

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**Inflorescência em *Syngonanthus* Ruhland: aspectos morfológicos e
implicações taxonômicas**

Danielle Aparecida Souto Ferreira
Magister Scientiae

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2025**

DANIELLE APARECIDA SOUTO FERREIRA

Inflorescência em *Syngonanthus* Ruhland: aspectos morfológicos e implicações taxonômicas

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

Orientadora: Luzimar Campos da Silva

Coorientadora: Livia Echternacht Andrade

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

T

F383i
2025

Ferreira, Danielle Aparecida Souto, 1997-
Inflorescência em *Syngonanthus* Ruhland : aspectos
morfológicos e implicações taxonômicas / Danielle Aparecida
Souto Ferreira. – Viçosa, MG, 2025.
1 dissertação eletrônica (87 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Luzimar Campos da Silva.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Vegetal, 2025.
Inclui bibliografia.
DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2025.651>
Modo de acesso: World Wide Web.

1. Euriocaulaceae - Classificação. 2. *Syngonanthus*. 3.
Comanthera gandarela. 4. Inflorescências. 5. Angiosperma -
Espinhaço, Serra do (MG e BA). I. Silva, Luzimar Campos da,
1971-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de
Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Botânica.
III. Título.

CDD 22. ed. 584.87

DANIELLE APARECIDA SOUTO FERREIRA

Inflorescência em *Syngonanthus* Ruhland: aspectos morfológicos e implicações taxonômicas

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

APROVADA: 30 de julho de 2025.

Assentimento:

Danielle Aparecida Souto Ferreira
Autora

Luzimar Campos da Silva
Orientadora

Essa dissertação foi assinada digitalmente pela autora em 09/10/2025 às 11:19:14 e pela orientadora em 09/10/2025 às 11:30:20. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **3EL3.AY1R.KDVC** e clique no botão 'Validar documento'.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Agradeço:

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-graduação em Botânica por oferecerem a infraestrutura para que eu pudesse desenvolver minha pesquisa, e por me apresentar um novo mundo cheio de possibilidades.

À Universidade Federal de Ouro Preto por me formar Bióloga e cidadã consciente. A experiência de viver a UFOP é indescritível. Obrigada pela parceria no desenvolvimento da minha pesquisa e por ser sempre minha casa.

Ao Instituto Estadual de Florestas por conceder a Licença de Coleta e aos Parques Estaduais de Serra Nova, Serra do Cabral e de Grão Mogol por nos receberem tão bem.

Ao Herbário Professor José Badini (OUPR) por ceder os espaço e à Vivi e Deborah pelo carinho e atenção.

Às minhas orientadoras. À Luzimar por me acolher sem nem me conhecer e topa sair da zona de conforto para seguir comigo nessa empreitada. À Lívia pelo carinho e companheirismo e por me apresentar a família de plantas pela qual eu viria a me apaixonar perdidamente. Vocês foram fundamentais em todo o processo.

Aos professores do PPGBot. Em especial Aristeia, Renata e Diego. Obrigada pelas aulas mais incríveis que já tive. Levarei os ensinamentos por toda minha carreira.

À Alessandra Coan que se dispôs a tirar nossas dúvidas iniciais quanto à anatomia de Eriocaulaceae.

Às técnicas do laboratório Aurora e Rosana pelo bom humor mesmo em

dias difíceis, por me ajudarem no trabalho e por tantos cafézinhos e conversas boas.

Ao meu grupo de pesquisa, em especial Graciele e Hugo por serem como irmãos mais velhos e me ensinarem tanto.

Aos amigos de laboratório. Obrigada pelos inúmeros cafézinhos e conversas descontraídas. Em especial Adrielly que me acolheu e permaneceu do meu lado.

Aos colegas Eriocaulólogos pela troca de experiências, conhecimentos e campos. Foi incrível andar por lugares tão lindos com vocês atrás das sempre-vivas. Em especial Marcelo Trovó, Milena, Thales, Vitor e Wellerson. Ainda faremos muitos campos juntos.

Aos meus pais, sempre presentes, que me deram todo apoio e suporte emocional para que eu mudasse de cidade e pudesse me dedicar a concluir mais essa etapa! Vocês são o que eu queria e o que eu precisava para essa vida!

Às minhas avós (in memoriam), que são minhas maiores inspirações e de onde quer que estejam sei que sempre cuidam de mim.

Aos meus familiares que sempre me incentivam e apoiam.

Às amigas que fiz em Viçosa, vou sempre querer saber de vocês e encontrá-las em todo canto da vida. Em especial, Suellen que me deu a mão no momento mais caótico e tudo ficou bem.

Ao meu querido professor e amigo Hilde. Você tem um lugar especial no meu coração, na minha vida. Se cheguei aqui é porque você foi meu primeiro!

À Ana Cirilo, minha parceira de graduação, de alma e de casa. Obrigada por me acompanhar nessa jornada da biologia, da agroecologia, da mão na massa! Sou imensamente grata por ter você como a irmã mais implicante que eu poderia ter. Sigamos juntas sempre!

RESUMO

FERREIRA, Danielle Aparecida Souto, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2025. **Inflorescência em *Syngonanthus Ruhland*: aspectos morfológicos e implicações taxonômicas**. Orientadora: Luzimar Campos da Silva. Coorientadora: Livia Echternacht Andrade.

A anatomia vegetal é amplamente utilizada para compreender aspectos de outras áreas da botânica como taxonômica e sistemática, adicionando importantes características na delimitação de táxons de Angiospermas. Em Eriocaulaceae, dados anatômicos têm contribuído para a descrição de novas espécies e para a resolução de problemas taxonômicos, especialmente em regiões de alta biodiversidade, como a Cadeia do Espinhaço, onde a família apresenta elevada riqueza e microendemismo. Diversas espécies são conhecidas como “sempre-vivas” e utilizadas no artesanato, sendo os gêneros *Comanthera* e *Syngonanthus* os mais utilizados. Este estudo analisou a arquitetura e a anatomia das estruturas que compõem as sinflorescências de maiores ordens de complexidade em *Syngonanthus* e caracterizou anatomicamente *Comanthera gandarela*, uma espécie microendêmica das cangas ferruginosas da Serra do Gandarela, Cadeia do Espinhaço, ameaçada pela expansão minerária. Em *Syngonanthus* as inflorescências das três espécies foram classificadas como estruturas tipicamente de segunda ordem, mas potencialmente de terceira ordem (e quarta ordem para *S. grao-mogolensis*), com ramificação monopodial e simpodial, mostrando também padrões anatômicos semelhantes, além de caracteres diagnósticos como formato e presença ou ausência de tricomas. Em *C. gandarela*, observaram-se folhas heterobáricas, estômatos paracíticos, escapos com esclerênquima e clorênquima alternados, e imagens de MEV das sementes foram disponibilizadas para apoio taxonômico. Os resultados destacam adaptações anatômicas ao ambiente xérico das cangas e reforçam a importância da integração de dados anatômicos para a taxonomia e conservação de Eriocaulaceae nos campos rupestres.

Palavras-chave: microendemismo; Cadeia do Espinhaço; sempre-vivas

ABSTRACT

FERREIRA, Danielle Aparecida Souto, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2025. **Inflorescence in *Syngonanthus* Ruhland: morphological aspects and taxonomic implications.** Adviser: Luzimar Campos da Silva. Co-adviser: Livia Echternacht Andrade.

Plant anatomy is widely used to understand aspects of other areas of botany, such as taxonomy and systematics, adding important characters to the delimitation of angiosperm taxa. In Eriocaulaceae, anatomical data have contributed to the description of new species and to the resolution of taxonomic problems, especially in regions of high biodiversity, such as the Espinhaço Range, where the family presents high richness and microendemism. Several species are known as “everlastings” and are used in handicrafts, with the genera *Comanthera* and *Syngonanthus* being the most commonly used. This study analyzed the architecture and anatomy of the structures that compose the synflorescences of the highest orders of complexity in *Syngonanthus* and anatomically characterized *Comanthera gandarela*, a microendemic species of the ferruginous cangas of Serra do Gandarela, Espinhaço Range, threatened by mining expansion. In *Syngonanthus*, the inflorescences of the three species were classified as structures typically of second order, but potentially of third order (and fourth order for *S. grao-mogolensis*), with monopodial and sympodial branching, also showing similar anatomical patterns, in addition to diagnostic characters such as the shape and the presence or absence of trichomes. In *C. gandarela*, heterobaric leaves, paracytic stomata, scapes with alternating sclerenchyma and chlorenchyma, and SEM images of seeds were provided for taxonomic support. The results highlight anatomical adaptations to the xeric environment of the cangas and reinforce the importance of the integration of anatomical data for the taxonomy and conservation of Eriocaulaceae in the campos rupestres.

Keywords: microendemism; Espinhaço Range; sempre-vivas

Sumário

Introdução geral.....	8
Referências.....	15
Capítulo 1.....	23
Arquitetura das sinflorescências verticiladas em três espécies de <i>Syngonanthus</i> Ruhland (Eriocaulaceae): morfologia interna e externa.....	23
Resumo.....	23
Abstract.....	24
1. Introdução.....	25
2. Materiais e Métodos.....	28
3. Resultados.....	29
3.1. Padrão morfológico de sinflorescências tipo <i>E</i>	29
3.2. <i>Syngonanthus polyaxis</i> e sinflorescências tipo <i>E</i>	32
3.3. Particularidades e similaridades.....	33
3.4. Descrição morfológica.....	53
Discussão.....	54
Conclusões.....	60
Referências.....	61
Capítulo 2.....	66
Descrição Anatômica de <i>Comanthera gandarela</i> Echter. & Ramos sp. nov. (Paepalanthoideae, Eriocaulaceae), espécie criticamente ameaçada da Serra do Gandarela, Brasil.....	66
Resumo.....	66
Abstract.....	67
Introdução.....	68
Materiais e Métodos.....	70
Resultados.....	71
Discussão.....	76
Conclusões.....	78
Referências.....	78
Conclusão geral.....	86

Introdução geral

A anatomia vegetal é uma área da botânica que analisa e caracteriza estruturas morfológicas e histológicas dos órgãos vegetais, sendo amplamente utilizada para validar e compreender diversos aspectos da biologia vegetal (Priya & Hari, 2021). O uso da anatomia vegetal reflete em importantes aspectos taxonômicos e sistemáticos, e é documentado há décadas (Solereder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Metcalfe, 1960; Dickison, 2000; Cutler *et al.*, 2009).

A delimitação dos grupos de Angiospermas fundamenta-se, principalmente, em características florais. Estudos anatômicos das flores e das estruturas que compõem inflorescências têm contribuído significativamente para essa delimitação em diversos táxons (Elisens, 1985; Stpiczyńska *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2021). Por exemplo, a testa rugosa das sementes de *Comanthera* L.B.Sm. (Eriocaulaceae) é considerado sinapomorfia para o gênero e apresenta padrões intrínsecos que podem auxiliar na compreensão das relações entre os táxons (Coan *et al.*, 2010; Parra *et al.*, 2010).

Além disso, a descrição histológica pode ser útil para elucidar dúvidas anatômicas, ampliando o escopo das características taxonômicas do grupo. Em estudos taxonômicos com Eriocaulaceae brasileiras, a integração de dados anatômicos têm contribuído para a descrição e delimitação de novas espécies (Giulietti *et al.*, 2012a; Trovó *et al.*, 2015; Watanabe *et al.*, 2015; Trovó *et al.*, 2017; Trovó *et al.*, 2020; Trovó *et al.*, 2024). Assim, a anatomia vegetal fornece dados relevantes para descrições taxonômicas e pode auxiliar na resolução de problemas taxonômicos e sistemáticos, especialmente em regiões com alta biodiversidade e elevados índices de endemismo.

A Cadeia do Espinhaço é uma formação montanhosa de elevada altitude que se estende entre Minas Gerais (MG) e Bahia (BA). Nela ocorre a maioria dos campos rupestres, um tipo de domínio fitogeográfico exclusivo do Brasil (Almeida-Abreu & Renger, 2008). Os campos rupestres são caracterizados pelos solos rasos, com afloramentos rochosos expostos, predominantemente de quartzito ou ferro (canga), e por uma vegetação distribuída entre esses afloramentos, o que confere à paisagem o aspecto de mosaico vegetacional (Silveira *et al.*, 2016). A ocorrência em áreas montanhosas e a presença de solos rasos tornam esses ambientes particularmente vulneráveis às mudanças globais, como alterações climáticas e perda de habitat (Fernandes *et al.*, 2020).

Os campos rupestres destacam-se como um importante polo de endemismo, apresentando um elevado índice de biodiversidade, sobretudo, vegetal (Joly, 1970; Giulietti *et al.*, 1997; Jacobi *et al.*, 2007). Estudos recentes reforçam esse fato ao evidenciar a diversidade e o endemismo da Cadeia do Espinhaço, em grupos como Ericaceae Juss. (Cruz *et al.*, 2018), Eriocaulaceae Martinov (Costa *et al.*, 2008), Asclepiadoideae (Apocynaceae Juss.) (Rapini *et al.*, 2002; Bitencourt & Rapini, 2013), *Chamaecrista* (L.) Moench (Fabaceae Lindl.) (Rando & Pirani, 2011), *Jacquemontia* Choisy (Convolvulaceae Juss.) (Buriel *et al.*, 2015; Alves, 2022) e diversos outros grupos vegetais (Echternacht *et al.*, 2011a)

Giulietti *et al.* (1997) estimaram que dentre, aproximadamente, 4.000 espécies de plantas vasculares que ocorrem na Cadeia do Espinhaço, 10% pertence à família Eriocaulaceae Martinov (Poales), sendo a porção localizada em MG considerada o principal centro de diversificação da família no Brasil (Giulietti *et al.*, 2005). Eriocaulaceae compreende monocotiledôneas de distribuição Pantropical, com maior representatividade de espécies na América do Sul (Scatena & Menezes, 1995; Stevens, 2025). Atualmente a família inclui cerca de 1.200 espécies, distribuídas em oito (Plants of the World Online - POWO, 2025), ou dezenove gêneros (Flora e Funga do Brasil - FFB, 2025), organizados em duas subfamílias: Paepalanthoideae Ruhland, predominantemente neotropical, e Eriocauloideae Ruhland, de distribuição cosmopolita (Körnicke, 1863; Ruhland, 1903; POWO, 2025; FFB, 2025; Stevens, 2025). Nos Neotrópicos, duas regiões montanhosas de elevada altitude, com formação rochosa predominantemente quartzítica, são reconhecidas como centros de diversificação da família: a Cadeia do Espinhaço no sudeste do Brasil e os Tepuis no norte da América do Sul (Giulietti & Hensold, 1990; Guedes, 2008; Nóbrega *et al.*, 2017).

Diversas espécies de Eriocaulaceae são comercializadas sob o nome popular de “sempre-vivas”, devido à capacidade de seus escapos e inflorescências, mesmo após a colheita, manterem o aspecto visual de estruturas vivas (Giulietti *et al.*, 1987; Corredor, 2016; Echternacht, 2012). As “sempre-vivas” são amplamente utilizadas no artesanato, especialmente em arranjos decorativos (Echternacht, 2012; Corredor, 2016). As principais espécies coletadas pertencem aos gêneros *Comanthera* L.B.Sm e *Syngonanthus* Ruhland, com destaque para *Syngonanthus nitens* Ruhland, popularmente conhecida como capim-dourado, cujos escapos dourados e resistentes são utilizados na confecção de bolsas, brincos, colares, entre outros (Corredor & Scatena, 2016). A coleta dessas estruturas é baseada no extrativismo de populações naturais que ocorrem, principalmente, na Cadeia do Espinhaço durante todo o período de floração, desde a antese das primeiras flores, até a produção de frutos jovens, o que

pode afetar a polinização, a produção e a dispersão de sementes (Giulietti *et al.*, 1996; Oliveira *et al.*, 2015).

Ainda hoje a comercialização das “sempre-vivas” constitui a principal fonte de renda para muitas famílias e comunidades, tendo-se consolidado como prática de forte identidade sociocultural, apoiada pela ancestralidade e pelo uso tradicional coletivo (Monteiro, 2011). Contudo, essa atividade tem sido destacada como a principal responsável pela redução das populações naturais de diversas espécies (Giulietti *et al.*, 1996). Além das dificuldades inerentes ao sustento baseado no extrativismo e artesanato, essas comunidades predominantemente de baixa renda sofrem grande pressão dos atravessadores, que incentivam práticas predatórias de coleta para venda de inflorescências no quilo com destino à exportação (Schmidt & Ticktin, 2012; Oliveira *et al.*, 2015; Mourão, 2022), descaracterizando seu uso tradicional.

A diversidade das Eriocaulaceae no Brasil é expressiva e, em grande parte, composta por táxons exclusivos. De 610 espécies da família registradas no país, 557 são endêmicas (FFB, 2025). Esse padrão pode decorrer tanto de efetivo endemismo quanto de lacunas amostrais em áreas de difícil acesso, ou de identificações errôneas (Costa *et al.*, 2008). Diversos fatores podem resultar em endemismo, como o surgimento de barreiras geográficas — naturais ou antrópicas — e a perda de habitat, que restringem a ocorrência da espécie a uma área limitada (Da Silva, 2011). Cerca de 85% das espécies brasileiras de Eriocaulaceae são classificadas como endêmicas, frequentemente com ocorrência de microendemismo (Costa *et al.*, 2008). Esse microendemismo recorrente sugere um curto alcance de dispersão de sementes, no entanto, algumas espécies microendêmicas ocorrem em disjunções geográficas, indicando que sua distribuição possa ser limitada pela disponibilidade de habitats adequados (Echternacht *et al.*, 2011b; Echternacht *et al.*, 2014).

A taxonomia e a sistemática de Eriocaulaceae têm sido objeto de revisões e recircunscrições recorrentes nas últimas décadas. Em 2010, com base em dados moleculares, o gênero *Syngonanthus sensu lato* (s. l.) foi segregado em *Syngonanthus sensu stricto* (s. s.) e *Comanthera*, resultando em mais de 40 alterações nomenclaturais (Andrade *et al.*, 2010; Parra *et al.*, 2010). Posteriormente, em 2012, o gênero *Philodice* Mart. foi sinonimizado em *Syngonanthus* (Giulietti *et al.*, 2012b). Ainda em 2012, uma filogenia molecular mais robusta corroborou os resultados prévios, confirmando *Syngonanthus* como um táxon monofilético, grupo-irmão de *Comanthera* (Echternacht, 2012).

Mais recentemente, Andrino *et al.* (2023) publicaram uma nova filogenia de *Paepalanthus s. l.* Mart. Os autores propuseram uma nova classificação infragenérica para o

gênero adotando uma abordagem “*splitter*”, com a elevação de linhagens previamente incluídas no gênero a novos táxons genéricos, expandindo o número total de gêneros na família de oito para dezenove. Essa proposta, foi adotada no Brasil (FFB, 2025), mas não em nível mundial (POWO, 2025), pois, admite diferentes interpretações, uma vez que a mesma filogenia também permite uma abordagem “*lumper*”, que favorece a consolidação das linhagens em unidades taxonômicas maiores, como argumentado por Stützel *et al.* (2024). A proposta taxonômica de Andrino *et al.* (2023) apresenta algumas limitações. Uma das principais diz respeito à representatividade da amostragem molecular, que inclui menos de 50% das espécies de *Paepalanthus s. l.*. Essa limitação compromete a confiabilidade das inferências filogenéticas realizadas (Stützel *et al.*, 2024).

Os principais caracteres morfológicos utilizados na delimitação dos gêneros foram a arquitetura das inflorescências e a estrutura do envoltório externo da semente, analisada por meio de microscopia eletrônica de varredura (MEV, Andrino *et al.* 2023). Embora esses caracteres sejam reconhecidamente relevantes para a taxonomia e sistemática de Eriocaulaceae, a utilização de MEV envolve um alto custo financeiro e complexidade técnica, o que inviabiliza seu uso rotineiro para identificação das espécies (Parra *et al.*, 2010; Barreto *et al.*, 2013; Stützel & Trovó, 2013). Ademais, a morfologia das inflorescências na família é notoriamente complexa e ainda pouco compreendida (Stützel, 1984; Stützel & Trovó, 2013; Stützel *et al.*, 2024). A evolução do grupo envolve múltiplos eventos de condensação e alongamento dos eixos e estruturas que compõem a inflorescência, dificultando a interpretação das homologies entre os táxons (Stützel, 1984; Stützel & Trovó, 2013). Ainda, grande parte da terminologia descritiva deriva da literatura botânica alemã, idioma de difícil tradução e interpretação, carecendo de padronização adequada para uso consistente em Eriocaulaceae (Weberling, 1989; Stützel *et al.*, 2024).

Compreender o que é uma inflorescência e as estruturas que a compõem pode ser uma tarefa complexa. Quer (1975), autor de um dos dicionários botânicos mais tradicionais, define inflorescência como uma ramificação que culmina em flores, caracterizando uma **inflorescência simples**. Quando essas ramificações primárias originam ramificações secundárias, formando um sistema de ramificações, trata-se de uma **inflorescência composta** (Quer, 1975). Para Raven *et al.* (2007), inflorescências são agregados de flores que podem estar dispostos de diferentes maneiras, enquanto Mello-Leitão (1946) define inflorescência como o modo de disposição das flores ao longo do eixo floral. Já Gonçalves & Lorenzi (2011) consideram inflorescência como o nome dado ao eixo caulinar que produz flores ao longo de

sua extensão. De acordo com esses autores que compõem literaturas base do ensino em botânica, observa-se que a própria definição de inflorescência apresenta ambiguidade.

Weberling (1989: 201), em concordância com a definição proposta por Troll (1964), caracteriza inflorescência como “o sistema de ramos que serve para a formação de flores e que é modificado de acordo”, referindo-se às singularidades morfológicas de cada grupo. A posição da inflorescência, determinada pelo local onde se desenvolve, é um parâmetro morfológico relevante. Três posições principais são reconhecidas: (1) **axilar**, em que a inflorescência está situada na axila da folha vegetativa mais próxima; (2) **terminal**, em que se desenvolve a partir de um caule terminal que também originou folhas vegetativas próximas; e (3) **cauliflora**, em que a inflorescência emerge diretamente de um tronco lenhoso (Simpson, 2019). A sequência de formação das flores também é um estado de caráter importante nos grupos, sendo classificada como **basípetala**, quando a formação ocorre do ápice para a base, e **acrópetala**, quando a formação é da base em direção ao ápice (Weberling, 1989).

Com base na atividade meristemática, as inflorescências podem ser classificadas como **determinadas** (cimosas), quando o meristema apical do eixo principal origina uma flor e interrompe seu desenvolvimento, ou **indeterminadas** (racemosas), quando o meristema apical mantém seu crescimento indefinidamente. Há ainda inflorescências mistas, que combinam características dos dois tipos anteriores (Weberling, 1989; Simpson, 2019). Essas variações refletem diferentes padrões de arquitetura morfológica.

A distinção entre inflorescência — estrutura reprodutiva — e caule aéreo — estrutura vegetativa — baseia-se, principalmente, nas diferenças morfológicas entre os elementos que compõem cada tipo de ramo. No entanto, quando essas diferenças são pouco evidentes, torna-se extremamente difícil discernir a natureza dos ramos (Van Stenis, 1963; Weberling, 1989; Claßen-Bockhoff, 2000; Stützel & Trovó, 2013). Nesses casos, em que não há separação morfológica clara entre inflorescências e caules vegetativos aéreos, é comum que o ramo portador de flores seja classificado de forma artificial como **ramo florífero**, definição esta recorrente sobretudo na literatura botânica mais antiga (Weberling, 1989).

Os sistemas de ramificação das inflorescências compostas, conforme descrito por Weberling (1989), são originados por meio da **recaulescência**: um padrão de crescimento em que novos ramos se desenvolvem a partir de gemas axilares, formando a **zona de enriquecimento** e dando origem às **sinflorescências**. O eixo principal da inflorescência, nesse contexto, é denominado **florescência** (Weberling, 1989). A partir da florescência, os eixos axilares que se originam são denominados **paracládios**, ou seja, unidades de repetição da florescência (Troll, 1964; Stützel & Trovó, 2013). A definição da natureza dos ramos pode

ser facilitada quando a sinflorescência é bem delimitada por uma **zona de inibição**, região onde a produção de flores diminui gradualmente até cessar (Weberling, 1989). No entanto, quando não há clareza na delimitação das partes morfológicas da estrutura, torna-se cada vez mais difícil caracterizar a inflorescência como um todo e definir com precisão a natureza vegetativa ou reprodutiva de seus ramos (Weberling, 1989; Stützel & Trovó, 2013).

Na tentativa de definir com maior precisão as partes que compõem as inflorescências, especialmente as sinflorescências, e superar as dificuldades associadas à sua caracterização, Troll (1969) traduzido por Weberling (1989) introduziu diversos termos e conceitos com o intuito de facilitar a delimitação dessas estruturas. No entanto, esse esforço acabou por tornar o sistema conceitual mais complexo do que a própria morfologia das inflorescências. Ademais, apenas a obra de Weberling (1989) apresenta esses conceitos em língua inglesa e, aparentemente, algumas escolhas na tradução dificultaram ainda mais a compreensão, gerando inconsistências práticas na aplicação dos termos em estudos morfológicos (Stützel & Trovó, 2013).

Em Eriocaulaceae, as flores são unissexuadas e ocorrem em inflorescências organizadas em capítulos racemosos, em sua maioria, formando uma sequência basípetala umbeliforme, ou seja, há um capítulo central apical que se forma primeiro e capítulos laterais que se desenvolvem em direção à base ou para fora (Stützel, 1998; Stützel & Trovó, 2013). Os capítulos são terminais e sustentados, individualmente, por um pedúnculo sem brácteas, denominado **escapo**, envolvido na base por uma bainha chamada **espata** (Stützel, 1998; Stützel & Trovó, 2013). Em raras exceções, há flores bissexuadas, como em *Syngonanthus acephalus* Hensold, e capítulos sem escapo, como em *Paepalanthus sessiliflorus* Mart. ex Körn. (Echternacht, 2012; POWO, 2025). A estrutura do capítulo é bastante uniforme entre os gêneros e espécies, porém o arranjo dos capítulos em inflorescências compostas complexas, sinflorescências, pode apresentar alta variabilidade (Stützel & Trovó, 2013).

Para classificar as sinflorescências, Stützel & Trovó (2013) propuseram a enumeração dos níveis de complexidade, ou da presença de paracládios (unidades de repetição), juntamente com a descrição do padrão de ramificação e a sequência de formação das estruturas, separadamente, com o objetivo de simplificar o uso da terminologia. Nessa abordagem, a primeira ordem refere-se aos capítulos, sendo a formação das flores na família estritamente acrópetala. A segunda ordem corresponde ao arranjo dos capítulos em unidades, cuja formação pode variar. A terceira ordem diz respeito ao arranjo dessas unidades em conjuntos distintos, e assim sucessivamente, totalizando cinco ordens de complexidade descritas para a família (Stützel & Trovó, 2013).

Paepalanthus s. l. apresenta as inflorescências mais complexas do grupo, com várias arquiteturas diferentes, sendo estas altamente diagnósticas (Stützel & Trovó, 2013). Quando Ruhland segregou algumas seções infra-genéricas de *Paepalanthus s. l.* dando origem ao gênero *Syngonanthus* em 1903, criou a seção *Syngonanthus* sect. *Dimorphocaulon*, atualmente sinônimo de *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus*, em alusão à dimorfia caular pois muitas espécies da seção têm rizomas e uma parte aérea, que parece ter sido interpretado como caule vegetativo aéreo portador do eixo florífero (parte reprodutiva) em primeira instância (Ruhland, 1903).

Em *Syngonanthus* ocorrem rizomas dos quais se originam **rosetas foliares**, tipo de arranjo espiralado das folhas em caules com entrenós muito curtos (Ruhland, 1903; Echternacht, 2012). Essas rosetas podem apresentar inflorescências simples, com escapos emergindo diretamente do caule no centro da roseta, ou sinflorescências, nas quais alguns ramos precedem os escapos (Weberling, 1989; Echternacht, 2012). Em *Syngonanthus*, diversas denominações foram atribuídas a esses ramos que sustentam os escapos em sinflorescências, como “pedúnculo primário” (*primary peduncle* — Moldenke & Smith, 1976), “ramo florífero” (Parra, 1998) e “caule aéreo” (*aerial stem* — Hensold, 1999), algo que gera interpretações ambíguas quanto à natureza vegetativa ou reprodutiva dessas estruturas. Echternacht (2012: 189) argumenta que ramos aéreos em *Syngonanthus* devem ser considerados como reprodutivos, pois não se formam sem originar inflorescências. A autora adotou então os termos “sinflorescência”, “eixo primário da sinflorescência” e “brácteas do eixo” para denominar inflorescências compostas e as partes que a constituem.

Echternacht (2012: 191) diferenciou as inflorescências de *Syngonanthus* com finalidade diagnóstica, para identificação das espécies. Os tipos A e B incluem espécies com inflorescências aparentemente simples, ao passo que os tipos de C a G apresentam inflorescências compostas. Destaca-se a sinflorescência verticilada (tipo E) como a mais complexa, sendo caracterizada pela presença de brácteas verticiladas no eixo primário da sinflorescência (Echternacht, 2012: 191). Aparentemente, toda a porção aérea poderia ser considerada como uma unidade de repetição, mas olhando detalhadamente, observam-se variações que desconfiguram o padrão. Este padrão, porém, nunca foi analisado em detalhe, sendo necessários estudos que forneçam dados para sua melhor compreensão.

Além disso, em 2021, foi descrita a espécie *Syngonanthus polyaxis* Echtern. & M.T.C.Watan., cujo epíteto remete a “muitos eixos”, referindo-se à sua sinflorescência (Echternacht *et al.*, 2021). Trata-se de uma espécie intrigante, pois, em primeira análise, parece ser uma variação do padrão tipo C (Echternacht, 2012: 191), apresentando mais de um

eixo primário. No entanto, há um padrão de ramificação na sinflorescência que indica que possa ser uma variação do tipo E (Echternacht, 2012: 191).

Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivo utilizar a anatomia vegetal para contribuir com o entendimento dos padrões morfológicos e contribuir com a taxonomia dos gêneros *Comanthera* e *Syngonanthus*. O **Capítulo 1** apresenta análises morfológicas, incluindo aspectos micromorfológicos e anatômicos das folhas e estruturas aéreas que compõem as inflorescências de maior ordem de complexidade em *Syngonanthus* (verticiladas — tipo E) — abrangendo o eixo primário e escapos, nas espécies *S. grao-mogolensis* Silveira, *S. polyaxis* Echtern. & M.T.C.Watan. e *S. verticillatus* (Bong.) Ruhland, buscando estabelecer relações de homologia entre as estruturas. O **Capítulo 2** descreve a anatomia de uma nova espécie de *Comanthera* (*C. gandarela*), microendêmica dos campos rupestres ferruginosos (cangas) da Serra do Gandarela e altamente ameaçada de extinção com o objetivo de complementar o artigo de descrição dessa nova espécie. Essa descrição constitui uma ferramenta estratégica para a conservação, sendo potencialmente relevante frente às propostas de alteração do zoneamento da Serra do Gandarela e ao Projeto Apolo, da mineradora Vale S.A., que prevê o rebaixamento drástico do lençol freático em toda a região.

Referências

- Alves, J.V. (2022). *Distribuição, riqueza e endemismo de Convolvulaceae Juss. Na Cadeia do Espinhaço (lato sensu)*. [Dissertação de Mestrado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biodiversidade da Universidade Federal Rural de Pernambuco]. Biblioteca digital de Teses e Dissertações UFRPE. <http://tede2.ufrpe.br:8080/tede/handle/tede2/8717#preview-link0>
- Almeida-Abreu, P. A., & Renger, F. E. (2008). Serra do Espinhaço Meridional: um orógeno de colisão do Mesoproterozóico. *Brazilian Journal of Geology*, 32(1), 1-14.
- Andrade, M.J.G., Giulietti, A.M., Rapini, A., de Queiroz, L.P., Conceicao, A.D.S., de 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. <https://doi.org/10.1002/tax.592004>
- Andrino, C. O., Costa, F. N., Simon, M. F., Missagia, R. V., & Sano, P. T. (2023). Eriocaulaceae: a new classification system based on morphological evolution and molecular evidence. *Taxon*, 72(3), 515-549. <https://doi.org/10.1002/tax.12915>

- Barreto, L.C., Echternacht, L. & Garcia, Q.S. (2013). Seed coat sculpture in *Comanthera* (Eriocaulaceae) and its implications on taxonomy and phylogenetics. *Plant Systematics and Evolution*, 299, 1461–1469. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0792-4>
- Bitencourt, C., & Rapini, A. (2013). Centres of endemism in the Espinhaço Range: identifying cradles and museums of Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Systematics and Biodiversity*, 11(4), 525-536. <https://doi.org/10.1080/14772000.2013.865681>
- Buril, M.T., Maciel, J.R., & Alves, M. (2015). Distribution patterns and endemism of Brazilian *Jacquemontia* (Convolvulaceae) species. *Edinburgh Journal of Botany*, 72(1), 13-33. DOI:10.1017/S0960428614000316
- Claßen-Bockhoff R. 2000. Inflorescences in Bruniaceae. *Opera Botanica Belgica* 12: 5–310.
- Corredor, B.A.D. (2016). *Anatomia de espécies brasileiras de Eriocaulaceae: Comanthera e Syngonanthus*. Repositório Institucional UNESP. Rio Claro, SP. <https://repositorio.unesp.br/entities/publication/70764b48-f6d0-4ec0-aa76-90b0030b6841>
- Corredor, B.A.D. & Scatena, V.L. (2016). Ecological anatomy of *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland and its relation to the golden grass handicrafts in Jalapão (TO), Brazil. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 143(2), 192-198. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00071.1>
- Costa, F.N., Trovó, M., & Sano, P.T. (2008). Eriocaulaceae na Cadeia do Espinhaço: riqueza, endemismo e ameaças. *Megadiversidade*, 4(1-2), 117-125.
- Cruz, A.C.R.D., Nunes-Freitas, A.F., & Costa, F.N. (2018). Ericaceae na região central da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 69, 1789-1797. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869418>
- Cutler, D.F., Botha, T., & Stevenson, D.W. (2009). *Anatomia vegetal: uma abordagem aplicada*. Porto Alegre: Artmed Editora.
- DaSilva, M. B. (2011). Áreas de endemismo: as espécies vivem em qualquer lugar, onde podem ou onde historicamente evoluíram. *Revista da Biologia*, 5508, 12-17. <https://doi.org/10.7594/revbio.07.03>
- Dickison, W.C. (2000). *Integrative plant anatomy*. São Paulo: Academic press.
- Echternacht, L., Trovó, M., Oliveira, C.T. & Pirani, J. R. (2011a). Areas of endemism in the Espinhaço range in Minas Gerais, Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(9), 782-791. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.04.003>
- Echternacht, L., Sano, P.T., Trovo, M. & Dubuisson, J.Y. (2011b). Phylogenetic analysis of the Brazilian microendemic *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae) inferred from

- morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 167(2), 137-152. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01170.x>
- Echternacht, L.E. (2012). *Sistemática de Comanthera e de Syngonanthus (Eriocaulaceae)*. [Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, em co-tutela com o Museu Nacional de História Natural (Paris, França)]. Digital Library USP Theses and Dissertations. <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41132/tde-01052013-125358/en.php>
- 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. <https://doi.org/10.12705/631.3>
- Elisens, W.J. (1985). The systematic significance of seed coat anatomy among New World species of tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae). *Systematic Botany*, 282-299 <https://doi.org/10.2307/2418592>
- Fernandes, G.W., Arantes-Garcia, L., Barbosa, M., Barbosa, N.P., Batista, E.K., Beiroz, W., ... & Silveira, F.A. (2020). Biodiversity and ecosystem services in the Campo Rupestre: A road map for the sustainability of the hottest Brazilian biodiversity hotspot. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(4), 213-222. DOI:10.1016/j.pecon.2020.10.004
- FFB. (2025). *Eriocaulaceae in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB110>>. Acesso em: 08 mai. 2025
- Giulietti, N., Giulietti, A.M., Pirani, J.R., & Menezes, N.L.D. (1987). Estudos em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. *Acta botanica brasílica*, 1, 179-193. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061987000300018>
- Giulietti, A.M., & Hensold, N. (1990). Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta botanica brasílica*, 4, 133-158. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061990000100010>
- Giulietti, A.M., Wanderley, M.D.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, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 10, 329-377. <https://doi.org/10.1590/S0102-3061996000200007>
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R. & Harley, R.M. (1997). Espinhaço range region eastern Brazil. In: S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton (eds.) *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*, v. 3. pp. 397-404. Information Press, Oxford, Reino Unido.

- Giulietti, A.M., Harley, R.M., De Queiroz, L.P., Wanderley, M.D.G.L., & Van Den Berg, C. (2005). Biodiversity and conservation of plants in Brazil. *Conservation Biology*, 19(3), 632-639. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00704.x>
- Giulietti, A.M., Andrade, M.J.G., Scatena, V.L., Trovó, M., Coan, A.I., Sano, P.T., ... & van den Berg, C. (2012a). Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguésia*, 63, 001-019. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000100001>
- Giulietti, A.M., Hensold, N., Parra, L.R., Andrade, M.D., Van den Berg, C., & Harley, R. M. (2012b). The synonymization of *Philodice* with *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). *Phytotaxa*, 60(1), 50-56. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.60.1.7>
- Gonçalves E.G. & Lorenzi H. (2011). *Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares*. 2ªed. São Paulo: Instituto Plantarum. p. 321.
- Guedes, I.M.R. (2008). *Geoambientes, estoques de carbono e termodegradação da matéria orgânica de solos da área de proteção ambiental estadual cachoeira das andorinhas, Ouro Preto, Minas Gerais*. [Tese de Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas da Universidade Federal de Viçosa]. Locus Repositório Institucional da UFV. <https://locus.ufv.br/handle/123456789/1591>
- Hensold, N. (1999). Eriocaulaceae. In: eds. Berry, P.E., Yatskievych, K. & Holst, B.K. *Flora of the Venezuela Guayana, Vol. 5*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press. pp. 1-57.
- Jacobi, C.M., do Carmo, F.F., Vincent, R.C., & Stehmann, J.R. (2007). Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodivers Conserv* 16, 2185–2200. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9156-8>
- Joly, A.B. (1970). *Conheça a vegetação brasileira*. EDUSP e Poligono. São Paulo.
- Körnigke, F. (1863). Eriocaulaceae. In: ed. Eichler, A.W. *Flora brasiliensis, vol 3, Lipsiae*. pp 273–508.
- Mello-Leitão, C. (1946). *Glossário Biológico*. 1ªed. São Paulo: Companhia Editora Nacional.
- Metcalf, C.R., & Chalk, L. (1950). *Anatomy of the dicotyledons, Vols. 1 & 2*. Oxford University Press.
- Metcalf, C.R. (1960). Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae. *Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press.
- Moldenke, H.N. & L. B. Smith. (1976). Eriocaulaceae. In: Reitz P. R. (ed.). *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- Monteiro, F.T. (2011). *Os (as) apanhadores (as) de flores e o Parque Nacional das Sempre-Vivas (MG): travessias e contradições ambientais*. [Dissertação de Mestrado

- apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geografia da Universidade Federal de Minas Gerais] Repositório UFMG.
<https://repositorio.ufmg.br/handle/1843/MPBB-8LMGEA>
- Mourão, N. M. (2022). Biomas, espécies vegetais e design: estudos para produção artesanal em comunidades de Minas Gerais. *Revista Contemporânea*, 2(7), 1630-1649.
<https://doi.org/10.56083/RCV2N7-004>
- Nóbrega, S.R., Coelho, A.L.F., Verola, C.F., Costa, I.R., Vilaça, R., Luz, F.J.F., & Araújo, W.F. (2017). Chromosome variations and diversity of *Epidendrum ibaguense* Lindl. (Orchidaceae) on the Tepequém's Tepuy, Roraima, Brazil. *Genetics and molecular research: GMR*, 16(3). DOI: [10.4238/gmr16039754](https://doi.org/10.4238/gmr16039754)
- Oliveira, M.N.S., Dias, B.A.S., Andrade, G.C., Tanaka, M.K., Avila, R.G., & da 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*, 38, 795-808.
<https://doi.org/10.1007/s40415-015-0179-1>
- Parra, L. R. (1998). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 219-254.
<http://www.jstor.org/stable/42871501>
- Parra, L. R., Giulietti, A. M., de Andrade, M. J. G., & van den Berg, C. (2010). Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon*, 59(4), 1135-1146. <https://doi.org/10.1002/tax.594013>
- Plants of the World Online (POWO). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet. Disponível em: <<http://www.plantsoftheworldonline.org/>>. Acesso em 26 de junho de 2025.
- Priya, C., & Hari, N. (2021). A review on anatomical methods in plant systematics. *Plant Archives*, Vol. 21, No. 1, 1417-1424. [10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.no1.190](https://doi.org/10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.no1.190)
- Quer, P.F. (1975). *Diccionario de Botánica*. 5ªed. Calabria: Editorial Labor.
- Rando, J.G., & Pirani, J.R. (2011). Padrões de distribuição geográfica das espécies de *Chamaecrista* sect. *Chamaecrista* ser. *Coriaceae* (Benth.) HS Irwin & Barneby, Leguminosae-Caesalpinioideae. *Brazilian Journal of Botany*, 34, 499-513.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000400004>
- Rapini, A., De Mello-Silva, R., & Kawasaki, M.L. (2002). Richness and endemism in Asclepiadoideae (Apocynaceae) from the Espinhaço Range of Minas Gerais, Brazil – a

- conservationist view. *Biodiversity & Conservation*, 11, 1733-1746. <https://doi.org/10.1023/A:1020346616185>
- Raven, P.H., Evert, R.F., & Eichhorn, S.E. (2007). *Biologia vegetal*. 7ªed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A. p. 455.
- Ruhland, W. (1903). Eriocaulaceae. In: Engler, A. (ed) *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus*, Wilhelm Engelmann, Leipzig. pp 1–294.
- Savinov, I.A., Solomonova, E.V. & Yu. Yembaturova. (2023). Taxonomic significance of fruit and seed structure in the subfamily Cassinoideae (Celastraceae). *Turczaninowia*, 26(1), 26-42. DOI: [10.14258/turczaninowia.26.1.3](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.1.3)
- Scatena, V.L. & De Menezes, N.L. (1995). Aspectos morfológicos e anatômicos do caule em espécies de *Syngonanthus* Ruhl. Eriocaulaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 91-107. <https://www.jstor.org/stable/42871449>
- Scatena, V.L., & Giulietti, A.M. (1996). The taxonomy and morphological and anatomical differentiation of populations of *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 199, 243-258. <https://doi.org/10.1007/BF00984907>
- Scatena, V.L., Giulietti, A.M., & Cardoso, V.D.A. (1998). Anatomia do escapo floral de espécies brasileiras de *Paepalanthus* subgênero *Platycaulon* (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 12, 121-133. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061998000200003>
- 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, 825-837. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000400013>
- Scatena, V.L., Giulietti, A.M., Borba, E.L., & Berg, C.V.D. (2005). Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant systematics and evolution*, 253, 1-22. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0295-z>
- Schmidt, I.B., & Ticktin, T. (2012). When lessons from population models and local ecological knowledge coincide—Effects of flower stalk harvesting in the Brazilian savanna. *Biological Conservation*, 152, 187-195. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.018>
- Silva, A.L., Stützel, T., Trovó, M. & Coan, A.I. (2021). Floral structure of *Mesanthemum radicans* (Eriocaulaceae, Poales): morphological and anatomical novelties. *South African Journal of Botany*, 139, 306-317. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.03.013>
- Silveira, F. A., Negreiros, D., Barbosa, N. P., Buisson, E., Carmo, F. F., Carstensen, D. W., ... & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo

- rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and soil*, 403, 129-152.
<https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>
- Simpson, M.G. (2019). *Plant systematics*. 3^{ed}. California USA: Academic press. p. 507
- Solereder, H. (1908). *Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany* (Vol. 2). Clarendon Press.
- Splett, S., Barthlott, W., Stützel, T., & Barros, M.A.G.E. (1993). Leaf anatomy of brazilian Eriocaulaceae and its diagnostic significance. *Flora*, 188, 399-411.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)32290-9](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)32290-9)
- Stevens, P.F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]." Disponível em
<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Acesso em 08 de maio de 2025.
- Stützel T. (1984). Blüten- und infloreszenzmorphologische Untersuchungen zur Systematik der Eriocaulaceen. Dissertationes Botanicae 71: Vaduz: Verlag J. Cramer.
- Stützel, T. (1998). Eriocaulaceae. In ed. Kubitzki, K. *Flowering Plants vol. IV. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 197-208.
- Stützel, T., & Trovó, M. (2013). Inflorescences in Eriocaulaceae: taxonomic relevance and practical implications. *Annals of Botany*, 112(8), 1505-1522.
<https://doi.org/10.1093/aob/mct234>
- Stützel, T., Trovó, M., Echternacht, L., Coan, A. I., de Lima Silva, A., Watanabe, M. T. C., & Hensold, N. (2024). In support of a broad concept of Paepalanthus (Eriocaulaceae). *Taxon*, 73(5), 1117-1129. <https://doi.org/10.1002/tax.13221>
- Stpiczyńska, M., Nepi, M. & Zych, M. (2012). Secretion and composition of nectar and the structure of perigonal nectaries in *Fritillaria meleagris* L. (Liliaceae). *Plant Syst Evol* 298, 997–1013. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0609-5>
- Troll, W. (1964). *Die Infloreszenzen Bd. I*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Troll, W. (1969). *Die Infloreszenzen Bd. II-1*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Van Steenis, C. G. G. J. (1963). Definition of the concept 'Inflorescence', with special reference to Ligneous Plants. *Flora Malesiana Bulletin*, 18(1), 1005-1007.
<https://repository.naturalis.nl/pub/532890>
- Watanabe, M.T.C., Hensold, N., & Sano, P.T. (2015). *Syngonanthus androgynus*, a striking new species from South America, its phylogenetic placement and implications for

evolution of bisexuality in Eriocaulaceae. *PLoS One*, 10(11), e0141187.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141187>

Weberling F. (1989). *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.

Capítulo 1

Arquitetura das sinflorescências verticiladas em três espécies de *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae): morfologia interna e externa

Danielle Souto¹; Luzimar Silva^{1*}; Livia Echternacht²

¹ Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Av. PH Rolfs, CEP 36570-900, Viçosa, MG, Brazil.

² Universidade Federal de Ouro Preto, Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente, Laboratório de Estudos da Flora. Morro do Cruzeiro, CEP 35400-000, Ouro Preto, MG, Brazil.

*Autor de correspondência: luzimar@ufv.br

Resumo

Este estudo analisou a arquitetura das inflorescências verticiladas, as quais apresentam as maiores ordens de complexidade em *Syngonanthus*, a partir de um estudo de caso das espécies *S. grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*, por meio de observações de campo, descrição morfológica detalhada e análises anatômicas e micromorfológicas de folhas, eixos primários e escapos, utilizando material coletado na Cadeia do Espinhaço, MG. As sinflorescências das três espécies foram classificadas como estruturas tipicamente de segunda ordem, mas potencialmente de terceira ordem (e quarta ordem para *S. grao-mogolensis*). O eixo primário foi classificado como terminal emergindo da roseta. A unidade repetição da inflorescência é classificada como de segunda ordem também de posição terminal no eixo. Os eixos apresentaram ramificação monopodial e simpodial, com renovações diretamente do rizoma ou dos verticilos do eixo primário. Anatomicamente, observaram-se padrões conservados, como ocorrência de folhas heterobáricas e anfiestomáticas, mas também variações que se manifestam como caracteres diagnósticos, como o formato e ao tipo de

tricomas, incluindo sua presença ou ausência. As análises indicam que as sinflorescências tipo E são homólogas entre si e sua unidade de repetição é homóloga ao tipo C que ocorre na espécie ancestral do clado. Conclui-se que a integração de dados numa análise multidisciplinar contribui para o entendimento da diversidade estrutural das inflorescências em *Syngonanthus*, fornecendo subsídios para futuras análises taxonômicas e ecológicas em Eriocaulaceae.

Palavras-chave: anatomia vegetal, cadeia do espinhaço, campos rupestres, características xeromórficas, inflorescência composta.

Abstract

This study analyzed the architecture of verticillate inflorescences, which present the highest orders of complexity in *Syngonanthus*, based on a case study of the species *S. grao-mogolensis*, *S. polyaxis* and *S. verticillatus*, through field observations, detailed morphological description, and anatomical and micromorphological analyses of leaves, primary axes and scapes, using material collected in the Espinhaço Range, MG. The synflorescences of the three species were classified as typically second-order structures, but potentially third-order (and fourth-order for *S. grao-mogolensis*). The primary axis was classified as terminal, emerging from the rosette. The repetition unit of the inflorescence is classified as second-order, also with a terminal position on the axis. The axes showed monopodial and sympodial branching, with renewals directly from the rhizome or from the whorls of the primary axis. Anatomically, conserved patterns were observed, such as the occurrence of heterobaric and amphistomatic leaves, but also variations that appear as diagnostic characters, such as the shape and type of trichomes, including their presence or absence. The analyses indicate that type E synflorescences are homologous to each other and that their repetition unit is homologous to type C, which occurs in the ancestral species of the clade. It is concluded that the integration of data in a multidisciplinary analysis contributes to the understanding of the structural diversity of inflorescences in *Syngonanthus*, providing support for future taxonomic and ecological analyses in Eriocaulaceae.

Keywords: plant anatomy, Espinhaço Range, rupestrian fields, xeromorphic traits, compound inflorescence.

1. Introdução

Syngonanthus Ruhland compreende cerca de 147 espécies aceitas (POWO, 2025), das quais 74 ocorrem no Brasil, sendo 47 endêmicas (Echternacht & Watanabe, 2025). O gênero distingue-se pelas sementes com padrão reticulado da testa, pétalas mais curtas que as sépalas em flores pistiladas e pela predominância de flavonoides derivados de 6-hidroxiluteonina (Ricci *et al.*, 1996; Giulietti *et al.*, 2012). As sinapomorfias são majoritariamente moleculares (Stevens, 2024), sendo as sinapomorfias morfológicas: pétalas das flores pistiladas livres na base, fusionadas no ápice, com o extremo ápice livre (Echternacht, 2012); e inflorescências compostas (também denominadas sinflorescências) como sinapomorfia putativa (Watanabe, 2015).

Atualmente *Syngonanthus* é dividido em duas seções, ambas não monofiléticas. *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus* Ruhland é parafilética, incluindo espécies com corola membranácea, enquanto *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* (Koern.) Ruhland é polifilética, reunindo espécies com caule alongado, flores estaminadas com corola carnosas e filetes livres (Echternacht *et al.*, 2014; Watanabe, 2015). As seções são, portanto, artificiais e não apresentam caracteres morfológicos exclusivos que permitam sua delimitação inequívoca. Ainda assim, hipóteses filogenéticas precisam ser ampliadas para prover maior suporte aos clados, de modo a avaliar se uma classificação infragenérica se faz necessária e se poderia ser sustentada morfolologicamente.

As informações taxonômicas relacionadas à arquitetura da inflorescência têm sido utilizadas para delimitar e identificar táxons em diferentes níveis hierárquicos em Eriocaulaceae e em *Syngonanthus*. O próprio nome de *S.* sect. *Dimorphocaulon* (Ruhland, 1903), atualmente sinônimo de *S.* sect. *Syngonanthus*, foi proposto em alusão à presença de dois tipos de caule, subterrâneo e aéreo, este último podendo ser considerado como uma inflorescência composta.

Conforme explicitado por Stützel & Trovó (2013), a inflorescência é melhor compreendida se considerada como um conjunto de caracteres, incluindo a classificação do nível de complexidade, a descrição do padrão de ramificação e a sequência de formação das estruturas. Assim, a primeira ordem de complexidade em Eriocaulaceae se refere aos capítulos, com formação estritamente acrópetala. A segunda ordem refere-se ao arranjo dos escapos em unidades, cujo padrão de formação varia na família. A terceira ordem corresponde ao arranjo destas unidades de escapos em conjuntos distintos, e assim sucessivamente, totalizando até cinco ordens de complexidade descritas para a família (Trovó & Stützel,

2013). Em inflorescências compostas há unidades laterais de repetição das ordens de complexidade, também denominadas paracládios (Troll, 1964; Stützel & Trovó, 2013).

Vários termos têm sido utilizados para descrever os ramos aéreos que sustentam os escapos de inflorescências compostas em *Syngonanthus*, o que pode levar a interpretações ambíguas sobre o caráter vegetativo ou reprodutivo dessas estruturas. No entanto, como essas unidades surgem sempre associadas à formação de inflorescências e se repetem ao longo do caule subterrâneo, devem ser interpretadas como estruturas de natureza reprodutiva (Echternacht, 2012).

Echternacht (2012) propôs uma terminologia específica para padronizar a caracterização das inflorescências compostas em *Syngonanthus*, a qual é adotada neste estudo, utilizando-se o termo “sinflorescência” para referir-se a essas estruturas. Além disso, empregou os termos “eixo primário da sinflorescência” e “brácteas do eixo” para designar, respectivamente, as estruturas anteriormente denominadas “ramos floríferos” e “folhas do ramo florífero”, de modo a ressaltar sua natureza reprodutiva (Echternacht, 2012).

Entre as espécies de *Syngonanthus* que apresentam sinflorescências, o eixo primário pode possuir brácteas dispostas de forma espiralada, verticilada ou, na maioria dos casos, não apresentar brácteas (Echternacht, 2012). Considerando os diferentes graus de complexidade observados nas sinflorescências do gênero, Echternacht (2012) propôs, para fins práticos de identificação, a delimitação de sete grupos de padrões morfológicos baseados em caracteres diagnósticos, considerando a presença de inflorescências simples ou sinflorescências, bem como o comprimento e a disposição das brácteas ao longo do eixo primário. O padrão morfológico mais complexo é o tipo E (Echternacht, 2012: 191), caracterizado pela presença de sinflorescências cujas brácteas dispõem-se em verticilos ao longo do eixo primário, que pode ser ramificado ou não.

De acordo com a filogenia mais recente de *Syngonanthus*, sinflorescências do tipo E ocorrem em dois clados menores dentro do grande clado VI (Watanabe, 2015, não publicado). Um desses clados, composto por *Syngonanthus bellus* Moldenke e *S. humboldtii* (Kunth) Ruhland, possui distribuição mais restrita às regiões Norte, Nordeste e Centro-Oeste do Brasil (Watanabe, 2015; Echternacht & Watanabe, 2025). O outro clado, de interesse no presente estudo, inclui *S. grao-mogolensis* Silveira e *S. verticillatus* (Bong) Ruhland, ambas endêmicas de Minas Gerais (Watanabe, 2015; Echternacht & Watanabe, 2025). *Syngonanthus grao-mogolensis*, micro-endêmica da Serra Geral, especialmente em Grão-Mogol, é irmã de *S. verticillatus*, de distribuição mais ampla na Cadeia do Espinhaço (Watanabe, 2015; Echternacht & Watanabe, 2025).

Syngonanthus polyaxis Echtern. & M.C.T.Watan., descrita em 2021, é micro-endêmica da Serra Nova (município de Rio Pardo de Minas, MG - Echternacht *et al.*, 2021). O epíteto de *S. polyaxis* faz referência a “muitos eixos”, aludindo ao padrão singular de sua sinflorescência (Echternacht *et al.*, 2021). Em uma primeira análise, essa sinflorescência foi interpretada como uma variação do padrão tipo C, sinflorescência cujo eixo primário tem apenas um verticilo apical de brácteas (Echternacht, 2012: 191), devido a ocorrência de mais de um eixo e mais de um verticilo de brácteas (Echternacht *et al.*, 2021), fator que eleva a ordem de complexidade de suas sinflorescências (Stützel & Trovó, 2013). No entanto, as ramificações que ocorrem em seu eixo não ocorrem em sinflorescências tipo C, indicando que as sinflorescências de *S. polyaxis* podem estar mais próximas do tipo E.

O padrão das sinflorescências tipo E não foi até o momento estudado detalhadamente. Stützel & Trovó (2013: Fig. 7) afirmam que “*Syngonanthus verticillatus* é caracterizado por agrupamentos de folhas rosuladas separados por (*scapose*) entrenós em um caule aparentemente monopodial. Como e por que essas formas se desviaram das rosetas basais com um botríóide terminal de capítulos (como é típico para a maioria dos *Syngonanthus*) ainda não é compreendido”. O objetivo deste capítulo é compreender a estrutura das sinflorescências de maior ordem de complexidade em *Syngonanthus*, utilizando como modelo *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*, espécies que embora semelhantes morfológicamente, apresentam diferenças que são oportunidades para a compreensão das inflorescências do gênero.

Através de uma análise minuciosa da morfologia externa, em campo e em laboratório, assim como de cortes anatômicos de folhas, eixos da sinflorescência e escapos, pretende-se abordar as seguintes perguntas: (1) quantas ordens tem a sinflorescência neste grupo? (2) O ramo aéreo é vegetativo ou reprodutivo? (3) O eixo primário é terminal ou lateral na roseta? (4) A umbela de escapos é terminal ou lateral? (5) *Syngonanthus polyaxis* possui múltiplos eixos ou apenas um? (6) O padrão observado em *S. polyaxis* é similar ou distinto ao de *S. grao-mogolensis* e de *S. verticillatus*? (7) O eixo primário e escapos das sinflorescências das três espécies diferem anatomicamente? Dessa forma, pretende-se descrever detalhadamente o padrão morfológico da sinflorescência tipo E e realizar a descrição morfoanatômica das folhas, eixo primário e escapos das três espécies, com o propósito de contribuir com os conhecimentos sobre a arquitetura das sinflorescências de *Syngonanthus*, suas unidades de repetição e relações de homologia.

2. Materiais e Métodos

As espécies selecionadas para o estudo foram observadas, fotografadas e coletadas em Parques Estaduais de Minas Gerais, com apoio e autorização do Instituto Estadual de Florestas (IEF - 024/2024). Materiais testemunhos de cada espécie foram depositados nos herbários da Universidade Federal Viçosa – VIC e da Universidade Federal de Ouro Preto – OUPR. No município de Grão Mogol, no Parque Estadual de Grão Mogol, foram coletadas as espécies *S. grão-mogolensis* (Souto 59 [VIC] e *Echternacht* 3009 [OUPR]) e *S. verticillatus* (Souto 63 [VIC] e *Echternacht* 3022 [OUPR]); no município de Rio Pardo de Minas, no Parque Estadual de Serra Nova, foi coletada a espécie *S. polyaxis* (Souto 54 [VIC] e *Echternacht* 2988 [OUPR]). Os espécimes depositados no OUPR foram utilizados na análise para descrição morfológica da arquitetura das sinflorescências.

Em campo, foram observados indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento, desde fases vegetativas, com indivíduos jovens, estéreis, até o estágio reprodutivo em variadas fases. Os rizomas e as sinflorescências tiveram as folhas e brácteas do eixo retiradas para a localização das gemas, tanto em verticilos estéreis quanto naqueles produtores de escapos. Para cada espécie, cinco indivíduos foram selecionados, dos quais três foram sorteados aleatoriamente para coleta e fixação para análises anatômicas.

Para observação em microscopia de luz, foram segmentadas regiões da base, porção mediana e ápice das folhas, eixos das sinflorescências e escapos. Para *S. polyaxis* analisou-se o primeiro e o segundo entrenó do eixo primário devido à consideração de eixos distintos na descrição da espécie (Echternacht *et al.*, 2021). Para seleção das regiões basais e apicais foram descartados os 3 mm iniciais de cada extremidade e 1 cm de cada região foi armazenado para análise. O terço mediano foi definido proporcionalmente em relação ao tamanho de cada órgão, sendo coletado 1 cm dessa porção para análise. A descrição apresentada é baseada principalmente no terço mediano das estruturas. Os fragmentos foram fixados em solução de Formalina Neutra Tamponada (FNT) por 48h e posteriormente armazenados em etanol 70% (Kraus & Arduin, 1997). As amostras foram submetidas à desidratação em série etílica e incluídas em hidróxi-etil-metacrilato (Leica Historesin ®) conforme recomendações do fabricante.

Com o auxílio de um micrótomo rotativo automático (RM 2155, Leica® Microsystems GmbH, Wetzlar, Alemanha), foram obtidas secções transversais de 5 µm de espessura de cada região selecionada. Os cortes foram corados com azul de toluidina pH 4,4

(O'Brien & McCully, 1981) e montados em lâminas com resina sintética (Permount-Fisher®). As imagens foram capturadas no microscópio AX70TRF (Olympus Optical®, Tóquio, Japão) acoplado a um sistema de captura de imagens (AxioVision Release® 4.8.1, Carl Zeiss Vision® GmbH, Alemanha).

Para a análise em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), amostras dos mesmos órgãos analisados em microscopia de luz, previamente armazenados em etanol 70%, passaram por secagem em ponto crítico com CO₂ líquido (CPD030, Bal-Tec®, Balzers, Liechtenstein), seguida de metalização com ouro por pulverização catiônica (FDU 010, Balzers®, Liechtenstein), conforme os procedimentos de Bozzola & Russell (1999). Posteriormente, as amostras foram analisadas no microscópio Field Emission Gun (FEG, marca Jeol modelo IT700 HRLA).

3. Resultados

3.1. Padrão morfológico de sinflorescências tipo E

O padrão morfológico está representado na Fig. 1 utilizando *Syngonanthus verticillatus* como espécie modelo para representar as espécies analisadas. Os indivíduos formam um rizoma, do qual emerge uma roseta basal que permanece em estágio vegetativo por um período (Fig. 1A,B). O crescimento do rizoma é simpodial, originando sucessivas rosetas que constituem a porção vegetativa da planta (Fig. 1C,D). No centro da roseta, de forma terminal, forma-se o eixo primário da sinflorescência (Fig. 1A,E). As folhas da roseta basal podem se manter verdes ou iniciar o processo de senescência a partir desse momento, principalmente se a planta está em vegetação densa. Nesse caso, uma nova roseta basal surge no rizoma a partir de uma gema axilar (Fig. 1A,D). À medida que as folhas da roseta basal secam, as brácteas do eixo podem assumir um maior papel fotossintetizante, de forma escalonada, assim, pode ocorrer secamento gradual dos verticilos mais basais, enquanto as brácteas dos verticilos mais apicais assumem essa função fotossintética (Fig. 1E). Esse padrão de crescimento monopodial se repete em todos os verticilos ao longo do eixo primário, exceto naquele que origina os capítulos; nesse caso o meristema apical cessa o desenvolvimento do eixo e das brácteas assim que há diferenciação em escapos e capítulos (Fig. 1F).

Durante seu desenvolvimento, o eixo primário pode, também, apresentar crescimento simpodial natural ou estimulado pela interrupção por injúria desse eixo primário (Fig. 1E-G). Nota-se que a senescência do verticilo apical após o fim do ciclo reprodutivo do eixo parece atuar como um gatilho ambiental e também estimula o crescimento simpodial, formando

eixos de ramificações laterais e brácteas (Fig. 1F,G) Nessa situação, o crescimento prossegue a partir de gemas laterais, que originam um ou mais ramificações laterais. Este padrão é particularmente frequente em *Syngonanthus grao-mogolensis*.

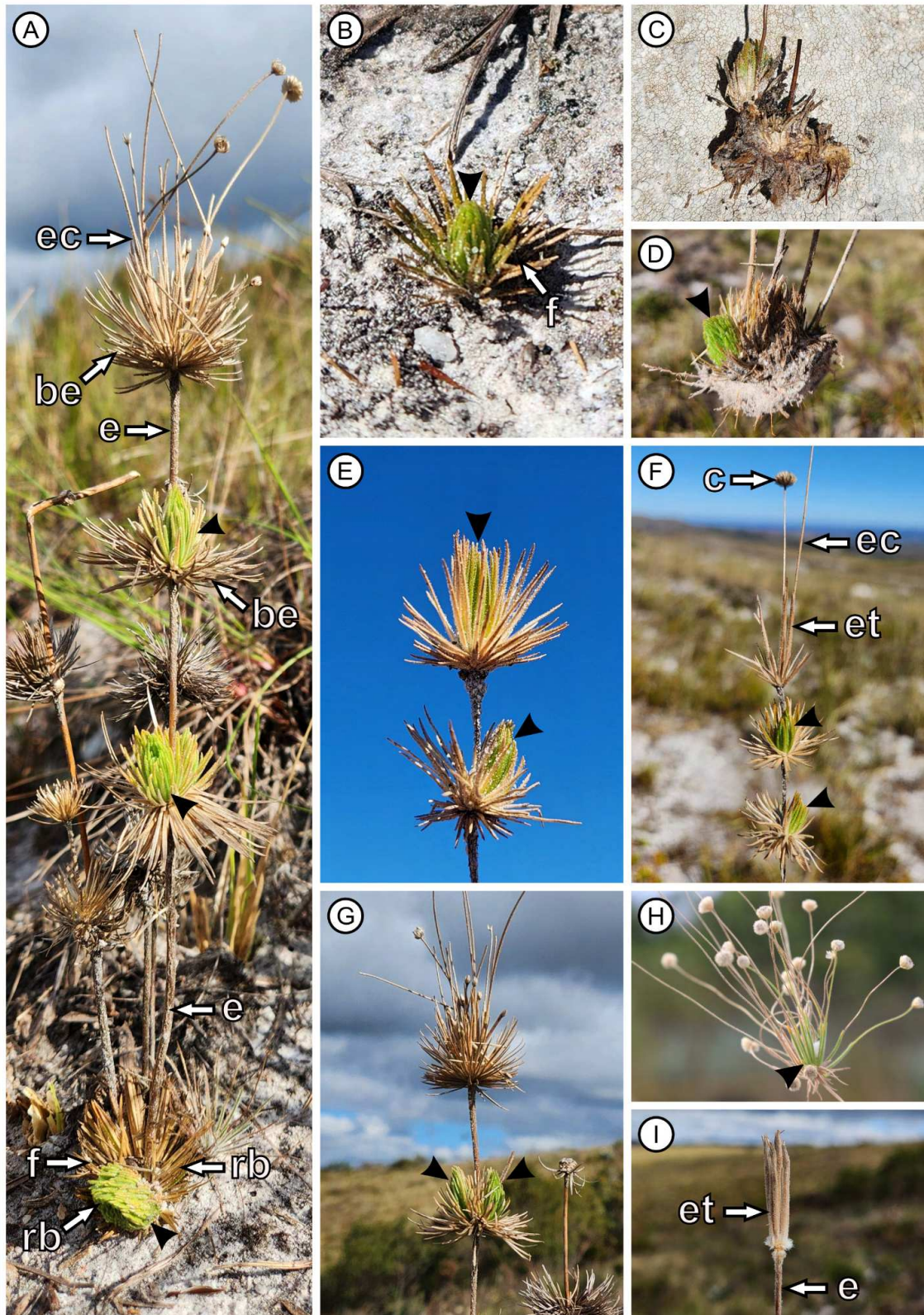


Figura 1 – Padrão morfológico de *Syngonanthus verticillatus*, espécie modelo do presente estudo. **A.** Hábito. **B.** Roseta basal. **C.** Rizoma. **D.** Renovação de roseta. **E, F, G.** Eixo primário da sinflorescência. **H.** Renovação de escapos e capítulos **I.** Verticilo apical portando espatas (com retirada das brácteas e escapos) **Abreviações:** be – brácteas do eixo, c – capítulo, e - eixo primário, ec – escapo, et – espata, f – folhas, rb – roseta basal, cabeça de seta – renovações. (Fotos A-G,I por M. Trovó em junho de 2025; Foto H por L. Echternacht em junho de 2024).

Todos os nós com brácteas verticiladas possuem gemas capazes de se desenvolver em novos ramos aéreos que podem, ou não, gerar uma umbela apical de escapos. Entretanto, quando o meristema do verticilo apical se diferencia em escapos terminais, sua atividade se restringe à formação de escapos, espatas e capítulos, não originando novos verticilos. Observa-se que o verticilo pode manter um estoque meristemático, permitindo a emissão de novos escapos, espatas e capítulos sob determinados estímulos ambientais, porém, mesmo nessas condições, não são produzidos novos eixos (Fig. 1H). Cada escapo contém individualmente uma espata (Fig. 1I). Em conjunto, formam um único feixe e não possuem brácteas entre si (Fig. 1I).

Considerando os ramos aéreos como estruturas reprodutivas, as espécies analisadas apresentam sinflorescências terminais, uma vez que o eixo primário emerge de forma terminal na roseta basal e a umbela de escapos e capítulos emergem de forma terminal no verticilo apical de brácteas.

As sinflorescências verticiladas (tipo E) são de segunda ordem, sendo a unidade de repetição uma sinflorescência de segunda ordem composta por um eixo que porta no ápice uma umbela de escapos com capítulos. De modo geral, há gemas presentes em todos os verticilos do eixo primário. Estas, quando ativadas, são capazes de gerar ramificações primárias (e secundárias em *S. grao-mogolensis*) ou sinflorescências de terceira ordem. Após a diferenciação do meristema do verticilo que origina os escapos, a capacidade de gerar ramificações é perdida.

De forma similar a *Syngonanthus grao-mogolensis* e *S. verticillatus*, *S. polyxis* tem um eixo primário, no entanto seu entrenó basal é polimórfico com redução abrupta do diâmetro a partir do segundo nó. Portanto, *S. polyxis* apresenta sinflorescência verticilada, tipo E.

3.2. *Syngonanthus polyaxis* e sinflorescências tipo E

A análise dos espécimes demonstra que o padrão de ramificação que ocorre em *Syngonanthus polyaxis* é mais consistente com as sinflorescências tipo E, aproximando-a morfologicamente de *S. grao-mogolensis* e *S. verticillatus*. Assim, considera-se que as três espécies integram o mesmo clado (Fig. 2) em razão das semelhanças morfológicas das sinflorescências, seu padrão morfológico e da distribuição geográfica, uma vez que *S. polyaxis* é a espécie com padrão E de ocorrência mais próxima a Grão-Mogol..

Ainda, *Syngonanthus polyaxis* e *S. verticillatus* apresentam ramos aéreos em padrões aparentemente mais definidos, com um número de verticilos pouco variável (ver seção 3.4). Contudo, enquanto a primeira possui entrenós de diferentes espessuras, com variação na cobertura por brácteas e indumento, a segunda apresenta entrenós mais uniformes. Já *S. grao-mogolensis* possui entrenós uniformes, mas com número altamente variável de verticilos (ver seção 3.4), além de aparente ramificação indefinida.

Em relação à ocorrência de sinflorescências tipo E em dois clados cabe duas interpretações: homoplasia, considerando que as plantas com inflorescências tipo E habitam ambientes com condições semelhantes, como solos ácidos e estresse hídrico sazonal; ou homologia, dado que as espécies são filogeneticamente próximas (Fig. 2). Além disso, todas as espécies do clado VI (Watanabe, 2015 não publicado) têm ancestral comum com inflorescência tipo C, que também pode ser classificada como uma inflorescência de segunda ordem. Assim, pode-se interpretar que a unidade de repetição de sinflorescências tipo E é homóloga às sinflorescências tipo C.

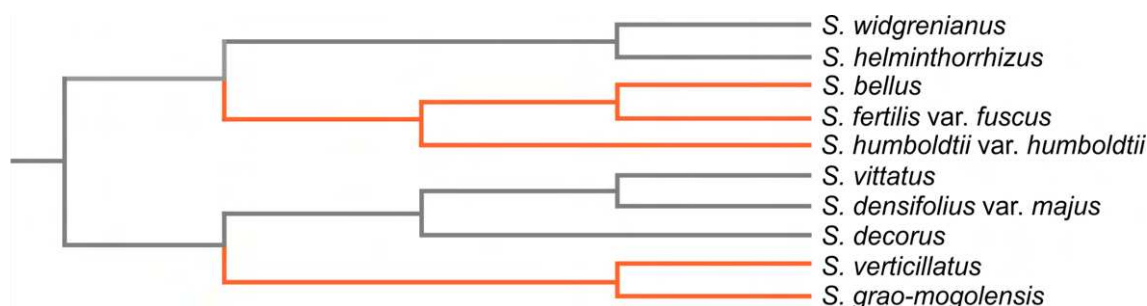


Figura 2 – Mapeamento de ocorrência de sinflorescências tipo E (Echternacht, 2012: 191). Parte do Clado VI (Watanabe, 2015, não publicado) adaptado. **Legenda:** cor laranja corresponde às linhagens com sinflorescências tipo E; cor cinza corresponde às linhagens com sinflorescências tipo C.

3.3. Particularidades e similaridades

As três espécies aqui analisadas apresentam um padrão similar, que varia quanto ao grau de ramificação dos eixos, conforme detalhado a seguir.

Syngonanthus grao-mogolensis é a espécie de maior porte entre as estudadas e também a que apresenta maior grau de ramificação do eixo primário a partir de gemas laterais (Fig. 3A-C). Observa-se tanto crescimento monopodial, com ou sem ramificações laterais (Fig. 4A,I), quanto crescimento simpodial (Fig. 4A,II,III). Quase todos os verticilos dos indivíduos examinados apresentam ramificações primárias com umbelas de capítulos apicais, elevando a sinflorescência à terceira ordem. Com frequência, ocorrem duas ramificações por verticilo, podendo haver ou não a presença de um eixo primário central (Fig. 4A,II). É comum que ocorram ramificações curtas com 1-2 verticilos de brácteas e sinflorescências de segunda ordem com apenas um capítulo (Fig. 4A). Além disso, essas ramificações laterais podem se subdividir novamente, e também apresentar umbela de escapos em seu ápice, elevando a sinflorescência à quarta ordem, sendo a unidade de repetição de segunda ordem (Fig. 4A). Nota-se ainda uma tendência gradual de redução do diâmetro do eixo a cada nova ramificação.

As folhas da roseta basal apresentam epiderme unisseriada (Fig. 5A-D). As células epidérmicas são isodiamétricas, com a parede periclinal externa mais espessa que as demais (Fig. 5A-D). Os estômatos ocorrem no mesmo nível das células epidérmicas e localizam-se em faixas laterais na face adaxial da epiderme e na face abaxial associadas a regiões de clorênquima subjacente (Fig. 5B,C).

O mesofilo é composto por clorênquima compacto que envolve três feixes vasculares, com câmaras subestomáticas simples (Fig. 5A-D). As folhas são heterobáricas, com extensões da bainha do feixe vascular (EBFs) de natureza parenquimática (Fig. 5A,B). No feixe vascular central, as EBFs ocorrem nas regiões de ambas as faces da epiderme (Fig. 5A,B), nos feixes vasculares laterais foram observadas formação de EBFs na região da face adaxial da epiderme, apenas na porção basal da folha (Fig. 5A). Entretanto, observa-se variação dessa característica, dentro de uma mesma folha e entre diferentes folhas, portanto destaca-se a necessidade de padronizar a análise ao terço mediano.

A compartimentalização do mesofilo por EBFs parece ser irregular, de modo que pode aparecer no corte (Fig. 5B) ou não (Fig. 5C). A condição mais frequentemente observada no terço mediano é a presença de EBFs do feixe central nas regiões de ambas as faces da epiderme (Fig. 5B). Todos os feixes vasculares são colaterais e estão envolvidos por uma

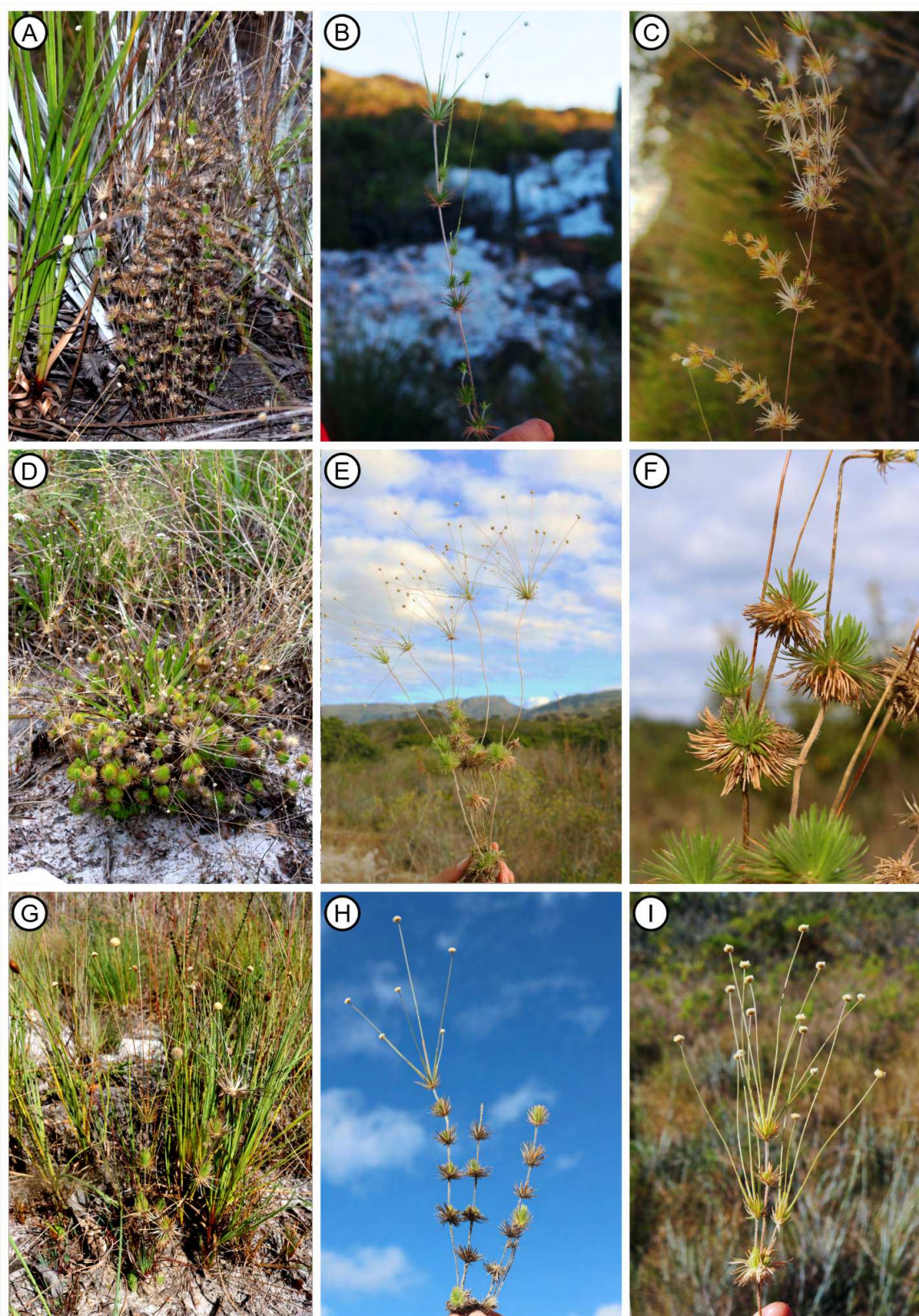


Figura 3 – Hábito em *Syngonanthus* de sinflorescências verticiladas. *Syngonanthus grao-mogolensis*: **A**. Hábito. **B**, **C**. Ramificações. *Syngonanthus polyaxis*: **D**. Hábito. **E**, **F**.

Ramificações. *Syngonanthus verticillatus*: **G.** Hábito. **H, I.** Ramificações. (Fotos por L. Echternacht em julho de 2024).

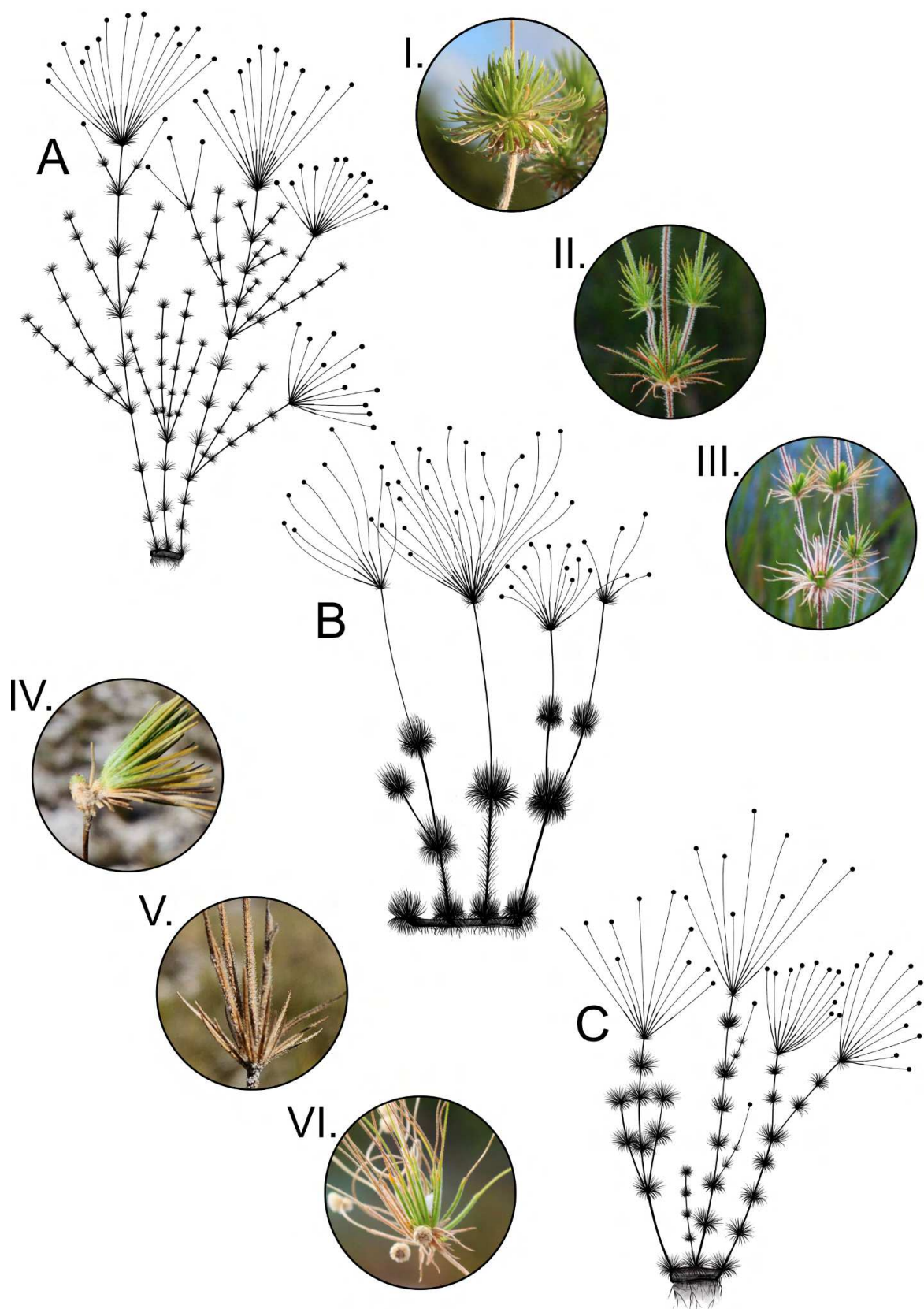


Figura 4 – Representação dos tipos de ramificações em *Syngonanthus* de sinflorescências verticiladas. **A.** *Syngonanthus grao-mogolensis*. **B.** *Syngonanthus polyaxis*. **C.** *Syngonanthus verticillatus*. **I.** *S. polyaxis*: Verticilo não ramificado. **II.** *S. grao-mogolensis*: Ramificações a partir de duas gemas laterais com dominância do eixo primário central. **III.** *S. grao-mogolensis*: Ramificações a partir de duas gemas laterais com ausência do eixo primário central. **IV.** *S. verticillatus*: Ramificação a partir de gema lateral em evidência. **V.** *S. verticillatus*: Verticilo apical com sinflorescência de segunda ordem senescente. **VI.** *S. polyaxis*: Renovação da sinflorescência de segunda ordem. (Ilustrações por D. Souto, em maio de 2025; Fotos I, II, III, VI por L. Echternacht em junho de 2024; Fotos IV, V por M. Trovó em junho de 2025).

bainha externa formada por células parenquimáticas maiores de paredes delgadas, e uma bainha interna composta por células menores de paredes espessas (Fig. 5A–D).

Diferenças anatômicas sutis foram observadas entre as porções basal, mediana e apical da folha. Na base o clorênquima é pouco desenvolvido, as células parenquimáticas das EBFs são mais bem desenvolvidas e há EBFs nos feixes vasculares laterais na região da face adaxial da epiderme (Fig. 5A). Na região mediana, o clorênquima é mais desenvolvido e os estômatos estão presentes em ambas as faces da epiderme (Fig. 5B,C). Na porção apical, o clorênquima permanece bem desenvolvido, e observa-se o processo de fusão dos três feixes vasculares (Fig. 5D).

O eixo primário apresenta atactostelo com 2-3 camadas de feixes vasculares colaterais e medula bem desenvolvida (Fig. 5E). O eixo, densamente piloso, exhibe alguns tricomas em secção transversal (Fig. 5E,F). Sob a epiderme ocorrem camadas de parênquima cortical colapsadas (Fig. 5E,F). Abaixo do parênquima cortical ocorre um anel contínuo de esclereídes por toda extensão do eixo (Fig. 5E,F). Os feixes vasculares são colaterais e estão envolvidos por fibras (Fig. 4F)

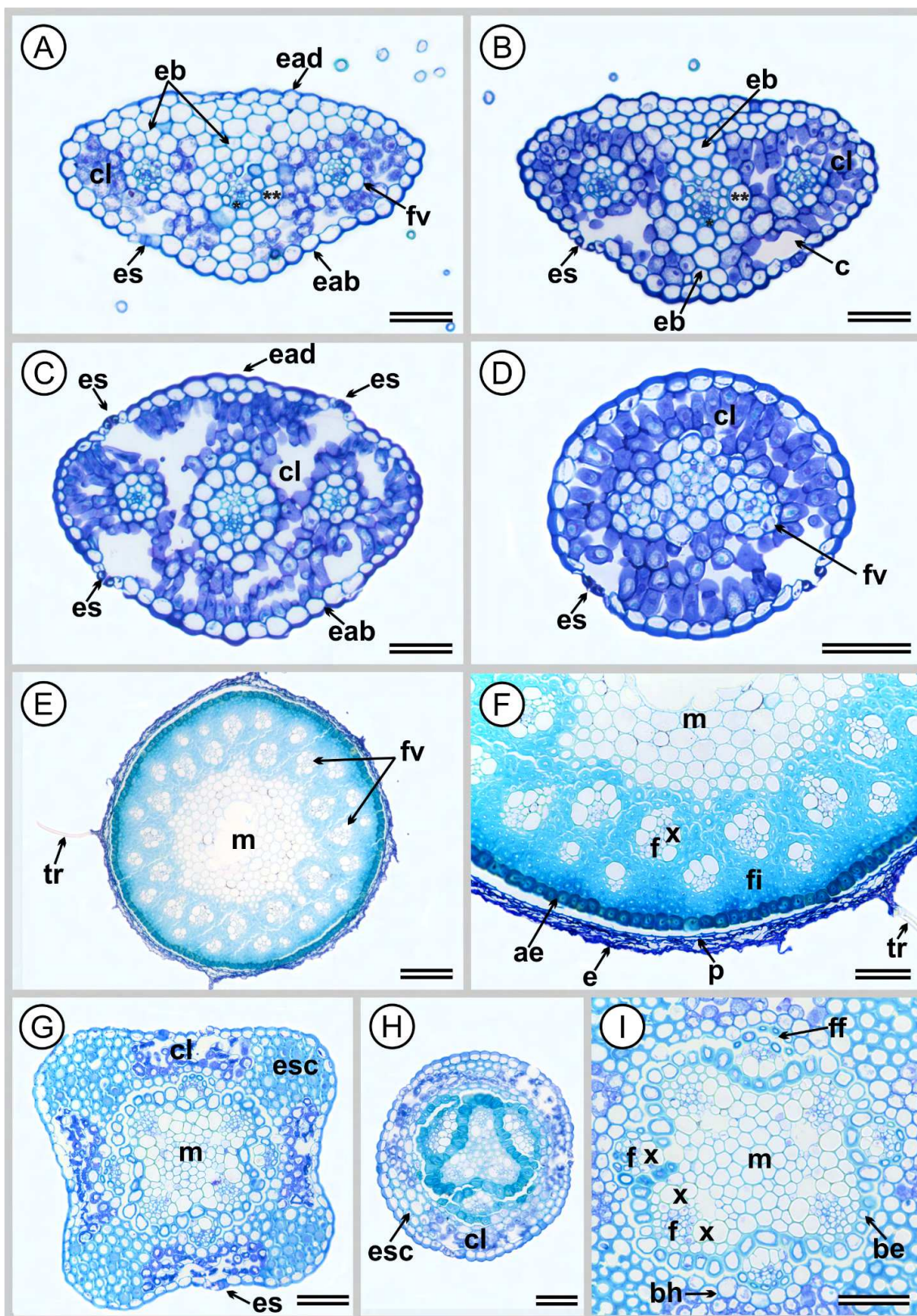


Figura 5 – Seções transversais de folhas (A-D), eixo primário da sinflorescência (E,F) e escapos (G-I) de *S. grao-mogolensis*. **A.** Base da folha. **B, C.** Porção mediana da folha. **D.** Ápice da folha. **E.** Porção mediana do eixo primário da sinflorescência. **F.** Detalhe do eixo primário. **G** Porção mediana do escapo com quatro costelas. **H.** Porção apical do escapo com

três costelas. **I.** Detalhe do cilindro central do escapo com quatro costelas. **Abreviações:** ae – anel de esclereídes, be – bainha espessada, bh – bainha hialina, c – câmara subestomática, cl – clorênquima, e – epiderme, eab – face abaxial da epiderme, ead – face adaxial da epiderme, eb – extensão da bainha do feixe, es – estômato, esc – esclerênquima, f – floema, ff – fibras do floema, fi – fibras, fv – feixe vascular, m – medula, p – parênquima, tr - tricoma, x – xilema, * – bainha interna do feixe vascular, ** – bainha externa do feixe vascular. **Barras de escala:** A, B, C, F, G, H, I = 50 µm; D = 25 µm; E = 100 µm. (Fotos por D. Souto em maio de 2025).

Os escapos apresentam quatro costelas e são compostos por epiderme, córtex e cilindro vascular (Fig. 5G). A epiderme é unisseriada, formada por células pequenas de parede periclinal externa mais espessa que as demais (Fig. 5G). Os estômatos ocorrem no mesmo nível das demais células epidérmicas e restritos às regiões intercostais, associadas ao clorênquima (Fig. 5G). O córtex apresenta quatro regiões de esclerênquima alternadas com quatro regiões de clorênquima (Fig. 5G). Também ocorrem escapos com três costelas, alternando três regiões de clorênquima com três regiões de esclerênquima (Fig. 5H). A medula dos escapos é composta por células de parede hialina sem inclusões celulares (Fig. 5G-H).

O cilindro central é envolto por bainha externa parenquimática, descontínua e hialina, e por bainha interna contínua, espessa (Fig. 5I), entretanto, escapos onde ocorrem três costelas apresentaram ambas bainhas espessadas (Fig. 5H). Há feixes vasculares internos e externos à bainha espessa (Fig. 5I). Os feixes vasculares externos são menores e apresentam fibras floemáticas em padrão de arco, que dão impressão de continuidade da bainha espessa (Fig. 5I). Escapos com quatro costelas apresentam quatro feixes vasculares internos e quatro feixes vasculares externos, assim como os escapos com três costelas apresentam três feixes vasculares internos e três feixes vasculares externos (Fig. 5G,H).

Em MEV é possível observar que ocorrem três tipos de tricomas em *Syngonanthus grao-mogolensis*, distribuídos de forma esparsa por toda a superfície foliar, exceto nas faixas estomáticas (Fig. 6A). Todos os tricomas são multicelulares, incluindo tricomas capitados secretores com cabeças secretoras cilíndricas (Fig. 6B), tricomas tectores (Fig. 6C) e tricomas malpighiáceos dos tipos assimétricos (Fig. 6D) e simétrico (Fig. 6E).

Os estômatos são do tipo paracítico e apresentam crista estomática (Fig. 6F). A cera epicuticular é ornamentada com estrias finas paralelas ao longo das células epidérmicas (Fig.

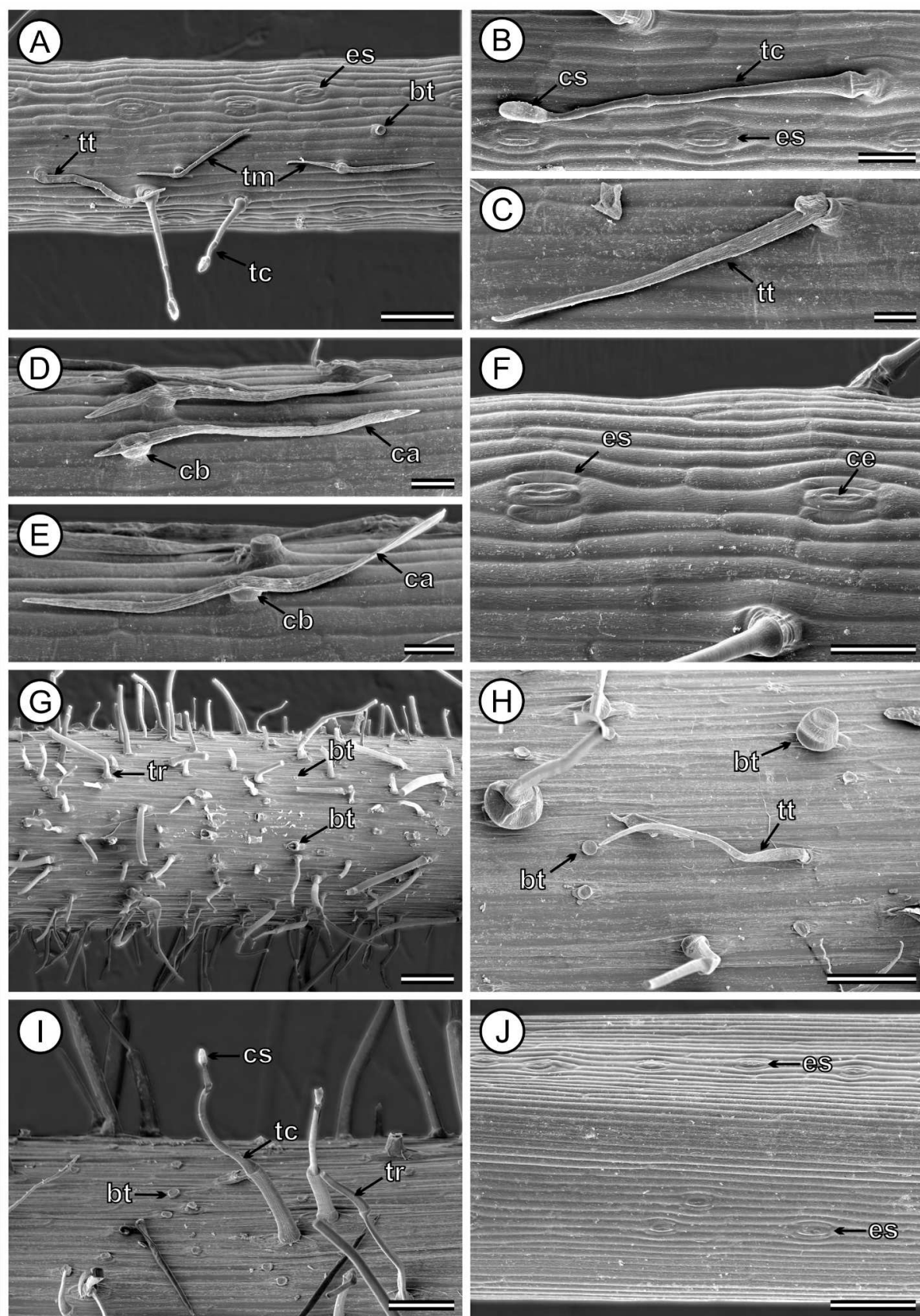


Figura 6 – Folhas (A–F), eixo primário da sinflorescência (G–I) e escapo (J) de *S. grao-mogolensis* em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). A. Visão geral da face

abaxial da epiderme. **B.** Detalhe dos estômatos. **C.** Detalhe do tricoma malpighiáceo tipo assimétrico. **D.** Detalhe do tricoma secretor. **E.** Detalhe do tricoma malpighiáceo tipo simétrico. **F.** Detalhe do tricoma tector. **G.** Visão geral do eixo primário. **H.** Detalhe do tricoma tector. **I.** Detalhe do tricoma secretor. **J.** Visão geral do escapo. **Abreviações:** bt – base de tricoma, ca – célula apical, cb – célula basal, ce – crista estomática, cs – cabeça secretora, es – estômato, tc – tricoma capitado secretor, tm – tricoma malpighiáceo, tr – tricoma, tt – tricoma tector. **Barras de escala:** A, H, I, J = 100 µm; B, F = 50 µm; C = 20 µm; D, E = 25 µm; G = 200 µm. (Fotos por D. Souto em maio de 2025).

6F), conferindo um aspecto estriado ou liso, a depender do aumento observado. Ocorrem pequenos grânulos de cera ou resíduos externos na superfície (Fig. 6B-F).

O eixo primário da sinflorescência é densamente piloso (Fig. 6G) e apresenta tricomas tectores (Fig. 6H) e tricomas capitados secretores (Fig. 6I). Devido à deciduidade dos tricomas no eixo, a maioria se torna não identificável, portanto, esses tricomas danificados são chamados apenas de “tricomas” (Fig. 6).

Os escapos são glabros com faixas estomáticas em fileiras longitudinais - o aspecto espiral que a fileira apresenta se deve à própria torção do órgão (Fig. 6J).

Para *Syngonanthus polyaxis* considera-se que ocorre um eixo primário na sinflorescência que apresenta até três verticilos de brácteas no eixo, sendo o representante com menor número de verticilos dentro do grupo (Fig. 3D-F). Embora o comprimento do eixo primário varie, o primeiro verticilo ocorre, em todos os casos observados, aproximadamente na mesma altura (Fig. 3E), conferindo um aspecto uniforme semelhante àquele de sinflorescências do tipo C (Echternacht, 2012: 191). O eixo primário pode apresentar polimorfismo no entrenó basal: podem ocorrer brácteas espiraladas caducas, essas brácteas podem estar ausentes ou ainda o eixo pode exibir indumento lanoso caducifólio, ou ser glabro (Echternacht *et al.*, 2021). Há ocorrência de ramificações por crescimento monopodial e por crescimento simpodial (Fig. 4B,I,II,III). Não foram observadas ramificações laterais com umbela de escapos no ápice, no entanto, considera-se que devido à ocorrência da ramificação, a sinflorescência é potencialmente de terceira ordem. Ainda foram observados casos de injúria do eixo primário que geraram ramificações das gemas laterais, as quais apresentaram umbelas de escapos no ápice (Fig. 4B). As ramificações não se subdividem novamente (Fig. 4B). A redução do diâmetro ao longo da formação do eixo primário da sinflorescência ocorre de forma mais abrupta.

As folhas da roseta basal de *Syngonanthus polyaxis* apresentam epiderme unisseriada (Fig. 7A–D). As células epidérmicas são isodiamétricas a levemente alongadas no sentido periclinal, com paredes periclinais externas levemente mais espessas que as demais nas porções basal e mediana da folha (Fig. 7A–C). Os cortes da porção apical estão levemente oblíquos, dando a impressão que as células epidérmicas do ápice foliar têm parede periclinal externa mais espessa que as demais (Fig. 7D). Ocorrem algumas células mais altas acima das demais células epidérmicas que correspondem à base dos tricomas (Fig. 7B,C). Os estômatos ocorrem no mesmo nível das células epidérmicas e localizam-se em fendas longitudinais na face abaxial da epiderme e próximo às margens da face adaxial da epiderme, associados a regiões de clorênquima, principalmente no terço mediano da folha (Fig. 7B–D). As fendas não se estendem completamente até a base e o ápice; cortes do terço mediano onde não ocorrem fendas longitudinais estão mais próximas ao ápice ou à base da folha, mesmo com todo cuidado na padronização dos cortes (Fig. 7C).

O mesofilo é composto por clorênquima frouxamente organizado que envolve três feixes vasculares, com câmaras subestomáticas simples (Fig. 7B,C). As folhas são heterobáricas, com EBFs de natureza parenquimática (Fig. 7B,C). As EBFs podem ocorrer em todos os feixes vasculares nas regiões de ambas as faces da epiderme (Fig. 7B,C), contudo, há variação dessa característica, dentro de uma mesma folha e entre diferentes folhas, pois as EBF's podem não aparecer nas extremidades basais e apicais. A EBF do feixe central na região de ambas as faces da epiderme parece ser regular em toda a extensão da folha, assim como as EBFs dos feixes laterais na região da face adaxial da epiderme (Fig. 7B,C), esta foi observada como condição constante nos cortes. Mas as EBFs na região da face abaxial da epiderme dos feixes laterais podem não aparecer nos cortes. Os feixes vasculares são colaterais e estão envolvidos por uma bainha externa formada por células parenquimáticas maiores de paredes delgadas, e uma bainha interna composta por células menores de paredes delgadas (Fig. 7A–C).

Entre as porções basal, mediana e apical da folha, há algumas diferenças anatômicas. Na base não há distinção entre os tipos de parênquima que ocorrem (Fig. 7A). Na porção mediana, o clorênquima é mais desenvolvido e é possível observar os estômatos em ambas as faces da epiderme (Fig. 7B,C). Na face adaxial da epiderme os estômatos parecem estar mais associados às margens (Fig. 7C) No ápice foliar, o clorênquima permanece bem desenvolvido, e ocorre o processo de fusão dos três feixes vasculares (Fig. 7D).

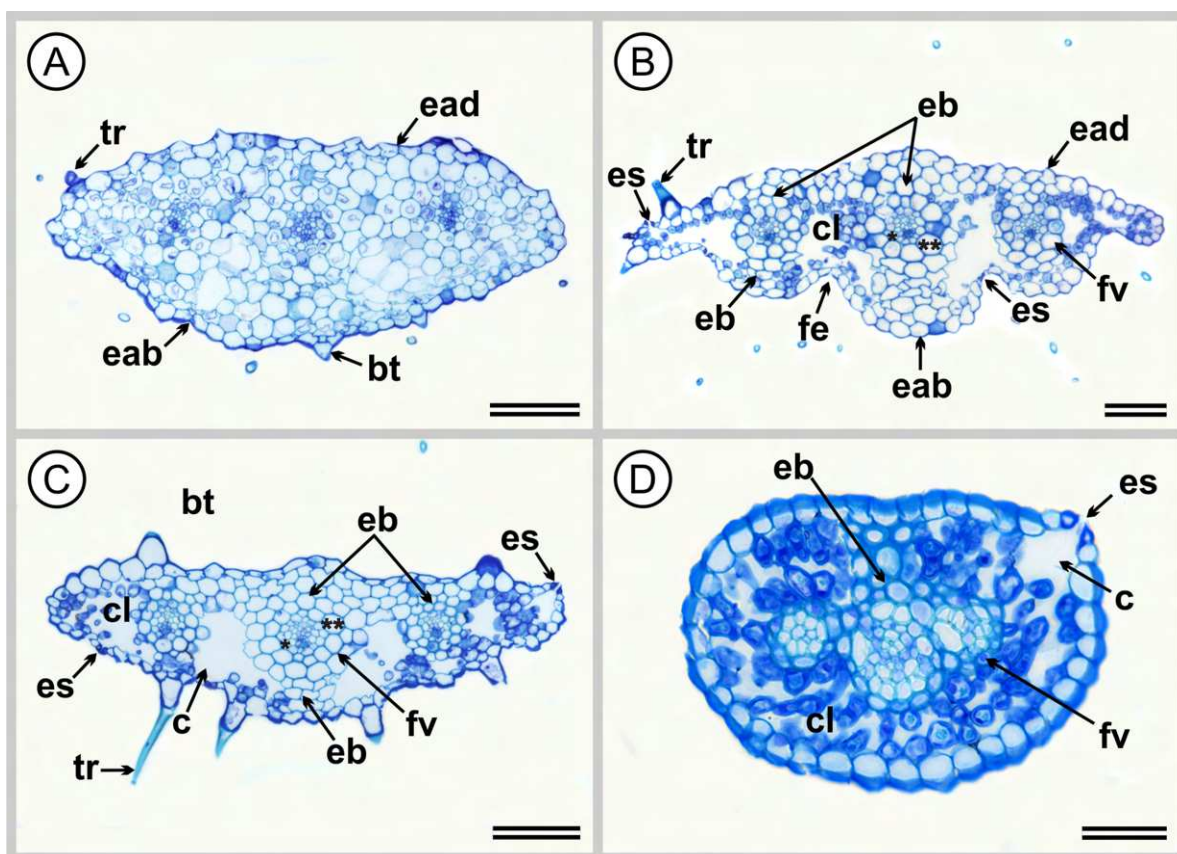


Figura 7 – Seções transversais das folhas de *S. polyaxis*. **A.** Base da folha. **B, C.** Porção mediana da folha. **D.** Ápice da folha. **Abreviações:** bt – base de tricoma, c – câmara subestomática, cl – clorênquima, eab – face abaxial da epiderme, ead – face adaxial da epiderme, eb – extensão da bainha do feixe, es – estômato, fe – fendas longitudinais, fv – feixe vascular, tr - tricoma, * – bainha interna do feixe vascular, ** – bainha externa do feixe vascular. **Barras de escala:** A-C = 100 μ m; D = 25 μ m. (Fotos por D. Souto em maio de 2025).

O primeiro entrenó do eixo primário apresenta atactostelo com 2-3 camadas de feixes vasculares colaterais e medula bem desenvolvida (Fig. 8A). Sob a epiderme, há camadas de parênquima cortical, nesse caso, também colapsadas (Fig. 8A). Subjacente ao parênquima cortical, observa-se um anel contínuo de esclereídes ao longo de todo o eixo (Fig. 8A,B). Os feixes vasculares são colaterais e estão circundados por fibras (Fig. 8B). O segundo entrenó do eixo primário apresenta atactostelo com 1-2 camadas de feixes vasculares colaterais e medula bem desenvolvida (Fig. 8A). O córtex exibe 6-7 camadas de parênquima cortical (Fig. 8C,D). Mais internamente há um anel contínuo de esclereídes (Fig. 8C,D). Os feixes vasculares são colaterais, envoltos por fibras (Fig. 8D). Ambos entrenós apresentam tricomas (Fig. 8A,C). É possível notar que ocorre redução abrupta do diâmetro do

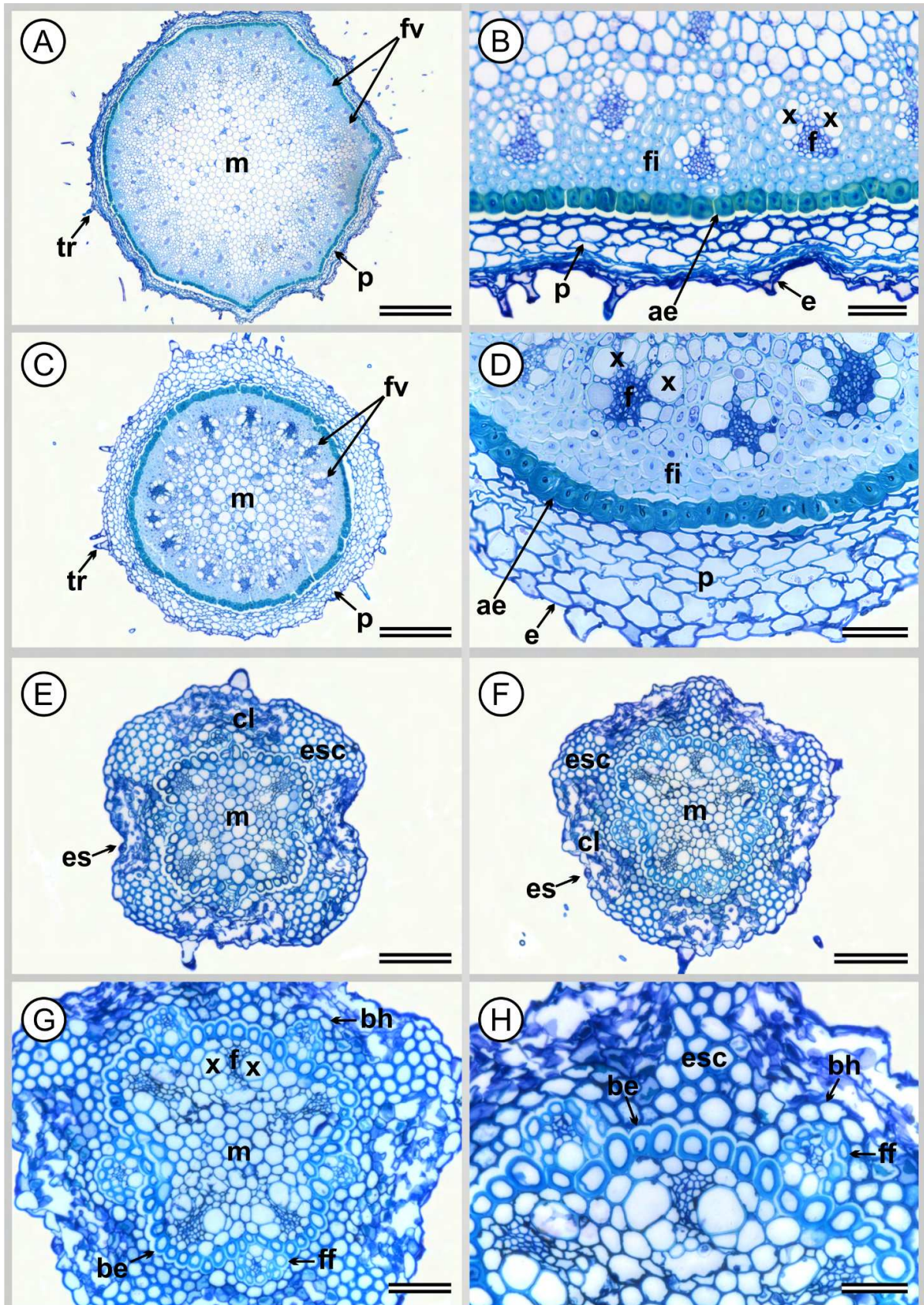


Figura 8 – Seções transversais do primeiro (A,B) e segundo (C,D) entrenó do eixo primário da sinflorescência e escapos (E-H) de *S. polyaxis*. A. Visão geral do primeiro entrenó. B.

Detalhe dos tecidos. **C.** Visão geral do segundo entrenó. **D.** Detalhe dos tecidos. **E.** Escapo com quatro costelas. **F-H.** Escapo com cinco costelas. **Abreviações:** ae – anel de esclereídes, be – bainha espessa, bh – bainha hialina, cl – clorênquima, e – epiderme, es – estômato, esc – esclerênquima, f - floema, ff – fibras do floema, fi – fibras, fv – feixe vascular, m – medula, p – parênquima, tr - tricoma, x – xilema. **Barras de escala:** A, C = 200 μm ; B, D, G = 50 μm ; E, F = 100 μm ; H = 30 μm . (Fotos por D. Souto em maio de 2025).

eixo entre o primeiro e o segundo entrenó (Fig. 8A,C). O segundo entrenó tem menor diâmetro, menos camadas de feixes vasculares colaterais e medula menos desenvolvida (Fig. 8C).

Ocorrem dois tipos de escapos em *S. polyaxis*: escapos com quatro e cinco costelas; constituídos por epiderme, córtex e cilindro vascular (Fig. 8E,F). A epiderme é unisseriada, com células pequenas e parede periclinal externa levemente mais espessa (Fig. 8E,F). As células mais altas presentes na epiderme correspondem à base dos tricomas (Fig. 8E,F). Os estômatos se distribuem no mesmo nível das células epidérmicas e estão restritos às regiões intercostais, associados ao clorênquima (Fig. 8E,F). O córtex alterna quatro (ou cinco) regiões de esclerênquima com quatro (ou cinco) regiões de clorênquima (Fig. 8E,F).

O cilindro vascular é delimitado externamente por uma bainha parenquimática hialina, descontínua, e internamente por uma bainha espessa e contínua (Fig. 8G,H). Os feixes vasculares estão dispostos tanto no interior quanto no exterior dessa bainha espessa (Fig. 8G,H). Os feixes externos são menores e possuem fibras floemáticas organizadas em arco, conferindo aparência de continuidade com a bainha espessa (Fig. 8H). Nos escapos com quatro costelas, observam-se quatro feixes vasculares internos e quatro externos, enquanto nos de cinco costelas ocorrem cinco feixes vasculares internos e cinco externos (Fig. 8E-H).

Em MEV, observam-se dois tipos de tricomas em *Syngonanthus polyaxis*, distribuídos por toda a superfície foliar (Fig. 9A). Todos os tricomas são multicelulares, incluindo tricomas capitados secretores, com cabeças cilíndricas (Fig. 9B,C), e tricomas malpighiáceos, tanto assimétricos (Fig. 9B) quanto simétricos (Fig. 9C).

As folhas apresentam fendas longitudinais, principalmente no terço mediano, onde se concentra a maioria dos estômatos (Fig. 9A). Os estômatos são do tipo paracítico e possuem crista estomática (Fig. 9B). A cera epicuticular exhibe ornamentação em estrias finas, paralelas ao eixo das células epidérmicas (Fig. 9B,C), resultando em aparência estriada ou lisa, a depender do aumento utilizado. Pequenos grânulos de cera ou resíduos externos podem ser observados na superfície (Fig. 9A-C).

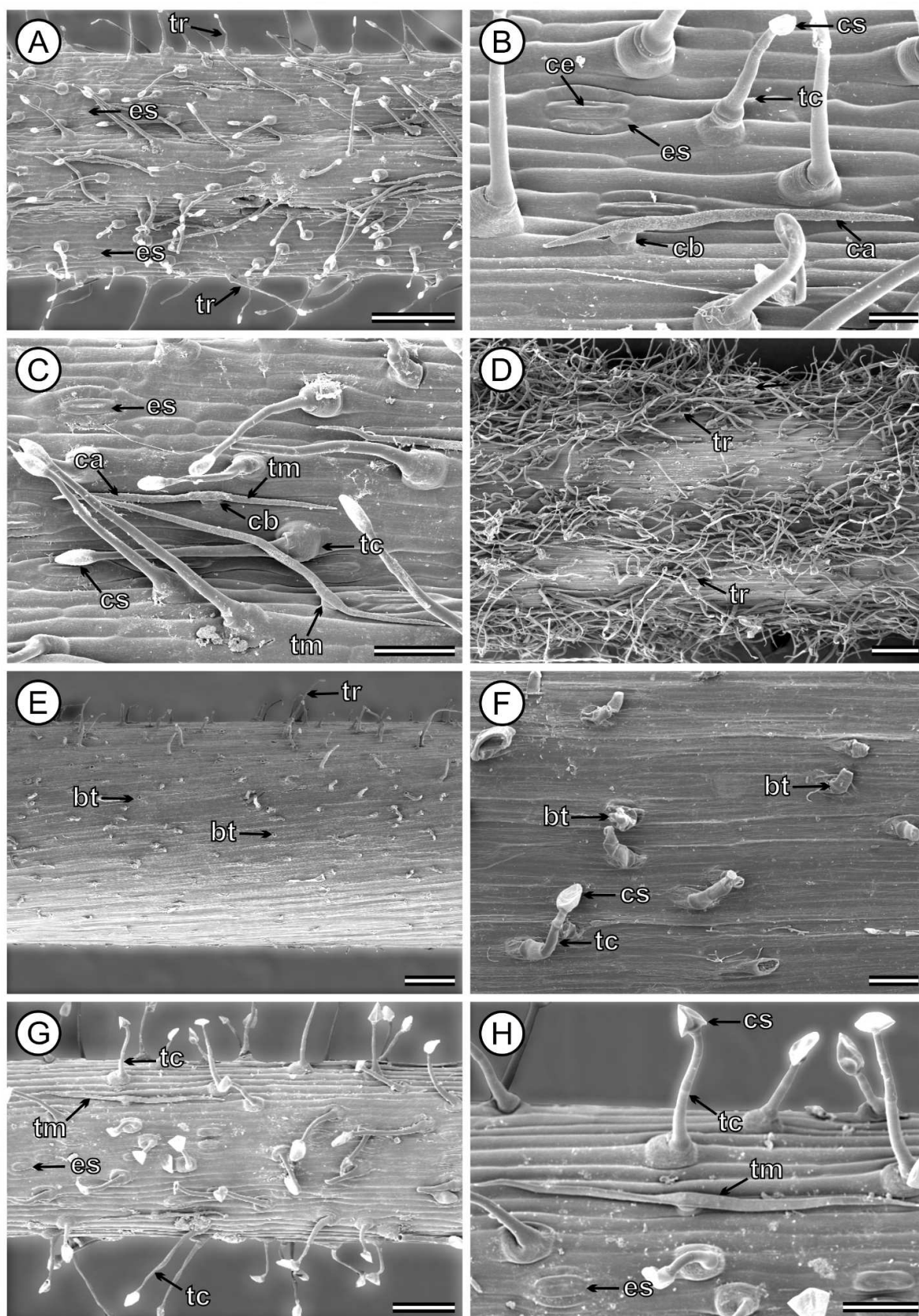


Figura 9 – Folhas (A–C), primeiro (D) e segundo (E,F) entrenós do eixo primário da sinflorescência e escapo (G,H) de *S. polyaxis* em Microscopia Eletrônica de Varredura

(MEV). **A.** Visão geral da face abaxial da epiderme. **B.** Detalhe dos estômatos e tricomas. **C.** Detalhe dos tricomas. **D.** Visão geral do primeiro entrenó. **E.** Visão geral do segundo entrenó. **F.** Detalhe do tricoma capitado secretor. **G.** Visão geral do escapo. **H.** Detalhe dos tricomas. **Abreviações:** bt – base de tricoma, ca – célula apical, cb – célula basal, ce – crista estomática, cs – cabeça secretora, es – estômato, tc – tricoma capitado secretor, tm – tricoma malpighiáceo, tr – tricoma. **Barras de escala:** A, D, E = 200 μm ; B = 25 μm ; C, F, H = 50 μm ; G = 100 μm . (Fotos por D. Souto em maio de 2025).

O eixo primário da sinflorescência é piloso, sendo o primeiro entrenó densamente recoberto por tricomas (Fig. 9D) e o segundo entrenó menos piloso (Fig. 9E). Devido à deciduidade, muitos tricomas tornam-se fragmentados, sendo referidos apenas como “tricomas” quando sua morfologia não pode mais ser determinada (Fig. 9D,E). Tricomas capitados secretores com cabeça aparentemente triangular também foram observados em ambos os entrenós (Fig. 9F).

Os escapos são pilosos, com tricomas capitados secretores de cabeça secretora aparentemente triangular (Fig. 9G,H) e tricomas malpighiáceos (Fig. 9G,H), sem registro de tricomas malpighiáceos assimétricos.

Syngonanthus verticillatus apresenta um número menos variável de verticilos (Fig. 3 G-I). Ocorre crescimento monopodial e simpodial (Fig. 4C,I,II,III). Assim como em *S. grao-mogolensis*, ocorrem ramificações laterais curtas, com 1–2 verticilos de brácteas com unidades de repetição de segunda ordem frequentemente com apenas um a poucos capítulos (Fig. 3I; Fig. 4C). No entanto, diferentemente de *S. grao-mogolensis*, é mais comum que cada verticilo origine uma única ramificação lateral (Fig. 4C). De modo semelhante a *S. polyaxis*, essas ramificações laterais não se subdividem novamente (Fig. 3I; Fig. 4C). Observa-se ainda, tal como em *S. grao-mogolensis*, uma tendência de redução gradual do diâmetro ao longo de algumas ramificações e menos vigor na formação das unidades de repetição; contudo, em alguns casos, o diâmetro pode se manter constante ou até mesmo apresentar aumento em relação às porções mais basais da planta.

As folhas da roseta basal de *Syngonanthus verticillatus* apresentam epiderme unisseriada (Fig. 10A–D). As células epidérmicas são isodiamétricas, com paredes periclinais externas levemente mais espessas que as demais (Fig. 10A–D). As células mais altas na epiderme correspondem à base dos tricomas (Fig. 10A–D). Os estômatos situam-se em nível um pouco mais elevado que as demais células epidérmicas (Fig. 10A–D). Em ambas as faces

da epiderme, os estômatos estão organizados em faixas longitudinais e associados a regiões de clorênquima; na face adaxial da epiderme, encontram-se mais próximos às margens (Fig. 10A–D).

O mesofilo é constituído por clorênquima compacto que envolve os feixes vasculares, com câmaras subestomáticas simples (Fig. 10B,C). Na amostragem, folhas com três feixes vasculares parece ser o padrão da espécie, mas um indivíduo apresentou folha com cinco feixes vasculares (Fig. 10B). As folhas são heterobáricas. As células das EBFs apresentam paredes espessas, e a coloração azul-piscina, decorrente da metacromasia do Azul de Toluidina, indica que o tecido no terço mediano e ápice foliae é esclerenquimático (Fig. 10B–D).

As EBFs podem ocorrer em todos os feixes vasculares na região da face adaxial da epiderme (Fig. 10A–D), embora haja variação nessa característica. A EBF do feixe central na região da face adaxial da epiderme esteve presente em todos os cortes (Fig. 10A–D). Na porção basal da folha, as EBFs ocorrem em todos os feixes vasculares na região da face adaxial da epiderme, e o feixe central apresenta EBF em ambas as faces da epiderme (Fig. 10A). Além disso, na base da folha, as paredes celulares das EBFs são delgadas, indicando ausência ou baixo grau de lignificação nessa região (Fig. 10A). Como a compartimentalização do mesofilo parece ser variável ou irregular, pode não haver EBFs nos feixes vasculares laterais (Fig. 10B,C). Nas folhas com cinco feixes vasculares, apenas os três centrais apresentam EBFs (Fig. 10B). A condição mais frequente nos cortes é a presença de EBFs no feixe central em ambas as faces da epiderme, EBFs na região da face adaxial da epiderme no dois feixes laterais ao central e ausência de EBFs nos feixes laterais mais próximos à margem (Fig. 10C). Todos os feixes vasculares são colaterais e estão envolvidos por uma bainha externa composta por células maiores, de paredes espessas e aparentemente lignificadas, conforme indicado pela metacromasia, e por uma bainha interna formada por células menores, também de paredes espessas (Fig. 10A–C).

Além das diferenças nas EBFs, observam-se algumas variações entre as porções basal, mediana e apical da folha. Na base, o clorênquima é menos desenvolvido (Fig. 10A). Na porção mediana, o clorênquima apresenta maior desenvolvimento, sendo possível observar estômatos em ambas as faces da epiderme (Fig. 10B,C). No ápice foliar, o clorênquima permanece bem desenvolvido, e há processo de fusão dos feixes vasculares (Fig. 10D).

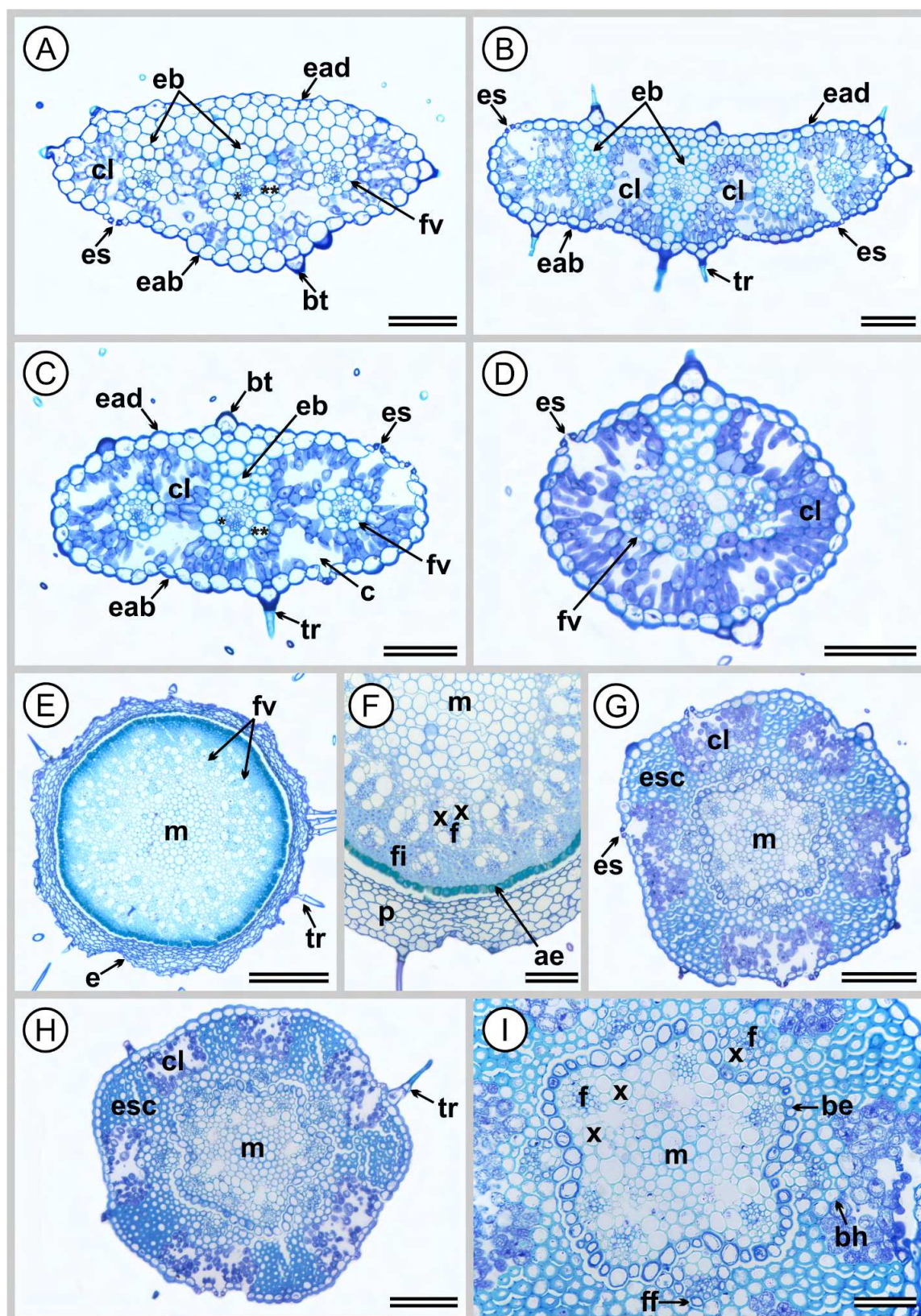


Figura 10 – Seções transversais das folhas (A-D), eixo primário da sinflorescência (E,F) e escapos (G-H) de *S. verticillatus*. **A.** Base da folha. **B, C.** Porção mediana da folha. **D.** Ápice da folha. **E.** Porção mediana do eixo primário da sinflorescência. **F.** Detalhe do eixo primário. **G.** Porção mediana do escapo com cinco costelas. **H.** Porção mediana do escapo com seis

costelas. **I.** Detalhe do cilindro central do escapo com cinco costelas. **Abreviações:** ae – anel de esclereídes, be – bainha espessa, bh – bainha hialina, bt – base do tricoma, c – câmara subestomática, cl – clorênquima, e – epiderme, eab – face abaxial da epiderme, ead – face adaxial da epiderme, eb – extensão da bainha do feixe, es – estômato, esc – esclerênquima, f – floema, ff – fibras do floema, fi – fibras, fv – feixe vascular, m – medula, p – parênquima, tr – tricoma, x – xilema, * – bainha interna do feixe vascular, ** – bainha externa do feixe vascular. **Barras de escala:** A-H = 100 µm; I = 50 µm. (Fotos por D. Souto em maio de 2025).

O eixo primário possui atactostelo, com 1-2 camadas de feixes vasculares colaterais dispostos em torno de uma medula bem desenvolvida (Fig. 10E). A superfície do eixo é densamente pilosa, sendo visíveis tricomas em secção transversal (Fig. 10E). Imediatamente abaixo da epiderme, observa-se parênquima cortical (Fig. 10E,F). Subjacente a esta região, há um anel contínuo de esclereídes ao longo de todo o eixo (Fig. 10F). Os feixes vasculares são colaterais e encontram-se circundados por fibras (Fig. 10F).

Observa-se considerável variação nos escapos de *Syngonanthus verticillatus*. Foram registrados escapos apresentando cinco ou seis costelas, com diferentes números de feixes vasculares (Fig. 10G,H). Estruturalmente, os escapos são compostos por epiderme, córtex e cilindro vascular (Fig. 10G,H). A epiderme é unisseriada, formada por células pequenas, com parede periclinal externa espessa (Fig. 10G,H). Células alongadas presentes acima da epiderme correspondem às bases dos tricomas (Fig. 10G,H). Os estômatos estão situados em nível mais elevado que as demais células epidérmicas, restritos às regiões intercostais e associados ao clorênquima (Fig. 10G,H).

O córtex apresenta disposição alternada de cinco (ou seis) regiões de esclerênquima e cinco (ou seis) regiões de clorênquima (Fig. 10G,H). O cilindro vascular é delimitado externamente por uma bainha parenquimática hialina, descontínua, e internamente por uma bainha contínua de paredes espessas (Fig. 10I). Os feixes vasculares estão distribuídos tanto no interior quanto no exterior dessa bainha interna espessa (Fig. 10I). Os feixes externos são menores e possuem fibras floemáticas organizadas em arco, conferindo continuidade visual com a bainha espessa (Fig. 10I). Em escapos com cinco costelas, foram observados seis feixes vasculares internos (sendo dois geminados) e cinco externos, enquanto nos de seis costelas, ocorreram sete feixes internos (sendo dois geminados) e seis externos (Fig. 10G,H). Também foram registrados escapos com cinco costelas apresentando cinco feixes internos e cinco externos.

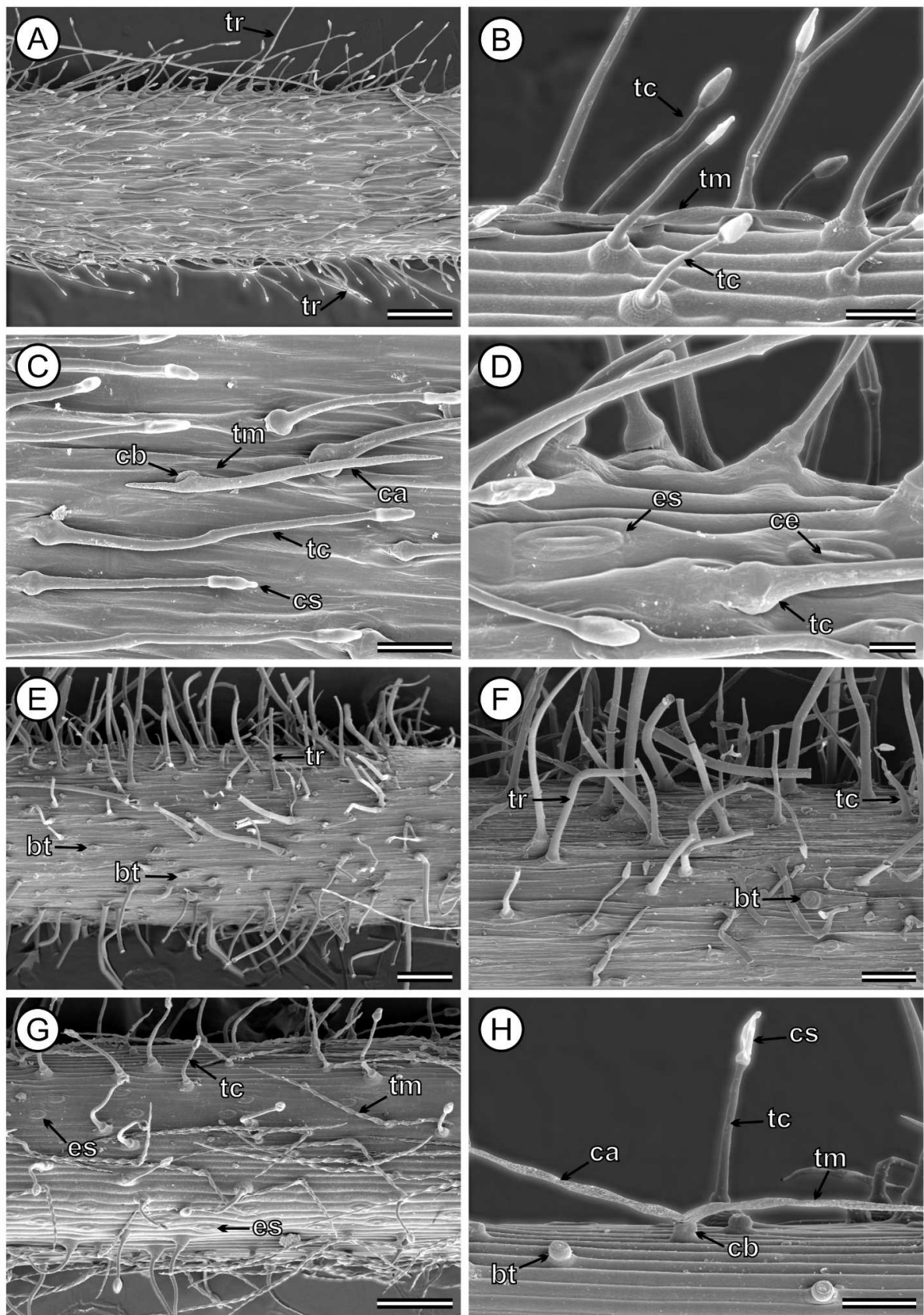


Figura 11 – Folhas (A–D), eixo primário da sinflorescência (E,F) e escapo (G,H) de *S. verticillatus* em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). **A.** Visão geral da face abaxial

da epiderme. **B.** Detalhe dos tricomas. **C.** Detalhe dos tricomas. **D.** Detalhe dos estômatos. **E.** Visão geral do eixo primário. **F.** Detalhe dos tricomas. **G.** Visão geral do escapo. **H.** Detalhe dos tricomas. **Abreviações:** bt – base de tricoma, ca – célula apical, cb – célula basal, ce – crista estomática, cs – cabeça secretora, es – estômato, tc – tricoma capitado secretor, tm – tricoma malpighiáceo, tr – tricoma. **Barras de escala:** A, E, G = 200 μm ; B, C, H = 50 μm ; D = 20 μm ; F = 100 μm . (Fotos por D. Souto em maio de 2025).

Em MEV, observam-se dois tipos de tricomas em *Syngonanthus verticillatus*, distribuídos por toda a superfície foliar (Fig. 11A). Todos os tricomas são multicelulares, incluindo tricomas capitados secretores, caracterizados por cabeças secretoras cilíndricas (Fig. 11B,C), e tricomas malpighiáceos, que ocorrem nas formas simétrica (Fig. 11B) e assimétrica (Fig. 11C).

Os estômatos são paracíticos e apresentam crista estomática proeminente (Fig. 11D). A cera epicuticular apresenta ornamentação com estrias finas paralelas ao eixo das células epidérmicas (Fig. 11B-D), resultando em aparência estriada ou lisa, conforme o aumento utilizado. Pequenos grânulos de cera ou detritos externos também são visíveis sobre a superfície foliar (Fig. 11B–D).

O eixo primário da sinflorescência também apresenta pilosidade densa (Fig. 11E) com presença de tricomas capitados secretores (Fig. 11F). Devido à queda progressiva dos tricomas nesse eixo, muitos tornam-se fragmentados e difíceis de caracterizar, sendo referidos genericamente apenas como “tricomas” (Fig. 11E,F).

Os escapos são recobertos por tricomas distribuídos em toda a superfície, exceto nas faixas estomáticas, que são mais largas em comparação às das folhas (Fig. 11G). Os tricomas presentes incluem tricomas capitados secretores e tricomas malpighiáceos simétricos com célula apical longa, que se mantém enrolada em espiral (Fig. 11G,H).

Tabela 1: Comparação dos estados de caráter de características das folhas e estruturas da sinflorescência entre *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*.

	<i>Syngonanthus grao-mogolensis</i>	<i>Syngonanthus polyaxis</i>	<i>Syngonanthus verticillatus</i>
Sinflorescência			
Ordem de complexidade da sinflorescência	segunda, terceira ou quarta ordem	segunda ordem (potencialmente terceira)	segunda ou terceira ordem
Ordem da unidade de repetição	segunda ordem	segunda ordem	segunda ordem
Eixo primário da sinflorescência			
Crescimento monopodial	presente	presente	presente
Crescimento simpodial	presente	presente	presente
Pilosidade	densa	densa (mais no primeiro entrenó)	densa
Ramificações primárias	presente	presente	presente
Ramificações secundárias	presente	ausente	ausente
Redução do diâmetro do eixo primário	gradual	abrupta	gradual, ou constante, ou invertida
Camadas de feixes vasculares	2-3	1-3	1-2
Folhas			
Tricomas capitados secretores	presente	presente	presente
Tricomas malpighiáceos	simétricos e assimétricos	simétricos e assimétricos	simétricos e assimétricos
Tricomas tectores	presente	ausente	ausente
Estômatos	mesmo nível das demais células	mesmo nível das demais células/ em fendas na epiderme abaxial	ligeiramente acima do nível das demais células
Distribuição dos estômatos	anfiestomática	anfiestomática	anfiestomática
Ocorrência das EBFs no terço mediano	no feixe central (ambas ep.)	no feixe central (ambas ep.) e feixes laterais (ep. adaxial)	no feixe central (ambas ep.)
Constituição das EBFs a partir do terço mediano	parenquimática	parenquimática	esclerenquimática
Escapos			
Número de costelas dos escapos	4-5	4-5	5-6
Pilosidade	glabro	esparso a denso	esparso a denso
Tricomas capitados secretores	ausente	presente	presente
Tricomas malpighiáceos	ausente	simétricos	simétricos (longos e espiralados)
Bainha externa do cilindro vascular	descontínua	descontínua	descontínua
Bainha interna do cilindro vascular	contínua	contínua	contínua

As diferenças e semelhanças entre as três espécies encontram-se resumidas na Tabela 1. Ocorrem variações diagnósticas relacionadas à presença e ausência de ramificações secundárias, a redução do eixo primário a cada entrenó, ao número de camadas de feixes vasculares do eixo primário e ao formato e ao tipo de tricomas, incluindo sua presença ou ausência (Tab. 1).

3.4. Descrição morfológica

Syngonanthus grao-mogolensis Silveira, Floral mont. 1: 342, tab. 216. 1928.

Plantas terrestres, perenes, rizoma densamente ramificado, com inúmeras rosetas basais. Folhas heterobáricas, anfiestomáticas, ca. 1,0–1,6 mm de compr. eretas, lineares, pilosas a glabrescentes em ambas as faces, presença de tricomas tectores (descritos como simples na literatura), tricomas capitados secretores com cabeça secretora cilíndrica e tricomas malpighiáceos simétricos e assimétricos. Sinflorescência de quarta ou terceira ordem, sendo mais comum a presença de sinflorescências de terceira ordem com unidade de repetição de segunda ordem. Eixo primário terminal, piloso a glabrescente, presença de tricomas tectores e capitados, 0,5–1,8 mm de larg., com 5–11 verticilos de brácteas eretas a patentes, lineares, pilosas a glabrescentes em ambas as faces, 1,3–2,2 cm compr.; entrenós ca. 2,3–12,2 cm; nós com 2 a 5 gemas visíveis, que frequentemente desenvolvem-se em ramificações laterais. Eixo de ramificação primária 0,1–1 mm larg., 1–6 verticilos de brácteas, ramificados ou não; entrenós ca. 2,1–4,4 cm. Escapos (1–)3–15(–20) glabros, em disposição umbeliforme, 4–5 costelas.

Syngonanthus polyaxis Echtern. & M.T.C.Watan., Phytotaxa 2: 505. 2021.

Plantas terrestres, perenes, rizoma densamente ramificado com inúmeras rosetas basais. Folhas heterobáricas, anfiestomáticas, lineares a estreitamente lanceoladas, ca. 0,6–1,0 cm de compr, pilosas em ambas as faces, presença de tricomas capitados secretores com cabeça secretora cilíndrica e ápice afilado e tricomas malpighiáceos simétricos e assimétricos. Sinflorescência de segunda ordem com unidade de repetição de segunda ordem. Eixo primário terminal, com primeiro entrenó polimórfico, podendo apresentar brácteas espiraladas caducas ou ausentes; indumento lanoso caducifólio ou glabro, 0,7–1,8 cm de larg., 4–20 cm de compr., e segundo entrenó piloso a glabro com 0,4–0,9 mm de larg., 5–20 cm de compr., presença de tricomas capitados em ambos os nós. Eixo com 1–3 verticilos de brácteas lineares a

estritamente lanceoladas, pilosas em ambas as faces, 0,3–0,6 cm de compr.; nós com 0–2 gemas visíveis que podem se desenvolver em ramificações primárias. Eixo de ramificação primária ca. 0,01–0,03 cm de larg., sem presença de ramificações secundárias. Escapos 5–30 pilosos, presença de tricomas capitados com cabeça secretora triangular e tricomas malpighiáceos simétricos, 4–5 costelas.

Syngonanthus verticillatus (Bong.) Ruhland in Engler, Pflanzenr. 13: 262. 1903.

Plantas terrestres, perenes, rizoma densamente ramificado, com inúmeras rosetas basais. Folhas heterobáricas, anfiestomáticas, ca. 1,1–3,0 cm de comp., eretas, lineares, pilosas em ambas as faces, presença de tricomas capitados secretores com cabeça secretora cilíndrica e tricomas malpighiáceos simétricos e assimétricos. Sinflorescências de terceira ou segunda ordem com unidade de repetição de segunda ordem. Eixo primário terminal, piloso a glabrescente, presença de tricomas capitados 0,6–1,5 mm de larg., com 2–7 verticilos de brácteas eretas, lineares, pilosas em ambas as faces, 1,0–3,5 cm de compr.; nós com 1 a 3 gemas visíveis, que podem se desenvolver em ramificações laterais. Entrenós 1,2–6,7 cm de compr. Eixo de ramificação primária ca. 0,01–0,03 mm de larg., sem presença de ramificações secundárias. Escapos (1–)5–15(–20) em disposição umbeliforme, pilosos, presença de tricomas capitados e tricomas malpighiáceos de célula apical longa e espiralada, 5–6 costelas

Discussão

As espécies analisadas apresentam crescimento simpodial do rizoma e crescimento simpodial e monopodial nas sinflorescências. Embora as vantagens adaptativas desses tipos de crescimento em plantas herbáceas ainda não tenham sido amplamente discutidas, sua classificação possui relevância taxonômica e sistemática (Weberling, 1989; Raven *et al.*, 2007; Stützel & Trovó, 2013). Neste estudo, optou-se por classificar as sinflorescências utilizando a ordem de complexidade proposta por Stützel & Trovó (2013), abordagem que se mostra adequada para Eriocaulaceae, dada a diversidade de padrões de ramificação observados no grupo.

Dessa forma, as sinflorescências analisadas são classificadas como estruturas de segunda ordem, mas potencialmente de terceira ordem (e quarta ordem em *Syngonanthus grao-mogolensis*), nas quais o eixo primário da sinflorescência é terminal na roseta, com unidades de repetição de segunda ordem igualmente terminais no eixo. Scatena & Menezes (1996) afirmam que a posição dos escapos em *Syngonanthus* é lateral, para *S. sect.*

Thysanoccephalus e *S. sect Eulepsis*, grupos que atualmente correspondem ao gênero *Comanthera* L.B.Sm, e que a maioria das demais espécies em *Syngonanthus* (classificação atual) apresentam posição terminal dos escapos. A formação de inflorescências de segunda ordem (umbela de capítulos) terminais, com os capítulos individualmente elevados por escapos, é consistente com o que já foi reportado para a família (Scatena & Menezes, 1996; Stützel, 1998; Stützel & Trovó, 2013). Em Eriocaulaceae, as inflorescências podem persistir por meses, enquanto a roseta que as originou geralmente morre (Stützel & Trovó, 2013). Em *Syngonanthus*, as renovações diretamente do rizoma acabam se sobrepondo ao eixo remanescente da inflorescência originada na roseta anterior (Stützel & Trovó, 2013), dando a impressão de que o escapo emerge lateralmente. Esse padrão também ocorre nas espécies analisadas e evidencia que a posição do eixo primário nas inflorescências precisa ser melhor analisada em campo para uma classificação mais assertiva.

A presença de brácteas verticiladas distribuídas ao longo do eixo primário em *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus* reflete padrões que corroboram o tipo E de sinflorescência proposto por Echternacht (2012). A ocorrência desse tipo de sinflorescência em dois clados menores dentro do grande clado VI (Watanabe, 2015, não publicado) se interpretada como homoplasia, configura que as condições semelhantes, como solos ácidos e estresse hídrico sazonal (Graeff, 2015), podem ter desencadeado a formação desse tipo de sinflorescência. No entanto, grande parte das espécies da família habitam localidades que impõem condições parecidas (Echternacht, 2012). Sendo assim, considerando a proximidade filogenética das espécies, bem como a não ocorrência desse tipo de sinflorescência em nenhum outro clado da filogenia (Watanabe, 2015, não publicado), parece que classificar essas sinflorescências como homólogas é mais adequado, e aqui, opta-se por essa classificação. Ainda, como o ancestral comum dessas espécies com sinflorescência tipo E tem sinflorescência tipo C, ambas com unidade de repetição de segunda ordem, pode-se interpretar que a unidade de repetição de sinflorescências tipo E é homóloga às sinflorescências tipo C.

As descrições disponíveis para *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus* indica que todas são perenes (Parra, 1998; Sano *et al.*, 2010; Echternacht, 2012; Echternacht *et al.*, 2021). O hábito perene foi sugerido para *Syngonanthus verticillatus* (Parra, 1995) e confirmado para *S. polyaxis* (Echternacht *et al.*, 2021). Essa condição permite a ocorrência de sucessivos ciclos reprodutivos ao longo da vida dos indivíduos.

Em Eriocaulaceae, há espécies hapaxânticas que morrem após um único evento de floração, sendo anuais ou apresentando comportamento anual, como *Syngonanthus*

chrysanthus (Bong.) Ruhland (Stützel & Trovó, 2013). No entanto, também ocorrem espécies perenes, com múltiplos períodos reprodutivos (Stützel & Trovó, 2013). Stützel & Trovó (2013) classificam essas inflorescências como “inflorescências proliferantes”, nas quais ocorre a produção de brotos que podem surgir diretamente do rizoma ou como brotos laterais nos verticilos de sinflorescências. *Syngonanthus chrysanthus*, embora frequentemente hapaxântica, pode apresentar inflorescências proliferantes a partir de renovações diretamente do rizoma, prolongando a longevidade da planta em condições favoráveis (Stützel & Trovó, 2013). Esse padrão também é observado em *Syngonanthus caulescens* (Poir.) Ruhland, espécie que pode ser hapaxântica ou de vida curta, cujas inflorescências proliferantes, originadas por renovações, também podem prolongar a longevidade do indivíduo (Stützel & Trovó, 2013). Tais padrões não foram reportados na literatura até o momento para espécies do gênero que tenham sinflorescências.

O secamento progressivo das folhas da roseta basal e das brácteas nos verticilos mais basais ao longo do desenvolvimento das sinflorescências, que ocorre nas espécies estudadas, sugere que as brácteas do eixo passam a desempenhar gradualmente a função fotossintética principal da planta, mantendo sua atividade metabólica. Esse padrão indica que, nessas espécies, ocorre investimento na produção de ramificações do eixo primário, resultando na ampliação da zona de enriquecimento. De forma análoga ao que acontece em *Syngonanthus chrysanthus* e *S. caulescens* (Stützel & Trovó, 2013), esse investimento contribui para prolongar a longevidade da sinflorescência e, consequentemente, da planta, demonstrando a integração entre partes vegetativas e reprodutivas.

Weberling (1989) observa que, em eudicotiledôneas lenhosas, sobretudo na família Rosaceae Juss., as inflorescências podem persistir por longos períodos, chegando a durar anos, enquanto em plantas herbáceas a longevidade das inflorescências normalmente se limita a um único período de floração. Essa lógica, no entanto, aplica-se principalmente a plantas herbáceas hapaxânticas, não se estendendo a espécies perenes. Quando a zona de enriquecimento da inflorescência é mais desenvolvida, ocorre prolongamento do tempo de vida da inflorescência (Weberling, 1989). Nesses casos, os brotos principais se desenvolvem de forma mais robusta e produzem maior número de flores, enquanto as ramificações laterais são menores e produzem menos flores (Weberling, 1989). Esse padrão é observado nas sinflorescências proliferantes de *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*.

As espécies analisadas ocorrem tipicamente em áreas abertas de campo rupestre, em solos de areia branca de origem quartzítica (Parra, 1998; Sano *et al.*, 2010; Echternacht, 2012; Echternacht *et al.*, 2021). No entanto, a população de *S. grao-mogolensis* analisada neste

estudo foi encontrada sob vegetação herbácea densa. Possivelmente, por *S. polyaxis* e *S. verticillatus* habitarem áreas mais abertas, essas espécies apresentam maior similaridade morfológica entre si, menor variação no número de verticilos de brácteas e mantêm um porte mais baixo. Plantas que habitam vegetações mais densas, enfrentam maior competição por espaço e luz, sendo necessária a plasticidade fenotípica para adaptação a essas condições (Raven *et al.*, 2007). Características como maior porte, folhas em posição ereta, menor investimento em massa foliar e maior produção de folhas são adaptações-chave em ambientes de alta densidade (Givnish, 1988; Raven *et al.*, 2007). Nesse contexto, a maior complexidade observada nas sinflorescências de *Syngonanthus grao-mogolensis*, cuja ramificação observada é aparentemente indefinida, de acordo com Sano *et al.* (2010), associada ao investimento em um número maior de verticilos de brácteas, à posição ereta dessas brácteas, à presença de ramificações primárias e secundárias e ao consequente maior porte, representa uma vantagem adaptativa que favorece seu desempenho competitivo em vegetação densa.

A análise comparativa micromorfológica e anatômica de *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus* revela padrões conservados no gênero, ao mesmo tempo em que destaca variações relevantes para a taxonomia e para a compreensão de adaptações ecológicas das espécies. Como esperado, essas espécies apresentam características xeromórficas, um padrão já registrado para a família, considerando que evoluíram e permanecem em ambientes xéricos (Giulietti *et al.*, 1997; Corredor, 2016; Trovó *et al.*, 2015; Scatena *et al.*, 2004).

As estruturas analisadas são semelhantes nas três espécies, com pequenas diferenças. As células epidérmicas das espécies analisadas apresentam parede periclinal externa mais espessa que as demais, característica xeromórfica já reportada para o grupo (Scatena & Menezes, 1996). A cutícula espessa, também considerada um traço xeromórfico, pode atenuar a radiação solar incidente e reduzir a transpiração cuticular (Appezato-Da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2006; Evert 2013), embora sua eficiência nesse processo dependa da composição química, não apenas da espessura (Oliveira *et al.*, 2003). A cutícula é constituída por ceras epicuticulares, pela cutícula propriamente dita e por uma camada cuticular, e pode ser indistinguível da parede periclinal externa dependendo do corante utilizado na preparação histológica. Neste estudo, a cutícula não foi analisada separadamente, portanto, foi utilizado apenas o termo “parede periclinal externa” para se referir a esse conjunto de caracteres.

Syngonanthus grao-mogolensis distingue-se por apresentar menor densidade e maior diversidade de tricomas nas folhas, sendo a única espécie a possuir tricomas tectores nas folhas e no eixo primário. Entre as funções dos tricomas não secretores, destacam-se o

revestimento, a proteção mecânica e a reflexão dos raios UV (Appezato-Da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2006; Evert, 2013; Cutler *et al.*, 2009). *S. grao-mogolensis* habita vegetações mais densas, sombreadas e menos expostas aos ventos dos campos rupestres, o que pode explicar o menor investimento em indumento foliar. Em contraste, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*, que ocorrem em ambientes mais abertos, apresentam maior densidade de tricomas nas folhas. Todas as espécies, entretanto, investem significativamente no indumento do eixo primário, estrutura mais duradoura na planta. Nesses eixos, ocorrem tricomas capitados secretores, que podem atuar na atração de polinizadores e dispersores, além de auxiliar na defesa contra herbívoros e patógenos (Appezato-Da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2006; Evert 2013; Cutler *et al.*, 2009). Por isso, o investimento em tricomas no eixo primário pode estar relacionado à sua maior importância funcional e ao prolongado tempo de permanência dessa estrutura na planta.

As espécies parecem se distinguir pelo formato da cabeça secretora dos tricomas capitados, no entanto, como a secreção pode alterar seu formato, assim como injúrias ou artefatos de técnica, o formato das cabeças secretoras não apresenta valor diagnóstico relevante no presente estudo.

Tricomas malpighiáceos são frequentemente descritos para o gênero *Comanthera* (Echternacht *et al.*, 2014; Alone *et al.*, 2016) e considerados sinapomorfias de *Comanthera* subg. *Comanthera* (Parra *et al.*, 2010). No entanto, esses tricomas também foram encontrados nas espécies aqui analisadas, bem como em *Syngonanthus nitens* (Corredor & Scatena, 2016), *S. densifolius* var. *majus*, *S. duidae*, *S. pittieri* e *S. bartlettii* (Echternacht, 2012). Cabe ressaltar que análises micromorfológicas foram realizadas apenas nas espécies deste estudo e em *Syngonanthus nitens*. Apesar disso, considerando que esses gêneros são grupos irmãos, acredita-se que a presença de tricomas malpighiáceos em ambos seja uma característica plesiomórfica, e não uma sinapomorfia exclusiva de *Comanthera* subg. *Comanthera*.

As folhas de *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus* são anfiestomáticas, uma característica frequentemente associada a ambientes secos (Parkhurst, 1978). Entretanto, a distribuição dos estômatos também pode ter origem genética (Scatena, 1990; Castro & Menezes, 1990). Estudos anteriores em *Syngonanthus* relataram folhas hipostomáticas em espécies filogeneticamente mais distantes do grupo analisado (Scatena & Menezes, 1996), de modo que a ocorrência de folhas anfiestomáticas em *S. grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus* pode reforçar a proximidade filogenética entre essas espécies.

Além disso, essas espécies possuem folhas heterobáricas, as quais apresentam respostas estomáticas mais rápidas a sinais de estresse hídrico e dessecação (Terashima,

1992). Essa característica está relacionada à conexão diretas entre os feixes vasculares, o mesofilo e a epiderme, através da extensão da bainha do feixe vascular (EBFs), o que facilita o transporte de água do xilema até a superfície foliar, reduz a quantidade de água utilizada na fotossíntese e aumenta a eficiência desse processo (Barbosa *et al.*, 2019; Inoue *et al.*, 2015; Pizzolato *et al.*, 1976). As EBFs podem ser compostas por diferentes tipos de parênquima e esclerênquima (Evert, 2013; Cutler *et al.*, 2009). Neste estudo, não foi avaliado o tipo de tecido presente nas EBFs de *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*. Entretanto, foi possível inferir sobre o espessamento das células que as compõem, observando-se que *S. verticillatus* se distingue das demais por apresentar EBFs esclerenquimáticas, com células de paredes espessas e lignificadas.

Syngonanthus verticillatus apresentou folhas com três e cinco feixes vasculares. No estudo de Scatena & Menezes, (1996) foram registradas folhas com cinco feixes vasculares. Considerando que apenas um indivíduo na amostragem do presente estudo apresentou cinco feixes vasculares, fica aqui apontada a necessidade de uma melhor análise para definir o padrão que ocorre na espécie.

Os escapos das três espécies analisadas apresentam anatomia semelhante, compartilhando atributos como: presença de bainha externa hialina, de natureza parenquimática e descontínua, circundando os feixes vasculares menores; bainha interna com células de parede espessa, envolvendo totalmente os feixes maiores e parcialmente os menores; e costelas formadas por tecido esclerenquimático. Embora o número de costelas nos escapos tenha sido considerado relevante para a taxonomia de Eriocaulaceae em estudos anteriores (Tomlinson, 1969; Giulietti, 1984; Scatena & Menezes, 1996), já se demonstrou que, em espécies muito próximas filogeneticamente, esse caráter possui valor taxonômico limitado (Scatena & Giulietti, 1996; Scatena *et al.*, 2004). De fato, as espécies aqui estudadas apresentam ampla variação no número de costelas, indicando que esse atributo não possui relevância taxonômica dentro do grupo.

Adicionalmente, *Syngonanthus verticillatus* apresentou feixes vasculares geminados nas duas variações de escapo analisadas, característica já relatada em *S. linearis* (atualmente sinônimo de *Comanthera caespitosa* (Wikstr.) L.R.Parra & Giul., Scatena *et al.*, 2004). No estudo em questão, os autores consideraram esse caráter como uma ocorrência esporádica e comum, sem aparente importância taxonômica.

O eixo primário da sinflorescência das espécies estudadas apresenta estrutura anatômica muito semelhante, com os mesmos tipos de tecido e padrão de organização. O colapso observado nas células do parênquima cortical pode estar relacionado à idade do

órgão, embora seja importante considerar que esse colapso também pode resultar de artefatos de processamento. A única diferença observada foi a variação no número de camadas de feixes vasculares, algo comum em caules de monocotiledôneas (Korn, 2016). Esses feixes vasculares estão envolvidos por fibras, células tipicamente mortas na maturidade (Appezzato-Da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2006; Evert, 2013; Cutler et al., 2009). Assim, os eixos que possuem menor número de camadas de feixes vasculares não adquirem novas camadas nem aumentam em espessura após estarem plenamente desenvolvidos. Nesse contexto, o segundo entrenó de *Syngonanthus polyaxis*, que apresentou apenas uma camada de feixes vasculares em todos os eixos amostrados, reflete uma característica provavelmente estável da espécie, sem relação com o grau de maturação do eixo ou com variações ontogenéticas, mas sim como um atributo anatômico próprio do seu padrão de desenvolvimento.

Em síntese, os resultados apresentados contribuem para a compreensão do do padrão morfológico das sinflorescências verticiladas, que apresentam a maior ordem de complexidade no gênero e podem auxiliar no entendimento dos demais morfotipos que ocorrem em *Syngonanthus*. A descrição detalhada de caracteres como o tipo de ramificação, a posição dos escapos e a análise comparativa anatômica revela padrões conservados, ao mesmo tempo em que evidencia variações estruturais associadas a adaptações ecológicas. Essas características, em plantas de hábito perene, indicam estratégias de manutenção e reprodução em ambientes de campos rupestres, permitindo ciclos reprodutivos múltiplos sob condições de estresse hídrico e alta radiação solar. Assim, a integração entre aspectos morfológicos, anatômicos e ecológicos discutidos neste estudo reforça a importância de abordagens que considerem o contexto ambiental e a história evolutiva das espécies na análise de Eriocaulaceae.

Conclusões

Este estudo descreve pela primeira vez sinflorescências de terceira e quarta ordem para *Syngonanthus* e disponibiliza a descrição detalhada do padrão morfológico das sinflorescências verticiladas, as quais apresentam a maior ordem de complexidade no gênero, além de fornecer imagens e ilustrações elucidativas da morfologia externa e interna, incluindo dados anatômicos e micromorfológicos de *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*. Ainda, revela-se que *S. polyaxis* não apresenta múltiplos eixos, mas sim um único eixo com entrenós distintos.

As três espécies compartilham do mesmo padrão, porém diferem quanto à presença e ausência de ramificações, que alteram a ordem de complexidade da sinflorescência, caráter aparentemente plástico. Também diferem quanto à redução do eixo primário a cada entrenó e ao formato e ao tipo de tricomas, incluindo sua presença ou ausência. A anatomia entre os entrenós é semelhante, diferenciando apenas no número de feixes.

Por fim, inferimos que a unidade de repetição da sinflorescência tipo E é homóloga à sinflorescência tipo C que ocorre na espécie ancestral e demais espécies do clado IV (Watanabe, 2015, não publicado). Dessa forma espera-se contribuir com os conhecimentos sobre a arquitetura das sinflorescências de *Syngonanthus*.

Referências

- Alone, L.B., Albuquerque, M.M.S., Resende, S.V, Carneiro, C.E. & Santana, J.R.F. (2016). Rustificação in vitro em diferentes ambientes e aclimatização de microplantas de *Comanthera mucugensis* Giul. subsp. *mucugensis*. *Revista Ciência Agronômica*, 47(1), 152–161. <https://doi.org/10.5935/1678-992X.20160020>
- Appezato-Da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S.M. (2006). *Anatomia Vegetal. 2ª edição revista e atualizada*. Editora Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG.
- Barbosa, M.A.M., Chitwood, D.H., Azevedo, A.A., Araújo, W.L., Ribeiro, D.M., Peres, L.E., Martins, S.C.V. & Zsögön, A. (2019) Bundle sheath extensions affect leaf structural and physiological plasticity in response to irradiance. *Plant, Cell & Environment*, 42(5), 1575-1589. <https://doi.org/10.1111/pce.13495>
- Bozzola J.J. & Russell L.D. (1999) *Electron microscopy: principles and techniques for biologists*. 2nd edn. Jones and Bartlett Publishers. Sudbury, Massachusetts. 54-68 pp.
- Castro, N.M., & Menezes, N.L.D. (1990). Considerações sobre a natureza das células altas da epiderme abaxial das folhas de *Paepalanthus* Kunth-Eriocaulaceae. *Boletim de Botânica*, 12, 95-100. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v12i0p95-100>
- Corredor, B.A.D. (2016). *Anatomia de espécies brasileiras de Eriocaulaceae: Comanthera e Syngonanthus*. Repositório Institucional UNESP. Rio Claro, SP. <https://repositorio.unesp.br/entities/publication/70764b48-f6d0-4ec0-aa76-90b0030b6841>

- Corredor, B.A.D. & Scatena, V.L. (2016). Ecological anatomy of *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland and its relation to the golden grass handicrafts in Jalapão (TO), Brazil1. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 143(2), 192-198. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00071.1>
- Cutler, D.F., Botha, T. & Stevenson, D.W. (2009) *Anatomia vegetal: uma abordagem aplicada*. Artmed Editora. Porto Alegre, RS.
- Echternacht, L.E. (2012). *Sistemática de Comanthera e de Syngonanthus (Eriocaulaceae)*. [Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, em co-tutela com o Museu Nacional de História Natural (Paris, França)]. Digital Library USP Theses and Dissertations. <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41132/tde-01052013-125358/en.php>
- 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. <https://doi.org/10.12705/631.36>
- Echternacht, L., Watanabe, M.T.C. & Andrino, C.O. (2021). Novelties from the Serra Nova State Park (Minas Gerais, Brazil): two new endemic species of Eriocaulaceae. *Phytotaxa*, 505(2), 187-200. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.505.2.5>
- Echternacht, L. & Watanabe, M.T.C. (2025) *Syngonanthus* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB29125>>. Acesso em: 08 jul. 2025
- Evert, R.F. (2013). *Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. Editora Blucher. São Palulo, SP
- Giulietti, A.M. (1984). *Estudos taxonômicos no gênero Leiothrix Ruhland (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil*. Professor degree Thesis, Universidade de São Paulo, Brazil.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R. & Harley, R.M. (1997). Espinhaço range region eastern Brazil. In: S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton (eds.) *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*, v. 3. pp. 397-404. Information Press, Oxford, Reino Unido.

- Giulietti, A.M., Andrade, M.J.G., Scatena, V.L., Trovó, M., Coan, A.I., Sano, P.T., ... & van den Berg, C. (2012). Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguésia*, 63, 001-019. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000100001>
- Givnish, T.J. (1988). Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Functional Plant Biology*, 15(2), 63-92. <https://doi.org/10.1071/PP9880063>
- Graeff, O. (2015). *Fitogeografia do Brasil - uma atualização de bases e conceitos*. Nau editora. Rio de Janeiro, RJ
- Inoue, Y., Kenzo, T., Tanaka-Oda, A., Yoneyama, A. & Ichie, T, (2015) Leaf water use in heterobaric and homobaric leafed canopy tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Photosynthetica* 53, 177–186. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0105-6>
- Korn, R.W. (2016). Vascular architecture of the monocot *Cyperus involucratus* Rottb.(Cyperaceae). *SpringerPlus*, 5(1), 4. <https://doi.org/10.1186/s40064-015-1641-z>
- Kraus, J.E & Arduin, M. (1997) *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Edur. Rio de Janeiro, RJ. 26-27 pp.
- O' Brien, T.P. & Mccully, M.E. (1981) *The study of structure principles and selected methods*. Termarcarphi Pty. Ltd. Melbourn.
- Oliveira, A.F., Meirelles, S.T. & Salatino, A. (2003). Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 75, 431-439. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652003000400003>
- Parkhurst, D.F. (1978). The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *The Journal of Ecology*, 367-383. <https://doi.org/10.2307/2259142>
- Parra, L.R. (1995). *Syngonanthus ruhland (ericaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil* [Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo]. Banco de dados bibliográficos da USP.
- Parra, L.R. (1998). Flora Da Serra Do Cipó, Minas Gerais: *Syngonanthus Ruhland* (Eriocaulaceae). *Boletim de Botânica Da Universidade de São Paulo*, 17, 219–254. <http://www.jstor.org/stable/42871501>

- Parra, L.R., Giuliatti, A.M., de Andrade, M.J.G. & Van den Berg, C. (2010). Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon*, 59(4), 1135–1146. <https://doi.org/10.1002/tax.594010>
- Pizzolato, T.D., Burbano, J.L., Berlin, J.D., Morey, P.R. & Pease R.W. (1976) An electron microscope study of the path of water movement in transpiring leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Journal of Experimental Botany* 27(1), 145-161. <https://doi.org/10.1093/jxb/27.1.145>
- Plants of the World Online (POWO). (2025). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet. Disponível em: <<http://www.plantsoftheworldonline.org/>>. Acesso em 26 de junho de 2025.
- Raven, P.H., Evert, R.F., & Eichhorn, S.E. (2007). *Biologia vegetal*. 7ªed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A.
- Ricci, C.V., Patrício, M.C.B., Salatino, M.L.F., Salatino, A. & Giuliatti, A.M. (1996). Flavonoids of *Syngonanthus* Ruhl.(Eriocaulaceae): taxonomic implications. *Biochemical Systematics and Ecology*, 24(6), 577-583. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(96\)00056-7](https://doi.org/10.1016/0305-1978(96)00056-7)
- Ruhland, W. (1903). Eriocaulaceae. In: Engler, A. (ed) *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus, Wilhelm Engelmann, Leipzig*. pp 1–294.
- Sano, P.T., Giuliatti, A.M., Trovó, M., Parra, L.R. & Müller, G. (2010). Flora De Grão-Mogol, Minas Gerais: Eriocaulaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 28(2), 125-140. <http://www.jstor.org/stable/42871720>
- Scatena, V.L. (1990). *Morfoanatomia de espécies de Syngonanthus Ruhl. (Eriocaulaceae) dos campos rupestres do Brasil*. [Tese de Doutorado]. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- 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(3), 243-258. <https://doi.org/10.1007/BF00984907>
- Scatena, V.L., & Menezes, N.L.D. (1996). Anatomia de escapos e folhas de *Syngonanthus* Ruhl.(Eriocaulaceae) de campos rupestres. *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 brasiliica*, 18, 825-837. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000400013>
- Scatena, V.L., Giulietti, A.M., Borba, E.L., & Berg, C.V.D. (2005). Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant systematics and evolution*, 253(1), 1-22. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0295-z>
- Stevens, P.F. (2001 onwards). (2025). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]." Disponível em <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Acesso em 08 de junho de 2025.
- Stützel, T. (1998). Eriocaulaceae. In ed. Kubitzki, K. *Flowering Plants vol. IV. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 197-208.
- Stützel, T. & Trovó, M. (2013). Inflorescences in Eriocaulaceae: taxonomic relevance and practical implications. *Annals of Botany*, 112(8), 1505-1522. <https://doi.org/10.1093/aob/mct234>
- Tomlinson, P.B. (1969). Commelinales-Zingiberales. In: Metcalfe, C.R. *Anatomy of the Monocotyledons vol.3*. Oxford, Clarendon Press.
- Troll, W. (1964). *Die Infloreszenzen Bd. I*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Trovó, M., Silva, A.L. & Coan, A.I. (2015) *Paepalanthus echinoides* (Eriocaulaceae), a new species from central Brazil with notes on leaf and scape anatomy. *Phytotaxa*, 231(1), 81-88. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.231.1.8>
- Watanabe, M.C.T. (2015). *Sistemática de Syngonanthus*. [Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para a obtenção de Título de Doutor em Ciências, na Área de Botânica.]. Biblioteca digital da USP: <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41132/tde-29092015-150022/>
- Weberling F. (1989). *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.

Capítulo 2

Descrição Anatômica de *Comanthera gandarela* Echtern. & Ramos *sp. nov.* (Paepalanthoideae, Eriocaulaceae), espécie criticamente ameaçada da Serra do Gandarela, Brasil

Livia Echternacht^{1*}; Danielle Souto²; Luzimar Silva²; Thales de Lima^{3,4}; Renato Ramos⁵

¹ Universidade Federal de Ouro Preto, Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente, Laboratório de Estudos da Flora. Morro do Cruzeiro, CEP 35400-000, Ouro Preto, MG, Brazil.

² Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Av. PH Rolfs, CEP 36570-900, Viçosa, MG, Brazil.

³ Royal Botanic Garden Edinburgh, 20A Inverleith Row, Edinburgh EH3 5LR, UK

⁴ Ashworth Laboratories, Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh EH9 3FL, UK

⁵ Instituto Tecnológico Vale de Desenvolvimento Sustentável - R. Boaventura da Silva, 955 - Nazaré, Belém - PA, 66055-090

*Autor de correspondência: livia.echter@ufop.edu.br

Resumo

Comanthera gandarela é uma espécie microendêmica das cangas da Serra do Gandarela, Cadeia do Espinhaço, ameaçada pela expansão minerária. Este estudo descreve características micromorfológicas e anatômicas de folhas, escapos e sementes de *C. gandarela* como parte do artigo de descrição da nova espécie, visando contribuir para sua taxonomia e conservação. As folhas apresentam epiderme unisseriada com tricomas malpighiáceos, estômatos paracíticos em faixas laterais na face abaxial da epiderme e mesofilo compartimentalizado por

extensões da bainha do feixe vascular (EBFs). Observou-se variação intra e interfoliar na ocorrência das EBFs, restritas geralmente à face adaxial da epiderme nos feixes laterais. Os escapos possuem três costelas alternando regiões de esclerênquima e clorênquima, cilindro vascular envolto por uma bainha externa parenquimática hialina e uma bainha interna de células espessadas, com fibras floemáticas lignificadas. O trabalho disponibiliza imagens de MEV das sementes, característica relevante para distinção taxonômica em *Comanthera*. Os resultados indicam adaptações anatômicas associadas ao ambiente xérico, típico das cangas ferruginosas e reforçam a importância de integrar dados anatômicos à taxonomia para o conhecimento e conservação de espécies ameaçadas em campos rupestres.

Palavras-chave: anatomia vegetal, campos rupestres, canga, ambientes xéricos, características xeromórficas.

Abstract

Comanthera gandarela is a microendemic species from the ferruginous outcrops of Serra do Gandarela, Espinhaço Range, threatened by mining expansion. This study describes micromorphological and anatomical features of leaves, scapes, and seeds of *C. gandarela* as part of the article of its species description, aiming to contribute to its taxonomy and conservation. The leaves exhibit a uniseriate epidermis with malpighiaceae trichomes, paracytic stomata arranged in lateral bands on the abaxial epidermal surface, and a mesophyll compartmentalized by vascular bundle sheath extensions (BSEs). Intra- and interleaf variation was observed in the occurrence of BSEs, generally restricted to the adaxial epidermal side in the lateral bundles. The scapes bear three ribs alternating regions of sclerenchyma and chlorenchyma, a vascular cylinder surrounded by an outer hyaline parenchymatic sheath and an inner sheath of thickened cells, with lignified phloem fibers. The study provides SEM images of the seeds, a relevant feature for taxonomic distinction in *Comanthera*. The results indicate anatomical adaptations associated with the xeric environment typical of ferruginous outcrops and reinforce the importance of integrating anatomical data into taxonomy for the knowledge and conservation of threatened species in rupestrian grasslands.

Keywords: plant anatomy, campos rupestres, canga, xeric environments, xeromorphic traits.

Introdução

Comanthera L.B.Sm. é um dos gêneros mais comercializados como “sempre-vivas” (Costa *et al.* 2008, Echternacht 2012). Embora nem todas as espécies sejam utilizadas comercialmente, muitas estão ameaçadas de extinção. (Biodiversitas 2000, Sano 2013, Echternach *et al.* 2015, Echternacht & Parra 2025). A maioria das espécies é endêmica da Cadeia do Espinhaço, no leste do Brasil, sendo várias microendêmicas, quase todas restritas aos campos rupestres (Echternacht & Parra 2025).

Os campos rupestres são ambientes xéricos exclusivos do Brasil. A distribuição descontínua da vegetação sobre afloramentos rochosos e a presença de discontinuidades geográficas originam micro-habitats (Silveira *et al.* 2016, Echternacht *et al.* 2014). Como resultado, esses ambientes abrigam importantes centros de diversificação, endemismo e microendemismo (Costa *et al.* 2008).

A formação rochosa dos campos rupestres é predominantemente quartizítica ou ferruginosa (canga), fator que atrai atividades de mineração para esses locais (Hopper 2009, Silveira *et al.* 2016). Dessa forma, a maior parte das espécies de *Comanthera* enfrenta ameaça de extinção por iminente perda de habitat, principalmente pela expansão da mineração, em um contexto de flexibilização das leis ambientais no Brasil (Brasil 2025).

A Serra do Gandarela, situada no sul da Cadeia do Espinhaço e pertencente ao Quadrilátero Aquífero-Ferrífero, localiza-se em uma zona de transição entre os biomas Mata Atlântica e Cerrado, abrigando um ecossistema de alta biodiversidade (FFB 2025). Parte da Serra está inserida no Parque Nacional da Serra do Gandarela, que preserva importantes fragmentos de canga, garantindo a conservação da biodiversidade e dos recursos hídricos (ICMBio 2025).

No entanto, há conflitos em curso com os interesses minerários, deixando parte da serra ameaçada, visto que cavas de mineração, como as da Ferro Puro S.A., já atingem os limites do parque, e as estradas internas são compartilhadas por caminhões de mineração, turistas e moradores locais (Marrent *et al.* 2011). Ainda, o avanço do Projeto Apolo da mineradora Vale S.A, ameaça fortemente os lençóis freáticos da região, colocando em risco o abastecimento de água de Belo Horizonte (Minas Gerais, MG) e toda a região metropolitana.

A descoberta de *Comanthera gandarela* destaca o potencial para a descrição de novos táxons nessa localidade. A espécie é conhecida por uma única população, restrita às cangas da Serra do Gandarela, nos municípios de Caeté, Santa Bárbara e Rio Acima (MG).

Os processos envolvidos na mineração liberam diversos poluentes na atmosfera, capazes de alterar, direta ou indiretamente, a dinâmica da vegetação, culminando na redução da biodiversidade (Grantz *et al.* 2003, Silva *et al.* 2017). Entre esses poluentes, o material particulado (MP) destaca-se por ser liberado em grandes quantidades em áreas de mineração (Oliveira *et al.* 2014). Devido à sua natureza abrasiva, o MP pode danificar a cutícula, as ceras epicuticulares e as células epidérmicas, facilitando a penetração de outros poluentes nos tecidos foliares (Rocha *et al.* 2014, Silva *et al.* 2020). Danos anatômicos são frequentemente observados em vegetação próxima a áreas mineradas, sendo esse tipo de análise uma ferramenta promissora para avaliar como as atividades de mineração podem afetar o ambiente ao redor, pois, as alterações anatômicas precedem os sintomas visuais (Silva 2003, Silva *et al.* 2020, Soares 2023).

Comanthera é monofilético, grupo irmão de *Syngonanthus* Ruhland (Andrade *et al.* 2010, Echternacht *et al.* 2014). Compreende cerca de 38 espécies aceitas, das quais 35 ocorrem no Brasil, sendo 32 endêmicas (POWO 2025, Echternacht & Parra 2025). As espécies distribuem-se amplamente em regiões neotropicais de elevada altitude na América do Sul (Echternacht 2012). Além das sinapomorfias moleculares, o gênero é definido por características morfológicas compartilhadas, como sépalas das flores pistiladas mais curtas que as pétalas, pétalas estreito-espatuladas e sementes com testa rugosa (Parra *et al.* 2010, Echternacht 2012). A ornamentação do envoltório externo das sementes em *Comanthera* é uma característica-chave para fins taxonômicos e sistemáticos (Giulietti *et al.* 2000, Parra *et al.* 2010). Os padrões de escultura resultantes são específicos para cada espécie e podem auxiliar na distinção entre táxons proximamente relacionados (Coan *et al.* 2010, Corredor 2016).

O gênero está dividido em dois subgêneros monofiléticos, que representam linhagens evolutivas distintas, com apomorfias moleculares e morfológicas próprias (Giulietti *et al.* 2012, Echternacht 2012, Andrade *et al.* 2010). Entre as apomorfias morfológicas, destacam-se em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* os capítulos cupuliformes e presença de câmaras subestomáticas compartimentadas. Para *Comanthera* subg. *Comanthera*, onde *C. gandarela* está inserida, as sinapomorfias são os tricomas malpighiáceos e pedicelos persistentes nos frutos, que se alongam durante a maturação (Parra *et al.* 2010, Echternacht 2012).

A descrição de novas espécies é fundamental para a preservação da biodiversidade. Adicionar a descrição histológica pode elucidar dúvidas anatômicas, morfológicas e sistemáticas (Giulietti *et al.* 2012, Watanabe *et al.* 2015a). Para Eriocaulaceae brasileiras, frequentemente novas espécies têm sido descritas (Watanabe *et al.* 2015b, Echternacht *et al.*

2021a, Echternacht *et al.* 2021b). Integrar a anatomia vegetal à taxonomia aumenta o escopo de caracteres diagnósticos e pode fornecer novas sinapomorfias (Trovó *et al.* 2015, Trovó *et al.* 2017, Trovó *et al.* 2020, Trovó *et al.* 2024).

Dessa forma, o presente capítulo tem como objetivo empregar a anatomia vegetal para contribuir com a taxonomia de *Comanthera gandarela* Echtern. & Ramos *sp. nov.*, cuja maior população conhecida ocorre em uma área de canga desprotegida, concedida à mineração pela empresa Ferro Puro S.A.

Materiais e Métodos

O material vegetal foi coletado no município de Santa Bárbara (MG), na Serra do Gandarela, próximo ao vilarejo do Palmital, 20°07'08"S 43°39'16"W, 1585 m de altitude, em 8 de julho de 2012. O holótipo foi depositado no Herbário Professor José Badini da Universidade Federal de Ouro Preto (OUPR). Em 2024 novos indivíduos foram coletados com apoio e autorização do Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBio #93134-1) para as análises do presente estudo (voucher *L. Echternacht* 3028, OUPR).

Folhas e escapos de três indivíduos de *C. gandarela* foram coletados, fixados em formalina neutra tamponada por 48 horas e, em seguida, armazenados em etanol 70% (Kraus & Arduin 1997). As amostras foram desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato (Historesin Leica Instruments®, Heidelberg, Alemanha).

Secções transversais (5 µm) das porções apical, mediana e basal das folhas foram obtidas com micrótomo rotativo automático (RM 2155, Leica® Microsystems GmbH, Wetzlar, Alemanha), coradas com azul de toluidina pH 4,4 (O'Brien & McCully 1981) e montadas em lâminas com resina sintética (Permunt-Fisher®). Os cortes do terço mediano foram utilizados para basear a descrição.

Adicionalmente, secções transversais feitas à mão livre das porções apical, mediana e basal das folhas e dos escapos foram realizadas, coradas com safranina e azul de astra (Kraus & Arduin 1997) e montadas em gelatina glicerizada de Kaiser (Johansen 1940). Essas secções foram testadas com Acridine Orange para detecção de lignina (DeMarco 1999) e analisadas em microscopia de fluorescência com filtro WU (excitação: 450–490 nm) em microscópio de luz (modelo AX70TRF, Olympus Optical®, Tóquio, Japão).

Para a observação dos apêndices epidérmicos, folhas foram dissociadas com solução de Jeffrey (Johansen 1940). Os fragmentos epidérmicos foram corados com safranina e azul de astra (Kraus & Arduin 1997), montados em gelatina glicerizada de Kaiser (Johansen 1940) e observados em microscópio de luz (modelo AX70TRF, Olympus Optical®, Tóquio, Japão).

As imagens foram capturadas no mesmo microscópio acoplado a um sistema de captura de imagens (AxioVision Release® 4.8.1, Carl Zeiss Vision® GmbH, Alemanha).

Folhas e escapos armazenados em etanol 70%, bem como sementes herborizadas, foram analisados em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) utilizando microscópio Leo 1430VP (Zeiss®, Cambridge, Inglaterra). As amostras foram secas em ponto crítico com CO₂ líquido usando aparelho de secagem em ponto crítico (CPD030, Bal-Tec®, Balzers, Liechtenstein) e metalizadas com ouro em metalizador por pulverização catiônica (modelo FDU 010, Balzers®, Liechtenstein) (Bozzola & Russell 1999).

Resultados

As folhas de *C. gandarela* apresentam epiderme unisseriada (Fig. 1 A–D). Em secções transversais, observa-se colapso das células epidérmicas em diversos pontos (Fig. 1 B). As células epidérmicas são isodiamétricas, com a parede periclinal externa mais espessa que as demais paredes (Fig. 1 A–D). Em vista superficial, as células são retangulares e levemente sinuosas (Fig. 1 E). Estômatos do tipo paracítico (Fig. 1 E) ocorrem em duas faixas laterais na face abaxial da epiderme, localizadas acima das demais células epidérmicas e associadas a regiões de clorênquima subjacente (Fig. 1 B,C). Ambas as faces da epiderme apresentam tricomas malpighiáceos multicelulares (Fig. 1 F).

Sob a epiderme, há camadas de esclerênquima, ausentes apenas onde ocorrem as faixas estomáticas (Fig. 1 B–D). O mesofilo é composto por uma região central de clorênquima compacto que envolve três feixes vasculares, com câmaras subestomáticas simples (Fig. 1 A–D). As folhas são heterobáricas, com extensões da bainha do feixe vascular (EBFs) compostas por esclerênquima (Fig. 1 B–D). No feixe vascular central, as EBFs ocorrem nas regiões de ambas as faces da epiderme, enquanto nos feixes laterais estão restritas à região da face adaxial da epiderme (Fig. 1 B, D). Entretanto, observa-se variação dessa característica, dentro de uma mesma folha e entre diferentes folhas. A condição mais frequentemente observada é a presença de EBFs do feixe central apenas na região da face adaxial (Fig. 1 B). Todos os feixes vasculares são colaterais e estão envolvidos por uma bainha externa formada por células parenquimáticas maiores de paredes delgadas, e uma bainha interna composta por células menores de paredes espessas (Fig. 1 B).

Diferenças anatômicas foram observadas entre as porções basal, mediana e apical da folha. Na base os estômatos estão ausentes, o clorênquima é reduzido e as células do parênquima são maiores (Fig. 1 A). Na região mediana, o clorênquima é mais desenvolvido e os estômatos estão presentes na face abaxial da epiderme (Fig. 1 B). Na porção apical, o

clorênquima permanece bem desenvolvido, e observa-se o processo de fusão dos três feixes vasculares (Fig. 1 C).

Os escapos apresentam três costelas e são compostos por epiderme, córtex e cilindro vascular (Fig. 1 G). A epiderme é unisseriada, formada por células pequenas de paredes espessas (Fig. 1 G). Os estômatos estão ligeiramente elevados em relação às demais células epidérmicas e restritos às regiões costais, associadas ao clorênquima (Fig. 1 G). O córtex apresenta três regiões de esclerênquima alternando com três regiões de clorênquima (Fig. 1 G).

O cilindro central é envolto por bainha externa parenquimática, descontínua e hialina, e por bainha interna contínua, espessa e não lignificada (confirmada por Acridine Orange) (Fig. 1 H, I). Os maiores feixes vasculares apresentam fibras floemáticas lignificadas, em padrão de arco, voltadas para a bainha interna (Fig. 1 H, I). A medula é composta por células com paredes espessas que se tornam lignificadas durante o desenvolvimento dos tecidos (Fig. 1 I).

O teste com Acridine Orange revelou que as fibras esclerenquimáticas das folhas e dos escapos não são lignificadas (Fig. 1 D, I).

Em vista tridimensional, os tricomas distribuem-se por toda a superfície foliar, exceto nas faixas estomáticas (Fig. 2 A). Os tricomas malpighiáceos são multicelulares, compostos por uma célula basal, uma célula colar e uma célula apical (Fig. 2 B). A inserção da célula apical na célula colar pode ser simétrica (Fig. 2 B) ou assimétrica (Fig. 2 C) classificando assim os tipos de tricomas malpighiáceos aqui descritos em *C. gandarela*. A maioria dos tricomas malpighiáceos observados nas folhas são simétricos (Fig. 2 B). Além disso, a análise em MEV revela a ornamentação estriada da cera epicuticular e as cristas estomáticas (Fig. 2 D).

Nos escapos, tricomas e estômatos são mais esparsamente distribuídos que nas folhas (Fig. 2 E, F). Além disso, não foram observados tricomas simétricos nos escapos, apenas assimétricos (Fig. 2 F).

As sementes são ovais e apresentam ornamentação superficial rugosa, formando cristas de regiões côncavas e convexas (Fig. 2 G, H). As cristas possuem margens sinuosas e as paredes anticlinais da camada externa da testa projetam-se acima da parede periclinal externa (Fig. 2 H). O hilo é proeminente (Fig. 2 H). Também foram observadas estruturas esféricas nas sementes (Fig. 2 G, H).

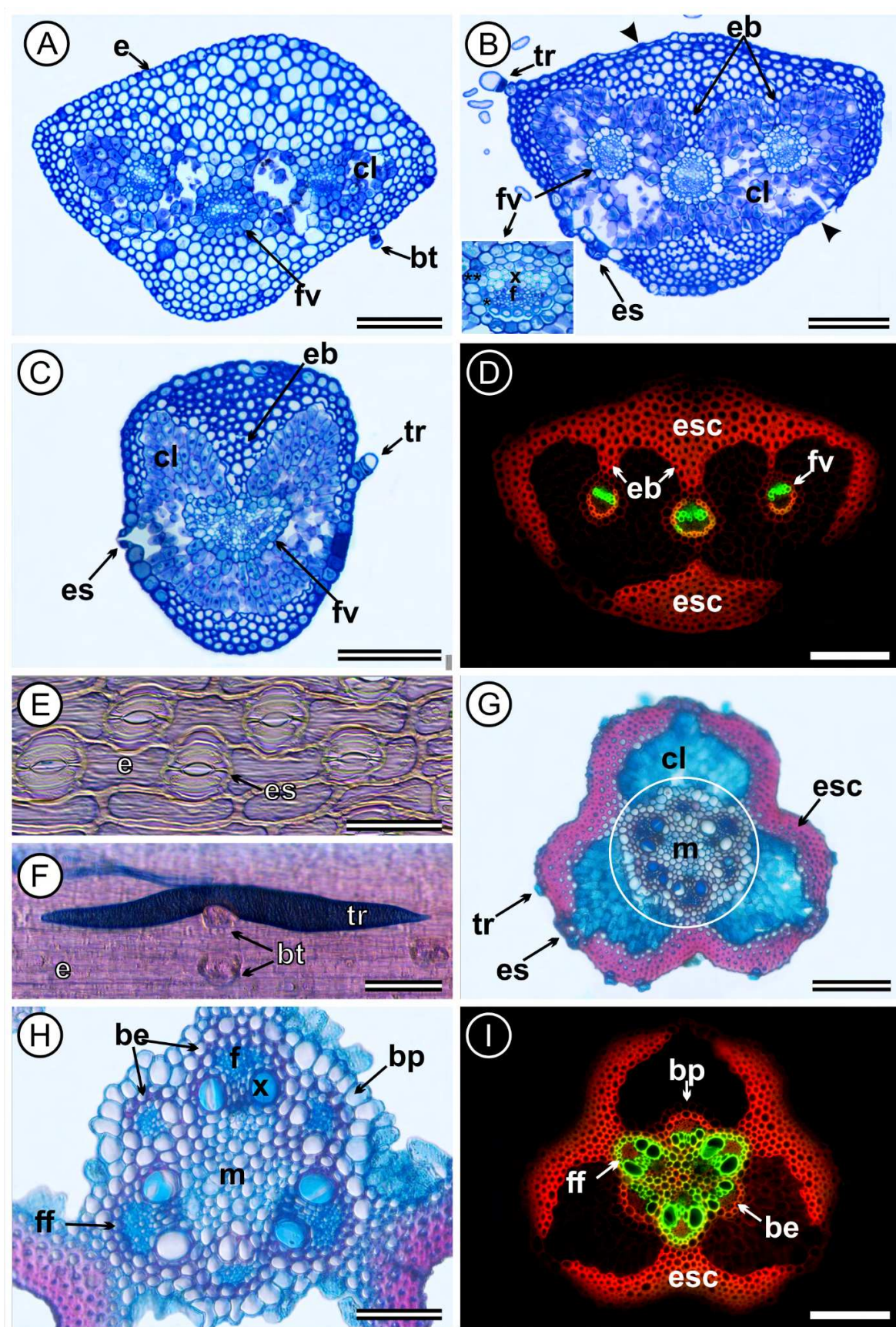


Figura 1 – Seções transversais (A–D) e paradérmicas (E, F) de folhas; seções transversais de escapos (G–I) de *C. gandarela*. A. Base da folha. B. Porção mediana da folha. C. Ápice da

folha. **D.** Porção mediana da folha com teste de Acridine Orange. **E.** Face abaxial da epiderme mostrando estômatos. **F.** Detalhe de tricoma. **G.** Porção mediana do escapo. **H.** Detalhe do cilindro central. **I.** Porção mediana do escapo com teste de Acridine Orange. **Abreviações:** be – bainha espessada, bp – bainha parenquimática, bt - base do tricoma, cl – clorênquima, e – epiderme, eb – extensão da bainha do feixe, es – estômato, esc – esclerênquima, f - floema, ff – fibras do floema, fv – feixe vascular, m – medula, tr - tricoma, x – xilema, círculo – cilindro vascular, * – bainha interna do feixe vascular, ** – bainha externa do feixe vascular, cabeça de seta – colapso de células epidérmicas. **Barras de escala:** A, B, C, D, G, I = 100 μm ; E, F, H = 50 μm .

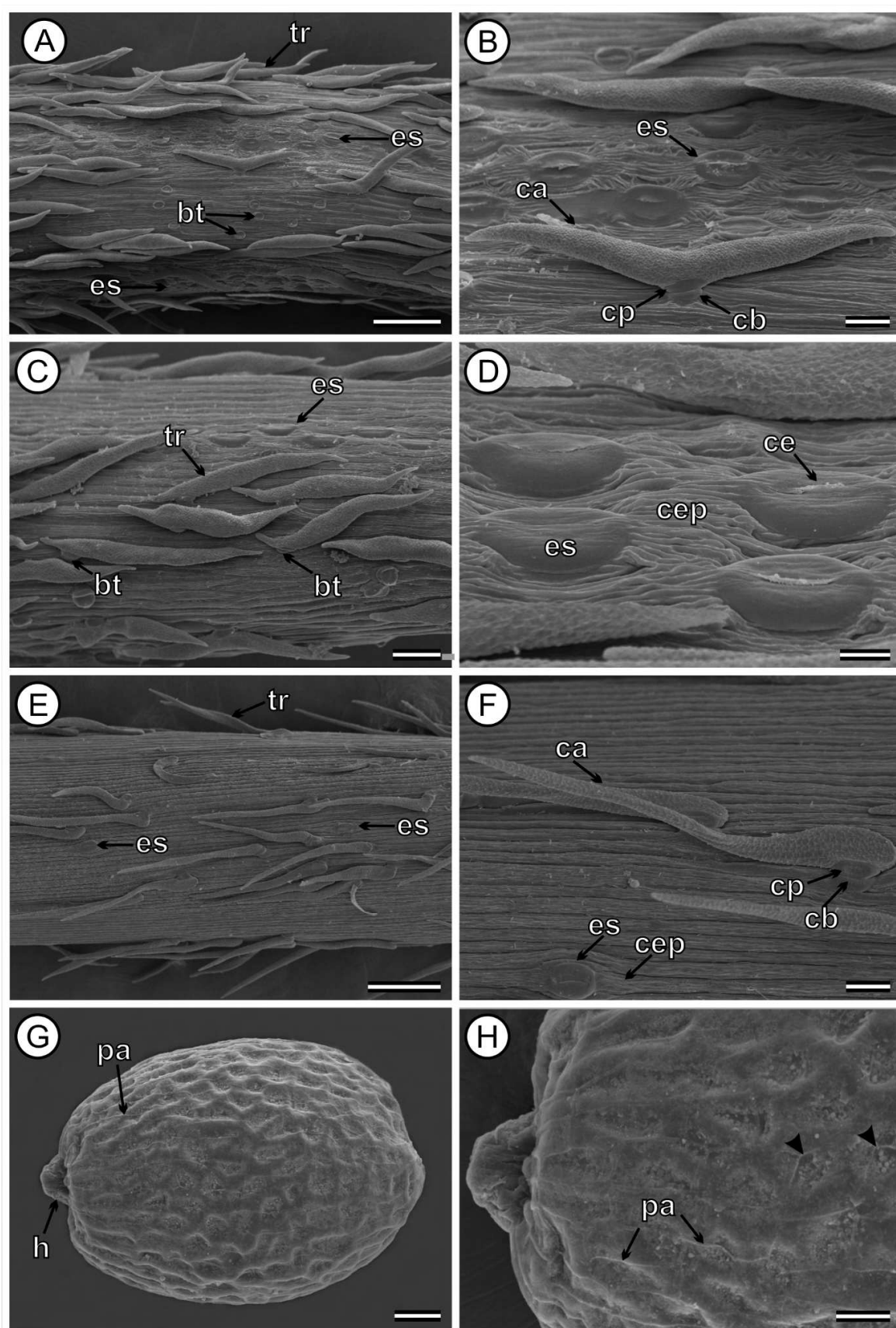


Figura 2– Folhas – face abaxial da epiderme (A–D), escapos (E, F) e semente (G, H) de *C. gandarela* em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). **A.** Visão geral da face abaxial da

epiderme. **B, C.** Detalhe de tricoma. **D.** Detalhe do estômato. **E.** Visão geral do escapo. **F.** Detalhe do tricoma. **G.** Semente. **H.** Detalhe da semente. **Abreviações:** bt – base do tricoma, ca – célula apical, cb – célula basal, ce – crista estomática, cep – cera epicuticular, cp – célula do pescoço, es – estômato, h – hilo, pa – parede anticlinal, tr – tricoma, seta – estruturas esféricas. **Barras de escala:** A, D, E = 100 μm ; C, G = 40 μm ; B, H = 20 μm .

Discussão

Em comparação com outras espécies de *C.* subg. *Comanthera* previamente estudadas, as folhas de *C. gandarela* distinguem-se pela presença de EBFs oriundas dos feixes vasculares laterais restritas à face adaxial da epiderme (Alone *et al.* 2016, Giulietti *et al.* 2012). Isso contrasta com *C. auribribata*, cujas EBFs laterais localizam-se na região da face abaxial da epiderme, próximas à margem foliar (Giulietti *et al.* 2012). Estresses abióticos, especialmente o hídrico, podem induzir o desenvolvimento assimétrico das EBFs (Beyschlag & Eckstein 2001, Buckley *et al.* 1999), o que pode explicar a variação observada em *C. gandarela*. Essa variação intra e interfoliar ainda não havia sido documentada na literatura disponível para outras espécies do gênero. Entretanto, estudos como os de Scatena e Rosa (2001), Oriani *et al.* (2005) e Alves *et al.* (2013) ressaltam a relevância de se examinar as diferenças anatômicas ao longo das distintas regiões dos órgãos.

A compartimentalização do mesofilo pelas EBFs é uma resposta comum a ambientes xéricos, estando associada ao uso eficiente da água (Tresmondi *et al.* 2015, Kenzo *et al.* 2007, Terashima 1992). Plantas com folhas heterobáricas apresentam respostas estomáticas mais rápidas a sinais de dessecação e estresse hídrico (Terashima 1992). Como há conexão direta entre o feixe vascular, o mesofilo e a epiderme, a condução da água dos elementos do xilema até a epiderme é facilitada, e a quantidade de água utilizada na fotossíntese é reduzida, otimizando o processo (Barbosa *et al.* 2019, Inoue *et al.* 2015, Pizzolato *et al.* 1976). As EBFs podem ser compostas por diferentes tipos de parênquima e esclerênquima (Evert 2013, Cutler *et al.* 2009) — este último, um tecido de sustentação que contribui para a integridade estrutural sob estresse hídrico ou mecânico (Silva 2024, Appezzato-Da-Glória & Carmello-Guerreiro 2006). *C. gandarela* combina essas características xeromórficas por meio de EBFs de esclerênquima formadas por fibras não lignificadas, o que aparenta funcionar como estratégia para resistir a perturbações mecânicas, facilitar o transporte de água entre os tecidos e retê-la em condições de dessecação, visto que há predominância de substâncias hidrofílicas em suas paredes celulares.

Os tricomas malpighiáceos são comumente descritos para o gênero (Echternacht *et al.* 2014, Alone *et al.* 2016) e considerados sinapomorfias de *Comanthera* subg. *Comanthera* (Parra *et al.* 2010). Alone *et al.* (2016) descreveram esses tricomas em *C. mucugensis* como unicelulares, porém as imagens disponíveis no trabalho indicam tricomas malpighiáceos multicelulares, aparentemente simétricos e assimétricos, como em *C. gandarela*. Esses tricomas recobrem quase toda a superfície foliar em *C. gandarela*. Um indumento denso também é uma característica xeromórfica, pois altera o microclima foliar ao reduzir a incidência de radiação UV e o aquecimento interno da folha (Evert 2013). *C. gandarela* apresenta adaptações ao ambiente xérico em que evoluiu e se manteve, sendo as características xeromórficas amplamente registradas para a família (Corredor 2016, Trovó *et al.* 2015, Scatena *et al.* 2004).

De modo geral, os escapos de *C. gandarela* são semelhantes aos de *C. nivea* (Corredor 2016), apresentando os mesmos atributos anatômicos, como estômatos posicionados acima das demais células epidérmicas, bainha externa hialina parenquimática descontínua, e três costelas de esclerênquima. A esclerofilia é característica comum a muitas xerófitas (Micco & Aronne 2002). Os escapos de *Comanthera* geralmente apresentam um esclerênquima bem desenvolvido (Corredor, 2016). Contudo, a composição péctico-celulósica do esclerênquima em *C. gandarela* sugere que a estratégia adaptativa desse órgão é consistente com a das folhas.

As sementes de *C. gandarela* estão de acordo com os caracteres diagnósticos de *C. subg. Comanthera* (Barreto *et al.* 2013). Considerando que os padrões de rugosidade são específicos de cada espécie e podem auxiliar na distinção entre táxons, é importante realizar o registro em MEV sempre que possível (Coan *et al.* 2010, Corredor 2016). Estruturas esféricas foram relatadas em sementes de espécies examinadas por Parra (2000) e Barreto *et al.* (2013). Com base nesses estudos, supõe-se que tais estruturas possam corresponder a colônias bacterianas possivelmente envolvidas no processo de germinação em *Comanthera*.

Análises preliminares sugerem que a degradação epidérmica observada em *C. gandarela* pode estar associada ao acúmulo de material particulado (MP). Alterações anatômicas e micromorfológicas geralmente precedem os sintomas visuais e fisiológicos, o que ressalta a relevância desses estudos para uma avaliação mais precisa dos impactos ambientais de curto e longo prazo causados pela atividade mineradora na Serra do Gandarela, região de canga.

Conclusões

A descrição de novas espécies é fundamental para a preservação da biodiversidade, sendo, portanto, importante a coleta de materiais botânicos e seu envio a especialistas sempre que possível.

A anatomia vegetal pode fornecer informações valiosas quando integrada a outras áreas da botânica. Além de ampliar o conjunto de caracteres taxonômicos — os quais podem, inclusive, manifestar-se como sinapomorfias —, a anatomia também pode contribuir para estudos sobre os impactos de poluentes provenientes de atividades mineradoras na flora nativa. Nesse contexto, destaca-se a relevância da parceria entre anatomistas, taxonomistas, fisiologistas e ecólogos, essencial para compreender o comportamento da flora brasileira, exposta a tipos variados de poluentes, sob a perspectiva integrada de todas as áreas das ciências botânicas.

Referências

- Alves, PGM., Scatena, VL. & Trovó, M. Anatomy of scapes, bracts, and leaves of *Paepalanthus* sect. *Diphyomene* (Eriocaulaceae, Poales) and its taxonomic implications. *Brittonia* 65, 262–272 (2013). <https://doi.org/10.1007/s12228-012-9263-z>
- Alone, LB., Albuquerque, MMS., Resende, SV, Carneiro, CE. & Santana, JRF. (2016). Rustificação in vitro em diferentes ambientes e aclimatização de microplantas de *Comanthera mucugensis* Giul. subsp. *mucugensis*. *Revista Ciência Agronômica*, 47(1), 152–161. <https://doi.org/10.5935/1678-992X.20160020>
- Andrade, M.J.G., Giulietti, A.M., Rapini, A., de Queiroz, L.P., Conceicao, A.D.S., de 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. <https://doi.org/10.1002/tax.592004>
- Appezzato-Da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, SM. (2006). *Anatomia Vegetal. 2ª edição revista e atualizada*. Editora Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG. 115-119 pp.
- Barbosa, MAM., Chitwood, D H., Azevedo, AA., Araújo, WL., Ribeiro, DM., Peres, LE., Martins, SCV. & Zsögön, A. (2019) Bundle sheath extensions affect leaf structural and

- physiological plasticity in response to irradiance. *Plant, Cell & Environment*, 42(5), 1575-1589. <https://doi.org/10.1111/pce.13495>
- Barreto, LC., Echternacht, L. & Garcia, QS. (2013). Seed coat sculpture in *Comanthera* (Eriocaulaceae) and its implications on taxonomy and phylogenetics. *Plant Systematics and Evolution*, 299, 1461–1469. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0792-4>
- Beyschlag, W. & Eckstein, J. (2001). Towards a causal analysis of stomatal patchiness: The role of stomatal size variability and hydrological heterogeneity. *Acta Oecologica*, 22(3), 161–173. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(01\)01116-5](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(01)01116-5)
- Biodiversitas. (2000). *Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas de Extinção da Flora de Minas Gerais*. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte.
- Bozzola JJ. & Russell LD. (1999) *Electron microscopy: principles and techniques for biologists*. 2nd edn. Jones and Bartlett Publishers. Sudbury, Massachusetts. 54-68 pp.
- Brasil. (2025). *Projeto de Lei n.º 6.299, de 13 de março de 2002*. Disponível em: <https://www.camara.leg.br/propostas-legislativas>. Acesso em: 28 jun. 2025.
- Buckley, TN., Farquhar, GD. & Mott, KA. (1999). Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118, 132–143. <https://doi.org/10.1007/s004420050757>
- Coan, AI., Stützel, T. & Scatena, VL. (2010). Comparative embryology and taxonomic considerations in *Eriocaulaceae* (Poales). *Feddes Repertorium*, 121(7-8), 268–284. <https://doi.org/10.1002/fedr.201000006>
- Costa, F.N., Trovó, M., & Sano, P.T. (2008). Eriocaulaceae na Cadeia do Espinhaço: riqueza, endemismo e ameaças. *Megadiversidade*, 4(1-2), 117-125.
- Cutler, DF., Botha, T. & Stevenson, DW. (2009) *Anatomia vegetal: uma abordagem aplicada*. Artmed Editora. Porto Alegre, RS. 266 p.
- Demarco, D. (1999). Histochemical analysis of plant secretory structures. In: SE. Ruzin (Ed.) *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press. Oxford. 291-310 pp.

- Corredor, BAD. (2016). *Anatomia de espécies brasileiras de Eriocaulaceae: Comanthera e Syngonanthus*. Repositório Institucional UNESP. Rio Claro, SP. 77-88 pp. <https://repositorio.unesp.br/entities/publication/70764b48-f6d0-4ec0-aa76-90b0030b6841>
- Echternacht, L.E. (2012). *Sistemática de Comanthera e de Syngonanthus (Eriocaulaceae)*. [Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, em co-tutela com o Museu Nacional de História Natural (Paris, França)]. Digital Library USP Theses and Dissertations. <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41132/tde-01052013-125358/en.php>
- Echternacht, L., Sano, PT., Bonillo, C., Cruaud, C., Couloux, A. & Dubuisson, JY. (2014). Phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae): Evidence from expanded sampling. *Taxon*, 63(1), 47–63. <https://doi.org/10.12705/631.8>
- Echternacht, L., Sano, P. T., & Dubuisson, J. Y. (2015). Taxonomic study of *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* (Eriocaulaceae). *Systematic Botany*, 40(1), 136-150. <https://doi.org/10.1600/036364415X686431>
- Echternacht, L., da Silva Freitas, M., & Trovó, M. (2021a). Three new and endemic species of Eriocaulaceae from Serra da Canastra, Minas Gerais, Brazil. *Systematic Botany*, 46(1), 24-33. <https://doi.org/10.1600/036364421X16128061189521>
- Echternacht, L., Watanabe, M.T.C., & Andrino, C. O. (2021b). Novelties from the Serra Nova State Park (Minas Gerais, Brazil): two new endemic species of Eriocaulaceae. *Phytotaxa*, 505(2), 187-200. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.505.2.5>
- Echternacht, L. & Parra, L.R. *Comanthera in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB52938>>. Acesso em: 08 jun. 2025
- Evert, RF. (2013). *Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. Editora Blucher. São Palulo, SP. 288 p.
- Giulietti, AM., Scatena, VL., Sano, PT., Parra, LR., Queiroz, LPD., Harley, RM., Menezes, NL., Ysepon, AMB., Salatino, A., Salatino, MLF., Vilegas, W., Santos, LC., Ricci, CV., Bonfim, MCP. & Miranda, EB. (2000). Multidisciplinary studies on neotropical

- Eriocaulaceae*. In: Wilson, KL & Morrison, DA. (Eds.) *Monocots: Systematics and evolution*. CSIRO Publishing. Collingwood, VIC, Australia. 580–589 pp.
- Giulietti, AM., Andrade, MJG., Scatena, VL., Trovó, M., Coan, AI., Sano, PT., Santos, FAR., Borges, RLB. & Van den Berg, C. (2012). Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguésia*, 63, 001-019. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000100001>
- Grantz, D. A., Garner, J. H. B., & Johnson, D. W. (2003). Ecological effects of particulate matter. *Environment International*, 29, 213–239. [https://doi.org/10.1016/S0160-4120\(02\)00181-2](https://doi.org/10.1016/S0160-4120(02)00181-2)
- Hopper, S.D. (2009) OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant Soil* 322: 49–86. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0068-0>
- ICMBio. (s.d.). *Parque Nacional da Serra do Gandarela*. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Recuperado em 27 de junho de 2025, disponível em: <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/unidade-de-conservacao/unidades-de-biomas/mata-atlantica/lista-de-ucs/parna-da-serra-do-gandarela>
- Inoue, Y., Kenzo, T., Tanaka-Oda, A., Yoneyama, A. & Ichie, T, (2015) Leaf water use in heterobaric and homobaric leafed canopy tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Photosynthetica* 53, 177–186. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0105-6>
- Johansen, DA. (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Publishing Company, Ltd. London.
- Kenzo, T., Ichie, T., Watanabe, Y. & Hiromi, T. (2007) Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *American Journal of Botany*, 94(5), 764-775. *American Journal of Botany*, 94(5), 764-775. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.5.764>
- Kraus, JE & Arduin, M. (1997) *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Edur. Rio de Janeiro, RJ. 26-27 pp.

- Marent, B.R., Lamounier, W.L. & Gontijo, B.M. (2011) Conflitos ambientais na Serra do Gandarela, Quadrilátero Ferrífero – MG: mineração X preservação. *Revista Geografias* 7: 99–113. <https://doi.org/10.35699/2237-549x..13311>
- Micco, V.D. & Aronne, G. (2002) Morpho-Anatomical traits for plant adaptation to Drought. *In: Aroca, R. (Ed.) Plant responses to drought stress: from morphological to molecular features*. Springer Heidelberg. New York Dordrecht London. 37-62 pp.
- O’ Brien, T.P. & Mccully, M.E. (1981) *The study of structure principles and selected methods*. Termarcaphi Pty. Ltd. Melbourn.
- Oliveira, A.A.B. (2014) *Inventário das emissões atmosféricas na indústria siderúrgica*. Pantheon: repositório institucional da Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ. 30-34 pp. <https://pantheon.ufrj.br/handle/11422/11914>
- Oriani, A., Scatena, V.L. & Sano, P.T. (2005) Anatomia das folhas, brácteas e escapos de *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). *Brazilian Journal of Botany*, 28, 229-240. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000200004>
- Parra, L.R. (2000) *Redelimitação e revisão de Syngonanthus sect. Eulepis (Bong. ex Koern.) Ruhland-Eriocaulaceae*. Repositório Institucional da USP. São Paulo, SP. 46 p. <https://doi.org/10.11606/T.41.2000.tde-20042001-093840>
- Parra, L.R., Giulietti, A.M., de Andrade, M.J.G. & Van den Berg, C. (2010). Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon*, 59(4), 1135–1146. <https://doi.org/10.1002/tax.594010>
- Pizzolato, T.D., Burbano, J.L., Berlin, J.D., Morey, P.R. & Pease R.W. (1976) An electron microscope study of the path of water movement in transpiring leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Journal of Experimental Botany* 27(1), 145-161. <https://doi.org/10.1093/jxb/27.1.145>
- Plants of the World Online (POWO). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet. Disponível em: <<http://www.plantsoftheworldonline.org/>>. Acesso em 08 de junho de 2025.

- Rocha, DI., Silva, LC., Pereira, EG., Sant'Anna-Santos, BF., Gontijo, ER. & Oliva, MA. (2014) Early detection of injuries in leaves of *Clusia hilariana* Schltdl. (Clusiaceae) caused by particulate deposition of iron. *Revista Árvore*, 38:423–432. <https://doi.org/10.1590/s0100-67622014000300004>
- Sano, P.T., Giuliatti, A.M., Judice, D.M., Penedo, T.S.A. & Freitas, M.F. (2013). Eriocaulaceae In: ed. Martinelli, G. & Moraes, M.A. *Livro Vermelho da Flora do Brasil*. pp. 496-501. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Scatena, VL. & Rosa, MM. (2001). Morphology and anatomy of the vegetative organs and scapes from *Aphorocaulon* (*Paepalanthus*, Eriocaulaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 44, 49-58. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132001000100007>
- Scatena, VL., Vich, DV. & Parra, LR. (2004) Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 18(4): 825-837. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000400013>
- Silva, L. C. D. (2003). *Avaliações bioquímicas, fisiológicas e anatômicas dos efeitos de poluentes atmosféricos sobre espécies vegetais de restinga*. [Tese de Doutorado apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal]. Repositório UFFV: <http://www.locus.ufv.br/handle/123456789/10025>
- Silva, L.C., Araújo, T.O., Siqueira-Silva, A.I., Pereira, T.A.R., Castro, L.N., Silva, E.C., Oliva, M.A. & Azevedo, A.A. (2017). *Clusia hilariana* and *Eugenia uniflora* as bioindicators of atmospheric pollutants emitted by an iron pelletizing factory in Brazil. *Environmental Science and Pollution Research*, 24, 1–10 <https://doi.org/10.1007/s11356-017-0386-3>
- Silva, LC., Freitas-Silva, L., Rocha, DI., Pereira, JSC. & Assis, DEF. (2020). Leaf Morpho-anatomical Structure Determines Differential Response Among Restinga Species Exposed to Emissions from an Iron Ore Pelletizing Plant. *Water, Air, and Soil Pollution*, 231:152. <https://doi.org/10.1007/s11270-020-04533-x>
- Silva, CJ. (2024) *Fundamentos de Anatomia Vegetal: conceitos e aplicações em uma abordagem didática*. Author's Ed. Sete Lagoas, MG. 171-182 pp.

- Silveira, FAO., Negreiros, D., Barbosa, NPU., Buisson, E., Carmo, FF., Carstensen, DW., Conceição, AA., Cornelissen, TG., Echternacht, L., Fernandes, GW., Garcia, QS., Guerra, TJ., Jacobi, CM., Lemos-filho, JP., Stradic, SL., Morellato, LPC., Neves, FS., Oliveira, RS., Schaefer, CE., Viana PL. & Lambers, H. (2016) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered *campo rupestre*: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403, 129–152 pp. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>
- Soares, G. D. D. (2023). *Alterações morfoanatômicas foliares em três espécies de Mata Atlântica expostas à deposição particulada em Congonhas (MG)*. [Dissertação de Mestrado apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica]. Repositório UFV: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.622>
- Terashima, I. (1992) Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis research*, 31, 195-212. <https://doi.org/10.1007/BF00035537>
- Tresmondi, F., Nogueira, A., Guimarães, E. & Machado, SR. (2015) Morphology, secretion composition, and ecological aspects of stipular colleters in Rubiaceae species from tropical forest and savanna. *The Science of Nature*, 102, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1320-5>
- Trovó, M., Silva, AL. & Coan, AI. (2015) *Paepalanthus echinoides* (Eriocaulaceae), a new species from central Brazil with notes on leaf and scape anatomy. *Phytotaxa*, 231(1), 81-88. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.231.1.8>
- Trovo, M., Silva, A. D. L., & Coan, A. I. (2017). *Paepalanthus modestus* (Eriocaulaceae), a new dimerous species from Goiás, Brazil, with notes on leaf and scape anatomy. *Phytotaxa*, 316(3), 271-278. DOI: [10.11646/PHYTOTAXA.316.3.6](https://doi.org/10.11646/PHYTOTAXA.316.3.6)
- Trovó, M., de Lima Silva, A., Tajima, A. S., & Coan, A. I. (2020). Taxonomic and morphological notes on a tiny new species of *Paepalanthus* (Eriocaulaceae) from central Brazil. DOI: [10.11646/PHYTOTAXA.456.2.8](https://doi.org/10.11646/PHYTOTAXA.456.2.8)
- Trovó, M., Picanço Leite, W., Sayuri Tajima, A., de Mathias Tessari, G., Ramos, R., Gonçalves-Esteves, V., & Ike Coan, A. (2024). Taxonomy, anatomy and palynology of *Paepalanthus fonsecae* (Eriocaulaceae), a new species from central Brazil. *Nordic Journal of Botany*, e04528. <https://doi.org/10.1111/njb.04528>

Watanabe, M.T.C., Hensold, N., & Sano, P.T. (2015a). *Syngonanthus androgynus*, a striking new species from South America, its phylogenetic placement and implications for evolution of bisexuality in Eriocaulaceae. *PLoS One*, 10(11), e0141187. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141187>

Watanabe, M.T., Echternacht, L., Hensold, N., & Sano, P.T. (2015b). Two new and endangered species of *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) from Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brazil. *Phytotaxa*, 212(4), 271-282. DOI: [10.11646/PHYTOTAXA.212.4.3](https://doi.org/10.11646/PHYTOTAXA.212.4.3)

Conclusão geral

O presente trabalho realizou uma análise aprofundada da anatomia vegetal, incluindo a morfologia externa de três espécies com inflorescência tipo E em *Syngonanthus* e a análise histológica dessas espécies, bem como de uma espécie nova de *Comanthera*.

No **Capítulo 1**, as principais contribuições incluem a análise da arquitetura dos ramos aéreos, com a conclusão de que sua natureza é reprodutiva. Por meio de um exame minucioso da parte aérea de *Syngonanthus grao-mogolensis*, *S. polyaxis* e *S. verticillatus*, demonstrou-se que esses ramos aéreos consistem em sinflorescências do tipo E. As sinflorescências foram classificadas como estruturas de segunda ordem, potencialmente de terceira ordem (e quarta ordem para *S. grao-mogolensis*) com o eixo primário terminal na roseta e a unidade de repetição de segunda ordem terminal no eixo. Observou-se que os eixos apresentam ramificação monopodial e simpodial, com renovações que podem surgir diretamente do rizoma ou dos verticilos do eixo primário. Além disso, propõe-se que as renovações da sinflorescência, ao prolongarem a longevidade da inflorescência, estendam também a longevidade da planta, visto que a parte aérea parece assumir a maior parte do papel fotossintético.

A anatomia das espécies analisadas revela padrões conservados, como folhas heterobáricas e anfiestomáticas e a organização das bainhas do escapo. Contudo, também foram identificados caracteres diagnósticos relevantes incluindo a ocorrência e morfologia dos tricomas. Destaca-se que o formato da cabeça secretora dos tricomas capitados merece uma melhor análise para verificar seu potencial diagnóstico.

No **Capítulo 2**, a descrição anatômica de *Comanthera gandarela* Echter. & Ramos sp. nov. amplia o escopo de caracteres diagnósticos disponíveis para uma espécie nova, microendêmica e criticamente ameaçada da Serra do Gandarela. Essa descrição representa uma ferramenta estratégica na conservação, sendo potencialmente relevante frente propostas contra o zoneamento da Serra do Gandarela e o Projeto Apolo da mineradora Vale S.A., que, de acordo com estudos de EIA/RIMA, propõe uma cava cujos limites alcançam 80% da borda do Parque Nacional da Serra do Gandarela, com previsão de rebaixamento drástico do lençol freático, inclusive dentro do parque. Ressalta-se que os aquíferos dessa região são cruciais para o abastecimento de Belo Horizonte e de municípios da região metropolitana, tornando a descoberta de uma nova espécie um argumento adicional para o bloqueio de empreendimentos minerários que impactem o local.

Entre os resultados mais relevantes em *C. gandarela*, destaca-se o mesofilo compartimentalizado por extensões da bainha do feixe vascular compostas por esclerênquima, tecido geralmente lignificado, contudo, testes com Acridine Orange demonstraram que as fibras do esclerênquima em *C. gandarela* não se lignificam. Assim, essa característica é interpretada como estratégia adaptativa para retenção e otimização do uso de água em folhas e escapos. O estudo fornece ainda imagens de MEV das sementes de *C. gandarela*, as quais apresentam características importantes para a distinção taxonômica no gênero *Comanthera*.

A integração da anatomia à descrição da espécie evidencia que alterações anatômicas podem preceder sintomas visuais de impactos ambientais, ressaltando que a análise anatômica é uma ferramenta promissora para monitoramento dos impactos de resíduos de material particulado oriundos da mineração. Assim, espera-se que futuramente realizem estudos anatômicos na região com espécies de diversos grupos para que haja uma análise mais apurada dos impactos da mineração na flora nativa da Serra do Gandarela.

Por fim, o presente trabalho avançou na taxonomia de Eriocaulaceae ao: (I) integrar dados anatômicos para validar e compreender aspectos morfológicos e delimitar táxons, especialmente em gêneros complexos como *Syngonanthus* e *Comanthera*; (II) descrever novos caracteres diagnósticos em nível anatômico e micromorfológico, auxiliando na distinção de espécies e na compreensão de suas adaptações ecológicas; (III) fornecer subsídios relevantes para análises filogenéticas e ecológicas futuras, reforçando a importância de abordagens multidisciplinares no estudo da biodiversidade.