

ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS DE SEIS ESPÉCIES DE *PILOSOCEREUS* BYLES & ROWLEY (CACTACEAE)

DELMIRA DA COSTA SILVA & JOSÉ LUIZ DE HAMBURGO ALVES

Departamento de Botânica, CCB - Universidade Federal de Pernambuco, Rua Prof. Nelson Chaves s.n., Cidade Universitária, 50372-970 - Recife, PE, Brasil. e-mail: dcsilva@usp.br.

Abstract - (Anatomy of vegetative organs of six species of *Pilosocereus* Byles & Rowley, Cactaceae). In the research the anatomical aspects of stem and root in primary and secondary structure of six species of the genus *Pilosocereus* Byles & Rowley were investigated. The primary structure of stem and root is practically unchangeable among the species, except by volume of vascular tissue. In the secondary structure of stem, it was observed the occurrence of calcium oxalate crystals in epidermal cells of species of subgenus *Gounellea*, while in the species of subgenus *Pilosocereus* such crystals were restricted to the collenchymatic hypodermis cells. Cortical bundles were noted in the stem of all species in primary and secondary structure; on the other hand medulary bundles and mucilaginous cells were observed only in secondary structure of the stem. The importance of these character in the ecology and taxonomy of genus is discussed.

Resumo - (Anatomia dos órgãos vegetativos de seis espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley, Cactaceae). Nesta pesquisa, seis espécies do gênero *Pilosocereus* Byles & Rowley foram investigadas quanto aos aspectos da anatomia do caule e da raiz, em estruturas primária e secundária. A estrutura primária do caule e da raiz apresentou-se praticamente invariável entre as espécies analisadas, exceto pelo volume do tecido vascular. Na estrutura secundária do caule, observou-se a ocorrência de cristais de oxalato de cálcio nas células epidérmicas das espécies do subgênero *Gounellea*, enquanto que nas espécies do subgênero *Pilosocereus* estes cristais foram restritos às células da hipoderme colenquimática. Feixes corticais foram notados no caule de todas as espécies em estruturas primária e secundária, por outro lado, feixes medulares e células de mucilagem foram observados apenas na estrutura secundária do caule. A importância desses caracteres na ecologia e taxonomia do gênero é discutida.

Key words: anatomy, Cactaceae, *Pilosocereus*.

Introdução

A família Cactaceae encontra-se dividida, taxonomicamente, em três subfamílias: Pereskioideae, Opuntioideae e Cactoideae (Hunt & Taylor 1990). Compreende cerca de 100 gêneros e aproximadamente 1500 espécies, distribuídas quase que exclusivamente, nas Américas (Barthlott & Hunt 1993).

O gênero *Pilosocereus* Byles & Rowley é caracterizado pelos ramos colunares, flores relativamente curtas, tubo floral glabro, desprovido de aréola, e frutos depresso-globosos, deiscentes (Zappi 1994). Situado na subfamília Cactoideae, tribo Cereae (Hunt & Taylor 1990), o gênero apresenta 34 espécies dispostas em dois subgêneros, *Gounellea* e *Pilosocereus*. No Brasil ocorrem 26 espécies e dentre estas, seis ocorrem no estado de Pernambuco (Zappi 1994).

São relativamente extensos os estudos anatômicos da família, os quais se ocupam em estabelecer relação entre a estrutura interna dessas plantas com o hábito e os distintos ambientes por elas conquistados (Ganong 1895, Gibson 1973, Conde 1975, Gibson & Horak 1978, Gibson

& Nobel 1986, e Barthlott & Hunt 1993). Entretanto no que diz respeito às espécies que se distribuem no Brasil, esta família tem recebido pouca atenção por parte dos especialistas.

A necessidade de estudos de anatomia comparativa da família, relacionando-os às condições de vida da mesma, e com características de outras plantas de deserto, é citada por Ganong (1895).

Gibson (1976), num amplo estudo do xilema secundário de Cactoideae, observa que as distinções encontradas no lenho, refletem diferenças no tamanho e hábito das plantas, e não concordam com o agrupamento taxonômico da subfamília. A diferença na forma de crescimento de espécies de *Opuntia* encontra-se relacionada com características anatômicas (Conde 1975).

O presente trabalho tem como proposta realizar estudos anatômicos em espécies de *Pilosocereus*, abrangendo os subgêneros *Gounellea* e *Pilosocereus*, objetivando estabelecer parâmetros de ordem anatômica que sirvam de subsídios à taxonomia, bem como acrescentar informações a respeito da anatomia do gênero, em função de sua adaptação ao ambiente xérico.

Materiais e métodos

Material

As espécies relacionadas para este trabalho são pertencentes aos subgêneros *Gounellea* Zappi e *Pilosocereus* Byles & Rowley, discriminadas como a seguir; subgênero *Gounellea*: *P. tuberculatus*² (Werderm.) Byles & Rowley e *P. gounellei* subsp. *gounellei*² (F.A.C. Weber) Byles & Rowley; subgênero *Pilosocereus*: *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*³ (Werderm.) Zappi; *P. pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus*¹ (Cels.) Byles & Rowley; *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*² (Ritter) Zappi e *P. chrysostele*¹ (Vaupel) Byles & Rowley. Foram coletadas no semi-árido brasileiro em brejo (1), caatinga (2) e mata de altitude (3), nas diferentes zonas fitogeográficas do estado de Pernambuco, segundo Andrade-Lima (1960) (Fig. 1). Parte do material foi identificado pela especialista no gênero, Daniela Cristina Zappi, e a outra parte através de comparação com exsicata e consulta da bibliografia. O material examinado segue a classificação taxonômica de Zappi (1994), e exsicatas do mesmo encontram-se depositadas no Herbário da UFPE (UFP) sob os números de registro 11262; 11276; 11252; 11271; 11266 e 11251, respectivamente.

O material utilizado no estudo do caule e da raiz em estruturas primária e secundária, foi proveniente do campo, com idade desconhecida e obtido por germinação de sementes em casa de vegetação. Basicamente, para o estudo da estrutura primária utilizou-se material da casa

de vegetação, com idade de 240 dias (*P. tuberculatus*), 180 dias (*P. gounellei* subsp. *gounellei* e *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*), 120 dias (*P. pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus*), 390 dias (*P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*) e 150 dias (*P. chrysostele*). Para o estudo da estrutura secundária utilizou-se material proveniente do campo, de idade desconhecida, complementado por aquele de casa de vegetação. Foram analisados cerca de três indivíduos por espécie.

Metodologia

Para os estudos anatômicos utilizou-se material fresco e fixado em FAA - formaldeído, ácido acético, etanol 70% (Johansen 1940), estocado em etanol 70%. Foram feitos cortes histológicos a mão livre com auxílio de lâmina de barbear. As secções obtidas foram diafanizadas em hipoclorito de sódio comercial a 50% e, a seguir, submetidas ao processo da dupla coloração com safranina 1% e azul de alciano 1%, seguindo a técnica descrita por Luque *et al.* (1996). Lâminas semi-permanentes foram montadas em glicerina a 50%. Para a obtenção de cortes seriados fez-se a inclusão em parafina, utilizando-se a série etanólica (Johansen 1940). Também foram feitas inclusões em historresina (Technovit) seguindo a preparação indicada pelo fabricante. Os materiais incluídos em parafina e historresina foram seccionados em micrótomo rotativo. Para a coloração do material incluído em parafina utilizaram-se azul de astra 0,5% em ácido tântrico 2% e fucsina básica 0,5% em etanol 50% (Luque *et al.* 1996) e,

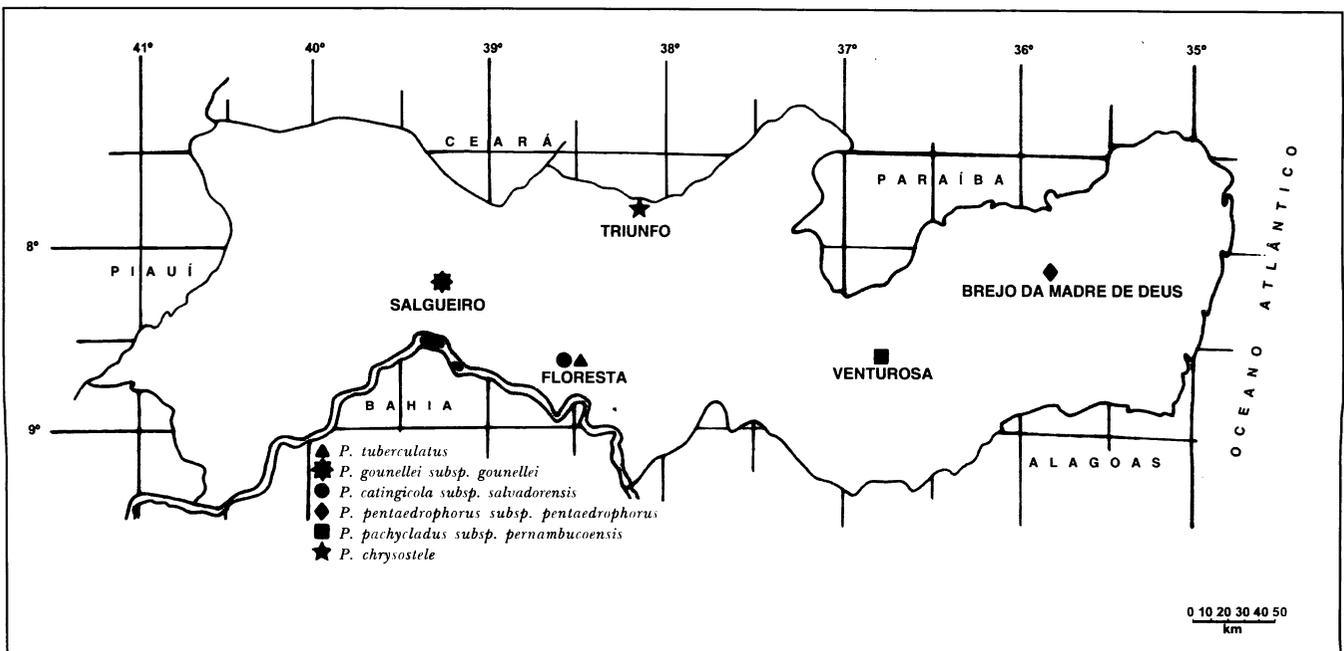


Fig. 1. Representação geográfica dos pontos de coleta das espécies do gênero *Pilosocereus* Byles & Rowley nas diferentes zonas fitogeográficas do estado de Pernambuco, Brasil.

lâminas permanentes foram montadas em bálsamo do Canadá; e azul de toluidina em tampão fosfato (O'Brien *et al.* 1965) para a coloração do material incluído em historresina. Foram seccionadas as regiões basal, mediana e apical do caule e da raiz em diferentes estados de desenvolvimento.

Testes histoquímicos foram realizados de modo que a lignina foi evidenciada com a floroglucina ácida; amido com cloreto de zinco iodado e lugol; cristais foram identificados com ácido clorídrico e ácido sulfúrico (Johansen 1940). Substâncias lípidicas com Sudan IV (Sass 1951). Mucilagem, através de azul de metileno (Langeron 1949).

Fotomicrografias foram obtidas utilizando-se máquina fotográfica Pratica, adaptada a um fotomicroscópio Zeiss EDUVAL.

Foram feitas observações em microscopia eletrônica de varredura (MEV), do caule em secção transversal. O material fixado foi submetido à desidratação em série etílica e ao ponto crítico com gás carbônico no "Critical Pointer Dryer" (CPD 030, Balzer). O material seco foi fixado em suportes metálicos, com fita adesiva dupla face e, posteriormente, metalizado com ouro.

Resultados

Caule. Estrutura primária. A epiderme (das plântulas) das seis espécies tratadas neste estudo é unisseriada, recobertas por uma cutícula delgada. Os estômatos ocorrem no mesmo nível das células epidérmicas. A camada de células contígua à epiderme apresenta um leve espessamento de celulose, nas paredes periclinais externas, à semelhança de um colênquima. Tal espessamento ocorre sucessivamente nas camadas de células subseqüentes, constituindo uma hipoderme.

O córtex amplo é composto por células de parede celulósica fina, formato arredondado com tamanhos variados. Distribuídos pelo córtex, notam-se inúmeros feixes vasculares do tipo colateral de tamanho reduzido, presença de drusas de oxalato de cálcio, e amiloplastos (Fig. 2B) em maior concentração na camadas de células próximas ao cilindro vascular.

Neste estágio de desenvolvimento, não se observa nenhuma delimitação entre o córtex e o cilindro vascular. Feixes vasculares colaterais distribuem-se circundando uma medula (Fig. 2A). Variam em número ao longo do eixo da plântula, e na região mediana correspondem em igual número à quantidade de costelas apresentadas por cada espécie, neste estágio de desenvolvimento: seis em *P. tuberculatus*, *P. pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus* e *P. chrysostele*, e dez em *P. gounellei* subsp. *gounellei*; sete em *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* (Fig. 2A) e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*. Nos níveis próximos à base do caule, o crescimento secundário já é estabelecido nessas plântulas.

A medula é constituída por células parenquimáticas de tamanho reduzido, em relação àquelas observadas no córtex, ricas em amiloplastos (Fig. 2A).

Estrutura secundária. Nesta fase de desenvolvimento, a epiderme unisseriada é representada por células de parede celulósica espessada, recoberta por cutícula fortemente espessada (Fig. 2C). Em *P. tuberculatus* e *P. gounellei* subsp. *gounellei* cristais de oxalato de cálcio, de forma variada, sobretudo romboédrica (Fig. 2E) ocorrem no interior dessas células. Sob a epiderme várias camadas de células irregulares, com parede celulósica fortemente espessada e lume reduzido constituem a hipoderme (Fig. 2C, 2D e 2E), o número de camadas da hipoderme varia de cinco a seis em *P. tuberculatus* e *P. gounellei* subsp. *gounellei* e de três a quatro nas demais espécies; e somente nestas últimas se observa a presença de cristais prismáticos de oxalato de cálcio, no interior de tais células (Fig. 2C). Câmaras subestomáticas amplas, atravessam essas camadas de células espessadas (Fig. 2D)

O córtex é bastante amplo, constituído de áreas distintas, uma mais externa, rica em cloroplastos, o clorênquima (Fig. 2C), e outra mais interna destituída de cloroplastos. O clorênquima é formado por células longas, no sentido radial, arranjadas em forma de paliçada, com cerca de nove camadas em *P. tuberculatus*, *P. pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus* e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* cinco em *P. gounellei* subsp. *gounellei*; seis em *P. chrysostele* e oito em *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*. Na área mais interna, as células assumem um formato arredondado a irregular. Drusas de oxalato de cálcio e células de mucilagem encontram-se distribuídas por todo o córtex (Fig. 3A). Sendo que em *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, as células de mucilagem vão diminuindo em número à medida que se aproximam do cilindro vascular. Amiloplastos também se encontram distribuídos no córtex de *P. gounellei* subsp. *gounellei*, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* e *P. chrysostele*. Feixes vasculares colaterais, de volume reduzido circundados por uma bainha parenquimática, encontram-se distribuídos por todo o tecido cortical (Fig. 3A), sendo notada uma ampliação do volume desses feixes, em relação ao volume daqueles observados na estrutura primária.

Delimitando o córtex do cilindro central, evidencia-se endoderme constituída por uma bainha amilífera. Tal característica nota-se em *P. gounellei* subsp. *gounellei*, *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, *P. chrysostele* e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*. Ainda nestas duas últimas e em *P. tuberculatus*, nas camadas de células que precedem essa bainha amilífera, observa-se drusas de oxalato de cálcio (Fig. 3D). O cilindro vascular é quase contínuo, com câmbio fascicular e interfascicular nítidos (Fig. 3D). Externamente ao floema ocorrem calotas de fibras (Fig. 3C e 3D).

Feixes vasculares de reduzida dimensão (Fig. 3B) e células de mucilagem (Fig. 3C) ocorrem dispersos na medula de todas as espécies. Drusas e amiloplastos estão

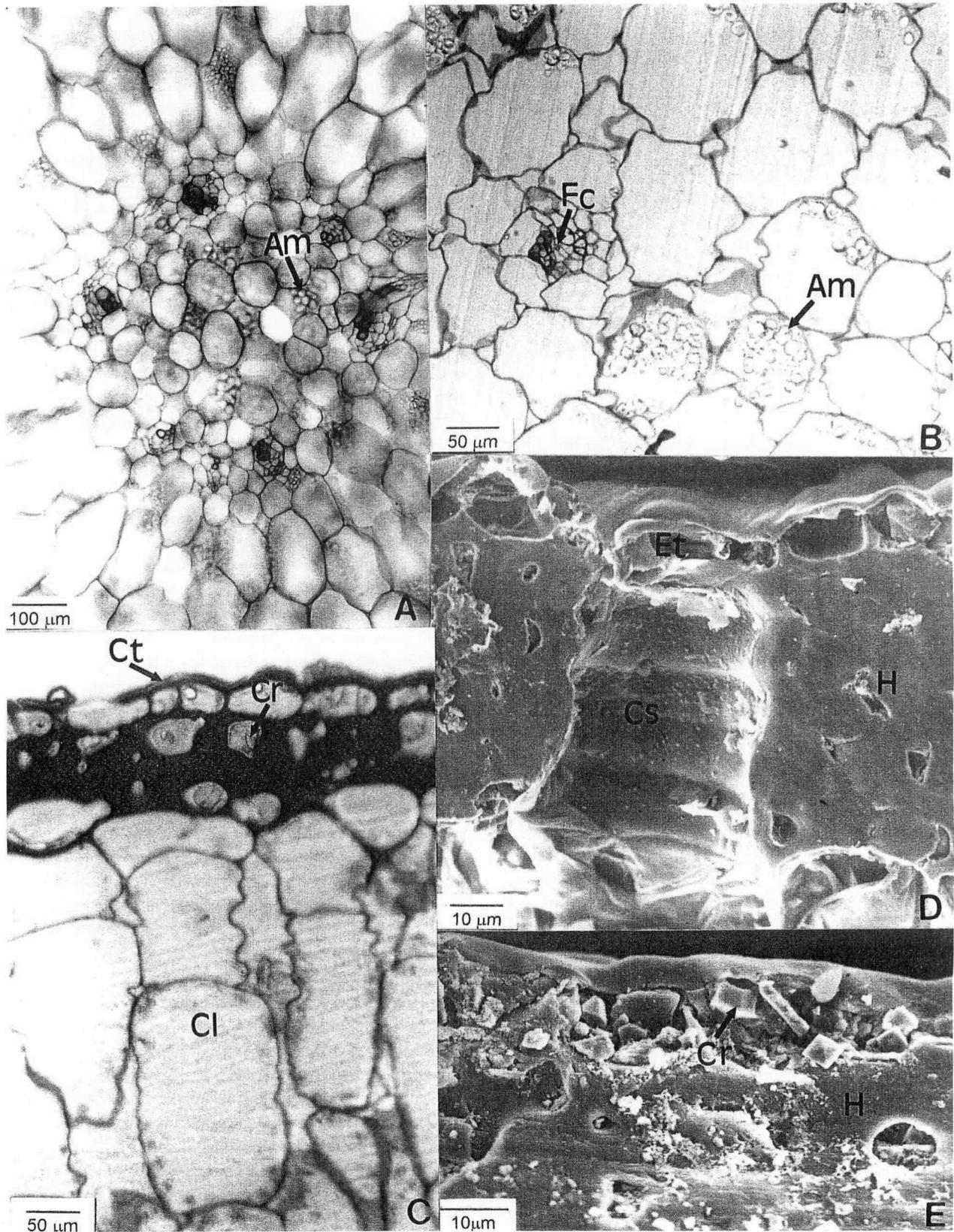


Fig. 2. A e B - Estrutura primária do caule de *Pilosocereus catiungicola* subsp. *salvadorensis*. C - E - estrutura secundária do caule: C - *P. chrysosteles*; D - *P. tuberculatus*; E - *P. gounellei* subsp. *gounellei*. Am - amiloplastos; Fc - feixe cortical; Cr - cristais; Ct - cutícula; Et - estômatos; Cs - câmara subestomática; H - hipoderme; Cl - clorênquima.

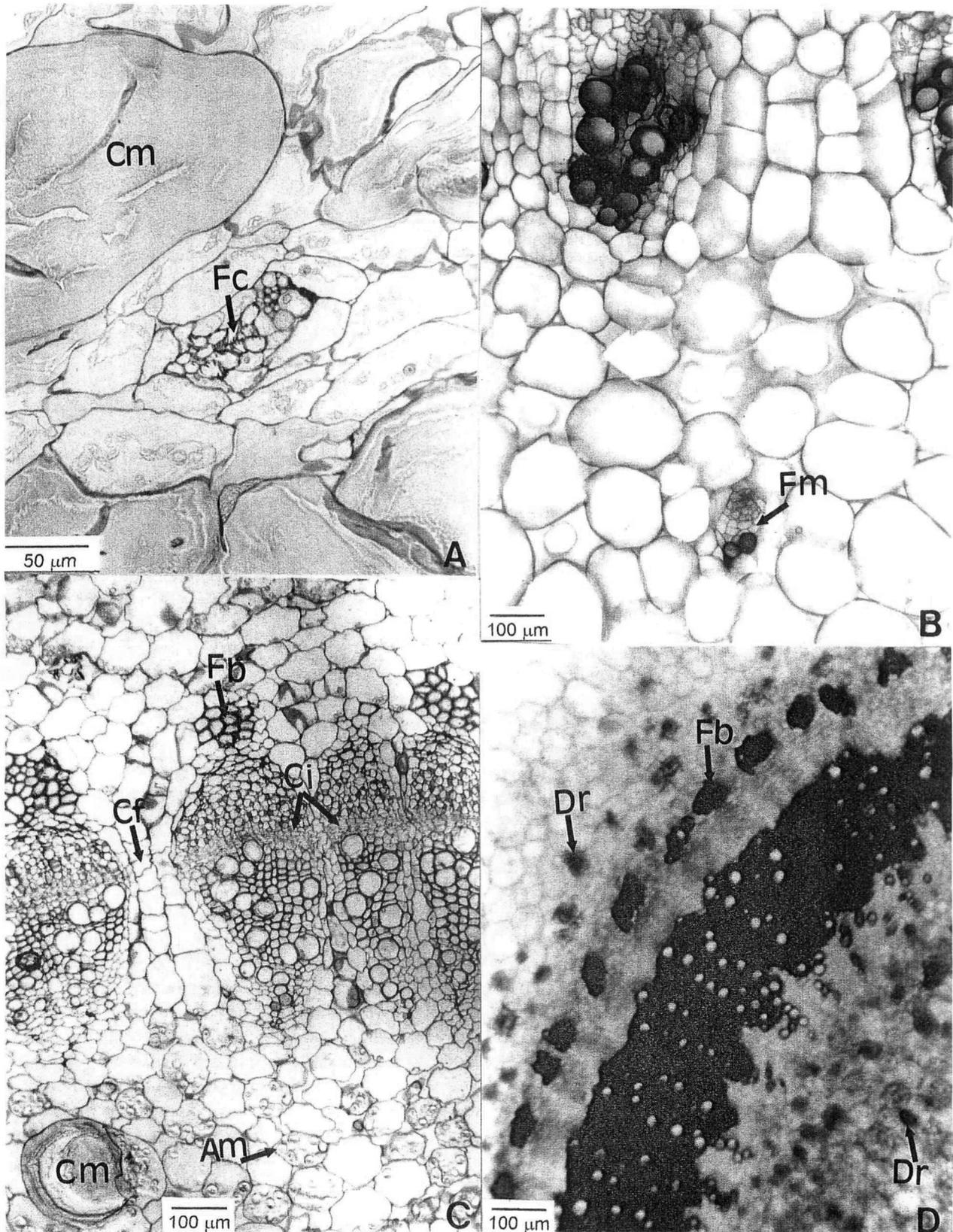


Fig. 3. Estrutura secundária do caule. A - *Pilosocereus tuberculatus*, região do córtex. B - *P. catingicola* subsp. *salvadorensis*, região da medula. C - *P. gounellei* subsp. *gounellei* região do cilindro vascular e da medula. D - *P. tuberculatus*, região do cilindro vascular e da medula. Fc - feixe cortical; Fm - feixe medular; Cm - célula de mucilagem; Fb - fibras; Am - amiloplastos; D - drusas; Cf - câmbio fascicular; Ci - câmbio interfascicular.

presentes na medula (Fig. 3C e 3D), exceto em *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* e *P. pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus*.

Raiz. Estrutura primária. Em secção transversal processada na região dos pêlos absorventes (Fig. 4A), as células epidérmicas apresentam parede celulósica fina, diâmetro variável; formato irregular recobertas por uma cutícula delgada.

O córtex é reduzido, compreendendo apenas duas camadas de células, representadas pela exoderme e pela endoderme, que é a camada mais interna do córtex contendo estrias de Caspary.

No cilindro vascular, o periciclo, é formado por células irregulares. O tecido floemático é representado por cordões de floema, que se alternam com os pólos de protoxilema. A condição protostélica é clara, configurando uma raiz triarca em *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*; raiz tetraarca em *P. pentaedrophorus* subsp. *pentaedrophorus*, *P. tuberculatus*, *P. gounellei* subsp. *gounellei*, *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* e *P. chrysostele*.

Estrutura secundária. Nesta fase, percebe-se a divisão periclinal das células do periciclo, para dar origem ao felogênio que, com a instalação deste a epiderme juntamente com a exoderme, são totalmente eliminadas. A epiderme é completamente substituída pela periderme (Fig. 4B). O felema é formado por células de formato retangular, paredes fortemente espessadas (Fig. 4B e 4D). Em *P. chrysostele*, drusas de oxalato de cálcio ocorrem no córtex. Raios largos, formados a partir do câmbio de origem pericíclica, formam-se em frente aos pólos de protoxilema. O xilema secundário se bifurca, novos raios se formam pela atividade diferenciada do câmbio, onde iniciais axiais se transformam em iniciais radiais formando raios largo, ampliando a quantidade de células de parênquima neste órgão (Fig. 4C). Estes raios, em corte transversal, compreendem de três a quatro células de largura, chegando até seis em *P. tuberculatus*. Amiloplastos ocorrem nos raios de *P. chrysostele*. O floema primário forma uma estreita calota de células colapsadas (Fig. 3B), as quais, posteriormente, sofrerão espessamento da parede transformando-se em fibras (Fig. 4C). Por ser esta uma raiz adventícia, observa-se no centro do cilindro vascular, a medula (Fig. 4B).

Discussão

Gibson & Nobel (1986) afirmam que, todas as espécies de cacto têm a mesma organização geral, em termos de estrutura da planta. Apenas a dimensão de cada tecido é que pode variar. As observações referentes à estrutura primária do caule, corroboram tal afirmação, visto que apenas o tecido vascular apresenta diferença, a qual reflete a morfologia de cada espécie.

As células superficiais dos cactos são relativamente diversas em forma e distribuição, fato considerado por

Gibson & Horak. (1978) como caráter útil para fins sistemáticos. A ocorrência de cristais romboédricos de oxalato de cálcio nas células epidérmicas foi restrita às espécies do subgênero *Gounellea*: *P. tuberculatus* e *P. gounellei* subsp. *gounellei*, ambas preferencialmente de ocorrência em ambiente de caatinga. Entretanto, Gibson *et al.* (1978) observam a presença de cristais nas células epidérmicas de *P. alensis* (= *Cephalocereus leucocephalus*). Dessa forma a presença de cristais nas células epidérmicas não é exclusiva ao subgênero *Gounellea*.

Segundo Fahn & Cutler (1992), a presença de cristais de oxalato de cálcio nas células epidérmicas indica um valor adaptativo a condições xéricas. No entanto, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*, espécie também coletada na caatinga, constitui exceção.

A ocorrência de cristais de oxalato de cálcio nas células da hipoderme, referida como colenquimatosa por Metcalfe & Chalk (1950), foi distintiva para as espécies dos dois subgêneros, ausente em *Gounellea* e presente em todas as espécies de *Pilosocereus*. Entretanto, Mauseth (1993a) observa que a hipoderme de *P. mortensenii* não apresenta cristais. Muitas funções têm sido atribuídas a esses cristais hipodermis. Segundo Ganong (1895), eles fazem parte de produtos do metabolismo. Por outro lado, Darling (1989) diz que são capazes de aumentar a razão de reflexão da radiação solar. Neste estudo foi observado que tanto espécies ocorrentes na caatinga como espécies ocorrentes em mata e brejos de altitude apresentam cristais hipodermis. O formato desses cristais não apresentou nenhuma relevância na taxonomia das espécies analisadas.

Fahn & Cutler (1992) afirmam que os caracteres morfológicos e fisiológicos de um determinado genótipo podem se tornar modificados, formando um particular fenótipo, como resultado da ação das condições de um ambiente complexo. Com base nessas considerações, acredita-se que as diferentes respostas dessas espécies às mesmas condições ambientais, podem estar ligadas ao genótipo. Os distintos tipos de ramificação que caracterizam cada subgênero, candelabriforme em *Gounellea* e ereto ou com ramos não ramificados em *Pilosocereus* (Zappi 1994), talvez venham a justificar a presença ou ausência de cristais na hipoderme dos respectivos subgêneros, visto que a ocorrência de cristais nas células da epiderme foi restrito apenas às duas espécies do subgênero *Gounellea*, enquanto a ocorrência nas células da hipoderme foi verificada apenas nas espécies do subgênero *Pilosocereus*.

Daling (1989) constata que, em *Cereus giganteus*, a epiderme juntamente com a hipoderme protegem o clorênquima das radiações alfa e beta e permitem uma maior absorção da radiação fotossinteticamente ativa. Diferença significativa não foi observada no número de camadas de células da hipoderme das plantas que se desenvolvem nos distintos ambientes, embora a exposição solar a que estão submetidas seja distinta nestes ambientes.

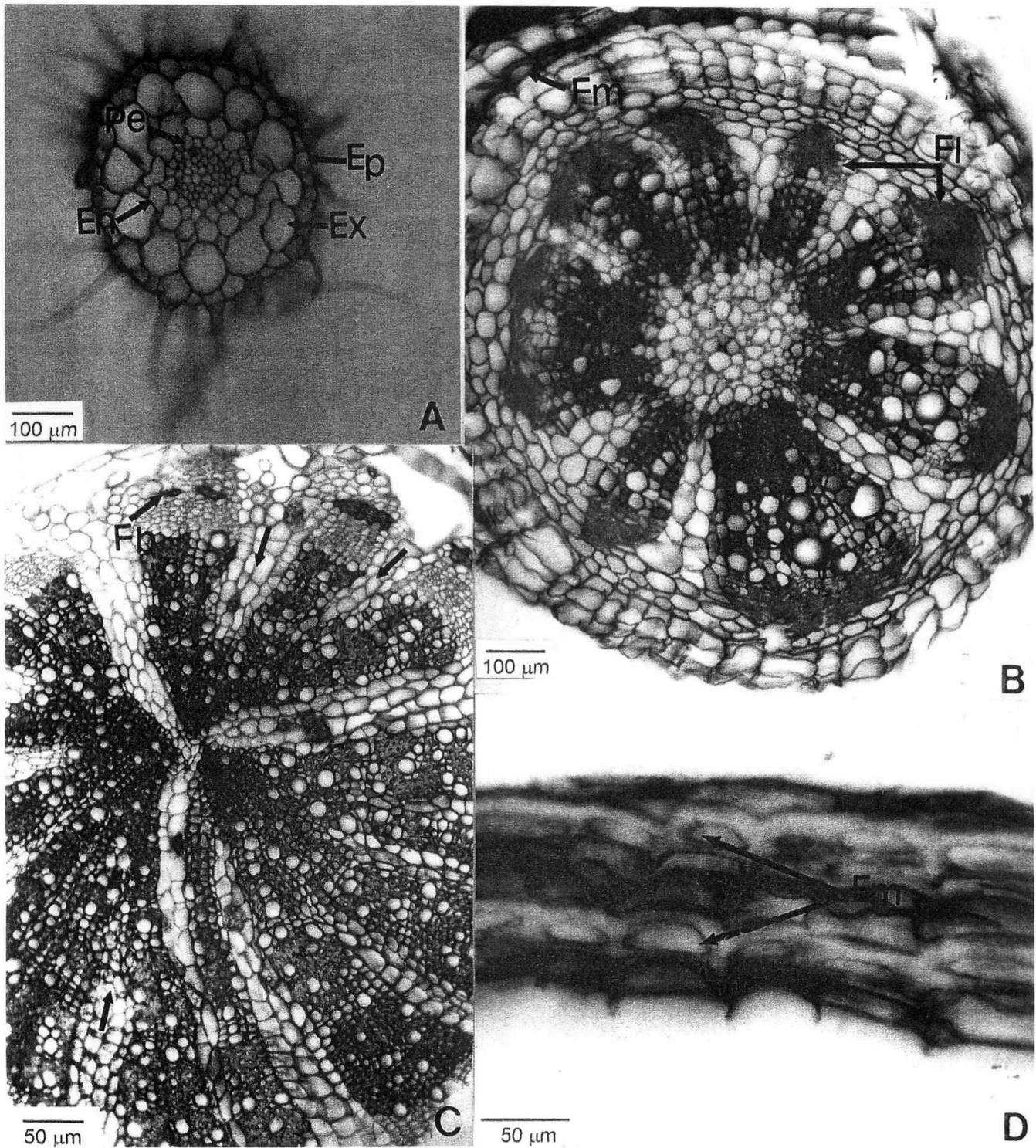


Fig. 4. A - Raiz em estrutura primária em *Pilosocereus tuberculatus*. B - D - Raiz em estrutura secundária: *P. gounellei* subsp. *gounellei*, e *P. catingicola* subsp. *salvadorensis* respectivamente. D - *P. gounellei* subsp. *gounellei*, detalhes da periderme. As setas da fig. C indicam os raios largos; Ep - epiderme; Ex - exoderme; En - endoderme; Pe - periciclo; Fm - felema; Fl - floema; Fb - fibras.

A presença de feixes vasculares diminutos, dispersos no córtex e na medula do caule, confirmam as observações de Sajeva & Mauseth (1990), Mauseth & Sajeva (1992), e Mauseth (1993a) para o gênero. No entanto, o aumento do volume dos feixes corticais observado na estrutura secundária do caule, não corresponde ao crescimento secundário como mencionado por Mauseth (1989), visto que não foi visualizada a presença de câmbio intrafascicular nesses feixes. Talvez o aumento em questão seja resultante de diferenciação lenta do procâmbio.

Boke (1957) e Mauseth (1993a) associam a ocorrência de feixes medulares à ampliação da largura da medula. Nas observações procedidas durante este estudo, tais feixes só surgem na estrutura secundária. Estão presentes em todas as espécies, mesmo naquelas que apresentam uma medula acentuadamente reduzida, como *P. tuberculatus*.

A estrutura anatômica da raiz, na fase primária de crescimento, apresentou-se relativamente constante em todas as espécies, exceto pela variação do número de pólos de protoxilema.

Uma característica incomum, observada na estrutura secundária da raiz, corresponde à formação de raios interpolando o tecido vascular. A formação secundária de raios foi observada no caule de *Aristolochia* (Esau 1959) e no caule de várias espécies de cactos, entre elas quatro espécies de *Pilosocereus* (Mauseth 1993b; Mauseth & Plemons-Rodriguez 1995 e Mauseth & Plemons-Rodriguez 1997). Os raios formados posteriormente ampliam a quantidade de células especializadas para o armazenamento de água. Acredita-se que a formação de tais raios esteja relacionado a uma adaptação deste órgão ao maior acúmulo de água.

Agradecimentos

Agradecemos à Dra. Daniela Cristina Zappi (Royal Botanic Gardens, Kew) pela identificação de espécies vegetais estudadas; ao Departamento de Botânica da UFRPE pelo apoio na coleta do material botânico; ao Departamento de Biologia da UFC pela colaboração na confecção das fotomicrografias; à CAPES pela concessão da bolsa de estudo à primeira autora.

Referências

- ANDRADE-LIMA, D. 1960. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. 2ª ed. *Rev. Arq. Inst. Pesq. Agron.*, Recife. 5: 305-341.
- BARTHLOTT, W.B. & HUNT, D.R. 1993. Cactaceae. In K. Kubitzki (ed.) *The families and genera of vascular plant*. vol. II. Springer Verlag. Berlin.
- BOKE, N.B. 1957. Comparative histogenesis of the areoles in *Homalocephala* and *Echinocactus*. *Amer. J. Bot.* 44: 368-380.
- CONDE, L.F. 1975. Anatomical comparison of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 425-473.
- DARLING, M.S. 1989. Epidermis and hypodermis of the Saguaro cactus (*Cereus giganteus*): anatomy and spectral properties. *Amer. J. Bot.* 76: 1698-1706.
- FAHN, A. & CUTLER, D.F. 1992. *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger. Berlin.
- ESAU, K. 1959. *Anatomia Vegetal*. Trad. José Pons Rosell. Omega. Barcelona.
- GANONG, W.F. 1895. Present problems in the anatomy, morphology and biology of the Cactaceae. *Bot. Gaz.* 20: 129-138; 213-221.
- GIBSON, A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29-65.
- GIBSON, A.C. 1976. Vascular organization in shoot of Cactaceae. I. development and morphology of primary vasculature in Pereskioideae and Opuntioideae. *Amer. J. Bot.* 63: 414-426.
- GIBSON, A.C. & HORAK, K.E. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of mexican cacti. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65 :999-1057.
- GIBSON, A.C. & NOBEL, P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Havard University Press. Cambridge.
- HUNT, D. & TAYLOR, N. 1990. The genera of Cactaceae - progress toward consensus. *Bradleya* 8: 85-107.
- JOHANSEN, D.L. 1940. *Plant microtechnique*. New York. McGraw - Hill.
- LANGERON, M. 1949. *Précis de microscopie*. Masson. Paris.
- LUQUE, R; SOUSA, H.C.; KRAUS, J.E. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) modificado e Kropp (1972) visando à substituição do azul de astra pelo azul de alciano 8GS ou 8GX. *Acta bot. bras.* 10(2):199-212.
- MAUSETH, J.D. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). *Bradleya* 7: 1-12.
- MAUSETH, J.D. & SAJEVA, M. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stem of cacti. *Ann. Bot.* 70: 317-324.
- MAUSETH, J.D. 1993a. Medullary bundles and the evolution of cacti. *Amer. J. Bot.* 80: 928-932.
- MAUSETH, J.D. 1993b. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Ann. Bot.* 72: 81-89.
- MAUSETH, J.D. & PLEMONS, B.J. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *Amer. J. Bot.* 82: 1199-1205.
- MAUSETH, J.D. & PLEMONS-RODRIGUEZ, B.J. 1997. Presence of paratracheal water storage tissue does not alter vessel characters in cactus wood. *Amer. J. Bot.* 84: 815-822.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. vol. 2. Clarendon Press. Oxford.
- O'BRIEN, T.P.; FEDER, N.; McCULLY, M.E. 1965. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368-373.
- SAJEVA, M. & MAUSETH, J.D. 1990. Cortical bundle density and the evolution of stem succulent in Cactaceae. *Amer. J. Bot.* 77: 23.
- SASS, J.E. 1951. *Botanical microtechnique*. ed. 2. The Iowa State College Press. Ames.
- ZAPPI, D.C. 1994. *Pilosocereus* (Cactaceae) - The genus in Brazil. Royal Botanic Gardens. Kew.