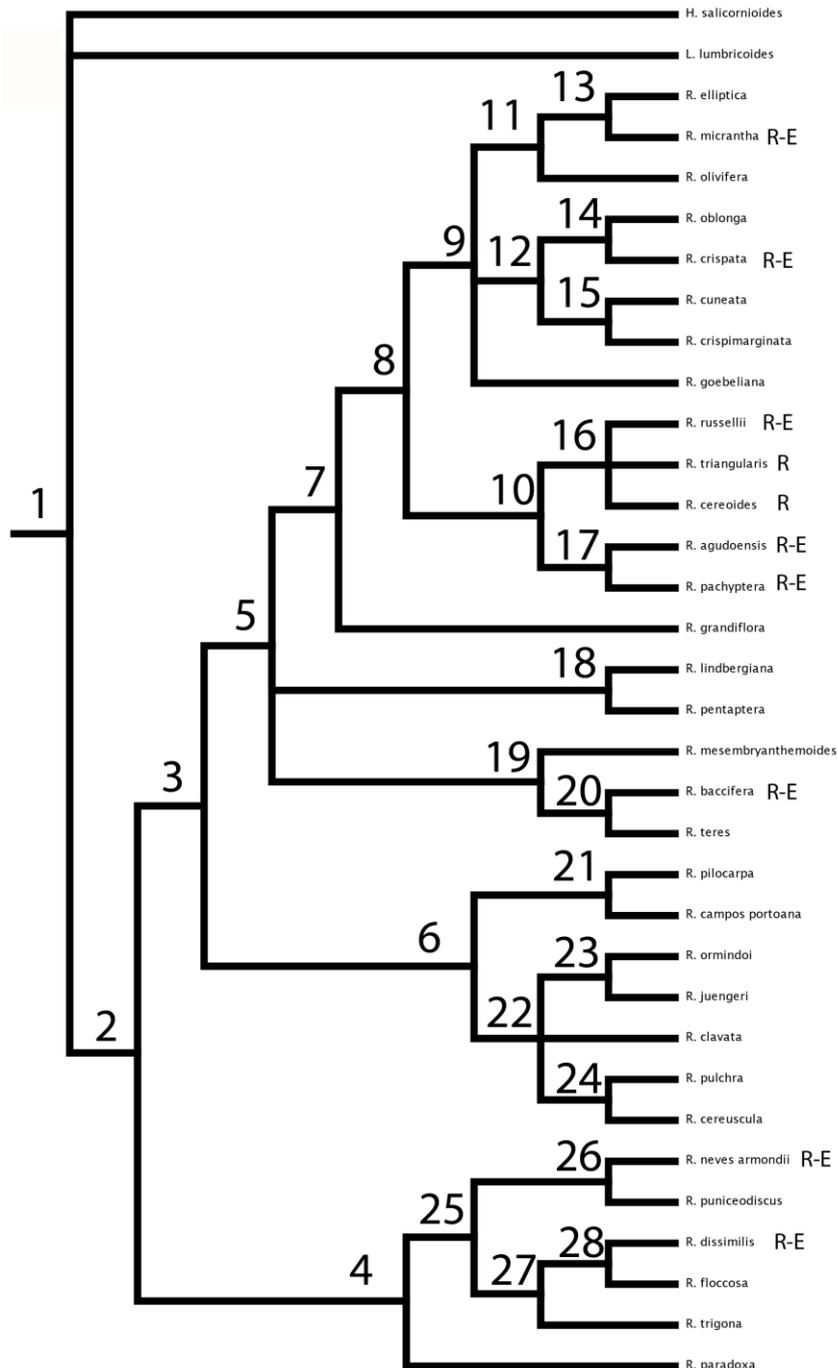


Figura 4: Árvore de consenso onde estão indicados os hábitos das espécies, com base em Calvente *et al.* (2011b). R - exclusivamente rupícola; R-E- rupícola ou epífita; as demais são exclusivamente epífitas. Números de referência para cada clado estudado estão sobre os ramos.

Fonte: O autor (2012)

O caráter espessura da cutícula (μm) foi codificado com 3 estados discretos: (0) fina - <3 ; (1) moderadamente espessa - $3-10$; (2) espessa - >10 . A reconstrução dos estados ancestrais para este caráter (Fig. 5) evidenciou que possuir cutícula moderadamente espessa é o estado ancestral. Múltiplos surgimentos independentes para cutícula espessa ocorreram. O padrão de evolução do estado cutícula fina é incerto no grupo, sendo igualmente possível o surgimento deste estado no ancestral do clado 12 e a subsequente reversão para a cutícula moderadamente em *R. crispata* ou surgimentos independentes da cutícula fina em *R. crispimarginata* e *R. oblonga*.

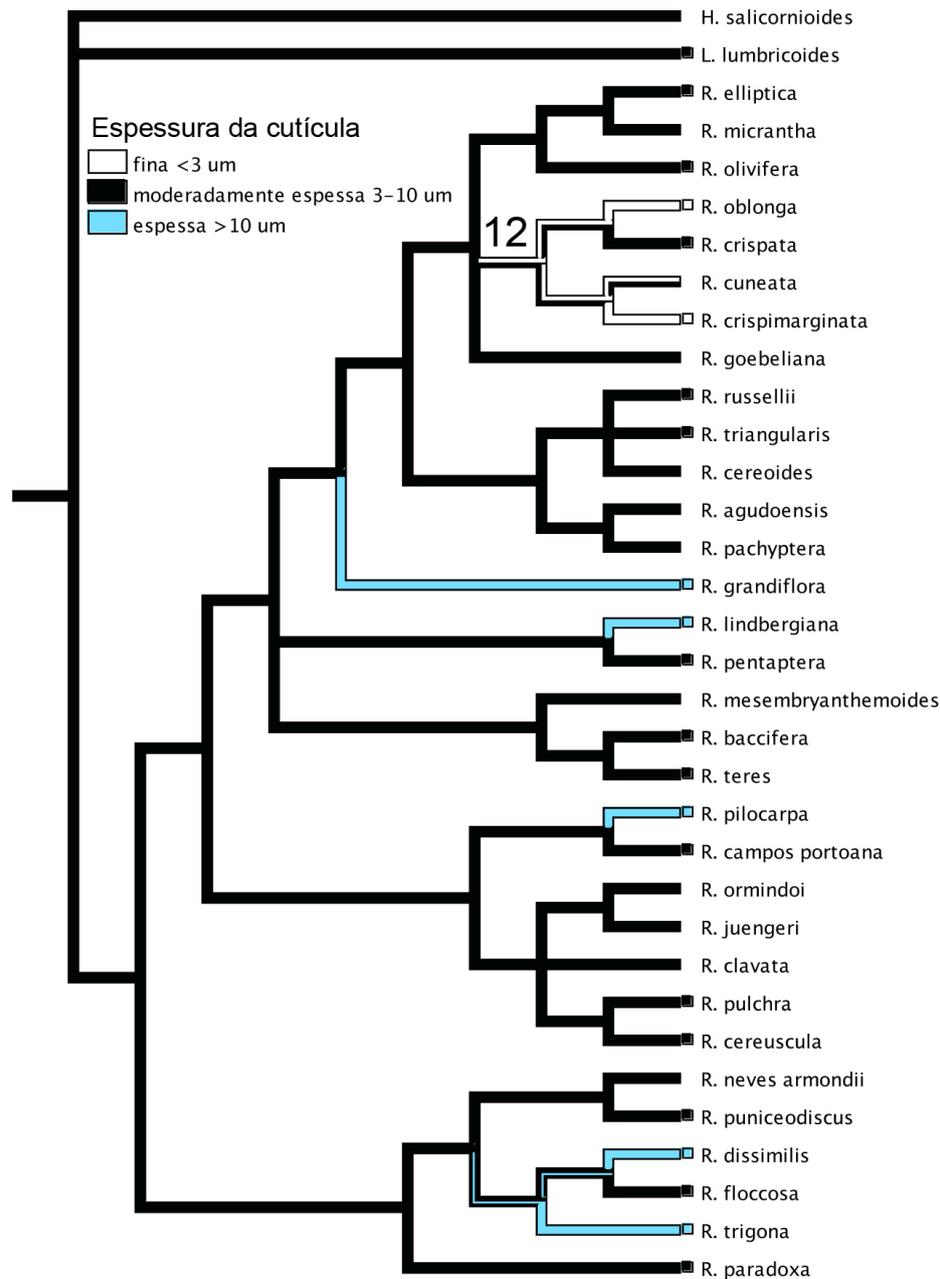


Figura 5: Reconstrução do estado ancestral da espessura da cutícula em *Rhipsalis*. As cores dos ramos indicam os estados apontados na legenda. Os quadrados menores ao lado do nome de cada espécie indicam o estado atribuído àquela espécie (ausência deste quadrado menor indica que a espécie não foi estudada).

Fonte: O autor (2012)

O caráter ocorrência de esclerênquima no córtex foi codificado com cinco estados: (0) ausentes no córtex; (1) esclereídes dispersas aleatoriamente; (2) esclereídes formando um anel abaixo da hipoderme; (3) presença exclusiva de calotas de fibras no córtex; e (4) calotas de fibras e esclereídes dispersas aleatoriamente. A reconstrução dos estados ancestrais para este caráter (Fig. 6) evidenciou que o ancestral de *Rhizalis* (clado 2) já apresentava esclereídes dispersas aleatoriamente no córtex. O estado ausência de esclereídes no córtex surgiu posteriormente no grupo, duas vezes independentemente, uma em *R. olivifera* e uma em *R. puniceodiscus* (*R. neves-armondii* não foi estudada, por isso a análise apresenta como equívoco o estado ancestral para o clado 26). Dois surgimentos independentes para calotas de fibras e esclereídes dispersos aleatoriamente ocorreram em *R. pilocarpa* e *R. pulchra*. No clado 6, dois surgimentos independentes para esclerênquima formando um anel abaixo da hipoderme ocorreram em *R. pentaptera* e no clado 10.

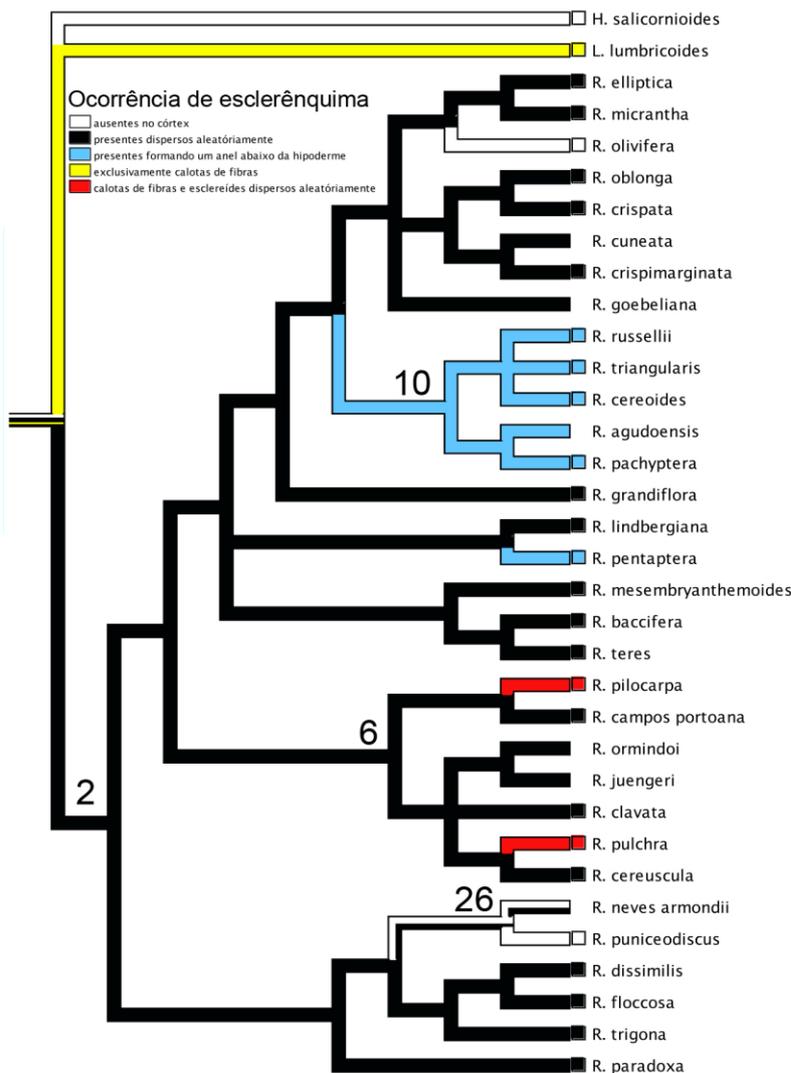


Figura 6: Reconstrução do estado ancestral da ocorrência de esclerênquima em *Rhizalis*. As cores dos ramos indicam os estados apontados na legenda. Os quadrados menores ao lado do nome de cada espécie indicam o estado atribuído àquela espécie (ausência deste quadrado menor indica que a espécie não foi estudada).

Fonte: O autor (2012)

O caráter presença de estruturas secretoras de mucilagem foi codificado com três estados: (0) presentes no córtex; (1) presentes na medula; e (2) presentes no córtex e na medula. A reconstrução dos estados ancestrais para este caráter (Fig. 7) demonstra que o ancestral do grupo apresentava estruturas secretoras de mucilagem apenas no córtex. A presença de estruturas secretoras de mucilagem no córtex e na medula simultaneamente surgiu posteriormente no grupo, múltiplas vezes independentemente, e predomina no clado 7, com duas perdas (reversões) em *R. oblonga* e *R. olivifera*, dentro do clado 9. Um surgimento independente para a presença dessas estruturas apenas na medula ocorre em *R. russellii*.

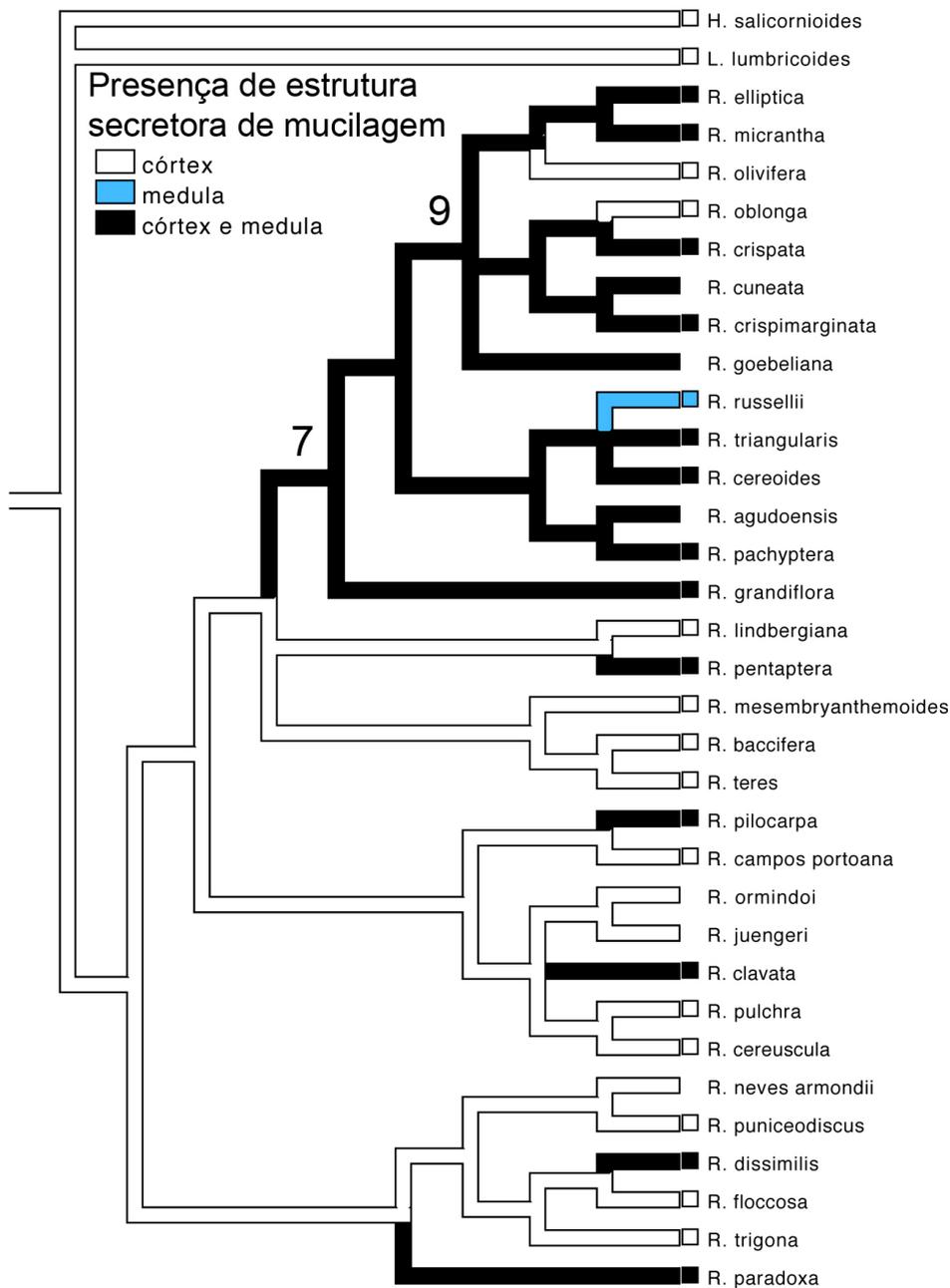


Figura 7: Reconstrução do estado ancestral do caráter presença de estruturas secretoras de mucilagem em *Rhipsalis*. As cores dos ramos indicam os estados apontados na legenda. Os quadrados menores ao lado do nome de cada espécie indicam o estado atribuído àquela espécie (ausência deste quadrado menor indica que a espécie não foi estudada).

Fonte: O autor (2012)

O caráter tipo de tecido na medula foi codificado com três estados: (0) parenquimática; (1) lignificada; e (2) mista. A reconstrução dos estados ancestrais para este caráter (Fig. 8) apresenta como equívoco o ancestral do clado 1, 2 e 4. Dentro do clado 4, as espécies do clado 25 apresentam a medula do tipo lignificada enquanto *R. paradoxa* apresenta a medula do tipo mista. O ancestral do clado 3, o qual inclui grande parte das espécies de *Rhipsalis*, apresenta a medula do tipo parenquimática e múltiplas origens para o estado misto e duas para o estado lignificado ocorrem neste grupo.

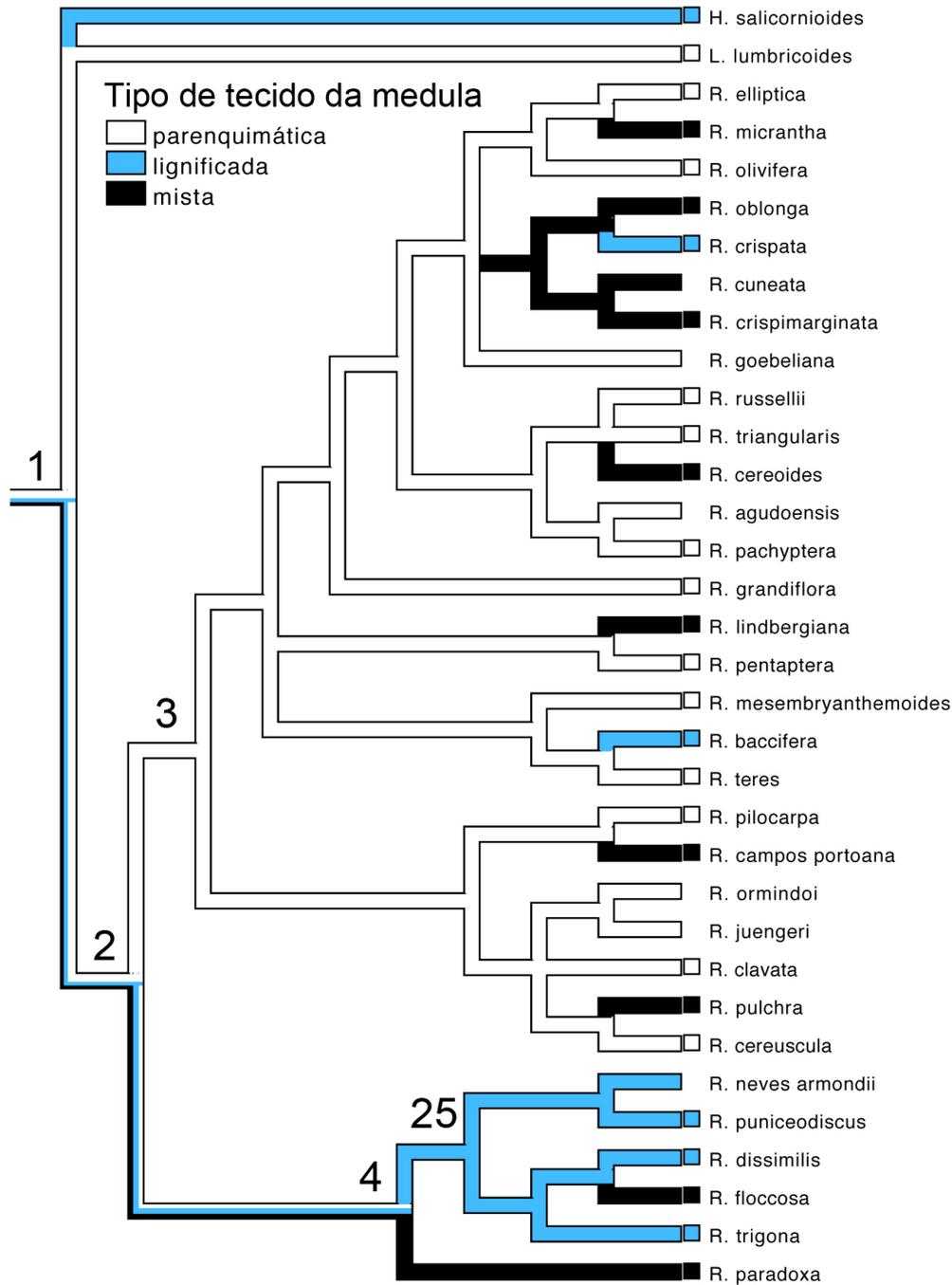


Figura 8: Reconstrução do estado ancestral do caráter tipo de tecido da medula em *Rhipsalis*. As cores dos ramos indicam os estados apontados na legenda. Os quadrados menores ao lado do nome de cada espécie indicam o estado atribuído àquela espécie (ausência deste quadrado menor indica que a espécie não foi estudada).

Fonte: O autor (2012)

O caráter tipo de parênquima axial no xilema secundário foi codificado com dois estados: (0) exclusivamente escasso; e (1) vasicêntrico escasso e escasso. A reconstrução dos estados ancestrais para este caráter (Fig. 9) indicou a presença de parênquima axial escasso como estado ancestral de *Rhipsalis*. Surgimentos múltiplos independentes para parênquima axial vasicêntrico escasso e escasso são observados em quatro linhagens do clado 5. Duas reversões subsequentes para o parênquima exclusivamente escasso também ocorrem neste grupo.



Figura 9: Reconstrução do estado ancestral do caráter tipo de parênquima axial no xilema 2ª em *Rhipsalis*. As cores dos ramos indicam os estados apontados na legenda. Os quadrados menores ao lado do nome de cada espécie indicam o estado atribuído àquela espécie (ausência deste quadrado menor indica que a espécie não foi estudada).

Fonte: O autor (2012)

O caráter forma do cilindro vascular foi codificado com três estados: (0) cilíndrico; (1) oval; e (2) triangular. A reconstrução dos estados ancestrais para este caráter (Figura 10) evidenciou a forma cilíndrica como estado ancestral. O estado oval surge no clado 8. Dois surgimentos independentes para o estado triangular ocorreram em *R. olivifera* e no clado 16. Uma reversão para a forma cilíndrica é também observada neste grupo, em *R. micrantha*.

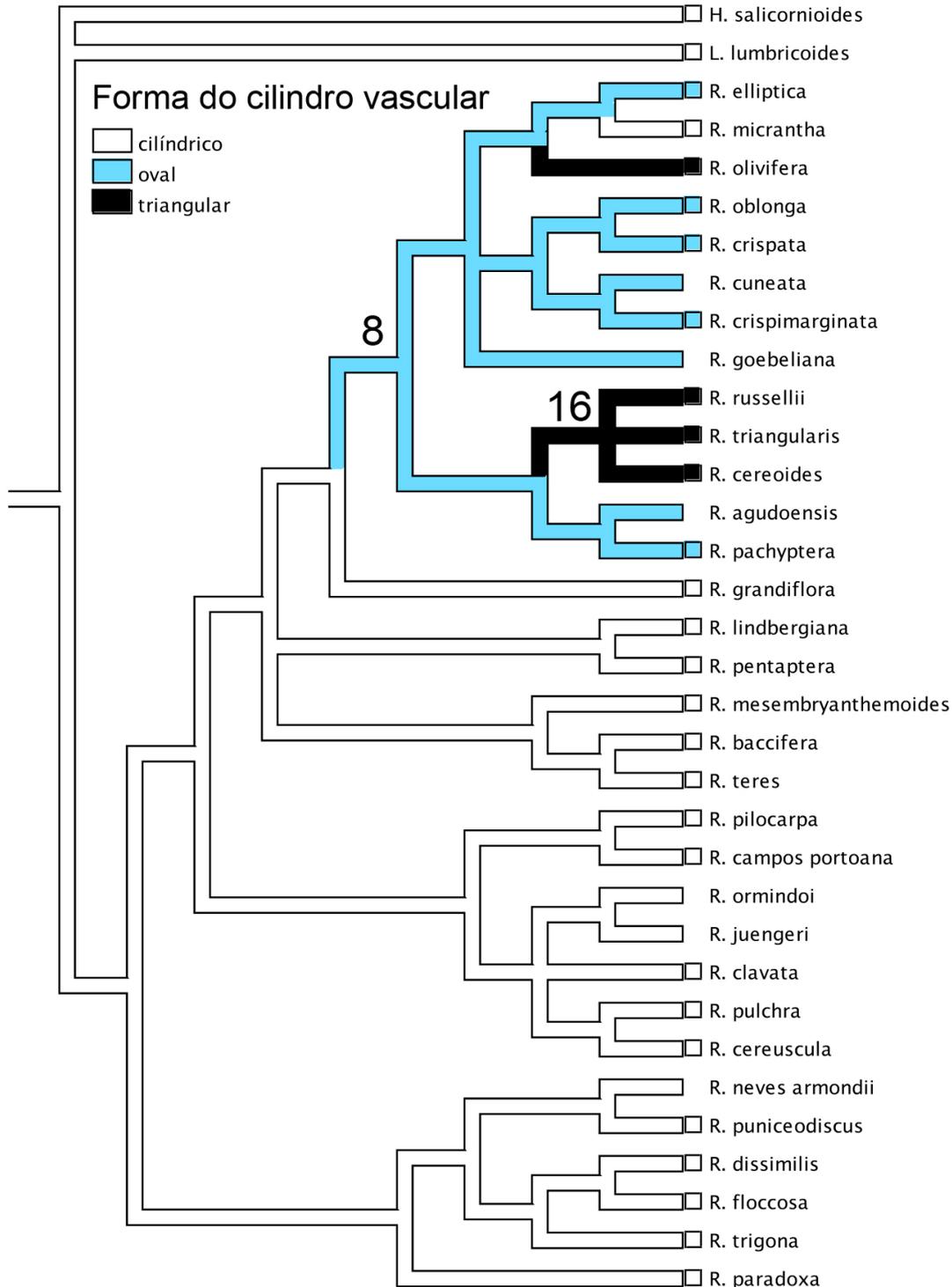


Figura 10: Reconstrução do estado ancestral do caráter forma do cilindro vascular em *Rhipsalis*. As cores dos ramos indicam os estados apontados na legenda. Os quadrados menores ao lado do nome de cada espécie indicam o estado atribuído àquela espécie (ausência deste quadrado menor indica que a espécie não foi estudada).

Fonte: O autor (2012)

O caráter quantitativo diâmetro (mm) do caule foi codificado de forma discreta, com quatro estados: (0) A- 1,5 a 2,9; (1) B- 3 a 4,9; (2) C- 5 a 7,9; e (3) D- 8 a 11. A reconstrução dos estados ancestrais para este caráter (Fig. 11) indica que o estado ancestral de *Rhipsalis* (clado 2) é B e ocorreram múltiplos surgimentos para C e D. Há o surgimento de A apenas uma vez, em *R. mesembryanthemoides*, e uma reversão para o estado B ocorreu em *R. oblonga* (clado 14).

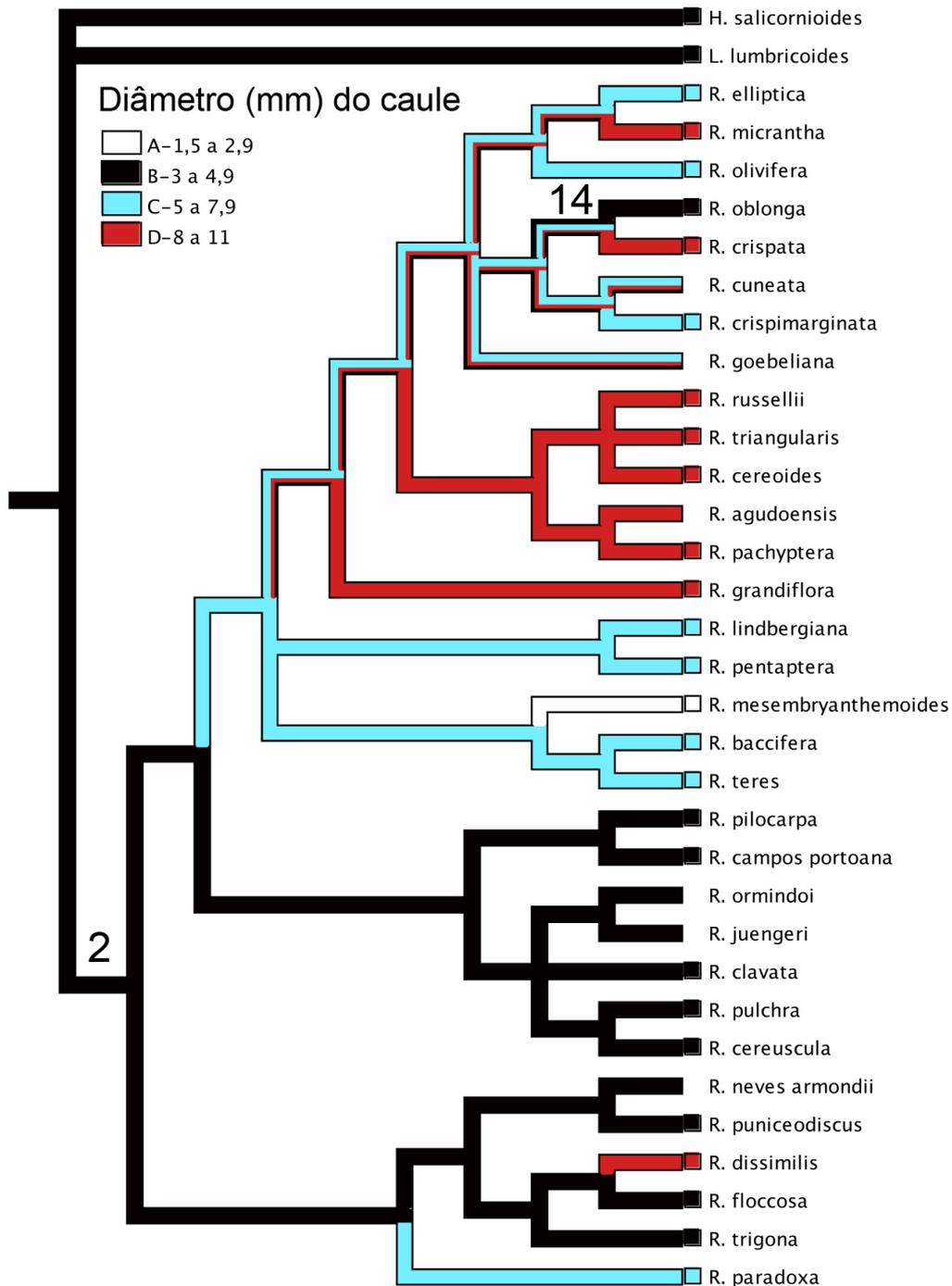


Figura 11: Reconstrução do estado ancestral do caráter diâmetro (mm) do caule em *Rhipsalis*. As cores dos ramos indicam os estados apontados na legenda. Os quadrados menores ao lado do nome de cada espécie indicam o estado atribuído àquela espécie (ausência deste quadrado menor indica que a espécie não foi estudada).

Fonte: O autor (2012)

4 DISCUSSÃO

As espécies estudadas de *Rhipsalis* e grupos externos, representados por *Hattoria salicornioides* e *Lepismium lumbricoides*, apresentaram a estrutura anatômica do caule semelhante, corroborando com os padrões anatômicos encontrados para Cactaceae como um todo. As espécies, embora epífitas e que ocupam ambientes méxicos, possuem características morfoanatômicas indicadoras de xeromorfismo, como caule suculento fotossintético com ausência de folhas, epiderme recoberta por cutícula espessa, hipoderme colenquimática, parênquima aquífero, estruturas secretoras de mucilagem e numerosos feixes corticais (GIBSON & NOBEL, 1986; TERRAZAS & MAUSETH, 2002; TERRAZAS & ARIAS, 2003; MAUSETH, 2006), que são algumas das principais adaptações típicas dos representantes da família.

As características do sistema de revestimento dos caules em Cactaceae tem se revelado importantes para a diferenciação de gêneros e espécies, como demonstram Gibson & Horak (1978), para Pachycereae, Terrazas e Arias (2003) e Loza-Cornejo e Terrazas (2003), para Cactoideae, Soffiatti e 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 uma 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), tendo grande importância para espécies epífitas, onde este recurso é limitado (HELBSING *et al.*, 2000). Além disso, atua na proteção contra patógenos, contaminantes e radiação solar (DOMÍNGUEZ *et al.*, 1998). A cutícula observada nas espécies estudadas é lisa, como já reportado para muitas espécies de Cactoideae (LOZA-CORNEJO & TERRAZAS, 2003; TERRAZAS & ARIAS, 2003). Flanges cuticulares foram facilmente evidenciadas, pois além da cutina ser depositada na parede periclinal externa, esta também é depositada nas paredes anticlinais (MAUSETH, 1988).

A espessura da cutícula variou entre 1 e 50 μm , com a maioria das espécies apresentando cutículas moderadamente espessas (entre 3 a 10 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. Segundo Terrazas e Arias (2003), a espessura da cutícula em Cactaceae geralmente varia de 1 a 25 μm , mas pode alcançar ou ultrapassar, em algumas casos, 100 μm (BARTHLOTT & POREMBSKI, 1996; LOZA-

CORNEJO & TERRAZAS, 2003; GIOVANONI, 2012). Dettke e Milaneza-Gutierrez (2008), Boeger *et al.* (2010) e Garcia (2011), no estudo de algumas espécies de *Lepismium*, *Hatiora* e *Rhipsalis*, observaram que a espessura da cutícula varia de 10 a 23 μm , corroborando com Terrazas e Arias (2003), que recomendam cuidado para utilizar esta característica para fins taxonômicos, dado que está intimamente relacionada às condições ambientais. Contudo, 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*.

No presente trabalho, um dos caracteres utilizados para o estudo da evolução no grupo, pela reconstrução do estado ancestral, foi a espessura da cutícula, pois esta se mostrou informativa, indicando que o estado ancestral (espessura de 3 a 10 μm) é o que predomina no grupo como um todo, ocorrendo a múltipla evolução independente da cutícula espessa (> 12 μm) em três linhagens - *R. dissimilis*, *R. pilocarpa* e *R. trigona*. Em duas linhagens isso pode estar diretamente relacionado a adaptações às condições ambientais, já que *R. trigona* ocorre em condições de muito sol, e *R. dissimilis* é rupícola. Entretanto, quanto à *R. pilocarpa*, além desta ser comum em áreas sombreadas (como no habitat coletado para este trabalho), apresenta muitos tricomas no caule, o que torna confuso o entendimento da ocorrência de cutícula espessa neste terminal. Porém esta espécie ocorre frequentemente em áreas de maior altitude e pode suportar maior insolação, sendo encontrada também em áreas abertas. A cutícula delgada apresenta dois surgimentos, em *R. oblonga* e *R. crispimarginata*, o que pode ser atribuído à ocorrência destas em ambientes menos expostos, exclusivamente em florestas úmidas, e no sub-bosque.

Na maioria das espécies estudadas, a epiderme é unisseriada, como também ocorre na maioria das espécies pertencentes à subfamília Cactoideae (GIBSON & HORAK, 1978; MAUSETH & SAJEVA, 1992 ; MAUSETH, 1996; LOZA-CORNEJO & TERRAZAS, 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2005; SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007; MAUSETH, 2006). A ocorrência de epiderme múltipla é rara, e Mauseth *et al.* (1996) relatou a ocorrência de epiderme bisseriada em algumas espécies, considerando que estas são secundariamente bisseriadas, ou seja, se formam por divisões periclinais das células epidérmicas já diferenciadas. No presente estudo, foi observada epiderme secundariamente bisseriada em *R. lindbergiana* e *R. mesembryanthemoides*, e secundariamente multisseriada em *R. dissimilis*, *R. grandiflora* e *H. salicornioides*, sendo uma característica pouco comum para este grupo. Mauseth e Plemons-Rodriguez (1998) consideram a formação de epiderme múltipla apenas em algumas regiões um caráter relictual. Em Cactaceae, a presença de uma epiderme múltipla verdadeira parece ter se originado por diversas vezes em grupos não relacionados filogeneticamente (LOZA-CORNEJO & TERRAZAS, 2003), mas ainda assim

não é uma característica comum para a família como um todo.

A presença de epiderme com parede periclinal externa reta é característica predominante nas espécies da família, conforme já salientado por numerosos autores, como Gibson e Nobel (1986), Terrazas e Arias (2003) e Mauseth (2006). No entanto, várias espécies deste estudo apresentaram a parede periclinal externa da célula epidérmica com aspecto ondulado ou convexo, conforme Dettke e Milaneze-Gutierrez (2008) e Calvente *et al.* (2008) ilustram para algumas espécies de *Rhipsalis* além de outros autores mostrarem para espécies de cactos de outras tribos (NYFFELER & EGGLI, 1997; LOZA-CORNEJO & TERRAZAS, 2003). Às paredes periclinais convexas é atribuída uma função adaptativa às condições xéricas (Fahn, 1986), atuando na diminuição da perda de água pelo aumento da distância entre o meio externo e os tecidos internos do caule (UPADHYAYA & FURNESS, 1994). Dettke e Milaneze-Gutierrez (2008) e Calvente *et al.* (2008) apontam que esta 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 um importante papel taxonômico, como demonstrado por Herrera-Cárdenas *et al.* (2000) na circunscrição de um subgênero de *Peniocereus*. No presente trabalho, esta característica não se mostrou importante para este fim.

Todas as espécies apresentaram estômatos paralelocíticos, característico para família, conforme muitos autores já demonstraram, com câmaras subestomáticas (EGGLI, 1984; TERRAZAS & ARIAS, 2003; MAUSETH, 2006). Observou-se que em algumas espécies eles estão localizados em depressão na ondulação da epiderme, corroborando com os resultados de Calvente *et al.* (2008) e Loza-Cornejo e Terrazas (2003). A ocorrência dessas estruturas localizadas em depressões, segundo Loza-Cornejo e Terrazas (2003), pode ser interpretada como uma adaptação para redução a 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 dão 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 periderme não ocorre como tecido de revestimento principal na maioria das espécies estudadas, como apontado em outros estudos com espécies de Rhipsalideae (Calvente *et al.*, 2008; DETTKE & MILANEZE-GUTIERRE, 2008; BOEGER *et al.*, 2010; GARCIA, 2011). O súber constituído por camadas de células lignificadas alternadas com camadas de células suberizadas é comum no grupo, como foi observado em Yoshikawa *et al.* (2004) e Soffiatti e Angyalossy (2007)

para espécies de Cereeae.

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 paredes destas células contêm altas concentrações de pectina e hemicelulose o que, segundo Mauseth, (1988), contribui com a função de armazenamento de água. 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 Rhipsalideae. Pelo fato de serem espécies de pequeno porte, com caules estreitos, esta função de sustentação pode ter sido perdida ao longo da evolução do grupo. A presença da hipoderme é considerada uma característica derivada em Cactaceae (Boke, 1959), tendo provavelmente ocorrido o seu surgimento no início da evolução da subfamília Cactoideae (GIBSON & HORAK, 1978).

O número de camadas e espessura da hipoderme são muito variáveis em Cactaceae (TERRAZAS & ARIAS, 2003; MAUSETH, 2006). Nas espécies estudadas, a hipoderme variou de uma a três camadas, sendo as espécies com mais camadas hipodérmicas, rupícolas, ou que ocorrem em regiões com uma estação seca bem definida, o que pode ser relacionado com a função de armazenamento de água deste tecido, além de garantir a sustentação do caule (GIBSON & NOBEL, 1986), pois a hipoderme proporciona flexibilidade, o que permite a contração ou expansão do caule de acordo com a disponibilidade hídrica. Por outro lado, as espécies com apenas uma camada de hipoderme geralmente ocorrem no sub-bosque, onde não há mudanças extremas de temperatura e luminosidade.

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, documentado extensivamente na literatura por vários autores em diversos grupos 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 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. Segundo Boeger *et al.* (2010), a presença de um parênquima clorofiliano homogêneo pode ser relacionada com a quantidade de luz incidente na área de ocorrência das epífitas, que é mais sombreada do que os ambientes onde as espécies de cactos não epífitos são normalmente encontrados. Esta parece ser uma característica adquirida e conservada em

Rhipsalideae, pois está presente mesmo em espécies rupícolas e de ambientes mais expostos.

A presença de drusas é comum nas espécies estudadas, tanto no córtex quanto na medula, sendo uma característica que pode ser utilizada para separar as espécies no grupo. Segundo Nakata (2002), os cristais têm várias funções, como controlar o equilíbrio de íons, apoio, absorção e reflexão da luz (DARLING 1989; FAHN & CUTLER 1992), além de defesa (FRANCESCHI & HORNER 1980, PAIVA & MACHADO 2005). Células contendo drusas, ou outros tipos de cristais, são comuns na família (Mauseth, 2006), e a ocorrência e o tipo podem ser de uso taxonômico. Silva e Alves (1999) suportam a subdivisão de dois subgêneros em *Pilosocereus* com base na presença e no tipo de cristais, Soffiatti e Angyalossy-Alfonso (2003) utilizam este caráter como diagnóstico para espécies de *Cipocereus*.

Na reconstrução da evolução do caráter “presença de drusas”, o estado ancestral é “presença de drusas no córtex e na medula”, que predomina no grupo como um todo, ocorrendo múltiplos surgimentos de “drusas exclusivas do córtex” em diversas linhagens. “Drusas exclusivas na medula” surgiu apenas uma vez em *R. dissimilis*, o que pode estar mais relacionado ao controle dos níveis de cálcio (PAIVA & MACHADO, 2005) do que a uma função de defesa.

Diversos autores (NYFFELER *et al.*, 1997; TERRAZAS & ARIAS, 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007; GARCIA, 2011; GIOVANONI, 2012) observaram esclereídes no córtex em várias espécies de Cactaceae. Esse tecido desempenha um papel na manutenção da integridade do córtex em períodos de seca severa (NYFFELER *et al.*, 1997), e além disso, estas células também podem ter um papel contra a herbivoria (SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007)

Na reconstrução do estado ancestral do caráter “ocorrência de esclerênquima”, a análise indicou que o estado ancestral de *Rhipsalis* (esclereídes presentes no córtex e dispersos aleatoriamente) é o que predomina no grupo como um todo. Ocorreram dois surgimentos independentes para “calotas de fibras e esclereídes dispersos aleatoriamente”, em espécies que provavelmente investiram mais na sustentação. Houve dois surgimentos independentes para “esclereídes formando um anel abaixo da hipoderme”, no grupo das aladas que apresenta mais do que duas alas, o que pode representar uma sinapomorfia para este grupo. Duas evoluções independentes para “esclerênquima ausente no córtex” ocorrem para *R. olivifera* e *R. puniceodiscus*, espécies delgadas que ocorrem somente em regiões sombreadas de sub-bosque, pois estas aparentemente não investem tanto tanto tecido de sustentação.

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, pelo fato de ser uma substância altamente higroscópica (FRANCESCHI & HORNER 1980; PAIVA & MACHADO 2005), sendo uma importante adaptação para espécies que ocorrem em ambientes xéricos. Nas espécies aqui estudadas foram observadas estruturas secretoras de mucilagem de diversos tamanhos, como já observado por outros autores (SOFFIATTI & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2003, 2005; MAUSETH, 2006; SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007; CALVENTE *et al.*, 2008; DETTKE & MILANEZE-GUTIERRE, 2008). 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). Gregory e Baas (1989) consideram que as células de mucilagem provavelmente evoluíram separadamente em cada tribo em Cactaceae, e surgiram primeiro no córtex e em seguida, na medula.

A “presença de estrutura secretora de mucilagem apenas no córtex” é o estado de caráter ancestral para *Rhipsalis*, de acordo com a análise de reconstrução, ocorrendo múltiplos surgimentos para “estruturas secretoras de mucilagem tanto no córtex como na medula” dentro do gênero. Predominam no grupo das aladas (clado 8), entretanto, o que pode ser relacionado com o fato destas espécies possuírem o caule bem aplanado, como uma folha, o que aumenta a capacidade fotossintética destas espécies ao mesmo tempo em que as tornam mais vulneráveis à perda de água. Duas reversões ocorreram, em *R. oblonga* e *R. olivifera*, ambas espécies de sub-bosque, onde o ambiente sombreado reduz as taxas de transpiração, e conseqüentemente, a perda de água. A presença de estruturas secretoras de mucilagem apenas na medula surgiu apenas em uma linhagem - *R. russellii*.

Embora Mauseth e Plemons-Rodriguez (1998) indiquem que a ocorrência de células de mucilagem no córtex e na medula não seja um bom caráter taxonômico, devido à sua ocorrência variável no grupo, sujeita a fatores ambientais, Gibson e Horak (1978) demonstram que, para Pachycereeae, a aquisição de mucilagem aconteceu apenas uma vez na tribo e uma vez presente, foi conservada na tribo. No presente estudo, a ocorrência de estruturas secretoras de mucilagem se mostrou informativa para o grupo, indicando uma tendência das espécies aladas de possuírem mais células de mucilagem do que os cladogramas mais basais.

Observou-se que a medula pode ser parenquimática, lignificada, ou ter porções parenquimáticas e lignificadas, esta última provavelmente sendo um estágio intermediário entre a primeira característica e a segunda. Cassimiro e Melo-de-Pinna (2011) e Dettke e

Milaneze-Gutierrez (2008) observaram medula lignificada e parenquimática com porções lignificadas para algumas espécies da tribo, mas segundo Mauseth (2006), a medula é, geralmente, predominantemente parenquimática em Cactaceae. Medula parenquimática é a condição mais derivada no grupo, segundo demonstrou a análise de reconstrução, e embora o estado “medula lignificada” surja três vezes no grupo, esta predomina no clado basal, onde são encontradas as espécies mais robustas, possivelmente se constituindo uma sinapomorfia para este grupo.

A presença de feixes corticais é comum a 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 & SAJEVA, 1992; SOFFIATTI & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2003, 2005; MAUSETH, 2006; SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007; DETTKE & MILANEZE-GUTIERRE, 2008). De acordo com Fahn e Cutler (1992), os feixes corticais se desenvolvem independentemente do sistema vascular primário. Corroborando com Mauseth (2006), os feixes corticais observados são colaterais, e possuem elementos condutores de floema e xilema secundários. Na grande 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. Apenas em *R. crispata* e *R. crispimarginata* os feixes se dispõem na região central das alas formando uma linha, orientados em várias direções, se constituindo em um caráter de diagnóstico para estas espécies, que são muito semelhantes entre si.

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

Calvente *et al.* (2011b) observaram que a forma do caule ancestral é a cilíndrica, encontrada nos grupos externos e nos cladogramas basais dentro de *Rhipsalis*, e que as formas aladas divergiram mais tarde. Os autores atribuem o surgimento das alas como consequência destas espécies habitarem regiões menos secas e mais sombreadas, e investirem mais na captação da luz, embora alas ocorram também em espécies mais expostas à radiação solar. No presente trabalho, a análise de reconstrução revelou que a forma do cilindro vascular cilíndrica é o estado ancestral, a qual predomina no grupo como um todo. Houve apenas uma evolução da forma oval, para o grupo das espécies aladas, com uma reversão em *R. micrantha*. Possivelmente esta característica pode ser uma potencial sinapomorfia para este grupo. Dois surgimentos aconteceram para a forma triangular, uma dentro do clado das rupículas, dentro das aladas, com reversão deste estado em *R. olivifera*, uma espécie que pode

ser rupícola ou epífita, corroborando com a hipótese de que a ocorrência de cilindro vascular triangular de alguma maneira favorece as espécies que ocorrem em condições mais xéricas, talvez otimizando a distribuição dos recursos (nutrientes e água).

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 é semelhante ao que é 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 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 muito adaptado e especializado 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.

Em Cactaceae, segundo Mauseth (2006), o parênquima axial do tipo paratraqueal escasso é a condição mais comum, como extensivamente reportado na literatura para a família (GIBSON, 1973; 1977; 1978; GIBSON & HORAK 1978; MAUSETH, 1989; 1993, 1996, TERRAZAS & ARIAS, 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2005; SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007). Todas as espécies deste estudo apresentaram esta característica, mas em algumas foi observado parênquima paratraqueal do tipo vasicêntrico escasso também, como constatou Soffiatti e Angyalossy-Alfonso (2003) em uma espécies de *Arrojadoa* e *Stephanocereus*. Carlquist (2001) afirma que há uma tendência da menor quantidade de parênquima axial estar associada a uma maior quantidade de fibras septadas, que substituiriam o parênquima axial na suas função de armazenamento, como aqui observado, sendo uma ocorrência comum para as espécies lenhosas da família como um todo (GIBSON, 1973; 1977; 1978; GIBSON & HORAK 1978; MAUSETH, 1989, 1993, 1996; TERRAZAS & ARIAS, 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2005; SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007).

Observando-se a reconstrução da evolução deste caráter, foi demonstrado que o estado

ancestral (parênquima axial escasso) é o que predomina em todo o grupo, ocorrendo a múltipla evolução para parênquima axial vasicêntrico escasso e escasso. De acordo com a literatura, a função de prevenção da cavitação pode ser exercida pela presença de células parenquimáticas que circundam totalmente os elementos de vaso (MAUSETH & PLEMONS-RODRIGUEZ, 1997; CARLQUIST, 2001). No presente estudo, há uma tendência em direção à ocorrência de parênquima axial vasicêntrico escasso e escasso nos clados mais derivados.

Uma situação peculiar documentada em vários grupos de cactos é a ocorrência de parênquima não lignificado no xilema secundário (BAILEY, 1962, 1963a, b, c, d, 1964; GIBSON, 1973, 1977, MAUSETH E PLEMONS 1995, MAUSETH E PLEMONS-RODRIGUEZ, 1997, 1998; MAUSETH, 2006; YOSHIKAWA *et al.*, 2004; SOFFIATTI & ANGYALOSSY-ALFONSO, 2005; SOFFIATTI & ANGYALOSSY, 2007, 2009). Tal situação também é reportada para outras suculentas, como Crassulaceae (Metcalf & Chalk, 1950), Caryophyllaceae (CARLQUIST, 1995), Hectorelanceae e Portulacaceae (CARLQUIST, 1998). Em Soffiatti e Angyalossy (2009), no estudo de três gêneros de cactos colunares pertencentes à tribo Cereeae, as autoras observam que há uma tendência nesta tribo em direção à maior parenquimatização do xilema secundário, onde este se torna progressivamente mais adaptado à condição de tecido também armazenador nos clados mais derivados.

Os caules das espécies estudadas é geralmente delgado, e não passaram de 12 mm de diâmetro. Na reconstrução da evolução do estado ancestral foi utilizada esta característica, e a análise indicou que o estado ancestral (diâmetro do caule de 3 a 4,9 mm) está presente nos clados basais de *Rhipsalis*. O diâmetro do caule de 5 a 7,9 mm surge nos clados mais derivados, sendo que o diâmetro maior (de 8 a 11 mm) surge duas vezes, e nota-se uma convergência deste estado nos clados que representam as espécies rupícolas, ou epífitas que ocorrem em condições de muito sol (*R. grandiflora*), indicando que a maior robustez, e conseqüentemente maior quantidade de tecidos armazenadores de água e caules com maior suporte (xilema secundário), pode ser relacionada a uma condição mais xéricas. Em *R. oblonga* ocorreu uma reversão, o que pode estar relacionado à sua ocorrência em sub-bosques, não havendo a necessidade de investimento em sustentação e armazenamento de água.

Segundo Calvente *et al.* (2011b), a evolução do hábito epifítico ocorreu cedo na história evolutiva de *Rhipsalis*, a partir de ancestrais epífitos. O desenvolvimento de caules mais leves e delgados e o surgimento de caules aplanados em forma de folha, incrementando a função fotossintética (MAUSETH *et al.*, 2002; CALVENTE *et al.*, 2011b) são algumas características observadas no grupo que foram adquiridas ao longo da evolução para o epifitismo no grupo. Autores também hipotetizam a aquisição de outras características na transição para o epifitismo, como a formação de raízes adventícias, caules com menor

quantidade de medula e costelas menores ou ausentes, diminuindo a capacidade de armazenamento de água, perda da hipoderme colenquimática, cilindro vascular menos desenvolvido, reduzindo o investimento em tecidos de sustentação, e redução dos espinhos (WALLACE & GIBSON, 2002). Alguns dos resultados aqui obtidos corroboram estas observações, entretanto, também se pode afirmar que estas espécies aumentaram o investimento no armazenamento de água, como também sugerido por Calvente *et al.* (2011b), evidenciado pela presença de estruturas de mucilagem e pelo parênquima não lignificado que ocorre no xilema secundário de todo grupo. Além disso, embora tenha acontecido a perda das costelas, e da hipoderme colenquimática, as espécies adquiriram esclerênquima no córtex, que certamente desempenha um papel na sustentação do caule, aliado ao xilema secundário bem desenvolvido, mesmo com a presença de caules delgados.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo demonstrou que *Rhipsalis* e os grupos externos analisados, *Hattoria salicornioides* e *Lepismium lumbricoides* compartilham características comuns encontradas em espécies de cactos epífitos e não epífitos, como: cutícula espessa, estômatos localizados em depressões da epiderme, presença de hipoderme, parênquima aquífero e estruturas secretoras de mucilagem, xilema secundário adaptado à condição de déficit hídrico, sendo estes atributos relacionados aos ambientes xéricos. Embora grande parte destas espécies ocorra em florestas tropicais, o hábito epífito também representa uma condição onde a água é um fator limitante severo, e este conjunto de características xéricas pode ter favorecido estas espécies na ocupação deste nicho a partir do conjunto de características presentes na família como um todo, e conservadas dentro desta linhagem.

Nas reconstruções dos estados ancestrais, se notou que a maioria das características analisadas apresenta mais de uma evolução no grupo. Características como a forma do cilindro central, presença de esclerênquima, e localização das estruturas secretoras de mucilagem se apresentaram como caracteres potencialmente informativos para os estudos filogenéticos do gênero, podendo representar sinapomorfias para alguns clados. Várias características indicam uma maior especialização das linhagens mais derivadas, em direção a um maior armazenamento de água (células de mucilagem no córtex e medula) e condução de água mais eficiente no xilema secundário (parênquima axial vasicêntrico escasso e escasso).

As análises de reconstrução também revelaram que a presença de medula com células lignificadas, parênquima axial escasso, a forma do cilindro central cilíndrica e o diâmetro do

caule moderadamente espesso (estado de caráter B) são estados ancestrais, que se mantiveram nos clados mais basais, provavelmente indicando simplesiomorfias.

Existem pelo menos três linhagens rupícolas no gênero, e observa-se que estas desenvolveram estratégias diferentes para ocupar este ambiente, mas compartilham da presença um caule mais robusto, e de um maior investimento na formação de esclerênquima, seja no córtex ou na medula.

Alguns caracteres anatômicos se mostraram informativos como de diagnóstico para separação de espécies muito semelhantes morfologicamente. O número de camadas de hipoderme, presença de estrutura secretora de mucilagem no córtex e quantidade de parênquima não lignificado diferenciaram *R. cereuscula* de *R. clavata*; a forma das células epidérmicas, a ocorrência de esclereides, tipo de tecido na medula, a quantidade de parênquima não lignificado e a esclerificação do raio diferenciaram *R. floccosa* e *R. puniceodiscus*; a forma das células epidérmicas, o número de camadas de hipoderme, a quantidade de parênquima não lignificado e a esclerificação do raio diferenciaram *R. crispata* e *R. crispimarginata*.

Ao mesmo tempo em que as espécies estudadas mostraram uma certa semelhança com relação às características analisadas, observou-se uma grande variação das mesmas dentro do gênero, e as análises de reconstrução do estado ancestral para algumas características sugere a ocorrência de muitas homoplasias. Esta variação encontrada pode ser atribuída à alta plasticidade fenotípica, dado que se trata de um grupo sujeito a grandes variações ambientais devido ao hábito epífito.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSON, E. F. A revision of the genus *Thelocactus* B. & R. (Cactaceae). **Bradleya**, v. 5, n. 49-76, 1987.

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

BAILEY, I. W. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. VI. The xylem of *Pereskia saccharosa* and *Pereskia aculeata*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 43, p. 376-383, 1962.

BAILEY, I. W. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. VII. The xylem of *Pereskias* from Peru and Bolivia. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 44, p. 127-137, 1963a.

BAILEY, I. W. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. VIII. The xylem of *pereskias* from Southern Mexico and Central America. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 44, p. 211-221, 1963b.

BAILEY, I. W. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. IX. The xylem of *Pereskia grandifolia* and *Pereskia bleo*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 44, p. 222-231, 1963c.

BAILEY, I. W. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. X. The xylem of *Pereskia colombiana*, *Pereskia guamacho*, *Pereskia cubensis* and *Pereskia portulacifolia*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 44, p. 390-401, 1963d.

BAILEY, I. W. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. XI. The xylem of *Pereskiosis* and *Quabentia*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 45, p. 140-157, 1964.

BARTHLOTT, W. Biogeography and evolution in Neo and Paleotropical Rhipsalinae (Cactaceae). Dispersal and Distribution: An International Symposium, **Sonderbande des Naturwissenschaftlichen Vereins**, n. 7, p. 241-248, 1983.

BARTHLOTT, W.; POREMBSKI, S. Ecology and morphology of *Blossfeldia liliputana* (Cactaceae): a poikilohydric and almost astomate succulent. **Botanica Acta**, n. 109, p. 161-166, 1996.

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

BOEGER, M. R. T.; SOFFIATTI, P.; SOUTO, M. A. G.; BUDCHEN, M.; BAGATINI, K. P.; DALFORNO, M. Functional morphology of two *Lepismium* species (Rhipsalideae, Cactaceae). **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 81, p. 393-400, 2010.

BOKE, N. H. Endomorphic, ectomorphic characters in *Pelecyphora*, *Encephalocarpus*. **American Journal of Botany**, v. 46, p. 197-209, 1959.

CALVENTE, A.; ANDREATA, R. H. P.; VIEIRA, R. C. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. **Plant Systematic and Evolution**, v. 276, p. 1-7, 2008.

CALVENTE, A. **Filogenia molecular, evolução e sistemática de *Rhipsalis* (Cactaceae)**. 185 f. Tese (Doutorado em Botânica) - Departamento de Botânica, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.

CALVENTE, A.; ZAPPI, D. C.; FOREST, F.; LOHMANN, L. G. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hatiora*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 58, p. 456-468, 2011a.

CALVENTE, A.; ZAPPI, D. C.; FOREST, F.; LOHMANN, L. G. Molecular Phylogeny, Evolution, and Biogeography of South American Epiphytic Cacti. **International Journal of Plant Sciences**, v. 172, n. 7, p. 902-014, 2011b.

CARLQUIST, S. Wood anatomy of Caryophyllaceae: ecological, habital, systematic, and phylogenetic implications. **Aliso**, v. 14, p. 1-17, 1995.

CARLQUIST, S. Wood anatomy of Portulacaceae and Hectorellaceae: ecological, habital, and systematic implications. **Aliso**, v. 16, p. 137-153, 1998.

CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of Dicotyledon Wood**. 2. ed. Berlin: Springer Verlag, 2001.

CASSIMIRO, R. C. L.; MELO-DE-PINNA, G. F. A. Morpho-anatomical variations during stem development in some epiphytic Cactaceae. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 138, n. 1, p. 16-25, 2011.

DARLING, M. S. Epidermis and hypodermis of the *Saguaro cactus* (*Cereus giganteus*): anatomy and spectral properties. **American Journal of Botany**, v. 76, p. 1698-1706, 1989.

DETTKE, G. A.; MILANEZE-GUTIERRE, M. A. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamília Cactoideae. **Hoehnea**, v. 35, n. 4, p. 583-595, 2008.

DOMÍNGUEZ, E.; HEREDITA, A.; SERRANO, J. M.; LAGUNA, L.; REINA, J. J.; CASADO, C. G. La cutícula vegetal: estructura y funciones. **Ecologia**, v. 12, p. 293-305, 1998.

EDWARDS, E. J.; NYFFELER, R.; DONOGHUE, M. J. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. **American Journal of Botany**, v. 92, p. 1177-1188, 2005.

EGGLI, U. R. S. Stomatal types of Cactaceae. **Plant Systematic and Evolution**, v. 146, p.197-214, 1984.

EGGLI, U. R. S. Synopsis of Cactaceae of Mato Grosso, Brazil. **Haseltonia** 9, p. 146-166, 2002.

FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, v. 57, p. 631-637, 1986.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1992.

FEDER, N.; O'Brien, T. P. Plant microtechnique: some principles new methods. **American Journal of Botany**, v. 55, p. 123-142, 1968.

FRANCESCHI, V. R.; HORNER JUNIOR, H. T. Calcium oxalate crystals in plants. **Botanical Review**, v. 46, p. 361-427, 1980.

FRANKLIN, G.L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, v. 155, n. 3924, p. 51, 1945.

GARCIA, S. L. F. P. **Morfologia funcional de duas espécies epífitas de Cactaceae**. 40 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Departamento de Botânica. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.

GIBSON, A. C. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). **Biotropica**, v. 5, n. 1, p. 29-65, 1973.

GIBSON, A. C. Wood anatomy of Opuntias with cylindrical to globular stems. **Botanical Gazette**, v. 138, p. 334-351, 1977.

GIBSON, A. C. Dimorphism of secondary xylem in two species of cacti. **Flora**, v. 167, p. 403-408, 1978.

GIBSON, A. C.; HORAK, K. E. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar Cacti. **Annals of Missouri Botanical Garden**, v. 65, n. 4, p. 999-1057, 1978.

GIBSON, A. C.; NOBEL, P. S. **The Cactus primer**. Harvard Cambridge: University Press, 1986.

GREGORY, M.; BAAS, P. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells. **Israel Journal of Botany**, v. 34, p. 167-186, 1989.

GIOVANONI, S. S. **Plasticidade Fenotípica e Variabilidade Genética de *Rhipsalis dissimilis* f. *epiphyllanthoides* (Cactaceae)**. Trabalho de Graduação (Bacharelado em Biologia) – Setor de Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2012.

HELBSING, S.; RIEDERER, M.; ZOTZ, G. Cuticles of vascular epiphytes: efficient barriers for water loss after stomatal closure? **Annals of Botany**, v. 86, p. 765-769, 2000.

HERRERA-CÁRDENAS, R.; TERRAZAS, T.; LOZA-CORNEJO, S. Anatomía comparada del tallo y de la raíz de las especies del género *Neoevansia* Marshall (Cactaceae). **Boletín de la Sociedad Botánica de México**, v. 67, p. 7-15, 2000.

HUNT, D.; TAYLOR, N.; CHARLES, G. **The new cactus lexicon**. Milborne Port: dh books, 2006.

JOHASEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw Hill Book, 1940.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F. **Plant Systematics: A Phylogenetic Approach**. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 1999.

KOROTKOVA, N.; BORSCH, T.; QUANDT, D.; TAYLOR, N. P.; MÜLLER, K. F.;

Wilhelm BARTHLOTT, W. 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**, v. 98, n. 9, p. 1549-1572, 2011.

LOZA-CORNEJO, S; TERRAZAS, T. Epidermal and hypodermal characteristics in Northican Cactoideae (Cactaceae). **Journal of Plant Research**, v. 116, p. 27-35, 2003.

MAUSETH, J. D. **Plant Anatomy**. California: The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park. 1988.

MAUSETH, J. D. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). **Bradleya**, v. 7, p. 1-12, 1989.

MAUSETH, J. D. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. **Annals of Botany**, v. 72, p. 81-89, 1993.

MAUSETH, J. D. Comparative anatomy of tribes Cereeae and Browningieae (Cactaceae). **Bradleya**, v. 14, p. 66-81, 1996.

MAUSETH, J. D. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. **Annals of Botany**, v. 98, p. 901-926, 2006.

MAUSETH, J. D.; KIESLING, R. Comparative anatomy of *Neoraimondia roseiflora* and *Neocardenasia herzogiana* (Cactaceae). **Haseltonia**, v. 5, p. 37-50, 1997.

MAUSETH, J. D.; KIESLING, R.; OSTOLAZA, C. **A cactus odyssey: journeys in the wilds of Bolivia, Peru, and Argentina**. Portland: Timber Press, 2002.

MAUSETH, J. D.; PLEMONS-RODRIGUEZ, B. J. Developmentally variable, polymorphic woods in Cacti. **American Journal of Botany**, v. 82, n. 10, p. 1199-1205, 1995.

MAUSETH, J. D.; PLEMONS-RODRIGUEZ, B. J. Presence of paratracheal water storage tissue does not alter vessel characters in cactus wood. **American Journal of Botany**, v. 82, p. 1199-1205, 1997.

MAUSETH, J. D.; PLEMONS-RODRIGUEZ, B. J. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 2, p. 209-218, 1998.

MAUSETH, J.; ROSS, R. Systematic anatomy of the primitive cereoid cactus *Leptocereus quadricostatus*. **Bradleya**, v. 6, p. 49-64, 1988.

MAUSETH, J. D.; SAJEVA, M. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. **Annals of Botany**, v. 70, p. 317-324, 1992.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, 1950.

MORRIS, M. W., STERN, W.L.; JUDD, W. S. Vegetative anatomy and systematic of subtribe *Dendrobiinae* (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 120, p. 89-114, 1996.

- NYFFELER, R.; EGGLI, U.; LEUENBERGER, B. E. Noteworthy idioblastic sclereids in the stems of *Eulychnia* (Cactaceae). **American Journal of Botany**, v. 84, n. 9, p. 1192-1197, 1997.
- NYFFELER, R. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. **American Journal of Botany**, v. 89, p. 312-326, 2002.
- PAIVA, E. A. S.; MACHADO, S. R. 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**, v. 48, p. 147-153, 2005.
- PAULA, C. C.; RIBEIRO, O. B. C. **Cultivo prático de cactáceas**. Viçosa: UFV, 2004.
- RICHTER, H. G. Differential staining of oil and mucilage in idioblasts of Lauraceae. **IAWA Bull**, v. 4, p. 76, 1977.
- SCHUMANN, K. M. Gesamtbeschreibung der Kakteen (Monographia Cactacearum). Berlin: Neumann, 1899.
- SILVA, D. C.; ALVES, J. L. H. Anatomia dos órgãos vegetativos de seis espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley (Cactaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 18, p. 53-60, 1999.
- SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Stem anatomy of *Cipocereus* Ritter (Cactaceae). **Bradleya**, v. 21, p. 39-48, 2003.
- SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Wood anatomy in *Cipocereus* Ritter (Cactaceae). **IAWA Journal**. v. 26, n.3, p. 299-308, 2005.
- SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY, V. Anatomy of Brazilian Cereeae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): Stem of *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. **Acta botanica Brasilica**, v. 21, n. 4, p. 813-822, 2007.
- SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY, V. Increased water storage capacity in cactus wood: a study in the tribe Cereeae (Cactoideae, Cactaceae). **Haseltonia**, v.15, p. 1-6. 2009.
- STATSOFT, INC. **STATISTICA (data analysis software system), version 8.0**. 2007. www.statsoft.com
- TAYLOR, N. P. Cactaceae. In: Oldfield, S. **Cactus and Succulent Plants – Status Survey and Conservation Action Plan**. Gland, Switzerland and Cambridge: IUCN/SSC Cactus and Succulent Specialist Group, 1997. p. 17-23.
- TERRAZAS, T.; ARIAS, S. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. **Botanical Review**, v. 68, n. 4, p. 444-473, 2003.
- TERRAZAS, T.; MAUSETH, J. D. Shoot anatomy and morphology. In: Nobel, P. S. **Cacti: biology and uses**. Berkley: University of California Press, 2002. p. 23–40.
- UPADHYAYA, M. K.; FURNESS, N. H. Influence of light intensity, water stress on leaf surface characteristics of *Cynoglossum officinale*, *Centaurea* spp., *Tragopogon* spp. Canadian

Journal of Botany, v. 72, p. 1379-1386, 1994.

WALLACE, R. S.; GIBSON, A. C. Evolution and Systematics. In Nobel, P. S. **Cacti: biology and uses**, Berkeley, Los Angeles and London: University of California Press,. 2002. p. 1-21.

YOSHIKAWA, R. C. S.; SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY, V. Anatomy of stem and root of *Melocactus bahiensis* and *M. concinnus* (Cactaceae, Subfamily Cactoideae, Tribe Cereeae). **Revista de Biologia Neotropical**, v. 1-2 :, p. 11-22, 2004.