

DIFERENCIAÇÃO MORFOANATÔMICA DE *Lepismium cruciforme* (VELL.) MIQ. (CACTACEAE) DO DOSEL E DO SUB-BOSQUE

MORPHOANATOMICAL DIFFERENTIATION OF *Lepismium cruciforme* (VELL.) MIQ. (CACTACEAE) OF CANOPY AND UNDERSTORY

Angélica Guerra⁽¹⁾, Cristiano Medri⁽²⁾

¹ Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Laboratório de Botânica. ² Universidade Estadual do Norte do Paraná (UENP), Centro de Ciências Biológicas, Laboratório de Anatomia Vegetal.

Endereço para correspondência: Rua da Candelária, nº 703, casa 1, Vila Ipiranga - CEP: 79080-340 – Campo Grande/MS – Brasil. Tel. (67) 8102-2606. email: angelicaquerra14@hotmail.com

RESUMO

Espécies do gênero *Lepismium* são tipicamente xerófilas, com características morfoanatômicas que conferem adaptação à falta de água no substrato, como a presença de parênquima aquífero no caule. Estas características podem sofrer variações em ambientes com diferentes níveis de umidade e insolação. *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. é uma espécie epifítica, com distribuição no Paraguai, Argentina e Brasil. O presente estudo teve por objetivo verificar se indivíduos de *L. cruciforme* apresentam alterações morfoanatômicas quando se desenvolvem em diferentes condições ambientais. Foram coletados cladódios de indivíduos do dossel e do sub-bosque da floresta estacional semidecidual presente no parque Estadual Mata São Francisco, Cornélio Procópio, PR. Por meio de técnicas usuais, foi realizada a dissociação epidérmica dos cladódios e foram montadas lâminas permanentes de cladódio em seção transversal. Comparando-se características morfoanatômicas de cladódios desenvolvidos nos dois ambientes, não houve diferença significativa na espessura da epiderme, hipoderme, parênquima cortical, periciclo esclerificado, floema e xilema. A espessura do parênquima medular, a área de cavidade mucilaginosa e os feixes corticais foram maiores em cladódios de plantas do dossel da mata. O número de células amilíferas e a área ocupada por aglomerados de amiloplastos, nas células que os possuem, foi maior em plantas do dossel. A epiderme das plantas do dossel apresentou estômatos mais numerosos, com maior índice estomático. Nestas plantas, os estômatos foram mais compridos, porém, a largura dos mesmos não variou. As variações encontradas podem ser atribuídas à alta plasticidade fenotípica, dado que se trata de um grupo sujeito a grandes variações ambientais devido ao hábito epifítico.

Palavras-Chave: anatomia ecológica; epifitismo; plasticidade fenotípica; xeromorfismo.

ABSTRACT

Species of genus *Lepismium* are typically xerophilous, with morpho-anatomical characteristics which provide adaptation to substrate water deficiency, such as presence of stem aquiferous parenchyma. These characteristics may vary under different levels of moisture and insolation. *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. is an epiphytic species, with distribution in Paraguay, Argentine and Brazil. This research aimed to verify if individuals of *L. cruciforme* show morpho-anatomical alterations when they develop under different environmental conditions. Were collected cladodes of canopy and understory individuals in Mata São Francisco State Park seasonal semideciduous forest, Cornélio Procópio, PR. With usual techniques, were performed the epidermal dissociation of cladodes. Permanent laminae of cladodes in cross section were mounted. Comparing morpho-anatomical characteristics of cladodes developed in both environments, there was no significant difference in thickness of epidermis, hypodermis, cortical parenchyma, sclerified pericycle, phloem and xylem. The thickness of pith parenchyma, the area of mucilaginous cavity and the cortical bundles were larger in cladodes of plants from forest canopy. The number of amiliferous cells and the area occupied by agglomerates of amiloplasts, in cells with them, was higher in canopy plants. The epidermis of the canopy plants showed more stomata, with higher stomatic index. In these plants, the stomata were longer, however width did not vary. These variations may be attributed to a high phenotypic plasticity, given that it is a group subject to wide environmental variations due to the epiphytic habit.

Key Words: ecological anatomy; epiphytism; phenotypical plasticity; xeromorphism.

INTRODUÇÃO

A família Cactaceae, composta por 104 gêneros e aproximadamente 2.000 espécies (1) é considerada um grupo altamente especializado (2), composto por plantas geralmente xerofíticas, com caule e ramos suculentos, e folhas muito reduzidas e modificadas em espinhos (1,3-5). *Lepismium* é o segundo maior gênero no Brasil (6) e sua distribuição é ampla e abrangente nos outros países da América do Sul como Uruguai, Argentina e Paraguai (7).

A espécie epifítica, *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. é pendente de ramificação mesotônica, com até um metro de comprimento, artículos angulados com 3-5 costelas, oblongos, alados, coloração variando do verde ao vermelho, conforme a insolação recebida. Aréolas imersas, com presença de pelos abundantes, cinzentos a brancos. Flores laterais, solitárias ou em curta inflorescência, emersas na aréola, cor creme, branca a rosada. Fruto baga, vermelho-brilhante. Sementes pretas, numerosas e abovadas (8). Espécie de distribuição no Paraguai, Argentina e Brasil, nos Estados de Pernambuco, Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (9).

As condições de epifitismo podem representar um grande estresse, principalmente relacionado à constante oscilação hídrica disponível no dossel e demais estratos florestais (10). Quando estes são comparados, o dossel apresenta maior insolação, temperatura, ventos e menor nível de umidade do que os estratos inferiores. Por outro lado, as epífitas apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas que as permitem a ocupar diferentes nichos nestes estratos, tais como a formação de pseudobulbos; a suculência de raízes, caules e folhas; a presença de escamas foliares e cisternas acumuladoras de água, formadas pelo imbricamento das bainhas foliares; e o Metabolismo CAM (9,11). Essas características possibilitam a sobrevivência dessas plantas em períodos mais secos, permitindo captar e reter água e nutrientes nas suas estruturas (11).

Estudos feitos por Garcia (12) com *Lepismium lumbricoides* (Lem.) Barthlott e *Rhipsalis floccosa* Salm-Dyck ex Pfeiff

mostram que as espécies sofrem algumas modificações para se adaptarem às condições de alta umidade e baixa incidência luminosa do sub-bosque, como baixa densidade estomática, hipoderme pouco desenvolvida, ausência de parênquima paliádico e aquífero. Além disso, possuem adaptações ao hábito epifítico, relacionadas à redução do tecido mecânico e do grau de suculência.

O objetivo do trabalho foi comparar atributos morfoanatômicos de *L. cruciforme* do dossel e sub-bosque da mata para compreender as estratégias adaptativas das epífitas à alta luminosidade e baixa umidade presentes no dossel, além de ampliar o conhecimento sobre a dinâmica da floresta.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O Parque Estadual Mata São Francisco (PEMSF) localiza-se no norte do estado do Paraná e abriga um dos maiores remanescentes de floresta estacional semidecidual de toda a região, com uma área de 832 hectares (13). O fragmento encontra-se completamente ilhado entre plantações de soja, trigo e milho.

Coleta do material biológico

Foram coletados cinco indivíduos de *L. cruciforme* do dossel da mata e cinco indivíduos do sub-bosque. As coletas foram realizadas com auxílio de técnicas de escalada e arborismo. Após a coleta do material, os indivíduos foram replantados na casa de vegetação da Universidade Estadual do Norte do Paraná, Campus Luiz Meneghel. Os segmentos de cladódio de cada indivíduo foram coletados e fixados em FAA₇₀ (formaldeído, ácido acético e álcool 70%).

Anatomia

Foram confeccionadas cinco lâminas do cladódio em seção transversal e cinco de dissociação epidérmica para cada indivíduo de cada ambiente. Para as seções transversais de cladódio, foram confeccionadas lâminas permanentes pelo método de Johansen (14), com o material fixado em FAA₇₀, lavado em álcool etílico,

desidratado e clarificado em série alcoólica e xilol, e incluído em parafina. Foram feitos cortes de 20 micrômetros de espessura, em micrótomo rotativo. Os cortes foram corados em bateria de Azul de Astra e Fucsina Básica, e as lâminas foram montadas com Bálsamo do Canadá.

A dissociação epidérmica foi feita com o material deixado em Solução de Jeffrey a 10% (15), por 24 horas, e corado com Azul de Astra e Fucsina Básica. As lâminas foram montadas com glicerina 30% e foram lutadas com esmalte incolor. Análises histoquímicas foram feitas com cortes transversais a mão livre do cladódio, sendo corados com lugol para detecção de amido (14).

Os cortes de cladódio e as epidermes foram analisados em microscópio óptico, e as fotomicrografias foram realizadas em microscópio com câmera de captura acoplada. A formatação das imagens, escalas e medidas foram feitas com o software Motic Images Plus 2.0.

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância utilizando o software BIOSTAT (16). As médias obtidas de cada análise foram avaliadas pelo teste de Tukey, a um nível de significância de 5,0%, com o objetivo de comparar cada atributo analisado entre os ambientes.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Morfologicamente, o cladódio de *L. cruciforme* é dorsiventral e tricostelado. Segundo Gibson & Nobel e Mauseth *et al.* (3,17), as cactáceas apresentam caules tipicamente arredondados e com costelas. Porém, as cactáceas epífitas apresentam uma redução no número de costelas, provavelmente, como uma característica selecionada no grupo. As costelas são responsáveis pela contração e expansão do caule quando há a perda ou o ganho excessivo de água. Não foi verificada uma morfologia distinta dos cladódios das plantas de cada um dos ambientes estudados, assim, em ambos, os indivíduos apresentaram cladódios dorsiventrais e tricostelados. Garcia (12), Calvente *et al.* (18) e Boeger *et al.* (19), estudando, respectivamente, *Lepismium lumbricoides* (Lem.) Barthlott e *Rhipsalis floccosa* Salm-Dyck ex Pfeiff, sete espécies do gênero *Rhipsalis* *Lepismium cruciforme* e *L.*

lumbricoides, não encontraram a formação de costelas, provavelmente, devido a não existência de grande oscilação hídrica nos ambientes onde essas espécies ocorrem.

Anatomicamente, a espécie apresentou estômatos paralelocíticos, característicos da família (Figura 1), em depressões da epiderme. A ocorrência de estômatos localizados em criptas ou depressões, de acordo com Loza-Cornejo e Terrazas (20), é bastante freqüente em Cactaceae, podendo ser interpretada como uma adaptação que reduz a transpiração, pois implica na formação de uma câmara supra-estomática.

A densidade estomática observada (Tabela 1; Figura 1) foi menor do que a média encontrada para as espécies da família, que é de 20 a 80 por mm² (21, 22). Os indivíduos localizados no dossel apresentaram maior densidade estomática e maior Índice estomático que os do sub-bosque, enquanto o comprimento dos estômatos é maior nas plantas do sub-bosque (Tabela 1; Figura 1). Resultados também encontrados para espécies da Amazônia (23). Diferentes condições ecológicas podem provocar variações estruturais, assim, fatores ambientais podem ocasionar a xeromorfia. Sendo o aumento da densidade estomática, um importante componente para caracterizar o nível de adaptação da planta ao ambiente (24,25). O aumento da densidade estomática apresenta uma relação inversa com o comprimento das células-guarda. Em condição de alta radiação solar e temperatura, a perda excessiva de água pode ser minimizada com a redução do tamanho das células guarda e do ostíolo (26).

Não houve diferença entre o número de células epidérmicas por área entre os ambientes. As plantas do sub-bosque apresentaram células epidérmicas mais sinuosas que as plantas do dossel da mata. Este resultado também foi observado em *Persea americana* Mill. por Martinez & Medri (27) e em espécies arbóreas da floresta tropical venezuelana por Pyykkö (28). Medri & Lleras (29) sugeriram que a menor sinuosidade da parede celular em ambientes mais secos e iluminados pode estar relacionada a características adaptativas contra a perda excessiva de água. De acordo com Santiago *et al.* (30) as paredes das células epidérmicas apresentam-se mais

espessas e retas nas folhas a pleno sol e sinuosas nas folhas de sub-bosque, mostrando que as condições de ambiente

como radiação solar influenciam o crescimento e o desenvolvimento dos tecidos vegetais.

Tabela 1. Variáveis anatômicas analisadas (média \pm Desvio padrão) em epiderme de cladódios de indivíduos de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. localizados no dossel e sub-bosque de um fragmento de floresta estacional semidecidual presente no Parque Estadual Mata São Francisco, Cornélio Procópio, Paraná. A última coluna representa a diferença percentual entre cladódios de dossel e sub-bosque.

Variáveis	Dossel*	Sub-Bosque*	Varição (%)
Quantidade (mm²)			
Células Epidérmicas	1.454,18 (\pm 138,85) a	1.409,14 (\pm 135,27) a	+3,20
Estômatos	19,61 (\pm 3,63) a	12,00 (\pm 4,21) b	+63,42
Índice Estomático (%)	1,33 (\pm 0,29) a	0,84 (\pm 0,19) b	+60,24
Dimensões dos estômatos (μm)			
Largura	14,04 (\pm 1,23) a	13,08 (\pm 0,39) a	+7,34
Comprimento	20,65 (\pm 1,82) a	18,82 (\pm 0,39) b	+9,72

* Valores seguidos de letras diferentes nas linhas diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

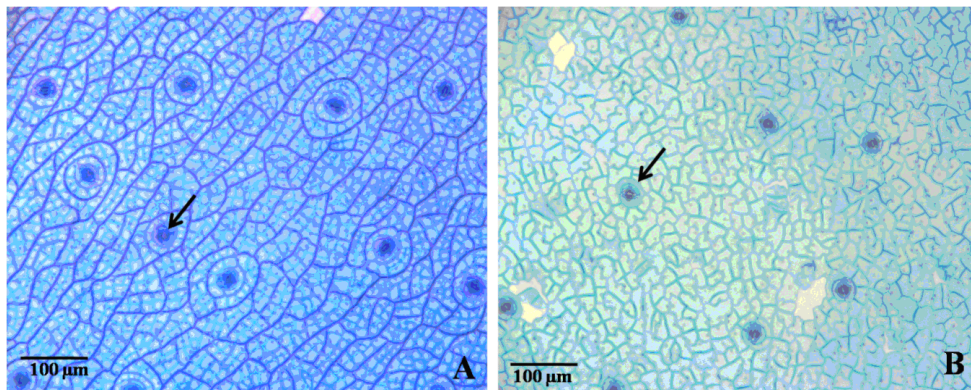


Figura 1. Vista frontal da epiderme de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq em microscopia de luz. A – Epiderme do cladódio do dossel; B – Epiderme do cladódio do sub-bosque. **Seta:** estômatos.

O cladódio apresentou epiderme papilosa com sulcos irregulares, coberta por uma cutícula fina (Figura 2A). A presença da epiderme com aspecto papiloso se dá pela organização regular ou irregular das células epidérmicas, delimitadas por sulcos, nos quais a cutícula se projeta internamente, como observado por Dettke (31), para esta espécie, e por Calvente *et al.* (18), em espécies epífitas de *Rhipsalis*. Em *L. cruciforme*, a cutícula pode ser considerada pouco espessa, quando comparada com outras espécies da família Cactaceae (17). Apesar da espécie ser encontrada em ambiente méxico, se desenvolve em um

microambiente xérico devido a condição epifítica, onde há necessidade de proteção contra o ressecamento.

Subjacente à epiderme, ocorreu hipoderme unisseriada e espessada (Figura 2A). A ocorrência de hipoderme em espécies xerófilas suculentas é uma característica comum (32). A epiderme e a hipoderme atuam, também, restringindo a perda d'água, permitindo uma absorção mais eficiente da radiação fotossintetizante ativa, protegendo o clorênquima das radiações alfa e beta (3,33) e diminuindo a temperatura do caule (3). Segundo Terrazas e Arias (34), em Cactaceae, a espessura da hipoderme pode

variar dentro da espécie de acordo com as condições em que a planta se encontra. Porém, não houve diferença de espessura da

epiderme e hipoderme entre os dois ambientes (Tabela 2).

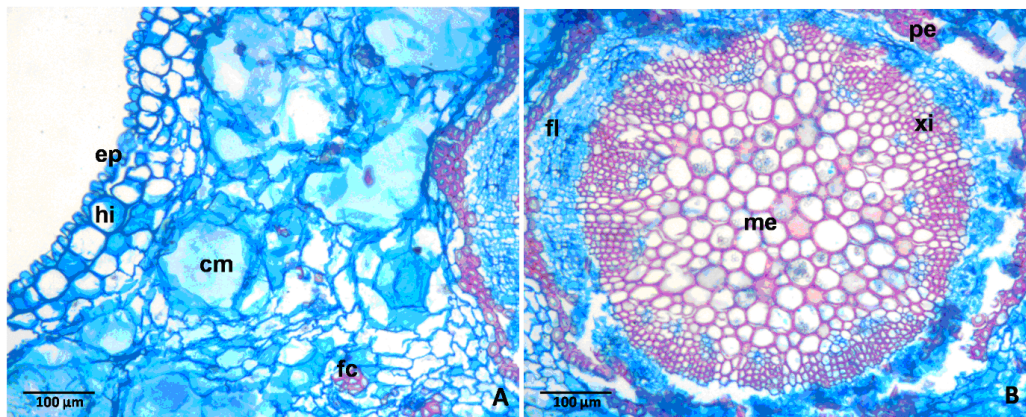


Figura 2. Anatomia do cladódio (corte transversal) de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. em microscopia de luz. **Legenda:** cm - cavidade mucilaginosa, ep – epiderme, fc – feixe cortical, fl – floema, hi – hipoderme, me – medula, pe – periciclo esclerificado, xi – xilema.

Tabela 2. Variáveis anatômicas analisadas (média \pm Desvio padrão) em secção transversal de cladódios de indivíduos de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. localizados no dossel e sub-bosque de um fragmento de floresta estacional semidecidual presente no Parque Estadual Mata São Francisco, Cornélio Procópio, Paraná. A última coluna representa a diferença percentual entre cladódios de dossel e sub-bosque.

Variáveis	Dossel*	Sub-Bosque*	Varição (%)
Densidade (Qtde/mm²)			
Células do parênquima	3.347,50 (\pm 480,00) a	4.075,87 (\pm 967,54) a	-17,87
Células do parênquima com amiloplastos	1.807,59 (\pm 393,24) a	755,02 (\pm 809,74) a	+139,41
Área do aglomerado de amiloplastos por célula (μ m ²)	895,4 (\pm 62,70) a	277,34 (241,12) b	+222,85
Área (mm²)			
Total	11,13 (\pm 2,43) a	9,45 (\pm 10,12) a	+17,78
Cavidade Mucilaginosa	1,47 (\pm 0,56) a	0,11 (\pm 0,06) b	+1.236,36
Feixe vascular Cortical	0,11 (\pm 0,06) a	0,03 (\pm 0,01) b	+266,67
Espessura (μm)			
Parênquima medular	428,28 (\pm 61,42) a	336,03 (\pm 17,03) b	+27,45
Xilema	58,23 (\pm 45,79) a	58,22 (\pm 36,18) a	+0,02
Floema	38,79 (\pm 21,85) a	45,47 (\pm 23,96) a	-14,70
Periciclo Esclerificado	51,95 (\pm 6,58) a	48,61 (\pm 26,46) a	+6,87
Parênquima cortical	449,89 (\pm 63,86) a	431,67 (\pm 60,39) a	+4,22
Hipoderme	31,38 (\pm 4,67) a	32,70 (\pm 6,01) a	-4,04
Epiderme + cutícula	17,78 (\pm 0,70) a	16,57 (\pm 2,52) a	+7,30

* Valores seguidos de letras diferentes nas linhas diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

O parênquima cortical apresentou idioblastos de mucilagem (Figura 2A) que sofrem lise e formam cavidades mucilaginosas. As cavidades mucilaginosas foram observadas em maior área nas plantas do dossel. A presença de mucilagem relaciona-se ao armazenamento de água e se constitui em um importante caráter adaptativo a ambientes secos (3,31,34). A presença de tecido parenquimático com células mucilaginosas no caule também já foi observada em outras cactáceas, como *Arrojadoa bahiensis* (35). Segundo Dettke e Milanese-Gutierrez e Rosas et al. (31, 36), este também é um caráter relevante na adaptação a ambientes xerófilos. O córtex também apresentou feixes vasculares corticais distribuídos aleatoriamente. A presença de feixes vasculares corticais é uma característica da maioria das espécies de cactos, agindo como

as nervuras de uma folha, o que assegura uma condução eficiente pelo corpo da planta (37-41, 31). De acordo com Fahn & Cutler (34), os feixes vasculares corticais se desenvolvem independentemente do sistema vascular primário. Os feixes vasculares corticais apresentaram maior área em cladódios de plantas do dossel da mata (Tabela 2, Figura 3). Este resultado não era esperado pelo fato das cactáceas epífitas, cujos caules são pendentes, ao contrário da maioria das cactáceas, possuírem pouca rigidez, pois necessitam de maior flexibilidade sob a ação do vento (19). Garcia (12) estudando *Lepismium lumbricoides* (Lem.) Barthlott e *Rhipsalis floccosa* Salm-Dyck ex Pfeiff, encontrou redução do tecido mecânico nas plantas do dossel.

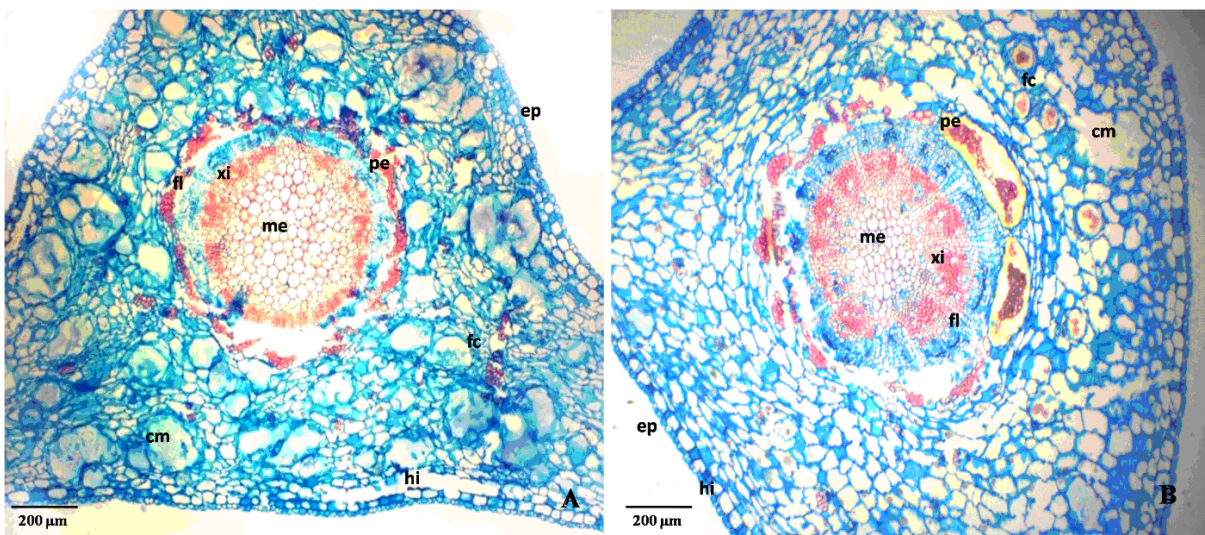


Figura 3. Anatomia do cladódio (corte transversal) de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. em microscopia de luz. A – Cladódio do dossel. B – Cladódio do sub-bosque. **Legenda:** cm - cavidade mucilaginosa, ep – epiderme, fc – feixe cortical, fl – floema, hi – hipoderme, me – medula, pe – periciclo esclerificado, xi – xilema.

O sistema vascular apresentou periciclo esclerificado, seguido de floema, xilema e de parênquima medular esclerificado (Figura 2B). O parênquima medular apresentou maior espessura em cladódios de indivíduos do dossel. Segundo Gibson e Nobel (3), durante a irradiação adaptativa da família Cactaceae pelos ambientes áridos e semiáridos das Américas, houve progressivo aumento do diâmetro da medula, juntamente com os feixes corticais. Estas características parecem ser

seletivamente vantajosas em condição de estresse hídrico, já que é no parênquima medular que ocorre o maior percentual de armazenamento de água no cladódio (19).

O cladódio apresentou, ainda, reserva amilífera (Figura 4) e lipídica e inclusões celulares como cristais amorfos, cristais prismáticos e drusas. Esses cristais têm várias funções, como controlar o equilíbrio de íons, apoio, absorção e reflexão da luz (32,33), além de defesa (20,42). Células contendo drusas, ou outros tipos de cristais,

são comuns em Cactaceae (40), podendo ter valor taxonômico.

A quantidade de células do cladódio com amiloplastos não foi estatisticamente diferente entre indivíduos que se desenvolveram nos dois ambientes. Porém, o desvio padrão de plantas do sub-bosque foi muito alto, mostrando que neste ambiente alguns indivíduos apresentam a total ausência de amido. Esta diferença entre os ambientes fica evidente na figura 4. Além

disso, a área do aglomerado de amiloplastos por célula foi maior nos indivíduos localizados no dossel (Tabela 2). Esses resultados podem ser explicados pelo fato das plantas do dossel receberem maior luminosidade e, conseqüentemente, produzirem mais amido. Além disso, o ambiente mais seco do dossel faz com que as plantas apresentem maior quantidade de reserva energética para manutenção de suas atividades durante períodos de estresse.

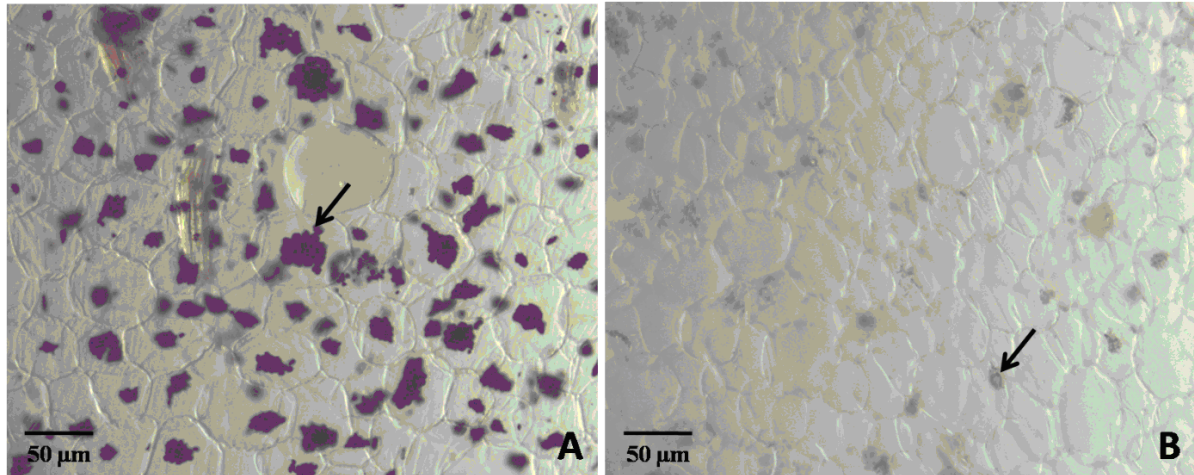


Figura 4. Anatomia do córtex do cladódio (corte transversal) de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. em microscopia de luz (Teste Histoquímico com Lugol) A – Cladódio do dossel. B – Cladódio do sub-bosque. **Seta:** aglomerado de amiloplastos.

CONCLUSÃO

A espécie apresentou algumas alterações para se adaptar a alta luminosidade e baixa umidade encontrados no dossel, como: alta densidade estomática e índice estomático, estômatos mais compridos, elevado número de células com amiloplastos e grande área de aglomerados

de amiloplastos por célula, além de grande área de cavidades mucilaginosas e parênquima medular. Estas variações encontradas podem ser atribuídas à alta plasticidade fenotípica, dado que se trata de um grupo sujeito a grandes variações ambientais devido ao hábito epífita.

REFERÊNCIAS

(1) ANDERSON, E.F. **The cactus family**. Portland: Timber Press, Oregon, 2001.

(2) METCALFE, C.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. v. 2. Oxford: Clarendon Press, 1950.

(3) GIBSON, A.C.; NOBEL, P.S. **The cactus primer**. Cambridge: Haward University Press, 1986.

(4) ROCHA, E.A.; AGRA, M. F. Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brasil: Cactaceae Juss.

Acta Botânica Brasilica, v. 16, n. 1, p. 15-21, 2002.

- (5) TERRAZAS, T.; MAUSETH, J.D. **Stem anatomy and morphology**. In: P.S. Nobel (Ed.) *The cacti: biology and uses*. California University Press, Berkeley, p. 47-60, 2003.
- (6) TAYLOR, N.P.; ZAPPI, D.C. **Cacti of Eastern Brazil**. Reino Unido: Royal Botanic Gardens, Kew. 2004. 499p.
- (7) MAUSETH, J.D. Invited Review. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. **Annals of Botany**, v. 98, p. 901-926, 2006.
- (8) BRUXEL, J.; JASPER, A.A família Cactaceae na Bacia Hidrográfica do Rio Taquari, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, p. 71-79, 2005.
- (9) BARTHLOTT, W.; TAYLOR, N.P. Notes towards a Monograph of Rhipsalideae (Cactaceae). **Bradleya**, v.13, p. 43-79, 1995.
- (10) BENZING, D. H. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. **Selbyana**, v.16, p.159-168, 1995.
- (11) GERALDINO, H.C.L.; CAXAMBÚ, M.G.; SOUZA, D.C. Composição florística da comunidade de epífitas vasculares em uma área de ecótono em Campo Mourão, Pr, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, 2010.
- (12) GARCIA, S.F P. **Morfologia funcional de duas espécies epífitas de Cactaceae**. 2001. 37f. Dissertação (Mestrado Botânica), Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.
- (13) FUNDAÇÃO INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual técnico da vegetação brasileira**. (Série Manuais Técnicos em Geociências n.1). Rio de Janeiro: FIBGE, 1992. 92p.
- (14) JOHANSEN, D. **Plant microtechnique**. New York-London: McGraw-Hill, Book Company, Inc., 52p. 1940.
- (15) JENSEN, W.A. **Botanical Histochemistry** (Principles and Practice). San Francisco: W.H. Freeman & Company, 408 p., 1962.
- (16) AYRES, M.; et al.. **BioEstat 5.0**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, 2007. 364p.
- (17) MAUSETH, J. D.; KIESLING, R.; OSTOLAZA, C. **A cactus odyssey: journeys in the wilds of Bolivia, Peru, and Argentina**. Portland: Timber Press, 2002.
- (18) CALVENTE, A.; ANDREATA, R.H.P.; VIEIRA, R.C. Stem anatomy of Rhipsalis (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. **Plant System Evolution**, v. 276, p. 271-277, 2008.
- (19) BOEGER, M.R.T.; et al. Functional morphology of two Lepismium species (Rhipsalideae, Cactaceae). **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 81, p. 393-400, 2010.
- (20) LOZA-CORNEJO, S.; TERRAZAS, T. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). **Journal of Plant Research**, v. 116, p. 27-35, 2003.
- (21) NOBEL, P.S. **Physicochemical and environmental plant physiology**, 2nd edn. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1999.
- (22) NOBEL P.S.; BARRERA E. Carbon and water balances for young fruits of platyopuntias. **Physiologia Plantarum**, v.109, p.160-166, 2000.
- (23) CAMARGO M.A.B. **Características estomáticas em espécies arbóreas da Amazônia Central**. 2009. 43f. Dissertação (Mestrado em biologia tropical e recursos tropicais) - Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2009.
- (24) SALISBURY, E. J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 216, p.1-65, 1927.
- (25) SHIELDS, L.M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. **Botanical Review**, v.16, p. 399-477, 1950.

- (26) ABRANS, M C.; KLOEPEL, B.D.; KUBISKE, M.E. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. **Tree Physiology**, v. 10, p. 343-355, 1992.
- (27) MARTINEZ, M.; MEDRI, M.E. Alguns aspectos da anatomia-ecológica de *Persea americana* Mill (abacateiro) e interpretações fisiológicas, **Semina**, v. 6, p. 140-146, 1985.
- (28) PYYKÖ, M. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. **Acta Botanica Fennica**, v. 112, p. 1-18, 1979.
- (29) MEDRI, M.E.; LLERAS, E. 1980. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Müell. Arg. **Acta Amazônica** v. 10, p. 463-493, 1980.
- (30) SANTIAGO, E.J.A.; et al. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa *Piper hispidinervium* C. DC. sob diferentes condições de luminosidade. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, p. 1035-1042, 2001.
- (31) DETTKE, G.A.; MILANEZZE-GUTIERRE, M.A. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamília Cactoideae. **Hoheneia**, v.35, p. 583-595, 2008.
- (32) MORRIS, M.W.; STERN, W.L.; JUDD, W.S. Vegetative anatomy and systematic of subtribe *Dendrobiinae* (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 120, p. 89-114, 1996.
- (33) FAHN, A.; CUTLER, D. F. Xerophytes. Gebruder Borntraeger. Berlin, Stuttgart, 1992.
- (34) TERRAZAS, T.; ARIAS, S. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. **Botanical Review**, v. 68, p.444-473, 2003.
- (35) NYFFELER, R.; EGGLI, U. Comparative stem anatomy and systematics of *Eriosyce sensu lato* (Cactaceae). **Annals of Botany**, v. 80, p. 767-786, 1997.
- (36) ROSAS, U.; ZHOU, R.W.; CASTILLO, G.; COLLAZO-ORTEGA, M. Developmental reaction norms for water stressed seedlings of succulent cacti. **Plosone**, v.7, p.1-7, 2012.
- (37) MAUSETH, J.D. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). **Bradleya**, v. 7, p. 1-12, 1989.
- (38) MAUSETH, J.D.; SAJEVA, M. Cortical Bundles in the Persistent, Photosynthetic Stems of Cacti. **Annals of Botany**, v. 70, p. 317-324, 1992.
- (39) SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY, V. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **Bradleya**, v. 21, p. 39-48, 2003.
- (40) MAUSETH, J.D. Invited Review. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. **Annals of Botany**, v.98, p.901-926.
- (41) SOFFIATTI, P.; ANGYALOSSY, V. Anatomy of Brazilian Cereae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, p. 813-822, 2007.
- (42) PAIVA, E.A.S.; MACHADO, S.R. Role of intermediary cells in *Peltodon radicans* (Lamiaceae) in the transfer of calcium and formation of calcium oxalate crystals. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 48, p. 147-153, 2005.

Enviado: 22/09/2013
 Aceito: 15/09/2014
 Publicado: 24/02/2015