

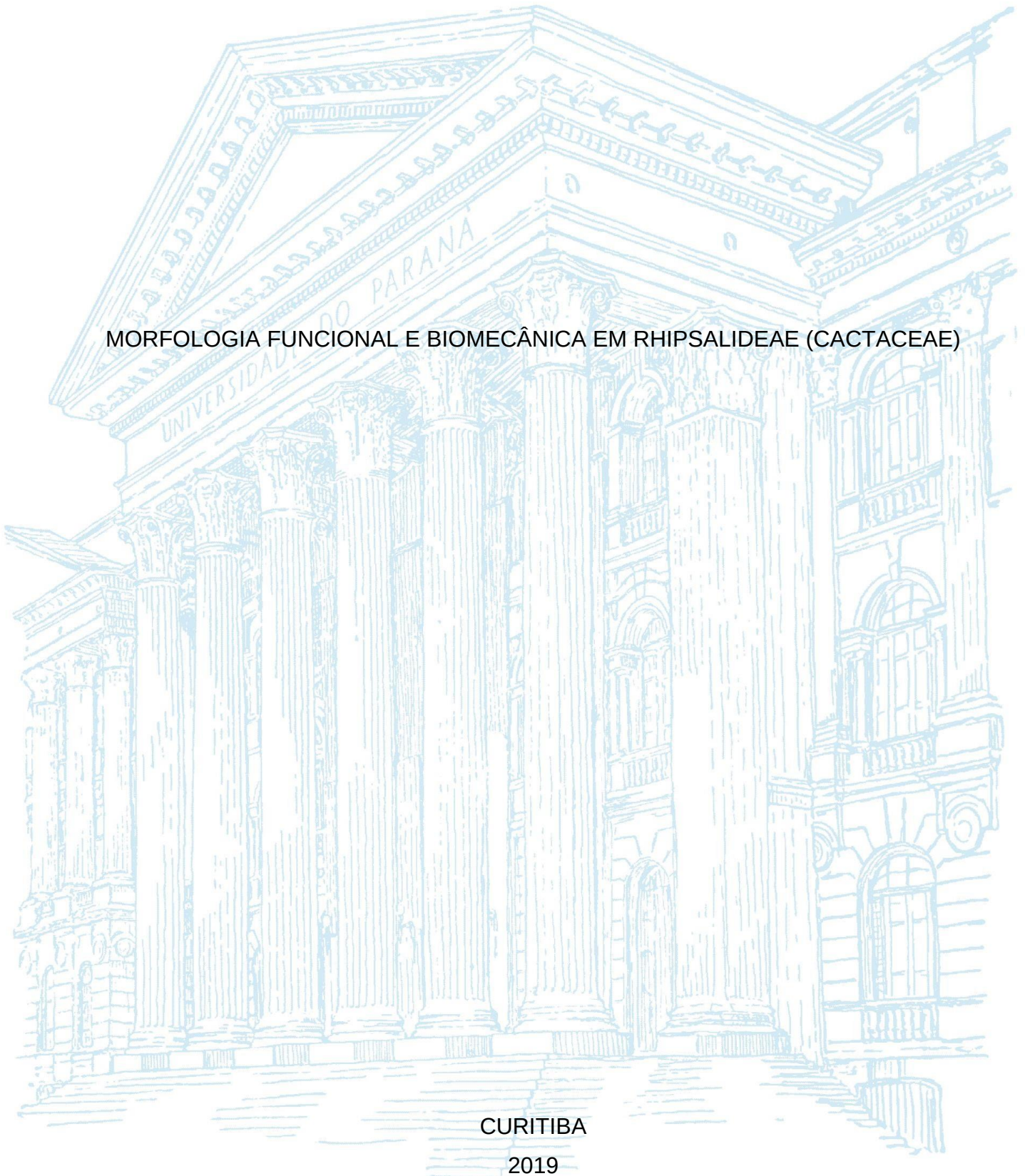
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MATEUS BERALDO PAULICO

MORFOLOGIA FUNCIONAL E BIOMECÂNICA EM RHIPSALIDEAE (CACTACEAE)

CURITIBA

2019



MATEUS BERALDO PAULICO

MORFOLOGIA FUNCIONAL E BIOMECÂNICA EM RHIPSALIDEAE (CACTACEAE).

Monografia apresentada ao curso de Graduação em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Dra. Patrícia Soffiatti

CURITIBA

2019

Dedico este trabalho a sala 454, a mata viva, e ao departamento de botânica, que foram minha casa durante os anos da graduação.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos amigos, professores e colegas que conheci durante a graduação.

Agradeço em especial a Família Hanumis, que tanto participam em minha jornada nessa vida.

Agradeço aos queridos irmãos Serrato, Luquinhas e Biel, ao Schier, André e Nick.

Agradeço a minha parceira de quatro patas, Raposa.

Agradeço ao ponto -25.454426, -49.231745, que me proporcionou tantas histórias.

“Se mais pessoas valorizassem o lar acima do ouro, o mundo seria um lugar melhor.” — Thorin II, Escudo de Carvalho (O Hobbit, 1937)

RESUMO

Rhipsalis e *Lepismium* são gêneros pertencentes à tribo Rhipsalideae (Cactaceae), que compreende, em sua maioria espécies epífitas. Caule cilíndrico é a condição plesiomórfica para a tribo, mas há uma ampla variedade de tipos de caules observada entre seus representantes, como aplanados, triangulares e irregulares. O objetivo deste estudo foi verificar se a morfologia do caule na tribo se reflete em arquiteturas mecânicas semelhantes. Para tanto, utilizamos as espécies de *Rhipsalis floccosa* e *Lepismium lumbricoides*, facilmente confundidas entre si e muito abundantes no Sul do Brasil. Foram coletados e mensurados de 10 a 20 indivíduos de cada espécie, calculando-se os parâmetros mecânicos: rigidez à flexão (EI) e o módulo de Young (E) utilizando-se testes de flexão de 3 pontos em uma máquina de testes universal. Um terceiro parâmetro, o segundo momento de área (I), foi calculado a partir dos diâmetros das amostras coletadas. Após os testes mecânicos, as amostras foram preparadas e seccionadas para caracterização anatômica seguindo as técnicas usuais utilizadas em anatomia vegetal. *R. floccosa* apresentou os maiores valores para o módulo de Young, indicando que a espécie possui uma constituição mais robusta do que *L. lumbricoides*, bem como os maiores valores para a rigidez à flexão. *R. floccosa* possui diâmetros maiores, que influenciam diretamente neste parâmetro. Os testes estatísticos realizados em plataforma R demonstraram que, embora ambas as espécies apresentem morfologias caulinares muito semelhantes (caules cilíndricos), as arquiteturas mecânicas são distintas: *L. lumbricoides* é semi auto-suportante, onde o módulo de Young se mantém com valores semelhantes desde a base até o ápice, enquanto *R. floccosa* é auto-suportante, com valores para o módulo progressivamente menores da base ao ápice. *L. lumbricoides* possui um hábito reptante na natureza, crescendo ao longo dos caules dos forófitos, e eventualmente tornando-se pendente, enquanto que *R. floccosa* é ereta nos estágios iniciais e depois torna-se pendente. Anatomicamente, *R. floccosa* apresenta uma maior quantidade de tecidos mecânicos nas regiões caulinares mais maduras, enquanto que *L. lumbricoides* mostra uma constituição mais uniforme ao longo dos estágios de desenvolvimento. Foram calculadas as proporções de tecidos que influenciam no segundo momento de área (I), onde o córtex desempenha um papel fundamental no suporte de ambas as espécies, com contribuições de 79% e 78% ao segundo momento de área, para *L. lumbricoides* e *R. floccosa*, respectivamente. Isso significa que o esqueleto hidrostático, constituído por parênquima clorofiliano e aquífero, é mais importante na organização estrutural e mecânica destas espécies, do que os próprios tecidos mecânicos, representados pela hipoderme e cilindro lenhoso.

Palavras-chave: Biomecânica; Cactaceae; Mata Atlântica; Anatomia ecológica.

ABSTRACT

Rhipsalis and *Lepismium* are genera belonging to the Rhipsalideae (Cactaceae) tribe, which comprises mostly epiphyte species. Cylindrical stems are the plesiomorphic condition for the tribe, but there is a wide variety of stem types observed among their representatives, such as flattened, triangular, and irregular. The objective of this study was to verify if the stem morphology in the tribe is reflected in similar mechanical architectures. For this, we used the species of *Rhipsalis floccosa* and *Lepismium lumbricoides*, easily confused with each other and very abundant in southern Brazil. From 10 to 20 individuals of each species were collected and measured by calculating the mechanical parameters: flexural stiffness (EI) and Young's modulus (E) using 3-point bending tests in a universal testing machine. A third parameter, the second area moment (I), was calculated from the diameters of the collected samples. After the mechanical tests, the samples were prepared and sectioned for anatomical characterization following the usual techniques used in plant anatomy. *R. floccosa* presented the highest values for Young's modulus, indicating that the species has a more robust constitution than *L. lumbricoides*, as well as the highest values for flexural stiffness. *R. floccosa* has larger diameters, which directly influence this parameter. Statistical tests performed on the R platform demonstrated that although both species have very similar stem morphologies (cylindrical stems), the mechanical architectures are distinct: *L. lumbricoides* is semi self-supporting, where Young's modulus remains at similar values from the base to the apex, while *R. floccosa* is self-supporting, with modulus values progressively lower from the base to the apex. *L. lumbricoides* has a reptant habit in nature, growing along the stem of the phorophytes, and eventually becoming pendent, while *R. floccosa* is erect in the early stages and later becomes pendent. Anatomically, *R. floccosa* presents a greater amount of mechanical tissues in the more mature stem regions, while *L. lumbricoides* shows a more uniform constitution throughout the developmental stages. The proportions of tissues influencing the second area moment (I) were calculated, where the cortex plays a key role in supporting both species, with 78.97% and 77.92% of the total value of the second area moment, for *L. lumbricoides* and *R. floccosa*, respectively. This means that the hydrostatic skeleton, consisting of chlorophyll and aquifer parenchyma, is more important in the structural and mechanical organization of these species than the mechanical tissues themselves, represented by the hypodermis and woody cylinder.

Keywords: Atlantic Forest; Biomechanics; Cactaceae; Ecological anatomy.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	16
2.	REVISÃO DE LITERATURA.....	18
3.	MATERIAL E MÉTODOS.....	20
4.	RESULTADOS	22
5.	DISCUSSÃO	30
6.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	33
7.	REFERÊNCIAS	33

1. INTRODUÇÃO

A família Cactaceae apresenta distribuição neotropical, sendo 10% de seus representantes compostos por plantas epífitas, que ocorrem em regiões úmidas, pertencentes à subfamília Cactoideae, às tribos Hylocereeae e Rhipsalideae (Dettke, 2008). O epifitismo, em geral, é uma condição limitante em relação aos recursos necessários para o desenvolvimento das plantas, como recursos hídricos e nutricionais (Boeger et al. 2010), o que deve ter favorecido o surgimento de linhagens epífitas dentro de um grupo predominantemente adaptado à condição xérica como Cactaceae (Garcia et al. 2014).

As espécies pertencentes à Rhipsalideae, nos quatro gêneros que a compõem (*Hatiora*, *Lepismium*, *Rhipsalis* e *Schlumbergera*), apresentam as características xeromórficas típicas de Cactaceae, como suculência, caules fotossintéticos, ausência de folhas (modificadas em espinhos), presença de cutícula espessa, hipoderme colenquimática, parênquima com células de mucilagem e células aquíferas, comuns à família (Garcia et al. 2014). Entretanto em resposta à ocorrência em regiões de Florestas tropicais, algumas destas características sofreram modificações, como a redução das costelas, espinhos e suculência (Calvente et al. 2011a).

Rhipsalis é o maior gênero dentro de Rhipsalideae, dividido em três subgêneros: *Calamorrhypsalis*, *Erythrorhipsalis*, e *Rhipsalis*. As espécies apresentam uma grande diversidade na sua morfologia caular (Calvente et al. 2011 a, b, Silva et al. 2012), onde destacam-se a ocorrência de caules cilíndricos, alados e achatados, com inúmeras variações nos tipos de ramificação, segmentação e tamanho dos segmentos. Os estudos de Calvente et al. (2011 a, b) acerca da evolução do gênero indicam que a forma cilíndrica é a condição ancestral para o grupo. Além disso, em *Rhipsalis* observam-se algumas espécies que apresentam hábito epífito e rupícola, o que também reflete em mudanças nas características morfológicas dos caules (Calvente et al. 2011 a, b).

O gênero *Lepismium* apresenta quatro espécies, sendo essas *L. lumbricoides*, *L. cruciforme*, *L. warmingianum* e *L. houlletianum*. O gênero é comumente epífito, podendo apresentar espécies rupícolas. (Bauer & Waechter, 2006. A espécie *L. lumbricoides* apresenta caule cilíndrico, facilmente confundido com *Rhipsalis*, enquanto que as demais espécies do gênero apresentam, em geral, caules

aplanados, podendo ser a sua base cilíndrica (Bauer & Waechter, 2005). *Lepismium* é considerado o grupo irmão de *Rhipsalis* (Calvente et al. 2011a, b)

Nos estudos envolvendo a biomecânica de plantas, se objetiva compreender, através da análise de parâmetros de mecânica, o funcionamento de sistemas biológicos complexos, possibilitando o melhor entendimento da morfologia funcional e o desenvolvimento das diversas formas de crescimento nos variados grupos (Moullia, 2013). Torna-se possível entender funções que não são necessariamente visíveis, compreendendo o comportamento das espécies utilizando-se as propriedades materiais e geométricas dos órgãos, sendo que essas se modificam de acordo com a história evolutiva, condições do ambiente e do desenvolvimento (Herrel et. al 2006). Através de testes mecânicos, certas características como flexibilidade e rigidez dos órgãos e tecidos podem ser mensuradas, sendo possível quantificar as diferenças nas distintas fases do desenvolvimento da planta e entre formas de crescimento distintas (Rowe & Speck, 2005). Com isso, é possível estabelecer relações entre as características anatômicas dos órgãos (estrutura) e como essas influenciam nas propriedades mecânicas, permitindo compreender como essas variações e adaptações ocorreram ao longo da evolução dos grupos, e como a forma está relacionada à função desempenhada pelos órgãos (Rowe & Speck, 2005).

Cactaceae é uma linhagem predominantemente terrícola, composta por espécies eretas e auto-suportantes, típicas de ambientes xéricos. Neste contexto a tribo Rhipsalideae se destaca com a maioria das espécies epífitas, tipicamente encontradas na Mata Atlântica e formações associadas. Deste modo, o grupo constitui-se em um excelente modelo de estudo para a investigação da arquitetura mecânica de seus representantes, que pode revelar aspectos dessa transição do ambiente terrícola para o epífita em Cactaceae, além de possibilitar o entendimento de como a estrutura anatômica influencia na forma do caule. Para tanto, duas espécies, *Rhipsalis floccosa* Salm-Dyck ex Pfeiff e *Lepismium lumbricoides* (Lem.) Barthlott., com caules cilíndricos, foram utilizadas para comparação, visando identificar se há uma convergência nas arquiteturas mecânicas decorrente da presença de um mesmo tipo de caule (cilíndrico) e forma de crescimento (epífita) e como os tecidos que caracterizam os caules de cada espécie vão influenciar na biomecânica destes.

2. REVISÃO DE LITERATURA

A família Cactaceae é subdividida em quatro subfamílias, composta por plantas predominantemente suculentas, adaptadas a ambientes xéricos, com grande diversidade de formas e hábitos. Cactoidae é a subfamília com maior diversidade de espécies, hábitos, e formas, sendo subdividida em 9 tribos (Hunt et. al, 2006). Cactaceae apresenta hábito predominantemente terrícola, apresentando 10% de suas espécies com o hábito epífito, esses obrigatoriamente pertencentes a Hylocereeae e Rhipsalidae. A tribo Rhipsalidae é bem representada na flora brasileira, com seu centro de diversidade na região Sul e Sudeste do país, nas formações de Floresta Atlântica (Taylor & Zappi, 2004). Rhipsalidae é composta por quatro gêneros predominantemente epífitos, apresentando suculência reduzida, e formas caulinares variadas (Calvente et. al, 2011).

Rhipsalis é o maior gênero, contendo 37 espécies. Os estudos de Calvente et. al (2011 a, b) demonstram a monofilia do gênero, e a subdivisão em três linhagens, representadas por três subgêneros: *Calamorhipsalis*, *Erythrorhipsalis*, e *Rhipsalis*. Os autores apontam grandes variações e convergências em características morfológicas, dentre estas a forma dos caules. Na evolução dos cactos epífitos, diversas modificações estruturais são evidentes, tais como o desenvolvimento de raízes adventícias, redução no diâmetro caulinar, das costelas, redução ou perda dos espinhos (Mauseth et al. 2006).

O caule cilíndrico é a condição ancestral em *Rhipsalis*, mas há uma grande diversidade de formas e arquiteturas nas espécies, além de estruturais, bem como a ocorrência de espécies que apresentam o hábito terrícola. Garcia et. al (2014) apresentam um estudo morfoanatômico comparativo entre uma espécie de *Rhipsalis* terrícola e uma epífita, verificando diferenças estruturais entre ambos, como a redução significativa de tecidos mecânicos, ausência de costelas, e redução da suculência na espécie epífita, enquanto que a terrícola compartilha algumas características típicas de cactos terrícolas, suculência, presença de costelas, diminuição da razão altura-diâmetro.

As propriedades biomecânicas e a estrutura anatômica associada, envolvendo os vários estágios ontogenéticos do desenvolvimento, podem ser combinados aos estudos de sistemática para entender os processos e padrões associados à evolução das formas de crescimento (Rowe & Speck, 2005). Associada a estudos de morfologia funcional, a biomecânica possibilita quantificar e compreender

o funcionamento das estruturas vegetais. Vários estudos demonstram que as diferentes formas de crescimento observadas nas plantas lenhosas apresentam distintos padrões nas propriedades mecânicas ao longo das fases ontogenéticas (Rowe & Speck, 1996; Rowe & Speck 2005; Isnard et al. 2012).

Nos estudos de biomecânica de plantas se utilizam três parâmetros principais, obtidos a partir de testes de flexão de três pontos (Vincent, 1992). O Módulo de Young (E) é a medida da rigidez de um material, é uma propriedade material intrinsecamente relacionada à estrutura do órgão; a rigidez à flexão mede a resistência de um material quando este é submetido à determinada força, levando-se em consideração a forma geométrica e suas dimensões em seção transversal; o segundo momento de área (I) é uma propriedade geométrica relacionada à seção transversal de um material, relacionada às tensões e deformações que ocorrem ao redor de um eixo neutro, quando submetido à flexão (Vincent, 1992).

Nestes estudos utiliza-se uma terminologia que leva em consideração a arquitetura mecânica de um indivíduo (propriedades mecânicas, estrutura e a forma de crescimento), isto é, o quanto uma forma de crescimento necessita de um suporte para permanecer ereta, onde é possível quantificar e comparar as propriedades mecânicas em cada uma delas. De um modo geral, arbustos e árvores possuem caules auto-suportantes na posição vertical, onde se observa um aumento do Módulo de Young ao longo das fases ontogenéticas, da base ao ápice, das porções mais adultas até as mais jovens (Rowe & Speck, 1996). Plantas denominadas semi auto-suportantes necessitam de um suporte para se apoiarem, apresentando neste caso um Módulo de Young mais ou menos constante ao longo das fases ontogenéticas, pois as propriedades mecânicas não mudam significativamente (Rowe & Speck, 2005). Plantas não auto-suportantes demonstram uma significativa diminuição do Módulo de Young, sendo estes maiores nas fases juvenis e menores nas fases maduras (Rowe & Speck, 2005), típico de lianas e trepadeiras.

A área de estudo da biomecânica envolve parâmetros relacionados às propriedades físicas, utilizando variáveis mecânicas, e propriedades materiais, com análises da geometria e da estrutura dos organismos (Niklas, 1992). Rowe & Speck (2005) realizaram estudos relacionando diferentes formas de crescimento, analisando plantas auto-suportantes e não auto-suportantes, em diversas etapas de desenvolvimento da planta, com o objetivo de verificar as relações evolutivas e ecológicas dessas variações em diversos grupos, além das propriedades mecânicas estruturais presente nos tecidos vegetais. As análises levaram em consideração o contexto ecológico, apontando a capacidade do ambiente de influenciar na estrutura

das plantas, possibilitando a compreensão das etapas adaptativas que capacitaram às plantas na conquista de diversos ambientes.

Speck & Burgert (2011) apontam a capacidade dos estudos de biomecânica na compreensão das formas e arquiteturas das plantas. Estes estudos levam em consideração os tecidos presentes nos órgãos, e a sua organização, e o seu papel no crescimento e no desempenho de variadas funções, tendo em vista a grande diversidade de ambientes onde as espécies ocorrem, e a grande diversidade de formas de crescimento. A maneira como as características variam com o ambiente (plasticidade) e a ontogenia (desenvolvimento) são o foco destes tipos de estudos, seja no nível individual, para o entendimento da biologia funcional da espécie, ou ao nível de população, para compreensão das estratégias utilizadas (Speck et al., 2005).

Existem alguns poucos estudos sobre a biomecânica de espécies de Cactaceae, com enfoque no caule, que desvendam uma estrutura extremamente adaptada à fotossíntese e o armazenamento de água, demonstrando que a presença de um esqueleto hidrostático é condição fundamental para a manutenção da função fotossintética do caule aliado à sua função de suporte das formas de crescimento, especialmente considerando-se as adaptações do grupo a condições xéricas (Molina-Freaner et al. 1998, Niklas et al. 1999, Niklas et al. 2003, Soffiatti & Rowe 2018).

3. MATERIAL E MÉTODOS

Foram investigadas as características biomecânicas e anatômicas em duas espécies de Rhipsalideae com caules cilíndricos, *Rhipsalis floccosa* e *Lepismium lumbricoides*. As espécies foram coletadas e identificadas com base em Soller et. al. (2014). Para as respectivas análises anatômicas e biomecânicas, coletaram-se amostras de caule, da base ao ápice, quando possível, de 20 indivíduos de *R. floccosa* e 11 indivíduos de *L. Lumbricoides*. As coletas foram realizadas com auxílio de tesouras de poda, e então o material foi armazenado em sacos plásticos contendo papel toalha umedecida para melhor preservação do teor de umidade das amostras. Mensurou-se o comprimento total, diâmetro médio horizontal e vertical,

desde as porções basais até apicais, e estas mesmas amostras foram utilizadas para os testes de biomecânica em até dois dias após a realização da coleta.

Os testes biomecânicos foram realizados em segmentos caulinares das amostras coletadas. O tamanho destes foi definido conforme a razão do comprimento-diâmetro dos caules (*span-to-depth*), realizada para cada espécie selecionada, para o estabelecimento do comprimento mínimo a ser utilizado no teste de flexão de três pontos (*three point bending test*) (Rowe & Speck 1996). A partir dos testes, obteve-se o valor para a rigidez à flexão ($EI = \text{Nm}^2$), a partir do qual foi calculado o módulo de Elasticidade ou Módulo de Young ($E = \text{MNm}^{-2}$); o cálculo do Segundo Momento de Área ($I = \text{mm}^4$) foi realizado a partir dos diâmetros verticais e horizontais dos segmentos utilizados nos testes mecânicos.

As amostras foram submetidas ao teste de flexão de três pontos (Rowe & Speck, 1996) em uma máquina de testes universal. O equipamento consiste de uma máquina de testes universal acoplado a um computador com o *software* Aqua, apresentando dois suportes móveis, que possibilitam o controle da distância (L) entre os suportes, mantendo a amostra na posição horizontal para aplicação de uma força na região mediana, que é aplicada progressivamente através do uso de uma célula de força de 50 N. Ao causar a deflexão na amostra com a célula de força, o *software* Aqua registra os valores de força (N) e deflexão (mm) ao longo do teste mecânico, que é realizado dentro do intervalo inicial da curva elástica, sem causar deformação à estrutura. Com os valores obtidos de força (N) e deflexão (mm) foi plotado um gráfico, do qual se obteve o valor do coeficiente da reta, utilizado para o cálculo da rigidez à flexão (EI) e o módulo de Young (E).

O estudo anatômico das amostras foi realizado com amostras da porção mediana dos segmentos dos caules utilizados no teste de flexão de três pontos. Essas amostras foram fixadas em FAA₇₀ (Johansen, 1940) e foram incluídas em historesina (Leica®), de acordo com instruções do fabricante. Os cortes transversais foram realizados em micrótomo de rotação, corados com azul de toluidina 0,05% (Feder & O'brien, 1968) e então montados em lâminas permanentes com Verniz Vitral Incolor 500®. As imagens dos cortes foram obtidas utilizando-se uma câmera digital (Fujifilme J10) acoplada a um microscópio de luz (Quimes), para caracterização anatômica das espécies.

Em complementação às análises mecânicas, análises das imagens obtidas a partir dos cortes transversais das amostras submetidas aos testes foram utilizadas no *software* Optimas Image Analysis Software versão 6.5 (Adept Turnkey). Utilizando-se o traçado das áreas dos tecidos, o programa determina a área de cada um deles e a contribuição de cada um deles ao segundo momento de área (I). Para a análise da contribuição dos tecidos ao segundo momento de área (I), utilizamos as cinco regiões que podem incluir alguns tecidos: a “*skin*”, que é um termo tipicamente utilizado para Cactaceae, que inclui a cutícula, epiderme e camadas de hipoderme colenquimática subjacentes (Gibson & Nobel, 1986); esclerênquima (quando presente); córtex, que inclui todos os tecidos externos ao cilindro lenhoso; cilindro lenhoso e medula.

Para comparação entre as espécies utilizou-se o teste Levene, para testar a homogeneidade das variâncias, seguido pelo teste de Wilcoxon-Mann-Whitney. Para comparação entre os estágios ontogenéticos dos caules dentro de cada espécie utilizou-se o teste Kruskal Wallis, seguindo do teste de Mann-Whitney. Os testes foram realizados com o pacote *car* da plataforma R e as funções presentes nessa.

4. RESULTADOS

1) ANATOMIA

Epiderme: unisseriada, composta por células epidérmicas com formatos variados em corte transversal em *R. Floccosa*, e por células quadradas em *L. Lumbricoides*; coberta por cutícula espessa; estômatos situados no mesmo nível das células epidérmicas.

Córtex: hipoderme constituída por uma (*L. lumbricoides*) e duas camadas (*R. floccosa*) de células colenquimáticas. Abaixo da hipoderme, as espécies apresentaram várias camadas de células parenquimáticas isodiamétricas, com cloroplastos na região mais externa do córtex. *L. lumbricoides* apresenta calotas de fibras regularmente espaçadas formando um anel na porção mais externa do córtex. Esclereídes solitárias foram observadas dispersas aleatoriamente no córtex em *R. Floccosa*. Células secretoras de mucilagem, drusas e feixes corticais estão presentes.

Medula: composta por células parenquimáticas em *L. lumbricoides* e por células parenquimáticas e com paredes secundárias lignificadas em *R. Floccosa*.

Sistema vascular: cilindro central contínuo, com fibras e esclereídes agrupadas formando um anel contínuo ou descontínuo ao redor do cilindro vascular; o floema primário apresenta-se colapsado e o secundário constituído por elementos de tubo crivado com uma a várias células companheiras, placas crivadas simples, parênquima axial. Xilema secundário composto predominantemente por elementos de vaso solitários, com porosidade difusa; placa de perfuração simples; parênquima axial escasso em *R. floccosa* e também vasicêntrico em *L. Lumbricoides*.

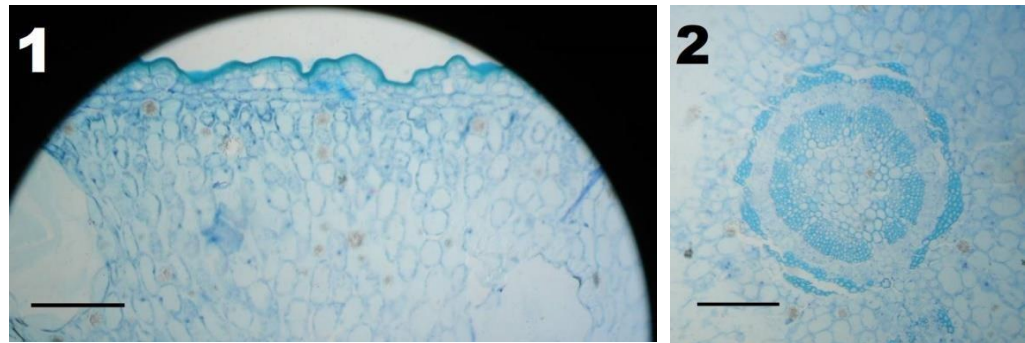


Figura 1-2. *Rhipsalis floccosa*. Cortes transversais da porção basal do caule. 1. Vista geral mostrando epiderme e córtex. Barra de escala = 250 μm . 2. Cilindro vascular. Barra de escala = 250 μm .

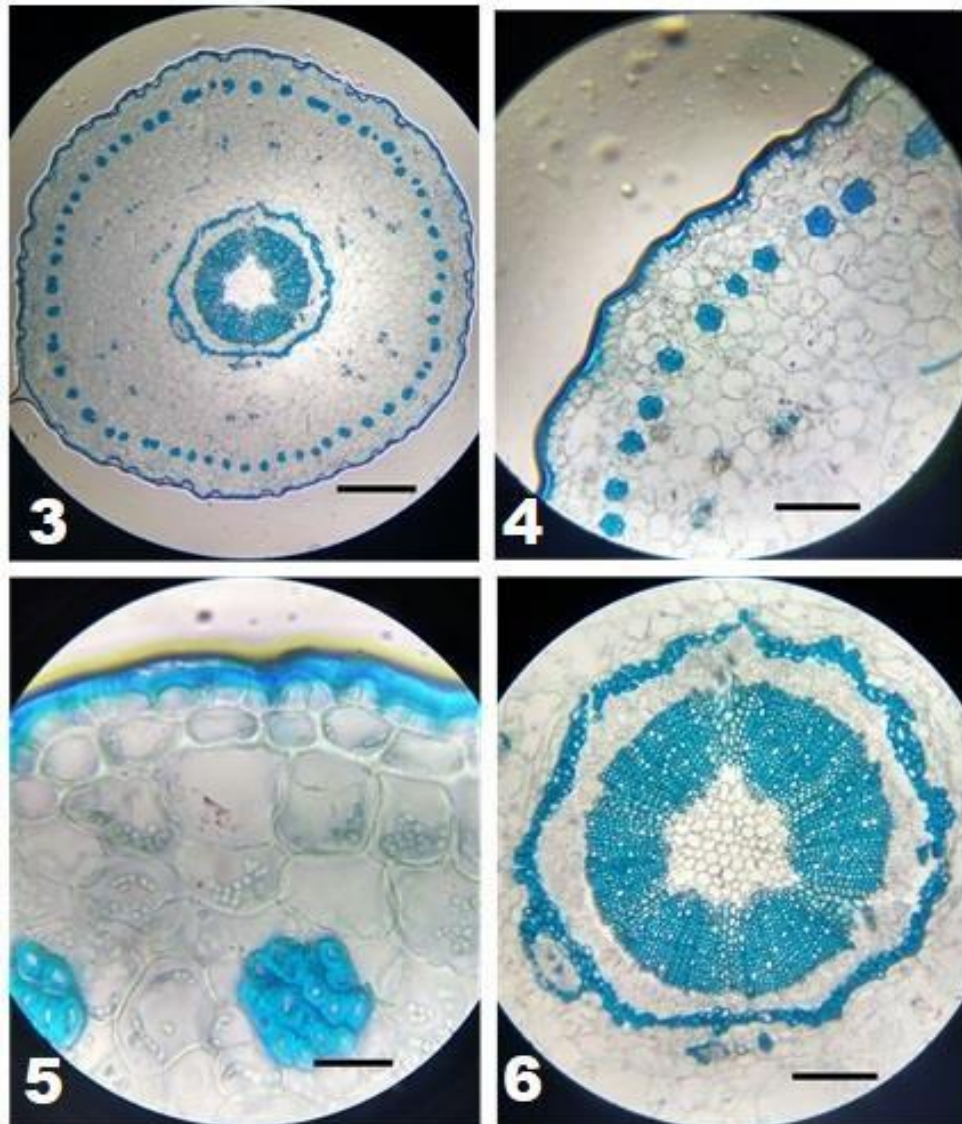


Figura 3-6. *Lepismium lumbricoides*. Cortes transversais da porção basal do caule. 3. Vista geral mostrando o corte transversal caulinar. Barra de escala = 500 μm . 4. Detalhe das calotas de fibras do córtex. Barra de escala = 200 μm . 5. Detalhe da epiderme, mostrando células quadradas e cutícula espessa. Barra de escala = 50 μm . 6. Cilindro vascular mostrando anel perivascular de fibras. Barra de escala = 200 μm .

2) BIOMECÂNICA

Comparando-se as espécies (Tabela 1), estas apresentaram arquiteturas mecânicas distintas. De um modo geral, *R. floccosa* é mais robusta de que *L. lumbricoides*, com caules de maior diâmetro, e apresentou os maiores valores para todos os parâmetros mensurados do que os observados em *L. lumbricoides*.

O Gráfico 1 demonstra a maior (*R. floccosa*) e menor (*L. lumbricoides*) variação entre os parâmetros mecânicos quando se comparam os caules desde as

porções maduras até as juvenis. Os gráficos do Módulo de Young (Gráfico 2 e 3) e de rigidez à flexão (Gráfico 4) ilustram estas diferenças de arquiteturas mecânicas entre as espécies, onde se observa claramente em *R. floccosa* os valores mais altos para os segmentos caulinares mais largos, que são as porções basais dos caules para ambos os parâmetros, enquanto que *L. lumbricoides* permanece com valores mais semelhantes entre si e mais baixos do que os obtidos para *R. floccosa*. *R. floccosa* apresenta os valores mais altos para o Módulo de Young (E) e Rigidez à flexão (EI).

Tabela 1. Médias dos atributos mecânicos das porções basais, medianas e apicais dos caules de *Lepismium lumbricoides* (n=11) e *Rhipsalis floccosa* (n=20). DM = diâmetro médio (mm), E = Módulo de Young (MN/mm²), I = Segundo momento de área (mm⁴), EI = Rigidez à flexão (Nmm²). Letras maiúsculas para comparação entre espécies, e minúsculas para comparação entre regiões. Letras iguais apontam valores semelhantes entre si, enquanto letras diferentes apontam valores significativamente diferentes, para os parâmetros dentro das mesmas espécies.

	<i>L. lumbricoides</i>			<i>R. floccosa</i>		
	BASE	MEIO	ÁPICE	BASE	MEIO	ÁPICE
DM (mm)	3,1576	2,9758	2,7510	3,8769	3,5573	3,4172
E (MN/mm ²)	344,2126Aa	296,4039Aa	301,6677Aa	851,4982Ba	276,566Bb	91,3809Bc
I (mm ⁴)	5,7769Aa	4,4650Aa	3,1792Aa	14,39176Ba	8,8168Bb	7,7276Bc
EI (Nmm ²)	<u>2039,23777Aa</u>	<u>1200,892Aa</u>	<u>985,6278Aa</u>	<u>12350,23Ba</u>	<u>3662,06Bb</u>	<u>647,0097Bc</u>

Gráfico 1. Módulo de Young (E) para as regiões do caule (base, meio e ápice) entre as espécies *R. floccosa* e *L. lumbricoides*.

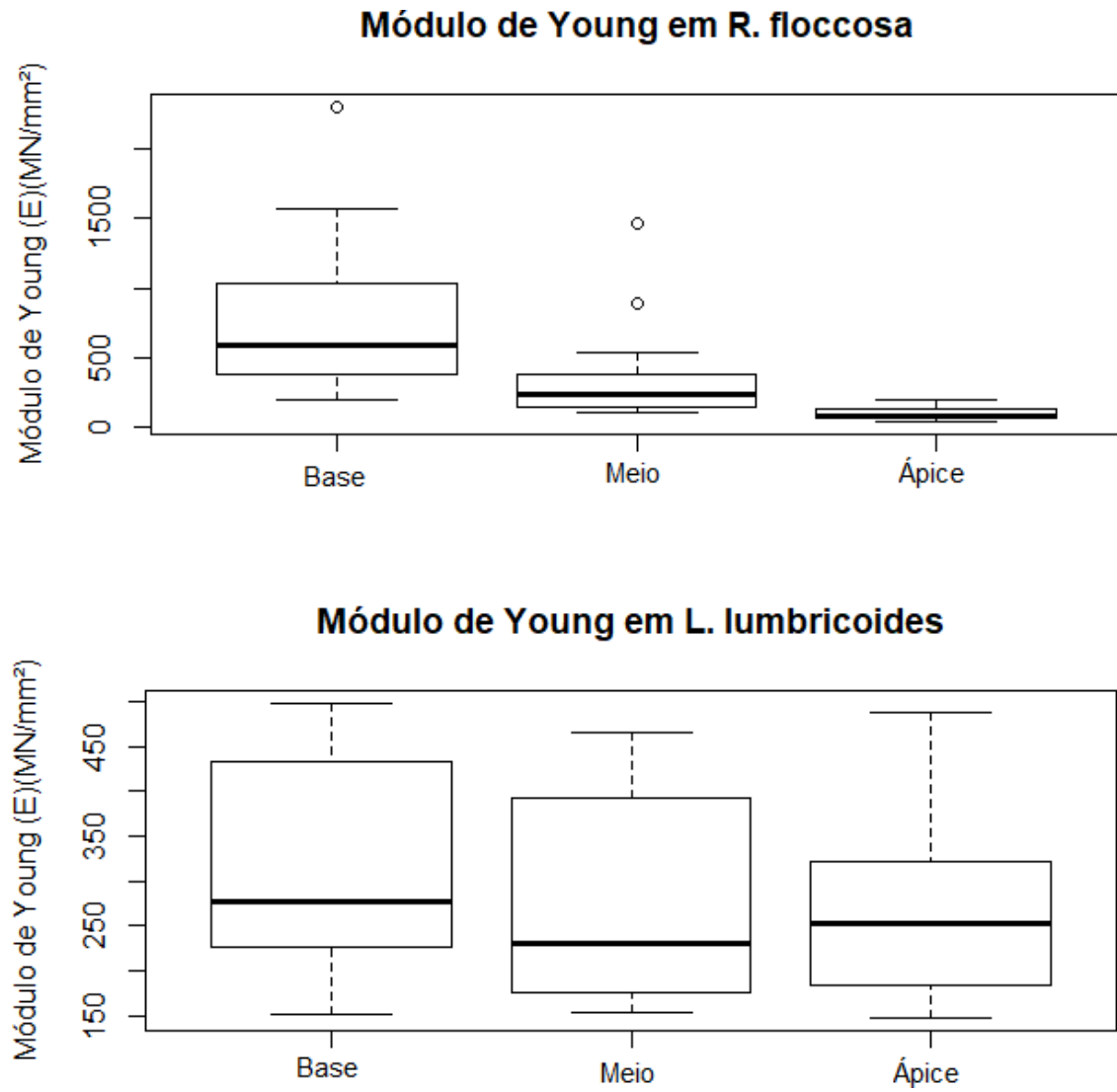


Gráfico 2. Correlação do Módulo de Young (MN/mm^2) e Segundo momento de área (mm^4) entre na espécie *R. floccosa*.

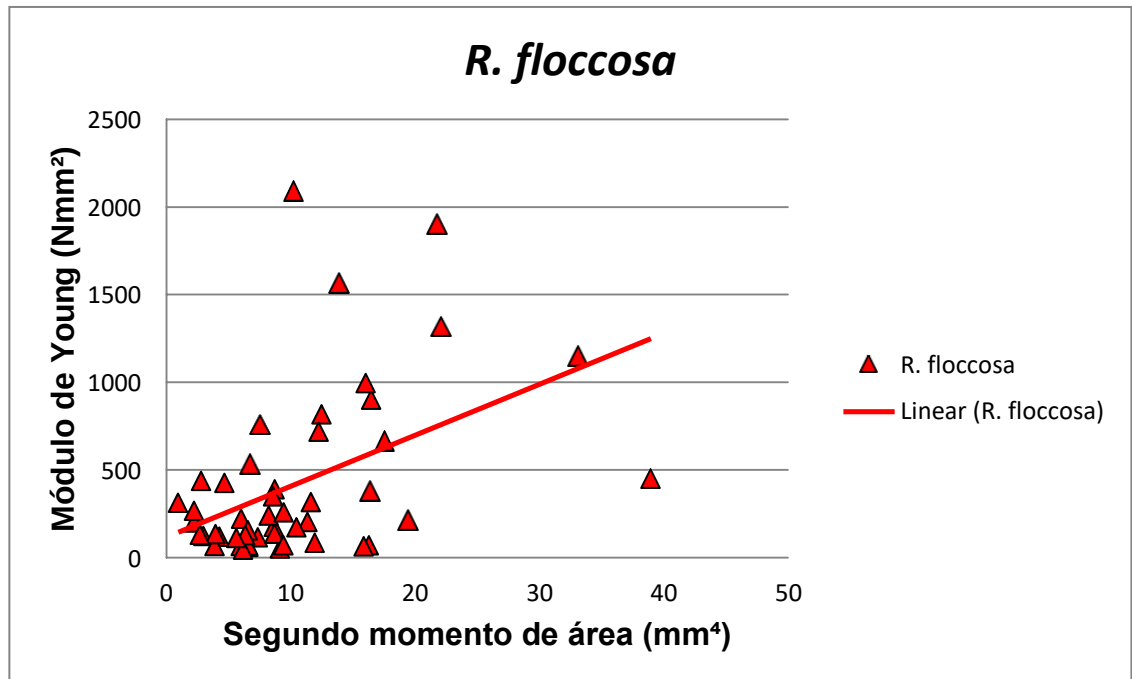


Gráfico 3. Correlação do Módulo de Young (MN/mm^2) e Segundo momento de área (mm^4) entre na espécie *L. lumbricoides*.

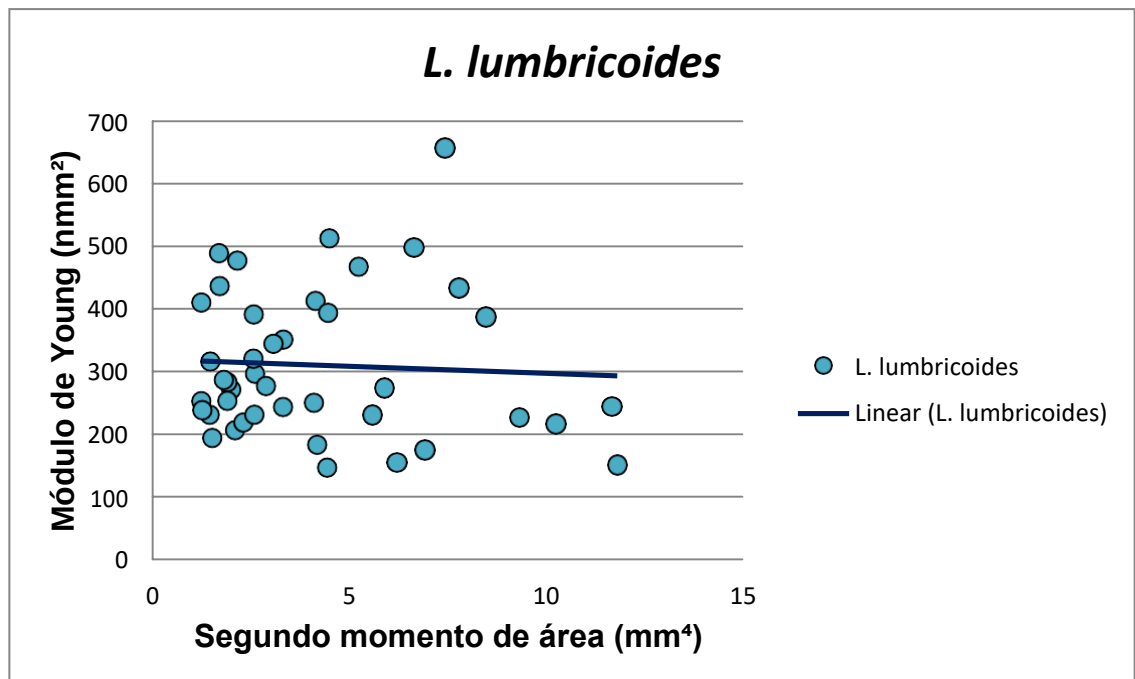
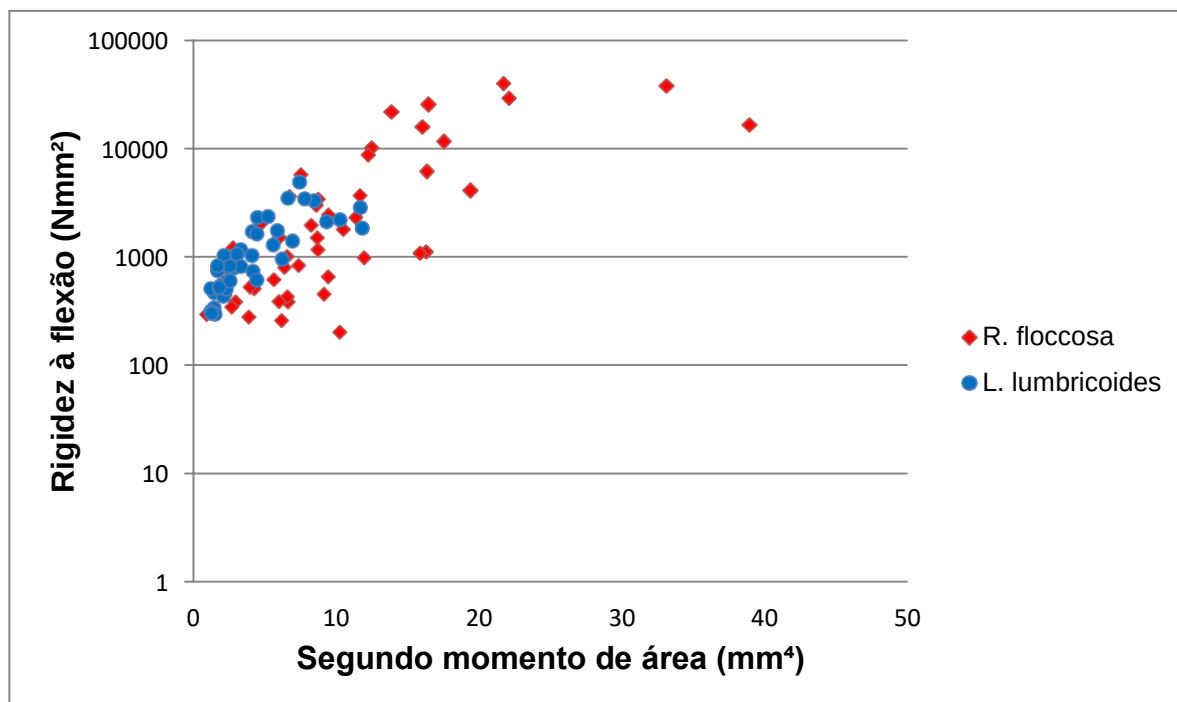


Gráfico 4. Correlação da Rigidez à flexão (Nmm^2) e Segundo momento de área (mm^4) entre as espécies, *L. lumbricoides* e *R. floccosa*.



3) CONTRIBUIÇÃO DOS TECIDOS

Os resultados, obtidos no software Optimas Image Analysis Software versão 6.5 (Adept Turnkey), foram compilados nas tabelas 2 e 3. Os Gráficos 5 e 6 apontam grande participação do córtex para o segundo momento de área (I), que também corresponde ao tecido que apresenta maior porcentagem na área total do corte anômico, isso ocorre nas duas espécies analisadas.

Tabela 2. Contribuição dos tecidos em porcentagem na espécie *R. floccosa*, em valores absolutos e no segundo momento de área (I). (AT: Área Total; I : Segundo momento de área; CV: Cilindro Vascular)

TECIDO	<i>R. floccosa</i>	
	AT (%)	I (%)
SKIN	11,79	22,08
CÓRTEX	84,72	77,92
CV	2,69	$1,21 \times 10^{-5}$
MEDULA	0,81	$8,12 \times 10^{-7}$
TOTAL	100	100

Tabela 3. Contribuição dos tecidos em porcentagem na espécie *L. lumbricoides*, em valores absolutos e no segundo momento de área (I). (AT: Área Total; I: Segundo momento de área; FF: Feixes de fibras CV: Cilindro Vascular)

<i>L. lumbricoides</i>		
TECIDO	AT (%)	I (%)
SKIN	8,56	16,40
CÓRTEX	69,00	78,97
FF	21,86	4,53
CV	0,36	0,10
MEDULA	0,22	2×10^{-5}
TOTAL	100	100

Gráfico 5. Contribuição para Área Total (AT) e Segundo momento de área (I) em porcentagem na espécie *R. floccosa*.

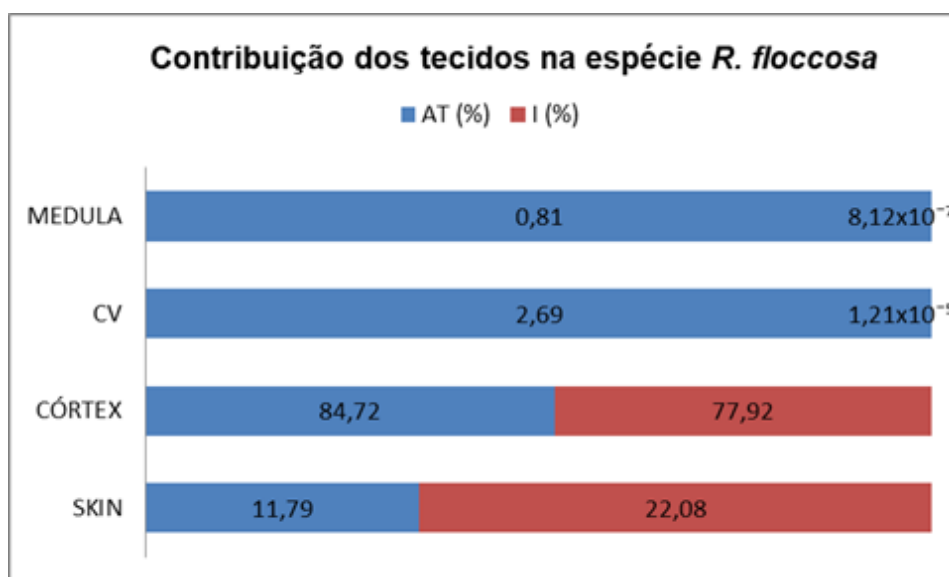
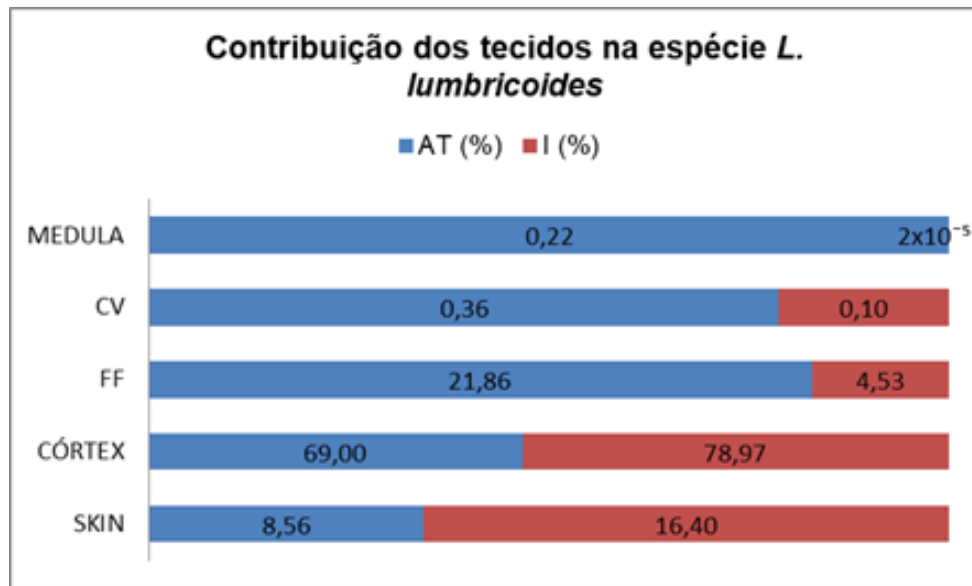


Gráfico 6. Contribuição para Área Total (AT) e Segundo momento de área (I) em porcentagem na espécie *L. lumbricoides*.



5. DISCUSSÃO

A diversidade de formas em Rhipsalideae é notória, onde os quatro gêneros predominantemente epífitos que compõem a tribo apresentam-se muito variados na sua morfologia: os caules podem ser cilíndricos, achatados-alados, angulados, com diferentes tipos de ramificações e segmentações (Calvente (2011a, b)). A anatomia das espécies é variada, o que se reflete nesta grande diversidade de formas (Silva, 2012).

As espécies estudadas possuem a mesma forma de crescimento e morfologia caulinar: ambas são epífitas e possuem caules cilíndricos, com espinhos pouco desenvolvidos (Soller et al. 2014). Contudo, as arquiteturas mecânicas foram distintas, onde *R. floccosa* apresentou características típicas de espécies auto-suportantes. *R. floccosa* faz parte do clado de divergência basal em *Rhisalis*, cujo grupo irmão é uma espécie rupícola, semelhante às demais espécies de Cactaceae terrícolas de outras linhagens na família (Garcia et al. 2011).

O estudo das propriedades biomecânicas possibilita a definição das arquiteturas mecânicas, que podem ser subdivididas em três tipos: auto-suportantes, onde os indivíduos são verticais e se mantêm com base na própria estrutura, os semi auto-suportantes, que são verticais, mas dependem de um suporte, e os não auto-suportantes, que dependem inteiramente de um suporte para manterem-se verticais, típico de formas lianescentes (Rowe & Speck, 2005). As propriedades

biomecânicas, como o Módulo de Young (E), apresentam um padrão típico para cada um destes três tipos, onde nos auto-suportantes observa-se um Módulo maior nas porções mais antigas, que é progressivamente menor em direção às porções mais jovens; nos semi auto-suportantes, o Módulo se mantém mais ou menos constante ao longo das fases ontogenéticas, e nos não auto-suportantes, o Módulo é progressivamente maior em direção às porções mais jovens (Rowe & Speck, 2005).

No presente estudo, aparentemente a presença de uma arquitetura mecânica auto-suportante parece ter se mantido em *Rhipsalis*, onde ocorrem espécies rupícolas e epífitas. Isso se reflete na anatomia de *R. floccosa*, que possui uma maior quantidade de tecidos mecânicos (lignificados), além de cutícula muito espessa, anel de fibras perivasculares ao redor do cilindro vascular, bem como uma maior quantidade de xilema secundário quando comparada à *L. lumbricoides*.

Por outro lado, *L. lumbricoides* apresentou uma arquitetura mecânica típica de espécies semi auto-suportantes, onde o Módulo varia pouco nas distintas fases de crescimento. Quando observadas as características anatômicas, nota-se uma menor quantidade de tecidos mecânicos e pouca variação destes entre as distintas fases de desenvolvimento.

Cactos colunares, diferentemente dos cactos epífitas, apresentam estruturas que os permitem crescerem verticalmente, atingindo um porte arborescente. A região basal desses cactos apresenta uma alta rigidez, estabelecida principalmente devido a maior quantidade de xilema secundário presente nessa região, aliada a grande quantidade de tecidos do córtex (esqueleto hidrostático) compensando mecanicamente a altura atingida (Niklas et. al 1999). Essa característica garante a capacidade auto-suportante para esses cactos, o que ocorre de forma semelhante na espécie *R. floccosa*, numa escala menor.

A anatomia das espécies estudadas indica algumas diferenças nos tecidos dessas plantas, que podem influenciar nas análises mecânicas, e auxiliam na compreensão da evolução da forma de crescimento entre as espécies. Apesar de ambas as espécies apresentarem uma grande convergência na forma do caule, isso se reflete parcialmente na organização de tecidos, sendo muito diferenciada a arquitetura mecânica dessas espécies entre si. Na espécie *L. lumbricoides* a epiderme apresenta uma camada de células quadradas, recoberta por uma grossa

cutícula; logo abaixo, a hipoderme apresenta uma camada de células colenquimáticas, seguida por células parenquimáticas volumosas, isodiamétricas. A espécie apresenta uma medula composta por células parenquimáticas. Em *R. floccosa* a epiderme unisseriada apresenta células de formas variadas, recobertas por cutícula muito espessa, duas camadas de células colenquimáticas na hipoderme, e esclereídes dispersas dentro do córtex; na medula, suas células parenquimáticas também apresentam paredes secundárias lignificadas. Esta espécie apresenta o caule como um todo composto por uma estrutura mais rígida do que *L. lumbricoides*.

Esses caracteres se modificam ao longo do desenvolvimento, e se refletem nos parâmetros biomecânicos: em *R. floccosa* há um decréscimo no valor do Módulo de Young ao longo das regiões caulinares, da base em direção ao ápice, que coincidem com a diminuição da quantidade dos tecidos mecânicos (cilindro lenhoso e medula lignificada). Enquanto que em *L. lumbricoides* os valores do Módulo são aproximadamente constantes, indicando poucas modificações estruturais e mecânicas ao longo dos estágios de desenvolvimento.

Para o segundo momento de área (I), que está diretamente relacionado ao diâmetro dos caules, os valores de *R. floccosa* e *L. lumbricoides*, apresentam o mesmo padrão decrescente nos valores, sendo o maior valor na base do caule e menor valor no ápice. Entretanto, em *R. floccosa* o valor de I na base é significativamente mais alto em relação às regiões medianas e apicais, possibilitando uma melhor estabilização mecânica dessa região - estas espécies nos estágios iniciais de desenvolvimento apresentam-se eretas. Para *L. lumbricoides*, o valor de I é um pouco maior na base, porém não há uma diferença tão relevante entre os valores ao longo dos estágios de desenvolvimento, devido à pouca variação no diâmetro da espécie ao longo do caule.

Nos valores referentes à rigidez à flexão (EI), ambas espécies apresentam um decréscimo ao longo do segmento do caule, da base em direção ao ápice. Observa-se que há um aumento significativo nesse valor em *R. floccosa* em relação a *L. lumbricoides*, indicando que há influência na diferença da organização tecidual daquela espécie nesses valores, representado pelo maior valor para o Módulo de Young, e pelo maior diâmetro e conseqüentemente, do segundo momento de área, aumentando a rigidez à flexão.

A contribuição mecânica dos tecidos para as duas espécies é semelhante, contudo, mesmo considerando as diferenças estruturais. As duas espécies, apresentam uma grande participação do córtex no segundo momento de área, demonstrando a grande relevância do esqueleto hidrostático composto pelo parênquima clorofiliano e aquífero, maior do que os tecidos mecânicos como esclerênquima e outros tecidos lignificados (xilema secundário e medula lignificada), fato comumente observado para outras espécies da família (Soffiatti & Rowe 2018).

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados demonstraram que as duas espécies epífitas com caules cilíndricos, embora apresentem uma morfologia caular e hábito semelhantes, possuem arquiteturas mecânicas distintas, onde uma se comporta como uma planta auto-suportante, enquanto que a outra se apresenta como semi auto-suportante, o que pode ser relacionado a grande diversidade morfológica e anatômica observada em Rhipsalideae. Embora sendo um grupo monofilético, o fato das espécies apresentarem formas de crescimento, hábito e morfologias semelhantes, não obrigatoriamente se reflete em arquiteturas mecânicas semelhantes. Essas características estruturais, como hábito e forma de crescimento, provavelmente estão relacionados à forma com que essas espécies se adaptam ao nicho em que ocorrem, na busca de locais com irrigação e incidência luminosa suficientes para a sobrevivência das plantas. A estrutura anatômica é mais conservativa, e possivelmente pressões distintas levaram a pequenas diferenças quanto à organização anatômica e de desenvolvimento, gerando estratégias mecânicas diferentes.

Estudos com mais espécies, em outras linhagens dentro do grupo, podem ajudar a esclarecer melhor estas questões, e possibilitarão investigar como ocorreu a evolução e a diversificação das diferentes morfologias e arquiteturas mecânicas dentro do grupo.

7. REFERÊNCIAS

BAUER, Danielle; WAECHTER, Jorge Luiz. Sinopse taxonômica de Cactaceae epífitas no Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 1, p. 225-239, 2006.

BOEGER, Maria Regina Torres et al. Functional morphology of two *Lepismium* species (Rhipsalideae, Cactaceae). **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 81, n. 2, p. 393-400, 2010.

CALVENTE, Alice; ANDREATA, Regina HP; VIEIRA, Ricardo C. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. **Plant systematics and evolution**, v. 276, n. 3-4, p. 271-277, 2008.

CALVENTE, Alice et al. Molecular phylogeny, evolution, and biogeography of South American epiphytic cacti. **International Journal of Plant Sciences**, v. 172, n. 7, p. 902-914, 2011.

CALVENTE, Alice et al. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for Schlumbergera and Hatiora. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 58, n. 3, p. 456-468, 2011.

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.

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

GARCIA, S. L. F. P. et al. A comparative morphoanatomical study between a terrestrial and epiphytic *Rhipsalis* (Rhipsalideae, Cactaceae) 1. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 141, n. 3, p. 265-272, 2014.

GIBSON, Arthur C.; NOBEL, Park S. The cactus primer. **Harvard University Press**, 1986.

HERREL, Anthony; SPECK, Thomas; ROWE, Nicholas P. (Ed.). **Ecology and biomechanics: a mechanical approach to the ecology of animals and plants**. CRC Press, 2006.

HUNT, David et al. The new cactus lexicon: descriptions and illustrations of the cactus family. **Milborne Port, Dorset: David Hunt Books**, v. 2, 2006.

ISNARD, Sandrine et al. Growth form evolution in Piperales and its relevance for understanding angiosperm diversification: an integrative approach combining plant architecture, anatomy, and biomechanics. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 6, p. 610-639, 2012.

JOHANSEN, Donald Alexander. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc: London; 530p, 1940.

MAUSETH, James D. Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany*, v. 98, n. 5, p. 901-926, 2006.

MOLINA-FREANER, Francisco; TINOCO-OJANGUREN, Clara; NIKLAS, Karl J. Stem biomechanics of three columnar cacti from the Sonoran Desert. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 8, p. 1082-1090, 1998.

MOULIA, Bruno. Plant biomechanics and mechanobiology are convergent paths to flourishing interdisciplinary research. **Journal of experimental botany**, v. 64, n. 15, p. 4617-4633, 2013.

NIKLAS, Karl J. **Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function**. University of Chicago press, 1992.

NIKLAS, Karl J.; MOLINA-FREANER, Francisco; TINOCO-OJANGUREN, Clara. Biomechanics of the columnar cactus *Pachycereus pringlei*. **American journal of botany**, v. 86, n. 6, p. 767-775, 1999.

NIKLAS, Karl J. et al. On the mechanical properties of the rare endemic cactus *Stenocereus eruca* and the related species *S. gummosus*. **American journal of botany**, v. 90, n. 5, p. 663-674, 2003.

RICHTER, H. G. Differential staining of oil and mucilage in idioblasts of Lauraceae. **IAWA Bull**, v. 4, p. 76, 1977

ROWE, N.P. & SPECK, T. Biomechanical characteristics of the ontogeny and growth habit of the tropical liana *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 157(4), pp.406–417, 1996.

ROWE, Nick; SPECK, Thomas. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. **New phytologist**, v. 166, n. 1, p. 61-72, 2005.

SILVA, Carolina Helena Gonçalves da. Anatomia e evolução de caracteres anatômicos selecionados do caule do Gênero *Rhipsalis* Gaertner (CACTACEAE). 2012.

SOFFIATTI, P. & ROWE, N. 2018. Biomechanics of a climbing cactus from the restiga forest of Southern Brazil: a novel growth strategy linked to high developmental and geometrical plasticity. Abstract A8.81. Society of Experimental Biology, SEB 2018, Florence. <http://www.sebiology.org/docs/default-source/Event-documents/animal-biology-abstracts.pdf?sfvrsn=2>

SOLLER, André et al. Cactaceae in the state of Paraná, Brasil. **Rodriguésia**, v. 65, n. 1, p. 201-219, 2014.

SPECK, Thomas; BURGERT, Ingo. Plant stems: functional design and mechanics. **Annual Review of Materials Research**, v. 41, p. 169-193, 2011.

TAYLOR, Nigel P.; ZAPPI, Daniela C. **Cacti of eastern Brazil**. Royal Botanic Gardens, Kew, 2004.

VINCENT, Julian FV. *Biomechanics--materials*. IRL Press at Oxford University Press, 1992.