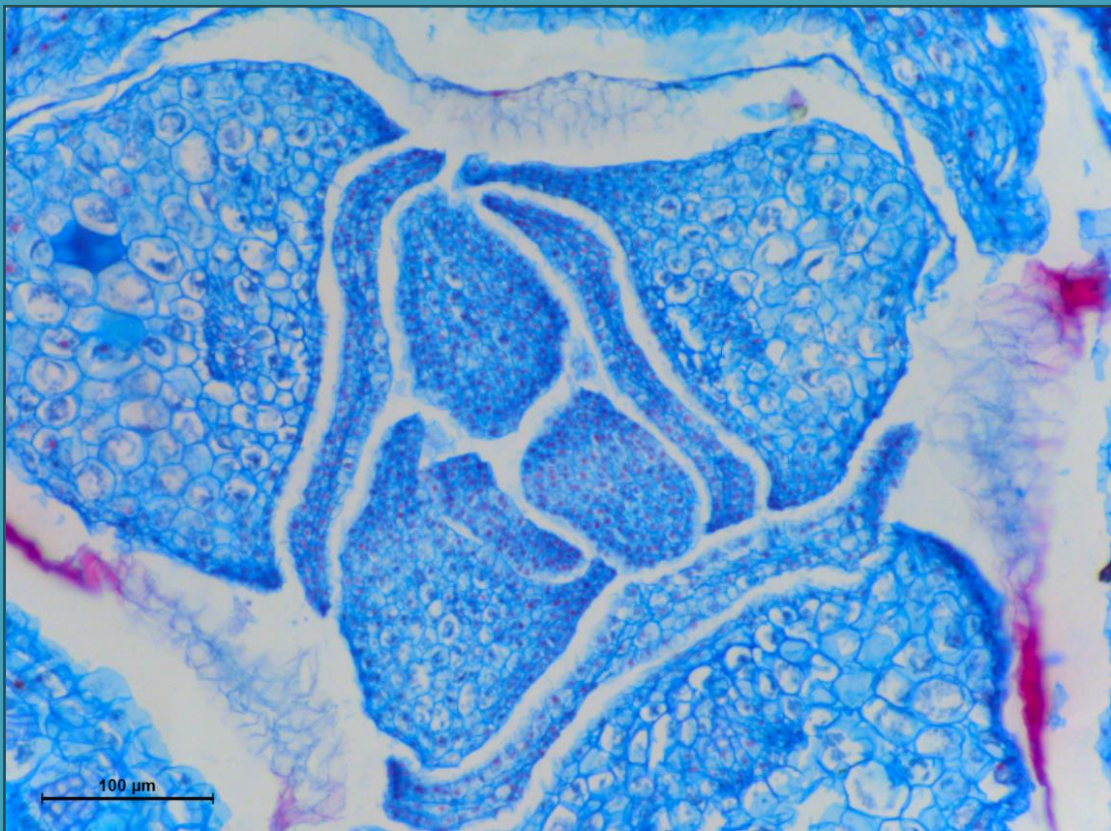


Lígia Keiko dos Santos

Ontogênese das estruturas axilares em *Anacampserotaceae* (Caryophyllales)



São Paulo

2015

Lígia Keiko dos Santos

Ontogênese das estruturas axilares em
Anacampserotaceae (Caryophyllales)

Ontogenesis of the axillar structures in
Anacampserotaceae (Caryophyllales)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Botânica, na Área de Anatomia Vegetal.

Orientadora: Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna

São Paulo

2015

Santos, Lígia Keiko
Ontogênese das estruturas axilares em
Anacampserotaceae (Caryophyllales)
84 páginas.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Botânica.

1. Axila foliar 2. Cerda 3. Escama 4.
Estípula 5. Traqueíde de amplo espessamen-
to 6. Idioblasto traqueoidal
I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna
Orientadora

À meu pai

Agradecimentos

Ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo por proporcionar um ambiente onde pude aprender e crescer muito nos últimos anos. Ao Laboratório de Anatomia Vegetal pela infraestrutura que permitiu o desenvolvimento deste trabalho. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro.

À Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna pela orientação, por todo ensinamento, esclarecimentos de dúvidas e por todo o auxílio, especialmente nos momentos finais da dissertação. E claro que também agradeço muito pelo carinho, compreensão, amizade, pela alegria e bom-humor que transmite a todos que a cercam.

Ao Dr. Roberto Kiesling por me receber no Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA) e ajudar na coleta de duas espécies para este trabalho. Ao Dr. Gilberto Ocampo da Universidad Autónoma de Aguascalientes por conceder sementes, ápices e axilas de uma espécie.

Aos professores Dr. Jefferson Prado, Dr. Gilberto Ocampo, Dra. Sara Maldonado, Dr. Paulo Takeo Sano e Dr. Carlos Navas pelas aulas teóricas e práticas nas disciplinas que cursei durante o mestrado.

Aos professores do Laboratório de Anatomia Vegetal, Prof. Dra. Berta Lange de Morretes, Dr. Diego Demarco, Dra. Gladys Flávia Melo-de-Pinna, Dr. Gregório Ceccantini, Dra. Nanuza Luíza de Menezes e Dra. Verônica Angyalossy. E aos técnicos Gisele Costa, Irwandro Pires e Tássia Cristina dos Santos por toda a assistência e pelo esforço em manter o laboratório funcionando.

À todos os colegas e ex-colegas da Equipe Melo-de-Pinna, Aline Siqueira Nunes-Ogura, Ariane Lazarini, Cristina Zampieri, Fernanda Cordeiro, Francisco Aires, José Hernandez, Juliana Castelo Branco, Marília Duarte, Marília Malheiros Munhoz, Mário Albino, Nívea Pinheiro, Rafael Cruz, Renata Lemos e Ricardo Silva Batista. Principalmente ao José Hernandez por me ensinar as técnicas de laboratório logo no início do meu estágio e ao Rafael Cruz pela ajuda com a estatística do Capítulo II.

A todos os colegas do laboratório, André Lima, Caian Gerolamo, Carolina Lopes, Giuliano Locosselli, Júlio Majcher, Karen Sasaki, Karina Beterchine, Keyla Rodrigues, Luíza Teixeira, Marcelo Pace, Mariana Victório, Raquel Koch, Rodrigo Angeles, Talita Justino, Thália Gama e Yasmin Hirao.

À todos os amigos que já fizeram parte da Moita, Anderson Tamakoshi, André Melo, Camila Beraldo, Gustavo Davanzo, Henrique Maeda, Jefferson Silva, Kyoshi Beraldo, Marianna Sfyridi, Tatiana Maeda e Yuri Kavalciuki, obrigada pelos jantares, festas, filmes, pela convivência e pela experiência que tanto me amadureceu.

Por fim, a meus pais Carlos Roberto dos Santos e Roseli Satie Kina Santos e minha irmã Letícia Sayuri dos Santos por todo o apoio e cuidado. Aqui em especial agradeço imensamente a meu pai, a pessoa que mais me incentivou em meus estudos.

Resumo

Anacampserotaceae pertence à ordem Caryophyllales, subordem Portulacineae, atualmente constituída por três gêneros (*Anacampseros* L., *Grahamia* Gill ex Hook e *Talinopsis* A. Gray) antes pertencentes à família Portulacaceae. Os representantes de Anacampserotaceae apresentam estruturas axilares lignificadas muito características, como tricomas, escamas (*scales*) e cerdas (*bristles*) e também apresenta células do tipo WBT que ocorre somente em mais outras duas famílias de Caryophyllales, Aizoaceae e Cactaceae. Os caracteres axilares são muito informativos para o clado ACPT (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae) e vêm revelando importantes dados aos estudos filogenéticos da subordem Portulacineae, no entanto, há uma controvérsia quanto a origem ontogenética das estruturas axilares de Anacampserotaceae, o que pode levar a interpretações equivocadas das relações filogenéticas do grupo. Diante disso, este trabalho realizou um estudo ontogenético das estruturas presentes na região da axila foliar de oito espécies de Anacampserotaceae e analisou as WBTs do caule e de folhas quanto seu tipo de espessamento e medidas quantitativas de seis espécies. Os resultados apontam a 1) origem estipular das escamas e não protodérmica, como mencionado na literatura; 2) primeiro relato de perfilos na família e 3) WBTs ocorrem em *Anacampseros* e estão ausente em *Talinopsis*, grupo considerado basal na família.

Palavras-chave: axila foliar, cerda, escama, estípula, traqueíde de amplo espessamento, idioblasto traqueoidal.

Abstract

Anacampserotaceae belongs to the order Caryophyllales, suborder Portulacineae, currently consists of three genus (*Anacampseros* L., *Grahamia* Gill ex Hook and *Talinopsis* A. Gray) formerly circumscribed to the family Portulacaceae. Anacampserotaceae representatives presents lignified axillary structures very distinctive, like trichomes, scales and bristles and also WBT cells that is presented only by two other families of Caryophyllales, Aizoaceae e Cactaceae. The axillary characters are very informative for the ACPT clade (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae and Talinaceae) and has been revealing important data for the phylogenetic studies on the Portulacineae suborder, nevertheless, there is a controversy regarding the Anacampserotaceae axillary structures ontogenetic origin, what may lead to misguided interpretations for the ACPT phylogenetic relationships. Before it, this research have accomplished the ontogenetic study of the structures present on the leaf axil of eight Anacampserotaceae species and examined stem and leaf WBTs, as for its secondary thickening type and quantitative measurements of six species. The results points 1) that at least one structure (scale) has leaf origin instead of protodermic origin, as stated by some authors; 2) first report of prophylls for the family and 3) WBTs occur in *Anacampseros* but they are absent in *Talinopsis*, a basal group of Anacampserotaceae.

Keywords: leaf axil, bristle, scale, stipule, wide-band tracheid, idioblastic WBT.

Índice

Introdução Geral	12
Referências bibliográficas.....	21
Capítulo I – Ontogênese das estruturas axilares em Anacampserotaceae (Caryophyllales)	23
Introdução	25
Material e Métodos	30
Resultados	32
Discussão	44
Referências Bibliográficas	55
Capítulo II – Ocorrência de Traqueídes de Amplo Espessamento e Idioblastos Traqueoidias em Anacampserotaceae (Caryophyllales)	58
.....	
Introdução	60
Material e Métodos	62
Resultados	63
Discussão	69
Referências Bibliográficas	78
Considerações Finais	81

Introdução Geral

Introdução Geral

Anacampserotaceae pertence a ordem Caryophyllales, uma ordem monofilética bem definida, sustentada por sinapomorfias morfoanatômicas como desenvolvimento da parede da antera e elementos de vaso com perfuração simples, além de dados moleculares (Stevens 2001 onwards, Judd *et al.* 2008). A família possui três gêneros, *Grahamia* Hook, *Talinopsis* A. Gray e *Anacampseros* L.

O gênero *Talinopsis* é monoespecífico (*Talinopsis frutescens* A. Gray), ocorrendo desde o Texas e Novo México (Estados Unidos) até o centro do México. São plantas arbustivas eretas, lenhosas, glabras com exceção das axilas foliares, folhas opostas ou fasciculadas nas axilas, lineares, cilíndricas e pouco suculentas, inflorescência em forma de cimas com poucas flores, duas sépalas persistentes, cinco pétalas, de 20 a 25 estames, ovário súpero, três estigmas, fruto capsular trivalvado. (Rzedowski & Rzedowski 2005, Ocampo-Acosta 2011).

Igualmente monoespecífico, o gênero *Grahamia* (*Grahamia bracteata* Gillies ex Hook) é endêmico da Argentina. Plantas perenes, pequenos arbustos, caules com longos entrenós, filotaxia alterna, folhas cilíndricas e suculentas, anualmente decíduas (Nyffeler *et al.* 2008).

O gênero *Anacampseros* possui aproximadamente 34 espécies e caracteriza-se pelas plantas perenes, herbáceas com raízes tuberosas, caules geralmente contraídos com entrenós curtos, folhas alternas e arranjasdas em roseta, axilas com tricomas e/ou cerdas ou escamas (Nyffeler *et al.* 2008). O gênero é dividido em duas seções, *Anacampseros* e *Avonia*.

A seção *Anacampseros* é constituída por ervas ou pequenos arbustos com filotaxia espiralada, folhas suculentas glabras ou tomentosas e tem distribuição na África do Sul, Namíbia e Botswana (Gerbaulet 1992, *apud* Court 2010), Argentina e Austrália. Na seção *Avonia* as plantas são

suculentas com caules semieretos ou prostrados, folhas diminutas protegidas por escamas axilares que recobrem toda a superfície da planta, podendo aprisionar vapor d'água, sua distribuição ocorre na África meridional (Court 2010).

Anacampserotaceae é uma família que foi estabelecida em 2010 por Nyffeler e Eggli, antes disso, as espécies que hoje constituem Anacampserotaceae eram circunscritas em Portulacaceae.

Portulacaceae foi primeiramente descrita por Adanson em 1763 (*apud* Nyffeler & Eggli 2010) e posteriormente Jussieu propôs uma circunscrição mais restrita em 1789 (*apud* Nyffeler 2010), na qual se incluía os gêneros *Portulaca* L., *Talinum* Adans., *Montia* L., *Claytonia* L. e outros gêneros que hoje pertencem a sete famílias diferentes, das quais somente quatro também fazem parte de Caryophyllales. Portulacaceae foi posicionada entre Cactaceae e Aizoaceae fazendo uso de caracteres morfológicos reprodutivos (Nyffeler & Eggli 2010).

Muitos estudos foram realizados a fim de obter uma classificação satisfatória para Portulacaceae, o que levou a várias mudanças em sua classificação ao longo dos anos. Nós abordaremos as mais relevantes que envolvem os grupos nos quais já foram circunscritos os gêneros que hoje constituem Anacampserotaceae.

McNeil (1979), por exemplo, disse que o conhecimento no qual foram baseadas as classificações anteriores era limitado para muitos gêneros, então propôs um novo arranjo supragenérico para a família e agrupou os gêneros *Anacampseros* L., *Calandrinia* Kunth, *Grahamia* Hook, *Lenzia* Phil., *Montiopsis* Kuntze e *Talinum* Adans. (incluindo *Talinaria*) na tribo Talineae. Todavia, hoje esses gêneros pertencem a três famílias diferentes, Montiaceae (*Calandrinia*, *Lenzia* e *Montiopsis*), Talinaceae (*Talinum*) e Anacampserotaceae (*Anacampseros* e *Grahamia*).

Alguns anos mais tarde, em 1987, R. Carolin realizou o primeiro estudo cladístico da família, utilizando dados morfológicos vegetativos e reprodutivos. Como resultado, foram agrupados os gêneros *Portulaca*, *Grahamia*, *Talinopsis*, *Talinaria* e *Anacampseros* na tribo Portulaceae; o gênero *Talinaria* não está mais incluso em *Talinum*, e em sua filogenia, se mostra proximalmente relacionado às espécies de *Anacampseros* (figura 1). Portulaceae está sustentada por dados morfológicos como tricomas e cerdas axilares. Destacamos aqui o fato de que o autor colocou cerdas e escamas como dois estados diferentes de um mesmo caráter.

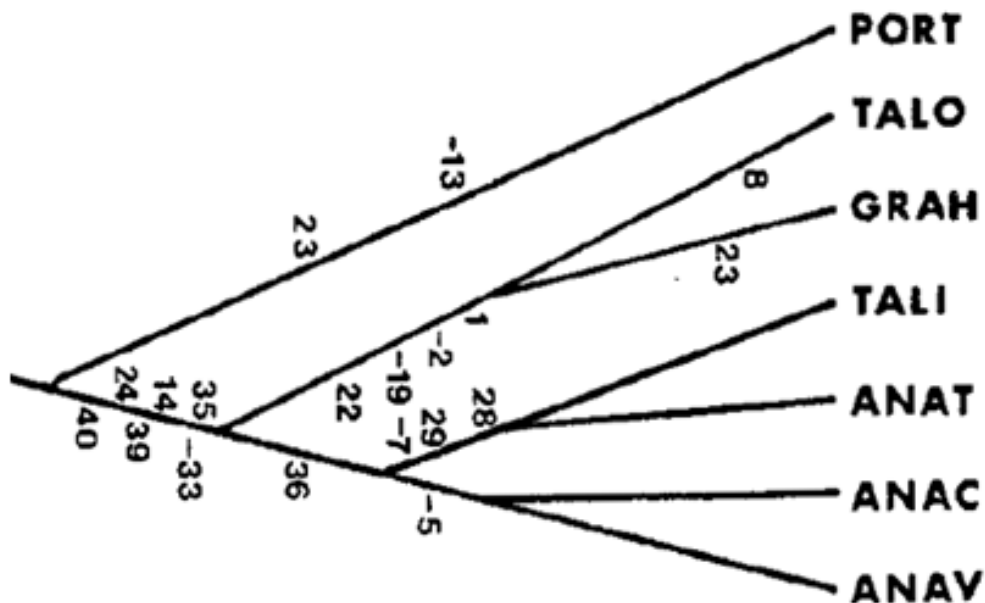


Figura 1. Parte da filogenia retirada de Carolin (1987), mostrando as relações dentro da tribo Portulaceae. PORT (*Portulaca*), TALO (*Talinopsis*), GRAH (*Grahamia*), TALI (*Talinaria*), ANAT (*Anacampseros* sect. *Tuberosae*), ANAC (*Anacampseros* sect. *Anacampseros*), ANAV (*Anacampseros* sect. *Avonia*).

Nyananyo (1990) disse que o problema da classificação de Portulacaceae se devia à variabilidade no número de gêneros e à não correlação dos gêneros com seu padrão de distribuição. Em sua proposta de classificação, os gêneros *Anacampseros* e *Grahamia* formam a tribo Anacampserieae (validada posteriormente como Anacampseroteae por Rowley 1994, *apud* Nyffeler 2007), sendo a espécie conhecida anteriormente como *Talinaria palmeri* inclusa no gênero *Grahamia*. Contudo, o

autor não faz qualquer menção às possíveis relações entre as tribos e gêneros.

Com resultados semelhantes aos de Carolin (1987), Hershkovitz (1993), também num estudo cladístico com base em dados morfológicos, obteve um clado contendo os gêneros *Portulaca*, *Anacampseros*, *Talinaria*, *Talinopsis* e *Grahamia*. Neste trabalho, o autor sugere proximidade desse clado com Cactaceae, por causa da presença de tricomas e escamas

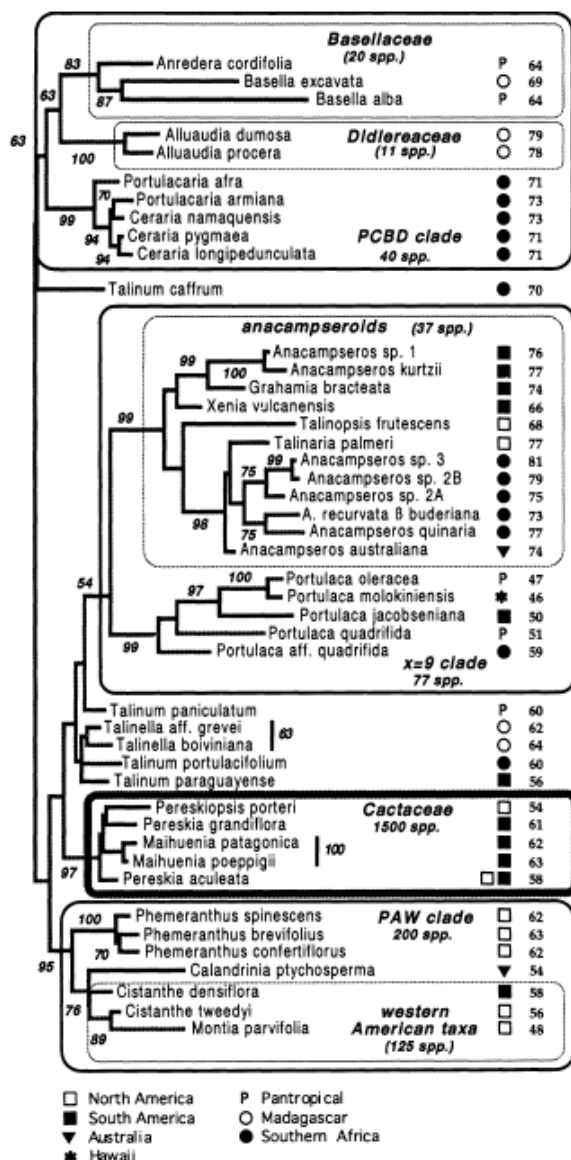


Figura 2. Filogenia retirada de Hershkovitz e Zimmer (1997), mostrando o polifiletismo de Portulacaceae com relação a Basellaceae, Didiereaceae e Cactaceae. Notar também a relação próxima de gênero *Portulaca* com os gêneros *Anacampseros*, *Grahamia*, *Xenia*, *Talinopsis* e *Talinaria* (“anacampseroids”) e o polifiletismo de *Anacampseros*.

nas axilas foliares desses grupos e ainda faz alusão a semelhança morfológica entre *Grahamia* e *Pereskia*, a última considerada gênero basal em Cactaceae.

No entanto, Portulacaceae não era uma família natural (Carolin 1987, Hershkovitz 1993, Hershkovitz & Zimmer 1997, Applequist e Wallace 2001, Nyffeler 2007), e por isso os estudos realizados a fim de definir as relações dentro da família não poderiam ser bem sucedidos. Portanto, um estudo filogenético que compreendesse também as famílias próximas foi necessário. Assim o fizeram, Hershkovitz & Zimmer (1997), embora o objetivo desse trabalho fosse buscar a origem da família Cactaceae.

A árvore construída no trabalho de Hershkovitz & Zimmer (1997) foi baseada em dados moleculares, utilizando sequências espaçadoras ITS como marcadores. Como resultado, os autores verificaram que de fato Portulacaceae era polifilética em relação a Basellaceae, Didiereaceae e Cactaceae (figura 2), como já haviam apontado outros autores (Carolin 1987, Hershkovitz 1993). Além disso, o trabalho corrobora a relação filogenética entre *Portulaca* e o grupo denominado pelos autores de “*anacampseroids*”.

Em um posterior estudo filogenético com base em dados moleculares (um gene do cloroplasto, *ndhF*), foi corroborada a formação de um clado contendo os gêneros *Anacampseros*, *Grahamia* e *Talinopsis* e que este seria grupo-irmão de *Portulaca*, mas ainda numa politomia com *Talinum* + *Talinella* e Cactaceae, sendo então este grupo denominado ACPT, fortemente sustentado de acordo com os testes estatísticos (Applequist & Wallace 2001).

Fornecendo mais uma evidência que Portulacaceae é polifilética, Applequist & Wallace (2001) sugerem que a família fosse dividida em pelo menos mais duas, mas ainda declararam que mais estudos precisari-

am ser feitos para realizar o rearranjo da classificação da família. Segundo os autores, novos estudos buscando sinapomorfias morfológicas são necessários aos resultados das análises moleculares.

Nyffeler (2007), para tratar dos gêneros *Anacampseros*, *Avonia* e *Grahamia* s.l., adota o termo Anacampseroteae. De acordo com o autor, já não há mais dúvida de que os representantes da tribo Anacampseroteae seja um grupo monofilético. Todavia, a classificação ainda não é satisfatória, uma vez que as espécies de *Grahamia* s.l. formam um grado (*Grahamia* s.l. inclui *Talinaria*, *Talinopsis* e *Xenia*, com reconhecidas seis espécies: *G. bracteata*, *G. kurtzii*, *G. vulcanensis*, *G. coahuilensis*, *G. frutescens* e *G. australiana*).

A classificação de Portulacaceae é finalmente resolvida por Nyffeler & Eggli (2010), quando eles encontraram uma filogenia (figura 3A) baseada em genes plastidiais *matK* e *ndhF*. A partir desta proposta, uma nova classificação para a subordem Portulacineae é sugerida, respeitando as relações filogenéticas entre os representantes tradicionalmente circunscritos em Portulacaceae. Assim, Portulacaceae se torna monofilética contendo apenas o gênero *Portulaca* L. Neste mesmo trabalho, os autores reconhecem oito famílias, dentre elas Montiaceae (incluindo Hectorellaceae), Talinaceae e Anacampserotaceae. Portanto, a partir deste estudo foi possível definir o clado ACPT (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae).

Ainda neste trabalho, Nyffeler & Eggli (2010) apresentam uma nova proposta dentro de grado *Grahamia* s.l. Para os autores, das espécies que formavam *Grahamia* s.l., *G. bracteata* foi a única que permaneceu, sendo, portanto, *Grahamia* um gênero monoespecífico. *Grahamia frutescens* passa a ser *Talinopsis frutescens* (outro gênero monoespecífico) e as quatro demais espécies foram circunscritas em *Anacampseros*, juntamente com as espécies dos gêneros *Avonia*, *Xenia* e *Talinaria*.

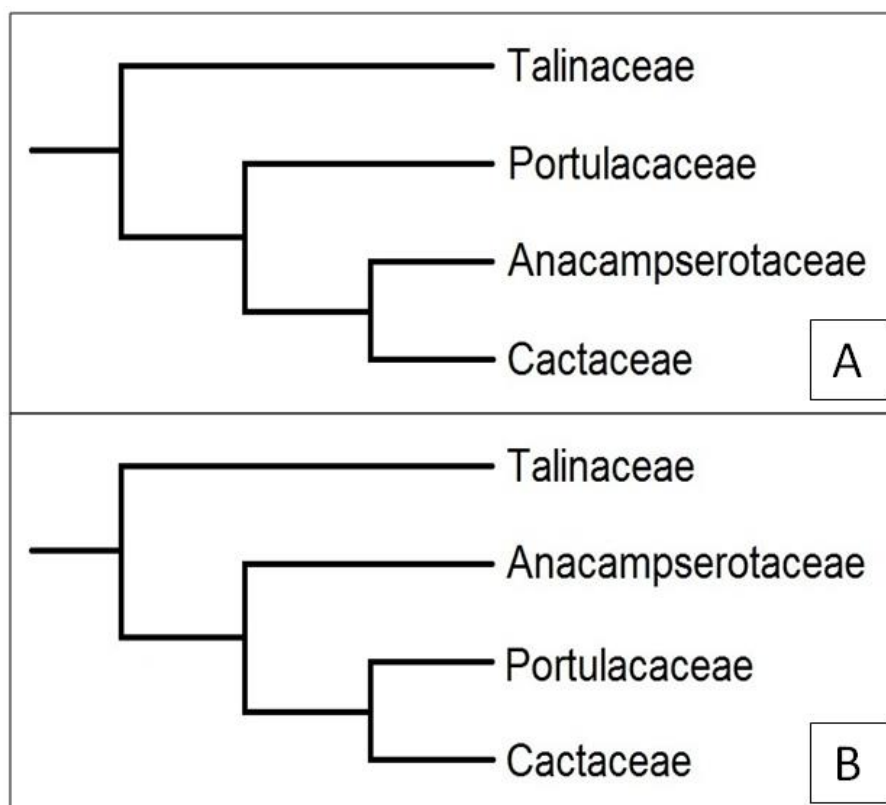


Figura 3. (A) Relações filogenéticas das famílias do clado ACPT baseado em Nyffeler e Egli (2010) e (B) baseado em Ocampo e Columbus (2010).

Embora seja um grupo bem definido, as relações dentro do grupo ACPT não são fortemente sustentadas e existem outras hipóteses filogenéticas possíveis. Talinaceae aparece sempre como grupo basal, mas para as outras três famílias há ainda dúvidas. Por exemplo, Cactaceae pode ser grupo-irmão de Portulacaceae, e Anacampserotaceae seria grupo-irmão de Cactaceae + Portulacaceae (figura 3B), como propõe a filogenia molecular, baseada em sequências não codificadoras (Ocampo & Columbus 2010). No entanto, reiteramos que estes estudos foram baseados puramente em dados moleculares, sem dados morfológicos que pudessem corroborá-la.

Alguns caracteres morfoanatômicos presentes neste grupo parecem possuir um alto grau de homoplasia, ou seja, devem ter surgido independentemente, diversas vezes ao longo da evolução. Porém, outros parecem

representar verdadeiras sinapomorfias, tendo aparecido o ancestral e se mantido ao longo da história evolutiva do grupo. Este é o caso da região axilar e, em especial, dos tricomas axilares presentes no clado ACP (Anacampserotaceae, Cactaceae e Portulacaceae), sendo uma das poucas sinapomorfias não moleculares apontadas para o grupo (Ogburn & Edwards 2009).

Posto isto, o principal objetivo da presente dissertação foi realizar um estudo do desenvolvimento das estruturas presentes na região axilar de oito espécies de Anacampserotaceae (*Anacampseros retusa* Poelln., *A. filamentosa* Sims., *A. telephiastrum* DC., *A. papyracea* Fenzl. *A. albissima* Marloth, *Anacampseros* sp., *Talinopsis frutescens* A. Gray e *Grahamia bracteata* Gillies ex Hook), verificando se sua origem é protodérmica (tricomas) ou se elas se formam a partir de primórdios foliares (estípulas e perflos). Além de comparar o desenvolvimento das estruturas de Anacampserotaceae com os dados disponíveis para outras famílias do clado ACPT, buscando possíveis homologias primárias que possam ajudar em futuros estudos filogenéticos do grupo. Além desse objetivo, durante a realização do projeto, sentimos a necessidade de realizar um estudo sobre as traqueídes vasculares com amplo espessamento de parede, representando assim nosso segundo objetivo desta pesquisa.

Deste modo, a dissertação está dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo é feito o desenvolvimento das estruturas axilares de Anacampserotaceae para verificar o desenvolvimento, isto é, se são de origem foliar ou protodérmica. O segundo capítulo trata das traqueídes de amplo espessamento e idioblastos traqueoidais (WBTs – *Wide-Band Tracheids*) que ocorrem no sistema vascular e na medula, respectivamente, a fim de discutir o tipo de espessamento, as diferenças entre WBTs que ocorrem no caule e as que ocorrem na folha e a forma de vida da planta.

Referências Bibliográficas

- Angiosperm Phylogeny Group (APG). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** **161**: 105-121.
- Applequist, W. L. & Wallace, R. S. 2001. Phylogeny of the Portulacaceous Cohort Based on *ndhF* Sequence Data. **Systematic Botany** **26(2)**: 406-419.
- Carolin, R. 1987. A Review of the Family Portulacaceae. **Australian Journal of Botany** **35**: 383-412.
- Court, D. 2010. **Succulent Flora of Southern Africa**. 3ed. Struik Nature, Cape Town.
- Hershkovitz, M. A. 1993. Revised Circumscriptions and Subgeneric Taxonomies of *Calandrinia* and *Montiopsis* (Portulacaceae) with Notes on Phylogeny of the Portulacaceous Alliance. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **80**: 333-365.
- Hershkovitz, M. A. and Zimmer, E. A. 1997. On the Evolutionary Origins of the Cacti. **Taxon** **46**: 217-232.
- Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellogg, E. A.; Stevens, P. F. and Donoghue, M. J. 2008. **Plant Systematic: A Phylogenetic Approach**. 3ed. Sinauer Associates, INC, Sunderland.
- McNeil, J. 1979. Synopsis of a Revised Classification of the Portulacaceae. **Taxon** **23**: 725-728.
- Nyananyo, B. L. 1990. Tribal and Generic Relationship in the Portulacaceae (Centrospermae). **Feddes Repertorium** **101**: 237-241.
- Nyffeler, R. 2007. The Closest Relatives of Cacti: Insights from Phylogenetic Analyses of Chloroplast and Mitochondrial Sequences with

- Special Emphasis on Relationships in the Tribe Anacampseroteae. **American Journal of Botany** **94**: 89-101.
- Nyffeler, R. & Eggli, U. 2010. Disintegrating Portulacaceae: A new Familial Classification of the Suborder Portulacineae (Caryophyllales) Based on Molecular and Morphological Data. **Taxon** **59**: 227-240.
- Nyffeler, R. *et al.* 2008. Variations on a Theme: Repeated Evolution of Succulent Life Forms in the Portulacineae (Caryophyllales). **Haseltonia** **14**: 26-36.
- Ocampo, G. & Columbus, J. T. 2010. Molecular Phylogenetics of Suborder Cactineae (Caryophyllales), Including Insights into Photosynthetic Diversification and Historical Biogeography. **American Journal of Botany** **97**: 1827-1847.
- Ocampo-Acosta, G. 2011. **Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán 84**. Anacampserotaceae. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Departamento de Botánica.
- Ogburn, R. M. & Edwards, E. J. 2009. Anatomical Variation in Cactaceae and Relatives: Trait Lability and Evolutionary Innovation. **American Journal of Botany** **96(2)**: 391-408.
- Rzedowski, G. C. & Rzedowski, J. 2005. **Flora Fanerogámica del Valle de México**. 2ed. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán).
- Stevens, P. F. 2001. **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 12, July 2012. <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>> acessado em janeiro 2014.

Capítulo II

Ontogênese das Estruturas Axilares em Anacampserotaceae

(Caryophyllales)

ONTOGÊNESE DAS ESTRUTURAS AXILARES EM ANACAMPSEROTACEAE (CARYOPHYLLALES)

Lígia K. Santos¹ & Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna¹

1. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Dept. de Botânica, Laboratório de Anatomia Vegetal, Rua do Matão, Travessa 14, nº 277, Cidade Universitária, CEP: 05508-090, São Paulo – SP, Brasil.

Resumo: As estruturas axilares são muito informativas para os estudos filogenéticos de Portulacineae. Em Cactaceae, por exemplo, existem muitos estudos sobre seus espinhos e aréolas, esta que inclusive constitui sinapomorfia morfológica da família. Anacampserotaceae não possui sinapomorfia morfológica e existe uma controvérsia quanto a origem ontogenética de suas estruturas axilares. As últimas relações filogenéticas construídas para Portulacineae são baseadas somente em dados moleculares e há poucas evidências morfológicas que possam corroborá-las. O clado ACPT (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae) possui alto grau de sustentação, mas as relações entre as famílias tem se mostrado de difícil resolução. Neste trabalho foi desenvolvido um estudo ontogenético das estruturas axilares e uma comparação com os dados disponíveis das demais famílias de ACPT. Constatou-se então que (1) os perfis apresentam padrão de desenvolvimento semelhante aos perfis de Talinaceae e Didiereaceae e podem ser homólogos também aos espinhos de Cactaceae; (2) as escamas não são tricomas modificados, pois se desenvolvem a partir de primórdios na base de suas respectivas folhas, constituindo estípulas, e (3) as cerdas realmente representam modificações de tricomas.

Palavras-chave: desenvolvimento, axila foliar, *bristle*, *scale*, estípula.

Abstract: The axillary structures are very informative for the phylogenetics studies in Portulacineae. For example, there are various studies about the spines and areoles of Cactaceae, the latter constitutes the synapomorphy of the family. Anacampserotaceae does not have a morphologic synapomorphy and there is a controversy as to the axillary structures ontogenetic origins. The latest phylogenetics relationships built for Portulacineae are based exclusive in molecular data and there are very few morphologic evidences to corroborate them. ACPT group (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae and Talinaceae) is a highly supported clade, though the relationships of the families have shown a difficult resolution. For this paper, an ontogenetic study was conducted on the axillary structures and a comparison with the available data for the others ACPT families. It was found that (1) the prophylls present a similar development pattern as the Talinaceae and Didiereaceae prophylls do and they can be homologous to the Cactaceae spines as well; (2) the scales are not modified trichomes, as they develop from primordia at the base of its respective leaves, constituting stipules and; (3) the bristles really do represent modified trichomes.

Keywords: development, leaf axill, bristle, scale, stipule.

Introdução

Na região axilar de representantes do clado ACPT, uma das estruturas mais notáveis é a aréola de Cactaceae, portadora de espinhos (figura 1). Esta estrutura, altamente modificada, representa uma importante sinapomorfia morfológica da família, sendo facilmente utilizada no seu reconhecimento (Gibson & Nobel 1986).



Figura 1. Aréola de *Ferrocactus* sp. (Cactaceae), notar o padrão bem definido do número e posição de três tipos diferentes de espinho.

Segundo Gibson & Nobel (1986), a aréola é composta pela gema axilar situada em uma base foliar expandida e persistente, que produz espinhos em vez de folhas. Os espinhos, por sua vez, são folhas modificadas, o que torna a interpretação da aréola, já desenvolvida, como sendo um pequeno ramo lateral modificado (Salgado & Mauseth 2002).

Na ontogenia dos espinhos, o meristema areolar forma primórdios cuja região de crescimento localiza-se próximo à base, enquanto o crescimento apical é efêmero, semelhante ao que ocorre durante o desenvolvimento foliar (Gibson & Nobel 1986, Beck 2010). Mas, no caso dos espinhos, além das células do ápice tornarem-se mais alongadas e vacuoladas quando comparadas às células da região meristemática basal, elas

apresentam paredes lignificadas. Quando o espinho termina seu desenvolvimento, essa lignificação prossegue ao longo de seu eixo em direção à base e o espinho torna-se totalmente lignificado, portanto o desenvolvimento ocorre em sentido basípeto (Gibson & Nobel 1986).

Os espinhos de Cactaceae não são vascularizados, segundo o trabalho de Boke (1944) sobre a histogênese da aréola e seus produtos em *Opuntia cylindrica*. Segundo o autor, tanto espinhos como gloquídeos não apresentam sistema vascular em seu interior, mas possuem um traço foliar que é interrompido próximo de suas bases. Ainda que não vascularizados, os espinhos são considerados folhas modificadas, devido ao seu desenvolvimento (Boke 1944, Gibson & Nobel 1986).

Além dos espinhos em Cactaceae, outras estruturas axilares são encontradas em representantes do clado ACPT, como tricomas, escamas, cerdas e perfis. Tais estruturas são definidas na literatura clássica de morfoanatomia vegetal como: 1) tricomas = apêndices epidérmicos com grande variedade de formas, compostos por uma ou múltiplas camadas de células; 2) escamas (*scales*) = tricomas laminares, geralmente pluricelulares e apresentam um pedículo; 3) cerdas (*bristles*) = tricomas não muito curtos e com certa rigidez; e 4) perfis = primeiro par de folhas gerado a partir da gema axilar, podendo ser modificado ou não (Esau 1977, Font Quer 1979, Fahn 1990).

Definimos também o conceito de estípulas, uma vez que há controvérsia quanto à natureza de determinadas estruturas axilares em *Anacampseros*. Estípulas são estruturas de origem foliar, localizadas na base da folha e formadas durante o desenvolvimento do primórdio, apresentando grande diversidade de formas entre as angiospermas (Font Quer 1979, Bell 2008). Sir Lubock (1899) descreve o desenvolvimento de estípulas, com exemplos de folha simples (*Cerasus laurocerasus*) e folha composta (*Rosa* sp.), ambas da família Rosaceae. Segundo o autor, as

estípulas tem origem a partir dos flancos de um primórdio foliar, que aumentam em tamanho mais rapidamente do que o lobo central, o qual dará origem à lâmina foliar e, no caso da folha composta, esse único lobo dará origem ao conjunto de folíolos.

Nyffeler & Eggli (2010) levantam a hipótese de que a ocorrência de diferentes estruturas na região da axila foliar em *Portulaca* (Portulacaceae), *Anacampseros* (Anacampserotaceae) e *Talinum* (Talinaceae), talvez seja vestígio de um ramo curto altamente condensado. Segundo os autores, esta condição pode ser homóloga à aréola de Cactaceae, estando presente no ancestral do grupo. Contudo, destacamos que, com base nas definições clássicas de tricomas (incluindo as escamas e as cerdas), estípulas e folíolos, tais estruturas apresentam diferentes origens: protodérmica (tricomas) e foliar (estípulas e perfílos).

A presença de cerdas (*bristles*, figura 2A) ou escamas (*scales*, figura 2B) é um caráter muito importante, taxonomicamente, em *Anacampseros*, pois delimita as seções *Avonia* e *Anacampseros*, uma vez que tais estruturas nunca ocorrem simultaneamente na mesma espécie. Na seção *Avonia* estão todos os representantes do antigo gênero homônimo, e que apresentam escamas em suas axilas foliares e a seção *Anacampseros*, compreende as demais espécies do grupo, que apresentam cerdas. Os tricomas simples não estão restritos a nenhuma das seções, podendo ocorrer em conjunto tanto com as escamas quanto com as cerdas (Nyffeler & Eggli 2010).

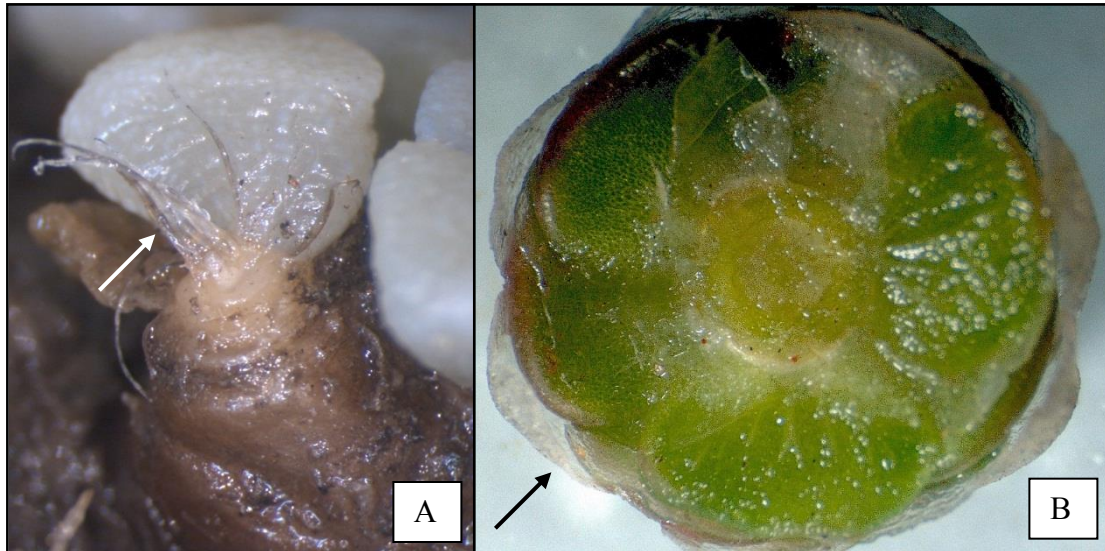


Figura 2. (A) A seta branca aponta as cerdas de *A. retusa* e (B) a seta preta aponta as escamas de *A. papyracea*.

Chorinsky (1931) descreve que as estruturas presentes em espécies de *Anacampseros* são tricomas multisseriados, definidos como emergências. A autora discute que em espécies da seção *Avonia*, essas emergências são descritas como estípulas por Schönland (1903, *apud* Chorinsky 1931). Destacamos, também, que tais estruturas são interpretadas como estípulas por outros autores como Pax & Hoffmann (1934, *apud* Carolin 1987) e Court (2010). Além de Chorinsky (1931), poucos trabalhos relatam a estrutura destes tricomas em Portulacaceae, os quais apresentam variações quanto ao tamanho e número de séries de células (Prabhakar & Ramayya 1975, Marinho & Estelita 1996).

No trabalho de Prabhakar & Ramayya (1975) foi descrito o desenvolvimento dos tricomas de *Talinum portulacifolium* e sete espécies de *Portulaca*. Os autores identificaram três tipos de tricomas nas espécies de *Portulaca*, os quais foram denominados: tricoma simples multisseriado, *multiseriate hollow-capitate hair* (tricoma capitado) e *multiseriate scaly hair* (tricoma membranoso ou achatado lateralmente). Todos os tipos de tricomas encontrados pelos autores tem o mesmo padrão de desenvolvimento, surgem a partir de uma projeção de uma única célula epidérmica

que se divide e forma uma base meristemática que produz células para o corpo e para a base do tricoma, com sentido de diferenciação basípeto.

É válido apontar para o fato de que Prabhakar & Ramayya (1975) reforçaram a importância taxonômica dos tricomas de Portulacaceae, visto que puderam construir uma chave de identificação para as espécies indianas da família com base na presença e morfologia dos tricomas.

A diversidade morfológica das escamas (*scales*) em Anacampserotaceae é relatada por Court (2010), o qual utiliza o termo escamas estipulares (*stipular scales*), e descreve que esta estrutura apresenta uma ampla variação no seu tamanho (largura e comprimento). Bell (2008), ao discorrer também sobre as modificações de estípulas em angiospermas, coloca as cerdas de *Anacampseros* como exemplo e ilustração.

Outro trabalho que descreve as escamas e as cerdas como tricomas, em Anacampserotaceae, é o de Ogburn & Edwards (2009). Segundo os autores, essas estruturas são tricomas, pois partem da epiderme e não são vascularizadas. Salientamos que, tais considerações foram feitas apenas com base na topologia das estruturas.

Com os trabalhos de Chorinsky (1931) e Ogburn & Edwards (2009) que descrevem as escamas como tricomas e o de Pax & Hoffmann (1934, *apud* Carolin 1987) e Court (2010) que consideram tais estruturas como estípulas, é possível notar que as diferentes terminologias, utilizadas para uma mesma estrutura, podem ser resolvidas com um estudo ontogenético, capaz de definir sua verdadeira origem: foliar (estípula) ou protodérmica (tricomas). Boke (1944) já sugere que uma nova análise das estruturas axilares de *Anacampseros* seria bem interessante justamente pelo fato de não haver um estudo ontogenético.

Ogburn & Edwards (2009) descrevem ainda que em *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertn. (Talinaceae) há profilos, que, segundo os autores, são estruturas semelhantes às escamas de *Anacampseros* (consideradas

pelos autores como tricomas). Novamente, a falta de um estudo mais detalhado dessas estruturas pode levar a diferentes interpretações e que, portanto, o uso em trabalhos filogenéticos deve ser revisto.

De acordo com os trabalhos citados acima, percebemos que há uma ampla terminologia adotada quanto às estruturas presentes na axila foliar entre os representantes do clado ACPT e, especialmente, em Anacampserotaceae. E que, somente depois de entender as homologias primárias dessas estruturas, será possível estabelecer se tais estruturas representam sinapomorfias do clado.

Com base nisto, esta proposta está focada no estudo do desenvolvimento das estruturas presentes na axila foliar de Anacampserotaceae, dando continuidade aos estudos da família. Para isto, foram selecionadas espécies dos três gêneros, sendo seis espécies de *Anacampseros*, *Talinopsis frutescens* A. Gray e *Grahamia bracteata* Gillies ex Hook. Segundo a filogenia proposta por Nyffeler & Eggli (2010), *Talinopsis frutescens* é grupo-irmão de *Grahamia* + *Anacampseros* (figura 3) e que, portanto, a sua inclusão neste estudo é fundamental para entender as possíveis mudanças de estados de caráter ocorridas na família.

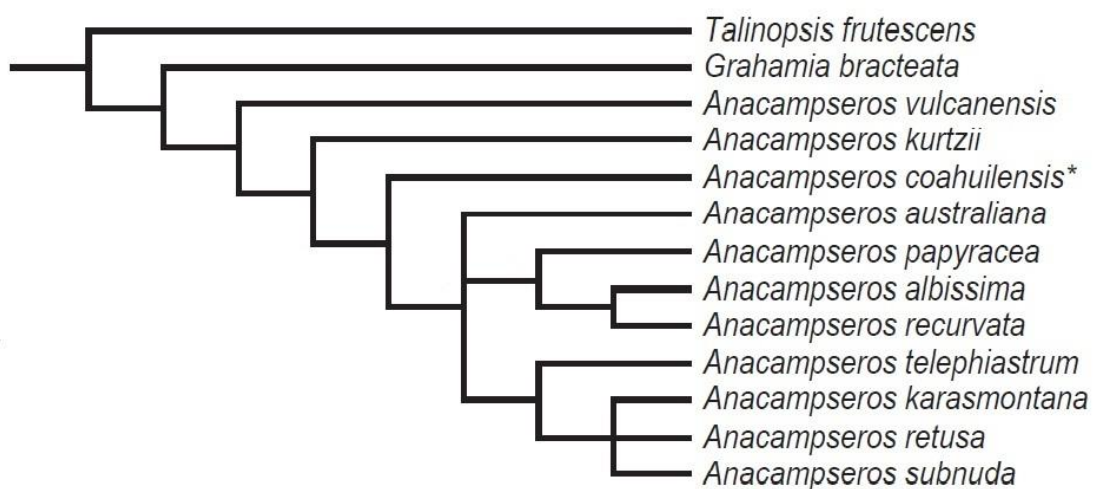


Figura 3. Filogenia de Anacampserotaceae extraído de Nyffeler & Eggli (2010).

Material e Métodos

Análises anatômicas – Para esse trabalho foram analisadas espécies do gênero *Anacampseros*, seção *Anacampseros*: *Anacampseros retusa* Poelln., *A. filamentosa* Sims e *A. telephiastrum* DC; e seção *Avonia*: *A. papyracea* Fenzl, *A. albissima* Marloth e *Anacampseros* sp. Assim como os dois gêneros monoespecíficos: *Grahamia* (*Grahamia bracteata* Hook) e *Talinopsis* (*Talinopsis frutescens* A. Gray).

Amostras caulinares contendo regiões desde a região apical até regiões plenamente desenvolvidas (até 5 cm abaixo do ápice) de cada espécie foram fixadas em FAA 70 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 70% - Johansen 1940) sendo, após 48 horas, armazenadas em etanol 70%. Após a fixação, o material foi desidratado em etanol/butanol 70%, 85%, 95% e 100% para, posteriormente, ser colocado em butanol PA por 12 horas (Johansen 1940, modificado). Seguindo o processo, as amostras foram incluídas em parafina conforme metodologia descrita por Ruzin (1999). Foram obtidas secções com até 10 µm de espessura em microtomo rotativo com navalha de aço. A coloração foi realizada com uso de azul de astra 1% em etanol 50% por 5 minutos, seguida de safranina 1% em etanol 50% por 10 minutos (Kraus *et al.* 1998, modificado) ou com azul de toluidina 0,1M em tampão fosfato por 30 minutos (Sakai 1973). As lâminas foram montadas em Bálsamo do Canadá. Os registros fotográficos foram realizados no microscópio Leica DMLB com câmera acoplada Leica DFC 310FX do Laboratório de Anatomia Vegetal IB/USP.

Preparação das amostras para microscopia eletrônica de varredura – Para complementação dos caracteres morfológicos das estruturas presentes na região da axila foliar de todas as espécies, parte do material obtido das amostras fixadas em FAA foi desidratada em série etanólica (até eta-

nol 100%) e levado à secagem ao ponto crítico com gás carbônico (CPD 030, Balzer). Depois de secas as amostras foram montadas em suportes metálicos (*stubs*) e metalizadas com ouro (Silveira 1989). As imagens foram capturadas em Microscópio Zeiss (DSM 940).

Resultados

Os caracteres analisados estão apresentados por espécie e serão descritos a seguir. Para melhor visualização dos resultados, a tabela 1 resume os caracteres morfoanatômicos das oito espécies.

Anacampseros retusa Poelln.

Os indivíduos analisados possuem muitos tricomas simples e cerdas em sua axila foliar (figura 4A). Pela microscopia eletrônica de varredura foi possível visualizar um par de perfis localizados lateralmente a gema axilar (figura 4B), os quais possuem estômatos. A microscopia óptica revelou que esses perfis apresentam um cordão procambial (figura 4C) e crescem em comprimento pelo meristema intercalar, pois foi observada uma faixa de células meristemáticas na base da estrutura e células alongadas em seu ápice. No caso de *A. retusa*, os perfis observados não são modificados, ou seja, não apresentam lignificação das células mais apicais (figura 4D).

Não foram observadas escamas, mas cerdas lignificadas em número maior que dois, sem uma localização específica na axila. A análise anatômica revelou células muito pequenas e densas na base da estrutura e células alongadas no ápice, que indica a diferenciação basípeta. A partir de cortes transversais de uma cerda ainda não completamente desenvolvida, foi possível observar que a lignificação ocorre, primeiramente, nas células mais externas (figura 4E).

Além dos tricomas, cerdas e perfis, foi possível observar que a

Tabela 1. Resumo dos resultados encontrados nas axilas das espécies analisadas de Anacampserotaceae. Presença (+), ausência (-).

Espécie	Caracteres Axilares						
	Periderme restrita à axila	Constrição abaxial	Tricoma simples	Escama	Cerda	Profilo	
<i>A. retusa</i>	-	+	+	-	+	+	
<i>A. filamentosa</i>	+	+	+	-	+	-	
<i>A. telephiastrum</i>	-	+	+	-	+	-	
<i>A. papyracea</i>	-	+	+	+	-	-	
<i>A. albissima</i>	-	+	-	+	-	-	
<i>Anacampseros</i> sp.	-	-	-	+	-	-	
<i>G. bracteata</i>	-	+	+	-	+	+	
<i>T. frutescens</i>	-	+	+	-	-	-	

periderme presente no caule não está restrita à região da axila foliar. Na região da base da folha, ocorre uma constrição abaxial separando a base da lâmina foliar (figura 4F).

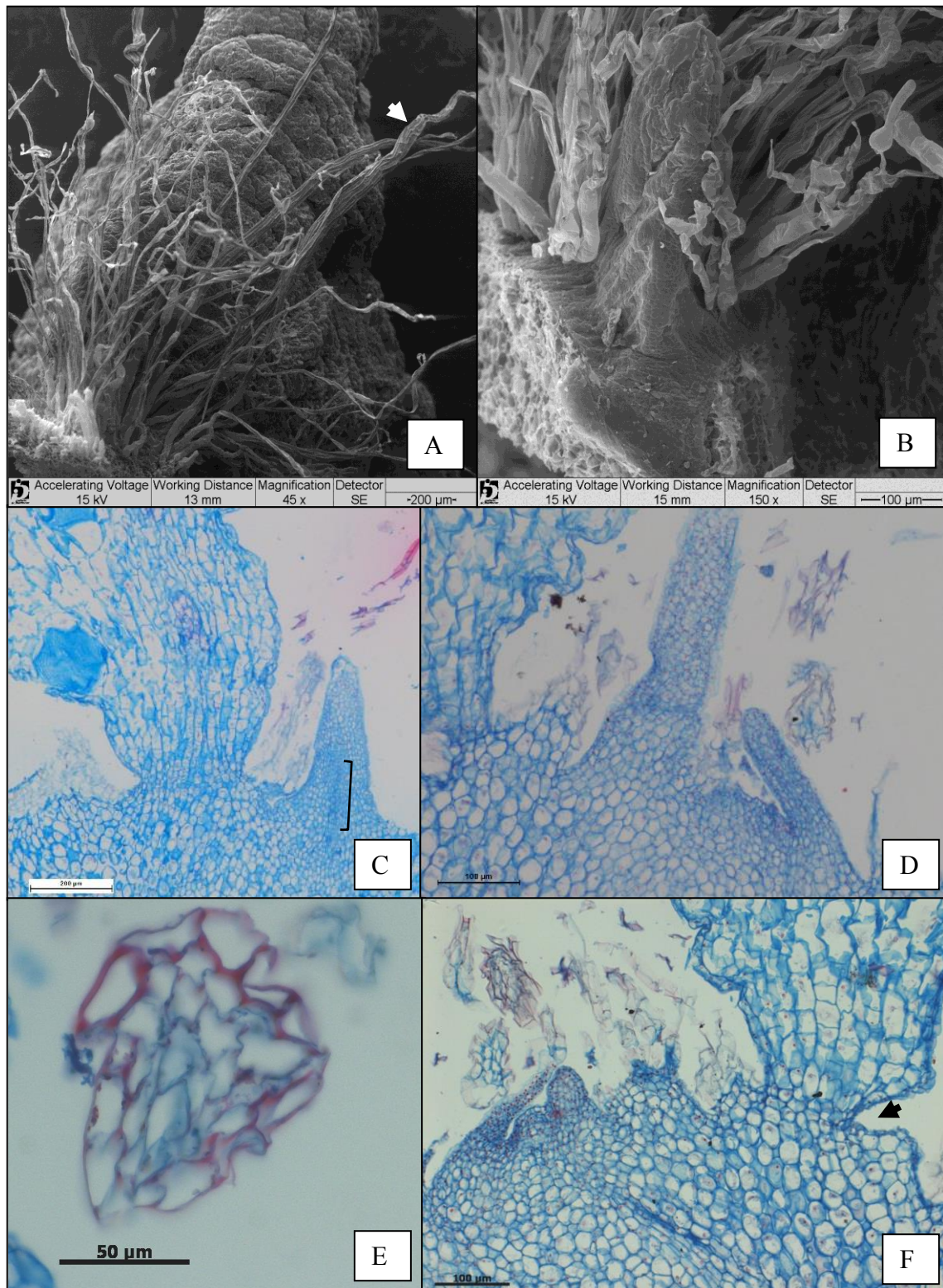


Figura 4. (A e B) Microscopia eletrônica de varredura e (C-F) microscopia óptica de *A. retusa*. (A) Axila foliar com presença de muitos tricomas e cerdas (seta). (B) Perfil lateral circundado por tricomas e cerdas. (C) Corte longitudinal da axila foliar, mostrando o perfil já em estágio de diferenciação em que não se pode observar a base meristemática e o cordão procambial (chave). (D) Corte longitudinal da gema axilar com dois perfis. (E) Corte transversal de uma cerda, mostrando lignificação centrípeta das células. (F) Corte longitudinal da axila foliar onde é possível observar a gema axilar e a constrição abaxial na base da folha (seta).

***Anacampseros filamentosa* Sims**

Nessa espécie ocorrem inúmeros tricomas e 2-4 cerdas por folha, ambas estruturas muito longas recobrando as folhas (figura 5A). As cerdas plenamente desenvolvidas são lignificadas com exceção de sua base associada a periderme e apresentam desenvolvimento basípeto (figura 5B, C e E).

A espécie não apresenta profilos ou escamas, sendo os tricomas e cerdas os únicos produtos da axila. Além disso, há também a constrição abaxial demarcando a região entre a base da folha e a lâmina foliar (figura 5D) com aproximadamente 7-9 células de distância entre a constrição e a nervura central. E a periderme que é descontínua, ou seja, não completa o perímetro do caule, está presente somente na axila (figura 5F).

***Anacampseros telephiastrum* DC.**

Muito semelhante a *A. filamentosa*, embora seus tricomas e cerdas sejam morfológicamente menos evidentes (figura 6A), cerdas estas que também têm disposição aleatória na axila. Quanto às demais estruturas estudadas, *A. telephiastrum* também não apresenta profilos e escamas. Contudo, foram observados caracteres como constrição abaxial na base da folha (4-5 células de profundidade) e cerdas e tricomas simples. Os tricomas são formados precocemente, ou seja, em regiões muito próximas ao meristema apical caulinar (figura 6B e C). Outra diferença observada entre *A. telephiastrum* e *A. filamentosa* é a periderme contínua em todo o caule, semelhante à *A. retusa*.

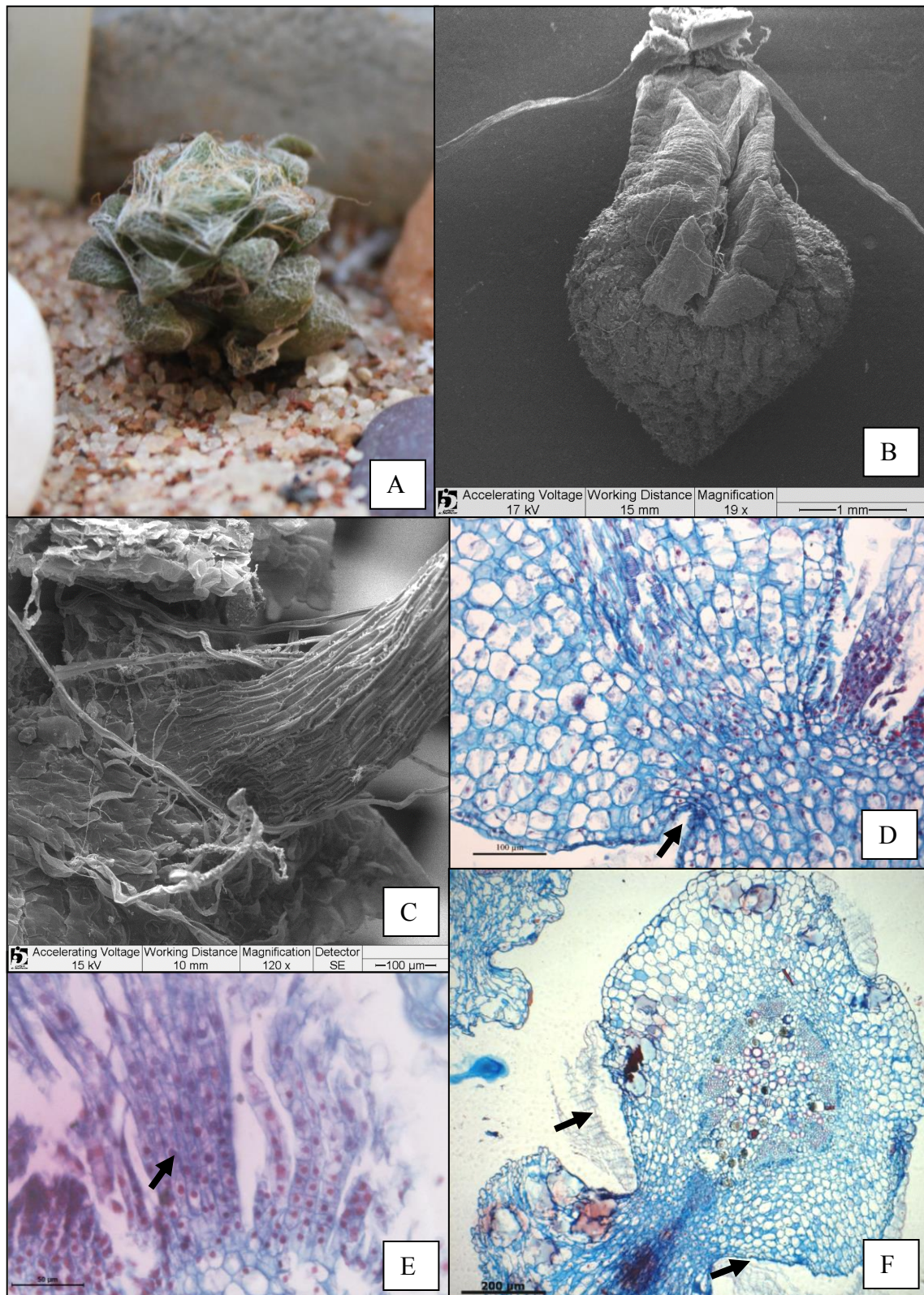


Figura 5. (A) Morfologia geral de um indivíduo de *A. filamentosa*, (B e C) microscopia eletrônica de varredura e (D-F) microscopia óptica. (A) Inúmeros tricomas e cerdas recobrendo as folhas. (B) Folha apresentando apenas duas cerdas em sua axila e (C) base de uma cerda e alguns tricomas. (D) Corte longitudinal da axila foliar no qual se pode observar a constrição abaxial (seta). (E) Base da cerda em diferenciação. Note região basal com células em intensa divisão celular (seta). (F) Corte transversal do caule da região da axila foliar, mostrando periderme descontínua (setas), isto é, restrita à região axilar.

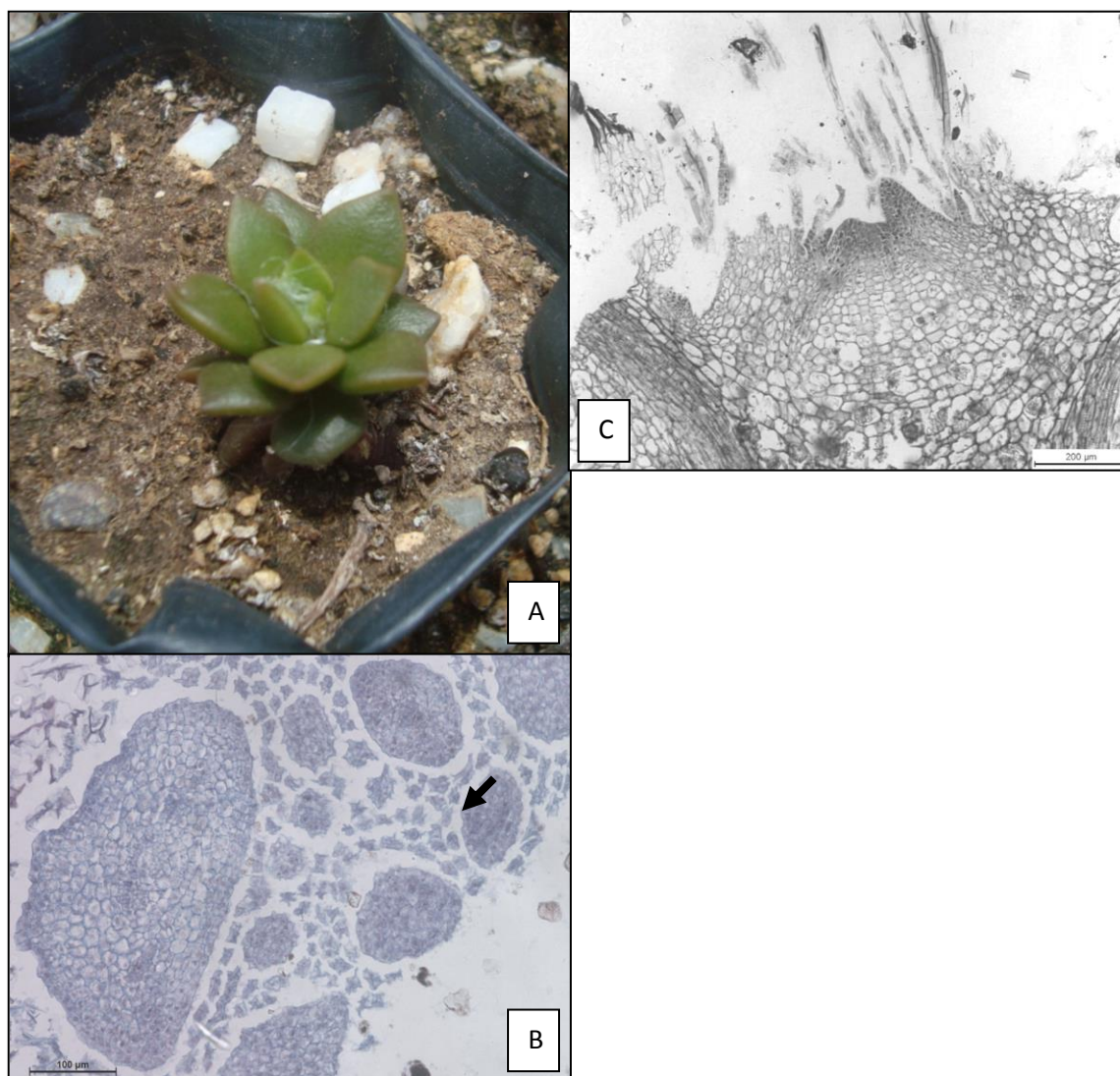


Figura 6. (A) Morfologia de um indivíduo de *Anacampseros telephiastrum*, com tricomas e cerdas menos evidentes do que as de *A. filamentosa*. (B) Corte transversal de região próxima ao meristema apical caulinar, uma folha mais desenvolvida e alguns primórdios foliares, observar a quantidade de tricomas presentes. (C) Corte longitudinal do meristema apical caulinar. Notar presença de tricomas (seta).

Anacampseros papyracea Fenzl

No material examinado foram observadas escamas, além de tricomas simples (figuras 7A e B e figuras 8 A e B) e constrição abaxial (figura 8C). Não foram registrados perfis e cerdas e, na região da axila foliar não foi observada a periderme.

As escamas se diferenciam a partir de primórdio formado na base da folha, a partir do meristema apical caulinar juntamente com sua respectiva folha, como se pode observar na figura 8D. As escamas não são

vascularizadas e quando plenamente desenvolvidas são lignificadas com exceção de sua base multisseriada. Estão sempre situadas na base da folha (figura 8B), fato que é percebido pela constrição abaxial, uma vez que esta delimita base e lâmina foliar e que nessa espécie apresenta-se bem marcada com 3-4 células de profundidade entre a constrição e a nervura central (figura 8C).

***Anacampseros albissima* Marloth**

A. albissima é uma planta de menor porte em relação a *A. papyracea*. Diferentemente da *A. papyracea*, outro representante da seção *Avo-
nia*, os tricomas simples são ausentes (figura 9A e B) e a periderme é presente em toda a circunferência do caule. Perfis e cerdas são ausentes e a constrição abaxial está presente com cerca de 3-5 células de profundidade.

Suas escamas são semelhantes às de *A. papyracea* (figura 9C), e possui o mesmo tipo de desenvolvimento, ou seja, formadas a partir de um primórdio (figura 9D-F). Nos primórdios das escamas é possível observar que as células da face adaxial são diferentes daquelas presentes na face abaxial (polaridade ada-abaxial), sendo as da face adaxial mais vacuoladas (figuras 9 E e F). A diferenciação das escamas ocorre muito precocemente, pois a partir do terceiro nó as escamas já são lignificadas e plenamente desenvolvidas.

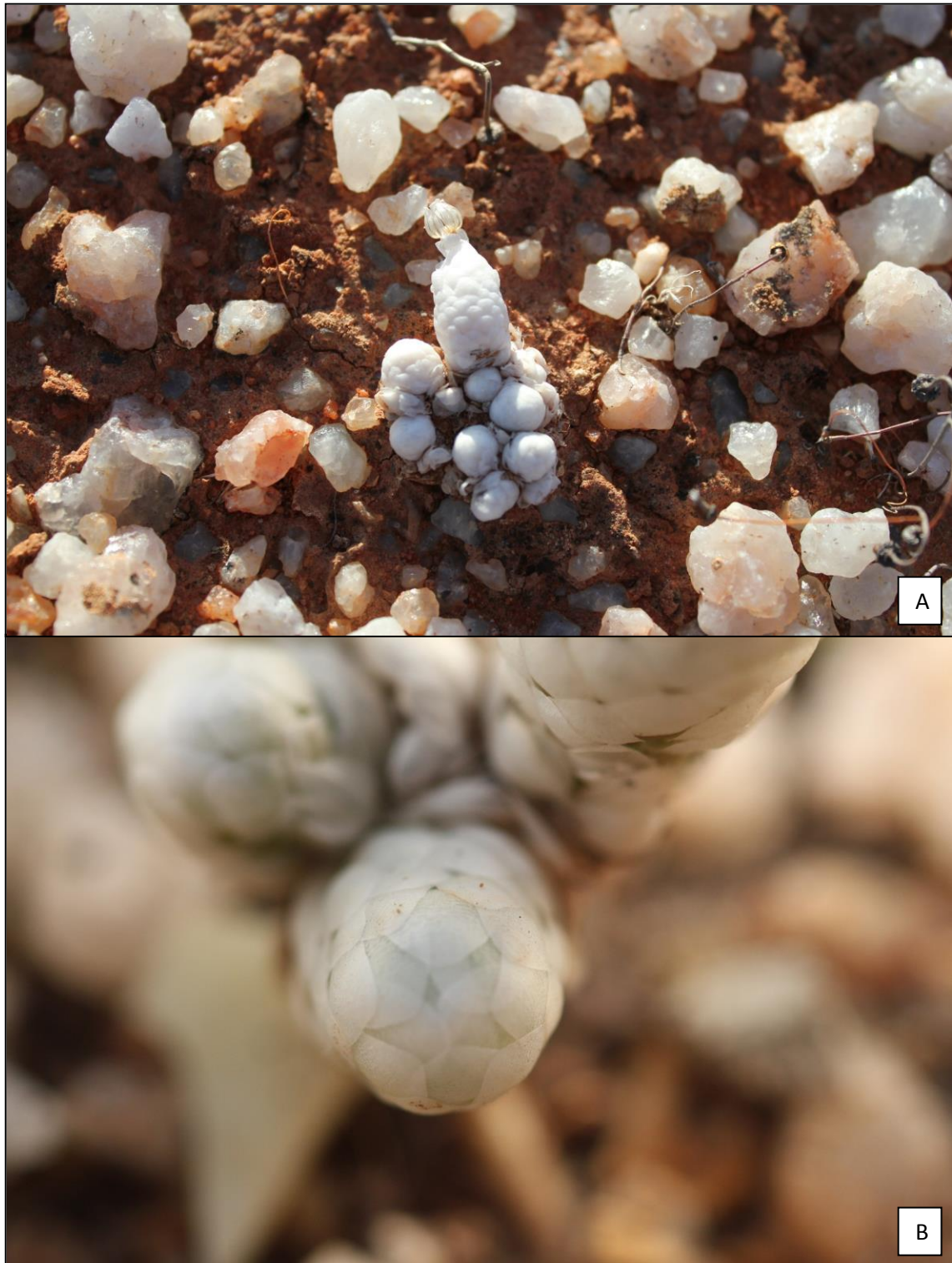


Figura 7. (A) Morfologia de um indivíduo de *A. papyracea*. (A) Vista geral, planta camufla-se entre os minerais presentes do solo. (B) Ápice de um ramo, mostrando que as escamas recobrem todo do corpo da planta, inclusive o ápice.

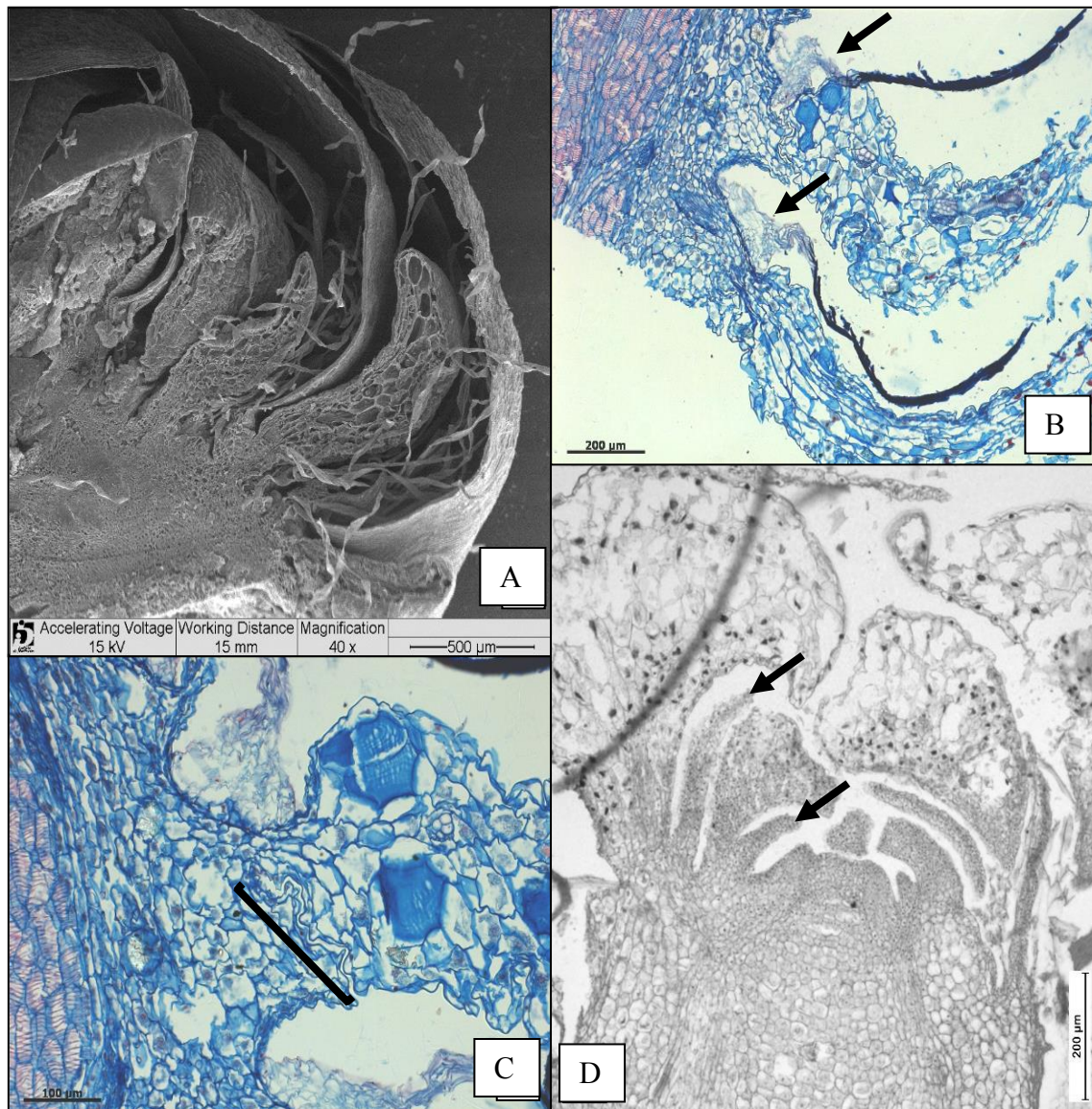


Figura 8. (A) Microscopia eletrônica de varredura e (B-D) microscopia óptica de *A. papyracea*. (A) escamas e tricomas simples unisseriados na axila foliar. (B) Corte longitudinais da axila, mostrando escama presente na base da folha (seta). (C) Corte longitudinal no qual pode-se observar a constrição abaxial (chave). (D) Corte longitudinal do meristema apical caulinar. Observar os primórdios de escamas (setas) nas bases de suas respectivas folhas jovens.

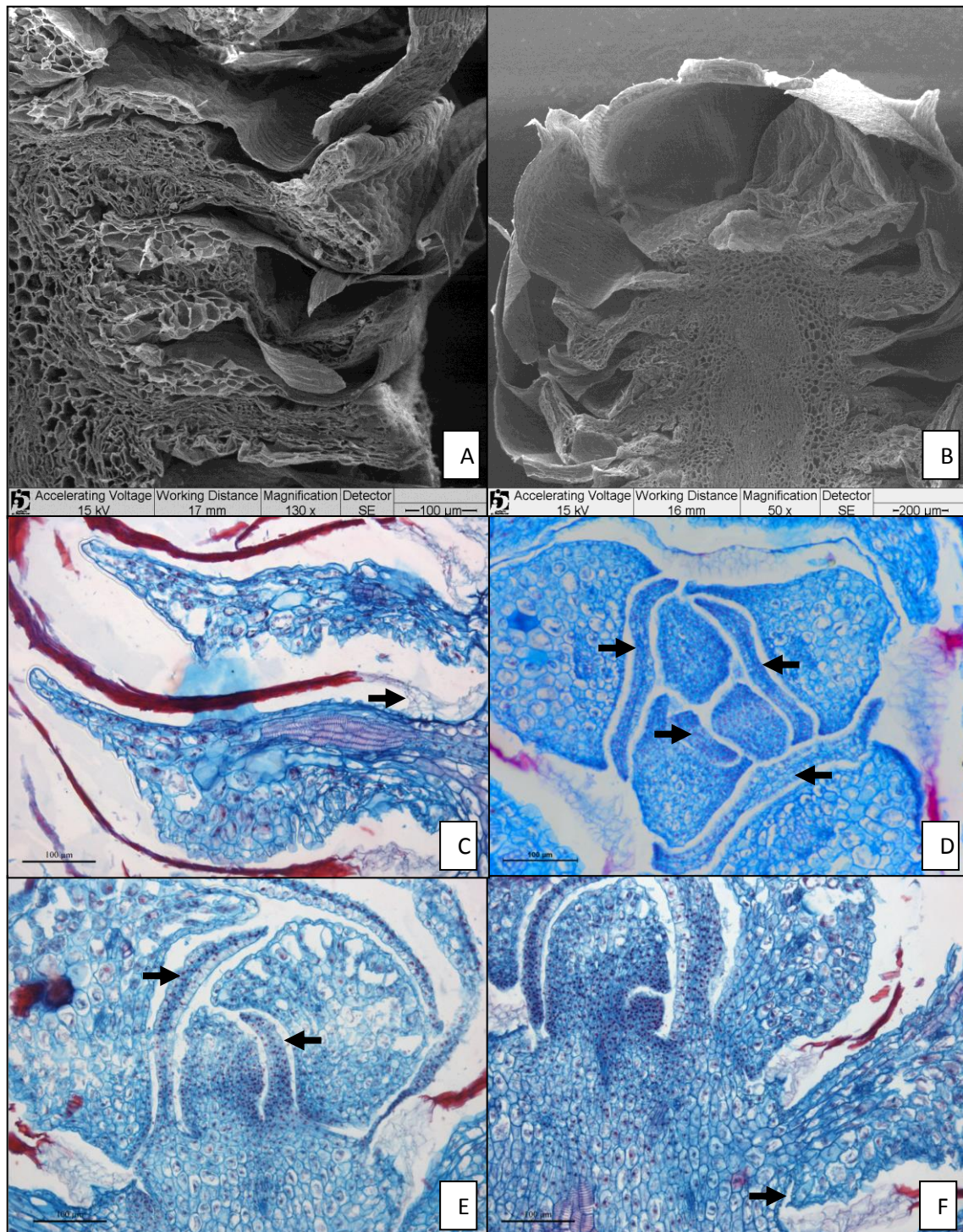


Figura 9. (A e B) Microscopia eletrônica de varredura e (C-F) Microscopia óptica de *A. albissima*. (A) Corte longitudinal do eixo caulinar, mostrando a ausência de tricomas e cerdas, somente a presença de escamas. (B) Detalhe da região apical do caule coberto por escamas. (C) Corte longitudinal do eixo caulinar. Notar presença de escamas na base da folha (seta). (D) Corte transversal da região próxima ao meristema apical caulinar, no qual se observa os primórdios de escamas (setas). (E e F) Cortes longitudinais do meristema apical caulinar. Na figura E, notar os primórdios de escamas (setas) e suas respectivas folhas. Detalhe de uma folha mais desenvolvida, com a constrição abaxial (seta).

***Anacampseros* sp.**

Essa espécie possui folhas extremamente diminutas (a menor de todas as espécies analisadas) e ramos curtos quando comparadas as demais espécies analisadas. Não apresenta profilos, constrição abaxial, cerdas ou tricomas (figura 10A). O único caráter observado foi a escama (figuras 10B e C), que assim como todas as espécies da seção *Avonia*, é lignificada e possui base multisseriada (figura 10D).

***Grahamia bracteata* Hook**

A análise morfológica de *Grahamia bracteata* revela que ela apresenta na axila foliar, muitos tricomas simples unisseriados, além de um par de estruturas localizadas próximo a base da folha (seta branca da figura 11A). Tais estruturas podem ser bifurcadas e com emergências em sua margem (figuras 11B e C). Na axila de folhas mais maduras, encontramos um par de profilos (figura 11D), porém estes não foram visualizados em microscopia óptica e por isso não foi possível dizer se são lignificados ou não.

Os cortes visualizados em microscopia óptica permitiram ver que essas estruturas são lignificadas (figura 11E), não vascularizadas e que se localizam na base da folha. Sendo cada par presente numa base única compartilhada (seta preta da figura 11F).

Em cortes transversais e longitudinais da região do ápice caulinar não foi possível observar nenhum outro primórdio que não os próprios primórdios foliares. Ou seja, as estruturas axilares não se diferenciam a partir de um primórdio formado pelo meristema apical caulinar. Quanto à lignificação de tais estruturas, ela ocorre em sentido basípeto, como as outras estruturas das demais espécies.

A constrição abaxial, que separa a base da lâmina foliar, tem profundidade de 6-9 células (figura 12A) e, em secção transversal, surge

como uma abertura e segue contornando a região proximal da lâmina foliar até a região adaxial (figura 12B-F). A base da folha é expandida na região abaxial e acaba sobrepondo parte da região proximal da lâmina foliar, de modo que a lâmina fica imersa na base. Em folhas mais jovens, isto é, situadas próximas a região apical do caule, a constrição juntamente com a base expandida da folha, não foram observadas (figuras 13A-D).

Não encontramos periderme precoce na axila foliar e tão pouco periderme no caule mais desenvolvido.

***Talinopsis frutescens* A. Gray**

Dentre as estruturas estudadas na região da axila foliar, foi possível registrar a presença de numerosos tricomas simples, a constrição abaxial juntamente com a base expandida da folha, semelhante a *G. bracteata*. No entanto, não observamos perfis, cerdas e escamas.

Com relação à periderme restrita a região axilar, este caráter não foi observado nas amostras analisadas. Contudo, ramos mais desenvolvidos apresentam periderme como sistema de revestimento.

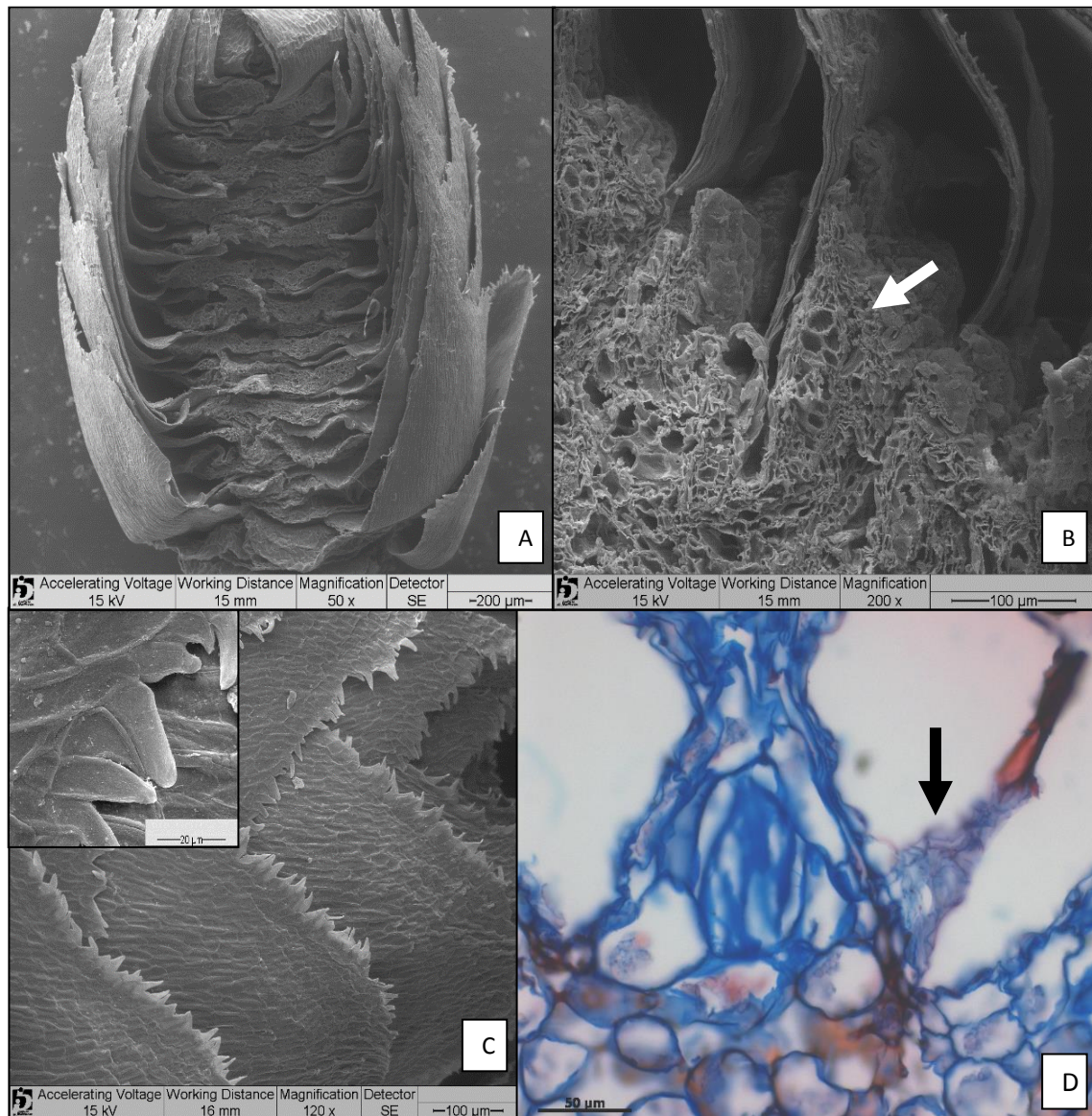


Figura 10. (A-C) Microscopia eletrônica de varredura e (D) microscopia óptica de *Anacampseros* sp. (A) Vista geral em corte longitudinal de um ramo. (B) Detalhe de folha (seta) e escama em corte longitudinal. (C) Superfície das escamas mostrando células papilosas na margem (ver detalhe em maior aumento). (D) Corte longitudinal de uma folha e a presença de uma escama na sua base (seta).

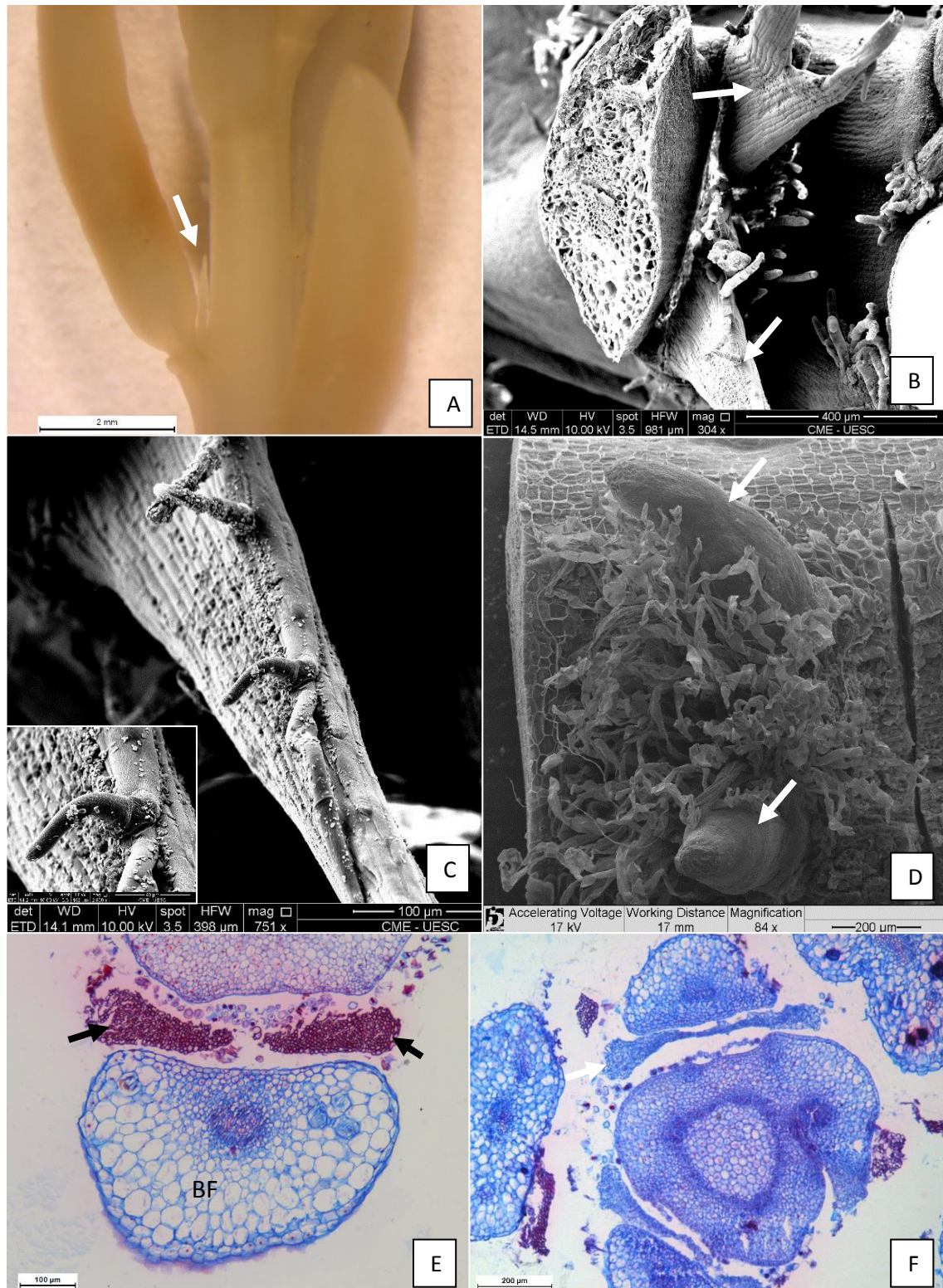


Figura 11. (A) Estereomicroscopia óptica e (B-D) microscopia eletrônica de varredura de *G. bracteata*. (A) Região nodal, mostrando uma cerda localizada na base da folha (seta branca). (B) Par de cerdas achatadas (setas) na axila de uma folha removida. Notar bifurcação da cerda direita. (C) Emergências na margem de uma cerda (ver detalhe). (D) Par de perfis e tricomas presentes na região axilar de uma folha. (E) Corte transversal do caule, mostrando a base da folha (BF) e a presença de um par de estruturas lignificadas. (F) Corte transversal do caule em uma região onde é possível observar uma única estrutura situada na base da folha (seta).

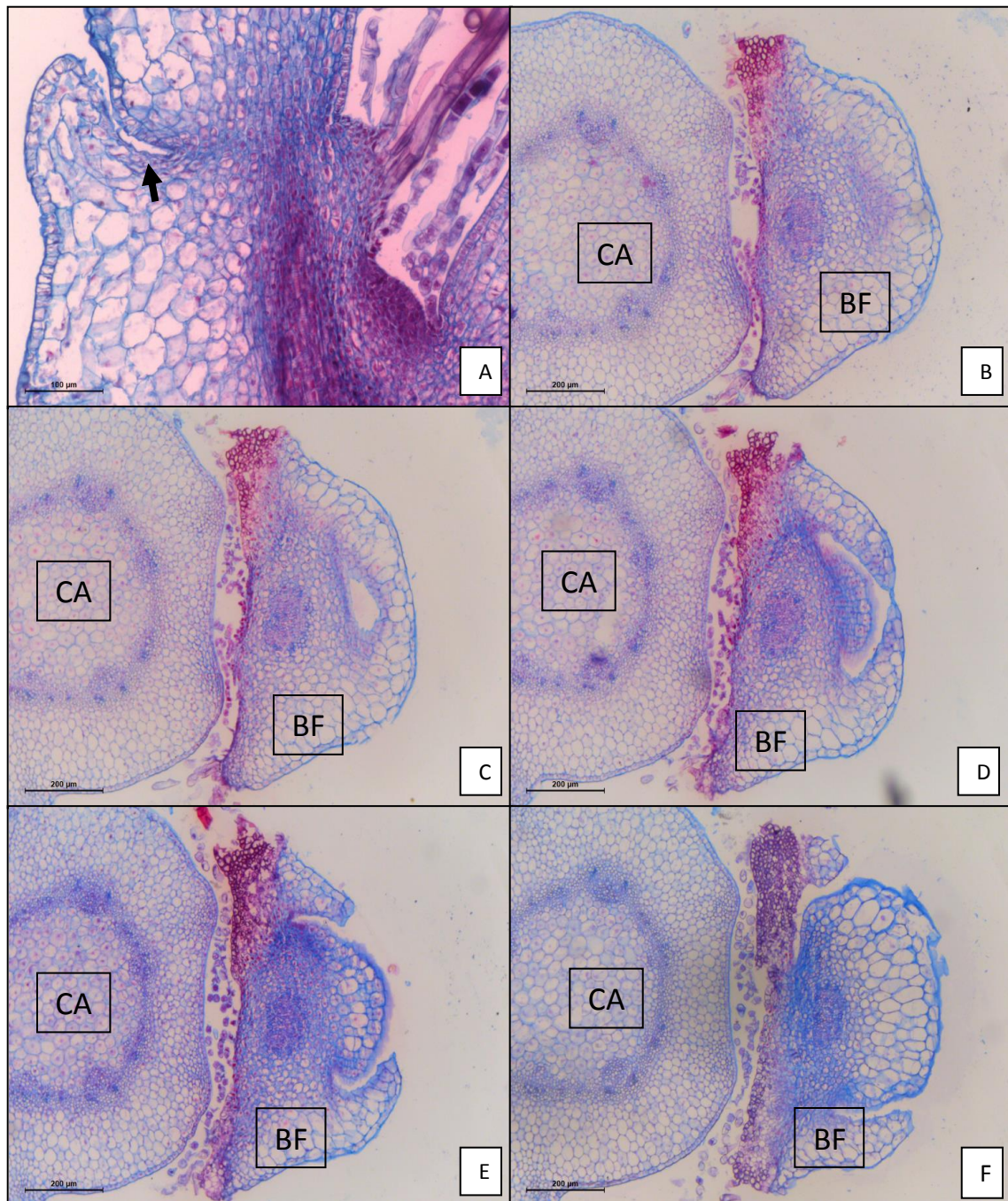


Figura 12. (A) Corte longitudinal e (B-F) cortes transversais do eixo caulinar de *G. bracteata*. (A) Axila foliar, mostrando a constrição abaxial na base da folha (seta), além de tricomas presentes próximo à gema axilar. (B-D) Sequência de cortes no sentido apical-basal mostrando estrutura localizada na base da folha que em região mais apical apresenta-se separada (B-E) e à medida que se aproxima da base da folha (F) forma uma única estrutura. Notar a expansão abaxial da base da folha (BF), a qual se torna mais evidente na figura F. CA = caule

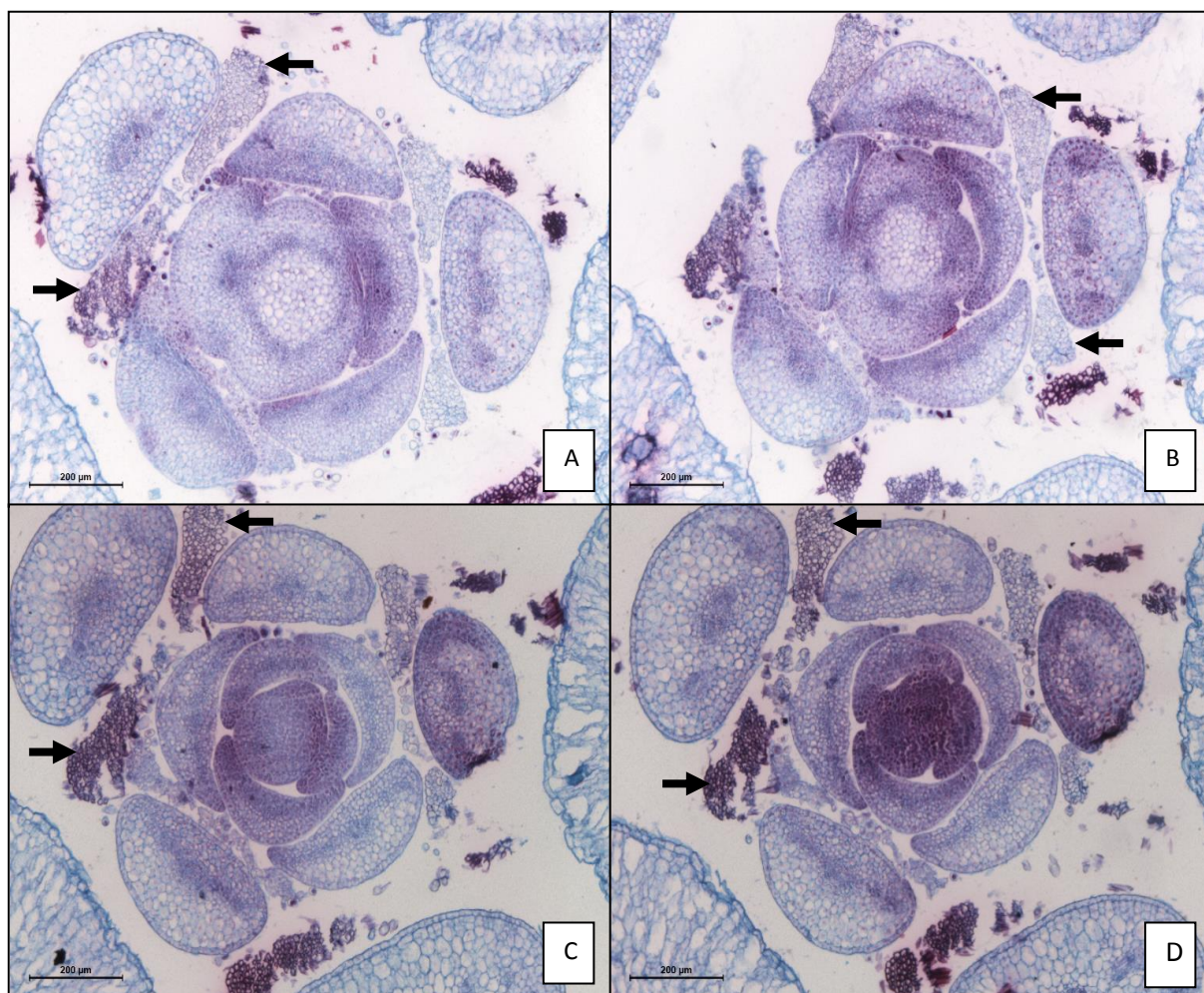


Figura 13. (A-D) Cortes transversais do eixo caulinar de *G. bracteata*, em série ascendente (base-ápice), mostrando que folhas muito jovens ainda não apresentam a expansão da base foliar, além da ausência de uma estrutura lignificada na base da folha (setas).

Discussão

Perfiles - As únicas espécies analisadas que revelarem a presença de perfis foram *Anacampseros retusa* e *G. bracteata*. Como já citado anteriormente, os perfis são a primeira folha, ou o primeiro par de folhas produzido pela gema lateral de uma folha e ocupam posição determinada em relação a folha tectriz (Font Quer 1979). O par de estruturas encontradas na axila de *A. retusa* é um par de perfis devido a sua natureza foliar, já que são estruturas apresentando cordão procambial e estômatos e foram produtos formados na gema axilar de uma folha. Já em *G. bracteata*, não foi possível visualizar os perfis nas análises de microscopia óptica, mas somente em microscopia eletrônica de varredura a par-

tir de regiões mais desenvolvidas do caule. Ainda assim, podemos concluir que são perfilos, uma vez que são formados a partir da atividade da gema axilar.

Em *G. bracteata* não há dados suficientes para concluir se os perfilos são modificados ou não, mas no caso de *A. retusa*, os perfilos realmente não são modificados como os que ocorrem em Talinaceae e Didiereaceae (Ogburn & Edwards 2009, Hernandez-Lopes 2010, Oliveira-Neto 2014). Os perfilos de Talinaceae possuem base vascularizada e são lignificados em seu ápice, assim como é possível observar essa característica no ápice de folhas plenamente desenvolvidas (Ogburn & Edwards 2009). Já em Didiereaceae, os perfilos não são lignificados, mas apresentam regiões de células com acúmulo de tanino e suberificação no interior da estrutura e não apresentam cordão procambial durante seu desenvolvimento (Oliveira-Neto 2014).

Apesar das diferenças entre os perfilos encontrados em Talinaceae e Didiereaceae, essas estruturas são consideradas homólogas por serem originadas da gema lateral; apresentarem crescimento intercalar e diferenciação basípeta (Oliveira-Neto 2014). As mesmas características foram observadas durante o desenvolvimento dos perfilos de *A. retusa*, além da vascularização comum somente a Talinaceae. Desta forma, sugerimos uma homologia primária entre os perfilos das três famílias, Anacampserotaceae, Talinaceae e Didiereaceae.

Além disso, os perfilos de Talinaceae foram tidos como homólogos aos espinhos de Cactaceae pelo mesmo padrão de desenvolvimento que apresentam (Hernandez-Lopes 2010) e que a presença destes em Talinaceae e cerdas e tricomas em Portulacaceae e Anacampserotaceae poderiam ser vestígios de um ramo reduzido homólogo à aréola de Cactaceae (Nyffeler & Egli 2010). Esse trabalho é o primeiro a registrar a pre-

sença de perfílos em Anacampserotaceae e pode ajudar na compreensão da evolução dos caracteres axilares de ACPT.

Escamas - Somente as espécies da seção *Avonia* apresentam escama em sua axila foliar, as quais recobrem toda a planta. Existe uma controvérsia na literatura sobre a origem das estruturas axilares em *Anacampseros*, enquanto alguns autores assumem que essas estruturas são apenas tricomas modificados (Chorinsky 1931, Ogburn & Edwards 2009, Nyffeler 2007, Nyffeler & Eggli 2010), outros discutem que podem ser estípulas (Schönland 1903 *apud* Nyffeler & Eggli 2010, Pax & Hoffmann 1934 *apud* Nyffeler & Eggli 2010, Bell & Bryan 2008, Court 2010). No entanto, essas conclusões foram tiradas apenas com base na topologia das estruturas e não no seu desenvolvimento.

De acordo com os resultados de desenvolvimento obtidos neste trabalho, foi possível observar que a formação das escamas se dá por primórdios formados a partir do meristema apical caulinar juntamente com suas respectivas folhas, ou seja, são estípulas. Nos primórdios das escamas é possível observar uma polaridade adaxial-abaxial, na qual as células da face adaxial são mais vacuoladas do que as células da face abaxial.

A polaridade adaxial-abaxial ocorre durante o desenvolvimento de folhas (Leyser & Day 2003), fato que corrobora a origem foliar das escamas e não protodérmica. Embora em geral as células da face abaxial se diferenciem primeiro (Hernandes *et al.* 2015), as folhas da subfamília Didieroideae (Didiereaceae) também tem as células da face adaxial diferenciando-se primeiro (Hernandes *et al.* 2015). Curiosamente, durante o desenvolvimento das estípulas em *A. papyracea* e *A. albissima* também foi possível observar que as células da face adaxial são, estruturalmente, diferenciadas primeiro que as células da face abaxial, pela presença de grandes vacúolos no primeiro caso.

Como descrito por Sir Lubbock (1899) em dois exemplos de Rosaceae (*Cerasus laurocerasus* L. e *Rosa* sp.), o desenvolvimento das estípulas é mais rápido do que o da própria folha, quando se fala de seu crescimento apical. Na ontogênese das escamas de *Anacampseros* sect. *Avonia*, as escamas crescem e se lignificam muito rápido, aproximadamente, a partir do quarto nó elas já se encontram plenamente desenvolvidas. Em nós anteriores, os primórdios não são lignificados e apresentam comprimento menor ou igual a sua folha correspondente. As escamas em regiões mais desenvolvidas são maiores que suas folhas, podendo proteger as folhas anteriores até o meristema apical caulinar.

Os autores que afirmam ser tricomas modificados as estruturas presentes na axila de Anacampserotaceae defendem o argumento de Chorinsky (1931) que diz ser improvável a ocorrência de estípulas e como dentro de Portulacineae, nenhuma espécie apresenta estípula, então essa ideia pode ser descartada. Todavia, Boke (1944) descreveu o desenvolvimento de um par de estruturas de cada lado do primórdio foliar de *Opuntia cylindrica*, as quais foram chamadas pelo autor de estípulas vestigiais por causa de sua posição; da presença de tecido xilemático e por não serem produtos da aréola, fato que descarta a possibilidade das estruturas serem perfis.

A formação de folhas ocorre no meristema apical caulinar, primeiramente por meio de divisões celulares periclinais no flanco do meristema apical formam-se protuberâncias, que crescem com divisões celulares tanto periclinais e anticlinais, os primórdios foliares. A sequência do desenvolvimento se dá pela formação de um eixo próximo-distal e expansão da lâmina (Beck 2010).

Os fatores que desencadeiam esse processo são relacionados principalmente ao gradiente de concentração do hormônio auxina. Mas o controle de seu funcionamento é regulado por determinados genes. Estu-

dos com plantas modelo como *Arabidopsis* e *Antirrhinum* demonstraram que a capacidade meristemática das células do ápice é mantida pelo gene *WUSCHEL* (*WUS*) e a delimitação espacial do meristema, pelo *CLAVATA* (*CLV*). Mas que a definição de onde serão formados os primórdios ocorre pela interação entre os genes *SHOOTMERISTEMLESS* (*STM*) e *ASYMMETRIC LEAVES1* (*ASI*), *STM* também atua na manutenção do meristema e no grupo de células onde se expressa *ASI* é onde aparecerá a protuberância do primórdio (Leyser & Day 2003, Beck 2010).

Em estudos recentes, foi demonstrado que os genes *STIPULE REDUCED* (*ST*) e *COCHLEATA* (*COCH*) exercem papel importante no desenvolvimento de estípulas em folhas de *Pisum sativum*, sendo o gene *COCH* responsável pela iniciação da estípula e o gene *ST* pela manutenção da atividade meristemática no domínio da estípula (Kumar *et al.* 2009). Um estudo que buscasse reconhecer a expressão gênica de possíveis ortólogos de *COCH* e *ST* nas escamas de *Anacampseros* sect. *Avonia* seria muito interessante para corroborar a hipótese de que as estruturas são estípulas.

Tricomas simples e cerdas - Quanto ao par de estruturas lignificadas encontradas na base foliar de *G. bracteata*, Ogburn & Edwards (2009) as denominaram como cerdas pareadas e lignificadas em sua base. No entanto, neste presente estudo observamos que essas estruturas são lignificadas no ápice. Ademais, como essas estruturas são mais robustas, com posições bem definidas e têm emergências em sua superfície (são como tricomas unisseriados) quando comparadas às cerdas encontradas nas demais espécies, talvez essas também tenham origem estipular. Mesmo que não tenhamos encontrado primórdios que pudessem certificar essa hipótese, pelas características já citadas, vale uma melhor avaliação da classificação dessas estruturas utilizando técnicas diferentes que possam esclarecer a questão.

É importante também fazer a distinção entre escamas e cerdas, frequentemente as duas estruturas são agrupadas como um único caráter, incluindo tricomas, e são tratadas como excrescências axilares (Carolin 1987, Ogburn & Edwards 2009, Nyffeler & Eggli 2010). Mas com a observação dos resultados obtidos, concluímos que as cerdas não são homólogas às escamas, uma vez que as cerdas são tricomas modificados, pois diferenciam-se a partir da protoderme, e as escamas são estípulas.

As cerdas têm diferenciação e lignificação das células em sentido basípeto, e foi também possível observar a lignificação primeiramente das células mais externas da estrutura e posteriormente, das células mais internas, sentido centrípeto, padrão de desenvolvimento semelhante ao que ocorre nos tricomas de Portulacaceae (Hernandes-Lopes 2010) e nos espinhos de Cactaceae (Gibson & Nobel 1986). No entanto, os espinhos de Cactaceae são considerados folhas modificadas mesmo que não possuam vascularização no eixo proximal-distal, apenas feixes situados na região da base (Boke 1944). As cerdas são então um caso específico de tricomas multisseriados, em que o número de fileiras de células é superior a 20, formando uma estrutura extremamente larga, achatada e rígida (Ogburn & Edwards 2009).

Os tricomas, como já mencionado, são bem característicos dentro de ACP, mas duas das espécies analisadas não os possuem, a *A. albissima* e a *Anacampseros* sp.. Ambas são pertencentes a seção *Avonia*, também não apresentam cerdas, ou seja, também não possuem tricomas modificados. Segundo a proposta de relação filogenética no lado ACPT apresentada por Ocampo & Columbus (2010), Talinaceae seria grupo irmão do clado ACP, tendo ainda Anacampserotaceae, como grupo-irmão do clado formado por Cactaceae e Portulacaceae. A ausência de tricomas em Talinaceae (Hernandes-Lopes 2010) e em espécies da seção *Avonia* (Anacampserotaceae), podem indicar maior proximidade filogenética en-

tre Talinaceae e Anacampserotaceae, diferente do que foi proposto por Nyffeler e Eggli (2010) em que Portulacaceae seria o grupo-irmão do clado Cactaceae-Anacampserotaceae. Neste caso a ausência de tricomas nas espécies da seção *Avonia* podem representar um caso de reversão de caráter.

Constrição - A constrição abaxial presente na base da folha é característica comum aos representantes de ACPT e Didiereaceae (com exceção de *Anacampseros* sp.) podendo representar uma sinapomorfia morfológica do grupo (Hernandes-Lopes 2010, Oliveira-Neto 2014,). Somente estudos filogenéticos de reconstrução do caráter ancestral abrangendo várias famílias de Portulacineae podem dizer mais sobre essa hipótese. No caso da *Anacampseros* sp., a ausência desse caráter provavelmente se dá devido ao seu tamanho extremamente reduzido, da mesma maneira como foi explicada a ausência da constrição em Cactoideae spp. (Gibson & Nobel 1986, Mauseth 2007).

Já as constrições presentes nas espécies *G. bracteata* e *T. frutescens* são bem distintas devido às bases das folhas dilatadas, essa expansão da base foliar ocorre por alongamento celular tardio durante o seu desenvolvimento. Enquanto que nas espécies de *Anacampseros*, a constrição é formada precocemente, no qual ocorre uma simples ausência de células na região entre base e lâmina foliar. Em todo caso, a constrição está presente nos três gêneros de Anacampserotaceae.

A profundidade da constrição pode estar relacionada a caducifolia da planta. Espécies caducifólia *Portulaca* apresentam constrição mais acentuada, cerca de 3-4 camadas de células entre a constrição e a nervura central, em relação a *Talinum* (folhas perenes) que apresentam 8-10 camadas de células (Hernandes-Lopes 2010). Contudo, no presente trabalho, as espécies *A. papyracea* e *A. albissima* apresentam constrições tão profundas quanto a de *Portulaca* e conforme dados disponíveis até o

momento, não há registros de trabalhos que relatem a caducifolia nessas espécies.

Das espécies analisadas somente *T. frutescens* apresenta caducifolia. Vale à pena destacar que *T. frutescens* apresentam fenologia muito semelhante às espécies caducifólias de *Portulaca*, isto é, perdem todas as folhas na estação seca. Então, a constrição abaxial deve facilitar a abscisão foliar na época de seca como ocorre com *Portulaca* e *T. frutescens*, mas a sua presença ou a sua profundidade não determina caducifolia e provavelmente é um caráter plesiomórfico para o grupo ACPT + Didiereaceae.

Periderme - Por fim, também foi analisado o caráter periderme restrita à axila, isto é, periderme precoce iniciada em regiões jovens do ramo, próximo ao ápice. De todas as espécies analisadas neste trabalho, a periderme foi observada apenas para *A. filamentosa*. Ogburn & Edwards (2009) já haviam observado a periderme precoce em espécies de Anacampserotaceae, mas os autores não consideraram a restrição à axila e sim o caule como um todo. A condição restrita à axila também está presente em Portulacaceae e Cactaceae (Boke 1944 1951 1952, Hernandez-Lopes 2010). O fato da periderme restrita à axila não ser frequente em Anacampserotaceae talvez possa indicar uma maior proximidade entre Cactaceae e Portulacaceae do que com Anacampserotaceae.

Conclusões finais – A partir deste estudo foi possível concluir que: (1) os perfis encontrados em *A. retusa* e *G. bracteata* são homólogos aos que ocorrem em Talinaceae e Didiereaceae e podem também representar vestígio de um ramo reduzido como a aréola de Cactaceae; (2) as escamas de *Anacampseros* sect. *Avonia* são estípulas modificadas; (3) as cerdas, por sua vez, são de fato tricomas modificados, lignificados e muito mais robustas do que os tricomas comuns. Como futura pesquisa destacamos que a reconstrução do caráter ancestral pode revelar como os

caracteres estudados estão evoluindo na subordem Portulacineae e elucidar as relações filogenéticas entre as famílias.

Referências Bibliográficas

- Beck, C. B. 2010. **An Introduction to Plant Structure and Development: Plant Anatomy for the Twenty-First Century**. 2ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bell, A. D. & Bryan, A. 2008. **Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology**. 1ed. Timber Press, Portland.
- Boke, N. H. 1944. Histogenesis of the Leaf and Areole in *Opuntia cylindrica*. **American Journal of Botany** **31(6)**: 299-316.
- Boke, N. H. 1951. Histogenesis of the Vegetative Shoot in *Echinocereus*. **American Journal of Botany** **38(1)**: 23-38.
- Boke, N. H. 1952. Leaf and Areole Development in *Coryphanta*. **American Journal of Botany** **39(2)**: 134-145.
- Carolin, R. 1987. A Review of the Family Portulacaceae. **Australian Journal of Botany** **35**: 383-412.
- Chorinsky 1931. Vergleichend-anatomische Untersuchungen der Haargebilde bei Portulacaceen und Cactaceen. **Österreichische Botanische Zeitschrift** **80**: 308-327.
- Court, D. 2010. **Succulent Flora of Southern Africa**. 3^a ed. Struik Nature, Cape Town.
- Esau, K. 1977. **Anatomy of Seed Plants**. 2^a ed. John Wiley & Sons, Inc.
- Fahn, A. 1990. **Plant Anatomy**. 4^a ed. Pergamon Press, Oxford.
- Font Quer, P. 1979. **Diccionario de Botánica**. 7ed. Editorial Labor, Barcelona.
- Gibson, A. C. & Nobel, P. S. 1986. **The Cactus Primer**. Harvard University Press, Cambridge.

- Hernandes-Lopes, J. 2010. **Desenvolvimento da folha e axila foliar em Portulacaceae e Talinaceae: homologias primárias no clado ACPT**. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica.
- Hernandes-Lopes, J.; Oliveira-Neto, M.A. & Melo-de-Pinna, G.F.A. 2015. Different ways to build succulent leaves in Portulacineae (Caryophyllales). **International Journal of Plant Science** (submitted).
- Johansen, D. A. 1940. **Plant microtechnique**. 3ed. Paul B. HoeberInc, New York.
- Kraus, J. E. *et al.* 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. **Biotechnic & Histochemistry** **73**: 235-243.
- Kumar *et al.* 2009. Regulation of Stipule Development by *COCHLEATA* and *STIPULE-REDUCED* Genes in Pea *Pisum sativum*. **Planta** **230**: 449-458.
- Leyser, O. & Day, S. 2003. **Mechanisms in Plant Development**. 1ed. Blackwell Publishing, Malden.
- Lubbock, J. 1899. **On Buds and Stipules**. Kegan Paul, Trench, Trübner & Co. LTD., London.
- Marinho, T. C. & Estelita, M. E. 1996. Anatomia da raiz e do caule das Portulacaceae da Serra do Cipó, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica** **19**: 67-75.
- Mauseth, J. D. 2007. Tiny but Complex Foliage Leaves Occur in Many “Leafless” Cacti (Cactaceae). **International Journal of Plant Sciences** **168(6)**: 845-853.
- Nyffeler, R. 2007. The Closest Relatives to Cacti: Insights from Phylogenetic Analyses of Chloroplast and Mitochondrial Sequences with Special Emphasis on Relationships in the Tribe Anacampseroteae. **American Journal of Botany** **94(1)**: 89-101.

- Nyffeler, R. & Eggli, U. 2010. Disintegrating Portulacaceae: A New Familial Classification of the Suborder Portulacineae (Caryophyllales) Based on Molecular and Morphological Data. **Taxon** **59(1)**: 227-240.
- Ogburn, R. M. & Edwards, E. J. 2009. Anatomical Variation in Cactaceae and Relatives: Trait Lability and Evolutionary Innovation. **American Journal of Botany** **96(2)**: 391-408.
- Oliveira-Neto, M. A. 2014. **Ontogênese da Região da Axila Foliar e Filogenia Molecular de Didiereaceae: A História de um Caractere e suas Implicações Filogenéticas em Portulacineae**. Dissertação de Mestrado. Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Prabhakar, M. & Ramayya, N. 1975. Structure and Development of Trichomes in the Family Portulacaceae. *In*: Ram, M.; H.Y.; Shah, J.J. & Shah, C.K. (Eds.). **Form, Structure & Function in Plants**. Sarita Prakashan, Nauchandi, Meerut, India. 356-68.
- Ruzin, S. E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. Oxford University Press, New York.
- Sakai, W. 1973. Simple Method for Differential Staining of Paraffin Embedded Plant Material Using Toluidine Blue O. **Stain Technology** **48(5)**: 247-249.
- Salgado, T. T. & Mauseth J. D. 2002. Shoot Anatomy and Morphology. *In*: Nobel, P. S. **Cacti: Biology and Uses**. University of California Press, Los Angeles. p. 23-40.
- Silveira, M. 1989. **Preparo de amostras biológicas para microscopia eletrônica de varredura**. *In*: Souza, W. (ed.). Manual sobre técnicas básicas em microscopia eletrônica. v.1. Sociedade Brasileira de Microscopia Eletrônica, Rio de Janeiro.

Capítulo III

Ocorrência de Traqueídes de Amplo Espessamento e Idioblastos
Traqueoidais em Anacampserotaceae (Caryophyllales)

OCORRÊNCIA DE TRAQUEÍDES E IDIOBLASTOS TRAQUEOIDAIS EM ANACAMPSEROTACEAE (CARYOPHYLLALES)

Lígia K. Santos¹ & Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna¹

1. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Dept. de Botânica, Laboratório de Anatomia Vegetal, Rua do Matão, Travessa 14, nº 277, Cidade Universitária, CEP: 05508-090, São Paulo – SP, Brasil.

Resumo: As traqueídes de amplo espessamento (*WBT – Wide-band Tracheid*) são definidas como um tipo especial de traqueíde com espessamento de parede secundária que acabam projetando-se para o lúmen da célula. Essa célula apresenta grande vantagem adaptativa ao ambiente xérico, pois evita a ocorrência de embolismo e colapso da célula. As WBTs são encontradas nas Caryophyllales pertencentes às famílias: Aizoaceae, Anacampserotaceae e Cactaceae e geralmente possuem padrão de espessamento anelar ou helicoidal. Podem ocorrer em qualquer órgão da planta, vegetativo ou reprodutivo, em xilema primário, secundário e até em tecido parenquimático, variando de família para família. As que ocorrem em tecido parenquimático no gênero *Anacampseros* são chamadas *idioblastic WBT* por não serem originadas a partir de tecido vascular. Sob parâmetros quantitativos, as WBTs medulares são diferentes das WBTs de crescimento secundário e as diferenças encontradas nas folhas independe da morfologia e anatomia da folha. Provavelmente as WBTs surgiram uma única vez em Anacampserotaceae, somente presente no gênero *Anacampseros*, mais derivado, com exceção de uma espécie, que se não tivesse sido incluída no gênero, este, poderia ser sustentado pela sinapomorfia anatômica, a presença de WBTs foliares.

Palavras-chave: traqueíde de amplo espessamento, idioblasto traqueoidal

Abstract: Wide-band tracheid (WBT) are a special type of tracheid with such wide deposition of secondary wall that it partially occludes the cell lumen. This cell provides a great adaptive advantage for arid habitats since it prevents the occurrence of embolism and cell collapse. WBTs are only found in Caryophyllales, in at the following families: Aizoaceae, Anacampserotaceae and Cactaceae and usually presents annular or helical thickening pattern. It can be present in any plant organ, vegetative or reproductive, in primary and secondary xylem and even in parenchymatic tissue in *Anacampseros* genus, called *idioblastic WBT* for not being originated from vascular tissue. Under quantitative parameters, medullar WBT are different from secondary growth WBT and the difference found between leaves species does not depend on the leaf morphology and anatomy. WBT probably arose only one time in Anacampserotaceae, only present in the genus *Anacampseros*, most derivate, with the exception of one species, that had it not been included in the genus, this could be supported by the anatomic synapomorphy, the presence of leaf WBT.

Keywords: Wide-band tracheid, idioblastic WBT

Introdução

Nas plantas vasculares, as traqueídes podem apresentar espessamentos de parede secundária anelar a reticulado e essa variação é dependente da espécie (Esau 1977). No caso das “wide-band tracheids (WBT)”, esse espessamento é geralmente do tipo anelar ou helicoidal (Landrum 2006, 2008).

Mauseth *et al.* (1995) definiu WBT como um tipo especial de traqueíde com amplas bandas de parede secundária que se projetam para o lúmen da célula. Até o momento as WBTs foram encontradas apenas em três famílias de Caryophyllales: Aizoaceae, Cactaceae e Portulacaceae¹ (Mauseth *et al.* 1995, Landrum 2001, 2002, 2006, Melo-de-Pinna *et al.* 2006, Godofredo & Melo-de-Pinna 2008, Arruda & Melo-de-Pinna 2010). Essas traqueídes podem ocorrer em órgãos vegetativos e reprodutivos, mas cada família possui seu próprio padrão, por exemplo, em Aizoaceae as WBTs estão presentes somente nas folhas dos representantes da subfamília Ruschioideae (Landrum 2001, 2002, 2006).

De acordo com Landrum (2006), a ocorrência de WBTs está associada ao ambiente seco, pois essas células possuem grande capacidade de condução, bem como de armazenamento. Por não apresentarem placa de perfuração, as WBTs evitam embolismo no caso de cavitação, pois a célula diminui seu volume dobrando a parede primária para dentro, mas por causa das bandas de parede secundária, elas conseguem manter o lúmen da célula aberto e a um ponto em que é possível retornar ao tamanho original após o estresse hídrico.

¹ As WBTs foram encontradas nos gêneros *Anacampseros*, *Talinaria*, *Talinopsis*, *Grahamia* e *Ceraria* que, na época em que os trabalhos foram publicados, pertenciam à Portulacaceae, quando Anacampserotaceae ainda não existia e o gênero *Ceraria* ainda não havia sido inserido em Didiereaceae. Todavia, Ogburn & Edwards (2009) descreveram a ausência de WBTs nos gêneros *Talinopsis*, *Grahamia* e *Ceraria*.

Em Cactaceae, folhas e caules de representantes de Cactoideae e Opuntioideae apresentam WBTs. No caso do caule, as WBTs caracterizam alguns dos tipos de polimorfismo do lenho, ou seja, quando há diferentes tipos celulares no lenho em diferentes fases de vida da planta (Mauseth et al. 1995). Os diferentes tipos de polimorfismos são: dimórfico WBT/fibroso, dimórfico WBT/parenquimatoso ou ainda, trimórfico WBT/fibroso/ parenquimatoso (Mauseth *et al.* 1995, Mauseth & Plemons 1995, Mauseth & Landrum 1997, Mauseth 1999, 2004, Melo-de-Pinna *et al.* 2006, Godofredo & Melo-de-Pinna 2008, Arruda & Melo-de-Pinna 2010).

Finalmente, os gêneros que antes pertenciam a Portulacaceae e que apresentam WBTs são *Anacampseros* e *Talinaria* (hoje incluído em *Anacampseros*) agora pertencentes à Anacampserotaceae. Os gêneros monoespecíficos *Talinopsis* e *Grahamia* foram relatados como apresentando WBTs por Landrum (2001), mas Ogburn & Edwards (2009) não relataram a presença desse tipo de célula nas duas espécies. Nesta família as WBTs estão presentes nos feixes vasculares das folhas e do caule, além de ocorrerem na região medular do caule (Landrum 2006).

Landrum (2006) chamou de idioblasto-WBT as células presentes na medula do caule em espécies de *Anacampseros*. Embora não tenha realizado a ontogenia dessas células, o autor afirma que elas se originam a partir de células parenquimáticas e não de células procambiais.

Diante da atual circunscrição de Anacampserotaceae e tendo em vista a falta de estudos mais detalhados das traqueídes vasculares com amplo espessamento de parede na família, este trabalho apresenta dados ontogenéticos e morfológicos úteis na caracterização e melhor definição dos diferentes tipos celulares encontrados na família. Adicionalmente, é apresentada uma discussão a partir do estudo comparativo entre as WBTs de folhas e caules e entre as WBTs de espécies diferentes, e também com os dados disponíveis sobre as WBTs que ocorrem em Cactaceae.

Material e Métodos

Análises anatômicas – Para esse trabalho foram analisadas as seguintes espécies: *Anacampseros retusa*, *A. filamentosa*, *A. papyracea*, *Anacampseros* sp., *Grahamia bracteata* e *Talinopsis frutescens*.

O material passou pela metodologia de inclusão em parafina, onde amostras caulinares contendo regiões desde o meristema apical até regiões plenamente desenvolvidas (até 5 cm abaixo do ápice) de cada espécie foram fixadas em FAA 70 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 70% - Johansen 1940) sendo, após 48 horas, armazenadas em etanol 70%. Após a fixação, o material foi desidratado em etanol/butanol 70%, 85%, 95% e 100% para, posteriormente, ser colocado em butanol PA por 12 horas (Johansen 1940, modificado). Seguindo o processo, as amostras foram incluídas em parafina conforme metodologia descrita por Ruzin (1999). Foram obtidas secções com até 10 µm de espessura em micrótomo rotativo com navalha de aço. A coloração utilizada com azul de astra 1% em etanol 50% por 5 minutos, seguida de safranina 1% em etanol 50% por 10 minutos (Kraus *et al.* 1998, modificado). A montagem das lâminas permanentes foi realizada em Bálsamo do Canadá.

Amostras de caules e folhas plenamente desenvolvidos foram mace-radas utilizando o método de Franklin (1945), e posteriormente coradas em safranina 1% em etanol e azul de astra 1% em etanol, sendo as lâminas semi-permanentes montadas em glicerina 50% (Kraus *et al.* 1998). Os registros fotográficos foram realizados no microscópio Leica DMLB com câmera acoplada Leica DFC 310FX do Laboratório de Anatomia Vegetal IB/USP.

Análises quantitativas – As medidas de comprimento e diâmetro (µm), das WBTs presentes no caule e folha das espécies analisadas (n = 50), fo-

ram realizadas pelo programa ImageJ. Na comparação entre espécies, os dados de caule foram submetidos ao teste estatístico Kruskal-Wallis com teste Mann-Whitney pareado e, para a folha, os testes estatísticos ANOVA com teste Tukey pareado.

Resultados

Os caracteres analisados estão apresentados por espécie e serão descritos a seguir. A tabela 1 mostra a localização das WBTs e o tipo de espessamento e na tabela 2, são apresentadas médias em μm do comprimento e diâmetro das WBTs presentes no caule e folha para cada espécie.

1. Ocorrência e padrão de espessamento de parede secundária

Anacampseros retusa Poelln.

Apresenta WBTs tanto no caule quanto na folha. Sobre o caule, as WBTs estão presentes na medula em regiões desenvolvidas, estando ausentes na região próxima ao meristema apical caulinar (figuras 1A e B), além de também estar ausente no sistema vascular, ao contrário do ocorre nas folhas, onde as WBTs compõe o xilema do sistema vascular primário juntamente com elementos de vaso, desde a nervura central aos feixes laterais.

O tipo de espessamento de parede secundária presente nas WBTs do caule é predominantemente anelar (figura 1C), enquanto que na folha ocorrem os tipos anelar e helicoidal (tabela 1). Com relação ao tamanho das células, as WBTs do caule são mais largas e curtas do que as que ocorrem na folha. A média do diâmetro do caule é aproximadamente o dobro da média da folha, no entanto, as médias do comprimento são próximas entre si (tabela 2).

Uma célula no início da deposição de parede secundária foi observada na região da divisão entre medula com e sem WBT. Essa célula possui apenas um anel pouco lignificado em sua extremidade apical (figura 1D).

Tabela 1. Localização no corpo da planta e tipo de espessamento das WBTs encontradas em cada espécie de Anacampserotaceae analisada.

Espécie / família	Localização (órgão)	Tipo de espessamento de parede secundária
<i>Talinopsis frutescens</i>	Ausente	-
<i>Grahamia bracteata</i>	Ausente	-
<i>Anacampseros retusa</i>	Caule (medula)	Anelar e helicoidal
	Folha	Anelar e helicoidal
<i>A. filamentosa</i>	Caule (medula)	Anelar, anelar-helicoidal, helicoidal e helicoidal-dupla-hélice
	Folha	Anelar, helicoidal, helicoidal-dupla-hélice e dupla-hélice
<i>A. papyracea</i>	Caule (crescimento secundário)	Helicoidal e dupla-hélice
	Folha	Helicoidal e dupla-hélice
<i>Anacampseros</i> sp.	Caule (medula) e folha	Helicoidal e dupla-hélice

Tabela 2. Médias (μm) do comprimento e diâmetro das WBTs presentes do caule e na folha de cada espécie analisada. *Devido ao tamanho extremamente reduzido desta espécie, não foi possível analisar folha e caule separadamente.

Espécie	Comprimento		Diâmetro	
	Caule	Folha	Caule	Folha
<i>A. retusa</i>	$83,75 \pm 19,01$	$79,62 \pm 31,38$	$40,87 \pm 6,92$	$21,10 \pm 4,38$
<i>A. filamentosa</i>	$85,98 \pm 23,85$	$125,64 \pm 66,23$	$40,18 \pm 10,78$	$20,69 \pm 5,03$
<i>A. papyracea</i>	$72,88 \pm 20,74$	$71,45 \pm 26,16$	$28,35 \pm 6,50$	$15,31 \pm 3,65$
<i>Anacampseros</i> sp.*	$67,85 \pm 19,77$		$26,93 \pm 5,82$	

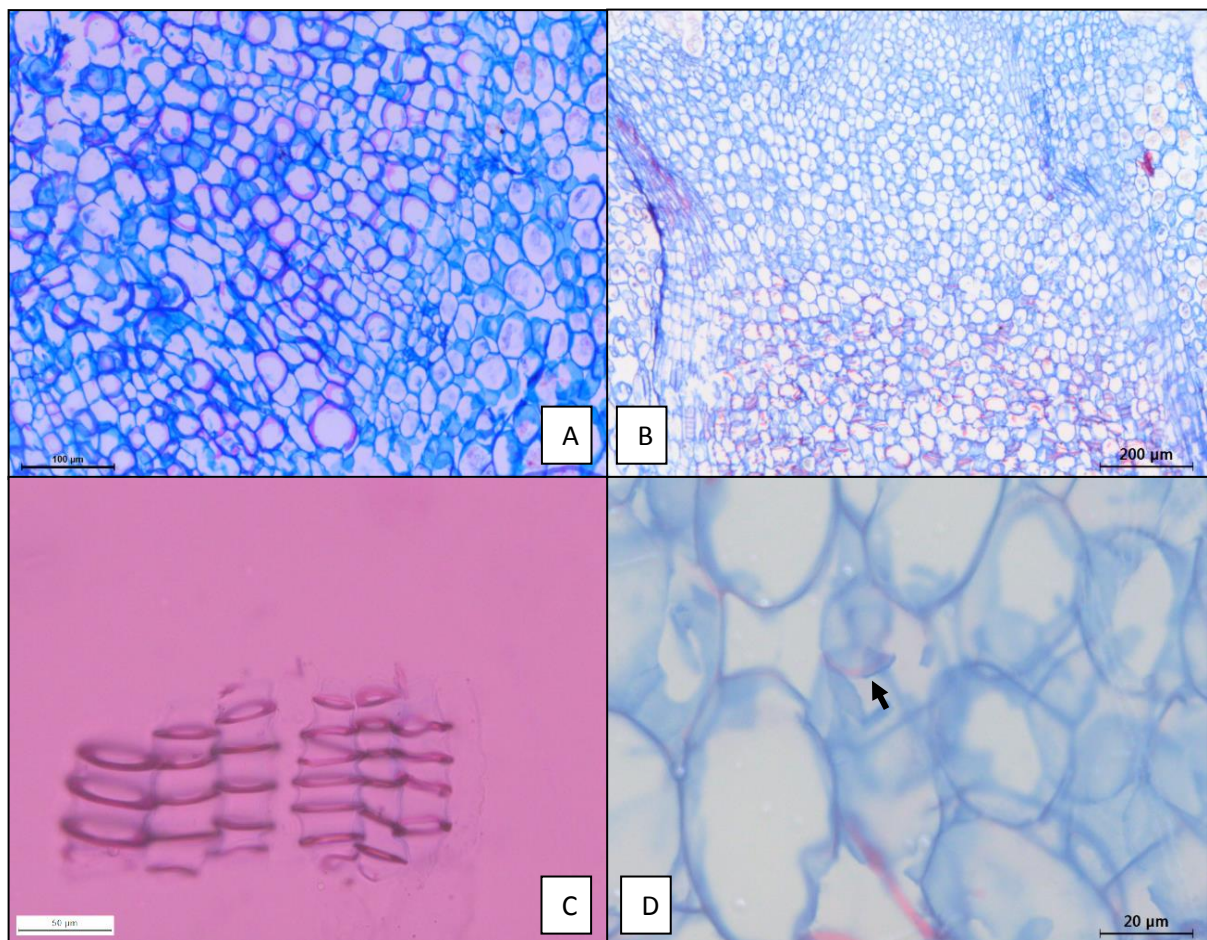


Figura 1. (A). Corte transversal do caule de *A. retusa* onde é possível observar WBTs na medula. (B) Corte longitudinal do caule na região próxima ao ápice, em que as WBTs começam a aparecer na medula. (C) Idioblastos traqueoidais da medula com padrão de espessamento anelar e misto anelar-helicoidal obtidos a partir de material macerado. (D) Corte transversal mostrando uma célula no início da deposição da parede secundária (seta).

***Anacampseros filamentosa* Sims**

Assim como em *A. retusa*, as WBTs ocorrem em caule e folha (tabela 1). No caule dessa espécie também ocorrem WBTs medulares (figura 2A), mas há concentração pouco maior dessas células do que em *A. retusa*. Já para as folhas, as WBTs também ocorrem desde a nervura central aos feixes laterais e são visualmente mais estreitas e compridas (figura 2B).

Os padrões de espessamento das WBTs são anelar, helicoidal, podendo ocorrer os padrões mistos, anelar-helicoidal no caule ou helicoidal-dupla-hélice, tanto no caule quanto na folha (figura 2C, tabela 1). As WBTs são curtas e podem ter formato globular, podendo estar associadas às células parenquimáticas ou aos idioblastos contendo drusas (figura 2D). Assim como em *A. retusa*, as WBTs medulares também parecem ser mais largas e curtas, enquanto que as WBTs foliares, delgadas e compridas (figuras 2E e F), e neste caso, as médias encontradas condizem com o que foi observado (tabela 2).

***Anacampseros papyracea* Fenzl**

As WBTs no caule fazem parte do xilema secundário e não há WBTs na medula (Figura 3A-B, tabela 1). Com o estabelecimento do câmbio, as WBTs surgem por atividade do câmbio interfascicular (Figura 3C), e o câmbio fascicular originam elementos de vasos como células condutoras.

Os mesmos padrões de espessamento da parede secundária são encontrados tanto no caule quanto na folha, helicoidal e dupla-hélice (Figura 3D, tabela 1) e as bandas da parede secundária são bem próximas entre si. Quanto às médias observadas, os dados são semelhantes aos dados da *A. retusa* em termos de proporção, em que a média do diâmetro do caule é quase o dobro da média da folha e as médias do comprimento não são tão distantes (tabela 2).

***Anacampseros* sp.**

Semelhante ao observado nas demais espécies de *Anacampseros*, as WBTs estão presentes no caule e na folha. *Anacampseros* sp. também possui WBTs na medula, a qual é completamente preenchida por tais células (figura 4A). Com a atividade do câmbio, as WBTs são originadas na região interfascicular, formando uma matriz contínua com a medula (figura 4A). Por meio da microscopia óptica, foi possível observar que os idioblastos WBTs são mais largos e curtos do que os elementos de vaso presentes no sistema fascicular (figura 4B).

Devido ao tamanho extremamente diminuto da planta, não foi possível separar a folha do caule, por isso a maceração foi feita com o ramo inteiro, não permitindo diferenciar com clareza as WBTs do caule das da folha. A partir do material macerado, foram observados três tipos de traqueídes: as WBTs que apresentaram padrão helicoidal e dupla-hélice de espessamento com reduzida distância entre as bandas (figura 4C, tabela 1); traqueídes comuns com helicoidal e outras com espessamento reticulado (figuras 4C e D). As médias observadas para comprimento e diâmetro (μm) encontram-se na tabela 2, no entanto, os dados não puderam entrar nas análises estatísticas.

***Grahamia bracteata* Hook e *Talinopsis frutescens* A. Gray**

As duas espécies consideradas basais na família não apresentam WBTs no caule e na folha (figuras 5A e B). As traqueídes encontradas no caule e nas folhas de ambas espécies apresentam espessamento anelar, helicoidal e dupla-hélice, mas não há o amplo espessamento de parede secundária característico das WBTs, tratando-se então de traqueídes comuns (figuras 5C-E). *Talinopsis frutescens*, a primeira espécie a divergir na família, foi a única espécie analisada que apresentou em seus elementos traqueais,

além dos tipos de espessamentos já citados, elementos de vasos pontoados e reticulados (figura 5F).

2. Comparação de comprimento e diâmetro (μm) entre as espécies

Comparando as médias do comprimento e do diâmetro das WBTs presentes no caule das três espécies, *A. retusa*, *A. filamentosa* e *A. papyracea*, vimos que há diferença significativa entre elas (Kruskal-Wallis com $p < 0,05$), e que *A. papyracea* difere de *A. retusa* e *A. filamentosa* (Mann-Whitney pareado), pois apresenta médias menores.

Para as médias do diâmetro e comprimento das WBTs nas folhas, também há diferença significativa entre as espécies (ANOVA com $p < 0,05$), mas a diferença, para o comprimento, consiste na *A. filamentosa* (Tukey pareado), que possui média maior do que as demais e alto desvio padrão. Em relação ao diâmetro, a diferença novamente ocorre em *A. papyracea* (Tukey pareado), a qual apresenta médias menores. Os resultados obtidos nesta análise, podem ser visualizados na tabela 2.

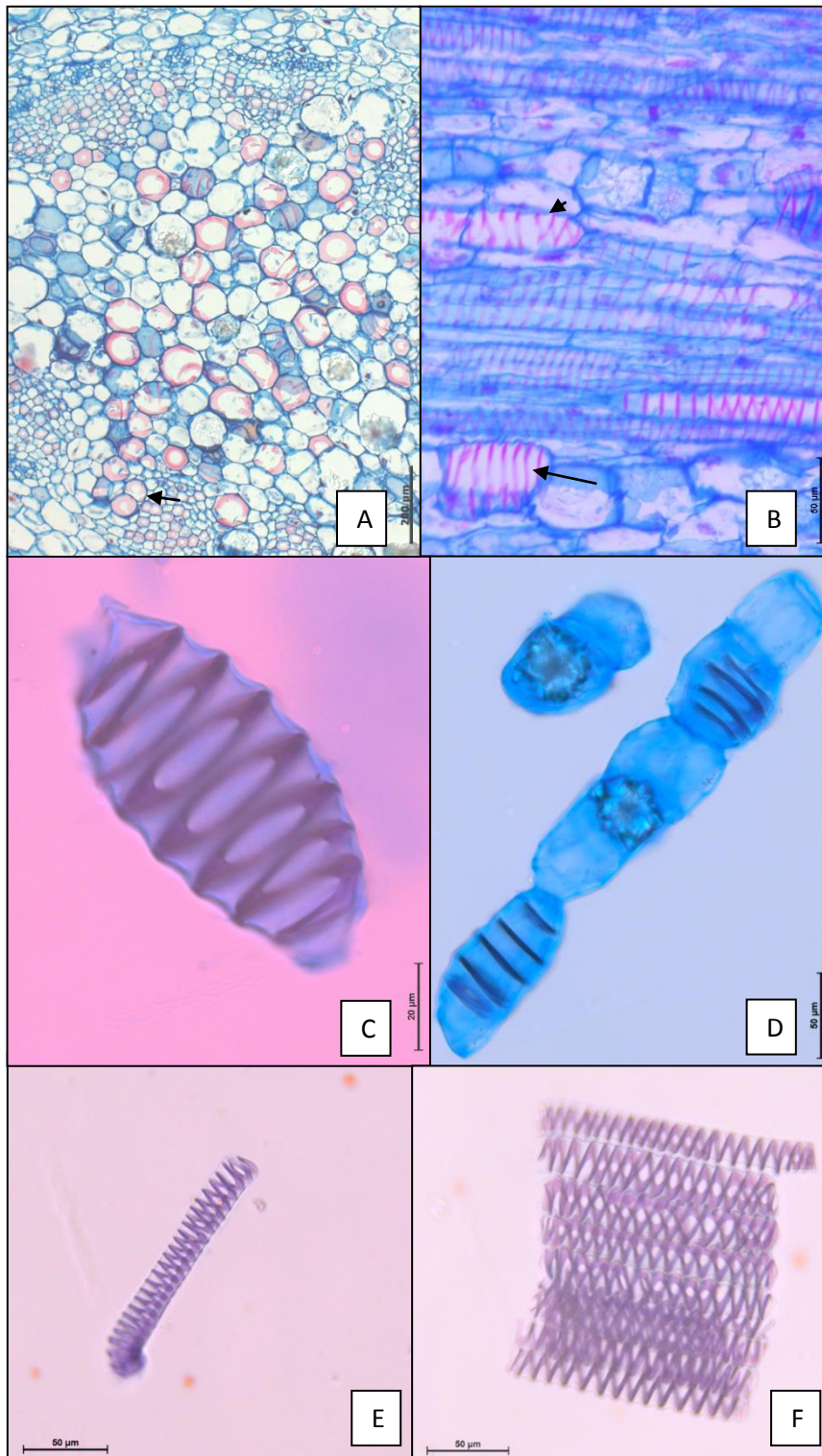


Figura 2. (A) Corte transversal do caule de *A. filamentosa*, mostrando WBTs na medula e na região interfascicular (seta). (B) Corte longitudinal do caule, onde é possível observar idioblastos WBT medular (seta) e as WBTs presentes no xilema secundário (cabeça de seta). (C-F) Idioblastos WBTs e WBTs obtidas a partir de material macerado. (C) Idioblasto WBTs com espessamento misto helicoidal-dupla-hélice. (D) Idioblastos WBTs com espessamento anelar em contato com um idioblasto contendo drusa. (E e F) WBTs presentes nas folhas, as quais apresentam espessamento helicoidal, dupla-hélice ou misto.

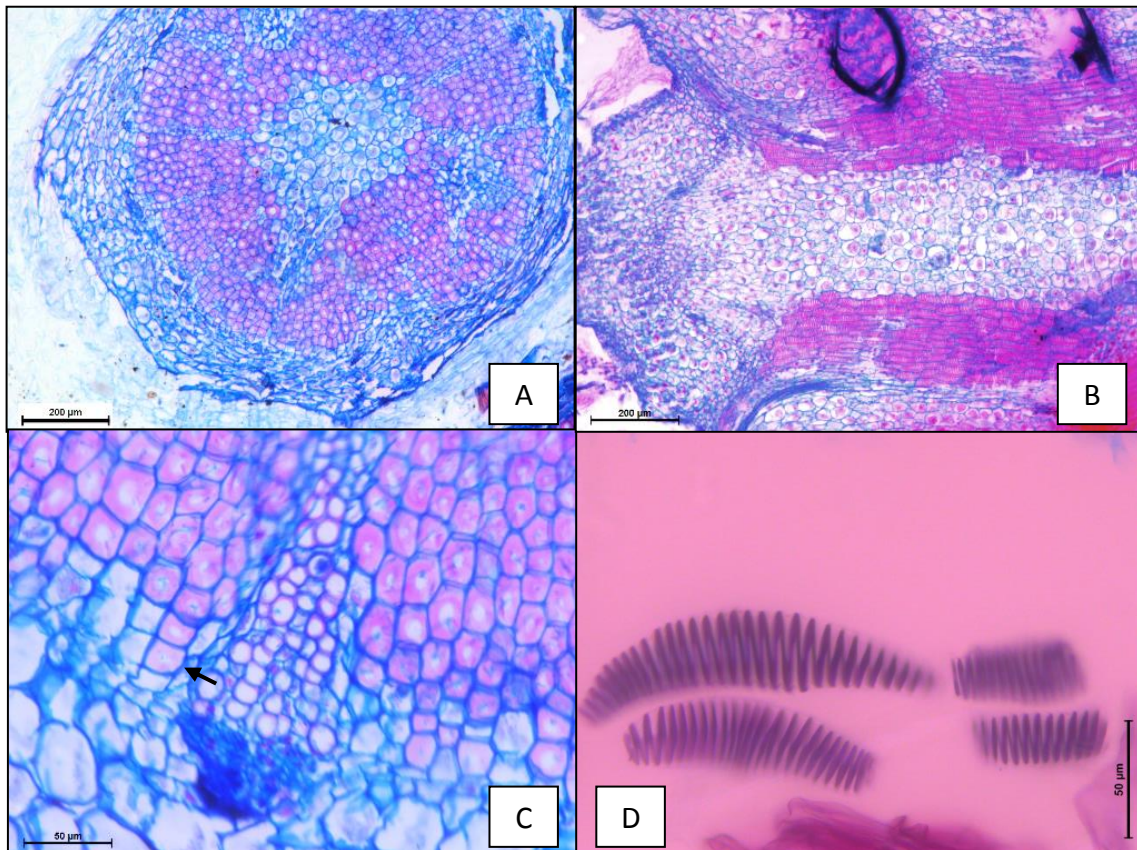


Figura 3. (A) Corte transversal do caule de *A. papyracea*. Notar atividade do câmbio interfascicular produzindo WBT. (B) Corte longitudinal do caule, onde é possível observar a ausência de WBTs na medula. (C) Detalhe do corte transversal do caule, mostrando câmbio interfascicular formando WBT e o fascicular diferenciando elementos de vaso e parênquima. (D) WBTs do caule com espessamento do tipo helicoidal obtida a partir de material macerado. Notar reduzido área de parede primária entra as bandas de parede secundária.

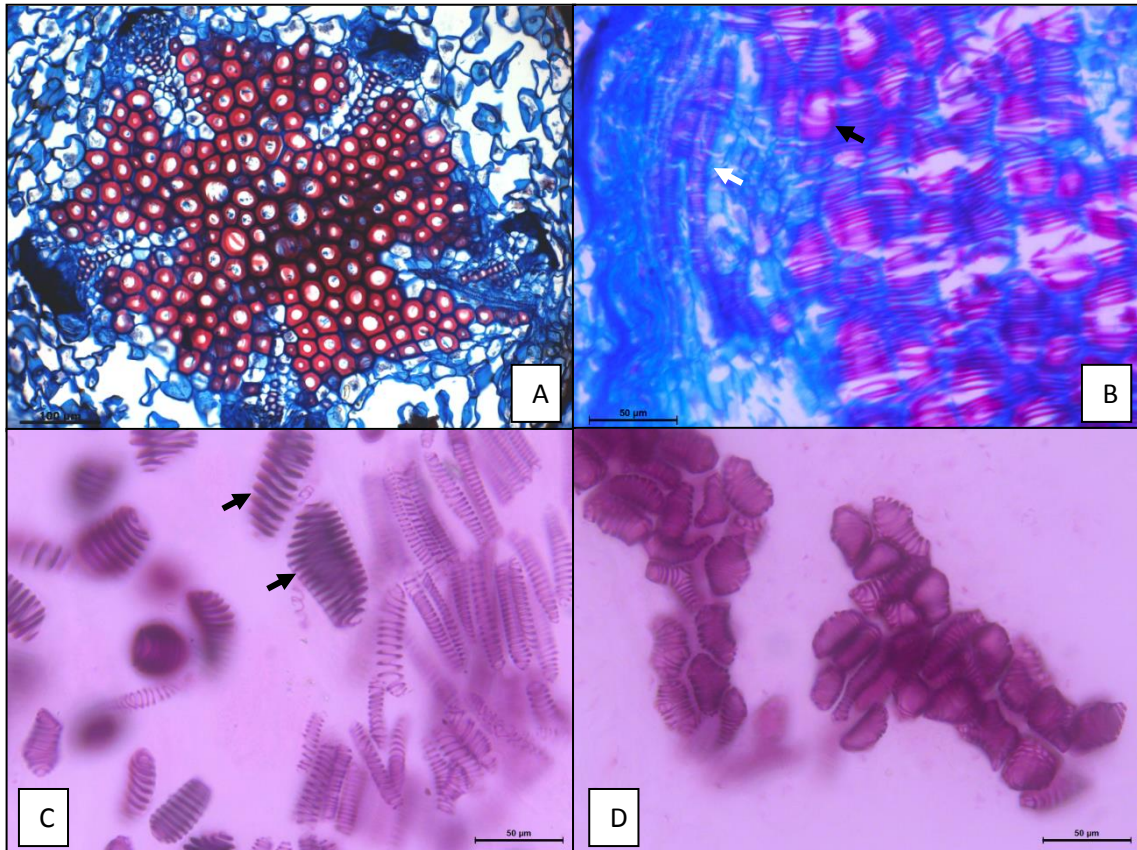


Figura 4. (A) Corte transversal do caule aéreo de *Anacampseros* sp., mostrando região medular totalmente preenchida por idioblastos WBT e região interfascicular do xilema secundário formada por WBTs. (B) Corte longitudinal do caule aéreo, onde é possível notar a diferença de largura entre os idioblastos WBTs (setas pretas) e os elementos traqueais do sistema fascicular (seta branca). (C-D) Elementos traqueais obtidos a partir de material macerado. Em C, as traqueídes vasculares encontradas são do tipo WBTs (setas) e em D são registradas traqueídes comuns, sem espessamento amplo de parede secundária.

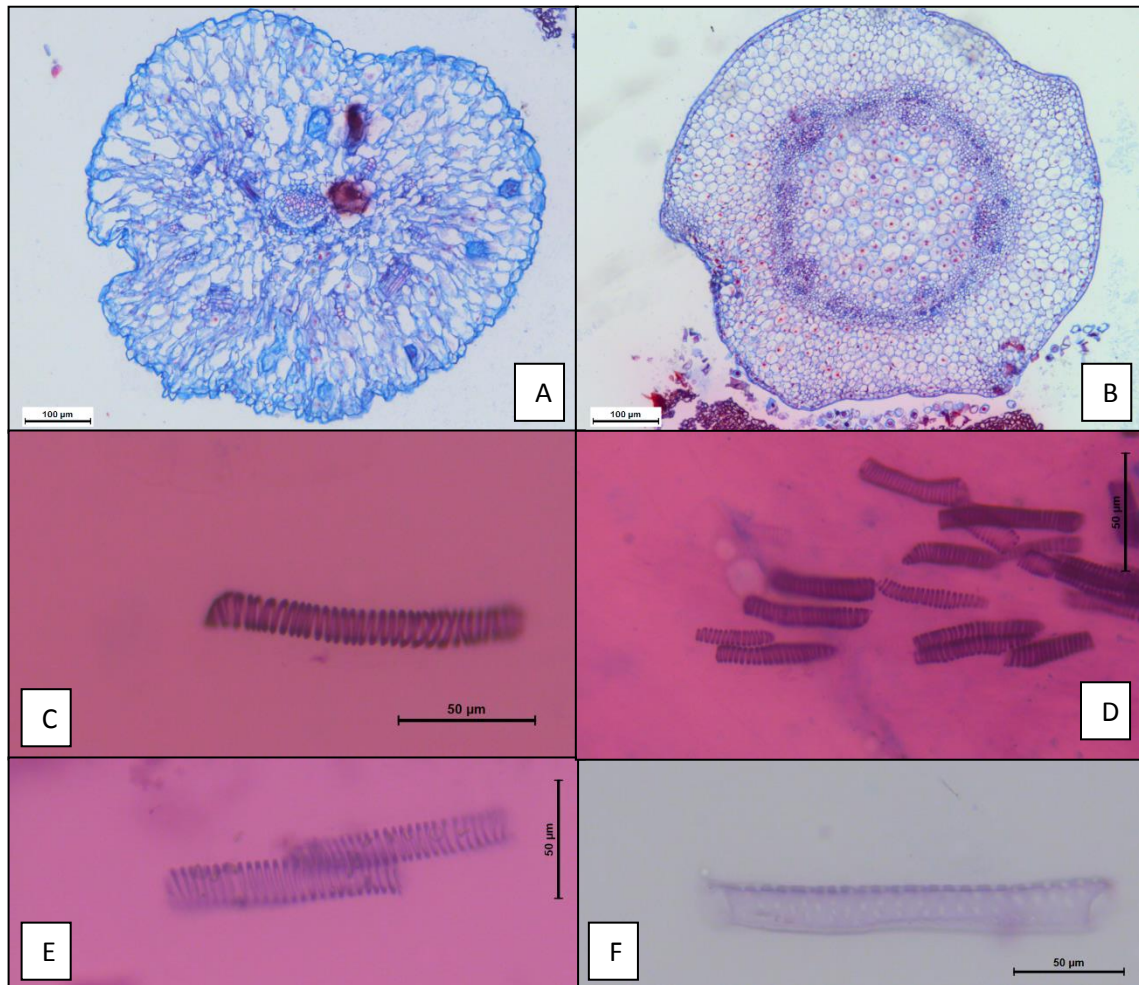


Figura 5. (A e B) Cortes transversais da folha e do caule de *G. bracteata*, respectivamente, notar a ausência de WBTs. (C – F) Elementos traqueais encontrados em *G. bracteata* e *T. frutescens*. (C e D) Traqueídes comuns da folha e caule de *G. bracteata*, respectivamente, apresentando padrão de espessamento helicoidal, mas sem amplo espessamento de parede. (E) Traqueíde comum da folha de *T. frutescens*, mesmo caso do que ocorre em *G. bracteata*. (F) Elemento de vaso do caule de *T. frutescens* com padrão de espessamento pontoado.

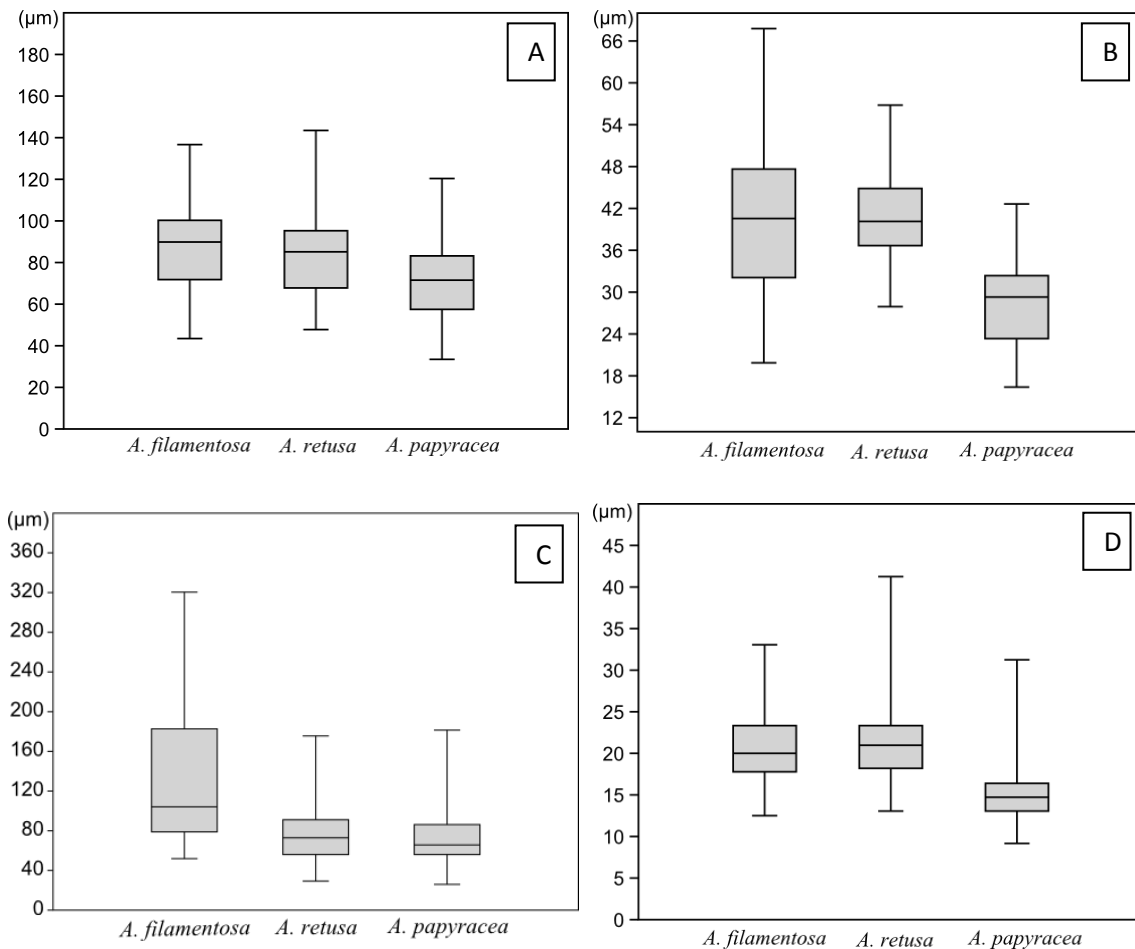


Figura 6. (A-D) Gráficos box-plot indicam onde se encontra 50% dos dados (retângulo cinza), valores máximo (barra horizontal mais alta) e mínimo (barra horizontal mais baixa) e mediana (barra horizontal dentro do retângulo cinza). (A) das três espécies, *A. papyracea* é significativamente diferente das demais espécies ($p < 0,05$). (B) Dados referentes ao diâmetro das WBTs e idioblastos WBT do caule, onde *A. papyracea* também é a diferente ($p < 0,05$), mesmo sendo *A. filamentosa* a mais variada. (C) Comparação entre os valores do comprimento das WBTs das três espécies, a diferença significativa encontra-se em *A. filamentosa* ($p < 0,005$), com grande variação de valores. (D) Comparação entre os valores do diâmetro das WBTs, aqui a diferença significativa está novamente na *A. papyracea*, com valores menores do que as demais.

Discussão

Landrum (2006) referiu-se às células com esse amplo espessamento de parede secundária encontradas na medula de algumas espécies de *Anacampteros* como *idioblastic WBT*. A ausência de WBTs medulares na região próxima ao ápice caulinar e de evidência anatômicas que as WBTs se diferenciam a partir de tecidos vasculares, corrobora a ideia de que a origem dessas células seja a partir de células parenquimáticas, isto é, são de fato idioblastos.

Idioblastos são descritos por Foster (1956) no mesofilo de *Pogonophora schomburgkiana* (Euphorbiaceae). Segundo a autora, três tipos são observados: secretor, “esclerenquimatoso” e traqueoidais. A autora não descreve a ontogênese dos idioblastos traqueoidais, mas a dos idioblastos esclerenquimatosos, no qual, a partir da divisão desigual de uma célula do meristema fundamental, a menor das células filhas se diferencia no idioblasto, e a maior numa célula de parênquima. Mas, a autora conclui que esse padrão de desenvolvimento não é discutido profundamente no que se refere a idioblastos, mas foi o padrão adotado no trabalho posterior de Rao & Mody (1960).

Há algumas diferenças entre os idioblastos WBTs medulares e os idioblastos traqueoidais descritos por diversos autores (Foster 1956, Rao & Mody 1960, Tucker 1964, Rao & Das 1976, 1979) em outras famílias de angiospermas. A primeira diferença consiste na região de ocorrências dessas células, pois os idioblastos traqueoidais ocorrem no mesofilo de folhas, enquanto que os idioblastos WBTs só foram registrados na região medular do caule.

A outra diferença consiste no espessamento: nos idioblastos traqueoidais foliares não há o amplo espessamento e o padrão pode ser helicoidal, reticulado, pontado, escalariforme ou escalariforme-reticulado (Foster 1956, Rao & Das 1976, Rao & Mody 1960, Tucker 1964). Diante disto, os idioblastos WBTs medulares devem ser considerados como um tipo especial de idioblasto traqueoidal devido ao amplo espessamento de parede secundária, da mesma forma que as WBTs, originadas a partir de procâmbio ou câmbio, representam um tipo especial de traqueíde nas espécies de *Anacampseros*. Sendo assim, propomos que a mesma seja incluída nos subtipos de idioblastos traqueoidais a partir da descrição de Rao & Das (1979).

Em *Anacampseros* sp. foram encontrados três tipos de traqueídes, o primeiro tipo com amplo espessamento e pouca distância entre as bandas

corresponde às WBTs medulares. O segundo tipo com padrão também helicoidal, mas sem o amplo espessamento, provavelmente, corresponde às traqueides comuns presentes no caule, e o terceiro tipo com espessamento reticulado, às traqueides comuns presentes em folhas.

Mauseth *et al.* (1995) associa as funções de reserva e condução de água às WBTs, e que são mais vantajosas em ambiente árido pois evitam a ocorrência de embolismo; impedem o colapso da célula, além de que a grande área de parede primária exposta garante a permeabilidade de água entre as células, devido ao seu padrão de espessamento anelar ou helicoidal. Mas, no caso de *Anacampseros* sp. e *A. papyracea*, que não apresentam grande distância entre as bandas de parede secundária, talvez a sua função esteja mais relacionada ao armazenamento de água. E a permeabilidade reduzida entre as células talvez seja compensada pela densidade de WBTs que ocorrem nos caules das duas espécies, com o preenchimento total da medula por WBTs em *Anacampseros* sp. e pela produção de xilema secundário exclusivamente composto por WBTs em *A. papyracea*.

Cactaceae pode apresentar polimorfismo do lenho, ou seja, em diferentes estágios da vida da planta ela pode produzir diferentes tipos de lenho (Mauseth & Plemons 1995, Mauseth 2004, Melo-de-Pinna *et al.* 2006, Godofredo & Melo-de-Pinna 2008, Arruda & Melo-de-Pinna 2010). Mauseth & Plemons (1995) relacionam a alteração de lenho WBT do estágio juvenil para lenho fibroso do estágio adulto com os hábitos arbóreo e colunar, embora cactos globosos também alteram o tipo de lenho de acordo com estágio de vida, mas também pode estar relacionado a sustentação, conferida pela presença de fibras (Arruda & Melo-de-Pinna 2010). Em *Anacampseros* o lenho é monomórfico WBT durante todas as fases de vida da planta, as quais são herbáceas de até 10cm de altura e portanto, a função de sustentação conferidas pela fase fibrosa do lenho não teria a mesma importância que um cacto colunar.

Nas análises quantitativas, os dados comparativos entre caule e folha de cada espécie não puderam ser testadas estatisticamente, pois não apresentam o mesmo tipo de distribuição. As amostras das folhas apresentam distribuição normal, mas as do caule não. Contudo, baseando-se somente nas médias e desvio padrão, podemos ver que as médias de comprimento do caule e da folha são próximas em *A. retusa* ($83,75 \pm 19,01$ e $79,62 \pm 31,38$) e *A. papyracea* ($72,88 \pm 20,74$ e $71,45 \pm 26,16$). Apenas *A. filamentosa* ($85,98 \pm 23,85$ e $125,64 \pm 66,23$) possui diferença maior entre caule e folha e maior desvio padrão para as medidas da folha, indicando maior variação. Vimos também que para as três espécies, o diâmetro das WBTs presentes no caule é aproximadamente o dobro do diâmetro das WBTs presentes na folha.

Quando os dados obtidos foram comparados entre as espécies, somente *A. papyracea* teve médias de diâmetro e comprimento das WBTs caulinares significativamente diferentes das demais. Esta diferença já era esperada porque as WBTs caulinares de *A. papyracea* tem origem distinta das WBTs de *A. retusa* e *A. filamentosa*, pois são produzidas a partir do câmbio vascular.

Já para as WBTs foliares, a média de diâmetro para *A. papyracea* também difere das demais. Contudo, em relação à média de comprimento, a espécie que apresentou diferença significativa foi *A. filamentosa*. Resultado que, ao comparar com a morfologia foliar, nos parece um tanto estranho, já que as folhas de *A. retusa* e *A. filamentosa* possuem morfologia e anatomia muito semelhante, enquanto que *A. papyracea* possui folhas bem menores.

Landrum (2006) diz que as espécies *Grahamia bracteata* e *Talinopsis frutescens* possuem WBTs apenas na nervura central de suas folhas e que nos feixes periféricos ocorrem traqueídes ordinárias com espessamento pouco maior que o usual. Já Ogburn & Edwards (2009) relatam a

total ausência de WBTs nessas duas espécies, e ainda em *A. vulcanensis* (endêmica da Argentina). De acordo com os resultados encontrados nesse trabalho, as traqueídes encontradas tanto em *G. bracteata* quanto *T. frutescens* não são do tipo WBTs, ou seja, não apresentam amplo espessamento de parede secundária.

Landrum (2002) aponta para o fato de que em Aizoaceae e Cactaceae as WBTs ocorrem nas espécies que apresentam maior grau de suculência. Segundo o autor, a única subfamília de Aizoaceae em que elas estão presentes é Ruschioideae enquanto que nas outras quatro subfamílias que apresentam menor suculência, elas são ausentes. Em Cactaceae, o gênero basal *Pereskia* não possui WBTs, e gêneros, pertencentes as subfamílias Cactoideae e Opuntioideae que têm alto grau de suculência apresentam WBTs, com algumas poucas exceções.

Entretanto, para Anacampserotaceae isso não é válido, pois todos os representantes da família são suculentos, e apresentam os mesmo órgãos armazenadores de água, isto é, folhas e caules suculentos. Mas, o que é comum às três famílias é o fato de que somente espécies de grupos mais derivados apresentam WBTs (Mauseth *et al.* 1995, Landrum 2001), pois no caso de Anacampserotaceae. *Grahamia bracteata* e *Talinopsis frutescens* são consideradas basais (Nyffeler & Eggli 2010).

Até o momento, quase todas as espécies de *Anacampseros* já analisadas apresentaram WBTs, com a exceção de *A. vulcanensis* (Landrum 2006, Ogburn & Edwards 2009), que segundo filogenia de Nyffeler & Eggli (2010) é basal no gênero. Interessante destacar que *A. vulcanensis* pertencia ao extinto gênero *Xenia*, ou seja, se não houvesse tal mudança, *Anacampseros* poderia então ser sustentado pela presença de WBT foliares e seria a primeira sinapomorfia morfoanatômica, já que a filogenia é baseada somente em dados moleculares. Para que a revisão taxonômica ocorra, um estudo maior abrangendo mais espécies de *Anacampseros* para garantir

que a exceção da ausência de WBTs seja realmente restrita a *A. vulcanensis* e para melhor esclarecer as relações entre as espécies da família.

Quanto a origem evolutiva das WBTs, Mauseth (2004) formulou quatro hipóteses para Cactaceae. A primeira hipótese é a de que as WBTs surgiram apenas uma vez em Cactaceae e que as espécies que não apresentam WBTs pode ser um artefato. Na segunda hipótese as WBTs também tiveram uma origem única, e que nas espécies que não apresentam WBTs, sofreram reversão. A terceira hipótese diz que houve apenas um evento em que as WBTs apareceram na família, mas que a sua classificação e filogenia precisariam ser alteradas para que esse evento único possa ser representado, por fim, a última hipótese admite a convergência entre as espécies de Cactaceae, com WBTs tendo várias origens. Os resultados sobre a ocorrência de WBTs em *Anacampseros* ainda é limitado, diante do número de espécies descritas no gênero, mas com os resultados disponíveis até o momento, é possível que a ausência de WBTs em *A. vulcanensis* represente um caso de reversão ou perda do caráter, no caso de WBTs ter tido uma única origem na família.

Referências Bibliográficas

- Arruda, E. & Melo-de-Pinna, G. F. 2010. Wide-band Tracheids (WBTs) of Photosynthetic Stems in Species of Cactaceae. **Journal of the Torrey Botanical Society** **137**(1): 16-29.
- Esau, K. 1977. **Anatomy of Seed Plants**. 2^a ed. John Wiley & Sons, Inc.
- Foster, A. S. 1956. Plant Idioblasts: Remarkable Examples of Cell Specialization. **Protoplasma** **46**: 184-193.
- Franlin, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites and a new macerating method for wood. **Nature** **155**: 51.

- Godofredo, V. R. & Melo-de-Pinna, G. F. 2008. Occurrence of Wide-band Tracheids in Cactaceae: Wood Variation During *Pilosocereus aurisetus* Development. **Journal of the Torrey Botanical Society** **135(1)**: 94-102.
- Johansen, D. A. 1940. **Plant microtechnique**. 3ed. Paul B. HoeberInc, New York.
- Kraus, J. E. *et al.* 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. **Biotechnic & Histochemistry** **73**: 235-243.
- Landrum, J. V. 2001. Wide-band Tracheids in Leaves of Genera in Aizoaceae: The Systematic Occurrence of a Novel Cell Type and its Implications for the Monophyly of the Subfamily Ruschioideae. **Plant Systematics and Evolution** **277**: 49-61.
- Landrum, J. V. 2002. Four Succulent families and 40 Million Years of Evolution and Adaptation to Xeric Environments: What can Stem and Leaf Anatomical Characters Tell us About Their Phylogeny? **Taxon** **51**: 463-473.
- Landrum, J. V. 2006. Wide-band Tracheids in Genera of Portulacaceae: Novel, Non-xylary Tracheids Possibly Evolved as an Adaptation to Water Stress. **Journal of Plant Research** **119**: 497-504.
- Landrum, J. V. 2008. Wide-band Tracheids from a Southern African Succulent and Their Responses to Varying Light Intensities: A Pre-Adaptation for a Future Water Stress? **International Journal of Botany** **4(1)**: 99-103.
- Mauseth, J. D. *et al.* 1995. Structural and Systematic Study of an Unusual Tracheid Type in Cacti. **Journal of Plant Research** **108**: 517-526.
- Mauseth, J. D. 2004. Wide-band Tracheids are Present in Almost All Species of Cactaceae. **Journal of Plant Research** **117**: 69-76.

- Mauseth, J. D. & Plemons, B. J. 1995. Developmentally Variable, Polymorphic Wood in Cacti. **American Journal of Botany** **82(10)**: 1199-1205.
- Melo-de-Pinna, G. F. *et al.* 2006. Wide-band Tracheids in Brazilian Cacti. **Bradleya** **24**: 53-60.
- Nyffeler, R. & Eggli, U. 2010. Disintegrating Portulacaceae: A New Familial Classification of the Suborder Portulacineae (Caryophyllales) Based on Molecular and Morphological Data. **Taxon** **59(1)**: 227-240.
- Ogburn, R. M. & Edwards, E. J. 2009. Anatomical Variation in Cactaceae and Relatives: Trait Lability and Evolutionary Innovation. **American Journal of Botany** **96(2)**: 391-408.
- Rao, T. A. & Das, S. 1976. On Idioblasts in a few Taxa of Penaeaceae. **Current Science** **45(21)**: 750-752.
- Rao, T. A. & Das, S. 1979. Typology of Foliar Tracheoids in Angiosperms. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences** **88(5)**: 331-345.
- Rao, T. A. & Mody, K. J. 1960. On Terminal Sclereids and Tracheoid Idioblasts. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences** **53(5)**: 257-262.
- Ruzin, S. E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. Oxford University Press, New York.
- Tucker, S. C. 1964. The Terminal Idioblasts in Magnoliaceous Leaves. **American Journal of Botany** **51(10)**: 1051-1062.

Considerações Finais

Considerações Finais

O objetivo inicial desta dissertação foi realizar um estudo sobre a região da axila foliar nos três gêneros de Anacampserotaceae a fim de definir a origem ontogenética de seus produtos e esclarecer as controvérsias existentes.

Além das estruturas axilares, as traqueídes também são bem notáveis devido ao seu amplo espessamento de parede secundária. Assim, esta dissertação foi dividida em dois capítulos, o primeiro tratando da questão do desenvolvimento da região axilar e segundo, das traqueídes e idioblastos traqueoidais de amplo espessamento, os quais serão submetidos a publicação.

A seguir, as considerações finais sobre os pontos mais relevantes de cada capítulo.

Capítulo I: Ontogênese das Estruturas Axilares em Anacampserotaceae (Caryophyllales)

A partir do resultado obtido sobre o desenvolvimento das estruturas axilares, podemos finalmente afirmar que as escamas são estípulas modificadas em vez de tricomas como haviam argumentado alguns autores. Sendo as cerdas de fato tricomas modificados, essas informações permitem reavaliar a história evolutiva da família auxiliando futuros estudos filogenéticos de reconstrução do caráter ancestral, uma vez que as duas estruturas sempre foram analisadas em conjunto, como dois estados diferentes de um mesmo caráter.

A reconstrução de caráter ancestral é necessária também para outros caracteres, como os perfis que, se homólogos aos perfis de Talinaceae e Didiereaceae, podem representar um vestígio de ramo reduzido, como é o caso da aréola de Cactaceae.

Capítulo II: Ocorrência de Traqueídes de Amplo Espessamento e Idioblastos Traqueoidais em Anacampserotaceae (Caryophyllales)

A intenção do segundo capítulo era verificar se as WBTs medulares eram de fato idioblastos e comparar as WBTs às outras duas famílias nas quais também ocorrem esse tipo de célula, Aizoaceae e Cactaceae. De acordo com os resultados observados, as WBTs medulares originam-se a partir de células parenquimáticas e, sobre as WBTs das demais famílias, em Aizoaceae e Anacampserotaceae elas parecem ter surgido uma única vez em cada família, mas em Cactaceae, a hipótese mais plausível é a de que houve convergência entre as espécies da família.

Neste capítulo não buscávamos a possibilidade de propor sinapomorfia anatômica. Mas, como em Anacampserotaceae as WBTs ocorrem em apenas um gênero, exceto uma espécie, a qual foi incluída no gênero recentemente, notamos que se tal mudança não tivesse ocorrido, o gênero *Anacampseros* poderia ser sustentado pela presença de WBTs foliares. Mas ainda pouco se sabe sobre as WBTs e mais pesquisas acerca do assunto precisam ser realizadas para elucidar as dúvidas que ainda ficam, como exemplo, evolução dessas células nas Caryophyllales.

Capa: corte transversal do ápice caulinar de *Anacampseros albissima* Marloth.