

IVAN BECARI VIANA

**ESTUDO MORFOANATÔMICO DO RIZOMA EM DENNSTAEDTIACEAE  
(PTERIDOPHYTA)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2015

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da  
Universidade Federal de Viçosa - Campus Viçosa

T

V614e Viana, Ivan Becari, 1989-  
2015 Estudo morfoanatômico do rizoma em Dennstaedtiaceae  
(Pteridophyta) / Ivan Becari Viana. - Viçosa, MG, 2015.  
ix, 72f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndice.

Orientador: Pedro Bond Schwartzburd.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Samambaia - Taxonomia. 2. *Dennstaedtia* - Morfologia.  
3. Rizomas. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de  
Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal.  
II. Título.

CDD 22 ed. 587.3

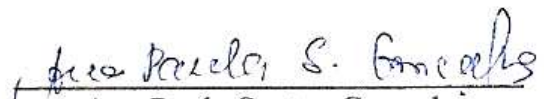
IVAN BECARI VIANA

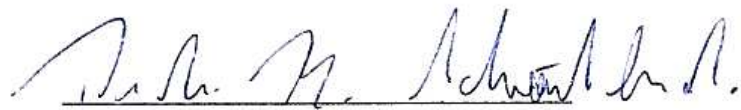
**ESTUDO MORFOANATÔMICO DO RIZOMA EM DENNSTAEDTIACEAE  
(PTERIDOPHYTA)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 26 de agosto de 2015

  
Alexandra Antunes Mastroberti

  
Ana Paula Santos Gonçalves

  
Pedro Bond Schwartzburd  
(Orientador)

“Pra começar  
Cada coisa em seu lugar  
E nada como um dia após o outro

Pra que apressar?  
Se não sabe onde chegar  
Correr em vão se o caminho é longo

Quem se soltar, da vida vai gostar  
E a vida vai gostar de volta em dobro

E se tropeçar  
Do chão não vai passar  
Quem sete vezes cai levanta oito

Quem julga saber  
E esquece de aprender  
Coitado de quem se interessa pouco

E quando chorar  
Tristeza pra lavar  
Num ombro cai metade do sufoco

O novo virá  
Pra re-harmonizar  
A terra, o ar, a água e o fogo

E sem se queixar  
As peças vão voltar  
Pra mesma caixa no final do jogo

Pode esperar  
O tempo nos dirá  
Que nada como um dia após o outro

O tempo dirá  
O tempo é que dirá  
E nada como um dia após o outro”

## AGRADECIMENTOS

À Deus por ser minha fortaleza e fazer acreditar que tudo daria certo, mesmo em meio as minhas dificuldades e limitações. À minha Santa Rita de Cássia pelo exemplo de determinação e fé.

A meus pais Osvaldo e Maria por serem minha base, meu ponto de apoio. Em especial a minha mãe que sempre acreditou no meu potencial e nunca poupou esforços para que eu continuasse os estudos. TE AMO MÃE! Desculpe pelos momentos de ausência. A meus irmãos, Ivanilda, Silvanir, Ivanete e Sidney, que não tiveram a oportunidade de continuar os estudos, mas sempre foram exemplo de honestidade. Sintam-se contemplados com essa minha conquista.

À Universidade Federal de Viçosa pela realização de vários sonhos. Em especial à divisão de assistência estudantil por ter proporcionado as condições necessárias para que eu me mantivesse em Viçosa durante a graduação. UFV você é linda! Vamos ver se consigo ficar longe de você por um tempinho!

Aos professores do Departamento de Biologia Vegetal por todos os ensinamentos, em especial a professora Renata.

Ao professor Pedro pela parceria nesse trabalho, por ter aceitado a proposta de orientação, mesmo em uma área um pouco diferente de sua formação. “Ivan, você tem 10 minutos para pegar essa samambaia...!”.

À professora Aristéa por todos os ensinamentos. Por ser uma coorientadora presente e passar a segurança necessária. Elogiar e “puxar a orelha” quando preciso. Obrigado!

As várias pessoas que auxiliaram direta ou indiretamente na coleta do material Botânico. Professor Pedro, Jovane, Marcelo, diretor do instituto Vital Brazil, Cecília, Andressa, professora Ana Paula, Senhor Dico e esposa, Fernanda do herbário VIC e outros que posso ter esquecido de mencionar. Aos herbários internacionais - CRH, TNS - pelo material doado ou emprestado.

Aos amigos e colegas de laboratório. Cada um com suas características peculiares, mas com os quais sempre aprendi algo: Marinalva, Carol, Thalita, Larisse, Carla, Katiúscia, Eliza, Thiago, Andrea. Obrigado à Thamires pelos almoços com os assuntos “divertidos”. Luana por toda energia positiva, sempre! Lu, obrigado pela atenção, ajuda e apoio emocional. “Tudo já deu certo!”. À “colega” Valéria que

sempre foi uma pessoa extraordinária comigo. Sempre auxiliando. Obrigado pelas ajudas, frases de estímulos, mensagens ilimitadas durante as viagens! De colega à amiga! À Isabel, Lays e Brenda, pessoas sempre com uma palavra de ânimo e companhias agradáveis na vivência do laboratório.

À Samara e Naiara, com as quais aprendi bastante no meu retorno para o laboratório de anatomia vegetal durante a graduação. Exemplos de dedicação profissional. Eita smurfs!

As técnicas Aurora e Patrícia por todo auxílio técnico, pela companhia, conversas agradáveis, conselhos, energias positivas! Cafezinhos na anatomia foram os melhores!

Aos “jovens”: Daniel, Álvaro, Ivanilson, Carlos, Guilherme. Quero ressaltar todo meu zelo pela amizade de Ivanilson e Guilherme. Mais do que amigos, foram psicólogos, irmãos! Obrigado por me ouvir. Obrigado por “respeitarem o meu não!”.

Aos vários amigos de moradia. Amigos do alojamento: “Fortuna”, “Pops”, “Didi” “Dudu”, Caio, “Diogueras”, “Arnaldete”, “Ozzis”, “Matusa”, Edivaldo, Raul, “Jhones”, Samuel. Amigos da república: Gabriel, “Son”, Daniel, Paulo.

Aos amigos Thiago e Marcílio pela grande camaradagem e momentos de sinuca, cervejas e conversas.

Aos amigos da graduação, em especial Elisa. Alguém sempre disposta a ouvir e incentivar. Sua amizade é muito importante para mim. Que seja pra vida inteira ‘criaturinha’!

Ao amigo Ronaldo, amizade velha de guerra! Uma pessoa com história de vida muito semelhante a minha e para o qual torço muito.

E a você que está lendo este trabalho. Espero que possa ser útil e possa despertar o interesse em trabalhar com as samambaias!

Muito obrigado!

## **BIOGRAFIA**

Ivan Becari Viana, filho de Maria Becari Viana e Osvaldo Viana, nasceu em Guiricema, Minas Gerais, em 07 de setembro de 1989.

Cursou o ensino fundamental e médio na Escola Estadual Prefeito Antônio Arruda, em Guiricema, Minas Gerais, durante o período de 2001-2007.

Foi aluno da primeira turma do período noturno do curso de Licenciatura em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Viçosa com ingresso em março de 2009. Obteve o título de licenciado em Ciências Biológicas em julho de 2013.

Durante a graduação, participou de atividades de pesquisa, ensino e extensão. Dentre as principais, destacam-se as como bolsista de extensão pelo Departamento de Biologia Vegetal (PIBEX), bolsista pelo Programa Institucional de Bolsas de Iniciação a Docência (PIBID) e bolsista de iniciação científica no laboratório de anatomia vegetal (FAPEMIG), onde trabalhou na linha de pesquisa de poluentes em plantas.

Em agosto de 2013 iniciou o mestrado pelo programa de Pós-Graduação em Botânica do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa, concluindo o curso com a defesa da dissertação intitulada “Estudo morfoanatômico do rizoma em Dennstaedtiaceae (Pteridophyta)” em agosto de 2015.

Em julho de 2015 tomou posse como professor efetivo de Ciências e Biologia na Escola Estadual São José, no município de Ubá, Minas Gerais.

## RESUMO

VIANA, Ivan Becari, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2015. **Estudo morfoanatômico do rizoma em Dennstaedtiaceae (Pteridophyta)**. Orientador: Pedro Bond Schwartsburd.

Dennstaedtiaceae é uma família monofilética de samambaias leptosporangiadas, constituída por cerca de 10-12 gêneros e aproximadamente 200 espécies de distribuição sub-cosmopolita. Os fósseis mais antigos da família datam de 75 milhões de anos e a idade molecular estimada é de 115 milhões de anos. O conhecimento sobre a morfoanatomia do rizoma em Dennstaedtiaceae pode fornecer dados úteis à taxonomia e sistemática, prover dados para comparações com fósseis e verificar a distribuição de protuberâncias intercelulares relatadas apenas para o rizoma do gênero *Pteridium*. Objetivou-se neste trabalho explorar a variação dos caracteres morfoanatômicos dentre alguns gêneros, grupos de espécies e espécies de Dennstaedtiaceae provendo informações para novas interpretações de taxonomia e evolução da família, paleontologia, além de investigar a ocorrência, estrutura e composição histoquímica de protuberâncias intercelulares. Amostras de rizomas de 23 espécies provenientes de campo e herbários foram analisadas morfológicamente e submetidas às técnicas de microscopia de luz para caracterização anatômica/histoquímica e microscopia eletrônica de varredura para análise micromorfológica para investigação dos espaços intercelulares. Os caracteres morfoanatômicos nos rizomas de Dennstaedtiaceae relevantes são: crescimento do caule (reptante ou ascendente), simetria (dorsiventral ou radial), indumentos (tricomatos catenados e escamas comosas), zonas de parênquima esclerificado e não esclerificado no córtex e medula, presença ou ausência de aeróforo, tipos de estelo (solenostelo, dictiostelo, soleno-policiclostelo, dictio-policiclostelo) e células constituintes dos elementos traqueais (traqueídes ou elementos de vaso). Esse estudo evidencia a parafilía em *Dennstaedtia* e *Microlepia* e sugere a divisão de gêneros em grupos de espécies. Foram evidenciadas também tendências evolutivas na família que culminaram em diferenças morfológicas e adaptativas. Quanto às protuberâncias intercelulares (PI), dois tipos foram visualizados. PI do tipo “strands” entre espécies dos gêneros *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Microlepia*, *Pteridium* e PI do tipo filamento entre espécies dos gêneros *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Oenotrichia* e *Paesia*. As PI em geral possuem formato irregular, muitas

vezes com nodulações, ápices esféricos ou afilados. Quanto à composição química, ficou evidenciada a natureza polissacarídica e constituição péctica das mesmas. As PI em Dennstaedtiaceae parecem ter função estrutural e sua origem a partir da lamela média. Nos aeróforos a ocorrência de PI do tipo filamento pode estar relacionada ao maior espaçamento intercelular nessa região do córtex. A composição fenólica evidenciada para o aeróforo, principalmente em *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum* pode ser um indicativo da função antimicrobiana exercida pelas células e PI nessa região. A utilização de estudos ultraestruturais, ontogenéticos e imunocitoquímicos são essenciais para elucidar o processo de desenvolvimento e fornecer maiores interpretações sobre a função dessas estruturas em Dennstaedtiaceae. Mesmo sendo um órgão com características anatômicas conservadas, os caracteres morfoanatômicos do rizoma levantados neste trabalho, apresentam importância taxonômica entre as espécies e gêneros de Dennstaedtiaceae. Os dados anatômicos aqui apresentados podem ser úteis para a área da paleontologia ao auxiliar na identificação de exemplares encontrados no registro fóssil.

## ABSTRACT

VIANA, Ivan Becari, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, August 2015.  
**Morphoanatomical study of the rhizome in Dennstaedtiaceae (Pteridophyta).**  
Adviser: Pedro Bond Schwartsburd.

Dennstaedtiaceae is a monophyletic family of leptosporangiate ferns, with ca. 10–12 genera and ca. 200 species, and subcosmopolitan distribution. The oldest fossil records of the family date back to 75 myr, while its estimated molecular age is 115 million years. Morphoanatomical studies on the rhizome of its representatives may provide useful data for the taxonomy and systematics of the family as well as for comparisons with fossil records. Such studies might also allow verifying the occurrence of intercellular protuberances (IP), which so far have only been reported to *Pteridium*. The aims of this work were to explore the variation in morphoanatomical characters among some genera, groups of species, and species in the Dennstaedtiaceae, thus providing information for novel taxonomic, paleontological and evolutionary interpretations in the family; and to investigate the occurrence, structure and histochemical composition of IPs. Rhizome samples of 23 species from field and herbarium collections were morphologically analyzed and subjected to light microscopy techniques for anatomical and histochemical characterization, and to scanning electron microscopy techniques for micromorphological analysis of intercellular spaces. The major morphoanatomical characters in the Dennstaedtiaceae rhizome are: growth habit (creeping or ascending), symmetry (dorsiventral or radial), indument (catenate hairs and comose scales), zones of sclerified and non-sclerified parenchymas in the cortex and pith, presence or absence of aerophores, type of tracheary elements (tracheids or vessel elements), and stele type (solenostele, dictyostele, polycyclic solenostele or polycyclic dictyostele). This study points out the paraphyly of *Dennstaedtia* and *Microlepia*, and suggests the division of some genera into groups of species. Some evolutionary trends in the family, which culminated in morphological and adaptive differentiations, are also reported. Two IP types were found: strands, in *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Microlepia* and *Pteridium*, and filaments, in *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Oenotrichia* and *Paesia*. Overall, the IPs are irregularly-shaped, often nodulated and with angustate or spheroidal apices. Regarding their histochemical composition, their polysaccharide and pectic nature was demonstrated. The IPs in the Dennstaedtiaceae seem to have

a structural function and a probable origin in the middle lamella. The occurrence of filament-type IPs in the aerophores may be related to the larger intercellular spaces in these cortex regions. The phenolic composition of aerophores, as shown particularly in *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum*, may be indicative of an antimicrobial activity exerted by cells and IPs of these regions. Future ultrastructural, ontogenetic and immunocytochemical studies would elucidate the development and composition of the IPs as well as provide more solid interpretations on their function in the Dennstaedtiaceae. Despite being an organ with conserved anatomical features, the rhizome showed several characters with taxonomic value to species and genera of the Dennstaedtiaceae. The anatomical data provided herein may be helpful for paleontologists, as they may aid in the identification of fossil specimens.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
CAPÍTULO I	
MORFOANATOMIA DO RIZOMA EM ESPÉCIES DE DENNSTAEDTIACEAE (PTERIDOPHYTA).....	4
RESUMO.....	5
ABSTRACT.....	6
1. INTRODUÇÃO.....	7
2. METODOLOGIA.....	9
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	10
Tratamento taxonômico.....	10
Novas perspectivas taxonômicas.....	28
Aspectos da evolução do rizoma em Dennstaedtiaceae.....	31
Contribuições à Paleontologia.....	33
Aspectos adaptativos do rizoma.....	34
Considerações finais.....	35
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35
CAPÍTULO II	
PROTUBERÂNCIAS INTERCELULARES EM ESPÉCIES DE DENNSTAEDTIACEAE (PTERIDOPHYTA): ANÁLISE, ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO QUÍMICA.....	50
RESUMO.....	51
ABSTRACT.....	52
1. INTRODUÇÃO.....	53
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	54
3. RESULTADOS.....	55
Anatomia do rizoma e distribuição das PI.....	55
Tipos de PI em Dennstaedtiaceae.....	57
Natureza química.....	58
4. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO.....	58
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	63
CONCLUSÕES GERAIS.....	72

## INTRODUÇÃO GERAL

As samambais são o grupo de plantas de maior diversidade entre as vasculares sem sementes (Vasco et al. 2013) e são consideradas, de acordo com análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos e moleculares, como grupo irmão das espermatófitas (Smith et al. 2006). Estima-se que existem aproximadamente 12000-13000 espécies de samambaias e que o maior centro de diversidade são as regiões tropicais úmidas (Moran 2008; Ranker et al. 2008).

As samambaias estão subdividas no grande clado das leptosporangiadas e em três cladros menores de eusporangiadas. O clado das leptosporangiadas possui maior diversidade, sendo formado por 32 famílias com mais de 11000 espécies (Smith et al. 2006; Pryer et al. 2004). Entre as leptosporangiadas destaca-se Dennstaedtiaceae, uma família com cerca de 75 milhões de anos, monofilética, constituída por cerca de 10-12 gêneros e aproximadamente 200 espécies com distribuição sub-cosmopolita (Kramer 1990; Serbet e Rothwell 2003; Smith et al. 2006, 2008; Arana et al. 2014).

Dos 11 gêneros de Dennstaedtiaceae (*sensu* Smith 2006) 7 deles são amplamente distribuídos, ocorrendo em pelo menos duas grandes massas continentais: *Blotiella* R.M.Tryon, *Dennstaedtia* Bernh., *Histiopteris* J. Agardh, *Hypolepis* Bernh., *Microlepia* C. Presl, *Paesia* A. St.-Hill e *Pteridium* Gled. ex Scop (Kramer 1990).

Apesar do caule tipo rizoma ser típico entre as samambaias dentre elas Dennstaedtiaceae, as suas características são pouco exploradas e seu estudo muitas vezes negligenciado (Hovenkamp 1990), possivelmente por ser tratar de um órgão subterrâneo. Como resultado, o diagnóstico de gêneros ou espécies é feito apenas utilizando caracteres da lâmina foliar (Navarrete e Øllgaard 2000). O estudo do rizoma em Dennstaedtiaceae pode fornecer dados importantes para a paleontologia, evolução, ecologia e taxonomia principalmente para gêneros que ainda têm problemas quanto à delimitação, além de auxiliar no entendimento da relação entre os mesmos.

A estrutura do rizoma em samambaias, principalmente a vascular, é considerada uma característica conservada desse órgão em razão das baixas influências ambientais por ele sofridas (Srivastava e Chandra 2009). Provavelmente,

a diversidade entre os sistemas vasculares primários e outros sistemas internos foi atingida no início da evolução das plantas vasculares terrestres (Beck et al. 1982). Plantas datadas do Devoniano e com representantes atuais, dentre elas as samambaias, mostram a estrutura do estelo praticamente inalterada (Taylor 2009). Nesse sentido, o rizoma torna-se um órgão mais estável para estudos de anatomia comparada com finalidades taxonômicas, paleontológicas e filogenéticas em samambaias (Ranker et al. 2008; Srivastava e Chandra 2009).

Estudos com o rizoma em Dennstaedtiaceae realizados por Gwynne-Vaughan (1903) e posteriormente Ogura (1972) exploraram um pouco da variação do estelo para a família, mas limitaram-se a algumas espécies. Dados importantes como análise morfológica, os tipos e a constituição química das células, caracteres do córtex e da epiderme não foram investigados.

Projeções na superfície da parede celular denominadas de protuberâncias intercelulares foram registradas por Carr e Carr (1975) para o rizoma de *Pteridium esculentum*, mas pouco se conhece da ocorrência dessas estruturas para os demais gêneros de Dennstaedtiaceae. Apesar das protuberâncias intercelulares serem relatadas entre algumas famílias de plantas vasculares com sementes e para 16 famílias de samambaias, pouco se conhece da sua distribuição, função, estrutura e ontogenia (Potgieter e Van Wyk 1992).

Este trabalho, intitulado “Estudo morfoanatômico do rizoma em Dennstaedtiaceae (Pteridophyta)”, encontra-se subdividido em 2 capítulos. No primeiro capítulo foram explorados caracteres morfoanatômicos do rizoma de Dennstaedtiaceae em espécies dos gêneros *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Microlepis*, *Oenotrichia*, *Paesia* e *Pteridium*, visando obter dados úteis para a taxonomia, paleontologia e evolução da família. No segundo capítulo, investigamos a ocorrência e distribuição, a caracterização anatômica e histoquímica das protuberâncias intercelulares entre as espécies dos oito gêneros abordados pelo capítulo I.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arana MD, Yañez A, Schwartzburd PB (2014). An updated synopsis of *Hypolepis* Bernh. (Dennstaedtiaceae) from Argentina. **Phytotaxa** 188: 91-102.
- Beck CB, Schmid R, Rothwell GW (1982). Stelar morphology of the primary vascular system of seed plants. **The Botanical Review** 48: 691-815.
- Carr SGM, Carr DJ (1975). Intercellular pectic strands in parenchyma: studies of plant cell walls by scanning electron microscopy. **Australian Journal of Botany** 23: 95-105.
- Gwynne-Vaughan DT (1903). Observations on the anatomy of solenostelic ferns. Pt II. **Annals of Botany** 17: 689-742.
- Hovenkamp P (1990). The significance of rhizome morphology in the systematics of the polypodiaceous ferns sensu stricto. **American Fern Journal** 80: 33-43.
- Kramer, KU (1990). Dennstaedtiaceae. In: Kramer, KU. **The families and genera of vascular plants: Pteridophytes and Gymnosperms**. New York: Springer Verlag. v. 1, p. 101-144.
- Moran RC (2008). Diversit, biogeography, and floristics. In: T. A. Ranker e C.H. Haufler (eds.). **Biology and evolution of ferns and lycophytes**. New York: Cambridge University Press. 480p.
- Navarrete H, Øllgaard B (2000). The fern genus *Dennstaedtia* (Dennstaedtiaceae) in Ecuador, new characters, new species and a new combination. **Nordic Journal of Botany** 20: 319-346.
- Ogura, Y (1972). **Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes**. 2<sup>nd</sup> Ed. Berlin: Gebriider Bornt Raeder. 502p.
- Potgieter MJ, Van Wyk AE (1992). Intercellular pectic protuberances in plants: their structure and taxonomic significance. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 33: 295-316.
- Pryer KM, Schuettpelz E, Wolf PG, Schneider H, Smith AR, Cranfill R (2004). Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate diverges. **American Journal of Botany** 91: 1582-1598.
- Ranker TA, Christopher H. Haufler (2008). **Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press. 480p.
- Serbet R, Rothwell GW (2003). Anatomically preserved ferns from the late cretaceous of western North America: Dennstaedtiaceae. **International Journal of Plant Sciences** 164: 1041-1051.
- Schwartzburd PB (2015). Dennstaedtiaceae in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB90915>>. Acesso em: 5 jan. 2015.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2008). Fern classification. In: Ed. Ranker TA, Haufler CH. **Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press. v.1, p.417-462.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2006). A classification for extant ferns. **Taxon** 55: 705-731.
- Srivastava AR, Khare C, Chandra S (2007). Vasculature of the rhizome in two species of *Loxogramme*. **Phytomorphology** 87:137-144.
- Taylor TN, Taylor EL, Krings M (2009). **Paleobotany – The Biology and evolution of fossil plants**. New York: Academic press. 1230 p.
- Vasco A, Moran RC, Ambrose BA (2013). The evolution, morphology, and development of fern leaves. **Frontiers in plant science** 4: 1-16.

## **CAPÍTULO I**

### **MORFOANATOMIA DO RIZOMA EM ESPÉCIES DE DENNSTAEDTIACEAE (PTERIDOPHYTA)**

## RESUMO

Dennstaedtiaceae é uma família monofilética de samambaias leptosporangiadas, cujos fósseis mais antigos datam de 75 milhões de anos e a idade estimada da família é de 115 milhões de anos. O conhecimento sobre a morfoanatomia do rizoma nessa família pode fornecer dados úteis à taxonomia e sistemática em gêneros que ainda apresentam problemas quanto à delimitação, auxiliar no entendimento das relações evolutivas entre eles e prover dados para comparações com fósseis. O objetivo deste trabalho foi explorar a variação dos caracteres morfoanatômicos dentre alguns gêneros, grupos de espécies e espécies de Dennstaedtiaceae provendo informações para novas interpretações de taxonomia e evolução da família. Objetivou-se também formar uma base de dados para estudos paleontológicos comparativos. Foi realizada análise morfoanatômica de amostras frescas ou herborizadas de 23 espécies pertencentes aos gêneros *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Microlepia*, *Oenotrichia*, *Paesia* e *Pteridium*. São providas descrições para família, gêneros ou grupos de espécies e espécies, além de uma chave de identificação, ilustrações morfológicas e anatomia das espécies. Mesmo sendo um órgão com características anatômicas conservadas, os caracteres morfoanatômicos do rizoma levantados neste trabalho, apresentam importância taxonômica e evolutiva. Os caracteres morfoanatômicos nos rizomas de Dennstaedtiaceae relevantes são: crescimento do caule (reptante ou ascendente), simetria (dorsiventral ou radial), indumentos (tricomas catenados e escamas comosas), zonas de parênquima esclerificado e não esclerificado no córtex e medula, presença ou ausência de aeróforo, tipos de protuberâncias intercelulares (filamento ou “strands”), tipos de estelo (solenostelo, dictiostelo, solenopoliciclostelo, dictio-policiclostelo) e células constituintes dos elementos traqueais (traqueídes ou elementos de vaso). Esse estudo evidencia a parafilía em *Dennstaedtia* e *Microlepia* e sugere a divisão de gêneros em grupos de espécies. Foram evidenciadas também tendências evolutivas na família que culminaram em diferenças morfológicas e adaptativas.

**Palavras-chave:** *Dennstaedtia*, *Pteridium*, solenostelo, policiclostelo, dictiostelo, aeróforos.

## ABSTRACT

Dennstaedtiaceae is a monophyletic family of leptosporangiate ferns whose oldest fossil records date back to 75 myr and whose estimated age is 115 million years. Morphoanatomical studies on the rhizomes of representatives from this family may provide useful data for the taxonomy and systematics of genera with problematic circumscription. They may also aid in understanding the evolutionary relationships among genera and provide data for comparison with fossil specimens. This work aimed to explore the variation in morphoanatomical characters in genera, groups of species, and species of the Dennstaedtiaceae in order to raise information for novel taxonomic and evolutionary interpretations in the family. It also aimed to compose a database for comparative paleontological studies. Fresh and dried samples of 23 species belonging to genera *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Microlepia*, *Oenotrichia*, *Paesia* and *Pteridium* were morphoanatomically analyzed. Descriptions of the family, genera or groups of species, and species are provided, as well as an identification key and morphological and anatomical illustrations of the species. Despite being an organ with conserved anatomical features, the rhizome showed characters with taxonomic and evolutionary relevance. The major morphoanatomical characters in the Dennstaedtiaceae rhizome are: growth habit (creeping or ascending), symmetry (dorsiventral or radial), indument (catenate hairs and comose scales), zones of sclerified and non-sclerified parenchymas in the cortex and pith, presence or absence of aerophores, type of intercellular protuberances (filaments or strands), type of tracheary elements (tracheids or vessel elements), and stele type (solenostele, dictyostele, polycyclic solenostele or polycyclic dictyostele). This study points out the paraphyly of *Dennstaedtia* and *Microlepia*, and suggests the division of some genera into groups of species. Some evolutionary trends in the family, which culminated in morphological and adaptive differentiations, are also reported.

**Keywords:** *Dennstaedtia*, *Pteridium*, solenostele, polycyclic stele, dictyostele, aerophores.

## 1. INTRODUÇÃO

Dennstaedtiaceae Lotsy é uma família monofilética de samambaias leptosporangiadas constituída por ca. 10-12 gêneros e aproximadamente 200 espécies com distribuição sub-cosmopolita (Kramer 1990; Smith et al. 2006, 2008; Arana et al. 2014). De acordo com o registro fóssil, a família é datada em 75 milhões de anos com datação molecular estimada em 115 milhões de anos (Serbet e Rothwell 2003; Schneider et al 2004). Predomina hábito terrestre, e as plantas possuem rizoma longo rastejante com tricomas articulados e estele solenostélica ou polistélica. As folhas são 2-4 pinadas, com 1 ou 2 feixes vasculares, as nervuras livres ou raramente anastomosadas, os soros marginais ou submarginais (Smith et al. 2006).

A maioria dos estudos realizados para Dennstaedtiaceae destacam a estrutura morfológica das folhas (Kaur 1971; Nair e Sem 1974; Kramer 1990; Guo e Xião-Si 2006; Assis e Salino 2011; Schwartsburd 2012; Schwartsburd et al. 2012; Schwartsburd e Prado 2014; Yañez et al. 2014) e têm se mostrado uma ferramenta útil para a taxonomia e inferências de relações filogenéticas na família e demais samambaias, além de outros grupos de plantas vasculares (Judd et al. 2009; Vasco et al. 2013).

As características do rizoma também podem oferecer uma fonte valiosa de dados para estudos ecológicos, taxonômicos, sistemáticos, filogenéticos e anatomia comparada em samambaias (Ogura 1972; Gluber 1981; Hovenkamp 1990; Navarrete e Øllgaard 2000; Rakotondrainibe e Tronchet 2009; Rojas-Alvarado 2010; Rojas-Alvarado e Chaves-Fallas 2013). No entanto, o valor da morfologia do rizoma tem sido pouco ou é raramente explorada (Hovenkamp 1990). Em Dennstaedtiaceae, estudo do rizoma com enfoque anatômico foi realizado por Gwynne-Vaughan (1903) e Ogura (1972), mas limitaram-se a algumas espécies. Além disso, dados importantes como análise morfológica, os tipos e a constituição química das células, caracteres do córtex e da epiderme, que possuem importância taxonômica, evolutiva e ecológica, não foram investigados.

A anatomia do rizoma em samambaias, principalmente do sistema vascular, é considerada uma característica conservada desse órgão em razão das baixas influências ambientais por ele sofridas (Srivastava e Chandra 2009). Provavelmente,

a diversidade entre os sistemas vasculares primários e outros sistemas internos foi estabelecida no início da evolução das plantas vasculares terrestres (Beck et al. 1982). Plantas datadas do Devoniano e com representantes atuais, dentre elas as samambaias, mostram a anatomia do estelo praticamente inalterada (Taylor 2009). Nesse sentido, o rizoma torna-se um órgão mais estável para estudos de anatomia comparada com finalidades taxonômicas e filogenéticas em samambaias (Srivastava e Chandra 2009).

Em Dennstaedtiaceae, o conhecimento acerca da estrutura morfoanatômica do rizoma, principalmente o estelo, pode contribuir para o melhor entendimento das relações entre os gêneros da família, além de gerar dados importantes para a taxonomia, uma vez que gêneros como *Dennstaedtia* Bernh, *Microlepia* C. Presl e *Hypolepis* Bernh ainda apresentam problemas quanto à delimitação (Mickel 1973; Navarete e Øllgaard 2000; Yañez et al. 2014). As inferências moleculares apontam *Dennstaedtia* como um gênero parafilético e proximamente relacionado a *Microlepia* (Wolf 1995, Schuettpelz e Pryer 2007). Foi sugerido que *Hypolepis* seja um gênero parafilético (Schwartzburd 2012; Brownsew 1983; Mickel e Smith 2004).

Na área de paleontologia, a análise do rizoma fornece informações relevantes para identificação e estabelecimento de relações entre grupos fósseis e atuais (Hasebe et al. 1995; Pryer et al. 1995; Smith 1995; Cantrill 1997; Matsumoto et al. 2006). O estudo comparativo de rizoma fóssil com o das espécies atuais também possibilita inferir a evolução do sistema vascular em samambaias e demais plantas vasculares (Ranker et al. 2008). Por exemplo, o gênero fóssil *Microlepiopsis* Serbet e Rothwell e a espécie *Dennstaedtiopsis aerenchymata* foram assim designadas pela sua morfoanatomia muito similar aos gêneros atuais de *Microlepia* e *Dennstaedtia*, respectivamente (Serbet e Rothwell 2003; Shi et al. 2013).

Objetivou-se nesse trabalho explorar a variação dos caracteres morfonatômicos dentre gêneros, grupos de espécies e espécies de Dennstaedtiaceae, que possam auxiliar na taxonomia, no entendimento das relações evolutivas entre os gêneros e também fornecer uma base de dados para estudos de paleontologia comparada.

## 2. METODOLOGIA

Foram amostradas 23 espécies pertencentes aos gêneros *Blotiella* R.M.Tryon, *Dennstaedtia* Bernh., *Histiopteris* J. Agardh, *Hypolepis* Bernh., *Microlepia* C. Presl, *Oenotrichia* Fourn., *Paesia* A. St.-Hill e *Pteridium* Gled. ex Scop. de ocorrência no Brasil, Japão, Nova Caledônia e Nova Zelândia. Para espécies de ocorrência no Brasil, rizomas foram coletados no Parque Nacional Serra dos Órgãos (Rio de Janeiro - Brasil), Parque Estadual da Serra do Brigadeiro (Minas Gerais - Brasil), Reserva Particular do Patrimônio Natural, Mata do Sossego (Simonésia, Minas Gerais - Brasil) e municípios de Ouro Preto, Visconde do Rio Branco, Viçosa (Minas Gerais - Brasil) e Guapimirim (Rio de Janeiro - Brasil). Os respectivos vouchers foram depositados no Herbário VIC da Universidade Federal de Viçosa. Para espécies de ocorrência no Japão, Nova Caledônia e Nova Zelândia, amostras de rizomas herborizados foram retiradas de exsicatas do acervo de herbários nacionais e internacionais. As siglas dos herbários consultados seguem Thiers (2015).

Para o estudo mofoanatômico foram utilizadas, sempre que possível, repetições de três indivíduos por espécie estudada. As amostras de rizoma foram retiradas da região compreendida entre duas folhas, fixadas em FAA 50 (Johansen 1940), desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato (Leica Historesin, Nussloch/Heidelberg, Germany). Secções transversais e longitudinais de 5 - 7 µm de espessura foram obtidas em micrótomo de avanço (modelo Spencer 820, American Optical Corporation, Buffalo, NY, EUA) coradas com azul de toluidina pH 7,2 (O Brian'e Mccully 1981) e posteriormente montadas em resina sintética (Permunt-Fischer). As amostras provenientes de material herborizado foram submetidas ao processo de reidratação (Smith e Smith 1942) e processadas de acordo com a metodologia descrita para material fixado em FAA 50.

Para evidenciar a natureza polissacarídica dos grânulos armazenados no tecido parenquimático, foi realizado teste histoquímico com Reagente de Schiff/ácido periódico - PAS - (McManus 1948). Para evidenciar os tipos de elementos traqueais, fragmentos de rizoma foram macerados em solução de Jeffrey (Johansen 1940) por cerca de 20 horas. Posteriormente, o material foi lavado em água destilada e álcool etílico 50% e corado por 5 horas com safranina 1% em etanol

50%. Após coloração e lavagem do material em etanol 30% foram montadas lâminas temporárias usando gelatina glicerinada.

As observações e documentação fotográfica foram realizadas em fotomicroscópio (modelo Olympus AX70TRF, Olympus Optical, Tóquio, Japão) com câmera digital acoplada (Zeiss AxioCam HR3, Zeiss, Göttingen, Alemanha), do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa.

A análise da morfologia externa dos rizomas foi realizada com auxílio de microscópio estereoscópio (Motic SMZ 068). Foram considerados caracteres como a filotaxia, apêndices epidérmicos e ramificação (Hovenkamp, 1990).

Para a análise anatômica do rizoma, principalmente para a classificação dos tipos de estelo, foi utilizado como referência Ogura (1972) e para as protuberâncias intercelulares Potgieter e Van Wyk (1992).

Foi elaborada uma chave de identificação a fim de auxiliar em estudos comparativos com fósseis que ainda carecem de informação para identificação ou para aqueles que ainda venham a ser encontrados.

A descrição da família foi baseada na variação morfoanatômica observada e comparada com a disponível na literatura. As descrições de gêneros e grupos de espécies foram mantidas breves pelo fato dos gêneros e suas circunscrições possivelmente serem alteradas nos próximos anos. As descrições específicas foram apresentadas com maior detalhamento, a fim de prover dados para comparações mais concisas com espécimes fósseis, principalmente das espécies de ampla distribuição geográfica.

### **3. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### ***Tratamento taxonômico***

#### **Dennstaedtiaceae Lotsy**

*Caule* geralmente dorsiventral, reptante, prostrado a ereto, ramificado ou não, filotaxia alterna; *aeróforos* presentes ou ausentes; *indumento* formado por *tricomas* catenados, filiformes, raramente escamas comosas, raramente glabro; *epiderme*

unisseriesada; *córtex* com regiões de parênquima esclerificado; *solenostelo*, *dictiostelo*, *soleno-policiclostelo*, ou *dictio-policiclostelo*, endoderme interna e externa (solenostelo, soleno-policiclostelo); *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes ou raramente elementos de vaso; *floema* em células crivadas; *medula* com regiões de parênquima esclerificado, ou não esclerificado; *protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” ou do tipo filamento, presentes nos espaços intercelulares do córtex e/ou da medula. *Base do pecíolo* com ou sem gemas, com ou sem tricomas tectores catenados, com ou sem raízes.

### **Chave para os gêneros e grupos de espécies de Dennstaedtiaceae, baseada na morfoanatomia do rizoma**

Obs.: elaborada a partir das espécies analisadas; imprecisa na diferenciação de algumas espécies de *Dennstaedtia* e *Microlepia*.

1. Caule com solenostelo.....2
  2. Caule com tricomas catenados e escamas comosas ..... 4. *Histiopteris*
  2. Caule apenas com tricomas catenados.....3
    3. Caule com solenostelo estrelar .....5. grupo de *Hypolepis* com *solenostelo estrelar*
    3. Caule com solenostelo anelar.....4
    4. Linhas de aeróforos presentes.....5
      5. Medula com predomínio de parênquima esclerificado.....9. *Paesia*
      5. Medula apenas com a região periférica com parênquima esclerificado ..... 6.grupo de *Hypolepis* com *solenostelo circular*
  4. Linhas de aeróforos ausentes..... 6
    6. Córtex interno com parênquima esclerificado (adjacente à endoderme externa).....8. *Oenotrichia*
    6. Córtex interno não esclerificado .....7
      7. Medula apenas com a região periférica com parênquima esclerificado.....3. Grupo de *Dennstaedtia* com solenostelo (em parte; 3.1. *D. globulifera*), e 7. *Microlepia* (em parte; 7.4. *M. speluncae*)

7. Medula com predomínio de parênquima esclerificado.....  
 .....3. Grupo de *Dennstaedtia* com solenostelo  
 (em parte; 3.2. *D. scabra*, 3.3. *D. hirsuta*, 3.4. *D. wilfordii*), e 7.  
*Microlepia* (em parte; 7.1. *M. marginata*, 7.2. *M. izu-peninsulae*, 7.3.  
*M. obtusiloba*, 7.4. *M. strigosa*)
1. Caule com dictiostelo, dictio-policiclostelo ou soleno-policiclostelo
8. Caule com dictio-policiclostelo .....10. *Pteridium*
8. Caule com dictiostelo ou soleno-policiclostelo .....9
9. Caule com dictiostelo .....1. *Blotiella*
9. Caule com soleno-policiclostelo ..... 2. Grupo de *Dennstaedtia*  
 com soleno-policiclostelo

### 1. *Blotiella*

*Caule* radial, prostrado a ereto, com aeróforos, tricomas catenados; *dictiostelo* (intermediário entre solenostelo e dictiostelo).

- 1.1- ***Blotiella lindeniana*** (Hook.) R.M. Tryon, Contr. Gray Herb. 191: 99. 1962.  
*Lonchitis lindeniana* Hook., Sp. Fil. [W.J. Hooker] 2: 56, t. 89A. 1851. (**Figs. 1C-E, 5A-G**).

Caule radial, prostrado a ereto, ca. 11 – 20 mm diâm.; *aeróforos* curtos, descontínuos; *tricomas* catenados, filiformes, *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *dictiostelo* intermediário entre solenostelo e dictiostelo, meristeles envolvidas por endoderme com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado, não esclerificado apenas na região adjacente à endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” no espaços intercelulares do córtex interno. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas tectores catenados e sem raízes.

**Material analisado:** Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd & I. Becari-Viana 3348* (VIC); Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd & I. Becari-Viana 3401* (VIC); Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd & I. Becari-Viana 3414* (VIC).

## 2. Grupo de *Dennstaedtia* com soleno-policiclostelo

*Caule* dorsiventral, reptante, sem aeróforos, filotaxia alterna, glabros; *soleno-policiclostelo*.

**2.1- *Dennstaedtia dissecta*** T. Moore, Index Fil. [T. Moore]. 305. 1861. *nom. nov.* pro *Polypodium dissectum* Sw., Prodr. [O.P. Swartz]. 134. 1788. (**Figs. 6H-I**).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, ca. 4 – 6 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *tricomas* ausentes; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com anel de parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *soleno-policiclostelo* subtipo *Dennstaedtia*, com uma protuberância de sistema vascular interna ao anel solenostelo, endoderme externa e interna com células tabulares; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com parênquima predominantemente não esclerificado, esclerificado apenas na região periférica; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex e medula; *Protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” nos espaços intercelulares do córtex interno. *Base do pecíolo* com gemas e raízes, *tricomas* catenados ausentes.

**Material analisado:** Argentina, Misiones, *G.J. Yañez & G.J. Marquez 104* (VIC).

**2.2- *Dennstaedtia obtusifolia*** (Willd.) T. Moore, Index Fil. [T. Moore]. 306. 1861. *Dicksonia obtusifolia* Willd., Sp. Pl., ed. 4 [Willdenow] 5: 483. 1810. (**Figs. 2D, E, 6J-N**).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, ca. 4.70 – 14.50 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *tricomas* ausentes; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com anel de parênquima

esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenopoliciclostelo* subtipo soleno-diciclostelo, com dois anéis concêntricos de solenostelo, o interno podendo apresentar-se na forma de protostelo, ambos separados por dois anéis de parênquima esclerificado, endoderme externa e interna com células tabulares; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* reduzida e ocupada com parênquima não esclerificado, as vezes ausente; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex; *protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” nos espaços intercelulares do córtex mediano, córtex interno e parênquima não esclerificado entre os anéis de feixe vascular. *Base do pecíolo* com gemas e raízes, tricomas ausentes.

**Material analisado:** Brasil, MG, *P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 2981* (VIC); Brasil, MG, *P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3070* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 10* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 11* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 12* (VIC).

### 3. Grupo de *Dennstaedtia* com solenostelo

*Caule* dorsiventral, reptante, sem aeróforos, filotaxia alterna, tricomas catenados; *solenostelo*.

**3.1 - *Dennstaedtia globulifera*** (Poir.) Hieron., Bot. Jahrb. Syst. 34(4): 455. 1904. *Polypodium globuliferum* Poir., Encycl. [J. Lamarck et al.] 5: 554. 1804. (**Figs. 2A, 6E-G, 10D**).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, ca. 5.5 – 9.50 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *epiderme unisseriada*; *tricomas* catenados; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com anel de parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com parênquima predominantemente não esclerificado, esclerificado apenas na região periférica;

*amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex e medula; *protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” nos espaços intercelulares do córtex mediano, interno e parênquima não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e sem raízes.

**Material analisado:** Brasil, MG, *P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3069* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 06* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 07* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 08* (VIC).

**3.2 - *Dennstaedtia scabra*** (Wall. ex Hook.) T. Moore, Index Fil. [T. Moore]. 307. 1861. *Dicksonia scabra* Wall. ex Hook., Sp. Fil. [W.J. Hooker] 1: 80. 1844. (**Figs. 2F, 6B**).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, ca. 1.68 – 2.10 mm diâm., com filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *epiderme unisseriada*; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com um anel de parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células tabulares; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com parênquima predominantemente esclerificado, parênquima não esclerificado apenas na região adjacente à endoderme interna. *Protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” nos espaços intercelulares do córtex mediano e interno. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e sem raízes.

**Material analisado:** Japão, Gifu, *Yamamoto 2636* (VIC,TNS); Japão, Kagoshima, *Yamanaka s.n.* (VIC-44.535, TNS).

**3.3- *Dennstaedtia hirsuta*** (Sw.) Mett. ex Miq., Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi 3: 181. 1867. *Davallia hirsuta* Sw., J. Bot. [Schrader] 1800(2): 87. 1801. (**Figs 2B, C, 6A**).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, ca. 1.17 – 2.15 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *epiderme unisseriada*; *tricomas* catenados; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com um anel de

parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, com endoderme externa e interna, ambas em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com parênquima predominantemente esclerificado, parênquima não esclerificado apenas na região adjacente à endoderme interna. *Protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” nos espaços intercelulares do córtex mediano e interno. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e raízes ausentes.

**Material analisado:** Japão, Kagoshima, *Takesako 4188* (VIC,TNS); Japão, Kagoshima, *Shimozono s.n.* (VIC-44.536, TNS).

**3.4 - *Dennstaedtia wilfordii*** (T. Moore) H. Christ in C. Chr., Index Filic., Suppl. 1: 24. 1913. *Microlepidia wilfordii* T. Moore, Index Fil. [T. Moore]. 299. 1861, *nom. nov.* pro *Davallia rhomboidea* Hook., Sec. Cent. Ferns t. 48. 1860. (**Figs. 2G, 6C, D**).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, ca. 1.21– 1.90 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *epiderme unisseriada*; *tricomas* do tipo catenados; *epiderme* unisseriada, células tabulares; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com parênquima predominantemente esclerificado, parênquima não esclerificado apenas na região adjacente à endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo “strands” nos espaços intercelulares do córtex mediano e interno. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e sem raízes.

**Material analisado:** Japão, Gifu, *Yuzawa 3494* (TNS); Japão, Aomori, *M. Saito s.n.* (VIC- 44.526, TNS); Japão, Gifu, *Nagase s.n.* (VIC-44.538, TNS).

#### **4. *Histiopteris***

*Caule* dorsiventral, reptante, com aeróforos, filotaxia alterna, tricomas catenados e escamas comosas; *solenostelo*.

**4.1- *Histiopteris incisa*** (Thunb.) J. Sm., Hist. Fil. 295. 1875. *Pteris incisa* Thunb., Prodr. Pl. Cap. 171. 1800. (Figs. 3A-C, 5H-O, 10B).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 6,30 – 11.50 mm diâm., com filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *epiderme unisseriada*; *tricomas* do tipo escamas comosas e tricomas catenados filiformes; *córtex externo* com uma faixa de parênquima esclerificado, interrompido na região dos aeróforos; *córtex mediano* com parênquima não esclerificado; *córtex interno* com uma faixa de parênquima esclerificado; *solenostelo*, anelar à estrelar com pólos de protoxilema bem definidos, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com parênquima predominantemente não esclerificado, parênquima esclerificado em uma faixa na região periférica; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamentos nos espaços intercelulares dos aeróforos, córtex mediano e parênquima não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, raízes, escamas colmosas e tricomas catenados filiformes.

**Material examinado:** Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 19* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 20* (VIC); Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 21* (VIC); Nova Zelândia, Kaimanawa Ecological Region, *Enzat 141* (CHR).

## **5. Grupo de *Hypolepis* com solenostelo estrelar**

*Caule* dorsiventral, reptante, com aeróforos, filotaxia alterna, tricomas catenados; *solenostelo* com forma estrelar.

**5.1 - *Hypolepis acantha*** Schwartsb., Kew Bull. 67(4): 816, Figs. 1A–C, 3A, B. 2012. (Fig. 6C).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, filotaxia alterna; *aeróforos* em longos e contínuos, dorso-laterais; *epiderme unisseriada*; *tricomas* catenados; *córtex externo* com uma faixa de parênquima esclerificado, interrompido na região dos

aeróforos; *córtex mediano* com parênquima não esclerificado; *córtex interno* com uma faixa de parênquima esclerificado; *solenostelo*, estrelar com pólos de protoxilema bem definidos, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com parênquima predominantemente não esclerificado, parênquima esclerificado em uma estreita faixa e em formato estrelar na região periférica; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamentos nos espaços intercelulares dos aeróforos, *córtex mediano* e parênquima não esclerificado adjacente a medula. *Base do pecíolo* com gemas, raízes e tricomas catenados.

**Material analisado:** Brasil, MG, P.B. *Schwartsburd et al 2264* (VIC).

**5.2 - *Hypolepis stolonifera* var. *nebularis*** Schwartsb., Kew Bull. 67(4): 822, Figs. 1D–F, 3E, F. 2012. (Figs. 6A, B, 7E, 10A).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 2.20 – 5.35 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com uma faixa de parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex mediano* com parênquima não esclerificado; *córtex interno* com uma faixa de parênquima esclerificado; *solenostelo*, estrelar com pólos de protoxilema bem definidos, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima não esclerificado, parênquima esclerificado em uma estreita faixa e em formato estrelar na região periférica; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do *córtex* e medula; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do *córtex mediano*, dos aeróforos e região medular adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, raízes e tricomas catenados.

**Material analisado:** Brasil, RJ, I. *Becari-Viana & J.B.S. Pereira 13* (VIC); Brasil, RJ, I. *Becari-Viana & J.B.S. Pereira 14* (VIC); Brasil, RJ, I. *Becari-Viana & J.B.S. Pereira 15* (VIC).

**5.3- *Hypolepis stolonifera* Fée var. *stolonifera*, Crypt. Vasc. Brésil 2: 35, t. 91, Fig. 2. 1873. (Figura 7D).**

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 1.85 – 5.50 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com uma faixa de parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex mediano* com parênquima não esclerificado; *córtex interno* com uma faixa de parênquima esclerificado; *solenostelo*, estrelar com pólos de protoxilema bem definidos, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima não esclerificado, parênquima esclerificado em uma estreita faixa e em formato estrelar na região periférica; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do córtex mediano, dos aeróforos e na região medular adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, raízes e tricomas catenados.

**Material analisado:** Brasil, SP, P.H. Labiak et al 4269 (VIC).

**5.4 - *Hypolepis mitis* Kunze ex Kuhn, Linnaea 36: 105. 1870. (Figs. 1F, 7F-M).**

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 3.11 – 4.30 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com uma faixa de parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex mediano* com parênquima não esclerificado; *córtex interno* com uma faixa de parênquima esclerificado; *solenostelo*, estrelar com pólos de protoxilema bem definidos, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima não esclerificado; parênquima esclerificado em uma estreita faixa e em formato estrelar na região periférica; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex e medula; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do córtex mediano, dos aeróforos e na região medular adjacente a endoderme interna. *Base*

do pecíolo com gemas, raízes e tricomas catenados.

**Material analisado:** Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3021 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3097 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 03 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 04 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 05 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3316 (VIC).

## 6 - Grupo de *Hypolepis* com solenostelo circular

*Caule* dorsiventral, reptante, com aeróforos, filotaxia alterna, tricomas catenados; *solenostelo* com forma circular ou anelar.

**6.1- *Hypolepis punctata*** (Thunb.) Mett. in Kuhn, Filic. Afr. 120. 1868. *Polypodium punctatum* Thunb., Fl. Jap. 337. 1784. (**Fig. 7B**).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 2,80 – 4 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com uma faixa de parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex mediano* com parênquima não esclerificado; *córtex interno* com uma faixa de parênquima esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima não esclerificado; parênquima esclerificado em uma estreita faixa e em formato anelar na região periférica; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do córtex mediano, dos aeróforos e região medular adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, raízes e tricomas do tipo catenado.

**Material analisado:** Japão, Fukuoka, Tsutsui 5135 (VIC, TNS).

**6.2 - *Hypolepis rugosula*** (Labill.) J. Sm. subsp. *pradoana* Schwartzb., Kew Bull. 67(4): 818, Figs. 2A–E, 3C, D. (**Figs. 1G, H, 7A**).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 2.20 – 4.10 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com uma faixa de parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex mediano* com parênquima não esclerificado; *córtex interno* com uma faixa de parênquima esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima não esclerificado, parênquima esclerificado em uma estreita faixa e em formato anelar na região periférica; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex e medula; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do córtex mediano, dos aeróforos e região medular adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, raízes e tricomas catenados.

**Material analisado:** Brasil, RJ, *I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 01* (VIC).

## **7 – *Microlepia***

*Caule* dorsiventral, reptante, sem aeróforos, filotaxia alterna, tricomas catenados; *solenostelo* com forma circular ou anelar.

**7.1 - *Microlepia marginata*** (Panz.) C. Chr., Index Filic. 212. 1905. *Polypodium marginatum* Panz. in Christman, Vollst. Pflanzensyst. 13(1): 199. 1786. (**Figs. 4D, E, 8J-L**).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, ca. 2.10 – 4.15 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* em células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado; parênquima não esclerificado em uma estreita faixa adjacente a endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo strands nos

espaços intercelulares do córtex interno e no tecido não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com tricomas catenado e sem raízes, gemas não visualizadas.

**Material analisado:** Japão, Kyushu, *K. Iwatsuki & M. Kato 79* (CHR); China, Shixing Xian, X.W. *Wang et al 368* (CHR); Japão, Kagoshima, *Haruda 366* (VIC,TNS); Japão, Kagoshima, *Takesako 5597* (VIC, TNS).

### **7.2 - *Microlepia izu-peninsulae* Sa. Kurata, J. Geobot. 11: 4. 1962. (Fig. 8C).**

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, 1.90 – 3.35 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado; parênquima não esclerificado em uma estreita faixa adjacente a endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo strands nos espaços intercelulares do córtex interno e do tecido não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com tricomas catenado e sem raízes, gemas não visualizadas.

**Material analisado:** Japão, Honshû, *T. Nakaike s.n.* (CRH- 239661).

### **7.3 - *Microlepia obtusiloba* Hayata, Bot. Mag. [Tokyo] 23: 27. 1909. (Fig. 8B).**

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, 2.20 – 3.15 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado; parênquima não esclerificado em uma estreita faixa

adjacente a endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo strands nos espaços intercelulares do córtex interno e no tecido não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com tricomas catenados e sem raízes, gemas não visualizadas.

**Material analisado:** Japão, Kyushu, *K.Iwatsuki & M.Kato 51* (CRH)

**7.4 - *Microlepia strigosa*** (Thunb.) C. Presl, Epimel. Bot. 95. 1851. *Trichomanes strigosum* Thunb. in Murray, Syst. Veg., ed. 14. 941. 1784. (Figura 8A).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, 1.95 – 3.35 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueídes escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado, parênquima não esclerificado em uma estreita faixa adjacente a endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo strands nos espaços intercelulares do córtex interno e no tecido não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e sem raízes.

**Material examinado:** Nova Zelândia, *A.F.Braithwaite 2491* (CRH); Nova Zelândia, Easter Island, *J.Hovell s.n.* (CRH-465258 A); Japão, Kagoshima, *M.Kido 12966* (VIC, TNS).

**7.5 - *Microlepia speluncae*** (L.) T. Moore, Index Fil. [T. Moore]. 93. 1857. *Polypodium speluncae* L., Sp. Pl. 2: 1093. 1753. (Figs. 4F, 8D-I, 10E).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, 6.50 – 9.25 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* ausentes; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado; *córtex interno* com parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por

traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima não esclerificado; parênquima esclerificado em uma estreita faixa em formato anelar na região mediana; *protuberâncias intercelulares* do tipo strands nos espaços intercelulares do córtex interno e no tecido não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e raízes.

**Material analisado:** Brasil, RJ, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3290 (VIC); Brasil, RJ, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3310 (VIC); Brasil, RJ, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3315 (VIC); Papua-Nova Guiné, Misima Island, J.R.Croft 836 (CRH).

## 8 – *Oenotrichia*

*Caule* dorsiventral, reptante, sem aeróforos, filotaxia alterna, tricomas catenados; *solenostelo* com forma circular ou anelar.

***Oenotrichia maxima*** (Fourn.) Copel., Univ. Calif. Publ. Bot. 16: 82. 1929. *Leucostegia maxima* Fourn., [obra não encontrada]. (Figs. 5P-T).

*Caule* dorsiventral, reptante, ramificado, com filotaxia alterna; *aeróforos* não visualizados; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo, mediano e interno* com parênquima esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado; parênquima não esclerificado em uma estreita faixa na região adjacente a endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do tecido não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com tricomas catenados e raízes, gemas não visualizadas.

**Material examinado:** Nova Caledônia, Mé Ongué, G. Brownlie 200 (CRH).

## 9 - *Paesia*

*Caule* dorsiventral, reptante, com aeróforos, filotaxia alterna, tricomas

catenados; *solenostelo* com forma circular.

**9.1 - *Paesia glandulosa*** (Sw.) Kuhn, Chaetopterides 27. 1882. *Cheilanthes glandulosa* Sw., Kongl. Vetensk. Acad. Handl. 1817: 77. 1817. (**Figs. 4A, B, 9C-H, 10F**).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, 1.73 – 2.60 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomias* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex interno* com uma faixa de parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado, parênquima não esclerificado em uma estreita faixa adjacente a endoderme interna; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do córtex mediano, na região dos aeróforos e no parênquima não esclerificado adjacente a endoderme interna. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e sem raízes.

**Material examinado:** Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd & A.P. Fortuna-Perez 2929* (VIC); Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd & A.P. Fortuna-Perez 2930* (VIC); Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd & A.P. Fortuna-Perez 2931* (VIC).

**9.2 - *Paesia rugosula*** (Labill.) Kuhn, Chaetopterides. 27. 1882. *Pteris rugosula* Labill., Sert. Austro-Caledon. 6, t. 8. 1824. (**Fig. 9B**).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, 1.65 – 2.10 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomias* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex interno* com uma faixa de parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com

cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado, parênquima não esclerificado em uma estreita faixa adajacente a endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento presente nos espaços intercelulares do córtex interno. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e sem raízes.

**Material analisado:** Nova Caledônia, Mt. More, G. Brownlie 463 (CRH).

**9.3 - *Paesia scaberula*** (A. Rich.) Kuhn, Chaetopterides. 27. 1882. *Pteris scaberula* A. Rich., Voy. Astrolabe 82, t. 11. 1832. (Figs. 4C, 9A).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, 1.71 – 2.75 mm diâm., filotaxia alterna; *aeróforos* longos e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* do tipo catenado; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com parênquima não esclerificado; *córtex mediano* com parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex interno* com uma faixa de parênquima não esclerificado; *solenostelo*, anelar à estrelar com pólos de protoxilema evidentes, com endoderme externa e interna, ambas com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por traqueides escalariformes e *floema* por células crivadas; *medula* com predomínio de parênquima esclerificado, parênquima não esclerificado em uma faixa estreita adjacente a endoderme interna; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento nos espaços intercelulares do córtex interno. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e sem raízes.

**Material analisado:** Nova Zelândia, Kauaeranga, D.M. Smith 84 (CRH); Nova Zelândia, Dome, L.B. Moore (CRH-533179).

## 10 - *Pteridium*

*Caule* dorsiventral, reptante, com aeróforos, filotaxia alterna, tricomas catenados; *dictio-policiclostelo*.

**10.1 - *Pteridium arachnoideum*** (Kaulf.) Maxon subsp. *arachnoideum*, J. Washington Acad. Sci. 14(4): 89. 1924. *Pteris arachnoidea* Kaulf., Enum. Filic. 190. 1824, *nom. cons.* (Figs. 3E, F, 9J-N).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 5.30 – 13.25 mm diâm., com filotaxia alterna; *aeróforos longos* e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com uma camada contínua de esclerênquima subepidérmico; *córtex mediano* com parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex interno* com predomínio de parênquima não esclerificado e grupos de parênquima esclerificado; *dictio-policiclostelo* subtipo *Pteridium*, com feixes vasculares organizados em dois anéis concêntricos de meristeles, parênquima esclerificado organizado em duas faixas descontínuas entre os anéis de meristeles; *endoderme* com células em formato tabular; *periciclo* com cerca de 2 camadas de células isodiamétricas; *xilema* constituído por elementos de vaso e *floema* por células crivadas; *medula* reduzida com predomínio de parênquima não esclerificado, parênquima esclerificado em grupos dispersos de células; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex e parênquima não esclerificado entre as meristeles; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento e “strands” respectivamente entre os espaços intercelulares dos aeróforos e parênquima não esclerificado próximo as meristeles. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e raízes.

**Material analisado:** Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd et al 2838* (VIC, NSW); Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd et al 2837* (VIC); Brasil, MG, *P.B.Schwartsburd et al 3383* (VIC).

**10.2 - *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre*** (Schrad.) Schwartsb. & P.L.R. Moraes, Phytotaxa 170(2): 111. 2014. *Pteris campestris* Schrad., Gott. Gel. Anz. 1824: 871. 1824. (Figs. 3D, 9I, 10C).

*Caule* dorsiventral, longo-reptante, ramificado, ca. 9.40 – 11.80 mm diâm., com filotaxia alterna; *aeróforos longos* e contínuos, dorso-laterais; *tricomas* catenados; *epiderme* unisseriada; *córtex externo* com uma camada contínua de esclerênquima subepidérmico; *córtex mediano* com parênquima esclerificado, interrompido nas regiões dos aeróforos; *córtex interno* com predomínio de parênquima não esclerificado e grupos de parênquima esclerificado; *dictio-policiclostelo* subtipo *Pteridium*, com feixes vasculares organizados em dois anéis concêntricos de meristeles, parênquima esclerificado organizado em duas faixas

descontínuas entre o primeiro e o segundo anel de meristeles; *endoderme* com células em formato tabular, *xilema* constituído por elementos de vaso e *floema* por células crivadas; *medula* reduzida com predomínio de parênquima não esclerificado, parênquima esclerificado em grupos dispersos de células; *amido* acumulado no parênquima não esclerificado do córtex e parênquima não esclerificado entre as meristeles; *protuberâncias intercelulares* do tipo filamento e “strands” entre os espaços intercelulares respectivamente dos aeróforos e parênquima não esclerificado próximo as meristeles. *Base do pecíolo* com gemas, tricomas catenados e raízes.

**Material analisado:** Brasil, BA, *M.C.N. Alves da Silva et al 01* (VIC, NSW).

### ***Novas perspectivas taxonômicas***

O predomínio em Dennstaedtiaceae de crescimento reptante (figs. 1A, F, G, 2A, B, D, F, G, 3A, D, E, 4A, C, D, F), solenostelo (figs. 5H, P, 6 A-C, E, 7A-F, 8A-D, J, 9A-C), gemas epipeciolares ( fig. 1A) e parênquima esclerificado no córtex e medula, sugerem que o rizoma mantém conservada e homogênea suas características morfoanatômicas. Mesmo assim, os caracteres do rizoma mostram-se importantes entre os gêneros e devem ser considerados nos tratamentos taxonômicos.

O crescimento do tipo ascendente, o caule radial e o dictiostelo em *Blotiella lindeniana* (figs. 1C, D, 5A) são caracteres taxonômicos exclusivos que devem ser utilizados na descrição do táxon, assim como o dictio-policiclostelo subtipo *Pteridium* em espécies do gênero *Pteridium* (figs. 9I, J), as escamas comosas em *Histiopteris incisa* (figs. 3C, 10B) e os padrões de distribuição das faixas de parênquima esclerificado em *Paesia* e *Oenotrichia* (figs. 9D, G, 5P-R). Além destes caracteres que apresentam alguma exclusividade, ressalta-se a ocorrência de aeróforos distribuídos entre as espécies dos gêneros *Blotiella*, *Hypolepis*, *Histiopteris*, *Paesia* e *Pteridium* (figs. 1B, E, H, 3B, F, 4B, 5F, L, 7A-F, H, 9B, C, H-L).

Além de ocorrer em Dennstaedtiaceae, aeróforos estão distribuídos entre várias famílias de samambaias, no entanto, é mais comum seu registro para o pecíolo (Davies 1991). Para o rizoma, aeróforos são poucos estudados, possivelmente por se tratar de um órgão subterrâneo. Em Dennstaedtiaceae estas estruturas foram mencionadas para *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn e *Histiopteris incisa* por Ogura (1972) como "estrias pneumáticas" e em espécies de *Hypolepis* e

*Dennstaedtia* por Heidelberg (1976). O prolongamento do córtex interno em direção a epiderme, verificado apenas entre as subespécies de *Pteridium* (fig. 9L), foi denominado de “neck” por Watt (1979) em estudo com *Pteridium aquilinum* var. *aquilinum*. Apesar dos aeróforos terem sido relatados para o rizoma das espécies *Dennstaedtia sprucei* e *Dennstaedtia lambertiana* (Heidelberg 1976), não foi verificado a ocorrência dessas estruturas em nenhuma das espécies do gênero amostradas.

Estômatos distribuídos somente na linha de aeróforo foram também verificados por Ogura (1972) em estudos com *Histiopteris incisa* e *Pteridium aquilinum*, mas a ocorrência de protuberâncias intercelulares (figs. 7I, 5L) foi uma característica exclusiva. Estas estruturas devem ser melhor estudadas estrutural e anatomicamente para avaliar o seu potencial taxonômico e funcional (Potgieter e Van 1992).

Em geral pouco se conhece da distribuição dos aeróforos em samambaias. Davies (1991) ressalta a importância de investigações desse tecido de aeração em decorrência de sua importância para a taxonomia em nível de gênero. Neste sentido, a descrição dos aeróforos entre espécies de Dennstaedtiaceae ampliam os dados morfoanatômicos e evidencia a importância desse caráter, ainda pouco explorado, para a família.

Os dois tipos de estelos visualizados em *Dennstaedtia*: solenostelo em *D. globulifera*, *D. scabra*, *D. wilfordii*, *D. hirsuta* ( figs. 6A-C, E) e soleno-policiclostelo em *D. obtusifolia* e *D. dissecta* (figs. 6H, J), são evidências anatômicas que reforçam as inferências filogenéticas de que *Dennstaedtia* seja parafilético como atualmente circunscrita (Wolf 1995, Schuettpelz e Pryer 2007). Provavelmente, estudos futuros segregarão *Dennstaedtia* em dois ou mais gêneros, com um deles agrupando as espécies com soleno-policiclostelo (grupo de *Dennstaedtia* com soleno-policiclostelo). Além de reforçar a parafilia, o soleno-policiclostelo e seus respectivos subtipos, subtipo *Dennstaedtia* observado em *Dennstaedtia dissecta* e o subtipo soleno-diciclostelo em *Dennstaedtia obtusifolia*, pode ser um caráter taxonômico útil para a diferenciação dessas duas espécies, devido a grande similaridade morfológica entre as mesmas (Tryon 1960; Tryon e Stolze 1989; Navarrete e Øllgaard 2000; Yañez et al. 2014).

A divisão genérica entre *Microlepia* e *Dennstaedtia* (exceto grupo de *D. dissecta*)

também deverá ser repensada. Caracteres do rizoma como estelo, distribuição do parênquima esclerificado no córtex e medula se sobrepõem entre os dois gêneros (comparar figs. 6A-C com figs. 8A-D, J), assim como os caracteres da fronde. Estudos posteriores de anatomia foliar, em espécies desses dois gêneros, como os realizados por Graçano et al. (2001) para Pteridaceae, podem gerar caracteres relevantes que reforcem a continuidade da separação genérica ou a união de todas as espécies em um único gênero.

Em *Hypolepis*, a variação observada no formato do solenostelo também está relacionada com características da fronde. As espécies que apresentam solenostelo circular (grupo de *Hypolepis* com solenostelo circular; figs. 7A, B), possuem os soros submarginais, não protegidos por pseudo-indúcio. Já as espécies que apresentam o estelo estrelar (grupo de *Hypolepis* com solenostelo estrelar; figs. 7C-F) apresentam os soros marginais protegidos por pseudo-indúcio. Schwartsburd (2012), mostrou que o feixe vascular do pecíolo em *Hypolepis rugosula* subespécie *pradoana* é em forma de  $\pi$  (Pi), já as outras espécies, por exemplo *Hypolepis stolonifera* var. *stolonifera* e *Hypolepis acantha* possuem a vascularização do pecíolo em forma de  $\Omega$  (ômega). As variações anelar e estrelar do solenostelo, aliadas a morfologia do soro e da vascularização do pecíolo, possuem importante valor taxonômico e podem agrupar as espécies a nível de gênero. As espécies que fazem o gênero parafilético, sugeridas por Schwartsburd (2012), Brownsey (1983) e Mickel e Smith (2004) não foram analisadas neste trabalho.

Os diferentes padrões de distribuição do parênquima esclerificado e parênquima não esclerificado nas regiões do córtex externo (adjacente à epiderme), córtex mediano (porção mediana do córtex), córtex interno (adjacente à endoderme externa) são características marcantes entre espécies de Dennstaedtiaceae e essa característica pode ser utilizada na taxonomia (Ogura 1972). A presença do parênquima esclerificado no córtex interno do rizoma com solenostelo indica uma maior afinidade entre os gêneros *Hypolepis*, *Histiopteris* e *Oenotrichia* (figs. 7G, 5I, 5Q) e a presença do parênquima não esclerificado, nessa mesma região, uma maior afinidade entre as espécies de *Paesia*, *Dennstaedtia* e *Microlepia* (figs. 6L, 8E, L, 9D).

Já para a medula, a distribuição do parênquima esclerificado e não esclerificado não foi um caráter constante em *Microlepia* e *Dennstaedtia* (grupo de *Dennstaedtia*

com solenostelo). Nesses dois gêneros, foi verificado que o parênquima esclerificado pode ocupar toda região mediana (figs. 6D, 8M) ou apenas a região periférica (figs. 6G, 8D). Os diferentes arranjos do parênquima esclerificado no córtex e medula podem exercer as funções de proteção e sustentação dos feixes vasculares (Ogura 1972).

### **Aspectos da evolução do rizoma em Dennstaedtiaceae**

Condições consideradas ancestrais, como caule dorsiventral, reptante, filotaxia alterna, solenostelo com endoderme externa e interna, tricomas catenados e traqueídes escalariformes, prevalece entre os gêneros de Dennstaedtiaceae, corroborando com os dados de antiguidade da família (exemplos figs. 4C, 5H, 8H,10D) (Serbet e Rothwell 2003). Essas características anatômicas têm sido observadas em fósseis datados do Triássico (Millay et al.1987; Millay e Taylor 1990) e reforçam que o rizoma é um órgão que sofre poucas influências ambientais e mantém sua estrutura conservada entre as samambaias (Srivastava e Chandra 2009).

Solenostelo, soleno-policlostelo, dictio-policlostelo e a forma dictiostélica intermediária entre solenostelo e dictiostelo visualizados entre as espécies podem indicar diferentes linhagem evolutivas em Dennstaedtiaceae.

O termo solenostelo utilizado de acordo com Ogura (1972) é sinônimo de sifonostelo anfifloico utilizado por outros autores (Bold 1957; Simpsons 2006). Esse tipo de estelo predomina entre as espécies de Dennstaedtiaceae analisadas (*Dennstaedtia globulifera*, *D. hirsuta*, *D. scabra*, *D. wilfordii*, *Histiopteris incisa*, *Hypolepis acantha*, *H. mitis*, *H. punctata*, *H. rugosula* subsp. *pradoana*, *H. stolonifera* var. *stolonifera*, *H. stolonifera* var. *nebularis*, *Microlepis izu-peninsulae*, *M. marginata*, *M. obtusiloba*, *M. speluncae*, *M. strigosa*, *Paesia glandulosa*, *P. rugosula* e *P. scaberula*) e está amplamente distribuído entre as samambaias (Ogura 1972; Gwynne-Vaughan 1903). De acordo com análises filogenéticas para as traqueófitas, o solenostelo é considerado basal no sistema vascular das samambaias e acredita-se que tenha evoluído a partir de um ancestral protostélico (Simpson 2006).

O estelo observado em *Blotiella lindeniana*, dictiostelo intermediário entre solenostelo e dictiostelo (fig. 5A), é considerado mais derivado do que o solenostelo e ocorre principalmente pela diferença na frequência da sobreposição de lacunas

foliares (Ogura 1972). De fato, *Blotiella lindeniana* foi a única espécie que apresentou entrenós curtos e caule radial (fig. 1C). Esse tipo de estelo intermediário também foi registrado para *Monachosorum subdigitatum* (Ogura 1972) em Dennstaedtiaceae. Além do estelo, o crescimento ascendente do caule representa uma condição mais derivada em *Blotiella lindeniana*, aparentemente uma evolução paralela com outros grupos de samambaias como Dryopteridaceae, Thelypteridaceae e Aspleniaceae, dentre outras.

A evolução do soleno-policiclostelo de ocorrência entre as espécies de *Dennstaedtia dissecta* e *Dennstaedtia obtusifolia* (figs. 6H, J) teria ocorrido a partir de solenostelo pela formação de dois anéis concêntricos de solenostelo. Assim, em *Dennstaedtia*, as evidências anatômicas sugerem a evolução do estelo em duas linhagens: uma linhagem que o solenostelo se manteve e outra na qual derivou o soleno-policiclostelo. O soleno-policiclostelo subtipo *Dennstaedtia* em *D. dissecta* trata-se provavelmente de uma condição intermediária entre solenostelo e soleno-policiclostelo subtipo soleno-diciclostelo. Essas evidências anatômicas, conforme mencionado anteriormente reforçam a parafilia do gênero. A ausência de tricomas catenados entre *Dennstaedtia dissecta* e *Dennstaedtia obtusifolia* seria uma condição derivada em relação à presença.

Dictio-policiclostelo (figs. 9I, J) observado entre *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum* e *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre* é considerado um estágio mais derivado do dictiostelo, no qual houve a formação de dois anéis concêntricos de dictiosteles. Os elementos de vaso visualizados no feixe vascular (figs. 9N) é um argumento que reforça o tipo dictio-policiclostelo como o estelo mais derivado em Dennstaedtiaceae. Elementos de vaso parecem predominar no gênero *Pteridium* e foram observadas também por Ogura (1972) em *Pteridium aquilinum*. No entanto, o autor ressalta que são considerados como elementos de vasos simples, que possuem em suas extremidades membranas de pontoação com inúmeros poros que permitem o fluxo “livre” de água e sais minerais. Elementos de vasos com estrutura simplificada são também relatados entre outras famílias de samambaia leptosporangiadas como Dryopteridaceae, Polypodiaceae e Pteridaceae (Carlquist e Schneider 1999). Evolutivamente essas características do rizoma de *Pteridium* tiveram maior sucesso dentre as Dennstaedtiaceae, dado a sua ampla e abundante distribuição atual (Tryon 1941; Schwartsburd et al 2014).

## **Contribuições à Paleontologia**

O rizoma é geralmente o órgão mais facilmente conservado e encontrado no registro fóssil (Hasebe et al. 1995; Pryer et al. 1995; Smith 1995; Cantrill 1997; Matsumoto et al. 2006). No entanto, a escassez de dados anatômicos das espécies viventes de samambaias, limita que comparações e identificações com fósseis sejam realizadas (Ranker et al. 2008). Nesse sentido, este trabalho contribui para a paleontologia ao fornecer uma fonte de dados na forma de descrições anatômicas do rizoma de algumas espécies de Dennstaedtiaceae.

A identificação de espécies fósseis como pertencentes ao gênero *Microlepiopsis* (*Microlepiopsis bramanii* and *Microlepiopsis aulenbackii*), muito similar ao gênero atual *Microlepia*, por Serbet e Rothwell (2003), foi possível a partir do conhecimento de características morfoanatômicas de Dennstaedtiaceae como, caule dorsiventral, filotaxia alterna solenostelo e a distribuição do parênquima esclerificado no córtex e na medula. Ressalta-se que o tecido denominado pelos pesquisadores como tecido com células de parede espessa refere-se ao termo parênquima esclerificado utilizado nesta pesquisa. Dentre as espécies de *Microlepia* amostradas neste trabalho, todas apresentam córtex interno com parênquima não esclerificado (figs. 8E, L) sendo diferente do padrão descrito para espécies fósseis de *Microlepiopsis* relatadas por Serbet e Rothwell (2003). As demais características expostas pelos autores estão de acordo com o observado em nossa amostragem de Dennstaedtiaceae, porém são mais semelhantes àquelas observadas para *Oenotrichia maxima* (figs. 5P-R) ou espécies de *Hypolepis* (fig. 7) e *Histiopteris* (fig.5I).

É evidente que os diferentes padrões de distribuição do parênquima esclerificado nas regiões do córtex, juntamente com outros caracteres, representam um importante carácter para o reconhecimento de famílias e subfamílias no registro fóssil (Cantrill 1997; Sebert e Rothwell 2003; Matsumoto et al. 2006). As paredes celulares espessadas do parênquima esclerificado podem ser impregnadas com compostos fenólicos, principalmente flobafeno, o que confere a esta parede coloração marron a escura (Ogura 1972). Além disso, esses compostos contribuem para a dureza da parede celular e para a conservação desses tecidos (Ogura 1972; Haslam 1988).

Outro fóssil que foi assinalado como da família Dennstaedtiaceae é

*Dennstaedtiopsis aerenchymata*. Essa espécie fóssil apresenta um rizoma com as mesmas características observadas em nossas análises, exceto um aerênquima bem peculiar no córtex mediano. Questiona-se que o rizoma com esse tipo de aerênquima, seja uma linhagem evolutiva que surgiu e se extinguiu ou corresponde a alguma adaptação de linhagem sobrevivente relacionada a ambiente de solos encharcados.

Além de auxiliar na identificação, a anatomia comparada das samambaias atuais com dados obtidos no registro fóssil consiste em uma importante ferramenta para avaliar na datação de processos evolutivos e especiações entre as samambaias, além de auxiliar no entendimento das relações filogenéticas entre os táxons (Serbet e Rothwell 2003).

### **Aspectos adaptativos do rizoma**

O crescimento a partir de gemas epipeciolares visualizados para o rizoma de Dennstaedtiaceae representa uma forma de propagação vegetativa e formação de indivíduos clonais (fig. 1A). Além disso, é uma importante adaptação em plantas que ocorrem em ambientes onde a reprodução sexual é desfavorecida ou em ambientes com ocorrência de fogo (Roux e Van Wyk 2000; Cardoso e Lanuzzi 2006). Esse tipo de crescimento em Dennstaedtiaceae, juntamente com outras características, pode auxiliar no entendimento da distribuição da família em diversos habitats, bem como a formação de grandes colônias entre espécies dos gêneros *Hypolepis* (Gruber 1981) e *Pteridium* (Silva e Matos 2006).

A ocorrência de tricomas catenados (fig. 10) em maior quantidade na região meristemática e próximos as linhas de aeróforos, nas espécies que possuem essa estrutura, sugere que eles sejam uma proteção física para o tecido delicado e estômatos nessa região, principalmente nas regiões mais jovens próximas ao meristema apical, além de possivelmente auxiliarem no aprisionamento de ar que entra pelos estômatos e difunde-se até a região cortical interna (figs. 5F, G, 7H, 9H, L) (Watt 1979).

## **Considerações finais**

Mesmo sendo um órgão com características anatômicas conservadas, os caracteres morfoanatômicos do rizoma levantados neste trabalho, como diferentes tipos de estelos, diferenças na distribuição de parênquima esclerificado, linhas de aeróforos e filotaxia, apresentam importância taxonômica entre as espécies e gêneros de Dennstaedtiaceae. A inclusão desses caracteres em chaves de identificação certamente auxiliará na delimitação de espécies e de gêneros. Além disso, esses dados serão importantes à área de paleontologia para estabelecer comparações com rizomas encontrados no registro fóssil e que carecem de identificação.

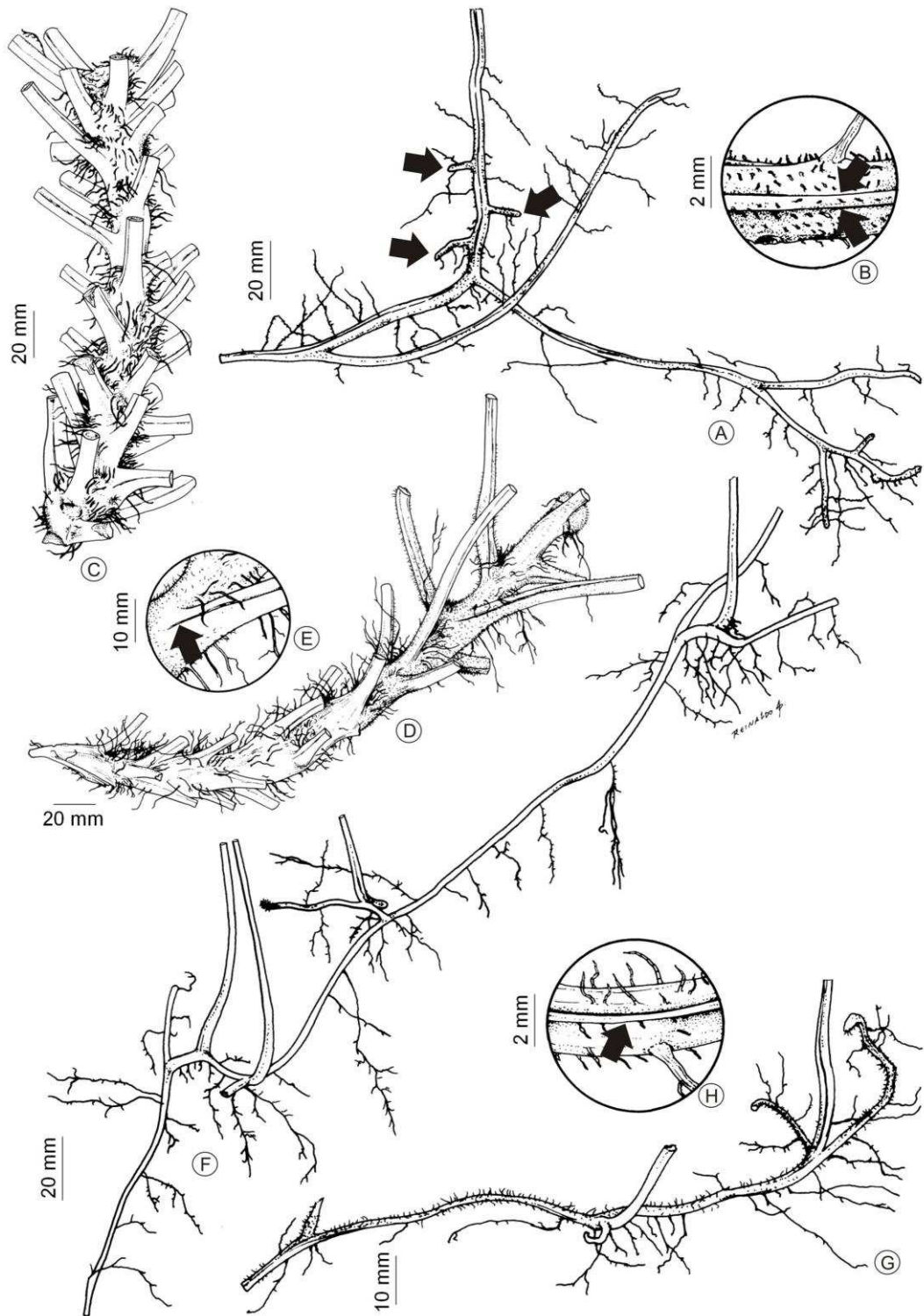
## **5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Arana MD, Yañez A, Schwartsburd PB (2014). An updated synopsis of *Hypolepis* Bernh. (Dennstaedtiaceae) from Argentina. **Phytotaxa** 188: 91-102.
- Assis FC, Salino A (2011). Dennstaedtiaceae (Polypodiopsida) no estado de Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia** 62: 11-33.
- Beck CB, Schmid R, Rothwell GW (1982). Stelar morphology of the primary vascular system of seed plants. **The Botanical Review** 48: 691-815.
- Bower FO (1923). **The ferns (Filicales): treated comparatively with a view to their natural classification**. New Delhi: Tomorrow's Book Agency. 386p.
- Brownsey PJ (1983). Polyploidy and aneuploidy in *Hypolepis*, and the evolution of the Dennstaedtiales. **American Fern Journal** 73: 97-108.
- Cantrill (1997). The pteridophyte *Ashicaulis livingstonensis* (Osmundaceae) from the Upper Cretaceous of Williams Point, Livingston Island, Antarctica. **New Zealand Journal of Geology and Geophysics** 40: 315-323.
- Cardoso N, Iannuzzi R (2006). *Pteridium catalensis* sp. nov., uma nova pteridófita fóssil do complexo carbonatítico Catalao I, Goiás. **Revista Brasileira de Paleontologia** 9: 303-310.
- Carlquist S, Schneider ED (1999). SEM studies on vessels in ferns. 12. Marattiaceae, with comments on vessel patterns in eusporangiate ferns. **American Journal of Botany** 86: 457-464.
- Chandra S, Srivastava M, Srivastava R (2003). Diversity in the vasculature of the rhizome in some members of lindsaeoid ferns. **Indian Fern Journal** 20: 29-38.
- Chandra, S (1982). Structure and organization of the vascular system in the rhizome of Drynarioid ferns. **Annals of Botany** 50: 585-598.
- Davies KL (1991). A brief comparative survey of aerophore structure within the Filicopsida. **Botanical Journal of the Linnean Society** 107: 115-137.

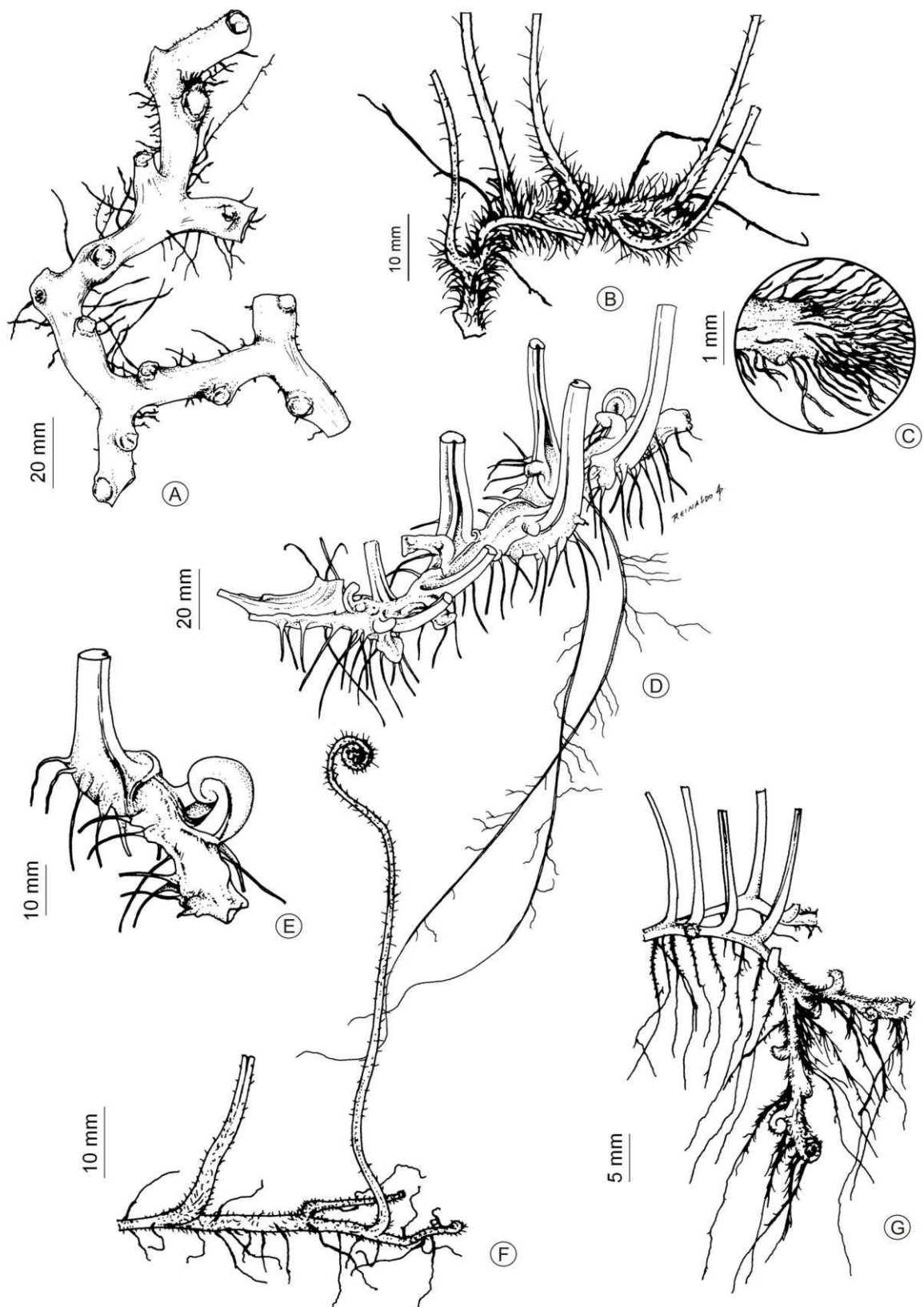
- Dubuisson J-Y, Hennequin S, Bary S, Ebihara A, Boucheron-Dubuisson E (2011). Anatomical diversity and regressive evolution in trichomanoid filmy ferns (Hymenophyllaceae): A phylogenetic approach. **Compters Rendus Biologies** 334: 880-895.
- Ebihara A, Iwatsuki K, Ito M, Hennequin S, Dubuisson J-Y (2007). A global molecular phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae) with special reference to stem anatomy. **Botanical Journal of the Linnean Society** 155: 1-27.
- Graçano D, Azevedo AA, Prado J (2001). Anatomia foliar das espécies de Pteridaceae do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) – MG. **Revista brasileira de Botânica** 24: 333-347.
- Gruber TM (1981). The Branching Pattern of *Hypolepis repens*. **American Fern Journal** 71: 41-47.
- Guo Xião-SI, Bin Li (2006). A new species of *Microlepia* (Dennstaedtiaceae) from Mt, Micangshan, China. **American Fern Journal** 96: 80-82.
- Gwynne-Vaughan DT (1903). Observations on the anatomy of solenostelic ferns. Pt II. **Annals of Botany** 17: 689-742.
- Hasebe M, Wolf PG, Pryer KM, Ueda K, Ito M, Sano R, Gastony GJ (1995). A global analysis of fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences. **American Fern Journal** 85:134-181.
- Haslam E (1988). Plant polyphenols (syn. vegetable tannins) and chemical defense – a reappraisal. **Journal of Chemical Ecology** 14: 1789-1805.
- Heidelberg WH (1976). Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie. **Plant Systematics and Evolution** 124: 251-277.
- Holttum RE (1964). The evolution of the vascular system in ferns with special reference to dorsiventral rhizome. **Phytomorphology** 14:477-480.
- Hovenkamp P (1990). The significance of rhizome morphology in the systematics of the polypodiaceous ferns sensu stricto. **American Fern Journal** 80:33-43.
- Johansen DA (1940). **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw Hill. 532p.
- Judd WS, Campbell CS, Kellog EA, Stevens PF, Donoghue MJ (2009). **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed. 632p.
- Kaur S (1971). Contributions to the morphology of *Dennstaedtia* (1972). **Proceedings of the Indian Academy of Sciences** 75: 32-39.
- Kramer KU (1990). Dennstaedtiaceae. In: Kramer, KU. **The families and genera of vascular plants: Pteridophytes and Gymnosperms**. New York: Springer Verlag. p. 101-144.
- Lucansky TW, White RA (1974). Comparative studies of the nodal and vascular anatomy in the neotropical Cyatheaceae–III. Nodal and petiole patterns: Summary and conclusions. **American Journal of Botany** 61: 818-828.
- Matsumoto M, Saiki K, Zheng S, Wang Yong-Dong (2006). A new species of osmundaceous fern rhizome, *Ashicaulis macromedullosus* sp. nov., from the Middle Jurassic, northern China. **Paleontological Research** 10: 195-205.
- Mickel JT, Smith AR (2004). The Pteridophytes of Mexico. **Memoirs of the New York Botanical Garden** 88: 1-1055.
- Mickel JT (1973). The classification and phylogenetic position of the Dennstaedtiaceae. In: Ed. Crabbe JA, Jermy AC, Thomas BA. **The phylogeny and classification of the ferns**. New York: Academic Press. p.135-144.
- Millay MA, Taylor TN (1990). New Fern Stems from the Triassic of Antarctica. **Review of Palaeobotany and Palynology** 62: 41-64.
- Millay MA, Taylor TN, Taylor EL (1987). Studies of antarctic fossil plants: An association of ferns from the Triassic of Fremouw Peak. **Antarctic Journal** 22: 31-32.
- McManus JFA (1948). Histological and histochemical uses of periodic acid. **Stain Technology** 23: 99-108.

- Nair BG, Sem U (1974). Morphology and anatomy of *Monachosorum subdigitatum* (Bl.) Kuh with a discussion on its affinities. **Annals of Botany** 38: 749-756.
- Navarrete H, Øllgaard B (2000). The fern genus *Dennstaedtia* (Dennstaedtiaceae) in Ecuador, new characters, new species and a new combination. **Nordic Journal of Botany** 20: 319-346.
- Nayar BK, Chandra S (1967). Morphological series of the genus *Pyrrosia* and their phylogenetic interpretation. **Canadian Journal of Botany** 45:615-634.
- O'Brien TP, McCully ME (1981). **The study of plant structure principles and selected methods**. Melbourne: Ternarcarphi Pty. Ltda.
- Ogura, Y (1972). **Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes**. 2<sup>nd</sup> Ed. Berlin: Gebriider Bornt Raeder. 502p.
- Potgieter MJ, Van Wyk AE (1992). Intercellular pectic protuberances in plants: their structure and taxonomic significance. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 33: 295-316.
- Pryer KM, Smith AR, Skog JE (1995). Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcL* sequences. **American Fern Journal** 85: 205-282.
- Rakotondrainibe F, Tronchet F (2009). Révision synoptique du genre *Lastreopsis* Ching (Dryopteridaceae) à Madagascar. **Adansonia** 31:7-24.
- Ranker TA, Christopher H. Haufler (2008). **Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press.480p.
- Rojas-Alvarado AF, Chaves-Fallas JM (2013). A New Hybrid of *Serpocaulon* (Polypodiaceae) from Costa Rica. **American Fern Journal** 103:175-181.
- Rojas-Alvarado AF (2010). New Species and New Records in *Elaphoglossum* sect. Polytrichia subsect. Hybrida (Dryopteridaceae) from the Neotropics. **American Fern Journal** 100: 172-179.
- Roux JP, Van Wyk AE (2000). Morphology and anatomy of the rhizome and frond in the African species of *Polystichum* (Pteropsida: Dryopteridaceae). **Bothalia** 30: 57-68.
- Schuettpelz E, Pryer KM (2007): Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. **Taxon** 56: 1037-1050.
- Schwartsburd PB (2015). Dennstaedtiaceae in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB90915>>. Acesso em: 5 jan. 2015.
- Schwartsburd PB, Prado J (2014). Subspecies of *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) around the world: morphological and biogeographic perspectives. **Acta Botanica Brasilica** 28: 206-226.
- Schwartsburd PB, Boudrie M, Cremers G (2012). Two new species of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae: Pteridophyta) from Mount Roraima region (N South America) and a revised key for the Guianan species. **Fern Gazette** 19: 1-9.
- Schwartsburd PB (2012). Three new taxa of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae) from the Brazilian Atlantic Forest, and a key to the Brazilian taxa. **Kew Bulletin** 67: 815-825.
- Schwartsburd PB (2012). **O gênero *Hypolepis* Bernh. (Dennstaedtiaceae) na América do Sul**. Tese de doutorado. São Paulo. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 214 p.
- Serbet R, Rothwell GW (2003). Anatomically preserved ferns from the late cretaceous of western North America: Dennstaedtiaceae. **International Journal of Plant Sciences** 164: 1041-1051.
- Shi CS, Schopf JW, Kudryavtsev (2013). Characterization of the stem anatomy of theeocene fern *Dennstaedtiopsis aerenchymata* (Dennstaedtiaceae) by use of confocal laser scanning microscopy. **American Journal of Botany** 100: 1626–1640.
- Simpson MG (2006). **Plant Systematics**. 1<sup>st</sup> Ed. New York: Elsevier Academic Press. 608p.
- Silva USR, Matos DMS (2006). Invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic **Biodiversity and Conservation** 15: 3035-3043.

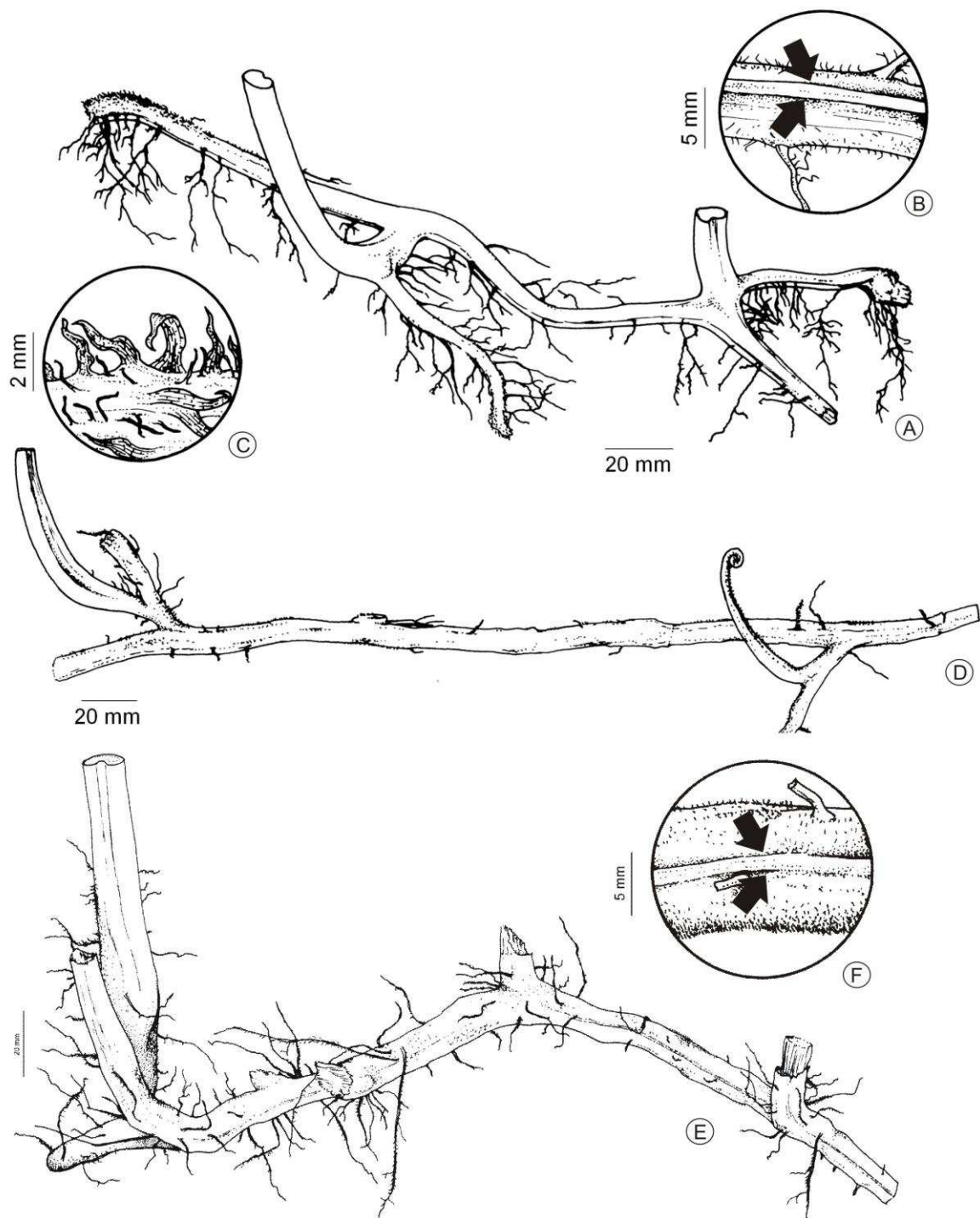
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2008). Fern classification. *In*: Ed. Ranker TA, Haufler CH. **Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press. v.1, p.417-462.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2006). A classification for extant ferns. **Taxon** 55: 705-731.
- Smith AR (1995). Non-molecular phylogenetic hypotheses for ferns. **American Fern Journal** 85:104-122.
- Smith FH, Smith EC (1942). Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany** 29: 464-471.
- Srivastava AR, Khare C, Chandra S (2007). Vasculature of the rhizome in two species of *Loxogramme*. **Phytomorphology** 87:137-144.
- Srivastava A, Chandra S (2009). Structure and organization of the rhizome vascular system of four *Polypodium* species. **American Fern Journal** 99: 182-193.
- Taylor TN, Taylor EL, Krings M (2009). **Paleobotany – The Biology and evolution of fossil plants**. New York: Academic press. 1230 p.
- Thiers B (2015). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/> acesso em 12 de Junho de 2015
- Tryon RM (1941). Revision of the genus *Pteridium*. **Rhodora** 43: 1–31; 37-67.
- Tryon RM (1960). A review of the genus *Dennstaedtia* in America. **Herbarium at Harvard University** 187: 23-52.
- Tryon RM, Stolze RG (1989). Pteridophyta of Peru, part II: 13. Pteridaceae – 15. Dennstaedtiaceae. **Fieldiana. Botany** 22: 1-128.
- Tsutsumi C, Kato M (2008). Morphology and evolution of epiphytic Davalliaceae scales. **Botany** 86:1393-1403.
- Vasco A, Moran RC, Ambrose BA (2013). The evolution, morphology, and development of fern leaves. **Frontiers in plant science** 4: 1-16.
- Watt AS (1979). A note on aeration and aerenchyma in the rhizome of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn Var. *Aquilinum*). **New Phytologist** 82: 769-776.
- Wolf PG (1995). Phylogenetic analyses of rbcL na nuclear ribossomal RNA gene sequences in Dennstaedtiaceae. **American Fern Journal** 85: 306-327.
- Yañez, A, Arana MD, Marquez, GJ, Oggero A (2014). The genus *Dennstaedtia* Bernh. (Dennstaedtiaceae) in Argentina. **Phytotaxa** 174: 69-81.



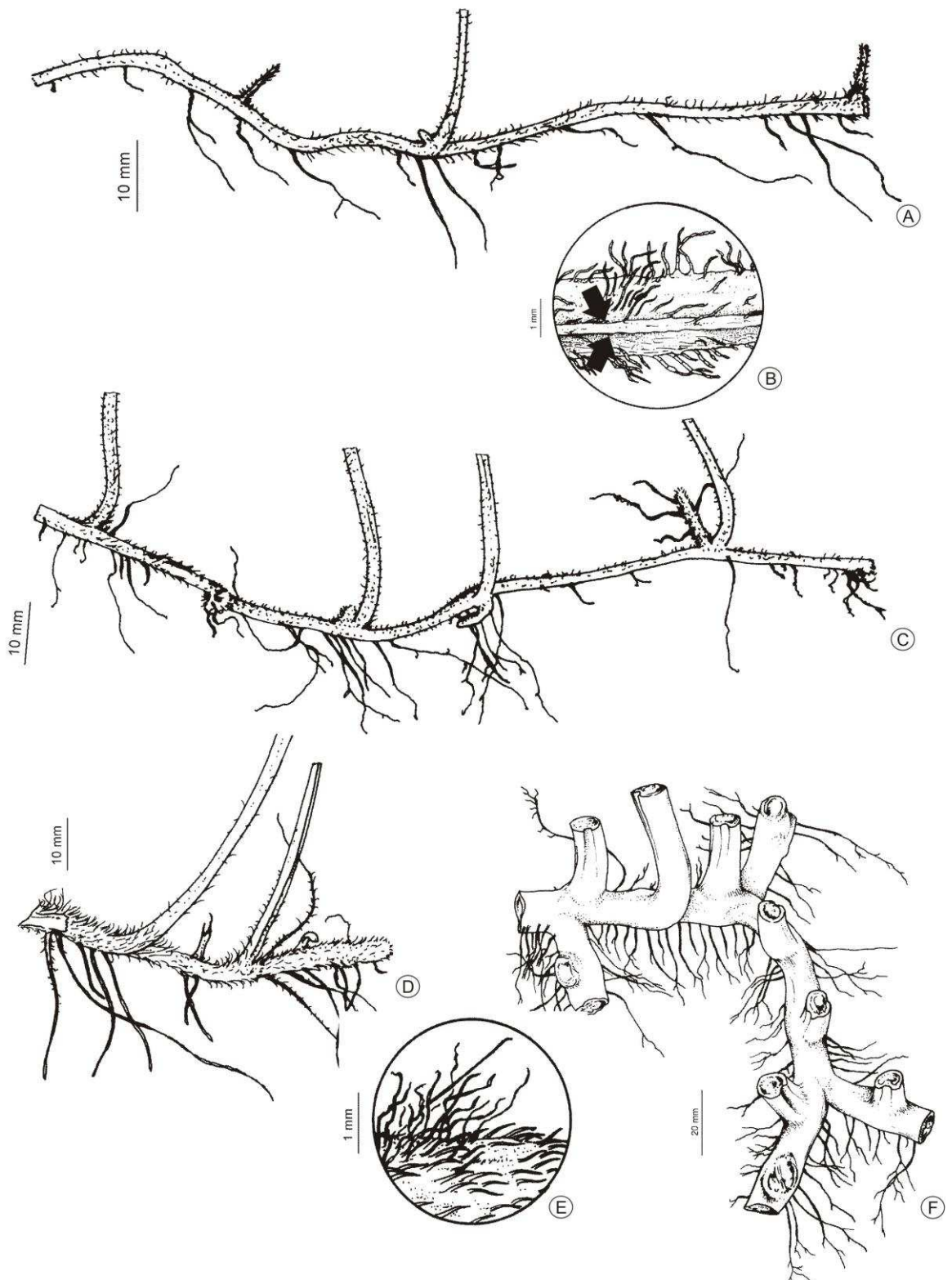
**Figura 1:** Morfologia geral do rizoma em espécies dos gêneros *Blotiella* e *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae). **A-B** - *Hypolepis stolonifera* var. *nebularis*. **A** - rizoma reptante – setas indicam gemas epípeciolares. **B** – setas indicam detalhe da linha de aeróforo. **C-E** - *Blotiella lindeniana*. **C** - rizoma ascendente. **D** - rizoma prostrado. **E** – seta indica detalhe do aeróforo na base do rizoma partindo em direção a fronde. **F** - *Hypolepis mitis* – rizoma reptante. **G-H** - *Hypolepis rugosula* subsp. *pradoana*. **G** - rizoma reptante. **H** – seta indica detalhe da linha de aeróforo. Tricomas catenados próximo a linha do aeróforo.



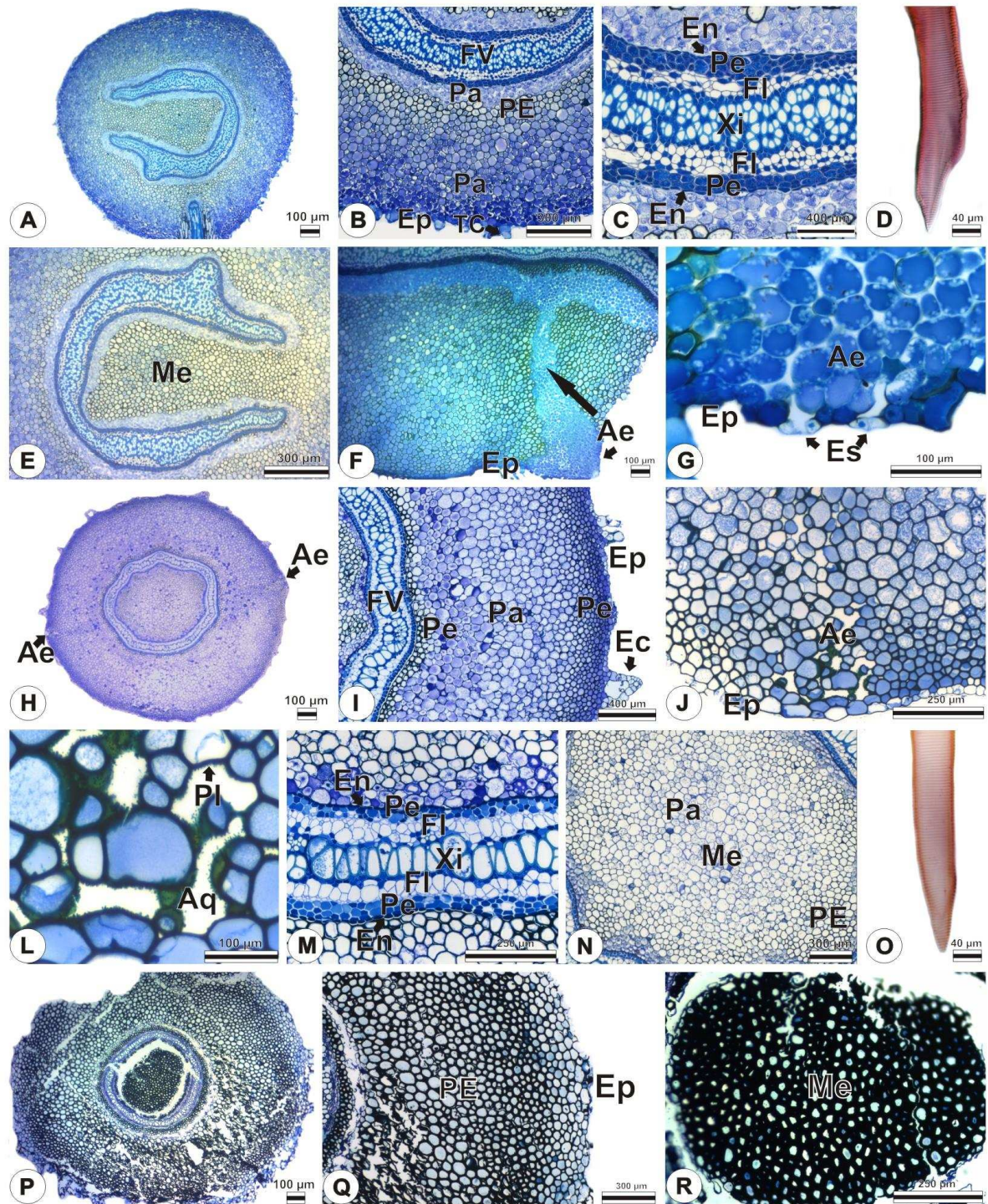
**Figura 2:** Morfologia geral do rizoma em espécies do gênero *Dennstaedtia* (Dennstaedtiaceae). **A** - *Dennstaedtia globulifera*. **B-C** - *Dennstaedtia hirsuta*. **B** - rizoma reptante. **C** - detalhe de tricomas catenados. **D-E** - *Dennstaedtia obtusifolia*. **D** - rizoma reptante. **E** - detalhe de pecíolo com raízes na base. **F** - *Dennstaedtia scabra*. **G** - *Dennstaedtia wilfordii*.



**Figura 3:** Morfologia do rizoma em espécie dos gêneros *Histiopteris* e *Pteridium*. **A-C** - *Histiopteris incisa*. **A** - rizoma reptante. **B** – setas indicam detalhe da linha de aeróforo. **C** - detalhe de escamas comosas. **D** - *Pteridium arachnoideum* subsp *campestre*. **E-F** - *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum*. **E** - rizoma reptante. **F** – setas indicam detalhe da linha de aeróforo.

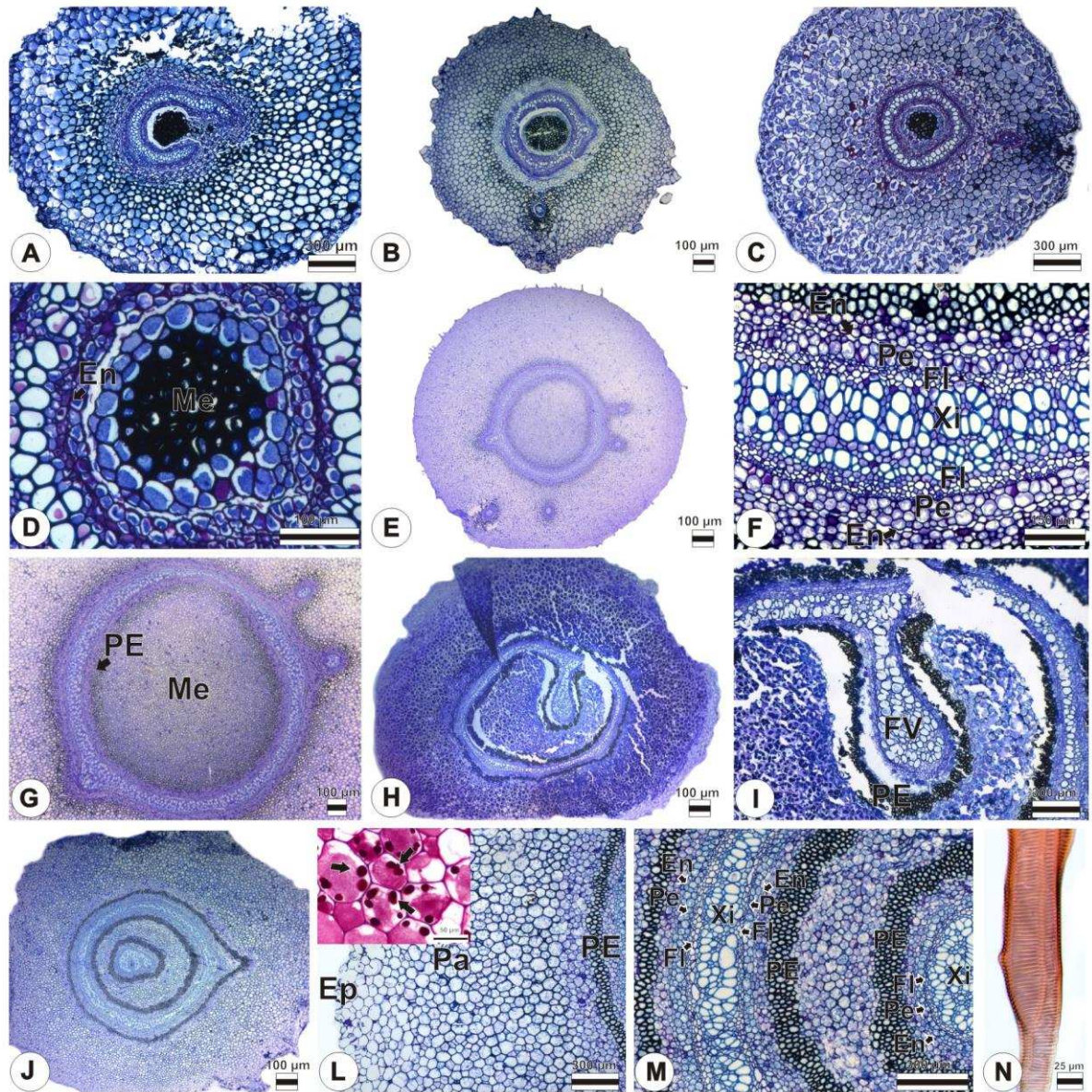


**Figura 4:** Morfologia geral do rizoma em espécies dos gêneros *Microlepieia* e *Paesia*. **A-B** - *Paesia glandulosa*. **A** - rizoma reptante. **B** – setas indicam detalhe da linha de aeróforo. **C** - *Paesia scaberula*. **D-E** - *Microlepieia marginata*. **D** - rizoma reptante. **E** - detalhe para tricomas tectores. **F** - *Microlepieia speluncae*.

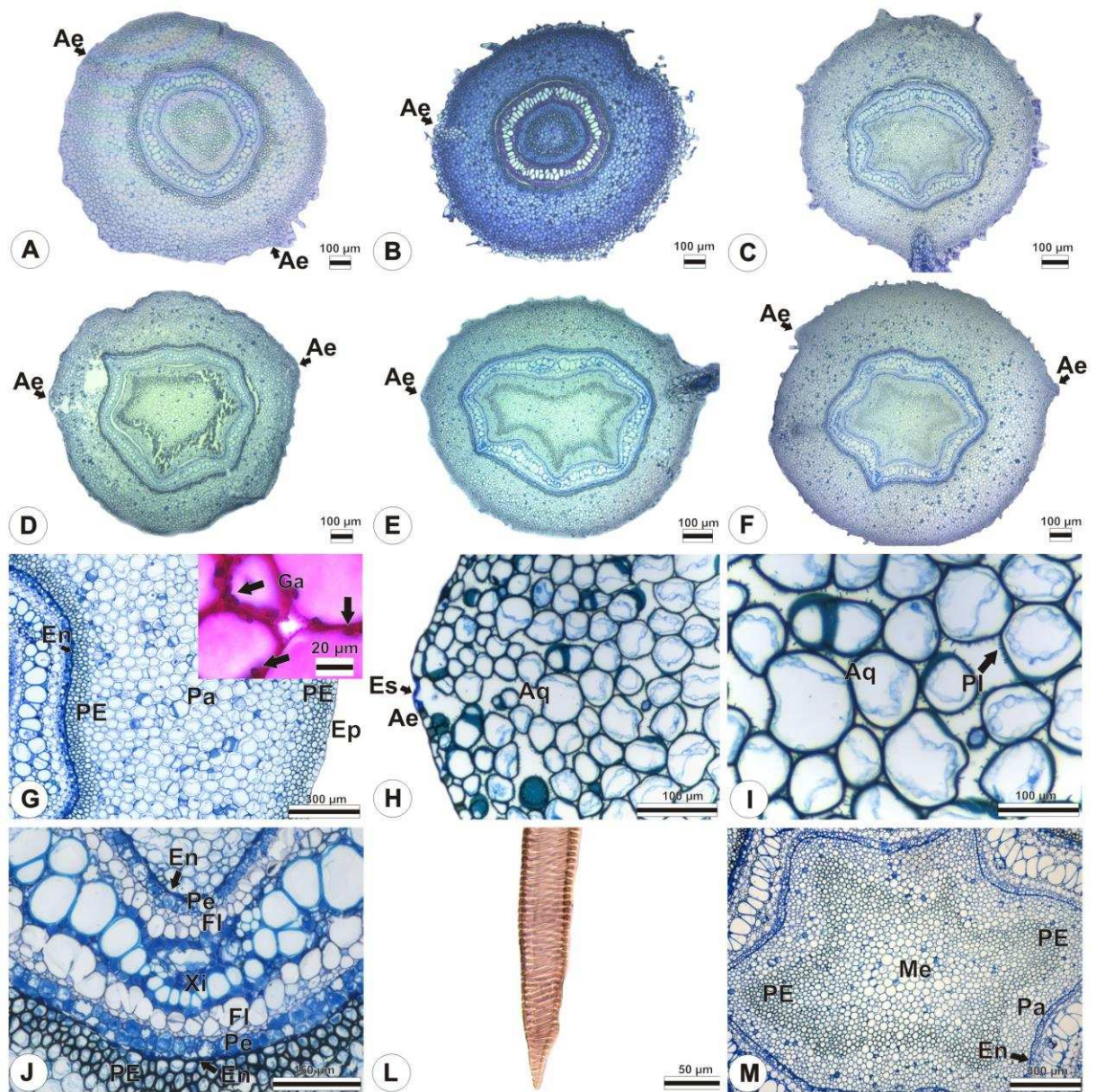


**Figura 5:** Anatomia do rizoma de *Blotiella lindeniana*, *Histiopteris incisa* e *Oenoetrichia maxima* (Dennstaedtiaceae) em corte transversal e macerado, corados respectivamente ao Azul de Toluidina e safranina 1% em etanol 50%. **A-G** - *Blotiella lindeniana*. **A** - visão geral. **B** - detalhe do córtex. **C** - detalhe do feixe vascular. **D** - traqueíde escalariforme. **E** - detalhe da região medular com predomínio de parênquima esclerificado. **F** - parênquima esclerificado interrompido pelo aeróforo. **G** - detalhe de estômatos na epiderme da região do aeróforo. **H-O** - *Histiopteris incisa*. **H** - visão geral. **I** - detalhe do córtex com parênquima esclerificado no córtex externo e interno. **J** - Parênquima esclerificado e parênquima não esclerificado interrompidos pelo aeróforo. **L** - detalhe do aerênquima com

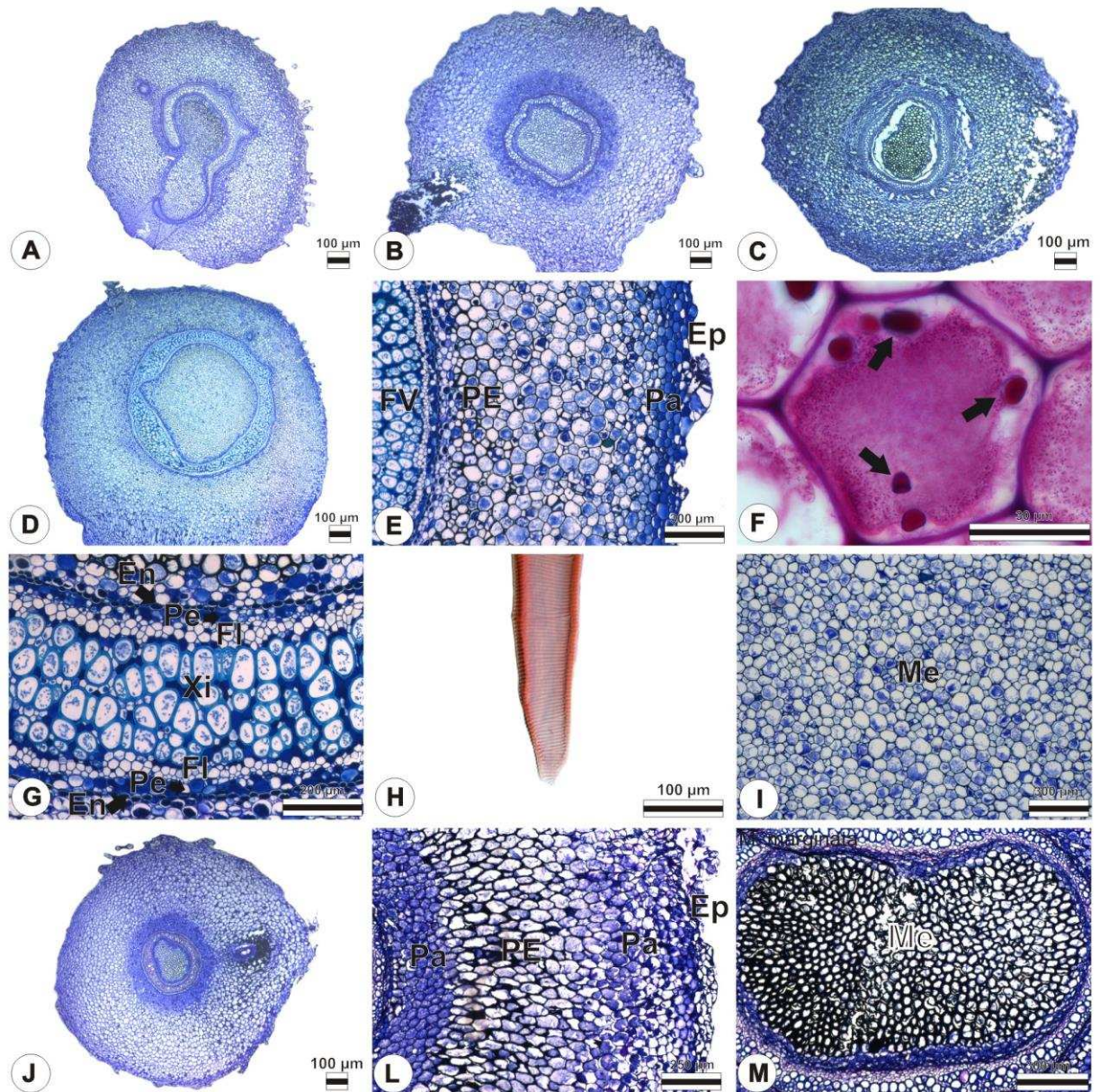
protuberâncias intercelulares **M** - detalhe do feixe vascular. **N** - detalhe da região medular. **O** – traqueíde escalariforme. **P-R** - *Oenotrichia máxima*. **P** - visão geral. **Q** - detalhe da região cortical com predomínio de parênquima esclerificado. **R** - detalhe da região medular com predomínio de parênquima esclerificado. Ae= aeróforo; Aq= aerênquima; Ec= escama; En= endoderme; Ep= epiderme; Es= estômato; Fl= floema; FV= feixe vascular; Me= medula; Pa= parênquima não esclerificado; Pe= periciclo; PE= parênquima esclerificado; TC= tricoma catenado; Xi= xilema.



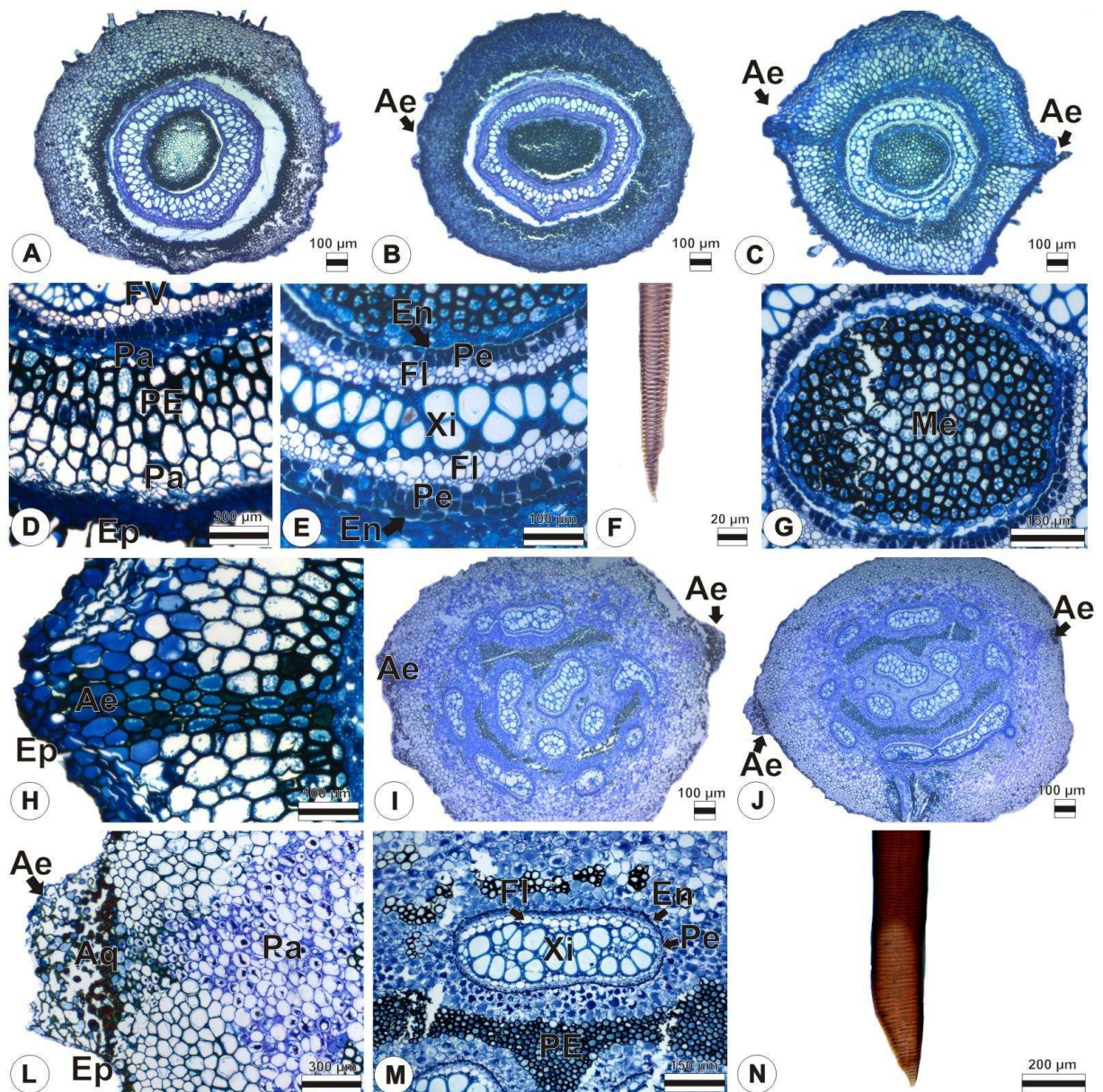
**Figura 6:** Anatomia do rizoma de espécies de *Dennstaedtia* (Dennstaedtiaceae) em corte transversal corado ao Azul de Toluidina e ao teste de PAS e macerado corado com safranina 1% em etanol 50%. **A** –*Dennstaedtia hirsuta*. **B** –*Dennstaedtia scabra*. **C-D** - *Dennstaedtia wilfordii*. **C** - visão geral. **D** - detalhe da medula com parênquima esclerificado. **E-G** - *Dennstaedtia globulifera*. **E** - visão geral. **F** - detalhe do feixe vascular. **G** - detalhe da medula com predomínio de parênquima não esclerificado. **H-I** - *Dennstaedtia dissecta*. **H** - visão geral. **I** - detalhe do feixe vascular. **J-N** - *Dennstaedtia obtusifolia*. **J** - visão geral. **L** - detalhe da região cortical e resultado positivo para amido (setas) pelo teste de PAS. **M** - detalhe dos feixes vasculares. **N** – traqueíde escalariforme. En= endoderme; Ep= epiderme; Fi= floema; FV= feixe vascular; Me= medula; Pa= parênquima não esclerificado; Pe= periciclo; PE= parênquima esclerificado; Xi= xilema.



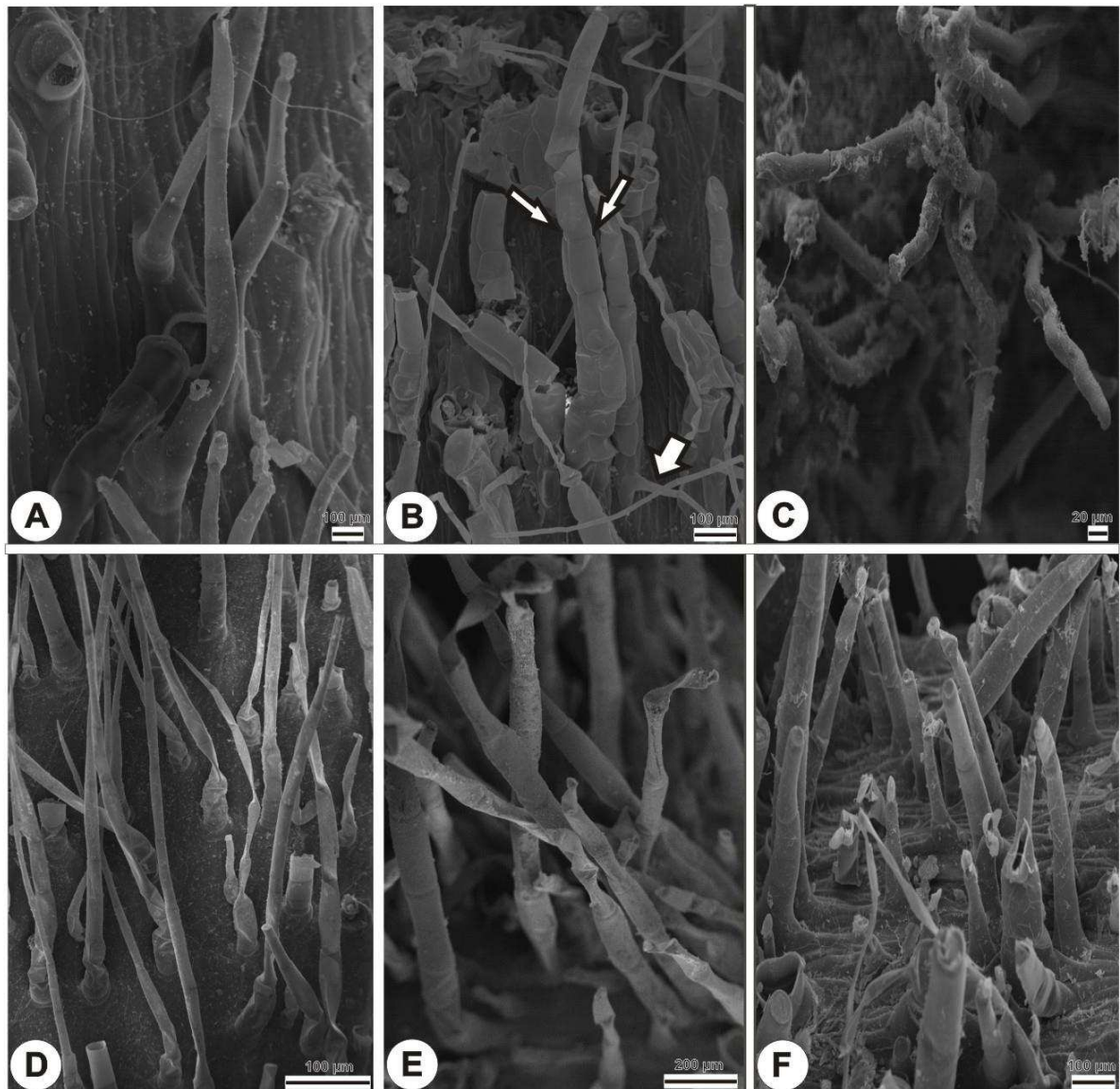
**Figura 7:** Anatomia do rizoma de espécies de *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae) em corte transversal corado ao Azul de Toluidina e ao teste de PAS e macerado corado com safranina 1% em etanol 50%. **A** - *Hypolepis rugosula* subsp. *pradoana*. **B** - *Hypolepis punctata*. **C** - *Hypolepis acantha*. **D** - *Hypolepis stolonifera* var. *stolonifera*. **E** - *Hypolepis stolonifera* var. *nebulares*. **F-M** - *Hypolepis mitis*. **F**- visão geral. **G** - detalhe do córtex e resultado positivo para amido através do teste de PAS. **H** - detalhe do aeróforo. **I** - detalhe do aerênquima com protuberâncias intercelulares. **J** - detalhe do pólo de protoxilema no feixe vascular. **L** – traqueíde escalariforme. **M** - detalhe da região medular. Ae= aeróforo; Aq= aerênquima; En= endoderme; Ep= epiderme; Es= estômato; Fl= floema; FV= feixe vascular; Me= medula; Pa= parênquima não esclerificado; Pe= periciclo; PE= parênquima esclerificado; Pl= protuberância intercelular; Xi= xilema.



**Figura 8:** Anatomia do rizoma de espécies de *Microlepia* (Dennstaedtiaceae) em corte transversal corado ao Azul de Toluidina e ao teste de PAS e macerado corado com safranina 1% em etanol 50%. **A** - *Microlepia strigosa*. **B** - *Microlepia obtusiloba*. **C** - *Microlepia izu-peninsulae*. **D-I** - *Microlepia speluncaea*. **D** - visão geral. **E** - detalhe do córtex. **F** - setas indicando resultado positivo para amido na região cortical pelo teste de PAS. **G** - detalhe do feixe vascular. **H** - traqueíde escalariforme. **I** - detalhe da região medular com parênquima não esclerificado. **J-M** - *Microlepia marginata*. **J** - visão geral. **L** - detalhe da região cortical. **M** - detalhe da região medular com parênquima esclerificado. En= endoderme; Ep= epiderme; Fl= floema; FV= feixe vascular; Me= medula; Pa= parênquima não esclerificado; Pe= periciclo; PE= parênquima esclerificado; Xi= xilema.



**Figura 9:** Anatomia do rizoma de espécies de *Paesia* e *Pteridium* (Dennstaedtiaceae) em corte transversal corado ao Azul de Toluidina e macerado corado com safranina 1% em etanol 50%. **A** - *Paesia scaberula*. **B** - *Paesia rugosula*. **C-H** - *Paesia glandulosa*. **C** - visão geral. **D** - detalhe da região cortical. **E** - detalhe do feixe vascular. **F** - traqueíde escalariforme. **G** - região medular com predomínio de parênquima esclerificado. **H** - detalhe do aeróforo. **I** - *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre*. **J-N** - *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum*. **J** - visão geral. **L** - detalhe do aeróforo. **M** - Detalhe da meristele e parênquima esclerificado. **N** - elemento de vaso. Ae= aeróforo; Aq= aerênquima; En= endoderme; Ep= epiderme; Fi= floema; FV= feixe vascular; Me= medula; Pa= parênquima não esclerificado; Pe= periciclo; PE= parênquima esclerificado; Xi= xilema.



**Figura 10:** Indumentos em Dennstaedtiaceae visualizados em microscopia eletrônica de varredura. **A** – tricomas tectores em *Hypolepis stolonifera* var. *nebulares*. **B** – *Histiopteris incisa*: seta espessa indica tricomas tectores filiformes e setas estreitas escama comosa. **C** – tricomas tectores em *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre*. **D** – tricomas tectores em *Dennstaetia globulifera*. **E** – tricomas tectores em *Microlepia speluncae*. **F** - tricomas tectores em *Paesia glandulosa*.

## **CAPÍTULO II**

### **PROTUBERÂNCIAS INTERCELULARES EM ESPÉCIES DE DENNSTAEDTIACEAE (PTERIDOPHYTA): ANÁLISE, ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO QUÍMICA**

## RESUMO

Protuberâncias intercelulares (PI) são projeções na superfície da célula e têm sido registradas entre as samambaias, gimnospermas e angiospermas. Ainda são escassos dados sobre a origem, composição química, função e distribuição dessas estruturas entre as famílias de plantas vasculares. O objetivo deste trabalho foi investigar a ocorrência, a distribuição e caracterizar anatômica e histoquimicamente PI no rizoma entre espécies dos gêneros *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Microlepia*, *Oenotrichia*, *Paesia* e *Pteridium*, e avaliar o potencial taxonômico deste caráter para família Dennstaedtiaceae. Amostras de rizomas provenientes de campo e herbários foram submetidas a microscopia de luz para investigação e caracterização anatômica/histoquímica e microscopia eletrônica de varredura para análise da região cortical e da medula. Foram visualizadas dois tipos de PI entre as espécies de Dennstaedtiaceae: PI do tipo “strands” entre espécies dos gêneros *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Microlepia* e *Pteridium*, e PI do tipo filamento entre espécies dos gêneros *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Oenotrichia* e *Paesia*. As PI foram visualizadas entre as células nos espaços intercelulares do parênquima não esclerificado, em diferentes regiões do rizoma e, em geral, possuem formato irregular, com terminações afiladas ou em formato esférico. Quanto à composição histoquímica ficou evidenciada a natureza polissacarídica e constituição péctica das mesmas. As PI em Dennstaedtiaceae parecem ter função estrutural e sua origem à partir da lamela média. Nos aeróforos, estrutura presente em espécies de *Hypolepis*, *Paesia*, *Histiopteris* e *Pteridium*, a ocorrência de PI do tipo filamento pode estar relacionada ao maior espaçamento intercelular nessa região do córtex. Em *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum*, a composição fenólica evidenciada para o aeróforo, pode ser um indicativo da função antimicrobiana exercida pelas células e PI nessa região. Os resultados obtidos ampliam os dados acerca da ocorrência de PI para Dennstaedtiaceae e seu potencial taxonômico, além de, confirmarem a natureza polissacarídica e péctica dessas estruturas. Ressalta-se que estudos ultraestruturais, ontogenéticos e imunocitoquímicos são essenciais para elucidar o processo de desenvolvimento e composição, além de fornecer maiores interpretações sobre a função dessas estruturas em Dennstaedtiaceae.

**Palavras-chave:** rizoma; espaço intercelular; filamento; “strands”; aeróforo.

## ABSTRACT

Intercellular protuberances (IP) are projections on the cell surface. They have been reported to ferns, gymnosperms and angiosperms. Little data is available concerning their origin, chemical composition, function and distribution among vascular plant families. The aims of this work were to investigate the occurrence and distribution, as well as to anatomically and histochemically characterize, the IPs in rhizomes of selected species of *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Microlepia*, *Oenotrichia*, *Paesia* and *Pteridium*; and ultimately to evaluate the taxonomic potential of these structures for the Dennstaedtiaceae. Fresh and dried rhizome samples were analyzed under light microscopy for anatomical and histochemical characterization and under scanning electron microscopy for analysis of cortex and pith regions. Two IP types were found: strands, in *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Microlepia* and *Pteridium*, and filaments, in *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Oenotrichia* and *Paesia*. The IPs were visualized in the intercellular spaces of the non-sclerified parenchyma in different rhizome regions. Overall, they are irregularly-shaped and have angustate or spheroidal apices. Regarding their histochemical composition, their polysaccharide and pectic nature was demonstrated. The IPs in the Dennstaedtiaceae seem to have a structural function and a probable origin in the middle lamella. In the aerophores of *Hypolepis*, *Paesia*, *Histiopteris* and *Pteridium*, the occurrence of filament-type IPs may be related to the larger intercellular spaces in these cortex regions. In *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum*, the phenolic composition of the aerophores may be the indicative of an antimicrobial activity exerted by cells and IPs of these regions. The results extend data on the occurrence of IPs to the Dennstaedtiaceae and on their taxonomic potential, and also confirm their polysaccharide and pectic nature. Future ultrastructural, ontogenetic and immunocytochemical studies would elucidate their development and composition, as well as provide more solid interpretations on their function in the Dennstaedtiaceae.

**Keywords:** rhizome, intercellular spaces, filaments, strands, aerophores.

## 1. INTRODUÇÃO

Protuberâncias intercelulares (PI) são projeções na superfície da parede celular (Potgieter e Van Wyk 1992) e têm sido relatadas em células de diversos órgãos como folhas, caules, raízes e sementes (Carr e Carr 1975; Potgieter e Van Wyk 1992; Miller e Barnett 1993; Leroux et al. 2007). O primeiro relato da ocorrência de PI foi para o mesofilo de samambaias da família Marattiaceae (De Vriese e Harting 1853 *apud* Leroux et al. 2007) e a primeira descrição detalhada feita por Luerssen (1873, 1875). Posteriormente, novos registros e descrições foram feitos para outras famílias de samambaias, além de gimnospermas e angiospermas (Potgieter e Van Wyk 1992).

As PI têm recebido diferentes denominações de acordo com sua estrutura e composição química (Potgieter e Van Wyk 1992; Leroux et al. 2007): filamentos pécticos intercelulares, verrugas pécticas intercelulares, conexões intercelulares, mucilagem intercelular, filamentos, projeções pécticas, grânulos e saliências são algumas das denominações utilizadas (Butterfield et al. 1981; Jeffree et al. 1986; Potgieter e Van Wyk 1992, Miller e Barnett 1993, Veys et al. 2002). Embora a natureza química das PI tenha sido relatada (Potgieter e Van Wyk 1992), ainda são escassos estudos comparativos utilizando um maior número de espécies para definir a composição química destas estruturas (Tiné et al. 2000; Leroux et al. 2007).

Quanto à origem, acredita-se que a formação das PI ocorra através da fragmentação da pectina da lamela média (Potgieter e Van Wyk 1992; Tiné et al. 2000; Paiva e Mahado 2008) durante a formação de espaços intercelulares (Esau e Evert, 2006) ou da incorporação de substâncias depositadas, depois da formação do espaço intercelular (Leroux et al. 2007). Ressalta-se ainda que fatores de estresse como deficiência nutricional (Veys e Hove, 2002), lesão (Davies e Lewis 1981), enxertia (Jeffree et al. 1986) e infecção por fungos (Scheidegger et al. 1991) também podem desencadear a formação de PI.

Os diferentes tipos de PI – filamentos, “scalae”, “strands” e verrugas (Potgieter e Van Wyk 1992) - juntamente com outras características morfoanatômicas, têm se mostrado como um caráter útil em estudos taxonômicos em diferentes níveis hierárquicos (Machado e Sajo 1996; Mengascini 2002; Lavallo

2003; Prada et al. 2005). No entanto, o valor taxonômico das protuberâncias intercelulares é pouco explorado (Machado e Sajo 1996).

As funções das PI ainda são controversas ou desconhecidas, no entanto, algumas hipóteses atribuem as mesmas os papéis de adesão celular, hidratação da parede celular e transporte apoplástico (Tiné et al. 2000). A realização de estudos anatômicos pode auxiliar na compreensão da função ou funções das PI ao fornecer informações sobre origem, organização, composição química e distribuição entre as plantas vasculares.

Embora tenham sido relatada em dezesseis famílias de samambaias, as PI são pouco estudadas para o rizoma. Em Dennstaetiaceae, PI foram relatadas para o rizoma de *Pteridium esculentum* (Forst, f.) Nakai, enquanto, para as espécies de outros gêneros da família, pouco se conhece da ocorrência e distribuição dessas estruturas.

O objetivo deste trabalho foi investigar a ocorrência e caracterizar anatômica e histoquimicamente a composição das protuberâncias intercelulares no rizoma em espécies de oito gêneros da família Dennstaediaceae, além de avaliar o potencial taxonômico deste caráter.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

Rizomas foram coletados no Parque Nacional Serra dos Órgãos (Rio de Janeiro - Brasil), Parque Estadual Serra do Brigadeiro (Minas Gerais - Brasil), Reserva Particular do Patrimônio Natural, Mata do Sossego (Simonésia, Minas Gerais - Brasil), municípios de Ouro Preto, Visconde do Rio Branco, Viçosa (Minas Gerais - Brasil) e Guapimirim (Rio de Janeiro - Brasil). O material testemunha foi depositado no Herbário VIC da Universidade Federal de Viçosa. Adicionalmente, foram utilizadas amostras de rizomas de exsicatas de herbários nacionais e internacionais, com uma amostragem final de 23 espécies de Dennstaediaceae (apêndice 1).

Para o estudo anatômico, amostras internodais, entre duas folhas completamente expandidas, foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940), desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato (Leica Historesin, Nussloch/Heidelberg, Germany). Secções transversais e longitudinais de 5 - 7 µm de espessura foram obtidas em

micrótomo de avanço (modelo Spencer 820, American Optical Corporation, Buffalo, NY, EUA), coradas com azul de toluidina pH 7,2 (O Brian e McCully 1981) e posteriormente montadas em resina sintética (Permount-Fischer). As amostras provenientes de material herborizado foram submetidas ao processo de reidratação (Smith e Smith 1942) antes do processamento.

Para evidenciar a natureza química das PI, foram realizados os testes histoquímicos de Vermelho de Rutênio (Johansen 1940) para detecção de pectinas, Reagente de Schiff/ ácido periódico - PAS - (McManus 1948) para polissacarídeos neutros e Sudan Black B para lipídeos totais (Pearse 1972). Todos os testes histoquímicos foram realizados apenas com material coletado e fixado em FAA 50.

Para análise mais detalhada dos espaços intercelulares da medula e córtex, amostras previamente fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e armazenadas em álcool etílico 70%, foram cortadas com auxílio de lâmina de aço em fragmentos transversais e longitudinais com aproximadamente 0,2 centímetros de espessura, desidratadas em série etílica e submetidas à secagem ao ponto crítico (CPD 030, Bal-tec, Balzers, Liechtenstein). Posteriormente, as amostras foram montadas em stubs com fita dupla face e cobertas com camada de ouro utilizando-se o equipamento Sputter Coater (SCD 050 Bal-tec, Balzers, Liechtenstein). As amostras foram analisadas em microscópio eletrônico de varredura (LEO 1430VP, Zeiss, Cambridge, Inglaterra) do Núcleo de Microscopia e Microanálise da Universidade Federal de Viçosa.

### **3. RESULTADOS**

#### ***Anatomia do rizoma e distribuição das PI***

O rizoma entre as espécies de Dennstaedtiaceae é caracterizado pela presença de tricomas catenados, exceto em *Dennstaedtia dissecta* e *Dennstaedtia obtusifolia* que possuem rizoma glabro. O córtex, compreendido entre o periciclo e a epiderme é subdividido em córtex externo, mediano e interno e apresenta diferentes padrões de distribuição de parênquima esclerificado e parênquima não esclerificado. O córtex em algumas espécies é interrompido por um tecido de aeração, caracterizado por acentuados espaços intercelulares, denominado de aeróforo. O estelo pode ser

solenostelo, dictiostelo (subtipo forma intermediária entre solenostelo e dictiostelo), soleno-policiclostelo ou dictio-policiclostelo, sendo que os dois primeiros delimitam uma ampla medula, a qual pode apresentar diferenças na distribuição do parênquima esclerificado e não esclerificado. Todos os estelos apresentam endoderme interna e externa, ambas com células tabulares que delimitam interna e externamente o feixe vascular, exceto no dictiostelo e dictio-policiclostelo que está organizado em meristeles.

As protuberâncias intercelulares (PI) foram observadas para o rizoma entre todas as espécies dos gêneros *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Microlepia*, *Oenotrichia*, *Paesia* e *Pteridium* (apêndice 1).

Para as espécies que possuem solenostelo (espécies de *Microlepia*, *Hypolepis*, *Paesia*, *Histiopteris incisa*, *Oenotrichia máxima* Copel, *Dennstaedtia globulifera*, *Dennstaedtia hirsuta*, *Dennstaedtia scabra*, *Dennstaedtia wilfordii*), as PI ocorrem entre os espaços intercelulares das células do parênquima não esclerificado do córtex e medula (fig. 1A - asteriscos). No córtex, as PI estão distribuídas nas regiões do córtex mediano e interno (adjacente a endoderme externa) e no córtex externo, nos aeróforos – somente para as espécies que possuem esta estrutura - espécies de *Hypolepis*, *Paesia*, *Pteridium* e em *Histiopteris incisa*. Na medula as PI estão distribuídas subjacentes à endoderme interna (fig. 1A - asteriscos), não sendo observadas no centro. Em *Blotiella lindeniana*, espécie com dictiostelo, as PI ocorrem apenas nos espaços intercelulares do parênquima não esclerificado do córtex externo e apesar de possuir aeróforo, não foi visualizado PI para o tecido dessa estrutura.

Nas espécies com soleno-policiclostelo – *Dennstaedtia obtusifolia* e *Dennstaedtia dissecta* – as PI estão distribuídas de modo semelhante ao das espécies com estelo solenostelo (fig. 1D - asteriscos). Em *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum* e *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre*, com dictio-policiclostelo, as PI estão distribuídas no córtex externo na região do aeróforo (fig. 1H) e no parênquima não esclerificado próximo as meristeles (fig. 1G - asteriscos).

### ***Tipos de PI em Dennstaedtiaceae***

Dois tipos de PI foram visualizados entre todas as espécies: PI do tipo “strands” e PI do tipo filamento, nesta última observa-se variações anatômicas no ápice, podendo ser esférico ou afilado.

As PI do tipo filamentos foram visualizadas entre as espécies dos gêneros *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Paesia* e *Oenotrichia* e estão voltadas para a região do espaço intercelular, porém não conectadas com as PI das células vizinhas (figs. 1B, C, 2A, B). Entre as PI do tipo filamento podem ser observadas a ocorrência de algumas PI do tipo “strands” (fig. 2C - setas), no entanto com predomínio do primeiro. Variações na extremidade da PI podem ser observadas dentro da mesma espécie. Em *Histiopteris incisa*, além das PI do tipo filamento com ápice afilado, podem ser visualizadas PI com ápice mais esférico (fig. 2D).

PI do tipo “strands” foram visualizadas entre espécies dos gêneros *Blotiella*, *Dennstaedtia*, *Microlepia* e *Pteridium*. Essas protuberâncias conectam-se as células (figs. 1E, F, 2E, F) e podem ser ramificadas ou não ramificadas. As primeiras apresentam ramificações irregulares e conectam-se as células vizinhas em diferentes pontos da parede celular (fig. 2F) e podem apresentar algumas ramificações livres (fig. 2F – seta). PI não ramificadas conectam-se diretamente com a parede da célula vizinha (fig. 2G). Algumas apresentam-se “esticadas” com áreas que se assemelham a pontos de ruptura (fig. 2H – seta). Entre as PI do tipo “strands” podem ser observadas também a presença de PI do tipo filamento (fig. 2H – asterisco).

Em geral, a maioria das PI possuem formato irregular, com nodulações e terminações em formato de corpos esféricos (fig. 2H – seta preta). Nenhuma evidência de que as PI sejam ocas, ou que a parede celular apresente porosidade foi observada. Além disso, elas parecem estar firmemente fixadas na parte externa da parede celular.

Em geral, as PI visualizadas nos aeróforos são do tipo filamento, assim como as que ocorrem no córtex interno e na medula, com exceção de *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum* e *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre*. Nesta espécie, PI do tipo filamento ocorrem no aeróforo (fig.1I), enquanto no córtex interno e próximo as meristeles predominam PI do tipo “strands” (fig. 1J).

### **Natureza química**

A natureza polissacarídica de ambos os tipos PI foi evidenciada pelo PAS (figs. 3A, B), e sua constituição péctica pelo Vermelho de Rutênio (figs. 3C, D). O teste de Sudan Black B foi negativo para composição lipídica. Apenas para a região do aeróforo, houve diferença para a composição química das PI (fig. 4). Em *Pteridium arachnoideum* os testes para pectina e polissacarídeos foram negativos na região do aeróforo (figs. 4A, C), porém na região do córtex interno, o resultado foi positivo para ambos os testes (figs. 4B, D). As PI do aeróforo apresentaram uma coloração esverdeada (quando coradas com Azul de Toluidina) indicando provavelmente a natureza fenólica (fig. 4E), enquanto na região do córtex interno, essa coloração não foi visualizada (fig. 4F).

## **4. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO**

As PI têm sido registradas em tecidos de diversos órgãos de representantes de algumas famílias de gimnospermas, eudicotiledôneas e monocotiledôneas (Potgieter e Van Wyk 1992). A ocorrência dessas estruturas para o rizoma de samambaias ainda é pouco explorada. Em Aspleniaceae foi relatada para espécies do gênero *Asplenium* (Leroux et al. 2007), e em Equisetaceae para espécies de *Equisetum* (Mangin 1893; Vidal 1896 – *apud* Potgieter e Van Wyk 1992). Na família Dennstaedtiaceae, PI foram relatadas para o rizoma de *Pteridium esculentum* (Carr e Carr 1975).

Sugerimos que os dois tipos de PI – filamentos e “strands” - observados entre os gêneros de Dennstaedtiaceae podem ser originadas através da fragmentação da lamela média durante a formação de espaços intercelulares. Esta evidência pode ser justificada pelo posicionamento das PI, já que as mesmas ocupam a posição da lamela média no espaço intercelular, pela composição péctica e pela semelhança estrutural apresentada pelas PI e parede celular, conforme relatadas por Potgieter e Van Wyk (1992), Tine et al. (2000), Paiva e Machado (2008).

As variações anatômicas, como nodulações, ápices esféricos ou afilados e entrelaçados das PI, visualizadas em Dennstaedtiaceae foram também relatadas no

pecíolo das espécies de *Asplenium* (Leroux et al. 2007), na lâmina foliar de *Christensenia* (Marattiaceae Kaulf) (Rolleri 1993) e no caule de *Cocos nucifera* (Arecaceae Schultz Sch.) (Butterfield et al. 1981). Além das variações anatômicas, Potgieter e Van Wyk (1992) ressaltam que protuberâncias do tipo “scalae”, “strands” e verrugas podem coexistir em diferentes proporções. Em Dennstaedtiaceae, verificamos a coexistência de PI do tipo “strands” e filamento, as quais parecem ser comuns entre as samambaias (Prada e Rolleri 2005).

As variações anatômicas observadas em Dennstaedtiaceae e citadas anteriormente, podem ser originadas a partir de eventos de rompimentos e/ou contrações de PI do tipo “strands” que estão sob alta tensão, conforme ressaltado em PI de outras famílias (Butterfield et al. 1981; Carr e Carr 1975; Potgieter e Van Wyk, 1992). Segundo Potgieter e Van Wyk (1992), durante a formação do espaço intercelular, as PI do tipo “strands”, podem romper-se e formar PI do tipo filamentos ou verrugas. Fatores como a concentração de cálcio presente na lamela média, ação enzimática e a distribuição heterogênea das forças de tensão, que tendem a separar as células durante a formação dos espaços intercelulares, contribuem para a origem de diferentes tipos de PI (Jeffree e Dale 1986; Jarvis 1998; Paiva e Machado 2008).

Em algumas espécies é sugerido que as PI sejam formadas a partir de substâncias que são secretadas pela atividade do protoplasma após a formação do espaço intercelular (Butterfield et al. 1981, Veys et al. 2002). A maior quantidade e densidade de PI somente entre as células com parede secundárias em *Cocos nucifera*, foi uma evidência apresentada por Butterfield et al. (1981) para justificar a formação de PI pela atividade do protoplasto celular. Este argumento não é aplicado para as espécies de Dennstadedtiaceae, pois as PI nessa família ocorrem nas regiões do córtex e da medula cujas células têm paredes primárias. Veys et al. (2002), em experimentos com espécies de *Azolla* (Salviniaceae Martinov), evidenciaram a participação do protoplasto na síntese de PI e relataram que existe uma correlação entre o aumento no número de PI e a idade da célula, bem como com estresse por deficiência nutricional.

De acordo com Leroux et al. (2007), as PI podem ser formadas a partir da lamela média, porém sugere a participação de substâncias secretadas pela célula na constituição das mesmas. Através de dados ultraestruturais, o mesmo observou que

as paredes celulares não apresentam continuidade com as PI. Além disso, teste imuno-histoquímico detectou a presença de extensinas nas PI, indicando uma composição distinta entre PI e a parede celular.

A ocorrência de PI do tipo filamentos em aeróforos entre as espécies dos gêneros *Histiopteris*, *Hypolepis*, *Pteridium* e *Paesia*, pode ser justificado pelo acentuado espaço intercelular que é formado nessa região do córtex. No córtex interno, onde ocorrem espaços intercelulares mais reduzidos, as PI do tipo filamentos predominam, porém ocorrem também PI do tipo “strands”.

Em *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum* e *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre* a relação entre espaçamento intercelular e o tipo de PI é mais evidente. Nessa espécie, na região do aeróforo, ocorrem PI do tipo filamento conforme observado nos demais gêneros. Porém, na região do córtex interno, próximo as meristeles, onde os espaços intercelulares são bem reduzidos, há o predomínio de PI do tipo “strands”. Essas observações reforçam a hipótese de que as PI são formadas a partir da lamela média e que o tipo de PI formada está relacionado ao rompimento da lamela média e o quanto as células afastam-se durante a formação do espaço intercelular. PI do tipo “scala” e “strand” foram registradas entre os espaços intercelulares das lenticelas de *Picea abies* (Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi) (Parameswaran 1976).

Apesar de entre as espécies de Dennstaedtiaceae as evidências indicarem a origem das PI a partir da lamela média, não devemos desconsiderar que a formação dessas estruturas pode ocorrer a partir de substâncias secretadas pelo protoplasto após a formação do espaço intercelular. Como as PI ocorrem entre diferentes grupos de plantas, é possível que tenham sofrido diferentes pressões evolutivas e uma origem parafilética (Potgieter e Van Wyk 1992).

Apesar de várias funções serem atribuídas as PI, tais como transporte apoplástico, hidratação da parede celular, reserva de carboidratos e defesa contra patógenos (Rolleri 1993), acreditamos que elas estejam relacionadas a uma função estrutural, ao promover a adesão entre células conforme exposto por Davies e Lewis (1981). A função estrutural das PI foi destacada por Jeffree (1982) nos estágios iniciais do processo de enxertia em *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae A. Juss.).

Além da função estrutural, as PI que ocorrem em aeróforos, como observadas em *Pteridium arachnoideum*, podem estar associadas à defesa contra patógenos.

Apenas as PI dessa região do córtex apresentaram coloração indicativa para compostos fenólicos não estruturais quando submetidas à coloração por Azul de Toluidina. Segundo Watt (1979) os espaços intercelulares dos aeróforos de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn var. *aquilinum* são bloqueados por depósitos de tanino. Em aeróforos as células estão organizadas frouxamente (Watt 1979; Davies 1991) e ao mesmo tempo em que permitem a aeração dos tecidos internos, podem representar uma porta de entrada para agentes patógenos, principalmente em órgãos subterrâneos, como os rizomas de Dennstaedtiaceae. A presença de taninos nas células do aeróforo e nas PI pode representar uma forma de defesa, dada à ação antimicrobiana desses compostos (Vincenzo Lattanzio et al. 2006).

O relato de PI em aeróforo de Dennstaedtiaceae é uma característica exclusiva deste trabalho. Carr e Carr (1975) em estudo com *Pteridium esculentum* apenas mencionaram a ocorrência de PI do tipo filamentos “encaracolados” próximos à linha de aeróforo. Provavelmente estes autores analisaram a região logo abaixo ao córtex externo.

A maioria dos trabalhos relacionados com PI evidencia que elas são compostas principalmente de pectina. Essa composição tem sido verificada com base em testes histoquímicos, dentre eles os mais utilizados são o Vermelho de Rutênio, Hidroxilamina e Cloreto Férrico. A natureza polissacarídica e composição péctica evidenciadas neste estudo estão de acordo com os dados sintetizados por Potgieter e Van Wyk (1992). Independente da origem das PI, da lamela média ou da atividade protoplasmática após a formação do espaço intercelular, a composição histoquímica não difere (Veys et al. 2002, Butterfield et al. 1981).

Potgieter e Van Wyk (1992) ressaltam que muitos dos dados de PI divulgados na literatura precisam ser reavaliados, tanto do ponto de vista estrutural quanto químico. Estudos ontogenéticos e da composição química, podem elucidar questões acerca da origem e composição das PI entre as plantas (Leroux et al. 2007).

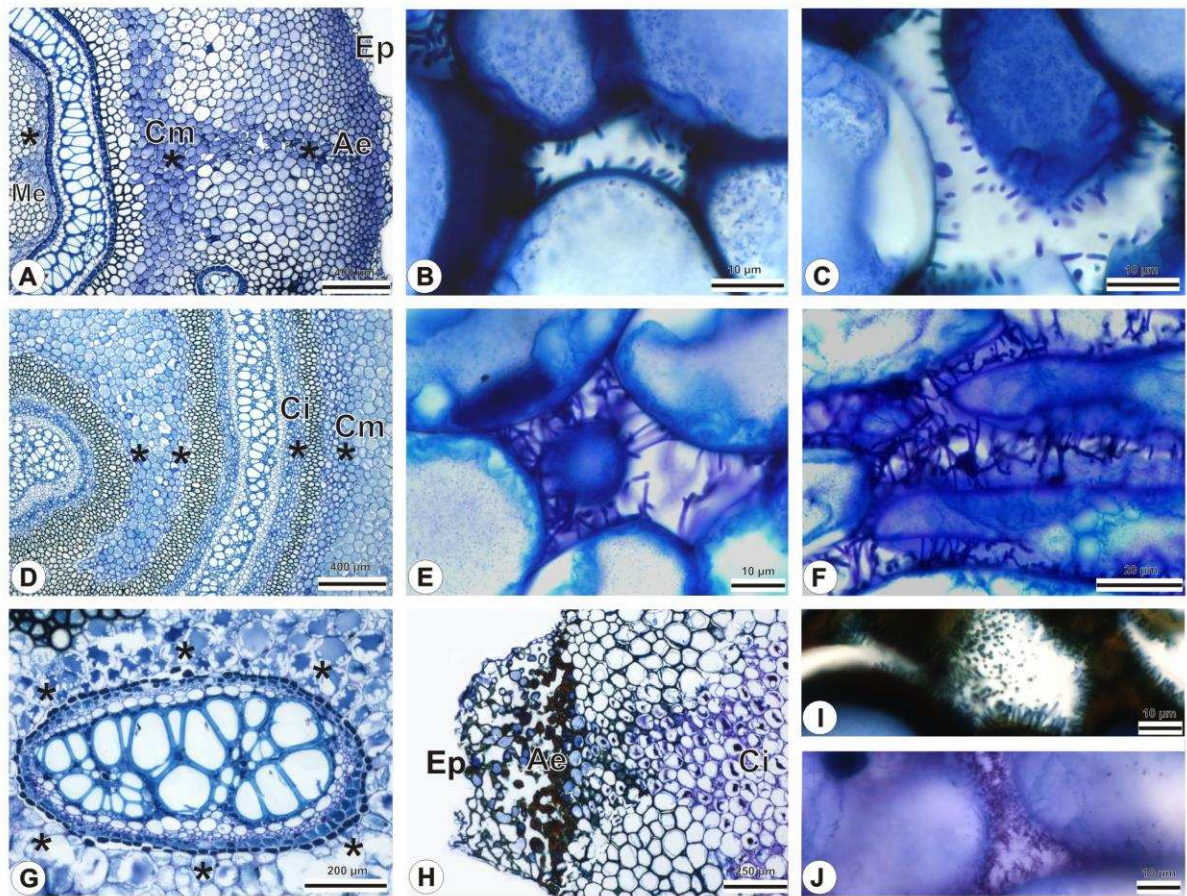
O desconhecimento sobre a distribuição das PI entre os diferentes grupos de plantas, bem como as dificuldades relacionadas à identificação das mesmas são fatores que limitam a utilização destas estruturas nos estudos taxonômicos. A utilização das protuberâncias, em conjunto com outros caracteres, tem-se mostrado útil em estudos taxonômicos (Mengascini, 2002; Lavallo, 2003; Prada e Rolleri 2005).

Os resultados obtidos neste estudo ampliam os dados acerca da ocorrência de PI para Dennstaedtiaceae e plantas vasculares e os dados histoquímicos confirmam a natureza polissacarídica e péctica conforme descrito para as PI de outras famílias. A ampliação da amostragem de espécies de outros gêneros da família pode atestar a relevância dessas estruturas em estudos taxonômicos e filogenéticos. O relato de PI em aeróforos é inédito para Dennstaedtiaceae. No entanto, estudos ontogenéticos, ultraestruturais e imuno-histoquímicos das protuberâncias e aeróforos são essenciais para elucidar o processo de desenvolvimento dessas estruturas e composição das PI e da parede celular. A realização destes estudos juntamente com os dados apresentados neste trabalho podem elucidar as funções das PI em Dennstaedtiaceae.

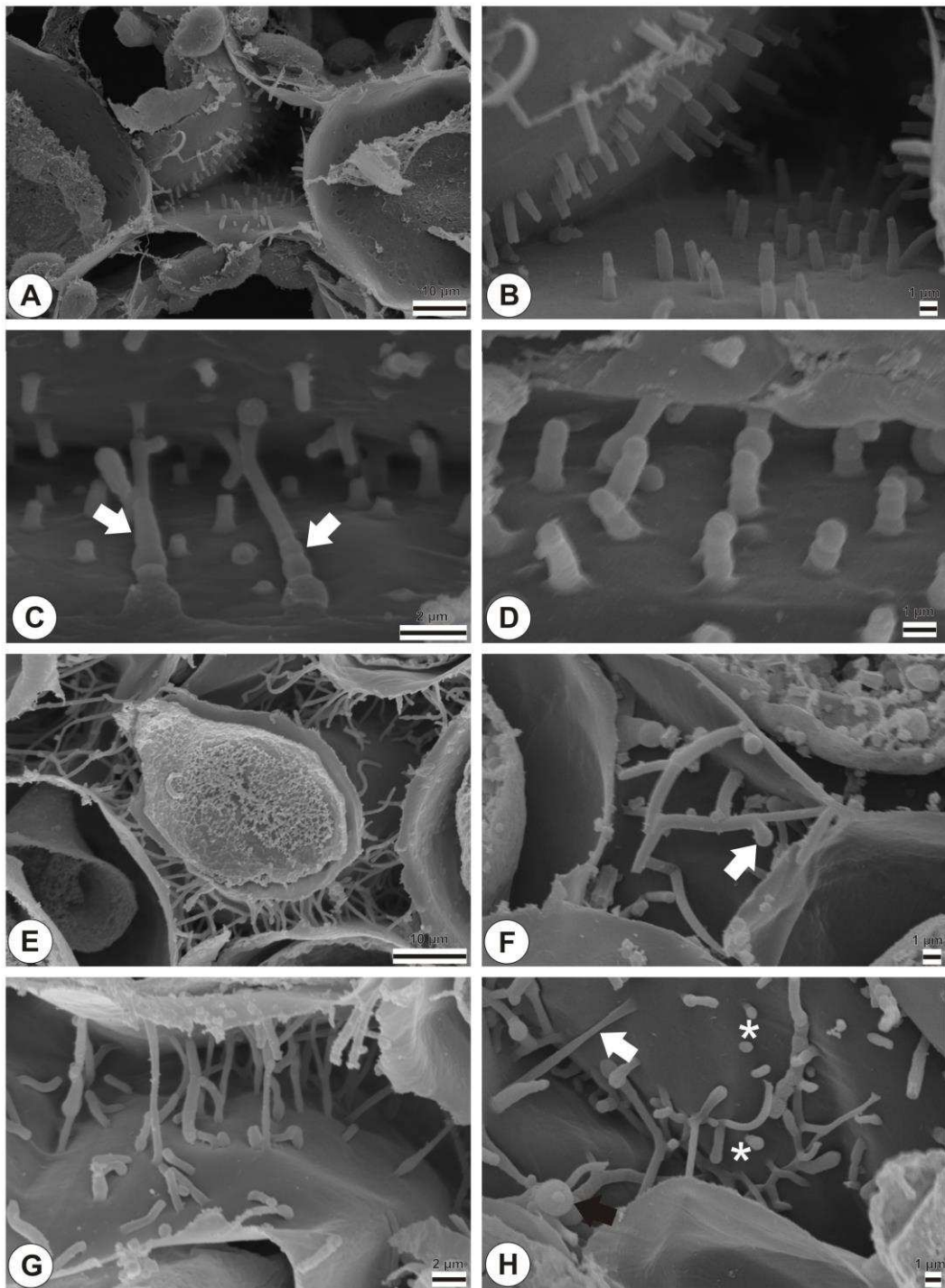
## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Butterfield BG, Meylan BA, Exley RR (1981). Intercellular protuberances in the ground tissue of *Cocos nucifera* L. **Protoplasma** 107: 69-78.
- Carr SGM, Carr DJ (1975). Intercellular pectic strands in parenchyma: studies of plant cell walls by scanning electron microscopy. **Australian Journal of Botany** 23: 95-105.
- Davies KL (1991). A brief comparative survey of aerophore structure within the Filicopsida. **Botanical Journal the Linnean Society** 107: 115-137.
- Davies WP, Lewis BG (1981). Development of pectic projections on the surface of wound callus cells of *Daucus carota* L. **Annals of Botany** 47: 409-413.
- Evert, RF (2006). **Esau's Plant Anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development**. New Jersey: John Wiley & Sons. 601p.
- Fisher DB (1968). Protein staining of ribboned Epon sections for light microscopy. **Histochemistry and Cell Biology** 16: 92-96.
- Jarvis MC (1998). Intercellular separation forces generated by intracellular pressure. **Plant Cell Environ** 2: 1307-1310.
- Jeffree CE, Dale JE, Fry SC (1986). The genesis of intercellular spaces in developing leaves of *Phaseolus vulgaris* L. **Protoplasma** 132: 90-98.
- Johansen DA (1940). **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw Hill. 532p.
- Lavalle MDC (2003). Taxonomía de las especies neotropicales de *Marattia* (Marattiaceae). **Darwiniana** 41: 61-86.
- Leroux O, Knox JP, Leroux F, Vrijdaghs A, Bellefroid E, Borgonie G, Viane RLL (2007). Intercellular Pectic Protuberances in *Asplenium*: New Data on their Composition and Origin. **Annals of Botany** 100: 1165-1173.
- Luerssen C (1875). Untersuchungen über die Interzellularverdickungen im Grundgewebe der Farne. **Botanische Zeitung** 33: 718-728.
- Luerssen C (1873). Kleinere Mittheilungen über den Bau und die Entwicklung der Gefäßcryptogamen (Beschluss). 2. Ueber centrifugales locales Dickenwachsthum innerer Parenchymzellen der Marattiaceen. **Botanische Zeitung** 31: 641-647.
- Machado SR, Sajo MG (1996). Intercellular pectic protuberances in leaves of some *Xyris* species (Xyridaceae). **Canadian Journal of Botany** 74: 1539-1541.
- Mengascini A (2002). Caracteres diagnósticos y taxonomía de 5 especies *Archangiopteris* Christ & Giesenh. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl). **Botánica** 15: 3-22.
- Miller H, Barnett JR (1993). The structure and composition of bead-like projections on sitka spruce callus cells formed during grafting and in culture. **Annals of Botany** 72: 441-448.
- McManus JFA (1948). Histological and histochemical uses of periodic acid. **Stain Technology** 23: 99-108.
- O'Brien TP, McCully ME (1981). **The study of plant structure principles and selected methods**. Melbourne: Termarcarphi Pty. Ltda. 345p.
- Paiva EAS, Machado SR (2008). Intercellular pectic protuberances in *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae, Caesalpinioideae): Occurrence and functional aspects. **Comptes Rendus Biologies** 331: 287-293.
- Pearse AGE (1972). **Histochemistry: theoretical and applied**. Vol.2 3ª ed. Baltimore: The Williams & Wilkins Company. 1347 p.
- Potgieter MJ, Van Wyk AE (1992). Intercellular pectic protuberances in plants: their structure and taxonomic significance. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 33: 295-316.

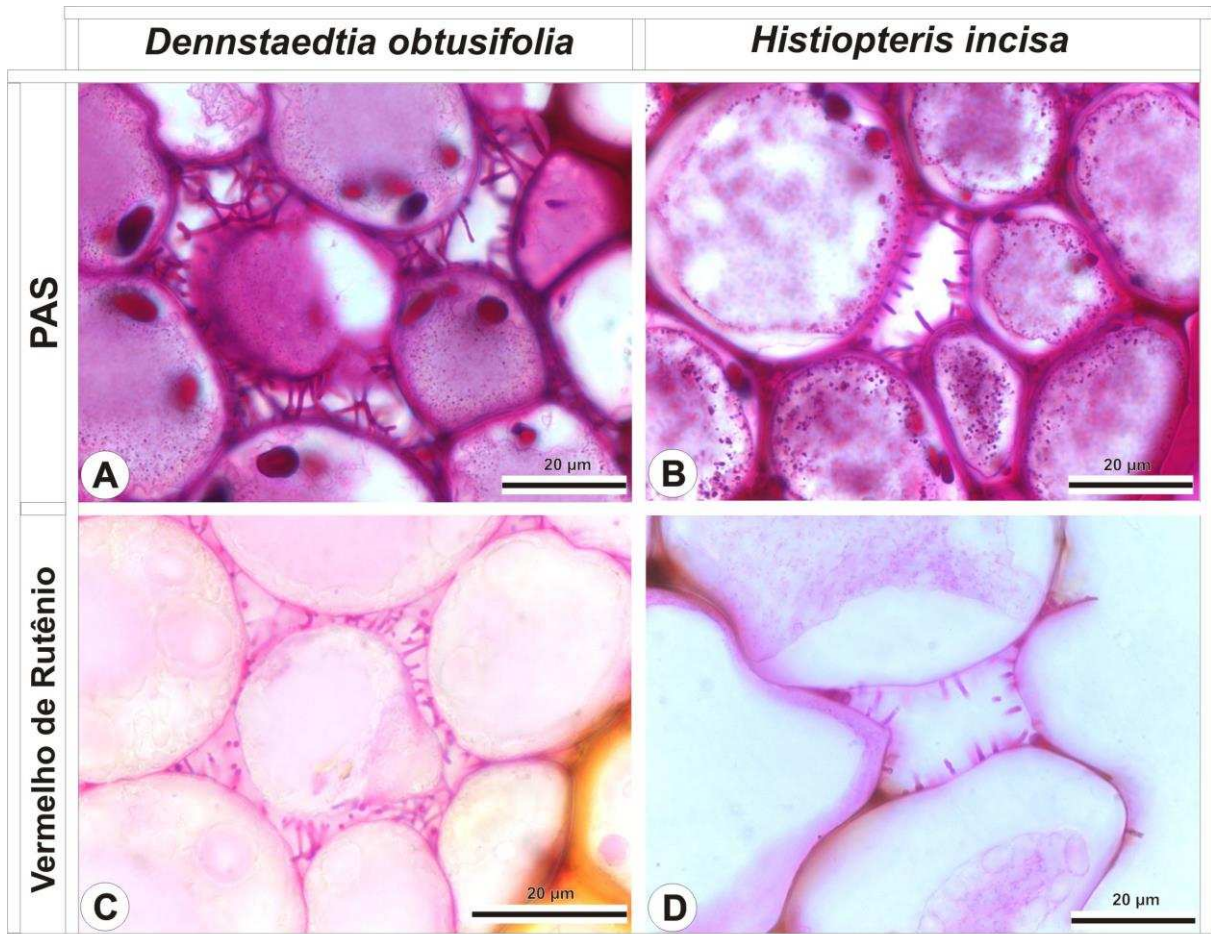
- Prada C, Rolleri CR (2005). A new species of *Isoetes* (Isoetaceae) from Turkey, with a study of microphyll intercellular pectic protuberances and their potential taxonomic value. **Botanical Journal of the Linnean Society** 147: 213-228.
- Ranker TA, Christopher H. Haufler (2008). **Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press. 480p.
- Rolleri C (1993). Revision of the Genus *Christensenia*. **American Fern Journal** 83: 3-17.
- Scheidegger C, Günthardt-Goerg MS, Matyssek R, Hatvani P (1991). Low-temperature scanning electron microscopy of birch leaves after exposure to ozone. **Journal of Microscopy** 161: 85-95.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2008). Fern classification. *In*: Ed. Ranker TA, Haufler CH. **Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. New York: Cambridge University Press. 480p.
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2006). A classification for extant ferns. **Taxon** 55: 705-731.
- Smith FH, Smith EC (1942). Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany** 29: 464-471.
- Tiné MAS, Cortelazzo A, Buckeridge MS (2000). Occurrence of xyloglucan containing protuberances in the storage cell walls of cotyledons of *Hymenaea courbaril* L. **Revista Brasileira de Botânica** 23: 415-419.
- Veys P, Lejeune A, Van Hove C (2002). The pore of the leaf cavity of *Azolla* species: teat cell differentiation and cell wall projections. **Protoplasma** 219: 31-42.
- Vincenzo Lattanzio, Lattanzio VMT, Cardinali A (2006). Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. **Phytochemistry: Advances in Research** 23-67.
- Watt AS (1979). A note on aeration and aerenchyma in the rhizome of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn Var. *Aquilinum*). **New Phytologist** 82: 769-776.



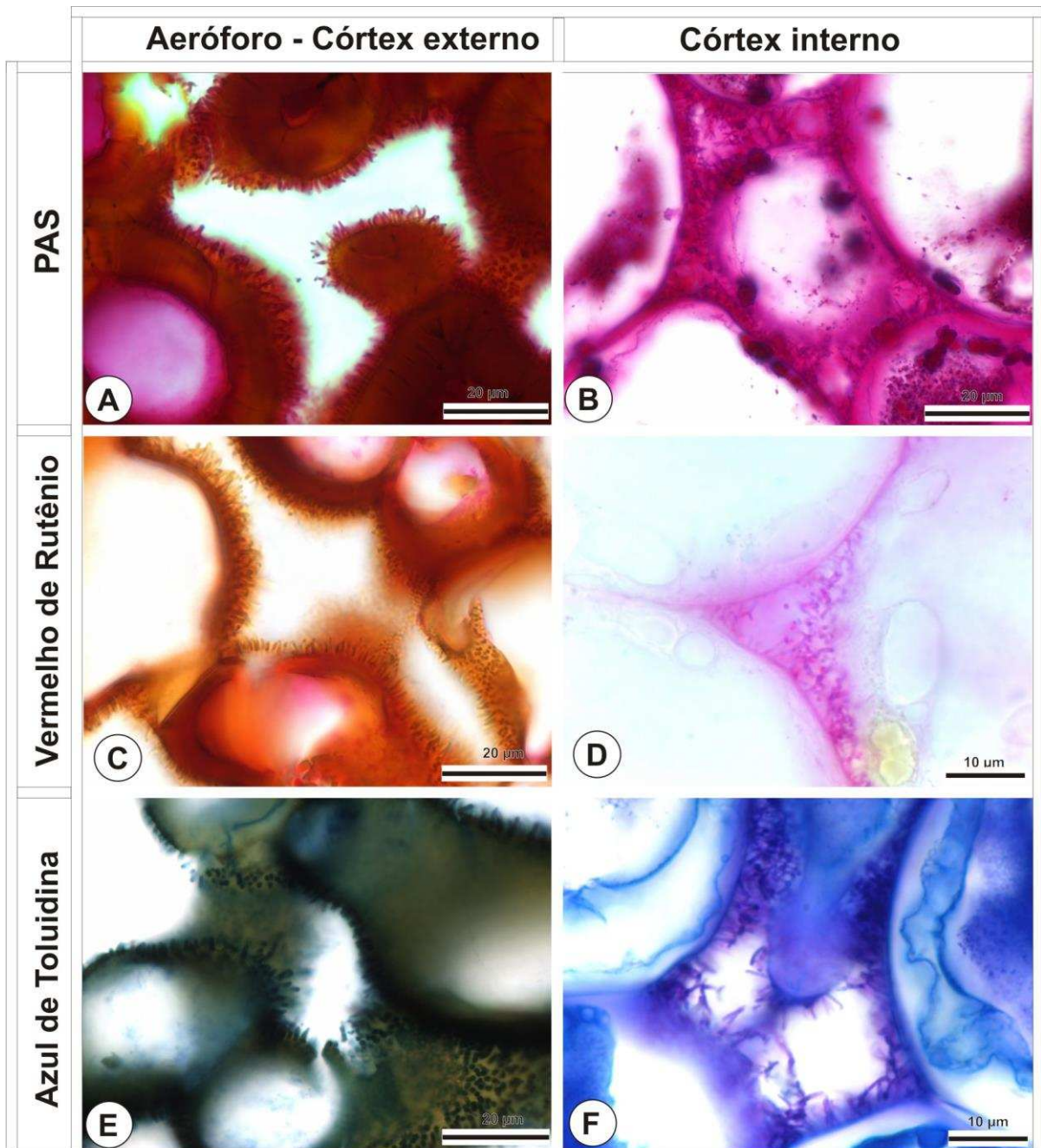
**Figura 1:** Distribuição e anatomia das protuberâncias intercelulares (PI) no rizoma das espécies de Dennstaedtiaceae visualizadas em microscopia de luz. **A-C** - *Histiopteris incisa* - rizoma com solenostelo. **A** - asteriscos indicam distribuição das PI. **B** e **C** - PI do tipo filamento mostradas em cortes transversal e longitudinal, respectivamente. **D-F** - *Dennstaedtia obtusifolia* – rizoma com soleno-policlostelo. **D** - asteriscos indicam a distribuição das PI. **E** e **F** - PI do tipo “strands” mostradas em cortes transversal e longitudinal, respectivamente. **G-J** - *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum* – rizoma com dictio-policlostelo. **G** - asteriscos indicam distribuição das PI próxima a meristele. **H** - região do aeróforo (córtex externo). **I** - detalhe de PI do tipo filamento na região do aeróforo. **J** - detalhe de PI do tipo “strand” na região próxima à meristele. Ae= aeróforo; Ci= Córtex interno; Cm= córtex mediano; Ep= epiderme; Me= medula.



**Figura 2** – Protuberâncias intercelulares (PI) do tipo filamentos e “strands” entre as espécies dos gêneros de Dennstaedtiaceae em microscopia eletrônica de varredura. **A-D** – PI do tipo filamento em *Histiopteris incisa*. **A** - visão geral do espaço intercelular na região cortical. **B** - espaço intercelular com PI do tipo filamento. **C** - Detalhe de PI do tipo “strands” entre as PI do tipo filamento. **D** - PI do tipo filamento com ápice esférico. **E-H** – PI do tipo “strands” em *Dennstaedtia obtusifolia*. **E** - visão geral do espaço intercelular na região cortical. **F**- PI do tipo “strands” ramificada com seta indicando detalhe de ramificação globosa. **G** - PI tipo “strands” não ramificada. **H** – seta branca, asteriscos e seta preta indicam respectivamente ponto de ruptura de uma PI do tipo “strands”, PI do tipo filamento entre as PI do tipo “strands” e extremidade da PI com ápice esférico.



**Figura 3** - Resultados de testes histoquímicos para protuberâncias intercelularis (PI) entre espécies dos gêneros de Dennstaedtiaceae. **A** e **C** - PI do tipo “strands” em *Dennstaedtia obtusifolia* evidenciando respectivamente resultados positivos para polissacarídeos e pectina. **B** e **D** - PI do tipo filamento em *Histiopteris incisa* evidenciando resultados positivos para polissacarídeos e pectina, respectivamente.



**Figura 4** – Teste histoquímico das protuberâncias intercelulares localizadas no córtex externo (aeróforo) e córtex interno de *Pteridium arachnoideum* subsp. *arachnoideum*. **A e B** – resultados para polissacarídeos neutros. **C e D** – resultados para pectina. **E e F** – coloração ao Azul de Toluidina.

**Apêndice 1:** Espécies de Dennstaedtiaceae (Pteridophyta) estudadas e organizadas por gêneros com os respectivos coletores e herbários.

**Sigla dos herbários:** CRH= Landcare Research New Zealand Limited; TNS= National Museum of Nature and Science; NSW= Royal Botanic Gardens and Domain Trust; VIC= Herbário da Universidade Federal de Viçosa.

**Blotiella** R.M. Tryon - *Blotiella lindeniana* (Hook.) R.M.Tryon: Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3348 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3401 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3414 (VIC).

**Dennstaedtia** Bernh. - *Dennstaedtia dissecta* (Sw.) T. Moore: Argentina, Misiones, G.J. Yañez & G.J. Marquez 104 (VIC). *Dennstaedtia globulifera* (Poir.) Hieron: Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3069 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 06 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 07 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 08 (VIC). *Dennstaedtia obtusifolia* (Willd.) T.Moore: Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 2981 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3070 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 10 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 11 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 12 (VIC). *Dennstaedtia scabra* (Wall.) Moore: Japão, Gifu, Yamamoto 2636 (VIC,TNS); Japão, Kagoshima, Yamanaka s.n. (VIC-44.535, TNS). *Dennstaedtia hirsuta* (Sw.) Mett. ex Miq.: Japão, Kagoshima, Takesako 4188 (VIC,TNS); Japão, Kagoshima, Shimozono s.n. (VIC-44.536, TNS). *Dennstaedtia wilfordii* (T. Moore) Christ.: Japão, Gifu, Yuzawa 3494 (TNS); Japão, Aomori, M. Saito s.n. (VIC- 44.526, TNS); Japão, Gifu, Nagase s.n. (VIC-44.538, TNS).

**Histiopteris** J. Agardh - *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Sm.: Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 19 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 20 (VIC); Brasil,

RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 20 (VIC); Nova Zelândia, Kaimanawa Ecological Region, Enzat 141 (CHR).

**Hypolepis** Bernh. – *Hypolepis acantha* Schwartzb.: Brasil, MG, P.B.Schwartzburd et al 2264 (VIC). *Hypolepis mitis* Kunze ex Kuhn: Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3021 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3097 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 03 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 04 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 05 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3316 (VIC). *Hypolepis punctata* (Thunb.) Mett. Ex Kuhn: Japão, Fukuoka, Tsutsui 5135 (VIC, TNS). *Hypolepis rugosula* subsp. *pradoana* Schwartzb.: Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 01 (VIC). *Hypolepis stolonifera* var. *nebulares* Schwartzb.: Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 13 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 14 (VIC); Brasil, RJ, I. Becari-Viana & J.B.S. Pereira 15 (VIC). *Hypolepis stolonifera* Fée var. *stolonifera*: Brasil, SP, P.H. Labiak et al 4269 (VIC).

**Microlepia** C. Presl - *Microlepia marginata* (Panz.) C. Chr.: Japão, Kyushu, K. Iwatsuki & M. Kato 79 (CHR); China, Shixing Xian, X.W. Wang et al 368 (CHR); Japão, Kagoshima, Haruda 366 (VIC, TNS); Japão, Kagoshima, Takesako 5597 (VIC, TNS). *Microlepia izu-peninsulae* Sa. Kurata: Japão, Honshû, T. Nakaike s.n. (CRH-239661). *Microlepia obtusiloba* Hayata: Japão, Kyushu, K.Iwatsuki & M.Kato 51 (CRH). *Microlepia speluncae* (L.) T.Moore: Brasil, RJ, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3290 (VIC); Brasil, RJ, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3310 (VIC); Brasil, RJ, P.B.Schwartzburd & I. Becari-Viana 3315 (VIC); Papua-Nova Guiné, Misima Island, J.R.Croft 836 (CRH). *Microlepia strigosa* (Thunb.) C. Presl: Nova Zelândia, A.F.Braithwaite 2491 (CRH); Nova Zelândia, Easter Island, J.Hovell s.n. (CRH-

465258 A); Japão, Kagoshima, M.Kido 12966 (VIC, TNS).

**Oenotrichia** Copel.- *Oenotrichia máxima* (E. Fourn.) Copel.: Nova Caledônia, Mé Ongué, G. Brownlie 200 (CRH).

**Paesia** A. St.-Hill- *Paesia glandulosa* (Sw.) Kuhn: Brasil, MG, P.B.Schwartsburd & A.P. Fortuna-Perez 2929 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartsburd & A.P. Fortuna-Perez 2930 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartsburd & A.P. Fortuna-Perez 2931 (VIC). *Paesia rugosula* (Labill.) Kuhn: Nova Caledônia, Mt. More, G. Brownlie 463 (CRH). *Paesia scaberula* (A.Rich.) Kuhn: Nova Zelândia, Kauaeranga, D.M. Smith 84 (CRH); Nova Zelândia, Dome, L.B.Moore (CRH-533179). *Paesia tahitensis* Copel. Polinésia Francesa, Tahiti, W.R. Sykes 446 (CRH).

**Pteridium** Gled. ex Scop. - *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon subsp. *arachnoideum*: Brasil, MG, P.B.Schwartsburd et al 2838 (VIC, NSW); Brasil, MG, P.B.Schwartsburd et al 2837 (VIC); Brasil, MG, P.B.Schwartsburd et al 3383. *Pteridium arachnoideum* subsp. *campestre* (Schrad.) Schwartsb. & P.L.R. Moraes: Brasil, BA, M.C.N. Alves da Silva et al 01 (VIC, NSW).

## CONCLUSÕES GERAIS

O estudo do rizoma em Dennstaedtiaceae revelou caracteres inéditos ou poucos explorados para a família. Mesmo sendo considerado um órgão com características anatômicas conservadas, os caracteres morfoanatômicos do rizoma levantados neste trabalho, como gemas epipeciolares, indumento, filotaxia, diferentes tipos de estelos, diferenças na distribuição de parênquima esclerificado no córtex e medula e linhas de aeróforos apresentam importância evolutiva, taxonômica e paleontológica entre as espécies e gêneros de Dennstaedtiaceae. Dada a importância dos aeróforos para a taxonomia e ecologia, faz-se necessário investigar a função dessas estruturas que são pouco conhecidas entre as samambaias, além de identificar os tipos de estômatos presentes. Foram feitas descrições detalhadas para as espécies estudadas em modelo de tratamento taxonômico, porém incluindo caracteres morfoanatômicos. Este formato é praticamente inédito e muito similar aos publicados na área de paleontologia, espera-se assim produzir uma base de dados inicial para estudos comparativos entre Dennstaedtiaceae fósseis e atuais, em virtude dos poucos trabalhos que exploram a anatomia das samambaias, principalmente do caule.

As protuberâncias intercelulares mostraram-se como um caráter amplamente distribuído entre as espécies de Dennstaedtiaceae. A ampliação da amostragem de espécies de outros gêneros não contemplados neste trabalho poderá atestar a relevância dessas estruturas em estudos taxonômicos e filogenéticos para a família. O relato de protuberâncias intercelulares do tipo filamento associadas aos espaços intercelulares nos aeróforos, reforça a hipótese de que o tipo de protuberância está associado com a dimensão do espaço intercelular. Recomenda-se a continuidade de estudos com enfoque na parede celular, através principalmente de técnicas de imunocitoquímica.