

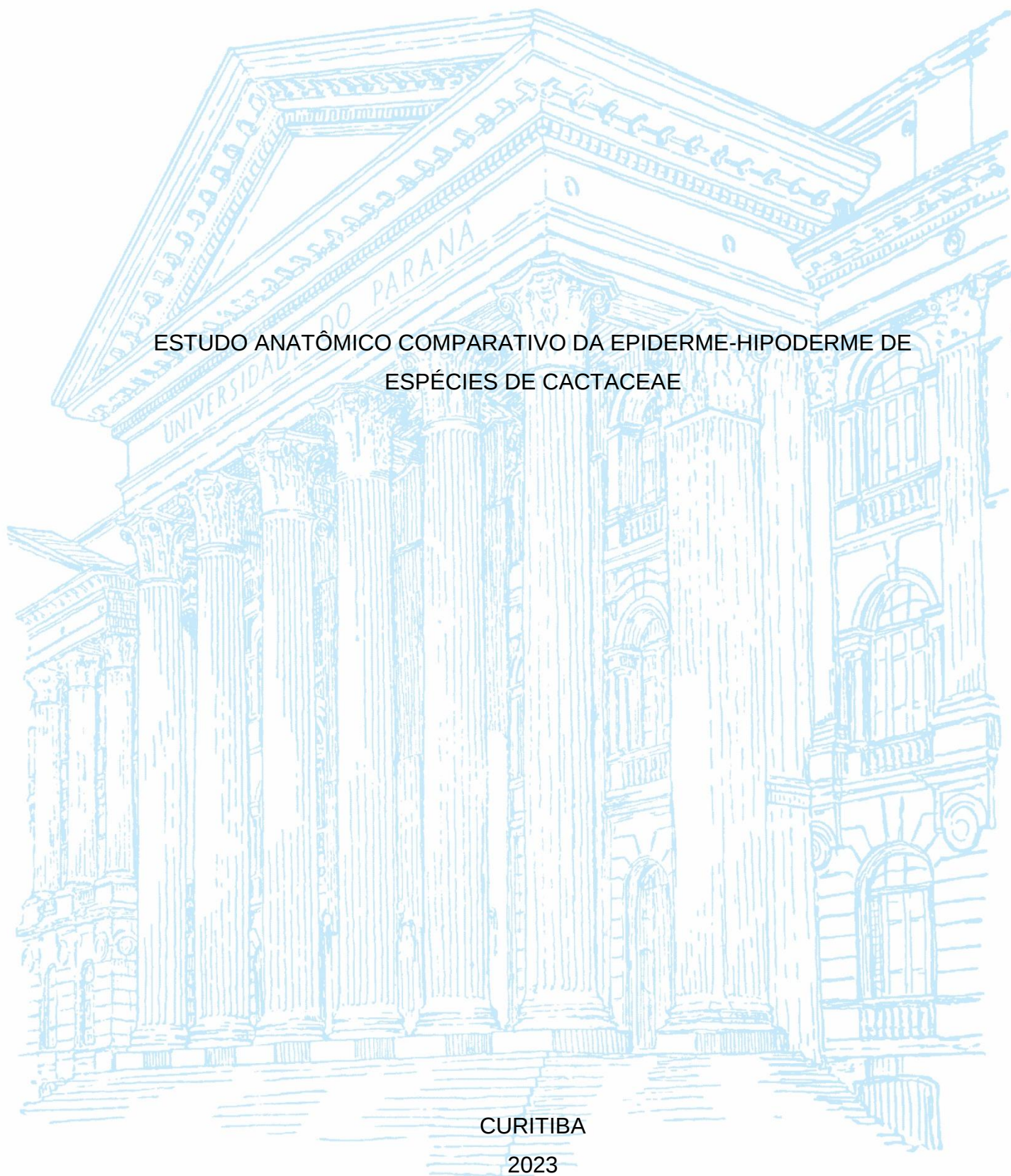
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ERIKA LUIZA NEVES

ESTUDO ANATÔMICO COMPARATIVO DA EPIDERME-HIPODERME DE
ESPÉCIES DE CACTACEAE

CURITIBA

2023



ERIKA LUIZA NEVES

ESTUDO ANATÔMICO COMPARATIVO DA EPIDERME-HIPODERME DE
ESPÉCIES DE 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

2023

Ao meu irmão Caio Murilo, minha maior saudade.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço à minha mãe Márcia e ao meu pai Luiz, que foram os responsáveis por eu ter chegado tão longe, sempre me apoiando e me dando forças para seguir em frente. Admiro vocês imensamente, obrigada por todo amor e carinho que deram a mim e ao meu irmão. Obrigada por serem meus melhores amigos, amo vocês.

Agradeço à minha orientadora, Profa. Dra. Patrícia Soffiatti, que caminhou comigo durante todo o processo, me ensinando com carinho e muita paciência.

Aos colegas de laboratório, que sempre estavam dispostos a me ajudar e compartilhar seus conhecimentos.

Aos meus amigos, que estavam ao meu lado nos piores momentos, mostrando que a vida pode ser leve e divertida.

Por fim, agradeço a todos que cruzaram comigo nessa caminhada e que, de alguma forma, auxiliaram na construção desse projeto e de quem eu sou hoje.

RESUMO

A epiderme-hipoderme de Cactaceae, conjunto denominado *skin*, é uma característica marcante, presente na maioria das espécies da família. Além das funções de proteção (mecânica e contra a radiação solar), a *skin* possui importância taxonômica, sendo utilizada para separação e identificação de espécies da família. Deste modo, o objetivo deste estudo foi o de avaliar como essa característica pode variar quando se analisam diferentes porções dos caules (e folhas) em cinco espécies que representam as principais subfamílias de Cactaceae: *Pereskia aculeata*, *Brasiliopuntia brasiliensis*, *Selenicereus setaceus*, *Cereus fernambucensis* e *Pilosocereus brasiliensis*. As cutículas mais espessas foram observadas em *P. brasiliensis*. Para a epiderme, os maiores valores observados foram para *C. fernambucensis*. De um modo geral, as espessuras da cutícula e da epiderme variou pouco quando se compara ápice, meio e base em cada espécie. Com relação a hipoderme, *S. setaceus* se destacou com os maiores valores. A espessura da hipoderme é uma característica que variou entre a base, meio e ápice para cada espécie. Por fim, comparando-se as *skins* entre as espécies, destacou-se *S. setaceus* com as mais espessas. Esta também é uma característica que variou nas diferentes fases de desenvolvimento. Importante destacar que na única espécie com folhas bem desenvolvidas, *P. aculeata*, os valores para os componentes da *skin* foram menores do que os das demais espécies. Todas as espécies apresentaram a organização dos tecidos muito semelhantes, diferenciando-se com relação à presença de cristais na hipoderme (drusas em *C. fernambucensis* e cristais prismáticos em *P. brasiliensis*), forma das células epidérmicas, número de camadas da hipoderme e na espessura dos componentes da *skin*. A utilização das características da *skin* mostra-se interessante para identificação taxonômica de táxons, especialmente quanto às características qualitativas, pois os caracteres quantitativos variaram dependendo da região do caule estudada. Contudo, de um modo geral, observou-se que é possível comparar as espécies entre si e constatar diferenças significativas que podem ser utilizadas como critério de separação.

Palavras-chave: Cactaceae; Taxonomia; *Skin*; Cutícula.

ABSTRACT

The epidermis-hypodermis of Cactaceae, a group of structures known as *skin*, is a remarkable characteristic, present in most species of the family. Besides its protective functions (mechanical and against solar radiation), the *skin* has taxonomic importance, being used for separation and identification of species of the family. Thus, the aim of this study was to evaluate how this characteristic can vary when different portions of the stems (and leaves) are analyzed in five species that represent the main subfamilies of Cactaceae: *Pereskia aculeata*, *Brasiliopuntia brasiliensis*, *Selenicereus setaceus*, *Cereus fernambucensis* and *Pilosocereus brasiliensis*. The thickest cuticles were observed in the basal segments of *P. brasiliensis*; while for the median portions, these values were observed in *C. fernambucensis*; the lowest values were obtained in *B. brasiliensis*. For the hypodermis, *S. setaceus* presented the highest. Comparing the skins among the species, *S. setaceus* stood out with the thickest. In the only species with evergreen leaves, *P. aculeata*, the values for the components of the skin were lower than those of the other species. All species presented very similar tissue organization, differing in relation to the presence of crystals in the hypodermis (drusks in *C. fernambucensis* and prismatic crystals in *P. brasiliensis*) and in the thickness of the components. The use of skin characteristics is interesting for taxonomic identification, especially regarding the qualitative characteristics, because the quantitative characters varied depending on the region of the studied stem.

Keywords: Cactaceae; Taxonomy; Skin; Cuticle.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	7
1.1 OBJETIVOS	8
1.1.1 Objetivo geral	8
1.1.2 Objetivos específicos.....	8
2 MATERIAIS E MÉTODOS	9
3 RESULTADOS.....	11
3.1 DESCRIÇÃO ANATÔMICA.....	11
3.2 ANÁLISES QUANTITATIVAS	14
4 DISCUSSÃO	21
5 CONCLUSÃO	24
REFERÊNCIAS.....	25

1 INTRODUÇÃO

A família Cactaceae abrange aproximadamente 142 gêneros e 1793 espécies conhecidas atualmente, sendo dividida em quatro subfamílias: Pereskioideae, Opuntioideae, Maihuenioideae e Cactoideae. Cactaceae é monofilética, corroborado por dados morfológicos e moleculares (NYFFELER, 2002; WALLACE & GIBSON, 2002; GUERRERO et al, 2019). Contudo, muitas questões inter e infragenéricas permanecem em aberto, carentes de sinapomorfias que corroborem o posicionamento de alguns grupos (FANTINATI et al., 2021; EDWARDS et al. 2005; HERNANDÉZ-HERNANDÉZ et al. 2010). Distribuindo-se não só em regiões áridas e semi-áridas, mas de forma ampla pelas zonas costeiras, montanhas e florestas tropicais, demonstra como as espécies de Cactaceae são altamente adaptáveis a diferentes ambientes (LUDERS & MC MAHON 2006).

Os cactos possuem adaptações estruturais e fisiológicas para sobreviver às condições de extrema aridez (GIBSON & NOBEL 1986; MAUSETH 2006; BARRERA & SMITH 2009; TERRAZAS et al. 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY 2003, 2005, 2007, 2009). Dentre as adaptações principais, encontramos folhas reduzidas, modificadas em espinhos (na maioria das espécies); caules suculentos, que assumem a função de fotossíntese e de armazenamento; a presença de uma epiderme coberta por cutícula espessa, associada a uma hipoderme, coletivamente denominadas por *skin* (GIBSON & NOBEL 1986; DARLING 1989; LOZA-CORNEJO & TERRAZAS 2002).

A *skin*, composta pela epiderme, cutícula associada à hipoderme que se localiza subjacente, é o conjunto destes tecidos e estruturas que ocorrem intimamente associados, presente em praticamente todas as espécies de Cactaceae (NOBEL, 2002; GIBSON & NOBEL 1986). A epiderme, juntamente com a cutícula, está diretamente exposta ao ambiente, atuando no controle da transpiração e trocas gasosas, mas juntamente com a hipoderme, que se dispõe abaixo, provêm proteção mecânica contra agentes abióticos e bióticos, além de proteção contra o excesso de raios ultravioletas, que podem causar danos ao tecido fotossintético que se localiza abaixo da hipoderme (DARLING 1989; KOCH et al. 2009; PARK et al., 2017). Além disso, as características biomecânicas da *skin* demonstra que esta desempenha uma função importante na manutenção da integridade dos caules suculentos, sujeitos a oscilações constantes de volume devido às condições de escassez hídrica às quais

essas espécies geralmente estão sujeitas (SOFFIATTI & ROWE, 2020; BASTOLA et al. 2021).

Paralelo às importantes funções desempenhadas como componentes estruturais das espécies de Cactaceae, as características da *skin* possuem importância taxonômica, podendo corroborar ou refutar hipóteses de parentesco baseadas em características morfológicas, além de potencialmente auxiliar na identificação de espécies (GASSON 1981; LOZA-CORNEJO & TERRAZAS 2002; CALVENTE et al. 2008; CALVENTE et al. 2008; SOFFIATTI & ANGYALOSSY 2003, 2007).

Deste modo, o objetivo deste estudo foi de investigar as características anatômicas da *skin* de algumas espécies de Cactaceae, em diferentes regiões do caule (ou folhas), para inferir como o desenvolvimento afeta as características destes tecidos e estrutura, e desta forma, contribuir para os estudos que visam utilizar essas características na identificação de espécies.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

Levando-se em consideração a importância funcional e taxonômica da *skin*, o presente projeto visa caracterizar a anatomia destes tecidos, em diferentes estágios de desenvolvimento do caule e cladódios, para identificar como esta estrutura se modifica de acordo com as diferentes fases, em algumas espécies de Cactaceae que representam as principais subfamílias.

1.1.2 Objetivos específicos

- Caracterizar a *skin* em secções transversais nas regiões basal, mediana e apical dos caules e cladódios;
- Caracterizar a *skin* da folha de *Pereskia aculeata* para comparar com a estrutura dos caules suculentos e cladódios;
- Identificar possíveis semelhanças e/ou diferenças anatômicas entre as *skins* das espécies ao longo das fases de desenvolvimento;
- Avaliar a relevância dessa característica como atributo para identificação taxonômica das espécies.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

1.1 COLETA

As coletas das espécies utilizadas para o estudo foram realizadas no Rio de Janeiro-RJ, na restinga de Tucuns (cidade de Cabo Frio). Segmentos basais, medianos e apicais dos caules e cladódios foram utilizados para este estudo, em dois a três indivíduos por espécie selecionada (Tabela 1). Para *Pereskia aculeata*, foram utilizadas as folhas para a caracterização da *skin*, pois a espécie é caracterizada pela presença de folhas bem desenvolvidas e caules não suculentos.

Tabela 1. Espécies selecionadas para o estudo e número de indivíduos coletados.

	<i>Pereskia aculeata</i> Mill.	<i>Brasiliopuntia brasiliensis</i> (Willd.) A. Berger.	<i>Selenicereus setaceus</i> (Salm-Dyck ex DC.) Werderm.	<i>Cereus fernambucensis</i> Lem.	<i>Pilosocereus brasiliensis</i> (Britton & Rose) Backeb.
Subfamília/tribo	Pereskioideae	Opuntioideae	Cactoideae/Hylocereeae	Cactoideae/Cereeae	Cactoideae/Cereeae
Forma de crescimento	Arbustiva escandente	Ereta	Hemi-epífita	Reptante	Ereta
Número de indivíduos	3	3	2	3	2
Parte estudada	Folhas	Cladódios e caule cilíndrico principal	Caule	Caule	Caule

1.2 ESTUDO ANATÔMICO

Para o estudo anatômico, amostras dos segmentos basais, medianos e apicais dos caules e cladódios foram selecionadas. Os cortes foram feitos à mão livre, em seções transversais, corados com azul de toluidina 0,05%, e montados em lâminas semipermanentes com glicerina.

As seções transversais foram fotografadas no Centro de Tecnologias Avançadas em Fluorescência (CTAF), com o microscópio BX51 Olympus e captura

de imagem pelo software Cell F, com a técnica de campo claro e objetivas de 4X, 10X e 20X.

1.3 ANÁLISES QUANTITATIVAS

As medidas foram feitas através do programa ImageJ, com as fotos tiradas na objetiva de 20X. Cada órgão foi mensurado em 4 regiões distintas na cutícula, epiderme e hipoderme, quando possível. Em *Pereskia aculeata*, não foi possível delimitar com acuidade a cutícula e a epiderme, portanto essas medidas foram tomadas em conjunto. Em *Brasiliopuntia brasiliensis* foram mensuradas a região mediana do caule principal e as regiões basal, mediana e apical de três cladódios, em cada indivíduo. Foram mensurados os caules de *Selenicereus setaceus*, *Cereus fernambucensis* e *Pilosocereus brasiliensis* nas regiões basal, mediana e apical.

1.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As médias, desvios padrão e medianas foram calculados para todos os parâmetros mensurados. Foram realizados testes de normalidade, para definir o tipo de análise comparativa univariada dos dados. Os dados foram comparados utilizando-se o teste de Kruskal-Wallis seguido de Mann-Whitney (*post hoc*; $p < 0,05$). Para todos os testes, utilizou-se o programa PAST (Paleontological statistics software package for education and data analysis), versão 4.03.

3 RESULTADOS

3.1 DESCRIÇÃO ANATÔMICA

As cinco espécies estudadas apresentam a organização dos tecidos da "skin" muito semelhantes, nas secções transversais da base, meio e ápice. Para *Pereskia aculeata* foram analisadas a estrutura da *skin* das folhas.

Nas folhas de *Pereskia aculeata* Mill. (Fig. 1A), observa-se a cutícula delgada, cobrindo a epiderme unisseriada, composta por células quadradas a retangulares, com superfície externa reta; a hipoderme é constituída por uma a duas camadas de células com paredes pouco espessadas (Fig. 1B). Em *Brasiliopuntia brasiliensis* (Willd.) A. Berger (Fig. 1C) a cutícula delgada recobre a epiderme unisseriada nos ramos cilíndricos (Fig. 1D) e cladódios (Figs. 1E, F); as células epidérmicas apresentam-se retangulares e com a superfície externa reta; hipoderme multisseriada, variando entre duas a três camadas de células de colênquima no cladódio, e quatro e cinco na caule, contendo drusas nas camadas externas (Figs. 1D, F). *Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Werderm possui cutícula delgada, recobrindo a epiderme unisseriada formada por células de contorno irregular, achatadas tangencialmente, arranjadas em grupos de dois e três, gerando ondulações na superfície externa; hipoderme multisseriada, variando entre quatro a cinco camadas de células de colênquima (Fig. 2B); a espécie apresenta a epiderme, hipoderme e skin mais espessas dentre as espécies estudadas (Figura 3). *Cereus fernambucensis* Lem possui cutícula delgada cobrindo a epiderme unisseriada, formada por células de contorno irregular, e hipoderme multisseriada, variando entre três a quatro camadas de células de colênquima com paredes muito espessadas (Fig. 2D). *Pilosocereus brasiliensis* (Britton & Rose) Backeb apresentou a cutícula mais espessa (Figura 3) cobrindo epiderme unisseriada, formada por células quadradas e retangulares, regulares, com superfície externa reta; hipoderme multisseriada, variando entre três a quatro camadas de células de colênquima com paredes muito espessadas, contendo cristais prismáticos (Fig. 2F).

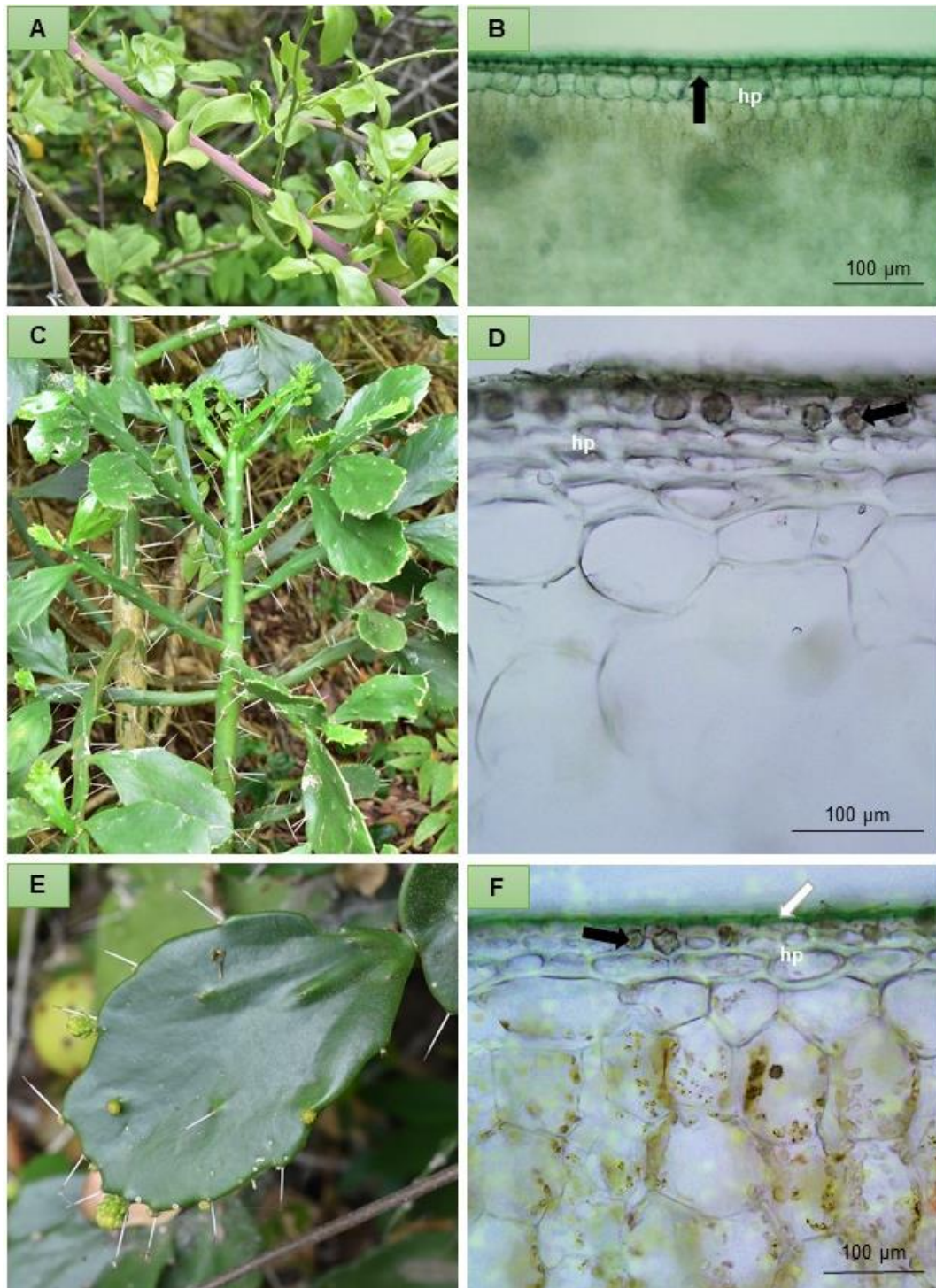


Figura 1. A-B. *Pereskia aculeata* Mill. **A.** Observe as folhas e o caule não típico da maioria das Cactaceae: não suculento, com folhas bem desenvolvidas. **B.** Seção transversal da porção mediana da folha, mostrando epiderme unisseriada (seta preta), composta por células retangulares de contorno regular, recoberta por cutícula; hipoderme (hp) formada por duas camadas de células. **C-F.** *Brasiliopuntia brasiliensis* (Willd.) A. Berger. **C.** Caule e ramos suculentos cilíndricos e espinescentes; cladódios presentes nas porções terminais dos ramos; suculentos e espinescentes. **D.** Seção transversal da porção mediana do caule cilíndrico, com epiderme unisseriada, coberta por cutícula; presença de drusas (seta preta) na hipoderme; hipoderme (hp) composta por quatro a cinco camadas de células de colênquima. **E.** Detalhe de um cladódio. **F.** Seção transversal da porção mediana do cladódio, com epiderme unisseriada, coberta por cutícula (seta branca); presença de drusas (seta preta) na hipoderme; hipoderme (hp) composta por duas a três camadas de células de colênquima.

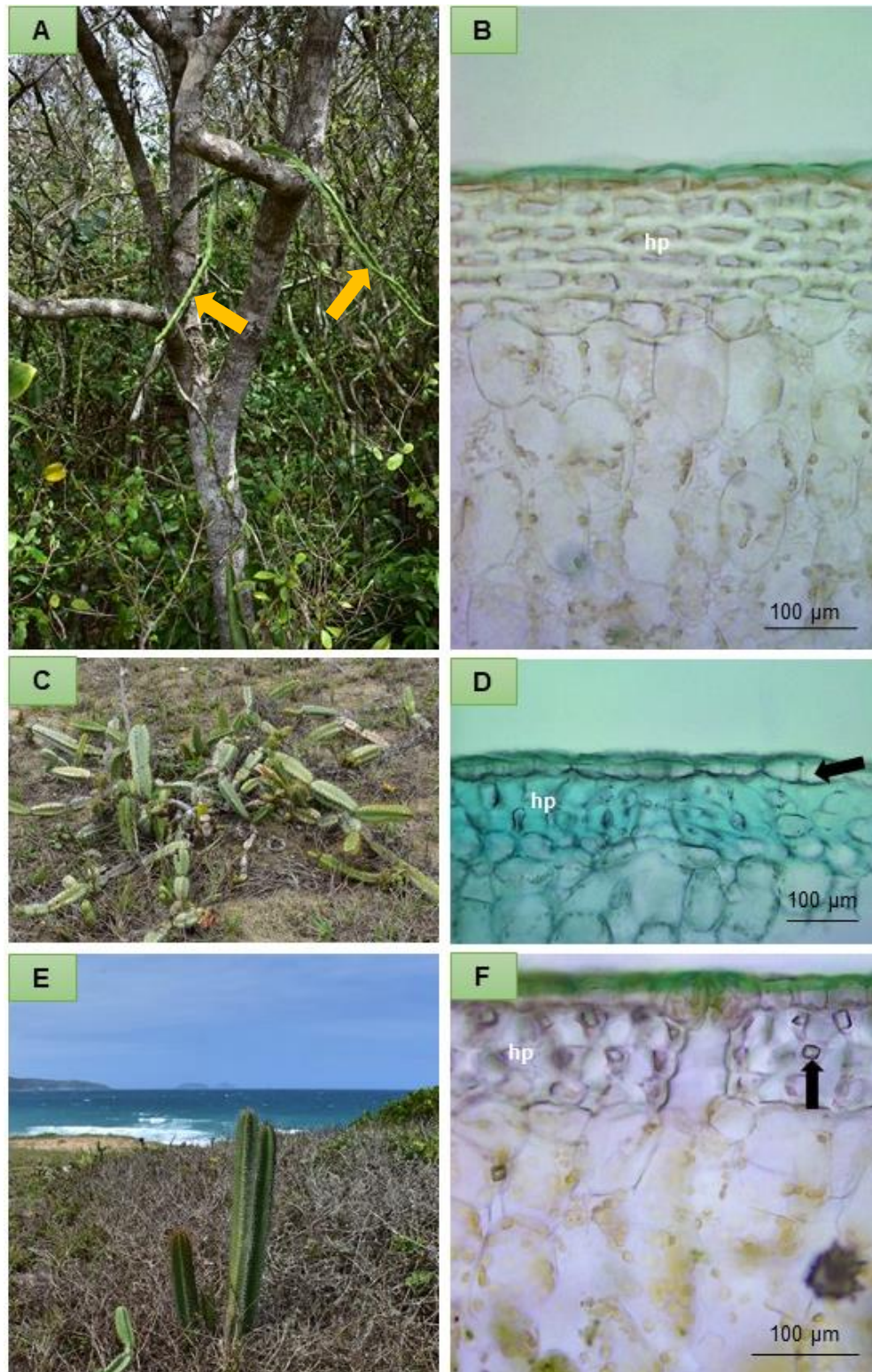


Figura 2. A-B. *Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Werderm. **A.** Observe os caules que se destacam das copas das árvores (setas amarelas). **B.** Seção transversal da porção mediana do caule, com epiderme unisseriada, composta por células arredondadas, arranjadas em grupos de dois a três células, recobertas por cutícula (seta preta); hipoderme (hp) formada por cinco camadas de células. **C-D.** *Cereus fernambucensis* Lem. **C.** Vários indivíduos agrupados; note os caules suculentos, espinescentes, costelados e reptantes. **D.** Seção transversal da porção mediana do caule, com epiderme unisseriada, composta por células arredondadas (seta preta), arranjadas em grupos de duas células, recobertas por cutícula; hipoderme (hp) composta por três camadas de células de colênquima, com paredes espessadas. **E-F.** *Pilosocereus brasiliensis* (Britton & Rose) Backeb. **E.** Espécie de porte

colunar, composta por caules suculentos, costelados e espinescentes. **F.** Seção transversal da porção mediana do caule, com epiderme unisseriada, formada por células quadradas a retangulares, coberta por cutícula espessa; hipoderme (hp) composta por três camadas de células de colênquima, contendo cristais prismáticos (seta preta).

3.2 ANÁLISES QUANTITATIVAS

As análises intra-específicas mostraram que há pouca variação quando se comparam as regiões basal, mediana e apical dos indivíduos dentro da mesma espécie (Tabela 2). *P. aculeata* apresentou valores semelhantes para todos os componentes da skin e da própria skin entre as folhas dos indivíduos. *B. brasiliensis* apresentou variações entre as regiões estudadas, especialmente com relação à epiderme, hipoderme e skin. *S. setaceus* apresentou alguma maior variação entre os parâmetros analisados, mas a skin se mostrou igual entre os indivíduos. *C. fernambucensis* mostrou maior variação quanto à espessura da hipoderme, enquanto os demais componentes mostraram pouca variação. *P. brasiliensis* não demonstrou variação para cutícula e epiderme, mas houve variação quanto à hipoderme e skin.

Quando se comparam as espécies entre si (Figura 3), observa-se pouca diferença quanto à espessura da cutícula, onde *P. brasiliensis* se destaca com a maior espessura em todas as regiões do caule. Nota-se que *P. aculeata* apresenta-se com os maiores valores, mas por conta da cutícula e epiderme estarem somados. Quando se observa os valores para epiderme, *C. fernambucensis* se destaca com os maiores valores, havendo alguma sobreposição com *S. setaceus* e *P. brasiliensis*. *B. brasiliensis* apresenta os menores valores para a epiderme do cladódio, próximo aos valores para espessura da epiderme + cutícula de *P. brasiliensis*. Com relação a hipoderme, *S. setaceus* destaca-se com os maiores valores para as regiões estudadas. Com relação à skin, ocorre uma maior uniformidade entre as espécies, mas *S. setaceus* apresenta os maiores valores, se sobrepondo com *C. fernambucensis* e *P. brasiliensis* quando compara-se meio e ápice. Há uma tendência dos valores da hipoderme e skin serem maiores na base, embora haja variações intra-específicas. *P. aculeata* apresenta os menores valores para hipoderme e skin, se sobrepondo com o cladódio de *B. brasiliensis*.

Tabela 2. Médias e desvio padrão (entre parênteses) da espessura dos componentes da *skin*, em seção transversal: cutícula, epiderme, hipoderme e espessura total da *skin*, das regiões basais, medianas e apicais dos caules e cladódios (quando se aplica) para cada espécie, e indivíduo. Letras iguais indicam que as medianas não apresentaram diferenças significativas entre os indivíduos dentro de cada espécie, para os mesmos parâmetros, comparando-se base, meio e ápice (Kruskal-Wallis, seguido de post-hoc Mann-Whitney ; $p>0,05$).

<i>Pereskia aculeata</i> (folhas)	Indivíduo 1	Indivíduo 2	Indivíduo 3
Cutícula+Epiderme	17,24 ($\pm$ 2,75) μm^a	19,69 ($\pm$ 1,05) μm^a	15,48 ($\pm$ 1,16) μm^a
Hipoderme	51,44 ($\pm$ 1,16) μm^a	51,57 ($\pm$ 2,82) μm^a	51,43 ($\pm$ 3,47) μm^a
Skin	68,67 ($\pm$ 2,47) μm^a	71,26 ($\pm$ 3,06) μm^a	66,91 ($\pm$ 4,00) μm^a
<i>Brasiliopuntia brasiliensis</i>	Indivíduo 1	Indivíduo 2	Indivíduo 3
Cladódio - cutícula			
Base	3,04 ($\pm$ 0,42) μm^a	3,11 ($\pm$ 0,28) μm^a	2,82 ($\pm$ 0,81) μm^a
Meio	6,6 ($\pm$ 0,25) μm^b	4,12 ($\pm$ 0,62) μm^b	3,09 ($\pm$ 0,65) μm^a
Ápice	7,77 ($\pm$ 0,73) μm^c	4,69 ($\pm$ 1,17) μm^a	3,59 ($\pm$ 0,29) μm^a
Cutícula - caule cilíndrico	4,99 ($\pm$ 0,25) μm^d	9,53 ($\pm$ 1,15) μm^c	3,46 ($\pm$ 1,08) μm^a
Cladódio - epiderme			
Base	15,88 ($\pm$ 1,07) μm^a	13,96 ($\pm$ 1,87) μm^a	11,92 ($\pm$ 1,65) μm^{ab}
Meio	13,47 ($\pm$ 1,73) μm^a	14,38 ($\pm$ 1,58) μm^a	10,64 ($\pm$ 2,26) μm^a
Ápice	14,13 ($\pm$ 1,66) μm^a	10,56 ($\pm$ 1,33) μm^b	11,50 ($\pm$ 1,22) μm^a
Epiderme - caule cilíndrico	12,83 ($\pm$ 2,30) μm^a	21,38 ($\pm$ 4,74) μm^a	16,06 ($\pm$ 3,16) μm^b
Cladódio - hipoderme			
Base	61,14 ($\pm$ 10,73) μm^a	66,07 ($\pm$ 14,08) μm^a	104,41 ($\pm$ 4,26) μm^a

Meio	48,97 ($\pm$ 2,85) μm^b	58,16 ($\pm$ 6,04) μm^a	79,54 ($\pm$ 13,52) μm^a
Ápice	79,67 ($\pm$ 11,82) μm^{ac}	61,30 ($\pm$ 4,68) μm^a	80,06 ($\pm$ 4,24) μm^a
Hipoderme – caule cilíndrico	86,01 ($\pm$ 8,17) μm^c	79,72 ($\pm$ 13,07) μm^a	92,49 ($\pm$ 21,72) μm^a
Cladódio - <i>skin</i>			
Base	80,05 ($\pm$ 11,15) μm^{ab}	83,14 ($\pm$ 14,97) μm^{ab}	119,14 ($\pm$ 2,30) μm^a
Meio	68,60 ($\pm$ 1,96) μm^a	76,65 ($\pm$ 5,50) μm^a	93,26 ($\pm$ 13,06) μm^a
Ápice	101,57 ($\pm$ 13,09) μm^b	76,55 ($\pm$ 6,70) μm^{ab}	95,15 ($\pm$ 5,12) μm^a
<i>Skin</i> - caule cilíndrico	103,83 ($\pm$ 9,345) μm^{bc}	110,62 ($\pm$ 13,76) μm^b	112,00 ($\pm$ 23,57) μm^a

<i>Selenicereus setaceus</i>	Indivíduo 1	Indivíduo 2
Cutícula		
Base	7,21 ($\pm$ 0,56) μm^a	4,86 ($\pm$ 0,74) μm^a
Meio	6,99 ($\pm$ 0,65) μm^a	8,81 ($\pm$ 0,42) μm^b
Ápice	8,51 ($\pm$ 0,57) μm^b	7,43 ($\pm$ 1,30) μm^b
Epiderme		
Base	22,48 ($\pm$ 4,71) μm^a	25,14 ($\pm$ 0,90) μm^a
Meio	20,87 ($\pm$ 6,49) μm^a	15,94 ($\pm$ 3,60) μm^b
Ápice	16,34 ($\pm$ 2,65) μm^a	20,21 ($\pm$ 2,74) μm^b
Hipoderme		
Base	157,38 ($\pm$ 15,84) μm^a	91,97 ($\pm$ 16,19) μm^a
Meio	125,78 ($\pm$ 5,85) μm^b	107,65 ($\pm$ 14,09) μm^a
Ápice	136,66 ($\pm$ 21,49) μm^a	118,39 ($\pm$ 14,16) μm^a
<i>Skin</i>		
Base	187,07 ($\pm$ 20,09) μm^a	121,96 ($\pm$ 16,27) μm^a
Meio	153,63 ($\pm$ 5,38) μm^a	132,39 ($\pm$ 13,93) μm^a
Ápice	161,51 ($\pm$ 23,74) μm^a	146,03 ($\pm$ 11,18) μm^a

<i>Cereus fernambucensis</i>	Indivíduo 1	Indivíduo 2	Indivíduo 3
-------------------------------------	--------------------	--------------------	--------------------

Cutícula			
Base	7,26 (± 0,42) µm ^a	8,36 (± 2,42) µm ^a	8,94 (± 3,35) µm ^a
Meio	7,45 (± 0,85) µm ^a	10,30 (± 3,14) µm ^a	8,36 (± 1,11) µm ^a
Ápice	3,90 (± 0,56) µm ^b	7,39 (± 1,41) µm ^a	7,65 (± 2,25) µm ^a
Epiderme			
Base	19,56 (± 4,99) µm ^a	34,72 (± 6,63) µm ^a	24,95 (± 2,55) µm _a
Meio	24,94 (± 1,80) µm ^a	25,13 (± 4,87) µm ^a	31,61 (± 5,20) µm _b
Ápice	19,75 (± 2,29) µm ^a	20,41 (± 4,69) µm ^a	24,49 (± 3,45) µm _a
Hipoderme			
Base	86,93 (± 13,04) µm ^a	81,87 (± 10,78) µm ^{abc}	78,25 (± 11,46) µm ^a
Meio	73,71 (± 10,14) µm ^a	72,80 (± 12,95) µm ^b	121,77 (± 3,23) µm ^b
Ápice	86,79 (± 13,06) µm ^a	119,47 (± 19,72) µm ^c	102,52 (± 10,47) µm ^a
<i>Skin</i>			
Base	113,74 (± 15,90) µm ^a	124,96 (± 5,85) µm ^a	112,13 (± 11,46) µm ^a
Meio	106,09 (± 8,86) µm ^a	108,24 (± 8,44) µm ^b	161,73 (± 7,81) µm ^b
Ápice	110,43 (± 14,48) µm ^a	147,26 (± 16,22) µm ^a	134,65 (± 10,55) µm ^a
<i>Pilosocereus brasiliensis</i>		Indivíduo 1	Indivíduo 2
Cutícula			
Base		13,45 (± 2,78) µm ^a	13,74 (± 1,57) µm ^a
Meio		8,36 (± 1,09) µm ^a	13,28 (± 1,00) µm ^a
Ápice		10,57 (± 0,90) µm ^a	13,43 (± 1,73) µm ^a
Epiderme			
Base		24,78 (± 8,45) µm ^a	20,68 (± 2,60) µm ^a
Meio		23,19 (± 2,72) µm ^a	17,60 (± 2,81) µm ^a
Ápice		22,04 (± 1,08) µm ^a	17,07 (± 2,19) µm ^a
Hipoderme			

Base	101,83 ($\pm$ 3,34) μm^a	116,36 ($\pm$ 7,23) μm^a
Meio	92,52 ($\pm$ 3,54) μm^b	89,41 ($\pm$ 3,90) μm^b
Ápice	119,39 ($\pm$ 8,55) μm^c	71,27 ($\pm$ 6,57) μm^a
<i>Skin</i>		
Base	145,42 ($\pm$ 8,84) μm^a	150,77 ($\pm$ 8,36) μm^a
Meio	122,17 ($\pm$ 5,38) μm^b	120,28 ($\pm$ 5,76) μm^b
Ápice	126,88 ($\pm$ 27,73) μm^{ab}	101,77 ($\pm$ 7,01) μm^c

Tabela 3. Quadro comparativo das médias e desvio padrão entre as espécies, dos componentes da *skin*, em seção transversal: cutícula, epiderme, hipoderme e espessura total da *skin*, das regiões basais, medianas e apicais dos caules e cladódios (quando se aplica). Letras iguais indicam que as medianas não apresentaram diferenças significativas entre os indivíduos dentro de cada espécie, para os mesmos parâmetros, comparando-se base, meio e ápice (Kruskal-Wallis, seguido de post-hoc Mann-Whitney ; $p>0,05$).

Espécies	<i>Pereskia aculeata</i>	<i>Brasiliopuntia brasiliensis</i>	<i>Selenicereus setaceus</i>	<i>Cereus fernambucensis</i>	<i>Pilosocereus brasiliensis</i>
Cutícula - base	17,47 ($\pm$ 2,34) μ m (cutícula + epiderme)	2,99 ($\pm$ 0,49) μ m	6,03 ($\pm$ 1,40) μ m	8,19 ($\pm$ 2,29) μ m	13,59 ($\pm$ 2,10) μ m
Meio		4,45 ($\pm$ 1,36) μ m	7,90 ($\pm$ 1,10) μ m	8,70 ($\pm$ 2,18) μ m	10,82 ($\pm$ 2,80) μ m
Ápice		5,35 ($\pm$ 1,91) μ m	7,97 ($\pm$ 1,09) μ m	6,31 ($\pm$ 2,28) μ m	12,00 ($\pm$ 1,99) μ m
Epiderme - base		13,92 ($\pm$ 2,11) μ m	23,81 ($\pm$ 3,44) μ m	26,41 ($\pm$ 7,97) μ m	22,73 ($\pm$ 3,17) μ m
Meio		12,83 ($\pm$ 2,28) μ m	18,40 ($\pm$ 5,53) μ m	27,23 ($\pm$ 5,02) μ m	20,40 ($\pm$ 3,94) μ m
Ápice		12,06 ($\pm$ 1,95) μ m	18,28 ($\pm$ 3,24) μ m	21,55 ($\pm$ 3,93) μ m	19,55 ($\pm$ 3,10) μ m
Hipoderme - base	51,48 ($\pm$ 2,31) μ m	77,21 ($\pm$ 21,37) μ m	124,68 ($\pm$ 37,98) μ m	82,35 ($\pm$ 11,30) μ m	109,10 ($\pm$ 9,93) μ m
Meio		62,22 ($\pm$ 14,86) μ m	116,71 ($\pm$ 13,92) μ m	89,43 ($\pm$ 25,44) μ m	90,96 ($\pm$ 3,83) μ m
Ápice		73,67 ($\pm$ 11,02) μ m	127,53 ($\pm$ 19,47) μ m	102,92 ($\pm$ 19,41) μ m	95,33 ($\pm$ 26,67) μ m
Skin - base	68,95 ($\pm$ 3,33) μ m	94,11 ($\pm$ 20,08) μ m	368,92 ($\pm$ 60,62) μ m	116,94 ($\pm$ 12,23) μ m	145,42 ($\pm$ 8,84) μ m
Meio		79,50 ($\pm$ 12,52) μ m	613,15 ($\pm$ 87,71) μ m	125,36 ($\pm$ 27,94) μ m	122,17 ($\pm$ 5,38) μ m
Ápice		91,84 ($\pm$ 13,01) μ m	1109,60 ($\pm$ 163,83) μ m	130,78 ($\pm$ 20,35) μ m	126,88 ($\pm$ 27,73) μ m

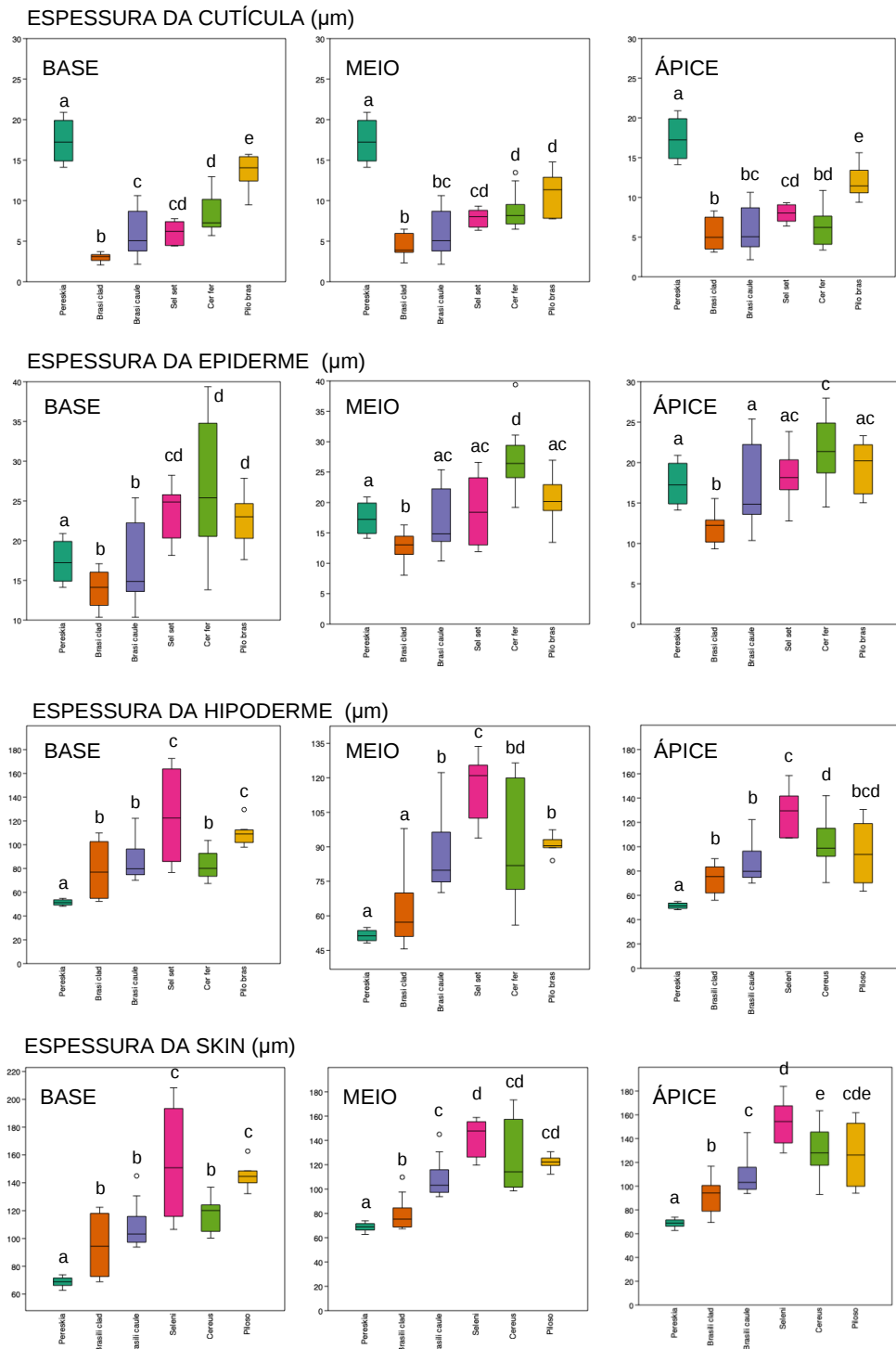


Figura 3. Box plots mostrando a espessura dos componentes da *skin*, e espessura total da *skin*, entre as espécies estudadas: *Pereskia aculeata*, *Brasiliopuntia brasiliensis*, *Selenicereus setaceus*, *Cereus fernambucensis* e *Pilosocereus brasiliensis*. Linhas internas: medianas; caixas: quartil inferior 25 % e quartil superior 75%; valores mínimos e máximos; outliers: círculos. As letras indicam as diferenças significativas entre as medianas dos parâmetros analisados (Kruskal-Wallis; post hoc Mann-Whitney). Diagramas de caixa: linhas internas - medianas; caixas - quartil inferior 25 % e quartil superior 75%; valores mínimos e máximos; outliers - círculos.

4 DISCUSSÃO

Neste estudo, observamos que a estrutura geral da *skin* é muito semelhante entre as espécies estudadas, formada pela epiderme e cutícula, juntamente com a hipoderme subjacente, como documentado na literatura (GIBSON & NOBEL 1986; MAUSETH 2006; BARRERA & SMITH 2009; LOZA-CORNEJO & TERRAZAS 2002; TERRAZAS et al. 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY 2003, 2005, 2007). Destaca-se que mesmo no representante com folhas e caules não suculentos (*Pereskia aculeata*) esta estrutura está presente, indicando que este possivelmente este é um caráter presente no ancestral. As espécies de Cactaceae desenvolveram várias características que possibilitaram a sobrevivência em condições xéricas, especialmente em áridos e semiáridos, sendo a *skin* uma importante aquisição conferindo proteção mecânica, contra patógenos e contra o excesso de radiação solar (DARLING 1989; PARK et al., 2017; MAUSETH 2006).

A cutícula, camada composta por cutina e ceras, evita com que a planta perca água através da transpiração (GIBSON; NOBEL, 1986; DOMÍNGUEZ et al., 1998), além de protegê-la de danos causados por insetos e doenças (DOMÍNGUEZ et al., 1998). Sendo uma importante adaptação às condições de déficit hídrico, a cutícula é surpreendentemente delgada em Cactaceae, raramente ultrapassando 25 micrômetros (MAUSETH 2006), como constatamos neste estudo, sendo *Pilosocereus brasiliensis* a espécie que apresentou os maiores valores (chegando à uma média de 13,6 micrômetros na base dos caules). Considerando-se as adaptações estruturais das Cactaceae em geral, onde os caules adotam as funções da folha, tornando-se fotossintetizantes, além de suculentos, aliado à fotossíntese do tipo CAM (Metabolismo Ácido das Crassuláceas) percebe-se que a estrutura destes indivíduos consegue lidar de forma eficiente com a perda da água sem necessidade de investir em cutículas espessas.

Outra adaptação às condições xéricas muito frequente Cactaceae é a presença de cristais (FAHN & CUTLER, 1992; MAUSETH 2006; TERRAZAS et al. 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY 2003), o que foi observado na hipoderme de *Brasiliopuntia brasiliensis* (Willd.) A. Berger. e *Pilosocereus brasiliensis* (Britton & Rose) Backeb. Tratam-se de substâncias ergásticas com diferentes funções, como mecanismo de defesa contra herbivoria, estrutura de suporte, acúmulo de cálcio e estabilização do equilíbrio iônico, além da reflexão da radiação solar (FRANCESCHI

& HORNER JR., 1980; DARLING 1989). Cumpre ressaltar que as espécies que apresentaram cristais na hipoderme são aquelas que apresentam-se muito expostas às condições de luminosidade, ocorrendo em áreas abertas de restinga.

A epiderme se apresentou unisseriada nas espécies estudadas, e esta é a condição geral observada nos representantes de Cactaceae (GIBSON & NOBEL 1986; GASSON 1981; MAUSETH 2006; BARRERA & SMITH 2009; LOZA-CORNEJO & TERRAZAS 2003; TERRAZAS et al. 2003; SOFFIATTI & ANGYALOSSY 2003, 2005, 2007; CALVENTE et al. 2008; GARCIA et al. 2014; SILVA et al. 2013). A espessura da epiderme variou entre 13 a 23 micrometros, com pouca variação quando comparou-se base, meio e ápice dos caules. Apresentou-se mais delgada na espécie folhosa (*P. aculeata*) e nos cladódios de *Brasiliopuntia brasiliensis*. Os cladódios de *B. brasiliensis* são caules que se assemelham às folhas pelo fato de serem muito aplanados, e justamente nesta espécie observa-se uma epiderme menos espessa quando compara-se às espécies onde os caules são cilíndricos, costelados ou alados (como em *Selenicereus setaceus*). O aspecto liso ou ondulado da epiderme pode apresentar valor taxonômico, como observado por CALVENTE et al. (2008), que se utilizaram dessa característica para separar espécies de *Rhipsalis*. Neste estudo, foi observada a ocorrência de ondulações nas paredes externas da epiderme em *S. setaceus* e *C. fernambucensis*.

A hipoderme em Cactaceae está intimamente associada à epiderme, e na maioria das espécies é composta por várias camadas de células de colênquima (GIBSON; NOBEL, 1986; MAUSETH 2006; LOZA-CORNEJO & TERRAZAS 2003). Atua juntamente com a epiderme, na proteção mecânica do caule e também mantém a integridade dos tecidos internos pois os caules estão sujeitos a grandes oscilações de volume devido à perda de água. Estudos demonstram que a hipoderme juntamente com a epiderme e cutícula podem acomodar até 25 % de ganho em volume e até 35% de perda de volume de caules submetidos a condições de ganho ou perda de água (SOFFIATTI & ROWE, 2020; BASTOLA et al. 2021). Observou-se variações entre os indivíduos da mesma espécie quanto a esta característica, comparando-se base, meio e ápice dos caules. *S. setaceus* apresentou os maiores valores para a hipoderme, seguido de *P. brasiliensis*.

Os resultados demonstraram que ocorre variação entre os componentes da *skin* entre as diferentes regiões dos caules, mas de um modo geral, os valores para cutícula e epiderme permanecem constantes dentro da mesma espécie. O parâmetro

que pode variar mais é a hipoderme, afetando a espessura geral da *skin*. Levando-se este fato em consideração, nota-se que além da espessura dos tecidos da *skin* de Cactaceae também é importante que os outros componentes sejam observados conjuntamente.

O gênero *Pereskia* é visto como o modelo que representa as características ancestrais (BUTTERWORTH, 2005), visto que mantém os caracteres primitivos que foram perdidos pelos outros gêneros, como folhas bem desenvolvidas, e caules lenhosos não suculentos, dentre outras características (DUARTE & HAYASHI, 2005; FARAGO et al., 2004; OGBURN & EDWARDS, 2009). *P. aculeata* possui todos os componentes da *skin*, como as demais espécies de Cactaceae, ainda que a hipoderme seja menos desenvolvida em termos de espessura da parede das células e número de camadas. Sendo a folha um órgão mais leve, funcionalmente pode-se compreender a presença de uma hipoderme menos desenvolvida quando comparada às demais espécies, o mesmo podendo ser considerado para a *skin* como um todo. As outras espécies estudadas possuem os caules como órgãos fotossintéticos principais, com maior volume e tamanho, além de apresentarem uma expressiva suculência, o que possivelmente leva ao maior desenvolvimento da hipoderme e da *skin*.

Brasiliopuntia brasiliensis, por outro lado, embora seja uma típica espécie de Cactaceae, suculenta e com folhas reduzidas, ela apresenta-se como uma planta com caules cilíndricos suculentos onde se desenvolvem os cladódios, que são caules achatados, suculentos. Deste modo, observam-se que os valores obtidos para esta espécie, em especial para o cladódio, se aproximaram muito daqueles obtidos para *P. aculeata*.

Selenicereus setaceus é uma espécie hemi-epífita, que ocorre nas florestas de restinga e na Mata Atlântica (FREITAS et al. 2020). Os caules são muito suculentos, e apresentam-se alados, ou seja: ampliam muito a superfície exposta à luz, pois os caules se destacam das copas das árvores em busca de maior exposição à luz (SOFFIATTI & ROWE 2020). A espessura dos componentes da *skin* mensuradas nesta espécie se assemelham ou ultrapassam o observado em *C. fernambucensis* e *P. brasiliensis*, especialmente da hipoderme, indicando uma condição de estresse hídrico, mesmo levando-se em consideração que a espécie habita o sub-bosque até atingir o dossel. Ou ainda pode-se inferir que as oscilações de volume nesta espécie

sejam mais expressivas, devido à pouca cobertura de espinhos, que são poucos e se localizam apenas nas extremidades das alas.

C. fernambucensis e *P. brasiliensis* ocorrem na restinga, em condições muito expostas à luz, e em solos arenosos. Ambas vão apresentar valores elevados para todos os parâmetros, indicando uma relação entre o ambiente e a *skin*, como mencionado por outros autores na literatura (LOZA-CORNEJO & TERRAZAS 2002; MAUSETH 2006; TORRES-BOEGER et al. 2010; GARCIA et al. 2014).

5 CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo corroboram com a literatura com relação à composição e às características dos componentes da *skin*, formada pela epiderme intimamente associada à hipoderme, componentes que atuam em conjunto de forma eficiente, protegendo o corpo da planta contra agentes bióticos e abióticos, bem como garantindo a integridade da estrutura interna do caule. As características qualitativas não apresentaram variação quando se comparam os diferentes estágios de desenvolvimento dos caules, mas há variação quanto a espessura dos componentes quando se comparam indivíduos da mesma espécie. Contudo, de um modo geral, observou-se que é possível comparar as espécies entre si e constatar diferenças significativas que podem ser utilizadas como critério de separação.

REFERÊNCIAS

- BARRERA, E.; SMITH, W. K. (Ed.). **Perspectives in biophysical plant ecophysiology: a tribute to Park S. Nobel**. UNAM, 2009.
- BASTOLA, A. K.; SOFFIATTI, P.; BEHL, M.; LENDLEIN, A.; ROWE, N. P. Structural performance of a climbing cactus: making the most of softness. **Journal of the Royal Society Interface**, v. 18, n. 178, p. 20210040, 2021.
- TORRES-BOEGER, M. R. et al. **Functional morphology of two *Lepismium* species (Rhipsalideae, Cactaceae)**. Revista mexicana de biodiversidad, v. 81, n. 2, p. 393-400, 2010.
- BUTTERWORTH, Charles A.; WALLACE, Robert S. Molecular phylogenetics of the leafy cactus genus *Pereskia* (Cactaceae). **Systematic Botany**, v. 30, n. 4, p. 800-808, 2005.
- CALVENTE, A.; ANDREATA, R. H. P.; VIEIRA, R. C. **Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy**. Plant System Evolution v.276 p.271–277, 2008.
- DARLING, M. **Epidermis and hypodermis of saguaro cactus (*Cereus giganteus*): Anatomy and spectral properties**. American Journal of Botany 76: 1698-1706, 1989.
- DOMÍNGUEZ, E.; HEREDIA, A.; SERRANO, J. M.; LAGUNA, L.; REINA, J. J.; CASADO, C. G. **La cutícula vegetal: estructura y funciones**. Ecología v.12 p.293-305, 1998.
- DUARTE, M. R.; HAYASHI, S. S. Estudo anatômico de folha e caule de *Pereskia aculeata* Mill. (Cactaceae). **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 15, p. 103-109, 2005.
- EDWARDS, E. J.; NYFFELER, R.; DONOGHUE, M.I J. **Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form**. American Journal of Botany, v. 92, n. 7, p. 1177-1188, 2005.
- FAHN, A.; CUTLER, D.F. **Xerophytes**. Gebrüder Borntraeger. Berlin. 1992
- FANTINATI, M. R.; SOFFIATTI, P.; CALVENTE, A. **A new phylogenetic hypothesis for *Cereinae* (Cactaceae) points to a monophyletic subtribe**. Systematic Botany, v. 46, n. 3, p. 689-699, 2021.
- FARAGO, P. V. et al. Análise morfo-anatômica de folhas de *Pereskia grandifolia* Haw., Cactaceae. **Acta Farmaceutica Bonaerense**, v. 23, p. 323-327, 2004.
- FREITAS, M, D. F.; CALVENTE, A.; GONZAGA, D. R. Flora do Rio de Janeiro: Cactaceae. **Rodriguésia**, v. 71, 2020.
- FRANCESCHI, V.R.; HORNER JR, H.T. **Calcium oxalate crystals in plants**. Bot Rev 46: 361-427. 1980.

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.

GASSON, P. **Epidermal anatomy of some North American globular cacti**. *Cact Succ J (UK)* 43:101–108, 1981.

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

GUERRERO, P. C. et al. Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the Cactus family. **Journal of Heredity**, v. 110, n. 1, p. 4-21, 2019.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T. et al. **Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae)**. *American journal of botany*, v. 98, n. 1, p. 44-61, 2011.

KOCH, K.; B. BHUSHAN; W. BARTHLOTT. **Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics**. *Prog. Mater. Sci.* 54: 137-178, 2009

LUDERS, L.; MC MAHON, G. **The pitaya or dragon fruit (*Hylocereus undatus*)**. Australia: Department of Primary Industry, Fisheries and Mines. 2006.

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

NYFFELER, R. **Phylogenetic relations in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from TRNK/MATK and TRNL-TRNF sequences**. *American Journal of Botany* 89: 312–326, 2002.

NOBEL, P. S. et al. (Ed.). **Cacti: biology and uses**. Univ of California Press, 2002.

OGBURN, R. M.; EDWARDS, E. J. Anatomical variation in Cactaceae and relatives: trait lability and evolutionary innovation. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 2, p. 391-408, 2009.

PARK, K., CHOI, H. S., HONG, Y. H., JUNG, E. Y., & SUH, H. J. **Cactus cladodes (*Opuntia humifusa*) extract minimizes the effects of UV irradiation on keratinocytes and hairless mice**. *Pharmaceutical biology*, 55(1), 1032-1040. 2017.

SILVA, C. H. G. da; CALVENTE, A.; SOLLER, A.; MARANHO, L. T.; BOEGER, M. R. T.; SOFFIATTI, P. Anatomia de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* A. Berger (Rhipsalideae, Cactaceae). **Iheringia, Série Botânica.**, v. 68, n. 2, p. 249-259, 2013.

SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY, V. **Increased water storage capacity in cactus wood: a study in the tribe Cereeae (Cactoideae, Cactaceae)**. *Haseltonia*, v. 2009, n. 15, p. 27-32, 2009.

SOFFIATTI, P.; ROWE, N. P. **Mechanical innovations of a climbing cactus: functional insights for a new generation of growing robots.** *Frontiers in Robotics and AI*, v. 7, p. 64, 2020.

TERRAZAS, T.; ARIAS, S. **Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae.** *The Botanical Review*, v. 68, n. 4, p. 444-473, 2002.

TERRAZAS, T.; LOZA-CORNEJO S. **Phylogenetic relationships of Pachycereeae: a cladistic analysis based on anatomical-morphological data.** In: Fleming TH, Valiente-Banuet A (eds) *Evolution, ecology, conservation of the columnar cacti, their mutualists.* Arizona University Press, Arizona, pp 66–86, 2002.

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, p. 1-21, 2002.