

Renata Cristina Cassimiro de Lemos

Diversidade morfoanatômica das  
estruturas subterrâneas de  
*Arrojadoa* Britton & Rose  
(Cactoideae, Cactaceae)



*Paulo Bruno Sales*

São Paulo  
2011

Renata Cristina Cassimiro de Lemos

**Diversidade morfoanatômica das estruturas  
subterrâneas de *Arrojadoa* Britton & Rose  
(Cactoideae, Cactaceae).**

**Morpho-anatomical diversity of the subterranean  
structures of *Arrojadoa* Britton & Rose  
(Cactoideae, Cactaceae).**

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

Orientador(a): Profa. Dra. Gladys Flávia de A. Melo de Pinna

São Paulo  
2011



Lemos, Renata

Diversidade morfoanatômica das estruturas subterrâneas de  
*Arrojadoa* Britton & Rose (Cactoideae, Cactaceae).

154 páginas

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

1. Cactaceae; 2. Cactoideae; 3. Sistema subterrâneo; 4. Raiz  
contrátil; 5. Tubérculo; 6. Sóbole.

### Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr.(a). Gladys Flávia de A. Melo de Pinna  
Orientadora

Aos meus pais queridos,  
por todo amor, carinho e  
apoio na carreira que escolhi.

“There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.”

**Charles Darwin**  
(em Origin of Species)

# Agradecimentos

À minha querida orientadora e amiga Flávia (Profa. Dra. Gladys Flávia Melo-de-Pinna), por ter me recebido para a iniciação, antes mesmo de ter feito a disciplina da graduação, não sabendo nada de anatomia na época. Por ter me incentivado a continuar e me aceitado como aluna de mestrado. Agradeço por ter me ensinado muito sobre anatomia, e sobre a vida, mas especialmente por ter se tornado minha amiga e parte da minha vida. Obrigada por toda confiança nesses sete anos, até para ficar com seu maior tesouro, a Julinha, que vi crescer e também se tornou minha amiga.

Ao meu colaborador Ms. Marlon Machado, da Universidade de Feira de Santana, na Bahia. Pela marivalhosa viagem de coleta, onde pude conhecê-lo e aprender tanto sobre as espécies que estávamos estudando, um verdadeiro especialista, sem ele não teria achado nem metade delas. Obrigada por me receber em sua casa, juntamente com meus amigos e colegas de trabalho, para participarmos do 60º Congresso Nacional de Botânica. Uma viagem inesquecível por sinal.

Aos colegas de equipe: Emília Arruda (obrigada pelas risadas e por ser nossa líder, seu futuro será fantástico), Vanessa Godofredo (minha amiga, suas trapalhadas eram uma diversão!), Natália Antonucci (querida companheira no início dos trabalhos, acabei te abandonando com as Amaranthaceae e entrando para o grupo das Cactaceae), Thais Muntoreanu, Deusa Deise (uma figura!), Carla Verna (sempre amiga de todos, adorável!), Maria Cristina Zampieri (seu empenho nos deixa orgulhosos), Roberta Magna, Rafael Cruz, Diego Mañas, Michele, Thales Hurtado, Mário Albino (obrigada pela ajuda com as lâminas!), e todos os outros que fizeram parte dessa maravilhosa equipe.

Ops, tava me esquecendo do José Hernandez. Até parece, o ZeH merece um agradecimento especial, um amigo de verdade, praticamente um irmão. Obrigado por tudo, pelo companheirismo e amizade, pela ajuda na reta final. Estamos juntos desde o começo da graduação, mas agora iremos nos separar, vou sentir sua falta!

Aos professores do Laboratório de Anatomia Vegetal: Profª. Berta Langes de Morretes (uma inspiração), Profª. Nanuza Luiza de Menezes (essa é mesmo apaixonada pelo que faz), Profª. Maria Emília Estelita, Profª. Verônica Angyalossy, Prof. Gregório Ceccantini, Profª. Gladys Flávia Melo-de-Pinna e Prof. Diego Demarco, por ser uma parte importante de minha formação acadêmica.

Às técnicas do Laboratório de Anatomia Vegetal Gisele Costa e Tássia Santos, pelas ajudinhas eternas, por manter o funcionamento do laboratório impecável, e claro, pelos momentos de relaxamento naquela copa, se as paredes falassem...

Aos graduandos e pós-graduandos que passaram pelo laboratório nos últimos sete anos, todos marcaram minha vida, entre os não citados até o momento, devo lembrar com carinho de Flávia Nascimento, Luiz Horta, Cristiane Gonçalves, Viviane Jono, Marcelo Pace, Paula Elbl, Gustavo Burin.

Não posso deixar de mencionar o Bruno Medeiros, colega de graduação, foi um bom companheiro de coleta. Obrigado por me acompanhar, especialmente na coleta da delicada *Arrojadoa dinae* subsp. *nana*, que vive em um lugarzinho difícil de chegar. Se não fosse seu apoio... eu não iria subir sozinha o morro com aqueles mateiros, quando o Marlon não agüentou chegar e a Flávia tinha ficado na cidade. Valeu!

Agradeço também à Universidade de São Paulo, especialmente ao Instituto de Biociências e ao Departamento de Botânica, pela formação e estrutura, onde passei a maior parte do meu tempo nos últimos oito anos. Foi o que poderíamos chamar de minha segunda casa.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pelos dois anos de bolsa, e à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), pelo auxílio por meio do projeto em que esse trabalho estava inserido.

Aos meus amigos, externos ao laboratório, pelos momentos maravilhosos, pelas saídas de fim de semana, pelas viagens, pelo apoio. Obrigada: Larissa, Natália, Aline, Simone, Miriam, Emerson, Wataru, amigos desde a graduação, e também à Michelle, Catarina, Rudlei, Suelen, esses desde o colégio, todos para sempre.

Em especial, um agradecimento ao Bruno, que é mais que meu namorado, um amigo e companheiro. Obrigado pelas revisões no texto, pelo desenho da capa, pelo carinho. Valeu pela força!

Aos meus queridos e amados pais Maria Cristina Cassimiro e Antônio Marquês de Lemos (e à sua atual esposa, Nivalda Lemos), e à minha avó Diones Cassimiro. Obrigado por todo amor e carinho, e especialmente por nunca ter deixado de me apoiar, mesmo quando eu disse que queria ser bióloga, e que queria entrar na USP. No final das contas deu certo.

Enfim, agradeço imensamente àqueles que de alguma forma contribuíram para a conclusão desse trabalho.

**Obrigada!**



# Índice

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	01
<b>A Família Cactaceae</b>	02
<b>O gênero <i>Arrojadoa</i></b>	03
<b>Estruturas subterrâneas na família Cactaceae</b>	04
<b>Raízes Contráteis</b>	05
<b>Objetivos Gerais</b>	14
<b>Referências Bibliográficas</b>	15
<b>CAPÍTULO 1. Estruturas subterrâneas de <i>Arrojadoa</i> Britton &amp; Rose: um estudo morfológico com implicações na delimitação do gênero.</b>	19
<b><i>Abstract</i></b>	20
<b>Resumo</b>	21
<b>Introdução</b>	22
<b>Materiais e Métodos</b>	27
<b>Resultados</b>	30
<b>Discussão</b>	35
<b>Conclusão</b>	47
<b>Referências Bibliográficas</b>	49
<b>Figuras</b>	51
<b>CAPÍTULO 2. Morfoanatomia de raízes contráteis em <i>Arrojadoa</i> Britton &amp; Rose (Cactoideae, Cactaceae).</b>	63
<b><i>Abstract</i></b>	64
<b>Resumo</b>	65
<b>Introdução</b>	66
<b>Materiais e Métodos</b>	69
<b>Resultados</b>	70
<b>Discussão</b>	73
<b>Referências Bibliográficas</b>	79
<b>Figuras</b>	83
<b>CAPÍTULO 3. Anatomia das estruturas subterrâneas de <i>Arrojadoa</i> Britton &amp; Rose (Cactoideae, Cactaceae).</b>	97
<b><i>Abstract</i></b>	98
<b>Resumo</b>	99

<b>Introdução</b>	100
<b>Materiais e Métodos</b>	103
<b>Resultados</b>	104
<b>Discussão</b>	111
<b>Referências Bibliográficas</b>	122
<b>Figuras</b>	126
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	149
<b>RESUMO GERAL</b>	153
<b>ABSTRACT</b>	154



Introdução Geral

## **Introdução Geral**

Este item está organizado em três subtítulos, onde serão abordados os principais aspectos apresentados neste trabalho, proporcionando, ao leitor, uma visão geral da literatura especializada sobre a família Cactaceae.

### **A Família Cactaceae**

As plantas espinhosas são geralmente adoradas por colecionadores, devido às suas formas e flores vistosas, e a família Cactaceae é uma das mais populares, sendo facilmente reconhecida e morfologicamente distinta (Wallace & Gibson 2002). A família está incluída na ordem Caryophyllales, juntamente com Aizoaceae, Portulacaceae, Caryophyllaceae, Nyctaginaceae, Amaranthaceae, entre outras, que possuem como sinapormofia a ocorrência de betalainas e uma semente contendo um embrião periférico, e curvado, ao redor de um perisperma, não endosperma (Gibson & Nobel 1986, Wallace & Gibson 2002).

Os caracteres morfológicos que caracterizam a família Cactaceae são a presença de ramos reduzidos modificados em um meristema apical organizado em quatro zonas, e ovário ínfero envolto pelo pericarpelo (Gibson & Nobel 1986, Nyffler 2002). Além dessas características morfoanatômicas, Cactaceae é caracterizada por dados moleculares, como a inversão de 6kb de uma sequência genética do cloroplasto, que envolve os genes *atpE*, *atpB*, e *rbcL* (Downie & Palmer 1994), sendo que diversos outros dados moleculares vêm sendo trabalhados para a resolução das relações dentro da família (Nyffeler 2002, Butterwoeth *et al.* 2002, Hernández-Hernández *et al.* 2011). Com cerca de 1500 espécies (Barthlott & Hunt 1993, Anderson 2001, Simpson 2010), a família é atualmente dividida em quatro subfamílias: Pereskioideae, com folhas amplas e persistentes; Opuntioideae, com folhas cilíndicas e caducas; Maihuenioideae, com

folhas persistentes; e Cactoideae, com ausência de folhas (Anderson 2001, Nobel 2002, Hunt 2006, Simpson 2010).

A subfamília Cactoideae apresenta o maior número de gêneros e mais de três quartos das espécies de Cactaceae, sendo a mais diversificada quanto às formas de crescimento (Barthlott & Hunt 1993, Anderson 2001, Judd *et al.* 2008). A monofilia de Cactoideae é fortemente suportada em filogenias moleculares, tendo como característica morfológica mais evidente a extrema redução ou completa perda das folhas (Nyffeler 2002). Seus membros diversificaram-se no continente americano, adaptaram-se a diferentes ambientes e desenvolveram uma grande variedade de formas em vários habitats (Gibson & Nobel 1986).

A família Cactaceae é nativa do Novo Mundo (Nobel 2002), sendo que o leste do Brasil é o terceiro maior centro de diversidade da família, com as tribos Cereeae e Rhipsalideae predominando nessa região (Taylor & Zappi 2004).

### **O gênero *Arrojadoa***

Pertencente à tribo Cereeae, o gênero *Arrojadoa* é caracterizado por: espécies colunares, arbustivas, que se ramificam próximo ao nível do solo ou abaixo dele; suas espécies podem medir entre 0,2 e 3,5m de altura; são caracterizadas pela presença de zonas floríferas especializadas no ápice do caule, chamadas cefálio, onde as aréolas são arranjadas muito proximamente e com uma grande produção de tricomas e espinhos longos; as flores, tubulares, de coloração forte, geralmente polinizadas por beija-flores; e com a retomada do crescimento vegetativo, um ou mais novos ramos crescem a partir do cefálio, e com o tempo, a planta desenvolve anéis sucessivos de cefálio ao longo do eixo caulinar (Anderson 2001, Taylor & Zappi 2004, Hunt 2006).

Tradicionalmente, o gênero é dividido em 5 espécies: *Arrojadoa bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Egli, *Arrojadoa marylandae* Soares-Filho & Machado,

*Arrojadoa penicillata* (Gürke) Britton & Rose, *Arrojadoa rhodantha* (Gürke) Britton & Rose e *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo (Anderson 2001). Contudo, o gênero apresenta divergências entre as classificações dos diferentes autores. Braun & Esteves (2007), em uma classificação mais recente, dividem *Arrojadoa dinae* em diversas outras espécies e subespécies, reconhecendo: *A. dinae*; *A. dinae* subsp. *nana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves; *A. beatae* P. J. Braun & Esteves; *A. multiflora* F. Ritter; *A. eriocaulis* Buining & Brederoo; *A. rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) P. J. Braun, Esteves & van Heek; *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves; *A. hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves. Além disso, Braun & Esteves (2007), reconhecem também *A. albiflora* Buining & Brederoo, *A. rhodantha*, *A. penicillata*, *A. marylandae* e *Arrojadoa horstiana* P. J. Braun & Heimen.

No presente trabalho será adotada a classificação mais recente de Braun & Esteves (2007), com algumas alterações (ver capítulo 1).

### **Estruturas subterrâneas na família Cactaceae**

Preston (1900) descreveu o sistema radicular de espécies de Cactaceae como apresentando um componente vertical (de ancoragem da planta ao solo) e um horizontal (de absorção de água e nutrientes). Já segundo Dubrovsky & North (2002), dois outros tipos de raízes são encontrados em Cactaceae: as raízes suculentas e as raízes tuberosas.

Buxbaum (1950) descreve alguns exemplos de raízes de Cactaceae: *Melocactus intortus* (Mill.) Urb. apresenta raízes superficiais que se estendem lateralmente por mais de 7m; *Mammillaria longimamma* DC apresenta raízes suculentas; *Opuntia subterranea* R. E. Fries (sinônimo de *Maihueniopsis subterranea* (R. E. Fries) E. F. Anderson) possui raízes muito espessadas, que são mais desenvolvidas que o sistema radicular de absorção; em *Pterocactus tuberosos* (Pfeiffer) Britton & Rose ocorrem raízes tuberosas

com 12cm de diâmetro, sendo descritas raízes que podem chegar à 60cm de diâmetro; em *Wilcoxia poselgeri* (Lem.) Britton & Rose (sinônimo de *Echinocereus poselgeri* Lem.) a tuberação das raízes ocorre apenas na extremidade distal.

Um outro tipo radicular, as raízes contráteis, já foi reportado para algumas espécies de Cactaceae, como em: *Neomammillaria macdougali* (Hemenway & Breazeale 1935), *Lophophora williamsii* (Terry & Mauseth 2006), *Leuchtenbergia principis* (Bobich & North 2009), *Frailea catanea* (Machado 2007) e *Ariocarpus fissuratus* (Garrett *et al.* 2010).

Mas não há apenas estruturas subterrâneas de origem caulinar na família Cactaceae, existem também estruturas subterrâneas caulinares. Segundo Taylor & Zappi (2004), existem tubérculos (definido pelos autores como “stem-tuber”) em *Arrojadoa*, sendo esta uma característica única entre as Cactaceae do nordeste brasileiro. Braun & Esteves (2007) também descrevem a ocorrência de tubérculos em diversas espécies de *Arrojadoa*, contudo, nenhum trabalho demonstrou a real natureza dessas estruturas ou realizou um estudo sobre as possíveis diferenças morfológicas entre os sistemas subterrâneos dessas espécies.

### **Raízes Contráteis**

As raízes contráteis podem ser encontradas em samambaias (Ophioglossaceae - Pteridophyta), cycas (Cycadaceae), eudicotiledôneas (Asteraceae, Oxalidaceae, Fabaceae, entre outras), e especialmente nas monocotiledôneas (Agavaceae, Alliaceae, Araceae, Iridaceae, Lilaceae, Orchidaceae, entre outras), podendo ocorrer em formas arborescentes a geófitas (Pütz 2002).

A identificação morfológica das raízes contráteis é possível por meio da aparência enrugada da superfície na região proximal da raiz, resultado da contração. Essa característica apenas nos possibilita a identificação de raízes que já tenham

realizado a contração, no entanto, existem outros indicativos da formação de uma raiz contrátil. A maioria delas intumescce e aumenta de diâmetro antes da contração (Pütz 2002). Segundo Pütz (loc. cit.), as raízes contráteis possuem diferentes zonas durante seu desenvolvimento, sendo elas:

Zona I – zona pré-contrátil, antes do intumescimento e contração;

Zona II – zona contrátil, a porção proximal da raiz que está intumescida;

Zona III – zona pós-contrátil, a superfície da parte proximal da raiz apresenta aparência enrugada.

Ademais, as zonas podem se misturar, já que a contração pode ocorrer diversas vezes, estendendo-se para a parte distal da raiz, sendo que o intumescimento é menor nas partes mais distais da raiz (Pütz 2002).

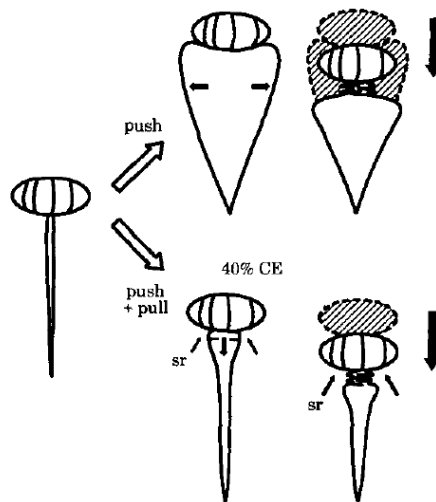
As raízes contráteis podem auxiliar na ancoragem ou reancoragem da planta, especialmente em solos que sofrem deslocamentos ou naqueles arenosos (North *et al.* 2008). Esse tipo de raiz também pode garantir uma profundidade mais próxima da ideal para as plantas geófitas, especialmente quando falamos na região das gemas, ou mesmo das próprias raízes, visto que essas espécies passam por períodos de frio e secas intensas, e em profundidades maiores, as variações de temperatura e disponibilidade de água são menores (Pütz 2002). Outra função que pode ser atribuída às raízes contráteis é o auxílio à planta durante a reprodução vegetativa, ao facilitar o destacamento de novos cormos ou bulbos da planta mãe, distanciando-os alguns centímetros da planta mãe, por meio da formação de raízes contráteis laterais (Pütz 2002). Durante o estabelecimento de plântulas, as raízes contráteis permitem às plantas recém germinadas encontrar um local seguro no solo (Pütz 2002, Pütz & Sukkau 2002). Outras funções propostas pra as raízes contráteis são a de proteger as gemas apicais do fogo (Gill & Ingwersen 1979) e de herbívoros (Koch *et al.* 2004) ao escondê-las no solo. A força de contração age ao longo do eixo da raiz, puxando tanto a parte proximal

quanto a distal da raiz. No entanto, como normalmente a parte distal da raiz está ancorada por raízes laterais, a força de contração afeta a parte superior da planta, puxando-a para baixo (Pütz 2002).

A movimentação da raiz contrátil é contra a resistência do solo e só irá ocorrer se essa resistência for superada (Pütz 1992). Algumas plantas, no entanto, desenvolveram mecanismos que diminuem o efeito da resistência do solo.

Segundo Pütz (2002), o intumescimento da raiz empurra o solo lateralmente e, durante a contração se forma uma cavidade de diâmetro igual ao da raiz, por onde a parte superior do corpo da planta pode ser transportado com pouco gasto de energia. Essas cavidades formadas pelo entumescimento da raiz contrátil variam de espécie para espécie, podendo ter vários graus de facilitação da passagem da parte superior, chegando 100% de facilitação (Pütz 2002).

Froebe & Pütz (1988, *apud* Pütz 2002) descreveram essa propriedade da raiz contrátil de "channel effect" (efeito canal). Na maioria das plantas, o "efeito canal" é menor que 100% e a resistência do solo age nas partes onde não há raiz contrátil (Pütz *et al.* 1995) (Fig. 1).



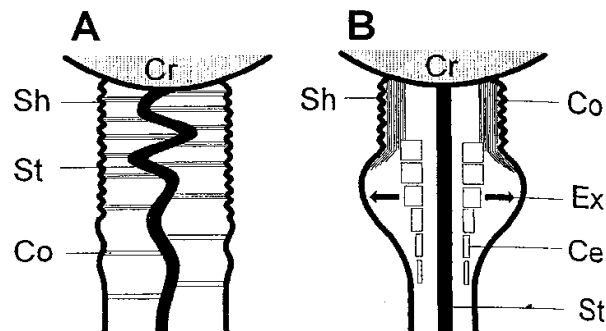
**Figura 1.** Diagrama demonstrando como o movimento subterrâneo das plantas depende de uma força de "puxar" e do efeito canal. A área hachurada representa a posição inicial. As setas

simbolizam as diferentes forças: força de descendente, força lateral de empurrar e a resistência do solo (sr); CE- efeito canal. (Retirado de Pütz *et al.* 1995).

Assim sendo, no geral, o “movimento de trabalho” das raízes contráteis consiste de: (a) um trabalho de “puxar” (“pulling work”), necessário para superar a resistência do solo, e (b) de um expansão radial (trabalho de empurrar- “pushing work”), necessária para deslocar o solo para formar o canal (Pütz *et al.* 1995) (Fig. 1).

Anatomicamente, são descritos diversos mecanismos envolvidos na contração das raízes, sendo as “Monocotiledôneas” as mais estudadas. Segundo Pütz & Froebe (1995), esses mecanismos nas “Monocotiledôneas” podem ser divididos em dois principais:

1. **O de colapso em camadas (“storey-collapsing type”)** – em cortes longitudinais, possui camadas de células do córtex colapsadas e estelo ondulado, este ereto antes da contração iniciar (Fig 2a).

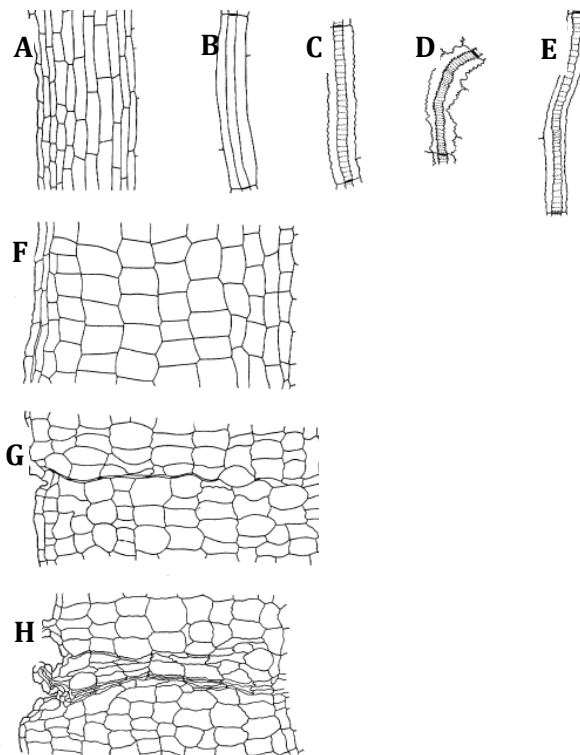


**Figura 2.** Diagrama dos diferentes padrões de contração da raiz. **A.** Colapso em camadas (“storey-collapsing type”). **B.** Colapso em anel (“ring-collapsing type”). Co = células colapsadas, Ce = células corticais, Ex (setas) = expansão, Cr = criotocormo (bulbo, cormo), Sh = contração, St = estelo. (Retirado de Pütz & Froebe 1995).

Um exemplo desse tipo é o trabalho de Smith (1930) com *Brodiaea lactea*. O autor descreve que na região de diferenciação, e imediatamente acima dela, as células corticais diminuem em comprimento e aumentam radial e tangencialmente (Fig. 3). As células da endoderme tornam-se onduladas, causando um ligeiro encurtamento das células, resultado da pressão criada pela

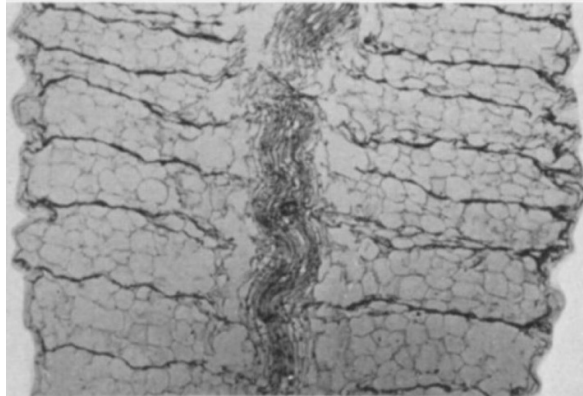


diminuição das células do córtex (Fig. 3). Essa força também afeta o cilindro central, que fica sob tensão. O aumento radial e tangencial das células do córtex continua até ficarem achatadas (Fig. 3). A epiderme fica “afrouxada”, podendo dobrar-se, enquanto a exoderme suberiza, servindo como tecido de proteção. Enquanto o processo é regularmente distribuído pelo córtex, o estelo permanece reto, mas quando as camadas de células túrgidas e de células colapsadas ficam opostas nos dois lados do estelo, este se dobra no sentido das camadas colapsadas (Fig. 4). O autor conclui que a causa da contração da raiz é uma combinação de crescimento e turgor das células corticais, sendo que, durante o processo, há um real encurtamento e ampliação dessas células, seguido pelo colapso.



**Figura 3.** Esquemas de cortes longitudinais de raízes contráteis mostrando as mudanças do córtex e endoderme durante a contração. **A.** Córtex na região de alongamento. **B.** Célula endodérmica na região de alongamento mostrando a parede radial com sua estria de Caspary. **C.** Célula endodérmica em região de contração das células corticais. **D.** Célula endodérmica do lado côncavo de uma curvatura do estelo. **E.** Célula endodérmica do lado convexo de uma

curvatura do estelo. **F.** Córtex em região de encurtamento e ampliação radial das células. A epiderme torna-se flácida. **G.** Córtex com maior encurtamento das células e início de colapso do tecido. **H.** Córtex com uma banda larga de tecido colapsado. (Modificado de Smith 1930).



**Figura 4.** Secção longitudinal da raiz mostrando distribuição desigual de tecido colapsado, resultando em uma gradual distorção do estelo. (Modificado de Smith 1930).

2. **O de colapso em anel (“ring collapsing type”)** – nesse tipo, um anel de células colapsadas ocorre interno à exoderme. Secundariamente, em muitos casos, há expansão radial das células corticais (Fig. 2b).

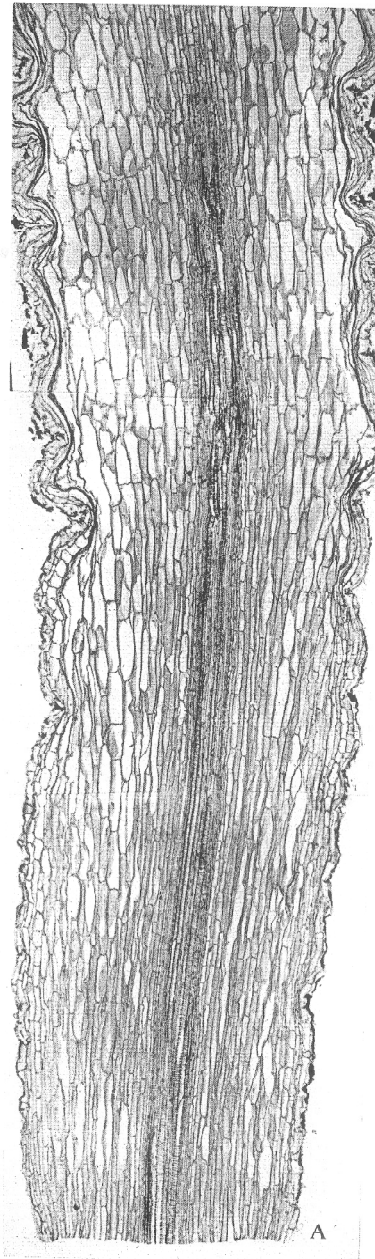
Chen (1969) descreve esse processo para *Narcissus pseudonarcissus*. Segundo o autor, na porção contrátil da raiz, as células da região mais interna do córtex diminuem em seu comprimento axial e aumentam suas dimensões radiais e tangenciais. A epiderme, exoderme, e algumas camadas próximas, são passivamente deformadas durante essa mudança. As camadas mais externas do córtex ativo entram em colapso e são esmagadas entre a região externa enrugada e as células internas radialmente expandidas (Fig. 5). O estelo, como um todo, não se torna sinuoso, entretanto, dobras diminutas são encontradas nas paredes longitudinais das células. Além disso, os anéis de parede secundária

dos elementos de vaso tornam-se mais próximos, quando comparado com a região não contrátil.

Aparentemente, o segundo tipo de contração (colapso em anel) parece ser o mais comum entre as “Monocotiledôneas”, sendo descrito para *Hyacinthus orientales* (Wilson & Honey, 1966), *Narcissus pseudonarcissus* (Chen 1969), *Gladiolus* (Sterling 1972), *Eucomis pallidiflora* e *E. Autumnlis* (Reyneke & Schijff 1974), *Freesia* sp. (Ruzin 1979), *Chlorogalum pomeridianum* (Jernstedt 1984), *Arisarum vulgare* (Pütz & Froebe 1995), *Lapeirousia laxa* (Pütz 1999a), entre outros. Em 2008, North *et al.* descreveram esse tipo de contração para 40 espécies, entre elas, representantes de *Agave*, *Yucca*, *Haworthia*, além de outras espécies de Agavaceae e Asphodelaceae.

Segundo Pütz (1999b), dar uma visão geral da contração só é possível para as “Monocotiledôneas”, sendo os demais grupos pouco estudados. Em *Gymnarrhena micranatha* (Asteraceae, Eudicotiledônea) ocorre um mecanismo semelhante ao de “colapso em anel”, sendo as células ativas, ou seja, as que expandem radialmente e contraem longitudinalmente, pertencentes à endoderme, periciclo e floema primário (Zamski *et al.* 1983). Neste trabalho, os autores, estudando a ultraestrutura do parênquima do floema, constataram que, quando a contração produz paredes celulares onduladas, há uma posterior deposição de novo material de parede, fixando a conformação da célula.

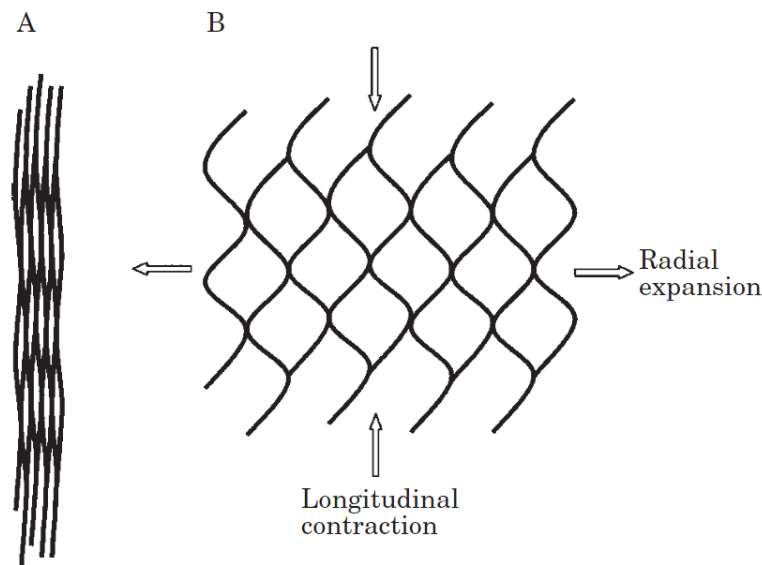
Em Oxalidaceae, o mecanismo de contração é muito semelhante ao de “colapso em camadas” (Thoday 1926, Thoday & Davey 1932, Davey 1946, Robb 1963, Estelita-Teixeira 1978), no entanto, em *Oxalis*, são as camadas de parênquima do floema que colapsam (Davey 1946, Robb 1963, Estelita-Teixeira 1978). O mesmo ocorre às Cycadales examinadas por Stevenson (1980), só que nessas espécies a contração resulta em colapso das células do córtex e da medula.



**Figura 5.** Seção longitudinal da raiz de *Narcissus pseudonarcissus* mostrando região contrátil e não contrátil. x70. (Modificado de Chen 1969).

Ao examinar *Trifolium repens* (Fabaceae), Cresswell *et al.* (1999) propuseram uma hipótese para explicar a contração da raiz. Comparando cortes de regiões mais

antigas da raiz com cortes de regiões mais jovens, os autores perceberam que a razão de células parenquimáticas e fibras no floema aumenta com o tempo, isto é, a divisão e expansão das células parenquimáticas continuam com o aumento do diâmetro da raiz, enquanto as fibras não aumentam em número. A pressão contínua, exercida pelo crescimento secundário do estelo e do parênquima mais externo do floema, força as fibras a formar uma rede aberta. E, como em toda rede, se esticada em uma dimensão, deverá ficar mais curta na outra (Fig. 6). Na raiz, como a rede cilíndrica de fibras aumenta em diâmetro, leva à contração.



**Figura 6.** Diagrama de uma rede, ilustrando um possível mecanismo para contração da raiz. **A.** rede não esticada. **B.** rede esticada por expansão radial da raiz, causando contração longitudinal (retirado de Cresswell *et al.* 1999).

Fisher (2008) correlaciona a contração do eixo radicular com a presença de grupos de “G-fibers” (fibras gelatinosas – “gelatinous or tension wood fibers”) presentes no floema de seis espécies de Fabaceae. O autor sugere que a contração da raiz se dá pela produção simétrica de fibras gelatinosas, baseando-se no fato de que essas fibras são associadas ao aumento das forças de tensão no lenho de algumas espécies e ao movimento de retorno à orientação normal de alguns caules.

Recentemente, Garrett *et al.* (2010) descreveram a anatomia da raiz contrátil de uma espécie de Cactaceae (*Ariocarpus fissuratus*). E, como na maioria dos mecanismos já descritos, a contração radicular em *Ariocarpus* envolve a expansão radial e redução axial das células parenquimáticas, no caso, as células do raio xilemático. Os autores relatam que *Ariocarpus* possui um mecanismo semelhante ao proposto por Cresswell *et al.* (1999) para *Trifolium repens*, mas como nesse caso não há ocorrência de fibras lignificadas, a “rede” responsável pela tensão seria formada de “WBTs” (“wide-band tracheids”).

## **Objetivos Gerais**

A proposta desse trabalho foi realizar um estudo comparativo do sistema subterrâneo de espécies de *Arrojadoa*, que apresentam estruturas morfológicamente distintas, tendo como ênfase os aspectos morfoanatômicos. Assim, procurou-se caracterizar morfológicamente os tipos de estruturas presentes, analisando cada estrutura anatomicamente quanto à sua origem (caulinar ou radicular) e tipos de tecidos armazenadores (se originados de tecido fundamental ou vascular).

Para tais propósitos, essa dissertação está estruturada em três capítulos. O primeiro capítulo procura caracterizar a morfologia das estruturas subterrâneas e fornecer subsídios para apoiar uma classificação mais adequada das espécies do gênero. O segundo trata da caracterização morfoanatômica das raízes contráteis encontradas em algumas espécies do gênero. O terceiro, e último capítulo, faz uma análise anatômica das estruturas subterrâneas, procurando atender aos objetivos inicialmente propostos.

## Referências Bibliográficas

- Anderson, E.F. 2001. **The cactus family**. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- Barthlott, W. & Hunt, D.R. 1993. Cactaceae. In: **The families and genera of vascular plants**. K. Kubizki (ed). Springer-Verlag, New York, New York, USA. pg. 162-197.
- Bobich, E.G. & North, G.B. 2009 Structural implications of succulence: Architecture, anatomy and mechanics of photosynthetic stem succulents, pachycauls, and leaf succulents. In: **Perspectives in biophysical plant acophysiology: A tribute to Park S. Nobel**. E. De la Barrera & W.K. Smith (eds.), UNAM Press, Mexico City, Mexico. pg. 3-37.
- Braun, P.J. & Esteves Pereira, E. 2007. Beautiful and Bizarre *Arrojadoa* – The taxonomy of subgenus *Albertbuiningia*. **Cactus and Succulent Journal (US)** **79** (6): 254-263.
- Butterwoeth, C.A.; Cota-Sanchez, H. & Wallace, R. 2002. Molecular systematics of tribe Cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): A phylogeny based on rpl16 intron sequence variation. **Systematic Botany** **27** (2): 257-270.
- Buxbaum, F. 1950. **Morphology of Cacti. Section I. Roots and Stems**. Abbey Garden Press, Pasadena, California.
- Chen, S. 1969. The contractile roots of *Narcissus*. **Annals of Botany** **33**: 421-426.
- Cresswell, A.; Hamilton, N.R S.; Thomas, H.; Charnock, R.B.; Cookson, A.R. & Thomas, B. J. 1999. Evidence for root contraction in white clover (*Trifolium repens* L.). **Annals of Botany** **84**: 359-369.
- Davey, A.J. 1946. On the seedling of *Oxalis hirta* L. **Annals of Botany** **39**:237-256.
- Downie, S.R. & Palmer, J.D. 1994. A chloroplast DNA phylogeny of the Caryophyllales based on structural and inverted repeat restriction site variation. **Systematic Botany** **19**: 236-252.
- Dubrovsky, J.G. & North, G.B. 2002. Root structure and function. In: **Cacti: biology and uses**. P.S. Nobel (ed.), University of California Press, Berkeley, U.S.A.
- Estelita-Teixeira, M.E. 1978. Desenvolvimento anatômico do sistema subterrâneo de *Oxalis latifolia* Kunth (Oxalidaceae) – II – Sistema radicular. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** **6**: 27-38.
- Fisher, J.B. 2008. Antomy of axis contraction in seedlings from a fire prone habitat. **American Journal of Botany** **95** (11): 1337-1348.

- Garrett, T.Y.; Huynh, C. & North, G.B. 2010. Root contraction helps protect the “living rock” cactus *Ariocarpus fissuratus* from lethal high temperatures when growing in rocky soil. **American Journal of Botany** **97**: 1951-1960.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. 1986. **The Cactus Primer**. Harvard University Press, Cambridge.
- Gill, A.M. & Ingwersen, F. 1976. Growth of *Xanthorrhoe australis* R. Br. In Relation to Fire. **Journal of Applied Ecology** **13** (1): 195-203.
- Hemenway, A.F. & Breazeale, L. 1935. A study of *Neomammillaria macdougalii* (Rose). **American Journal of Botany** **22**: 493-499.
- Hernández-Hernández, T.; Hernández, H.M.; De-Nova, J.A.; Puente, R.; Eguiarte, L.E. & Magallón, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). **American Journal of Botany** **98** (1): 44-61.
- Hunt, D. 2006. The new cactus lexicon. Milborne Port: dh books.
- Jernstedt, J. 1984. Seedling growth and root contraction in soap plant, *Chlorogalum pomeridianum* (Liliaceae). **American Journal of Botany** **71**(1): 69-75.
- Koch, J. M.; Richardson, J. & Lamont, B. B. 2004. Grazing by kangaroos limits the establishment of the grass trees *Xanthorrhoea gracilis* and *X. preissii* in restored bauxite mines in eucalypt forest of Southwestern Australia. **Restoration Ecology** **12** (2): 297-305.
- Judd, W.; Campbell, C.; Kellogg, E.; Stevens, P. & Donogue, M. 2008. **Plant Systematic – A phylogenetic approach**. 3<sup>rd</sup>ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Machado, M.C. 2007. Fascinating *Frailea*, Part 2: Review of the species from Rio Grande d Sul. **Cactus World (BCSS)** **25** (2).
- Nyffler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL/trnF* sequences. **American Journal of Botany** **89**: 312-326.
- Nobel, P.S. 2002. : **Cacti: biology and uses**. University of California Press, Berkeley .
- North, G.B.; Brinton, E.K. & Garrett, T.Y. 2008. Contractile roots in succulent monocots: convergence, divergence and adaptation to limited rainfall. **Plant, Cell and Environment** **31**: 1179-1189.
- Preston, C.E. 1900. Observations on the root system of certain Cactaceae. **Botanical Gazette** **30**: 348-351.



- Pütz, N. 1992. Measurement of the pulling force of a single contractile root. **Canadian Journal of Botany** **70**: 1433-1439.
- Pütz, N. 1999a. *In vivo* tissue isolation in contractile roots of *Lapeirousia laxa* (Iridaceae). **Flora** **194**: 405-412.
- Pütz, N. 1999b. Development and function of contractile roots. In: **Plant roots: The hidden half**. 2<sup>a</sup>ed. Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi (eds.), Marcel Dekker, New York, USA. pg 859-874.
- Pütz, N. 2002. Contractile roots. In: **Plant Roots: The Hidden Half**. Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi (eds). 3<sup>a</sup> ed, Marcel Dekker, New York, NY, USA. pg. 975-987.
- Pütz, N. & Froebe, H.A. 1995. A re-evaluation of the mechanism of root contraction in Monocotyledons using the example of *Arisarum vulgare* Targ.-Tozz. (Araceae). **Flora** **190**: 285-297.
- Pütz, N.; Hüning, G. & Froebe, H. 1995. Cost and advantage of soil channel formation by contractile roots in successful plant movement. **Annals of Botany** **75**: 633-639.
- Pütz, N. & Sukkau, I. 2002. Seedling establishment, bud movement, and subterranean diversity of geophilous systems in Apiaceae. **Flora** **197**: 385-393.
- Reyneke, W.F. & Schijff, V. 1974. The anatomy of contractile roots in *Eucomis* L'Hérit. **Annals of Botany** **38**: 977-982.
- Robb, S.M. 1963. *Oxalis latifolia* Kunth. *New Phytologist* **62**(1): 75-79.
- Ruzin, S.E. 1979. Root contraction in *Freesia* (Iridaceae). **American Journal of Botany** **66** (5): 522-531.
- Simpson, M.G. 2010. *Plant Systematics*. 2<sup>a</sup>ed. Elsevier-Academic Press, Amsterdam.
- Smith, F.H. 1930. The corm and contractile roots of *Brodiaea lactea*. *American Journal of Botany* **17** (9): 916-927.
- Sterling, C. 1972. Mechanism of root contraction in *Gladiolus*. **Annals of Botany** **36**: 589-598.
- Stevenson, D.W. 1980. Observation on root and stem contraction in cycads (Cycadales) with special reference to *Zamia pumila* L. **Botanical Journal of the Linnean Society** **81**: 275-281.
- Taylor, N. & Zappi, D. 2004. **Cacti of Eastern Brazil**. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey.

- Terry, M. & Mauseth, J.D. 2006. Root-shoot anatomy and post-harvest vegetative clonal development in *Lophophora williamsii* (Cactaceae: Cacteeae): Implications for conservation. **SIDA, Contributions to Botany 22**: 565-592.
- Thoday, D. 1926. The contractile roots of *Oxalis incarnate*. **Annals of Botany 40**:571-583.
- Thoday, D. & Davey, A. J. 1932. Contractile roots. II. On the Mechanism of Root-contraction in *Oxalis incarnate*. **Annals of Botany 46**: 993-1005.
- Wallace, R.S. & Gibson, A.C. 2002. Evolution and Systematics. In: **Cacti: biology and uses**. P.S. Nobel (ed.), University of California Press, Berkeley
- Wilson, K. & Honey, J. N. 1966. Root contraction in *Hyacinthus orientalis*. **Annals of Botany 30**: 47-61.
- Zamski, E.; Ucko, O. & Koller, D. 1983. The mechanism of root contraction in *Gymnarrhena micranatha*, a desert plant. **New Phytologist 95** (1): 29-35.

---

*Capítulo 1*

**Estruturas subterrâneas de *Arrojadoa* Britton & Rose: um estudo morfológico com implicações na delimitação do gênero.**

Renata Cristina C. de Lemos, Marlon C. Machado & Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna

**Abstract**

The taxonomy of *Arrojadoa* is disputed, with different authors proposing widely divergent classification systems for the genus. Numerous taxa belonging to this genus display a variety of subterranean structures, some of which are of stem nature and are variously termed tubers or “stem-tubers” by different authors. It is stated that the development of underground stem structures in *Arrojadoa* is a unique characteristic among the Cactaceae of Eastern Brazil. However, there are no studies focusing on the morphological diversity of the subterranean structures found in this genus, nor their usefulness to help resolving the taxonomy of the group. We therefore carried out an investigation of the morphology of subterranean structures in twelve taxa of *Arrojadoa sensu lato*. The genus revealed to possess a high diversity of subterranean structures: single and branched stem tubers, short subterranean stems, long subterranean stems (sobole), thick and fleshy contractile roots, thickened roots and normal fibrous roots. The terms stem-tuber and sobole are proposed to respectively refer to the swollen, fleshy underground stems with storage function, and to the not considerably thickened long underground stems whose function is vegetative propagation. With basis on the morphology of vegetative, reproductive, and subterranean structures, eight species and five subspecies of *Arrojadoa* are recognized, plus one species of doubtful generic placement.

**Keywords:** stem tuber, sobole, taxonomy, contractile root.

**Resumo**

A taxonomia de *Arrojadoa* é muito controversa, com diferentes autores propondo classificações muito divergentes para o gênero. Numerosas taxa pertencentes a esse gênero exibem uma variedade de estruturas subterrâneas, algumas das quais são de natureza caulinar, denominadas tubérculos. Afirma-se que o desenvolvimento de estruturas subterrâneas de origem caulinar em *Arrojadoa* é uma característica única entre as Cactaceae do leste do Brasil. No entanto, não há estudos sobre a diversidade morfológica das estruturas subterrâneas encontradas neste gênero, nem na sua utilidade para ajudar a resolver a taxonomia do grupo. Por isso, foi realizada uma investigação morfológica das estruturas subterrâneas em doze taxa de *Arrojadoa sensu lato*. O gênero revelou possuir uma grande diversidade de estruturas subterrâneas: tubérculos simples e ramificados, caules subterrâneos curtos, caules subterrâneos longos (sóboles), raízes contráteis, raízes espessadas e raízes fibrosas comuns. Os termos tubérculo e sóbole são propostos para se referir, respectivamente, ao caule espessado e suculento com função de armazenamento, e para o caule longo pouco espessado, cuja função é a propagação vegetativa. Com base na morfologia dos órgãos vegetativos, reprodutivos e estruturas subterrâneas (analisadas no presente estudo), oito espécies e cinco subespécies de *Arrojadoa* são reconhecidos, além de uma espécie de colocação genérica duvidosa.

**Palavras-chave:** tubérculo, sóbole, raiz contrátil, taxonomia

## **Introdução**

Pertencente à tribo Cereeae, a mais representativa tribo do Nordeste brasileiro (Taylor & Zappi 2004), o gênero *Arrojadoa* foi estabelecido em 1920, por Britton & Rose, para abrigar as espécies *Arrojadoa rhodantha* e *Arrojadoa penicillata*, que foram descobertas em 1906/7 pelo botânico Ernst Ule (Britton & Rose 1923, Braun & Esteves 2007). Desde então, novas espécies e táxons infraespecíficos foram descritos. Endêmico do Brasil, o gênero ocorre em áreas de Cerrado, Campos Rupestres e Caatinga, distribuindo-se, principalmente, pelos Estados de Minas Gerais e Bahia, com a exceção de *Arrojadoa rhodantha* que também ocorre nos Estados de Pernambuco e Piauí (Taylor & Zappi 2004).

Este gênero é composto por cactos colunares que podem atingir 3,5m de altura, mas geralmente não ultrapassam 1,5m. O caule pode ser ereto ou prostrado. As plantas do gênero (com exceção de *Arrojadoa bahiensis*; Taylor & Zappi 2004) são caracterizadas pelo desenvolvimento de zonas floríferas especializadas no ápice do caule, chamadas cefálio, onde as aréolas são arranjadas muito proximamente e com uma grande produção de tricomas e espinhos longos; as flores (e os frutos) são produzidas exclusivamente pelas aréolas do cefálio. Mais tarde, com a retomada do crescimento vegetativo, um ou mais novos ramos crescem por meio do cefálio, e, com o tempo, a planta desenvolve anéis sucessivos de cefálio ao longo do eixo caulinar. As flores, tubulares, apresentam coloração forte e se abrem durante o dia (podendo permanecer abertas até a noite) e são geralmente polinizadas por beija-flores (Anderson 2001, Taylor & Zappi 2004, Hunt 2006).

A classificação das espécies no gênero é bem conturbada, com alguns autores apresentando classificações divergentes (Tabela 1).

**Tabela 1.** Comparação das classificações taxonômicas divergentes de *Arrojadoa* propostas por Anderson (2001), Taylor & Zappi (2004), Hunt (2006) e Braun & Esteves (2007).

<b>Autores</b>	<b>Espécies de <i>Arrojadoa</i> reconhecidas</b>							
<b>Anderson (2001)</b>	<i>A. bahiensis</i>	-	<i>A. penicillata</i>	<i>A. rhodantha</i>	<i>A. dinae</i> ssp. <i>dinae</i>	<i>A. dinae</i> ssp. <i>eriocaulis</i>	<i>A. ×albiflora</i>	
<b>Taylor &amp; Zappi</b>	<i>A. bahiensis</i>	<i>A. marylandae</i>	<i>A. penicillata</i>	<i>A. rhodantha</i>	<i>A. dinae</i> ssp. <i>dinae</i>	<i>A. dinae</i> ssp. <i>eriocaulis</i>	<i>A. ×albiflora</i>	
<b>Hunt (2006)</b>	<i>Pierrebraunia bahiensis</i>	<i>A. marylandae</i>	<i>A. penicillata</i>	<i>A. rhodantha</i>	<i>A. dinae</i>	<i>A. eriocaulis</i>	<i>A. ×albiflora</i>	
<b>Braun &amp; Esteves (2007)</b>	<i>Pierrebraunia bahiensis</i>	<i>Arrojadoa</i> subgenus <i>Arrojadoa</i>			<i>Arrojadoa</i> subgenus <i>Albertbuiningia</i>			
		<i>A. marylandae</i>	<i>A. penicillata</i>	<i>A. rhodantha</i>	<i>A. beatae</i>	<i>A. albicoronata</i>	<i>A. albiflora</i>	
				<i>A. horstiana</i>	<i>A. dinae</i>	<i>A. eriocaulis</i>		
					<i>A. dinae</i> ssp. <i>nana</i>	<i>A. hofackeriana</i>		
<i>A. multiflora</i>	<i>A. rosenbergeriana</i>							

Anderson (2001) e Taylor & Zappi (2004), ao descreverem as espécies, reconhecem: *Arrojadoa bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Eggli, *Arrojadoa marylandae* Soares-Filho & Machado (citada apenas por Taylor & Zappi, que na verdade tratam como uma espécie nova, com um nome provisório, já que a espécie foi descrita em 2003), *Arrojadoa penicillata* (Gürke) Britton & Rose, *Arrojadoa rhodantha* (Gürke) Britton & Rose e *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo. Os autores subdividem *A. dinae* nas subespécies *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo spp *dinae* e *Arrojadoa dinae* spp *ericaulis* (Buining & Brederoo) N. P. Taylor & Zappi. Taylor & Zappi (2004) também descrevem a ocorrência de alguns híbridos, como *Arrojadoa* x *albiflora* Buining & Brederoo, postulado como um híbrido entre *A. dinae* e *A. rhodantha*.

Hunt (2006), apesar de ter como referência Taylor & Zappi (2004), não subdivide a espécie *A. dinae* em duas subespécies, mas as eleva ao nível de espécie, reconhecendo então: *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo; *Arrojadoa ericaulis* Buining & Brederoo; *Arrojadoa multiflora* F. Ritter, esta descrita como *Arrojadoa dinae* spp *dinae* em Anderson (2001) e Taylor & Zappi (2004); *Arrojadoa marylandae* Soares-Filho & Machado; *Arrojadoa penicillata* (Gürke) Britton & Rose; *Arrojadoa rhodantha* (Gürke) Britton & Rose; e *Arrojadoa* x *albiflora* Buining & Brederoo, híbrido de *A. dinae* e *A. rhodantha*. O autor coloca *Arrojadoa bahiensis* em outro gênero, considerando como *Pierrebraunia bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) Esteves.

Braun & Esteves (2007), ao tratar das espécies do subgênero *Albertbuiningia* P. J. Braun & Esteves, subgênero este que está sinonimizado em *Arrojadoa dinae* segundo Taylor & Zappi (2004), reconhecem: *A. dinae*; *A. dinae* subsp. *nana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves; *A. beatae* P. J. Braun & Esteves; *A. multiflora* F. Ritter (os últimos três taxa considerados por Anderson [2001], Taylor & Zappi [2004] e Hunt [2006] como sinônimos de *Arrojadoa dinae sensu stricto*); *A. ericaulis*; *A. rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) P. J. Braun, Esteves & van Heek; *A. albicoronata*



(van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves; *A. hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves (as três últimas consideradas como *Arrojadoa dinae* ssp. *ericaulis* por Anderson [2001] e Taylor & Zappi [2004] e como *Arrojadoa ericaulis* por Hunt [2006]); por fim, Braun & Esteves (2007), reconhecem *A. albiflora* Buining & Brederoo, que Anderson (2001), Taylor & Zappi (2004) e Hunt (2006) consideraram como um híbrido de *Arrojadoa dinae* e *Arrojadoa rhodantha*. Braun & Esteves (2001, 2003, 2007) também reconhecem para o gênero as espécies *A. rhodantha*, *A. penicillata*, *A. marylandae* e *Arrojadoa horstiana* P.J.Braun & Heimen ( a última considerada por Anderson [2001], Taylor & Zappi [2004] e Hunt [2006] como sinônimo de *Arrojadoa rhodantha*), sendo essas espécies mencionadas apenas brevemente no texto de 2007 por não pertencerem ao subgênero *Albertbuiningia*.

Taylor & Zappi (2004) e Hunt (2006) comentam que *A. dinae* ssp. *ericaulis* (*A. ericaulis* segundo Hunt) desenvolve verdadeiros tubérculos no sistema subterrâneo, enquanto *A. dinae* ssp. *dinae* (*A. dinae* segundo Hunt) pode possuir um espessamento eventual da região subterrânea do caule, mas não forma tubérculos verdadeiros. Já Braun & Esteves (2007) declaram que tubérculos estão presentes tanto em *A. dinae* quanto em *A. ericaulis*, além de ocorrerem em outras espécies do subgênero *Albertbuiningia*, sendo um dos caracteres que possibilitam reconhecer o grupo. Para Braun & Esteves (2007) há, inclusive, grande variabilidade entre as estruturas subterrâneas dos taxa do subgênero, mas não descrevem essas diferenças em detalhe.

Um dos primeiros autores a dar enfoque ao sistema subterrâneo na família Cactaceae foi Preston (1900). O autor, ao investigar a morfologia de cinco espécies de grande porte, descreveu o sistema radicular como apresentando um componente vertical (que é o primeiro a se desenvolver, e cuja função principal é a ancoragem) e um horizontal (desenvolve-se conforme o crescimento da planta, é superficial e supre as necessidades de água e nutrientes) que pode estender-se por uma grande área. Quanto

à profundidade que as raízes atingem, o autor relata que depende das características do solo e da percolação da água, mas que no geral não penetram muito no solo. Segundo Dubrovsky & North (2002), dois outros tipos de raízes são encontrados em Cactaceae: as raízes suculentas e as raízes tuberosas.

Buxbaum (1950) explorou um pouco mais o sistema radicular de Cactaceae, mostrando a diversidade de estruturas encontradas em espécies da família. O autor descreve alguns exemplos: *Melocactus intortus* (Mill.) Urb. apresenta raízes superficiais que se estendem lateralmente por mais de 7m; *Mammillaria longimamma* DC apresenta raízes suculentas; *Opuntia subterranea* R. E. Fries (sinônimo de *Maihueniopsis subterranea* (R. E. Fries) E. F. Anderson) possui raízes muito espessadas, que são mais desenvolvidas que o sistema radicular de absorção; em *Pterocactus tuberosus* (Pfeiffer) Britton & Rose ocorrem raízes tuberosas com 12cm de diâmetro, sendo descritas raízes que podem chegar à 60cm de diâmetro; em *Wilcoxia poselgeri* (Lem.) Britton & Rose (sinônimo de *Echinocereus poselgeri* Lem.) a tuberificação das raízes ocorre apenas na extremidade distal.

Gibson & Nobel (1986) classificaram os sistemas radiculares de espécies de Cactaceae em cinco tipos: 1. raízes superficiais, horizontais, que se irradiam da planta para todas as direções a partir da base da planta; 2. raízes laterais superficiais e uma raiz principal que penetra profundamente no solo, ancorando a planta; 3. um sistema compacto, consistindo de raízes curtas que se desenvolvem na base da planta; 4. única raiz tuberosa, com poucas ou nenhuma raiz lateral; 5. um sistema formado exclusivamente por raízes adventícias.

Mais recentemente, Stone-Palmquist & Mauseth (2002) descreveram seis tipos de modificações estruturais responsáveis pelo espessamento das raízes em Cactaceae, ao estudar a anatomia de 52 espécies com raízes espessadas (das 235 até então conhecidas pelos autores como possuindo raízes espessadas).

Como exposto por Dubrovsky & North (2002), Buxbaum (1950), Gibson & Nobel (1986) e Stone-Palmquist & Mauseth (2002), a ocorrência de raízes suculentas ou tuberosas em Cactaceae parece ser bem conhecida, apesar de pouco estudada. Segundo Taylor & Zappi (2004), os tubérculos (definido pelos autores como “stem-tuber”) em *Arrojadoa* parecem ser uma característica única entre as Cactaceae do nordeste brasileiro. No entanto, nenhum trabalho aborda a diversidade morfológica do sistema subterrâneo encontrada no gênero. Desta forma, este trabalho mostra um estudo morfológico em doze taxa de *Arrojadoa* sensu lato.

## Materiais & Métodos

Para este estudo foi adotada uma visão taxonômica mais liberal, utilizando os taxa reconhecidos por Braun & Esteves (2007). O uso desse sistema de classificação não significa que a endossamos; na verdade, o grande número de taxa verificado na classificação de Braun & Esteves é útil para facilitar a comunicação quando comparamos as estruturas subterrâneas encontradas nos diferentes taxa.

Foram amostrados doze taxa de *Arrojadoa*: *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves, *A. albiflora* Buining & Brederoo, *A. bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Eggli, *A. dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*, *A. dinae* subsp. *nana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves, *A. eriocaulis* Buining & Brederoo, *A. hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves, *A. marylandae* Soares-Filho & Machado, *A. multiflora* F. Ritter, *A. penicillata* (Gürke) Britton & Rose, *A. rhodantha* (Gürke) Britton & Rose, e *A. rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) P. J. Braun (Tabela 2). As amostras incluem a maioria dos taxa aceitos por Braun & Esteves (2007), exceto *A. beateae* e *A. horstiana*, pois ambas não puderam ser localizadas no campo. Também foi incluída a espécie *Arrojadoa bahiensis*, que é considerada um

membro de *Arrojadoa* por Anderson (2001) e Taylor & Zappi (2004), mas colocada no gênero *Pierrebraunia* por Hunt (2006) e Braun & Esteves (2007).

Uma única população de cada taxa foi visitada, frequentemente a localidade tipo, visto que muitos taxa são conhecidos apenas em sua localidade tipo ou possuem distribuição muito restrita. A exceção foram as espécies *Arrojadoa rhodantha* e *A. penicillata*, que possuem distribuições muito amplas e assim cada uma delas foi amostrada em três e duas localidades diferentes, respectivamente (ver Tabela 2). Indivíduos adultos de cada taxa foram coletados no campo, e os vouchers das espécies estão depositados no Herbário de Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo (SPF) e no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS)

Em cada população visitada foi verificado se havia variações morfológicas entre os diferentes indivíduos. Também foi observado o tipo de solo (arenoso, argiloso ou pedregoso) e a organização das estruturas subterrâneas. Para a análise da organização das estruturas subterrâneas, indivíduos foram desenterrados com cuidado, evitando danificar as estruturas e, assim, possibilitando caracterizar sua morfologia. Todas as estruturas subterrâneas contendo aréolas foram consideradas como caulinares. Fotografias digitais foram tiradas de todos os indivíduos coletados, sendo que um mínimo de três indivíduos por espécie foram coletados, especialmente nas espécies em que pouca ou nenhuma variação foi observada entre as populações. No caso de variações encontradas entre indivíduos de uma determinada população, todos os tipos morfológicos identificados foram coletados.

**Tabela 2.** Lista de taxa amostrados e respectivos locais de coleta.

Táxon	Locais de coleta
<i>Arrojadoa albicoronata</i> (van Heek et al.) P. J. Braun & Esteves	Grão Mogol – MG
<i>Arrojadoa albiflora</i> Buining & Brederoo	Jacaraci – BA
<i>Arrojadoa bahiensis</i> (P. J. Braun & E. Esteves) N. P. Taylor & Eggli	Mucugê – BA
<i>Arrojadoa dinae</i> Buining & Brederoo subsp. <i>Dinae</i>	Montezuma – MG
<i>Arrojadoa dinae</i> subsp. <i>nana</i> (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves	Cordeiros – BA
<i>Arrojadoa eriocaulis</i> Buining & Brederoo	Mato Verde – MG
<i>Arrojadoa hofackeriana</i> (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves	Piatã – BA
<i>Arrojadoa marylanae</i> Soares-Filho & M.Machado	Tanhaçú – BA
<i>Arrojadoa multiflora</i> F. Ritter	Caetité – BA
<i>Arrojadoa penicillata</i> (Gürke) Britton & Rose	Itaobim – MG
	Seabra – BA
	Abaíra – BA
<i>Arrojadoa rhodantha</i> (Gürke) Britton & Rose	Mato Verde – MG
	Morro do Chapéu – BA
<i>Arrojadoa rosenbergeriana</i> (van Heek & Strecker) P. J. Braun, Esteves & van Heek	Santo Antônio do Retiro – MG

## Resultados

O gênero *Arrojadoa* se mostrou bastante diverso quanto aos tipos de estruturas subterrâneas presentes, apresentando: 1) tubérculos simples ou ramificados, 2) caules subterrâneos curtos e/ou longos, 3) raízes contráteis espessadas e suculentas, 4) raízes espessadas, 5) raízes comuns (ou fibrosas) (Tabela 3). O último tipo, raízes comuns, ocorre em todos os taxa, sendo a única estrutura subterrânea encontrada em alguns deles (*Arrojadoa albiflora*, *A. bahiensis*, *A. marylandae*, *A. penicillata*, e *A. rhodantha*). Nos taxa que possuem outras estruturas subterrâneas, além de raízes comuns, cada táxon geralmente possui uma combinação única de estruturas (Tabela 3). Não foram encontradas variações nos tipos de estruturas subterrâneas entre os indivíduos amostrados para cada táxon, exceto para *Arrojadoa multiflora*, onde diferentes indivíduos mostraram morfologias distintas de estruturas subterrâneas.

### *Arrojadoa albicoronata* (Fig.1a-c)

As plantas desse táxon habitam solos argilo-arenosos na localidade tipo, e a única conhecida, próximo à Grão Mogol. A estrutura subterrânea é mais facilmente entendida ao examinar um indivíduo jovem, no qual podemos perceber a presença de um segmento caulinar subterrâneo central espessado e suculento, a partir do qual se desenvolve uma raiz contrátil principal espessada e um segmento aéreo. Esse caule subterrâneo espessado possui um formato arredondado e, a partir dele, brotam novos segmentos caulinares subterrâneos, que também podem desenvolver raízes contráteis e segmentos caulinares aéreos (Fig. 1b). Raízes adventícias também são produzidas nesses tubérculos. Conforme a planta cresce, há produção de novos segmentos caulinares e maior espessamento dos mesmos. Os indivíduos mais velhos desenvolvem um denso aglomerado de tubérculos, e diversos caules aéreos finos (Fig. 1c).

***Arrojadoa albiflora*** (Fig. 1d)

Esse táxon foi coletado em Jacaraci (Bahia), onde cresce em fendas de rochas, com um solo arenoso raso (Fig. 1d). Todos os indivíduos analisados possuem apenas uma raiz principal curta e raízes laterais comuns superficiais.

***Arrojadoa bahiensis*** (Fig. 2a-c)

Essa espécie foi visitada na população de Mucugê (Bahia), ocorre como rupícula em fendas de rochas de arenito (Fig. 2a). Essa espécie também possui uma raiz principal curta e algumas raízes laterais comuns (Fig. 2b-c).

***Arrojadoa dinae* subsp. *dinae*** (Fig. 2d-g)

Na população investigada perto de Montezuma (Minas Gerais), as plantas desse táxon são encontradas em solo argiloso-pedregoso. Indivíduos jovens possuem apenas um caule subterrâneo principal espessado, que apresenta uma raiz contrátil espessada. Esse caule espessado se origina do eixo caulinar-radicular da plântula, provavelmente é um espessamento da região em torno e acima do hipocótilo. Mais segmentos caulinares espessados, as vezes curtos, são produzidos a partir do segmento principal. Alguns dos novos segmentos produzidos possuem crescimento plageotrópico, mas não se alongam muito (Fig. 2e-f). Também estão presentes raízes laterais comuns, que se ramificam a partir da raiz contrátil, e raízes adventícias que se originam dos segmentos caulinares subterrâneos. Já nos indivíduos mais desenvolvidos, foram observados muitos segmentos caulinares subterrâneos espessados, que podem se ramificar e produzir segmentos aéreos (Fig. 2g).

***Arrojadoa dinae* subsp. *nana*** (Fig. 3a-b)

As plantas desse táxon são encontradas sobre fendas de rochas com solo muito raso e argilo-pedregoso (Fig. 3a) na população visitada próximo à Cordeiros (Bahia). Esse táxon possui segmentos caulinares subterrâneos longos, relativamente ao seu tamanho, não muito espessados, que crescem plageotropicamente. Ramificações ocorrem nos segmentos caulinares, os quais produzem raízes adventícias (Fig. 3b). Esses caules subterrâneos podem emergir e se tornar fotossintetizante. Nos indivíduos analisados só foi possível observar raízes de origem adventícia, mas assumimos que raízes de origem da radícula ocorrem ao menos nas plântulas.

#### *Arrojadoa eriocaulis* (Fig. 3c-h)

Esse táxon foi visitado na localidade tipo próximo à Mato Verde (Minas Gerais), onde cresce em solo arenoso (Fig. 3c). Em um indivíduo jovem, podemos perceber que o espessamento se inicia na região basal do caule, ao redor e acima da região hipocotiledonar, com dois pontos de constrição, e uma raiz principal sendo produzida abaixo dessa região (Fig. 3d-e). Essa raiz principal se desenvolve em uma raiz contrátil espessada, e raízes adventícias se originam da região basal espessada do caule. Em indivíduos mais velhos, percebemos que a região subterrânea do caule é bastante espessada, quase esférica (Fig. 3f-h). Eventualmente, o caule aéreo morre, sendo que a estrutura subterrânea origina novos segmentos caulinares aéreos, a partir de aréolas mais apicais. A raiz contrátil também se espessa mais e pode formar raízes laterais comuns (Fig. 3f-h).

#### *Arrojadoa hofackeriana* (Fig. 4a-c)

*Arrojadoa hofackeriana* (Fig. 4a) foi coletada em sua localidade tipo, e a única conhecida, próximo de Piatã (Bahia), onde cresce em solo arenoso. Foi observado um sistema subterrâneo um pouco mais complexo, ela possui segmentos caulinares



subterrâneos muito espessados e suculentos, que originam novos segmentos, de maneira semelhante ao que ocorre em *Arrojadoa albicoronata*. Contudo, em *A. hofackeriana*, os tubérculos são organizados em uma sequência, com cada tubérculo formando um ou mais raízes contráteis espessadas, sendo que apenas um dos tubérculos apresenta um segmento aéreo (Fig. 4b). Também percebemos a presença de raízes espessadas, não contráteis (Fig. 4c, seta), e raízes fibrosas comuns.

#### ***Arrojadoa marylanae*** (Fig. 4d-e)

Amostras desse táxon foram coletadas em sua localidade tipo, a única conhecida, perto de Sussuarana (Bahia), onde cresce como rupícula em afloramentos de rocha cristalina de quartzo branco, nas fendas cheias de cascalho e matéria orgânica (Fig. 4d). Essa espécie é a maior do gênero, atingindo até três metros de altura. Seu sistema radicular é composto de uma raiz principal não espessada e um emaranhado de raízes laterais comuns (Fig. 4e).

#### ***Arrojadoa multiflora*** (Fig. 5a-d)

Esse táxon foi o único em que observamos variação entre as estruturas subterrâneas dos indivíduos amostrados. Na população visitada próximo de Caetité (Bahia) as plantas habitam uma área com solo arenoso. Três morfologias distintas foram encontradas: 1) presença de sistema subterrâneo apresentando apenas raízes contráteis e raízes comuns, não espessadas (Fig. 5b); 2) presença de raízes comuns, segmentos caulinares subterrâneos curtos que se desenvolvem na base subterrânea do segmento aéreo fotossintetizante, e raízes adventícias produzidas nas aréolas (Fig. 5c); 3) presença de todos os caracteres encontrados no segundo tipo morfológico e, adicionalmente, a presença de caules subterrâneos longos com crescimento plagiotrópico, que eventualmente produzem raízes adventícias e novos segmentos

caulinares aéreos fotossintetizantes (Fig. 5d). Apenas um indivíduo exibindo o terceiro tipo morfológico foi encontrado, sendo que segmentos subterrâneos curtos também são formados na base dos novos segmentos aéreos produzidos pelos caules subterrâneos longos.

***Arrojadoa penicillata*** (Fig. 5e-f)

O táxon foi amostrado em duas populações ao longo da sua distribuição nos estados da Bahia (Seabra) e de Minas Gerais (Itaobim). A espécie não apresentou nenhuma variação entre as populações ou indivíduos de uma mesma população. Ela cresce em solo argiloso, sendo que a raiz principal fibrosa se aprofunda no solo de 15 à 20 cm, e as raízes laterais crescem superficialmente, podendo se estender por uma distância de cerca de 1m ao redor da planta (Fig. 5f).

***Arrojadoa rhodantha*** (Fig. 6a-b)

Esse táxon foi visitado em três populações diferentes ao longo de seu espectro de distribuição: norte de Minas Gerais (Mato Verde), centro da Bahia (Abaíra) e norte da Bahia (Morro do Chapéu). A espécie ocorre em solo argiloso e não apresentou variações morfológicas do sistema subterrâneo entre as populações ou indivíduos de uma mesma população. O sistema subterrâneo dessa espécie é similar ao de *Arrojadoa penicillata*, composto de uma raiz principal que se aprofunda no solo e raízes laterais, essas não muito longas (Fig. 6b). Em alguns casos segmentos caulinares aéreos podem tombar ao solo e enraizar, formando indivíduos com muitos segmentos caulinares aéreos.

***Arrojadoa rosenbergeriana*** (Fig. 6c-f)

O táxon foi observado em sua localidade tipo, próximo de Santo Antônio do Retiro (Minas Gerais), não muito longe de onde *Arrojadoa eriocaulis* é encontrada. Plantas desse táxon ocorrem em solo argilo-pedregoso (Fig. 6c-d). A estrutura subterrânea exibida pelas plantas desse táxon são muito semelhantes ao encontrado em *Arrojadoa dinae* ssp. *dinae*: segmentos caulinares subterrâneos espessados se originando de um segmento caulinar mais velho, os quais podem originar segmentos aéreos fotossintetizantes (Fig. 6e-f). As raízes, de origem adventícia, se alongam superficialmente.

**Discussão****Terminologia utilizada para as estruturas subterrâneas encontradas em*****Arrojadoa***

Appezato-da-Glória (2003), em um trabalho cujo foco é a história e evolução do conhecimento da morfologia de sistemas subterrâneos em espécies brasileiras, definiu conceitos fundamentais de raízes tuberosas e tubérculos, destacando que este último, muitas vezes, é utilizado como sinônimo de estrutura tuberificada, recebendo terminologias como tubérculo radicular, tubérculo caulinar ou tubérculo hipocotiledonar.

A terminologia adotada pelos diversos autores pode ser causa de confusão, especialmente por traduções de outras línguas. A literatura inglesa utiliza o termo “tuber” para qualquer estrutura subterrânea tuberificada, ou dilatada, seja de origem caulinar ou radicular (Onwueme & Charles 1994, Hickey & King 2000, Bell & Bryan 2008). Para diferenciar a natureza das estruturas, os termos adotados são: “stem tuber”, para estruturas tuberificadas (ou dilatadas) de origem caulinar, e “root tuber”, para estruturas tuberificadas de origem radicular (Pate & Dixon 1982, Onwueme & Charles

1994, Hickey & King 2000, Bell & Bryan 2008). No entanto, segundo Appezzato-da-Glória (2003), na literatura brasileira, o termo **raiz tuberosa** deve ser empregado à estrutura radicular tuberificada, **tubérculo** à estrutura tuberificada caulinar, e **tubérculo hipocotiledonar** às estruturas tuberificadas de origem hipocotiledonar, já que a natureza anatômica do hipocótilo pode variar dependendo da espécie.

No presente trabalho, os segmentos caulinares subterrâneos espessados e suculentos encontrados em alguns taxa investigados de *Arrojadoa*, que claramente desempenham função de armazenamento, serão denominados no presente trabalho de tubérculos. A natureza caulinar foi identificada por meio da presença de aréolas em toda a extensão da estrutura, esse caráter serviu para distinguir os tubérculos das raízes tuberosas.

No tubérculo central (o primeiro a ser formado) de *A. albicoronata*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. eriocaulis* e *A. hofackeriana* a região mais basal pode ter contribuição do hipocótilo durante sua formação, pois em indivíduos mais jovens foi possível observar espessamento ao redor e acima da região hipocotiledonar.

Os outros tipos de segmentos caulinares subterrâneos que ocorrem nos taxa de *Arrojadoa*, ou seja, os segmentos caulinares subterrâneos curtos e os segmentos caulinares subterrâneos longos, são mais facilmente identificados como de origem caulinar, pois possuem costelas mais ou menos normais e aréolas. Frequentemente esses caules subterrâneos longos possuem crescimento difuso e plageotrópico, se propagando horizontalmente logo abaixo da superfície, desenvolvendo raízes adventícias e dando origem a segmentos aéreos fotossintetizantes. Esses segmentos caulinares subterrâneos parecem ter maior função na propagação vegetativa (e como uma precaução para o caso do caule aéreo ser destruído) que como órgão de reserva. Sendo mais apropriado o uso da terminologia sóbole, ao invés de tubérculo, para esse tipo de caule subterrâneo, como exemplificado por Rizzini & Heringer (1966), que

aplicam o termo para espécies com sistemas subterrâneos difusos, nas quais ramos caulinares crescem horizontalmente no solo e dão origem a ramos aéreos.

Rizzini & Heringer (1966) chamam a atenção para a utilização da terminologia rizoma, nas espécies por eles estudadas, como sendo imprópria, visto que rizoma é o caule subterrâneo bem caracterizado das monocotiledôneas e algumas “dicotiledôneas”. O rizoma é um caule geralmente espessado, com origem a partir da plúmula, constituindo um sistema monopolar de ramificação caulinar com entrenós curtos e nós marcante (Holm 1929, Appezzato-da-Glória 2003). No caso de *Arrojadoa* o termo rizoma também não se aplica, já que o caule subterrâneo alongado (sóbole) se origina de aréolas de segmentos caulinares mais antigos, possuindo uma nítida segmentação.

O termo estolão também não é apropriado para os segmentos caulinares alongados de *Arrojadoa*, pois, apesar dos estolões subterrâneos se desenvolverem a partir de um caule pré-existente e possuir internós longos, este usualmente gera novos caules apenas na extremidade (Holm 1929, Ferri *et al.* 1981). Já nos caules subterrâneos de *Arrojadoa*, os novos segmentos caulinares aéreos podem se desenvolver de qualquer aréola presente ao longo do segmento caulinar.

O termo sóbole designa um caule subterrâneo com crescimento plagiotrópico, sem modificações marcantes, que pode se ramificar e também gerar raízes adventícias e novos caules aéreos nos internós (Rizzini & Heringer 1966, Appezzato-da-Glória 2003), sendo um termo mais apropriado para definir os caules subterrâneos alongados de *Arrojadoa* que rizoma ou estolão (ver tabela 3).

**Tabela 3.** Diversidade de estruturas subterrâneas encontradas no taxa selecionados de *Arrojadoa*. Raízes fibrosas e raízes adventícias são encontradas em todos os taxa, por essa razão o caráter não é mostrado nessa tabela. Os taxa *Arrojadoa albiflora*, *Arrojadoa bahiensis*, *Arrojadoa marylanae*, *Arrojadoa penicillata*, e *Arrojadoa rhodantha* não são incluídos por apresentarem seu sistema radicular simples e sem variações, composto de uma raiz principal (não espessada) e uma rede de raízes fibrosas laterais.

Táxon	Estruturas Subterrâneas				
	Tubérculos ramificados	Tubérculos simples	Caulés subterrâneos curtos	Sóboles (caules subterrâneos longos)	Raízes contráteis espessadas e suculentas
<i>Arrojadoa albicoronata</i>	X				X
<i>Arrojadoa dinae</i> subsp. <i>dinae</i>		X		X	X
<i>Arrojadoa dinae</i> subsp. <i>nana</i>				X	
<i>Arrojadoa eriocaulis</i>		X			X
<i>Arrojadoa hofackeriana</i>	X				X
<i>Arrojadoa multiflora</i>			X	X	X
<i>Arrojadoa rosenbergeriana</i>				X	

### A utilidade da morfologia dos sistemas subterrâneos para a delimitação das espécies em *Arrojadoa*

Como mencionado anteriormente, a classificação de *Arrojadoa* é conturbada, e diferentes autores têm proposto sistemas de classificação divergentes, que diferem sobre o nível de abrangência dos taxa aceitos. As visões mais conservadoras são baseadas na classificação preconizada pelo Grupo Internacional de Sistemática de Cactaceae da Organização Internacional para o Estudo das Plantas Suculentas

(Internacional Cactaceae Systematic Group of the International Organization for Succulent Plant Study – IOS) (Hunt & Taylor 1986, 1990). Essa visão taxonômica reconhece cinco ou seis espécies de *Arrojadoa*: *A. bahiensis*, *A. dinae*, *A. eriocaulis* (os últimos dois taxa algumas vezes combinados como subespécies de *A. dinae*), *A. marylandae*, *A. penicillata*, and *A. rhodantha* (ver Tabela 1). O táxon *Arrojadoa marylandae* não é mencionado no sistema de classificação de Anderson (2001) porque essa espécie foi descrita em data posterior (Soares-Filho & Machado 2003), e em Taylor & Zappi (2004) esse táxon é mencionado apenas brevemente, como uma espécie com nome provisório.

De todos os taxa investigados nesse estudo, os seguintes são geralmente aceitos com unanimidade por todos os sistemas de classificação: *Arrojadoa bahiensis*, *A. marylandae*, *A. penicillata* e *A. rhodantha*. Os únicos pontos de controvérsia são: a posição genérica de *Arrojadoa bahiensis*, que é posicionada por Hunt (2006) e Braun & Esteves (2007) no gênero *Pierrebraunia*; e que Braun & Esteves (2007) reconhecem *Arrojadoa horstiana* como uma espécie distinta, enquanto é reconhecida como um sinônimo de *Arrojadoa rhodantha* pelos outros sistemas de classificação. Todos esses taxa possuem estruturas subterrâneas idênticas, o sistema radicular é composto apenas de raízes fibrosas normais, geralmente na forma de uma raiz principal de ancoragem e uma rede de raízes laterais que se estendem horizontalmente logo abaixo da superfície (ou ao longo de fendas de rochas nas espécies rupícolas), cuja função é a absorção de água e nutrientes. Assim, a estrutura subterrânea encontrada nesses taxa não são úteis para a distinção das espécies, e suas características diagnósticas são encontradas na morfologia das estruturas vegetativas e reprodutivas.

O táxon *Arrojadoa albiflora* também possui uma estrutura subterrânea simples, seu sistema radicular consiste de raízes fibrosas organizadas em uma raiz principal de ancoragem e uma rede de raízes laterais de absorção. Esse táxon é geralmente

reconhecido como um híbrido de ocorrência natural por quase todos os sistemas de classificação. Anderson (2001) afirma que esse táxon é aparentemente um híbrido de ocorrência natural (“apparently is a naturally occurring hybrid”), *A. dinae* × *A. rhodantha*. Essa é a mesma visão de Taylor & Zappi (2004), que declararam que esse táxon é intermediário entre as espécies parentais (“intermediate between the parents”), uma afirmação repetida por Hunt (2006). Foram Braun & Esteves (1995) que apresentaram a hipótese que *A. albiflora* era um híbrido natural (“*A. albiflora* is dan ook waarschijnlijk een natuurhybride tussen de beide ondergeslachten” – *A. albiflora* é provavelmente um híbrido natural entre espécies dos dois subgêneros), uma visão também defendida pelos mesmos autores em 2001 e 2003 (Braun & Esteves 2001, 2003). Entretanto, mais recentemente, Braun & Esteves mudaram sua visão (Braun & Esteves 2007), considerando a hipótese anterior especulativa e sem evidências reais, visto que, apesar do caule aéreo lembrar o de *A. rhodantha* e as flores serem semelhantes as *A. dinae*, *A. rhodantha* ocorre nas planícies ao redor de Urandi e *A. dinae* ocorre muito mais ao sudeste, tornando a hibridização entre essas espécies altamente improvável.

Braun & Esteves (2007) relatam que, até aquele momento, apenas o habitat original era conhecido. Entretanto, a população que visitamos não foi a localidade tipo, mas uma segunda população encontrada por Machado, perto da cidade de Jacaraci (Bahia); ela fica perto de Urandi, mas é uma população separada. Mais recentemente, Machado (comunicação pessoal) também encontrou duas outras populações em Jacaraci, localizadas a vários quilômetros de distância ao sul da primeira população descoberta. Assim, *Arrojadoa albiflora* é conhecida como ocorrendo em, ao menos, quatro populações distintas. O número de plantas em algumas dessas populações é bastante grande, e as plantas são morfologicamente uniformes dentro e entre populações. Em nenhuma das populações, *Arrojadoa albiflora* pode ser encontrada



crescendo em simpatria com qualquer uma de suas supostas espécies parentais, *A. dinae* ou *A. rhodantha*. Todos esses fatos sugerem que *Arrojadoa albiflora* é certamente uma linhagem distinta, e assim uma boa espécie, em oposição à visão que postula esse táxon como um híbrido de primeira geração. Além disso, *Arrojadoa albiflora* não deve ser considerada como uma forma de *A. rhodantha* com flores bicolores, porque outras diferenças existem entre elas: *A. albiflora* ramifica somente a partir da base, e seus caules produzem apenas de um a três cefálios sucessivos, enquanto *A. rhodantha* pode se ramificar mais para o alto do caule e frequentemente produz muitos cefálios sucessivos; *A. albiflora* possui frutos obovóides, bicudos e de coloração marrom avermelhado no ápice, e verde-oliva a verde-amarelado na base, enquanto os frutos de *A. rhodantha* são globosos e vermelho escuros; e *A. albiflora* possui desenvolvimento de espinhos hipertróficos na base de seus caules, enquanto *A. rhodantha* não.

Todos os demais taxa investigados possuem estrutura subterrânea mais complexa: caules subterrâneos sob a forma de tubérculos, caules subterrâneos curtos, sóboles, raízes contráteis espessadas e suculentas, e raízes adventícias. O desenvolvimento de caules subterrâneos por esses taxa, aliado ao seu caule “macio” (“softer” stem) (significando que seu tecido vascular não se torna muito lignificado) e suas flores bicolores, constitui a base para sua diferenciação em um subgênero distinto, *Albertbuiningia* (Braun & Esteves 1995).

Todos os taxa aceitos por Braun & Esteves (2007) no subgênero *Albertbuiningia* são considerados por Anderson (2001) e Taylor & Zappi (2004) como consistindo de uma única espécie, *Arrojadoa dinae*, que é, de acordo com essa visão, uma espécie extremamente variável. A variação infraespecífica encontrada em *A. dinae* é dividida, por Anderson (2001) e Taylor & Zappi (2004), em duas subespécies, subsp. *dinae* e subsp. *eriocaulis*. Segundo Taylor & Zappi (2004) as duas subespécies podem ser distinguidas pela presença de um tubérculo bem desenvolvido e caule lanoso na subsp.

*eriocaulis*, enquanto plantas da subsp. *dinae*, apesar de possuir caules subterrâneos, não possuem tubérculos, e seus caules não são lanosos. As duas subespécies foram posteriormente reconhecidas como espécies distintas (Hunt 2006, Braun & Esteves 2007), porque foi descoberta uma área onde os dois taxa ocorrem em simpatria sem nenhuma evidência de formas intermediárias. Mas mesmo com esta divisão do subgênero *Albertbuiningia* em duas espécies, cada uma delas continua a ser bastante variável na morfologia de suas estruturas subterrâneas. Existem, porém, diferenças marcantes na morfologia das estruturas subterrâneas em alguns destes taxa, que pode ser útil para distingui-las.

O caso mais extremo é a ampla circunscrição de *Arrojadoa eriocaulis*, incluindo os taxa *Arrojadoa albicoronata*, *A. hofackeriana* e *A. rosenbergeriana*. Isso significaria que as estruturas subterrâneas, nessa espécie, variam enormemente entre diferentes populações, mas não dentro da mesma população. As estruturas subterrâneas de *Arrojadoa eriocaulis sensu lato* vão desde o desenvolvimento de um tubérculo único, tubérculos ramificados, tubérculos em cadeia, até o desenvolvimento de sóboles – isto é, as diferentes estruturas subterrâneas encontradas em *Arrojadoa eriocaulis* abrangeriam todo o espectro de variações encontrado no gênero.

O táxon *Arrojadoa albicoronata* difere de *A. eriocaulis sensu stricto* devido ao caule delgado, flores com perianto interno branco (*versus* perianto interno arroxeadado em *A. eriocaulis* s.s.), e tubérculos ramificados (*versus* tubérculos simples, ou únicos, em *A. eriocaulis* s.s.). Ele também possui uma distribuição disjunta, sendo encontrado somente nas proximidades de Grão Mogol (Minas Gerais), enquanto *A. eriocaulis* s.s. encontra-se mais ao norte, na região entre as cidade de Mato Verde, Monte Azul e Santo Antônio do Retiro. A diferença mais significativa entre *A. albicoronata* e *A. eriocaulis* s.s. parece ser as estruturas dos tubérculos: pequenos tubérculos ramificados na primeira, e um único tubérculo grande na segunda. Mas é discutível o quanto essas diferenças são

significativas para distingui-las como espécies separadas. É desejável uma investigação da extensão da ocorrência dos taxa, bem como um levantamento da distribuição entre as áreas atualmente conhecidas, a fim de determinar se seus intervalos são de fato disjuntos. Também é necessário investigar as estruturas subterrâneas de outras populações de *A. eriocaulis* s.s. para verificar se os tubérculos únicos são encontrados em todas as populações deste táxon. No momento, acreditamos que *A. albicoronata* é suficientemente distinta na morfologia das estruturas subterrâneas, caule aéreo vegetativo e flores, assim como tendo uma distribuição disjunta, para reconhecê-la como uma subespécie de *A. eriocaulis*, como já proposto por Braun & Esteves (1995, 2001, 2003).

A situação de *Arrojadoa rosenbergeriana* é mais complexa. Esse táxon foi originalmente descrito como uma variedade de *A. eriocaulis* (van Heek & Strecker 1993), e posteriormente reconhecido como um sinônimo de *A. eriocaulis* (Anderson 2001, Taylor & Zappi 2004). Mais recentemente, Braun & Esteves (2007) elevaram esse táxon para a condição de espécie. *Arrojadoa rosenbergeriana* cresce próximo a *A. eriocaulis* (distância de apenas 9km em linha reta), e difere desta porque seu caule é pouco lanoso, as flores possuem a região interna do perianto branca (*versus* perianto interno arroxeadado em *A. eriocaulis* s.s.) (Braun & Esteves 2007), e seus caules subterrâneos são sóboles (contra os tubérculos únicos em *A. eriocaulis* s.s.). Braun & Esteves (2007) apontam que a área de distribuição de *Arrojadoa rosenbergeriana* está inserida entre os três habitats de *A. eriocaulis*. As diferenças encontradas na morfologia dos órgãos vegetativos, florais e, mais importante, das estruturas subterrâneas, separa *A. rosenbergeriana* de *A. eriocaulis*. As características morfológicas de *A. rosenbergeriana* parecem aliar este táxon mais perto de *A. dinae*, que também possui caules não lanosos e desenvolve sóboles. Mas *A. rosenbergeriana* difere de *A. dinae* devido principalmente às

flores com perianto interno branco, que em *A. dinae* é amarelo. Propomos, assim, a transferência de *A. rosenbergeriana* para *A. dinae* como uma subespécie:

***Arrojadoa dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M.Machado comb. et stat. nov.**

**Basionym: *A. eriocaulis* var. *rosenbergeriana* van Heek & Strecker.**

**Kakteen und Andere Sukkulente 44: 262. 1993.**

Outro táxon que é reconhecido como sinônimo de *A. eriocaulis* por Taylor & Zappi (2004) e Hunt (2001) é *Arrojadoa hofackeriana*. Esse táxon foi originalmente descrito por Braun & Esteves (2002) como uma subespécie de *Arrojadoa multiflora*, distinto na morfologia floral, pois *Arrojadoa hofackeriana* possui flores tubulares com perianto interno lanceolado de coloração laranja. Braun & Esteves (2002) afirma que, em estado vegetativo, o caule de *A. hofackeriana* pouco difere do de *A. multiflora*, embora os espinhos e o indumento em *A. hofackeriana* são de cor marrom escura. Entretanto existem diferenças mais importantes entre *A. hofackeriana* e as outras espécies de *Arrojadoa*: esse táxon não desenvolve um cefálio apical com recorrência de crescimento vegetativo – o “cefálio em anel”, que é uma característica chave em todas as outras espécies de *Arrojadoa*. Braun & Esteves (2002) interpretaram essa peculiaridade de *A. hofackeriana* como sendo a perda de expressão do cefálio, e salientaram que *Arrojadoa multiflora* já possui a tendência de produzir um cefálio muito indistinto. Todavia, as flores de *A. hofackeriana* são sempre produzidas em apenas um lado do caule, de aréolas modificadas com muito indumento, formando uma zona florífera lateral. Assim, esse táxon difere de todos os outros taxa de *Arrojadoa*, visto que as flores são produzidas em posição lateral, em vez de uma posição apical.

Surpreendentemente, Machado (2006) recentemente relatou que este táxon ocupa uma posição entre as espécies de *Micranthocereus* Backeb. em uma filogenia molecular não publicada de exemplares da tribo Cereeae, usando quatro regiões do genoma do cloroplasto. Com base nesse conhecimento, e na presença de uma zona florífera lateral em *Arrojadoa hofackeriana*, que é similar a zona florífera das espécies de *Micranthocereus*, Machado (2006) combinou *Arrojadoa hofackeriana* em *Micranthocereus* como *Micranthocereus hofackerianus* (P.J.Braun & Esteves) M. Machado. O autor também levantou a hipótese de que *Micranthocereus hofackerianus* pode ser um híbrido estabilizado, visto que possui DNA dos cloroplastos de *Micranthocereus* e uma zona florífera lateral similar ao encontrado em espécies do mesmo gênero, mas também desenvolve tubérculos e tem caules muito finos como os de *Arrojadoa*. Se este táxon é de origem híbrida, uma colocação em qualquer um dos dois gêneros é possível, e com base nisto Braun & Esteves (2007) combinaram o táxon sob *Arrojadoa*. Não importa em que gênero este táxon, em última análise, irá revelar pertencer, o fato é que ele é distinto, boa espécie, facilmente reconhecível por características vegetativas e reprodutivas e também pela morfologia de suas estruturas subterrâneas.

*Arrojadoa dinae sensu* Hunt (2006) inclui os taxa *Arrojadoa multiflora*, *A. beateae* (e seu sinônimo *Arrojadoa heimenii* van Heek & Strecker) e *A. dinae* subsp. *nana*; esses taxa podem ser caracterizados pelo desenvolvimento de sóboles e caules não lanosos. Durante o decorrer do trabalho de campo realizado neste estudo não foi possível localizar nenhuma população de *A. beateae*, e assim não podemos comentar muito sobre a estrutura subterrânea e as relações desse táxon. De qualquer forma, sua distribuição parece ser disjunta em relação a *Arrojadoa dinae*, que ocorre mais ao norte (Taylor & Zappi 2004). Sua descrição parece ser semelhante a de *Arrojadoa dinae*, em especial a subespécie *rosenbergeriana* conforme estabelecido aqui, ela difere principalmente na coloração das flores, que possuem a região interna do perianto arroxeadas.

*Arrojadoa dinae* subsp. *nana* pode ser distinguida da subespécie tipo por seu hábito rastejante, caules e flores pequenos (Braun & Esteves 2007). As estruturas subterrâneas da subsp. *nana* também diferem da subespécies tipo: ela forma sóboles longos, enquanto na subsp. *dinae* os sóboles são curtos. *Arrojadoa dinae* subsp. *nana* também possui uma distribuição mais ao leste que a subespécie tipo, embora, até o momento, não é conhecido se as duas formas interagem. Por causa destas diferenças morfológicas, que fazem com que as plantas da subsp. *nana* sejam identificáveis mesmo em cultivo, acreditamos que o reconhecimento deste táxon como uma subespécie distinta de *Arrojadoa dinae* se justifica.

*Arrojadoa multiflora* é incluída como na sinonímia de *A. dinae* por Anderson (2001), Taylor & Zappi (2004), e Hunt (2006), que declara que “as descrições e ilustrações de Ritter são ambíguas em relação à atribuição deste táxon em *A. dinae* ou em *A. eriocaulis*, mas o primeiro parecendo ser o mais provável”. Braun & Esteves (2007) aceitam esse táxon com a observação de que, em *A. multiflora*, o caule é muito mais fino que o de *A. dinae*, e são um pouco lanosos como *A. eriocaulis*, mas as flores são muito diferentes das duas, sendo vermelho-alaranjado com segmentos do perianto amarelados, que se distribuem radialmente de forma ampla, uma característica única no subgênero [*Albertbuiningia*]. *Arrojadoa multiflora* difere de *A. eriocaulis* por não desenvolver tubérculos e possuir morfologia floral diferente. É variável no que diz respeito às suas estruturas subterrâneas, possuindo sóboles e caules subterrâneos curtos. Sóboles também estão presentes em *A. dinae*, mas em subespécies diferentes. As flores de *Arrojadoa multiflora* são bicolors, com cores semelhantes às de *A. dinae*: tubo vermelho alaranjado e segmentos do perianto amarelos; entretanto, ao contrário de *A. dinae* onde as unidades do perianto são eretos e lanceolados, as unidades do perianto de *A. multiflora* são espatulatos e patentes. Além destas diferenças morfológicas, estudos moleculares (Machado, dados não publicados) sugere que *A. multiflora* é uma linhagem

distinta e mais antiga que *A. dinae* e *A. eriocaulis*. Portanto, aceitamos *A. multiflora* como boa espécie.

## Conclusão

A divisão do gênero em dois subgêneros como proposto por Braun & Esteves (1995), com o subgênero *Arrojadoa* caracterizado por plantas com tecidos vasculares lignificados, caules mais grossos, um sistema radicular fibroso, sem desenvolvimento de caule subterrâneo (tubérculos ou sóboles) e flores de coloração uniforme; e o subgênero *Albertbuiningia* caracterizado por plantas com caules finos e não lignificados, flores bicolors, e desenvolvimento de caules subterrâneos (tubérculos e sóboles), é ofuscado por *Arrojadoa albiflora*, que possui caules grossos e lignificados e sistema radicular fibroso como as espécies do subgênero *Arrojadoa*, mas também possui flores bicolors como as encontradas em espécies do subgênero *Albertbuiningia*. É provável que ao menos um dos subgêneros possa revelar-se não monofilético quando filogenias moleculares forem reconstruídas para o gênero. Embora o desenvolvimento de caules subterrâneos possa ser uma sinapomorfia para subgênero *Albertbuiningia*, evidências moleculares preliminares (Machado, dados não publicados) sugerem que os dois subgêneros são completamente mesclados. Por conseguinte, optamos por não aplicar qualquer subdivisão formal de *Arrojadoa*.

Segue uma lista de taxa de *Arrojadoa* atualmente aceitos para o gênero:

*Arrojadoa albiflora* Buining & Brederoo

*Arrojadoa bahiensis* (P.J.Braun & E. Esteves) N.P.Taylor & Eggl

*Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo

subespécie *dinae*

subespécie *nana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves

subespécie *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M.Machado

*Arrojadoa eriocaulis* Buining & Brederoo

subespécie *eriocaulis*

subespécie *albicoronata* (van Heek et al.) P.J.Braun & Esteves

*Arrojadoa marylandae* Soares-Filho & M.Machado

*Arrojadoa multiflora* F.Ritter

*Arrojadoa penicillata* (Gürke) Britton & Rose

*Arrojadoa rhodantha* (Gürke) Britton & Rose

*Arrojadoa beateae* e *A. horstiana* requerem mais investigações antes que uma decisão conclusiva possa ser tomada sobre suas posições taxonômicas. O seguinte táxon é aceito como espécie, mas seu posicionamento genérico é duvidoso, e investigações genéticas mais detalhadas devem ser realizadas para determinar a que gênero é mais adequado atribuir esse táxon:

*Arrojadoa hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves |

*Micranthocereus hofackerianus* (P.J.Braun & Esteves) M.Machado

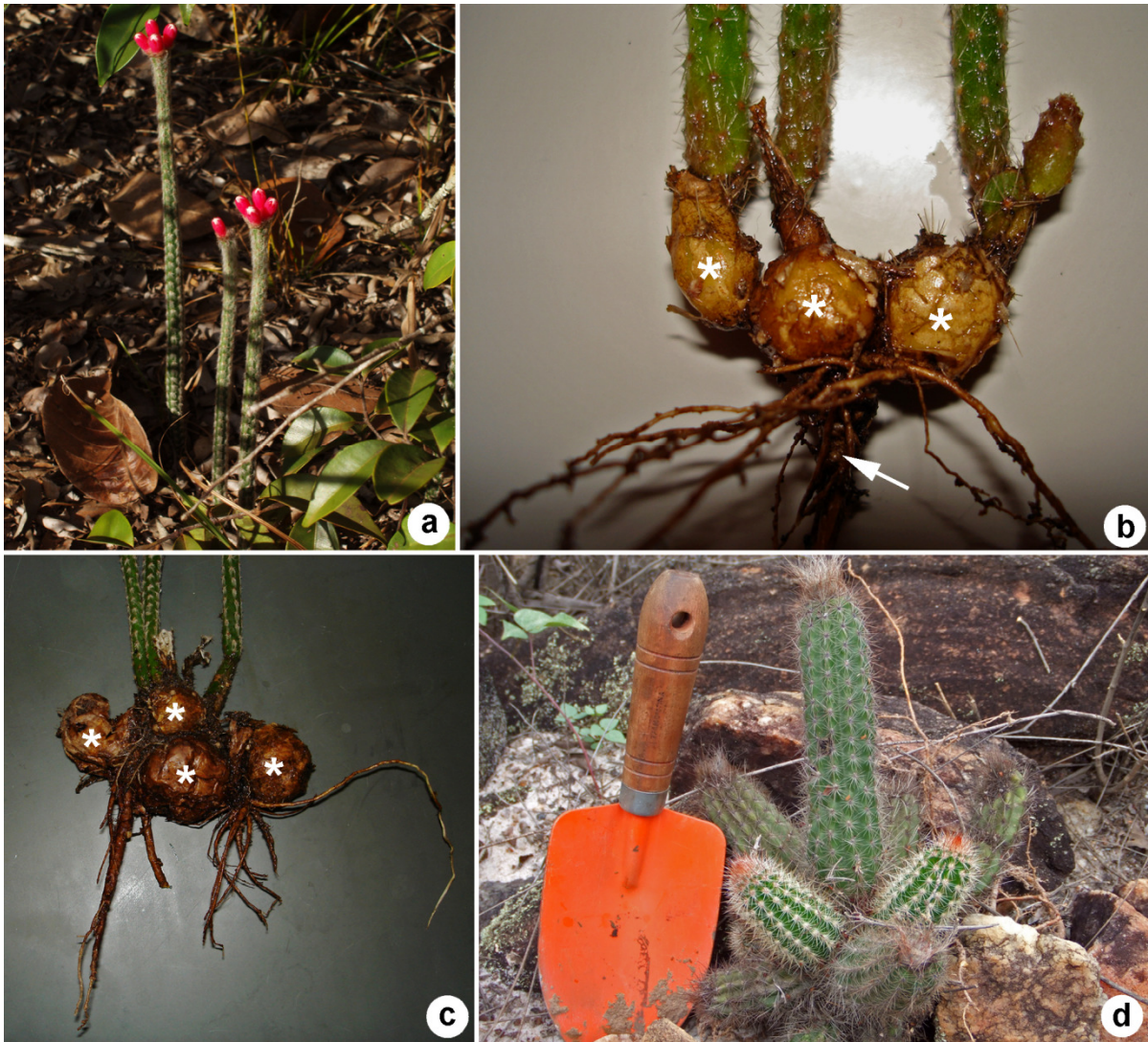
A investigação das estruturas subterrâneas que ocorrem em *Arrojadoa* ajudou a aumentar nossa compreensão do gênero e também forneceu caracteres importantes para esclarecer a taxonomia do grupo. Investigações adicionais sobre anatomia e ontogênese das estruturas subterrâneas em *Arrojadoa* podem revelar mais caracteres úteis para a inferência dos limites das espécies dentro do gênero, e promoverá o conhecimento do grupo e de Cactaceae como um todo.



## Referências Bibliográficas

- Anderson, E.F. 2001. **The cactus family**. Timber Press, Portland
- Appazzato-da-Glória, B. 2003. **Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil**. Ed. Alexandre Sene Pinto, Ribeirão Preto.
- Bell, A.D. & Bryan, A. 2008. **Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology**. Timber Press, Portland.
- Braun, P.J. & Esteves, E. P. 1995. Nieuwe combinaties en namen voor cactussen uit Brazílie, Bolívia en Paraguay. **Succulenta** 74 (2): 81-85.
- Braun, P.J. & Esteves, E. P. 2001. Cacti in Brazil with remarks to other succulents and xeromorphic bromeliads. **Schumannia** 3: 1-235.
- Braun, P.J. & Esteves, E.P. 2002. Eine neue Unterart aus Bahia, Brasilien: *Arrojadoa multiflora* subsp. *hofackeriana* P.J.Braun et Esteves. **Kakteen und Andere Sukkulente** 53 (3): 71-75.
- Braun, P.J. & Esteves, E.P. 2003. Brazil and its Columnar Cacti — 70 years after Werdermann. **Kaktusy** (Special 1): 1-48.
- Braun, P.J. & Esteves, E.P. 2007. Beautiful and Bizarre *Arrojadoa* – The taxonomy of subgenus *Albertbuiningia*. **Cactus and Succulent Journal (US)** 79 (6): 254-263.
- Britton, N.L. & Rose, J.N. 1920. **The Cactaceae: Descriptions and illustrations of plants of the cactus family**. Vol. 2. Carnegie Institution, Washington, D.C, U.S.A.
- Buxbaum, F. 1950. **Morphology of Cacti. Section I. Roots and Stems**. Abbey Garden Press, Pasadena, California, U.S.A.
- Dubrovsky, J.G. & North G.B. 2002. Root structure and function. In: **Cacti: biology and uses**. P.S. Nobel (ed.), University of California Press, Berkeley, U.S.A.
- Ferri, M.G.; Menezes, N.L.; Monteiro, W.R. 1981. **Glossário ilustrado de botânica**. Nobel, São Paulo.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. 1986. **The Cactus Primer**. Harvard University Press, Cambridge.
- Holm, T. 1929. The application of the term “rhizome”. **Rhodora, Journal of the England Botanical Club** 31: 6-20.
- Hunt, D. 2006. **The New Cactus Lexicon**. DH books, Milborne Port.
- Hunt, D.R. & Taylor, N.P. 1986. The genera of the Cactaceae: towards a new consensus. **Bradleya** 4: 65-78.

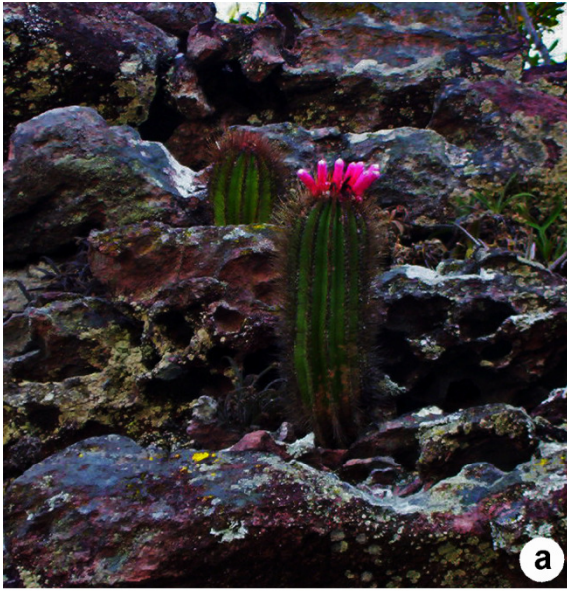
- Hunt, D.R. & Taylor, N.P. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. **Bradleya** 8: 85-107.
- Machado, M.C. 2006. *Micranthocereus hofackerianus* (Cactaceae) – eine neue Kombination für ein bemerkenswertes Taxon. **Kakteen und Andere Sukkulente** 57 (10): 267-273.
- Onwueme, I.C. & Charles, W.B. 1994. **Tropical root and tuber crops – Production, perspectives and future prospects**. FAO, Rome.
- Pate, J.S. & Dixon K.W. 1982. **Tuberous Cormous and Bulbous Plants – Biology of an Adaptative Strategy in Western Australia**. University of Western Australia Press, Nedlands.
- Preston, C.E. 1900. Observations on the root system of certain Cactaceae. **Botanical Gazette** 30: 348-351.
- Rizzini, C.T. & Heringer, E.P. 1966. Estudo sobre os Sistemas Subterrâneos Difusos de Plantas Campestres. **Annais da Academia Brasileira de Ciências** 38: 85-103.
- Soares Filho, A.O. & Machado, M.C. 2003. *Arrojadoa marylanæ* – a new *Arrojadoa* species from the state of Bahia, Brazil. **British Cactus and Succulent Journal** 21 (3): 114-122.
- Stone-Palmquist, M.E. & Mauseth, J.D. 2002. The structure of enlarged storage roots in cacti. **International Journal of Plant Science** 163 (1): 89-98.
- Taylor, N. & Zappi D. 2004. **Cacti of Eastern Brazil**. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey.
- van Heek, W. & Strecker, W. 1993. *Arrojadoa eriocaulis* Buining & Brederoo var. *rosenbergeriana* van Heek & Strecker. Eine neue Varietät aus Minas Gerais, Brasilien. **Kakteen und Andere Sukkulente** 44: 258-262.



**Figura 1.** *Arrojadoa albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves (a-c) e *A. albiflora* Buining & Brederoo (d). **(a)** Indivíduo adulto de *A. albicoronata* com botões florais nos três segmentos caulinares aéreos. **(b)** Indivíduo jovem com um tubérculo central espessado e succulento a partir do qual se desenvolve uma raiz contrátil principal espessada (seta) e um segmento aéreo, assim como novos tubérculos laterais. **(c)** Indivíduo adulto de *A. albicoronata* com denso aglomerado de tubérculos, raízes adventícias e diversos caules aéreos finos. **(d)** Indivíduo adulto de *A. albiflora* crescendo sobre fendas de rochas. \* = tubérculo.

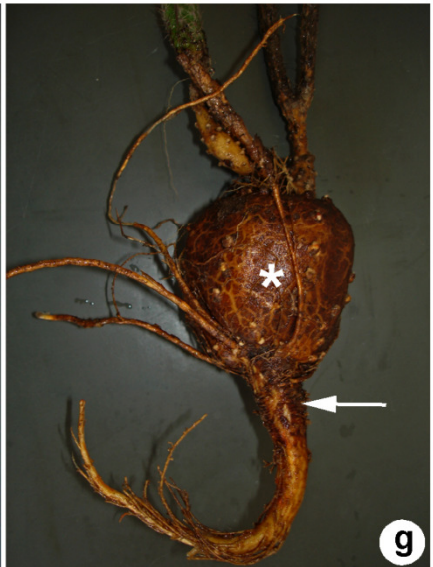
**Figura 2.** *Arrojadoa bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Eggli (a-c) e *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae* (d-g). **(a)** *A. bahiensis* com botões florais, crescendo como rupícula. **(b-c)** *A. bahiensis* com raiz principal e raízes laterais comuns. **(d)** Indivíduo adulto de *A. dinae* subsp. *dinae* com botões florais. **(e-f)** Indivíduo jovem de *A. dinae* subsp. *dinae* com tubérculo central espessado e succulento, com uma raiz contrátil principal, raízes laterais (seta), e segmentos caulinares espessados com crescimento plageotrópico (sóboles). **(g)** Indivíduo adulto de *A. dinae* subsp. *dinae* com um aglomerado de sóboles, sendo que alguns destes estão originando segmentos caulinares aéreos. Seta preta = raiz; seta branca = raiz contrátil; ponta de seta preta = sóbole; \* = tubérculo.





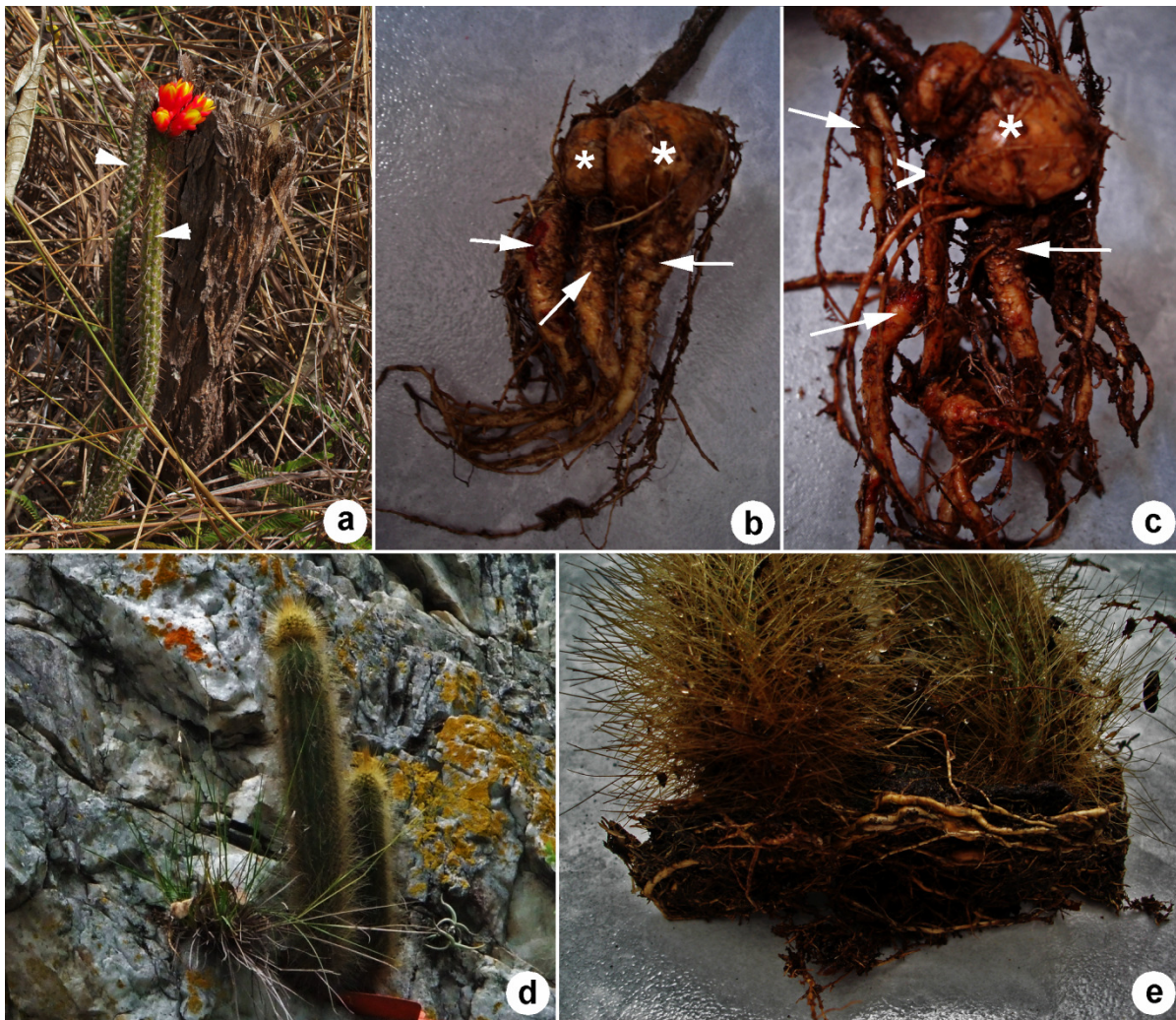
**Figura 3.** *Arrojadoa dinae* subsp. *nana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves (a-b) e *Arrojadoa eriocaulis* Buining & Brederoo (c-h). **(a)** Indivíduo adulto de *A. dinae* subsp. *nana* crescendo sobre fendas de rochas. **(b)** *A. dinae* subsp. *nana* com sóboles, notar a presença de espinhos nas aréolas dos sóboles. **(c)** Indivíduo adulto de *A. eriocaulis* crescendo sobre solo arenoso. **(d-e)** Indivíduo jovem de *A. eriocaulis* onde é possível perceber o espessamento da região do caule, ao redor e acima da região hipocotiledonar, notar dois pontos de constrição (seta) e raiz principal contrátil. **(f-h)** Indivíduos adultos de *A. eriocaulis* com tubérculo muito espessado. Seta preta = constrição caulinar; seta branca = raiz contrátil; ponta de seta preta = sóbole; ponta de seta branca = caule fotossintetizante; \* = tubérculo.











**Figura 4.** *Arrojadoa hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves (a-c) e *Arrojadoa marylanae* Soares-Filho & Machado (d-e). (a) Indivíduo adulto de *A. hofackeriana* com flores. (b) *Arrojadoa hofackeriana* com tubérculos organizados em seqüência, cada tubérculo com ao menos uma raiz contrátil espessada. (c) Notar a presença de raiz contrátil não espessada em *A. hofackeriana* (seta) e raízes fibrosas comuns. (d) Indivíduo adulto de *A. marylanae* crescendo como rupícula. (e) *Arrojadoa marylanae* com um emaranhado de raízes fibrosas comuns. Seta branca = raiz contrátil; ponta de seta branca = caule fotossintetizante; \* = tubérculo; > = raiz espessada.

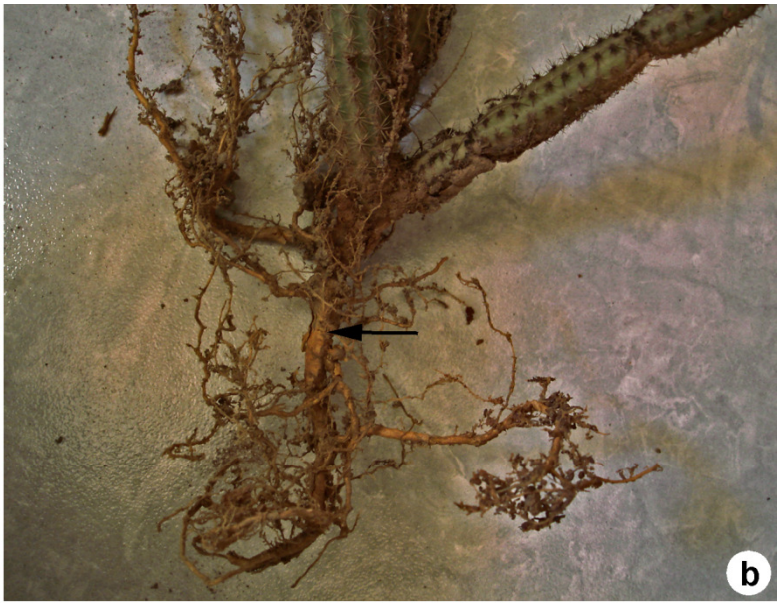
**Figura 5.** *Arrojadoa multiflora* F. Ritter (a-d) e *Arrojadoa penicillata* (Gürke) Britton & Rose (e-f). **(a)** Indivíduo adulto de *A. multiflora* com flores. **(b)** *Arrojadoa multiflora* com sistema subterrâneo apresentando apenas raízes contráteis e raízes comuns. **(c)** Presença de raízes comuns, segmentos caulinares subterrâneos curtos e raízes adventícias em indivíduo de *A. multiflora*. **(d)** Indivíduo adulto de *A. multiflora* com sóboles no sistema subterrâneo. **(e)** Indivíduo adulto de *A. penicillata* com flores. **(f)** *Arrojadoa penicillata* com raiz principal vertical e raízes laterais superficiais. Seta branca = raiz contrátil; ponta de seta preta = sóbole; ponta de seta branca = caule fotossintetizante; \* = caule subterrâneo curto.





**Figura 6.** *Arrojadoa rhodantha* (Gürke) Britton & Rose (a-b) e *A. rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) P. J. Braun (c-f). **(a)** Indivíduo adulto de *A. rhodantha* com flor. **(b)** Sistema subterrâneo de *A. rhodantha* com uma raiz principal que se aprofunda no solo e raízes laterais. **(c-d)** Indivíduos adultos de *A. rosenbergeriana* crescendo em solo argilo-pedregoso. **(e-f)** *Arrojadoa rosenbergeriana* com sóboles originando segmentos caulinares aéreos (seta) e raízes adventícias que se alongam superficialmente. Seta preta = raiz; seta branca = novos segmentos caulinares aéreos; ponta de seta preta = sóbole; ponta de seta branca = caule fotossintetizante.





---

*Capítulo 2*

**Morfoanatomia de raízes contráteis em *Arrojadoa* Britton & Rose  
(Cactoideae, Cactaceae).**

Renata Cristina C. de Lemos & Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna

**Abstract**

The presence of contractile roots was already reported in five species of the genus *Arrojadoa*, this work presents morpho-anatomical data of contractile roots of four species of the genus (*A. albicoronata* (van Heek *et al.*) P.J.Braun & Esteves, *A. eriocaulis* Buining & Brederoo, *A. hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves and *A. multiflora* F.Ritter), continuing the knowledge of the study of the genus. Proximal (already contracted), median (in contraction) and distal (not contracted) regions of the roots were fixed in FAA 50 (formaldehyde, glacial acetic acid and ethanol 50 ° GL) and stored in ethanol 70 ° GL. Transversal and longitudinal sections were made with rotative microtome and manually. The contractile root of the studied species is morphologically identified by the swelling and shrinkage of its surface in the proximal region of the root. Anatomically the four species presents the same pattern, with differences among the proximal, median and distal regions of the contractile root. By following the longitudinal sections of the three regions of the contractile roots it is possible to notice the effects of the contraction in both dermal system (periderm) and in the parenchyma cells external to phloem and in the vascular system, formed mostly by “WBTs” – “wide-band tracheids”. The contraction mechanism involves the radial expansion and axial contraction of the parenchyma cells external to phloem and xylem rays, which exert a continuous pressure, and contraction of the “WBTs”, which also form a framework of reinforcement.

**Key-words:** root contraction, “WBTs”, anatomy

**Resumo**

A presença de raízes contráteis já foi relatada para cinco espécies do gênero *Arrojadoa*, o presente trabalho apresenta dados morfo-anatômicos da raiz contrátil de quatro espécies do gênero (*A. albicoronata* (van Heek et al.) P.J.Braun & Esteves, *A. eriocaulis* Buining & Brederoo, *A. hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves e *A. multiflora* F.Ritter), dando continuidade aos estudos do gênero. Regiões proximais (região já contraída), medianas (região em contração) e distais (região não contraída) das raízes foram fixadas em FAA 50 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50 ° GL) e armazenadas em etanol 70° GL. Seções transversais e longitudinais foram realizadas com uso de micrótomo rotativo e à mão. A raiz contrátil das espécies estudadas é morfológicamente identificada através do intumescimento e da rugosidade da sua superfície na região proximal. Anatomicamente as quatro espécies apresentam o mesmo padrão, com nítidas diferenças entre as regiões proximal, mediana e distal da raiz contrátil. Ao acompanhar as seções longitudinais das três regiões das raízes contráteis é possível perceber os efeitos da contração tanto no sistema de revestimento (periderme) quanto nas células parenquimáticas externas ao floema e no sistema vascular, formado majoritariamente por “WBTs” -“wide-band tracheids”. O mecanismo de contração envolve a expansão radial e contração axial das células parenquimáticas externas ao floema e dos raios xilemáticos, que exercem uma pressão contínua, e a contração das “WBTs”, que também formam uma “rede” de reforço.

**Palavras-chave:** contração radicular, “WBTs”, anatomia



## Introdução

Raízes contráteis ocorrem em diversos grupos de plantas, dentre eles samambaias (Ophioglossaceae - Pteridophyta), cycas (Cycadaceae), eudicotiledôneas (Asteraceae, Oxalidaceae, Fabaceae, entre outras), e especialmente nas monocotiledôneas (Agavaceae, Alliaceae, Araceae, Iridaceae, Lilaceae, Orchidaceae entre outras), podendo ocorrer em diversas formas de vida, incluindo arborescentes e geófitas (Pütz 2002). Entre as Cactaceae, foram reportadas raízes contráteis para algumas espécies, como *Neomammillaria macdougalii* (Hemenway & Breazeale 1935), *Lophophora williamsii* (Terry & Mauseth 2006), *Leuchtenbergia principis* (Bobich & North 2009), *Frailea catanea* (Machado 2007) e *Ariocarpus fissuratus* (Garrett *et al.* 2010).

Morfologicamente, identificamos as raízes contráteis pela contração de sua superfície, que fica com aparência enrugada na região proximal. Apesar dessa característica permitir somente a identificação de raízes que já tenham sofrido a contração, outras características podem indicar a formação de uma raiz contrátil, sendo que a maioria delas intumesce e aumenta de diâmetro antes da contração (Pütz 2002).

Uma função atribuída às raízes contráteis é a melhora da ancoragem da planta, ou em alguns casos a reancoragem em solos que sofrem deslocamentos, como os arenosos (North *et al.* 2008). No caso das geófitas, que precisam sobreviver a períodos muito frios ou secos, as raízes contráteis adicionam a habilidade de garantir uma profundidade maior (para as gemas ou as próprias raízes), onde as condições de temperatura e disponibilidade de água sofrem menores variações (Pütz 2002). A movimentação resultante da contração também pode auxiliar a planta no caso de reprodução vegetativa, como na formação de novos cormos ou bulbos que se destacam da planta mãe, distanciando-se alguns centímetros, com o auxílio das raízes contráteis que crescem lateralmente (Pütz 2002). A força de contração age ao longo do eixo da

raiz, puxando tanto a parte proximal quanto a distal da mesma. No entanto, como normalmente a parte distal da raiz está ancorada por raízes laterais, a força de contração afeta a parte superior da planta, puxando-a para baixo (Pütz 2002).

Anatomicamente, são descritos diversos mecanismos envolvidos na contração das raízes, sendo as “Monocotiledôneas” as mais estudadas. Segundo Pütz & Froebe (1995) esses mecanismos nas “Monocotiledôneas” podem ser divididos em dois tipos principais:

1) **O de colapso em camadas** (“storey-collapsing type”) - no qual células corticais diminuem em comprimento e aumentam radial e tangencialmente até o ponto em que ocorre o colapso de algumas camadas, o estelo então se torna ondulado como resultado da tensão formada pelas camadas colapsadas. Este padrão é descrito para *Brodiaeae lactea* por Smith (1930);

2) **O de colapso em anel** (“ring collapsing type”) – nesse tipo também ocorre, na maioria dos casos, expansão radial e encurtamento axial das células corticais, neste caso das células corticais mais internas. Entretanto o encurtamento axial não chega ao ponto de produzir o colapso de camadas transversais, mas as células mais externas (aquelas que não sofreram alterações de tamanho) são comprimidas e colapsadas no sentido longitudinal do eixo radicular. O estelo não se torna sinuoso. Aparentemente, este tipo parece ser o mais comum entre as “Monocotiledôneas”.

Para os demais grupos de plantas não foram estabelecidos padrões até o momento, mas podemos observar semelhanças com os mecanismos descritos para as monocotiledôneas. É o caso de *Gymnarrhena micranatha* (Asteraceae, Eudicotiledônea) com um mecanismo semelhante ao de “colapso em anel” (Zamski *et al.* 1983), diferindo apenas quanto às regiões ativas na contração, neste caso são a endoderme, periciclo e floema primário. Em Oxalidaceae (Eudicotiledônea), ocorre um mecanismo muito

semelhante ao tipo “colapso em camadas”, mas neste caso as camadas colapsadas pertencem ao floema (Thoday 1926, Thoday & Davey 1932, Davey 1946, Robb 1963, Estelita-Teixeira 1978).

Os trabalhos mais recentes envolvendo espécies de eudicotiledôneas têm proposto mecanismos diferentes para a contração da raiz. É o caso do mecanismo de rede, proposto por Cresswell *et al.* (1999), no qual a expansão das células parenquimáticas do floema pressionam as fibras (também floemáticas) a se distorcerem, formando uma espécie de rede ou grade aberta, que quanto mais se abre (mais se distorce lateralmente) mais encurta no sentido longitudinal.

Já Fisher (2008) correlaciona a contração do eixo radicular com a presença de grupos de “G-fibers” (fibras gelatinosas – “gelatinous or tension wood fibers”) presentes no floema de seis espécies de Fabaceae, baseando-se no fato de que essas fibras estão associadas com o aumento das forças de tensão no lenho de algumas espécies e com o movimento de retorno à orientação normal de alguns caules.

O trabalho mais recente, de Garrett *et al.* (2010), é o primeiro a detalhar a anatomia da raiz contrátil em Cactaceae (*Ariocarpus fissuratus*). Os autores relatam que *Ariocarpus* possui um mecanismo semelhante ao proposto por Cresswell *et al.* (1999) para *Trifolium repens*, mas como nesse caso não há ocorrência de fibras lignificadas, a “rede” responsável pela tensão seria formada de “WBTs” (“wide-band tracheids”).

No presente trabalho são apresentados dados anatômicos de quatro espécies de *Arrojadoa*, como continuidade dos estudos de Lemos *et al.* (submetido) sobre morfologia da estrutura subterrânea do gênero *Arrojadoa*, onde os autores descrevem a ocorrência de raízes contráteis em cinco das doze espécies estudadas.

## Material e Métodos

Foram analisadas quatro espécies de *Arrojadoa* Britton & Rose: *A. albicoronata* (van Heek *et al.*) P.J.Braun & Esteves, *A. eriocaulis* Buining & Brederoo, *A. hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves e *A. multiflora* F.Ritter. Três indivíduos adultos de cada espécie foram coletados nos estados de Minas Gerais e Bahia, nas seguintes localidades: Grão Mogol (MG), Montezuma (MG), Mato Verde (MG), Piatã (BA) e Caetité (BA), respectivamente. Materiais testemunho foram depositados no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo (SPF) e no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS).

Regiões proximais (região já contraída), medianas (região em contração) e distais (região não contraída) das raízes foram separadas e fixadas em FAA 50 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50 ° GL - Johansen 1940) por 48 horas, sendo posteriormente armazenadas em etanol 70° GL. As amostras foram submetidas à desidratação em série etanol/álcool butílico terciário (50-100%) e posteriormente incluídas em parafina (Ruzin, 1999). Seções transversais e longitudinais (10-20µm) foram confeccionadas em micrótomo rotativo Reichertt-Jung Autocut 2040. Estas foram desparafinas com acetato de butila e coradas com azul de astra 1% em etanol 50% e safranina 1% em etanol 50% (Kraus *et al.* 1998 modificado), sendo em seguida montadas em lâmina permanente com bálsamo do Canadá.

Seções à mão também foram realizadas nas regiões proximais da raiz contrátil. Esse material foi corado com safranina 1% e azul de astra 1% (1:9) em etanol 50% (Bukatsch 1972).

Amostras da região proximal da raiz foram submetidas à técnica de dissociação por meio da utilização de solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético 1:1 (Franklin 1945). Após 24hs, o material foi lavado em água destilada e corado com

safranina aquosa 1%. Lâminas semi-permanentes foram montadas em glicerina 50% (Purvis *et al.* 1964).

O material foi analisado e registrado com o auxílio do Sistema de digitalização de Imagens (IM50) acoplado ao microscópio Leica DMLB.

## Resultados

Em *Arrojadoa albicoronata* (Fig. 1a), *A. eriocaulis* (Fig. 1b), *A. hofackeriana* (Fig. 1c) e *A. multiflora* (Fig. 1d) a raiz contrátil é morfológicamente identificada através do intumescimento e da rugosidade da sua superfície na região proximal da raiz.

*Arrojadoa albicoronata* (Fig. 1a) produz uma raiz principal contrátil em seu tubérculo central, mas também pode produzir raízes contráteis de origem adventícia, que se desenvolvem de tubérculos laterais. Já *A. eriocaulis* produz uma única raiz contrátil principal com grande diâmetro, sendo que, ocasionalmente, pode produzir raízes contráteis laterais (Fig. 1b). Em *A. hofackeriana*, verificamos não apenas uma raiz contrátil principal no tubérculo central, como também diversas raízes contráteis adventícias, estas, geralmente, menos intumescidas que a raiz principal (Fig. 1c). Ainda nesta espécie, cada tubérculo lateral possui pelo menos uma raiz contrátil. *Arrojadoa multiflora*, como descrito em *A. eriocaulis*, produz uma única raiz contrátil principal intumescida com raízes laterais também contráteis (Fig. 1d). Nesta espécie, também foi observada a presença de raízes contráteis adventícias, de pequeno diâmetro, nos segmentos caulinares subterrâneos laterais.

Anatomicamente, as quatro espécies estudadas apresentam o mesmo padrão, sendo possível verificar diferenças entre as regiões proximal, mediana e distal da raiz contrátil, que serão importantes para entender o mecanismo de contração nessas espécies.

Em seção transversal da região distal, o tecido parenquimático externo ao floema, provavelmente de origem pericíclica, apresenta células com diâmetro radial menor que o diâmetro tangencial, dando à célula um formato retangular (Fig. 2a). Essas células apresentam diâmetro radial maior em uma região mediana da raiz, conferindo um aspecto mais elíptico (Fig. 2b). Já em uma região proximal, de máxima contração, as células parenquimáticas externas ao floema estão radialmente colapsadas (Fig. 2c), como resultado do intenso intumescimento radicular. Esse colapso tem início já na região mediana, na qual é possível perceber as células mais externas deste parênquima mais achatadas que as células internas (Fig. 2b), provavelmente, o aumento do diâmetro das células internas força o colapso das células mais externas.

O sistema vascular apresenta uma fase fibrosa, no início do crescimento secundário, em todas as raízes contráteis analisadas de *A. multiflora* (Fig. 2d-e). Nas demais espécies, também foi observada esta fase fibrosa, sendo nestes casos, geralmente, em menor proporção ou apenas nas regiões mais jovens da raiz (região distal) onde não ocorre contração. Essa fase fibrosa, quando presente, é seguida de uma fase “WBT” (“wide-band tracheid”), onde há uma grande produção de células parenquimáticas no sistema axial e radial, sem lignificação das células radiais (Fig. 2d-h). O sistema axial, além das células parenquimáticas, produz principalmente “WBT” como elemento condutor, ocorrendo poucos elementos de vaso (Figs. 2g e h).

As “WBTs” são traqueídes com largo espessamento de parede secundária, sendo, nas espécies analisadas, encontrados três tipos de espessamento (Fig. 2i-k): anelar (Fig. 2k), helicoidal (Fig. 2j) e anelar-helicoidal (Fig. 2i).

Em seção longitudinal das três regiões analisadas das raízes contráteis, é possível perceber os efeitos da contração tanto no sistema de revestimento (periderme), quanto nas células parenquimáticas externas ao floema (Fig. 3 e 4). A periderme, que em uma região distal apresenta células perfeitamente delimitadas (Fig. 3a-c), mostra-se

totalmente colapsada na região proximal (Fig. 3g-i), sendo inclusive possível perceber acentuada ondulação da periderme nas áreas de maior contração da região proximal da raiz (Fig. 3g-i). É essa ondulação que nos permite perceber, morfológicamente, a contração radicular.

As células parenquimáticas, externas ao floema, são alongadas no eixo axial na região distal da raiz, não apresentando nenhum sinal de colapso (Fig. 3a-c, 4a). Já na região mediana da raiz, essas células parenquimáticas apresentam-se nitidamente contraídas axialmente e expandidas radialmente (Fig. 3d-f, 4b-c) quando comparadas com a região distal, sendo que as células mais externas apresentam os primeiros sinais de compressão radial (Fig. 3f, seta). Na região proximal da raiz, as células parenquimáticas externa ao floema estão colapsadas radialmente (Fig. 3g-i, 4d), formando fileiras de células colapsadas. Ao longo do eixo longitudinal da região contrátil da raiz, é possível observar áreas de maior compressão, incluindo as camadas peridérmicas, como descrito acima (Fig. 3g-i, 4d).

A contração axial e aumento radial das células parenquimáticas não ocorrem apenas nas células externas ao floema. Um padrão semelhante é percebido nos raios xilemáticos (Fig. 5 e 6), os quais apresentam células mais alongadas axialmente na região distal da raiz contrátil (Fig. 5a-b e 6a-b), que sofrem contração axial e alongamento tangencial na região mediana (Fig. 5c-d, 5g e 6c). Já na região proximal as células radiais apresentam-se com maior contração axial e aumento tangencial, sendo mais perceptível a presença de espaços intercelulares (Fig. 5e-f e 5h), espaços esses também percebidos na região do parênquima externo ao floema (Fig. 3d-f). Em seção transversal também é possível perceber aumento do diâmetro radial das células do raio (comparar Fig. 2a com Fig. 2b, e Fig. 2d com Fig. 2e). Essas células, no entanto, não sofrem colapso.

O aumento tangencial e contração axial das células do raio, em conjunto, causam uma pequena deformação da rede de “WBTs” formada no sistema axial, “empurrando” essa rede lateralmente e comprimindo longitudinalmente (Fig. 6e-f).

As células condutoras do xilema, formado majoritariamente por “WBTs”, também sofrem compressão (Fig. 7a-d). Essa compressão pode ser percebida não somente pelo menor comprimento das “WBTs” na região proximal, quando comparado com a região distal, mas principalmente pela maior proximidade das bandas de parede secundária na região proximal (comparar Fig. 6a-b com Fig. 7b). Na região proximal as bandas de espessamento estão muito próximas e a parede primária sofre invaginação (Fig. 7a-d).

Mesmo após o início da contração da raiz o crescimento secundário continua, sendo interessante notar as diferenças de contração entre as células de “WBTs”. As “WBTs” mais externas (Fig. 7e-g) não apresentam os mesmos sinais de contração que as células mais internas (Fig. 7a-d), sendo possível perceber uma gradação na proximidade das bandas de espessamento em uma mesma seção longitudinal.

Outro caráter interessante é a ondulação das células mais internas do xilema. Em *Arrojadoa hofackeriana*, que forma pouco ou nenhuma fibra, percebemos a ondulação dos primeiros elementos de vaso do xilema secundário (Fig. 7h). Nas outras espécies, onde foi possível verificar uma fase fibrosa do xilema secundário, em ao menos uma das raízes contráteis analisadas em cada espécie, esta ondulação ocorre nas fibras (Fig. 7i-j).

## Discussão

Em raízes de Cactaceae o desenvolvimento da periderme normalmente se dá na parte externa do periciclo, eliminando todo o córtex (Silva & Alves 1999). Nas raízes contráteis de *Arrojadoa* o tecido parenquimático externo ao floema é provavelmente de



origem pericíclica, mas não podemos afirmar se também há contribuição da região cortical mais interna. Assim, continuaremos chamando esse tecido de parênquima externo ao floema.

A análise anatômica revela um mecanismo de contração muito peculiar em *Arrojadoa*, apresentando semelhanças com o mecanismo descrito em monocotiledôneas por Pütz & Froebe (1995) como do tipo “colapso em anel” e em *Gymnarrhena micranatha* (Asteraceae, Eudicotiledônea) por Zamski *et al* (1983). Dentre os mecanismos descritos para raízes contráteis em angiospermas, o padrão observado em *Arrojadoa* apresenta grande similaridades ao mencionado por Garrett *et al.* (2010) em *Ariocarpus fissuratus* (Cactoideae, Cactaceae).

Assim como para a maioria das raízes contráteis já descritas, em *Arrojadoa* há extensão radial e tangencial, além da diminuição axial das células parenquimáticas. Geralmente as células parenquimáticas ativas na contração são aquelas da região cortical (Smith 1930, Wilson & Honey 1966, Chen 1969, Sterling 1972, Reyneke & Schijff 1974, Ruzin 1979, Jernstedt 1984, Pütz & Froebe 1995, Pütz 1999), sendo que em *Gymnarrhena micranatha* as células ativas são as da endoderme, periciclo e floema primário (Zamski *et al.* 1983). Em *Arrojadoa* são as células externas ao floema e as do raio xilemático que aumentam radial e tangencialmente e diminuem axialmente. Em Cactaceae, Garrett *et al.* (2010) relatam essas mudanças apenas para as células do raio da raiz contrátil de *Ariocarpus fissuratus*, não descrevendo se o mesmo ocorre nas células parenquimáticas externas ao floema.

Em *Arrojadoa*, com o processo de extensão radial das células parenquimáticas externas ao floema, ocorre o colapso das fileiras de células parenquimáticas mais externas desse tecido, em contraste com o observado para o mecanismo de colapso em camadas das monocotiledôneas (Pütz 2002), mas corroborando o mecanismo de colapso em anel. Há duas explicações possíveis para esse colapso em fileiras: essas células

podem estar sob compressão pelas células parenquimáticas mais internas, que estão aumentando seu diâmetro radial, ou elas estão reagindo diferencialmente pela perda de turgor e, conseqüentemente, se colapsam (Chen 1969). Pode ser, no entanto, que ocorra uma combinação dos dois processos, ou seja, o aumento da pressão exercida pelas células parenquimáticas em dilatação induz a perda do turgor, como um sinal, levando ao colapso. Esse mecanismo impediria que a pressão contínua levasse ao rompimento da periderme, descrita como um tecido secundário protetor de raízes e caules (Cutter 1986).

Os espaços intercelulares, presentes após o início da contração, que podem ser vistos na região parenquimática externa ao floema e nos raios xilemáticos de *Arrojadoa*, provavelmente resultantes da acomodação necessária, são produzidos durante a mudança no formato das células. Essas mudanças são derivadas de um processo de crescimento, onde há maior extensão das paredes transversais que diminuição das paredes longitudinais, com aumento de volume celular (Wilson & Honey 1966, Chen 1969, Wilson & Anderson 1979, Jernstedt 1984). Segundo Sterling (1972) e Wilson & Anderson (1979), em raízes contráteis, os espaços intercelulares são formados com a dissolução da lamela média.

Todo esse processo de contração das células parenquimáticas causa a contração também das “WBTs”, aparentemente de forma passiva, visto que a parede primária dessas células sofre uma invaginação, indicando que não há reestruturação da parede. A contração das “WBTs” também resulta em maior proximidade entre as bandas de parede secundária. O mesmo tipo de comportamento foi observado em vasos de *Narcissus pseudonarcissus* por Chen (1969), onde, segundo o autor, as paredes longitudinais dos vasos, que são comparativamente mais finas e oferecem menos resistência à compressão longitudinal, parecem se dobrar entre o espessamento de parede secundária. Em *Brodiaea lactea* são encontradas aproximadamente 50% mais

bandas em uma determinada área onde ocorreu contração, quando comparado com a região não contraída (Smith 1930). Isso é o que se esperaria se o estelo estivesse sendo passivamente distorcido, parecendo indicar que esse é um processo puramente mecânico e que não há absorção de material das paredes dos vasos (Smith 1930).

As propriedades das “WBT” são importantes para garantir a continuidade funcional do xilema nas raízes contráteis das espécies de *Arrojadoa*, especialmente em *A. eriocaulis*, onde a raiz principal é contrátil e poucas raízes adventícias são produzidas. Os espessamentos anelares e helicoidais de parede secundária permitem a expansão e contração das “WBTs” (Mauseth 2004), e a espessura das paredes secundárias impedem o colapso interno da parede celular primária (Mauseth *et al.* 1995, Mauseth 2004, Landrum 2006). No caso mais extremo de compressão, as bandas lignificadas assemelham-se a uma pilha de discos, mas a via de água não é obstruída enquanto os lumens das traqueídes permanecem alinhados (Garrett *et al.* 2010).

Assim como em *Ariocarpus fissuratus* (Garrett *et al.* 2010), nas raízes contráteis de *Arrojadoa*, o xilema secundário mais interno (aquele produzido antes mesmo da contração) apresenta maior contração que o xilema mais externo (formado mais recentemente), demonstrando a continuidade do crescimento secundário após a contração.

Diferente da fase “WBT” do xilema secundário, a fase fibrosa não possui a mesma capacidade de contração. As fibras possuem parede secundária espessada em toda sua extensão, e a pressão exercida durante a compressão das células adjacentes resulta em um aspecto ondulado. O mesmo é verificado nos primeiros elementos de vaso produzidos pelo crescimento secundário. Esses possuem maior proporção de parede secundária que os elementos primários e as “WBTs”, e apenas a invaginação da parede primária e aproximação das hélices de parede secundária não são suficientes

para compensar a pressão exercida, levando à ondulação dessas células, assim como as fibras.

As hipóteses levantadas pelos autores para explicar a contração das células individualmente e da raiz como um todo são muito semelhantes, apesar de parecem contrastantes em alguns pontos. Segundo Wilson & Anderson (1979) conforme as paredes transversais crescem, elas são puxadas mais para perto, ou seja, há contração das paredes longitudinais, devido à forma de deposição das microfibrilas e à maneira como as ligações entre elas se movem.

Ruzin (1979) dá a sua explicação para a contração da raiz em *Freesia*. Segundo o autor, a continuidade entre a região de diâmetro ampliado da raiz com a região distal não expandida produz uma tensão ao longo do eixo longitudinal da raiz. Como as células continuam a se expandir radialmente a tensão axial aumenta até que a porção proximal da raiz encurta. Durante a fase de redução real da raiz, as células internas do córtex e do estelo são comprimidas de forma passiva, com contração do parênquima cortical interno facilitada pela quebra parcial da lamela média. As células encurtam por dobramento da parede celular, mas permanecem na mesma posição relativa.

Ao examinar *Trifolium repens* (Fabaceae), Cresswell *et al.* (1999) propuseram outra hipótese para explicar o contração da raiz. Os autores perceberam que a razão de células parenquimáticas e fibras no floema aumenta com o tempo, isto é, a divisão e expansão das células parenquimáticas continuam com o aumento do diâmetro da raiz, enquanto as fibras não aumentam em número. A pressão contínua, exercida pelo crescimento secundário do estelo e do parênquima mais externo do floema, força as fibras a formar uma rede aberta. E como em toda rede, se esticada em uma dimensão deverá ficar mais curta na outra. Na raiz, como a rede cilíndrica de fibras aumenta em diâmetro, leva à contração.

Mesmo com as diferenças encontradas nas hipóteses para explicar os mecanismos de contração da raiz e das células parenquimáticas individualmente, o princípio parece ser o mesmo, ou seja, a tensão exercida pelo aumento radial das células e, conseqüentemente do diâmetro radicular, leva à contração longitudinal. O mesmo princípio encontrado em uma tela de nylon (como as de janelas), ou rede de pesca. No caso do mecanismo proposto por Ruzin (1979), podemos supor que as linhas das redes, ou seja, os pontos de reforço, são dadas apenas pela conexão entre as células, os pontos onde não há quebra da lamela média. Já para o mecanismo proposto por Cresswell *et al.* (1999), as linhas da rede seriam formadas pelas fibras do floema.

Garrett *et al.* (2010) parece utilizar os mesmos princípios para explicar o mecanismo de contração em *Ariocarpus fissuratus*. Segundo os autores, a rede que para Cresswell *et al.* (1999) é formado por fibras, em *Ariocarpus fissuratus* é formada pelas “WBTs”.

A análise das quatro espécies aqui estudadas de *Arrojadoa* parece suportar a proposta de Garrett *et al.* (2010). A rede seria formada pela continuidade de “WBTs” do sistema axial do xilema secundário, sendo possível visualizar essa rede em uma seção tangencial da raiz, onde o raio aumentado tangencialmente causa uma deformação na rede de “WBTs”, “empurrando” lateralmente e comprimindo longitudinalmente essa rede (Fig. 6e-f).

Em um contexto ecológico, a função mais comum atribuída às raízes contráteis é a de ancoragem da planta no solo (North *et al.* 2008). No caso das espécies de *Arrojadoa* analisadas, que crescem em solo arenoso ou argilo-arenoso, a capacidade de contração das raízes auxilia na re-ancoragem da planta durante os períodos de movimentação do solo, seja por acomodação das partículas de areia ou por deslocamento das camadas superiores do solo por conta de vento ou chuva. Essas espécies mantêm suas gemas abaixo da superfície, desenvolvem tubérculos de onde

partem os segmentos aéreos, suas raízes contráteis, assim como discutido por Pütz (2002), adicionam à planta a habilidade de garantir uma profundidade onde as condições de temperatura e disponibilidade de água sofrem menores variações ao longo da vida da planta. Já foi demonstrado que a planta é capaz de perceber as diferenças de profundidade do solo, respondendo à essas variações. Jacoby & Halevy (1970) demonstraram que as raízes contráteis de *Gladiolus* precisam de estímulo da luz para serem formadas e que respondem à variação de temperatura nas camadas do solo.

Em especial, foi observada em *Arrojadoa multiflora* a presença de raízes contráteis em segmentos caulinares subterrâneos laterais, alguns deles separados da planta mãe, mas próximo a ela, que apresentavam cicatrizes, indicando que haviam se separado recentemente. Possivelmente as raízes contráteis podem estar auxiliando no processo de propagação vegetativa, distanciando os segmentos caulinares da planta mãe ao crescerem e se contraírem lateralmente no segmento. Segundo Pütz (2002) uma raiz contrátil permite o movimento em distâncias relativamente grandes, de alguns centímetros, dependendo do “efeito canal” por ela formado, ou seja, da relação entre o diâmetro da raiz e o diâmetro do caule, quanto maior o diâmetro da raiz mais facilitado se torna o movimento, possibilitando maiores distâncias de movimentação no solo.

## Referências Bibliográficas

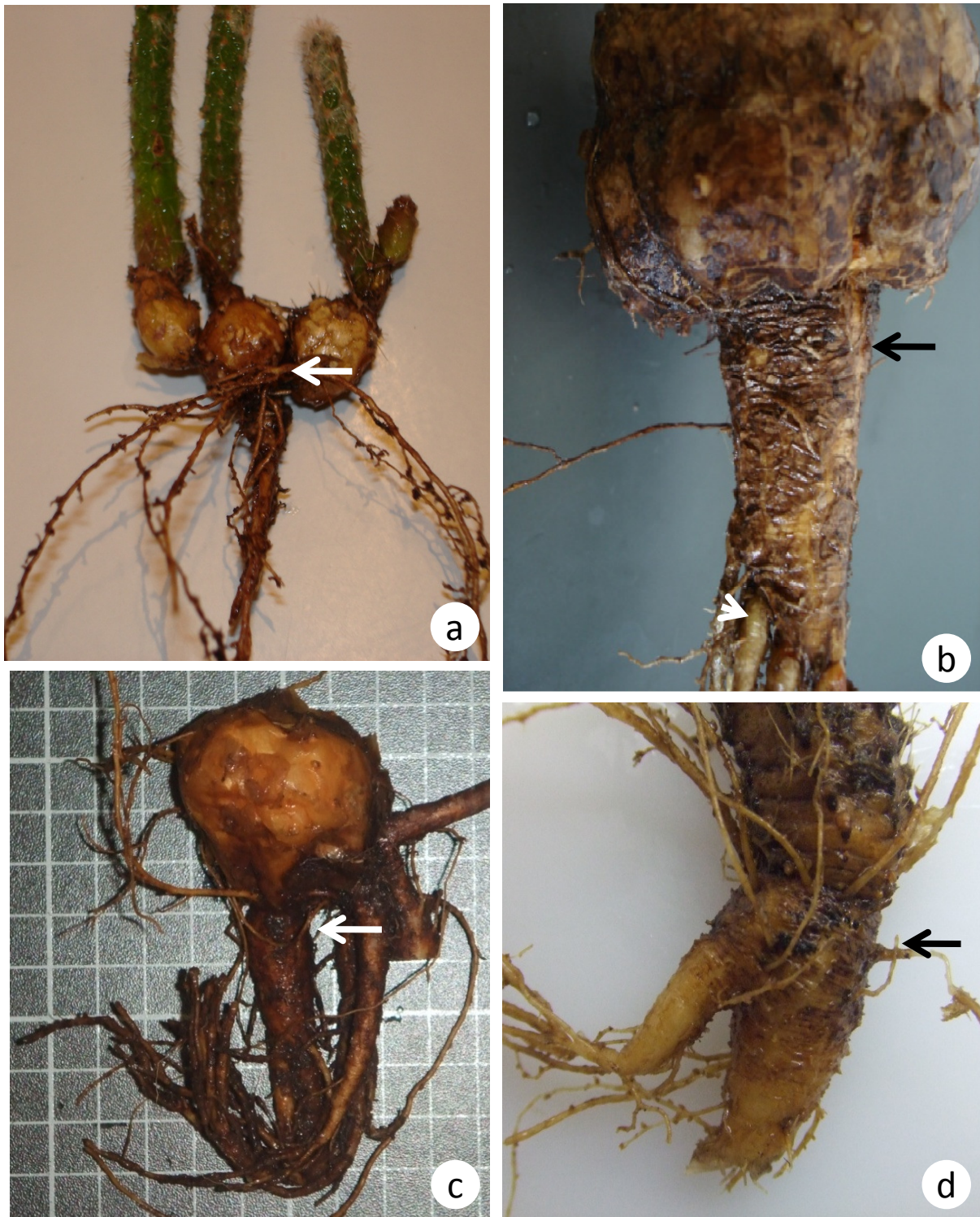
- Bobich, E.G. & North G.B. 2009. Structural implications of succulence: Architecture, anatomy and mechanics of photosynthetic stem succulents, pachycauls, and leaf succulents. *In: Perspectives in biophysical plant ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel*. E. De la Barrera & W. K. Smith (eds.), UNAM Press, Mexico City, Mexico. pg. 3-37.
- Bukatsch F. 1972. Benerkrugen zur doppelfarbung astrablausafranina. **Microkosmos** **61**: 255.
- Chen, S. 1969. The contractile roots of *Narcissus*. **Annals of Botany** **33**: 421-426.

- Cresswell, A.; Hamilton, N.R.S.; Thomas, H.; Charnock, R.B.; Cookson, A.R. & Thomas B.J. 1999. Evidence for root contraction in white clover (*Trifolium repens* L.). **Annals of Botany** 84: 359-369.
- Cutter, E.G. 1986. **Anatomia Vegetal: células e tecidos**. 2ª edição. Roca, São Paulo, SP.
- Davey, A.J. 1946. On the seedling of *Oxalis hirta* L. **Annals of Botany** 39:237-256.
- Estelita-Teixeira, M.E. 1978. Desenvolvimento anatômico do sistema subterrâneo de *Oxalis latifolia* Kunth (Oxalidaceae) – II – Sistema radicular. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 6: 27-38.
- Fisher, J.B. 2008. Antomy of axis contraction in seedlings from a fire prone habitat. **American Journal of Botany** 95 (11): 1337-1348.
- Franklin, G.L. 1945. Preparations of thin sections of synthetic resin and wood rein composites, and a new macerating method for wood. **Nature** 155: 51.
- Garrett, T.Y.; Huynh, C. & North, G.B. 2010. Root contraction helps protect the “living rock” cactus *Ariocarpus fissuratus* from lethal high temperatures when growing in rocky soil. **American Journal of Botany** 97: 1951-1960.
- Jacob, B. & Halevy, A.H. 1970. Participation of light and temperature fluctuations in the induction of contractile roots of *Gladiolus*. **Botanical Gazette** 131 (1): 74-77.
- Jernstedt, J. 1984. Seedling growth and root contraction in soap plant, *Chlorogalum pomeridianum* (Liliaceae). **American Journal of Botany** 71(1): 69-75.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. 3ªed. Paul B. Hoeber Inc, New York, USA.
- Kraus, J.E.; Sousa, H.C.; Rezende, M.H.; Castro, N.M.; Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fucsin double staining of plant materials. **Biotechnic & Histochemistry** 73: 235-243.
- Landrum, J.V. 2006. Wide band tracheids in genera of Portulacaceae: Novel, non-xylary tracheids possibly evolved as an adaptation to water stress. **Journal of Plant Research** 119: 497 – 504 .
- Lemos, R.C.C.; Machado, M.C. & Melo-de-Pinna, G.F.A. (submetido). Subterranean structures of *Arrojadoa* Britton & Rose: a morphological study with implications for species delimitation in the genus.
- Machado, M.C. 2007. Fascinating *Frailea*, Part 2: Review of the species from Rio Grande d Sul. **Cactus World (BCSS)** 25 (2).

- Mauseth, J.D. 2004. Wide-band tracheids are present in almost all species of Cactaceae. **Journal of Plant Research** **117**: 69-76.
- Mauseth, J.D.; Uozumi, Y.; Plemons, B.J. & Landrum, J.V. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. **Journal of Plant Research** **108**: 517 – 526.
- North, G.B.; Brinton, E.K. & Garrett, T.Y. 2008. Contractile roots in succulent monocots: convergence, divergence and adaptation to limited rainfall. **Plant, Cell and Environment** **31**: 1179-1189.
- Purvis, M.; Collier, D. & Walls, D. 1964. **Laboratory techniques in botany**. Butterworths, London, UK.
- Pütz, N. 1999. *In vivo* tissue isolation in contractile roots of *Lapeirousia laxa* (Iridaceae). **Flora** **194**: 405-412.
- Pütz, N. 2002. Contractile roots. In: **Plant Roots: The Hidden Half**. Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi (eds). 3<sup>a</sup> ed, Marcel Dekker, New York, NY, USA. pg. 975–987.
- Pütz, N. & Froebe, H.A. 1995. A re-evaluation of the mechanism of root contraction in Monocotyledons using the exemple of *Arisarum vulgare* Targ.-Tozz. (Araceae). **Flora** **190**: 285-297.
- Reyneke, W.F. & Schijff, V. 1974. The anatomy of contractile roots in *Eucomis* L'Hérit. **Annals of Botany** **38**: 977-982.
- Robb, S.M. 1963. *Oxalis latifolia* Kunth. **New Phytologist** **62**(1): 75-79.
- Ruzin, S.E. 1979. Root contraction in *Freesia* (Iridaceae). **American Journal of Botany** **66** (5): 522-531.
- Ruzin, S.E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. Oxford University Press, New York, USA.
- Silva, D.C. & Alves, J.L.H. (1999). Anatomia dos órgãos vegetativos de seis espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley (Cactaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** **19**: 53-60.
- Smith, F.H. 1930. The corm and contractile roots of *Brodiaea lactea*. **American Journal of Botany** **17** (9): 916-927.
- Sterling, C. 1972. Mechanism of root contraction in *Gladiolus*. **Annals of Botany** **36**: 589-598.



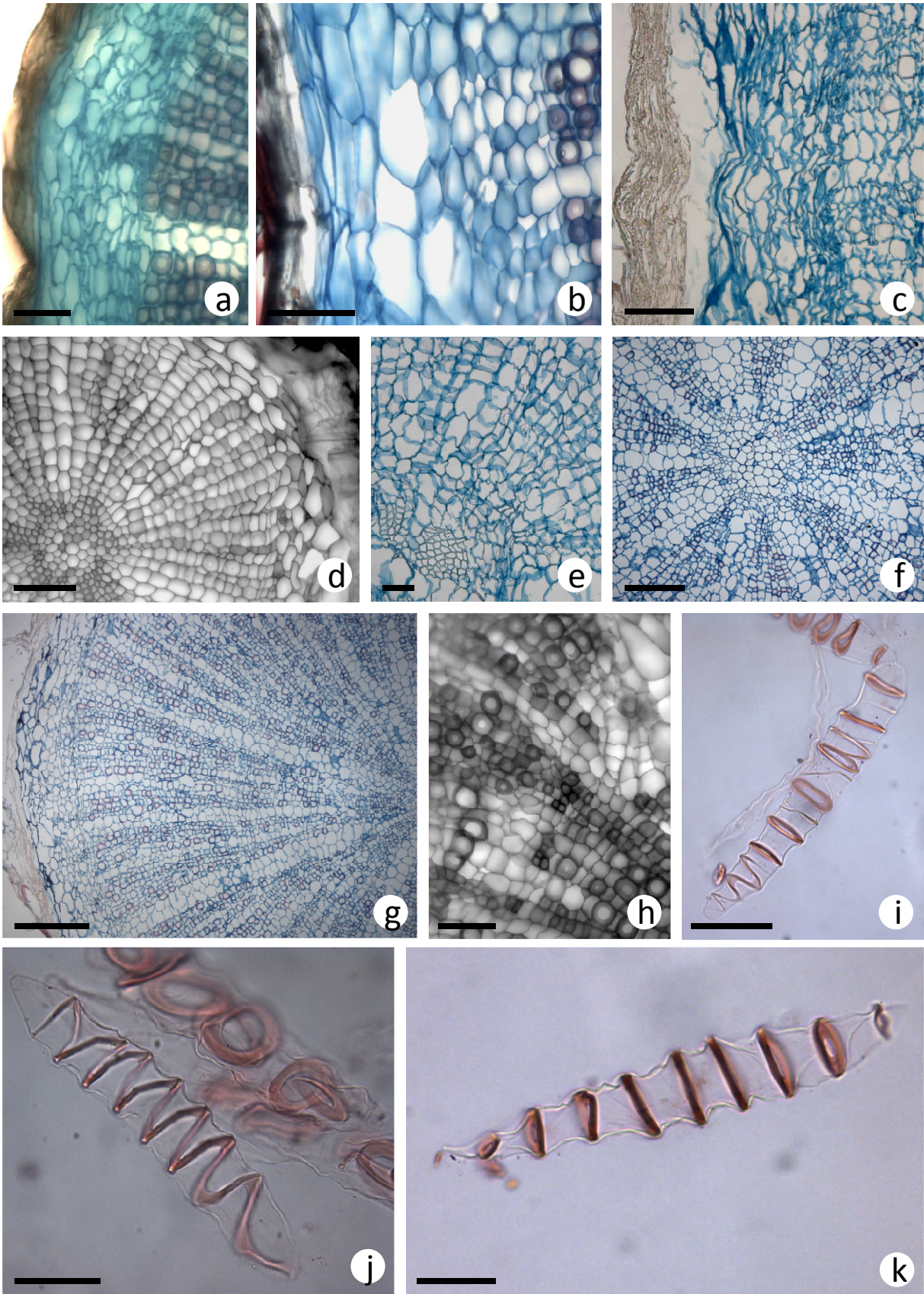
- Terry, M. & Mauseth, J.D. 2006. Root-shoot anatomy and post-harvest vegetative clonal development in *Lophophora williamsii* (Cactaceae: Cacteae): Implications for conservation. **SIDA, Contributions to Botany** **22**: 565-592.
- Thoday, D. 1926. The contractile roots of *Oxalis incarnate*. **Annals of Botany** **40**:571-583.
- Thoday, D. & Davey, A.J. 1932. Contractile roots. II. On the Mechanism of Root-contraction in *Oxalis incarnate*. **Annals of Botany** **46**: 993-1005.
- Wilson, K. & Anderson, G.J.H. 1979. Further observations on root contraction. **Annals of Botany** **43**: 665-675.
- Wilson, K. & Honey, J.N. 1966. Root contraction in *Hyacinthus orientalis*. **Annals of Botany** **30**: 47-61.
- Zamski, E.; Ucko, O. & Koller, D. 1983. The mechanism of root contraction in *Gymnarrhena micranatha*, a desert plant. **New Phytologist** **95** (1): 29-35.



**Figura 1.** Aspecto morfológico de espécies de *Arrojadoa*. **(a)** *Arrojadoa albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves com uma raiz principal contrátil em seu tubérculo central (seta). **(b)** *Arrojadoa eriocaulis* Buining & Brederoo com única raiz contrátil principal com grande diâmetro (seta) e raízes contráteis laterais (ponta de seta). **(c)** *Arrojadoa hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves com raiz contrátil principal (seta) e raízes contráteis adventícias. **(d)** *Arrojadoa multiflora* F. Ritter com raiz contrátil principal (seta) e uma raiz lateral também contrátil.

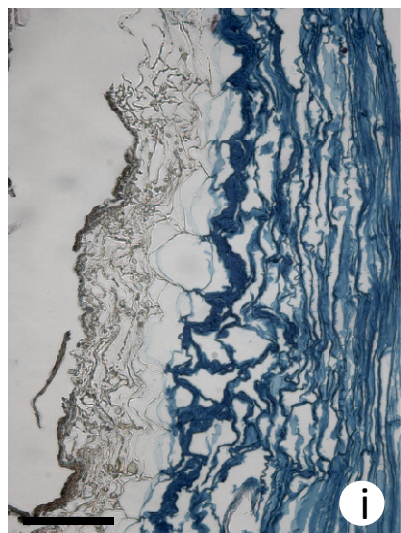
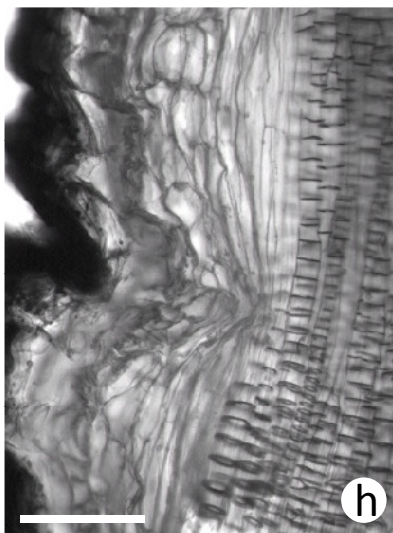
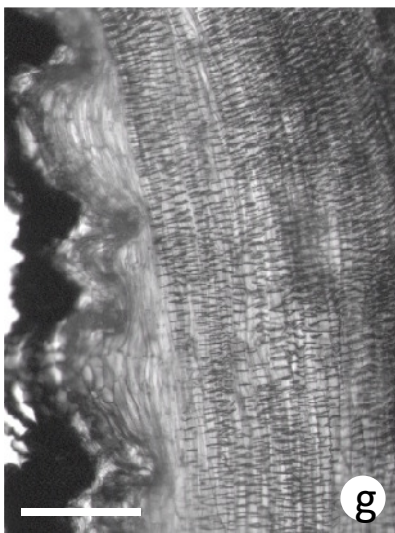
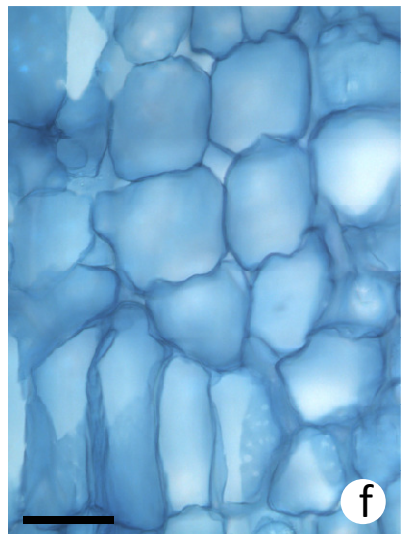
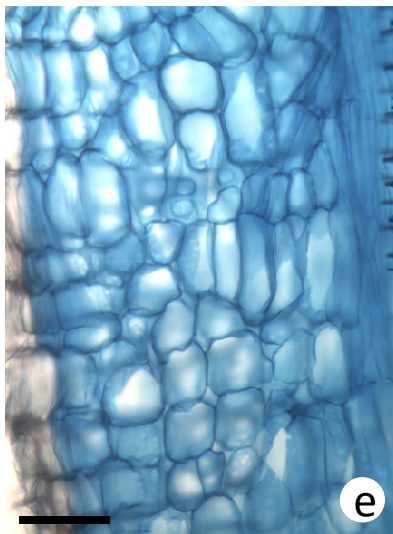
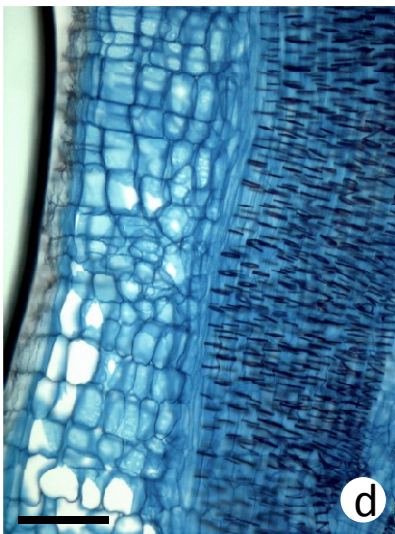
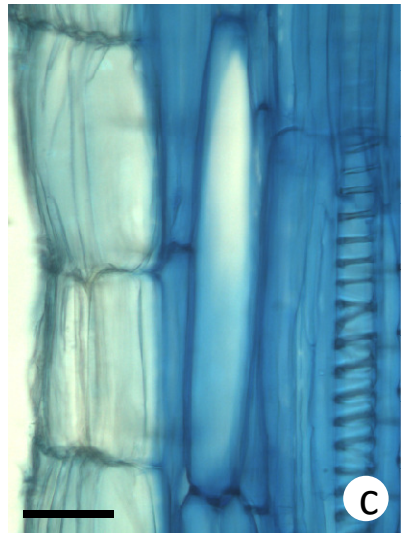
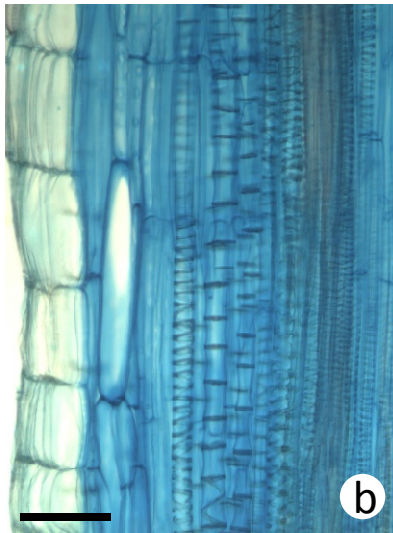
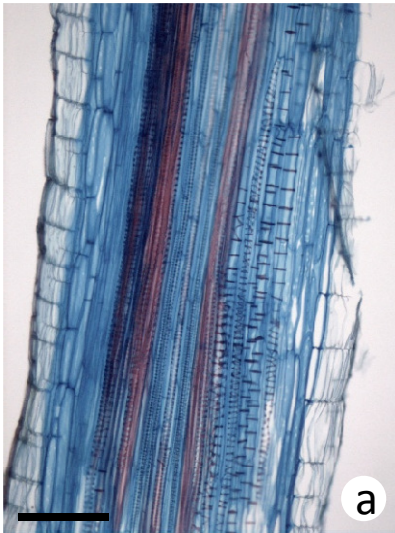
**Figura 2.** Seções transversais (a-h) e material dissociado (i-k) da raiz contrátil. **(a-c)** *Arrojadoa hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves. Em seção da região distal da raiz contrátil, notar tecido parenquimático externo ao floema com células de diâmetro radial menor que o diâmetro tangencial (a), que em uma seção da região mediana apresentam diâmetro radial maior (b) e em seção da região proximal estão colapsadas radialmente (c). **(d-e)** *Arrojadoa multiflora* F.Ritter com sistema vascular apresentando uma fase fibrosa no início do crescimento secundário, seguida de uma fase “WBT”. Em **(d)** região distal da raiz contrátil e em **(e)** região basal. **(f-g)** *Arrojadoa hofackeriana* com grande produção de “WBTs”. **(h)** *Arrojadoa multiflora*, notar poucos elementos de vaso em uma matriz de “WBTs”. **(i)** “WBT” com espessamento do tipo anelar-helicoidal. **(j)** “WBT” com espessamento do tipo helicoidal. **(k)** “WBT” com espessamento do tipo anelar. **Barras:** **g** = 400 $\mu$ m; **f** = 200 $\mu$ m; **a, b, c, d, h, i** = 100 $\mu$ m; **e, j, k** = 50 $\mu$ m.





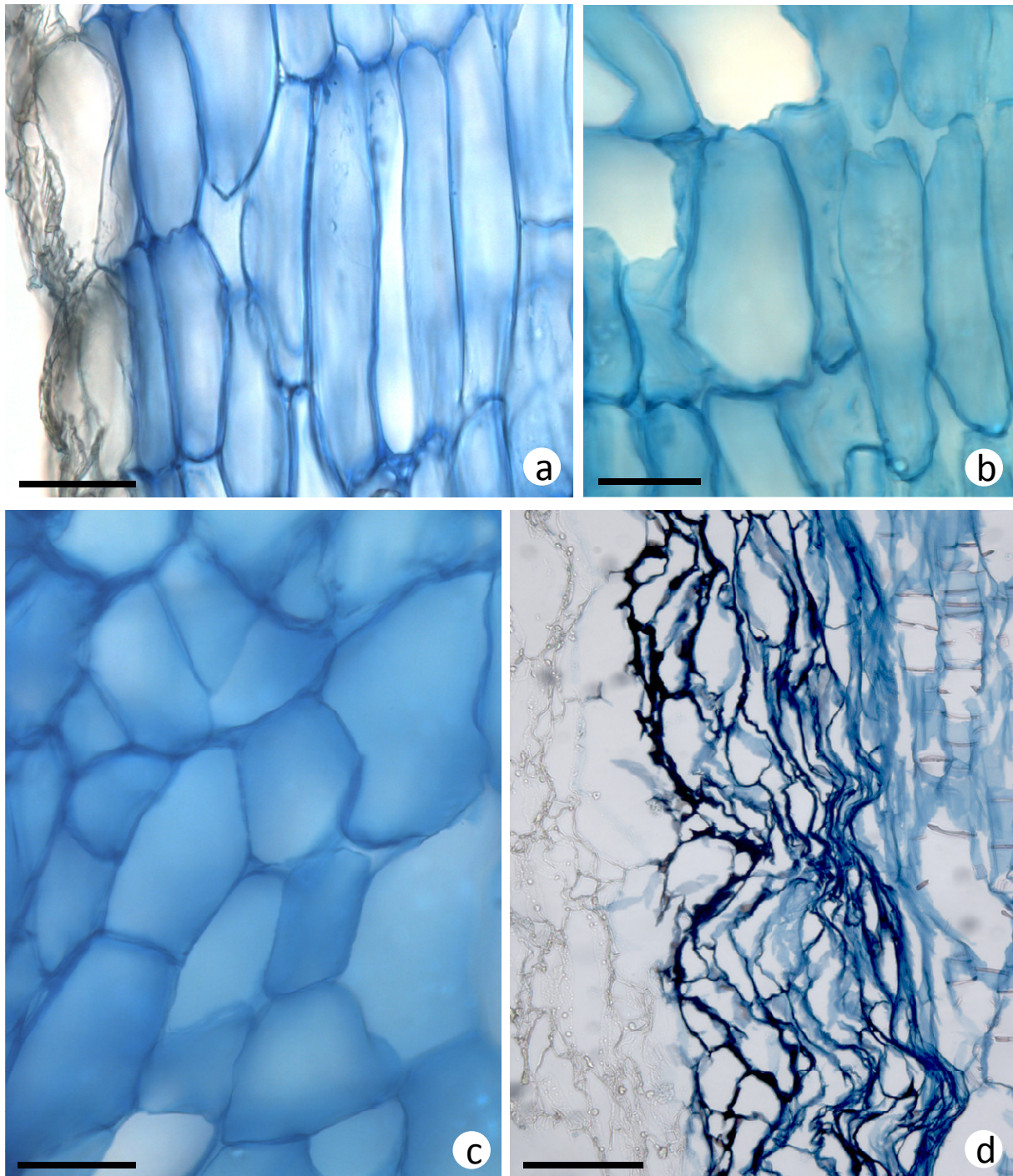
**Figura 3.** Seções longitudinais da raiz contrátil de *Arrojadoa multiflora* F.Ritter. **(a-c)**. Região distal da raiz contrátil com periderme e células parenquimáticas externas ao floema alongadas no eixo axial. **(d-f)** Região mediana da raiz contrátil com periderme apresentando os primeiros sinais de colapso e células parenquimáticas externas ao floema nitidamente contraídas axialmente e expandidas radialmente. Notar células parenquimáticas mais externas apresentam os primeiros sinais de compressão radial. **(g-i)** Região proximal da raiz contrátil com células peridérmicas colapsadas e fileiras células parenquimáticas externa ao floema colapsadas radialmente. Notar áreas de maior compressão, incluindo as camadas peridérmicas **(g-h)**. **Barras:** **g** = 400 $\mu$ m; **a, d, h** = 200 $\mu$ m; **b, e, i** = 100 $\mu$ m; **c, f** = 50 $\mu$ m.







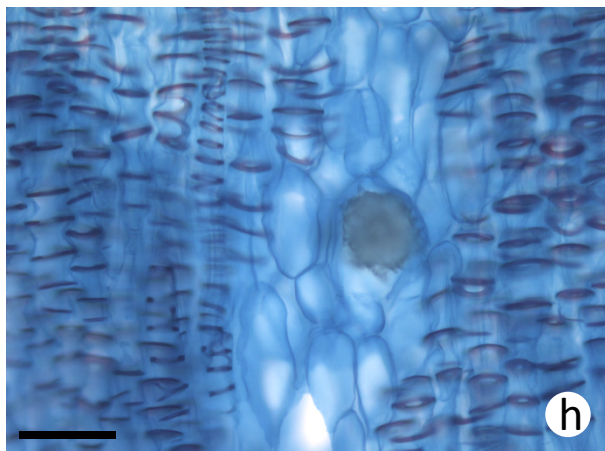
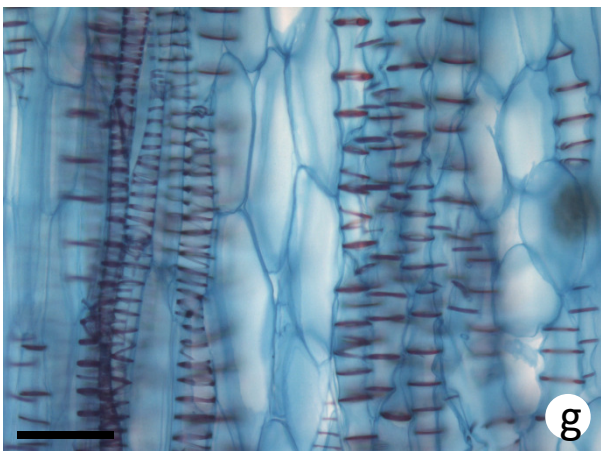
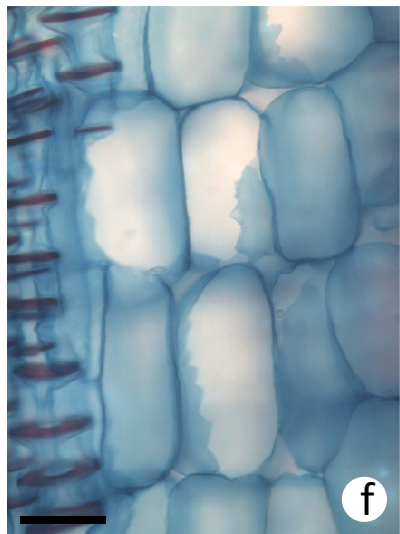
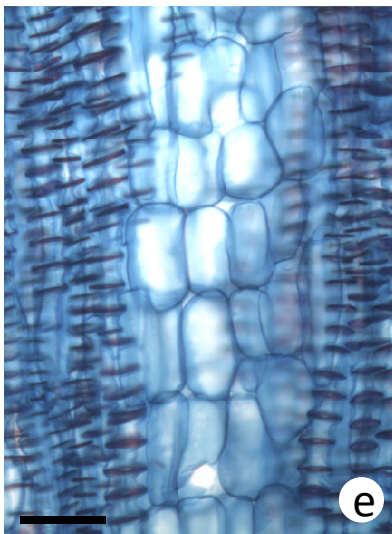
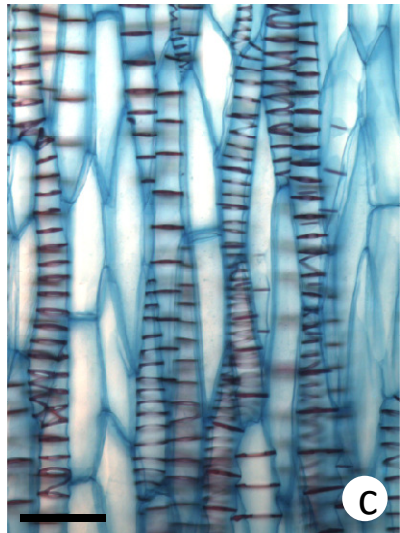
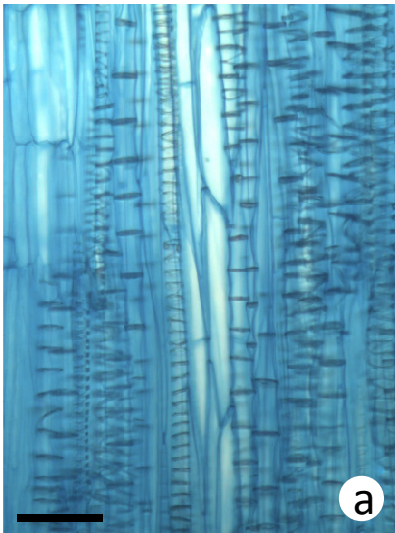




**Figura 4.** Seções longitudinais da raiz contrátil de *Arrojadoa hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves. **(a)** Região distal da raiz contrátil com células parenquimáticas externas ao floema alongadas no eixo axial. **(b)** Região mediana da raiz contrátil células parenquimáticas externas ao floema contraídas axialmente e expandidas radialmente. **(c)** Região mediana da raiz contrátil, mais proximal que a figura anterior, com maior compressão axial. **(d)** Região proximal da raiz contrátil com células parenquimáticas externa ao floema colapsadas radialmente. Notar áreas de maior compressão. **Barras:** **d** = 100 $\mu$ m; **a, b, c** = 50 $\mu$ m.

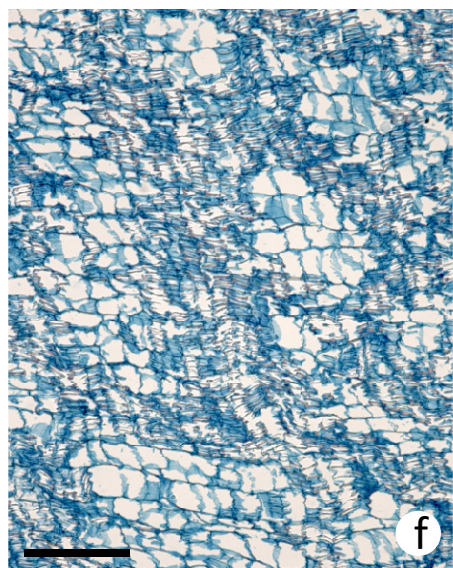
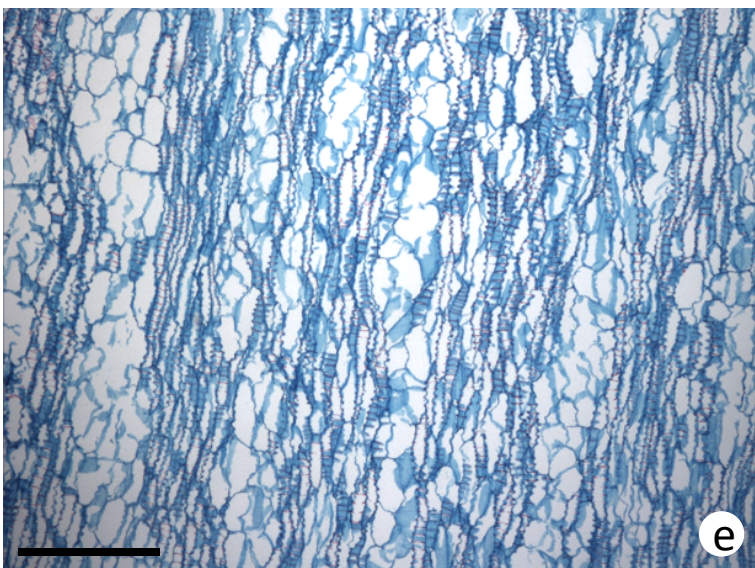
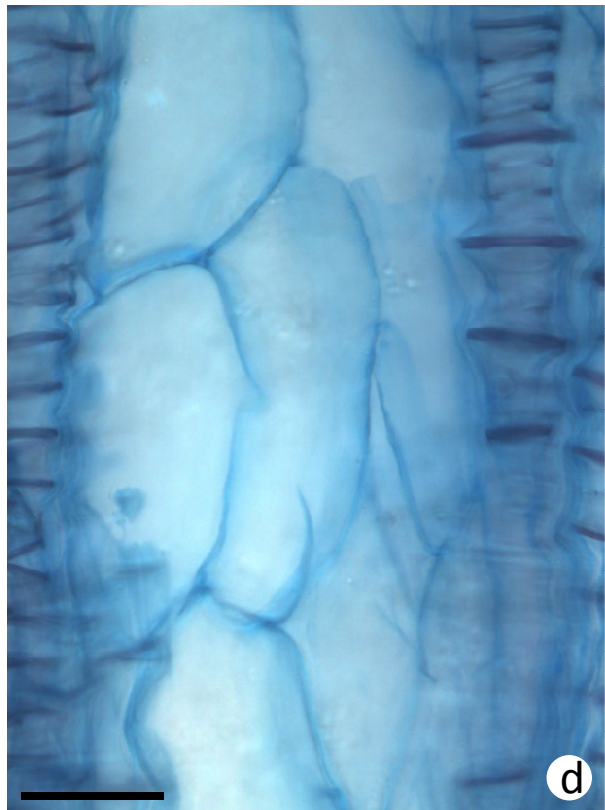
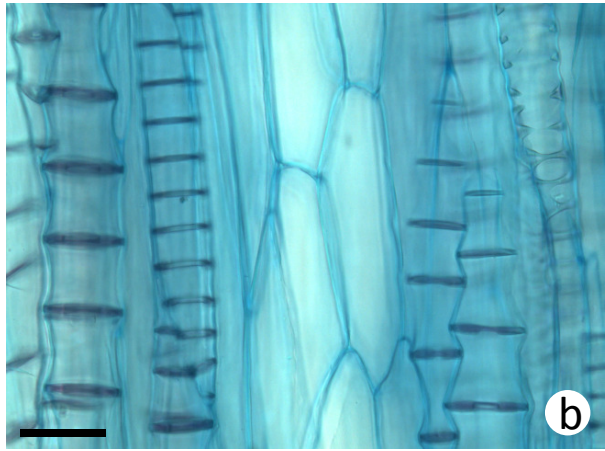
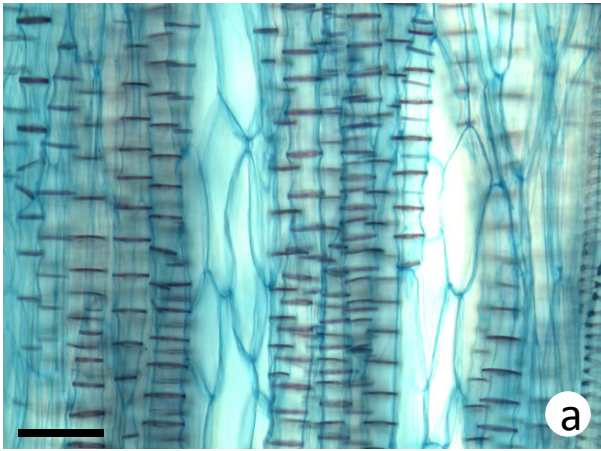


**Figura 5.** Seções longitudinais tangenciais da raiz contrátil de *Arrojadoa multiflora* F.Ritter (a-f) e *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves (g-h). **(a-b)** Região distal da raiz contrátil de *A. multiflora* com células parenquimáticas do raio alongadas no eixo axial. **(c-d)** Região mediana da raiz contrátil de *A. multiflora* com células parenquimáticas do raio contraídas axialmente e expandidas tangencialmente. **(e-f)** Região proximal da raiz contrátil de *A. multiflora* com maior compressão axial e aumento tangencial. Notar maiores espaços intercelulares. **(g)** Região mediana da raiz contrátil de *A. albicoronata* com células parenquimáticas do raio contraídas axialmente e expandidas tangencialmente. **(h)** Região proximal da raiz contrátil de *A. albicoronata* com maior compressão axial e aumento tangencial. Notar maiores espaços intercelulares. **Barras: a, c, e, g, h = 100µm; b, d, f = 50µm.**



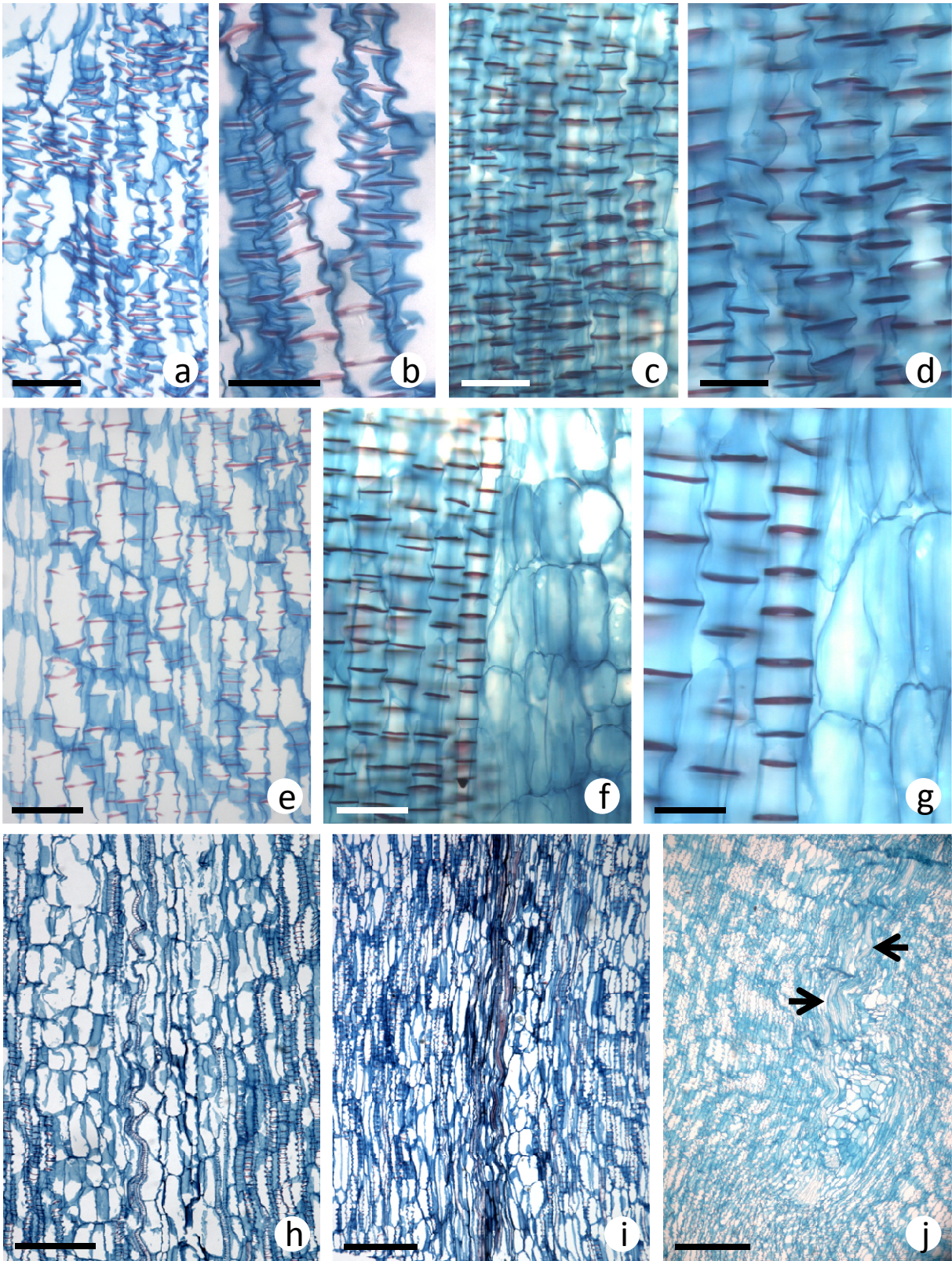
**Figura 6.** Seções longitudinais tangenciais da raiz contrátil de *Arrojadoa hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves (a-e) e *A. multiflora* F.Ritter (f). **(a-b)** Região distal da raiz contrátil de *A. hofackeriana* com células parenquimáticas do raio alongadas no eixo axial. **(c-d)** Região mediana da raiz contrátil de *A. hofackeriana* com células parenquimáticas do raio contraídas axialmente e expandidas tangencialmente. **(e)** Região proximal da raiz contrátil de *A. hofackeriana* com maior compressão axial e aumento tangencial, notar pequena deformação da rede de “WBTs” formada no sistema axial. **(f)** Região proximal da raiz contrátil de *A. multiflora*, notar deformação da rede de “WBTs” formada no sistema axial. **Barras:** **e** = 400µm; **f** = 200µm; **a, c** = 100µm; **b, d** = 50µm.





**Figura 7.** Seções longitudinais da região proximal da raiz contrátil de *Arrojadoa*. (a-d) Região interna do xilema de *A. eriocaulis* Buining & Brederoo (a), *A. hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves (b) e *A. multiflora* F.Ritter (c-d). Notar “WBTs” com anéis de parede secundária e invaginação da parede primária. (e-g) Região interna do xilema da raiz contrátil de *A. eriocaulis* (e) e *A. multiflora* (f-g). Notar maior espaçamento entre as bandas de parede secundária que os observados na região interna do xilema. (h) Em *A. hofackeriana* percebemos a ondulação dos primeiros elementos de vaso do xilema secundário. (i-j) Ondulação das fibras em *A. eriocaulis* (i) e *A. multiflora* (j). **Barras:** i, j = 400µm; h = 200µm; a, c, e, f = 100µm; b, d, g = 50µm.







---

*Capítulo 3*

**Anatomia das estruturas subterrâneas de *Arrojadoa* Britton & Rose  
(Cactoideae, Cactaceae).**

Renata Cristina C. de Lemos & Gladys Flávia A. Melo-de-Pinna



**Abstract**

The occurrence of underground stems was already described for the family, and the genus *Arrojadoa* presents this characteristic as tubers, sóboles and short underground stems. In the present study we analyzed the anatomy of the different underground structures (from stem or root) found in twelve species of *Arrojadoa*. Samples of the apical, median and basal regions of the different underground structures were fixed in FAA 50 (formaldehyde, glacial acetic acid and ethanol 50 ° GL) and stored in ethanol 70 ° GL. Transversal and longitudinal sections were made with rotative microtome and by free-hand. The stem origin of the tubers, sóboles and short underground stems was confirmed, and only in the tuber of *A. hofackeriana* was observed the participation of the transitional region, from the hypocotyl. About the structures originated from the root, it was verified that the thickened roots, reported on the previous work, are actually contractile roots in which the contraction of the peridermal region is less pronounced. It was also observed, in thickened roots (contractile roots) of *Arrojadoa*, the main tissue responsible for the organ thickening is the secondary xylem with WBT wood. In the stem, although exists a contribution of the parenchyma in the secondary xylem with WBT wood and/or associated with vessel elements, the cortical region is responsible for the major part of the organ thickening related to succulence and storage.

**Key-words:** stem anatomy, root anatomy, WBT wood, fibrous wood.

## Resumo

A ocorrência de caules subterrâneos já foi descrita para a família Cactaceae, e o gênero *Arrojadoa* apresenta essa característica como tubérculos, sóboles e caules subterrâneos curtos. No presente trabalho analisamos a anatomia das diferentes estruturas subterrâneas (caulinares e radiculares) encontradas em doze espécies de *Arrojadoa*. Amostras das regiões apical, mediana e basal das diferentes estruturas subterrâneas foram fixadas em FAA 50 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50° GL) e armazenadas em etanol 70 ° GL. Seções transversais e longitudinais foram confeccionadas em micrótomo rotativo (material incluído em parafina) e à mão. A natureza caulinar dos tubérculos, sóboles e caules subterrâneos curtos foi confirmada, sendo que apenas no tubérculo de *A. hofackeriana* foi verificada a participação da região de transição, de origem hipocotiledonar. Quanto às estruturas de origem radicular, foi verificado que as raízes espessadas, relatadas em trabalho anterior, na verdade são raízes contráteis com contração da região peridérmica pouco pronunciada. Também foi observado, nas raízes espessadas (raízes contráteis) de *Arrojadoa*, o principal tecido responsável pelo espessamento do órgão é o xilema secundário com lenho “WBT”. Já no caule, embora haja uma contribuição do parênquima no xilema secundário com lenho do tipo “WBT” e/ou associado a elementos de vaso, a região cortical é responsável pela maior parte do espessamento do órgão relacionado à suculência e armazenamento.

**Palavras-chave:** anatomia caulinar, anatomia radicular, lenho “WBT”, lenho fibroso.

## Introdução

A família Cactaceae, embora muito estudada quanto à anatomia dos órgãos vegetativos, ainda é pouco explorada quanto a estrutura subterrânea, provavelmente pela maior dificuldade em trabalhar com essa região. Recentemente, Lemos *et al.* (submetido) analisaram as estruturas subterrâneas presentes no gênero *Arrojadoa* Britton & Rose sob o aspecto morfológico, gênero este que revelou possuir uma grande diversidade de estruturas subterrâneas de origem caulinar (tubérculos simples e ramificados, caules subterrâneos curtos, sóboles) e radicular (raízes contráteis, raízes espessadas e raízes fibrosas comuns).

*Arrojadoa* é gênero endêmico do Brasil, ocorrendo em ambientes característicos de caatinga-agreste e campos rupestres, incluindo também regiões de cerrado (Taylor & Zappi 2004). Trabalhos anatômicos envolvendo o gênero *Arrojadoa* foram realizados por Soffiatti & Angyalossy (2007, 2009), que descreveram o caule aéreo de quatro espécies (*Arrojadoa bahiensis* (Braun & Esteves) Taylor & Egli, *A. dinae* Buining & Brederoo, *A. penicillata* (Gürke) Britton & Rose e *A. rhodantha* (Gürke) Britton & Rose), além de outras espécies da tribo Cereeae. Soffiatti & Angyalossy (2007) demonstram que as espécies analisadas possuem características anatômicas muito similares, não sendo possível observar caracteres diagnósticos para o grupo analisado. As mesmas autoras, em 2009, discutem a presença de parênquima não lignificado no lenho fibroso das espécies de *Arrojadoa*, e outras da tribo Cereeae, como uma tendência do grupo a desenvolver o xilema mais especializado para armazenamento.

As raízes dos cactos são menos especializadas em estrutura que o caule, mesmo assim, as propriedades da estrutura de suas raízes são fundamentais para a habilidade dos cactos de obter água e nutrientes rapidamente, para sobreviver e se recuperar da seca (Dubrovsky & North 2002). Entender a estrutura das raízes é essencial para

entender como os cactos são capazes de ocupar habitats secos e pobres em nutrientes (Dubrovsky & North 2002).

Preston (1900) dividiu as raízes de Cactaceae quanto à função e posição no sistema radicular em: absorvente (que se distribuem horizontalmente) e de fixação (que são mais verticais e profundas). O autor descreveu ainda algumas diferenças anatômicas entre elas, verificadas, principalmente, no espessamento do cilindro vascular.

Segundo Dubrovsky & North (2002), dois outros tipos de raízes são encontrados em Cactaceae: as raízes suculentas e as raízes tuberosas, que compartilham algumas características. Dubrovsky & North (2002) descrevem que raízes tuberosas, que normalmente são formadas a partir da região de transição hipocótilo-raiz, são encontradas em cactos pequenos como *Ariocarpus* (Britton & Rose 1963) e *Lophophora* (Nobel 1994). Para os cactos colunares, os autores mencionam apenas *Pachycereus pringlei*, que pode apresentar raízes com espessamento de 18cm, próximo a sua base. As raízes tuberosas podem ser bastante desenvolvidas, como em *Peniocereus gregii*, as quais podem alcançar até 60cm de diâmetro e ter um peso entre 27 e 56kg (Britton & Rose 1963).

Geralmente, a capacidade de armazenar água é relativamente menor nas raízes quando comparado aos caules (Nobel 1996). Os tecidos armazenadores de água em raízes de Cactaceae podem se desenvolver no xilema, ou na região cortical, e são capazes de tolerar um alto grau de desidratação sem causar danos irreversíveis ao órgão (Dubrovsky & North 2002). Segundo os autores, além de acumular água, as raízes de Cactaceae frequentemente acumulam amido e muitas vezes adquirem morfologias distintas. Segundo Loza-Cornejo & Terrazas (1996) a reserva de amido pode ocorrer no parênquima cortical, mas também no sistema vascular.

Gibson & Nobel (1986) mencionam que as raízes armazenadoras de alguns cactos geófitos são bastante desenvolvidas, e dão origem a ramos aéreos que secam na época de estiagem e se regeneram no ano seguinte, no período de disponibilidade de água. Cactos não geófitos também podem apresentar raízes tuberosas (Britton & Rose 1963), mas quando presente essas raízes são em menor número e menos desenvolvidas que nas geófitas.

Stone-Palmquist e Mauseth (2002) relatam que poucas espécies com raízes espessadas haviam sido estudadas, e que nestes casos havia sido descrito que o espessamento se dava unicamente pela dilatação do parênquima no metaxilema e na região mais interna do xilema secundário. Os autores descrevem ainda seis tipos de modificações anatômicas: 1. proliferação de parênquima no floema (os autores comentam que em algumas espécies o floema pode ocupar até 2/3 do diâmetro da raiz); 2. proliferação do periciclo; 3. proliferação do parênquima e aumento de volume destas células no metaxilema e na região interna do xilema secundário; 4. lenho fibroso com raios abundantes, em alguns casos os raios são mais largos que o sistema axial da raiz; 5. lenho não fibroso com matriz parenquimática; 6. lenho não fibroso com matriz de “WBT” (wide band tracheids), que são traqueídes com amplo espessamento de parede secundária. Os autores ressaltam que mais de uma modificação estrutural pode contribuir para o espessamento da raiz.

Apesar deste estudo tão extenso sobre raízes espessadas, não há apenas esse tipo de modificação no sistema subterrâneo das Cactaceae. Como mencionado anteriormente, a ocorrência de caules subterrâneos já foi descrita para a família, e o gênero *Arrojadoa* apresenta essa característica como tubérculos, sóboles e caules subterrâneos curtos. Assim, no presente trabalho analisamos a anatomia das diferentes estruturas subterrâneas encontradas no gênero *Arrojadoa*, a fim de confirmar sua natureza caulinar ou radicular.

## Material e Métodos

Para o presente trabalho foram selecionados doze táxons de *Arrojadoa*: *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves, *A. albiflora* Buining & Brederoo, *A. bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Eggli, *A. dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*, *A. dinae* subsp. *nana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves, *A.dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M. Machado, *A. eriocaulis* Buining & Brederoo, *A. hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves, *A. marylandae* Soares-Filho & Machado, *A. multiflora* F. Ritter, *A. penicillata* (Gürke) Britton & Rose e *A. rhodantha* (Gürke) Britton & Rose.

Após caracterização morfológica e os registros fotográficos, amostras das regiões apical, mediana e basal das diferentes estruturas do sistema subterrâneo foram fixadas em FAA 50 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50 ° GL - Johansen 1940), sendo após 48 horas armazenadas em etanol 70 ° GL. O material foi seccionado transversal e longitudinalmente com o auxílio de lâmina de barbear (Johansen 1940). Sendo clarificados em água sanitária 50%, lavados em água destilada e corados com safranina 1% e azul de Astra 1% (em uma proporção de 1:9) em etanol 50%, metodologia modificada da descrita por Bukatsch (1972). Lâminas semipermanentes foram confeccionadas em glicerina 50% (Purvis *et al.*1964).

Amostras também foram submetidas a desidratação em série etanol/álcool butílico terciário (50-100%) e posteriormente incluídas em parafina (Ruzin, 1999). Seções transversais e longitudinais (10-20µm) foram confeccionadas em micrótomo rotativo Reichertt-Jung Autocut 2040. Estas foram desparafinas com acetato de butila e coradas com azul de astra 1% em etanol 50% e safranina 1% em etanol 50% (Kraus *et al.* 1998, modificado), sendo em seguida montadas em lâmina permanente com bálsamo do Canadá.

O registro fotográfico foi realizado a partir do Sistema de Digitalização de Imagem IM50 acoplado ao microscópio Leica DMLB.

## Resultados

### Estruturas subterrâneas de origem radicular

Todas as doze espécies analisadas no presente trabalho apresentam raízes fibrosas (ou comuns), sendo que seis dessas espécies (*A. albicoronata*, *A. bahiensis*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. eriocaulis*, *A. hofackeriana* e *A. multiflora*) também possuem pelo menos um outro tipo de raiz. Em *A. albicoronata*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. eriocaulis*, *A. hofackeriana* e *A. multiflora* estão presentes raízes contráteis (para descrição ver Capítulo 2).

Em quase todas as espécies (e em todos os tipos de raízes presentes) a periderme provavelmente se origina na região pericíclica (Fig. 1a-b), com exceção de *A. marylandae* (Fig. 1c), cuja periderme parece ter origem na região floemática (Tabela 1). Em todo material analisado, a periderme apresenta alternância de camadas com células lignificadas e camadas com células de paredes mais finas, provavelmente suberizadas (Fig. 1a-b).

A região pericíclica, quando presente, geralmente apresenta poucas camadas de células (1-4) e, em *A. dinae* subsp. *dinae*, parece originar esclereídes pericíclicas (Fig. 1d), apesar de não podermos afirmar que as esclereídes encontradas na região externa do floema sejam apenas de origem pericíclica.

As raízes apresentam floema primário colapsado e floema secundário com poucas células condutoras e companheiras (Fig. 1d-h). O xilema primário (Fig. 2) possui elementos de vaso com diâmetro extremamente diminuto, quando comparado com os elementos de vaso do xilema secundário. O xilema secundário é formado por um lenho fibroso na maior parte das raízes (Figs. 1a-g, 2b, 2d-f e 3), sendo que em *A. eriocaulis* (Fig. 4a-c) e *A. multiflora* (Figs. 2c e 4d) encontramos um segundo tipo de

**Tabela 1.** Principais caracteres observados nas raízes das espécies de *Arrojadoa* estudadas no presente trabalho.

Espécie	Tipos radiculares presentes	Origem da periderme	Presença de raiz com lenho “WBT”	Ocorrência de parênquima não lignificado nas raízes fibrosas	Formação de novos raios	Lignificação dos raios
<i>A. albicoronata</i>	Raiz fibrosa e raiz contrátil	periciclo	Apenas na raiz contrátil	Presente	Presente	Ausente
<i>A. albiflora</i>	Raiz fibrosa	periciclo	Ausente	Presente	Presente	Parcial
<i>A. bahiensis</i>	Raiz fibros e raiz comum não fibrosa	periciclo	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<i>A. dinae</i> subsp. <i>dinae</i>	Raiz fibrosa e raiz contrátil	periciclo	Ausente (não verificado na raiz contrátil)	Presente	Presente	Parcial
<i>A. dinae</i> subsp. <i>nana</i>	Raiz fibrosa	periciclo	Ausente	Ausente	Ausente	Parcial
<i>A. dinae</i> subsp. <i>rosenbergeriana</i>	Raiz fibrosa	periciclo	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>A. eriocaulis</i>	Raiz fibrosa, raiz comum não fibrosa e raiz contrátil	periciclo	Na raiz comum não fibrosa e na raiz contrátil	Presente	Presente	Ausente
<i>A. hofackeriana</i>	Raiz fibrosa e raiz contrátil	periciclo	Apenas na raiz contrátil	Ausente	Ausente	Ausente
<i>A. marylanae</i>	Raiz fibrosa	floema	Ausente	Ausente	Presente	Quase total
<i>A. multiflora</i>	Raiz fibrosa, raiz comum não fibrosa e raiz contrátil	periciclo	Na raiz comum não fibrosa e na raiz contrátil	Presente	Presente	Parcial
<i>A. penicillata</i>	Raiz fibrosa	periciclo	Ausente	Presente	Presente	Parcial
<i>A. rhodantha</i>	Raiz fibrosa	periciclo	Ausente	Ausente	Presente	Parcial



lenho, que apresenta uma fase inicial fibrosa, e uma segunda fase com lenho “WBT”, com matriz parenquimática e majoritariamente “WBTs” como elementos condutores, semelhante ao que ocorre nas raízes contráteis das mesmas espécies (ver Capítulo 2). Em *A. bahiensis*, ocorre algo semelhante, o câmbio produz uma fase inicial fibrosa, que em uma mesma seção transversal apresenta uma região em que produz uma fase com matriz parenquimática e “WBTs” como elementos condutores, seguida de uma terceira fase fibrosa, e em outra região ocorre apenas a fase fibrosa (Fig. 4g-h).

Nas raízes que apresentam apenas a fase fibrosa do xilema secundário, podemos encontrar a formação de regiões ou faixas de parênquima não lignificado (Fig. 1e, 2d, 3a-d e 5a) em *A. albicoronata*, *A. albiflora*, *A. bahiensis*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. eriocaulis*, *A. multiflora* e *A. penicillata* e formação de novos raios (Fig. 1c, 1e-f, 2a e 2c-g) em *A. albicoronata*, *A. albiflora*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. eriocaulis*, *A. marylandae*, *A. multiflora*, *A. penicillata* e *A. rhodantha*. Em *A. dinae* subsp. *dinae* o lenho fibroso parece estar dividido em duas fases, sendo que a primeira fase possui fibras que coram em um tom mais escuro que a fase seguinte, estas duas fases são divididas por uma faixa de parênquima não lignificado (Fig. 2c-d).

*Arrojadoa marylandae* apresenta os raios xilemáticos quase que completamente lignificados, com exceção da região mais interna, que não sofre lignificação (Fig. 1c e 5b-c). Em *A. albiflora*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. dinae* subsp. *nana*, *A. multiflora*, *A. penicillata* e *A. rhodantha* há lignificação parcial dos raios (Fig. 2d, 3d, 3g e 5d), sendo que as demais espécies não apresentam essa característica. Em *A. albicoronata* e *A. multiflora* algumas células parenquimáticas dos raios apresentam cristais (Fig. 5a).

### **Estruturas subterrâneas de origem caulinar**

O sistema de revestimento dos sete taxa de *Arrojadoa* que apresentam estruturas caulinares subterrâneas (*A. albicoronata*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. dinae* subsp. *nana*, *A. eriocaulis*, *A. hofackeriana*, *A. multiflora*, e *A. rosenbergeriana*), é formado por uma

periderme (Fig. 6a-f), que se estabelece logo abaixo da epiderme (Fig. 6a). As células peridérmicas são alongadas tangencialmente e comprimidas radialmente, estas estão alternadas em camadas com células lignificadas e camadas com células de paredes mais finas, provavelmente suberizadas. Em *Arrojadoa eriocaulis* é possível perceber que o felogênio (Fig. 6c) dá origem ao felema com alternância de camadas de células lignificadas e suberizadas, como descrito acima, enquanto a feloderme está representada por 1-3 camadas de células com parede primária (Fig. 6c).

Podemos verificar a presença de aréolas nos tubérculos, sóboles e caules subterrâneos curtos dos taxa estudados. A região areolar dos caules subterrâneos dessas espécies, geralmente, produz poucos espinhos e tricomas. Em *A. eriocaulis* (Fig. 6g-h), podemos perceber a região areolar um pouco mais desenvolvida em relação às demais espécies. A partir de um corte da região mais apical do tubérculo de *A. eriocaulis*, verificamos a presença de uma série de tricomas nas bordas da aréola (Fig. 6g-h), os quais apresentam uma região multiseriada na base, além de um pequeno espinho na região central (Fig. 6h) com ápice lignificado.

A região cortical dos caules subterrâneos de todas as espécies apresenta-se ampla e com células e cavidades de mucilagem (Fig. 7 e 8, Tabela 2). Em *A. dinae* subsp. *nana* (Fig. 7a) e *A. dinae* subsp. *dinae* (Fig. 7b e 8b) as células de mucilagem são mais frequentes que as cavidades. Em *A. eriocaulis* (Fig. 7c-d) e *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (Fig. 7f) as cavidades são bem delimitadas, sendo possível perceber a presença de um epitélio. Já em *A. albicoronata* (Fig. 7e), *A. multiflora* (Fig. 8c) e *A. hofackeriana* (Fig. 8h) ocorre lise da parede entre as células de mucilagem adjacentes para a formação das cavidades, deixando o córtex com aspecto esponjoso. Na região cortical também estão presentes feixes vasculares (Fig. 8). Esses feixes possuem posição de floema e xilema variados, na figura 3b podemos ver um feixe “invertido”, ou seja, o xilema está voltado para o exterior e o floema para o interior do caule. Em um

**Tabela 2.** Principais caracteres observados em espécies de *Arrojadoa*, que apresentam estruturas caulinares subterrâneas.

<b>Espécie</b>	<b>Estruturas de mucilagem</b>	<b>Floema</b>	<b>Origem das esclereides não xilemáticas</b>	<b>Lenho</b>	<b>Feixe medular</b>
<i>A. albicoronata</i>	Células e Cavidades	Secundário comprimido	Não determinada	Fibroso	Ausente
<i>A. dinae</i> subsp. <i>dinae</i>	Células e Cavidades	Poucas células	Periciclo	Matriz de parênquima	Presente
<i>A. dinae</i> subsp. <i>nana</i>	Células e Cavidades	Poucas células	Ausente	Matriz de parênquima	Ausente
<i>A. dinae</i> subsp. <i>rosenbergeriana</i>	Células e Cavidades com presença de epitélio	Poucas células	Periciclo	Fibroso	Ausente
<i>A. eriocaulis</i>	Células e Cavidades com presença de epitélio	Extenso	Floema secundário	Dimórfico “WBT”/ Fibroso	Ausente
<i>A. hofackeriana</i>	Células e Cavidades	Poucas células	Periciclo	Fibroso	Ausente
<i>A. multiflora</i>	Células e Cavidades	Poucas células	Não determinada	Matriz de parênquima	Ausente

tubérculo já bem desenvolvido de *A. eriocaulis*, foi possível observar crescimento secundário em alguns dos feixes vasculares da região cortical (Fig. 8e).

O sistema vascular central apresenta diferenças mais marcantes entre as espécies analisadas (Fig. 9-11). *Arrojadoa dinae* subsp. *nana* (Fig. 9a) e *A. dinae* subsp. *dinae* (Fig. 9b-e) são semelhantes, produzindo pouco floema, tanto primário como secundário, e xilema composto por elementos de vaso e parênquima. Em todos os sóbols analisados dessas duas espécies, foi observado que o crescimento vascular secundário é pouco pronunciado quando comparado às demais espécies (Fig. 9-11). Em *A. dinae* subsp. *dinae* (Fig. 9b-d) há formação de esclereídes externamente ao floema e feixes vasculares na medula (Fig. 9e), características não observadas em *A. dinae* subsp. *nana*.

Em *Arrojadoa multiflora* (Fig. 9f-i), os caules subterrâneos curtos mais jovens, ou seja, de menor tamanho, apresentam o sistema vascular com anatomia semelhante à *A. dinae* subsp. *nana*. Já em um caule subterrâneo mais desenvolvido, o câmbio vascular produz um lenho com matriz parenquimática e raios largos, que nos estágios analisados não apresentam lignificação (Fig. 9g-i), assim como novos raios (Fig. 9g-h). Externamente ao floema encontramos um série de esclereídes, cuja a origem não foi possível determinar se é pericíclica, floemática ou mista, já que parte dessas fibras estão lateralmente aos raios floemáticos (Fig. 9i). Essa espécie, assim como *A. dinae* subsp. *nana*, não forma feixes medulares, a medula, no entanto, apresenta estruturas de mucilagem, tanto células como cavidade, com formação de um epitélio delimitando as cavidades (Fig. 9h).

O sistema vascular central do tubérculo de *A. eriocaulis* é bastante amplo (Fig. 10a-b). O floema primário apresenta-se colapsado. Já o floema secundário, é extenso, com formação de largos raios floemáticos na região interfascicular. Parte das células da região fascicular do floema encontra-se colapsada, mas é nessa região que podemos

observar a presença de fibras floemáticas, sendo que as células condutoras ativas do floema são as mais próximas do câmbio, logo internamente às fibras (Fig. 10c-d). O xilema primário é seguido de um lenho polimórfico (Fig. 10a), composto de: uma fase inicial “WBT” (Fig. 9b), ou seja, com formação de elementos condutores representados principalmente por traqueídes do tipo “WBT” e poucos elementos de vaso, além de células parenquimáticas; essa fase é seguida por uma fase fibrosa (Fig. 10a, 10d), onde há formação principalmente de elementos de vaso e fibras, sendo que, neste caso, as fibras estão restritas ao sistema axial. Na segunda fase do lenho, encontramos faixas de parênquima não lignificado (Figs. 10a, 10c-d). Os raios xilemáticos e floemáticos são amplos e possuem cristais do tipo drusa (Fig. 10a-d).

Em *Arrojadoa albicoronata* (Fig. 10e-g), assim como em *A. multiflora* não foi possível determinar a origem das esclereídes (floemáticas ou pericíclicas) encontradas na região externa ao floema, visto que é possível observar um colapso na região externa do floema, que pode ser de células do floema primário ou de células pericíclicas (Fig. 10f-g). No entanto, nessa espécie também ocorrem esclereídes na região interfascicular, aparentemente de origem pericíclica (Fig. 10f). Em *A. albicoronata*, o floema primário é colapsado e o floema secundário também se encontra comprimido (Fig. 10g). O lenho é fibroso, com faixas de parênquima não lignificado, onde encontramos elementos de vaso como células condutoras (Fig. 10e-f). Assim como em *A. eriocaulis*, raios xilemáticos e floemáticos possuem cristais do tipo drusa.

Já *Arrojadoa dinae* subsp. *rosenbergeriana* (Fig. 11a-b) se assemelha à *A. hofackeriana* (Fig. 11c-f), ambas apresentando esclereídes na região externa ao floema primário (Fig. 11a e 11c-d), essas possivelmente de origem pericíclica, que no caso de *A. hofackeriana* (Fig. 11c) formam um cilindro contínuo envolvendo o sistema vascular central. O floema em ambas as espécies é escasso, sendo que o floema primário encontra-se colapsado e o secundário apresenta poucas células condutoras em todas as

regiões analisadas do sóbole de *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (Fig. 11b) e do tubérculo de *A. hofackeriana* (Fig. 11e). O lenho dessas espécies apresenta apenas uma fase fibrosa, sendo que os raios também sofrem lignificação (Fig. 11a-f), diferente das demais espécies analisadas. Apenas no tubérculo de *A. hofackeriana* verificamos uma região de transição entre caule e raiz. Esta região é formada por um amplo lenho fibroso (Fig. 11d-f), com algumas faixas de parenquima não lignificado (Fig. 11d), e não possui medula, no entanto a diferenciação do xilema primário ainda é endarçada, não exarçada como em uma raiz (Fig. 11f).

## Discussão

O gênero *Arrojadoa* se mostra bastante diverso quanto aos tipos de estruturas subterrâneas que, por meio de um estudo morfológico, foram classificadas por Lemos *et al.* (submetido) em: 1) tubérculos simples ou ramificados, 2) caules subterrâneos curtos e/ou longos (sóboles), 3) raízes contráteis espessadas e suculentas, 4) raízes espessadas, 5) raízes comuns (ou fibrosas).

No presente trabalho podemos verificar que dos três tipos de raízes descritos por Lemos *et al.* (submetido) para o gênero *Arrojadoa*, apenas dois tipos foram identificados anatomicamente: as raízes contráteis e as raízes comuns ou fibrosas. As raízes espessadas descritas para *A. hofackeriana*, na verdade, são raízes contráteis, com contração pouco pronunciada, não perceptível morfológicamente, mas que apresentam a mesma anatomia descrita para esse tipo de raiz por Lemos & Melo-de-Pinna (Capítulo 2), apresentando inclusive contração das células parenquimáticas e “WBTs”, como nas demais raízes contráteis descritas para a espécie.

Para as raízes comuns, a anatomia apresentava-se em estrutura secundária, sendo o sistema de revestimento constituído pela periderme em todas as espécies analisadas. Esta é constituída por um felema com alternância de camadas de células

lignificadas e suberizadas, característica já mencionada na literatura do grupo (Milanez 1936, Silva & Alves 1999, Stone-Palmquist & Mauseth 2002, Yoshikawa *et al.* 2004, Arruda *et al.* 2005). Quanto à origem da periderme, apesar de ser necessário um estudo ontogenético, provavelmente esta tem origem a partir do periciclo na maioria das espécies, com exceção de *Arrojadoa marylandae*, cuja origem da periderme parece ser na região floemática. A formação de periderme na região pericíclica é comum em raízes e, segundo Eames & McDaniels (1947), a formação do felogênio costuma ocorrer logo abaixo da endoderme das raízes. Em Cactaceae, Silva & Alves (1999) verificaram a instalação do felogênio na região pericíclica através de um estudo com plantas em diferentes estágios de desenvolvimento. O mesmo foi verificado por Lemos & Melo-de-Pinna (dados não publicados) ao analisar plântulas de quatro espécies epífitas de Cactaceae. Como as camadas mais externas da periderme são descartadas com o desenvolvimento do órgão (Dubrovsky & North 2002), este tecido é de difícil manipulação e a completa caracterização da região fica comprometida na maioria das espécies.

O sistema vascular está delimitado pelo periciclo constituído de poucas camadas de células (1-4), exceto em *A. marylandae* em que há instalação do felogênio na região floemática. Em *A. dinae* subsp. *dinae* foram observadas células com parede secundária lignificada, provavelmente esclereídes, situadas em regiões adjacentes ao floema primário e aos raios floemáticos originados do câmbio formado a partir do periciclo. Considerando apenas a localização dessas células, fica difícil determinar sua origem, por isso, neste trabalho estamos considerando como esclereídes extraxilemáticas, podendo ser de origem mista (floemática e pericíclica) ou exclusivamente pericíclica. Silva & Alves (1999) mencionam a ocorrência de fibras de origem do floema primário nas raízes de seis espécies de *Pilosocereus*, no entanto esclereídes pericíclicas já foram observadas nas raízes de *Melocactus oreas* e *Pilosocereus fulvianatus* por Arruda (2005).

Segundo Stone-Palmquist & Mauseth (2002), o floema primário é descartado após a formação do periciclo em raízes de Cactaceae, semelhante ao observado neste trabalho em *Arrojadoa marylandae*. Nas demais espécies de *Arrojadoa*, o floema primário apresentou-se colapsado. Essa característica já foi descrita na família por outros autores (Milanez 1936, Silva & Alves 1999, Yoshikawa *et al.* 2004, Arruda *et al.* 2005). Portanto, a partir dos trabalhos em raízes de Cactaceae, podemos concluir que, independente da região de instalação do felogênio e da condição colapsadas do floema primário, o floema secundário é o único funcional.

O lenho em Cactaceae pode ser classificado em três tipos básicos: **lenho fibroso**, que possui uma matriz de fibras libriformes, com vasos solitários ou em pequenos grupos; **lenho parenquimático**, que possui massas axiais constituídas de células parenquimáticas e vasos, fibras estão ausentes ou ocorrem de forma esparsa; **lenho “WBT”**, possui uma matriz de traqueídes com amplo espessamento de parede secundária e células parenquimáticas, vasos estão presentes, sendo mais abundantes no lenho inicial (Mauseth & Plemons 1995, Stone-Palmquist & Mauseth 2002).

Segundo Mauseth & Plemons (1995) são encontrados alguns tipos de polimorfismo no lenho das Cactaceae: 1. Lenho dimórfico fibroso/parenquimático – apresenta uma fase inicial fibrosa (matriz de fibras, com presença de elementos de vaso e poucas células parenquimáticas), seguida por uma fase parenquimática (matriz parenquimática, com elementos de vaso); 2. Lenho dimórfico “WBT”/fibroso – fase inicial com lenho “WBT” (constituído “WBTs”, elementos de vaso e células parenquimáticas), seguido por fase fibrosa; 3. Lenho dimórfico “WBT”/parenquimático – fase inicial com lenho “WBT” seguida por fase parenquimática. 4. Lenho trimórfico “WBT”/fibroso/parenquimático – apresenta uma fase inicial formada por lenho “WBT”, que é seguida por uma fase fibrosa e posteriormente é formado um lenho parenquimático. Entre as raízes comuns de *Arrojadoa* encontramos três padrões de



lenho: lenho exclusivamente fibroso; lenho dimórfico, com uma fase inicial fibrosa e uma segunda fase do tipo “WBT”; lenho trimórfico com fase inicial fibrosa, seguida de uma fase “WBT” e uma terceira fase, também fibrosa. Raízes com lenho exclusivamente fibroso são encontradas em todas as espécies, sendo que em *A. eriocaulis* e *A. multiflora* encontramos também raízes com lenho dimórfico, e em *A. bahiensis* encontramos também raízes com lenho trimórfico. Segundo Stone-Palmquist & Mauseth (2002), apesar do lenho “WBT” ser o mais comum entre as raízes espessadas, seguido do lenho parenquimático, estes também ocorrem em raízes delgadas comuns. Os autores descrevem ainda quatro modificações, referentes ao xilema, que seriam contribuidoras no processo de espessamento de raízes em Cactaceae: 1. proliferação do parênquima e aumento de volume destas células no metaxilema e na região interna do xilema secundário; 2. lenho fibroso com raios abundantes, em alguns casos os raios são mais largos que o sistema axial da raiz; 3. lenho não fibroso com matriz parenquimática; 4. lenho não fibroso com matriz de “WBT”).

As raízes comuns com lenho dimórfico encontradas em *A. eriocaulis* e *A. multiflora* apresentam anatomia muito semelhante às raízes contráteis observadas nas mesmas espécies (ver Capítulo 2). Neste trabalho as trataremos como raízes comuns, por não apresentarem contração, tanto morfológica como anatomicamente, mas com potencial de contração devido a sua organização interna. A raiz trimórfica de *A. bahiensis* que possui uma fase “WBT” entre duas fases fibrosas, também será considerada como raiz comum, não espessada, já que a fase “WBT”, que produz maior espessamento e proporciona maior maleabilidade e possibilidade de reserva de água, ocorre em uma fase curta da raiz, sendo que a região mais distal da mesma apresenta apenas lenho fibroso.

Mesmo nas raízes fibrosas, com exceção de *A. marylanae*, observamos a tendência de parenquimatização por meio da pouca lignificação dos raios, pela formação

de novos raios, e de parênquima não lignificado em faixas ou pequenos agrupamentos. Segundo IAWA Committee (1989) o parênquima não lignificado ocorre geralmente em faixas largas e está restrito a poucas famílias de arbóreas, mas esse tipo de tecido já foi mencionado para várias outras famílias. A ocorrência desse tipo de faixas e células agrupadas ou isoladas, já foi mencionada por Mauseth (1993) como sendo característica de um tipo de lenho “parenquimatoso”, mas aqui será tratado apenas como parênquima não lignificado, como proposto por Soffiatti & Angyalossy (2003) e Melo-de-Pinna (2009).

A ausência ou parcial lignificação dos raios xilemáticos, foi observada em todas as espécies estudadas, exceto em *A. marylandae*, em que apenas a porção mais interna do raio permanece não lignificada. Segundo Milanez (1936) a lignificação tardia dos raios ocorre em *Rhipsalis regnelli* (espécie epífita). O autor descreve ainda que, se as raízes fossem inteiramente lenhosas dificilmente poderiam se adaptar, ou acomodar-se, ao tronco da planta suporte, no caso de espécies epífitas. Assim a produção contínua de novos raios, a lignificação tardia das células de raios formados a partir do câmbio originado do periciclo, e as células de parênquima não lignificado, são características importantes, permitindo ou facilitando sua fixação nas rochas, como é o caso de *A. bahiensis* e *A. albiflora*, ou seu crescimento em solo argilo-pedregoso, como é o caso de *A. dinae* subsp. *dinae* e *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana*.

Os novos raios são considerados por Silva & Alves (1999) e Arruda *et al.* (2005) como resultado de uma variação cambial, levando à ampliação na capacidade de armazenamento das raízes. A partir das análises em *Arrojadoa*, consideramos que não apenas os novos raios, mas também a lignificação tardia das células dos raios e o parênquima não lignificado podem exercer função no aumento da capacidade de armazenamento do órgão, já que o principal tecido armazenador das raízes é o xilema, não o córtex e medula, como no caule (Stone-Palmquist & Mauseth 2002).

Entre as espécies de *Arrojadoa* que apresentam caule subterrâneo (*A. albicoronata*, *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. dinae* subsp. *nana*, *A. eriocaulis*, *A. hofackeriana*, *A. multiflora*, e *A. rosenbergeriana*), verificamos que o sistema de revestimento dessas estruturas caulinares (tubérculo, sóbole, caule curto) também é constituído pela periderme, assim como nas raízes. Mas, diferente das raízes analisadas, a periderme das estruturas caulinares subterrâneas aparentemente se estabelece logo internamente a epiderme. Yoshikawa *et al.* (2004), estudando o caule duas espécies de *Melocactus* (*M. bahiensis* e *M. concinnus*), e Soffiatti & Angyalossy (2007), ao estudar o caule aéreo de quatro espécies de *Arrojadoa* (*A. bahiensis*, *A. dinae*, *A. penicillata* e *A. rhidantha*), além de *Stephanocereus leucostele*, *S. luetzelburgii* e *Brasilicereus markgrafii*, observaram a formação da periderme na base do caule, verificando que esta se origina da camada epidérmica, estando localizada entre a epiderme e a cutícula nas espécies de *Arrojadoa*. Os autores também descreveram que o felema nessas espécies é composto por células alongadas tangencialmente em seção transversal, alternando camadas de células suberizadas com camadas de células lignificadas, as mesmas características observadas para os caules subterrâneos das sete espécies de *Arrojadoa* analisadas no presente trabalho. Mais recentemente Ogburn & Edwards (2009) relatam que a periderme se origina na camada epidérmica da maioria das Portulacineae estudadas por eles, com a ocorrência de bandas de esclereides no felema de *Pereskia* e de bandas lignificadas em *Talinopsis frutescens*, *Grahamia bracteata*, *Anacampseros kurtzii*, *Portulacaria afra* e *Ceraria fruticulosa*.

Uma característica marcante nos caules subterrâneos de *Arrojadoa* é a presença de aréolas. A aréola é uma gema axilar situada em uma base foliar persistente e produz espinhos ao invés de folhas (Gibson & Nobel 1986). No caso dos caules subterrâneos de *Arrojadoa* a presença das aréolas auxilia na análise morfológica ao determinar a natureza caulinar das estruturas, assim como no caso do tubérculo da batata (*Solanum*

*tuberosum*, Solanaceae), que apresenta pequenas gemas em sua estrutura. Anatomicamente, foi possível confirmar a presença de aréolas nesses caules subterrâneos, que por meio da morfologia externa, muitas vezes, causa dúvidas sobre a natureza dessas estruturas. As aréolas se apresentam como pequenas projeções em uma análise superficial, muito semelhante ao início de formação de raízes laterais. A região areolar dos caules subterrâneos dessas espécies geralmente produz poucos espinhos e tricomas. Em *A. eriocaulis*, verificamos a presença de uma série de tricomas nas bordas da aréola, os quais apresentam uma região multisseriada na base, além de um pequeno espinho na região central com ápice lignificado.

Nos caules subterrâneos de *Arrojadoa* a região cortical apresenta-se ampla e com células e cavidade de mucilagem. Este é um caráter muito comum na família e diverge apenas quando ao tipo de estrutura, sendo descritas como células (Gibson & Nobel 1986, Calvente *et al.* 2008) ou cavidades (Calvente *et al.* 2008, Dettke & Milaneze-Gutierrez 2008, Lemos & Melo-de-Pinna 2011). Para quase todos os cactos, o córtex é o tecido mais proeminente e é composto principalmente por células de parênquima, mas também inclui células especializadas envolvidas na secreção, como as de mucilagem (Salgado & Mauseth 2002). Nos cactos, o tecido fundamental pode ser muito macio e “esponjoso” como resultado da presença abundante de estruturas mucilaginosas (Gibson & Nobel 1986).

As cavidades de *Arrojadoa*, em corte transversal assemelham-se a canais, com células secretoras epiteliais. No entanto, analisando essa mesma estrutura em corte longitudinal percebe-se que são espaços intercelulares curtos resultantes, possivelmente, da lise de algumas células secretoras que eliminam mucilagem para essa cavidade. As cavidades diferem das células secretoras por terem sido resultado de dissolução (espaços lisígenos) ou separação de células (espaços esquizógenos) (Esau 1960). A mesma autora relata que nos espaços lisígenos, células parcialmente

desintegradas aparecem na periferia do espaço, já no espaço esquizógeno a cavidade é delimitada por células intactas, sendo possível a combinação dos dois processos na formação de uma cavidade. No material analisado é possível ver em algumas cavidades a nítida delimitação por células, mas esta estrutura precisa ser melhor analisada para que se possa conhecer sua origem e desenvolvimento, no entanto, sugerimos que há uma combinação de processos lisígeno e esquizógeno.

A mucilagem é um polissacarídeo fibroso, ou seja, altamente ramificado e composto de muitos açúcares, produzido pela célula de mucilagem e estocado entre a membrana e a parede celular, um arranjo que eventualmente causa a morte celular quando o plasmalema libera a mucilagem, quebrando a parede (Gibson & Nobel 1986). Esse arranjo dificulta a manipulação do material, já que, por se altamente hidrofílica, ao entrar em contato com a água a mucilagem expande e é liberada, causando o rompimento das células.

Na região cortical também estão presentes feixes vasculares, estes podem ser feixes corticais e/ou traços de aréolas, sendo que só podemos estabelecer se um feixe é areolar quando este está intimamente associado à região areolar, como é possível perceber em *A. eriocaulis* (Fig. 1g-h), onde os feixes areolares chegam até a base da aréola. Quando os feixes estão na região mediana ou mais interna do córtex não podemos diferenciar os feixes areolares dos feixes corticais. Segundo Mauseth & Sajeve (1992) os feixes corticais em Cactoideae são formados próximo ao meristema apical, e os elementos traqueais se diferenciam antes dos feixes do estelo. Os autores relatam a ocorrência dos feixes corticais em todas as espécies de Cactoideae analisadas por eles, em todos os casos constituídos por xilema e floema. Estes seriam responsáveis pela distribuição de água e carboidratos através do córtex volumoso presente nessas espécies (Mauseth & Sajeve 1992). Em *Arrojadoa*, Soffiatti & Angyalossy (2007) relatam a ocorrência de feixes corticais no caule aéreo das quatro espécies do gênero

por elas estudadas. As autoras relatam também a ocorrência de feixes medulares nessas espécies, já observado para o gênero por Mauseth (1993). No presente trabalho, verificamos a presença de feixes medulares apenas em *A. dinae* subsp. *dinae*. Segundo Mauseth (1993), feixes medulares, assim como os corticais, são iniciados próximo ao meristema apical e são geralmente compostos de xilema e floema, os quais não apresentam orientação regular. Segundo o autor, em todas as espécies por ele estudadas, os feixes medulares interconectam com os feixes do estelo e sua presença é fortemente correlacionada com a largura da medula. O autor relata ainda que a presença de feixes medulares devem permitir aos cactos utilizar a medula efetivamente através do armazenamento de água e amido, e retirando esse material quando necessário.

Quanto às células lignificadas não xilemáticas, segundo Esau (1960) e Fahn (1990) esclereídes se originam a partir de uma célula parenquimática, enquanto as fibras têm sua origem a partir de uma célula meristemática. No presente estudo, verificamos que regiões mais jovens dos caules subterrâneos geralmente não apresentam células lignificadas na região externa do floema nem células meristemáticas potencialmente formadoras de fibras. Essas células lignificadas estão presentes apenas em caules mais desenvolvidos, sendo assim provavelmente esclereídes, contudo não podemos afirmar se também ocorre formação de fibras nessa região.

No caule subterrâneo de espécies de *Arrojadoa*, encontramos: esclereídes aparentemente de origem pericíclica em *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* e *A. hofackeriana*; esclereídes do floema secundário em *A. eriocaulis*; e esclereídes de origem duvidosa (se pericíclica, do floema ou mista) em *A. multiflora* e *A. albicoronata*. Fibras vasculares não xilemáticas em Caryophyllales tem sido descritas de acordo com sua origem como: fibras do floema (Cactaceae, Didieriaceae,

“Portulacaceae”, Phytolacaceae) ou fibras pericíclicas (Caryophyllaceae, “Portulacaceae”, Nyctaginaceae, Amaranthaceae (incluindo Chenopodiaceae e Phytolacaceae)). Melo-de-Pinna *et al.* (2007) descreveram três possibilidades para a origem dessas fibras em Cactaceae e “Portulacaceae”: floemática, pericíclica ou ambas, sendo as fibras pericíclicas as mais frequentes. Lemos & Melo-de-Pinna (2011), baseadas em um estudo em diferentes fases de desenvolvimento em espécies epífitas de Cactaceae, observaram a formação de fibras pericíclica na região externa ao floema e esclereídes na região pericíclica entre os pólos de floema, formando um anel de células lignificadas envolvendo a região vascular. Em *Arrojadoa*, Soffiatti & Angyalossy (2007) observaram a ocorrência de esclereídes na região pericíclica do caule aéreo de quatro espécies do gênero, semelhante ao observado no presente trabalho para *A. dinae* subsp. *dinae*, *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* e *A. hofackeriana*.

A formação de floema é escassa na maioria dos caules subterrâneos de *Arrojadoa*, sendo o floema secundário constituído majoritariamente por células parenquimáticas e poucos elementos de tubo crivado e células companheiras, mesmo em *A. eriocaules*, onde o floema secundário é extenso. A ocorrência de uma faixa pequena de floema é comum na família (Gibson & Nobel 1986, Mauseth *et al.* 1998, Arruda *et al.* 2005, Soffiatti & Angyalossy 2007, Godofredo & Melo-de-Pinna 2008, Arruda & Melo-de-Pinna 2010, Lemos & Melo-de-Pinna 2011). No entanto, em *A. eriocaules*, verificamos uma faixa extensa de floema secundário com formação de largos raios floemáticos na região interfascicular e parte das células da região fascicular colapsada. A proliferação de parênquima no floema foi descrita por Stone-Palmquist & Mauseth (2002) com uma das modificação, que ocorre em raízes, para o espessamento do órgão. Os autores comentam ainda que, apesar do floema secundário às vezes contribuir com metade do volume de raízes espessadas, este pode não ser útil para armazenamento por haver o colapso dos elementos de tubo crivado na maior parte da

região. Esse colapso também foi observado em *A. eriocaulis*, no entanto foram encontradas também células contendo amido. Assim, em tubérculo de *A. eriocaulis* a proliferação do parênquima não apenas contribui com o espessamento do caule, como também adiciona tecido armazenador ao tubérculo.

Inicialmente era esperado formação de lenho suculento (com matriz parenquimática ou de “WBT”) nas estruturas caulinares subterrâneas espessadas. Essa perspectiva foi, ao menos em parte, confirmada para as espécies de *Arrojadoa*, exceto para *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* e *A. hofackeriana* que apresentam exclusivamente lenho fibroso, e em parte para *A. albicoronata* e *A. eriocaulis*, que apresentam ao menos uma fase fibrosa, com lenho polimórfico, ou seja, diferentes fases em uma mesma região.

Em *Arrojadoa* verificamos a presença de lenho polimórfico “WBT”/fibroso em *A. eriocaulis* e lenho fibroso com uma fase posterior de matriz parenquimática em *A. albicoronata*. Nas demais espécies, encontramos lenho monomórfico com matriz parenquimática (*A. dinae* subsp. *nana*, *A. dinae* subsp. *dinae* e *A. multiflora*) e lenho monomórfico fibroso (*A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* e *A. hofackeriana*). Para o caule aéreo de espécies do gênero, Soffiatti & Angyalossy (2007) verificaram um lenho fibroso com bandas e/ou linhas de parênquima não lignificado nas quatro espécies de *Arrojadoa* estudadas pelas autoras. Parênquima não lignificado, o qual pode apresentar-se como faixas ou agrupamentos de células, foi observado nas espécies com lenho fibroso em ao menos uma fase. Em *A. hofackeriana*, essa característica está presente principalmente na região de transição raiz/caule.

Das características descritas por Stone-Palmquist & Mauseth (2002) no xilema em raízes espessadas de Cactaceae, foi possível observar no caule das espécies de *Arrojadoa*, ao menos três características: lenho fibroso com raios abundantes, em alguns casos os raios são mais largos que o sistema axial da raiz; lenho não fibroso com matriz



parenquimática e lenho não fibroso com matriz de “WBT”). Contudo, o principal tecido responsável pelo espessamento desses caules subterrâneos, especialmente dos tubérculos que em *Arrojadoa albicoronata*, *A. eriocaules* e *A. hofackeriana* são bastante espessados, é o tecido fundamental, especialmente o córtex, que é muito extenso.

No tubérculo da batata (*Solanum tuberosum*, Solanaceae) o espessamento é dado pelo aumento inicial da medula e córtex, e posteriormente a região perimedular (derivada da porção interna do procâmbio, com numerosos grupos de floema interno) passa a ser a mais ativa e se torna a região responsável pela maior parte do espessamento do tubérculo, sendo o cilindro vascular (situado entre o córtex e a região perimedular) relativamente estreito (Apezzato-da-Glória 2003). Já no caule espessado de *Eryngium* (Umbelliferae), o espessamento é dado principalmente pela região medular, com contribuição também do córtex e de largas faixas de parênquima na região vascular (Yoshitake 2004).

Desta forma, em *Arrojadoa*, podemos observar que, nas raízes espessadas (raízes contráteis), o principal tecido responsável pelo espessamento do órgão é o xilema secundário com lenho “WBT”. Já no caule, embora haja uma contribuição do parênquima no xilema secundário com o lenho do tipo “WBT” e/ou associado a elementos de vaso, a região cortical é responsável pela maior parte do espessamento do órgão relacionado à suculência e armazenamento.

## Referências Bibliográficas

- Apezzato-da-Glória, B. 2003. **Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil**. Ed. Alexandre Sene Pinto, Ribeirão Preto, Brasil.
- Arruda, E.C.P.; Melo-de-Pinna, G.F. & Alves, M. 2005. Anatomia dos órgãos vegetativos de Cactaceae da caatinga pernambucana. **Revista Brasileira de Botânica** 28: 589–601.

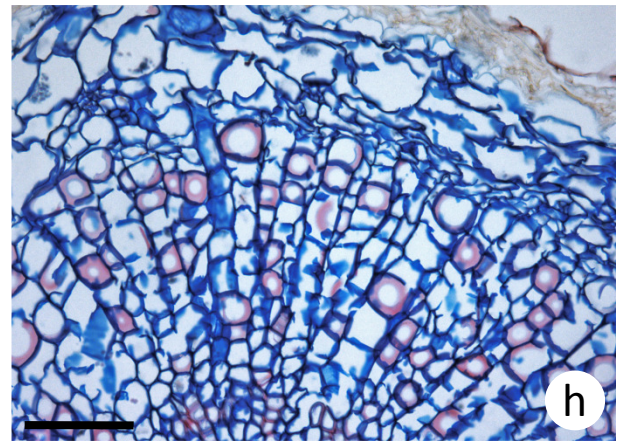
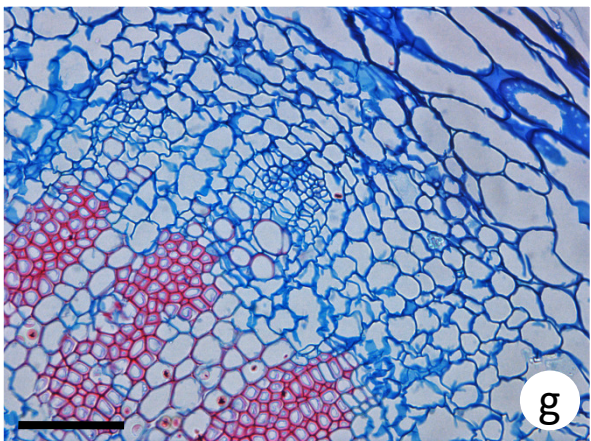
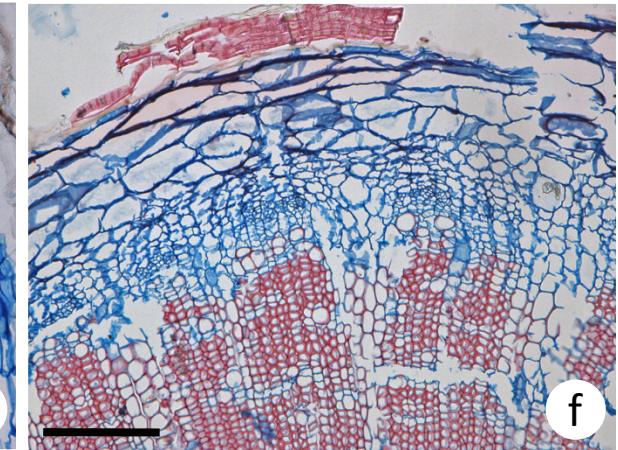
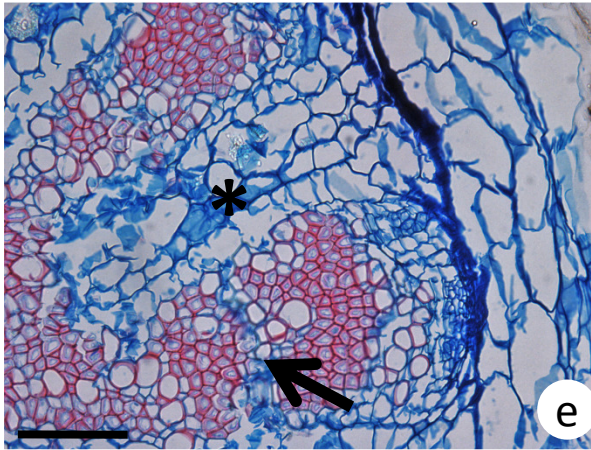
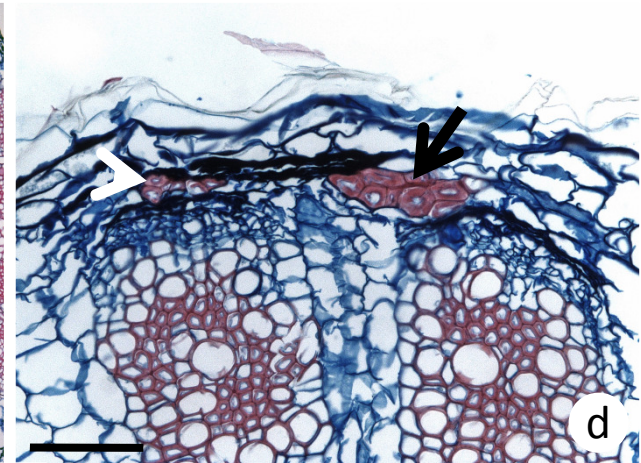
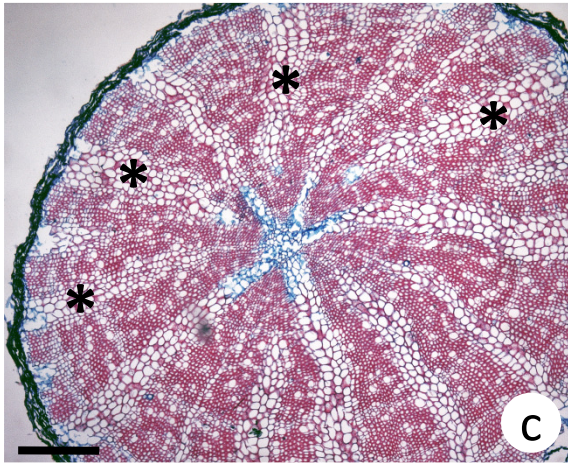
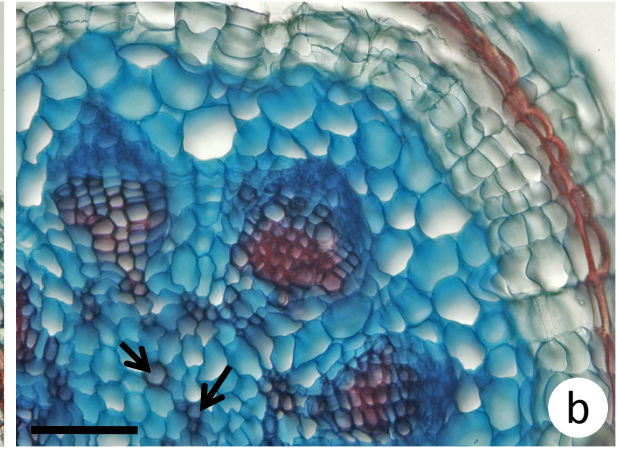
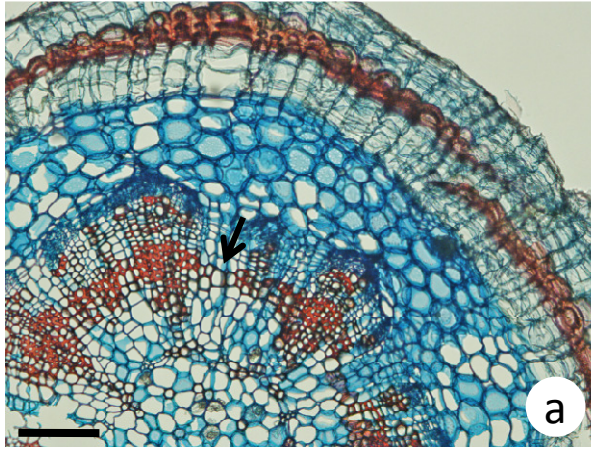
- Arruda, E.C.P. 2005. **Anatomia dos órgãos vegetativos de espécies de Cactaceae.** Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Arruda, E.C.P. & Melo-de-Pinna, G.F. 2010. Wide-band tracheids (WBTs) of photosynthetic and non-photosynthetic stems in species of Cactaceae. **Journal of the Torrey Botanical Society** **137**: 16–29.
- Britton, N.L. & Rose, J.N. 1963. **The Cactaceae.** Dover, New York.
- Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Microkosmos** **61**: 255.
- Calvente, A.M.; Andreato, R.H.P. & Vieira, R.C. 2008. Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its relevance for taxonomy. **Plant Systematic and Evolution** **276**: 1–7.
- Dettke, G.A. & Milaneze-Gutierrez, M.A. 2008. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamília Cactoideae. **Hoehnea** **35**: 583–595.
- Dubrovsky, J.G. & North, G.B. 2002. Root structure and function. In: **Cacti: biology and uses.** P.S. Nobel (ed.), University of California Press, Berkeley.
- Eames, A.J. & McDaniels, L.H. 1947. **Introduction to plant anatomy.** 2<sup>a</sup>ed. McGraw-Hill, New York, U.S.A.
- Esau, K. 1960. **Anatomy of seed plants.** Wiley International Edition, New York, NY.
- Fahn, A. 1990. **Plant anatomy.** 4<sup>a</sup>ed. Pergamon Press, Oxford, UK.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. 1986. **The Cactus Primer.** Harvard University Press, Cambridge.
- Godofredo, V. R. & Melo-de-Pinna, G.F.A. 2008. Occurrence of wide-band tracheids in Cactaceae: wood variation during *Pilosocereus auriacetus* development. **Journal of the Torrey Botanical Society** **135**: 94–102.
- IAWA COMMITTEE. 1989. Committee of the international association of wood anatomists. List of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin** **10**: 219–332.
- Johansen, D. 1940. **Plant microtechnique.** McGraw, New York, NY.
- Kraus, J.E.; Sousa, H.C.; Rezende, M.H.; Castro, N.M.; Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. **Biotechnic & Histochemistry** **73**: 235–243.
- Lemos, R.C.C.; Machado, M.C. & Melo-de-Pinna, G.F.A. (submetido). Subterranean structures of *Arrojadoa* Britton & Rose: a morphological study with implications for species delimitation in the genus.

- Lemos, R.C.C. & Melo-de-Pinna, G.F.A. 2011. Morpho-anatomical variations during stem development in some epiphytic Cactaceae. **Journal of the Torrey Botanical Society** **138**(1): 16–25.
- Loza-Cornejo, S. & Terrazas, T. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). **Journal of Plant Research** **11**: 27–35.
- Mauseth, J. 1993. Medullary bundles and the evolution of cacti. **American Journal of Botany** **80**: 928-932.
- Mauseth, J. & Plemons, B.J. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. **American Journal of Botany** **82**: 1199-1205.
- Mauseth, J.D.; Terrazas, T. & Loza-Cornejo, S. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS group (Cactaceae). **Bradleya** **16**:31-43.
- Mauseth, J.D. & Sajeva, M. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic of cacti. **Annals of Botany** **70**: 317-324.
- Melo-de-Pinna, G.F. 2009. Non-lignified parenchyma in Cactaceae and Portulacaceae. **Botanical Journal of Linnean Society** **159**: 322–329.
- Melo-de-Pinna, G.F.A; Arruda, E.C.P.; Abreu, D.D.; Godofredo, V.R.; Lemos, R. & Hernades-Lopes, J.2007. ¿Fibras pericíclicas o floemáticas en Cactaceae y Portulacaceae? **Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas** **4**:15–16.
- Milanez, F.R. 1936. Estrutura secundaria das raizes de *Rhipsalis*. **Rodriguésia** **5**: 165–175.
- Nobel, P.S. 1994. **Remarkable Agaves and Cacti**. Oxford University Press, New York.
- Nobel, P.S.1996. Ecophysiology of roots of deserts plants, with special emphases on agaves and cacti. In: **Plants roots: The Hidden Half**. 2<sup>a</sup> ed. Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafrafi (eds.). Marcel Dekker, New York. pg. 823-844.
- Ogburn, R.M. & Edwards, E.J. Anatomical variation in Cactaceae and relatives: trait lability and evolutionary innovation. **American Journal of Botany** **96** (2): 391-408.
- Preston, C.E. 1900. Observations on the root system of certain Cactaceae. **Botanical Gazette** **30**: 348-351
- Purvis, M.J.; Collier, D.C. & Walls, D.1964. **Laboratory techniques in botany**. Bulterwothes, London, 371p.

- Ruzin, S. E. 1999. **Plant microtechnique and microscopy**. Oxford University Press, New York, NY. 322 p.
- Salgado, T. T. & Mauseth, J. D. 2002. Shoot anatomy and morphology, p. 23–40. In P. S. Nobel (ed.), **Cacti—biology and uses**. University of California, Los Angeles, CA.
- Silva, D. & Alves, J.L. 1999. Anatomia dos órgãos vegetativos de seis espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley (Cactaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 18**: 53–60.
- Soffiatti, P. & Angyalossy, V. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). **Bradleya 21**: 39–48.
- Soffiatti, P. & Angyalossy, V. 2007. Anatomy of Brazilian Cereeae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backerg. **Acta Botanica Brasilica 21**: 813–822.
- Soffiatti, P. & Angyalossy, V. 2009. Increased water storage capacity in cactus wood: a study in the tribe Cereeae (Cactoideae, Cactaceae). **Haseltonia 15**: 1–6.
- Stone-Palmquist, M.E. & Mauseth, J.D. (2002). The structure of enlarged storage roots in cacti. **International Journal of Plant Science 163** (1): 89–98.
- Taylor, N.P. & Zappi, D. 2004. **Cacti of Estearn Brazil**. The Royal Botanical Garden, Kew. Richmond, Surrey, UK.
- Yoshikawa, R.C.S., Soffiatti P. & Angyalossy, V. 2004. Stem and root anatomy of *Melocactus bahiensis* and *Melocactus concinnus* (Cactaceae, subfamília Cactoideae, Tribe Cereeae). **Revista de Biologia Neotropical 27**: 45–52.
- Yoshitake, A.M.A.F. 2004. **Sistemas subterrâneos: um ensaio teórico e estudos morfo-anatômicos em três gêneros de Umbelliferae da Serra do Cipó, MG**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

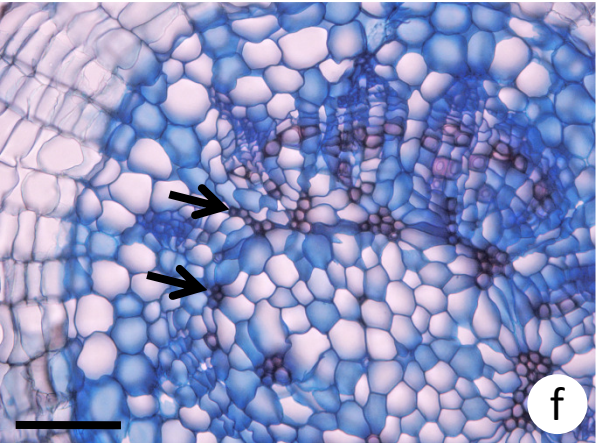
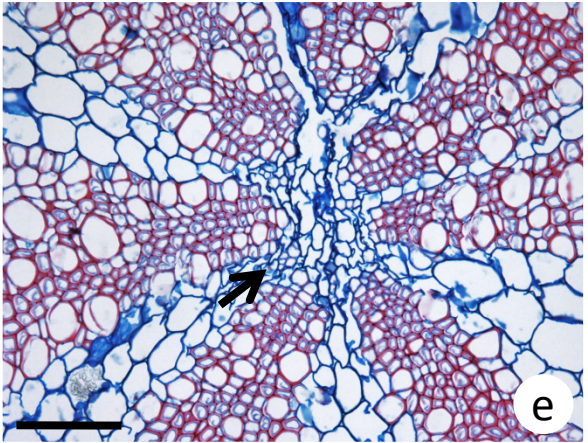
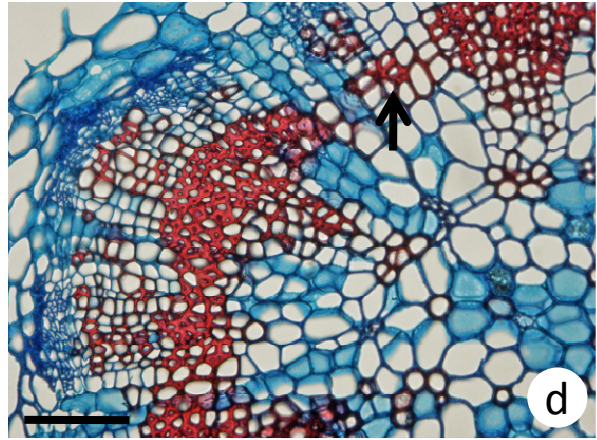
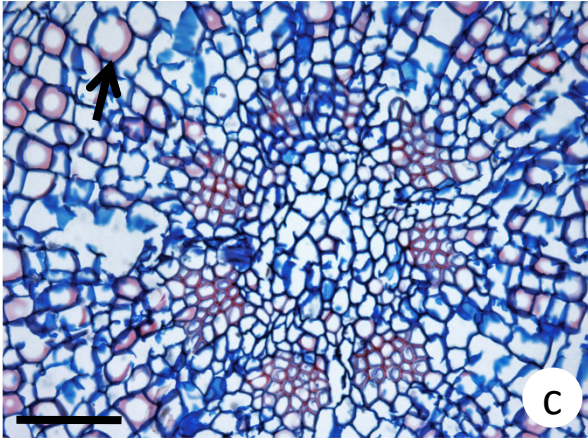
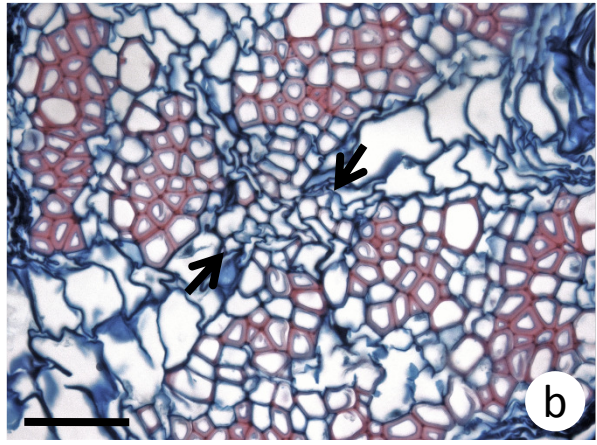
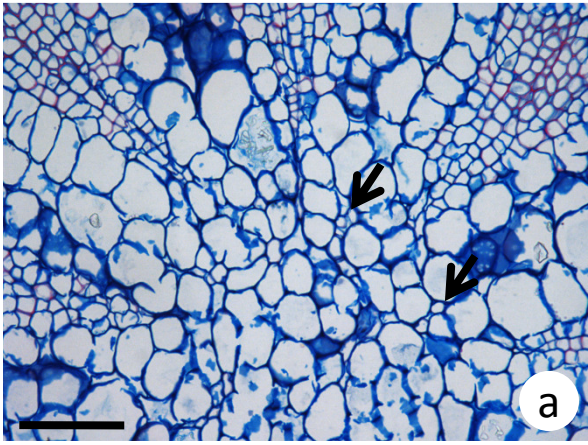
**Figura 1.** Seções transversais das raízes de espécies de *Arrojadoa*. **(a)** *Arrojadoa penicillata* (Gürke) Britton & Rose. Periderme com alternância de camadas de células lignificadas e camadas de células de paredes suberizadas. Notar início da formação de lenho fibroso e lignificação dos raios xilemáticos (seta); **(b)** *A. rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) P. J. Braun. Notar início de formação de lenho fibroso e elementos traqueais primários esparsos na região central (setas); **(c)** *A. marylandae* Soares-Filho & Machado. Lenho fibroso com lignificação quase total dos raios, exceto próximo a região central; **(d)** *A. dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*. Esclereides na região externa do floema (seta). **(e)** *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves. Notar formação de novos raios no lenho fibroso (asterístico) e presença de faixas de parênquima não lignificado (seta); **(f-g)** *A. bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Egli. Lenho fibroso com lignificação dos raios xilemático; **(h)** *A. multiflora* F. Ritter. Lenho do tipo “WBT”. **Barras:** **a, c** = 300µm; **f** = 200µm; **b, d, e, g, h** = 100µm.







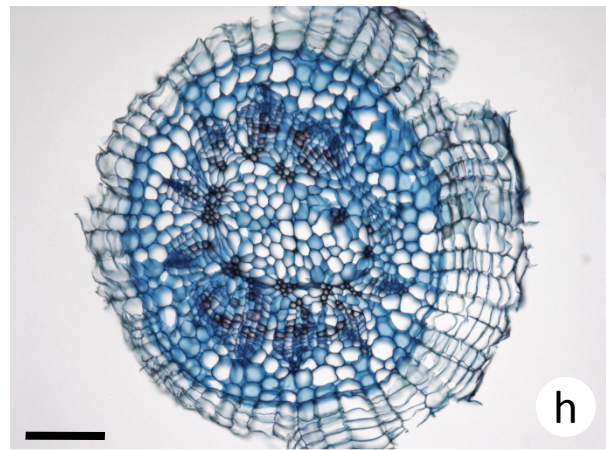
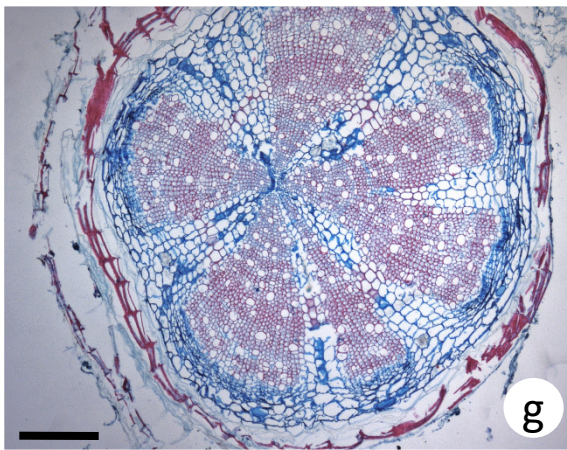
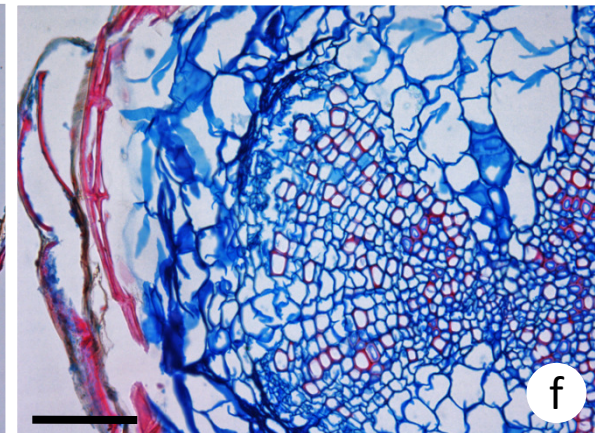
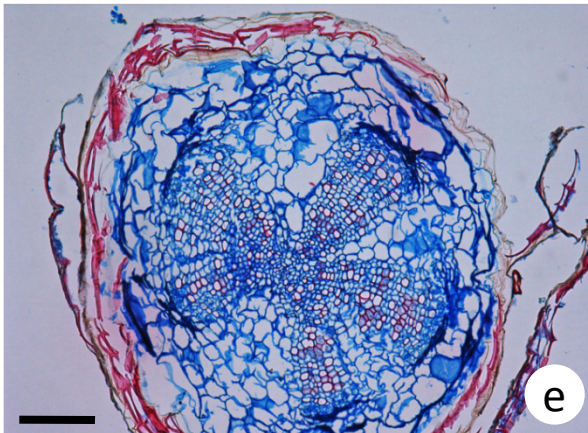
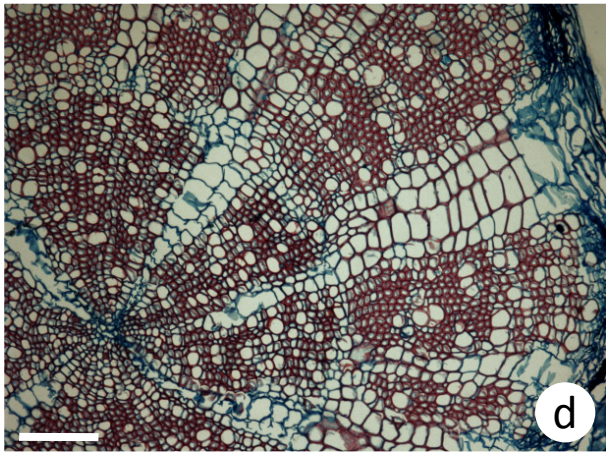
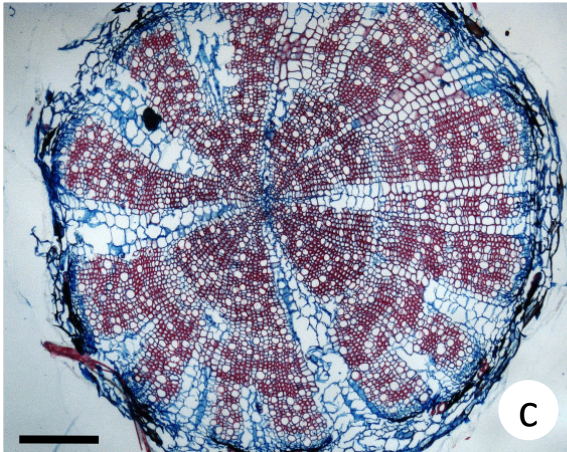
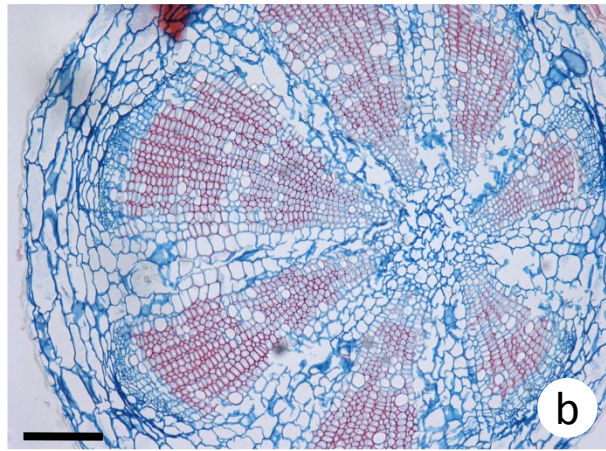
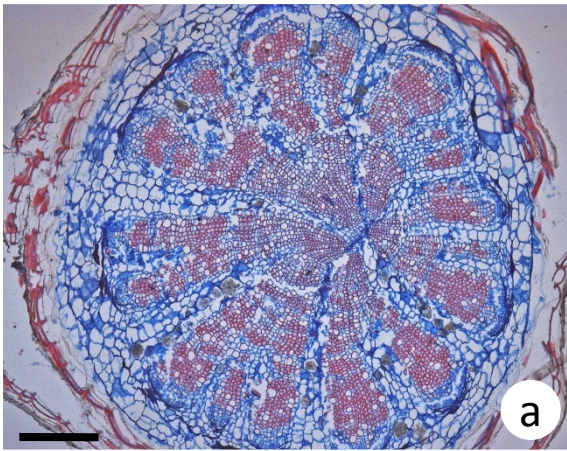
**Figura 2.** Seções transversais das raízes de espécies de *Arrojadoa*. **(a)** *Arrojadoa bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Eggli. Notar região do xilema primário (setas); **(b)** *A. eriocaulis* Buining & Brederoo. Lenho fibroso. Notar região do protoxilema (setas); **(c)** *A. multiflora* F. Ritter. Lenho dimórfico, com fase inicial fibrosa, seguida de fase “WBT” (seta); **(d)** *A. penicillata* (Gürke) Britton & Rose. Lenho fibroso, com células radiais lignificadas (seta); **(e)** *A. rhodantha* (Gürke) Britton & Rose. Lenho fibroso. Notar região do protoxilema (seta); **(f)** *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M. Machado. Notar pólos de protoxilema e início de formação do lenho fibroso. **Barras:** **a, c-f** = 100 µm; **b** = 50µm.





**Figura 3.** Seções transversais das raízes de espécies de *Arrojadoa* que apresentam lenho fibroso. **(a)** *Arrojadoa albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves; **(b)** *A. bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Eggli; **(c-d)** *A. dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*, ; **(e-f)** *A. eriocalis* Buining & Brederoo, em início de lignificação do lenho; **(g)** *A. rhodantha* (Gürke) Britton & Rose; **(h)** *A.dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M. Machado. **Barras:** **a, c, g** = 300µm; **b, d, e, h** = 150µm; **f** = 100µm.

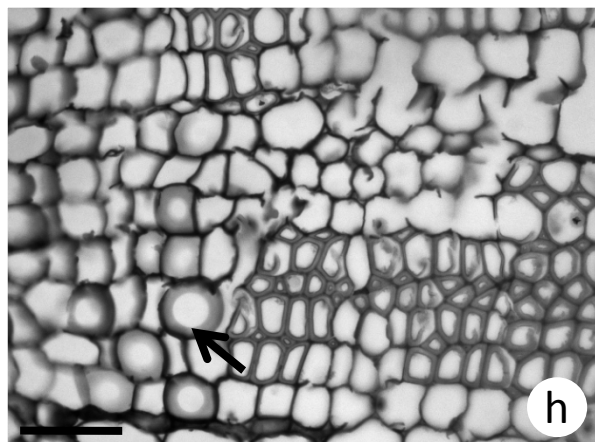
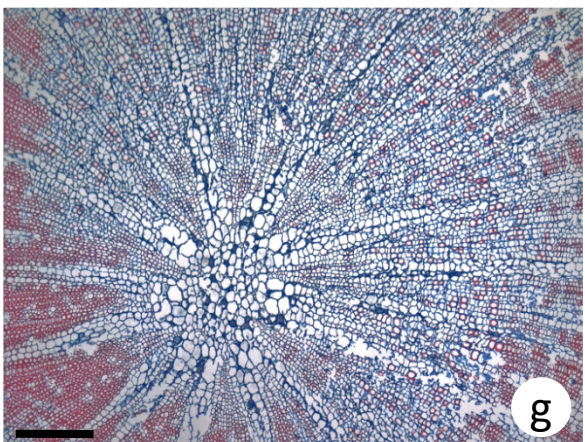
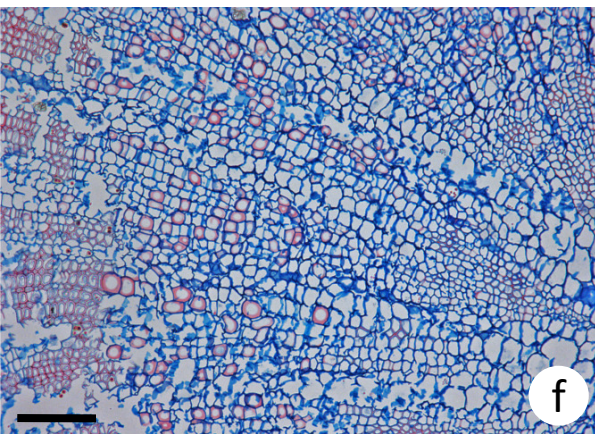
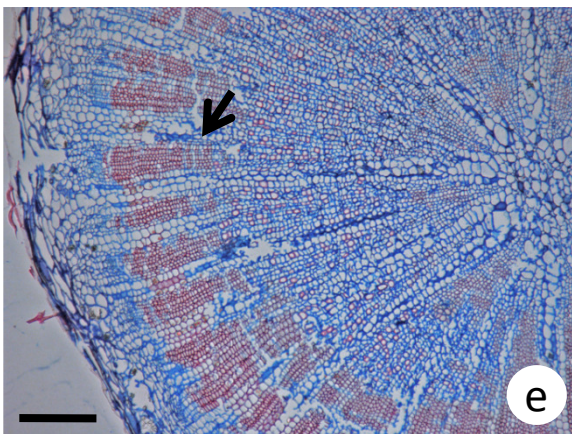
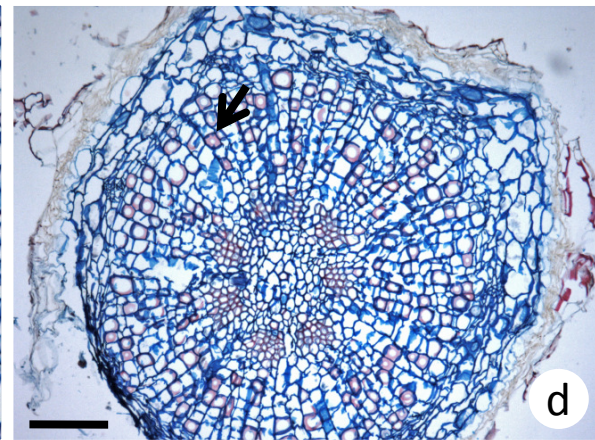
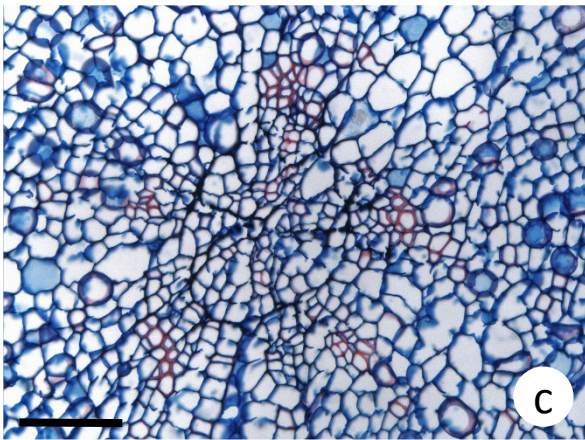
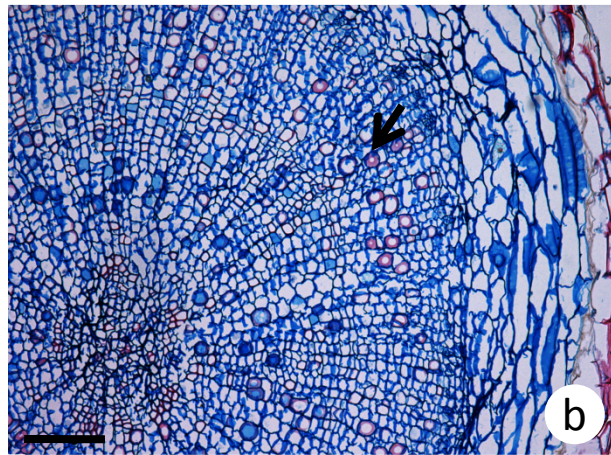
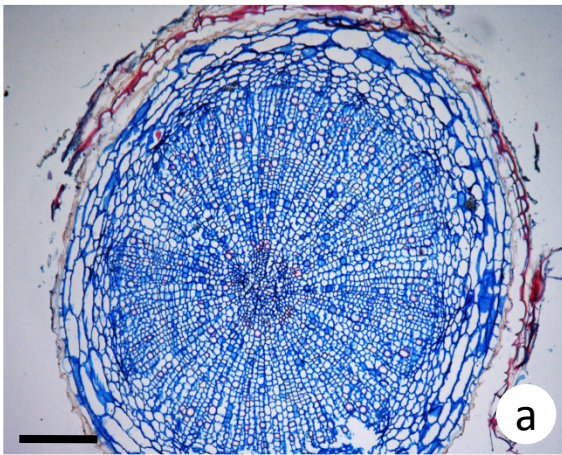






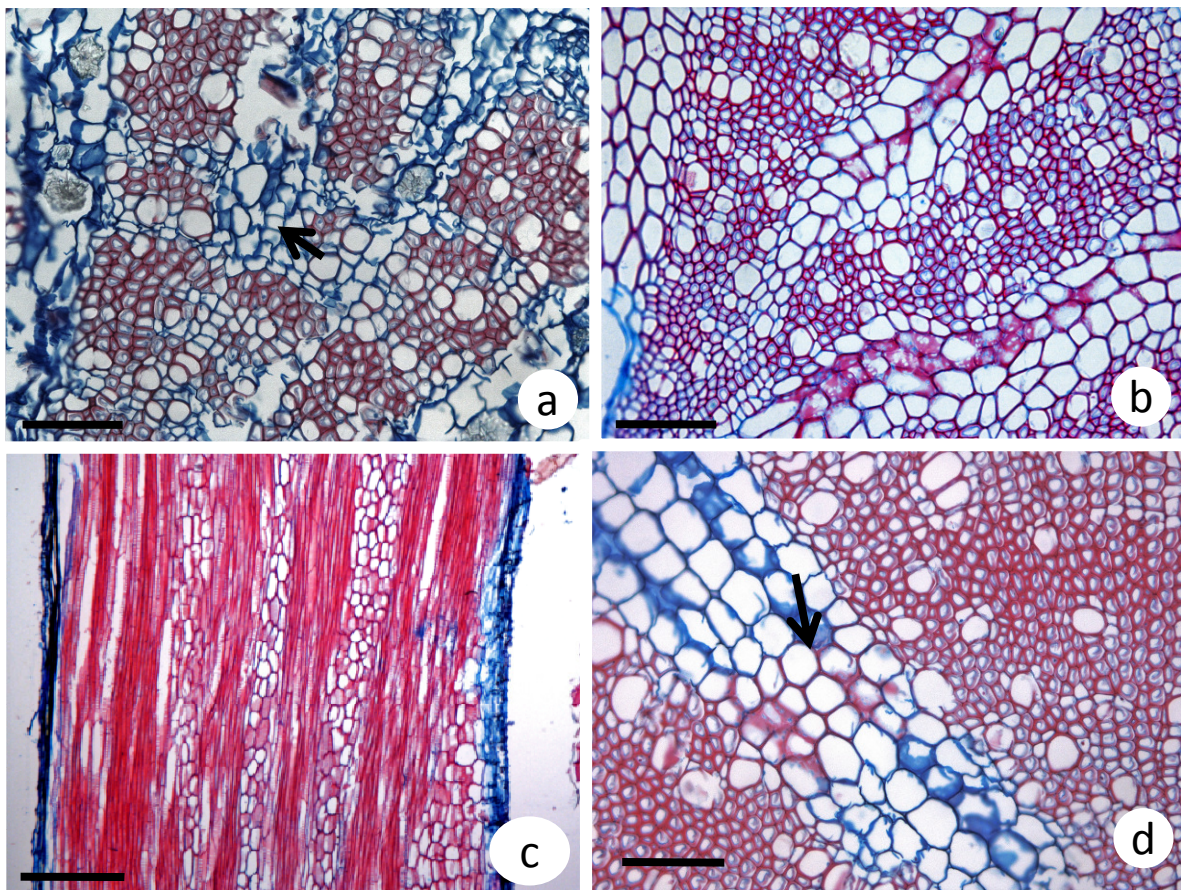
**Figura 4.** Seções transversais das raízes de espécies de *Arrojadoa* com fase “WBT” no lenho. **(a-c)** *Arrojadoa eriocaulis* Buining & Brederoo, com uma fase inicial de lenho fibroso, seguida pela fase “WBT” (seta); **(d)** *A. multiflora* F. Ritter, apresentando o mesmo padrão observado em *A. eriocaulis*. Notar traqueíde do tipo “WBT” (seta); **(e-h)** *A. bahiensis* (P. J. Braun & Esteves) N. P. Taylor & Egli. Notar lenho trimórfico, com fase inicial de lenho fibroso, seguida do lenho “WBT” e com uma fase mais externa de lenho fibroso. Notar traqueíde do tipo “WBT” (seta). **Barras:** **a, e, g** = 300 $\mu$ m; **b, d, f** = 150 $\mu$ m; **c** = 100 $\mu$ m, **h** = 50 $\mu$ m.







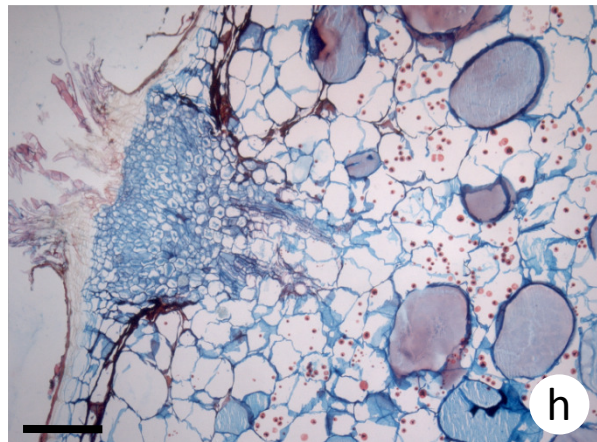
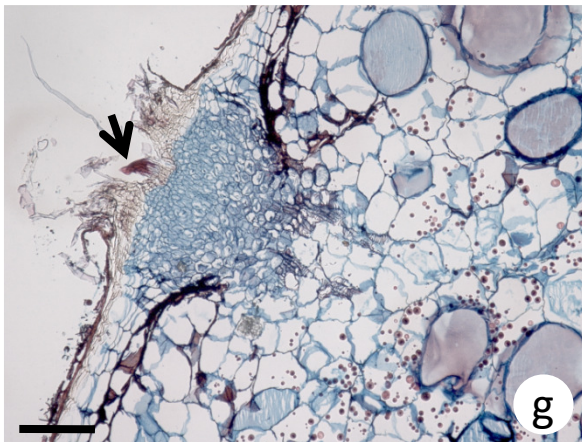
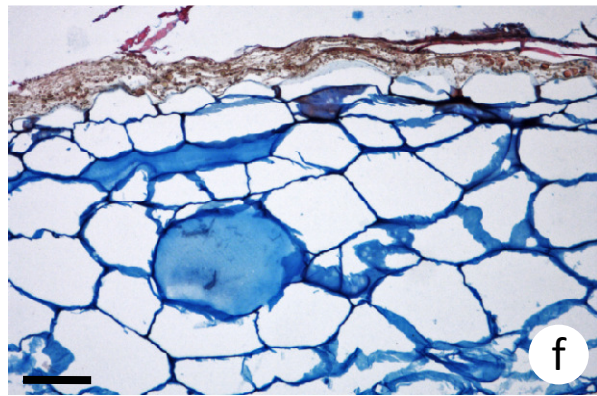
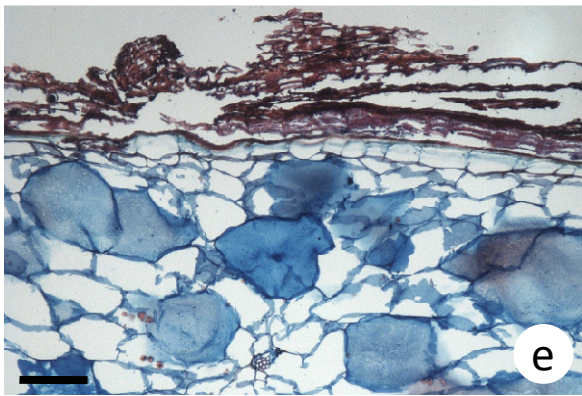
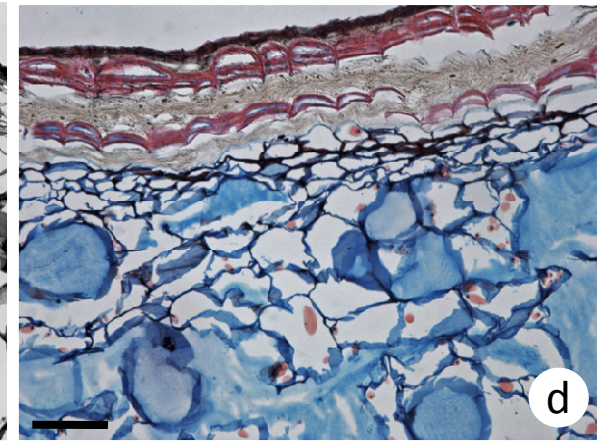
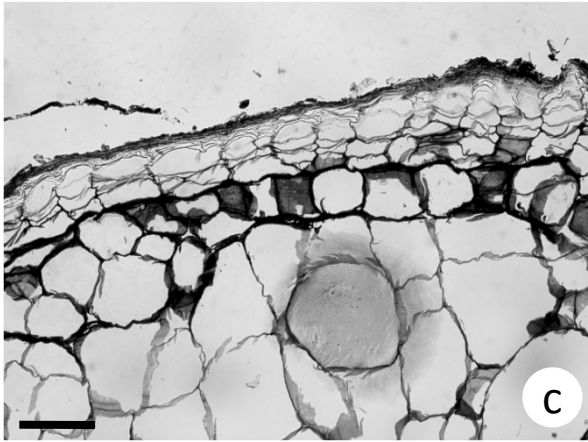
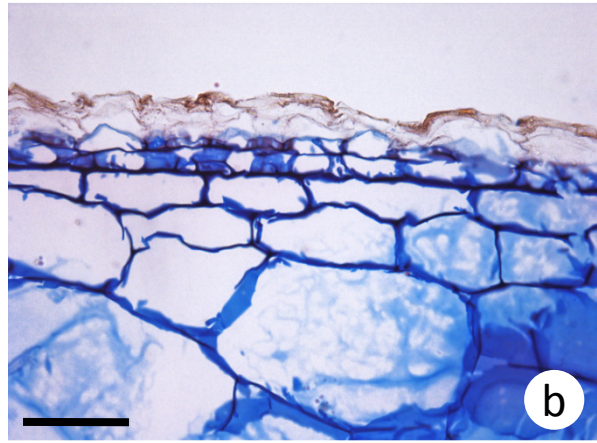
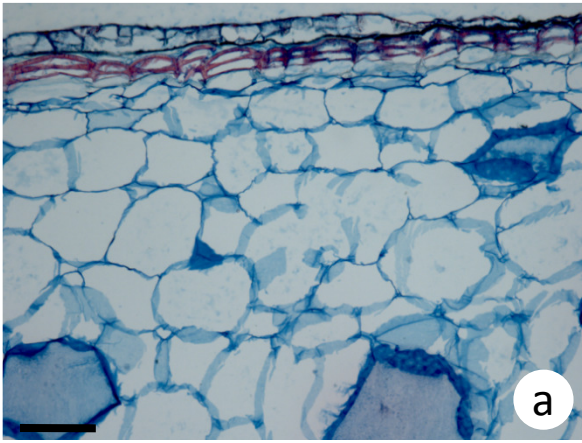




**Figura 5.** (a) Seção transversal da raiz de *Arrojadoa albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves. Notar regiões de parênquima não lignificado no lenho fibroso (seta); (b-c) *A. marylandae* Soares-Filho & Machado. Notar células radiais lignificadas em seção transversal (b) e longitudinal (c); (d) Seção transversal de *A. rhodantha* (Gürke) Britton & Rose. Detalhe de uma região radial com poucas células lignificadas (seta) **Barras:** c = 300 $\mu$ m; a, b, d= 100 $\mu$ m.

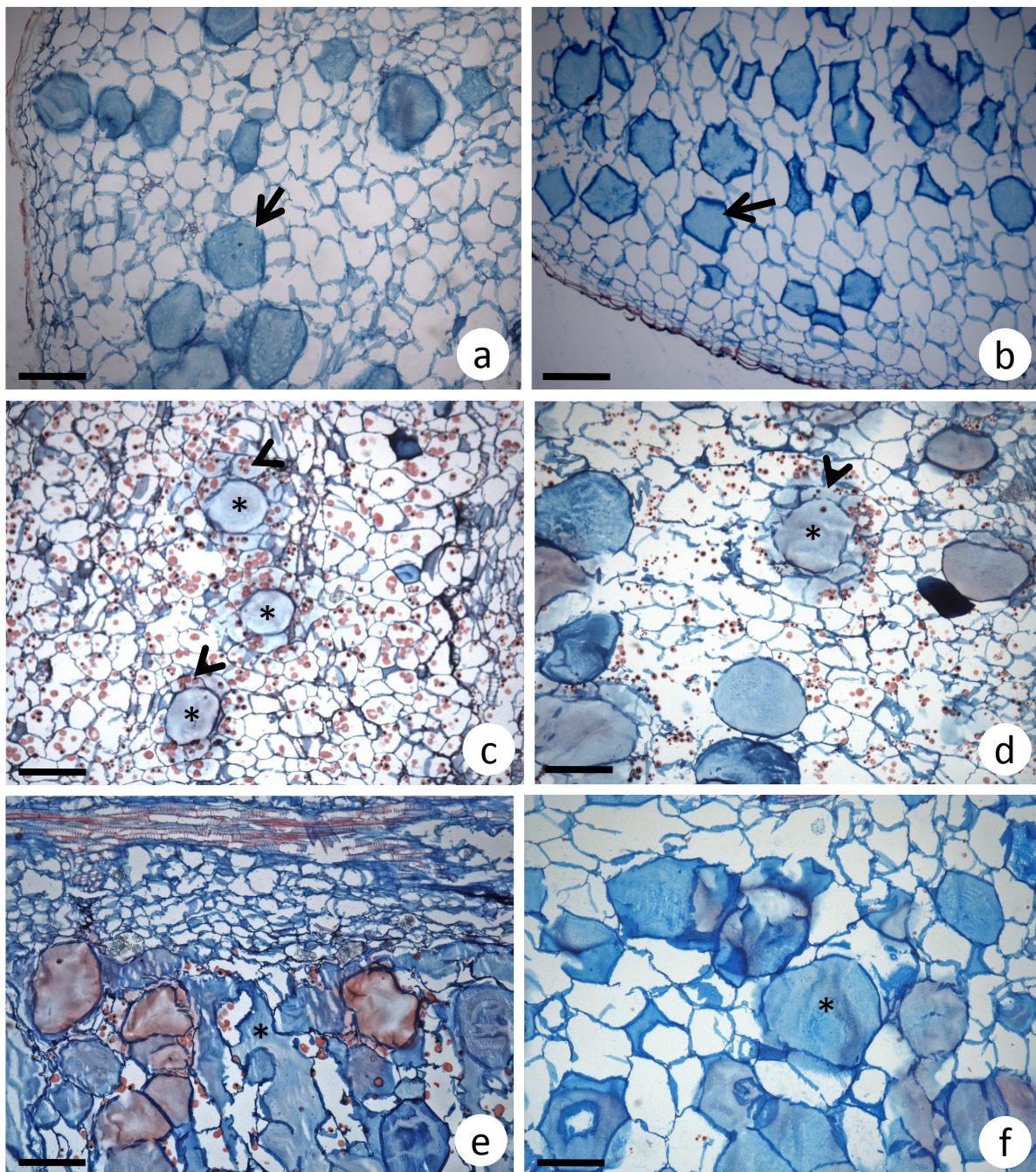
**Figura 6.** Seções transversais (a-c; e-h) e seção longitudinal (d) do caule subterrâneo de espécies de *Arrojadoa*, mostrando detalhe do sistema de revestimento formado pela periderme. Notar que em todos os casos, o felogênio se instalou em posição subepidérmica. **(a)** *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*; **(b)** *A. multiflora* F. Ritter; **(c)** *A. eriocaulis* Buining & Brederoo; **(d)** *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves; **(e)** *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M. Machado; **(f)** *A. hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves; **(g-h)** *A. eriocaulis*. Notar presença de uma aréola que apresenta tricomas formando uma base multisseriada e único espinho com ápice lignificado, situado na região mediana (g - seta). **Barras: g, h = 300µm; e = 200µm; a, c, d = 150µm; b, f = 100µm.**







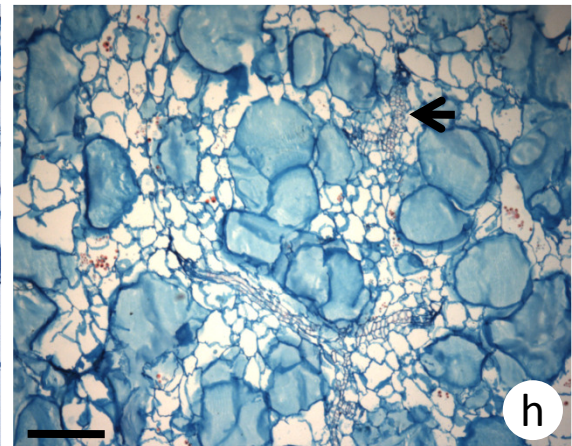
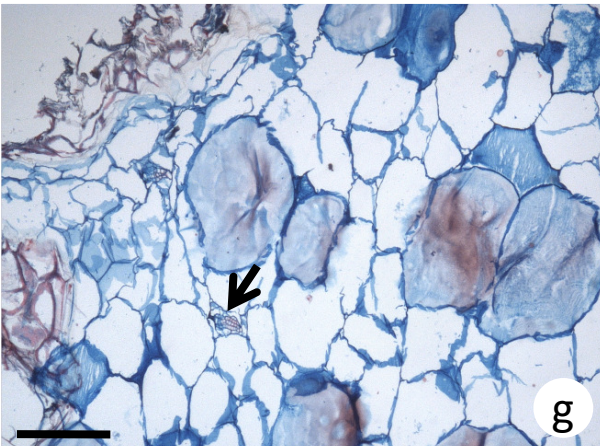
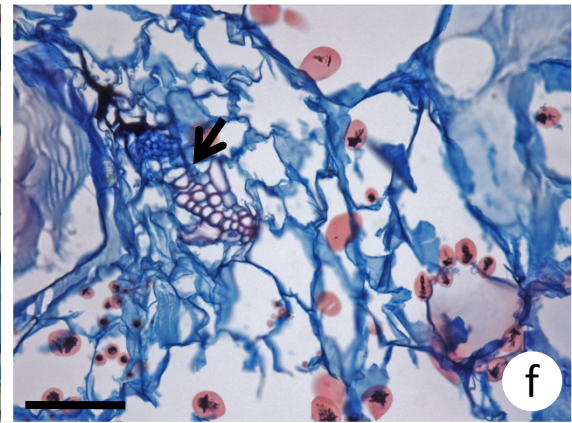
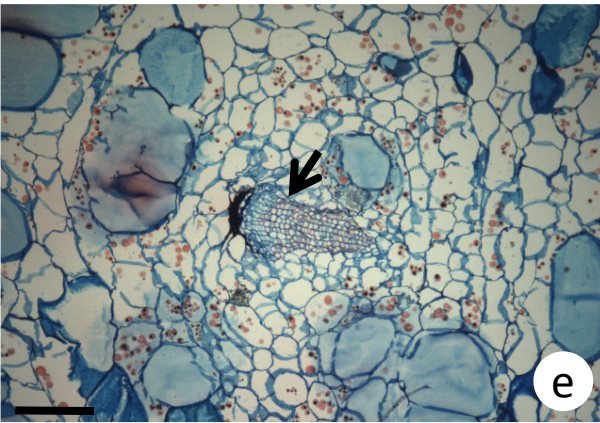
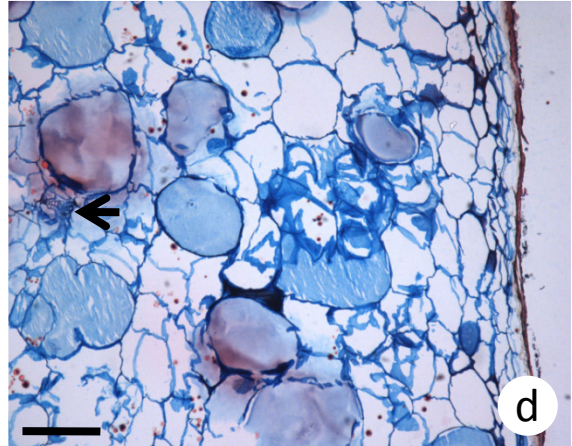
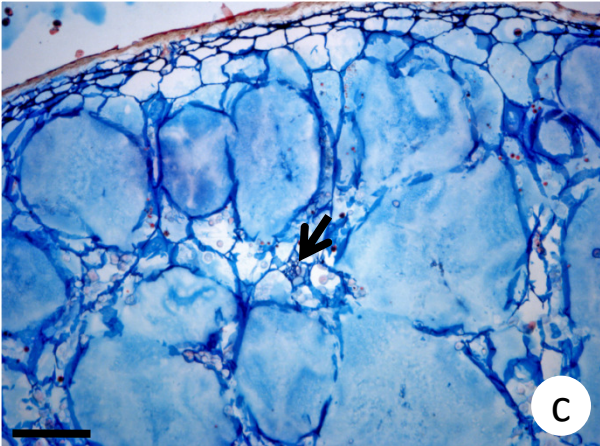
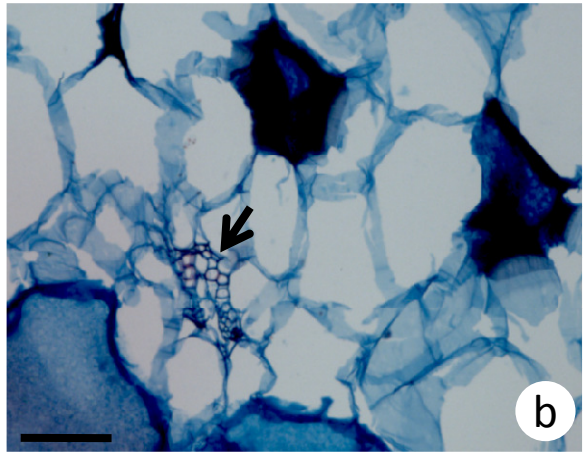
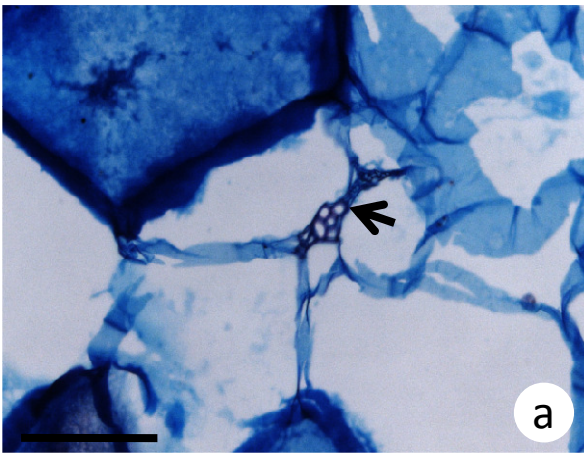




**Figura 7.** Seções transversais (a,b,d,f) e seções longitudinais (c,e) do caule subterrâneo de espécies de *Arrojadoa*, mostrando a região cortical com estruturas secretoras de mucilagem. Células (setas) e cavidades de mucilagem (\*). **(a-b)** *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*; **(c-d)** *A. eriocaulis* Buining & Brederoo; **(e)** *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves; **(f)** *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M. Machado. Ponta de seta = células epiteliais. **Barras** = 300µm.

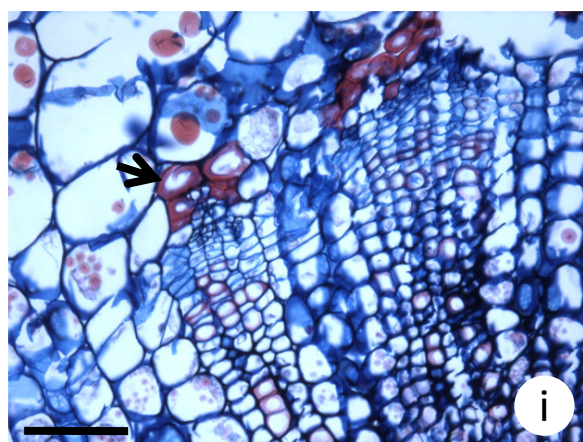
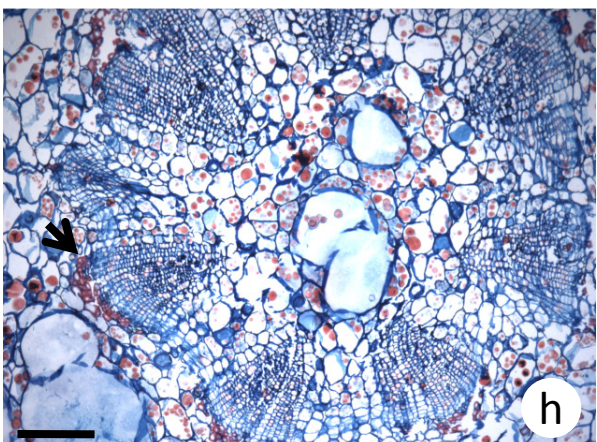
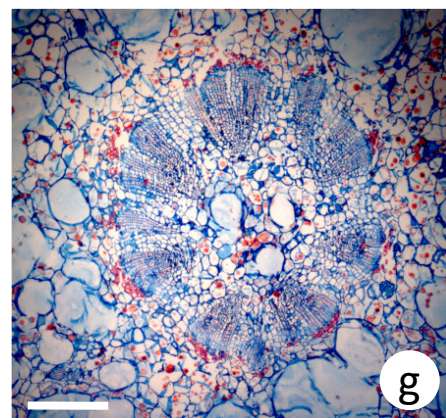
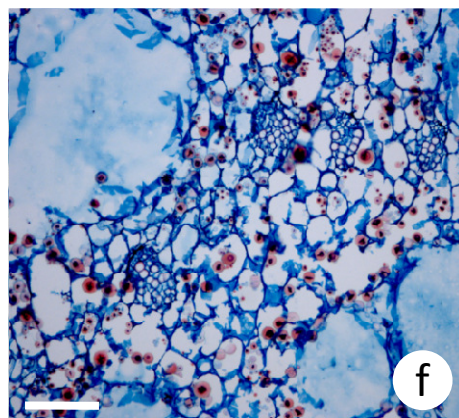
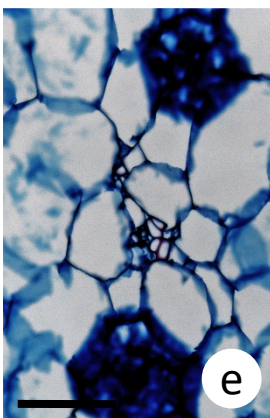
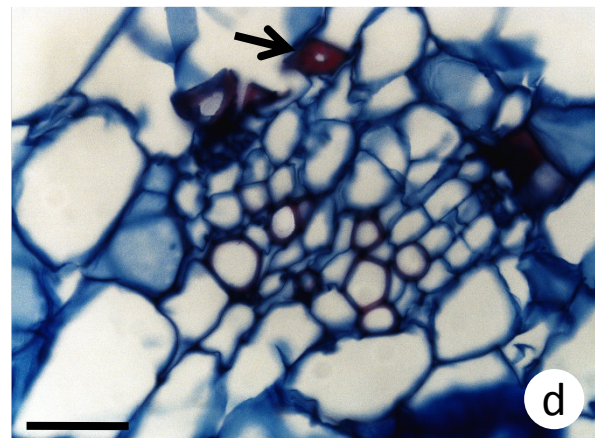
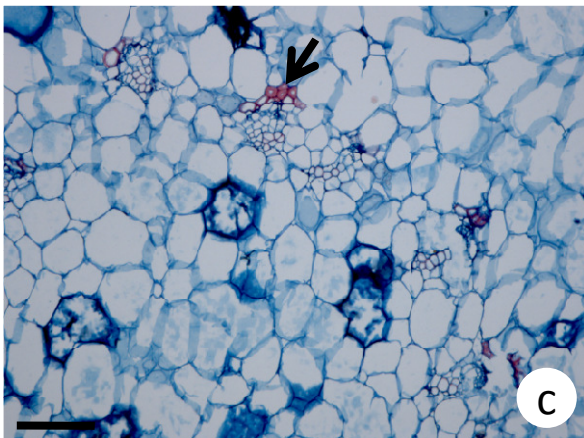
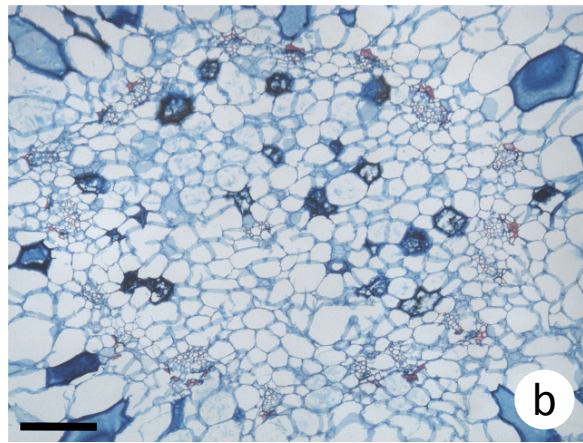
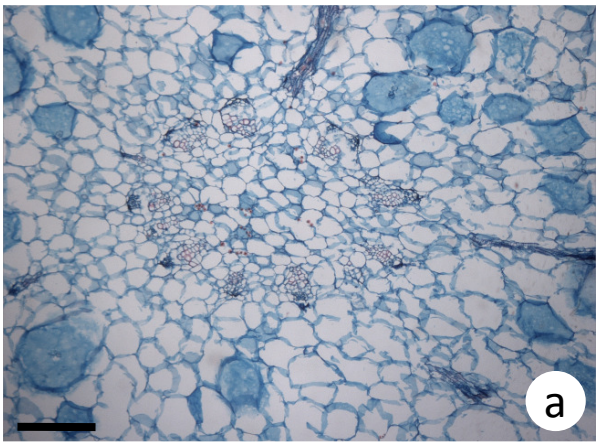
**Figura 8.** Seções transversais do caule subterrâneo de espécies de *Arrojadoa*, mostrando detalhe dos feixes vasculares colaterais na região cortical (setas). Notar presença de estruturas secretoras de mucilagem e células contendo amiloplastos (**a-b**) *Arrojadoa dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*. Em (b) as células xilemáticas do feixe estão situadas mais para o exterior do órgão; (**c**) *A. multiflora* F. Ritter; (**d-e**) *A. eriocaulis* Buining & Brederoo. Em (e) é possível observar crescimento secundário do feixe vascular; (**f**) *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves; (**g**) *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M. Machado; (**h**) *A. hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves. **Barras:** **c-e, g,h** = 300µm; **f** = 150µm; **b** = 100µm, **a**= 50µm.





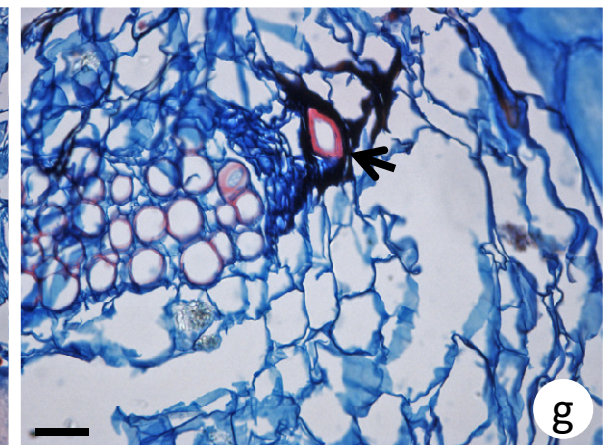
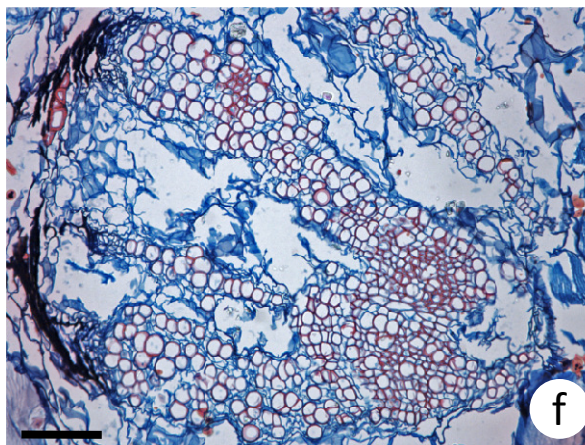
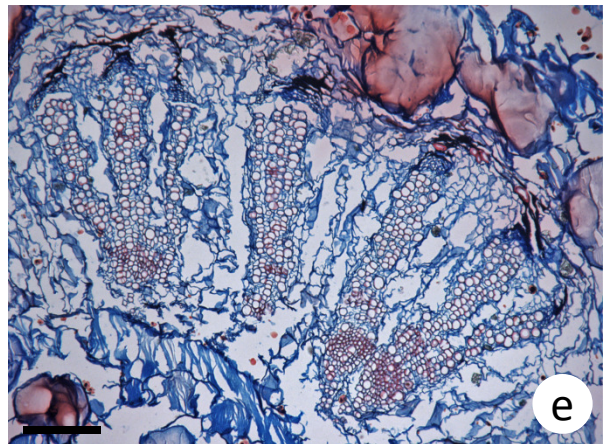
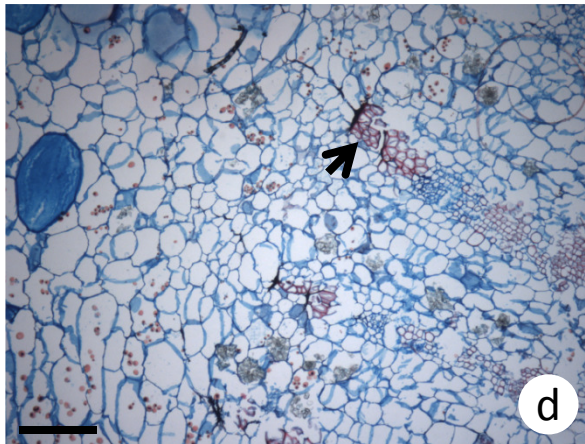
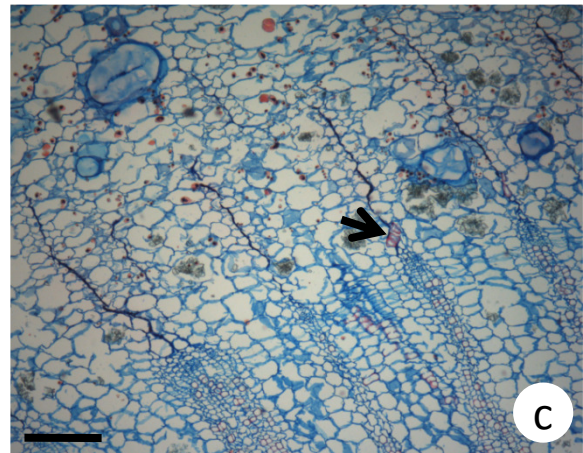
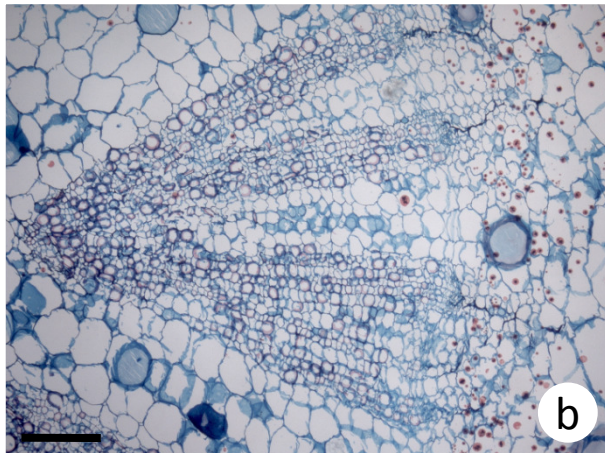
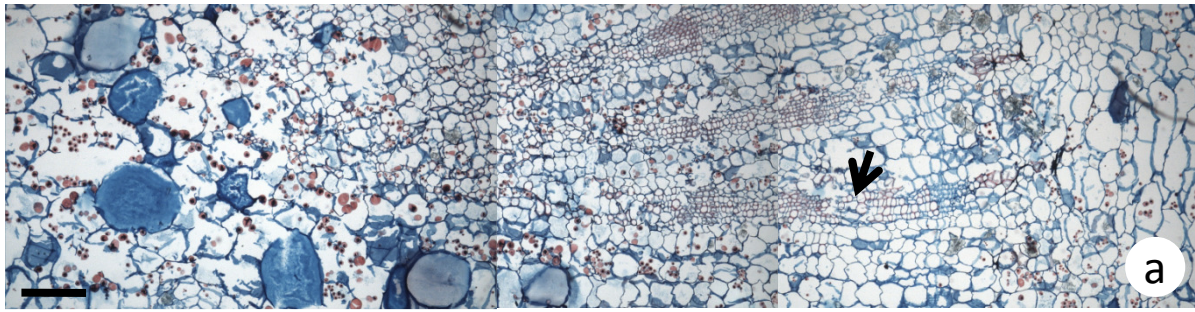
**Figura 9.** Seções transversais do caule subterrâneo de espécies de *Arrojadoa*, mostrando a organização do sistema vascular central. Sistema vascular com reduzida atividade do câmbio (a-d). **(a)** *A. dinae* subsp. *nana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves; **(b-e)** *A. dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*. Em (e) detalhe do feixe vascular na região medular; **(f-i)** *A. multiflora* F. Ritter, com atividade do câmbio na região fascicular e interfascicular. Setas = esclereides extra-xilemáticas. **Barras:** **g** = 600µm; **a, b, h** = 300µm; **c, i** = 150µm; **e, f** = 100µm, **d** = 50µm.





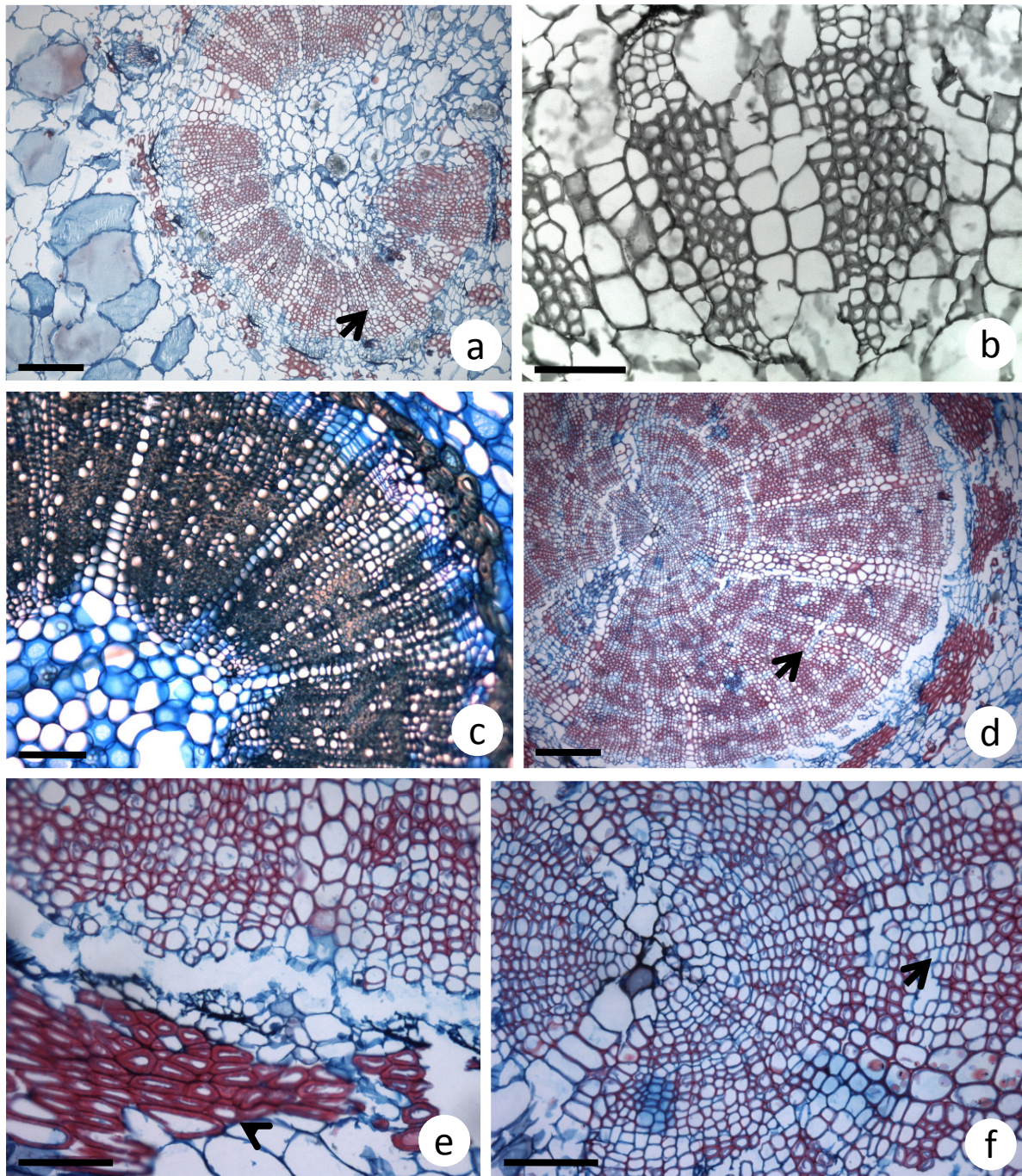
**Figura 10.** Seções transversais do caule subterrâneo de espécies de *Arrojadoa*, mostrando a organização do sistema vascular central em estrutura secundária. **(a-d)** *A. eriocaulis* Buining & Brederoo. Notar fase inicial com lenho “WBT” (a-b), seguida de uma fase fibrosa com faixas de parênquima não lignificado (a). Em (c-d) é possível observar as esclereides associadas ao floema secundário (setas); **(e-g)** *A. albicoronata* (van Heek, Paul *et al*) P. J. Braun & Esteves, mostrando fase inicial de lenho fibroso, seguido de uma fase com matriz parenquimática contendo elementos de vasos e algumas fibras. Notar fibra vascular não xilemática (g, seta). **Barras:** **a, b, c, d, e** = 300µm; **f** = 150 µm; **g** = 50 µm.











**Figura 11.** Seções transversais do caule subterrâneo (a-c) e região de transição raiz/caule (d-f) de espécies de *Arrojadoa*, mostrando a organização do sistema vascular central em estrutura secundária. Notar que, em todos os casos, o lenho é do tipo fibroso, com lignificação do raio xilemático e presença de agrupamentos e faixas de parênquima não lignificado. Em (a, c-e) é possível observar esclereides pericíclicas (ponta de seta). **(a-b)** *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M. Machado; **(c-f)** *A. hofackeriana* (P. J. Braun & Esteves) P. J. Braun & Esteves. **Barras:** a, d = 300µm; c = 150µm; b, e, f = 100µm.



## Considerações Finais

A idéia deste projeto surgiu das informações passadas por Marlon Machado sobre a ocorrência de estruturas subterrâneas tuberosas no gênero *Arrojadoa*. Essas estruturas, pouco conhecidas na família Cactaceae, não haviam sido estudadas quanto à sua diversidade e variação no gênero, e uma análise anatômica dessas estruturas nunca havia sido conduzida.

A partir de então, estruturou-se o projeto, que tinha como objetivo analisar as variações fenotípicas das estruturas subterrâneas encontradas em diferentes populações de espécies de *Arrojadoa*, e dentro da mesma população de uma espécie, determinando a origem caulinar ou radicular dessas estruturas, por meio de um estudo morfo-anatômico.

Já no início do projeto, após as primeiras coletas, verificamos que havia variações entre as populações visitadas, e que as espécies nos pareciam distintas. Através da análise da literatura disponível podemos perceber os conflitos de classificação dessas espécies entre os diferentes autores. Foi então que começou a se configurar o primeiro capítulo, que trata de uma análise morfológica e um estudo bibliográfico, procurando subsídios para apoiar uma classificação mais adequada para as espécies do gênero.

Como principais contribuições desse capítulo temos:

- O gênero revelou possuir uma grande variedade de estruturas subterrâneas, dentre elas: tubérculos (simples e ramificados), caules subterrâneos curtos, sóboles (caules subterrâneos alongados), raízes contráteis e raízes comuns;
- A presença de tubérculos, estes em geral muito espessados, são propostos como um mecanismo para o armazenamento;

- A presença de sóboles, uma estrutura nunca antes vista em Cactaceae, e que são propostos como um mecanismo de propagação vegetativa;
- A proposta de transferência da espécie *Arrojadoa rosenbergeriana* para *A. dinae*, como *Arrojadoa dinae* subsp. *rosenbergeriana*;
- Por fim, com base na morfologia dos órgãos vegetativos e na literatura disponível, o reconhecimento de oito espécies e cinco subespécies de *Arrojadoa*, além de uma espécie de colocação genérica duvidosa. Sendo elas: *Arrojadoa albiflora* Buining & Brederoo, *A. bahiensis* (P.J.Braun & E. Esteves) N.P.Taylor & Eggli; *A. dinae* Buining & Brederoo subsp. *dinae*; *A. dinae* subsp. *nana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves; *A. dinae* subsp. *rosenbergeriana* (van Heek & Strecker) Lemos & M.Machado; *A. eriocaulis* Buining & Brederoo subsp. *eriodcaulis*; *A. eriocaulis* subsp. *albicoronata* (van Heek et al.) P.J.Braun & Esteves; *A. marylanae* Soares-Filho & M.Machado; *A. multiflora* F.Ritter; *A. penicillata* (Gürke) Britton & Rose; *A. rhodantha* (Gürke) Britton & Rose; e *Arrojadoa hofackeriana* (P.J.Braun & Esteves) P.J.Braun & Esteves | *Micranthocereus hofackerianus* (P.J.Braun & Esteves) M.Machado. Sendo que *Arrojadoa beateae* e *A. horstiana*, merecem mais investigações, pois não foi possível encontrá-las para analisar neste trabalho.

Com a análise morfológica percebemos a presença das raízes contráteis, foi então estruturado o segundo capítulo, que trata da análise anatômica dessa estrutura em quatro das cinco espécies onde foram verificadas sua presença (capítulo 1). Na quinta espécie todas as raízes contráteis estavam minadas, com um agente invasor não determinado.

No segundo capítulo podemos acompanhar, por meio da análise de três regiões diferentes, os efeitos da contração tanto no sistema de revestimento (periderme) quanto nas células parenquimáticas externas ao floema e no sistema vascular. O sistema



vascular secundário é formado, majoritariamente, por “WBTs” - “wide-band tracheids”, células capazes de contrair sem seu completo colapso. Esta célula já foi registrada em diversas espécies de Cactaceae, mas não tinha sido reportada para o gênero *Arrojadoa*. Nesse capítulo podemos determinar também que o mecanismo de contração envolve a expansão radila e contração axial das células parenquimáticas externas ao floema e dos raios xilemáticos, que exercem uma pressão contínua, e a contração “WBTs”, que também formam uma “rede” de reforço, mecanismo semelhante ao já descrito para uma espécie da família.

O terceiro capítulo trata da anatomia das demais estruturas subterrâneas, sendo o primeiro a ser pensado, devido a proposta inicial, mas o último a ser apresentado, devido à necessidade da definição de uma classificação (Capítulo 1) e do entendimento das raízes contráteis, que precisavam ser tratadas com uma discussão distinta.

No terceiro capítulo foi possível determinar a origem de cada estrutura identificada morfológicamente, com a confirmação da natureza caulinar dos tubérculos, sóbols e caules subterrâneos curtos. Unicamente, para o tubérculo de *A. hofackeriana* foi verificada a participação da região de transição, de origem hipocotiledonar, em sua formação. Já para as estruturas de origem radicular, foi verificado que as raízes espessadas, relatadas no primeiro capítulo, na verdade são raízes contráteis com contração da região peridérmica pouco pronunciada.

Quanto ao tecido responsável pelo espessamento dessas estruturas foi observado que, nas raízes espessadas (raízes contráteis) de *Arrojadoa*, o principal tecido responsável pelo espessamento do órgão é o xilema secundário com lenho WBT, enquanto no caule, embora haja uma contribuição do parênquima no xilema secundário com os lenhos do tipo “WBT” e/ou associado a elementos de vaso, a região cortical é responsável pela maior parte do espessamento do órgão relacionado à suculência e

armazenamento. Esse armazenamento dos tubérculos é principalmente de água e amido (em grande quantidade).

Assim, temos que os objetivos inicialmente propostos foram atingidos, sendo que esse trabalho contribuiu para o conhecimento das estruturas subterrâneas na família Cactaceae e, especialmente para o gênero *Arrojadoa*, tanto no aspecto morfológico quanto no aspecto anatômico. Além disso, foi feita uma proposta para a melhor delimitação das espécies no gênero.

## Resumo Geral

Os diferentes taxa de *Arrojadoa* exibem uma variedade de estruturas subterrâneas, tanto de origem caulinar como radicular. O desenvolvimento de estruturas subterrâneas de origem caulinar em *Arrojadoa* é uma característica única entre as Cactaceae do leste do Brasil. No entanto, não há estudos sobre a diversidade morfológica das estruturas subterrâneas encontradas neste gênero, nem na sua utilidade para ajudar a resolver a taxonomia do grupo. Por isso, foi realizada uma investigação morfológica e anatômica das estruturas subterrâneas em doze taxa de *Arrojadoa sensu lato*. Para a análise anatômica, amostras das regiões apical, mediana e basal das diferentes estruturas subterrâneas foram fixadas em FAA 50 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50° GL) e armazenadas em etanol 70° GL. Seções transversais e longitudinais foram realizadas com uso de micrótomo rotativo e à mão. O gênero revelou uma grande diversidade de estruturas subterrâneas: tubérculos simples e ramificados, caules subterrâneos curtos, caules subterrâneos longos (sóboles), raízes contráteis (estas espessadas) e raízes comuns (fibrosas e não fibrosas); sendo que uma mesma espécie pode apresentar mais de um tipo de estrutura em seu sistema subterrâneo. O estudo morfológico propõe que sejam reconhecidas oito espécies e cinco subespécies de *Arrojadoa*, além de uma espécie de colocação genérica duvidosa. Quanto às análises anatômicas este estudo confirmou a natureza caulinar dos tubérculos, sóboles e caules subterrâneos curtos, sendo que apenas no tubérculo de *A. hofackeriana* foi verificada a participação da região de transição na sua estrutura. Também foi observado, nas raízes espessadas (raízes contráteis) de *Arrojadoa* um mecanismo de contração semelhante ao relatado para outra espécie da família, sendo o xilema secundário com lenho “WBT” (“wide-band tracheids”) o principal tecido responsável pelo espessamento do órgão. Já nos caules (tubérculos, sóboles e caules curtos), embora haja uma contribuição do parênquima no xilema secundário com o lenho do tipo “WBT” e/ou associado a elementos de vaso, a região cortical é responsável pela maior parte do espessamento do órgão relacionado à suculência e armazenamento.

**Palavras-chave:** tubérculo, sóbole, raiz contrátil, taxonomia, anatomia.

## Abstract

The different *Arrojadoa* taxa display variety of underground structures, formed both from the stem and the root. The development of these structures from stem in *Arrojadoa* is unique among the Cactaceae of the East of Brazil. However, there are no studies about the morphologic diversity of underground structures found in this genus, or about their use to help solve the group taxonomy. Thus, a morphologic and anatomic investigation of the underground structures was made in twelve taxa of *Arrojadoa sensu lato*. For the anatomical analysis, samples of the apical, median and basal portions of the different underground structures were fixed in FAA 50 (formaldehyde, glacial acetic acid and ethanol 50° GL), and stored in ethanol 70° GL. Longitudinal and transversal sections were made with rotative microtome and by free-hand. The genera revealed a great diversity of underground structures: simple and branched tubers, short underground stem, long underground stem (soboles), contractile roots (thickened) and common roots (fibrous and non-fibrous); and the same species can display more than one type of structure in its underground system. The morphologic study proposes that should be recognized eight species and five sub-species of *Arrojadoa*, besides one that is dubious in the genera aspect. About the anatomical analysis, this study confirmed the stem origin of the tubers, soboles and short underground stem, and only in the *A. hofackeriana* tuber it was observed the participation of the root-stem transition region. It was also observed in the thickened roots (contractile roots) of *Arrojadoa* a contraction mechanism similar to what is reported to other species of the family, with the secondary xylem with WBT (wide-band tracheids) wood the major responsible for thickening of the organ. In the stems (tubers, soboles and short stems), although the parenchyma contributes with the secondary xylem with the WBT and/or associated with vessel elements, the cortical region is the responsible for mostly all thickening of the organ related to succulence and storage.

**Key-words:** tuber, sobole, contractile root, taxonomy, anatomy.