



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS  
CURSO DE GRADUAÇÃO  
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS COM ÊNFASE EM CIÊNCIAS  
AMBIENTAIS

SABRINA MELO DE SOUSA VITORINO

**VARIAÇÕES MORFOANATÔMICAS NA EPIDERME E HIPODERME (*SKIN*) DE  
POPULAÇÕES DE *Tacinga palmadora* E *T. inamoena* (CACTACEAE) AO  
LONGO DE UM GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO DA CAATINGA**

Recife  
2023

SABRINA MELO DE SOUSA VITORINO

**VARIAÇÕES MORFOANATÔMICAS NA EPIDERME E HIPODERME (*SKIN*) DE  
POPULAÇÕES DE *Tacinga palmadora* E *T. inamoena* (CACTACEAE) AO  
LONGO DE UM GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO DA CAATINGA**

Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação apresentado ao Bacharelado em Ciências Biológicas com ênfase em Ciências Ambientais da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de bacharel.

Orientador (a): Emília Cristina Pereira de Arruda

Recife  
2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Vitorino, Sabrina Melo de Sousa.

Variações morfoanatômicas na epiderme e hipoderme (skin) de populações de *Tacinga palmadora* E T. *inamoena* (cactaceae) ao longo de um gradiente de precipitação da caatinga / Sabrina Melo de Sousa Vitorino. - Recife, 2023.

44 : il., tab.

Orientador(a): Emilia Cristina Pereira de Arruda

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas /Ciências Ambientais - Bacharelado, 2023.

1. Anatomia. 2. Cactos. 3. Opuntioideae. 4. Plasticidade. 5. Xerófitas. I. Arruda, Emilia Cristina Pereira de. (Orientação). II. Título.

580 CDD (22.ed.)

SABRINA MELO DE SOUSA VITORINO

**VARIAÇÕES MORFOANATÔMICAS NA EPIDERME E HIPODERME (SKIN) DE  
POPULAÇÕES DE *Tacinga palmadora* E *T. inamoena* (CACTACEAE) AO  
LONGO DE UM GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO DA CAATINGA**

Trabalho de Conclusão de Curso de  
Graduação apresentado ao Bacharelado  
em Ciências Biológicas com ênfase em  
Ciências Ambientais da Universidade  
Federal de Pernambuco, como requisito  
parcial para obtenção do título de  
bacharel.

Aprovada em: 02 / 03 / 2023

**COMISSÃO EXAMINADORA**

Documento assinado digitalmente



EMILIA CRISTINA PEREIRA DE ARRUDA

Data: 04/03/2023 23:33:16-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

---

Professora Doutora Emília Cristina Pereira de Arruda /UFPE

Documento assinado digitalmente



DEIBSON PEREIRA BELO

Data: 03/03/2023 19:47:27-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

---

Ms. Deibson Belo/ UFPE

Documento assinado digitalmente



EDINALVA ALVES VITAL DOS SANTOS

Data: 03/03/2023 18:58:50-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

---

Ms. Edinalva Alves Vital dos Santos/ UFRPE

Recife

2023

# SABRINA MELO DE SOUSA VITORINO

## Variações morfoanatômicas na epiderme e hipoderme (*skin*) de populações de *Tacinga palmadora* E *T. inamoena* (cactaceae) ao longo de um gradiente de precipitação da caatinga

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Coordenação do Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas com ênfase em Ciências Ambientais, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Data de Aprovação: 02/ 03/ 2023

Nota: 8,0

BANCA EXAMINADORA:



Documento assinado digitalmente

EMILIA CRISTINA PEREIRA DE ARRUDA

Data: 04/03/2023 23:31:41-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Professora Doutora Emília Cristina Pereira de Arruda (Orientadora)  
Departamento de Botânica - UFPE



Documento assinado digitalmente

DEIBSON PEREIRA BELO

Data: 03/03/2023 19:50:33-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Ms. Deibson Belo (1º Titular)  
Departamento de Botânica - UFPE



Documento assinado digitalmente

EDINALVA ALVES VITAL DOS SANTOS

Data: 03/03/2023 18:47:29-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Ms. Edinalva Alves Vital dos Santos (2º Titular)  
Departamento de Botânica - UFPE



Documento assinado digitalmente

LUCAS DA PENHA XAVIER

Data: 03/03/2023 17:58:32-0300

Verifique em <https://verificador.iti.br>

Ms. Lucas da Penha Xavier (Suplente)  
Departamento de Botânica - UFV

RECIFE  
2023

Este trabalho é dedicado in memória da minha tia Fátima e ao meu amigo Lucas que são as estrelas mais brilhantes no céu.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao meu irmão Matheus que acreditou em mim e me apoiou durante toda a minha graduação, me incentivando em cada passo. Também os meus pais pela dedicação em prol da minha educação, sempre acreditando que eu podia chegar mais longe.

A minha orientadora Emília Arruda pelo aprendizado e dedicação em passar todo o aprendizado de anatomia vegetal possível. Sem o seu auxílio não seria possível chegar onde eu cheguei na graduação.

Aos meus amigos de graduação, em que eu tive a sorte de conhecer. A melhor turma de ambientais (2018.1). Em especial ao “mean girls” (Wanessa, Nycolle, Bia, Gio, Bruna, Mari, Calado e Vini) que começou como um grupo de disciplina e se tornaram pessoas que eu pretendo levar para o resto da vida. Vocês são incríveis, essa graduação teria sido completamente diferente se não fosse por vocês.

Ao “ALO” por serem sempre as minhas confidentes e suporte acima de tudo.

Aos meus amigos Pedro, Vitória e Duda que fazem parte da “Galerinha do mal”, vocês são a luz da minha vida e agradeço muito por tudo.

Aos meus amigos de infância, Enne, Lucas, Augusto e Matheus. Vocês são e sempre vão ser os melhores.

As minhas amigas do “crube das winxs” Caroline, Jéssica e Maria Eduarda que desde 2016 fazem parte da minha vida e me acompanharam durante toda a caminhada da graduação. Agradeço por tudo que a gente passou, por toda conversa, choro e risada. Vocês são as minhas meninas sempre.

Aos meus colegas de bancada do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFPE (LaVeg), vocês sempre foram maravilhosos e sempre me ajudaram muito durante a graduação, agradeço muito.

A todos os docentes que eu tive a oportunidade de conhecer e aprender com. Também a Universidade Federal de Pernambuco pelas oportunidades, infraestrutura e apoio.

A todas as pessoas que contribuíram de alguma forma durante esse ciclo, minha gratidão!

## RESUMO

Cactos são comumente conhecidos como plantas altamente adaptadas às condições xéricas como ocorre na Caatinga onde se encontram muitas espécies endêmicas e com ampla distribuição biogeográfica. O Parque Nacional do Catimbau é uma área de Caatinga e consiste de um mosaico vegetacional com diferentes níveis de precipitação e antropização, são predominantes espécies do gênero *Tacinga* Britton & Rose, o que as tornam excelentes modelos para estudos ecológicos. O presente estudo objetivou comparar os aspectos morfométricos dos tecidos epiderme e hipoderme, que são primeiras barreiras físicas da planta e nas Cactaceae são conhecidas como 'skin', buscando entender como e se os cactos apresentam variações estruturais relacionadas à precipitação nesses tecidos. Para tanto, foram coletados três indivíduos adultos de populações de *T. inamoena* (K.Schumann) N.P.Taylor & Stuppy e *T. palmadora* (Britton & Rose) N.P.Taylor & Stuppy ocorrentes em diferentes áreas do Parque Nacional do Catimbau e, através de técnicas usuais em anatomia vegetal, lâminas foram confeccionadas para observação desses tecidos em corte transversal e vista frontal sob o microscópio óptico. Além disso, análises morfométricas (n=30 réplicas) foram realizadas cujos dados foram submetidos ao teste ANOVA ( $\alpha = 0,05$ ). Foi verificado que a epiderme e hipoderme de ambas as espécies apresentam similaridade com outras espécies da subfamília Opuntioideae Burnett, mas apresentam diferenças estruturais entre si, como: a epiderme plana e com estômatos ao mesmo nível das demais células da epiderme em *T. inamoena* e ondulada e com estômatos levemente elevados da epiderme em *T. palmadora*; presença de paredes retas a sinuosas em ambas as espécies. A hipoderme de ambas é colenquimática com células apresentando espessamento anelar e drusas apresentaram distribuição contínua na primeira camada de células em *T. inamoena* e aleatória em *T. palmadora*. A histoquímica revelou a presença de compostos como lipídios e amido na epiderme de ambas as espécies. Tanto a espessura da epiderme e hipoderme juntas como a densidade estomática foram afetadas pela precipitação histórica do PARNA Catimbau com aumentos significativos. No mais, os dados obtidos permitem inferir que a plasticidade observada na epiderme e na hipoderme das espécies de Cactaceae constituem uma importante vantagem ecológica dessas plantas para sobrevivência em ambientes

xéricos. Ademais, essa plasticidade mostra a tolerância, sobretudo, de espécies nativas e endêmicas, em cenários cada vez mais atuais de mudanças climáticas.

**Palavras-chave:** Anatomia, Cactos, Opuntioideae, Plasticidade , Xerófitas.

## ABSTRACT

Cacti are commonly known as plants highly adapted to xeric conditions, such as in the Caatinga, where many endemic species are found, with a wide biogeographical distribution. The Parque Nacional do Catimbau is an area of Caatinga and consists of a vegetational mosaic with different levels of precipitation and anthropization, species of the genus *Tacinga* Britton & Rose are predominant, which make them excellent models for ecological studies. The present study aimed to compare the morphometric aspects of the epidermis and hypodermis tissues, which are the first physical barriers of the plant and in Cactaceae are known as 'skin', seeking to understand how and if cacti present structural variations related to precipitation in these tissues. For this purpose, three adult individuals were collected from populations of *T. inamoena* (K.Schumann) N.P.Taylor & Stuppy and *T. palmadora* (Britton & Rose) N.P.Taylor & Stuppy occurring in different areas of the Parque Nacional do Catimbau and, through techniques usual in plant anatomy, lamina were made to observe these tissues in cross-section and frontal view under the optical microscope. In addition, morphometric analyzes (n=30 replicates) were performed whose data were submitted to the ANOVA test ( $\alpha = 0.05$ ). It was verified that the epidermis and hypodermis of both species present similarity with other species of the subfamily Opuntioideae Burnett, but present structural differences between them, such as: the flat epidermis and with stomata at the same level of the other cells of the epidermis in *T. inamoena* and wavy and with slightly elevated stomata from the epidermis in *T. palmadora*; presence of straight to sinuous walls in both species. The hypodermis of both is collenchymatous with cells showing annular thickening and drusen with continuous distribution in the first layer of cells in *T. inamoena* and random in *T. palmadora*. Histochemistry revealed the presence of compounds such as lipids and starch in the epidermis of both species. Both the thickness of the epidermis and hypodermis together and the stomatal density were affected by the historical precipitation of PARNA Catimbau with significant increases. Furthermore, the data obtained allow us to infer that the plasticity observed in the epidermis and hypodermis of Cactaceae species constitutes an important ecological advantage of these plants for survival in xeric environments. Moreover, this plasticity shows the tolerance, above all, of native and endemic species, in increasingly current scenarios of climate change.

**Keywords:** Anatomy, Cacti, Opuntioideae, Plasticity , Xerophytes.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Imagem da vista geral do Parque Nacional do Catimbau, na porção situada em Buíque-PE, local onde foi desenvolvido o presente estudo. 5
- Figura 2 - Espécies escolhidas para o estudo. *Tacinga inamoena* (A) com detalhe para a flor no canto superior esquerdo e *Tacinga palmadora* (B) com detalhe para a flor no canto superior direito . 8
- Figura 3 – Cortes transversais do segmento caulinar. *Tacinga inamoena* (A) e *T. palmadora* (B), destacando a epiderme unisseriada (Ep), revestida por uma cutícula espessa (Ct) seguida da hipoderme colenquimática (Hp) e do parênquima armazenador (Pa). Epiderme plana em *Tacinga inamoena* (A) e ondulada em *T. palmadora* (B), ambas contendo cristais do tipo drusa (Dr) e em *T. palmadora* (B) observe também dois estômatos levemente elevados acima do nível da epiderme. C-D. Vista frontal da epiderme. C. *Tacinga palmadora* evidenciando paredes das células epidérmicas sinuosas e estômatos hexacíticos (Es). D. *Tacinga inamoena* destacando paredes celulares retas e estômatos (Es) hexacíticos. Cs-Câmara subestomática. 15
- Figura 4 – Densidade média dos estômatos ( $n^{\circ}/\text{mm}^2$ ) de *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau. Cada média é o resultado de 30 réplicas ( $\pm$ Erro padrão) em áreas de  $1\text{mm}^2$ . As letras diferentes indicam diferenças significativas entre as parcelas e suas respectivas precipitações. 18

Figura 5 – Espessura média da epiderme e hipoderme (em  $\mu\text{m}$ ) de *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau. Cada média é o resultado de 30 réplicas ( $\pm$ Erro padrão) desses tecidos. As letras diferentes indicam diferenças significativas entre as parcelas e suas respectivas precipitações.

20

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Reagentes aplicados para efetuação dos testes histoquímicos e os seus referentes grupos metabólicos que são capazes de identificar.	13
Tabela 2 –	Presença (+) e ausência (-) de substâncias químicas nos tecidos epidérmicos de <i>Tacinga inamoena</i> e <i>Tacinga palmadora</i> . CF = Cloreto férrico; L = Lugol; S = Sudan III; - = Ausente; + = Pouco reagente; ++ = Moderadamente reagente; +++ = Altamente reagente.	17
Tabela 3 –	Densidade média dos estômatos (nº/mm <sup>2</sup> ) de <i>Tacinga inamoena</i> e <i>T. palmadora</i> nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau, média ± desvio padrão juntamente com a precipitação. Cada média é o resultado de 30 réplicas (±Erro padrão) em áreas de 1mm <sup>2</sup> . As letras diferentes indicam diferenças entre os tratamentos.	19
Tabela 4 –	Espessura da <i>skin</i> (em µm) de <i>Tacinga inamoena</i> e <i>T. palmadora</i> nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau. Cada média é o resultado de 30 réplicas (±Erro padrão) desses tecidos. As letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos.	22

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>1.2</b>	<b>OBJETIVOS</b>	<b>4</b>
1.2.1	OBJETIVO GERAL	4
1.2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	4
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b>	<b>5</b>
2.1	DOMÍNIO FITOGEOGRÁFICO DA CAATINGA	5
2.2	FAMÍLIA CACTACEAE: CLASSIFICAÇÃO E ADAPTAÇÕES	7
2.3	VARIAÇÕES ESTRUTURAIS COMO RESPOSTAS AOS FATORES AMBIENTAIS DA CAATINGA	10
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>12</b>
3.1	ÁREA DE ESTUDO E COLETA DO MATERIAL BOTÂNICO	12
3.2	SECÇÕES TRANSVERSAIS DA EPIDERME	12
3.3	DISSOCIAÇÃO EPIDÉRMICA	13
3.4	TESTES HISTOQUÍMICOS	13
3.5	ANÁLISE DAS LÂMINAS E DADOS	14
<b>4</b>	<b>RESULTADOS</b>	<b>15</b>
4.1	ANÁLISE DE CORTES TRANSVERSAIS DA EPIDERME	15
4.2	DISSOCIAÇÃO EPIDÉRMICA	16
4.3	HISTOQUÍMICA	17
4.4	ANÁLISES MORFOMÉTRICAS	18
<b>5</b>	<b>DISCUSSÃO</b>	<b>21</b>
<b>6</b>	<b>CONCLUSÕES</b>	<b>26</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>27</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Variações sejam elas estruturais ou fisiológicas podem ser observadas em populações distintas, bem como em indivíduos de uma mesma população. Essas variações estruturais podem ser resultantes de fatores bióticos ou abióticos. Como fatores bióticos, podemos citar a interação de polinizadores, de herbívoros ou ainda variação genética, enquanto que os fatores abióticos incluem a degradação ambiental a qual tem a capacidade de alterar o desenvolvimento, crescimento, reprodução e até a distribuição das espécies no ambiente (JADOSKI et al., 2000, LIMA et al., 2015).

As alterações supracitadas podem se tornar características permanentes, quando transferidas para os descendentes pelo processo de evolução se tornando importantes para a permanência de algumas espécies no ambiente, ou representar um breve ajuste ao efeito de um determinado fator pode estar atuando. Variações transferidas são comumente conhecidas como *adaptações*, enquanto que os ajustes são referidos como uma *plasticidade* (DICKISON, 2000). Tanto as adaptações como os caracteres plásticos contribuem com a sobrevivência de uma determinada espécie permitindo sua distribuição biogeográfica em diferentes ambientes, dado que uma característica pode se manifestar de maneiras diferentes de acordo com a pressão seletiva que o ambiente impõe (DICKISON, 2000).

Uma característica plástica pode representar também uma vantagem ecológica para a conquista e exploração de novos ambientes bem como nichos ecológicos (BOEGER et al., 2008). Já as características adaptativas, aquelas que são transferidas de geração em geração são muito importantes para a sobrevivência das espécies, podendo, assim, ser utilizados na taxonomia de um determinado grupo (DÓRIA et al., 2016).

Na Caatinga, as principais pressões ambientais abióticas capazes de produzir variações estruturais são as elevadas temperaturas e a escassez hídrica, uma vez que a precipitação é bastante irregular (PRADO, 2003).

Nas plantas essas variações estruturais ou ajustes frente à esses dois fatores abióticos são comumente observadas na primeira barreira física dos vegetais – o sistema de revestimento – e incluem alta densidade de tricomas, estômatos

protegidos em criptas ou levemente afundados na epiderme, ou restritos a face abaxial (folhas hipostomáticas, quando essas estruturas estão presentes), cutícula e epiderme espessa, podendo essa última desenvolver várias camadas de células, aliado às barreiras químicas como o aumento da quantidade de compostos fenólicos, lipídios, alcalóides e amido que são os principais compostos a atuarem na proteção contra a perda de água (SANTOS et al., 2014).

Nas Cactaceae Juss., uma família onde a eficiência contra a perda de água é bastante importante, vai ser observada uma das mais importantes sinapomorfias morfoanatômicas que é a '*skin*' ou a pele dos cactos, que compreende não apenas o sistema de revestimento, representado pela epiderme, mas também uma hipoderme (sistema fundamental ou de preenchimento nos vegetais) que, em geral é colenquimática, e possui cristais agregados (GIBSON; NOBEL, 1986, ARRUDA; MELO-DE-PINNA, 2015). Nessas família, a *skin* é a principal barreira externa sendo responsável pela proteção contra fatores bióticos (e.g. herbívoros) e abióticos (e.g. elevada incidência solar) que entram em contato com a superfície dos cladódios (CONDE, 1975, DARLING, 1989), merecendo destaque em estudos ecológicos para fornecer uma melhor interpretação de sua função frente às adversidades do ambiente nessa família considerada altamente adaptada às condições xéricas.

A presença da *skin* é um caráter fortemente utilizado na taxonomia das Cactaceae, sobretudo, para as subfamílias Opuntioideae Burnett e Cactoideae Eaton (LOZA-CORNEJO; TERRAZAS, 2003). No entanto, estudos sobre variações na espessura da cutícula; tipo, densidade e localização dos estômatos; quantidade de camadas da epiderme e hipoderme; presença e tipo de cristais são incipientes, porém indispensáveis para compreender se e como as Cactaceae, que são consideradas altamente adaptadas às condições xéricas como a Caatinga, utilizam esses tecidos na proteção contra a perda hídrica. Essa e outras questões, vamos tentar responder ao longo do texto.

Os cactos utilizados nesse estudo pertencem ao gênero *Tacinga* Britton & Rose que é um gênero endêmico do Brasil sendo encontrado apenas na região semiárida do nordeste e com apenas oito espécies (LAMBERT, 2009), se tornando o modelo ideal para estudos ecológicos, sobretudo de anatomia e fisiologia. As espécies escolhidas para a pesquisa foram as espécies *Tacinga inamoena*

(K.Schum.) N.P.Taylor & Stuppy e *Tacinga palmadora* (Britton & Rose) N.P.Taylor & Stuppy por serem endêmicas e amplamente distribuídas em áreas de Caatinga (LAMBERT, 2009), com destaque para o Parque Nacional (PARNA) do Catimbau, a qual engloba os municípios de Buíque, Ibimirim e Tupanatinga-PE, onde o estudo foi desenvolvido na porção do município de Buíque. Tais critérios foram fundamentais para responder as nossas perguntas: (i) ambas espécies, mesmo consideradas altamente adaptadas às condições xéricas da Caatinga, poderiam exibir variações estruturais na *skin* em resposta ao gradiente de precipitação histórica do parque?; (ii) ou se a plasticidade fenotípica seria uma importante estratégia utilizada pelas plantas que possuem ampla distribuição biogeográfica no ambiente da caatinga?

## 1.2 OBJETIVOS

### 1.2.1 OBJETIVO GERAL

Verificar a influência da precipitação na estrutura morfoanatômica e histoquímica da epiderme e hipoderme (*skin*) em populações de *T. inamoena* e *T. palmadora* ocorrentes no Parque Nacional do Catimbau no município de Buíque-PE.

### 1.2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Caracterizar morfoanatomicamente a *skin* das duas espécies estudadas buscando evidências taxonômicas como ponto de partida para as demais análises;
- b) Comparar a *skin* das populações estudadas buscando identificar possíveis variações (plasticidade) relacionadas ao gradiente de precipitação intra e interespecificamente do ambiente da Caatinga;
- c) Identificar e localizar substâncias químicas como compostos fenólicos, amido e lipídios a fim de verificar a sua importância contra a perda de água.

## 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1 DOMÍNIO FITOGEOGRÁFICO DA CAATINGA

O domínio fitogeográfico Caatinga, é um tipo de floresta tropical sazonalmente seca que está restrito ao território brasileiro ocupando cerca de 9% do país e se faz presente em toda a extensão da região nordestina. Possuindo condições específicas de clima e solo, a caatinga apresenta clima semiárido devido a períodos de chuva irregulares e altas temperaturas, variando numa média de 23° a 28°C (SAMPAIO, 1995). A precipitação apresentando oscilações de 300mm a 1000mm durante o ano, dependendo da região, tendo três meses chuvosos e os demais secos (SAMPAIO, 1995).

No Estado de Pernambuco, está o Parque Nacional do Catimbau (Fig. 1), criado em 2002 e palco principal do presente estudo. O PARNA Catimbau é uma área de Caatinga caracterizado como um mosaico vegetacional abrangendo os municípios de Buíque, Ibimirim e Tupanatinga contendo grande diversidade biológica tanto de flora, quanto de fauna (UNIDADES DE CONSERVAÇÃO NO BRASIL, 2018). O citado parque, assim como muitas outras áreas de Caatinga, vem sofrendo com os efeitos da ação antrópica e das mudanças climáticas que tem culminado com a seleção de espécies capazes de tolerar condições hídricas e de temperaturas severas.

Figura 1 – Imagem da vista geral do Parque Nacional do Catimbau, na porção situada em Buíque-PE, local onde foi desenvolvido o presente estudo.



Fonte: Vitorino (2023)

O solo da caatinga é caracterizado por ser raso, pedregoso, argiloso e rico em minerais. Sendo o resultado de um longo processo climático e geológico, juntamente com características físico-químicas a qual torna o processo de criação de um padrão pedológico difícil para o domínio (NIMER, 1989, SAMPAIO, 1995). Dado isso, certas características como a sua riqueza em minerais, vão permitir que se apresente uma certa variedade de vegetação no ambiente, juntamente com uma alta diversidade dos agrupamentos vegetais.

No que tange a vegetação, a caatinga se caracteriza por florestas densas com espécies arbóreas a florestas rasteiras com espécies de médio e baixo porte, dependendo das condições da região em que vai estar inserida. As espécies podem apresentar distintos graus de endemismo e adaptações que permitem sua sobrevivência naquele ecossistema. Algumas dessas adaptações incluem órgãos entumescidos, raízes superficiais e profundas, cutícula espessa, estômatos em criptas, esclerofilia, presença e alta densidade de tricomas, etc. (FAHN; CUTLER, 1992, ACCIOLY et al., 2022).

Apesar do ambiente da caatinga de apresentar cerca de 179 famílias, as mais representativas são: Fabaceae Lindl, Euphorbiaceae Jussieu e Cactaceae Schumann, sendo Fabaceae a mais diversa e com maior grau de endemismo nesse domínio (MORO et al, 2014, FLORA DO BRASIL, 2020, 2023), porém ainda se tem estudos que visam conhecer a capacidade de tolerância da família Cactaceae (especialmente à escassez hídrica e as altas temperaturas) em possíveis cenários de mudanças climáticas.

Nesse cenário, algumas famílias como a dos cactos chamam a atenção pelo elevado grau de endemismo embora sejam considerados altamente adaptados a ambientes semiáridos como a Caatinga. No entanto, estudos que enfatizam variações estruturais são escassos nesse grupo, porém fundamentais para evidenciar como eles conseguem não apenas sobreviver em ambientes xéricos como a Caatinga, mas também ocupar diferentes nichos nesse domínio.

## 2.2 FAMÍLIA CACTACEAE: CLASSIFICAÇÃO E ADAPTAÇÕES

A família Cactaceae da ordem Caryophyllales apresenta cerca de 1.438 espécies, sendo nativa do continente americano onde se concentram os principais centros de diversidade, os desertos do México, a parte central dos Andes e o Brasil com 277 espécies como seu terceiro centro de diversidade. Na região nordeste do Brasil se tem cerca de 113 espécies da família e no ambiente da caatinga se tem cerca de 88 espécies (GONZAGA et al. 2020, FLORA DO BRASIL, 2020, 2023). Os indivíduos de Cactaceae estão distribuídos nos mais variados ambientes e apresentam ampla diversidade de hábitos e formas (ANDERSON, 2001), concentradas em três subfamílias tradicionais: Pereskioideae Engelman, representantes mais basais, além de Opuntioideae Burnett e Cactoideae Eaton (BUTTERWORTH, 2006). Pereskioideae retém os mais numerosos estados de caracteres plesiomórficos incluindo caules não-suculentos, folhas bem desenvolvidas e persistentes, inflorescências cimosas, numerosos estiletos, podendo apresenta ainda ovário súpero com placentação basal (JUDD et al., 2008). Sendo aparentemente o grupo do qual se diversificaram todas as outras Cactaceae (EDWARDS et al., 2005).

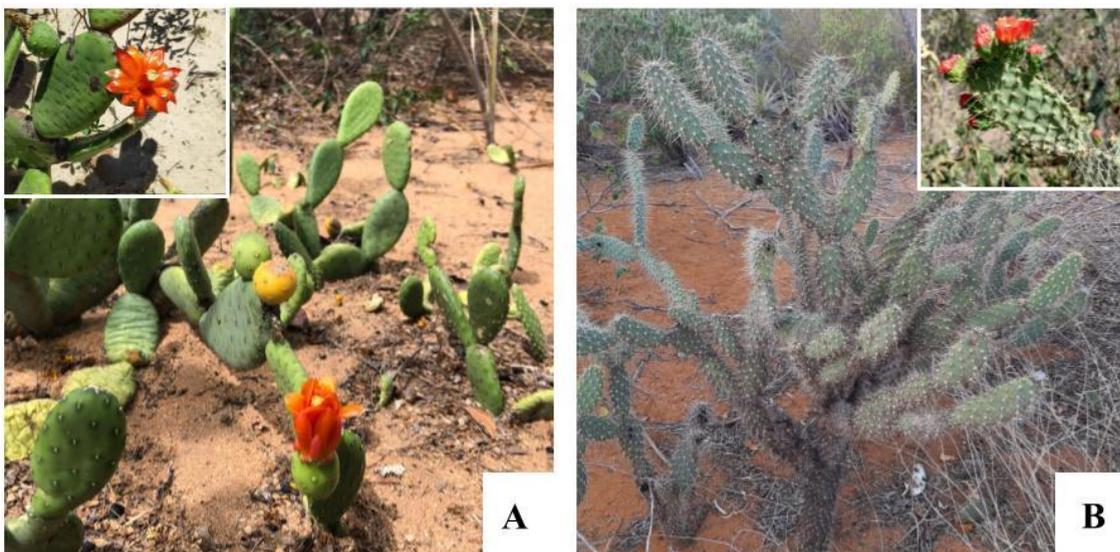
A grande diversidade da família é encontrada nas duas subfamílias subsequentes Opuntioideae com cerca de 350 espécies e Cactoideae com 9 tribos, possuindo muitos representantes apresentando características que definem bem o grupo tais como: caules suculentos e fotossintetizantes com folhas efêmeras ou vestigiais e células xilemáticas (traqueídes vasculares) com amplo espessamento de parede secundária (NOBEL, 1978, EDWARDS et al., 2005, HUNT et al., 2006 ).

A subfamília Opuntioideae está representada por cinco tribos monofiléticas sendo elas Austrocylindropuntia, Cylindropuntia, Opuntiae, Pterocactae e Tephrocactus (WALLACE; DICKIE, 2002). Sendo Opuntioideae circunscrita principalmente pela presença de gloquídeos nas aréolas que constitui uma das sinapomorfias desta subfamília (ANDERSON, 2001, JUDD et al., 2008). Os representantes desta subfamília apresentam ainda caules suculentos cilíndricos; reduzidas folhas senescentes presentes apenas nos indivíduos jovens, sendo persistentes e amplas em *Pereskia*; presença de traqueídes vasculares – “WBTs” (“wide-band tracheids”, traqueídes com bandas de espessamento de parede secundária) (JUDD et al., 2008). *Opuntia* Mill. é o gênero mais representativo em

número de espécies (cerca de 125). Algumas pesquisas demonstram a artificialidade do gênero (parafilético), com base em análises moleculares, sendo destacada a importância de análises anatômicas para fornecer novos dados que possam auxiliar nas relações filogenéticas do grupo (GRIFFITH; PORTER 2009).

*Tacinga* Britton & Rose, gênero que está inserida em Opuntioideae, compreende oito espécies e duas subespécies herbáceas e arbustivas endêmicas de regiões semiáridas do nordeste do Brasil (LAMBERT, 2009, FLORA DO BRASIL, 2020, 2023). As espécies escolhidas foram *Tacinga inamoena* (Fig. 2-A) e *Tacinga palmadora* (Fig 2-B), uma herbácea e um arbusto, sendo endêmicas e amplamente distribuídas na caatinga, além de possuírem diferenças de espinhos e de flores em ambas espécies (LAMBERT, 2009) e além disso, estarem inseridas nesse gênero pequeno, sendo um modelo ideal para estudos de variações morfoanatômicos como este.

Figura 2 - Espécies escolhidas para o estudo. *Tacinga inamoena* (A) com detalhe para a flor no canto superior esquerdo e *Tacinga palmadora* (B) com detalhe para a flor no canto superior direito.



Fonte: Vitorino, 2023.

Cactoideae, a maior subfamília reunindo cerca de  $\frac{3}{4}$  dos representantes da família Cactaceae, com sua monofilia suportada pela extrema redução ou completa perda de folhas; o hilo característico nas sementes; freqüente presença de costelas nos caules e deleção do íntron *rhoC1* no genoma do cloroplasto (NYFFELER, 2002).

As adaptações das Cactaceae representam formas de contornar os efeitos dos fatores ambientais, bióticos e/ou abióticos que pressionam as espécies a se ajustarem. Sendo assim, adaptações como uma cutícula mais espessa, a redução de folhas para espinhos, um caule fotossintetizante e suculento, permitiram que as cactáceas possuíssem o melhor sucesso evolutivo e uma melhor distribuição espacial no ambiente (TAYLOR; ZAPPI, 2004). Juntamente com a fotossíntese do tipo CAM (metabolismo ácido das crassuláceas), as cactáceas vão possuir um sistema que prioriza a eficiência e proteção do armazenamento de nutrientes e água (NOBEL, 2002).

Quanto aos aspectos anatômicos, a epiderme e a hipoderme, que juntos formam a “*skin*”, além de serem importantes para a taxonomia do grupo, constitui um importante traço evolutivo responsável pela manutenção das espécies em ambientes essencialmente secos, dado que a configuração desses dois tecidos juntos, promovem a redução as taxas de transpiração e uma melhor economia de água. Além disso, nas espécies das cactáceas onde as características da folha foram transferidas, durante o processo evolutivo, para o caule denominado de cladódio, precisam de um sistema que traga segurança e eficiência na condução de nutrientes e água dentro da planta, fazendo com que os feixes vasculares sejam também de grande importância nesse quesito. Juntamente com o parênquima armazenador a qual vai fazer parte desse processo evolutivo (MAUSETH; SAJEVA, 1992, MAUSETH, 1993).

Os tecidos epidérmico e hipodérmico que juntos formam a “*skin*” dos cactos constituem, portanto, uma grande novidade evolutiva para as Cactaceae e representam uma importante sinapomorfia das Opuntioideae e das Cactoideae (LOZA-CORNEJO; TERRAZAS, 2003). A eles foi atribuída a capacidade de tolerância a altas temperaturas e excessiva incidência luminosa, proporcionando o sucesso adaptativo da família em regiões áridas e semiáridas onde se concentram seus principais centros de diversidade. No mais, embora apresente tamanha importância para os cactos, estudos que avaliam sua plasticidade (se ela ocorre e como acontece), frente aos fatores ambientais, podem ser o ponto de partida para entender um pouco mais sobre o sucesso evolutivo e ecológico dos cactos.

### 2.3 VARIAÇÕES ESTRUTURAIS COMO RESPOSTAS AOS FATORES AMBIENTAIS DA CAATINGA

Variações estruturais consistem em modificações que surgem dado um fator ou vários fatores e permite que as espécies ocupem novos nichos, ampliando as suas possibilidades de distribuição (LIMA et al., 2015). A estrutura anatômica, morfológica e fisiológica de indivíduos de populações distintas ou mesmo de uma mesma população podem apresentar amplas variações estruturais. Estas variações ou alterações podem ser resultante tanto de fatores bióticos, como a herbivoria causando a presença de compostos fenólicos ou ainda a ação de agentes polinizadores, quanto de fatores abióticos como fatores edafoclimáticos e a degradação ambiental que podem afetar o estabelecimento, desenvolvimento, reprodução e distribuição das espécies (LIMA et al., 2015).

Variações estruturais como aquelas mencionadas acima podem se tornar traços permanentes da espécie através da evolução (adaptações) ou representar simples ajustes sazonais refletindo respostas temporárias aos fatores bióticos e abióticos (DICKISON, 2000, XAVIER; ARRUDA, 2021). Muitas destas variações podem ser interpretadas como importantes fatores que contribuem com a ampla distribuição biogeográfica de algumas espécies nos diferentes ambientes, já que um mesmo caráter pode se expressar de diferentes formas devido a ajustes para as diferentes condições como acontece, por exemplo, com caracteres morfoanatômicos como a cutícula, o mesófilo ou elementos condutores (DICKISON, 2000). As variações podem ainda ser conhecidas como ajustes ou caracteres plásticos, que podem representar uma notável vantagem ecológica para uma espécie por permitir que a mesma explore e conquiste novos ambientes ampliando assim sua distribuição biogeográfica (BOEGER et al., 2008).

Na Caatinga, fatores como altas temperaturas, elevada incidência solar e escassez hídrica estão entre as principais pressões seletivas para a sobrevivência de muitas espécies. Algumas características adaptativas das plantas para esses fatores incluem presença de órgãos intumescidos (suculência), perda de folhas (caducifólia), presença de espinhos, cutícula espessa, tecidos de revestimento bem desenvolvidos, estômatos protegidos (criptas, afundamento), folhas hipostomáticas, tecidos armazenadores, sistema vascular reduzido (SANTOS et al., 2014). A mudança em características como espessura da epiderme e da cutícula, densidade

de tricomas e estômatos, espessura da folha, do mesofilo, além de barreiras químicas como compostos fenólicos, alcalóides e lipídios, podem incluir algumas respostas plásticas das plantas às variações hídricas e de temperatura comumente encontradas nesse domínio (FIGUEIREDO et al., 2015). Nesse cenário, estão muitas espécies representativas da Caatinga, sobretudo das famílias Leguminosa e Euphorbiaceae. Sendo assim, se faz importante entender como a pele dos cactos reagem à variações de precipitação na Caatinga, uma vez que são plantas consideradas altamente adaptadas às condições xéricas. E para compreender um pouco melhor essa questão, analisamos aqui a epiderme e a hipoderme de duas espécies de *Tacinga* amplamente distribuídas no Parque Nacional do Catimbau, Buique-PE, que apresenta áreas (parcelas) com diferentes níveis de precipitação histórica.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 ÁREA DE ESTUDO E COLETA DO MATERIAL VEGETAL

O estudo foi desenvolvido no Parque Nacional do Catimbau, na porção do município de Buíque-PE, a qual se caracteriza por apresentar clima semiárido e vegetação de Caatinga. Algumas regiões do parque são estabelecidas em parcelas pelo Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD) com diferentes características fisionômicas e de precipitação, totalizando 15 parcelas.

Foram coletadas amostras de segmentos dos cladódios para a análise morfoanatômica, histoquímica e depósito no Herbário UFP da Universidade Federal de Pernambuco – UFPE como material de testemunho das espécies *Tacinga inamoena* e *T. palmadora*.

Das 15 parcelas citadas acima, o material foi coletado em apenas cinco para as análises morfoanatômicas gerais, da epiderme e histoquímicas. Três amostras de seguimentos caulinares nas mesmas condições de altura de três indivíduos adultos em cada parcela escolhidos aleatoriamente para ambas espécies, sendo fixadas em FAA50 (formaldeído, ácido acético e etanol 50%) por 48h e, em seguida, transferidas para o etanol 70% (JOHANSEN, 1940) para a sua preservação.

Os índices de precipitação pluviométrica foram obtidas através de dados históricos do PELD (<https://www.peldcatimbau.org/>), uma vez que para os cactos (plantas com metabolismo CAM), avaliações durante o período de coleta não seriam viáveis devido ao tempo de resposta dessas plantas ser lento.

#### 3.2 SECÇÕES TRANSVERSAIS DA EPIDERME

Para a caracterização da epiderme e hipoderme (*skin*) bem como para a medição de sua espessura, as amostras fixadas foram seccionadas transversal e longitudinalmente com lâmina cortante e blocos de isopor como suporte, para a confecção de lâminas semipermanentes. Todas as secções passaram por clarificação com hipoclorito de sódio (NaClO), lavadas em água destilada, coradas com mistura de safranina e azul de Alcian e safranina, montadas entre lâmina e lamínula com glicerina a 50% (KRAUS; ARDUIM, 1997).

### 3.3 DISSOCIAÇÃO EPIDÉRMICA

A epiderme das espécies do presente estudo foi dissociada para a avaliação da estrutura geral das células epidérmicas tal como para a medição da densidade estomática.

Foi utilizada a solução de Franklin a qual consiste em uma mistura de peróxido de hidrogênio e ácido acético 1:1 (FRANKLIN, 1945). Em alguns casos utilizou-se também hipoclorito de sódio 50% em temperatura ambiente (KRAUS, ARDUIN, 1997).

Para o Franklin (FRANKLIN, 1945), as amostras foram colocadas juntamente com a solução da dissociação em frascos vedados e mantidos em estufa à 40 –50°C por 12 horas. Após esse período, o material foi lavado em água destilada para a completa remoção da solução. Para em seguida serem coradas com safranina e montadas em lâminas semipermanentes com glicerina 50% (KRAUS; ARDUIN, 1997).

### 3.4 TESTES HISTOQUÍMICOS

Amostras dos segmentos caulinares foram seccionadas à mão com auxílio de giletes e submetidas a reagentes temporários e específicos, como apresentado na tabela 1, para detecção de diferentes substâncias químicas.

Tabela 1 – Reagentes aplicados para efetuação dos testes histoquímicos e os seus referentes grupos metabólicos que são capazes de identificar.

<b>Reagentes</b>	<b>Reação Positiva</b>	<b>Grupo Metabólico</b>	<b>Referência</b>
Cloreto férrico	Marrom, alaranjado	Compostos fenólicos	JOHANSEN (1940)
Lugol	Azul escuro	Amido	JOHANSEN (1940)
Sudan III	Vermelho-alaranjado	Substâncias lipídicas	SASS (1951)

Fonte: Vitorino (2023).

### 3.5 ANÁLISE DE LÂMINAS E DOS DADOS

As observações do material foram feitas em microscópio de luz Olympus CX31. Já o registro dos principais caracteres bem como as imagens utilizadas nas medições, foram realizados em microscópio Leica DM500 com câmera acoplada ICCS50.

Foram utilizadas 10 medidas no aumento de 10x com área ocular de 1mm<sup>2</sup> em microscópio de luz com o auxílio de uma régua na lente para cada um dos três indivíduos por espécie totalizando um n igual a 30 medidas para cada um dos parâmetros avaliados (densidade estomática e espessura da *skin*). A partir disso, foram realizados o teste ANOVA 1 fator e o teste a posteriori de Tukey, a um nível de significância de 0,05 ( $\alpha$ ) e as análises foram conduzidas utilizando o software de estatística paleontológica (PAST) v. 3.20 (HAMMER et al., 2001).

## 4 RESULTADOS

### 4.1 ANÁLISE DE CORTES TRANSVERSAIS DA EPIDERME

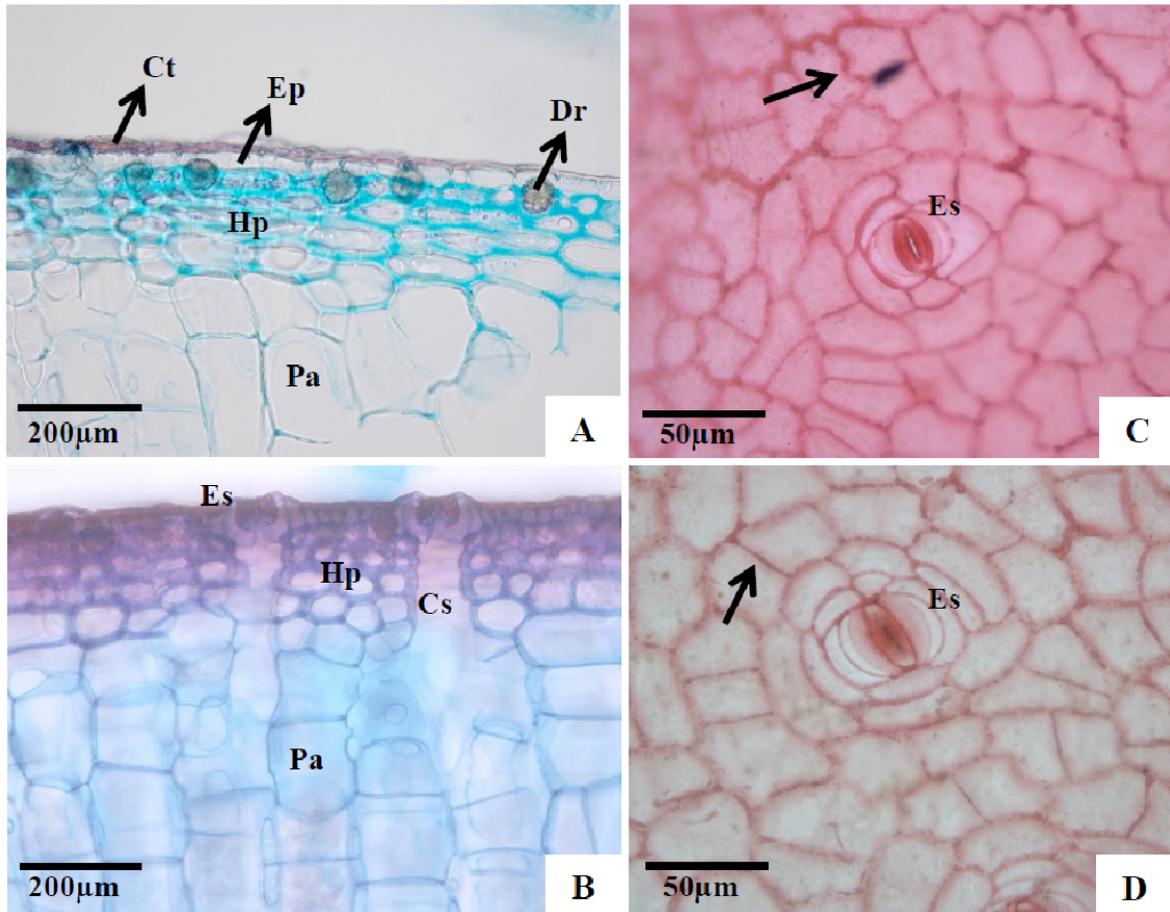
Tanto em *Tacinga inamoena* como em *T. palmadora* a *skin* é constituída pela epiderme e pela hipoderme colenquimática (Fig. 3A-D).

Através da análise por microscopia óptica foi perceptível a presença da epiderme unisseriada em ambas as espécies estudadas, sendo levemente ondulada em *T. inamoena* e fortemente ondulada em *T. palmadora* (Fig. 3A-B). Esta epiderme é revestida por uma cutícula espessa em ambas as espécies. Infelizmente com alguns problemas com as imagens não foi possível conseguir um n bom para a medição da cutícula.

Ainda na epiderme, foi possível observar os estômatos que estão localizados ao mesmo nível das demais células da epiderme em *T. inamoena* e acima desta em *T. palmadora* (Fig. 3B).

Internamente à epiderme encontra-se a hipoderme que está representada por um tecido colenquimático com espessamentos anelares (Fig. 3A-B). Na hipoderme é comum ainda a ocorrência de cristais do tipo drusa que são arredondados e ocupam a primeira camada de modo contínuo em *T. palmadora* e nas demais de forma espaçadas, enquanto que em *T. inamoena* esses cristais apresentam distribuição aleatória em todas as camadas da hipoderme (Fig. 3A-B).

Figura 3 – Cortes transversais do segmento caulinar. *Tacinga inamoena* (A) e *T. palmadora* (B), destacando a epiderme unisseriada (Ep), revestida por uma cutícula espessa (Ct) seguida da hipoderme colenquimática (Hp) e do parênquima armazenador (Pa). Notar epiderme plana em *Tacinga inamoena* (A) e ondulada em *T. palmadora* (B), ambas contendo cristais do tipo drusa (Dr) e em *T. palmadora* (B) observe também dois estômatos levemente elevados acima do nível da epiderme. C-D. Vista frontal da epiderme. C. *Tacinga palmadora* evidenciando paredes das células epidérmicas sinuosas e estômatos hexacíticos (Es). D. *Tacinga inamoena* destacando paredes celulares retas e estômatos (Es) hexacíticos. Cs-Câmara subestomática.



Fonte: Vitorino (2023).

#### 4.2 DISSOCIAÇÃO EPIDÉRMICA

A análise da epiderme em vista frontal mostrou a presença de estômatos do tipo hexacíticos em 100% das espécies e indivíduos estudados em todas as parcelas analisadas (Fig. 3C-D).

Já a parede das células epidérmicas também em análise de vista frontal apresentou-se sinuosa em todos os indivíduos de *T. palmadora* analisados, enquanto que em *T. inamoena* cerca de 20% dos indivíduos estudados apresentaram células epidérmicas com paredes retas e 80% com paredes sinuosas.

### 4.3 HISTOQUÍMICA

Os testes histoquímicos realizados, revelaram a presença de amido e substâncias lipídicas nas duas espécies estudadas, como mostra a tabela 2.

Foi possível perceber que as substâncias supracitadas apresentaram diferentes intensidades de reação nas diferentes parcelas avaliadas, sendo atribuídas as legendas: ausente, pouco, moderadamente e altamente reagente dependendo da intensidade da coloração.

Nas parcelas com menor precipitação (P22 - 552mm, P08 - 602mm e P20 - 653mm) foi observada de forma visual uma reação moderada a alta tanto para a presença de amido nas células-guarda quanto os lipídios na cutícula ao contrário das parcelas mais úmidas, como mostra a tabela 2. Gotículas de lipídios também foram registradas nas células da hipoderme.

Tabela 2 – Presença (+) e ausência (-) de substâncias químicas nos tecidos epidérmicos de *Tacinga inamoena* e *Tacinga palmadora*. CF = Cloreto férrico; L = Lugol; S = Sudan III; - = Ausente; + = Pouco reagente; ++ = Moderadamente reagente; +++ = Altamente reagente.

Espécies	<i>Tacinga palmadora</i>			<i>Tacinga inamoena</i>			Observações
	Reagente/ Parcelas	CF	L	S	CF	L	
<b>P22 (552mm)</b>	-	+++	++	-	+++	++	L – Células guarda
<b>P08 (602mm)</b>	-	++	++	-	+++	++	
<b>P20 (653mm)</b>	-	++	+	-	+++	++	S – Cutícula e gotículas nas células da hipoderme
<b>P29 (762mm)</b>	-	+	+	-	++	+	
<b>P17 (812mm)</b>	-	+	+	-	++	+	

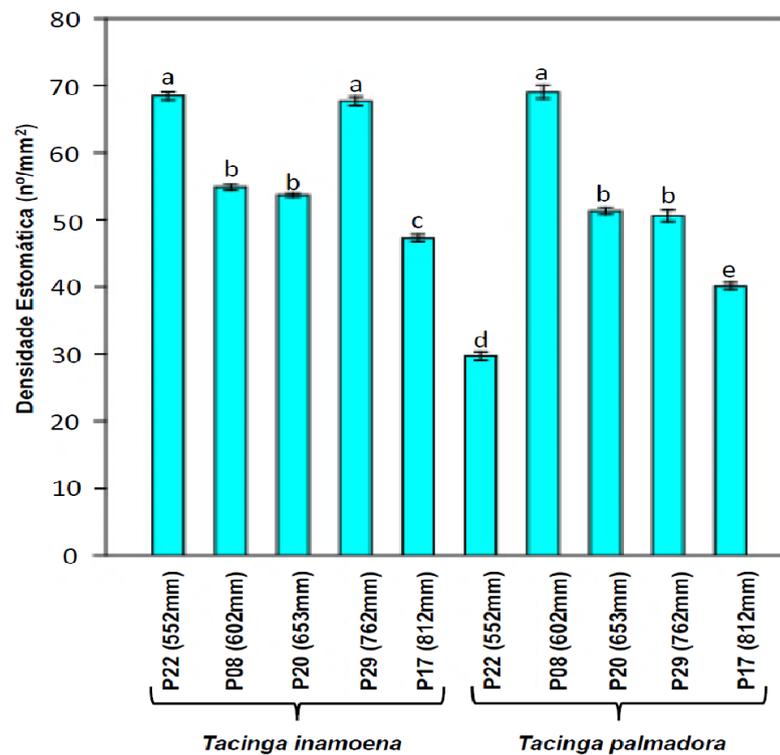
Fonte: Vitorino (2023).

#### 4.4 ANÁLISES MORFOMÉTRICAS

A análise morfométrica da densidade estomática, mostrou que as espécies apresentaram diferentes respostas frente a precipitação histórica. Quando comparamos os efeitos das espécies separadamente em cada parcela, é possível perceber que os efeitos foram variados (Fig. 4, Tabela 3) em que *Tacinga inamoena* apresentou aumento significativo ( $p < 0,05$ ) da densidade estomática nas parcelas com menor precipitação (P22, P08 e P20), quando comparado à maior precipitação (P17 - 812mm) em que houve redução significativa ( $p < 0,05$ ), assim como em umas das parcelas com maior precipitação (P29 - 762mm), conforme mostra a figura 3 e a tabela 3.

Ao comparar as espécies entre si, nota-se que a principal diferença está na densidade estomática verificada na parcela de menor precipitação (P22), cuja densidade é muito maior em *T. inamoena* do que em *T. palmadora* (Fig. 4, Tabela 3).

Figura 4 – Densidade média dos estômatos ( $n^\circ/mm^2$ ) de *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau. Cada média é o resultado de 30 réplicas ( $\pm$ Erro padrão) em áreas de  $1mm^2$ . As letras diferentes indicam diferenças significativas entre as parcelas e suas respectivas precipitações.



Fonte: Vitorino (2023).

Tabela 3 – Densidade média dos estômatos ( $n^{\circ}/mm^2$ ) de *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau, média  $\pm$  desvio padrão juntamente com a precipitação. Cada média é o resultado de 30 réplicas ( $\pm$ Erro padrão) em áreas de  $1mm^2$ . As letras diferentes indicam diferenças entre os tratamentos.

Espécie	Parcelas	Precipitação	Densidade de Estômatos
<i>Tacinga inamoena</i>	22	552mm	68,45 $\pm$ 0,67 <sup>a</sup>
	08	602mm	54,87 $\pm$ 0,42 <sup>b</sup>
	20	653mm	53,67 $\pm$ 0,26 <sup>b</sup>
	29	762mm	67,68 $\pm$ 0,66 <sup>a</sup>
	17	812mm	47,26 $\pm$ 0,53 <sup>c</sup>

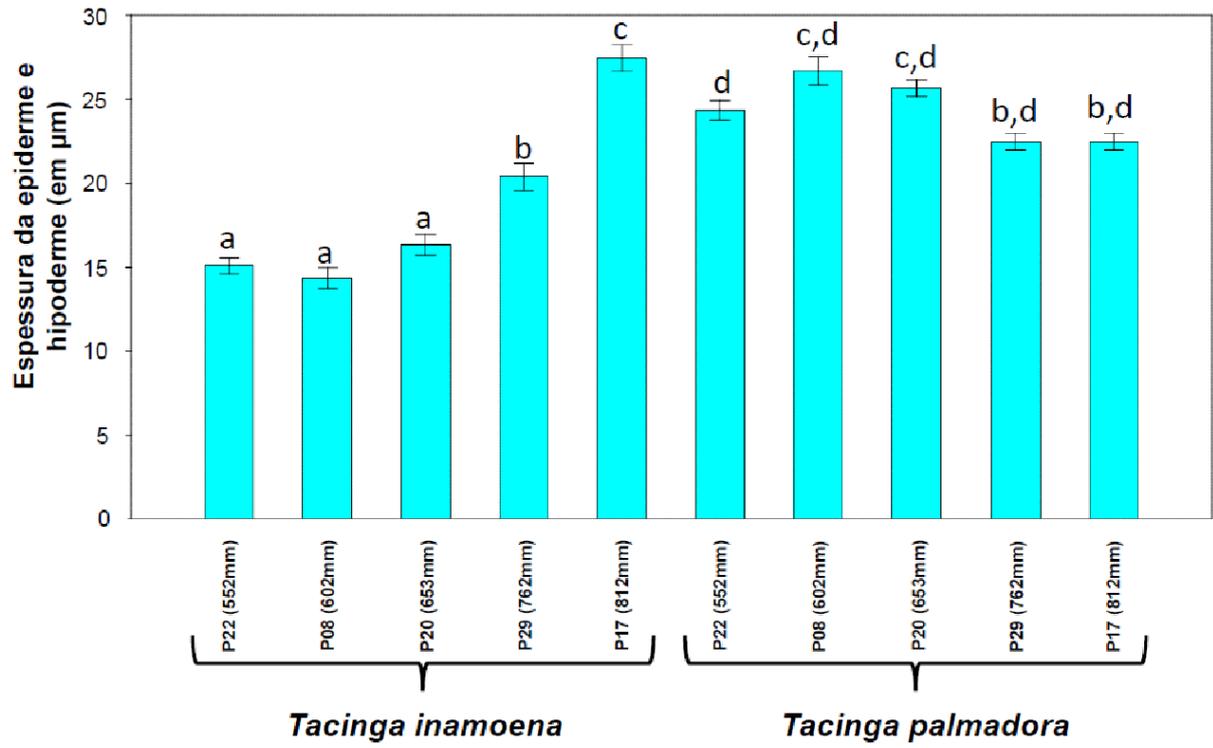
	22	552mm	29,71±0,61 <sup>d</sup>
	08	602mm	69,03±0,99 <sup>a</sup>
<b><i>Tacinga palmadora</i></b>	20	653mm	51,32±0,49 <sup>b</sup>
	29	762mm	50,61±0,84 <sup>b</sup>
	17	812mm	40,13±0,52 <sup>e</sup>

Fonte: Vitorino (2023).

Quanto *skin*, foi verificado uma tendência ao aumento da espessura desses tecidos nas parcelas de maior precipitação (P29 e P17) em *Tacinga inamoena*, enquanto que *T. palmadora* não houve diferença significativa ( $p>0,05$ ) nos valores médios para esse parâmetro entre as parcelas estudadas (Fig. 5, Tab. 4).

Quando comparamos as espécies entre si, é possível perceber que a pele, de modo geral, é mais espessa em *T. palmadora* e que em *T. inamoena* esses tecidos são menos espessos significativamente ( $p<0,05$ ) nas parcelas com menor precipitação (P22, P08 e P20).

Figura 5 – Espessura média da *skin* (em  $\mu\text{m}$ ) de *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau. Cada média é o resultado de 30 réplicas ( $\pm$ Erro padrão) desses tecidos. As letras diferentes indicam diferenças significativas entre as parcelas e suas respectivas precipitações.



Fonte: Vitorino (2023).

Tabela 4 – Espessura da epiderme e hipoderme (em  $\mu\text{m}$ ) de *Tacinga inamoena* e *T. palmadora* nas diferentes parcelas estudadas no PARNA Catimbau. Cada média é o resultado de 30 réplicas ( $\pm$ Erro padrão) desses tecidos. As letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos.

<b>Espécie</b>	<b>Parcelas</b>	<b>Precipitação</b>	<b>Espessura da epiderme e hipoderme</b>
<b><i>Tacinga inamoena</i></b>	22	552mm	15,1 $\pm$ 0,47 <sup>a</sup>
	08	602mm	14,35 $\pm$ 0,63 <sup>a</sup>
	20	653mm	16,32 $\pm$ 0,61 <sup>a</sup>
	29	762mm	20,39 $\pm$ 0,82 <sup>b</sup>
	17	812mm	27,45 $\pm$ 0,79 <sup>c</sup>
<b><i>Tacinga palmadora</i></b>	22	552mm	24,35 $\pm$ 0,59 <sup>d</sup>
	08	602mm	26,71 $\pm$ 0,84 <sup>c,d</sup>
	20	653mm	25,68 $\pm$ 0,49 <sup>c,d</sup>
	29	762mm	22,48 $\pm$ 0,50 <sup>b,d</sup>
	17	812mm	22,5 $\pm$ 0,51 <sup>b,d</sup>

Fonte: Vitorino (2023).

## 5 DISCUSSÃO

A epiderme e a hipoderme de ambas as espécies estudadas é similar àquela observada em outras espécies da subfamília Opuntioideae. De acordo com Arruda e Melo-de-Pinna (2015), a maioria dos cactos não-pereskia (grupo basal de Cactaceae), comumente mantém o sistema de revestimento em crescimento primário (epiderme), uma vez que nessas plantas os caules são do tipo cladódios que são os principais órgãos capazes de realizar a fotossíntese. Logo, a manutenção desse tecido constitui uma estratégia adaptativa desenvolvida para sobrevivência em ambientes áridos e semiáridos como a Caatinga, um domínio comumente ocupado por essas plantas ao longo de sua história evolutiva.

A epiderme em ambas as espécies aqui estudadas apresentou-se unisseriada e revestida por uma cutícula espessa. Cutículas mais espessas tem sido relatada por vários autores como sendo uma vantagem adaptativa contra a perda de água, mas ainda sim representar uma barreira na difusão de gases em espécies ocorrentes em florestas tropicais sazonalmente secas como a Caatinga (SANTOS, et al. 2014, ACCIOLY, et al. 2022). Tal função pode ser reflexo da composição química, sobretudo dos alcanos, dessas cutículas contribuindo assim para reduzir a transpiração da epiderme, além de afetar a condutância estomática (FIGUEIREDO et al., 2015). Estudos desse tipo são escassos em Cactaceae, mas fazem-se necessários para a compreensão de questões relacionadas aos aspectos funcionais da cutícula nesse grupo.

Na epiderme de ambas as espécies foram encontrados os estômatos do tipo hexacíticos que, em corte transversal, estão localizados ao mesmo nível da epiderme em *T. inamoena* e levemente elevados acima desta em *T. palmadora*. Além disso, ainda em corte transversal, foi verificada a presença de epiderme plana em *T. inamoena* e levemente ondulada em *T. palmadora*. A epiderme com tais características contribui com o processo de trocas gasosas de forma mais eficiente necessário a plantas que possuem metabolismo fotossintético CAM (Metabolismo Ácido das Crassuláceas), muito comum em plantas suculentas como as Cactaceae, cujos estômatos se abrem a noite para a fixação do CO<sub>2</sub> e com os estômatos fechado durante o dia, acontece a produção dos açúcares (CASSON; GRAY, 2008, WINTER, 2019).

Os estômatos encontrados do tipo hexacíticos consistem de um par de células-guarda envolvidos por seis células subsidiárias, sendo quatro paralelas às células-guarda e duas perpendiculares a estas. Este tipo de estômato é comumente encontrado nos representantes de Opuntioideae, como as espécies estudadas nesse trabalho, sendo um importante caráter para a taxonomia do grupo (GIBSON; NOBEL, 1986, ARRUDA; MELO-DE-PINNA, 2015). Ainda não há estudos que abordem a relação do tipo de estômato e suas respostas à fatores ambientais como luminosidade, temperatura e precipitação nem sobre quais os tipos predominam nos diferentes ecossistemas (HSIE et al., 2015), sendo importante abordagens nesse sentido para entender um pouco mais sobre a possível função ecológica para esse estado do caráter nos estômatos.

A densidade estomática em ambas as espécies apresentou respostas significativas ( $p > 0,05$ ) em relação a precipitação histórica avaliada. O aumento da densidade estomática nas parcelas de menor precipitação registrado em *T. inamoena* e em *T. palmadora*, se assemelhou ao que é registrado na face abaxial de folhas de espécies de outras angiospermas em períodos de seca (HSIE et al., 2015). No entanto, a elevada densidade de estômatos na superfície epidérmica de *T. inamoena* em uma das parcelas de maior precipitação (P 29) e a baixa densidade desses em uma das parcelas de menor precipitação (P 22) em *T. palmadora*, foi diferente do esperado para folhas em períodos de baixa disponibilidade hídrica (FIGUEIREDO et al., 2015). Logo, os resultados observados sugerem que a epiderme desses indivíduos podem apresentar dilatações em barreiras físicas como a cutícula, por exemplo, favorecendo maior ou menor defesa contra a economia de água, respectivamente. Além disso, vale salientar que nas Cactaceae, as respostas podem ser diferentes de outras plantas com folha, devido a própria logística da superfície epidérmica dos cladódios que é única diferente das folhas dorsiventrais.

Ainda na análise da epiderme, foi possível verificar diferentes tipos de contorno de paredes anticlinais as quais eram sinuosas em todos os indivíduos de *T. palmadora* avaliados e sinuosas a retas em *T. inamoena*. Esse caráter é comumente utilizado na taxonomia de muitas espécies da família Cactaceae (ARRUDA; MELO-DE-PINNA, 2015).

Do ponto de vista ecológico, são levantadas hipóteses em que sinuosidade das paredes reflete respostas a fatores genéticos como crescimento bem como fatores ambientais como luz (PANTERIS et al., 1994), sendo neste último caso de importância xeromórfica única, já que fortalecem o órgão e evitam que a epiderme descaia durante uma dessecação severa (BENZING, 2000).

Internamente à epiderme e fazendo parte da complexa pele dos cactos, está a hipoderme que nas espécies estudadas é colenquimática cujas células apresentam espessamento anelar de parede primária (celulose), como observado na maioria das Opuntioideae (GIBSON; NOBEL, 1986, ARRUDA; MELO-DE-PINNA, 2015). Essa hipoderme constitui parte da barreira física externa contra fatores bióticos e abióticos (LOZA-CORNEJO; TERRAZAS, 2003).

Ainda nesta hipoderme são encontradas drusas de contorno esférico em ambas as espécies. Essas drusas preenchem de forma contínua a primeira camada da hipoderme imediatamente abaixo da epiderme em *T. inamoena*, enquanto que em *T. palmadora* essas drusas têm distribuição aleatória. Drusas são os cristais mais comumente encontrados nas Opuntioideae e apresentam distribuição similar (HAMILTON, 1970, ARRUDA; MELO-DE-PINNA, 2015).

As drusas são cristais de carbonato ou oxalato de cálcio que se depositam no vacúolo das células e estão associados a uma série de processos metabólicos como regulação e homeostase, além de constituírem em uma reserva de cálcio para as plantas (PAIVA, 2019). Os cristais do tipo drusa presentes no sistema de revestimento das Cactaceae atuam ainda na reflexão da excessiva luminosidade que incide sobre a superfície das plantas sendo de suma importância em ambientes abertos e com elevada incidência solar como a Caatinga (CONDE, 1975, LOZA-CORNEJO; TERRAZAS, 2003).

A espessura da *skin*, nas espécies aqui analisadas sofreram variações em resposta a precipitação em *T. inamoena* em que a maior disponibilidade de água influenciou o desenvolvimento desses tecidos, enquanto que em *T. palmadora* isso não aconteceu. Essas respostas são diferentes das esperadas e relatadas comumente na literatura para espécies de cactos, onde espera-se que a espessura da *skin* aumente em períodos de menor disponibilidade hídrica (FIGUEIREDO et al., 2015), como a seca que aqui corresponderia às parcelas de menor precipitação,

uma vez que esses tecidos ajudariam a proteger os tecidos nutritivos da desidratação. Nos cactos, o acúmulo de água nos cladódios pode promover respostas diferentes, levando ao aumento dessa *skin* apenas em condições de seca severa.

Quando comparadas entre si, *T. palmadora* apresentou esses tecidos muito mais espessos significativamente ( $p > 0,05$ ), do que *T. inamoena* podendo indicar uma maior sensibilidade a precipitação e consequente perda hídrica da primeira espécie. Mostrando que ambas espécies vão possuir diferentes estratégias para lidar com os fatores ambientais da caatinga.

A histoquímica revelou a presença de compostos químicos como lipídios e amido na epiderme, os quais têm fortes relações com a manutenção e perdas hídricas (FIGUEIREDO et al., 2012). Os lipídios foram encontrados na cutícula de ambas as espécies formando um revestimento espesso. As substâncias lipídicas cuticulares tem um papel importante na proteção dos órgão vegetais contra a perda de água entre o interior da folha e a atmosfera devido, principalmente, à camada de cera epicuticular, um dos mais importantes extratos cuticulares (YANG et al., 2011).

Os grãos de amido foram registrados nas células-guarda dos estômatos. Grãos de amido nessas células estão relacionados ao mecanismo de abertura e fechamento estomático durante os processos de trocas gasosas, que promovem o crescimento da planta (HORRER et al., 2015).

No mais, as espécies estudadas apresentaram a epiderme e a hipoderme semelhante à outras plantas do mesmo grupo, as Opuntioideae. Além disso, ambas perguntas lançadas foram respondidas, uma vez que ambas as espécies apresentaram respostas significativas à precipitação, mesmo sendo cactos, plantas consideradas altamente adaptadas às condições xéricas e que tais respostas podem ser a chave para a ocupação de diferentes nichos devido aos seus tipos diferentes de estratégias adotadas pelas espécies vegetais ampliando assim sua distribuição biogeográfica.

## 6 CONCLUSÕES

A epiderme e a hipoderme apresentam diferenças morfoanatômicas entre as espécies estudadas. Os parâmetros morfométricos aqui avaliados, como espessura da epiderme e hipoderme e densidade de estômatos foram influenciados pela precipitação histórica das parcelas avaliadas no Parque Nacional do Catimbau, para ambas as espécies.

A plasticidade observada na epiderme e na hipoderme das espécies de Cactaceae estudadas certamente constituem um importante caráter ecológico dessas plantas para sobrevivência em ambientes xéricos, em geral. No mais, essa plasticidade mostra a tolerância, sobretudo, de espécies nativas e endêmicas, em cenários cada vez mais atuais de mudanças climáticas.

## REFERÊNCIAS

- ACCIOLY, A. et al. Phenotypic plasticity of trichomes and stomatal density in *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G. Don) E. Gagnon and G. P. Lewis (Fabaceae) in a seasonally dry tropical forest, Brazil. *Braz. J. Bot.*, v. 45, p. 645–650, 2022.
- ANDERSON, Edward F.; BROWN, Roger. The cactus family. Portland: Timber press, 2001, 776 p.
- ARRUDA, Emilia C.P.A, MELO-DE-PINNA, Gladys Flávia. Caracteres anatômicos do segmento caulinar em espécies da subfamília Opuntioideae (Cactaceae). *Hoehnea*, v. 42, n. 2, p. 195-205, 2014.
- BENZING, D. 2000. Vegetative structure. *In*: Benzing, D. (ed.), *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge Univ. Press, pp. 1977.
- BOEGER, M. R. T. et al. Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Botânica*, v.31, n.3, p. 443-452, 2008.
- BUTTERWORTH, C.A. Resolving “Nyffeler’s Puzzle” – the intriguing taxonomic position of *Blossfeldia*. *Haseltonia*, v.12, p. 3-10, 2006.
- CASSON, S. GRAY, J.E. Influence of environmental factors on stomatal development. *New Phytologist*, v.178, p. 9-23, 2008.
- CONDE, L. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, v. 62, p. 125-173, 1975.
- DARLING, M. Epidermis and hypodermis of saguaro cactus (*Cereus giganteus*): Anatomy and spectral properties. *Amer. J. Bot.*, v.76, p. 1698-1706, 1989.
- DICKISON, W. C. Integrative plant anatomy. New York: Academic Press, 2000. 533p.
- DÓRIA, et al. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? *Flora*, v. 224, p. 244–251, 2016.

EDWARDS, et al. Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* paraphyly for the transition to the cactus life form. *Amer. J. Bot.*, v. 92, p. 1177-1188, 2005.

FAHN, A., CUTLER, D. 1992. *Xerophytes*. Gubrunder Borntraeger, Berlin.

FIGUEIREDO, et al. Epicuticular-wax removal influences gas exchange and water relations in the leaves of an exotic and native species from a Brazilian semi-arid region under induced drought stress. *Aust J Bot.*, v. 60, p. 685–692, 2012.

FIGUEIREDO, et al. Changes in leaf epicuticular wax, gas exchange and biochemistry metabolism between *Jatropha mollissima* and *Jatropha curcas* under semi-arid conditions. *Acta Physiol Plant*, v. 37, p. 108, 2015.

FLORA DO BRASIL, *Cactaceae* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB70>>. Acesso em: 21 jan. 2023.

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

GIBSON, A.C., NOBEL, P. 1986. *The cactus primer*. Cambridge, Haward University Press.

GONZAGA, et al. *Cactaceae na Serra da Mantiqueira, Brasil*. *Rodriguésia*, v. 71, 2020.

GRIFFITH, Patrik M., PORTER, Mark J. Phylogeny ff Opuntioideae (Cactaceae). *Int. J. Plant Sci.*, v.170, n.1, p. 107–116, 2009.

HAMILTON, M. W. The comparative morphology of three cylindropuntias. *Amer. J. Bot.*, v. 57, p. 1255-1263, 1970.

HAMMER, et al. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, v. 4, n. 1, 9pp. 2001.

HORRER, et al. Blue light induces a distinct starch degradation pathway in guard cells for stomatal opening. *Curr Biol*. v.26, n. 3, p. 362-70, 2016.

HSIE, et al. *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae) modulates stomatal traits in response to leaf-to-air vapor pressure deficit. *Biomass and Bioenergy*, v.81, p. 273-281, 2015.

HUNT, D.R., Taylor, N.P. & Charles, G. (eds.). *The New Cactus Lexicon*. Text volume. dh publications, Milborne Port. 2006.

JADOSKI, et al. População de plantas e espaçamento entre linhas do feijoeiro irrigado. I: Comportamento morfológico das plantas. *Ciência Rural*, v.30, n.4, p. 1-7, 2000.

JOHANSEN, D. *Plant microtechnic*. NewYork: Mc Grow Hill Book Company, Inc., 1940.

JUDD, et al. *Plant Systematic – A phylogenetic approach*. 3ed. Sinauer Associates, Sunderland. 2008.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*, EDUR, Seropédica, 198 p. 1997.

LAMBERT, Sabrina Mota. *Tacinga*. *Cactus and Succulent Journal*, v. 81, n. 3, p. 156-161, 2009.

LIMA, et al. Variação interpopulacional de caracteres morfoanatômicos em cladódios de *Pilosocereus catingicola* (Gürke) Byles & Rowley subsp. *Salvadorensis* (werderm.) Zappi (cactaceae) coletados em três ecossistemas do estado de Sergipe. *Gaia Scientia*, v.9, n.2, 202-206, 2015.

LOZA-CORNEJO, Sofia, TERRAZAS, Terrazas. Epidermal and hypodermal characteristics in North American cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, v. 11, 27-35, 2003.

MAUSETH, James. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Ann. Bot.*, v. 72, p. 81-89, 1993.

MAUSETH J., SAJEVA M. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. *Ann. Bot.*, v. 70, p. 317-324, 1992.

MORO, Marcelo Freire et al. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa*, v. 160, n. 1, p. 1-118, 2014.

NIMER, Edmon. *Climatologia do Brasil*. 2.ed. Rio de Janeiro: IBGE - Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1989, 427 p.

NOBEL, Park S. Surface temperatures of cacti – influences of environmental and morphological factors. *Ecology*, v. 59, n. 5, p. 986-996, 1978.

NOBEL, Park S. *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley. 2002.

NYFFELLER, Reto. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL/trnF* sequences. *Amer. J. Bot.*, v. 89, p. 312-326, 2002.

PAIVA, Elder Antônio Sousa. Are calcium oxalate crystals a dynamic calcium store in plants? *New Phytologist*, v. 223, p. 1707-1711, 2019.

PANTERIS et al. Sinuous ordinary epidermal cells: behind several patterns of waviness, a common morphogenetic mechanism. *New Phytologist*, v. 127, p. 771-780, 1994.

PRADO D. As caatingas da América do Sul. *In* IR LEAL, M. TABARELLI, JMC. SILVA (Eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Pp 3-73. Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil. 2003.

SAMPAIO Everardo. V.S.B. Overview of the Brazilian Caatinga. *In*: SH BULLOCK, HA MOONEY, E MEDINA (Eds.). *Seasonally dry forests*. pp. 35-58. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 1995.

SANTOS M.G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor Exp Plant Physiol*, v. 26, p. 83–99, 2014.

SASS, J. 1951. *Botanical microtechnique*. The Iowa State College Press, Ames  
TAYLOR, Nigel, ZAPPI, Daniela. *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanical Garden, Kew. 2004.

UNIDADES DE CONSERVAÇÃO NO BRASIL. Parque Nacional do Catimbau. Socioambiental.org. 2018. Disponível em: <<https://uc.socioambiental.org/arp/3462>>. Acesso em: 15 jan. 2023.

WALLACE, R.S., DICKIE, S.L. Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae. *In*: D. Hunt & N. Taylor (eds), Studies in the Opuntioideae. Milborne Port Sherbone, England. 2002.

WINTER, Klaus. Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, vol. 70, No. 22 pp. 6495–6508 2019.

XAVIER, Lucas da Penha, ARRUDA, Emília. Leaf anatomy of *Senna cana* (fabaceae) in a seasonally dry tropical forest. *Revista Caatinga*, v. 34, n. 1, 155-165, 2021.

YANG, J., et al. Induced accumulation of cuticular waxes enhances drought tolerance in *Arabidopsis* by changes in development of stomata. *Plant Physiol Bioch*, v. 49, 1448–1455, 2011.

ZAPPI, D., TAYLOR, N., LAROCCA, J. Richness of Cactaceae in Brazil = A riqueza das Cactaceae no Brasil. p. 17-29. *In*: Ribeiro Silva, S.; Taylor, N.; Zappi, D.; Machado, M. National plan of action for the conservation of cacti = Plano de ação nacional para a conservação das cactaceas. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Brasília, DF, Brazil. 2011.