

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

EDIMAR FARIA MENEZES LOPES

ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS DO GÊNERO *Podostemum* MICHX *sensu stricto* E GRUPOS EXTERNOS (PODOSTEMOIDEAE, PODOSTEMACEAE)

CURITIBA

2012

EDIMAR FARIA MENEZES LOPES

ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS DO GÊNERO *Podostemum* MICHX *sensu stricto* E GRUPOS EXTERNOS (PODOSTEMOIDEAE, PODOSTEMACEAE)

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Botânica, Área de concentração em Estrutura e Fisiologia do Desenvolvimento Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Botânica.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Patricia Soffiatti

Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Regina Torres Boeger

CURITIBA

2012



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BOTÂNICA



**“ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS DO
GÊNERO *PODOSTEMUM* MICHX SENSU STRICTO
E GRUPOS EXTERNOS (PODOSTEMOIDEAE,
PODOSTEMACEAE)”**

por

EDIMAR FARIA MENEZES LOPES

Dissertação aprovada como requisito parcial
para obtenção do grau de Mestre no Programa
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão
formada pelos Professores

Profa. Dra. Patrícia Soffiatti (UFPR) - PRESIDENTE

Profa. Dra. Leila Teresinha Maranhão (Universidade Positivo)

Profa. Dra. Sandra Maria Alvarenga Gomes (UFPR)

Curitiba, 19 de abril de 2012.

“There’s surely no stranger and more provocative family of angiosperms than the Podostemaceae”

– Sculthorpe, C. D.

Dedico ao “casal 20”, as pessoas mais importantes da minha vida: minha mãe Edila e meu pai, Osmar. E dedico também a todos os meus amigos que torceram, incentivaram e participaram ativamente destes maravilhosos dois anos de vida em Curitiba.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, desde sempre, a Deus, o “Diretor” que participa ativamente da minha vida, me tornando o cara mais sortudo e feliz deste mundo. A toda minha família, pelo amor, compreensão, respeito e investimento constante no meu crescimento sócio-cultural e profissional. Aos meus pais, Edila e Osmar: vocês são meu exemplo, minha fortaleza e o meu maior referencial de amor. Ao meu avô Aarão.

Agradeço à minha orientadora Prof^a Dr. Patricia “Soffi” Soffiatti, pelo suporte, oportunidade, confiança, mas principalmente pela paciência. Quem diria, hein, chefe? Ao Prof. Dr. Moacyr Eurípedes Medri (UEL-PR), ex-e-eterno orientador, exemplo de homem, de mestre e de amigo: aquele que semeou, alimentou e fez crescer, a cada dia, a minha paixão pela Botânica. À Universidade Estadual de Londrina, meu berço acadêmico.

Às Prof^a Dr. Leila Teresinha Maranhão, Prof^a Dr. Sandra Gomes e Prof^a Dr. Erika Amano por aceitarem participar da Banca de Defesa desta Dissertação e tanto quanto pelas correções e sugestões. À Universidade Federal do Paraná (UFPR), por toda a infra-estrutura, principalmente aos Laboratórios de Botânica Estrutural e Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Aos técnicos do Centro de MEV da UFPR, Dionir, Luiz e Fábio pelo imenso auxílio na preparação e registro fotográfico do material. A todos os professores e servidores que contribuíram para a conclusão deste trabalho, especialmente: ao corpo docente e coordenação deste Programa de Pós-Graduação em Botânica. Ao Nilson, à Elizabeth (ou simplesmente, Beth), as “tias” da limpeza, aos “amigos” funcionários do Restaurante Universitário e aos “amigos e amigas” da Cantina do Setor de Biológicas. Ao Anderson Santos de Mello, profissional ímpar que, juntamente com a prof. Aldaléa Sprada nos auxiliou na taxonomia do grupo compartilhando materiais, artigos, sugestões e dicas. Ao prof. Dr. Rolf Rutishauser, referência incontestável das podostemáceas, pela troca de conhecimento, artigos e sugestões.

A todos aqueles que fizeram do dia-a-dia no laboratório um constante aprendizado, troca de experiência e fonte de momentos inesquecíveis. Ao querido Jesus (“que está no meio de nós”), pela força, conversas e prontidão no auxílio à parte prática deste estudo, à Eraildes, Angelita, Lucas, Ligia, dentre tantos outros...

Às famílias de amigos que fiz durante todos estes anos... Aos de São José dos Campos, aos de Londrina e de Curitiba, incluindo, claro, pessoas únicas e insubstituíveis: à Família Floripa, principalmente à Cristiane Hiert, minha amiga exemplo de ser humano e de profissional, Claudio Padre Paulo, Sidnei “Pai” Davi, Lena Sonda, “Xuracy” Karini, Paula “Mãe” Andréa, Rafael Carmona e Luiz Fernando Wollz. E aos amigos de São José dos Campos: Maurício “Mau” Martuscelli & Família, Christianne “The Best” Maciente, Carlos “Kae” Marques, Flávia “Flá” Guimarães e aos amigos de Londrina: Cátia “Catita” Soledade & Família, Verônica “Vê” Merlin, Juscenir “Juça” Serafim... dentre tantos outros... Quanta história!

Existem duas pessoas de fundamental importância para a conclusão deste trabalho: Carol “Cactus” Helena, sem você, sem a sua alegria de viver, sem o aprendizado constante que é estar ao seu lado, sem os puxões de orelha, você sabe, minha amiga, sem toda a surpresa que foi conhecê-la, nada disso estaria acontecendo. Por sua família ter “me acolhido”, pelos presentes, por ter me aturado... Quero desde já firmar o meu imenso obrigado tanto a você quanto ao seu marido, Julian Cesar... O que vocês fizeram por mim foi raro, único e será para sempre lembrado.

Andressa Pelozo, nosso cordão umbilical londrinense será sempre eterno! Eu sou grato, de verdade, por tudo! Ellen, minha pequena grande notável, obrigado por ter enriquecido tanto minha bagagem prático-científica quanto a minha vida como um todo. Betina, William, Bianca, Sikandra (e Alex!), Suellen, dentre tantos outros... Vocês, realmente, fizeram toda a diferença. Quero que saibam: sou um privilegiado por tê-los em minha vida!

À todas as pessoas que eu tive a oportunidade de conhecer em Curitiba, cidade que aprendi a amar. À dona Neoraci que cuidou nestes dois anos de mim como um filho.

Ao REUNI, é claro, pela oportunidade de aprendizado e vivência em sala de aula (nas monitorias e atividades com os graduandos) e, também, pela bolsa concedida.

Ao Rafael de Felício.

Por fim, a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho, deixo aqui meus sinceros agradecimentos.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

FIGURA 1 – *Podostemum sensu stricto* E GRUPOS EXTERNOS. A: *Podostemum comatum* EM SEU HÁBITAT E, À DIREITA, DETALHE DE UM ÚNICO INDIVÍDUO. B: *P. distichum*, CINCO EIXOS AÉREOS. À DIREITA, DETALHE DO ANDROPÓDIO. C: *P. irgangii*, BASE HORIZONTAL DE FIXAÇÃO E EIXO PRINCIPAL. À ESQUERDA, DETALHE PARA OS DOIS TIPOS DE ESTÍPULAS. À DIREITA, FLOR COM ANDROPÓDIO EM DETALHE. D: *P. muelleri*, CAULE COM FOLHAS DE BASE ALARGADA E PROLONGAMENTOS SIMPLES. À DIREITA, DETALHE PARA CAULE COM FOLHAS REDUZIDAS E FLOR JOVEM. E: *P. rutifolium*, EIXOS AÉREOS SURGINDO DE MANEIRA OPOSTA NA BASE HORIZONTAL DE FIXAÇÃO, COM PORÇÕES AÉREAS DO EIXO POUCO DIVIDIDAS. F – G: *Apinagia yguazuensis*. F: FORMA ERETA EM SEU HÁBITAT. À DIREITA, DETALHE PARA UM INDIVÍDUO. G: FORMA FOLHOSA. H: *Mourera aspera*, SUPERFÍCIE DA PORÇÃO MEDIANA E APICAL DO EIXO AÉREO PRINCIPAL. ACIMA, À DIREITA, DETALHE PARA PORÇÃO BASAL DO EIXO AÉREO E BASE HORIZONTAL DE FIXAÇÃO. I: *Tristicha trifafia*, MICROGRAFIA ELETRÔNICA DE VARREDURA EVIDENCIANDO A FILOTAXIA TRÍSTICA NA PORÇÃO APICAL DO EIXO AÉREO 23

FIGURA 2 – SISTEMA DE REVESTIMENTO. A-C: *Podostemum comatum*. A: SECÇÃO TRANSVERSAL DE BASE HORIZONTAL DE FIXAÇÃO; NOTE O FORMATO ACHATADO DORSIVENTRALMENTE E A ORGANIZAÇÃO DO ÓRGÃO. DETALHE ACIMA À DIREITA (MEV): CORPOS SILICOSOS TRIANGULAR E SUBESFÉRICO (MEV). DETALHE ABAIXO: SISTEMA VASCULAR – À ESQUERDA: FLOEMA, NOTE A PLACA CRIVADA; À DIREITA: XILEMA, NOTE OS ELEMENTOS DE VASO. B: SECÇÃO LONGITUDINAL DE BASE HORIZONTAL DE FIXAÇÃO, NOTE O FLOEMA, REPRESENTADO POR ELEMENTO DE TUBO CRIVADO COM PLACA CRIVADA SIMPLES TRANSVERSAL E O XILEMA REPRESENTADO POR ELEMENTO TRAQUEAL COM ESPESSEAMENTO ANELAR. C: VISTA FRONTAL DA EPIDERME, NOTE OS FORMATOS

POLIGONAIS DAS CÉLULAS TANTO ISODIAMÉTRICOS QUANTO RETILÍNEOS ALONGADOS. D: *P. rutifolium*. SECÇÃO TRANSVERSAL DO EIXO AÉREO, PORÇÃO MEDIANA, NOTE O CONTORNO CILÍNDRICO DO ÓRGÃO E A ESPESSURA DA CARAPAÇA DE SÍLICA, EVIDENCIADOS NO DETALHE. E: *Apinagia yguazuensis*, FORMA ERETA; SECÇÃO TRANSVERSAL DE PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO EPIDERME UNISSERIADA, COM CONTORNO OVAL DAS CÉLULAS. É POSSÍVEL NOTAR, TAMBÉM A HIPODERME LOGO ABAIXO. F: *P. comatum*; SECÇÃO TRANSVERSAL DE PORÇÃO APICAL, EVIDENCIANDO O FORMATO COLUNAR DAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS, INTERNAMENTE É POSSÍVEL OBSERVAR A HIPODERME. G: *Mourera aspera*, SECÇÃO TRANSVERSAL DA PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO; NOTE O FORMATO QUADRADO DAS CÉLULAS EPIDÉRMICAS E A AUSÊNCIA DE CORPOS SILICOSOS. É POSSÍVEL NOTAR TAMBÉM A AUSÊNCIA DE UMA HIPODERME. H: *P. irgangii*; SECÇÃO LONGITUDINAL DA PORÇÃO APICAL DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO CÉLULAS ESPESSADAS DA EPIDERME. I: *Tristicha trifaria* (MEV); PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO COM VISTA SUPERFICIAL DE CORPOS SILICOSOS SUBESFÉRICOS E OBLONGOS. J: *P. rutifolium*; SECÇÃO TRANSVERSAL DA PORÇÃO APICAL DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO A PRESENÇA DE CORPOS SILICOSOS 28

FIGURA 3 – SISTEMA FUNDAMENTAL. A-B: *Podostemum muelleri*; SECÇÕES TRANSVERSAIS DE PORÇÕES MEDIANAS DO EIXO AÉREO. A: AUSÊNCIA DE HIPODERME. B: GRÃOS DE AMIDO NAS CÉLULAS DO PARÊNQUIMA CORTICAL. C: *P. rutifolium*; SECÇÃO LONGITUDINAL DE PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO A GRANDE QUANTIDADE DE CLOROPLASTOS NO INTERIOR DAS CÉLULAS PARENQUIMÁTICAS. D – *P. distichum*; SECÇÃO LONGITUDINAL DO EIXO AÉREO, PORÇÃO MEDIANA, NOTE A PRESENÇA DE CORPOS SILICOSOS NO INTERIOR DAS CÉLULAS DO PARÊNQUIMA CORTICAL. E – G: DIVERSIDADE MORFOLÓGICA DOS CORPOS SILICOSOS. E – *P. distichum*: FORMATOS ESTREITO CURTO (EC) E ESTREITO ALONGADO (EA) DOS CORPOS SILICOSOS. F – *P. rutifolium*: FORMATOS

TRIANGULAR, SUBESFÉRICO E ESTREITO ALONGADO DOS CORPOS SILICOSOS. G: *Tristicha trifaria*: FORMATOS SUBESFÉRICO, OBLONGO E TRIANGULAR DOS CORPOS SILICOSOS. 31

FIGURA 4 – SISTEMA VASCULAR. A – E: SECÇÕES TRANSVERSAIS. A – *Apinagia yguazuensis*; PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO A BAINHA PERIVASCULAR FORMADA POR FIBRAS (CÉLULAS ESPESSADAS). B - C: *Mourera aspera*; PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, NOTE A BAINHA PERIVASCULAR COLENQUIMÁTICA. NO DETALHE: COLÊNQUIMA DO TIPO ANGULAR E DO TIPO ANELAR. C: PORÇÃO APICAL DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO FEIXE VASCULAR (ACESSÓRIO) NÃO DIFERENCIADO. D: *Podostemum muelleri*; PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, NOTE A AUSÊNCIA DE BAINHA PERIVASCULAR. O FEIXE VASCULAR, NESTE CASO, APROXIMA-SE DA ESTRUTURA DO FEIXE VASCULAR ACESSÓRIO. E: *P. comatum*; PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO A CLASSE 2 DE DISTRIBUIÇÃO DOS FEIXES VASCULARES. NOTAM-SE DOIS FEIXES VASCULARES CENTRAIS. NO DETALHE (MEV): PLACA CRIVADA SIMPLES. F: *P. rutifolium*, SECÇÕES LONGITUDINAIS DE PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO, TANTO NO DETALHE (MEV) QUANTO EM MICROSCOPIA ÓPTICA, ELEMENTOS DE PROTOXILEMA COM ESPESSAMENTO ANELAR; NA IMAGEM À DIREITA PODEM SER OBSERVADOS ELEMENTOS DE TUBO CRIVADO DO FLOEMA COM PLACAS SIMPLES TRANSVERSAIS. G: *P. distichum*, ELEMENTOS DE PROTOXILEMA INDIVIDUALIZADOS POR MACERAÇÃO ONDE PODEM SER OBSERVADOS OS DOIS TIPOS DE ESPESSAMENTO DA PAREDE: HELICOIDAL E ANELAR. H – I: *Mourera aspera*; SECÇÃO TRANSVERSAL DE PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO, EVIDENCIANDO DIVERSOS FEIXES VASCULARES E SEU MODELO DISPERSO DE DISTRIBUIÇÃO. NO DETALHE, FLOEMA REPRESENTADO POR ELEMENTO DE TUDO CRIVADO COM PLACA CRIVADA SIMPLES TRANSVERSAL COM CÉLULA COMPANHEIRA. I: SECÇÃO LONGITUDINAL DE PORÇÃO MEDIANA, EVIDENCIANDO O SISTEMA VASCULAR, ONDE PODEM SER OBSERVADOS

PROTOXILEMA REPRESENTADO POR ELEMENTOS TRAQUEAIS COM ESPESSAMENTO ANELAR E FLOEMA, SUMARIZADO PELOS ELEMENTOS DE TUBO CRIVADO E AS PLACAS CRIVADAS TRANSVERSAIS SIMPLES. NO DETALHE, PLACA CRIVADA INCLINADA..... 33

CAPÍTULO 2

FIGURA 1 – A – D: *Apinagia yguazuensis*. A: FORMA ERETA. INDIVÍDUOS EM SEU AMBIENTE NATURAL E, NO DETALHE, UM ORGANISMO INDIVIDUALIZADO. NOTE A MORFOLOGIA PECULIAR. B: FORMA FOLHOSA. C-D: SECÇÕES TRANSVERSAIS DE RAIZ. C: MORFOANATOMIA, O PADRÃO ACHATADO VENTRALMENTE DO ÓRGÃO E A DISTRIBUIÇÃO DOS TRÊS SISTEMAS, REVESTIMENTO, FUNDAMENTAL E VASCULAR. D: FEIXE VASCULAR ACHATADO. NOTE NA FACE SUPERIOR DO FEIXE UM TECIDO COLENQUIMÁTICO E OS PÓLOS DE PROTOXILEMA IMERSOS EM TECIDO FLOEMÁTICO..... 54

FIGURA 2 – A – D: *Apinagia yguazuensis*. A - D: SECÇÕES TRANSVERSAIS. A: PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO DA FORMA ERETA. NOTE A ORGANIZAÇÃO ESTRUTURAL E A PEQUENA QUANTIDADE DE TECIDO PERIVASCULAR FIBROSO AO REDOR DOS DOIS FEIXES VASCULARES. B: FORMA FOLHOSA. NOTE A DISTRIBUIÇÃO DIFERENCIADA DE FEIXES VASCULARES. NO DETALHE, BAINHA PERIVASCULAR DE TECIDO FIBROSO MUITO MAIS CONSISTENTE QUE A DA FORMA ERETA. C: PORÇÃO APICAL DO EIXO AÉREO DA FORMA ERETA, NOTE UM ÚNICO FEIXE VASCULAR. D: PORÇÃO APICAL DA FORMA FOLHOSA, NOTE A FORMA DA ESTRUTURA FOLHOSA E A DISTRIBUIÇÃO E QUANTIDADE DOS FEIXES VASCULARES. E: FIBRA. F: ELEMENTOS DE PROTOXILEMA COM ESPESSAMENTO HELICOIDAL (À ESQUERDA) E ANELAR (À DIREITA). G: SECÇÃO LONGITUDINAL DE PORÇÃO MEDIANA DO EIXO AÉREO EVIDENCIANDO FIBRAS E ELEMENTOS DO TECIDO PROTOXILEMÁTICO..... 56

LISTA DE TABELAS**CAPÍTULO 1**

TABELA 1 – CARACTERES ANATÔMICOS OBSERVADOS NAS CINCO ESPÉCIES DO GÊNERO <i>PODOSTEMUM sensu stricto</i> E DOS GRUPOS EXTERNOS – <i>Apinagia yguazuensis</i> , <i>Mourera aspera</i> e <i>Tristicha trifaria</i>	34
--	----

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	xi
SUMÁRIO	xii
1 INTRODUÇÃO GERAL	13
CAPÍTULO 1 – ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS DO GÊNERO <i>Podostemum</i> MICHX <i>sensu stricto</i> E GRUPOS EXTERNOS (PODOSTEMOIDEAE, PODOSTEMACEAE)	14
RESUMO E ABSTRACT	15
1. INTRODUÇÃO	17
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	21
3. RESULTADOS	26
4. DISCUSSÃO	34
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
CAPÍTULO 2 – MORFOLOGIA FUNCIONAL DAS DUAS FORMAS DE <i>Apinagia yguazuensis</i> CHODAT & VISCHER (PODOSTEMOIDEAE; PODOSTEMACEAE) ..	47
RESUMO E ABSTRACT	48
1. INTRODUÇÃO	49
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	51
3. RESULTADOS	52
4. DISCUSSÃO	56
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
CONSIDERAÇÕES FINAIS	62

1 INTRODUÇÃO GERAL

Frente à grandeza da biodiversidade de espécies de plantas no Brasil, sabe-se que a continuidade de estudos da flora contribui imensamente para o avanço da ciência botânica como um todo. Apesar disso, ainda existem grupos que são pouco estudados e as macrófitas aquáticas são, historicamente, um bom exemplo de desatenção. A família Podostemaceae é a maior dentre as Angiospermas estritamente aquáticas e, ainda assim, é pouco conhecida e divulgada. A sua morfologia externa semelhante à de grupos vegetais basais e sua ocorrência em habitats de difícil acesso podem ser exemplos de fatores que minimizam a busca por parte dos botânicos do Brasil, de um modo geral, dada a proporção de especialistas na área se comparados com os outros grupos de plantas. Felizmente, grupos botânicos internacionais (tais como, por exemplo, Rutishauser, R., Philbrick C. T., Novelo R., A., Jäger-Zürn, I., Kita, Y., Kato, M.) tem elucidado e contribuído, nos últimos vinte anos, para a compreensão tanto da morfologia quanto dos aspectos ecológicos deste grupo de plantas tão distinto. Recentemente, as Podostemaceae do Sul do Brasil tiveram desvendadas informações taxonômicas de grande valia num estudo que procurou investigar e dimensionar a riqueza e a distribuição geográfica das espécies sul-brasileiras. As regiões sul e sudeste brasileiras concentram em suas bacias hidrográficas a maior diversidade do grupo, onde os gêneros *Podostemum*, *Apinagia*, *Mourera* e *Tristicha* tem um elevado índice de representatividade (Mello *et al.*, 2011).

O presente estudo é composto por dois capítulos que tem como títulos, 1. “Anatomia dos órgãos vegetativos do gênero *Podostemum* Michx *sensu stricto* e grupos externos (Podostemoideae, Podostemaceae)” e 2. “Morfologia funcional das duas formas de *Apinagia yguazuensis* Chodat & Vischer (Podostemoideae; Podostemaceae)” e, neles, pretende-se, com um enfoque anatômico, contribuir para a compreensão acerca das polêmicas existentes em relação ao corpo vegetativo de oito espécies do grupo, as cinco do gênero *Podostemum sensu stricto* e três grupos externos: *Apinagia yguazuensis*, *Mourera aspera* e *Tristicha trifaria*.

CAPÍTULO 1

Anatomia dos órgãos vegetativos do gênero *Podostemum* Michx *sensu stricto* e grupos externos (Podostemoideae, Podostemaceae)

Edimar Faria Menezes Lopes^{2,4}, Ellen Eluiza Kosliak Batista², Anderson Santos de Mello³,
Maria Regina Torres Boeger² e Patricia Soffiatti²

Parte da dissertação de mestrado do primeiro autor, Universidade Federal do Paraná (UFPR).

²Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, PR, Brasil.

³Universidade Federal de Santa Catarina, Departamento de Biologia Vegetal, Florianópolis.

⁴Autor para contato: edimarfmlopes@gmail.com

RESUMO – (Anatomia dos órgãos vegetativos do gênero *Podostemum* Michx *sensu stricto* e grupos externos (Podostemoideae, Podostemaceae). Dentro das Angiospermas exclusivamente aquáticas, a família Podostemaceae é a maior delas, compreendendo o maior número de espécies e apresentando uma grande diversidade morfológica. A conjunção entre os hábitos haptófito e reófito influencia diretamente nas peculiaridades morfoanatômicas exibidas pela família, cujas interpretações se mostram controversas. O gênero *Podostemum sensu stricto*, no Brasil, é composto por cinco espécies, sendo elas: *P. comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *P. rutifolium*. Análises filogenéticas recentes indicam que os gêneros *Apinagia*, *Mourera* e *Tristicha* são grupos externos de *Podostemum*. O presente estudo define caracteres anatômicos diagnósticos para estas espécies, procurando relacioná-los ao ambiente que habitam e ainda pretende um melhor entendimento do corpo vegetativo das espécies. Para tanto, porções da base horizontal de fixação (raiz), e dos eixos aéreos (caule e folhas) foram selecionadas para as descrições anatômicas. As análises demonstraram que as espécies possuem um padrão estrutural semelhante entre si, onde o corpo vegetativo apresenta-se como um contínuo, e não pode ser diferenciado anatomicamente em raiz, caule e folha. Entretanto, características como a forma das células epidérmicas, presença e forma de corpos silicosos, bainha do feixe vascular e o floema diferenciaram as espécies, podendo constituir-se em características de diagnose, com potencial uso filogenético. A ausência de aerênquima é uma característica predominante em todas as espécies. Certamente, a ocupação de um ambiente tão inconstante culminou com o desenvolvimento de uma forma extremamente reduzida e adaptada, com o surgimento de estruturas intermediárias, que fogem ao padrão clássico de divisão dos órgãos vegetais no modelo raiz-caule-folha.

Palavras-chave: Anatomia vegetal. Macrófitas. Plantas aquáticas. Organização.

ABSTRACT – (Vegetative organs anatomy of the *Podostemum* Michx *sensu stricto* genus and sister taxa (Podostemoideae, Podostemaceae). Podostemaceae is the largest family within the exclusively aquatic Angiosperms, comprising the largest number of species and having a great morphological diversity. The conjunction between the haptophyte and reophyte habits influences directly the morfoanatomic peculiarities displayed by the family, whose interpretations show controversial. The *Podostemum sensu stricto* genus is composed of five species, in Brazil, namely: *P. comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* and *P. rutifolium*. Recent phylogenetic analyzes indicate that the *Apinagia*, *Mourera* and *Tristicha* genera are *Podostemum* sister taxa. The present study defines diagnostic anatomical features

for these species, trying to relate them to the environment that they inhabit and still aims a better understanding of the vegetative body of the species. For this, portions of the horizontal base fixing (root), and spindle shoots (stem and leaves) were selected for anatomical descriptions. The analyzes showed that the species have a similar structural pattern to each other, where the vegetative body is presented as a continuum, and can't be anatomically differentiated into root, stem and leaf. However, features like the shape of epidermal cells, presence and shape of silica bodies, bundle sheath and phloem differentiate the species, which might be diagnostic characteristics, with potential phylogenetic purpose. The absence of aerenchyma is a prominent feature in all species. Certainly, the occupation of an volatile environment as these ones culminated to the development of extremely reduced and adapted forms, with the appearance of intermediate structures, which are beyond the classic division pattern of plant organs in the model root-stem-leaf.

Keywords: Aquatic plants. Macrophytes. Organization. Plant anatomy.

INTRODUÇÃO

A família Podostemaceae, a maior dentre as Angiospermas exclusivamente aquáticas, apresenta 50 gêneros e cerca de 300 espécies distribuídos em rios de corredeiras nas regiões tropicais e algumas em zonas temperadas da América do Norte e da Ásia (Cook, 1996; Tavares, 1997; Philbrick & Novelo, 2004; Mello *et al.*, 2011). Ervas aquáticas que variam muito no tamanho e na sua incomum morfologia, as plantas desta família são haptófitas, crescendo fixas nos substratos rochosos de rios com fortes correntezas (reófilas) (Ameka *et al.*, 2002) e, excepcionalmente, podem ocorrer em ecossistemas lênticos (Irgang *et al.*, 2003).

Com um ciclo de vida único, se comparadas com as outras famílias de Angiospermas, principalmente devido à necessidade de uma sincronia entre a floração e a frutificação com a variação dos níveis da água dos rios (Mello *et al.*, 2011; Tavares *et al.*, 2006), as podostemáceas iniciam o seu processo reprodutivo, maturação dos frutos e dispersão das sementes em períodos com níveis hídricos baixos (Tavares *et al.* 2006; Imaichi *et al.*, 2004). Das características singulares para as podostemáceas, têm-se as raízes subcilíndricas, em fitas ou foliares, porções aéreas reduzidas ou bem desenvolvidas, frequentemente ramificadas, dependendo do táxon, as quais surgem de forma endógena a partir das raízes (Cook, 1996; Rutishauser, 1997; Imaichi *et al.*, 2004).

Investigações atuais (Ruhfel *et al.*, 2011) inserem Podostemaceae dentro do clado clusióide, na ordem Malpighiales, como grupo irmão de Bonnetiaceae, Calophyllaceae, Clusiaceae s.s e Hypericaceae (Wurdack & Davis, 2009; Cabral, 2011; Mello *et al.*, 2011). Segundo Engler (1930), as Podostemaceae estão divididas em três subfamílias: Podostemoideae, Tristichoideae e Weddellinoideae, sendo que dados moleculares mais atuais sustentam-nas como linhagens independentes (Moline *et al.* 2007; Tippery *et al.*, 2011; Koi *et al.*, 2012). A origem endógena de novos órgãos a partir da base horizontal de fixação, independentemente das diferenças morfológicas entre os tipos de órgãos, é o modelo de padrão organogenético compartilhado pelas três subfamílias (Imaichi, & Fujinami, 2009; Koi & Kato, 2007).

Das três subfamílias, Podostemoideae é a maior e apresenta-se mais diferenciada morfológicamente, sendo as espécies caracterizadas por um perianto reduzido ou filamentosos, e uma estrutura não vascularizada e membranácea, denominada espatela, que envolve os botões florais (Kita & Kato, 2001). Além disso, os membros desta subfamília apresentam ‘caules’ ou ‘ramos’, folhosos ou cilíndricos, endógenos (Rutishauser, 1997), não possuindo

meristema apical caulinar (Koi *et al.*, 2005). Nos representantes encontrados no continente americano, a presença de bainhas estipulares é um caráter comum (Philbrick & Novelo, 2004).

A classificação das espécies de Podostemaceae sempre foi contestável (Mello *et al.*, 2011; Tavares, 1997) e alguns fatores podem limitá-la, sendo que dois deles são: a morfologia extremamente variável das estruturas vegetativas e a distinção entre os órgãos tradicionais, raiz, caule e folha, dentro do modelo “CRS” (do inglês: *classical root-shoot*) que não é conclusiva no grupo (Rutishauser, 1997; Jäger-Zürn, 1995). Ou seja, a grande plasticidade morfológica deste grupo, aliada a uma morfologia muito diferenciada e reduzida, torna difícil a determinação das espécies (Tippery *et al.*, 2011), baseada, principalmente, nos caracteres reprodutivos.

De certa forma, a morfologia complexa (“fuzzy morphology”) e peculiar da família pode ser explicada como reflexo das constantes variações ambientais do hábito reófilo, às quais os seus representantes estão adaptados, divergindo do padrão usual encontrado na grande maioria das angiospermas (Philbrick & Novelo, 1995; Rutishauser & Isler, 2001; Suzuki *et al.* 2002; Jäger-Zürn, 2005, 2007; Rutishauser & Moline 2005).

Os órgãos vegetativos de Podostemaceae apresentam uma profunda redução, parecendo-se apenas superficialmente com os das demais angiospermas, (Metcalf & Chalk, 1965), o que gera uma interpretação controversa acerca da organização do seu corpo vegetativo (Moline *et al.*, 2007; Ghogue *et al.*, 2009). Alguns autores entendem o corpo destas plantas como um “talo” único (Sculthorpe, 1985), já que a demarcação convencional raiz-caule-folha não é óbvia, enquanto outros pesquisadores nem mesmo consideram homólogas as suas estruturas às do corpo vegetativo de outras angiospermas (Cook e Rutishauser 2007; Thiv *et. al.*, 2009). Alguns botânicos defendem que a família apresenta uma arquitetura única (Mohan Ram e Sehgal, 1992; Schnell, 1998). Já para outros, a melhor forma de classificação para esse grupo reside no estabelecimento de categorias estruturais, definindo as regiões basais como raiz, e as medianas como ramos – incluindo caules e folhas (Jäger-Zürn, 2000a; Rutishauser, 1997; Rutishauser & Moline, 2005; Moline *et al.*, 2006; Cook e Rutishauser, 2007). Alguns autores sugerem o termo ‘raiz’ para as estruturas de fixação que variam de cilíndricas a achatadas e desenvolvem gemas endógenas, enquanto que o termo ‘caule’ é aplicado às estruturas fotossintéticas cilíndricas, ou achatadas, que desenvolvem folhas exógenas (Cook & Rutishauser, 2007).

As ‘raízes’ de Podostemaceae originam-se de forma exógena ou endógena, podendo variar de subcilíndricas a folhosas e crustosas (Koi & Kato, 2007), sendo que, em

determinados grupos, podem ser semelhantes a um rizoma. Além dos pelos adesivos – ou rizóides – para auxiliar na fixação ao substrato, essas plantas possuem uma estrutura em forma de gancho chamada *haptera* ou háptero. Philbrick & Novelo (2004) afirmam que estas plantas são capazes de secretar, através dos rizóides, uma substância adesiva para promover a sua fixação. Anatomicamente, nas ‘raízes’, o xilema pode estar completamente ausente em algumas plantas, ocorrendo assim um feixe vascular constituído apenas por floema, e sustentado por colênquima, especialmente na parte dorsal (Metcalf & Chalk, 1965).

Os ‘caules’ das podostemáceas, muitas vezes também chamados de ramos ou eixos, surgem como eixos endógenos a partir das ‘raízes’ e podem se apresentar na forma de rosetas reduzidas, alongadas e ramificadas, ou talosas (Rutishauser, 1997).

Em vários trabalhos sobre a família, principalmente nos de Rutishauser & Grubert (1999), Rutishauser *et al.* (2006) e Jäger-Zürn (2005, 2007), as divergências a respeito da organização estrutural de Podostemaceae são destacadas e, em particular, as dos gêneros *Apinagia* e *Podostemum* (Royen, 1951, 1954; Philbrick & Novelo, 1995, 2004).

Podostemum é um gênero monofilético de acordo com filogenias recentes (Philbrick & Novelo, 2004; Moline *et al.*, 2007) e é considerado o mais derivado (Kita & Kato, 2001) dentro de Podostemoideae, sendo os gêneros americanos *Apinagia*, *Marathrum*, *Mourera* *Oserya* e *Vanroynella* considerados os grupos externos (Moline *et al.*, 2007).

Podostemum era, inicialmente, composto por seis espécies: *P. ceratophyllum* Michaux, *P. comatum* Hicken, *P. distichum* (Cham.) Wedd., *P. irgangii* C. T. Philbrick & Novelo, *P. muelleri* Warm. e *P. rutifolium* Warm (Royen). Contudo, este foi ampliado recentemente (Philbrick & Novelo, 2004), abrangendo as espécies do antigo clado “*Crenias*” (*P. ovatum* C. T. Philbrick & Novelo, *P. saldanhanum* (Warm.) C. T. Philbrick & Novelo, *P. scaturiginum* (Mart.) C. T. Philbrick & Novelo, *P. weddellianum* (Tul.) C. T. Philbrick & Novelo e do antigo gênero monoespecífico *Devillea* (Royen, 1954), sinonimizado como *P. flagelliforme* (Tul. & Wedd.) C. T. Philbrick & Novelo, compondo *Podostemum sensu lato* com um total de 11 espécies (Rutishauser, 2006), distribuídas por todo o continente americano. A maior parte da diversidade do gênero encontra-se na América do Sul (Royen & Reitz, 1971), onde as diferentes espécies podem crescer em simpatria (Philbrick & Novelo, 2004).

Para *Podostemum*, o caráter diagnóstico mais evidente é a presença de um andropódio, nome convencionado a um único filete que se bifurca e sustenta a base de dois estames com uma antera cada (Mello *et al.*, 2011). Além disso, segundo Cook e Rutishauser (2007), o gênero é caracterizado, por raízes filiformes, geralmente achatadas, ramificadas e

aderidas ao substrato por estruturas digitiformes, denominadas *holdfasts*. Os caules variam de cilíndricos a folhosos e surgem das margens laterais da raiz. As folhas apresentam bainhas simples ou duplas. Além disso, todas as espécies apresentam espatela. A diferenciação das espécies dentro do gênero *Podostemum*, comumente, está relacionada ao número, estrutura e distribuição das estípulas foliares (Cook & Rutishauser, 2007).

O centro-oeste, parte do sudeste e toda a região sul do Brasil, juntamente com o nordeste da Argentina, Uruguai e sul do Paraguai, concentram de forma restrita as principais espécies do gênero *Podostemum s. s.*, sendo elas: *P. comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *P. rutifolium*. Dentre essas localidades, os Estados do Paraná e Santa Catarina e o nordeste argentino são os pontos onde o gênero apresenta maior riqueza, plasticidade morfológica e são formadas as maiores comunidades, mais densas e representativas (Mello *et al.*, 2011).

Existem vários impasses taxonômicos dentro de *Podostemum*. Um deles diz respeito à espécie *P. distichum* que apresenta uma extrema variabilidade morfológica sendo, por esta razão, considerado um complexo de espécies, no qual as antigas espécies (*P. aguirense*, *P. atrichum*, *P. distichum s. s.*, *P. glaziovianum* e *P. shenckii* (Royen, 1954) foram incluídas e sinonimizadas (Moline *et al.*, 2006). Paralelo a isso, alguns autores consideram a possibilidade de que *P. irgangii* também faça parte do complexo *P. distichum*, pois já foi ressaltada a dificuldade de se diferenciar algumas populações de *P. distichum* das de *P. irgangii* (Philbrick & Novelo, 2001). Na verdade, *P. irgangii* representaria um extremo da grande variação fenotípica encontrada dentro de *P. distichum* (Moline *et al.*, 2006). Especialistas no grupo confirmam esta possibilidade, e ainda ressaltam a importância de estudos anatômicos que gerem subsídios para corroborar com esta ideia (Tavares, com. pess.; Santos de Melo, com. pess.; Rutishauser, com. pess.).

Mediante as variações e controvérsias acerca da organização do corpo vegetativo (raiz-caule-folha) das espécies de Podostemaceae, aliado aos problemas taxonômicos dentro de *Podostemum s. s.*, este trabalho visa estudar a anatomia dos eixos vegetativos das espécies de *Podostemum s. s.* (*Podostemum comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *P. rutifolium*) e grupos externos (*Apinagia yguazuensis*, *Mourera aspera* e *Tristicha trifaria*), com os seguintes objetivos: 1. definir as características com valor diagnóstico para as espécies, e potenciais sinapomorfias no gênero e 2. obter informações que contribuam para uma melhor compreensão da acerca organização do corpo vegetativo destas espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

MATERIAL

O presente trabalho teve como material de estudo as cinco espécies do gênero *Podostemum sensu stricto* (*P. comatum*, *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *P. rutifolium*) e três espécies representando os grupos externos: *Apinagia yguazuensis* em suas duas formas fenotípicas de crescimento – ereta e folhosa –, *Mourera aspera* e *Ttristicha trifaria*.

Descrição morfológica das espécies estudadas (Mello *et al.*, 2011):

P. comatum (Fig. 1A): os caules dimórficos são o caráter diagnóstico para esta espécie que é rara no Brasil, ocorrendo apenas nos estados da região Sul. A espécie tem sua distribuição nos Estados do Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul, ocorrendo ainda no Estado de São Paulo e também na Argentina, no Paraguai e no Uruguai (Mello *et al.*, 2011)

P. distichum (Fig. 1B): a espécie mais comum, com maior área de dispersão e o maior nível de variabilidade morfológica dentro do gênero. Formando densas comunidades com *P.comatum*, *P. muelleri*, *P.rutifolium* e *T. trifaria*, *P. distichum* possui, como evidência específica, folhas pinadas ou bifurcadas em um único segmento, com bainhas duplas e folhas pouco ou muito divididas em três dimensões, verticiladas ou não, e caules curtos ou longos (Mello *et al.*, 2011). Distribuindo-se de forma ampla, e com primazia, em cursos d'água das maiores altitudes do Planalto Sul-brasileiro (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul), a espécie também ocorre em São Paulo e Minas Gerais, além de Argentina, Paraguai e Uruguai.

P. irgangii (Fig. 1C): estípulas de duas formas, a primeira localizada na base de inserção da folha no caule e a segunda sobre a inserção do pecíolo, são a característica mais singular dos indivíduos desta espécie. Outra evidência diagnóstica é a distribuição verticilada das folhas. Única espécie endêmica do sul do Brasil, *P. irgangii* foi considerada por Philbrick e Bove (2010), de acordo com os critérios da IUCN (International Union for Conservation of Nature), como vulnerável (VU). Encontrada apenas nas porções oeste do Planalto de Araucária, nas bacias dos rios Iguaçu e Uruguai, e mediante à perda de habitats e de sua pequena área de distribuição, *P irgangii* está em sério perigo de extinção (Mello *et al.* 2011).

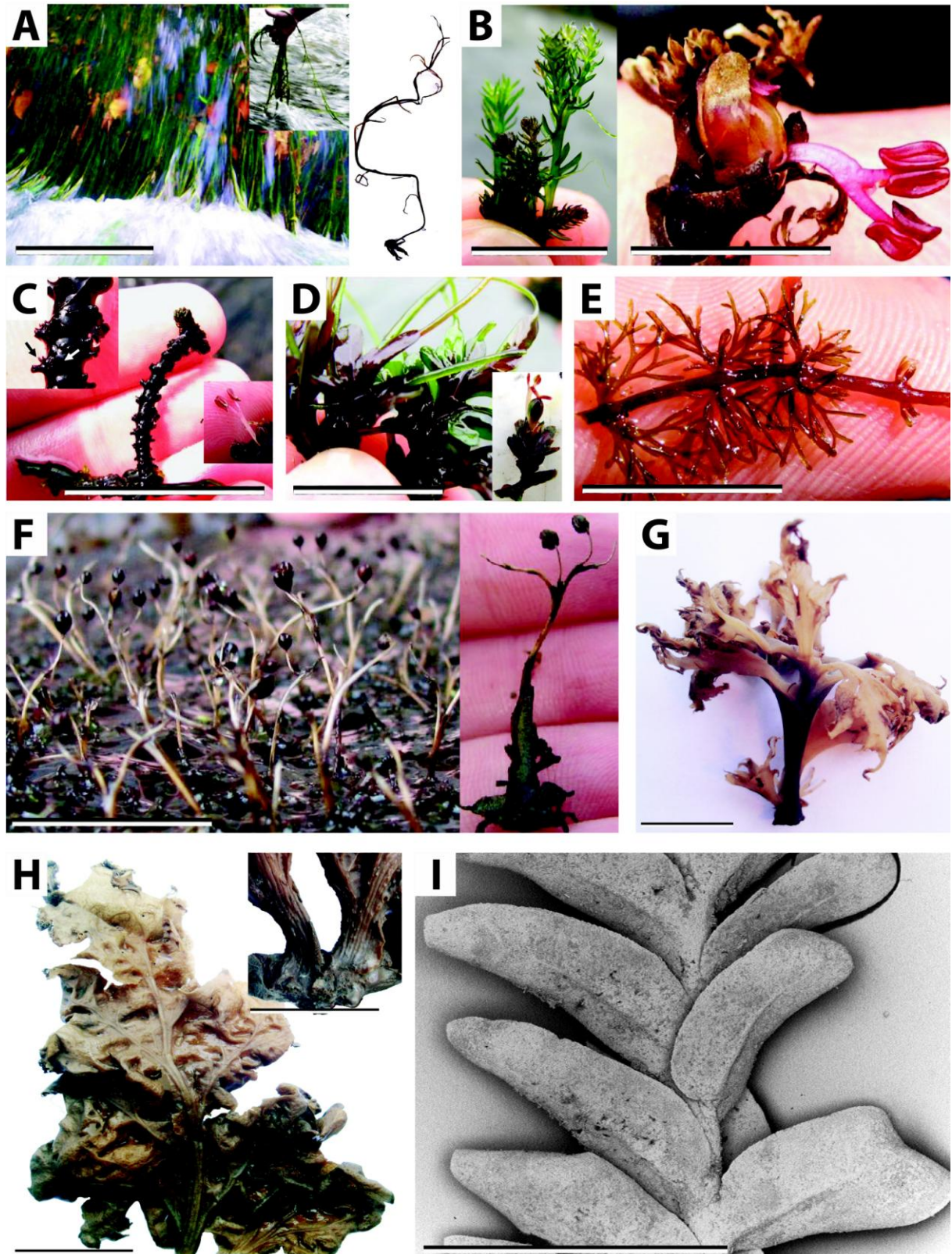


Figura 1: *Podostemum sensu stricto* e grupos externos. **A:** *Podostemum comatum* em seu hábitat e, à direita, detalhe de um único indivíduo. **B:** *P. distichum*, cinco eixos aéreos. À direita, detalhe do andropódio. **C:** *P. irgangii*, base horizontal de fixação e eixo principal. À esquerda, detalhe para os dois tipos de estípulas. À direita, flor com andropódio em detalhe. **D:** *P. muelleri*, caule com folhas de base alargada e prolongamentos simples. À direita, detalhe para caule com folhas reduzidas e flor jovem. **E:** *P. rutifolium*, eixos aéreos surgindo de maneira oposta na base horizontal de fixação, com porções aéreas do eixo pouco divididas. **F – G:** *Apinagia yguazuensis*. **F:** Forma ereta em seu hábitat. À direita, detalhe para um indivíduo. **G:** Forma folhosa. **H:**

Mourera aspera, superfície da porção mediana e apical do eixo aéreo principal. Acima, à direita, detalhe para porção basal do eixo aéreo e base horizontal de fixação. **I:** *Tristicha trifafia*, micrografia eletrônica de varredura evidenciando a filotaxia trística verticilada na porção apical do eixo aéreo. Barras: A = 20cm, B = 1cm, C = 1cm, D = 0,5cm, E = 0,5cm, F = 2cm, G = 3cm, H = 15cm e I = 0,5cm. (Imagens A, B, C, D, E e F gentilmente cedidas por Anderson Santos de Mello).

Fonte: O autor (2012)

P. muelleri (Fig. 1D): possui os menores órgãos vegetativos (mínimo de máximo de 1cm) dentro de *Podostemum s. s.*. Base foliar alargada e estípulas formadas por um dente, visíveis de apenas um lado, são as características particulares da espécie. Presente nos estados do sul do Brasil, como também em São Paulo e Goiás, há registros também na Argentina, Paraguai e Uruguai (Mello *et al.*, 2011).

P. rutifolium (Fig. 1E): folhas muito pequenas com ápices espatulados, raramente, agudos, caules diminutos inseridos de forma oposta ao longo das raízes e tanto caules quanto folhas prostados de forma paralela ao substrato são as peculiaridades morfológicas de *P. rutifolium*, espécie que, geralmente, forma densas populações. Philbrick e Novelo R. (2004) levando em consideração apenas o tamanho das folhas e ocorrência disjunta, propuseram duas subespécies: *P. rutifolium* subsp. *rutifolium*, para o Sul da América do Sul e *P. rutifolium* subsp. *riccifforme* para a América Central (Mello *et al.*, 2011).

Apinagia yguazuensis (Figs. 1F-G): das características singulares tem-se folhas flabeladas ou pinatilobadas; flores axilares ou terminais, solitárias. Com uma grande plasticidade morfológica, essa espécie possui duas formas fenotípicas: uma ereta (Figura 1F), com caules mais rígidos e estreitos, folhas menores, estreitas; e outra (Figura 1G) com caules menos rígidos, mais largos e foliáceos, com terminações dicotômicas, filiformes e diminutas. Distribuída nas bacias dos rios Paraná, Iguazu e Uruguai pelos estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, e ocorrendo também no Paraguai e na Argentina, pode ser hoje considerada uma espécie rara no Sul do Brasil, tanto que Philbrick e Bove (2010) propuseram-na também como vulnerável (VU) (Mello *et al.*, 2011).

Mourera aspera (Fig. 1H): caracterizada pelas maiores folhas e flores dentre as Podostemaceae sulinas, juntamente a forma das folhas, a inflorescência em um monocásio espiciforme, flores róseas e as papilas ásperas, compostas de células silicosas, na face adaxial de suas folhas constituem o conjunto de características morfológicas mais marcantes para a espécie (Mello *et al.*, 2011). A espécie possui uma área de distribuição bastante restrita (apenas na bacia dos rios Paraná e Iguazu), entretanto, nas demais regiões ocorre nos estados da Bahia, Espírito Santo, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, São Paulo e Rio de Janeiro, além de Argentina e Paraguai.

Tristicha trifaria (Fig. 1I): marcada por seus largos pedicelos e três tépalas envolvendo o ovário, em períodos de fertilidade e, também, pela filotaxia trística, verticilada. Essa espécie é uma das que constituem a subfamília Tristichoideae, grupo externo de Podostemoideae, diferenciada pela ausência de espatela antes da antese e por possuir verticilos que envolvem todas as peças florais. Morfologicamente, é considerado que Tristichoideae aponta o menor desvio no plano corporal dentre as Podostemaceae, apresentando um eixo cujo ápice possui um meristema apical que forma folhas ordenadas de forma acropétala (Fujinami & Imaichi, 2009). *T. trifaria*, juntamente com espécies do gênero *Podostemum*, é amplamente distribuída no sul do Brasil e é a única da família com abrangência Pantropical (Mello *et al.*, 2011).

MÉTODOS

Cerca de 20 a 25 indivíduos de cada espécie foram coletados em pontos diferentes nos estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, Brasil. As amostras foram fixadas em solução de FAA₇₀ (Johansen, 1940) e, posteriormente, armazenadas em etanol 70%.

Para o estudo anatômico qualitativo, as espécies foram analisadas tanto em Microscopia Fotônica quanto em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). Para a Microscopia Fotônica: amostras das porções basais, medianas e apicais dos eixos aéreos e da base horizontal de fixação de 3 a 5 indivíduos, de cada uma das 5, espécies foram incluídas tanto em Histoiresina (Leica[®]), de acordo com as instruções do fabricante (Kraus & Arduin, 1997) como também foram incluídas em polietilenoglicol (PEG) 1500 (Ritcher, 1977).

As terminologias utilizadas para os órgãos vegetativos das espécies, no presente estudo, são baseadas em Ancíbor (1990), sendo denominados, respectivamente: raiz = base horizontal de fixação; caule = eixo principal (porções basal e média), e folha = porção apical do eixo principal.

Secções transversais e longitudinais dos eixos aéreos e da base horizontal de fixação das espécies foram obtidas através de micrótomo de rotação Spencer 820, com cerca de 7 µm de espessura – para materiais emblocados em Histoiresina (Leica[®]) – e com cerca de 20 µm de espessura – para materiais incluídos em PEG 1500, coradas com Azul de Toluidina 1% (Sakai, 1973) e também com a combinação Azul de Astra e Fucsina Básica (Roeser, 1972) e montadas entre lâmina e lamínula com verniz vitral (Paiva *et al.*, 2006).

Para a individualização dos elementos celulares, a maceração das porções dos eixos vegetativos (basal, mediana e apical) e base horizontal de fixação de todas as espécies foi

realizada segundo a metodologia de Franklin (1945), corados em safranina 1% em etanol 50% e montados em lâminas semi-permanentes com glicerina 50% (Gerlach, 1984). Teste histoquímico para visualização de lignificação de parede celular foi realizado em todas as espécies, com Floroglucina clorídrica a 25% (Johansen, 1940).

A análise das lâminas foi realizada em fotomicroscópio Olympus-BX40 com câmera de captura de imagem Olympus DB-71, pelo Programa DPManager, sendo as escalas obtidas nas mesmas condições das fotografias.

Nas análises ultraestruturais de superfície (MEV) foram seguidos os preceitos de Souza (2007). Amostras de secções, tanto transversais quanto longitudinais, de porções basais, medianas e apicais dos eixos aéreos e da base horizontal de fixação de todas as espécies foram desidratadas em série etílica (80%, 90% e 100%, v/v), sendo transferidas a cada 10 minutos. As mesmas foram levadas ao aparelho de ponto crítico de CO₂ BalTec CPD-030, montadas em suportes de alumínio, fixadas com uma mistura de esmalte incolor e grafite e metalizadas em Ouro no aparelho Balzers SCD-030. As observações e os registros fotográficos foram realizados no Microscópio Eletrônico de Varredura JEOL JSM-6360LV.

RESULTADOS

Para todas as espécies é constatada a ausência dos seguintes caracteres: cutícula, tricomas, estômatos e aerênquima.

Base horizontal de fixação: em secção transversal, o órgão apresenta um contorno oval, achatado dorsiventralmente (Fig. 2A), para todas as espécies analisadas. Para todas as espécies a epiderme apresenta-se unisseriada, composta por células justapostas e achatadas de contorno oval, onde ocorre um grande número de corpos silicosos de formato subesférico, formando uma carapaça (Fig. 2A). O córtex é constituído por cerca de 10 camadas de células parenquimáticas isodiamétricas, com paredes delgadas, contendo grande quantidade de grãos de amido; próximo à porção vascular, as camadas mais internas do córtex apresentam-se colenquimáticas. O sistema vascular é formado por um cilindro central constituído por um feixe vascular com dois pólos de protoxilema (Fig. 2A), onde os elementos de vaso são caracterizados por espessamento anelar e helicoidal (Fig. 2B), circundados por tecido floemático composto por elementos de tubo crivado com placas transversais simples, e células de parênquima (Fig. 2B).

Porções basal, mediana e apical do eixo: em secção transversal, os eixos apresentam contorno cilíndrico/oval (Fig. 2D), às vezes com algumas regiões do corpo levemente achatadas.

Em se tratando do sistema de revestimento, observa-se que: todas as espécies do gênero *Podostemum sensu stricto* e dos grupos externos *A. yguazuensis*, *M. aspera* e *T. trifaria* apresentam epiderme unisseriada. Em vista frontal, as células epidérmicas de todas as espécies apresentam formato poligonal isodiamétrico, triangular, ou retilíneas alongadas (Fig. 2C). Em secção transversal, o contorno das células epidérmicas da maior parte das espécies analisadas apresenta-se oval (Fig. 2E), exceto nas espécies *P. comatum*, *P. distichum* e *M. aspera*, com contorno quadrado (Fig. 2H). Para o formato das células epidérmicas, as espécies apresentam células isodiamétricas, com exceção de *P. comatum*, *P. rutifolium*, as duas formas de *A. yguazuensis* e *M. aspera*, nas quais se observa um formato colunar para as mesmas (Fig. 2F). Apenas nas espécies *P. irgangii* e *P. rutifolium* as células epidérmicas apresentam paredes periclinais externas espessadas (Fig. 2G), enquanto todas as outras espécies possuem células de parede delgada. Cloroplastos são observados no interior das células epidérmicas de todas as espécies. Corpos silicosos (Fig. 2J) são observados na epiderme de todas as espécies, exceto na de *M. aspera* e na forma folhosa de *A. yguazuensis*. As porções apicais de *P.*

irgarii e *P. rutifolium* (Fig. 2I) apresentam corpos silicosos, enquanto que nas outras espécies estas estruturas não são observadas para estas porções dos eixos aéreos.

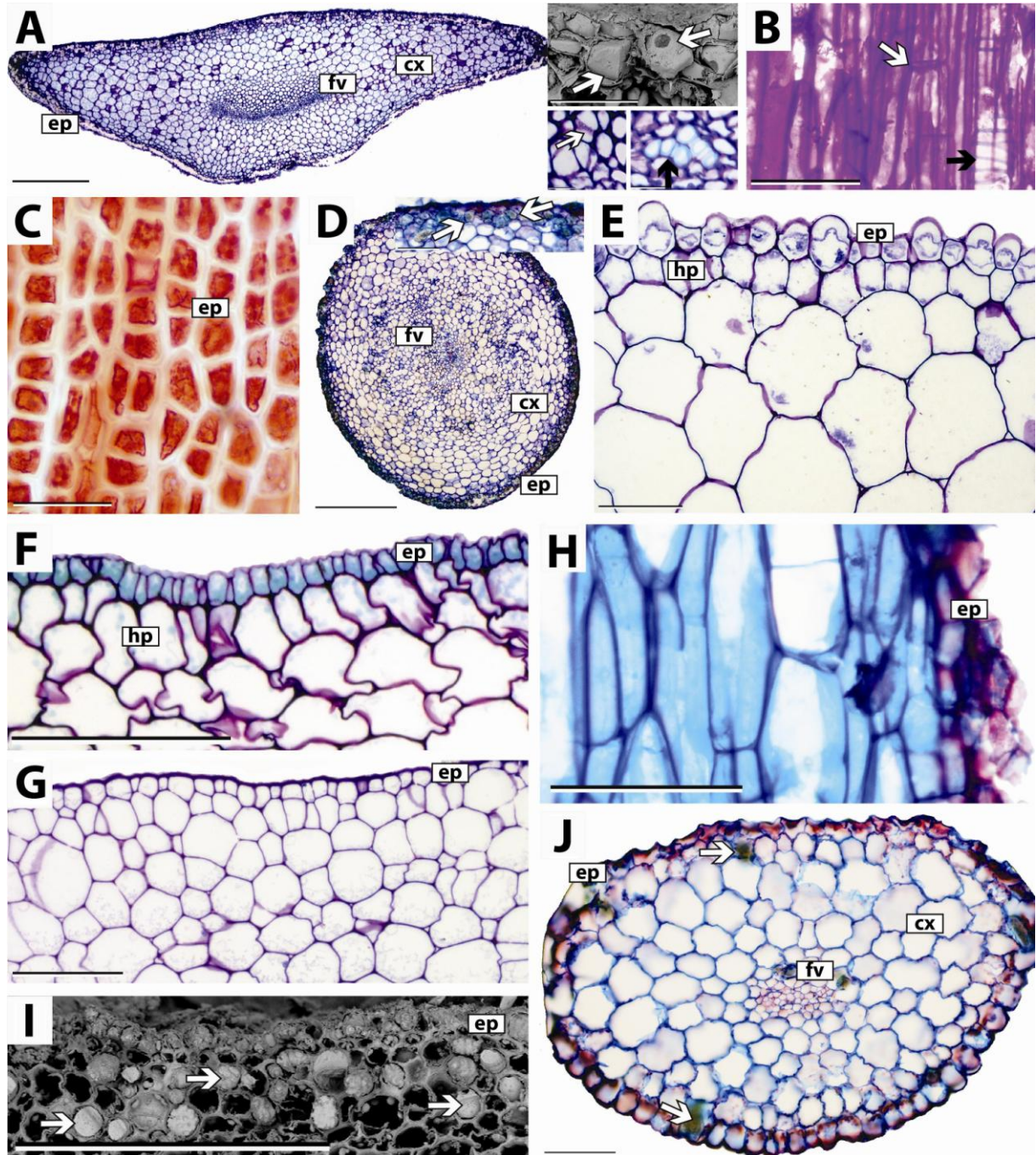


Figura 2: Sistema de Revestimento da base horizontal de fixação e porções aéreas medianas. **A-C:** *Podostemum comatum*. **A:** Secção transversal de base horizontal de fixação; note o formato achatado dorsiventralmente e a organização do órgão. Detalhe acima à direita (MEV): corpos silicosos triangular e subsférico (setas brancas) (MEV). Detalhe abaixo: sistema vascular – à esquerda: floema, note a placa crivada (seta branca); à direita: xilema, note os elementos de vaso (seta preta). **B:** Secção longitudinal de base horizontal de fixação, note o floema, representado por elemento de tubo crivado com placa crivada simples transversal (seta branca) e o xilema representado por elemento traqueal com espessamento anelar (seta preta). **C:** Vista frontal da epiderme, note os formatos poligonais das células tanto isodiamétricos quanto retilíneos alongados. **D:** *P. rutifolium*. Secção transversal do eixo aéreo, porção mediana, note o contorno cilíndrico do órgão e a espessura da carapaça de sílica, evidenciada no detalhe. **E:** *Apinagia yguazuensis*, forma ereta; secção transversal de porção mediana

do eixo aéreo, evidenciando epiderme unisseriada, com contorno oval das células. É possível notar, também a hipoderme logo abaixo. **F:** *P. comatum*; secção transversal de porção apical, evidenciando o formato colunar das células epidérmicas, internamente é possível observar a hipoderme. **G:** *Mourera aspera*, secção transversal da porção mediana do eixo aéreo; note o formato quadrado das células epidérmicas e a ausência de corpos silicosos. É possível notar também a ausência de uma hipoderme. **H:** *P. irgangii*; secção longitudinal da porção apical do eixo aéreo, evidenciando células espessadas da epiderme. **I:** *Tristicha trifaria* (MEV); porção mediana do eixo aéreo com vista superficial de corpos silicosos subesféricos e oblongos (setas brancas). **J:** *P. rutifolium*; secção transversal da porção apical do eixo aéreo, evidenciando a presença de corpos silicosos (setas brancas). **Legenda:** cx – córtex; ep- epiderme; fv – feixe vascular; hp – hipoderme. Barras: A e D = 500 µm. B, C, E e (MEV) em A = 50 µm. F, G, H, I e detalhe em D = 100 µm. J = 210 µm. Detalhes inferiores em A = 20 µm. Fonte: O autor (2012)

Para o sistema fundamental, externamente, o córtex da maior parte das espécies é formado por uma camada subepidérmica (Fig. 2E), exceto para *P. muelleri* (Fig. 3A) e *M. aspera* que não apresentaram esta camada diferenciada. Tanto cloroplastos quanto corpos silicosos foram observados no interior das células hipodérmicas para todas as espécies. As porções apicais dos eixos de *P. irgangii* e *P. rutifolium* apresentaram corpos silicosos, o que não foi observado para as demais espécies. A forma folhosa de *A. yguazuensis* e *M. aspera* não apresentaram corpos silicosos, mas foram observados cloroplastos. A forma dos corpos silicosos possibilitou a separação das espécies: *P. distichum* e *P. irgangii* – que possuem corpos silicosos estreitos curtos e alongados, com ornamentações pontiformes; *P. rutifolium* – que possui estas estruturas nas formas subesféricas, triangulares e estreitas alongadas; *T. trifaria*, que apresentou as formas triangular, subsférica com cristas e oblonga.

Grãos de amido (Fig. 3B) e cloroplastos (Fig. 3C) foram observados no parênquima cortical de todas as espécies neste estudo, sem exceção. Corpos silicosos das mais variadas formas foram evidenciados no parênquima de *P. distichum* (Fig. 3D), *P. irgangii* (estreitos, curtos e longos, com ornamentações puntiformes (Fig. 3E)), *P. rutifolium* (estreitos curtos e longos, e subesféricos (Fig. 3F)) e *T. trifaria* (subesféricos com cristas, oblongos e triangulares (Fig. 3B)), entretanto, nas porções apicais dos eixos estão presentes apenas em *P. irgangii*. As espécies *P. comatum*, *P. distichum*, *P. rutifolium* e *M. aspera* apresentaram um parênquima cortical constituído por células de formato irregular, já em todas as outras espécies as células observadas tem formato isodiamétrico.

Para o número de camadas de células do parênquima cortical das porções medianas foram estipuladas três classes: classe 1 = 3 a 7 camadas de células, classe 2 = 7 a 12 camadas e classe 3 = acima de 12 camadas. *P. muelleri* foi a única espécie na classe 1. Já *P. distichum*, a forma ereta de *A. yguazuensis* e *T. trifaria* entraram na classe 2. O restante das espécies foi incluído na classe 3. Para as **porções apicais dos eixos**, as espécies estudadas, em se tratando da quantidade de camadas de células do parênquima cortical, foram incluídas na classe 1. No

que diz respeito à bainha do feixe vascular, para todas as porções do eixo, para seis das oito espécies analisadas tem-se a caracterização de células com paredes lignificadas (Fig. 4A); para *M. aspera* esta estrutura é constituída por tecido colenquimático dos tipos angular e lamelar (Fig. 4B) e para *P. muelleri*, não ocorre bainha do feixe (Fig. 4D). Da mesma forma que foi elaborada para o parênquima cortical, foram separadas duas classes para o número de camadas de células da bainha do feixe vascular, sendo estas: classe 1 = até dez camadas e classe 2 = acima de dez camadas. Para a maioria, a bainha do feixe vascular observada era da classe 1, exceto para *A. yguazuensis* em sua forma folhosa com uma quantidade de células acima de 10 camadas, fazendo parte da classe 2 (Fig. 4A).

O sistema vascular das espécies do gênero *Podostemum s. s.* e dos grupos externos estudados *A. yguazuensis*, *M. aspera* e *T. trifaria* apresentou-se, significativamente reduzido.

Porções basal e mediana do eixo: Os feixes vasculares são caracterizados por uma bainha de tecido mecânico (descrita acima) envolvendo o floema, que circunda os pólos de xilema primário, formado apenas por protoxilema. Para a distribuição dos feixes vasculares foram convencionadas 5 classes: classe 1 = feixe único e central; classe 2 = 1 a 2 feixes; classe 3 = 1 a 3 feixes; classe 4 = 1 a 5 feixes e classe 5 = vários feixes dispersos. Para *P. muelleri* e *T. trifaria* foi observada a classe 1 de distribuição. Para *P. comatum* (Fig. 4E) e *P. rutifolium*, a classe 2 de distribuição. *P. distichum*, *P. irgangii* e a forma ereta de *A. yguazuensis* foram incluídos na classe 3 de distribuição dos feixes vasculares. A classe 4 tem como única representante a forma fenotípica folhosa de *A. yguazuensis* e a espécie *M. aspera* (Fig. 4H), com uma quantidade variada de feixes dispersos pelo parênquima cortical, foi incluída na classe 5 de distribuição dos mesmos.

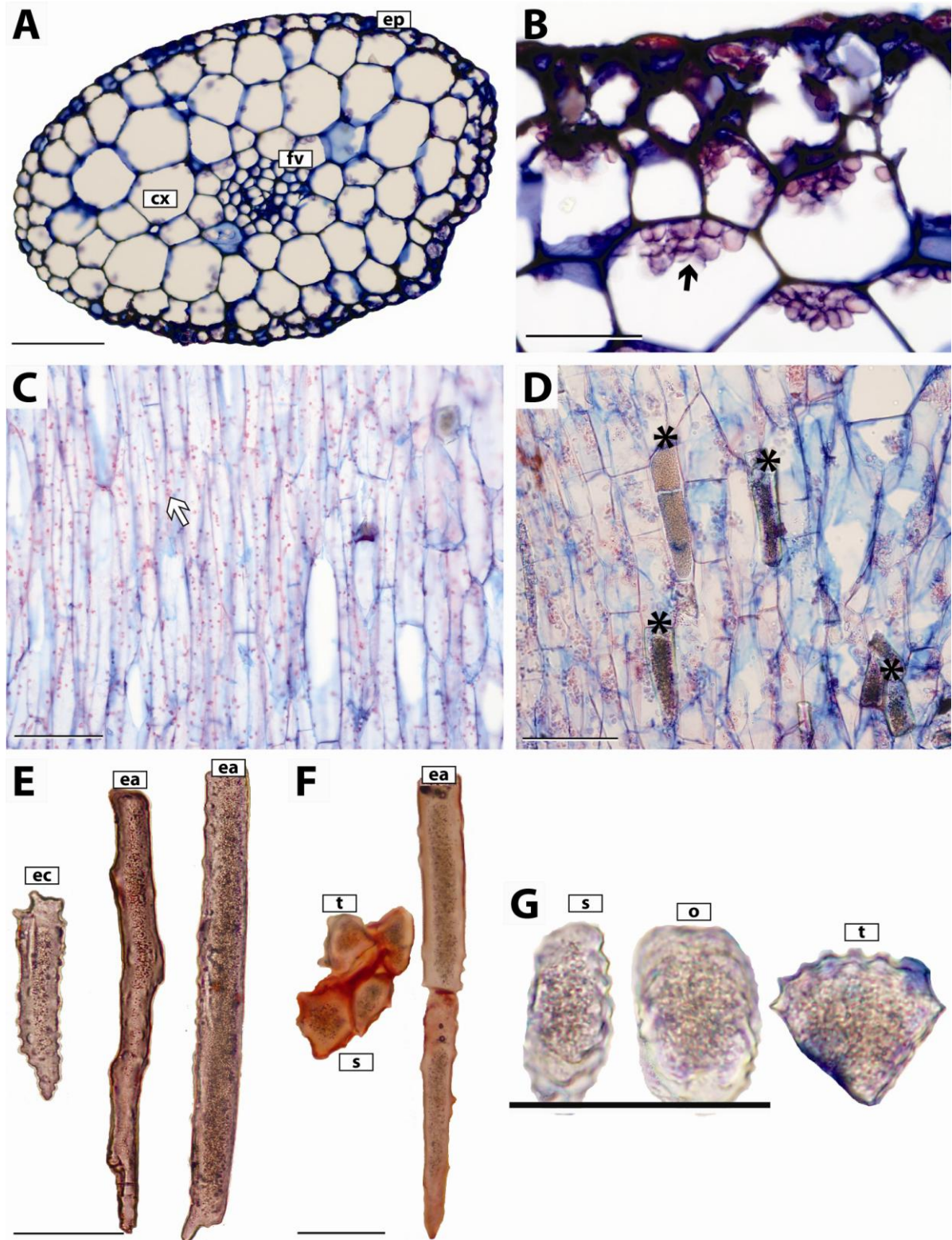


Figura 3: Sistema Fundamental. **A-B:** *Podostemum muelleri*; seções transversais de porções medianas do eixo aéreo. **A:** Ausência de hipoderme. **B:** Grãos de amido nas células do parênquima cortical. **C:** *P. rutifolium*; seção longitudinal de porção mediana do eixo aéreo, evidenciando a grande quantidade de cloroplastos no interior das células parenquimáticas. **D** – *P. distichum*; seção longitudinal do eixo aéreo, porção mediana, note a presença de corpos silicosos no interior das células do parênquima cortical (*). **E-G:** Diversidade morfológica dos corpos silicosos. **E** – *P. distichum*: formatos estreito curto (Ec) e estreito alongado (Ea) dos corpos silicosos. **F** – *P. rutifolium*: Formatos triangular (T), subsférico (S) e estreito alongado (Ea) dos corpos silicosos. **G:** *Tristicha trifaria*: Formatos subsférico (S), oblongo (O) e triangular (T) dos corpos silicosos. **Legenda:** cx – córtex; ep- epiderme; fv – feixe vascular. **Barras:** A, C e D = 100 µm. B, E e G = 50 µm. Fonte: O autor (2012)

Porções apicais: *P. distichum*, *P. irgangii*, *P. muelleri* e *T. trifaria* são incluídos na classe 1, com apenas um feixe central. Para *P. comatum* e a forma fenotípica ereta de *A. yguazuensis* foi observada a classe 2; *A. yguazuensis* e *M. aspera*, foram incluídas nas classes 4 e 5, respectivamente. A maior porção dos feixes vasculares de todas as espécies estudadas era constituída por floema circundando alguns elementos celulares de xilema primário. Para *P. comatum*, *P. distichum*, *P. muelleri* (4D) e *T. trifaria* foi observado o xilema constituído por apenas um único pólo de protoxilema, composto por elementos de vaso com espessamento helicoidal e anelar das paredes, e fibras (Fig. 4F). Já para *P. irgangii*, *P. rutifolium*, as duas formas fenotípicas de *A. yguazuensis* e *M. aspera* foi observado o xilema constituído por dois ou mais pólos de protoxilema constituídos por elementos traqueais com espessamentos anelar e helicoidal (Fig. 4G). Em relação ao tecido floemático, para todas as espécies foram observados elementos de tubo crivado com placas simples transversais, acompanhados pelas células companheiras. Apenas a espécie *M. aspera* apresentou, além dos elementos de tubo crivado com placas simples transversais, elementos de tubo crivado com placas simples inclinadas (Fig. 4I). A espécie *P. muelleri* foi a única espécie na qual, em secção transversal, não foi possível evidenciar os constituintes celulares nas três porções do corpo vegetativo (Fig. 4D), da mesma forma como nos feixes vasculares das porções apicais de *M. aspera* (Fig. 4C).

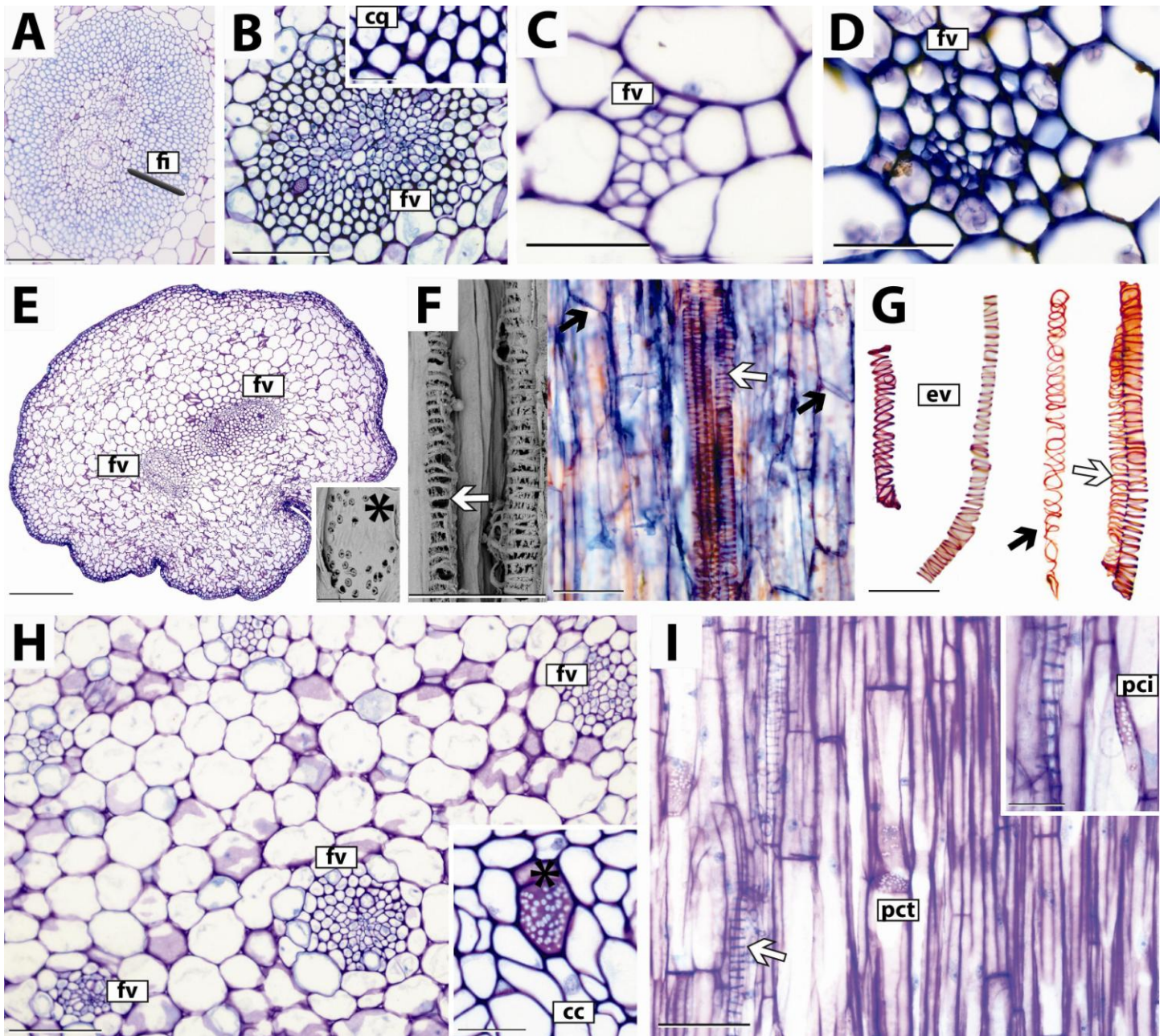


Figura 4: Sistema Vascular. **A – E:** Secções transversais. **A –** *Apinagia yгуazuensis*; porção mediana do eixo aéreo, evidenciando a bainha perivascular formada por fibras (células espessadas). **B - C:** *Mourera aspera*; porção mediana do eixo aéreo, note a bainha perivascular colenquimática. No detalhe: colênquima do tipo angular e do tipo anelar. **C:** Porção apical do eixo aéreo, evidenciando feixe vascular (acessório) não diferenciado. **D:** *Podostemum muelleri*; porção mediana do eixo aéreo, note a ausência de bainha perivascular. O feixe vascular, neste caso, aproxima-se da estrutura do feixe vascular acessório. **E:** *P. comatum*; porção mediana do eixo aéreo, evidenciando a classe 2 de distribuição dos feixes vasculares. Notam-se dois feixes vasculares centrais. No detalhe (MEV): placa crivada simples. **F:** *P. rutifolium*, secções longitudinais de porção mediana do eixo aéreo, evidenciando, tanto no detalhe (MEV) quanto em microscopia óptica, elementos de protoxilema com espessamento anelar (setas brancas); na imagem à direita podem ser observados elementos de tubo crivado do floema (seta preta) com placas simples transversais. **G:** *P. distichum*, elementos de protoxilema individualizados por maceração onde podem ser observados os dois tipos de espessamento da parede: helicoidal (seta preta) e anelar (seta branca). **H – I:** *M. aspera*; secção transversal de porção mediana do eixo aéreo, evidenciando diversos feixes vasculares e seu modelo disperso de distribuição. No detalhe, floema representado por elemento de tudo crivado com placa crivada simples transversal com célula companheira. **I:** Secção longitudinal de porção mediana, evidenciando o sistema vascular, onde podem ser observados protoxilema representado por elementos traqueais com espessamento anelar e floema, resumizado pelos elementos de tubo crivado e as placas crivadas transversais simples. No detalhe, placa crivada inclinada. **Legenda:** cc – célula companheira; cq – colênquima; ev – elementos de vaso; fv – feixe vascular. **Barras:** A, B e H = 100 μ m. C, D, F, G e I = 50 μ m. E = 500 μ m. Detalhes em B e I = 20 μ m. (MEV), detalhe em E = 10 μ m.

Fonte: O autor (2012)

Os caracteres anatômicos utilizados nas descrições encontram-se sumarizados na Tabela 1.

Tabela 1: Caracteres anatômicos observados nas cinco espécies do gênero *Podostemum sensu stricto* e dos grupos externos – *Apinagia yгуazuensis*, *Mourera aspera* e *Tristisha trifaria*.

Eixo Aéreo - Porções Basal e Média	Características / Espécies	Podostemum					A. yгуazuensis		M. aspera	T. trifaria	
		P. comatum	P. distichum	P. irraguáii	P. muelleri	P. rufifolium	Ereta	Folhosa			
Sistema de Revestimento	Epiderme unisseriada	unisseriada	X	X	X	X	X	X	X	X	
	Contorno da célula epidérmica	oval	-	-	X	X	X	X	X	-	X
		quadrada	X	X	-	-	-	-	-	X	-
	Formato da célula epidérmica	colunar (tabular)	X	-	-	-	X	X	X	-	-
		isodiamétrico	-	X	X	X	-	-	-	X	X
	Parede da célula epidérmica	delgada	X	X	-	X	X	X	X	X	X
		espessa	-	-	X	-	-	-	-	-	-
Conteúdo celular	cloroplastos	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
	corpos silicosos	S	Ec	Ec	S	ST	SO	-	-	TSO	
	presença	X	X	X	-	X	-	X	-	X	
Sistema Fundamental	Camada subepidérmica	cloroplastos	X	X	X	-	X	X	X	X	X
		corpos silicosos	S	Eca	Eca	S	EaST	SO	-	-	TSO
		isodiamétrico	-	-	X	X	-	X	X	-	X
	Parênquima Cortical	irregular	X	X	-	-	X	-	-	X	-
		camadas - mínimo (3-7)	-	-	-	X	-	-	-	-	-
		camadas - intermediário (7-12)	-	X	-	-	-	-	X	-	X
		camadas - máximo (acima de 12)	X	-	X	-	X	X	-	X	-
		cloroplastos	-	X	-	X	X	X	X	X	X
		corpos silicosos	-	X	X	X	X	-	-	-	X
		classe 1 = 1 central	-	-	-	X	-	-	-	-	X
Distribuição dos Feixes Vasculares	classe 2 = 1 a 2	X	-	-	-	X	-	-	-	-	
	classe 3 = 1 a 3	-	X	X	-	-	X	-	-	-	
	classe 4 = 1 a 5	-	-	-	-	-	-	X	-	-	
	classe 5 = vários dispersos	-	-	-	-	-	-	-	X	-	
	colênquima	-	-	-	-	-	-	-	X	-	
Bainha	células com paredes pouco lignificadas	X	X	X	X	X	X	X	-	X	
	ausência	-	-	-	X	-	-	-	-	-	
	camadas (até 10)	X	X	X	-	X	-	-	X	X	
	camadas (acima de 10)	-	-	-	-	-	X	X	-	-	
Xilema	1 pólo de protoxilema	X	X	-	X	-	-	-	-	X	
	2 ou mais pólos de protoxilema	-	-	X	-	X	X	X	X	-	
Floema	com elementos de tubocriado com placas simples inclinadas	-	-	-	-	-	-	-	X	-	
	com placas simples transversais	X	X	X	-	X	X	X	X	X	

Fonte: O autor (2012)

Nota: na característica “corpos silicosos”, além da ocorrência foi utilizado o formato dessas estruturas como caráter diagnóstico, adotando a legenda a seguir: Ea – estreito alongado; Ec – estreito curto; Eca – estreito curto e alongado; O – oblongo; S – subsférico, T – triangular, ST – Subsférico e triangular, SO – Subsférico e oblongo e TSO – Subsférico, triangular e oblongo.

DISCUSSÃO

Anatomia do corpo vegetativo

As espécies estudadas de *Podostemum s.s.* e grupos externos, representados por *Apinagia yguazuensis*, *Mourera aspera* e *Tristicha trifaria*, apresentaram uma estrutura anatômica parcialmente semelhante entre si, em se tratando da base horizontal de fixação. Para as cinco espécies componentes de *Podostemum s. s.* foi observado um padrão recorrente para a anatomia das porções basal, mediana e apical dos eixos aéreos, juntamente com *A. yguazuensis* e *T. trifaria*. *M. aspera* foi a espécie que mais divergiu, anatomicamente, nas porções aéreas, entre as espécies estudadas, como por exemplo, na ausência de corpos silicosos tanto na epiderme quanto no córtex, ausência de uma hipoderme, ocorrência de uma bainha colenquimática ao redor dos feixes vasculares e na distribuição destes. Todas as espécies estudadas possuem a maioria das características morfoanatômicas indicadoras do hábito hidrófito, como epiderme com ausência de cutícula, redução dos tecidos de sustentação, ausência de aerênquima e a extrema redução do sistema vascular, especialmente do xilema (Cusset & Cusset, 1988; Cook & Rutishauser, 2007, Costa *et al.* 2011). As análises e o padrão anatômico apresentado pelas espécies do gênero *Podostemum* no presente estudo corroboram com o que Ancíbor (1990) observou para espécies argentinas e com estudos que consideram o corpo vegetativo de todas (ou da maior parte) das Podostemaceae representado por um único tipo de arquitetura (Ota *et al.*, 2001; Sehgal *et al.*, 2002).

As características do sistema de revestimento das Podostemaceae estão de acordo e corroboram com o que já foi observado para outras famílias de plantas aquáticas. Para todas as espécies analisadas, a ausência de uma cutícula é considerada um caráter adaptativo às condições ambientais, conforme salientado por Sculthorpe (1985), já que estas plantas não necessitam conservar água. A epiderme de todas as espécies do gênero *Podostemum s.s.* e dos grupos externos apresentou-se unisseriada, desprovida de estômatos e repleta de cloroplastídeos no interior das células, como também no interior das células das camadas corticais mais externas. Estas características podem ser justificadas pelo fato destas plantas estarem em contato direto com a água, o que otimiza o processo de fotossíntese, possibilitando o contato direto das células com o CO₂ (gás carbônico) e o HCO₃⁻ (bicarbonato) dissolvidos na água, as duas principais fontes de carbono (Pierini & Thomaz, 2004; Rodrigues *et al.* 2007). Metcalfe & Chalk (1979) ainda ressaltaram que, com pouquíssima frequência, os estômatos são ausentes nas eudicotiledôneas, e que esse caráter é comum basicamente nas plantas de hábito hidrófito e nas aquelas adaptadas à estocagem de água.

Uma característica encontrada que agrupa *P. comatum* e *P. rutifolium* é a forma colunar das células epidérmicas, compartilhada com *A. iguazuensis*; as demais espécies de *Podostemum*, *M. aspera* e *T. trifaria* possuem forma isodiamétrica. A ocorrência de células epidérmicas espessadas em *P. irgangii* e *P. rutifolium* também pode ser utilizada para diferenciar estas duas espécies.

A presença de corpos silicosos foi constatada em todas as espécies estudadas, com exceção de *M. aspera*, e esta característica em macrófitas exclusivamente aquáticas, constitui um caráter que indica relações ecológicas, taxonômicas e anatômicas, já evidenciadas por alguns autores para determinados gêneros da família, como *Diamantina*, *Tristicha* e *Weddelina* (Rutishauser *et al.*, 2005; Koi & Kato, 2007; Costa *et al.*, 2011). Para a base horizontal de fixação e para as porções basais e medianas dos eixos aéreos analisados de todas as espécies, exceto para a forma fenotípica folhosa de *A. yguazuensis* e *M. aspera*, esse caráter esteve presente. A quantidade de corpos silicosos e a sua forma/ornamentações variaram conforme o órgão vegetativo e a espécie analisada. Para as bases horizontais de fixação, de todas as espécies, uma quantidade elevada destas estruturas pode ser observada e a sua presença tanto na epiderme quanto nas camadas iniciais do córtex dificultava a integridade das secções transversais e longitudinais nessas regiões, como também nos eixos aéreos.

Costa *et al.* (2011) encontraram corpos silicosos principalmente nas camadas epidérmicas e subepidérmicas de *D. lombardii* e *T. trifaria*, como corroborado por este estudo. Rutishauser *et al.* (2005) estudando as mesmas espécies, no entanto, encontraram corpos silicosos somente em *D. lombardii*. Costa *et al.* (2001) atribuem à forma, localização, tamanho e ornamentação destes conteúdos um valor taxonômico, (podendo este caráter estar relacionado ao ambiente aquático) e somente evidenciaram em *T. trifaria* a forma retangular com muitas cristas, tanto na epiderme quanto no córtex, sendo que para *D. lombardii* acusaram a presença das formas retangular e oblonga. No presente estudo, observou-se que em *P. comatum* e *P. muelleri* os corpos silicosos são subesféricos e em *A. iguazuensis* forma ereta, estes são subesféricos e oblongos.

Diversas são as funções atribuídas para o acúmulo de sílica nas plantas, tais como a estabilidade mecânica dos tecidos, proteção contra fungos, insetos e herbívoros, resistência à seca, facilitação da intercepção da luz e a diminuição de problemas causados por deficiência ou excesso de nutrientes (Raven, 1983; Prychid *et al.*, 2003; Epstein & Bloom, 2005; Motomura *et al.*, 2008). Essas estruturas, segundo Metcalfe & Chalk (1979), formam uma espécie de armadura ou carapaça que previne contra o colapso do corpo vegetativo da planta

durante períodos de seca, o que é uma estratégia bastante eficaz para a família que, sazonalmente, tem que superar as grandes oscilações do nível da água dos rios.

Sculthorpe (1985) já havia ressaltado a presença de amido e lipídios como substâncias de reserva comuns em macrófitas. No presente estudo observou-se apenas grãos de amido, em grande quantidade no interior das células do parênquima cortical, tanto das bases de fixação quanto das porções aéreas dos eixos de todas as espécies analisadas, corroborando com o que foi observado para os gêneros aquáticos, como *Egeria* e *Hydrilla* por Rodrigues *et al.* (2007).

A família Podostemaceae é marcada, em geral, pela extrema redução das estruturas vegetativas e, em se tratando de plantas exclusivamente aquáticas, a ausência de aerênquima é uma característica única na família, possivelmente relacionada às rápidas correntezas e ao alto nível de aeração da água que este ambiente proporciona. Sculthorpe (1985) menciona que esse caráter é derivado e postula duas hipóteses: a família seria restrita a este tipo de ambiente, desde o início do seu surgimento, e o ancestral já possuiria esta característica, o que é corroborado pela presença de espécies do mesmo grupo existentes em águas não tão rápidas e que não possuem aerênquima; ou que o ancestral possuiria aerênquima, e este foi perdido ao longo da evolução do grupo, à medida que este se tornou mais adaptado a águas mais rápidas.

O investimento em tecidos mecânicos por parte das espécies analisadas resume-se, tanto para o gênero *Podostemum s.s.* quanto para *A. yguazuensis* e *T. trifaria*, às porções mais internas do córtex, tanto das bases horizontais de fixação quanto dos eixos aéreos, composto por células com paredes espessadas e lignificadas. Além da ausência de aerênquima, a grande redução nos tecidos mecânicos é uma característica comum em espécies de macrófitas exclusivamente aquáticas, mencionada por diversos autores (Sculthorpe, 1985; Mauseth, 1988; Spencer & Bowes, 1990). Metcalfe & Chalk (1979) apontaram esta como uma característica típica para Podostemaceae, constituindo-se de um tecido mecânico perivascular (ou bainha circunvascular) que supriria a ausência das fibras de um possível periciclo. Para *M. aspera*, essa bainha perivascular é colenquimática, do tipo angular e lamelar.

As células parenquimáticas são comumente compostas por paredes primárias, porém, dependendo do ambiente e das circunstâncias, elas podem tornar-se lignificadas ou, até mesmo, suberizadas (Metcalfe & Chalk, 1979), o que não foi observado no presente estudo. Exceto para *M. aspera*, todas as outras espécies do estudo apresentaram uma característica bastante intrigante em relação à bainha circunvascular: as células mostraram-se com paredes pouco espessas, lignificadas. O tecido mecânico desta bainha proporciona tanto resistência

quanto flexibilidade às fortes correntezas características do hábito reófilo. Ainda assim, o nível de espessamento destas células e o seu formato mais alongado e estreito permitem que seja feita referência a um conceito antigo apresentado por Metcalfe & Chalk (1979) para um tecido intermediário com espessamento entre o primário colenquimático e o secundário esclerificado, denominado prosênquima. A condição reófila da família parece ser amenizada pela ocorrência deste tipo de tecido, já que a velocidade da água é fator limitante para a sua sobrevivência e estas células, embora espessadas, permitem alguma sustentação e ao mesmo tempo, flexibilidade ao corpo destas plantas.

A abundância na disponibilidade de água traz consequências para o sistema vascular das podostemáceas. Diversos autores (Schnell 1998; Jäger-Zürn, 2000b; Moline *et al.*, 2006; Cook & Rutishauser, 2007; Ghogue *et al.*, 2009) atentaram para a inexistência de uma clara diferenciação entre xilema e floema para a família. Na maior parte dos estudos, os autores generalizaram ao afirmar que estes tecidos (xilema e floema) são difíceis de serem identificados. Neste estudo, no entanto, estes dois tecidos (embora com o xilema bem reduzido) foram bem evidenciados, o que pode ter sido propiciado pela inclusão em parafina. Para *A. yguazuensis*, e *M. aspera* a inclusão das amostras em Histoiresina (Leica®) obteve maior sucesso, já para as demais espécies do estudo (*T. trifaria* e as do gênero *Podostemum*) o resultado apresentou-se mais satisfatório com a inclusão em parafina como foi apresentado também por Ancibor (1990).

O xilema em Podostemaceae é, segundo Moline *et al.* (2006), mais conspícuo do que o floema, o que não corrobora com este estudo, pois o floema é bastante conspícuo e de fácil visualização em secção transversal (exceto para *P. muelleri*), composto por elementos de tubo crivado de calibre maior do que os poucos elementos de protoxilema. Estes mesmos autores, analisando aspectos morfoanatômicos do gênero *Podostemum*, afirmam que, para *P. scaturiginum*, vasos aparentemente não ocorrem, sendo o xilema representado apenas por traqueídes com espessamento anelar ou helicoidal das paredes; o mesmo foi observado para os gêneros *Apinagia*, *Mourera* e *Podostemum* nos trabalhos de Rutishauser & Grubert (1994, 2000). No presente estudo, os feixes vasculares observados em todas as espécies corroboram com a literatura, com a exceção de que o tecido mecânico da bainha perivascular foi descrito como colenquimático para *P. comatum* por Chodat & Visher (1917).

Nas bases horizontais de fixação de todas as espécies o sistema vascular se apresentou composto por um cilindro central achatado ou em forma de fita, seguindo a morfologia do órgão vegetativo, com grande quantidade de tecido floemático que circunda dois pólos de protoxilema, diferentemente do que foi observado para *Djinga felicis*

(Podostemaceae) por Ghogue *et al.* (2009), que apenas observou feixes vasculares rudimentares e indiferenciados. Comparando a anatomia dos eixos aéreos das cinco espécies de *Podostemum s. s.* e dos grupos externos, os feixes vasculares observados possuem uma proporção muito maior de floema (70%) do que de xilema (30%).

Segundo Moline *et al.* (2006), a detecção do tecido floemático propriamente dito só é possibilitada através da coloração específica para calose, a qual não foi necessária neste estudo. Os elementos de tubo crivado do floema de todas as espécies foram reconhecíveis, exceto para *P. muelleri*, pois esta espécie possui feixes vasculares extremamente reduzidos, semelhantes aos feixes acessórios (porções de tecido vascular nas quais xilema e floema são indistintos em secção transversal) de plantas do gênero *Egeria* e *Hydrilla* (Hydrocharitaceae), documentados por Rodrigues *et al.* (2007). Todas as espécies estudadas apresentaram os elementos de tubo crivado com placas simples transversais a ligeiramente inclinadas, enquanto que *M. aspera* possui tanto placas transversais quanto muito inclinadas.

Interpretação do corpo vegetativo

A organização do corpo vegetativo das podostemáceas intriga e é bastante controversa, conforme a literatura (Philbrick & Novelo, 1995; Rutishauser & Isler, 2001; Suzuki *et al.* 2002) e, de certa forma, a morfologia complexa (“fuzzy morphology”) e peculiar da família pode ser explicada como reflexo das constantes variações ambientais do ambiente reófilo, às quais os seus representantes estão adaptados, sendo bastante diversa do padrão usual encontrada na maioria das angiospermas (Jäger-Zürn, 2005, 2007; Rutishauser & Moline 2005; Moline *et al.*, 2006; Rutishauser *et al.* 2008).

A semelhança do corpo vegetativo de Podostemaceae com algas, briófitas ou até mesmo líquens, sempre foi ressaltada (Schnell, 1967; Sculthorpe, 1985). Os órgãos vegetativos de Podostemaceae apresentam uma profunda redução (Metcalfé & Chalk, 1965), o que gera uma interpretação controversa acerca da sua organização (Moline *et al.*, 2007; Ghogue *et al.*, 2009). Sculthorpe (1985) interpreta o corpo destas plantas como um “talo” único, já que a demarcação convencional raiz-caule-folha não é óbvia, enquanto outros pesquisadores nem mesmo consideram homólogas as suas estruturas às do corpo vegetativo de outras angiospermas (Cook & Rutishauser 2007; Thiv *et al.*, 2009). Convém ressaltar que o termo “talo” é normalmente empregado na descrição de algas e criptógamas em geral.

Exceto pela morfologia externa, existem três características que, por si só as distinguem dos grupos mais basais de plantas, sendo elas a distinção morfo-funcional das estruturas vegetativas, como base horizontal de fixação, e eixo aéreo principal

fotossintetizante; a diferenciação de tecidos, como o sistema vascular diferenciado em xilema e floema primários; a presença de flores.

Alguns botânicos defendem que a família apresenta uma arquitetura única (Mohan Ram e Sehgal, 1992; Schnell, 1998). Já para outros, por razões práticas e topológicas, a melhor forma de classificação para esse grupo reside no estabelecimento de categorias estruturais, definindo as regiões basais que desenvolvem gemas endógenas como raiz, e as medianas fotossintéticas cilíndricas, ou achatadas como ramos, que desenvolvem folhas exógenas (Jäger-Zürn, 2000b; Rutishauser, 1997; Rutishauser e Moline, 2005; Moline *et al.*, 2006; Cook e Rutishauser, 2007), o que pode levar à distorção da realidade evolutiva do grupo (Kirchoff *et al.*, 2008). Para as Podostemaceae, o ambiente aquático é limitante e certamente influenciou a identidade mista de suas estruturas vegetativas e, provavelmente, raízes, caules e folhas distintos se adequam melhor na paisagem adaptativa terrestre do que na aquática reófila (Ingrouille & Eddie, 2006).

Mediante toda essa problemática terminológica quanto às estruturas vegetativas que não se enquadram nos padrões clássicos, onde Podostemaceae se destaca como um exemplo desta situação, estudos recentes sobre a ontologia da estrutura das plantas (*PSO*, do inglês *Plant Structure Ontology*) culminaram com a criação de um vocabulário de termos botânicos aplicados a estruturas morfológicas e anatômicas representando órgãos, tecidos e tipos celulares, e suas relações entre si (Ilic *et al.*, 2007). Kirchoff *et al.* (2008) propõe, por exemplo, que no caso de categorias intermediárias ou mesmo de definição duvidosa, sejam adotados termos mistos, como por exemplo, gemas heterotópicas, para o caso de gemas que ocorrem em posições não previstas no modelo clássico raiz-caule. Seguindo esta linha de pensamento, uma terminologia adotada para Podostemaceae por alguns autores é denominar a porção basal por raiz-caule intermediário (Rutishauser *et al.* 2008), o que demonstra claramente o seu caráter misto.

Os resultados aqui apresentados indicam que, anatomicamente, as estruturas vegetativas de *Podostemum s. s.* e seus grupos externos (*A. yguazuensis*, *M. aspera* e *T. trifaria*) possuem um modelo único de organização, corroborando com as controvérsias da literatura quanto à definição dos órgãos. Entretanto, a singularidade de cada gênero estudado e a separação das cinco espécies do gênero *Podostemum* foram evidenciadas por caracteres diagnósticos como: o contorno, formato e espessura de parede da célula epidérmica; a presença/ausência de uma camada subepidérmica diferenciada; a presença/ausência e formato dos corpos silicosos, como também a distribuição dos feixes vasculares e sua constituição. Portanto, o esclarecimento da anatomia dos órgãos vegetativos dos grupos estudados contribui

para o avanço e novas percepções dentro da história e evolução de Podostemaceae e demarca a necessidade e continuidade das pesquisas relacionadas à área.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMEKA, G. K.; PFEIFER E. & RUTISHAUSER, R. 2002. **Developmental morphology of *Saxicolella amicorum* and *S. submerse* (Podostemaceae: Podostemoideae) from Ghana.** Botanical Journal of the Linnean Society 139: 255-273.
- ANCÍBOR, E. 1990. **Anatomía de las especies Argentinas de *Podostemum* Michaux Podostemaceae.** Parodiana 6:31-47.
- CABRAL, F. N., 2011. **As Clusiaceae Lindl. (Guttiferae Juss) s.s., Calophyllaceae J. Agardh e Hypericaceae Juss. No Parque Nacional do Viruá (Roraima) e Biologia Reprodutiva de *Clusia* sp. (*Clusia nitida* Bittrich, ined).** Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade do Amazonas, Manaus.
- CHODAT, R. & VISHNER, W. 1917. **La végétation du Paraguay. VI. Podostémacées.** Bull. Soc. Bot. Genève, Sér. 9 (2):165-196.
- COOK, C. D. K. 1996. **Aquatic plant book.** Amsterdam: SPB Academic Publishing.
- ENGLER, A. 1930. **Podostemaceae.** Die Naturlichen Pflanzenfamilien. 2. 18^a: 1-68.
- COOK, C.D.K. & RUTISHAUSER, R. 2007. **Podostemaceae.** In The families and genera of vascular plants (K. Kubitzki, ed.). Springer-Verlag, Berlin Vol. 9: 304-344.
- COSTA, F. G. C., BOVE, C. P., ARRUDA, R. C. O. & PHILBRICK, C. T. 2011. **Silica bodies and their systematic implications at the subfamily level in Podostemaceae.** Rodriguésia. 62(4):937-942.
- CUSSET, G. & CUSSET, C. 1988. **Étude sur les Podostemales: 10. Structures florales et vegetatives des Tristichaceae.** Bulletin du Muséum National d'Historie Naturelle, Adansonia 10: 179-218.
- EPSTEIN, E. & BLOOM, A. J. 2005. **Mineral nutrition of plants, 2nd edn.** Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- FARIA, M. (2008) **RNA as code makers: a biosemiotic view of RNAi and cell immunity.** In: Barbieri, M. (Ed), Introduction to Biosemiotics. Springer, Dordrecht, 257-282.
- FRANKLIN, G. L. 1945. **Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood.** Nature, London, v. 155, n. 3924, p. 51.
- FUJINAMI, R. & IMAICHI, R. 2009. **Developmental anatomy of *Terniopsis malayana* (Podostemaceae, subfamily Tristichoideae), with implications for body plan evolution.** J. Plant Res. 122: 551–558.
- GERLACH, D. 1984. **Botanische Mikrotechnik.** Georg Thieme Verlag. Stuttgart.

- GHOQUE, J-P., AMEKA, G. K., GROB, V., HUBER, K. A., PFEIFER, E., RUTISHAUSER, R. 2009. **Enigmatic morphology of *Djinga felicis* (Podostemaceae – Podostemoideae), a badly known endemic from northwestern Cameroon.** The Linnean Society, 160, 64-81.
- IMAICHI, R. & FUJINAMI, R. 2009. **Developmental anatomy of *Terniopsis malayana* (Podostemaceae, subfamily Tristichoideae), with implications for body plan evolution.** J Plant Res 122:551-558.
- ILIC, K., KELLOGG, E. A., JAISWAL, P., ZAPATA, F., STEVENS, P. F., VINCENT, L. P., AVRAHAM, S., REISER, L., PUJAR, A., SACHS, M. M., WITHMAN, N. T., MCCOUCH, S. R., SCHAEFFER, M. L., WARE, D. H., STEIN, L. D. & RHEE, S. Y. 2007. **The Plant Structure Ontology, a unified vocabulary of anatomy and morphology of a flowering plant.** Plant Physiology. 143, 587-599.
- IMAICHI, R.; MAEDA R.; SUZUKI, K.; KATO, M. 2004 **Developmental morphology of foliose shoots and seedlings of *Dalzellia zeylanica* (Podostemaceae) with special reference to their meristems.** Botanical Journal of the Linnean Society. 144: 289-302.
- INGROUILLE, M. J. & EDDIE, B. 2006. **Plants – diversity and evolution.** Cambridge University Press, Cambridge, 450pp.
- IRGANG, B. I.; SENNA GASTAL Jr.; C. T.; PHILBRICK, A. & NOVELO, R. 2003. **A ocorrência inédita de uma Podostemaceae nas costas de uma laguna (Laguna dos Patos) no Rio Grande do Sul, Brasil.** Caderno de Pesquisa Série Biologia, Santa Cruz do Sul 15: 7-12.
- JÄGER-ZÜRN, I. 1995. **Morphologie der Podostemaceae. III. *Dalzellia ceylanica* (Gard.) Wight (Tristichoideae).** Trop.-subtrop. Pflanzenwelt 92: 1-77. Mainz: F. Steiner.
- JÄGER-ZÜRN, I. 2000a. **The unusual ramification mode of *Sphaerothylax abyssinica* (Wedd.) Warm. (Podostemaceae-Podostemoideae).** Flora 195:200–227.
- JÄGER-ZÜRN, I. 2000b. **Developmental morphology of roots and root-born shoots of *Podostemum subulatum* as compared with *Zeylanidium olivaceum* (Podostemaceae-Podostemoideae).** Pl. Syst. Evol. 220: 55-67.
- JÄGER-ZÜRN, I. 2005. **Shoot apex and spathella: two problematical structures of Podostemaceae-Podostemoideae.** Plant Systematics and Evolution 253: 209-218.
- JÄGER-ZÜRN, I. 2007. **The shoot apex of Podostemaceae: *De novo* structure or reduction of the conventional type?** Flora 202:383-394.
- JOHANSEN, D. A. 1940. **Plant microtechnique.** New York: Mc Graw Hill Book.

- KIRCHOFF, B. K., PFEIFER, E. & RUTISHAUSER, R. 2008. **Plant structure ontology: How should we label plant structures with doubtful or mixed identities.** *Zootaxa* 1950: 103-122.
- KITA, Y. & KATO, M. 2001. **Intrafamilial phylogeny of the Aquatic Angiosperm Podostemaceae Inferred from the Nucleotide Sequences of the matK Gene.** *Plant Biology*. 3 (2): 156-163.
- KOI, S., IMAICHI, R., KATO, M. 2005. **Endogenous leaf initiation in the apical-meristemless shoot of *Cladopus queenslandicus* (Podostemaceae) and implications for evolution of shoot morphology.** *International Journal of Plant Sciences*. 166(2):199-206.
- KOI, S. & KATO, M. 2007. **Developmental morphology of the shoot in *Weddellina squamulosa* and implications for shoot evolution in the Podostemaceae.** *Ann Bot* 99:1121-1130.
- KRAUS, J. E. & ARDUIN, M. 1997. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal.** Rio de Janeiro.
- MAUSETH, J.D. 1988. **Plant anatomy.** Menlo Park, Benjamin & Cummings. 560p.
- MELLO, A. S.; TAVARES, A. S. & TREVISAN, R. 2011. **Podostemaceae in Southern Brazil.** *Rodriguésia* 62(4):867-885.
- METCALFE, C. R., CHALK, L. 1965. **Podostemaceae.** In: METCALFE, C. R., CHALK, L. *Anatomy of the dicotyledons.* Oxford: Clarendon Press,. Pp.1101-1104.
- MOHAN RAM, H. Y. & SEHGAL, A. 1992 **Podostemaceae: the strange family of aquatic angiosperms.** *Palaeobotanist* 41:192–197.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1979. **Anatomy of the Dicotyledons.** Oxford, Editora Clarendon Press. 2 (1).
- MOHAN RAM, H. Y., SEHGAL, A. 1992 **Podostemaceae: the strange family of aquatic angiosperms.** *Palaeobotanist* 41:192–197.
- MOLINE, P. M., DON, L., PHILBRICK, C.T., NOVELO, A. R., PFEIFER, E., RUTISHAUSER, R. 2006. **Comparative morphology and molecular systematic of *Podostemum* (including *Crenias*): American river-weeds (Podostemaceae).** *Bot Jahrb Syst* 126:427–476.
- MOLINE, P. M.; THIV, M.; AMEKA, G. K.; GHOGUE, J.-P.; PFEIFER, E. RUTISHAUSER, R. 2007. **Comparative morphology and molecular systematic of African Podostemaceae-Podostemoideae, with emphasis on *Dicraenthus* and *Ledermannia* from Cameroon.** *International Journal of Plant Sciences*. 168(2): 159-180.

- MOTOMURA, H., HIKOSAKA, K. & SUZUKI, M. 2008. **Relationships Between Photosynthetic Activity and Silica Accumulation with Ages of Leaf in *Sasa veitchii* (Poaceae, Bambusoideae)**. *Annals of Botany*. 101: 463-468.
- OTA, M., IMAICHI, R., KATO, M. 2001. **Developmental morphology of the thalloid *Hydrobryum japonicum* (Podostemaceae)**. *American Journal of Botany* 88: 382–390.
- PAIVA, J. G. A., FANK-DE-CARVALHO, S. M., MAGALHÃES, M. P., GRACIANO-RIBEIRO, D. 2006. **Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável**. *Acta Bot. Bras.* 20(2):257-264.
- PHILBRICK, C. T. & BOVE, C. 2010. **Endemism in neotropical Podostemaceae**. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 425-456.
- PHILBRICK, C. T. & NOVELO R., A. 1995. **New World Podostemaceae: ecological and evolutionary enigmas**. *Brittonia*, 47:210–222.
- PHILBRICK, C. T. & NOVELO R., A. 2001. **A new species of *Podostemum* (Podostemaceae) from the state of Paraná and Santa Catarina, Brazil**. *Novon* 11: 92-96.
- PHILBRICK, C. T. & NOVELO R., A. 2004. **Monograph of *Podostemum* (Podostemaceae)**. *Systematic Botany Monographs* 70: 1-72.
- PIERINI, S. A. & THOMAZ, S. M. 2004. **Adaptações de plantas submersas à absorção do carbono inorgânico**. *Acta Bot. Bras.* 18(3):629-641.
- PRYCHID, C. J., RUDALL, P. J. & GREGORY, M. 2003. **Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons**. *Botanical Review* 69: 377-440.
- RAVEN, J. A. 1983. **The transport and function of silicon in plants**. *Biological Review* 58: 179-207.
- RICHTER, H. G. 1977. **Differential staining of oil and mucilage in idioblasts of Lauraceae**. *IAWA Bull.* 4: 76.
- RODRIGUES, S., SCREMIN-DIAS, E., MEDEIROS, S.C.H., SOUZA, M.C. 2007. **Alterações estruturais do caule e da folha de *Ludwigia inclinata* (L.f.) M. Gómez, desenvolvidos emersos e submersos**. *Rev. bras. biociências* 5:174 - 176
- ROESER, K. R. 1972. **Die nadel der schwarzkiefer. Massenprodukt und kunstwerk der natur**. *Mikrokosmos*. 61:33-36.
- ROYEN, P. V. 1951. **The Podostemaceae of the New World. I**. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht*. 107:1-151.
- ROYEN, P. V. 1954. **The Podostemaceae of the New World. III**. *Acta Bot. Neerl.* 3:215-263.

- ROYEN, P. V. & REITZ, P. R. 1971. **Podostemáceas**. Flora Ilustrada Catarinense. Fasc. PODOS. Itajaí. 36p.
- RUHFEL, B. R.; BITTRICH, V.; BOVE, C. P.; GUSTAFSSON, M. H. G.; PHILBRICK, C. T.; RUTISHAUSER, R.; XI, Z. & DAVIS, C. C. 2011. **Phylogeny of the Clusioid clade (Malpighiales): Evidence from the plastid and mitochondrial genomes**. American Journal of Botany. 98(2): 1-20.
- RUTISHAUSER, R. 1997. **Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds)**. Aquatic Botany 57: 29-70.
- RUTISHAUSER, R., GROB, V. & PFEIFER, E. 2008. **Plants are used to having identity crises**. In: Minelli, A. & Fusco, G. (eds). Key themes in evolutionary developmental biology. Cambridge University Press, Cambridge 194-213.
- RUTISHAUSER, R. & GRUBERT, M. 1994 **The architecture of *Mourera fluviatilis* (Podostemaceae): mature structures and leaf development**. Botanica Helvetica 104: 179–194.
- RUTISHAUSER, R., GRUBERT, M. 1999. **The architecture of *Mourera fluviatilis* (Podostemaceae). Developmental morphology of inflorescences, flowers and seedlings**. Amer. J. Bot. 86:907–922.
- RUTISHAUSER, R. & ISLER, B. 2001. **Fuzzy Arberian Morphology: *Utricularia*, developmental mosaics, partial shoot hypothesis of the leaf and other Famous ideas of Agnes Arber (1879-1960) on vascular plant bauplans**. Annals of Botany 88: 1173-1202.
- RUTISHAUSER, R. & MOLINE, P. 2005. **Evo-devo and the search for homology (“sameness”) in biological systems**. In: Evolutionary developmental biology – new challenges to the homology concept? Theory Biosc. 124, 2:213-241.
- RUTISHAUSER, R., PFEIFER, E., NOVELO R., A. & PHILBRICK, C. T. 2005. **Diamantina lombardii– an odd Brazilian member of the Podostemaceae**. Flora 200 (3) 245-255.
- SAKAI, W. S. 1973. **Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue**. *Stain Technology*. 43: 247-249.
- SCHNELL, R. 1967. **Études sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées**. Candollea 22: 157-225.
- SCHNELL, R. 1998. **Anatomie des Podostemacées**. Borntraeger, Berlin. 197–283.
- SCULTHORPE, M.A. 1985. **The Biology of Aquatic Vascular Plants**. Königstein, Koeltz Scientific Books. 610.

- SEHGAL, A., SETHI, M. & MOHAN RAM, H. Y. 2002. **Origin structure and interpretation of the thallus in *Hydrobryopsis sessilis* (Podostemaceae)**. Int. J. Plant Sci. 163: 891–905.
- SPENCER, W. & BOWES, G. 1990. **Ecophysiological of the world's most troublesome aquatic weeds**. In: PIETERSE, A.H. & MURPHY, K.J. (eds.). Aquatic Weeds: The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation. Oxford: Oxford University Press, p. 39-73.
- SOUZA, W. 2007. **Técnicas de microscopia eletrônica aplicadas às Ciências Biológicas**. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Microscopia.
- SUZUKI, K., KITA, Y. & KATO, M. 2002. **Comparative developmental anatomy of seedling in nine species of Podostemaceae (subfamily Podostemoideae)**. Ann. Bot. 89: 755-765.
- TAVARES, A. S. 1997. **Podostemaceae de alguns rios de água preta do estado Amazonas**. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade do Amazonas, Manaus.
- TAVARES, A. S.; ODNETZ, O. & ENRICONE, A. 2006. **A família Podostemaceae em rios amazônicos e comunidades de insetos associados**. Insula. 35: 19-50.
- THIV, M., GHOGUE, J. P. GROB, V., HUBER, K., PFEIFER, E. & RUTISHAUSER, R. 2009. **How to get off the mismatch at the generic rank in African Podostemaceae?** Plant Systematics and Evolution 283:57-77.
- TIPPERY, N. P.; PHILBRICK, C. T.; BOVE, C. P. & LES, D. H. 2011. **Systematics and phylogeny of neotropical Podostemaceae**. Systematic Botany 36: 105-118.
- WURDACK, K. J. & C. C. DAVIS. 2009. **Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life**. American Journal of Botany. 96 1551-1570.

CAPÍTULO 2

Morfologia funcional das duas formas de *Apinagia yguazuensis* Chodat & Vischer (Podostemoideae; PODOSTEMACEAE)¹

Edimar Faria Menezes Lopes^{2,4}, Ellen Eluiza Kosliak Batista², Anderson Santos de Mello³,
Maria Regina Torres Boeger² e Patricia Soffiatti²

Parte da dissertação de mestrado do primeiro autor, Universidade Federal do Paraná (UFPR).

²Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, PR, Brasil.

³Universidade Federal de Santa Catarina, Departamento de Biologia Vegetal, Florianópolis.

⁴Autor para contato: edimarfmlopes@gmail.com

RESUMO – (Morfologia funcional das duas formas de *Apinagia yguazuensis* Chodat & Vischer (Podostemoideae; Podostemaceae). A anatomia dos órgãos vegetativos das duas formas de *Apinagia yguazuensis*, espécie de Podostemaceae restrita à região Sul do Brasil, foi estudada visando a sua caracterização anatômica e a interpretação das suas adaptações ao ambiente. *A. yguazuensis* possui duas formas fenotípicas, uma representada por indivíduos eretos, compostos por eixos estreitos e alongados, enquanto a outra forma é representada por plantas de pequeno porte, com eixos mais desenvolvidos e mais largos. Anatomicamente, a espécie é caracterizada por epiderme unisseriada, córtex parenquimático, sistema vascular reduzido, sendo o xilema formado por poucos elementos de protoxilema circundados por tecido floemático. A ausência de espaços intercelulares aeríferos é uma peculiaridade da espécie, incomum para espécies aquáticas. A forma ereta é marcada pela presença de menor quantidade de fibras ao redor dos feixes vasculares e grande quantidade de corpos silicosos na epiderme e camadas subjacentes do que na forma folhosa, diferenças que podem ser relacionadas à maior quantidade de luz e maior velocidade da água onde ocorre a forma ereta.

Palavras-chave: Anatomia Vegetal. Macrófitas. Morfoanatomia. Plasticidade Fenotípica.

ABSTRACT – Functional morphology of the two formas of *Apinagia yguazuensis* Chodat & Vischer (Podostemoideae; Podostemaceae). The anatomy of vegetative organs of the two forms of *Apinagia yguazuensis*, Podostemaceae species restricted to southern Brazil, was studied aiming at their characterization and interpretation of anatomical adaptations to the environment. *A. yguazuensis* have a form represented by erect phenotypic individuals composed of narrow and long axes, while the other form is represented by small plants, with axes more developed and larger. Anatomically, the species is characterized by uniseriate epidermis, parenchymatous cortex, reduced vascular system, the xylem being formed by a few protoxylem elements surrounded by phloem tissue. The absence of intercellular spaces is a peculiarity of these ones, unusual for aquatic species. The erect is attended by fewer fibers around the vascular bundle sand a large amount of silica bodies in the epidermis and adjacent layers than in the larger form, differences that may be related to higher light and higher speed of the water where the erect occurs.

Keywords: Macrophytes. Morphoanatomy. Plant Anatomy. Phenotypic plasticity.

INTRODUÇÃO

Existem restrições mecânicas sobre a capacidade dos organismos para ocupar ambientes com água corrente (correntezas e ondas), pois as forças hidráulicas tendem a desalojá-los ou romper seus tecidos (Schutten & Davy, 2000; Vogel, 1994). O crescimento e a distribuição geográfica das macrófitas aquáticas são afetados tanto pela velocidade da água quanto pelo substrato no qual estão aderidas (Westlake, 1975; Haslam, 1978, Boeger, 1992).

A família Podostemaceae é a maior dentre as macrófitas estritamente aquáticas e possui seu centro de diversidade no Neotrópico. A maioria das cerca de 300 espécies está distribuída em 50 gêneros endêmicos, podendo ser restritas a apenas um rio ou localidade (Costa, *et al.*, 2011; Jäger-Zürn, 2005). As podostemáceas são encontradas em rios com correntezas, cachoeiras e Cataratas tropicais, onde as espécies crescem aderidas às rochas ou substratos sólidos, sem penetrá-los, ficando submersas em estações chuvosas e expostas ao ar em estações secas. Extremamente adaptadas a esses *habitats*, essas plantas possuem uma morfologia, caracteristicamente, muito reduzida e especializada (Kita & Kato, 2001), marcadas por peculiaridades que não ocorrem em outras angiospermas (Jäger-Zürn, 2002), como raízes achatadas em forma de fita, auxiliadas pelos hápteros (ou “*holdfasts*”, evaginações digitiformes do corpo das raízes que auxiliam na manutenção da estabilidade do corpo dessas plantas no substrato); o crescimento endógeno da porção aérea; uma estrutura membranácea e não vascularizada de proteção dos frutos capsulares conhecida por espatela; e a ausência de ramificações por gemas laterais (Moline *et al.* 2006).

Apinagia é o maior gênero de Podostemaceae, composto por 50 espécies (Rutishauser & Grubert, 2000). O gênero está distribuído desde o noroeste da América do Sul (Guiana, Colômbia, Venezuela, Brasil, Bolívia e Peru), até o Nordeste da Argentina (Passarelli *et al.*, 2002).

Apinagia yguazuensis tem sua ocorrência registrada para toda a região Sul-brasileira e Argentina, nas bacias do Rio Paraná e Uruguai, e no Paraguai, na bacia do rio Paraná (Fontana, 2008; Mello *et al.*, 2011). Ervas, caracterizadas por raízes simples aderidas ao substrato em forma de um disco basal; caules eretos ou largos; porções membranáceas (“folhas”), decurrentes, cuneiformes, flabeladas ou pinatilobadas; com flores solitárias axilares ou terminais (Mello *et al.*, 2011). Segundo Fontana (2008), *A. yguazuensis* ocorre em duas formas fenotípicas distintas, com uma grande plasticidade morfológica, dependendo do tipo de ambiente que ocupa, sendo o crescimento determinado pela velocidade do fluxo da água e exposição ao sol. Em águas rápidas e com maior exposição solar, os caules são mais

rígidos, eretos e estreitos, com folhas menores, estreitas e de cores amareladas; já em águas mais calmas e com menor exposição solar, os caules mais largos e foliáceos e as folhas são menos rígidoss, com terminações dicotômicas, filiformes e diminutas.

A. yguazuensis é um exemplo de espécie dentro das macrófitas exclusivamente aquáticas que desenvolveu várias adaptações morfoanatômicas para a sobrevivência dentro deste ambiente, chegando ao extremo de desenvolver dois morfotipos. Sendo assim, o presente trabalho tem como objetivo comparar a anatomia das partes vegetativas das duas formas fenotípicas de *A. yguazuensis*, para responder se as diferenças anatômicas podem ser relacionadas às distintas condições ambientais em que ocorrem.

MATERIAL E MÉTODOS

Para o presente estudo, 30 indivíduos de *Apinagia yguazuensis* foram coletados, sendo 15 indivíduos da forma ereta, ocorrentes em um ponto onde a água apresentava maior velocidade de fluxo, e 15 indivíduos na forma foliácea, de um ponto com menor velocidade, no Rio Jordão, Paraná, Brasil (25°39'16"S 51°56'56"W / 25°40'41"S 51°59'02"W), caracterizado por corredeiras e ilhotas com vegetação no meio do rio, e profundidade de 0,5 m em ambos pontos de coleta. Após coletadas, as amostras foram fixadas em solução de FAA₇₀ e, posteriormente, armazenadas em etanol 70%.

A terminologia utilizada no presente estudo para os órgãos vegetativos de *A. yguazuensis* é baseada em Sculthorpe (1985), sendo denominados, respectivamente: raiz = base horizontal de fixação; caule = eixo principal (porções basal e média), e folha = porção apical do eixo principal.

Para o estudo anatômico qualitativo, amostras de *A. yguazuensis* foram analisadas em Microscopia Fotônica. Para tanto, porções da base horizontal de fixação, e porções basais, medianas e apicais dos eixos principais de 5 indivíduos foram emblocadas em resina sintética (Leica[®]), de acordo com as instruções do fabricante. Parte do material também foi incluído em solução de polietilenoglicol (PEG) 1500 (Richter, 1985).

Secções transversais e longitudinais de porções basais, medianas e apicais do material foram obtidas em micrótomo rotativo com espessura variando, para a historesina, de 5 a 7 µm, e entre 30 e 45 µm para PEG, coradas com a combinação Azul de Astra e Fucsina Básica (9 : 1) ou Azul de Toluidina 0,05% (Sakai, 1973). Para a dissociação dos elementos celulares do xilema secundário foi utilizada a metodologia de Franklin (1945). As lâminas foram montadas entre lamínulas com Verniz Vitral Incolor 500[®] (Paiva *et al.*, 2006) e analisadas em fotomicroscópio (Olympus-BX40) com captura de imagem.

RESULTADOS

As duas formas de *A. yгуazuensis* (ereta Fig. 1A e folhosa Fig. 1B) apresentaram-se com uma anatomia bastante simples, constituída, basicamente, por uma epiderme unisseriada, córtex parenquimático diferenciado em células parenquimáticas na porção mais externa e em células com paredes lignificadas na porção mais interna, as quais formam uma bainha ao redor dos feixes vasculares constituídos, em sua maior parte, por floema envolvendo alguns pólos de protoxilema.

Base horizontal de fixação: em secção transversal, apresenta um contorno oval, aplanado ventralmente (Fig. 1C). Para as duas formas fenotípicas a epiderme apresentou-se unisseriada, composta por células justapostas e achatadas de contorno oval, onde ocorre um grande número de corpos silicosos de formato subsférico. O córtex é constituído por cerca de 10 camadas de células parenquimáticas, isodiamétricas, com paredes delgadas (Fig. 1C), contendo grande quantidade de grãos de amido. A porção interna do córtex é composta por tecido colenquimático apenas na face do feixe voltada para o lado superfície menos côncava (Fig. 1D). O sistema vascular é formado por um feixe constituído por dois pólos de protoxilema (Fig. 1D), onde os elementos de vaso são caracterizados por espessamento anelar e helicoidal das paredes, circundados abundantemente por tecido floemático composto por elementos de tubo crivado com placas transversais simples (Fig. 1D), e células de parênquima.

Eixo principal - porções basais e medianas: em secção transversal, apresenta um contorno circular (Fig. 2A); epiderme unisseriada composta por células colunares repletas de cloroplastos em ambas as formas fenotípicas. Corpos silicosos foram observados apenas na epiderme da forma ereta. A porção externa do córtex, na forma ereta, possui uma hipoderme parenquimática na qual foram observados cloroplastos e corpos silicosos; abaixo desta ocorrem cerca de 7 a 12 camadas de células parenquimáticas, com paredes delgadas, e espaços intercelulares; a porção mais interna é composta por 5 a 10 camadas de células parenquimáticas com paredes secundárias levemente espessadas, lignificadas, constituindo uma bainha perivascular (Fig. 2A). Já na forma folhosa (Fig. 2B), a porção externa do córtex possui uma hipoderme, com cloroplastos presentes e corpos silicosos ausentes e, internamente a esta, é formado por 6 a 8 camadas de células parenquimáticas, com paredes delgadas, pequenos espaços intercelulares e grande quantidade de grãos de amido; a porção mais interna do córtex apresenta de 15 a 20 camadas de células com paredes secundárias espessadas,

lignificadas, e fusiformes (Fig. 2E) caracterizando também uma bainha perivascular (Fig. 2B), nitidamente formada por um maior número de camadas do que a da forma fenotípica ereta.

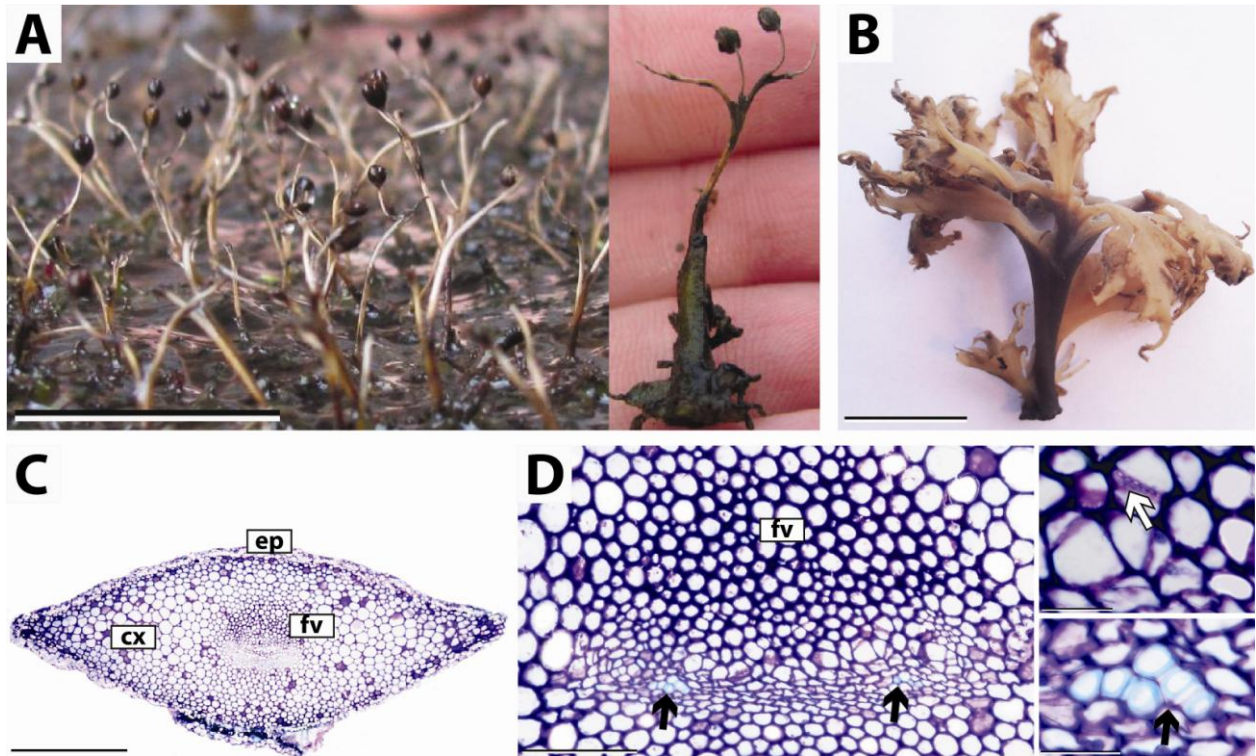


Figura 1: A – D: *Apinagia yguazuensis*. **A:** Forma ereta. Indivíduos em seu ambiente natural e, no detalhe, um organismo individualizado. Note a morfologia peculiar. **B:** Forma folhosa. **C-D:** Secções transversais de raiz. **C:** Morfoanatomia, o padrão achatado ventralmente do órgão e a distribuição dos três sistemas, revestimento, fundamental e vascular. **D:** Feixe vascular achatado. Note na face superior do feixe um tecido colenquimático e os pólos de protoxilema imersos em tecido floemático. **Legenda:** cx – córtex; ep- epiderme; fv – feixe vascular. Setas pretas: elementos de xilema; seta branca: placa crivada. **Barras:** A e B = 3cm. C = 200 μ m. D = 50 μ m. Detalhes em D = 20 μ m.

Fonte: O autor (2012)

O sistema vascular é constituído por até 3 feixes vasculares na forma ereta (em 70% das análises); na forma folhosa foram observados até 5 feixes vasculares (em 80% das análises). Cada feixe é formado por grande quantidade de floema que circunda alguns elementos de protoxilema, representados por conjuntos de 3 a 4 elementos de vaso com espessamento anelar e helicoidal das paredes (Fig. 2. F e G)

Eixo principal - porção apical: em secção transversal, apresenta um contorno oval achatado dorsiventralmente, epiderme unisseriada, composta por células colunares ricas em cloroplastos (Fig. 2C). O córtex é composto por um número variável (de 3 a 7 camadas) de células parenquimáticas isodiamétricas com paredes delgadas e pequenos espaços intercelulares. O sistema vascular possui, em geral, três feixes vasculares, sendo cada feixe formado por floema ao redor de alguns elementos de protoxilema. Na forma folhosa, os feixes

vasculares encontram-se extremamente reduzidos (Fig. 2D) com xilema representado por elementos de vaso com pouco espessamento de parede secundária e diferenciado pelo maior calibre do que as demais células ao redor, floemáticas e parenquimáticas. A bainha perivascular fibrosa na forma folhosa de *A. yguazuensis* também é mais espessada que na forma ereta (Fig 2D).

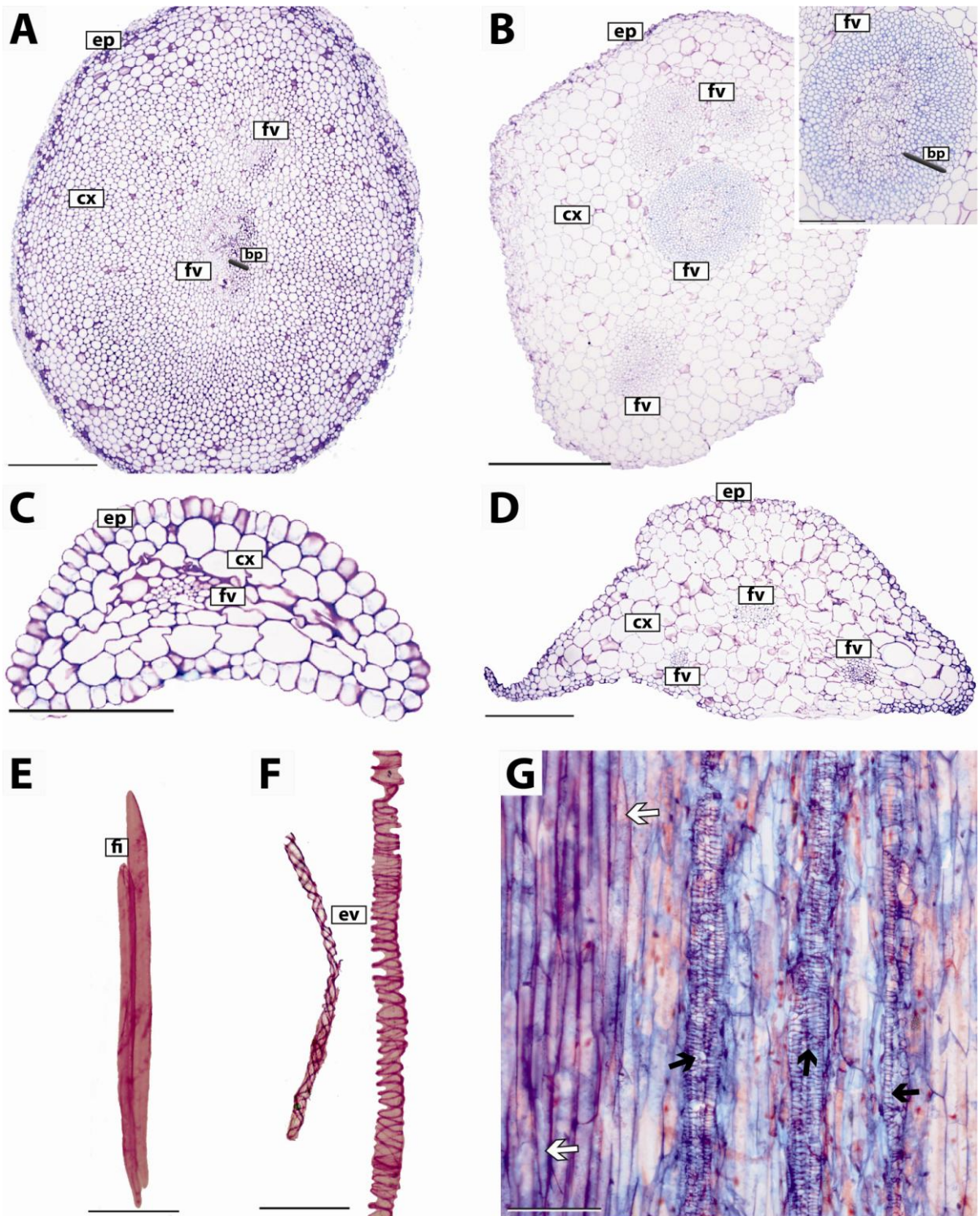


Figura 2: A – D: *Apinagia yгуazuensis*. A - D: Secções transversais. A: Porção mediana do eixo aéreo da forma ereta. Note a organização estrutural e a pequena quantidade de tecido perivascular fibroso ao redor dos dois feixes vasculares. B: Forma folhosa. Note a distribuição diferenciada de feixes vasculares. No detalhe, bainha perivascular de tecido fibroso muito mais consistente que a da forma ereta. C: Porção apical do eixo aéreo da forma ereta, note um único feixe vascular. D: Porção apical da forma folhosa, note a forma da estrutura folhosa e a distribuição e quantidade dos feixes vasculares, com uma maior quantidade de fibras que a forma ereta. E: Fibra. F: Elementos de protoxilema com espessamento helicoidal (à esquerda) e anelar (à direita). G: Secção longitudinal de porção mediana do eixo aéreo evidenciando fibras (setas brancas) e elementos do tecido protoxilemático (setas pretas). Legenda: bp: bainha perivascular; cx – córtex; ep- epiderme; ev – elementos de protoxilema; fv – feixe vascular. Setas pretas: elementos de xilema; seta branca: placa crivada. Barras: A, B e DB = 3cm. C = 200 μ m. D = 50 μ m. Detalhes em D = 20 μ m. Fonte: O autor (2012)

DISCUSSÃO

Apinagia yguazuensis é uma espécie peculiar dentro de Podostemaceae, por possuir duas formas morfológicas (ereta e foliácea), que se manifestam dependendo do tipo de ambiente que ocupam. Como já observado para alguns gêneros da família (Rutishauser, 1997, Jäger-Zürn, 2000; Koi & Kato, 2007), o corpo vegetativo das espécies desta família é pouco diferenciado e muito reduzido. No geral, as características observadas neste estudo são corroboradas pela literatura para a família, embora existam poucos trabalhos sobre a anatomia dos órgãos vegetativos de Podostemaceae (Rutishauser, 1997; Jager-Zurn, 2005; Cook & Rutishauser, 2007), em que grande parte deles trata principalmente da organização dos meristemas apicais, caulinar e radicular, e no estudo de plântulas (Jager-Zurn, 2005; Koi *et al.* 2005).

As duas formas de *A. yguazuensis* deste estudo apresentam algumas diferenças, mas no geral, o padrão é similar na distribuição dos tecidos nos órgãos estudados, e as características anatômicas gerais encontradas são adaptativas ao ambiente aquático como já mencionado por vários autores para outros grupos de angiospermas aquáticas (Sculthorpe, 1985; Mauseth, 1988; Coan *et al.*, 2002; Bona & Morretes, 2003; Rodrigues *et al.*, 2007b). A redução dos tecidos como um todo, epiderme unisseriada, com cutícula delgada ou ausente, ausência de estômatos, presença de tecidos parenquimáticos na região cortical, poucos tecidos mecânicos e sistema vascular muito reduzido são características comuns a várias macrófitas aquáticas, que podem ser correlacionadas ao ambiente, onde a abundância de recursos hídricos minimiza o investimento de outros tipos de tecidos, especialmente os de condução.

Para as macrófitas aquáticas, a ocorrência de corpos silicosos nos corpos vegetativos pode ser comum, dependendo da família. Essa característica para as podostemáceas já foi relatada em alguns estudos (Schnell 1967, Rutishauser *et al.* 2005, Koi & Kato 2007), como para os gêneros *Apinagia*, *Diamantina*, *Podostemum* e *Weddellina*, e suas funções podem residir na estabilidade mecânica, resistência à seca (evitando que o corpo vegetativo da planta colapse), proteção contra herbivoria, diminuição dos problemas causados pela deficiência e/ou excesso de nutrientes, e facilitação da interceptação de luz (Motomura *et al.* 2005). Segundo Sculthorpe (1985), a ocorrência e a quantidade de corpos silicosos em Podostemaceae se dão de forma distinta entre as espécies e até mesmo dentro da mesma espécie. Entretanto esta acontece, preferencialmente, na superfície dos tecidos dos “eixos”, ou seja, epiderme e camadas iniciais do córtex. Em um estudo recente, Costa *et al.* (2011) averiguaram a presença de corpos silicosos e suas implicações sistemáticas em nível de

subfamília para os gêneros *Weddellina*, *Tristicha*, *Diamantina* e *Apinagia*, este último corroborando com as observações do presente estudo.

A forma fenotípica ereta de *A. yguazuensis* apresentou um número maior de corpos silicosos na epiderme e nas primeiras camadas do córtex do que a forma fenotípica folhosa, o que pode estar relacionado à reflexão do excesso de luminosidade. Como já mencionado por Fontana (2008), esta forma fenotípica ocorre em águas rápidas com intensa exposição ao sol. Em algumas espécies de Podostemaceae estes corpos silicosos podem estar presentes em grande quantidade, arranjando-se como uma “carapaça” protetora contra o excesso de luz ou o colapso do corpo da planta mediante condições de seca, quando os níveis da água dos rios baixam, por exemplo.

A presença de amido como substância de reserva em macrófitas é enfatizada por Sculthorpe (1985) e neste estudo foi observada uma grande quantidade de grãos de amido no interior das células do córtex da base horizontal de fixação e, em menor proporção, no córtex dos eixos aéreos.

Uma peculiaridade observada nas duas formas de *A. yguazuensis*, como já observado para outros representantes da família, é a ausência de aerênquima, incomum em plantas aquáticas (Metcalf & Chalk, 1965), mas uma característica marcante em Podostemaceae (Rutishauser, 1997) e que, provavelmente, está relacionada às correntezas rápidas e ao alto nível de aeração da água que proporcionam a saturação de oxigênio necessário (Sculthorpe, 1985), já que este é um fator limitante para a sobrevivência no ambiente aquático (Tavares *et al.* 2006)

Anatomicamente, as duas formas estudadas apresentam diferentes estratégias para sobreviver aos distintos ambientes que ocupam. A forma representada por plantas mais rígidas com porções apicais estreitas e longas, possui corpos silicosos nas camadas subepidérmicas da base horizontal de fixação e do eixo principal, que auxiliam na reflexão dos raios luminosos, e fibras em menor quantidade são observadas ao redor do feixe vascular. A forma representada por plantas menos rígidas e com porções apicais largas, que ocorre em ambientes menos ensolarados e águas mais calmas, não possuem corpos silicosos, e o tecido de sustentação encontrado é composto pelas fibras na porção mais interna do córtex que, em maior abundância, proporcionam maior rigidez num ambiente onde os indivíduos não estão sujeitos a uma grande velocidade da água.

Como pode ser observada, a velocidade da água é um fator limitante que pode ser relacionado às diferenças encontradas entre as duas formas, corroborando com Boeger e Poulson (2003) os quais, no estudo de *Veronica anagallis-aquatica*, constataram que a

velocidade da água representa um fator de estresse mecânico para a estrutura do eixo, que conduz a um menor comprimento e um menor diâmetro dos órgãos desta espécie. Na forma ereta de *A. yguazuensis* foi observado um menor investimento em tecido mecânico, refletindo na redução do seu diâmetro, o que aumenta a flexibilidade do eixo principal, reduzindo a resistência do órgão às águas mais rápidas e minimizando os danos mecânicos aos tecidos internos (Shutten e Davy, 2000). Em águas mais calmas, ambiente no qual a forma foliácea de *A. yguazuensis* foi coletada, o maior investimento em tecidos mecânicos é favorecido, como constatado pela ocorrência de um maior número de camadas de fibras ao redor dos feixes vasculares.

A redução do investimento em tecido de condução é uma característica comum para as plantas aquáticas, de um modo geral, delimitando uma particularidade do sistema vascular desse grupo. Alguns autores mencionam que os tecidos vasculares em Podostemaceae não possuem uma clara diferenciação entre xilema e floema (Schnell, 1998 *in* Cook & Rutishauser, 2007), o que não é corroborado neste estudo. Ambas as formas possuem sistema vascular reduzido, mas diferenciado em floema e xilema, onde os elementos de tubo crivado e elementos de vaso são claramente reconhecíveis, embora o xilema seja muito reduzido, representado por poucos elementos de protoxilema. Os feixes vasculares de menor porte encontrados na forma foliácea de *A. yguazuensis* obedecem ao mesmo padrão dos feixes vasculares acessórios (porções de tecido vascular nas quais xilema e floema são indistintos em secção transversal ou ainda não se diferenciaram) observados por Rodrigues *et al.* (2007a) para dois gêneros de Hydrocharitaceae, *Egeria* Planch. e *Hydrylla* Rich, sendo os tecidos xilemáticos e floemáticos evidenciados nos três gêneros, pela presença de elementos de vaso com espessamento secundário anelar ou helicoidal, de maior calibre, e os elementos de tubo crivado, mais numerosos, bem caracterizados por placas crivadas transversais simples, respectivamente.

Embora apresentem uma marcada redução dos órgãos e tecidos como um todo, comum à família, as duas formas de *A. yguazuensis* apresentam características anatômicas claramente adaptativas, como a ocorrência de corpos silicosos, a ausência de aerênquima, a bainha perivascular de células espessadas, que podem ser correlacionadas ao tipo de ambiente onde ocorrem, principalmente, à velocidade da água e luminosidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BOEGER, R. T. 1992. **The influence of substratum and water velocity on growth of *Ranunculus aquatilis* L. (Ranunculaceae).** Aquatic Botany. 42:351-359.
- BOEGER, M. R. T. & POULSON, M. E. 2003. **Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophylariaceae) under different flow regimes.** Aquatic Botany 75:123-135.
- BONA, C., MORRETES, B.L. 2003. **Anatomia das raízes de *Bacopa salzmanii* (Benth.) Wettst. Ex Edwall e *Bacopa monnierioides* (Cham.) Robinson (Scropulariaceae) em ambientes aquáticos e terrestres.** Acta bot. bras. 17(1):155 -170.
- COAN, A.I., SCATENA, V.L., GIULIETTI, A.M. 2002. **Anatomia de algumas espécies aquáticas de Eriocaulaceae brasileiras.** Acta bot. bras. 16(4):371-384.
- COOK, C.D.K. & RUTISHAUSER, R. 2007. **Podostemaceae.** In **The families and genera of vascular plants** (K. Kubitzki, ed.). Springer-Verlag, Berlin. 9: 304-344.
- COSTA, F. G. C., BOVE, C. P., ARRUDA, R. C. O, PHILBRICK, C. T. 2011. **Silica bodies and their systematic implications at the subfamily level in Podostemaceae.** Rodriguésia. 62(4):937-942.
- FONTANA, J. L. 2008. **Aspectos ecológicos y nuevas citas de *Apinagia yguazuensis* (Podostemaceae).** Bol. Soc. Argent. Bot. 43(3-4): 269-272.
- FRANKLIN, G.L. 1945. **Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood.** Nature, London, v. 155, n. 3924, p. 51.
- HASLAM, S. M., 1978. **River Plants.** Cambridge University Press, London, 396pp.
- KITA, Y. & KATO, M. 2001. **Infrafamilial phylogeny of the aquatic angiosperm podostemaceae inferred from the nucleotide sequence of the matK gene.** Plant Biol. 3: 156-163.
- KOI, S., IMAICHI, R., KATO, M. 2005. **Endogenous leaf initiation in the apical-meristemless shoot of *Cladopus queenslandicus* (Podostemaceae) and implications for evolution of shoot morphology.** International Journal of Plant Sciences. 166 (2):199-206.
- Koi, S. & Kato, M., 2007. **Developmental Morphology of the Shoot in *Weddellina squamulosa* and Implications for Shoot Evolution in the Podostemaceae.** Annals of Botany. 99 (6):1121-1130.
- JÄGER-ZÜRN, I. 2000. **The unusual ramification mode of *Sphaerotherylax abyssinica* (Wedd.) Warm. (Podostemaceae-Podostemoideae).** Flora 195:200–227.

- JÄGER-ZÜRN, I. 2002. **Comparative studies in the morphology of *Crenias weddelliana* and *Mafferia indica* with reference to *Sphaerotherylax abyssinica* (Podostemaceae).** Bot. J. Linn. Soc. 137: 63-84.
- JÄGER-ZÜRN, I. 2005. **Shoot apex and spathella: two problematical structures of Podostemaceae–Podostemoideae.** Pl. Syst. Evol. 253: 209–218.
- MAUSETH, J.D. 1988. **Plant anatomy.** Menlo Park, Benjamin & Cunnins. 560p.
- MELLO, A. S., TAVARES, A. S., TREVISAN, R. 2011. **Podostemaceae in Southern Brazil.** Rodriguésia. 62(4):867-885.
- METCALFE, C.R.; CHALK, L.1965. **Podostemaceae.** In: METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons.** Oxford: Clarendon Press, 1101-1104.
- MOLINE, P. M., DON, L., PHILBRICK, C. T., NOVELO R. A., PFEIFER, E., RUTISHAUSER, R. 2006. **Comparative morphology and molecular systematic of *Podostemum* (including *Crenias*): American river-weeds (Podostemaceae).** Bot Jahrb Syst 126:427-476.
- MOTOMURA, H.; HIKOSAKA, K. SUZUKI, M. 2008. **Relationships Between Photosynthetic Activity and Silica Accumulation with Ages of Leaf in *Sasa veitchii* (Poaceae, Bambusoideae).** Annals of Botany. 101: 463-468.
- PAIVA, j. g. a., fank-de-carvalho, S. m., magalhães, m. p., graciano-ribeiro, d. 2006. **Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável.** Acta Bot. Bras. 20(2): 257-264.
- PASSARELLI, L. M., GIRARDE, S. B., TUR, n. M. 2002. **Palynology of south american Podostemaceae I. *Apinagia* Tul.** Grana. 41: 10-15.
- RICHTER, H. G. 1977. **Differential staining of oil and mucilage in idioblasts of Lauraceae.** IAWA Bull. 4: 76.
- RODRIGUES, R. B., DETTKE, G. A., MONTANHER, D. R., 2007a. **Anatomia de espécies dos gêneros *Egeria* Planch. e *Hydrilla* Rich. (Hydrocharitaceae).** Revista Brasileira de Biociências, Porto Alegre. 5 (1) 360–362.
- RODRIGUES, S., SCREMIN-DIAS, E., MEDEIROS, S.C.H., SOUZA, M.C. 2007b. **Alterações estruturais do caule e da folha de *Ludwigia inclinata* (L.f.) M. Gómez, desenvolvidos emersos e submersos.** Rev. Bras. Biociências 5:174 – 176.
- RUTISHAUSER, R. 1997. **Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds).** Aquatic Botany, 57: 29-70.

- RUTISHAUSER, R. & GRUBERT, M. 2000. **Developmental morphology of *Apinagia multibranchiata* (Podostemaceae) from the Venezuelan Guyanas.** Bot. J. Linn. Soc. 132: 299-323.
- RUTISHAUSER, R., PFEIFER, E. NOVELO R. A. & PHILBRICK, C. T. 2005. ***Diamantina lombardii* – in Odd Brazilian member of the Podostemaceae.** Flora. 200: 245-255.
- SAKAI, W. S. 1973. **Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue.** *Stain Technology*. 43: 247-249.
- SCHNELL, R. 1967. **Etudes sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées.** *Candollea*. 22: 157-225.
- SCHNELL, R. 1998. **Anatomie des Podostemacées.** Borntraeger, Berlin. 197–283.
- SCHUTTEN, J., DAVY, A. J., 2000. **Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology.** *Oecologia*. 123:445-452.
- SCULTHORPE, M.A. 1985. **The biology of aquatic vascular Plants.** Königstein, Koeltz Scientific Books. 610p.
- TAVARES, A. S., ODNETZ, O., ENRICONE, A. 2006. **A família Podostemaceae em rios amazônicos e comunidades de insetos associados.** *Insula*. 35: 19-50.
- VOGEL, S., 1994. *Life in Moving Fluids.* Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- WESTLAKE, D. F., 1975. **Macrophytes.** In: B.A. Whitton (Editor), *River Ecology.* University of California Press, Berkeley, CA, 725pp.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies estudadas apresentaram a estrutura anatômica semelhante ao já descrito na literatura. Embora todas possuam um corpo vegetativo reduzido e simplificado em comparação com outras angiospermas aquáticas, algumas características podem ser utilizadas na diferenciação das espécies, com potencial filogenético, tais como: o formato das células da epiderme, a presença, a forma e a ornamentação dos corpos silicosos na epiderme e córtex, a bainha perivascular e o floema e que, se incorporadas a análises filogenéticas podem contribuir para testar a validade do clado e sua taxonomia.

Não há diferenciação anatômica entre os órgãos, corroborando com a controvérsia da literatura sobre a organização do corpo vegetativo das espécies de Podostemaceae. Estas plantas são compostas por um eixo que apresenta a mesma organização estrutural, desde a base até o ápice. Estudos ontogenéticos futuros poderão auxiliar na melhor compreensão da morfoanatomia deste grupo. A adoção de uma terminologia específica, que reflita a história evolutiva do grupo, e que considere os “órgãos” destas plantas como estruturas modificadas e fora do padrão raiz-caule-folha, como já sugerido por alguns autores, seria mais conveniente, pois refletiria a característica marcante da família, que é muito distinta das demais angiospermas.

As duas formas fenotípicas de *Apinagia yguazuensis* possuem características claramente adaptativas aos distintos tipos de ambiente que ocupam, influenciadas acima de tudo pela velocidade da água e luminosidade.

Certamente a ocupação de um ambiente tão inconstante levou as Podostemaceae à desenvolver estas peculiaridades, culminando com uma forma extremamente reduzida e com o surgimento de estruturas intermediárias, que fogem ao padrão clássico de divisão dos órgãos vegetais e raiz-caule-folhas.

A elevada plasticidade fenotípica deste grupo propiciou esta extrema especialização ou é uma decorrência do ambiente que estas plantas ocupam?