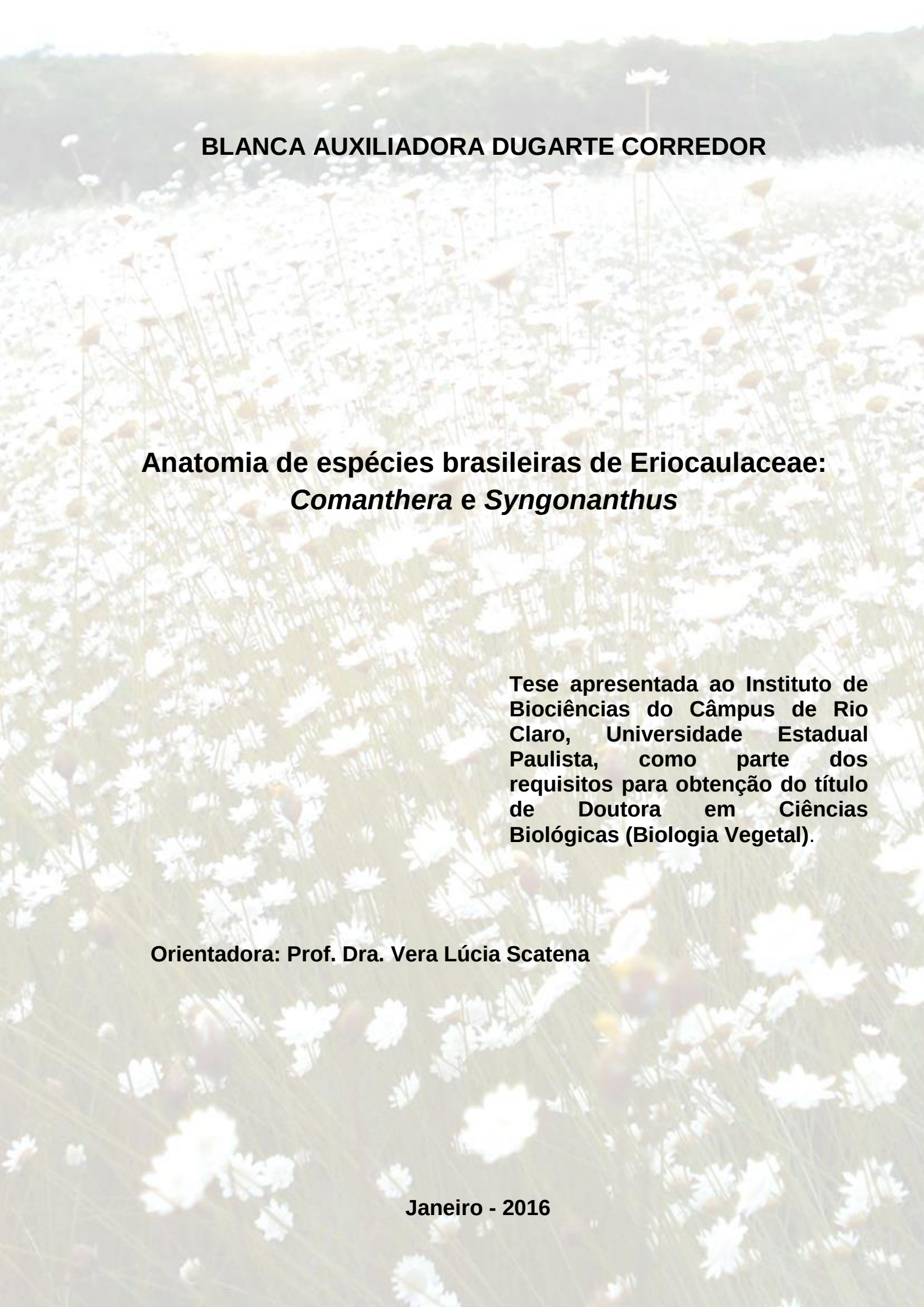

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGIA VEGETAL**

**Anatomia de espécies brasileiras de Eriocaulaceae:
Comanthera e *Syngonanthus***

BLANCA AUXILIADORA DUGARTE CORREDOR

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Janeiro - 2016



BLANCA AUXILIADORA DUGARTE CORREDOR

**Anatomia de espécies brasileiras de Eriocaulaceae:
Comanthera e *Syngonanthus***

**Tese apresentada ao Instituto de
Biociências do Câmpus de Rio
Claro, Universidade Estadual
Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Doutora em Ciências
Biológicas (Biologia Vegetal).**

Orientadora: Prof. Dra. Vera Lúcia Scatena

Janeiro - 2016

581.4 Dugarte Corredor, Blanca Auxiliadora
C824a Anatomia de espécies brasileiras de Eriocaulaceae:
Comanthera e Syngonanthus / Blanca Auxiliadora Dugarte
Corredor - Rio Claro, 2016
115 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots., mapas, plant.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Vera Lúcia Scatena

1. Anatomia vegetal. 2. Escapos. 3. Folhas. 4.
Paepalanthoideae. 5. Sempre-vivas. 6. Raíz. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: Anatomia de espécies brasileiras de Eriocaulaceae: Comanthera e Syngonanthus

AUTORA: BLANCA AUXILIADORA DUGARTE CORREDOR

ORIENTADORA: Profa. Dra. VERA LUCIA SCATENA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de DOUTOR EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL) , pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. VERA LUCIA SCATENA

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Profa. Dra. MARIA DAS GRACAS SAJO

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Profa. Dra. ADELITA APARECIDA SARTORI PAOLI

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Profa. Dra. SILVIA RODRIGUES MACHADO

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Botucatu - SP



Prof. Dr. HILDEBERTO CALDAS DE SOUSA

Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente / Universidade Federal de Ouro Preto - MG

Data da realização: 08 de janeiro de 2016.

Para mi amado filho:
Rubén Darío

AGRADECIMENTOS

Primeiro à Deus pela oportunidade e pelas forças para continuar me preparando profissionalmente.

À CAPES - PECPG pela bolsa concedida (5821/11-8) para a realização do doutorado.

Ao Departamento de Botânica do Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro pelo apoio e infraestrutura.

Agradeço em especial à Dra. Vera Lúcia Scatena, por me receber sem me conhecer, pela confiança e pela oportunidade de trabalharmos com essa grande equipe de pesquisadores de Eriocaulaceae. Obrigada por me orientar no desenvolvimento desta pesquisa, assim como no pessoal; e obrigada também pela paciência.

À minha amiga e ex-orientadora Dra. Rebeca Luque Arias, obrigada pelo contato com a Dra Vera Scatena e pelo apoio e forças para eu enfrentar este grande desafio.

À Dra. Alessandra Ike Coan pela sua ajuda no processo de documentação para minha vinda a Rio Claro, pelos ensinamentos e por sempre estar presente quando eu precisava.

À Dra. Aline Oriani pelos ensinamentos, por estar sempre disposta ajudar e pela amizade.

Aos professores do departamento de Botânica pelos ensinamentos e apoio ao longo desses quatro anos.

Ao Dr. Paulo Takeo Sano pela parceria, pelo material fornecido para a elaboração deste trabalho, pela amizade e por estar sempre disposto a ajudar.

À Dra. Ana Maria Giulietti e Dra Livia Echternach, obrigada pelo material fornecido para o desenvolvimento de parte deste trabalho e pelas valiosas contribuições.

Ao Msc. Diego Escobar, obrigada por ter aceitado a parceria para desenvolver meu primeiro capítulo, pelos ensinamentos e pela amizade.

Ao Renato Ramos, Fabiane Costa e Simone Nunes Fonseca pelo material fornecido para o desenvolvimento do primeiro e segundo capítulo, e pela amizade.

Ao pessoal do departamento de Botânica em especial ao Ari Pesce e à Celia Maria Hebling.

Aos meus amigos e colegas do laboratório: Kleber, Rafael, Arthur, Leticia, Fernanda P., Fernanda M., Yuri, Danilo, e em especial à Kaire, Mariana, Paula, Elaine, Renata e Thales, obrigada pelo apoio e ajuda incondicional no laboratório, pelas trocas de conhecimentos, aos ensinamentos, parcerias e amizade. Todos estarão sempre no meu coração.

À Dra. Mayra Eichemberg, amiga, obrigada por abrir as portas de sua casa quando cheguei a Rio Claro, pelas trocas de conhecimentos no laboratório, pela ajuda incondicional e pela amizade.

Aos meus colegas da pós-graduação, em especial a Luis (osito), Rodrigo, Diogo, Shirley, Camila, Naiara, Fernando, Gabriela C. e Talita por estarem sempre presentes quando eu precisava.

À minha querida turma, a “Comunidade Latina” em Rio Claro, cada um de vocês foi muito importante durante o desenvolvimento do meu trabalho, em especial Swanni, Yaliana, Alejandra, Yadira, Marcela e Irene. Obrigada também por fazerem com que estes quatro anos aqui no Brasil fossem como se estivesse em minha terra.

Aos grandes amigos de Rio Claro, obrigada pela amizade e pelo apoio, sempre estarão no meu coração.

À minha grande família, tanto na Venezuela quanto no Brasil, especialmente ao meu esposo Rubén e ao meu filho Rubén Darío. Obrigada pelo apoio de sempre, por me acompanharem nesta luta e por me darem forças para eu continuar trabalhando para alcançar meus objetivos. Los Amo!!

**“Para o lucro do triunfo sempre
foi indispensável passar pela senda
dos sacrifícios.”**

Simón Bolívar

ÍNDICE

	Página
RESUMO	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
LITERATURA CITADA	8
ILUSTRAÇÕES.....	13
CAPÍTULO 1. Morfología de semillas y desarrollo post-seminal de especies de <i>Comanthera</i> (Eriocaulaceae)	
	18
Resumen.....	19
Abstract.....	20
Introducción	21
Materiales y Métodos.....	22
Resultados.....	24
Discusión	26
Referencias.....	29
Cuadro	34
Figuras	36
CAPÍTULO 2. Anatomia de raízes, folhas e escapos de espécies de <i>Comanthera</i> L.B. Sm (Eriocaulaceae, Poales)	
	41
Resumo	42
Abstract.....	43
Introdução	44
Material e Métodos	45
Resultados.....	46
Discussão	49
Referências.....	52
Tabelas	57
Ilustrações.....	60

CAPÍTULO 3. Estruturas anatômicas de folhas e escapos de <i>Comanthera</i> (Eriocaulaceae) e sua importância taxonômica e filogenética.....	69
Resumo	70
Abstract.....	71
Introdução	72
Material e Métodos	74
Resultados	74
Discussão.....	76
Referências.....	78
Tabela.....	82
Ilustrações	84
CAPÍTULO 4. Ecological anatomy of <i>Syngonanthus nitens</i> (Bong.) Ruhland and its relation to the golden grass handicrafts in Jalapão (TO), Brazil.....	93
Resumo	94
Abstract.....	95
Introduction.....	96
Material and Methods	97
Results	99
Discussion.....	101
Literature Cited	103
Table.....	107
Figures.....	109
CONSIDERAÇÕES FINAIS	114

RESUMO

Dentre as Eriocaulaceae (sempre-vivas) brasileiras, alguns representantes de *Comanthera* e *Syngonanthus* são os mais comercializados e utilizados na ornamentação e constam da lista brasileira de espécies ameaçadas de extinção. Essas plantas crescem nos campos rupestres, sob situações climáticas adversas. Estudos taxonômicos e filogenéticos de *Comanthera* subg. *Comanthera* indicam falta de dados para maior suporte ao subgênero e nomeiam clados na distribuição das espécies. Procurando auxiliar a taxonomia e filogenia do grupo, bem como interpretar as adaptações ao ambiente e fornecer dados para futuro manejo, estudou-se aspectos da morfologia e anatomia de 24 espécies de *Comanthera* (envolvendo as espécies do clado “V”, “U” e “X”) e de *Syngonanthus nitens*. As espécies do clado “V”: *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* apresentam germinação e desenvolvimento pós-seminal mais rápido (< 7 dias) do que as demais Eriocaulaceae, e crescem em solo quartzítico pobre em nutrientes, cuja água escoar rápido. Apresentam envoltório seminal com projeções da endotesta com formas diferentes que são úteis para separar as espécies. O levantamento de estruturas anatômicas de folhas e escapos dessas espécies como: tipo de câmara subestomática, estrutura da margem foliar e número de feixes vasculares indicam agrupamentos entre elas e servirão para a sustentação do clado filogenético em que estão inseridas. Estruturas anatômicas como: presença de células de paredes espessadas, de hipoderme e parênquima clorofiliano compacto são respostas adaptativas à escassez hídrica, ventos fortes e radiação excessiva, presentes nos campos rupestres. As espécies de *Comanthera* subg. *Comanthera* que ocorrem na Bahia (nove espécies - clado “X”) e Minas Gerais (10 espécies - clado “U”) apresentam estruturas anatômicas de folhas e escapos como: células epidérmicas de paredes espessadas, estômatos com câmaras subestomáticas simples e presença de hipoderme, com similaridade alta, que é interpretada como resposta adaptativa às condições ambientais e não refletem relações de parentesco entre elas. Para *Syngonanthus nitens* (capim-dourado), comprimento e espessura de folhas e escapos; espessura das paredes das células epidérmicas, quantidade de camadas de células da hipoderme e tipo de parênquima clorofiliano definem os morfotipos “douradinho” e “douradão” utilizados no artesanato do Jalapão-TO. A maior quantidade de colênquima do que de esclerênquima no córtex do escapo do morfotipo “douradão” torna-o mais flexível e é usado na confecção de peças maiores (cestos, bolsas, etc.). Raízes com córtex que acumulam ar, epiderme e hipoderme foliares constituídas por células de paredes finas e mesófilo frouxo são respostas adaptativas dos morfotipos ao solo encharcado onde crescem.

ABSTRACT

Among the Brazilian Eriocaulaceae (sempre-vivas), the species most widely commercialized and used for decoration belong to *Comanthera* and *Syngonanthus*, and are already on the Brazilian list of endangered species. These plants grow in upland "campo rupestre" vegetation, under adverse climatic conditions. Taxonomic and phylogenetic studies of *Comanthera* subg. *Comanthera* have revealed a lack support for the subgenus and have used clades instead for discussing species distributions. The present study aimed to contribute to the taxonomy and phylogeny of the group, clarify environmental adaptations and provide data for future environmental management of natural populations. Morphological and anatomical features of 24 species of *Comanthera* (involving species of clades "V", "U" and "X") and of *Syngonanthus nitens* were studied. Species of clade "V" – *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* and *C. suberosa* – exhibit more rapid germination and post-seminal development (< 7 days) than other Eriocaulaceae, and grow in nutrient-poor quartzite soils with rapid water drainage. They have seed coats with endotestal projections of differing shapes that are useful for separating the species. The survey of anatomical structures of the leaves and scapes of these species, such as the type of substomatal chamber, leaf margin structure and number of vascular bundles, revealed groupings that will serve to support the phylogenetic clade in which they are included. Anatomical structures such as presence of thick cell walls, hypodermis and compact chlorenchyma are important adaptive responses to the water scarcity, strong winds, and excessive radiation prevalent in "campo rupestre" habitats. The species of *Comanthera* subg. *Comanthera* that occur in Bahia (nine species – clade "X") and Minas Gerais (10 species – clade "U"), have very similar anatomical leaf and scape structures, such as thick epidermal cell walls, stomata with simple substomatal chambers and the presence of a hypodermis. This similarity is interpreted as an adaptive response to environmental conditions and not as an indication of their phylogenetic relationship. For *Syngonanthus nitens* (capim-dourado, or "golden grass"), length and thickness of leaves and scapes, thickness of epidermal cell walls, number of hypodermis cell layers and type of chlorenchyma define the "douradinho" and "douradão" morphotypes used by artisans to make craft products in Jalapão, Tocantins state. The larger proportion of collenchyma than sclerenchyma in the cortex of the scape of the "douradão" morphotype makes it more flexible and useful for larger craftwork, such as baskets and bags. Roots with a cortex that accumulates air, leaf epidermis and hypodermis with thin cell walls and lax mesophyll are adaptive responses of the morphotypes to the waterlogged soil in which they grow.

INTRODUÇÃO GERAL

As monocotiledôneas pertencentes ao clado das commelinídeas (Poales) (APG III, 2009), constituem aproximadamente 20.000 espécies agrupadas em 17 famílias; dentre elas, Poaceae, Cyperaceae, Bromeliaceae, Eriocaulaceae e Xyridaceae; que apresentam importância ecológica e econômica (Figs. 1-2) (Linder & Rudall 2005). Eriocaulaceae juntamente com Xyridaceae e Mayacaceae estão inseridas no clado das xyrídeas (Linder & Rudall 2005; Givnish et al. 2010).

Eriocaulaceae Martinov reúne cerca de 1.400 espécies distribuídas em 10 gêneros (Giulietti et al. 2012), que se caracteriza por apresentar folhas graminóides dispostas em roseta basal, com inflorescências em capítulos e flores unissexuais (Fig. 3) (Giulietti et al. 1995). Compreende duas subfamílias (Ruhland 1903): Eriocauloideae Ruhland com dois gêneros: *Eriocalon* L. com distribuição pantropical e *Mesanthemum* Koern. restrita ao sudeste da África, cujos representantes possuem flores com androceu diplostêmone e pétalas com glândulas (Giulietti et al. 2012). As Paepalanthoideae Ruhland apresentam flores com androceu isostêmone e pétalas sem glândulas (Andrade et al. 2010) e estão restritas aos Neotrópicos. Incluem *Lachnocaulon* Kunth restrito à América do Norte, *Tonina* Aubl. com distribuição na América Central e do Sul, *Paepalanthus* Mart. e *Syngonanthus* Ruhland distribuídos nas Américas, com algumas espécies na África; e *Actinocephalus* (Koern.) Sano, *Comanthera* L.B.Sm., *Leiothrix* Ruhland e *Rondonanthus* Herzog, com distribuição restrita à América do Sul (Fig. 4) (Echternacht 2012).

No Brasil, o centro de diversidade das Eriocaulaceae está nos campos rupestres da cadeia do Espinhaço, principalmente nos estados de Minas Gerais e Bahia (Fig. 5) (Giulietti & Hensold 1990). Esses campos apresentam afloramentos rochosos com altitudes superiores a 900 m (Fig. 6), são dominados por comunidades vegetais herbáceas, que crescem em solos poucos profundos e pobres em nutrientes (Fig. 7) (Giulietti & Pirani, 1988). Nos campos

rupestres, principalmente em Minas Gerais, Bahia e Goiás ocorrem espécies que apresentam importância econômica, e geram fonte de renda para as populações locais; estas são conhecidas como sempre-vivas por seus escapos e inflorescências conservar aspecto vivo mesmo depois de coletadas e secas (Fig. 8) (Giulietti et al. 1988). As espécies comercializadas pertencem às famílias Eriocaulaceae, Poaceae, Xiridaceae, Cyperaceae e Rapateaceae (Fig. 12) (Costa et al. 2008), sendo a maioria Eriocaulaceae, principalmente dos gêneros *Comanthera* Smith, *Syngonanthus* Ruhland e *Paepalanthus* Mart. (Parra et al. 2010).

Entre as espécies de Eriocaulaceae com importância econômica está *Syngonanthus nitens*, conhecida como capim-dourado, pela cor dourada de seus escapos (hastes) (Fig. 9). É a principal fonte de renda da população da região do Jalapão-TO (Fig. 10) (Schmidt et al. 2007) na confecção de artesanato, como bolsas, cestarias, bijuterias, entre outros (Fig. 11) (Giulietti et al. 1988; Eichemberg & Scatena 2011).

Dentre as espécies de sempre-vivas (Eriocaulaceae) mais comercializadas estão: *Syngonanthus laricifolius* (Gardn.) Ruhland (Giulietti et al. 1988), *Comanthera elegans* (Bong.) L. R. Parra & Giul., *C. xeranthemoides* (Bong.) L. R. Parra & Giul., *C. bisulcata* (Koern.) L. R. Parra & Giul., *C. magnifica* (Giul.) L. R. Parra & Giul., *C. suberosa* (Giul.) L. R. Parra & Giul., *C. vernonioides* (Kunth) L. R. Parra & Giul., *C. elegantula* (Ruhland) L. R. Parra & Giul. e *C. dealbata* (Silveira) L. R. Parra & Giul. (Costa et al. 2008). A alta comercialização destas espécies, somada ao endemismo (Oliveira et al. 2015) e à falta de planejamento na recuperação das populações, permitiu que essas espécies fossem incluídas na lista vermelha da Flora Brasileira de espécies ameaçadas de extinção (Biodiversitas 2007; MMA 2014).

Com esse cenário, em que várias espécies de Eriocaulaceae estão ameaçadas de extinção e, procurando subsidiar estudos para a conservação das mesmas, nesta tese, buscou-se estudar aspectos morfológicos de representantes de *Comanthera* e *Syngonanthus*. Como as

espécies desses gêneros apresentam inflorescências com brácteas vistosas, elas são utilizadas na decoração (Giulietti et al. 1988). A maioria das *Comanthera* é microendêmica e seu extrativismo desordenado, juntamente com a perda de habitat, coloca-as em perigo de extinção. Algumas das espécies estudadas neste trabalho estão na lista brasileira de espécies ameaçadas de extinção, como por exemplo: *C. aciphylla* (Fig. 13), *C. bahiensis*, *C. bisulcata* (Fig. 14), *C. brasiliiana* (Fig. 15), *C. dealbata* (Fig. 16), *C. elegans* (Fig. 17), *C. harleyi*, *C. magnifica* (Fig. 18), *C. mucugensis* (Fig. 19) e *C. suberosa* (Fig. 20) (Biodiversitas 2007; MMA 2014).

O gênero *Comanthera* foi reestabelecido e recircunscrito em 2010 por Parra et al. e reúne 35 espécies (Echternacht 2014; Echternacht et al. 2014, 2015) com sépalas das flores pistiladas mais curtas que as pétalas; pétalas estreito-espatuladas, lobos longos; sementes com superfície rugosa (Parra, et al. 2010; Echternacht & Sano 2012) distribuídas em dois subgêneros *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, que inclui 9 espécies e *Comanthera* subg. *Comanthera*, que inclui 26 espécies (Echternacht 2014).

Já *Syngonanthus* reúne 150 espécies e caracteriza-se por apresentar pétalas das flores pistiladas fusionadas na porção mediana e livres na base e no ápice (Ruhland 1903); as sépalas das flores pistiladas mais longas ou do mesmo tamanho que as pétalas; pétalas elípticas a obovadas, com lobos curtos; sementes com superfície reticulada (Echternacht 2012). Em 1903, Ruhland apresentou o gênero com cinco secções: *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* (Koern.) Ruhl., *S.* sect. *Dimorphocaulon* Ruhl., *S.* sect. *Eulepis*, *S.* sect. *Thysanocephalus* (Koern.) Ruhl. e *S.* sect. *Chalarocaulon* Ruhl. Posteriormente, a filogenia (Andrade et al. 2010) mostrou a necessidade de separar do gênero a *S.* sect. *Eulepis* e *S.* sect. *Thysanocephalus*, daí o reestabelecimento do gênero *Comanthera* (Parra et al. 2010).

Dados sobre a biologia de representantes de Eriocaulaceae foram fornecidos através de estudos anatômicos de órgãos vegetativos com espécies de *Syngonanthus* (agora *Comanthera*

e *Syngonanthus*) com finalidade taxonômica e ecológica (Scatena & Menezes 1993, 1995, 1996a, b). Também foi estudada anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (agora *Comanthera* subg. *Comanthera*) procurando uma melhor delimitação do grupo (Scatena et al. 2004); também estudos sobre os grãos de pólen de algumas dessas espécies foram realizados por Borges et al. (2009). Aspectos da embriologia e desenvolvimento de sementes de *Syngonanthus rufipes* Silveira (agora *C. cipoensis* (Ruhland) L.R. Parra & Giul.) foram estudados por Scatena et al. (1993). Germinação e desenvolvimento pós-seminal (Scatena et al. 1996); aspectos fenológicos (Scatena et al. 1997); tempo de coleta e sua implicação na produção de semente e germinação (Oliveira et al. 2015); resposta fisiológica e anatômica das sementes em diferentes níveis de radiação (Paslauski 2008); e biologia reprodutiva e polinização (Oriani et al. 2009) foram estudados em *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland (agora *Comanthera elegans* (Bong.) L.R. Parra & Giul. Também foram estudados aspectos da polinização de *Syngonanthus mucugensis* e *S. curralensis* (= *Comanthera mucugensis* e *C. curralensis*) (Ramos et al. 2005) e fenologia das mesmas (Cerqueira et al. 2008). Novos estudos sobre a biologia dessas plantas são importantes para o avanço da taxonomia, filogenia e também para futuros planos de manejo visando sua conservação.

Ressalta-se, que em 2011 foi criado um grupo de estudos formado por pesquisadores especialistas em Eriocaulaceae, por técnicos de Unidades de Conservação e por biólogos do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), organizado pelo ICMBio, que implementou o Plano de Ação Nacional para a conservação das Eriocaulaceae do Brasil - (PAN Sempre Vivas). Esse plano foi o resultado da aproximação entre agências governamentais e pesquisadores e envolve ações visando promover a manutenção da diversidade de espécies de Eriocaulaceae através da redução da perda de habitat e outras ameaças, especialmente em áreas de alto endemismo.

Neste contexto, dados sobre germinação e desenvolvimento pós-seminal de espécies microendêmicas servirão para futuros planos de manejo e conservação das mesmas, assim como para a preservação dos ambientes onde crescem. Estudos filogenéticos e taxonômicos com *Comanthera* e *Syngonanthus* mostram-se mais consistentes para *Comanthera* (Echternacht et al. 2014) e mesmo assim ainda faltam dados que possam dar maior suporte a *Comanthera* subg. *Comanthera*. Esses autores nomearam os clados dos subgêneros para fins descritivos, e aqui nesta tese os mesmos nomes são utilizados para melhor entendimento (clado “S”, clado “X”, clado “T”, clado “U” e clado “V”).

Assim, esta tese está apresentada em quatro capítulos. O primeiro capítulo apresenta morfologia de sementes e desenvolvimento pós-seminal de *Comanthera brasiliiana* (Giul.) L.R. Parra & Giul., *C. brunnea* Echtern., *C. caespitosa* (Wikstr.) L.R. Parra & Giul., *C. magnifica* (Giul.) L.R. Parra & Giul. e *C. suberosa* (Giul.) L.R. Parra & Giul., procurando levantar dados para a taxonomia e sua possível conservação. O segundo capítulo apresenta estruturas anatômicas de raízes, folhas e escapos, de *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* com importância taxonômica e ecológica, para serem posteriormente utilizados na filogenia do grupo.

O terceiro capítulo apresenta estruturas anatômicas de folhas e escapos das nove espécies de *Comanthera* que ocorrem na Bahia (clado “X”) e das 10 espécies que ocorrem em Minas Gerais (clado “U”) visando subsidiar a filogenia do grupo. O quarto capítulo envolve estudo anatômico de raízes, folhas e escapos de *Syngonanthus nitens* (capim-dourado), visando fornecer dados para a melhor definição dos morfotipos e relacioná-los com a preferência dos artesões do Jalapão-TO na escolha para a confecção do artesanato.

LITERATURA CITADA

- Andrade, M. J. G., Giulietti, A. M., Rapini, A., Queiroz, L. P., Conceição, A. S., Almeida, P. R. M. & Van den Berg, C. 2010. A comprehensive phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: Evidence from nuclear (ITS) and plastid (psbA-trnH and trnL-F) DNA sequences. *Taxon*, 59(2): 379-388.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105-121.
- Biodiversitas. 2007. Revisão das Listas das Espécies da Flora e da Fauna Ameaçadas de Extinção do Estado de Minas Gerais. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte.
- http://www.biodiversitas.org.br/listas-mg/lista_floramg.asp
- Borges, R., Giulietti, A. M. & Santos, F. A. R. 2009. Comparative pollen morphology and taxonomic considerations in Eriocaulaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 154: 91-105.
- Cerqueira, C. O., Silveira, L. & Leite, E. 2008. Fenologia de *Syngonanthus mucugensis* Giul. subsp. *mucugensis* e *S. curralensis* Moldenke (Eriocaulaceae), nos municípios de Mucugê e Morro do Chapéu, Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22(4): 962-969.
- Costa, F. N., Trovó, M. & Sano, P. T. 2008. Eriocaulaceae na cadeia do Espinhaço: riqueza, endemismo e ameaças. *Megadiversidade*, 4: 117-125.
- Echternacht, L. 2012. Sistemática de *Comanthera* e de *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Echternacht, L. 2014. A critically endangered new species of *Comanthera* from Bahia, Brazil (Paepalanthoideae, Eriocaulaceae). *Phytotaxa*, 186(3): 166-173.

- Echternacht, L. & Sano, P. T. 2012. A new *Comanthera* (Eriocaulaceae) from the Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. *Brittonia*, 64(1): 30-34.
- Echternacht, L., Sano, P. T., Bonillo, C., Cruaud, C., Couloux, A., & Dubuisson, J. Y. 2014. Phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae): Evidence from expanded sampling. *Taxon*, 63(1): 47-63.
- Echternacht, L., Sano, P. T. & Dubuisson, J. Y. 2015. Taxonomic study of *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* (Eriocaulaceae). *Systematic Botany*, 40(1): 136-150.
- Eichemberg, M. T. & Scatena, V. L. 2011. Handicrafts from Jalapão (TO), Brazil, and their relationships to plant anatomy. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138: 34-40.
- Giulietti, A. M. & Pirani, J. R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. Pp. 39–69 In: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R. (eds.), *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Giulietti, A. M. & Hensold, N. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica*, 4: 133-158.
- Giulietti, A. M., Amaral, M. C. E. & Bittrich, V. 1995. Phylogenetic analysis of inter- and infrageneric relationships of *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae). *Kew Bulletin*, 50: 55-71.
- Giulietti, A. M., Andrade, M. J. G., Scatena, V. L., Trovó, M., Coan, A. I., Sano, P. T., Santos, F. A. R., Borges, R. L. B. & Van den Berg, C. 2012. Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguesia*, 63: 1-19.
- Giulietti, N., Giulietti, A. M., Pirani, J. R. & Menezes, N. L. 1988. Estudo em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 1: 179-193.

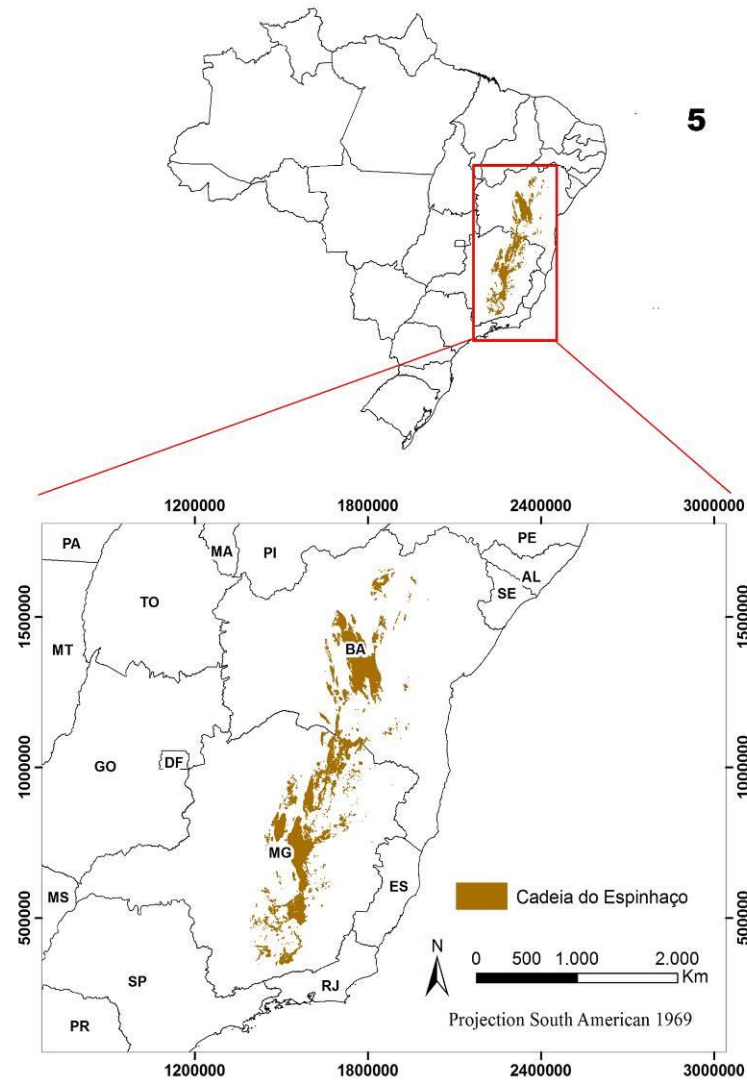
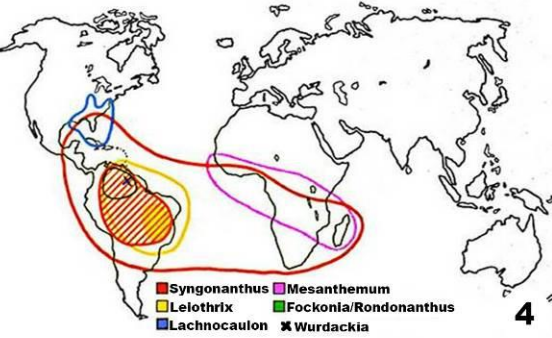
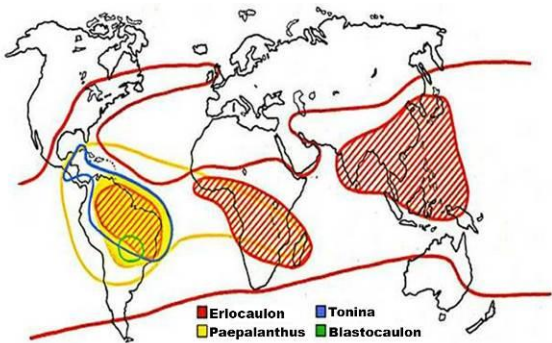
- Givnish, T. J., Ames, M., McNeal, J. R., McKain, M. R., Steele, P. R., Pamphilis, C. W., Graham, S. W., Pires, J. C., Stevenson, D. W., Zomlefer, W. B., Briggs, B. G., Duvall, M. R., Moore, M. J., Heaney, J. M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Thiele, K., Leebens-Mack, J. H. 2010. Assembling the tree of the monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97: 584-616.
- Linder, P. H. & Rudall, P. J. 2005. Evolutionary History of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 107-24.
- MMA-Ministério do Meio Ambiente. 2014. Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção. Brasília: MMA.
- Oliveira, M. N. S., Dias, B. A. S., Andrade, G. C., Tanaka, M. K., Ávila, R. G. & Silva, L. C. 2015. Harvest times of *Comanthera elegans*, a worldwide traded Brazilian species of everlasting flower: implications on seed production, germination, and on species management. *Brazilian Journal of Botany*, 1-14.
- Oriani, A., Sano, P. T. & Scatena, V. L. 2009. Pollination biology of *Syngonanthus elegans* (Eriocaulaceae-Poales). *Australian Journal of Botany*, 57: 94-105.
- Paslauski, S. C. N. 2008. Respostas fisiológicas, fenológicas e anatômicas de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland e *Syngonanthus elegantulus* Ruhland cultivadas sob dois níveis de radiação em Diamantina, MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Diamantina-MG, Brasil.
- Parra, L. R., Giulietti, A. M., Andrade, M. J. G. de & Van den Berg, C. 2010. Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon*, 59: 1135-1146.
- Ramos, C. O. C., Borba, E. L. & Funch, L. S. 2005. Pollination in Brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily instead of anemophily. *Annals of Botany*, 96: 387-397.

- Ruhland, W. 1903. Eriocaulaceae. Pp. 1-294. In: Engler A. (ed.), Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus IV. 30. Engelmann. Leipzig.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1993. Considerações sobre a natureza da câmara subestomática e das células epidérmicas das folhas de *Syngonanthus* Ruhl., seção *Thysanocephalus* Koern. (Eriocaulaceae). Revista Brasileira de Botânica, 16(2): 159-165.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1995. Aspectos morfológicos e anatômicos dos caules de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo, 14: 91-107.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1996a. Anatomia de escapos e folhas de *Syngonanthus* Ruhl (Eriocaulaceae). Revista Brasileira de Biologia, 56(2): 317-332.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1996b. Anatomia de raízes de *Syngonanthus* Ruhl (Eriocaulaceae). Revista Brasileira de Biologia, 56(2): 333-343.
- Scatena, V. L., Menezes, N. L. & Stützel, T. 1993. Embryology and seedling development in *Syngonanthus rufipes* Silveira (Eriocaulaceae). Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 67: 333-343.
- Scatena, V. L., Lemos-Filho, J. P. & Araújo, A. A. 1996. Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Syngonanthus elegans* e *S. niveus* (Eriocaulaceae). Acta Botanica Brasilica, 10(1): 85-91.
- Scatena, V. L.; Lima, A. M. A. & Lemos-Filho, J. P. 1997. Aspectos fenológicos de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó, MG, Brasil. Arquivos de Biologia & Tecnologia, 40: 153-167.
- Scatena, V. L., Vich, D. V. & Parra, L. R. 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). Acta Botanica Brasilica, 18(4): 825-837.

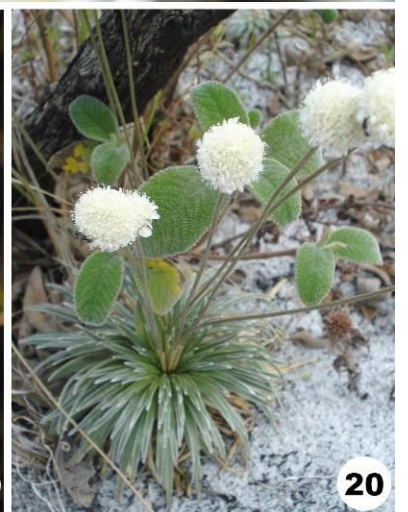
Schmidt, I. B., Figueiredo, I. B. & Scariot, A. 2007. Ethnobotany and effects of harvesting on the population ecology of *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae), a NTFP from Jalapão Region, Central Brazil. *Economic Botany*, 1: 73-85.

ILUSTRAÇÕES

Figuras 1-8. Aspectos das monocotiledôneas com importância econômica; de Eriocaulaceae e sua distribuição geográfica. 1-2. Artesanatos feitos com diversas sempre-vivas; 3. *Paepalanthus* sp.; 4. Distribuição de Eriocaulaceae no mundo; 5. Mapa mostrando o centro de diversidade de Eriocaulaceae no Brasil; 6-7. Aspecto geral de Campos Rupestres; 8. *Comanthera elegans* depois da coleta. (Fonte das fotos e Mapas: Figs. 1-3, 6-8: Scatena, V. L.; Fig. 4: Stützel, T.; Figs. 5: Gambé, B. B.).



Figuras 9-20. Sempre-vivas. 9. *Syngonanthus nitens* (capim-dourado); 10. Artesã da região do Jalapão-TO; 11. Bijuterias feitas com capim-dourado; 12. Arranjos feitos com sempre-vivas. Figuras 13-20. Algumas espécies de *Comanthera* estudadas neste trabalho. 13. *C. aciphylla*; 14. *C. bisulcata*; 15. *C. brasiliiana*; 16. *C. dealbata*; 17. *C. elegans*; 18. *C. magnifica*; 19. *C. mucugensis*; 20. *C. suberosa*. (Fonte das fotos: Figs. 9-12, 15, 20: Scatena, V. L.; Figs. 13-14, 16, 19. Echternacht, L.).



CAPÍTULO 1

Morfología de semillas y desarrollo post-seminal de especies de *Comanthera* (Eriocaulaceae)

(Publicado na Revista de Biología Tropical em Novembro de 2015)

Resumen

Comanthera brasiliiana, *C. magnifica* y *C. suberosa* (Eriocaulaceae) forman parte de la lista de especies amenazadas de extinción en Brasil, debido a su alto grado de endemismo y a la recolecta indiscriminada. Estas tres especies junto con *C. brunnea* y *C. linearis* constituyen el clado de *Comanthera magnifica*. Se estudió la germinación, la morfología de semillas y el desarrollo post-seminal de las cinco especies, buscando caracterizar morfológica y anatómicamente las semillas y estadios posteriores a la germinación, así como generar datos que ayuden en la conservación de estas especies. Se recolectaron semillas maduras en los “campos rupestres” de Minas Gerais, Brasil. Fueron puestas a germinar cuatro repeticiones de 15 semillas para cada especie en cajas de Petri con papel filtro humedecido con agua destilada, a 25 °C y luz fluorescente. Para el estudio morfológico de las semillas fue usado microscopía electrónica de barrido. Para la anatomía del desarrollo post-seminal, cada estado del desarrollo fue incluido en historresina, cortado con un micrótopo rotativo y analizado con microscopía de luz. Forma y tamaño de las semillas, así como las estructuras de la cubierta seminal permiten diferenciar las especies; a partir de estos caracteres desarrollamos una clave de identificación. Las semillas germinan en altos porcentajes (> 90 %) y rápidamente (< 7 días). La germinación ocurre a través de la protrusión del eje embrionario. Aproximadamente cuatro días después de germinar aparece la primera hoja, seguida por la raíz adventicia; después de 10-15 días se desarrollan la segunda hoja y nuevas raíces adventicias. En condiciones naturales estas especies habitan en suelos derivados de cuarcita y poseen semillas diminutas (tipo polvo) que germinan y se desarrollan rápidamente, incluso más rápido que en otras Eriocaulaceae de suelos mésicos. Estos datos pueden ayudar en la obtención de plántulas de las especies estudiadas, contribuyendo en la conservación de las mismas.

Palabras clave: *Comanthera*, Eriocaulaceae, morfología de semillas, germinación, siemprevivas, Brasil.

Abstract

Comanthera brasiliiana, *C. magnifica* and *C. suberosa* (Eriocaulaceae) are included in the Brazilian list of endangered species, due to intensive harvest and micro-endemism. These species form the clade of *Comanthera magnifica*, along with *C. brunnea* and *C. linearis*. Germination, seed morphology and post-seminal development were studied aiming to characterize all five species and to provide information for their conservation. Seeds were collected in “*campos rupestres*” of Minas Gerais, Brazil. Seed morphology was examined using scanning electron microscope. For germination tests, mature seeds were placed in Petri dishes lined with filter paper dampened with distilled water at 25 °C and fluorescent light; four repetitions with 15 seeds were performed for each species. For the anatomical analysis of post-seminal development, seedlings at different developmental stages were included in historesin, cut with a rotatory microtome and examined under a light microscope. The structure of the seed coat and the shape and size of the seeds were characteristics that allowed species differentiation, and based on the seeds morphological characteristics, an identification key is provided. The seed germination was high (> 90 %) and fast (< 7 days). Germination occurred through the axis protrusion of the embryo. Approximately four days after germination, the first leaf develops and is followed by the adventitious roots. After 10-15 days, the second leaf and the new adventitious roots develop. In field conditions, the studied species occur in quartzite soils and their small seeds (dust-like type) germinate faster than the other Eriocaulaceae species (from mesic soils). These results provide reliable information that may contribute to the species management and conservation.

Key words: *Comanthera*, Eriocaulaceae, seed morphology, germination, everlasting plants, Brazil.

Introducción

Comanthera Smith es un género recientemente reestablecido (Parra, Giuliatti, Gomes de Andrade, & van den Berg, 2010), cuyos representantes pertenecían a las secciones *Eulepis* y *Thysanocephalus* de *Syngonanthus* Ruhland (Giuliatti & Hensold, 1991). Actualmente *Comanthera* subg. *Comanthera* consta de 26 especies y *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* de 15 especies (Parra et al., 2010).

Comanthera es el género de mayor importancia económica dentro de Eriocaulaceae (siemprevivas), debido a que sus especies son utilizadas y comercializadas en la artesanía local y de exportación, constituyendo una fuente de ingresos importante en la región de Diamantina, Estado de Minas Gerais, Brasil (Giuliatti, Giuliatti, Pirani, & Menezes, 1988). La recolecta indiscriminada ha disminuido las poblaciones de varias especies del género (Giuliatti & Pirani, 1988), poniendo en peligro de extinción a las que presentan distribución geográfica reducida (Terra Brasilis, 1999).

Estudios sobre morfología de desarrollo post-seminal de Eriocaulaceae (Hare, 1950; Scatena, Menezes, & Stützel, 1993; Kraus, Scatena, Lewinger, & Trench, 1996) muestran que las semillas tienen embrión reducido e indiferenciado y abundante endospermo amiláceo (Dalhgren, Clifford, & Yeo, 1985).

Datos sobre germinación de semillas de representantes de la familia, como *Syngonanthus* spp. (Oliveira & Garcia, 2005; Oliveira & Garcia, 2011; Oliveira, Cruz, Sousa, Moreira, & Tanaka, 2014), *Paepalanthus* Kunth spp. (Kraus et al., 1996) y *Comanthera* spp. (Scatena, Lemos-Filho, & Lima, 1996) indican que estas semillas requieren de luz para germinar y que la temperatura óptima varía según el microhábitat de la especie.

Los caracteres de la cubierta seminal en Eriocaulaceae son de utilidad taxonómica a nivel genérico (Nair, 1987; Giuliatti, Monteiro, Mayo, & Stephens, 1988; Coan, Stützel, & Scatena, 2010; Zona, Davis, Gunathilake, Prince, & Horn, 2012). También diferencian

Comanthera subg. *Comanthera* de *C.* subg. *Thysanocephalus* (Barreto, Echternacht, & García, 2013). Los datos embriológicos y de desarrollo de semillas no permiten diferenciar entre los géneros (Ramaswamy, Arekal, & Raju, 1983; Scatena & Bouman, 2001; Coan et al., 2010), pero la ornamentación de la cubierta seminal es específica (Coan et al., 2010). De esa forma, son necesarios estudios de morfología de semillas y desarrollo post-seminal con representantes de Eriocaulaceae dada su importancia taxonómica. Como *Comanthera* presenta semillas muy pequeñas, el estudio con microscopia de barrido de la cubierta seminal podrá ser útil para su clasificación.

Comanthera brasiliiana (Giul.) L.R. Parra & Giul., *C. brunnea* Echtern., *C. linearis* (Ruhmland) L.R. Parra & Giul., *C. magnifica* (Giul.) L.R. Parra & Giul. y *C. suberosa* (Giul.) L.R. Parra & Giul. constituyen el clado de *Comanthera magnifica* y tres de ellas están en la lista de especies brasileñas amenazadas de extinción (Biodiversitas, 2007; MMA, 2008). Por tanto, información sobre germinación y desarrollo post-seminal de estas especies es importante para su conservación. De esta forma, se estudió la morfología, la germinación de semillas y el desarrollo post-seminal de las cinco especies del clado *Comanthera*, teniendo como objetivo caracterizar morfológica y anatómicamente las semillas y los estadios posteriores a la germinación, así como generar datos que ayuden con la conservación de estas especies.

Materiales y Métodos

Se recolectaron en lo mínimo seis capítulos de por lo menos tres individuos diferentes de cada especie que contenían semillas totalmente desarrolladas y libres de los frutos (cápsulas) de *Comanthera brasiliiana* (Dugarte, B. et al. 173), *C. brunnea* (Dugarte, B. et al. 176), *C. linearis* (Dugarte, B. et al. 169), *C. magnifica* (Dugarte, B. et al. 174; Costa, Sampaio, Ramos, & Fonseca 1 543) y *C. suberosa* (Dugarte, B. et al. 172, 175), en los meses

de junio y octubre 2013 en los “campos rupestres” de la región de Ibitipoca (21°42'52.6" S - 43°53'41" W), Serra do Ambrosio (18°08'10" S - 43°02'46.3" W) y Serra Negra (18°00'15" S - 42°43'1.2" W), en el Estado de Minas Gerais, sudeste del Brasil. El material de referencia está depositado en el Herbario Rioclarense (HRCB) del Instituto de Biociencias de la Universidad Estadual Paulista.

Los “campos rupestres”, son un tipo de vegetación predominantemente herbáceo-arbustiva que pertenece al bioma Cerrado, presenta una estación seca y fría de abril a septiembre y una estación lluviosa y caliente el resto del año (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). El suelo del “campo rupestre”, derivado de cuarcita, es excesivamente drenado y está expuesto a alta radiación solar y fluctuación diaria de temperatura, con baja disponibilidad hídrica durante la estación seca (Jacobi, Carmo, Vincent, & Stehmann, 2007).

En el laboratorio, para la germinación y el desarrollo post-seminal, fueron utilizadas 60 semillas de cada especie, extraídas de los capítulos bajo el estereoscopio. Se usaron cuatro repeticiones de 15 semillas; puestas a germinar en cajas de Petri, con doble capa de papel de filtro humedecido con agua destilada, bajo las mismas condiciones: en sala climatizada con temperatura de 25 ± 2 °C y luz fluorescente ($\approx 32 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ PAR) constantes. El criterio de germinación fue la protrusión del eje embrionario. Las fases de desarrollo fueron acompañadas diariamente con ayuda de un estereoscopio. Se calcularon porcentaje y tiempo medio de germinación (Ranal & Santana, 2006) para cada especie y se compararon mediante Anovas de un factor.

Para el análisis anatómico, las diferentes fases de desarrollo post-seminal fueron fijadas en FAA₅₀ y almacenadas en alcohol al 70 % (Johansen, 1940). Las plántulas fueron deshidratadas y sometidas a infiltración en historresina, seguida de inclusión (Feder & O'Brien, 1968). Se obtuvieron secciones de 5 μm de grosor con micrótomos rotativos, teñidas

con ácido peryódico, reactivo de Schiff (PAS) y azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968) y montadas en láminas permanentes con Entellan.

Para el análisis de microscopía de barrido (SEM), semillas maduras fijadas en FAA₅₀ fueron deshidratadas en serie de acetona, secadas a punto crítico (Balzers CPD030 Critical Point) y metalizadas con oro (Balzer 5 CDO 50 Sputter Coater). Se obtuvieron imágenes con el programa "TM 3 000 Application Program".

Resultados

Las semillas son obovadas en *C. brasiliiana* (Fig. 1A), *C. linearis* (Fig. 1I) y *C. magnifica* (Fig. 1M) y oblongas en *C. brunnea* (Fig. 1E) y *C. suberosa* (Fig. 1Q); miden 0.6-0.8 mm de longitud. La cubierta seminal es rugosa, con proyecciones que forman hendiduras y protrusiones, que son medianamente visibles en *C. brasiliiana* (Fig. 1A, Fig. 1B, Fig. 1C, Fig. 1D) y *C. brunnea* (Fig. 1E, Fig. 1F, Fig. 1G, Fig. 1H), débilmente visibles en *C. linearis* (Fig. 1I, Fig. 1J, Fig. 1K, Fig. 1L) y fuertemente visibles en *C. magnifica* (Fig. 1M, Fig. 1N, Fig. 1O, Fig. 1P) y *C. suberosa* (Fig. 1Q, Fig. 1R, Fig. 1S, Fig. 1T).

El opérculo es redondo, prominente en *C. brasiliiana* (Fig. 1B), *C. magnifica* (Fig. 1N) y *C. suberosa* (Fig. 1R) y no prominente en *C. brunnea* (Fig. 1F) y *C. linearis* (Fig. 1J). El hilo es obtuso en *C. brasiliiana* (Fig. 1C) y agudo en las otras especies (Fig. 1G, Fig. 1K, Fig. 1O, Fig. 1S). La cubierta seminal presenta estrías formadas por las paredes anticlinales de la endotesta (Scatena & Bouman, 2001), con distribución longitudinal conspicua en todas las especies (Fig. 1D, Fig. 1H, Fig. 1L, Fig. 1P, Fig. 1T); la distribución transversal es inconspicua en *C. magnifica* (Fig. 1N, Fig. 1O, Fig. 1P) y conspicua en las otras especies (Fig. 1B, Fig. 1C, Fig. 1D, Fig. 1F, Fig. 1G, Fig. 1H, Fig. 1J, Fig. 1K, Fig. 1L, Fig. 1R, Fig. 1S, Fig. 1T).

Clave para identificar semillas de las especies de *Comanthera* del clado de *C. magnifica*:

1 Semilla obovada

- 2 Proyecciones de la cubierta seminal fuertemente visibles, estrías longitudinales conspicuas y transversales inconspicuas, ligeramente sinuosas.....*C. magnifica*
- 2' Proyecciones de la cubierta seminal visibles, estrías longitudinales y transversales conspicuas, rectas..... 3
- 3 Proyecciones de la cubierta seminal visibles, opérculo prominente, hilo obtuso..... *C. brasiliiana*
- 3' Proyecciones de la cubierta seminal débilmente visibles, opérculo no prominente, hilo agudo..... *C. linearis*

1' Semilla oblonga

- 4 Proyecciones de la cubierta seminal medianamente visibles, opérculo no prominente..... *C. brunnea*
- 4' Proyecciones de la cubierta seminal fuertemente visibles, opérculo prominente..... *C. suberosa*

Las especies germinaron en altos porcentajes y en un corto período de tiempo (Cuadro 1), sin diferencias significativas entre ellas (Anova, $P > 0.08$). El porcentaje y el tiempo medio de germinación no fueron diferentes entre las especies (Anova de dos vías, $P > 0.052$).

La semilla embebida (Fig. 2A) presentó un embrión reducido en comparación con el endospermo (Fig. 2B). De uno a siete días después de la imbibición, se produce la germinación con la protrusión del eje embrionario (Fig. 2C, Fig. 2D), desplazando lateralmente el opérculo (Fig. 2C, Fig. 2E). El eje embrionario presenta células meristemáticas (Fig. 2D), que dan origen a la primera hoja y a la primera raíz adventicia, en dirección opuesta, haciendo la conexión vascular (Fig. 2F). Después de 3.68 ± 1.26 días de la germinación se desarrolla la primera hoja, seguida por el desarrollo de la raíz adventicia (Fig. 2E, Fig. 2F). Aproximadamente 15 días después de la germinación, se desarrolla la segunda hoja (Fig. 2G), observándose con tejidos diferenciados (Fig. 2H, Fig. 2J), seguida por el desarrollo de la tercera hoja (Fig. 2I) y el desarrollo de nuevas raíces adventicias (Fig. 2I, Fig.

2J), también con los tejidos diferenciados. Durante el crecimiento de la plántula, las células haustoriales del cotiledón, que permanecen en contacto con el endospermo, son más grandes y con núcleos evidentes en comparación con las otras células (Fig. 2F, Fig. 2H).

Discusión

Las características de las semillas de *Comanthera*, como forma, tamaño, proyecciones de la cubierta seminal y distribución de las estrías en la endotesta, pueden diferenciar las especies del clado de *C. magnifica*, ayudando en su identificación. En otras Eriocaulaceae, cuyas semillas también son pequeñas, igual que en *Comanthera*, el levantamiento de caracteres de la cubierta seminal, a través del microscopio electrónico de barrido (SEM), ha demostrado ser útil en la identificación de las especies (Nair, 1987; Giulietti et al., 1988; Zona et al., 2012; Barreto, Echternacht, & García, 2013).

Las diferentes intensidades de las proyecciones de la cubierta seminal en las especies estudiadas están relacionadas con el grado de engrosamiento de las paredes periclinales de las células de la endotesta, carácter importante en su diferenciación. En Eriocaulaceae la endotesta se origina a partir de la capa interna del tegumento externo, el cual presenta células cuyas paredes periclinales y anticlinales se espesan formando diferentes ornamentaciones (Scatena & Bouman, 2001; Coan et al., 2010). Esta capa, junto con el endotegmen, que se origina de la capa interna del tegumento interno, es la cubierta seminal patrón en Eriocaulaceae (Coan et al., 2010).

Las especies de *Comanthera* estudiadas mostraron un alto porcentaje de germinación y se clasifican como fotoblásticas positivas. El tamaño pequeño de las semillas, junto con la necesidad de luz para germinar, se consideran estrategias de adaptación para lugares abiertos, expuestos al sol, como en los “campos rupestres”, como lo muestran Oliveira y García (2011) y Oliveira et al. (2014). El fotoblastismo positivo puede funcionar como un mecanismo que

detecta la presencia o ausencia de luz, evitando que las semillas enterradas germinen, siendo vital para las semillas pequeñas, cuya cantidad de reservas es insuficiente para que alcancen la superficie una vez que germinen en la oscuridad (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1990; Pons, 2000; Fenner & Thompson, 2005). Las especies de *Comanthera* estudiadas desarrollan primero las hojas y luego las raíces adventicias, lo que ratifica que el fotoblastismo positivo es un mecanismo que sólo permite la germinación cuando las semillas están en la superficie del suelo, lo que sería ventajoso para las plántulas.

El comportamiento de germinación de las semillas de las especies de *Comanthera* estudiadas (porcentaje alto y rápida germinación) es similar al de otras especies del género, también típicas de los “campos rupestres”, tales como *C. elegans* (Bong.) L.R.Parra & Giul. (= *S. elegans*) (Scatena et al., 1996; Oliveira & García, 2005), *C. bisulcata* (Körn.) L.R.Parra & Giul. (= *S. venustus*) (Oliveira & García, 2005), *C. nivea* (Bong.) L.R.Parra & Giul. (= *S. niveus*) (Scatena et al., 1996); así como representantes de *Syngonanthus* (Oliveira et al., 2014) y *Velloziaceae* J.Agardh (Mercier & Gerreiro-Filho, 1989; García & Diniz, 2003) que crecen simpátricamente.

La germinación rápida y el desarrollo post-seminal de las especies de *Comanthera* estudiadas también son características comunes en otras especies de hábitats abiertos con clima estacional, en los que hay una gran disponibilidad de agua y luz durante la estación lluviosa, seguida por períodos de baja temperatura y poca agua (Swaine & Whitmore, 1988). El rápido desarrollo permite que las plántulas maximicen el tiempo favorable para su establecimiento, formando un sistema de raíces eficientes o acumulando reservas suficientes antes de la llegada de la estación seca, como lo señalan Franco (2002) y Oliveira (2008) para las especies del cerrado, bioma, del cual, el “campo rupestre” forma parte.

Las semillas de tipo polvo (Eriksson & Kainulainen, 2011) sufren adaptaciones que permiten parasitismo o interacción micorrízica por lo menos durante el reclutamiento, pero en

las especies de *Comanthera* estudiadas, así como en *Syngonanthus* spp. (Oliveira & García, 2011), las reservas nutricionales de las semillas son suficientes para completar la germinación, ya que las hojas fotosintéticas se desarrollan rápidamente. La reducción de tamaño en este tipo de semilla y, por tanto, su rápido desarrollo permite aumentar el número de semillas producidas y también su capacidad de dispersión, favorecida en ambientes altamente heterogéneos que cambian sus características a escalas espaciales pequeñas (Coomes & Grubb, 2003; Turnbull, Coomes, Hector, & Rees, 2004; Eriksson, 2005), como ocurre en los “campos rupestres” (Silveira, Ribeiro, Oliveira, Fernandes, & Lemos-Filho, 2011). De este modo, el tamaño pequeño de las semillas de *Comanthera* puede aumentar sus posibilidades de encontrar lugares favorables para su establecimiento y reclutamiento, que es la principal limitación en especies del género, según Echternacht et al. (2014).

En las especies estudiadas la germinación de la semilla proyecta un cuerpo cilíndrico que se alarga verticalmente, como en otras Eriocaulaceae ya estudiadas, que se denomina eje embrionario (Ramaswamy et al., 1983; Scatena et al., 1993). Poco después de la proyección comienza la diferenciación de la primera hoja y después la diferenciación de la primera raíz adventicia, formando un patrón para la familia (Hare, 1950; Scatena et al., 1993; Kraus et al., 1996; Scatena et al., 1996).

Si comparamos el desarrollo post-seminal de las especies de *Comanthera* estudiadas con el de otras Eriocaulaceae (Scatena et al., 1993; Scatena et al., 1996), se verifica que tanto la germinación como el desarrollo post-seminal son más rápidos. Las otras Eriocaulaceae crecen en suelos de arena/arcilla o en suelos húmedos; *Comanthera* en suelo de cuarcita pura. Quizás esta característica es una respuesta adaptativa al ambiente, debido a que estas especies están expuestas a alteraciones ambientales constantes. En el trabajo de campo se observó que donde ellas crecen con mucha frecuencia extraen arena de cuarzo para su uso en la construcción civil. Si esta actividad continúa, podrían extinguirse *C. brasiliiana* y *C. suberosa*.

debido a que estas especies están geográficamente restringidas a la Serra do Ambrosio, municipio de Felício dos Santos, Minas Gerais.

Se concluye que las semillas de las especies estudiadas presentan cubierta seminal con diferentes intensidades de las proyecciones y diferentes formas de las estrías longitudinales y transversales, así como forma del hilo y prominencia del opérculo, características importantes para la identificación de las especies. Además, los datos sobre el desarrollo post-seminal pueden ser útiles para cultivar las especies, su manejo controlado y conservación.

Agradecimientos

Al PEC-PG-CAPES (proc. nº 5821/11-8) y al Consejo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (CNPq proc. nº 301692/2010-6) por el financiamiento. Al Instituto Estadual de Florestas/IEF por los permisos de recolecta bajo los números 017/13 y 018/13.

Referencias

- Barreto, L., Echternacht L., & García, Q. S. (2013). Seed coat sculpture in *Comanthera* (Eriocaulaceae) and its implications on taxonomy and phylogenetics. *Plant Systematics and Evolution*, 299, 1461-1469.
- Biodiversitas. (2007). *Revisão das listas das espécies da flora e da fauna ameaçadas de extinção do Estado de Minas Gerais*. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas & Fundação ZooBotânica de Belo Horizonte.
- Coan, A. I., Stützel, T., & Scatena, V. L. (2010). Comparative embryology and taxonomic considerations in Eriocaulaceae (Poales). *Feddes Repertorium*, 121(7-8), 268-284.
- Coomes, D. A., & Grubb, P. J. (2003). Colonization, tolerance, competition and seed size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 283-291.

- Dalhgren, R. M. T., Clifford, H. T., & Yeo, P. F. (1985). *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Berlin: Springer-Verlag.
- Echternacht, L., Sano, P. T., Bonillo, C., Cruaud, C., Couloux, A., & Dubuisson, J.-Y. (2014). Phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae): Evidence from expanded sampling. *Taxon*, 63(1), 47-63.
- Eriksson, O. (2005). Game theory provides no explanation for seed size variation in grasslands. *Oecologia*, 114, 98-105.
- Eriksson, O., & Kainulainen, K. (2011). The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 73-87.
- Feder, N., & O'Brien, T. (1968). Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, 55, 123-142.
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). Germination. In M. Fenner & K. Thompson (Eds.), *The Ecology of Seeds* (pp. 110-135). Cambridge University Press.
- Franco, A. C. (2002). Ecophysiology of woody plants. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (pp. 178-197). New York: Columbia University Press.
- García, Q. S., & Diniz, I. S. S. (2003). Comportamento germinativo de três espécies de *Vellozia* da Serra do Cipó (MG). *Acta Botanica Brasilica*, 17(4), 487-494.
- Giulietti, N., Giulietti, A. M., Pirani, J. R., & Menezes, N. L. (1988). Estudos em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 1(2), 179-193.
- Giulietti, A. M., & Hensold, N. (1991). Synonymization of the genera *Comanthera* and *Carptotepala* with *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78, 460-464.

- Giulietti, A. M., Monteiro, W. R., Mayo, S. J., & Stephens, J. (1988). A preliminary survey of testa sculpture in Eriocaulaceae. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 62, 189-209.
- Giulietti, A. M., & Pirani, J. R. (1988). Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In W. R. Heyer & P. E. Vanzolini (Eds.), *Proceedings of a workshop on Neotropical Distribution Patterns* (pp. 39-69). Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Hare, L. (1950). The structure and development of *Eriocaulon septangulare* With. *Journal of the Linnean Society*, 53, 422-448.
- Jacobi, C. M., Carmo, F. F., Vincent, R. C., & Stehmann, J. R. (2007). Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2185-2200.
- Johansen, D. A. (1940). *Plant Microtechnique*. New York: Mc Graw Hill Book.
- Kraus, J. E., Scatena, V. L., Lewinger, M. E., & Trench, K. U. S. (1996). Morfologia externa e interna de quatro espécies de *Paepalanthus* Kunth (Eriocaulaceae) em desenvolvimento pós-seminal. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 15, 45-53.
- Mercier, H., & Gerreiro-Filho, O. (1989). Germinação de *Pleurostima fanniei* Menezes, *Pleurostima rogieri* (Hort. ex Moore e Ayres) Menezes e *Vellozia alata* L.B. Smith (Velloziaceae) sob diferentes condições de luz e temperatura. *Hoehnea*, 16, 195-202.
- MMA. (2008). *Lista oficial das espécies da flora Brasileira ameaçadas de extinção*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Nair, R. (1987). Taxonomic significance of seed coat morphology in *Eriocaulon* L. (Eriocaulaceae). *Seed Science Technology*, 15, 297-310.
- Oliveira, P. E. (2008). Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In S. M. Sano & S. P. Almeida (Eds.), *Cerrado: ambiente e flora* (pp. 169-192). Planaltina: EMBRAPA-CPAC.

- Oliveira, M. N. S., Cruz, S. M., Sousa, A. M., Moreira, F. da C., & Tanaka, M. K. (2014). Implications of the harvest time on *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae) management in the state of Minas Gerais. *Brazilian Journal of Botany*, 37(2), 95-103.
- Oliveira, P. G., & Garcia, Q. S. (2005). Efeitos da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Syngonanthus elegantulus* Ruhland, *S. elegans* (Bong.) Ruhland e *S. venustus* Silveira (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasílica*, 19(3), 639-645.
- Oliveira, P. G., & Garcia, Q. S. (2011). Germination characteristics of *Syngonanthus* seeds (Eriocaulaceae) in campos rupestres vegetation in south-eastern Brazil. *Seed Science Research*, 21, 39-45.
- Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. En P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna* (pp. 91-120). New York: Columbia University Press.
- Parra, L. R., Giulietti, A. M., Gomes de Andrade, M. J., & van den Berg, C. (2010). Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon*, 59(4), 1135-1146.
- Pons, T. L. (2000). Seed responses to light. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (pp. 237-260). 2nd ed. Wallingford: CABI Publishing.
- Ramaswamy, S. N., Arekal, G. D., & Raju, M. V. S. (1983). Developmental anatomy of seed coat and pericarp in two species of *Eriocaulon* L. (Eriocaulaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110, 287-291.
- Ranal, M. A., & Santana, D. G. (2006). How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira de Botânica*, 29, 1-11.
- Scatena, V. L., & Bouman, F. (2001). Embryology and seed development of *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Körn.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Plant Biology*, 3, 341-350.

- Scatena, V. L., Lemos-Filho, J. P., & Lima, A. A. A. (1996). Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Syngonanthus elegans* e *S. niveus* (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasílica*, 10, 85-91.
- Scatena, V. L., Menezes, N. L., & Stützel, T. (1993). Embriology and seedling development in *Syngonanthus rufipes* Silv. (Eriocaulaceae). *Beitrage zur Biologie der Pflanzen*, 67, 333-343.
- Silveira, F. A. O., Ribeiro, R. C., Oliveira, D. M. T., Fernandes, G. W., & Lemos-Filho, J. P. (2011). Evolution of physiological dormancy multiple times in Melastomataceae from Neotropical montane vegetation. *Seed Science Research*, 22(01), 37-44.
- Swaine, M. D., & Whitmore, T. C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1-2), 81-86.
- Terra Brasilis, Instituto. (1999). Projeto sempre-vivas: subsídios para seu uso sustentado. Publicado por Instituto Terra Brasilis.
- Turnbull, L. A., Coomes, D., Hector, A., & Rees, M. (2004). Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology*, 92, 97-109.
- Vázquez-Yánes, C., & Orozco-Segovia, A. (1990). Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia*, 83(2), 171-175.
- Zona, S., Davis, P., Gunathilake, L. A. A. H., Prince, J., & Horn, J. W. (2012). Seeds of Eriocaulaceae of the United States and Canada. *Castanea*, 77(1), 37-45.

CUADRO

CUADRO 1
Porcentaje y tiempo medio de germinación de semillas de *Comanthera*. Media $\pm$ desviación estándar (Anova, $P > 0.08$)

TABLE 1
Percentages and mean germination time of *Comanthera* seeds. Mean $\pm$ standard deviation (Anova, $P > 0.08$)

Especie	Germinación (%)	Tiempo medio de germinación (días)
<i>C. brasiliana</i>	98.3 $\pm$ 3.3	5.38 $\pm$ 0.74
<i>C. brunnea</i>	96.7 $\pm$ 3.85	6.83 $\pm$ 0.78
<i>C. linearis</i>	90 $\pm$ 3.85	6.99 $\pm$ 0.68
<i>C. magnifica</i>	98.3 $\pm$ 3.3	5.51 $\pm$ 0.37
<i>C. suberosa</i>	95 $\pm$ 6.4	6.69 $\pm$ 1.34

FIGURAS

Fig. 1. Morfología de semillas de *Comanthera*. **A-D.** *C. brasiliiana*. **E-H.** *C. brunnea*. **I-L.** *C. linearis*. **M-P.** *C. magnifica*. **Q-T.** *C. suberosa*. Barras: A, M = 63 μm ; E, I, Q = 79 μm ; B, F, J, N, R = 16 μm ; C, G, K, O, S = 26 μm ; D, H, L, P, T = 16 μm .

Fig. 1. Seed morphology of *Comanthera*. **A-D.** *C. brasiliiana*. **E-H.** *C. brunnea*. **I-L.** *C. linearis*. **M-P.** *C. magnifica*. **Q-T.** *C. suberosa*. Bars: A, M = 63 μm ; E, I, Q = 79 μm ; B, F, J, N, R = 16 μm ; C, G, K, O, S = 26 μm ; D, H, L, P, T = 16 μm .

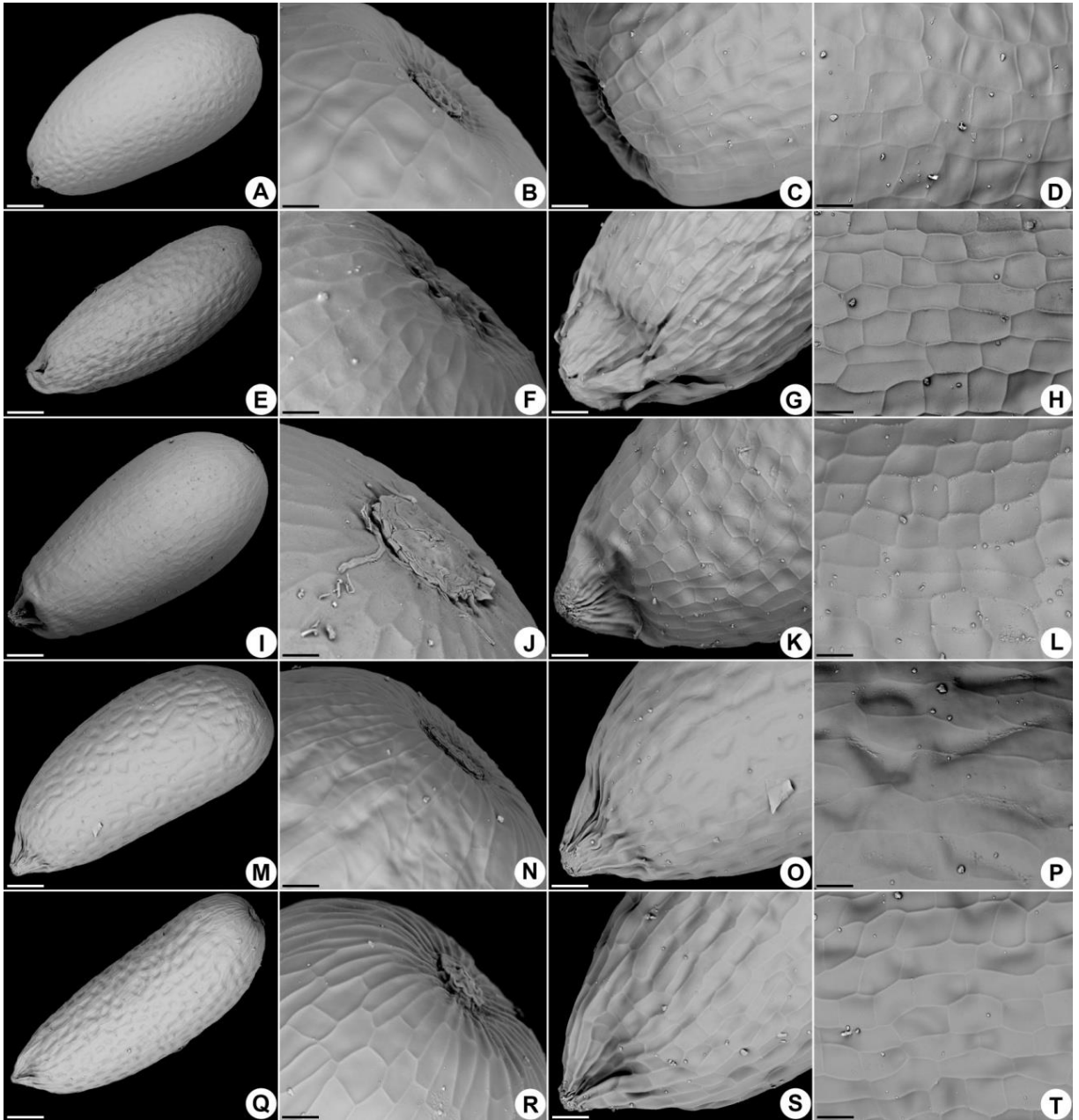
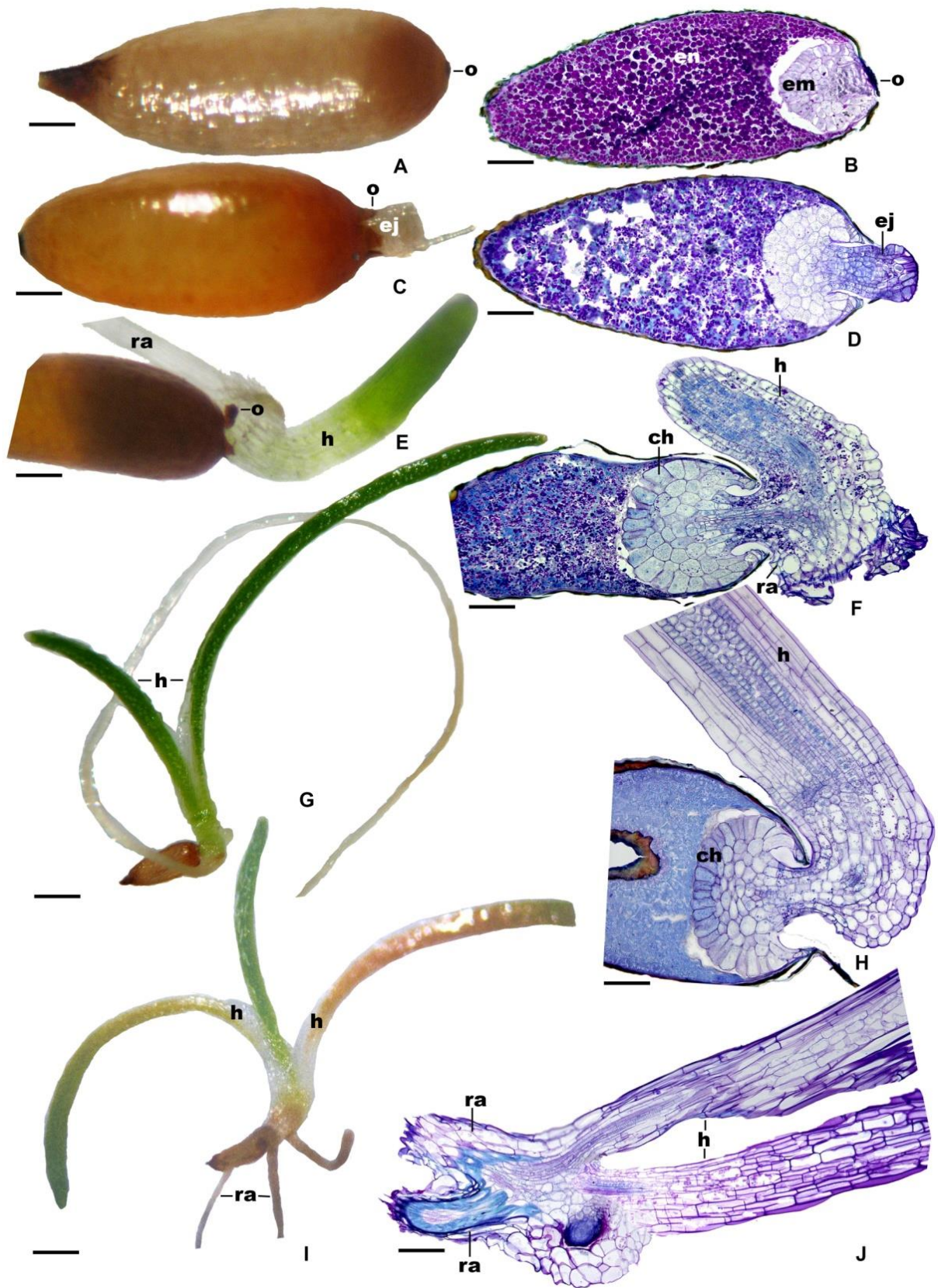


Fig. 2. Morfología y anatomía del desarrollo post-seminal de *Comanthera*. **A-B.** *C. suberosa*, semillas embebidas. **C-D.** *C. linearis*, semillas después de dos días de germinación. **E.** *C. suberosa* e **F.** *C. linearis*, plántulas después de aproximadamente 10 días de germinación. **G.** *C. suberosa* e **H.** *C. brunnea*, plántulas después de 15 días de germinación. **I.** *C. magnifica* y **J.** *C. suberosa*, plántulas cerca de 28 días después de germinar. (ch) células haustoriales, (ej) eje embrionario, (em) embrión, (en) endospermo, (h) hoja, (o) opérculo, (ra) raíz adventicia. Barras: A-C = 0.16 mm; E = 0.20 mm; G-I = 0.60 mm; B = 18.43 μm ; D, J = 36.9 μm ; F-H = 37.4 μm .

Fig. 2. Morphology and anatomy of post-seminal development in *Comanthera*. **A-B.** *C. suberosa*, imbibed seeds. **C-D.** *C. linearis*, seeds two with days after germination. **E.** *C. suberosa* and **F.** *C. linearis*, seedlings about 10 days after germination. **G.** *C. suberosa* and **H.** *C. brunnea* seedlings 15 days after germination. **I.** *C. magnifica* e **J.** *C. suberosa*, seedlings about 28 days after germination. (ch) haustoriales cells, (ej) embryo axis, (em) embryo, (en) endosperm, (h) leaf, (o) operculum, (ra) adventitious root. Bars: A-C = 0.16 mm; E = 0.20 mm; G-I = 0.60 mm; B = 18.43 μm ; D, J = 36.9 μm ; F-H = 37.4 μm .



CAPÍTULO 2

**Anatomia de raízes, folhas e escapos de espécies de *Comanthera* L.B. Sm
(Eriocaulaceae, Poales)**

Resumo

Estudou-se a anatomia de raízes, folhas e escapos de *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa*, pertencentes ao clado “V”, espécies com valor econômico e ameaçadas de extinção, procurando levantar possíveis homologias para o grupo e também estruturas relacionadas às adaptações ao ambiente. Todas as espécies apresentam raízes com epiderme uniestratificada; córtex com células isodiamétricas, de paredes finas; endoderme com células de paredes espessadas; e cilindro vascular com elementos de metaxilema na posição central. Folhas e escapos apresentam epiderme uniestratificada, com células de paredes espessadas, tricomas e estômatos paracíticos. *Comanthera brasiliiana* e *C. brunnea* compartilham a presença de câmara subestomática simples, enquanto que; nas demais espécies, esta é especializada (multicompartimentada). *Comanthera brasiliiana* e *C. suberosa* apresentam esclerênquima na margem das folhas e as demais espécies apresentam parênquima aquífero. *Comanthera magnifica* e *C. suberosa* apresentam número de feixes vasculares maior ou igual a 15 e as demais espécies menor ou igual a 11. *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea* e *C. caespitosa* diferenciam-se pela presença de costelas proeminentes nos escapos. Esses caracteres agrupam espécies e serão utilizados posteriormente na filogenia do gênero para verificar a sustentação do clado em que estão inseridas. Células de paredes espessadas nos tecidos dos diferentes órgãos, assim como parênquima clorofiliano compacto nas folhas e escapos são respostas adaptativas à escassez hídrica, ventos fortes e radiação excessiva, comuns nos campos rupestres onde estas plantas crescem.

Palavras-chaves: campos rupestres, micro-endêmicas, sempre-vivas, xerofíticos.

Abstract

The anatomy of the roots, leaves and scapes of the economically valuable and endangered species *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* and *C. suberosa*, included in clade “V”, were studied in a search for possible homologies of the group and also for adaptive structures related to their environment. All species have roots with a one-layered epidermis, a cortex of isodiametric, thin-walled cells, an endoderm with thick-walled cells and a vascular cylinder with metaxylem elements in the central position. Leaves and scapes have a one-layered epidermis with thick-walled cells, trichomes and paracytic stomata. *Comanthera brasiliiana* and *C. brunnea* both have a simple substomatal chamber while in other species, this structure is specialized (multi-compartmental). *Comanthera brasiliiana* and *C. suberosa* have sclerenchyma in the leaf margins while the other species have aquiferous parenchyma. *Comanthera magnifica* and *C. suberosa* have 15 or more vascular bundles while the other species have fewer or 11 bundles. *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea* and *C. caespitosa* differ in having prominent ribs on the scapes. These characters grouped species together and will later be used in phylogenetic analysis of the genus to check clade support. Thick-walled cells in the tissues of different organs, as well as compact chlorenchyma in the leaves and scapes, are adaptive responses to water deficits, high winds and excessive radiation, common in the campo rupestre habitat of these plants.

Key word: campos rupestres, everlasting-plants, micro-endemics, xerophytic.

Introdução

Eriocaulaceae é pantropical, com centro de diversidade no Brasil (Giulietti & Hensold 1991), cujos representantes são conhecidos como sempre-vivas. *Comanthera* é o gênero da família mais utilizado como ornamental (Giulietti et al. 1996) e, alguns de seus representantes, como a maioria dos aqui estudados, estão na lista brasileira de espécies ameaçadas de extinção, por sua comercialização e exportação em larga escala (MMA 2008, 2014; Biodiversitas 2007).

Dentre os gêneros da família, *Syngonanthus* é considerado um daqueles com importância econômica no Brasil, com a maioria das espécies ocorrendo nas áreas montanhosas da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais e da Chapada dos Veadeiros em Goiás (Echternacht 2012). O gênero é caracterizado por apresentar flores pistiladas com pétalas unidas no meio e livre na base e no ápice (Ruhland 1903). O autor agrupou o gênero em cinco seções: *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus* (=S. sect. *Dimorphocaulon* Ruhland), *S.* sect. *Carphocephalus* (Körn.) Ruhland, *S.* sect. *Eulepis* (Bong.) Ruhland, *S.* sect. *Thysanocephalus* (Körn.) e *S.* sect. *Chalarocaulon* Ruhland.

O gênero *Comanthera* foi descrito pela primeira vez por Smith (1937) contendo uma única espécie, *C. linderi* L.B. Sm., depois foi sinonimizado em *Syngonanthus* Ruhl., inserido na seção *Eulepis* (Giulietti & Hensold 1991). Posteriormente *Comanthera* foi reestabelecido por Parra et al. (2010) que transferiram *S.* sect. *Eulepis* e *S.* sect. *Thysanocephalus* para *C.* subg. *Comanthera* e *C.* subg. *Thysanocephalus*, que reúne 35 espécies (Parra et al. 2010; Parra & Giulietti 2011; Echternacht & Sano 2012; Echternacht 2014; Echternacht et al. 2014, 2015).

Os dois subgêneros de *Comanthera* apresentam características claramente diferenciais, *Comanthera* subg. *Comanthera*, que inclui 26 espécies, apresenta brácteas involucrais mais longas ou ultrapassando as flores persistentes nos capítulos maduros e o pedicelo se alonga no

desenvolvimento do fruto. *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, que inclui 9 espécies, apresenta brácteas involucrais mais curtas do que as flores com deiscência nos capítulos maduros, pedicelo curto no desenvolvimento do fruto (Parra et al. 2010; Echternacht 2012; Echternacht & Sano 2012; Echternacht 2014; Echternacht et al. 2014, 2015).

Dada a importância dos gêneros na família, foram realizados estudos anatômicos nos órgãos vegetativos de *Comanthera* e *Syngonanthus*, com finalidade taxonômica e ecológica (Scatena & Menezes 1993, 1996a, b). Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Comanthera* subg. *Comanthera* foi estudada visando melhor delimitação do grupo (Scatena et al. 2004).

As espécies escolhidas para este estudo constituem um clado em *Comanthera* subg. *Comanthera* (clado “V” segundo Echternacht et al. 2014), que é parcialmente sustentado pela morfologia, molecular e biogeografia, necessitando de novos dados para maior suporte. Essas espécies são micro-endêmicas, são exploradas comercialmente em larga escala e consideradas ameaçadas de extinção (Terra Brasilis 1999; Biodiversitas 2007; Pereira et al. 2007; MMA 2008, 2014). Compartilham adaptações a condições litológicas particulares, e constituem um interessante modelo para melhor compreensão dos processos de especiação em Eriocaulaceae (Echternacht, com. pessoal).

Este trabalho objetivou estudar anatomia de raízes, folhas e escapos de *Comanthera brasiliensis* (Giul.) L.R. Parra & Giul., *C. brunnea* Echtern., *C. caespitosa* (Wikstr.) L.R. Parra & Giul. (= *C. linearis*), *C. magnifica* (Ruhland) L.R. Parra & Giul. e *C. suberosa* (Giul.) L.R. Parra & Giul., procurando levantar homologias que sejam úteis para a filogenia e também relacionar as estruturas ao ambiente.

Material e Métodos

As espécies estudadas (Tabela 1) foram coletadas nos campos rupestres do Brasil, principalmente no Estado de Minas Gerais.

Plantas inteiras das espécies estudadas, foram fixadas e herborizadas. Foram feitas secções transversais e longitudinais na região mediana dos diferentes órgãos com auxílio de lâminas de barbear. As secções foram coradas com fucsina básica e azul de Astra (Roeser 1962) e montadas em lâminas semipermanentes com gelatina glicerizada (Kaiser 1880). Para dissociação da epiderme utilizou-se o método de Jeffrey (Johansen 1940) e também cortes paradérmicos à mão livre.

A documentação dos resultados foi feita por meio de fotomicrografias obtidas a partir do Sistema de Captura de Imagens Leica LASV4.0, acoplado ao microscópio Leica DM4000B.

Resultados

As raízes das espécies estudadas, em seção transversal, apresentam epiderme (E) uniestratificada, constituída por células de paredes finas e tabulares (Figs. 1-4, 7). Apresentam córtex (Cx) com células parenquimáticas de paredes finas, sendo a camada mais interna com células de parede periclinal interna mais espessada que a externa (Figs. 1-7). A endoderme (En) apresenta-se com uma a três camadas de células de paredes espessadas (Figs. 1-7).

O cilindro vascular é delimitado pelo periciclo (P), que é constituído por uma camada de células de paredes finas em *C. brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 1-2, 4, 6-7, Tab. 2) e mais de duas camadas de células de paredes parcialmente espessadas em *C. caespitosa* (Figs. 3, 5, Tab. 2). Apresenta um elemento central de metaxilema (Mx) em *C. brasiliiana*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 1, 4, 7, Tab. 2) e dois a três elementos centrais de metaxilema em *C. brunnea* e *C. caespitosa* (Figs. 2-3, Tab. 2).

As folhas das espécies estudadas, em vista frontal, apresentam epiderme constituída por células alongadas no sentido longitudinal com paredes retas em ambas as faces (Figs. 8-14). Apresentam estômatos paracíticos somente na face abaxial (Figs. 13-15). Em seção

transversal, apresentam epiderme uniestratificada, constituída por células de paredes espessadas em *C. caespitosa* (Fig. 18, Tab. 2) e paredes totalmente espessadas nas demais espécies (Figs. 16-17, 19-20, Tab. 2). *C. brasiliiana* apresenta a face abaxial com costelas proeminentes (Fig. 16, Tab. 2).

Os estômatos (Est) ocorrem nas reentrâncias da epiderme, que fica em contato direto com o parênquima clorofiliano (PC). As câmaras subestomáticas podem ser simples como em *C. brasiliiana* e *C. brunnea* (Fig. 21, Tab. 2), ou especializada (multicompartimentada) contendo células de paredes espessadas e sem conteúdo como em *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 25-26, Tab. 2).

Todas as espécies apresentam folhas com tricomas, que em secção transversal da folha, observa-se parte deles: célula basal (Cb) e célula colar (Cc) (Figs. 16, 18, 22 - setas). Estão distribuídos nas faces adaxial e abaxial em *C. brasiliiana* (Fig. 16, Tab. 2), na face adaxial em *C. brunnea* (Fig. 17, Tab. 2) e só na margem em *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 18-20, 22, Tab. 2).

A margem das folhas pode apresentar esclerênquima logo abaixo da epiderme como em *C. brasiliiana* e *C. suberosa* (Figs. 16, 20, 22, Tab. 2) ou parênquima aquífero como em *C. brunnea*, *C. caespitosa* e *C. magnifica* (Figs. 17-19, Tab. 2). A hipoderme é constituída por esclerênquima (Es) como em *C. brasiliiana* (Fig. 16, Tab. 2) ou por parênquima aquífero (PA) como em *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 17-19, Tab. 2).

O parênquima clorofiliano (PC) é constituído por uma a duas camadas de células em paliçada na periferia e várias camadas de parênquima lacunoso no centro (Figs. 16-20, 23-24). Apresenta-se compacto em *C. brasiliiana* e *C. magnifica* (Figs. 16, 19, Tab. 2) e frouxo em *C. brunnea*, *C. caespitosa* e *C. suberosa* (Figs. 17-18, 20, Tab. 2).

Os feixes vasculares são colaterais, sendo os maiores alternados com os menores, exceto em *C. brunnea* que são do mesmo tamanho (Fig. 17, Tab. 2). São envolvidos por

bainha dupla, sendo a externa (BE) constituída por células de paredes delgadas (endoderme) e a interna (BI) constituída por células de paredes espessadas (periciclo) (Figs. 16-20, 23-24). Os feixes vasculares menores apresentam extensões de bainha, exceto em *C. brasiliana* e *C. magnifica* (Figs. 16, 19, Tab. 2). As extensões de bainhas dos feixes vasculares maiores são constituídas por esclerênquima em *C. brasiliana* (Fig. 16) e por parênquima aquífero em *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 17-20). São estreitas em *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 18-20, Tab. 2) e largas em *C. brasiliana* e *C. brunnea* (Figs. 16-17, Tab. 2). O número de feixes vasculares varia, sendo menor ou igual a 11 em *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 19-20, Tab. 2) e maior ou igual a 15 em *C. brunnea*, *C. caespitosa* e *C. magnifica* (Figs. 17-19, Tab. 2).

Os escapos, em secção transversal, apresentam simetria radiada, com três costelas em *C. brasiliana*, com oito em *C. brunnea* e *C. magnifica*, seis em *C. caespitosa* e sete em *C. suberosa* (Figs. 27-28, 30-31, 33, Tab. 2). Apresentam epiderme (E) uniestratificada constituída por células de paredes espessadas em *C. caespitosa* (Fig. 32, Tab. 2) e totalmente espessadas em *C. brasiliana*, *C. brunnea*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 27-28, 31, 33-34, Tab.2).

Os estômatos (Est) localizam-se na região da epiderme em frente ao parênquima clorofiliano (Fig. 32) e apresentam câmara subestomática que podem ser simples (Fig. 34) como em *C. brasiliana* e *C. brunnea* (Tab. 2) ou especializada (multicompartimentada) (Fig. 35) como em *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Tab. 2). Todas as espécies apresentam tricomas (Figs. 16, 18, seta), que em secção transversal observa-se parte deles: célula basal (Cb) e célula colar (Cc) (Fig. 27). O córtex apresenta apenas esclerênquima (Es) em *C. brasiliana*, *C. brunnea* e *C. suberosa* (Figs. 27-28, 33, Tab. 2) e esclerênquima mais parênquima aquífero (PA) em *C. caespitosa* e *C. magnifica* (Figs. 30-31, Tab. 2).

O Parênquima clorofiliano (PC) é constituído por uma a duas camadas de células em paliçada na periferia e por várias camadas de parênquima lacunoso no centro. É compacto em *C. brunnea* e *C. caespitosa* (Figs. 28, 30, Tab. 2) e frouxo em *C. brasiliana*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 27, 31, 33, Tab. 2).

A endoderme (En) é constituída por células de paredes finas. Pode ser contínua como em *C. brasiliana* e *C. suberosa* (Figs. 27, 29, 33, Tab. 2) ou descontínua como em *C. brunnea*, *C. caespitosa* e *C. magnifica* (Figs. 28, 30-31, Tab. 2). O periciclo (P) é estrelado, constituído por células de paredes espessadas em todas as espécies. Os feixes vasculares (FV) são colaterais e os maiores ficam em contato com o esclerênquima e os menores com o parênquima clorofiliano. O número de feixes vasculares varia, sendo menor ou igual a seis em *C. brasiliana* (Fig. 27, Tab. 2) e maior ou igual a dez em *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* (Figs. 28, 30-31, 33, Tab. 2). A medula é constituída por células parenquimáticas de paredes finas em todas as espécies (Figs. 27-28, 30-31, 33).

Discussão

Folhas e escapos apresentam características que podem ser utilizadas como diagnóstico para as espécies de *Comanthera* aqui estudadas, como: epiderme com células de paredes parcialmente espessadas em *Comanthera caespitosa*; em *Comanthera brasiliana* a epiderme da face abaxial da folha apresenta costelas proeminentes, formando ondulações no mesofilo, além de hipoderme constituída por esclerênquima; em *Comanthera brunnea* feixes vasculares todos do mesmo tamanho.

A presença de câmara subestomática especializada em *Comanthera caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* agrupa as espécies, diferenciando-as das demais; assim como, tricomas só na margem em *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa*; margem com esclerênquima em *C. brasiliana* e *C. suberosa*; parênquima clorofiliano compacto em *C.*

brasiliiana e *C. magnifica*; feixes vasculares menores com extensões de bainha em *C. caespitosa* e *C. suberosa*; mesofilo com oito a onze feixes vasculares em *C. brunnea* e *C. caespitosa*; extensões de bainha dos feixes vasculares largas em *C. brasiliiana* e *C. brunnea*.

Escapos com costelas proeminentes agrupam *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea* e *C. caespitosa*; córtex com esclerênquima agrupa *C. brasiliiana*, *C. brunnea* e *C. suberosa*; parênquima clorofiliano compacto agrupa *C. brunnea* e *C. caespitosa* e endoderme contínua agrupa *C. brasiliiana* e *C. brunnea*. Todas essas características serão utilizadas em futura análise filogenética do grupo, procurando maior suporte para o clado em que as espécies estão inseridas.

Epiderme com células de paredes espessadas nas folhas e escapos, presença de hipoderme, de esclerênquima, e mesofilo compacto são características que refletem adaptações ambientais xeromórficas e são típicas de campos rupestres, locais onde as espécies ocorrem. Para Pyykkö (1966), esse espessamento está relacionado com ambientes secos e pode proteger os órgãos contra a transpiração e a luminosidade excessiva. O xeromorfismo das partes aéreas de Eriocaulaceae é resposta adaptativa dessas plantas que crescem expostas aos ventos fortes e à alta intensidade luminosa constantes nos campos rupestres brasileiros (Scatena et al. 2004), além de dar suporte mecânico (Scatena & Menezes 1996a). Estas características também são observadas em outras espécies de Eriocaulaceae como em *Paepalanthus* (Castro & Menezes 1995), *Leiothrix crassifolia* (Scatena & Rocha 1995), *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (= *Comanthera* subg. *Comanthera*) e *S.* sect. *Thysanocephalus* (= *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*) (Scatena & Menezes 1996a). Também são encontradas em representantes de outras famílias do mesmo ambiente como Asteraceae (Handro et al. 1970; Sajo & Menezes 1994), Velloziaceae (Menezes 1971, 1975), Iridaceae (Chueri-Chiaretto 1984) e Xyridaceae (Sajo 1992).

As espécies de *Comanthera* estudadas apresentam raízes com córtex homogêneo e se encaixam no segundo tipo definido por Tomlinson (1969), que descreve dois tipos de raízes para a família; o primeiro, com raízes vermiformes e córtex diferenciado, e o segundo, com raízes não-vermiformes, e córtex constituído por células isodiamétricas de paredes finas. Outras espécies de Eriocaulaceae também compartilham esse tipo de raiz, como *Paepalanthus* subg. *Platycaulon* (Scatena & Moraes 1996), *Syngonanthus imbricatus*, *S. aurifibratus* e *S. elegans* (Scatena & Menezes 1996b), *Actinocephalus* (Scatena et al. 2005b), *Leiothrix*, *Paepalanthus* subg. *Platycaulon*, *P.* subg. *Paepalocephalus* subsect. *Aphorocaulon*, *P.* subg. *Thelxinöe*, *Syngonanthus* sect. *Eulepis* e *Tonina* (Scatena et al. 2005a). Todas essas Eriocaulaceae crescem nos campos rupestres, nos locais onde os solos ficam secos a maior parte do ano.

A forma da câmara subestomática, simples ou especializada (multicompartimentada), é um caráter taxonômico importante para Eriocaulaceae na separação de táxons (Oriani et al. 2005; Scatena et al. 2005b), assim como a distribuição de tricomas (Monteiro et al. 1979). A câmara subestomática especializada, presente em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, é útil para separar as espécies daquelas de *C.* subg. *Comanthera* (Scatena & Menezes 1993, 1996a; Scatena et al. 2004). A presença dessa estrutura também caracteriza *Paepalanthus* (Castro & Menezes 1990), *Paepalanthus* subg. *Paepalocephalus* subsect. *Aphorocaulon* (Scatena & Rosa 2001), *Leiothrix* subg. *Calycocephalus* sect. *Glabrae* (Scatena & Rocha 1995, Scatena & Giulietti 1996), e também *Actinocephalus* (Scatena et al. 2005a). A constituição da câmara subestomática especializada, composta por diferentes tipos de células, formando diferentes padrões dentro de táxons está relacionada contra o colapso da mesma, constituindo uma eficiente proteção para as trocas gasosas.

Outro caráter importante utilizado na taxonomia de Eriocaulaceae é a presença de esclerênquima ou parênquima aquífero na margem das folhas. A presença de tecido de

sustentação foi útil para juntar espécies dentro de *Comanthera* subg. *Comanthera* (Scatena et al. 2004), assim como as diferentes populações de *Leiothrix crassifolia* (Scatena & Giulietti 1996).

As características anatômicas levantadas neste estudo e compartilhadas pelas espécies de *Comanthera* poderão contribuir para a consolidação do clado em que estão inseridas dentro do gênero, além de apresentar características notadamente xeromórficas como respostas adaptativas ao ambiente.

Referências

- Biodiversitas. 2007. Revisão das Listas das Espécies da Flora e da Fauna Ameaçadas de Extinção do Estado de Minas Gerais. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte.
- Castro, N. M. & Menezes, N. L. 1990. Considerações sobre a natureza das células altas da epiderme abaxial das folhas de *Paepalanthus* Kunth. Eriocaulaceae. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo, 12: 95-100.
- Castro, N. M. & Menezes, N. L. 1995. Aspectos de anatomia foliar de algumas espécies de *Paepalanthus* Kunth (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó (Minas Gerais). Acta Botanica Brasilica, 9: 213-229.
- Chueri-Chiaretto, I. A. 1984. Morpho-anatomical studies on leaves of species of *Trimesia* (Iridaceae). Hoehnea, 11: 47-48.
- Echternacht, L. 2012. Sistemática de *Comanthera* e de *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Echternacht, L. 2014. A critically endangered new species of *Comanthera* from Bahia, Brazil (Paepalanthoideae, Eriocaulaceae). Phytotaxa, 186(3): 166-173.

- Echternacht, L. & Sano, P. T. 2012. A new *Comanthera* (Eriocaulaceae) from the Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. *Brittonia*, 64: 30-34.
- Echternacht, L., Sano, P. T., Bonillo, C., Cruaud, C., Couloux, A., & Dubuisson, J. Y. 2014. Phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae): Evidence from expanded sampling. *Taxon*, 63(1): 47-63.
- Echternacht, L., Sano, P. T. & Dubuisson, J. Y. 2015. Taxonomic study of *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* (Eriocaulaceae). *Systematic Botany*, 40(1): 136-150.
- Giulietti, A. M., Hensold, N. 1991. Synonymization of the genera *Comanthera* and *Carptotepala* with *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78: 460-646.
- Giulietti, A. M., Wanderley, M. G. L., Longhi-Wagner, H. M., Pirani, J. R. & Parra, L. R. 1996. Estudos em “sempre-vivas”: taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica*, 10: 329-377.
- Handro, W., Campos, J. F. B. M. & Oliveira, Z. M. 1970. Sobre a anatomia foliar de algumas Compostas dos campos rupestres. *Ciência e Cultura*, 22: 107-126.
- Johansen, D. A. 1940. *Botanical Microtechnique*. Mc Graw Hill Book. New York, NY.
- Menezes, N. L. 1971. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. *Ciência e Cultura*, 23: 389-409.
- Kaiser, E. 1880. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanisch Zentralb*, 180: 25-26.
- Menezes, N. L. 1975. Presença de traqueídes de transfusão e bainha mestomática em Barbacenoideae (*Velloziaceae*). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 3: 29-60.
- MMA-Ministério do Meio Ambiente. 2008. Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção. Brasília: MMA.

- MMA-Ministério do Meio Ambiente. 2014. Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção. Brasília: MMA.
- http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/static/pdf/portaria_mma_443_2014.pdf
- Monteiro, W. R., Giuliatti, A. M., Mazzoni, S. C. & Castro, M. M. 1979. Hairs on reproductive organs of some Eriocaulaceae and their taxonomic significance. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 7: 43-59.
- Oriani, A., Scatena, V. L. & Sano, P. T. 2005. Anatomia das folhas, brácteas e escapos de *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 28(2): 229-240.
- Parra, L. R., Giuliatti, A. M., Andrade, M. J. G. & Van den Berg, C. 2010. Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon*, 59: 1135-1146.
- Parra, L. R. & Giuliatti, A. M. 2011. Two new species of *Comanthera* (Eriocaulaceae) from Bahia. *Phytotaxa*, 27: 1-7.
- Pereira, A. C. S., Borba, E. L. & Giuliatti, A. M. 2007. Genetic and morphological variability of the endangered *Syngonanthus mucugensis* Giul. (Eriocaulaceae) from the Chapada Diamantina, Brazil: implications for conservation and taxonomy. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 153: 401-416.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici*, 3: 453-622.
- Roeser, K. R. 1962. Die Nadel der Schwarzkiefer-Masen-Produkt und Keinstwert der Natur. *Microkosmos*, 61: 33-36.
- Ruhland, W. 1903. Eriocaulaceae. Pp. 1-294 in: Engler, A. (ed.), *Das Pflanzenreich*, vol. IV, 30. Engelmann, Leipzig.
- Sajo, M. G. 1992. Estudos morfoanatômicos em órgãos foliares de *Xyris* L. (Xyridaceae). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 13: 67-86.

- Sajo, M. G. & Menezes, N. L. 1994. Considerações sobre a anatomia foliar de espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. *Naturalia*, 19: 173-183.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1993. Considerações sobre a natureza da câmara subestomática e das células epidérmicas das folhas de *Syngonanthus* Ruhl., seção *Thysanocephalus* Koern. (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 16(2): 159-165.
- Scatena, V. L. & Rocha, C. L. M. 1995. Anatomia dos órgãos vegetativos e do escapo floral de *Leiothrix crassifolia* (Bong.) Ruhl., Eriocaulaceae, da Serra do Cipó-MG. *Acta Botanica Brasilica*, 9(2): 195-211.
- Scatena, V. L. & Giuliatti, A. M. 1996. The taxonomy and morphological and anatomical differentiation of populations of *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 199: 243-258.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1996a. Anatomia de escapos e folhas de *Syngonanthus* Ruhl (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 317-332.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1996b. Anatomia de raízes de *Syngonanthus* Ruhl (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 333-343.
- Scatena, V. L. & Moraes, A. R. S. 1996. Anatomia de raízes, folhas e escapos de espécies de *Paepalanthus* subgênero *Platycaulon* (Eriocaulaceae). *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 39(4): 1021-1035.
- Scatena, V. L. & Rosa, M. M. 2001. Morphology and anatomy of the vegetative organs and scapes from *Aphorocaulon* (*Paepalanthus*, Eriocaulaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 44: 49-58.
- Scatena, V. L., Vich, D. V. & Parra, L. R. 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 18(4): 825-837.

- Scatena, V. L., Giulietti, A. M., Borba, E. L. & Van den Berg, C. 2005a. Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant Systematics and Evolution*, 253: 1-22.
- Scatena, V. L., Oriani, A. & Sano, P. T. 2005b. Anatomia de raízes de *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 19: 835-841.
- Smith, L. B. 1937. A new genus of Eriocaulaceae. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 117:38.
- Terra Brasilis, Instituto. 1999. Projeto sempre-vivas: subsídios para seu uso sustentado. Publicado por Instituto Terra Brasilis.
- Tomlinson, P. B. 1969. Commelinales-Zingiberales. In: Metcalfe C. R. (ed.), *Anatomy of the Monocotyledons*, Vol. 3. Clarendon Press, Oxford.

TABELAS

Tabela 1. Espécies de *Comanthera* utilizadas no estudo anatômico

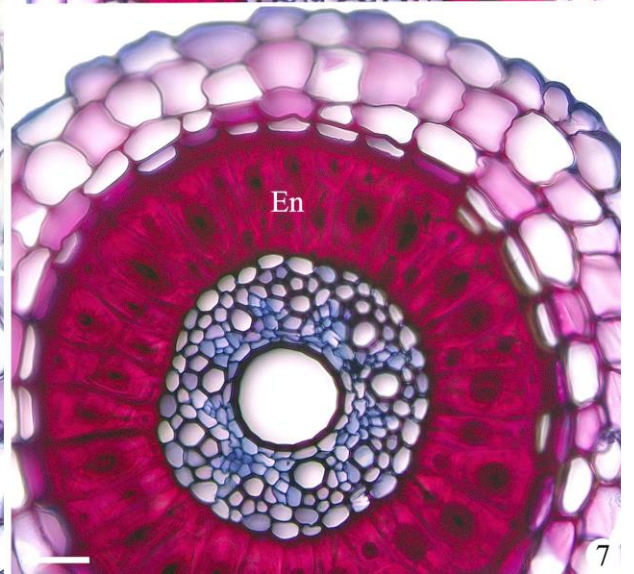
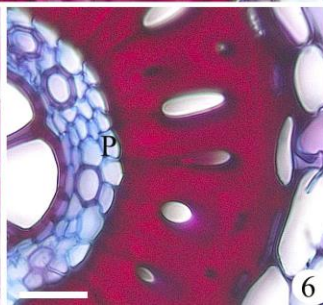
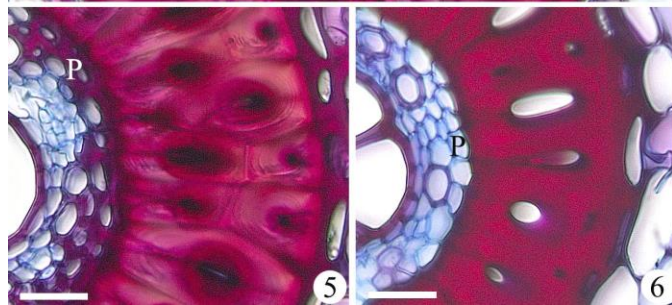
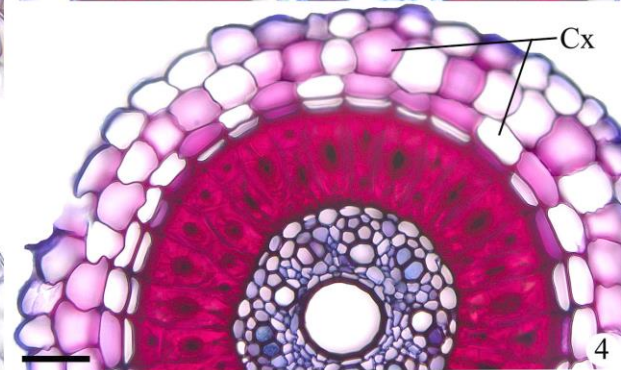
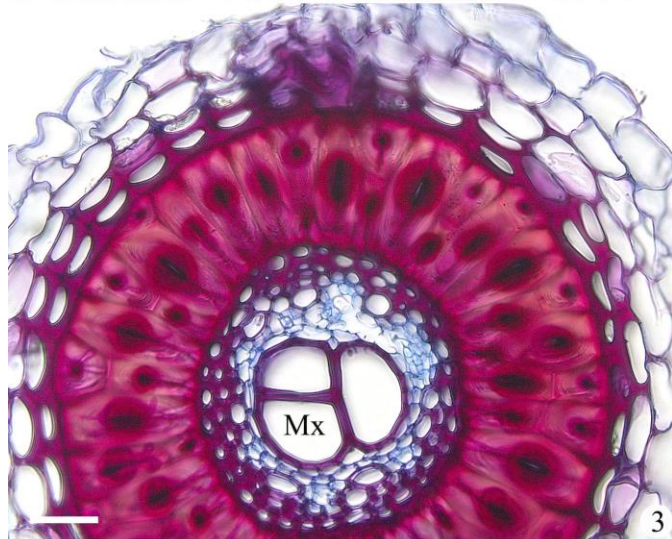
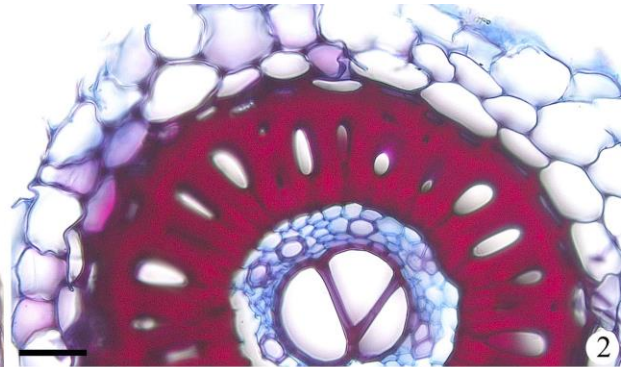
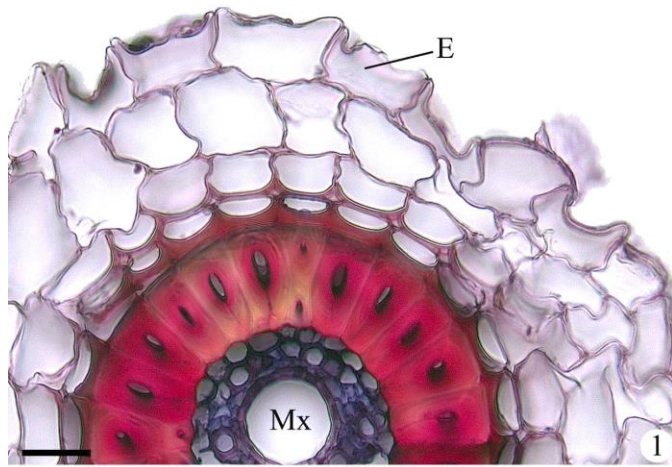
Táxon	Localidades	Coletores
<i>C. brasiliiana</i>	MG - Rio Vermelho	L. Echternach et al. 1895
	MG - Pedra Menina	F.N. Costa et al. 1537
	MG - Serra do Ambrósio	Dugarte, B. et al. 173
<i>C. brunnea</i>	MG - Itamarandiba	L. Echternach et al. 2141
	MG - Itamarandiba	Dugarte, B. et al. 176
<i>C. caespitosa</i>	MG - Ibitipoca	L. Echternach & T.V. Bastos 2067
	MG - Ibitipoca	Dugarte, B. et al. 169
<i>C. magnífica</i>	MG - Pedra Menina	V. L. Scatena et al. S/N
	MG - Pedra Menina	F.N. Costa et al. 1543
	MG - Serra do Ambrósio	Dugarte, B. et al. 174
<i>C. suberosa</i>	MG - Pedra Menina	V. L. Scatena et al. S/N
	MG - Pedra Menina	F.N. Costa et al. 1532
	MG - Serra do Ambrósio	Dugarte, B. et al. 172
	MG - Itamarandiba	Dugarte, B. et al. 175

Tabela 2. Características anatômicas de raízes, folhas e escapos de espécies de *Comanthera*: A= *C. brasiliana*; B= *C. brunnea*; C= *C. caespitosa*; D= *C. magnifica*; E= *C. suberosa*. (0) Ausência, (1) Presença

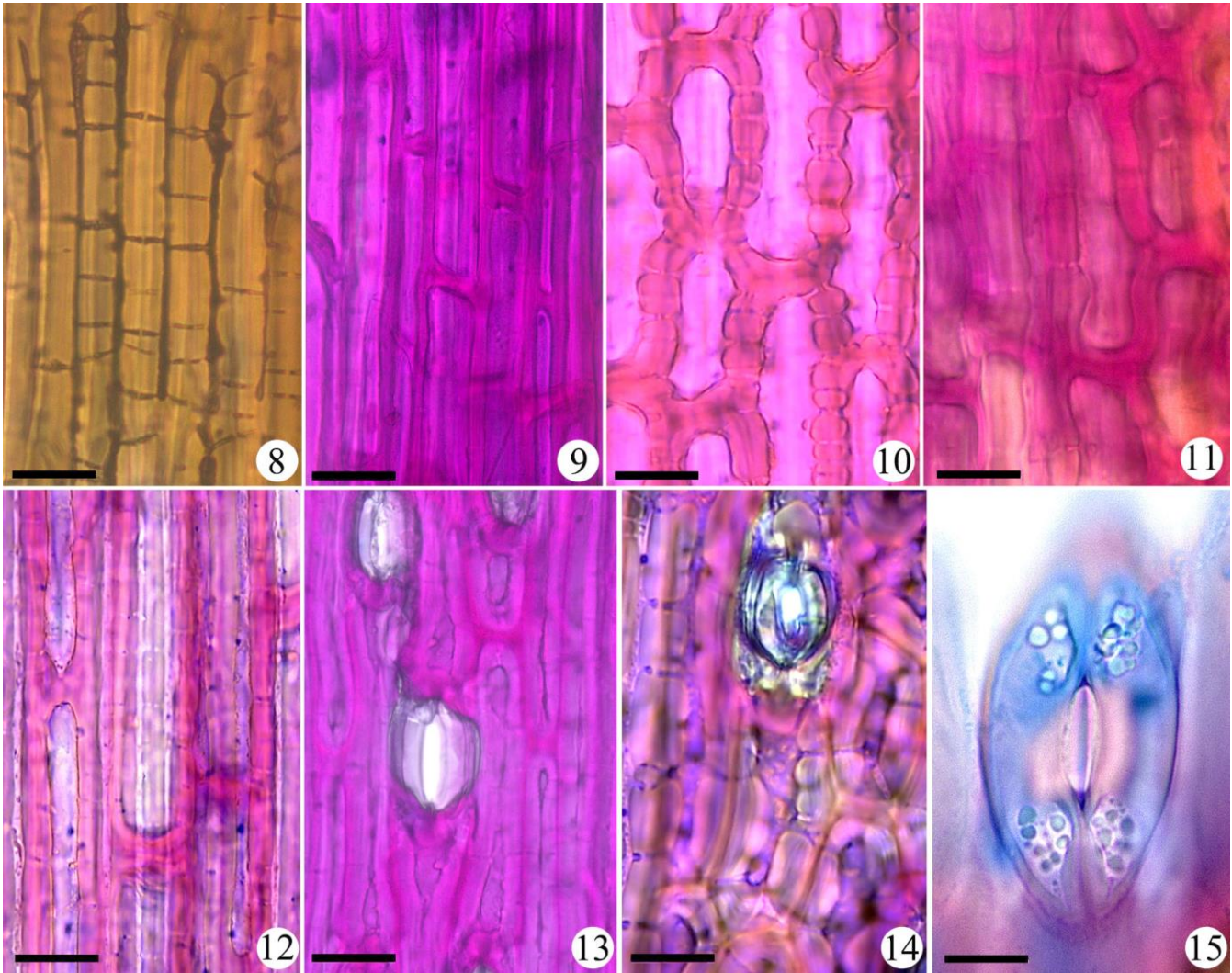
Características	Espécies				
Raízes	A	B	C	D	E
Periciclo com uma camada de células de paredes finas	1	1	0	1	1
Periciclo com mais de duas camadas de células de paredes espessadas	0	0	1	0	0
Cilindro vascular com 1 elemento de metaxilema central	1	0	0	1	1
Cilindro vascular com 2-3 elementos de metaxilema centrais	0	1	1	0	0
Folhas					
Epiderme com células de paredes totalmente espessadas	1	1	0	1	1
Epiderme abaxial com costelas proeminentes	1	0	0	0	0
Câmara subestomática especializada (multicompartimentada)	0	0	1	1	1
Câmara subestomática simples	1	1	0	0	0
Tricomas na face adaxial	1	1	0	0	0
Tricomas na face abaxial	1	0	0	0	0
Margem com esclerênquima	1	0	0	0	1
Margem com parênquima aquífero	0	1	1	1	0
Hipoderme constituída por esclerênquima	1	0	0	0	0
Hipoderme constituída por parênquima aquífero	0	1	1	1	1
Parênquima clorofiliano compacto	1	0	0	1	0
Parênquima clorofiliano frouxo	0	1	1	0	1
Feixes vasculares maiores alternados com os menores	1	0	1	1	1
Feixes vasculares menores com extensões de bainha	0	0	1	0	1
Número de feixes vasculares menor ou igual a 11	1	1	1	0	0
Número de feixes vasculares maior ou igual a 15	0	0	0	1	1
Extensões de bainha dos feixes vasculares estreitas	0	0	1	1	1
Extensões de bainha dos feixes vasculares largas	1	1	0	0	0
Escapos					
Costelas proeminentes	1	1	1	0	0
Epiderme com células de paredes totalmente espessadas	1	1	0	1	1
Câmara subestomática especializada (multicompartimentada)	0	0	1	1	1
Câmara subestomática simples	1	1	0	0	0
Córtex com apenas esclerênquima na costela	1	1	0	0	1
Córtex com esclerênquima e parênquima aquífero na costela	0	0	1	1	0
Parênquima clorofiliano compacto	0	1	1	0	0
Parênquima clorofiliano frouxo	1	0	0	1	1
Endoderme continua	1	1	0	0	0
Endoderme descontinua	0	0	1	1	1
Cilindro vascular com número menor ou igual a seis feixes vasculares	1	0	0	0	0
Cilindro vascular com número maior ou igual a 10 feixes vasculares	0	1	1	1	1

ILUSTRAÇÕES

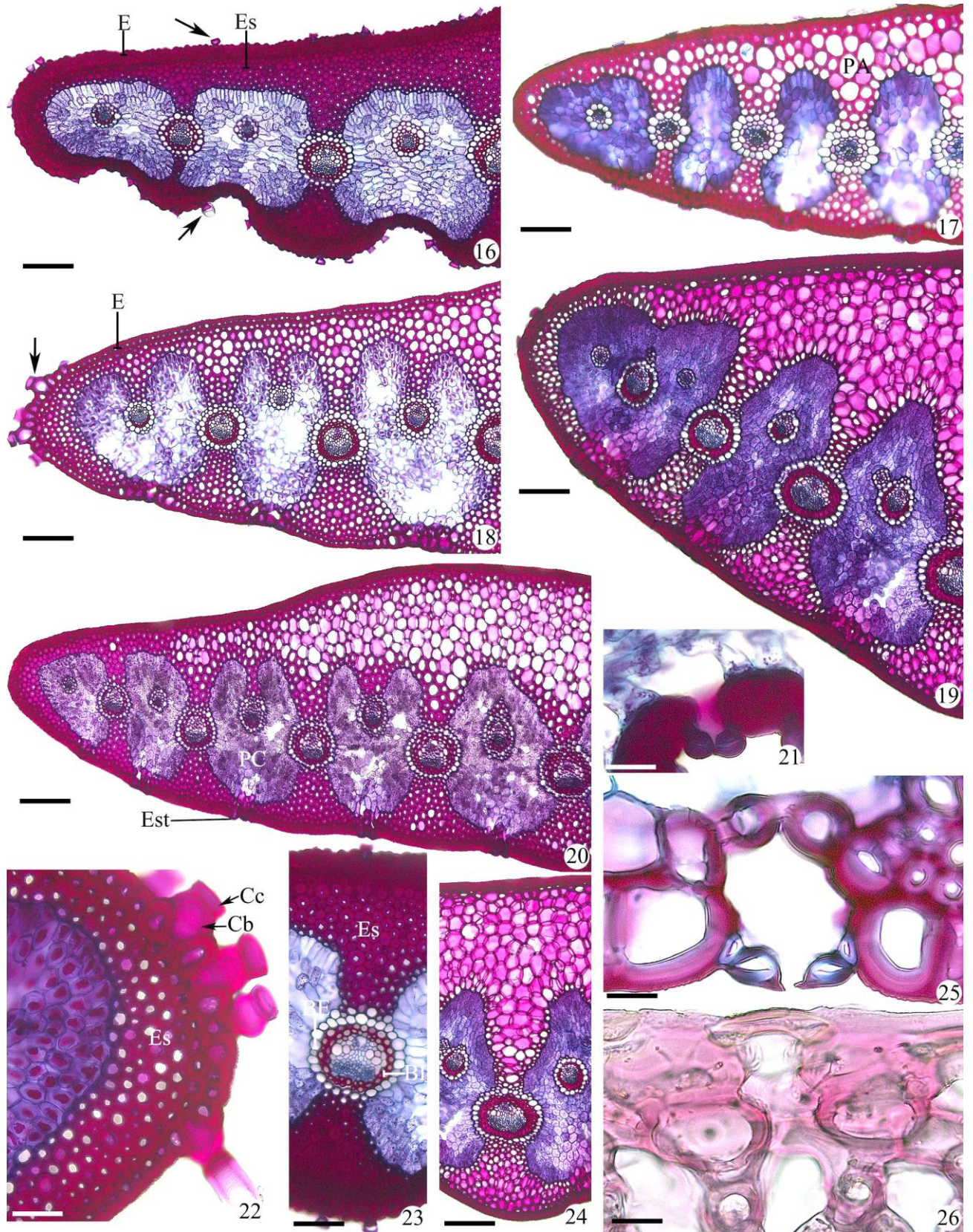
Figuras 1-7. Estrutura anatômica de raízes, em secção transversal, de espécies de *Comanthera*. 1. *C. brasiliiana*; 2, 6. *C. brunnea*; 3, 5. *C. caespitosa*; 4. *C. magnifica* e 7. *C. suberosa*. (E: Epiderme, Cx: Córtex, En: Endoderme, P: Periciclo; Mx: Metaxilema). Barras: 25 μm (1-4, 7); 20 μm (5-6).



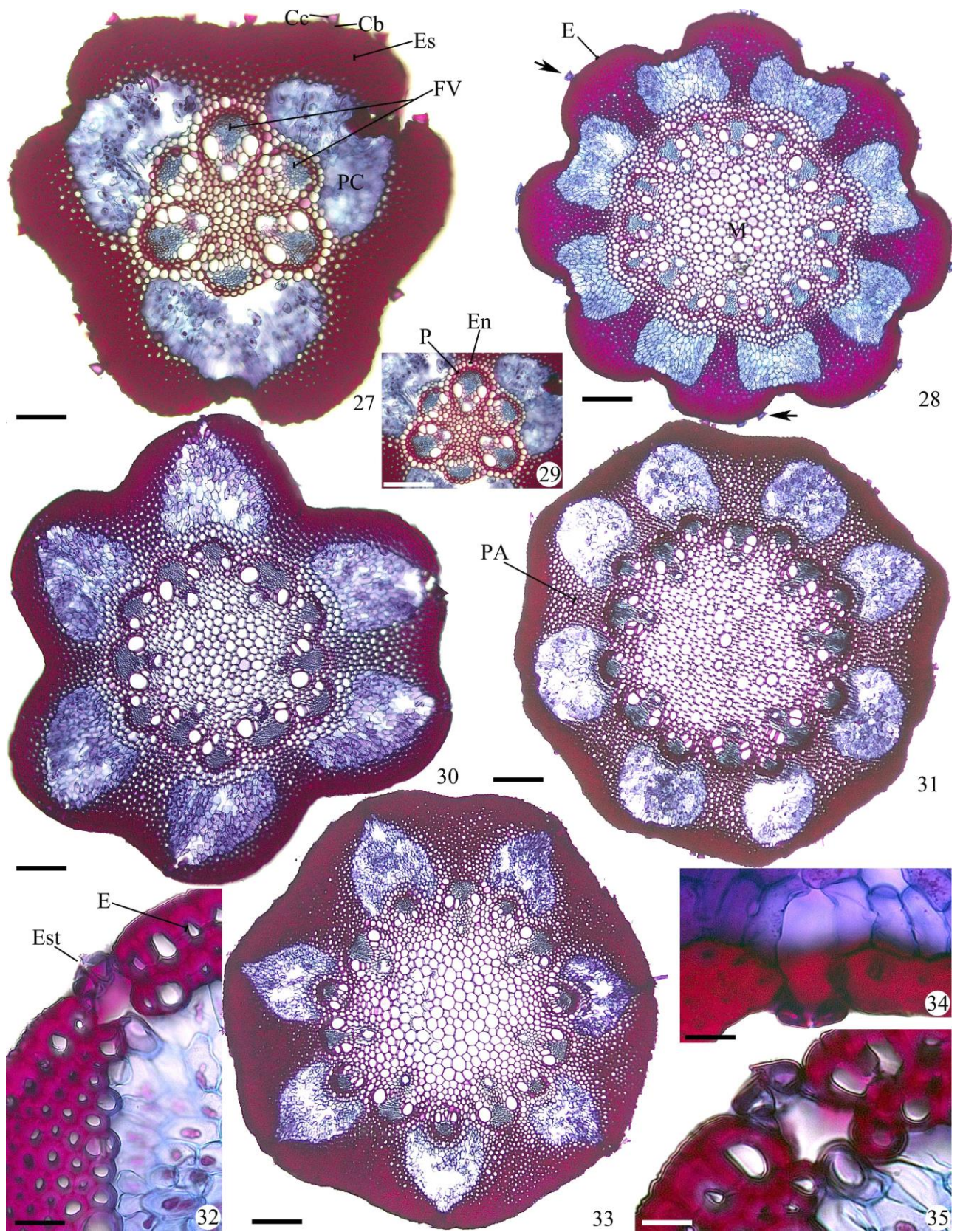
Figuras 8-15. Vista frontal da epiderme foliar de espécies de *Comanthera*. Face adaxial de: 8. *C. brasiliiana*; 9. *C. brunnea*; 10. *C. caespitosa*; 11. *C. magnifica*; 12. *C. suberosa*. Face abaxial de: 13. *C. brunnea*; 14. *C. suberosa*; 15. Detalhe do estômato de *C. brasiliiana*. Barras: 20 μm (8-15).



Figuras 16-26. Estrutura anatômica de folhas, em secção transversal (Figs. 16-25) e longitudinal (Fig. 26) de espécies de *Comanthera*. 16. *C. brasiliiana*; 17. *C. brunnea*; 18. *C. caespitosa*; 19. *C. magnifica*; 20. *C. suberosa*; 21. Detalhe do estômato de *C. brasiliiana*; 22. Detalhe da margem de *C. caespitosa*; 23. Detalhe do mesofilo de *C. brasiliiana*; 24. Detalhe do mesofilo de *C. magnifica*; 25. Detalhe do estômato de *C. caespitosa*; 26. Detalhe do estômato com câmara subestomática especializada em secção longitudinal de *C. magnifica*. (E: Epiderme, Es: Esclerênquima, PA: Parênquima Aquífero, PC: Parênquima Clorofiliano, BE: Bainha Externa, BI: Bainha Interna, Est: Estômato, Cb: Célula basal, Cc : Célula colar). Barras: 100 μm (16, 18-20); 50 μm (17, 23); 25 μm (22, 24-26); 10 μm (21).



Figuras 27-35. Estrutura anatômica de escapos, em secção transversal, de espécies de *Comanthera*. 27. *C. brasiliiana*. 28. *C. brunnea*; 29. Detalhe do cilindro vascular de *C. brasiliiana*; 30. *C. caespitosa*; 31. *C. magnífica*; 32. Detalhe da epiderme de *C. caespitosa*; 33. *C. suberosa*; 34. Detalhe do estômato de *C. brunnea*; 35. Detalhe do estômato com câmara subestomática especializada de *C. magnífica*. (E: Epiderme, Es: Esclerênquima, PA: Parênquima Aquífero, PC: Parênquima Clorofiliano, E: Endoderme, P: Periciclo, FV: Feixes Vasculares, Est: Estômato). Barras: 50 μm (27); 100 μm (28, 30); 200 μm (31, 33); 25 μm (29, 32); 20 μm (34-35).



CAPÍTULO 3

Estruturas anatômicas de folhas e escapos de *Comanthera* (Eriocaulaceae) e sua importância taxonômica e filogenética

Resumo

A anatomia foliar e de escapos de Eriocaulaceae é útil para a taxonomia do grupo. As espécies de *Comanthera* subg. *Comanthera* que ocorrem na Bahia constituem um clado grupo irmão de outro que é constituído pelas espécies que ocorrem em Minas Gerais, porém ambos apresentam baixo suporte estatístico nas hipóteses filogenéticas. O objetivo deste trabalho foi levantar estruturas anatômicas de folhas e escapos que possam auxiliar a taxonomia e melhorar a resolução e o suporte filogenéticos de *C.* subg. *Comanthera*. As espécies dos dois clados apresentam similaridade anatômica como: folhas e escapos com epiderme constituída por células de paredes espessadas; folhas com estômatos na face abaxial, com câmara subestomática simples; hipoderme; feixes vasculares colaterais, sendo os maiores intercalados com os menores e com extensão de bainha; escapos com costelas salientes e cilindro vascular com feixes vasculares colaterais. Apesar da similaridade, não existem estruturas anatômicas exclusivas dos clados. Tipo de hipoderme, forma de extensão de bainha dos feixes vasculares, número de feixes vasculares nas folhas; assim como formas das costelas, constituição do córtex, forma da endoderme e constituição da medula nos escapos; na sua maioria, caracterizam as espécies que ocorrem na Bahia e as que ocorrem em Minas Gerias. Como essas espécies ocorrem na Cadeia do Espinhaço e estão expostas aos fatores climáticos que caracterizam as montanhas da região, a similaridade anatômica encontrada é interpretada como resposta adaptativa às condições ambientais e as estruturas anatômicas levantadas não refletem relações de parentesco entre elas.

Palavras chaves: estruturas anatômicas, Eriocaulaceae, sempre-vivas.

Abstract

The leaf and scape anatomy are taxonomically useful in the Eriocaulaceae. The Bahian species of *Comanthera* subg. *Comanthera* constitute a clade that is the sister group to another composed of species occurring in Minas Gerais, but both have low statistical support in phylogenetic studies. The aim of this study was to identify anatomical structures of leaves and scapes which can help improve the taxonomy and phylogenetic resolution and support of *C.* subg. *Comanthera*. The species of both clades have anatomical similarities such as epidermis of leaves and scapes having thickened cell walls, leaves with stomata on the abaxial surface and simple substomatal chambers, presence of a hypodermis, collateral vascular bundles with a sheath extension and with the largest bundles interspersed with smaller ones, scapes with prominent ribs and a vascular cylinder with collateral vascular bundles. Despite the similarities, there are no anatomical structures unique to either clade. The species occurring in Bahia and Minas Gerais are mostly characterized by hypodermis type, shape of the vascular bundle sheath extensions, number of leaf vascular bundles as well as by rib shape, cortex structure, endoderm shape and structure of the scape pith. As both species groups occur in the Espinhaço Range and are exposed to climatic factors characteristic of the mountains of the region, we conclude that the anatomical similarity observed is an adaptive response to environmental conditions and that the anatomical structures surveyed do not reflect genetic relationships among them.

Key words: anatomical structures, Eriocaulaceae, everlasting-plants.

Introdução

O gênero *Comanthera* apresenta 35 espécies distribuídas em dois subgêneros *C. subg. Comanthera* com 26 espécies e *C. subg. Thysanocephalus* com 9 espécies (Parra et al. 2010; Parra & Giulietti 2011; Echternacht & Sano 2012; Echternacht 2014; Echternacht et al. 2014; 2015).

Comanthera subg. Comanthera apresenta as seguintes sinapomorfias: folhas com tricomas malpighiáceos, capítulos radiados, brácteas involucrais que ultrapassam a altura das flores, flores pistiladas com cálice imbricado e aumento no comprimento do pedicelo da flor antes da dispersão da semente (Parra et al. 2010). Este último caráter junto com sépalas das flores pistiladas mais curtas que as pétalas e sementes com envoltório seminal rugoso são considerados caracteres apomórficos (Echternacht et al. 2014, 2015). Por outro lado, folhas com tricomas malpighiáceos é um caráter considerado homoplásico sendo que caracteriza também alguns representantes de *C. subg. Thysanocephalus*, *Syngonanthus*, *Paepalanthus* e *Actinocephalus* (Echternacht et al. 2014).

Comanthera subg. Thysanocephalus apresenta as seguintes sinapomorfias: brácteas involucrais mais curtas que as flores, o pedicelo da flor não aumenta o comprimento antes da dispersão da semente e capítulos ciatiformes ou cupuliformes (Parra et al. 2010). Este último caráter junto com câmara subestomática especializada (multicompartimentada) e envoltório das sementes com micropapilas são considerados caracteres apomórficos (Scatena & Menezes 1993; Scatena et al. 2005; Barreto et al. 2013; Echternacht et al. 2014, 2015).

Os representantes de *Comanthera* estão amplamente distribuídos na América do Sul, sendo a maioria deles endêmica do Brasil, da região da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais e Bahia, e estão associados a vegetação dos campos rupestres (Costa et al. 2008; Parra & Giulietti 2011; Echternacht et al. 2014). Esses campos apresentam afloramentos rochosos,

com altitudes superiores a 900 m, solos pobres em nutrientes, poucos profundos e com a vegetação predominantemente herbácea (Giulietti & Pirani 1988).

Como as demais espécies de Eriocaulaceae, as espécies de *Comanthera* são conhecidas como “sempre-vivas”, por apresentarem escapos e capítulos com aparência viva mesmo quando destacados da planta (Giulietti et al. 1988). Porém, *Comanthera* especialmente *C. subg. Comanthera* tem um destaque especial por conter as sempre-vivas de maior valor econômico na comercialização de plantas ornamentais (Giulietti et al. 1988; Costa et al. 2008). Várias dessas espécies são microendêmicas, sofrendo extrativismo desordenado, elevando-as ao status de ameaçadas de extinção, como por exemplo, *C. aciphylla*, *C. bahiensis*, *C. bisulcata*, *C. dealbata*, *C. elegans*, *C. harleyi* e *C. mucugensis* (Terra Brasilis 1999; Biodiversitas 2007; Pereira et al. 2007; MMA 2014).

As espécies de *Comanthera* têm sido estudadas em diferentes aspectos, incluindo anatomia de folhas e escapos que as diferenciam dos demais gêneros (Scatena & Menezes 1996; Scatena et al. 2004, 2005); taxonomia, palinologia e filogenia que mostra a presença de dois subgêneros monofiléticos fortemente sustentados (Borges et al. 2009; Andrade et al. 2010; Parra & Giulietti 2011; Echternacht et al. 2014, 2015).

Os padrões biogeográficos de *Comanthera subg. Comanthera* são bem estabelecidos com as espécies distribuídas em clados distintos (Echternacht et al. 2014). Esses autores nomeiam clados para fins descritivos, que são utilizados no presente estudo: o clado “S” inclui os clados irmãos “X” e “T”, cujas espécies ocorrem no estado da Bahia e de Minas Gerais, respectivamente; “T” é constituído pelos sub-clados irmãos “U” e “V”. Ressalta-se que os clados “X” e “T” apresentam baixo suporte estatístico (Echternacht et al. 2014), carecendo de sinapomorfias que os sustentem. Com isso, este trabalho teve o objetivo de levantar estruturas anatômicas foliares e de escapos para serem utilizadas no melhor

entendimento da taxonomia e filogenia do grupo, envolvendo as espécies que ocorrem na Bahia (clado “X”) e as espécies que ocorrem em Minas Gerais (clado “U”).

Material e Métodos

Estudou-se anatomia de folhas e escapos de espécies de *Comanthera* subg. *Comanthera* que ocorrem nos estados da Bahia (clado “X”) e de Minas Gerais (clado “U”) obtidas de materiais herborizados, depositados nos Herbários da Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS), da Universidade Federal de Uberlândia (HUFU) e da Universidade de São Paulo (SPF). Para algumas espécies foi utilizado material fixado. Os espécimes estudados estão detalhados na tabela 1.

Para a análise anatômica, o material herborizado foi fervido em água destilada com gotas de glicerina para expansão dos tecidos, e posteriormente transferido para álcool 70 %. Foram feitas secções transversais na região mediana de folhas e escapos, à mão livre, com auxílio de lâminas de barbear. As secções foram coradas com fucsina básica e azul de Astra (Roeser 1962) e montadas em lâminas semipermanentes com gelatina glicerinada (Kaiser 1880).

A documentação dos resultados foi feita por meio de fotomicrografias obtidas a partir do Sistema de Captura de Imagens Leica LAS EZ, acoplado ao microscópio Leica DM500.

Resultados

As espécies de *Comanthera* subg. *Comanthera* que ocorrem na Bahia (clado “X”) e aquelas que ocorrem em Minas Gerais (clado “U”) apresentam folhas com estruturas anatômicas similares: epiderme uniestratificada com células de paredes espessadas (Figs. 1-7); estômatos na face abaxial (Figs. 1-7), com câmara subestomática simples (Fig. 3-4, 7); hipoderme (Figs. 1-7); feixes vasculares colaterais, os maiores alternados com os menores,

envolvidos por bainha dupla (Figs. 1-7), sendo a externa constituída por células parenquimáticas de origem endodérmica e a interna constituída por células de paredes espessadas de origem pericíclica; extensões de bainha nos feixes vasculares maiores voltadas a ambas as faces (Figs. 1-7). Apresentam também escapos com estruturas anatômicas similares: epiderme uniestratificada, constituída por células de paredes totalmente espessadas (Figs. 8-13); estômatos localizados em frente ao parênquima clorofiliano (Figs. 8-13), costelas constituídas pelo córtex, que apresentam parênquima clorofiliano e/ou tecidos de sustentação (Figs. 8-13); endoderme constituída por células de paredes finas (Figs. 8-13); periciclo estrelado, constituído por células de paredes espessadas, lignificadas (Figs. 8-13); cilindro vascular constituído por feixes vasculares colaterais (Figs. 8-13), os menores mais externos, voltados ao parênquima clorofiliano e os maiores, mais internos, voltados ao tecido de sustentação (Figs. 8-13).

A maioria das espécies da Bahia (Figs. 14, 16, 18-20, 22, 24, 26) apresenta folhas com hipoderme constituída por colênquima (Figs. 14, 16, 18, 20); extensão de bainha dos feixes vasculares menores em ambas as faces (Figs. 16, 20); margem constituída por parênquima clorofiliano (Fig. 14), colênquima (Fig. 18), parênquima aquífero (Fig. 19) ou por esclerênquima (Fig. 20) logo abaixo da epiderme; e número de feixes vasculares maior que três (Fig. 14, 16). Apresenta escapos com costelas que contém reentrâncias (Figs. 22, 24); córtex com colênquima nas camadas internas (Figs. 22, 24); endoderme contínua, constituída por duas camadas de células (Figs. 22, 24); periciclo envolvendo totalmente os feixes vasculares menores (Figs. 22, 26); medula constituída por células de paredes levemente espessadas (Figs. 22, 24).

A maioria das espécies de Minas Gerais (Figs. 15, 17, 21, 23, 25, 27) apresenta folhas com estômatos na face abaxial e também na margem (Figs. 15, 17); hipoderme constituída por esclerênquima (Figs. 15, 17); margem constituída por parênquima clorofiliano (Figs. 15, 17) e

por esclerênquima (Fig. 21) logo abaixo da epiderme; e número de feixes vasculares menor ou igual a três (Fig. 15). Apresenta escapos com costelas sem reentrâncias (Figs. 23, 25); córtex com parênquima clorofiliano mais tecido de sustentação (esclerênquima) (Figs. 23, 25); endoderme descontínua, constituída por uma camada de células (Figs. 23, 25, 27); periciclo envolvendo totalmente os feixes vasculares menores e maiores (Figs. 23, 27); medula constituída por células de paredes totalmente espessadas (Figs. 23, 27).

Discussão

Folhas e escapos com epiderme constituída por células de paredes espessadas, folhas com estômatos na face abaxial, com câmara subestomática simples, presença de hipoderme, feixes vasculares colaterais de diferentes tamanhos e extensão de bainha nos feixes vasculares maiores, assim como, escapos com costelas e cilindro vascular com feixes vasculares colaterais são estruturas anatômicas compartilhadas entre as espécies dos dois clados (“X” e “U”) e que também ocorrem em espécies de outros gêneros (Scatena et al. 2005), caracterizando a família.

A presença de epiderme com células de paredes espessadas, hipoderme, tecidos de sustentação (esclerênquima e colênquima) e parênquima aquífero, indica adaptações ao ambiente. O mesmo foi observado em outras Eriocaulaceae e foram consideradas características xeromórficas (Scatena et al. 2004, 2005; Trovó et al. 2010). Isso se deve ao fato dessas espécies estarem continuamente expostas à alta luminosidade e ventos fortes, características dos campos rupestres da Cadeia de Espinhaço.

Conforme foi observado nos resultados, não há estruturas anatômicas que separam o grupo da Bahia (clado “X”) do grupo de Minas Gerais (clado “U”), pois a similaridade anatômica é grande. Mesmo assim, a maioria das espécies da Bahia apresenta características que as diferenciam da maioria das espécies de Minas Gerais. Estas diferenças estruturais

podem ser respostas adaptativas ligadas aos microambientes em que elas ocorrem, já que os campos rupestres apresentam diferentes tipos de solos, associados aos diferentes mosaicos de vegetação, determinados pela topografia local e pelas características dos microambientes (Silveira et al. 2015).

Alguns estudos com outros representantes de Eriocaulaceae revelam que indivíduos de uma mesma espécie apresentam variações morfológicas e anatômicas ocorrendo em lugares diferentes, demonstrando respostas adaptativas às condições ambientais do local (Scatena & Giulietti 1996; Giulietti et al. 1998; Scatena et al. 2004). Neste trabalho observou-se que diferentes espécies que ocupam a mesma região apresentam semelhanças estruturais, confirmando a força da pressão ambiental.

Através das semelhanças nas estruturas anatômicas de folhas e escapos das espécies estudadas, pode-se sugerir agrupamentos: no grupo da Bahia *C. harleyi* e *C. curralensis* são anatomicamente semelhantes nas folhas; enquanto que *C. giuliettiae*, *C. curralensis* e *C. hatschbachii* são anatomicamente semelhantes nos escapos, bem como *C. mucugensis* e *C. lanosa*. No grupo de Minas Gerais, *C. elegantula* e *C. elegans* são anatomicamente semelhantes na folha; e *C. aciphylla* e *C. aurifibrata*; *C. dealbata* e *C. paepalophylla* subsp. *strigosa*; *C. bisulcata*, *C. nítida*, *C. elegans* e *C. nivea* são anatomicamente semelhantes no escapo.

Comparando esses agrupamentos anatômicos com aqueles agrupamentos obtidos na filogenia (Echternacht et al. 2014), observa-se que os mesmos não são congruentes. Isto pode estar ligado com a distribuição geográfica e adaptação aos microambientes, uma vez que aquelas espécies que não estão relacionadas filogeneticamente ocorrem na mesma região e estão expostas às mesmas condições ambientais. Como por exemplo, na Bahia, *C. harleyi* e *C. curralensis* ocorrem em Umburanas e *C. giuliettiae* ocorre no Morro do Chapéu junto com *C. curralensis* e *C. hatschbachii*. Em Minas Gerais, *C. elegans* ocorre em Diamantina junto com

C. elegantula, assim como, *C. paepalophylla* subsp. *strigosa* e *C. dealbata* ocorrem em Botumirim e Itacambiru.

O estudo filogenético de *Comanthera* mostra padrões biogeográficos e posições filogenéticas bem consistentes, no entanto, alguns clados como por exemplo o clado “X” e o clado “T”, dentro de *C.* subg. *Comanthera*, apresentam baixo suporte estatístico nas hipóteses filogenéticas (Echternacht et al. 2014). Com o levantamento das estruturas anatômicas de folhas e escapos deste trabalho, das espécies que ocorrem na Cadeia do Espinhaço (clados “X” e “U”), observa-se que suas estruturas estão intimamente relacionadas com as respostas ao ambiente, ou seja, são resultados de convergências adaptativas e, neste sentido, não refletem relações de parentesco.

Referências

- Andrade, M. J. G., Giulietti, A. M., Rapini, A., Queiroz, L. P., Conceição, A. S., Almeida, P. R. M. & Van den Berg, C. 2010. A comprehensive molecular phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: evidence from nuclear (ITS) and plastid (psbA-trnH and trnLtrnF) DNA sequences. *Taxon*, 59: 379-388.
- Barreto, L., Echternacht, L. & García, Q. S. 2013. Seed coat sculpture in *Comanthera* (Eriocaulaceae) and its implications on taxonomy and phylogenetics. *Plant Systematics and Evolution*, 299: 1461-1469.
- Biodiversitas. 2007. Revisão das Listas das Espécies da Flora e da Fauna Ameaçadas de Extinção do Estado de Minas Gerais. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte.
- http://www.biodiversitas.org.br/listas-mg/lista_floramg.asp
- Borges, R., Giulietti, A. M. & Santos, F. A. R. 2009. Comparative pollen morphology and taxonomic considerations in Eriocaulaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 154:

91-105.

- Costa, F. N., Trovó, M. & Sano, P. T. 2008. Eriocaulaceae na Cadeia do Espinhaço: riqueza, endemismo e ameaças. *Megadiversidade*, 4(1-2): 77-85.
- Echternacht, L. 2014. A critically endangered new species of *Comanthera* from Bahia, Brazil (Paepalanthoideae, Eriocaulaceae). *Phytotaxa*, 186(3): 166-173.
- Echternacht, L. & Sano, P. T. 2012. A new *Comanthera* (Eriocaulaceae) from the Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. *Brittonia*, 64(1): 30-34.
- Echternacht, L., Sano, P. T., Bonillo, C., Cruaud, C., Couloux, A., & Dubuisson, J. Y. 2014. Phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae): Evidence from expanded sampling. *Taxon*, 63(1): 47-63.
- Echternacht, L., Sano, P. T. & Dubuisson, J. Y. 2015. Taxonomic study of *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* (Eriocaulaceae). *Systematic Botany*, 40(1): 136-150.
- Giulietti, A. M. & Pirani, J. R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. Pp. 39-69 in: Vanzolini, P. E. & Heyer, W. R. (eds.), *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Giulietti, N., Giulietti, A. M., Pirani, J. R. & Menezes, N. L. 1988. Estudos em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 1(2): 179-193.
- Giulietti, A. M., Scatena, V. L. & Cardoso, V. A. 1998. Anatomia de escapos e folhas e sua aplicação na taxonomia de *Leiothrix flavescens* (Bong.) Ruhl. S.L. (Eriocaulaceae). *Sitientibus*, 18: 31-49.
- Kaiser, E. 1880. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanisch Zentralb*, 180: 25-26.

- MMA-Ministério do Meio Ambiente. 2014. Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção. Brasília:MMA.
- http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/static/pdf/portaria_mma_443_2014.pdf
- Parra, L. R. & Giuliatti, A. M. 2011. Two new species of *Comanthera* (Eriocaulaceae) from Bahia. *Phytotaxa*, 27: 1-7.
- Parra, L. R., Giuliatti, A. M., Andrade, M. J. G. de & Van den Berg, C. 2010. Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon*, 59: 1135-1146.
- Pereira, A. C. S., Borba, E. L. & Giuliatti, A. M. 2007. Genetic and morphological variability of the endangered *Syngonanthus mucugensis* Giul. (Eriocaulaceae) from the Chapada Diamantina, Brazil: implications for conservation and taxonomy. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 153: 401-416.
- Roeser, K. R. 1962. Die Nadel der Schwarzkiefer-Masen-Produkt und Keinstwert der Natur. *Microkosmos*, 61: 33-36.
- Scatena, V. L. & Giuliatti, A. M. 1996. The taxonomy and morphological and anatomical differentiation of populations of *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 199: 243-258.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1993. Considerações sobre a natureza da câmara subestomática e das células epidérmicas das folhas de *Syngonanthus* Ruhl. seção *Thysanocephalus* Koern. (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 16: 159-165.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1996. Anatomia de escapos e folhas de *Syngonanthus* Ruhl (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 317-332.
- Scatena, V. L., Vich, D. V. & Parra, L. R. 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 18(4): 825-837.

- Scatena, V. L., Giulietti, A. M., Borba, E. L. & Van den Berg, C. 2005. Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant Systematics and Evolution*, 253: 1-22.
- Silveira, F. A. O., Negreiros, D., Barbosa, N. P. U., Buisson, E., Carmo, F. F., Carstensen, D. W., Conceição, A. A., Cornelissen, T. G., Echternacht, L., Fernandes, G. W., Garcia, Q. S., Guerra, T. J., Jacobi, C. M., Lemos-Filho, J. P., Stradic, S. L., Morellato, L. P. C. Neves, F. S., Oliveira, R. S., Schaefer, C. E., Viana, P. L. & Lambers, H. 2015. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil*. <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11104-015-2637-8>
- Terra Brasilis, Instituto. 1999. Projeto sempre-vivas: subsídios para seu uso sustentado. Publicado por Instituto Terra Brasilis.
- Trovó, M., Stützel, T., Scatena, V. L. & Sano, P. T. 2010. Morphology and anatomy of inflorescence and inflorescence axis in *Paepalanthus* sect. *Diphyomene* Ruhland (Eriocaulaceae, Poales) and its taxonomic implications. *Flora*, 242-250.

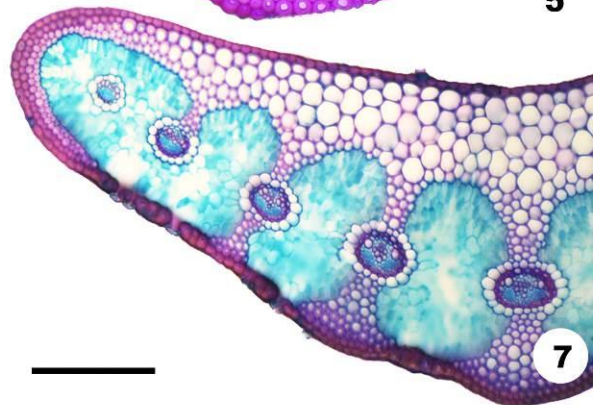
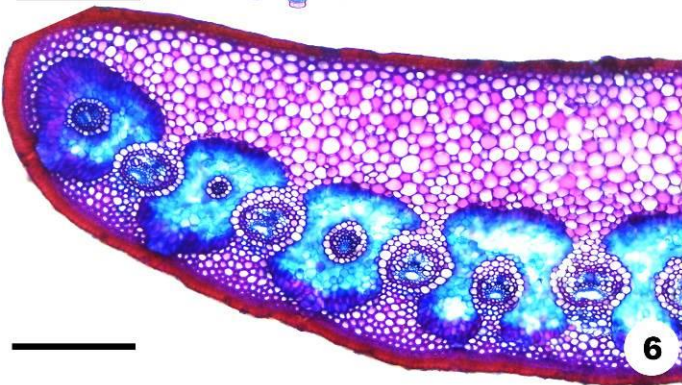
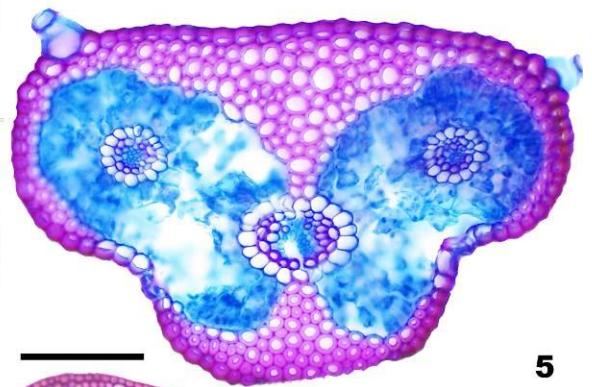
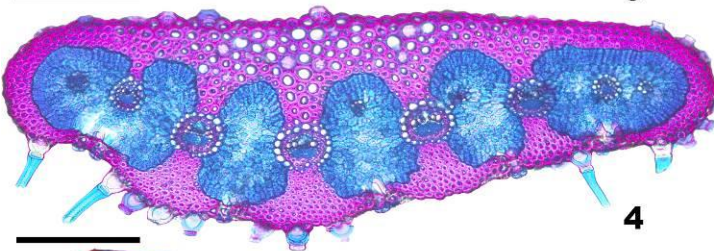
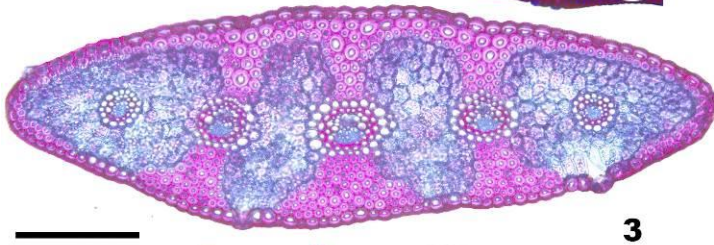
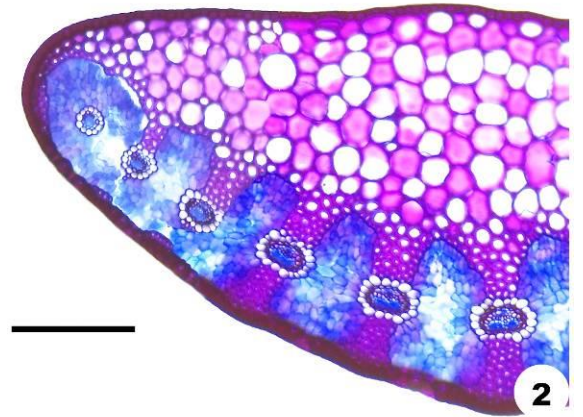
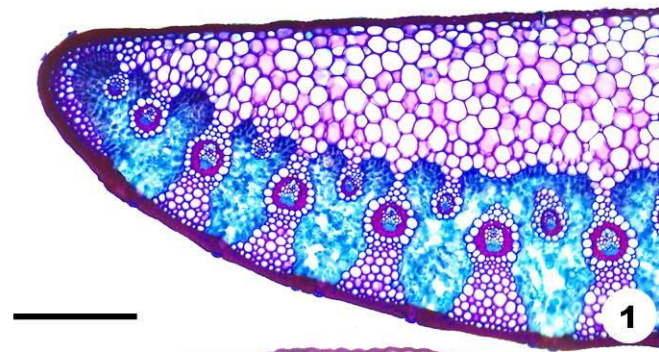
TABELA

Tabela 1. Táxons utilizados no estudo anatômico de folhas e escapos de espécies de *Comanthera* que ocorrem na Bahia (clado “X”) e Minas Gerais (clado “U”)

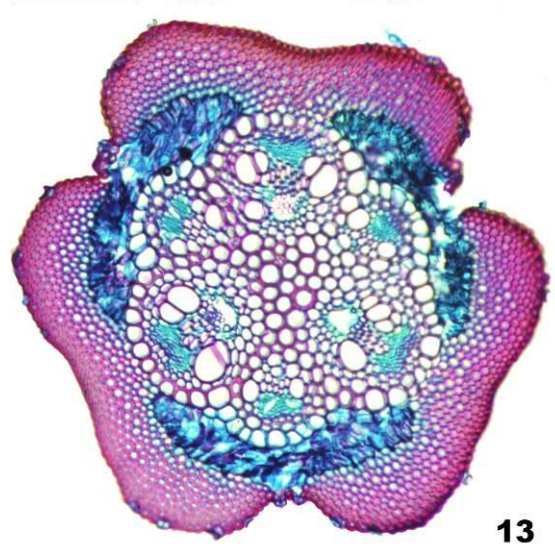
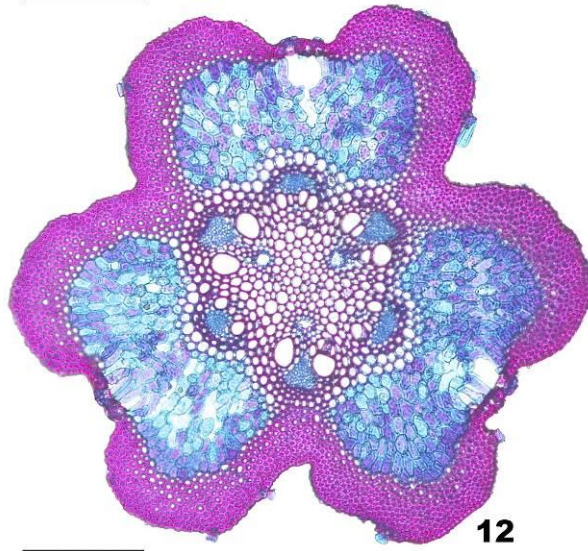
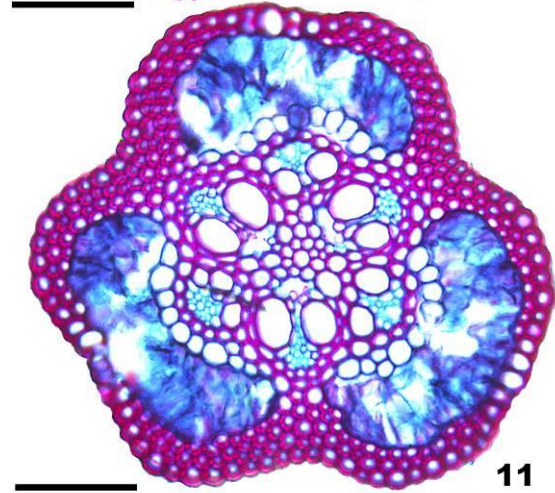
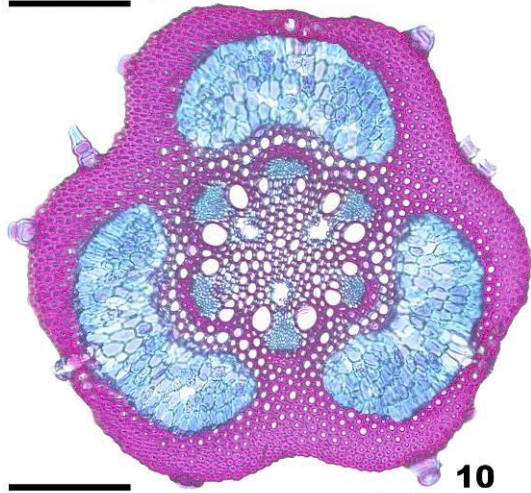
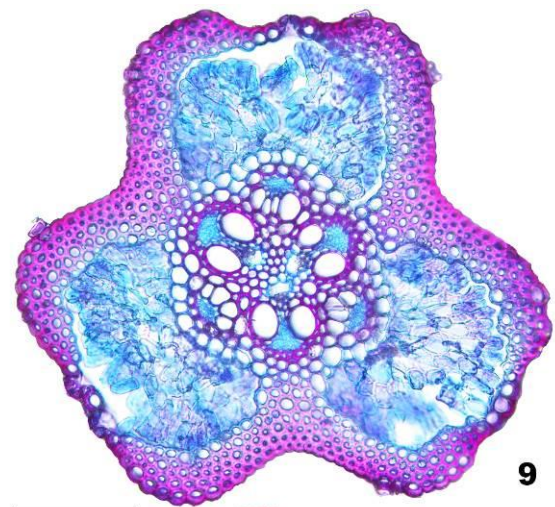
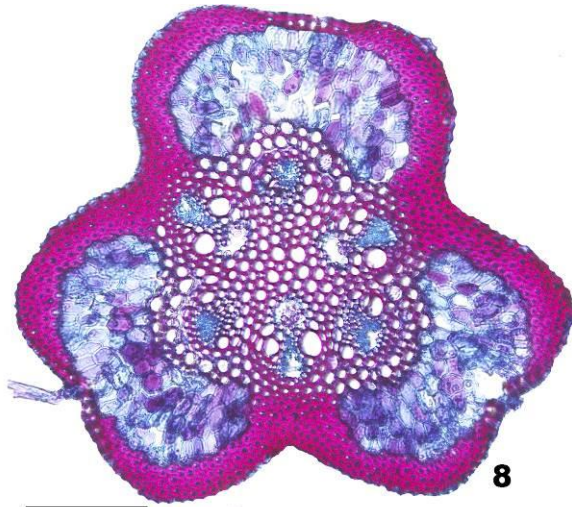
Táxon	Localidades	Coletores
Espécies da Bahia		
<i>C. bahiensis</i>	BA – Morro do Chapéu BA – Morro do Chapéu	Junqueira, M.E.R. et al. 159 Souza, E.B et al. 950
<i>C. curralensis</i>	BA – Delfino BA – Morro do Chapéu BA – Umburanas	Harley, et al. 6142 Melo, et al. 4812 Queiroz, L.P. et al. 14839
<i>C. giuliettiae</i>	BA – Mucugê BA – Mucugê BA – Mucugê BA – Mucugê BA – Morro do Chapéu BA – Morro do Chapéu BA – Morro do Chapéu BA – Umburanas	Harley, R.M. 21045; Ganev, W. 838; Bautista, H.P. PCD3622; Cortes, A.L. et al. 44 Melo, et al. 3380; Oliveira, R.P. 1282; Pastore, J.F.B. et al. 2070 Queiroz, L.P. et al. 5335
<i>C. harleyi</i>	BA – Delfino BA – Umburanas BA – Umburanas	Harley, R. M. et al. PCD6142 Queiroz, L.P. et al. 14835; Cardoso, D. et al. 2988
<i>C. hatschbachii</i>	BA – Morro do Chapéu	Pereira et al. 162
<i>C. imbricata</i>	BA – Morro do Chapéu	Giulietti et al. 2164
<i>C. lanosa</i>	BA – Catolés	Ganev, W. 528
<i>C. mucugensis</i>	BA – Abaíra BA – Mucugê BA – Mucugê BA – Mucugê BA – Mucugê BA – Rio de Contas	Ganev, W. 2725 Giulietti, A.M. SPF18466; Bautista, H.P. et al. 3628; Souza, E.B. et al. 987; Queiroz, L.P. et al. 13732 Giulietti, A.M 2404
<i>C. retroflexa</i>	BA – Mucugê	Harley, R.M. et al. 55641
Espécies de Minas Gerais		
<i>C. aciphylla</i>	MG – Grão Mogol	Nascimento, J.G.A. do 542
<i>C. aurifibrata</i>	MG – Rio Pardo de Minas	Echternacht, L. et al. 2396
<i>C. bisulcata</i>	MG – Nova União	Echternacht, L. et al. 2370
<i>C. nitida</i>	MG – Gouveia	Souza, V.C. & Souza, J.P. 22323
<i>C. elegantula</i>	MG – Diamantina	Franco, I.M. et al. 982
<i>C. dealbata</i>	MG – Grão Mogol MG – Grão Mogol	Souza, E.B. 1099 Hensold, N. 3498CFRCR
<i>C. elegans</i>	MG – Diamantina	Sano, P.T. 3047
<i>C. nivea</i>	MG – Carrancas	van den Berg, C. 1317
<i>C. paepalophylla</i> subsp. <i>strigosa</i>	MG – Botumirim	Santos, A.K.A. 1023
<i>C. ruprechtiana</i>	MG – Diamantina	Franco, I.M. et al. 967

ILUSTRAÇÕES

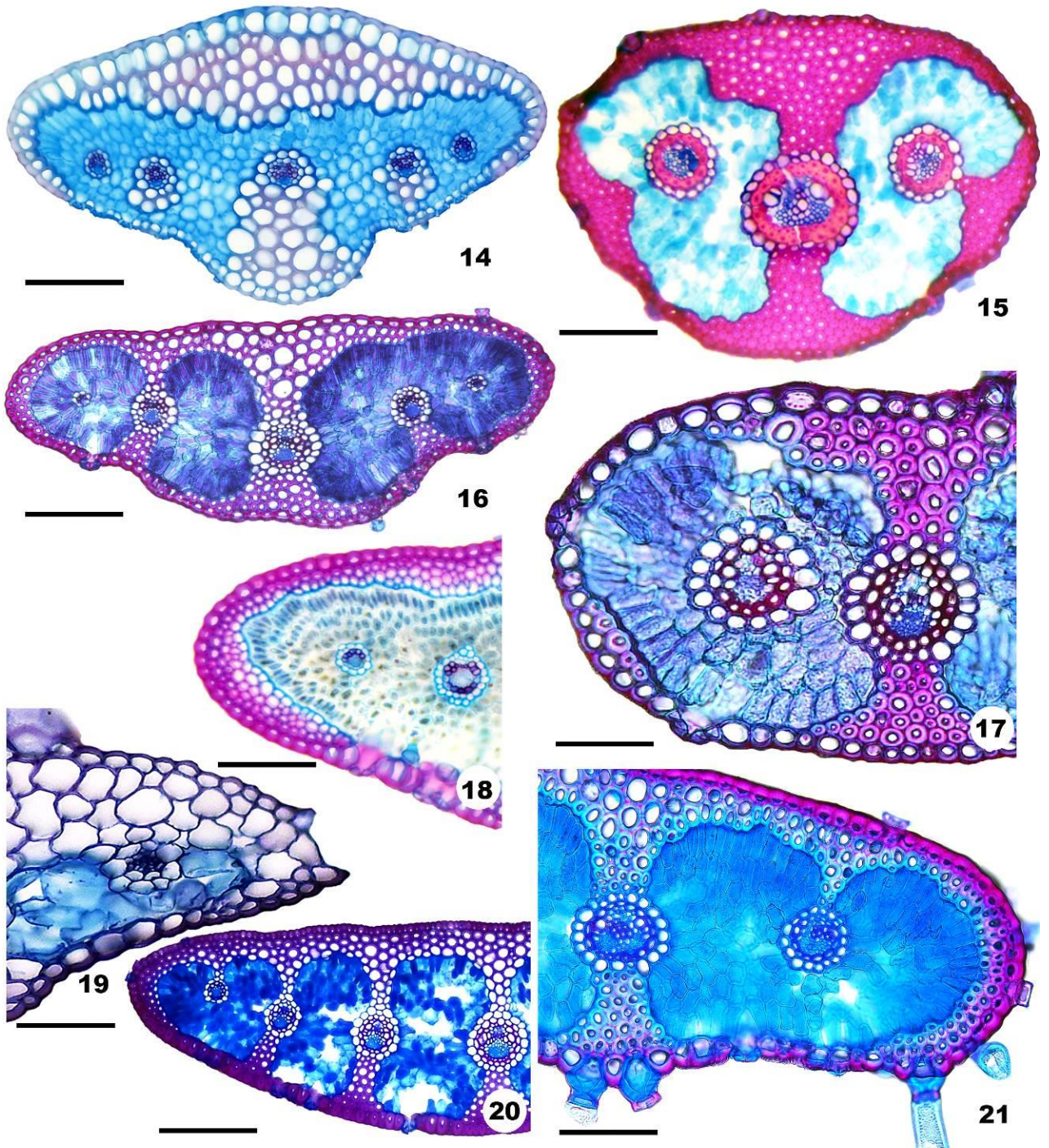
Figuras 1-7: Estruturas anatômicas de folhas, em secção transversal, compartilhadas entre as espécies de *Comanthera* da Bahia (clado “X”) (Figs. 1, 3, 4, 6) e de Minas Gerais (clado “U”) (Figs. 2, 5, 7). 1. *C. mucugensis*; 2. *C. nitida*; 3. *C. giuliettiae*; 4. *C. retroflexa*; 5. *C. aciphylla*; 6. *C. lanosa*; 7. *C. ruprechtiana*. Barras: 150 μm (1-2, 4, 6); 114 μm (3); 100 μm (5, 7).



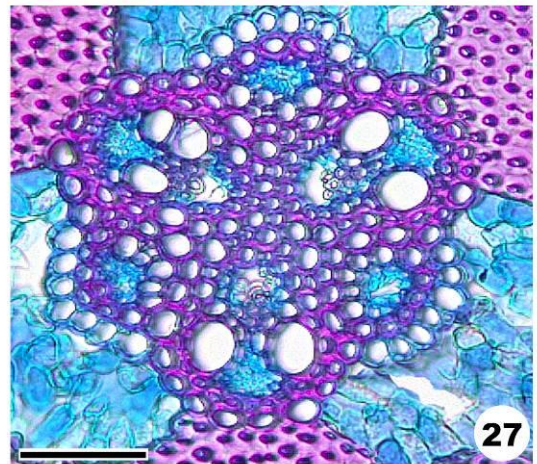
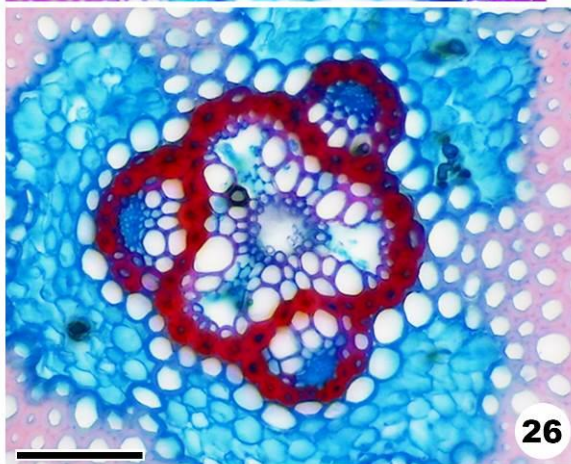
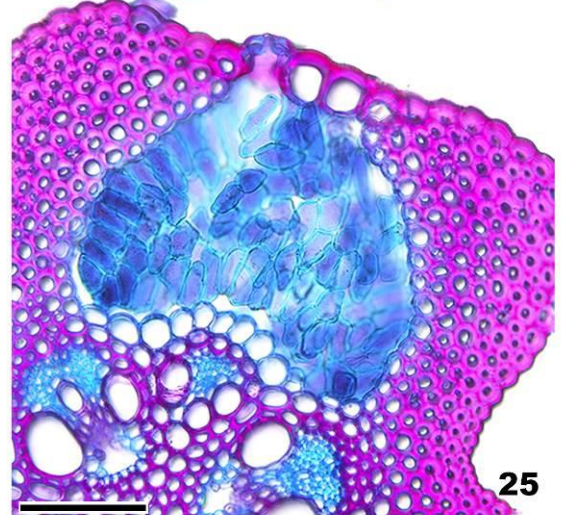
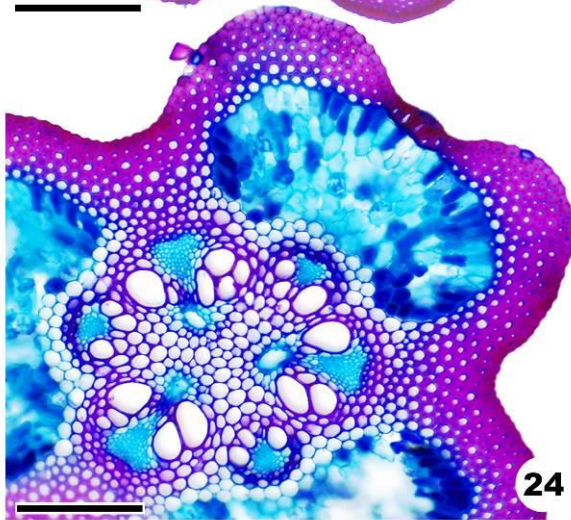
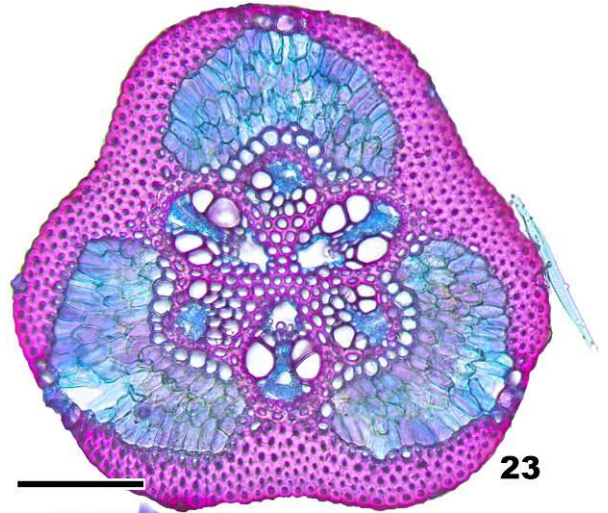
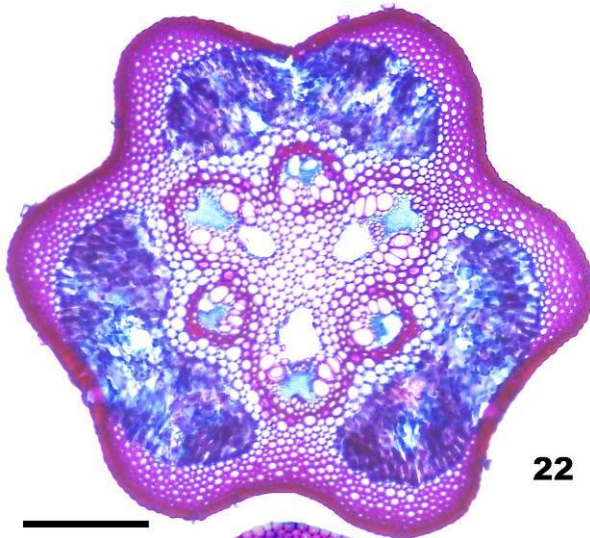
Figuras 8-13: Estruturas anatômicas de escapos, em secção transversal, compartilhadas entre as espécies de *Comanthera* da Bahia (clado “X”) (Figs. 8, 10, 12) e de Minas Gerais (clado “U”) (Figs. 9, 11, 13). 8. *C. giuliettiae*; 9. *C. nivea*; 10. *C. retroflexa*; 11. *C. dealbata*; 12. *C. hatschbachii*; 13. *C. elegantula*. Barras: 100 µm (8-9); 150 µm (10, 12-13); 50 µm (11).



Figuras 14-21. Estruturas anatômicas de folhas, em secção transversal, que a maioria das espécies de *Comanthera* da Bahia (clado “X”) (Figs 14, 16, 18-20) e de Minas Gerais (clado “U”) (Figs 15, 17, 21) apresentam. 14. *C. imbricata*; 15. *C. elegans*; 16. *C. curralensis*; 17. *C. aurifibrata*; 18. *C. hatschbachii*; 19. *C. bahiensis*; 20. *C. harleyi*; 21. *C. bisulcata*. Barras: 152 μm (14); 74 μm (16-17, 19-20); 190 μm (15, 18, 21).



Figuras 22-27. Estruturas anatômicas de escapos, em secção transversal, que a maioria das espécies de *Comanthera* da Bahia (clado “X”) (Figs 22, 24, 26) e de Minas Gerais (clado “U”) (Figs 23, 25, 27) apresentam. 22. *C. mucugensis*; 23. *C. aciphylla*; 24. *C. curralensis*; 25. *C. bisulcata*; 26. *C. imbricata*; 27. *C. aurifibrata*. Barras: 150 μm (22); 190 μm (23); 100 μm (24, 26-27); 50 μm (25).



CAPÍTULO 4

**Ecological anatomy of *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland and its relation to
the golden grass handicrafts in Jalapão (TO), Brazil**

(Artigo aceito para publicação no Journal of the Torrey Botanical Society)

Resumo

A região do Jalapão situa-se no interior do Estado do Tocantins, ao norte do Brasil, localizado no bioma Cerrado, caracterizado por uma estação chuvosa (outubro a abril) e uma estação seca (maio-setembro). As comunidades tradicionais do Jalapão usam escapos de dois morfotipos de *Syngonanthus nitens* (capim-dourado), nomeados como "douradão" e "douradinho" na confecção de artesanatos. O morfotipo "douradão" é maior e cresce em solos encharcados e argilosos com adensamento de gramíneas (campos fechados), enquanto que o "douradinho" é encontrado em solos úmidos e arenosos e sem adensamento de gramíneas (campos abertos); sendo o primeiro preferido pelos artesãos na confecção de cestaria, pois os escapos são mais longos. Foi estudada anatomia de raízes, folhas e escapos de *Syngonanthus nitens*, procurando identificar adaptações ao ambiente e estruturas que influenciam na escolha dos artesãos. *Syngonanthus nitens* apresenta as seguintes características como respostas adaptativas ao solo úmido: raízes que armazenam ar, epiderme foliar e hipoderme constituídas por células de paredes finas, e mesofilo contendo canais de ar. O morfotipo "douradão" apresenta raízes com córtex mais amplo que o morfotipo "douradinho", endoderme com uma camada externa de células de paredes espessadas; folhas com células epidérmicas de paredes finas e parênquima clorofiliano frouxo; os escapos apresentam menos camadas de células de esclerênquima e mais camadas de células de colênquima do que o morfotipo "douradinho". Devido a estas características, "douradão" é mais maleável e preferido pelos artesãos para a confecção de cestarias e outras peças maiores.

Palavras chaves: artesanato local, *douradão*, *douradinho*, morfologia, escapos.

Abstract

The Jalapão region lies within the State of Tocantins, in north Brazil. It is located within the Cerrado biome, characterized by a rainy season (October-April) and a dry season (May-September). The traditional communities of Jalapão use the scape of two morphotypes of *Syngonanthus nitens* (golden grass), named “*douradão*” and “*douradinho*”, to make handicrafts. The “*douradão*” type is taller and grows on the wet and clayey soils of closed grasslands (*campos fechados*), whilst the “*douradinho*” is found on the wet and sandy soils of open grasslands (*campos abertos*). The artisans seem to favor the “*douradão*” morphotype for its longer scapes. Root, leaf, and scape anatomy of *Syngonanthus nitens* were studied to identify environmental adaptations and structures that influence the choice of the artisans. The following characteristics are adaptive responses of *Syngonanthus nitens* to wet soils: roots that store air, leaf epidermis and hypodermis composed of thin-walled cells, and mesophyll containing air canals. The “*douradão*” type has a broader root cortex than “*douradinho*” with endodermis cells having thickened outside walls; the leaves have thin-walled epidermal cells and lax chlorenchyma cells; the scapes have fewer sclerenchyma cell layers and more collenchyma cell layers than the “*douradinho*” type. Because of these characteristics, “*douradão*” is more malleable and preferred by the artisans for making baskets and other large craft products.

Key words: *douradão*, *douradinho*, local crafts, morphology, scapes.

Introduction

Eriocaulaceae is a pantropical family comprising 10 genera and about 1,400 species (Giulietti *et al.* 2012) and is especially diverse in South America (Giulietti and Pirani 1988). The family is ecologically and economically important, especially species of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Giulietti *et al.* 2012). These two genera are called "everlasting plants" because of the high durability of their dried inflorescences (Giulietti *et al.* 1996). There are currently 150 species described in *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* and *S.* sect. *Syngonanthus* (Echternacht *et al.* 2014).

Malmanche (1919) proposed the division of the family into four genera based on anatomical data of the floral scape. Subsequently, Stützel (1988) proposed a division into three subfamilies using anatomical data from the roots. Various studies describe the anatomy of root, leaf and scape in different Eriocaulaceae species (Tomlinson 1969, Scatena and Rocha 1995, Scatena and Barros 1996, Scatena and Menezes 1996, Scatena and Moraes 1996, Scatena *et al.* 1999, Scatena and Rosa 2001, Coan *et al.* 2002, Scatena *et al.* 2005a, b). Based on these studies, it is known that some species vary in their anatomy according to the environmental conditions to which they are exposed.

In the region of Jalapão, State of Tocantins, north Brazil, one of the main sources of income of the local population is a local extractive artisanship based on golden grass (Schmidt *et al.* 2007, 2008). *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland, known as “*capim dourado*” (golden grass), is one of the most marketed species due to the golden color of its scapes. It is used to make baskets, accessories and jewelry (Schmidt *et al.* 2007). *Syngonanthus nitens* is widely distributed, occurring in the “*veredas*” (palm swamp forest) of Jalapão, in the rock outcrop vegetation (“*campos rupestres*”) of Serra do Espinhaço (States of Minas Gerais and Bahia), and in the grasslands of the Serra Geral (State of Goiás) and western Bahia (Giulietti *et al.* 1988,

2012). The morphological differences between individuals from different populations led earlier authors to propose taxonomic varieties, according to the area of occurrence of the morphotypes (Ruhland 1903, Moldenke 1973). However, these varieties are inconsistent with data from morphometric analyses that indicate a homogeneous distribution of the vegetative characteristics (Watanabe 2009).

The morphotypes "*douradão*" and "*douradinho*", however, represent two kinds of morphological variation in *Syngonanthus nitens* acknowledged by the artisans of Jalapão. Morphotype "*douradão*" has longer scapes than morphotype "*douradinho*", even when both grow a few meters apart in the same "*vereda*" (Watanabe 2009). Artisans find the morphotype "*douradão*" more suitable for making baskets since its longer scapes are easier to handle.

Given the importance of golden grass for the artisanship of the region of Jalapão (TO), we sought to identify anatomical structures of *Syngonanthus nitens* that explained the preference of the artisans for the morphotype "*douradão*". We also identified environmental adaptations of the species.

Material and Methods

The Jalapão region is located within the State of Tocantins (TO), north Brazil, in the Cerrado biome. The average annual rainfall is 1,300 mm and average annual temperature is 23 °C (Santos *et al.* 2011). The vegetation includes cerrado *sensu lato*, mesophytic seasonal forests and riverine forests (Oliveira-Filho and Ratter 2002). The climate in Tocantins is dry tropical, characterized by a rainy season (October to April) and a dry season (May to September) (Ratter *et al.* 1997).

Individuals of "*douradão*" and "*douradinho*" were collected by local inhabitants of Mumbuca, who were able to identify the two morphotypes in three different populations between

2011 and 2013 in the region of Jalapão (TO): Vereda Nova (10° 20' 45.79" S, 46° 33' 23.88" W); Vereda do Rio Novo (10° 28' 26.77" S, 46° 47' 51.1" W), also called Varjão, within the municipal boundary of Mateiros; and along the trail to Boa Esperança (10° 13' 24.25" S, 46° 36' 10.70" W).

The grasslands where morphotype "*douradão*" occurs are characterized by waterlogged soils and high organic content (humus) and the eriocaul plants are typically overtopped by dense grass growth. In contrast, "*douradinho*" plants grow more exposed in open grasslands where ground cover is patchy and the sandier soil is wet but not waterlogged.

Herbarium specimen vouchers were identified and deposited in the Herbarium Rioclarense (HRCB) at Universidade Estadual Paulista. Material for morphological and anatomical studies was fixed in FAA 50 (37 % formaldehyde -glacial acetic acid-50 % ethanol, 1:1: 18, V/V) (Johansen 1940).

The anatomical study was based on handmade longitudinal and cross sections of the median region of roots, leaves, and scapes. At least three individuals of each morphotype were examined. The sections were made using razor blades, stained with basic Fuchsin and Astra Blue (Roeser 1962), and mounted in glycerin gelatin. The epidermis was dissociated following the Jeffrey method (Johansen 1940).

Results were documented with photomicrographs captured using the Leica Application Suite V.4.0 on a computer coupled to a Leica DM4000B microscope.

Quantitative morphological data were obtained by measuring ten roots and leaves and 30 scapes of different individuals from different populations of both morphotypes. Root length and diameter, leaf length and width, and scape length and diameter were measured with a ruler and a digital caliper.

Cell wall thickness of scape sclerenchyma was measured for quantitative anatomical data in ten randomly selected cells from 30 different scapes of each morphotype and processed with

Leica Application Suite V.4.0. An independent *T* test was performed with these measures and normality was assessed with the Kolmogorov-Smirnov test, where *t*= test value, *df*= degrees of freedom, and *P*= probability of significance (Zar 1999).

Results

The plants of both morphotypes of *Syngonanthus nitens* show morphological differences. The morphotype “*douradão*” has roots of 1.13 mm diameter and 44.00 mm long; leaves 41.10 mm long and 36.00 mm wide; and scapes of 0.46 mm diameter and 604.77 mm long. Morphotype “*douradinho*” has roots of 0.88 mm diameter and 21.00 mm long; leaves 28.20 mm long and 27.00 mm wide; and scapes of 0.37 mm diameter and 412.50 mm long.

The roots of both morphotypes, in cross section, have a single-layered epidermis of thin-walled cells (Figs. 1-4) and groups of two or three root hairs (Figs. 3-4). The cortex has small stellate cells mixed with large thin-walled cells, the tangential walls of which break down to form air spaces (Figs. 1-4). The endodermis is single layered with thick-walled cells (Figs. 5-6). In the “*douradão*” morphotype, the cells of the outer layer of the endodermis are thick-walled, whereas in “*douradinho*” they are thinner (Figs. 5-6). The vascular cylinder of “*douradão*” is delimited by a single-layered pericycle of thin-walled cells (Figs. 5-6), and has one central metaxylem element (Figs. 1-2, 5-6) and various protoxylem poles. In “*douradinho*” (Fig. 6) the vascular cylinder of the roots is wider than in “*douradão*” (Fig. 5).

In surface view, the leaf epidermis of both morphotypes, exhibits longitudinally elongated cells with straight walls on both surfaces (Figs. 7-10). Epidermal cells in “*douradão*” are thin-walled (Figs. 7-8), whereas in “*douradinho*” they are slightly thicker (Figs. 9-10). Both have paracytic stomata only on the abaxial surface (Figs. 8, 10) and have malpighiaceae trichomes with asymmetrical arms (Figs. 7-8, 11) distributed on both epidermal surfaces. In cross section,

“*douradão*” epidermis reveals stomata located at the same level of the other epidermal cells (Figs. 12, 15), whereas in “*douradinho*” the stomata are located below the level of the epidermal cells (Figs. 13, 17). In both morphotypes, the leaf margin has epidermis with slightly thickened cell walls and a chlorenchyma that lies just below it (Fig. 14).

In the mesophyll, the hypodermis is composed of up to three cell layers in “*douradão*” (Fig. 15) and up to five in “*douradinho*” (Fig. 17). The chlorenchyma has a single layer of palisade cells facing the adaxial surface in “*douradão*” (Fig. 15), whereas there are two such layers in “*douradinho*” (Fig. 17). In “*douradão*” individuals the arms of the mesophyll cells facing the abaxial surface are long, forming large air canals (Figs. 15-16) whereas in “*douradinho*” they are short, forming small air canals (Figs. 17-18).

The collateral vascular bundles are surrounded by a double sheath. The outer sheath has thin-walled cells (endodermis), while the inner sheath has slightly thickened cell walls (pericycle) (Figs. 15, 17).

The scapes are triangular in cross section with three ribs (Figs. 19-20). The epidermis is single layered and has thick-walled cells (Figs. 19-22). The stomata and trichomes are located in furrows (Figs. 19-20). The rib cortex has peripheral sclerenchyma and internal collenchyma (Figs. 19-22). The “*douradão*” morphotype has 2-5 cell layers of sclerenchyma with 3.36 μm thick walls (Figs. 19, 21) and 7-9 cell layers of collenchyma. The “*douradinho*” morphotype has 5-8 cell layers of sclerenchyma with 3.25 μm thick walls and 3-5 cell layers of collenchyma (Figs. 20, 22).

The central cylinder consists of six collateral vascular bundles of two sizes, surrounded by cells with thick lignified walls (Figs. 19, 20). The smaller external bundles face the chlorophyllous parenchyma while the larger internal bundles face the collenchyma. The pith may or may not be fistulose (Figs. 19-20).

Statistical analysis of the measurements showed that the scapes of morphotype “*douradão*” are significantly longer than those of morphotype “*douradinho*”. Scape diameter is wider in morphotype “*douradão*” but the wall thickness of the sclerenchyma cells is not significantly different between the morphotypes (Table 1).

Discussion

The morphological and anatomical features found in *Syngonanthus nitens* allow the differentiation of the two morphotypes, “*douradão*” and “*douradinho*”. The results show that the former is sturdier, has leaves with epidermis composed of thin-walled cells, a lax mesophyll and longer scapes with fewer sclerenchyma cell layers and more collenchyma cell layers in the cortex. Considering that “*douradão*” grows in closed grasslands richer in humus, and “*douradinho*” in open sandy grasslands, such differences may be related to divergent conditions in the soil and vegetation of their respective habitats.

It is known that the artisans from Jalapão (TO) prefer to work with “*douradão*” because of its longer and more flexible scapes. The results of this study showed that “*douradão*” scapes have fewer cell layers of sclerenchyma and more cell layers of collenchyma, making it softer and more malleable. These characteristics thus underlie the choice of the artisans. Thick-walled cell tissues such as the sclerenchyma of the scape cortex of both morphotypes are common in plants exposed to strong winds and high luminosity (Pyykkö 1966, Lindorf *et al.* 1991, Dickison 2000).

Although there are anatomical differences between the two morphotypes, these are not taxonomically significant, the differences are considered to be adaptive responses related to soil conditions. The study of Scatena and Giulietti (1996) also observed anatomical differences between different populations of *Leiothrix crassifolia* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae).

Air storage in the root cortex of *Syngonanthus nitens* may be related to hydric stress (Dickison 2000). Scatena and Menezes (1996) observed the same feature in other species of *Syngonanthus*, where excess water diminishes oxygen levels. According to these authors, this leads to an accumulation of ethylene in the root apices, which produces cellulase and breaks down the thin tangential walls, forming air spaces. In both morphotypes studied here, root cortex contained air spaces, and this seems to be correlated closely with environmental factors.

The leaves of “*douradão*” exhibit structures common to plants growing in wet environments (Lindorf *et al.* 1991, Dickison 2000, Coan *et al.* 2002, Scatena *et al.* 2005a). “*Douradão*” grows for most of the year in waterlogged soils and this explains the development of branched parenchyma with bigger air canals when compared to “*douradinho*”. On the other hand, “*douradinho*” has epidermal cells with slightly thickened walls, stomata located in furrows on the abaxial surface of the epidermis, and hypodermis with a higher number of cell layers. These characteristics probably protect the leaves against excessive transpiration and luminosity (Pyykkö 1966), since “*douradinho*” grows in open grasslands.

The various morphological and anatomical characteristics of *Syngonanthus nitens* described here provide supporting evidence for the two morphotypes identified by the population of Jalapão (TO), and acknowledged by Watanabe (*in prep.*). The differences between the morphotypes are probably due to local factors, e.g. large extensions of wet grasslands with high plant population densities, intense extractive exploitation of the species, and frequent burning. In addition to fire, the population dynamics of *Syngonanthus nitens* in this region are influenced by the availability of nutrients, vegetative covering and soil moisture (Schmidt *et al.* 2007).

This morphological and anatomical study of two *Syngonanthus nitens* morphotypes showed that “*douradão*” has sturdier and more malleable scapes. For these reasons, it is preferred by artisans who make baskets and large craft products. Since its scapes are shorter and thinner,

morphotype “*douradinho*”, is used to make smaller articles, such as trinkets. This study highlights the importance of integrating anatomical, ecological and traditional knowledge, used here to explain the usage of *Syngonanthus nitens* in local artisanship.

Acknowledgements

The authors thank Pró-Reitoria de Pesquisa (PROPe) of the Universidade Estadual Paulista UNESP for financial support, and CNPq for the research scholarship (proc. 308300/2012-2; proc. n° 301692/2010-6). They also thank Maria Gabriela Camargo for her help with statistical analyses.

Literature Cited

- Coan, A. I., V. L. Scatena, and A. M. Giulietti. 2002. Anatomia de algumas espécies aquáticas de Eriocaulaceae brasileiras. *Acta Bot. Bras.* 16: 371-384.
- Dickison, W. C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press. 533 p.
- Echternacht, L., P. T. Sano, C. Bonillo, C. Cruaud, A. Couloux, and J. Y. Dubuisson. 2014. Phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae): Evidence from expanded sampling. *Taxon* 63: 47–63.
- Giulietti, A. M. and J. R. Pirani. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil, pp. 39-69. In P. E. Vanzolini, [eds.], *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Giulietti, A. M., M. G. L. Wanderley, H. M. Longhi-Wagner, J. R. Pirani, and L. R. Parra. 1996. Estudos em “sempre-vivas”: taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 10: 329-377.

- Giulietti, A. M., M. J. G. Andrade, V. L. Scatena, M. Trovó, A. I. Coan, P. T. Sano, F. A. R. Santos, R. L. B. Borges, and C. Van den Berg. 2012. Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguesia* 63: 1–19.
- Johanssen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill. New York, NY. 528 p.
- Lindorf, H., L. Parisca, and P. Rodríguez. 1991. *Botánica, clasificación, estructura, reproducción*. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas-Venezuela. 584 p.
- Malmanche, L. A. 1919. *Contribution à l'étude anatomique des Eriocaulacées et des familles voisines. Restiacées, Centrolepidacées, Xyridacées, Philydracées, Mayacacées*. Thesis, St. Cloud, Paris.
- Moldenke, H. N. 1973. New and noteworthy plants. *Phytollogia* 25: 223-224.
- Oliveira-Filho, A. T. and J. A. Ratter. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome, pp. 91-120. In P. S. Oliveira and R. J. Marquis [eds.], *The Cerrados of Brazil*. New York, Columbia University Press.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fennici* 3: 453-622.
- Ratter, J. A., J. F. Ribeiro, and S. Bridgewater. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot.* 80:223–230.
- Roeser, K. R. 1962. Die Nadel der Schwarzkiefer-Masen-Produkt und Keinstwert der Natur. *Microkosmos* 61: 33-36.
- Ruhland, W. 1903. Eriocaulaceae, pp. 1-294. In A. Engler [eds.], *Das Pflazenreich*, Wilhelm Engelmann Leipzig.

- Santos, R. P., A. Crema, M. A. Szmuchrowski, K. ASANO, and M. Kawaguchi. 2011. Atlas do corredor ecológico da região do Jalapão. Retrieved August 18, 2014 Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.
- <http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/comunicacao/downloads/atlasjalapao.pdf>
- Scatena, V. L. and C. L. M. Rocha. 1995. Anatomia dos órgãos vegetativos e do escapo floral de *Leiothrix crassifolia* (Bong.) Ruhl. Eriocaulaceae, da Serra do Cipó – M.G. *Acta Bot. Bras.* 9: 195-211.
- Scatena, V. L. and A. M. Barros. 1996. Aspectos morfoanatômicos de *Paepalanthus hilairei* Koern. (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó, M. G. *Arq. Biol. Tecnol.* 39: 75-88.
- Scatena, V. L. and A. M. Giuliatti. 1996. The taxonomy and morphological and anatomical differentiation of populations of *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Pl. Syst. Evol.* 199: 243-258.
- Scatena, V. L. and N. L. Menezes. 1996. Anatomia de raízes de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae). *Rev. Brasil. Biol.* 56: 333-343.
- Scatena, V. L. and A. R. S. Moraes, 1996. Anatomia de raízes, folhas e escapos de *Paepalanthus* subgênero *Platycaulon* (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó - M.G. *Arq. Biol. Tecnol.* 39: 1021-1035.
- Scatena, V. L., V. A. Cardoso, and A. M. Giuliatti. 1999. Morfoanatomia de espécies de *Blastocaulon* Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta Bot. Bras.* 13: 29-41.
- Scatena, V. L. and M. M. Rosa. 2001. Morphology and anatomy of the vegetative organs and scapes from *Aphorocaulon* (*Paepalanthus*, Eriocaulaceae). *Braz. Arch. Biol. Technol.* 44: 49-58.

- Scatena, V. L., A. M. Giulietti, E. L. Borba, and C. Van den Berg. 2005a. Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant Syst. Evol.* 253: 1-22.
- Scatena, V. L., A. Oriani, and P. T. Sano. 2005b. Anatomia de raízes de *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). *Acta Bot. Bras.* 19: 835-841.
- Schmidt, I. B., I. B. Figueiredo, and A. Scariot. 2007. Ethnobotany and effects of harvesting on the population ecology of *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae), a NTFP from Jalapão Region, Central Brazil. *Econ. Bot.* 1: 73-85.
- Schmidt, I. B., I. B. Figueiredo, F. Borghetti, and A. Scariot. 2008. Produção e germinação de sementes de “capim dourado”, *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae): implicações para o manejo. *Acta Bot. Bras.* 22: 37-42.
- Stützel, T. 1988. Untersuchungen zur Wurzelanatomie der Eriocaulaceen. *Flora* 180: 223-239.
- Tomlinson, P.B. 1969. Commelinales – Zingiberales, pp. 446. In C.R. Metcalfe [eds.], *Anatomy of the Monocotyledons III*, Clarendon Press, Oxford.
- Watanabe, M. T. C. 2009. *Análise morfométrica e variabilidade morfológica em populações de Syngonanthus nitens (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae)*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Botânica. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, Brazil.
- Zar, H. J. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice-Hall, 663 p.

TABLE

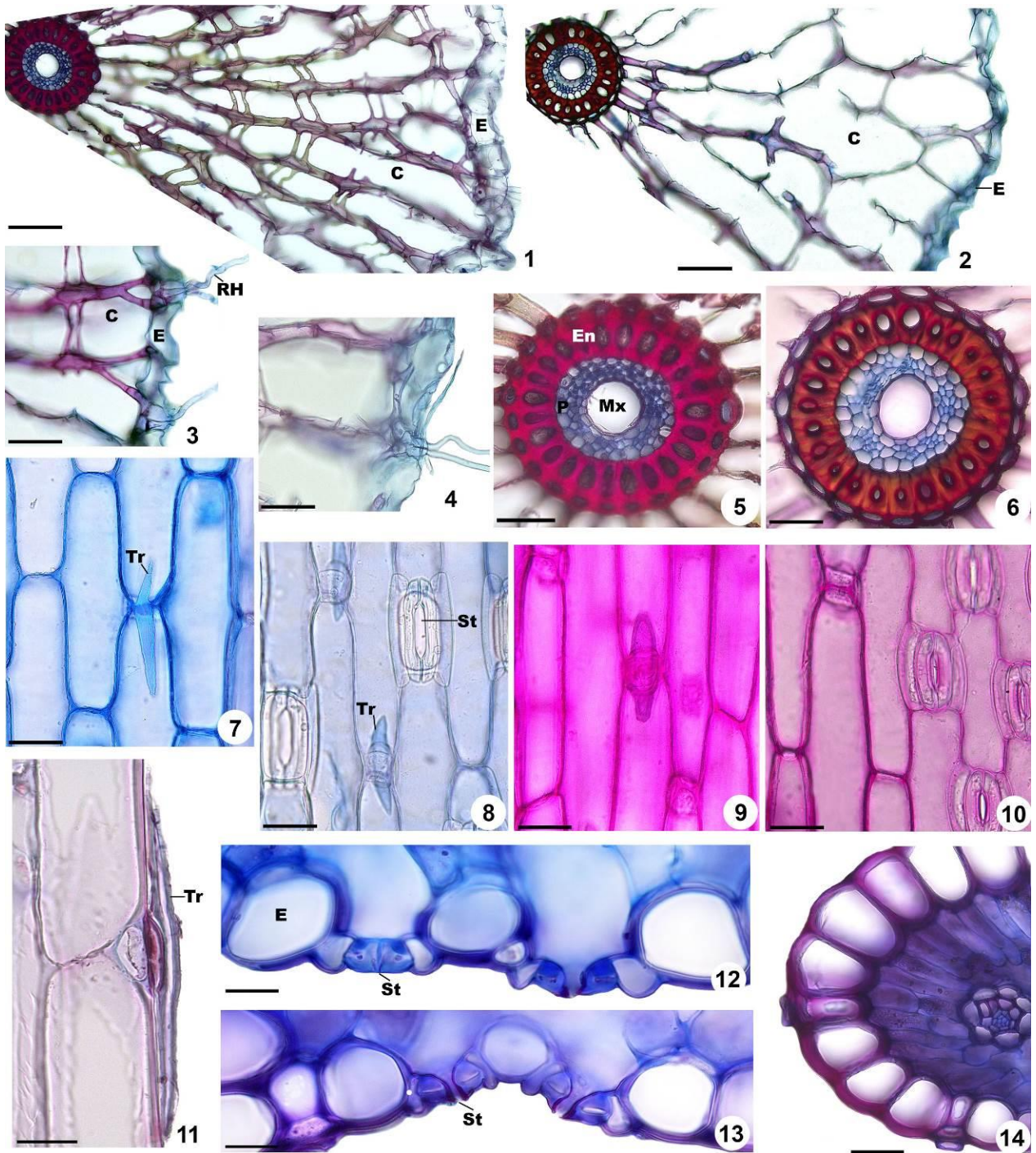
Table 1. Statistical analyses of the measures the scapes of morphotype “*douradão*” and the morphotype “*douradinho*”

Length			Diameter			Wall thickness		
$t_{2,58}$	df	p	$t_{2,58}$	df	p	$t_{2,58}$	df	p
31.643	46.902	0.00	7.304	53.456	0.00	0.979	50.359	0.332

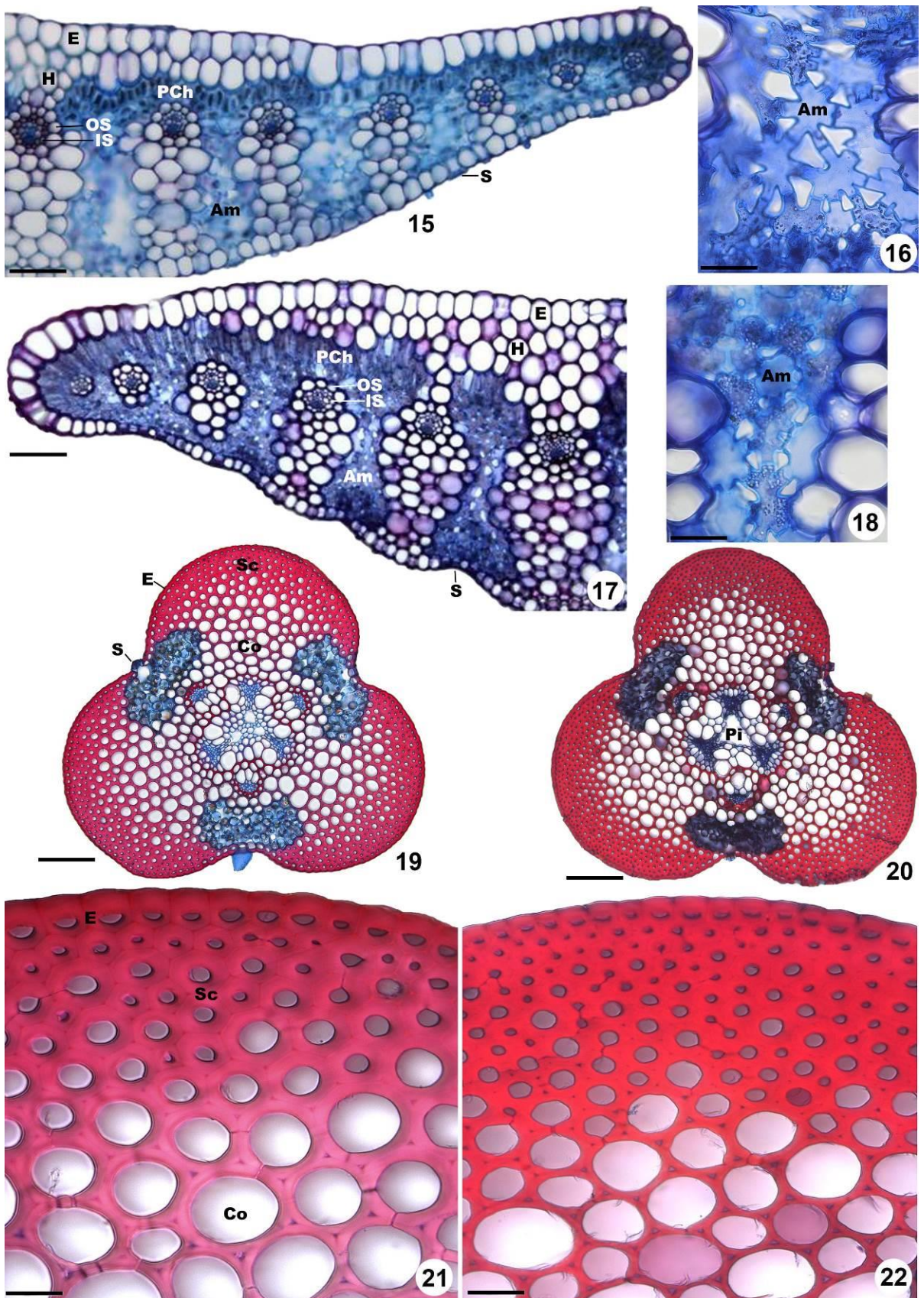
$t_{2,58}$ = Test value; df = Degrees of freedom; p = Probability of significance

FIGURES

Figures 1-14: Anatomical aspects of roots and leaves of the two morphotypes of *S. nitens*. Figs. 1-6. Root in cross-section: 1, 3, 5 “*douradão*” and 2, 4, 6 “*douradinho*”. Figs. 7-14. Leaves. Paradermal view of adaxial and abaxial surface: 7-8 “*douradão*” and 9-10 “*douradinho*”. 11 longitudinal section: trichome. Cross-section: 12 “*douradão*” and 13-14 “*douradinho*”. (C = Cortex, E = Epidermis, En = Endodermis, Mx = Metaxylem, P = Pericycle, RH = Root Hairs, S = Stomata, Tr = Trichome). Scale bar= 96 μm (1-2), 46 μm (3-4), 26 μm (5-6), 27 μm (7-11), 23 μm (14), 10 μm (12-13).



Figures 15-22: Anatomical aspects of leaves and scapes of the two morphotypes of *S. nitens* in cross-section. Figs. 15-18. Leaves: 15-16 “*douradão*” and 17-18 “*douradinho*”. Figs. 19-22 Scapes: 19, 21 “*douradão*” and 20, 22 “*douradinho*”. (Am = Arm-mesophyll, Co = Collenchyma, E = Epidermis, H = Hypodermis, IS = Inner Sheath, OS = Outer Sheath, PCh = palisade chlorenchyma, Pi = Pith, S = Stomata, Sc = Sclerenchyma). Scale bar= 96 μm (15, 17), 24 μm (16, 18), 90 μm (19), 110 μm (20), 10 μm (21-22).



CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Os resultados apresentados neste trabalho sobre germinação e desenvolvimento pós-seminal de *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* do clado “V” *Comanthera magnifica* mostram rápida germinação (<7 dias) e desenvolvimento pós-seminal, dados importantes para sua conservação, uma vez que podem subsidiar futuros cultivos. Através dos caracteres morfológicos do envoltório das sementes é possível identificar as espécies.

- As espécies: *Comanthera brasiliiana*, *C. brunnea*, *C. caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* incluídas no clado “V” de *Comanthera magnifica* apresentam estruturas anatômicas de raízes, folhas e escapos que indicam agrupamentos taxonômicos. Caracteres como: células de paredes espessadas e tecidos de sustentação em todos os órgãos, bem como parênquima clorofiliano compacto de folhas e escapos, são interpretados como respostas adaptativas aos fatores ambientais dos campos rupestres de Minas Gerais, local onde elas crescem. Com isso, ressalta-se a importância da conservação dos habitats naturais das espécies para sua conservação.

- Os resultados aqui apresentados revelam que folhas e escapos de *Comanthera caespitosa*, *C. magnifica* e *C. suberosa* apresentam estômatos com câmara subestomática especializada como resposta adaptativa ao ambiente onde ocorrem, enquanto as demais espécies do subgênero não apresentam esse caráter. Até o presente momento, a ocorrência desse caráter havia sido relatado somente para as espécies de *C. subg. Thysanocephalus*.

- As *Comanthera* da Bahia (clado “X”) e as de Minas Gerais (clado “U”) não apresentam estruturas anatômicas de folhas e escapos exclusivas, com finalidades filogenéticas, mas sim, estruturas compartilhadas entre as espécies que caracterizam o clado “S” em *Comanthera subg. Comanthera* e são interpretadas como respostas adaptativas às condições ambientais.

- Como a espécie de *Syngonanthus nitens* é comercializada e utilizada pela comunidade quilombola que mora na região do Jalapão, no estado do Tocantins, na confecção de artesanato, denominado artesanato do capim dourado, características anatômicas dos órgãos vegetativos da espécie confirmam a existência de dois morfotipos (douradinho e douradão). Também através da anatomia explica-se a preferência dos artesões na escolha do morfotipo douradão para a confecção de cestarias e do morfotipo douradinho para a confecção de bijuterias. Esta pode ser explicada pelo número de camadas de células de colênquima do córtex dos escapos.