LARA REGINA PARRA DE LAZZARI

REDELIMITAÇÃO E REVISÃO DE
SYNGONANTHUS SECT. *EULEPIS* (BONG. EX KOERN.) RUHLAND
– ERIOCAULACEAE –

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo
para obtenção de Título de Doutor em
Ciências, na Área de Botânica

Orientadora: Profa. Dra. Ana Maria Giulietti

SÃO PAULO

2000

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS	iii
RESUMO/ABSTRACT	iv
I. INTRODUÇÃO	1
II. HISTÓRICO	2
II.1. Histórico da Família Eriocaulaceae	2
II.2. Histórico de <i>Syngonanthus</i> Ruhland	5
III. SEMPRE-VIVAS	11
IV. MATERIAL E MÉTODOS	13
IV.1. Estudos Taxonômicos e Nomenclaturais	13
IV.2. Tipificação	14
IV.3. Estudos Morfológicos	15
IV.3.1. Morfologia de Tricomas e Sementes	17
IV.4. Análise Cladística	18
V. RESULTADOS E DISCUSSÃO	20
V.1. Caracterização e Redelimitação de <i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	20
V.1.1. Caracterização Morfológica e Caracteres utilizados na Análise Cladística	20
a. Raízes	20
b. Caules	21
c. Folhas	26
d. Espatas e Escapos	27
e. Tricomas	29
f. Inflorescências	33
g. Flores	36
h. Polinização	41
i. Frutos e Sementes	41
V.1.2. Citotaxonomia e Quimiotaxonomia	45
V.1.3. Análise Cladística	45
V.2. Distribuição Geográfica	52
V.3. Tratamento Taxonômico	66
V.3.1. Chave para Identificação dos Gêneros Brasileiros de Eriocaulaceae	66
V.3.2. Chave para Identificação das Seções de <i>Syngonanthus</i>	67
V.3.3. Classificação de <i>Syngonanthus</i>	68
V.3.4. Chave para Identificação das Espécies de <i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	72
V.3.5. Apresentação das espécies	74
1. <i>Syngonanthus aciphyllus</i> (Bong.) Ruhland	74
2. <i>Syngonanthus aurifibratus</i> Silveira	85
3. <i>Syngonanthus bahiensis</i> Moldenke	89
4. <i>Syngonanthus bisulcatus</i> (Koern.) Ruhland	91
5. <i>Syngonanthus brasiliiana</i> Giul.	102
6. <i>Syngonanthus curralensis</i> Moldenke	105
7. <i>Syngonanthus dealbatus</i> Silveira	108
8. <i>Syngonanthus elegans</i> (Bong.) Ruhland	111
9. <i>Syngonanthus elegantulus</i> Ruhland	117
10. <i>Syngonanthus euschemus</i> Ruhland	122
11. <i>Syngonanthus giuliettiae</i> L. R. Parra	127

12. <i>Syngonanthus harleyii</i> Moldenke	131
13. <i>Syngonanthus imbricatus</i> (Koern.) Ruhland	133
14. <i>Syngonanthus kegelianus</i> (Koern.) Ruhland	137
15. <i>Syngonanthus lanosus</i> L. R. Parra	142
16. <i>Syngonanthus linearis</i> Ruhland	145
17. <i>Syngonanthus magnificus</i> Giul.	148
18. <i>Syngonanthus mucugensis</i> Giul.	151
19. <i>Syngonanthus nitidus</i> (Bong.) Ruhland	154
20. <i>Syngonanthus niveus</i> (Bong.) Ruhland	158
21. <i>Syngonanthus paepalophyllus</i> Silveira	166
a. subsp. <i>paepalophyllus</i>	167
b. subsp. <i>teretifolius</i> L. R. Parra	168
22. <i>Syngonanthus retroflexus</i> L. R. Parra	172
23. <i>Syngonanthus suberosus</i> Giul.	175
V.3.6. Nomes Duvidosos	177
V.3.7. Taxa Excluídos de <i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	178
VI. CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÕES	181
VII. BIBLIOGRAFIA	184
VIII. LISTA NUMÉRICA DOS TAXA	193
IX. ÍNDICE DE EXSICATAS	193
X. ÍNDICE DE NOMES VULGARES	198
XI. ÍNDICE DE NOMES CIENTÍFICOS	198

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1. Aspectos Gerais de <i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	24
Figura 2. Aspectos Morfológicos de <i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	25
Figura 3. Tricomas em Diferentes Órgãos de <i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	32
Figura 4. Sementes de <i>Leiothrix</i> e <i>Syngonanthus</i>	44
Figura 5. Árvore de consenso estrito	51
Figura 6. Mapa de Distribuição Geográfica de <i>S. euschemus</i> , <i>S. kegelianus</i> , <i>S. linearis</i> e <i>S. niveus</i>	60
Figura 7. Mapa de Distribuição Geográfica de <i>S. bisulcatus</i> , <i>S. dealbatus</i> e <i>S. elegantulus</i>	61
Figura 8. Mapa de Distribuição Geográfica de <i>S. brasiliiana</i> , <i>S. magnificus</i> , <i>S. suberosus</i> , <i>S. bahiensis</i> , <i>S. harleyii</i> e <i>S. retroflexus</i>	62
Figura 9. Mapa de Distribuição Geográfica de <i>S. curralensis</i> , <i>S. giuliettiae</i> , <i>S. imbricatus</i> , <i>S. lanosus</i> e <i>S. mucugensis</i>	63
Figura 10. Mapa de Distribuição Geográfica de <i>S. paepalophyllus</i> subsp. <i>paepalophyllus</i> <i>S. paepalophyllus</i> subsp. <i>teretifolius</i> e <i>S. aurifibratus</i>	64
Figura 11. Mapa de Distribuição Geográfica de <i>S. aciphyllus</i> , <i>S. elegans</i> e <i>S. nitidus</i>	65
Figura 12. Prancha ilustrativa de <i>S. aciphyllus</i>	84
Figura 13. Prancha ilustrativa de <i>S. aurifibratus</i> e <i>S. bahiensis</i>	88
Figura 14. Prancha ilustrativa de <i>S. bisulcatus</i>	101
Figura 15. Prancha ilustrativa de <i>S. brasiliiana</i> , <i>S. curralensis</i> e <i>S. dealbatus</i>	104
Figura 16. Prancha ilustrativa de <i>S. elegans</i> e <i>S. elegantulus</i>	116
Figura 17. Prancha ilustrativa de <i>S. euschemus</i>	126
Figura 18. Prancha ilustrativa de <i>S. giuliettiae</i> e <i>S. harleyii</i>	130
Figura 19. Prancha ilustrativa de <i>S. imbricatus</i> e <i>S. kegelianus</i>	136
Figura 20. Prancha ilustrativa de <i>S. lanosus</i>	144
Figura 21. Prancha ilustrativa de <i>S. linearis</i>	147
Figura 22. Prancha ilustrativa de <i>S. magnificus</i> , <i>S. mucugensis</i> e <i>S. nitidus</i>	150
Figura 23. Prancha ilustrativa de <i>S. niveus</i>	165
Figura 24. Prancha ilustrativa de <i>S. paepalophyllus</i> subsp. <i>paepalophyllus</i> e <i>S. paepalophyllus</i> subsp. <i>teretifolius</i>	171
Figura 25. Prancha ilustrativa de <i>S. retroflexus</i> e <i>S. suberosus</i>	174
 Tabela I. Histórico das espécies reconhecidas como parte do grupo infragenérico <i>Eulepis</i>	9
Tabela II. Caracteres e codificações de seus diferentes estados utilizados na análise filogenética	48
Tabela III. Matriz de dados para análise cladística	50
Tabela IV. Padrões de variação morfológica de caracteres selecionados de <i>Syngonanthus aciphyllus</i> (Bong.) Ruhland	81
Tabela V. Padrões de variação morfológica de caracteres selecionados de <i>Syngonanthus bisulcatus</i> (Koern.) Ruhland	98
Tabela VI. <i>Syngonanthus mucugensis</i> Giul.: diferenças em relação a alguns caracteres entre populações coletadas em Mucugê e em Abaíra, BA	153

RESUMO

Syngonanthus sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland é uma das cinco seções do gênero *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). Historicamente, a seção tem sido definida com base na presença de brácteas involucrais vistosas que ultrapassam a altura das flores, conferindo à inflorescência um aspecto radiado. A delimitação da seção, no entanto, passou a ser questionada, visto que algumas espécies apresentavam caracteres que poderiam ser associados tanto a essa seção como a *S. sect. Thysanocephalus*. Com base na análise cladística realizada, está sendo proposta a redelimitação de *S. sect. Eulepis*, que apresenta as seguintes sinapomorfias: folhas com tricomas malpighiáceos, sépalas das flores pistiladas com cálice imbricado e aumento do comprimento do pedicelo quando a flor está em fase de dispersão das sementes. São reconhecidas para a seção 23 espécies e duas subespécies, tendo sido propostas 37 sinonimizações; um status e nome novos: *S. giuliettiae*; duas espécies novas: *S. lanosus* e *S. retroflexus*; uma subespécie nova: *S. paepalophyllus* subsp. *teretifolius*. Também foram propostas cinco lectotipificações e uma neotipificação. Quatro taxa foram excluídos da seção: *Syngonanthus lanceolatus* Silveira, *Syngonanthus elegantulus* var. *glabrifolius* Moldenke, *Syngonanthus comosus* var. *harleyii* Moldenke e *Syngonanthus prolifer* var. *parvus* Moldenke. São apresentadas chaves para identificação das seções de *Syngonanthus* e para as espécies de *S. sect. Eulepis*, descrições, ilustrações, além de comentários acerca da taxonomia, da variabilidade morfológica e da distribuição geográfica de cada táxon.

ABSTRACT

Plants of the *Syngonanthus* genus (Eriocaulaceae) with involucral bracts overlapping the flowers, given to the inflorescence a radiated aspect, used to be considered members of *S. sect. Eulepis*. This section, however, had its limits questionable, since some species had features which might have been related either to this section or to *S. sect. Thysanocephalus*. After a cladistic analysis, a new delimitation of *S. sect. Eulepis* is been proposed. This section has the following synapomorphies: malpighian hair on the leaves, pistillate flowers with imbricated sepals and pedicels of pistillate flowers which grow during the spread of the seeds. The section includes 23 species and two subspecies. It is been proposed 37 new synonyms, one change of name and status, two new species: *S. lanosus* e *S. retroflexus*; one new subspecies: *S. paepalophyllus* subsp. *teretifolius*. There are also proposes of five lectotipifications and one neotipification. Four taxa are been excluded from the section: *Syngonanthus lanceolatus*, *Syngonanthus elegantulus* var. *glabrifolius*, *Syngonanthus comosus* var. *harleyii* and *Syngonanthus prolifer* var. *parvus*. Identification keys for the sections of *Syngonanthus* and for the species of *S. sect. Eulepis* are provided, besides descriptions, illustrations, and comments about taxonomy, morphology variation, and distribution patterns of each taxon.

Parra, Lara

Redelimitação e Revisão de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland

– Eriocaulaceae –

201 páginas

**Tese de Doutorado– Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo – Departamento de Botânica**

1. Taxonomia 2. Eriocaulaceae 3. *Syngonanthus*

**I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências
Departamento de Botânica**

COMISSÃO JULGADORA

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dra. Ana Maria Giulietti

Orientadora

Tese desenvolvida sob a orientação da
Profa. Dra. Ana Maria Giuliatti

Dedico este trabalho

a minha mãe, Gloria

ao meu grande amor, David

A voz some na brisa

A dor foge nas trevas

*O nome,
a obra imortaliza*

João Nogueira

AGRADECIMENTOS

Em cada passo dado ao longo desses anos, foram muitas as pessoas e Instituições que colaboraram neste trabalho e, conseqüentemente, fizeram parte de minha vida. Cada uma delas sabe da minha gratidão. O que farei nas próximas linhas será, simplesmente, fazê-las novamente ter a certeza disso.

Antes de qualquer coisa, gostaria de agradecer a você, Ana Giulietti. Muitas vezes mais do que orientadora, você me incentivou em muitos momentos, dizendo exatamente aquilo que eu precisava ouvir e me ensinando a caminhar com minhas próprias pernas. Tenha a certeza de que sinto orgulho e honra de ser sua aluna.

Agradeço ao Departamento de Botânica do IBUSP, Laboratório de Microscopia Eletrônica, Laboratório de Sistemática Vegetal e Herbário SPF, onde passei 11 anos aprendendo a ser botânica.

À Comissão de Pós-Graduação, seus funcionários e sua Presidente, Prof.a Nanuza, por sempre estarem dispostos a ajudar.

À FAPESP, órgão financiador de minha pesquisa durante seu primeiro ano.

À Red Latinoamericana de Botânica, pela oportunidade de participar do curso em La Plata, Argentina. Muitas das idéias expressas no presente trabalho foram ali iniciadas.

A todos os herbários, e seus curadores, de onde obtive os materiais aqui analisados; especialmente àqueles herbários de onde vieram os materiais-tipo. Na minha viagem aos EUA, foi muito importante a ajuda das pessoas de todas as Instituições por onde passei. Obrigada, Nancy Hensold, do Field Museum, com quem pude aprender muito, não só sobre Eriocaulaceae mas também sobre como sobreviver na neve!!

Um agradecimento muito especial ao Colégio Bandeirantes, local onde estudei e onde há 5 anos leciono Botânica. Agradeço à diretoria do colégio, representada pelo Diretor-Presidente Mauro de Salles Aguiar e pelo Prof. Pedro Fregoneze, e aos meus coordenadores, Profs. Juvenal Schalch e Estela Zanini, pela colaboração e compreensão em vários momentos. Aos meus colegas, pela amizade e incentivo constantes. Aos meus alunos, por me fazerem aprender como ensinar.

Agradeço também a você, Vera Scatena. É sempre muito bom saber que fazemos parte do mesmo "time". Obrigada por toda sua ajuda, principalmente na época do meu Exame de Qualificação.

Voltando ao laboratório e olhando um pouco para trás, percebi que seria impossível nomear a todos sem me esquecer de alguém que, certamente, tenha sido importante e me ajudado. Desde a Cíntia, que sempre me ajudou tanto e que estava no laboratório quando comecei, até todos os novos alunos que foram chegando ano após ano. E, claro, aquelas que já passaram por aqui e são inesquecíveis: você, Maitê! Que falta você faz! Vi muita gente passar por aqui e agora é a minha vez. Para as minhas “colegas de trabalho” também em fim de tese, Ana Zanin, Rafa e Marta, bom trabalho e boa sorte!!!! Aprendi muito em nossas discussões. Amauri e Ramiro, obrigada pelas constantes ajudas e por todas as “quebras de galho”!!

Obrigada, Eliza, pelo seu carinho. E a vocês, Renato e Pirani, por toda a ajuda durante todos esses anos. Aprendi muito com vocês.

A todos os amigos, por compreenderem que, por causa de tanta correria, eu tive que ficar um pouco distante.....mas já estou voltando!!! Para minha sorte, no entanto, alguns desses queridos amigos trabalharam perto de mim:

Maria Ana, foi muito bom te conhecer. Sentirei falta das nossas conversas.

Nádia, querida. Minha companheira de todos esses anos. Você foi o ombro amigo naquelas horas difíceis e a minha grande incentivadora. Muito mais do que isso: você foi e ainda é o meu grande exemplo.

Paulo: será que eu consigo ser justa nessa hora de te agradecer? Você me ajudou desde a fazer a primeira matrícula da graduação até a resolver os maiores problemas taxonômicos, fora a grande ajuda em relação aos materiais dos herbários europeus. Obrigada por tudo, meu amigo. Muitos passos dessa caminhada eu devo a você.

Agora, como agradecer àqueles que são minha vida? A vocês, Vô Rafael, Vó Ita, Fabiana, Claudio, Rosangela, João Victor, meus primos e tios, qualquer tentativa de agradecer seria ainda pouco. Se eu cheguei até aqui, eu devo isso ao amor que sempre nos uniu e a Deus, que nunca nos deixou só. É com todo meu amor que eu agradeço a vocês.

Por fim, pensei muito sobre qual seria o real significado de dedicar um trabalho a alguém. Poderia significar a maior e mais pura maneira de agradecimento pela ajuda em absolutamente todos os momentos, mesmo que de uma maneira silenciosa, na forma de um abraço. Poderia significar um pedido de desculpas pelas ausências e pelos dias de mau-humor que infelizmente recaem sobre as pessoas mais próximas e queridas. Cheguei à conclusão de que é tudo isso e mais: é um eu te amo. É para vocês, mãe e David, que eu dedico este trabalho, porque são vocês a minha inspiração e é por vocês que eu sigo adiante.

I. INTRODUÇÃO

Ao longo dos campos rupestres brasileiros, especialmente nas montanhas da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais e Bahia, pode-se reconhecer uma das famílias botânicas típicas desse tipo de ambiente: as Eriocaulaceae. Essa família é composta por cerca de 1200 espécies reunidas em 10 gêneros e apresenta distribuição pantropical, porém com a grande maioria das espécies ocorrendo nos neotrópicos, especialmente nas montanhas da Venezuela e do Brasil (Moldenke 1971, Giulietti & Pirani 1988, Giulietti & Hensold 1990). Suas espécies podem ser facilmente reconhecidas por apresentarem flores diclinas reunidas em inflorescências do tipo capítulo, característica que a diferencia de todas as demais famílias de monocotiledôneas. Esse tipo de inflorescência levou Eichler (1875) a denominar as Eriocaulaceae como as "Compositae das monocotiledôneas".

Os estudos taxonômicos em Eriocaulaceae têm se intensificado nos últimos 25 anos estimulados, especialmente, pelo alto grau de endemismo detectado em muitas das espécies. No entanto, muito antes disso, a família já despertava outro tipo de interesse: seu aspecto ornamental. As "sempre-vivas", como são conhecidas popularmente, não chegam a alcançar a importância econômica de outras monocotiledôneas, como as Poaceae ou Arecaceae, porém sua exploração vem rendendo divisas para os municípios envolvidos e sustentando muitas famílias que vivem nas serras onde tais plantas são abundantes. Tal exploração, no entanto, vem sendo realizada de forma indiscriminada, sem qualquer tipo de controle ou cultivo, fato este que pode estar expondo tais plantas ao perigo de extinção. A maioria das espécies de Eriocaulaceae comercializadas como "sempre-vivas" pertencem ao gênero *Syngonanthus*, especialmente a *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, pelo fato de suas espécies apresentarem capítulos com brácteas involucrais vistosas (Figs. 1E, 1F).

Segundo o estudo filogenético realizado em Eriocaulaceae por Giulietti *et al.* (2000a), *Syngonanthus* mostrou-se ser monofilético, caso seja desconsiderado *Syngonanthus acephalus* Hensold, sendo um grupo-irmão do gênero *Leiothrix*. *S. acephalus*, endêmica da Venezuela, é uma espécie peculiar dentro da família por apresentar flores monoclinas e isoladas, não reunidas em capítulos. Hensold (com. pess.) considera possível que essa espécie seja representante de um novo gênero na família. *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, uma das 5 seções do gênero, forma, juntamente com *Syngonanthus* sect. *Thysanocephalus*, um grupo monofilético. Esse clado, incluindo as duas seções, mostrou-se ser bastante consistente, sendo sustentado por caracteres morfológicos, anatômicos, fitoquímicos e cromossômicos. Por outro lado, a delimitação dessas

duas seções e a detecção de seus caracteres diagnósticos vêm sendo questionadas, apresentando-se bastante frágeis e duvidosas.

Segundo a classificação proposta por Ruhland (1903), *S. sect. Eulepis*, assim como *S. sect. Thysanocephalus*, se caracterizariam por apresentar flores pistiladas com pétalas maiores que as sépalas. A diferença entre essas duas seções, no entanto, estaria nas características dos capítulos. Enquanto os representantes de *S. sect. Thysanocephalus* apresentariam capítulos campanulados e brácteas não ultrapassando a altura das flores, os de *S. sect. Eulepis* teriam capítulos radiados e brácteas involucrais ultrapassando muito a altura das flores. Entretanto, algumas espécies *S. bahiensis* Moldenke, *S. candidus* var. *bahiensis* Moldenke, *S. curralensis* Moldenke, *S. hatschbachii* Moldenke, *S. harleyii* Moldenke, *S. brasiliiana* Giul. e *S. mucugensis* Giul. apresentam características dos capítulos que torna duvidosa a inclusão em uma ou em outra seção. Somadas a essas espécies, outras já consideradas como parte de *S. sect. Eulepis*, como *S. ulei* Ruhland, *S. kegelianus* (Koern.) Ruhland e *S. lanceolatus* Silveira, não apresentam as características consideradas como diagnósticas da seção.

A hipótese inicial deste trabalho foi a de que *Syngonanthus* sect. *Eulepis* era um grupo monofilético. Dentro deste contexto, tomou-se por objetivos:

- revisão taxonômica e nomenclatural dos taxa de *Syngonanthus* sect. *Eulepis*;
- realização de um estudo filogenético, visando a delimitação das seções do gênero;
- detecção de espécies comercializadas como “sempre-vivas” e com perigo de extinção.

II. HISTÓRICO

II.1. Histórico da Família Eriocaulaceae

Eriocaulon foi o primeiro gênero descrito, dentre os atualmente considerados como Eriocaulaceae. Foi validamente publicado posteriormente por Linnaeus (1742).

As primeiras espécies brasileiras descritas na família foram documentadas por Vellozo (1829), quando descreveu três espécies no novo gênero *Dupatya*.

Somente com o trabalho de Bongard (1831) tomou-se conhecimento do grande número de espécies dessa família existentes no Brasil. O autor desconhecia o gênero *Dupatya*, tendo relacionado 80 espécies de *Eriocaulon* (único gênero da família conhecido por ele) das quais 73 eram novas para a ciência.

Martius (1835) elaborou um estudo completo sobre as características que definiriam Eriocaulaceae como uma família distinta, já anteriormente separada da família Restionaceae por Desvaux (1828). Nesse trabalho, Eriocaulaceae foi considerada como subdividida em três

gêneros: *Eriocaulon*, *Philodice*, descrito nesse trabalho, e *Tonina*, descrito por Aublet (1775). Foram sinonimizados em *Eriocaulon* os gêneros: *Nasmythia* (descrito por Hudson 1762), *Randalia* e *Sphaerochloa* e *Leucocephala* (descrito por Roxburgh 1832). O autor reconheceu os seguintes subgêneros em *Eriocaulon*: *E.* subg. *Eriocaulon*, *E.* subg. *Nasmythia* e *E.* subg. *Paepalanthus*.

Seis anos mais tarde, Kunth (1841) considerou a família como possuidora de cinco gêneros e 149 espécies. Reconheceu o gênero *Paepalanthus* Mart., além de propor o novo gênero *Lachnocaulon*. A autoridade de *Paepalanthus* vem sendo assunto de muita controvérsia. *Paepalanthus* Kunth foi conservado contra *Paepalanthus* Mart. (ICBN 1966) cujo nome já havia sido conservado contra *Dupatya* Vell. (ICBN 1956). Recentemente, Giulietti *et al.* (1998) propuseram a volta do reconhecimento da autoridade *Paepalanthus* Mart.

Na monografia de Eriocaulaceae para a *Flora Brasiliensis*, Koernicke (1863) reconheceu a ocorrência de cinco gêneros no Brasil, incluindo o novo gênero por ele descrito, *Mesanthemum*, além do gênero extrabrasileiro *Lachnocaulon*. Posteriormente, verificou-se que *Mesanthemum* é um gênero exclusivamente africano. Nesse trabalho, o autor propôs a primeira classificação infragenérica para *Paepalanthus*, considerando-o com 14 subgêneros. Para *Eriocaulon* foram reconhecidos quatro subgêneros e foi proposta, também, a sinonimização do gênero *Electrosperma* (Mueller 1854) em *Eriocaulon*.

Ruhland (1903) realizou a última revisão mundial para a família, quando sinonimizou em *Eriocaulon* os gêneros *Dichrolepis* (Welwitsch 1859) e *Lasiolepis* (Boeckeler 1873). Esse trabalho inclui observações sobre morfologia, anatomia e distribuição geográfica da família. Consta, ainda, de chaves para identificação das 535 espécies de Eriocaulaceae. O autor considerou a família apresentando nove gêneros, seis já anteriormente considerados por Koernicke (1863) e três novos gêneros a partir de espécies anteriormente consideradas como *Paepalanthus*: *Blastocaulon*, *Leiothrix* e *Syngonanthus*. Este último gênero já havia sido proposto anteriormente pelo mesmo autor (Ruhland 1900). A classificação proposta por Ruhland (1903) continua sendo utilizada até os dias atuais, visto que, dos gêneros propostos posteriormente, apenas *Rondonanthus* (Herzog 1931) ainda é aceito. Os gêneros *Comanthera* (Smith 1937) e *Carptotepala* (Moldenke 1951a) foram sinonimizados em *Syngonanthus* (Giulietti & Hensold 1991), *Wurdackia* (Moldenke 1957) em *Rondonanthus* (Hensold & Giulietti 1991) e *Moldenkeanthus* (Morat 1967) em *Paepalanthus* (Stützel 1987). Está sendo proposto o novo gênero *Actinocephalus* (Koern.) Sano correspondente a *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koern.) Ruhland (Sano 1999, Sano no prelo).

O posicionamento hierárquico de Eriocaulaceae tem sido bastante discutido. Cronquist (1968, 1981), seguindo as idéias de Hutchinson (1934) e Takhtajan (1969, 1980), considerou Eriocaulaceae como a única família pertencente à ordem Eriocaulales. Essa posição foi aceita por Arekal & Ramaswamy (1980) pelo fato de a família apresentar características não encontradas nas demais da subclasse Commelinidae, como o grão de pólen espiro-aperturado e triclular, óvulos tenuinucelados e micrópila formada apenas pelo tegumento interno do óvulo. Por outro lado, a maioria dos autores relaciona Eriocaulaceae a outras famílias de monocotiledôneas. Martius (1835), Bentham (1877) e Bentham & Hooker (1883) incluíram a família na mesma ordem de Commelinaceae, Cyperaceae, Restionaceae e Xyridaceae pelo fato de apresentarem o hilo e o embrião das sementes em posições diametralmente opostas. A semente contendo endosperma amiláceo foi o caráter utilizado por Ruhland (1903), Diels (1936), Melchior (1964) e Dahlgren *et. al.* (1985) para agrupar Eriocaulaceae e outras famílias com o mesmo tipo de endosperma na ordem Commelinales. Nos últimos anos, estudos filogenéticos vêm usando dados moleculares, às vezes combinados com dados morfológicos, para elucidar as relações entre os grupos de angiospermas. O mais recente estudo filogenético enfocando as monocotiledôneas foi realizado por Chase *et al.* (2000). Nesse trabalho os autores apresentaram uma proposta onde Eriocaulaceae faria parte de Poales, assim como Poaceae, Cyperaceae, Xyridaceae, Bromeliaceae e Rapateaceae.

Assim como sua posição em relação a outras famílias, a classificação dentro de Eriocaulaceae também tem sido razão de muita divergência. Hieronymus (1889) dividiu as Eriocaulaceae em duas tribos com base no número de sacos polínicos. Desta forma, os gêneros *Eriocaulon*, *Mesanthemum* e *Paepalanthus* foram reunidos na tribo Diplantherae por possuírem quatro sacos polínicos, enquanto os gêneros *Lachnocaulon*, *Philodice* e *Tonina* pertenceriam à tribo Haplantherae por apresentarem dois sacos polínicos. Já Koernicke (1863) dividiu as Eriocaulaceae em duas tribos: Eriocaulae e Paepalanthae. Ruhland (1903) seguiu os mesmos critérios de Koernicke (1863), dividindo a família em duas subfamílias: Eriocauloideae, com distribuição pantropical e apresentando pétalas glandulosas, flores diplostêmones e gineceu sem apêndices (*Eriocaulon* e *Mesanthemum*) e Paepalanthoideae, com ocorrência quase exclusiva nos neotrópicos e apresentando pétalas eglandulosas, flores iso- a oligostêmones e gineceu com apêndices (*Blastocaulon*, *Lachnocaulon*, *Paepalanthus*, *Leiothrix*, *Tonina*, *Philodice* e *Syngonanthus*). Melchior (1964) dividiu a subfamília Paepalanthoideae, proposta por Ruhland (1903), nas tribos Paepalanthae, Leiothriceae, Syngonanthae e Tonineae. Stützel (1985) considerou as mesmas duas subfamílias propostas por Ruhland (1903), além de propor uma

terceira, Syngonanthoideae, incluindo os gêneros que apresentam flores pistiladas com pétalas unidas na região mediana (*Syngonanthus*, *Mesanthemum*, *Wurdackia* e *Philodice*).

Assim como ocorre com as subfamílias, os gêneros de Eriocaulaceae são separados quase exclusivamente com base em caracteres florais, sendo utilizados principalmente o número de estames, união ou não das pétalas e o número de tecas das anteras (Giulietti & Hensold 1990). Por outro lado, para diferenciação em nível de espécies e de variedades, foram utilizados até o momento basicamente caracteres vegetativos.

II.2. Histórico de *Syngonanthus* Ruhland

A primeira referência aos taxa hoje incluídos em *Syngonanthus* foi feita por Bongard (1831) em seu trabalho sobre o gênero *Eriocaulon* do Brasil. Como as diagnoses apresentadas são pouco claras, baseadas apenas em caracteres vegetativos, e na maioria das vezes muito semelhantes entre si, torna-se praticamente impossível a identificação de qualquer espécime com base nesse trabalho. Os taxa foram propostos a partir de materiais coletados por *Riedel*, na Expedição de *Langsdorff*, e estão atualmente depositados no herbário de St. Petersburgo (LE). Dentre as 80 espécies apresentadas, 18 pertencem atualmente ao gênero *Syngonanthus*, sendo que 6 delas foram incluídas no agrupamento infragenérico *Eulepis*: *Eriocaulon prescottianum*, *E. elegans*, *E. niveum*, *E. aciphyllum*, *E. nitidum* e *E. anthemidiflorus* (Tabela I). Esse grupo infragenérico, muito natural segundo Bongard (1831), seria característico por apresentar capítulos com brácteas involucrais vistosas. Apesar de haver nomeado e caracterizado o grupo *Eulepis*, o autor não designou ou propôs formalmente sua categoria taxonômica. Nos anos seguintes, Bongard (1832, 1834) publicou suplementos dessa obra, onde apresentou ilustrações e descrição mais detalhadas para algumas espécies. Algumas ilustrações por ele citadas na obra de 1831 nunca foram na realidade publicadas.

Kunth (1841) combinou no novo gênero *Paepalanthus* muitas espécies de *Eriocaulon*, inclusive as pertencentes atualmente a *Syngonanthus*, descrevendo também novas espécies. O autor teve como base o trabalho de Bongard (1831), tendo analisado outras coleções, além dos materiais-tipo dos taxa propostos por este último autor. Nessa obra, Kunth (1841) citou o nome do grupo *Eulepis*, dentro do gênero *Paepalanthus*, porém também sem propor formalmente uma categoria taxonômica. Considerou como parte desse grupo apenas três das seis espécies citadas por Bongard (1831): *Paepalanthus elegans* (Bong.) Kunth, *P. niveus* (Bong.) Kunth e *P. nitidus* (Bong.) Kunth, sendo que as outras duas espécies foram mantidas em *Eriocaulon*. (Tabela I).

Em seu estudo sobre as Eriocaulaceae do Brasil, Koernicke (1863) apresentou algumas ilustrações e descrições bem detalhadas além de incluir outros materiais examinados. É o primeiro trabalho sobre a família que apresenta chaves para identificação de gêneros e grupos de espécies. Dentre os 14 subgêneros de *Paepalanthus* citados nesse trabalho, cinco deles incluem taxa atualmente pertencentes a *Syngonanthus*: *P.* subg. *Andraspidopsis*, *P.* subg. *Carphocephalus*, *P.* subg. *Psilocephalus*, *P.* subg. *Thysanoccephalus* e *P.* subg. *Eulepis*. Este último subgênero foi formalmente proposto a partir do nome *Eulepis*. Além das três espécies já consideradas como *Paepalanthus* por Kunth (1841), foram descritas três novas espécies nesse subgênero: *P. bisulcatus* Koern., *P. ruprechtianus* Koern. e *P. kegelianus* Koern. e foi proposta a combinação de *E. aciphyllus* em *P. aciphyllus* (Bong.) Koern. (Tabela I). *E. prescottianum* e *E. anthemidiflorum*, inicialmente considerados como parte de *Eulepis* (Bongard 1831) foram considerados, respectivamente, como *Mesanthemum prescottianum* (Bong.) Koern. e *P. anthemidiflorus* (Bong.) Kunth, este último como parte de *P.* subg. *Psilocephalus*.

Ruhland (1900) descreveu o gênero *Syngonanthus* a partir de cinco subgêneros de *Paepalanthus*. Não foram propostas, nesse trabalho, categorias infragenéricas. *Syngonanthus* foi separado de *Paepalanthus* pelo fato de suas espécies apresentarem pétalas das flores pistiladas unidas na região mediana, de onde se originou seu epíteto (*Syngonos*= congênito, *anthos*= flor).

Três anos depois, ao fazer a revisão mundial das Eriocaulaceae, Ruhland (1903) incluiu *Syngonanthus* na subfamília Paepalanthoideae, descrita por ele, pelo fato de apresentar flores isostêmones, pétalas sem glândulas e gineceu com apêndices. Das 535 espécies de Eriocaulaceae, 76 eram pertencentes a *Syngonanthus*, das quais 23 eram novas para a ciência. Foram apresentadas, ainda, algumas ilustrações, descrições detalhadas de algumas espécies e inclusão de outros materiais analisados. Nesse trabalho, Ruhland (1903) considerou *Syngonanthus* incluindo cinco seções. A partir de cinco subgêneros de *Paepalanthus* (Koernicke 1863) o autor propôs: *S.* sect. *Carphocephalus* (Koern.) Ruhland, *S.* sect. *Dimorphocaulon* Ruhland (incluindo *P.* subg. *Andraspidopsis* Koern. e *P.* subg. *Psilocephalus* Koern.), *S.* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland e *S.* sect. *Thysanoccephalus* (Koern.) Ruhland. O autor propôs, ainda, *S.* sect. *Chalarocaulon* Ruhland composta apenas por *S. macrocaulon* Ruhland. Parra & Giuliatti (1997) sinonimizaram *S.* sect. *Dimorphocaulon* em *S.* sect. *Syngonanthus*, visto que inclui a espécie tipo do gênero, *Syngonanthus umbellatus* (Lam.) Ruhland, caracterizando a seção como autônoma (ICBN art. 22). Ruhland (1903) apresentou, ainda, chaves para identificação das espécies e das seções, esta última usada até o presente e baseada em caracteres florais. Em relação à *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, Ruhland (1903) considerou as sete

espécies já citadas anteriormente por Koernicke (1863), combinou uma espécie descrita por Huber: *S. bulbifer* (Huber) Ruhland e propôs cinco novas espécies: *S. linearis* Ruhland, *S. elegantulus* Ruhland, *S. euschemus* Ruhland, *S. pauper* Ruhland e *S. habrophyus* Ruhland. (Tabela I). Ruhland (1903) não explicou o porquê de ter categorizado esses grupos em seções e não em subgêneros, como já haviam sido denominados anteriormente por Koernicke (1863). Esse fato também é discordante da posição adotada por Ruhland (1903) para os outros gêneros apresentados, já que, para *Leiothrix*, o autor propôs subgêneros, e para *Paepalanthus*, propôs subgêneros, seções, subseções e séries.

Ruhland (1914), em seu trabalho sobre distribuição geográfica de Eriocaulaceae, apesar de se referir a seis subgêneros para *Syngonanthus*, citou somente cinco: *Syngonanthus* subg. *Chalarocaulon*, *S.* subg. *Carphocephalus*, *S.* subg. *Eulepis*, *S.* subg. *Thysanocephalus* e *S.* subg. *Hydrocaulon*, referindo o grupo *Dimorphocaulon* como uma seção. Apesar de citar essa mudança de categoria infragenérica, de seção para subgênero, o autor não propôs formalmente esses subgêneros nem fez uma diagnose para cada um deles. *Syngonanthus* subg. *Hydrocaulon* foi citado pela primeira vez nessa obra, sendo que a única descrição é o fato de este ser composto por uma só espécie restrita a Minas Gerais, sem citar o nome dessa espécie. Provavelmente, o autor deve ter considerado *Syngonanthus hygrotichus* Ruhland, presente na Serra do Cipó e em outras serras da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais, e que pertenceria anteriormente, segundo Ruhland (1903), à *Syngonanthus* sect. *Dimorphocaulon*. Ruhland (1914) pode ter considerado essa espécie como um subgênero distinto por ser a única com hábito aquático em *Syngonanthus* sect. *Dimorphocaulon*.

Silveira (1928) descreveu 71 espécies de *Syngonanthus*, sendo 65 novas para a ciência. Em relação a *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, descreveu 22 novas espécies e 13 novas variedades (Tabela I). Foram apresentadas descrições detalhadas e fotografias de grande parte das espécies descritas. No entanto, não foram apresentadas chaves para identificação dos taxa analisados, tornando-se muito difícil a identificação dos materiais desse grupo.

H.N. Moldenke publicou vários trabalhos sobre Eriocaulaceae durante mais de 50 anos. O autor deteve-se especialmente na descrição de espécies e variedades novas para a ciência. No entanto, esses novos taxa foram apresentados com descrições e diagnoses insuficientes para identificação de materiais, além de não incluírem ilustrações. Após a visita ao herbário LL, onde estão depositados os materiais-tipo de todas os taxa por Moldenke descritos, verificou-se que ele descreveu cinco novas espécies e 12 novas variedades. Apesar do autor não incluir esses taxa em níveis infragenéricos, esses serão considerados no presente trabalho, como parte de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Tabela I).

Outras quatro espécies, propostas recentemente por Giulietti (1996), são aqui consideradas como *S. sect. Eulepis* (Tabela I).

Atualmente, considera-se o gênero *Syngonanthus* com cerca de 200 espécies (Mabberley 1987). Contando desde as primeiras espécies, descritas por Bongard (1831), até as mais recentes, propostas por Giulietti (1996), o presente trabalho iniciou-se com base em 65 taxa, sendo 45 espécies e 34 variedades descritas em *Syngonanthus sect. Eulepis* (Tabela I).

Tabela I. Histórico das espécies reconhecidas como parte do grupo infragenérico *Eulepis*

Bongard (1831)	Kunth (1841)	Koernicke (1963)	Ruhland (1903, 1907)	Silveira (1908, 1928)	Moldenke	Giulietti (1996)
* <i>Eriocaulon prescottianum</i>	<i>Eriocaulon prescottianum</i>	<i>Mesanthemum prescottianum</i>	<i>Mesanthemum prescottianum</i>			
* <i>E. anthemidiflorum</i>	<i>Paepalanthus anthemidiflorus</i>	<i>P. anthemidiflorus</i>	<i>Syngonanthus anthemidiflorus</i>			
* <i>E. aciphyllum</i>	<i>E. aciphyllum</i>	* <i>P. aciphyllus</i>	* <i>S. aciphyllus</i>			
* <i>E. elegans</i>	* <i>P. elegans</i>	* <i>P. elegans</i> (var. <i>a</i> e var. <i>b</i>)	* <i>S. elegans</i> (var. <i>elegans</i> e var. <i>elanatus</i>)	* <i>S. elegans</i> var. <i>canescens</i>	* <i>S. elegans</i> var. <i>rufescens</i> e var. <i>superbus</i>	
* <i>E. niveum</i>	* <i>P. niveus</i>	* <i>P. niveus</i> (var. <i>a</i> major e var. <i>b</i> <i>rosulatum</i>)	* <i>S. niveus</i>		* <i>S. niveus</i> var. <i>strigosus</i>	
* <i>E. nitidum</i>	* <i>P. nitidus</i>	* <i>P. nitidus</i>	* <i>S. nitidus</i>			
		* <i>P. bisulcatus</i>	* <i>S. bisulcatus</i>	* <i>S. bisulcatus</i> var. <i>angustifolius</i>		
		* <i>P. ruprechtianus</i>	* <i>S. ruprechtianus</i>			
		* <i>P. kegelianus</i>	* <i>S. kegelianus</i>			
			* <i>S. bulbifer</i>			
			* <i>S. linearis</i>			
			* <i>S. elegantulus</i>		* <i>S. elegantulus</i> var. <i>glabrifolius</i> e var. <i>glaziovii</i>	
			* <i>S. euschemus</i>			
			* <i>S. pauper</i>			
			* <i>S. habrophyus</i>			
			* <i>S. ulei</i> (Ruhland 1907)		* <i>S. ulei</i> var. <i>goyazensis</i>	
				* <i>S. crispus</i> var. <i>crispus</i> (Silveira 1908) e var. <i>itacambirensis</i> (Silveira 1928)		
				* <i>S. candidus</i>	* <i>S. candidus</i> var. <i>bahiensis</i>	
				* <i>S. aurifibratus</i>		
				* <i>S. eriopus</i> (var. <i>eriopus</i> e var. <i>appressus</i>)		
				* <i>S. arthrotrichus</i>		
				* <i>S. erectifolius</i> (var. <i>erectifolius</i> , var. <i>glabra</i> , var. <i>grandifolia</i>)		
				* <i>S. venustus</i>		
				* <i>S. canastrensis</i>		
				* <i>S. heterophyllus</i>		
				* <i>S. angustifolius</i>		

Tabela I. Histórico das espécies reconhecidas como parte do grupo infragenérico *Eulepis* (Continuação)

Bongard (1831)	Kunth (1841)	Koernicke (1963)	Ruhland (1903, 1907)	Silveira (1908, 1928)	Moldenke	Giulietti (1996)
				* <i>S. comosus</i>	* <i>S. comosus</i> var. <i>harleyii</i>	
				* <i>S. glaucus</i>		
				* <i>S. prolifer</i>	* <i>S. prolifer</i> var. <i>parvus</i>	
				* <i>S. niveo-aureus</i>		
				* <i>S. paepalophyllus</i>		
				* <i>S. microcephallus</i>		
				* <i>S. pterophyllus</i>		
				* <i>S. lanceolatus</i>		
				* <i>S. dealbatus</i> (var. <i>dealbatus</i> e var. <i>minor</i>)		
				* <i>S. ensifolius</i>		
				* <i>S. barbatus</i>		
				* <i>S. multicaulis</i> (var. <i>multicaulis</i> e var. <i>glaucus</i>)		
					<i>S. harleyii</i>	
					<i>S. hatschbachii</i>	
					<i>S. bahiensis</i>	
					<i>S. curralensis</i> var. <i>curralensis</i> , var. <i>harleyii</i> e var. <i>paucifolius</i>	
					* <i>S. mendesii</i>	
						<i>S. brasiliana</i>
						* <i>S. magnificus</i>
						? <i>S. mucugensis</i>
						* <i>S. suberosus</i>

* considerados pelos autores como parte do grupo infragenérico *Eulepis*

III. SEMPRE-VIVAS

Sempre-vivas são partes de plantas, geralmente escapos e inflorescências, que conservam a aparência de estruturas vivas mesmo após serem coletadas e desidratadas (Giulietti *et al.* 1996). As Eriocaulaceae, especialmente as pertencentes a *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, representam grande parte das espécies comercializadas. A coleta dessas plantas constitui uma forma intensa de extrativismo e está associada à subsistência de muitas famílias habitantes das serras da Cadeia do Espinhaço, onde tais plantas são abundantes (Fig.1A ,1B). Segundo informações do *Instituto Terra Brasilis*, o início das atividades de coleta e comercialização em Diamantina (MG) data do ano de 1930. Um ano mais tarde, a comercialização já expandira para os estados de São Paulo e Rio de Janeiro. Há uma referência à comercialização em São Paulo no ano de 1948, quando Moldenke montou uma exsicata com plantas de *Syngonanthus elegans* (Moldenke 19938, depositado nos herbários B e NY). Desde então, a comercialização aumentou muito, substituindo o secular mercado de diamantes da região e alcançando as divisas internacionais, especialmente Japão, Estados Unidos e países europeus. O apogeu de comercialização em Diamantina ocorreu em meados dos anos 70 e 80, devido ao aumento de demanda tanto do mercado interno quanto do internacional (Giulietti *et al.* 1988). Segundo Giulietti *et al.* (1996), Diamantina se destacava como o mais importante pólo de comercialização, para onde ainda hoje convergem as sempre-vivas coletadas em várias serras mineiras e mesmo originárias da Bahia. O segundo pólo, menos representativo, estaria em Brasília (DF), onde se concentra a maior parte da produção da Chapada dos Veadeiros, Cristalina e áreas de cerrados de Goiás. Apesar de uma ligeira queda na comercialização, ainda hoje o extrativismo de sempre-vivas é uma importante fonte de renda para a população da região de Diamantina. A comercialização envolve, além dos coletores, pequenos e grandes intermediários e exportadores (Figs. 1C, 1D). Porém, apesar dessa rede de comercialização estabelecida, a procura no mercado externo e a disponibilidade de sempre-vivas no campo vêm diminuindo.

Syngonanthus elegans pode ser considerada como uma das espécies mais conhecidas da família Eriocaulaceae. Não por apresentar uma ampla distribuição geográfica, na realidade restrita a algumas serras de Minas Gerais, mas por ser a espécie mais explorada, comercializada e exportada como “sempre-viva”. Aparentemente, a primeira referência no exterior à sua comercialização foi feita por Alexander (1935). O autor descreveu sua surpresa ao ver plantas tão diferentes serem comercializadas em Viena (Áustria). Moldenke (1953) comentou

sobre a comercialização da espécie em Nova York (EUA) e sua origem: depósitos do Rio de Janeiro e de Minas Gerais. Walter Forstner, em carta enviada a Moldenke em 1970, pediu uma opinião sobre a validade da identificação por ele feita acerca das plantas lá comercializadas sob o nome de “Glixie”. Ele não possuía nem mesmo a informação da origem dessas plantas. Dois anos mais tarde, Forstner (1972) publicou um artigo sobre o assunto a partir das informações obtidas. Tal interesse é condizente com o volume exportado de *S. elegans*: 40 toneladas em 1984 (Giulietti *et al.* 1988). O mercado interno também é significativo. As “sempre-vivas-pé-de-ouro” ou “sempre-viva-maxi”, como são aqui conhecidas, sempre estão presentes em arranjos e enfeites decorativos. Essa espécie pode ser facilmente reconhecida, mesmo em campo, pelos seus longos escapos e pela cor dourada a ferrugínea na base das folhas e espatas, de onde se originou seu nome popular: “pé-de-ouro”.

Giulietti *et al.* (1996) alistaram as espécies comercializadas, além de apresentarem chave para identificação de gêneros e breves descrições das espécies. Em um estudo anterior, Giulietti *et al.* (1988) haviam realizado estudos referentes ao extrativismo, volume de comercialização e de exportação das espécies de sempre-vivas comercializadas na região de Diamantina.

Em uma *Lista de Espécies Ameaçadas de Extinção da Flora do Estado de Minas Gerais*, organizada pela *Fundação Biodiversitas* no ano de 1998, Giulietti, Parra e Sano incluíram várias espécies de sempre-vivas na categoria “criticamente em perigo”.

Giulietti *et al.* (1988) constataram que estava havendo um decréscimo na quantidade de material exportado, apesar de o preço do produto manter-se estável no mercado. Isso, segundo os autores, poderia ser uma consequência da área restrita de ocorrência de certas espécies e da redução das populações naturais.

Syngonanthus mucugensis, por exemplo, é a espécie de sempre-viva com maior volume de comercialização na região de Mucugê (BA), sendo uma importante fonte de renda para o município. O IBAMA proibiu, recentemente, a coleta de plantas da espécie na região de Mucugê, onde vem sendo realizado um projeto de cultivo dessas plantas, com colaboração da prefeitura da cidade.

Foi retomado na região de Diamantina um projeto, originalmente iniciado em 1978, de cultivo de sempre-vivas *in situ*. Duas espécies, *S. elegans* (“sempre-viva-pé-de-ouro”) e *S. bisulcatus* (“chapadeira”), estão sendo cultivadas em uma área de 200 ha, com uma produção média de 6 toneladas/ano.

Como já citado anteriormente, um dos objetivos deste trabalho é a detecção de espécies exploradas comercialmente, associadas a uma distribuição restrita, o que pode caracterizar uma iminente extinção.

IV. MATERIAL E MÉTODOS

IV.1. Estudos Taxonômicos e Nomenclaturais

Foi tomado como hipótese de trabalho o conceito taxonômico de espécie definido por Davis & Heywood (1963) como “assemblages of individuals with morphological features in common and separable from other such assemblages by correlated morphological discontinuities in a number of features”. Foram muitos os casos em que foram detectados extremos morfológicos, porém com um gradiente de variação entre esses dois padrões. Nesses casos, todos os indivíduos foram considerados como parte de um só táxon. A única categoria infra-específica considerada no presente trabalho foi a de subespécie, cujo conceito também encontra-se definido em Davis & Heywood (1963) como “a considerable segment of a species with a distinct area and more or less distinct morphology, often showing some intergradation”.

A apresentação das espécies, incluindo as citações de tipos e descrições, teve como modelo e referência as instruções para publicação na “Flora Neotropica Monographs” (Organization for Flora Neotropica 1997). Tais instruções foram também tomadas como modelo para a citação dos autores (Brummit & Powell 1992), das obras (Stafleu & Cowan 1976-1988) e dos periódicos (Bridson & Smith 1991), para a confecção da chave de identificação de espécies e para a apresentação das ilustrações e tabelas, da lista de exsicatas e dos índices de nomes. Também dessas Instruções foi retirado um dos mapas utilizados para ilustrar as distribuições geográficas das espécies (Flora Neotropica base map no 3). Os outros dois mapas utilizados foram adaptados daqueles apresentados por Giulietti *et al.* (1997) e por Rapini (2000). Os únicos itens das Instruções não seguidos foram a tradução dos dados contidos nas etiquetas dos materiais examinados e a citação dos estágios fenológicos dos materiais. Em relação a este último dado, um mesmo capítulo geralmente apresenta todas as fases de desenvolvimento floral. No caso de mistura de dois taxa na mesma exsicata, os materiais foram citados na lista de materiais analisados dos dois taxa, com referência à mistura de materiais.

Foi utilizado o “International Code of Botanical Nomenclature” (Greuter *et al.* 2000) como base de todas as citações nomenclaturais. Tal obra será referida, neste trabalho, através da sigla **ICBN**, com os artigos e recomendações citados entre parênteses.

O presente trabalho deve ser considerado como uma publicação não efetiva e não válida. Todas as propostas nomenclaturais e taxonômicas serão posteriormente publicadas, segundo as normas e recomendações do ICBN.

IV.2. Tipificação

As propostas de lectotipificação e neotipificação, assim como a identificação dos holótipos, foram feitas segundo as normas e recomendações do ICBN.

Em relação aos vários taxa de Eriocaulaceae descritos por Álvaro da Silveira (Silveira 1908, 1928), algumas observações devem ser feitas. Para cada um dos taxa descritos, foi apresentada uma detalhada descrição em latim, citação do material analisado, sempre restrito ao material-tipo, e, para a maioria dos taxa, uma fotografia de um dos indivíduos analisados. Grande parte dos materiais-tipo dos taxa de descritos pelo autor em *Syngonanthus* é composta por vários indivíduos, devido ao pequeno porte, e estavam reunidos em um mesmo envelope, sob o mesmo número de coleta e depositados no herbário pessoal de Silveira. Após a inclusão da coleção do *herbário Silveira* no Museu Nacional do Rio de Janeiro (herbário R), os indivíduos constituintes dos materiais-tipo foram retirados dos envelopes e distribuídos em várias cartolinas. Todas essas exsicatas permaneceram reunidas em um mesmo pacote, todas elas sob o mesmo número de registro do herbário R e, em uma delas, foi colada a etiqueta original de coleta feita por Silveira. Nesse pacote, há citação do número de exsicatas contidas em seu interior. Segundo o ICBN (art. 8.1) o holótipo de um táxon consiste em um espécime. A grande modificação nessa nova edição do ICBN (2000) foi em relação ao conceito de “espécime”. Segundo o artigo 8.2, um espécime pode consistir em múltiplas plantas pequenas, geralmente montadas em uma exsicata ou preparação equivalente, assim como uma caixa. O artigo 8.3 desse código complementa que um espécime pode ser montado em mais de uma preparação, contanto que as partes componentes sejam claramente etiquetadas como parte de um mesmo espécime. Voltando ao caso dos taxa descritos por Silveira (1908, 1928), optou-se por considerar seus materiais-tipo como holótipos, visto que todas as exsicatas de um mesmo material-tipo apresentam o mesmo número de registro do herbário R, estão dentro de um mesmo pacote, que indica o número de exsicatas existentes em seu interior e, ainda, que todas essas plantas faziam parte originalmente de um único envelope.

No ano de 1917, Silveira fez uma doação, ao herbário MT (Herbier Marie-Victorin, Université de Montreal, Canadá), de indivíduos dos materiais-tipo de 33 espécies por ele descritas, caracterizando-os como isótipos. Dentre as pertencentes a *Syngonanthus* sect. *Eulepis* foram doadas: *S. aurifibratus* Silveira, *S. dealbatus* Silveira e *S. paepalophyllus* Silveira

subsp. *paepalophyllus*. No caso deste último táxon, tanto o protólogo quanto a etiqueta de coleta incluem a citação de duas coletas diferentes. Neste caso, assim como em *S. crispus* var. *crispus*, os materiais das duas coletas foram considerados como sintipos, apesar de terem recebido o mesmo número de coleção. Como não foi possível detectar quais são as plantas que fazem parte de cada uma das duas coletas, tornou-se necessária a escolha de um indivíduo para ser o lectótipo, sem, no entanto, haver uma definição de qual teria sido o local de coleta. Os demais indivíduos passaram a ser considerados, portanto, como isolectótipos.

IV. 3. Estudos Morfológicos

Os dados obtidos a partir do estudo morfológico foram a base para o estabelecimento do conceito de espécie em *Syngonanthus* sect. *Eulepis* e para as mudanças taxonômicas e nomenclaturais aqui propostas. A análise de um grande número de materiais foi de extrema importância nesse contexto. A coleção do Herbário do Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo (SPF) serviu como principal fonte de consulta. Esse herbário pode ser considerado como referência para Eriocaulaceae, visto que possui a coleção com maior número de exemplares da maioria das espécies da região Neotropical. Foram também analisados materiais provenientes de outros 38 herbários brasileiros e estrangeiros, listados abaixo. As siglas dos herbários e as Instituições às quais pertencem estão citadas de acordo com Holmgren *et al.* (1990).

- * herbários visitados
- herbários cujos materiais foram solicitados como empréstimo
- herbários cujas fotografias dos materiais foram analisadas

	SIGLA		Instituição
1	B	•	Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Berlim, Alemanha
2	BAF	• *	Muséo de Botánica "Juan A. Domínguez", Buenos Aires, Argentina
3	BHCB	• *	Depto. Botânica, UFMG, Belo Horizonte, MG, Brasil
4	BHMH	• *	Museu de História Natural, UFMG, Belo Horizonte, MG, Brasil
5	BR		Nationale Plantentuin van België, Meise, Bélgica
6	CEPEC	•	CEPEC, CEPLAC, Ilhéus, BA, Brasil
7	CESJ	•	Depto de Botânica, UFJF, Juiz de Fora, MG, Brasil
8	ESA	•	Depto de Botânica, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, Brasil
9	F	• *	Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos
10	FCAB	*	Herbário Friburguense, Colégio Anchieta, Nova Friburgo, RJ, Brasil
11	FLOR	*	Horto Botânico, UFSC, Florianópolis, SC, Brasil

12	GH		Harvard University Herbaria, Cambridge, Estados Unidos
13	GOET		Systematisch-Geobotanisches Institut, Göttingen, Alemanha
14	GUA	●	FEEMA, Rio de Janeiro, RJ, Brasil
15	HB	● *	Herbarium Bradeanum, Rio de Janeiro, RJ, Brasil
16	HBR	*	Herbário “Barbosa Rodrigues”, Itajaí, SC, Brasil
17	HRCB	● *	Departamento de Botânica, Universidade Estadual “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, SP, Brasil
18	HUEFS	●	Ciências Biológicas, UEFS, Feira de Santana, BA, Brasil
19	IAC	●	Seção de Botânica Econômica, Instituto Agrônomo, Campinas, SP, Brasil
20	ICN	●	Depto. de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS
21	K	●	Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Inglaterra
22	LE		V.L. Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences, Rússia
23	LL	● *	Plant Resources Center, University of Texas, Austin, Estados Unidos
24	LP	*	Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina
25	M	●	Botanische Staatssammlung, Munique, Alemanha
26	MBM	● *	Museu Botânico Municipal, Curitiba, PR, Brasil
27	MT		Herbier Marie-Victorin, Université de Montreal, Montreal, Canadá
28	NY	● *	New York Botanical Garden, Nova Iorque, Estados Unidos
29	OXF	●	Plant Sciences Department, University of Oxford, Inglaterra
30	P		Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, França
31	PACA	*	Herbário Anchieta, Instituto Anchieta e Unisinos, São Leopoldo, RS, Brasil
32	PAMG	●	EPAMIG, Belo Horizonte, MG, Brasil
33	R	● *	Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, RJ, Brasil
34	RB	● *	Seção de Botânica Sistemática, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ, Brasil
35	S		Swedish Museum of Natural History, Estocolmo, Suécia
36	SI	*	Instituto de Botânica Darwinion, Buenos Aires, Argentina
37	SP	● *	Instituto de Botânica, São Paulo, SP, Brasil
38	SPF	● *	Departamento de Botânica, USP, São Paulo, SP, Brasil
39	SPFR	● *	Departamento de Botânica, USP, Ribeirão Preto, SP, Brasil
40	TRT	*	Botany Department, Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá
41	UB	●	VEG-IB, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brasil
42	UEC	● *	Departamento de Botânica, UNICAMP, Campinas, SP, Brasil
43	UPS		Botanical Museum (Fytoteket), Uppsala University, Uppsala, Suécia
44	US	● *	United States National Herbarium, Washington D.C., Estados Unidos
45	W		Department of Botany, Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Áustria

Foram também consultadas as ilustrações e observações dos materiais estudados por Koernicke para a monografia de Eriocaulaceae na *Flora Brasiliensis* (Koernicke 1863). Esses materiais estão depositados no herbário B.

Os materiais-tipo de todos os taxa descritos por Moldenke estão depositados no herbário LL. Assim como discutido anteriormente, os protólogos desses taxa não apresentam informações suficientes para identificar a qual seção do gênero pertencem, tendo sido essencial a visita a tal

herbário para a identificação e seleção dos materiais-tipo a serem analisados. Igual importância representou a visita ao herbário R, onde estão depositados todos os materiais-tipo dos taxa descritos por Silveira (1908, 1928).

Utilizaram-se as definições contidas em Radford *et al.* (1974) como base para as descrições de formas das estruturas descritas.

Foi utilizado o estereomicroscópio *Olympus SZH10* com câmara clara acoplada para a análise e ilustração dos detalhes das estruturas. As flores foram hidratadas com solução de água e detergente, sem necessidade de haver aquecimento posterior.

A cobertura a nanquim dos detalhes florais e dos tricomas, além das ilustrações dos hábitos e do indumento das folhas, espatas e escapos foram realizadas pelo desenhista Rogério Lupo.

IV.3.1. Morfologia de Tricomas e Sementes

Todas as espécies de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* tiveram os tricomas de suas folhas, espatas e escapos analisados e desenhados sob microscópio óptico *Willd* com câmara clara acoplada. Foi analisado e fotografado, sob Microscopia Eletrônica de Varredura (equipamento *Zeiss DMS 940*), pelo menos um exemplo de cada tipo de tricoma detectado dentre as espécies da seção.

Foram também analisadas e fotografadas sob Microscopia Eletrônica de Varredura as sementes da maioria das espécies usadas na análise cladística.

Seguem alistados os materiais cujos tricomas ou sementes foram reproduzidos no presente trabalho:

Tricomas:

<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	
<i>Syngonanthus aurifibratus</i> Silveira	Silveira 582 (holótipo, R)
<i>Syngonanthus brasiliensis</i> Giul.	CFCR 10199 (SPF)
<i>Syngonanthus elegans</i> (Bong.) Ruhland	Parra <i>et al.</i> 172 (SPF)
<i>Syngonanthus elegantulus</i> Ruhland	CFCR 4681 (SPF)
<i>Syngonanthus euschemus</i> Ruhland	Heringer s.n. HB 33022 (SPF)
<i>Syngonanthus giuliettiae</i> L. R. Parra	França <i>et al.</i> 2856 (SPF)
<i>Syngonanthus kegelianus</i> (Koern.) Ruhland	G. A. Romero & Guanchez 1640 (F)
<i>Syngonanthus linearis</i> Ruhland	Splett 607 (SPF)
<i>Syngonanthus paepalophyllus</i> Silveira subsp. <i>paepalophyllus</i>	Hensold 631/CFCR 3955 (SPF)

Sementes:

Syngonanthus sect. <i>Eulepis</i>	
<i>Syngonanthus brasiliensis</i> Giul.	CFCR 5471 (parátipo, SPF)
<i>Syngonanthus curralensis</i> Moldenke	Hatschbach 39668 (holótipo de <i>S. hatschbachii</i> Moldenke, LL)
<i>Syngonanthus elegans</i> (Bong.) Ruhland	Splett 320 (UB)
<i>Syngonanthus kegelianus</i> (Koern.) Ruhland	G. A. Romero & Guanchez 1640 (F)
<i>Syngonanthus linearis</i> Ruhland	Pirani & Zappi 1080 (SPF)
<i>Syngonanthus suberosus</i> Giul.	CFCR 4463 (holótipo, SPF)
Syngonanthus sect. <i>Syngonanthus</i>	
<i>Syngonanthus gracilis</i> (Koern.) Ruhland	CFSC 13109 (SPF)
Syngonanthus sect. <i>Thysanoccephalus</i>	
<i>Syngonanthus cipoensis</i> Ruhland	CFSC 11261 (SPF)
<i>Syngonanthus xeranthemoides</i> (Bong.) Ruhland	Souza <i>et al.</i> 7529 (SPF)
Outros gêneros:	
<i>Leiothrix argyroderma</i> Ruhland	Brade & Vianna 20369 (SPF)

IV.4. Análise Cladística

Foi utilizado o programa *Hennig86*, v. 1.5 (Farris 1988) para a realização da análise cladística com vistas a um estudo filogenético. Os resultados obtidos pela opção do algoritmo exato *ie** para busca das árvores mais parcimoniosas foram iguais aos encontrados pela opção dos algoritmos heurísticos *mhennig** com *branch-swapping* (*mh*bb**), esta última com a vantagem de ser muito mais rápida. A árvore de consenso apresentada (Fig. 5) foi obtida a partir do comando *nelsen*. A visualização das árvores obtidas foi realizada a partir do programa *Clados*, v. 1.2 (Nixon 1992).

Leiothrix rupestris foi o táxon considerado como “grupo externo” da análise e a partir do qual os caracteres foram polarizados. O gênero *Leiothrix* já havia sido considerado como grupo-irmão de *Syngonanthus* em estudos filogenéticos anteriores (Giulietti *et al.* 1995, Giulietti *et al.* 2000a). Foram utilizados na análise cladística 36 taxa terminais, incluindo o “grupo externo”. Além das 23 espécies de *Syngonanthus* sect. *Eulepis*, outras 12 espécies de outras seções do gênero foram escolhidas a fim de abranger toda a variação encontrada em *Syngonanthus*. No caso de *S.* sect. *Syngonanthus*, por exemplo, foram escolhidos *S. verticillatus* (Bong.) Ruhland e *S. anthemidiflorus* (Bong.) Ruhland, que apresentam caule aéreo alongado com verticilos de folhas, além de *S. fuscescens* Ruhland e *S. gracilis* (Koern.) Ruhland, que apresentam caule bastante reduzido com folhas dispostas em uma roseta basal. *S. macrocaulon* Ruhland é a espécie da seção monoespecífica *S.* sect. *Chalarocaulon*, tendo sido estudado o seu material-tipo. *S. caulescens* (Poir.) Ruhland e *S. appressus* (Koern.) Ruhland foram os dois

representantes de *S. sect. Carphocephalus* enquanto *S. xeranthemoides* (Bong.) Ruhland, *S. vernonoides* (Kunth) Ruhland e *S. cipoensis* Ruhland fazem parte de *S. sect. Thysanocephalus*. Também foram incluídas nessa análise *S. tenuis* var. *bulbifer* (Huber) Hensold e *S. lanceolatus* Silveira, consideradas como parte de *S. sect. Eulepis*, pelas características das brácteas involucrais, apesar de apresentarem outras características não compatíveis com as apresentadas pelas demais espécies da seção.

Todos os 32 caracteres utilizados na análise são morfológicos. A maioria deles, florais. O caráter 26 (ornamentação das sementes) é multi-estado, tendo sido considerado como não aditivo. Os dados anatômicos (Scatena 1990, Scatena & Menezes 1993, 1995, 1996a, b) e fitoquímicos (Salatino *et al.* 1988, 1990; Bonfim 1993; Ricci 1993; Ricci *et al.* 1996), apesar de muito informativos, não fizeram parte da matriz de dados pelo fato de cobrirem uma pequena parte dos terminais utilizados. No entanto, tais dados foram importantes na discussão dos dados obtidos na análise.

A lista dos caracteres utilizados, com seus respectivos estados, assim como a matriz de dados, representando a ocorrência dos estados de caráter nos taxa terminais, estão apresentados nas Tabela II e III, respectivamente, juntamente com a apresentação e discussão dos resultados (item V.1.3)

V. RESULTADOS E DISCUSSÃO

V.1. Caracterização e Redelimitação de *Syngonanthus* sect. *Eulepis*

V.1.1. Caracterização Morfológica e Caracteres utilizados na Análise Cladística

Um dos objetivos deste trabalho foi o de verificar, através de um estudo filogenético usando a análise cladística, se *Syngonanthus* sect. *Eulepis* se confirmava como sendo um grupo monofilético. Para isso, procurou-se analisar todos os aspectos morfológicos e levantar o máximo possível de caracteres informativos. Como resultado, serão feitas, a seguir, uma caracterização morfológica da seção e a discussão sobre os caracteres escolhidos para serem utilizados na análise cladística.

a. Raízes

As raízes das espécies de *Syngonanthus* podem apresentar dois padrões distintos, segundo Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1996a). O primeiro padrão está relacionado a um acúmulo de ar no córtex da raiz, que apresenta uma aparência alva e esponjosa. O parênquima cortical nesse tipo de raiz é bem maior em relação ao cilindro central e é formado por dois tipos de células: células braciformes, denominadas “células estreladas” por Stützel (1988), e células isodiamétricas, bem maiores que as primeiras, com grandes espaços intercelulares, o que pode conferir à raiz um aspecto articulado. A exoderme dessas raízes é bastante evidente, com células espessadas, e parece estar relacionada à produção de mucilagem. O segundo padrão inclui raízes relativamente finas e castanhas. Estas apresentam parênquima cortical menor quando comparado ao cilindro central, sendo que todas as células são isodiamétricas e sem grandes espaços intercelulares, não havendo acúmulo de ar na região cortical. Não foram encontradas evidências morfológicas da presença de exoderme nessas raízes, tampouco de mucilagem.

O primeiro padrão de raízes já havia sido observado em espécies de *Eriocaulon*, *Leiothrix*, *Mesanthemum* e *Rondonanthus* (Giulietti 1978, 1984 e Stützel 1988) e foram também verificadas por Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1996a) em todas as espécies de *Syngonanthus* analisadas pertencentes a *S.* sect. *Syngonanthus*, *S.* sect. *Carphocephalus* e *S.* sect. *Thysanocephalus*. O acúmulo de ar nessas raízes não poderia ser considerado como um aerênquima típico já que o ar estava reservado nos espaços deixados pela lise das paredes das células. O aumento do etileno nos solos encharcados estimula a produção de celulase, que desintegra as paredes das células. Segundo as autoras, o solo encharcado nos campos rupestres onde tais espécies ocorrem pode fazer com que tais raízes adquiram tal estrutura.

O segundo padrão de raízes já havia sido verificado para espécies de *Blastocaulon* (Scatena *et al.* 1999) e *Paepalanthus* (Castro 1986, Scatena & Moraes 1996, Scatena & Barros 1996 e Stützel 1988). Foi também verificado por Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1996a) para as três espécies de *S. sect. Eulepis* por elas estudadas: *S. aurifibratus* Silveira, *S. elegans* (Bong.) Ruhland e *S. linearis* Ruhland (citada como *S. imbricatus* (Koern.) Ruhland). Segundo as autoras, o solo seco e arenoso onde tais plantas vivem não permitiria a ação do etileno na formação de estruturas que acumulam ar. Verificou-se, no presente trabalho, que todas as espécies de *S. sect. Eulepis* habitam em solos que variam de arenosos a areno-pedregosos (Fig. 1A) e apresentam raízes finas e castanhas, tais como as presentes em *S. aurifibratus*, *S. elegans* e *S. linearis*, podendo-se deduzir que todas elas também possuem a mesma estrutura interna na raiz.

Segundo Scatena (com. pess.), ocorrem os dois padrões de raízes nas espécies de *Tonina*. As raízes da região basal do caule apresentam acúmulo de ar, já que estão sob o solo encharcado. As demais raízes ao longo do caule, com função de fixação da planta, apresentam córtex sem acúmulo de ar. Essa é mais uma evidência de que o tipo de raiz está estreitamente relacionado às características do solo.

b. Caules

As espécies de *Syngonanthus sect. Eulepis* são bastante uniformes em relação ao hábito e tipo de caule associados, quando comparadas com a grande variação que ocorre nas Eriocaulaceae e mesmo nas demais seções do gênero. Segundo a classificação dos hábitos de *Syngonanthus* proposto por Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1995), *S. aurifibratus* Silveira (Fig. 13A) apresentaria caule do Tipo 2: “caule do tipo rizoma, oblíquo ou horizontal, muito curto, as folhas se distribuindo de forma alternada, muito próximas uma das outras na parte aérea e raízes adventíceas saindo ao longo do caule”. As outras duas espécies da seção analisadas pelas autoras, *S. elegans* (Bong.) Ruhland (Fig. 16A) e *S. linearis* Ruhland (Fig. 21) (citadas pelas autoras como *S. imbricatus* (Koern.) Ruhland), fariam parte do Tipo 3: “caule aéreo vertical, com entrenós muito reduzidos, folhas ao longo do caule, com disposição espirodística e com raízes adventíceas saindo da porção basal do caule”. Após a análise de todas as espécies da seção, com o auxílio de Scatena (com. pess.), considerou-se que todas as espécies apresentam caule do tipo rizoma, segundo adaptação da definição proposta por Chueri-Chiaretto & Menezes (1980): “caule com tecido de reserva, presente em plantas bianuais ou perenes, com raízes nos nós ou entrenós, apresentando crescimento contínuo e sempre com folhas jovens na região apical. Podem ser bastante reduzidos, com hábito acaulescente, ou alongados, podendo ser ramificados ou não, eretos a horizontais, subterrâneos ou não”. Scatena *et al.* (1997) observaram

a presença de amido no caule de *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland. Pôde-se observar, pelo fato de apresentarem rizoma com restos de folhas, que nenhuma das espécies é anual espatas e escapos de gerações anteriores. Bedê (com. pess.) em seus estudos populacionais em *S. elegans* estimou em 10 anos a idade média de uma planta dessa espécie. Em plantas cujo rizoma é alongado e ereto, as folhas das gerações anteriores ou apenas suas bainhas mantêm-se no rizoma, apresentando a nova roseta de folhas em seu ápice (Figs. 2A, 12F, 14 A-B, 15B-J, 17A-B, 18A-C, 18I, 19A-B, 20A, 21A, 21D, 22A, 22L).

O hábito acaulescente com caule bastante reduzido (Figs. 2C, 2E, 12C, 13F, 15A, 15N, 16G, 17C, 17D, 19D, 21C) poderia facilitar a rápida comunicação entre raiz e folhas (Scatena, com. pess.). Por outro lado, verificou-se que plantas com rizomas bastante alongados e eretos geralmente possuem mais raízes em relação às espécies com caules curtos, talvez com a função de aumentar o volume de água transportado (Figs. 14A, 15H, 15J, 18A, 18I, 21D).

A ramificação do caule ocorre em quase todas as espécies, sendo que os ramos podem ser bastante curtos, de onde partem várias rosetas de folhas agregadas (Figs. 17B, 21A, 24A) até ramos bastante alongados (Figs. 2D, 12F, 13A, 18I). Essa ramificação poderia ser compreendida segundo a descrição feita por Weberling (1989) em relação à *zona de inovação*. Segundo esse autor, as gemas axilares são dormentes no eixo principal e podem se comportar como gemas de inovação que poderão desenvolver-se em novos ramos de inovação no período vegetativo subsequente ou podem promover a renovação de todo o sistema de ramificação acima do solo. Segundo Scatena (1990), a ramificação do caule de *S. aurifibratus* (Fig. 13A) dá-se na região apical do caule, onde o periciclo dá origem, de um lado, aos escapos florais e, de outro, às outras ramificações caulinares. Scatena *et al.* (1997) verificaram que o crescimento vegetativo de *S. elegantulus* (citado pelos autores como *S. elegans*) ocorre entre os meses de março e agosto, no mesmo período em que os capítulos estão em antese. Segundo os autores, esse tipo de crescimento, com adição de novas rosetas de folhas, pode aumentar a longevidade do indivíduo, visto que indivíduos com rosetas isoladas não sobreviveram até a fase reprodutiva.

Segundo Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1995), os caules das espécies de *Syngonanthus* podem apresentar ou não espessamento. Em *S. caulescens* (Poir.) Ruhland e em *S. appressus* (Koern.) Ruhland, pertencentes a *S. sect. Syngonanthus*, não ocorre espessamento. O córtex é separado do cilindro central pela endoderme e pelo periciclo; os feixes vasculares, geralmente anfigasais no gênero, são distribuídos em uma ou duas camadas ao redor da medula. Esse tipo de caule está geralmente associado ao hábito do *Tipo 1*: “caule aéreo ereto, com nós e entrenós distintos, as folhas se distribuindo ao longo do caule, em disposição alterna, e raízes adventíceas ao longo do caule, porém concentradas na porção basal”. Em

outras espécies desta última seção, *S. anthemidiflorus* (Bong.) Ruhland e *S. verticillatus* (Bong.) Ruhland, foi observado um espessamento do caule, onde apenas o periciclo separa o córtex do cilindro central e os feixes vasculares estão distribuídos em todo o cilindro central, inclusive na região medular. Esse tipo de espessamento é resultante da atividade do periciclo, denominada por outros autores como *meristema de espessamento primário* (MEP) e foi também referido pelas autoras para todas as espécies analisadas de *S. sect. Thysanocephalus* e para duas das três espécies analisadas de *S. sect. Eulepis*: *S. aurifibratus* e *S. elegans* (Figs. 2F, 2I, 16A). Na terceira espécie analisada desta última seção, *S. linearis* (no material cuja ilustração é Fig. 21D), foi verificado um tipo de crescimento secundário, resultante da atividade do periciclo, para outros autores denominado *meristema de espessamento secundário* (MES). Caules com esse tipo de espessamento apresentam a região externa do córtex com células suberificadas e feixes vasculares e parênquima dispostos em uma distribuição radial, o que confere uma maior resistência ao órgão. Giulietti (1996, 1997) discutiu sobre a importância do súber como isolante térmico em *S. magnificus* e *S. suberosus*. Espécies de outros gêneros - *Paepalanthus bromelioides* Silveira (Castro 1986), *Leiothrix sclerophylla* Silveira (Giulietti 1984) - e grande parte das espécies de *Actinocephalus* (Sano 1999) parecem apresentar formação de tecidos secundários.

Considerando-se que o MEP e o MES sejam fases subseqüentes da atividade de um mesmo meristema (Diggle e De Mason 1983 a,b), esse caráter seria, certamente, muito informativo em uma análise cladística não só para o gênero *Syngonanthus* como também para toda a família. Para Giulietti (1997), a presença desse tipo de espessamento poderia representar um passo evolutivo importante nas Eriocaulaceae. No caso da análise cladística realizada neste trabalho, teria sido necessário um estudo anatômico do caule de todas as espécies da seção, já que não é possível estabelecer uma relação direta entre o tipo de espessamento apresentado pelo caule (MEP ou MES) e um dos três tipos de hábitos descritos anteriormente. Em *S. bisulcatus*, por exemplo, os caules poderiam ser considerados como *Tipo 2* ou *Tipo 3*, dependendo do espécime analisado, não sendo possível detectar qual o tipo de espessamento estaria presente (Figs. 2A, 14A-C). Na análise cladística realizada neste trabalho, optou-se por usar apenas como critério a presença ou ausência de tricomas no caule (caráter 1 da Tabela II). Segundo Scatena (1990), esses tricomas são filamentosos e originam-se da epiderme caulinar. As espécies analisadas no presente trabalho apresentam rizomas glabros ou bastante pilosos (Figs. 14D, 20B), estes glabrescentes ou não.

Fig. 1. Aspectos gerais de *S. sect. Eulepis*. **A.** *S. elegantulus* em solo areno-pedregoso, um dos ambiente típicos das espécies de *S. sect. Eulepis*. **B.** Coletores de sempre-vivas em solo arenoso, outro ambiente característico das espécies da seção. **C.** Transporte de sempre-vivas em Diamantina (MG) (B-C: fotos de A. M. Giulietti). **D.** Depósito de sempre-vivas em Diamantina (MG) (foto de P.T.Sano). **E.** Capitulo jovens de *S. elegans*. **F.** Capitulos com flores pistiladas na periferia em antese (seta). **G.** Capitulo de *S. elegans* com brotamento vegetativo (seta). **H.** Inseto visitando capitulo de *S. bisulcatus*.

Fig. 2. Aspectos morfológicos de *S.* sect. *Eulepis*. **A.** Hábito de *S. bisulcatus* (foto de R. C. Forzza). **B.** Hábito de *S. niveus*. **C.** Hábito de *S. nitidus* em solo areno-pedregoso. **D.** Hábito de *S. aciphyllus* em solo arenoso com seta apontando o rizoma ramificado sob o solo. **E.** Hábito de *S. paepalophyllus* subsp. *paepalophyllus* com seta apontando a roseta basal de folhas (foto de R. C. Forzza). **F.** Rizoma ramificado de *S. elegans* com tricomas ferrugíneos. **G.** Detalhe da região basal das folhas de *S. elegans* (1) e de *S. elegantulus* (2), mostrando indumento. **H.** Roseta basal de *S. elegantulus* mostrando folhas senescentes persistentes na base e folhas jovens densamente pilosas. **I.** Rizoma de *S. elegans* mostrando bainhas das folhas persistentes com indumento ferrugíneo e folhas jovens eretas.

c. Folhas

As características foliares podem ser consideradas como uma das mais úteis para a identificação das espécies de *S. sect. Eulepis*, principalmente em relação ao indumento e tipo de tricoma (item V.1.1.e).

Verificou-se que a distribuição das folhas e sua filotaxia nas espécies de *S. sect. Eulepis* estão diretamente relacionadas ao tipo de hábito e de rizoma. Em plantas cujos rizomas são reduzidos, as folhas apresentam-se em uma roseta basal, com filotaxia espiralada congesta, padrão mais comum na família como um todo (Figs. 2C, 2E, 12C, 13F, 15A, 15N, 16G, 17C, 17D, 19D, 21C). Caso esse rizoma reduzido seja ramificado e apresente ramos bastante curtos, observam-se várias rosetas de folhas, próximas entre si, cada uma partindo de um ramo, em um arranjo agregado. Por outro lado, quando o rizoma é alongado e ereto, assim como já exposto anteriormente, as folhas podem apresentar filotaxia espiralada ao longo da extensão do caule (Fig. 13A) ou dispor-se em uma roseta na região apical do rizoma, enquanto que as folhas inteiras das gerações anteriores (Figs. 17B, 18C, 19A-B, 19E, 21A, 21D, 22B) ou apenas as suas bainhas (Figs. 12F, 14A-B, 15B, 15H, 15I, 15J, 18A, 18I, 20A, 22A, 22L, 25A) permanecem ao longo do rizoma. Um fato interessante é que as espécies com caule alongado e roseta de folhas em sua porção apical coincidem, muitas vezes, com aquelas que aparentemente apresentam espessamento do caule com a presença do *meristema de espessamento secundário* (MES), além de folhas coriáceas. Se fosse confirmada tal relação, seria possível afirmar que as células suberificadas da parte externa do córtex caulinar, juntamente com a permanência das folhas no rizoma, estariam funcionando como isolante térmico para o caule. O maior número de raízes no caule, como já comentado anteriormente, poderia estar associado a esse tipo de caule, assegurando um maior absorção de água em ambientes mais secos.

As folhas podem medir de 0,3 cm (em *S. aciphyllus*) a 21 cm compr. (em *S. elegans*) São geralmente lineares, podendo ser capiláceas, linear-lanceoladas ou oblongas em outras espécies. As folhas podem variar, no mesmo indivíduo, de lineares a linear-lanceoladas, dependendo da fase de seu desenvolvimento. A maior parte das espécies analisadas apresenta apenas folhas cilíndricas (Figs. 16H, 24J) ou apenas folhas planas (Figs. 18D, 25B) ou ainda, canaliculadas (Figs. 20B-C). No entanto, observou-se que algumas espécies apresentam folhas cilíndricas quando jovens, que passam posteriormente a planas ou canaliculadas (Fig. 12). Também dependendo da fase de desenvolvimento, as folhas podem ser eretas quando jovens, passando posteriormente a reflexas, deflexas ou patentes (Figs. 14, 15H-J). A face abaxial das folhas pode apresentar uma (Figs. 12D, 17E, 18D) ou mais nervuras espessadas (Figs. 12B, 20C,

25B) podendo ocorrer essa variação entre plantas de uma mesma população ou ainda em um mesmo indivíduo (Fig. 14D). Esses espessamentos podem estar relacionados com os arcos de sustentação dos feixes vasculares (Scatena 1990), que podem ser constituídos por parênquima aquífero, colênquima ou esclerênquima. Segundo Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1996b), quando existem feixes vasculares de tamanhos diferentes, os maiores estão posicionados próximos à face abaxial da folha.

As bainhas das folhas são, na maioria das espécies, ampliadas (Figs. 12D-E, 13B, 15O); podem ser amplexicaules ou não, com largura variando de 0,3 a 9 mm. Como já citado anteriormente, a bainha pode persistir no caule após a queda do resto da folha, podendo isolar termicamente o caule ou mesmo reter água. Scatena (1990) comentou sobre a possibilidade de essas bainhas, juntamente com os tricomas caulinares, protegerem o ápice caulinar, que é bastante reduzido.

O indumento e o tipo de tricoma se mostraram como características diagnósticas em nível específico (Figs. 2G-I) (v. item V.1.1.e). As folhas podem ser ciliadas, pilosas em ambas as faces ou em apenas uma das faces. Pelo fato de as folhas serem quase sempre glabrescentes, torna-se importante analisar mais de um indivíduo, de preferência ainda com folhas jovens, a fim de se identificar o tipo de indumento e tricoma.

Em seus estudos sobre anatomia foliar em *Syngonanthus*, Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1993, 1996b) observaram que todas as espécies de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* analisadas apresentavam estômatos presentes somente na face abaxial e nas margens das folhas, além de apresentarem apenas duas células anexas, para muitos autores características presentes especialmente em plantas de regiões úmidas. No entanto, as autoras consideraram que esse fato deve estar mais ligado às relações filogenéticas do que a respostas ambientais. Ainda nesses trabalhos, as autoras verificaram que todas as espécies de *S.* sect. *Thysanocephalus* e apenas *S. linearis* (citada como *S. imbricatus*) de *S.* sect. *Eulepis* apresentavam câmara subestomática multicompartimentada, caráter ausente nas espécies das demais seções do gênero.

d. Espatas e Escapos

A partir do ápice do rizoma surgem os *escapos florais*, que portam em seu ápice as inflorescências do tipo capítulo. Cada escapo representa o único internó caulinar entre a espata e a bráctea mais inferior do capítulo (Tomlinson 1969). Cada escapo é envolvido, na sua porção basal, por uma *espata*, que é uma estrutura foliácea fechada com seção transversal geralmente cilíndrica e com ápice truncado ou, mais comumente na família, oblíquo. Segundo Tomlinson

(1969) a epiderme interna e externa das espatas correspondem às faces adaxial e abaxial de uma folha, respectivamente. Escapos e espatas ocorrem em quase todas as espécies de Eriocaulaceae, estando ausentes apenas em *Paepalanthus scleranthus*, *P. leucocephalus* e *P. guyanensis* (Giulietti 1997).

Os termos “espata” e “escapo” estão sendo seguidos neste trabalho segundo as definições de Tomlinson (1969, p. 163 e 170, respectivamente), apesar de muitos autores terem utilizado os termos *bainha* e *pedúnculo*, respectivamente. Os termos aqui utilizados vêm sendo adotados em vários outros trabalhos sobre a família (Giulietti 1978, 1984, 1997; Sano 1993, 1999; Parra 1995, Parra 1998).

As espatas das espécies de *S. sect. Eulepis* apresentam seção transversal cilíndrica. Seus ápices são oblíquos (Figs. 13C, 15C, 16I) ou fendidos (Figs. 19C, 21I), laxos (Figs. 19C, 21I) ou adpressos ao escapo (Fig. 15C), podendo ser levemente deflexos em relação ao escapo (Figs. 13C, 16I), totalmente membranáceos, membranáceos apenas nas margens (Fig. 16I) ou, raramente, não membranáceos. Segundo Stützel (1984) alguns tipos de ápices fendidos são decorrentes da passagem forçada do capítulo através da espata durante o desenvolvimento dos escapos. No entanto, os ápices fendidos das espatas nas espécies de *S. sect. Eulepis* encontram-se nesse estado desde o início do desenvolvimento do escapo. Em *S. imbricatus* (Koern.) Ruhland, a espata é inclusive mais larga que o diâmetro dos capítulos jovens (Fig. 19C). As espatas podem variar de 0,6 a 11 cm compr., sendo sempre pilosas na face abaxial, podendo ser ciliadas ou não no ápice. Apenas em uma espécie (*S. dealbatus* Silveira) há presença de tricomas também na porção apical da face adaxial. O tipo de tricoma presente na face abaxial das espatas pode ser usado para diferenciação das espécies. O tipo de ápice da espata foi um caráter usado na análise cladística aqui realizada (caráter 4 da Tabela II).

Os escapos nas espécies da seção são geralmente eretos (Figs. 2A, 2C, 2D-E), podendo ser flexuosos (Figs. 2B, 19E) ou tortuosos (Fig. 19B). Podem variar bastante de tamanho, desde 4 cm até 71 cm de comprimento. Todas as espécies analisadas apresentam escapos pilosos, sempre com tricomas malpighiáceos (Figs. 13C, 18G), podendo apresentar também tricomas filamentosos (Figs. 13Fa, 15C, 16I). Assim como nas folhas e espatas, os escapos geralmente são glabrescentes, tornando-se importante sua análise em fases mais jovens do desenvolvimento.

Todas as espécies apresentam 3 costelas evidentes ou pouco evidentes, sempre torcidas, conferindo-lhes, provavelmente, uma maior resistência (Figs. 16I, 21I). Essas costelas, que correspondem aos tecidos de sustentação e/ou parênquima clorofiliano, podem ser divididas (Figs. 18G, 19C, 21I) ou não (Figs. 13C, 16I). O número de costelas nas espécies da

família pode variar de 3 a várias. Em *Syngonanthus*, as espécies podem apresentar geralmente até 5 costelas (*S. verticillatus*, *S. appressus*). O número de costelas já foi considerado um caráter muito importante na delimitação em nível específico. Porém, assim como demonstrado para *Leiothrix crassifolia* por Scatena & Giulietti (1996), os escapos podem apresentar de 3 a 8 costelas, aleatoriamente ao longo de sua distribuição geográfica. Em *Syngonanthus* não há evidências de variação intra-específica em relação ao número de costelas. Tal caráter foi utilizado na análise cladística realizada no presente trabalho (caráter 6 da Tabela II).

Assim como nas folhas, os estômatos dos escapos, localizados entre as costelas, apresentam câmaras subestomáticas multicompartimentadas em todas as espécies analisadas de *S. sect. Thysanocephalus*, além de *S. linearis* (citada como *S. imbricatus*). As outras duas espécies de *S. sect. Eulepis*, *S. aurifibratus* e *S. elegans*, não apresentam tal câmara (Scatena 1990 e Scatena & Menezes 1996b).

e. Tricomas

A grande maioria das espécies de Eriocaulaceae apresenta tricomas em todos os órgãos vegetativos, inclusive no caule, originando o nome da família. Segundo Scatena *et al.* (1997) o indumento denso pode evitar a transpiração excessiva e a perda de calor, reduzindo a temperatura interna, além de aumentar a reflectância da luz, o que pode ser vantajoso para espécies que habitam regiões tropicais montanhosas onde a luminosidade é intensa.

Os tricomas presentes nos órgãos vegetativos e florais das espécies de Eriocaulaceae sempre foram considerados como grande potencial para uso na taxonomia da família. Koernicke (1863) comentou sobre a importância dos tipos de tricomas nas brácteas involucrais, brácteas florais e perianto para delimitação de grupos na família. Ruhland (1903) propôs os gêneros *Leiothrix* e *Syngonanthus* a partir de espécies até então consideradas como *Paepalanthus*. Segundo este autor, *Paepalanthus* poderia ser caracterizado pela presença de tricomas obtusos, subclavados, tuberculados e granulares internamente, enquanto que as espécies de *Leiothrix* e *Syngonanthus* apresentariam tricomas agudos, não tuberculados e não granulares internamente. O mesmo autor utilizou o tipo e a presença ou ausência de tricomas como caracteres para delimitação de grupos infragenéricos em *Paepalanthus*. Malmanche (1919) considerou que o tamanho e a forma da célula distal dos tricomas glandulares dos escapos poderiam ser usados na separação de espécies relacionadas. Tomlinson (1969) reconheceu três tipos básicos de tricomas nos órgãos vegetativos das espécies de Eriocaulaceae: tricomas filamentosos, tricomas glandulares tricolares e tricomas glandulares multicelulares glandulares (raros). O autor considerou que a estrutura de tricomas, especialmente dos órgãos vegetativos, seria um dos

principais caracteres anatômicos a serem usados na separação dos gêneros. Monteiro *et al.* (1979) demonstraram que a estrutura dos tricomas nas brácteas involucrais e florais, sépalas e pétalas poderia ser importante na delimitação de gêneros ou mesmo de grupos infragenéricos, algumas vezes servindo para diferenciação de espécies relacionadas. Nesse trabalho, as autoras classificaram tais tricomas em treze diferentes tipos, alguns inclusive exclusivos de certos gêneros. Hensold (1988), no seu estudo de *Paepalanthus* subg. *Xeractis* e Splett *et al.* (1993), discutiram sobre o valor das características dos tricomas na diferenciação de espécies relacionadas.

Os tricomas encontrados nas folhas, espatas e escapos das espécies de *S. sect. Eulepis* se assemelham aos tipos II, III (malpighiáceos) e V (filamentosos) propostos por Monteiro *et al.* (1979), com algumas modificações. A densidade do indumento em tais órgãos pode ser, em alguns casos, diagnósticos, como em *Syngonanthus brasiliiana* Giul. No entanto, em quase todas as espécies, as folhas, espatas e escapos são glabrescentes, perdendo quase todos os tricomas ao longo do seu desenvolvimento.

A folha é o órgão vegetativo com maior diversidade de tricomas. Um tipo de tricoma presente em quase todas as espécies são os tricomas malpighiáceos (Figs. 3A-G). Eles podem ser bi ou tricululares, com uma (Figs. 3B, 3F) ou duas (Fig. 3D) células basais e com uma célula distal de comprimento e espessura bastante variados (Figs. 3E, 3G). Os dois braços da célula distal podem apresentar tamanhos iguais (Figs. 3C, 3G) ou diferentes (Figs. 3A, 3E) e a sua superfície também pode variar de lisa (Fig. 3F) a reticulada (Figs. 3B-D), porém sempre com a coloração alva. Quando a célula distal é muito longa, os braços, que geralmente são paralelos à superfície do órgão (Figs. 3A, 3C), podem se apresentar subadpressos (como em *S. brasiliiana*, Fig. 3E), dificultando a identificação do tipo de tricoma. Sob o estereomicroscópio, é possível identificar um tricoma malpighiáceo e, em alguns casos inclusive, identificar a posição da célula basal. A superfície do tricoma, no entanto, só é possível ser identificada em uma análise sob microscópio de varredura.

Outro tipo bastante comum nos órgãos analisados é o tricoma filamentoso (Figs. 2G, 3G-I) sempre triculular: uma célula basal, uma célula colar e uma célula distal, esta última alongada com ápice agudo (Figs. 3H-I). Na grande maioria das espécies, esses tricomas apresentam coloração alva (Figs. 2H-I), porém em *Syngonanthus elegans* (Bong.) Ruhland os tricomas localizados na região basal das folhas e espatas são dourados a ferrugíneos (Figs. 2F-G, 2I). Segundo Scatena *et al.* (1997) os pigmentos presentes em tais tricomas poderiam atenuar os efeitos da radiação ultra-violeta, prejudicial ao desenvolvimento dessas plantas. A superfície dos

tricomas filamentosos é geralmente lisa (Figs. 3I-J), podendo ser levemente tuberculado (Fig. 3K).

Apresentando a mesma estrutura tricelular básica dos tricomas filamentosos descritos acima, porém com diferente forma de célula distal, outros tipos de tricomas puderam ser identificados. O tricoma clavado (Figs. 3L-N) é exclusivo de *Syngonanthus paepalophyllus*, sendo portanto um caráter diagnóstico da espécie. Nessa mesma espécie, e em outras como *S. linearis* Ruhland, podem ocorrer tricomas fusiformes (Figs. 3L, 3O). Tanto os tricomas clavados como os fusiformes são de cor alva e passíveis de identificação quando analisados no estereomicroscópio.

Apesar de bastante comum em outras seções de *Syngonanthus*, o tricoma capitado não foi encontrado em nenhuma das espécies de *S. sect. Eulepis*. A presença desse tipo de tricoma, além dos tricomas malpighiáceos nas folhas e escapos, foram três caracteres usados na análise cladística (caracteres 2, 3 e 5, Tabela II)

Fig. 3. Tricomas em diferentes órgãos de *Syngonanthus* sect. *Eulepis*. **A.** Escapo de *S. giuliettiae* **B.** Idem, detalhe da célula basal **C.** Espata de *S. aurifibratus* **D.** Idem, detalhe da célula basal **E.** Escapo de *S. brasiliiana* **F.** Idem, detalhe da célula basal **G.** Espata de *S. kegelianus* **H.** Face adaxial da folha de *S. euschemus* **I.** Folha de *S. elegantulus* **J.** Detalhe do tricoma presente na região basal da folha de *S. elegans* **K.** Detalhe do tricoma da folha de *S. elegantulus* **L-M.** Face abaxial da folha de *S. paepalophyllus* subsp. *paepalophyllus* **N.** Idem, detalhe da ornamentação do tricoma **O.** Margem da folha de *S. linearis*

Escala: **L:** 200 μ m; **G, H:** 100 μ m; **A, E, O:** 50 μ m; **C, I, M:** 20 μ m; **B, D, F, J, K, N:** 5 μ m

f. Inflorescências

Característica diagnóstica de Eriocaulaceae, as flores reunidas em inflorescência semelhante a um capítulo levaram Eichler (1875) a considerar a família como as “Compositae das monocotiledôneas”. Em ambas as famílias, as flores assentadas em um receptáculo formam um conjunto envolvido por brácteas estéreis (Fig. 1E). No entanto, ao contrário de Asteraceae, as flores de Eriocaulaceae apresentam pedicelos, ainda que na maioria das vezes bastante curtos. Alguns trabalhos vêm discutindo sobre a mais apropriada denominação para tais inflorescências. Stützel & Weberling (1982) definiram-nas como um *racemo aberto capituliforme*, apesar de mais tarde o próprio Stützel (1984) comentar sobre a semelhança entre as inflorescências de Eriocaulaceae e as de Asteraceae. Giulietti (1997), em uma análise sobre a morfologia e sistemática da família, utilizou o termo “capítulo”, visto que, segundo ela, a pequena diferença apresentada entre as inflorescências de Asteraceae e Eriocaulaceae (pedicelo) não consistiria em uma justificativa suficiente para a criação de um novo termo. Dessa forma, seguindo esta última autora e os trabalhos mais recentes sobre a família (Stützel 1984, Hensold 1988, Tissot-Squalii 1997, Giulietti 1997, Sano 1999), optou-se, no presente trabalho, por seguir o termo “capítulo” para designar as inflorescências das espécies de *S. sect. Eulepis*.

O capítulo está sempre localizado no ápice de um escapo com as brácteas involucrais (“filárias”, segundo Weberling 1989) protegendo externamente a inflorescência. O fato de as brácteas involucrais ultrapassarem a altura das flores, conferindo ao capítulo uma forma radiada, foi considerada por vários autores como diagnóstico de *S. sect. Eulepis* (Bongard 1831, Koernicke 1863, Ruhland 1903). Essa característica, no entanto, não é exclusiva do grupo, ocorrendo também em outras espécies do gênero (*S. anthemidiflorus*, *S. lanceolatus*, *S. laricifolius*, *S. densifolius*, *S. tenuis* var. *bulbifer*), além de outros gêneros da família: *Paepalanthus* subg. *Xeractis* (Hensold 1988) e *Leiothrix gomesii* (Giulietti 1984, 1997). As brácteas involucrais estão dispostas em 5 a 15 séries, quase sempre ultrapassando a altura das flores, de 0,5 a 7 mm. Os capítulos são geralmente radiados, podendo ser também campanulados (Figs. 13F, 19A-B, 19D-E, 20A, 21C) ou mesmo hemisféricos (Fig. 15I). Em alguns casos, as brácteas involucrais podem tornar-se reflexas (Figs. 18I, 25A) ou mesmo ocultas (Fig. 15I) quando as flores estão em antese. Nesses casos, o receptáculo côncavo torna-se convexo e o capítulo passa a ter uma forma globosa, expondo as flores pistiladas em fase de dispersão de sementes. As brácteas involucrais dos capítulos radiados apresentam dois padrões distintos: as brácteas das séries mais externas são castanhas, glabras e com ápice obtuso a arredondado, enquanto que as brácteas das séries mais internas, que ultrapassam a altura das flores, são alvas, glabras e geralmente espatuladas com ápice obtuso a arredondado (Figs. 1E,

16D, 22M). Essas brácteas das séries mais internas tornam-se escurecidas após algum tempo, o que justifica a maior comercialização de escapos com capítulos jovens no mercado das “semprevivas”. Os capítulos que apresentam forma campanulada geralmente possuem brácteas involucrais que mudam gradativamente de cor das séries mais externas para as séries mais internas, estas últimas podendo ultrapassar a altura das flores. As brácteas das séries mais externas podem apresentar ápices agudos a acuminados e/ou pilosas na face abaxial, sempre glabras na face adaxial (Fig. 25G). Apenas em *S. kegelianus* as brácteas involucrais de todas as séries apresentam a mesma cor e forma. É possível observar que as brácteas involucrais se fecham quando o ambiente está úmido, fato esse que pode ter a mesma justificativa apresentada por Hensold (1988) para as espécies de *Paepalanthus* subg. *Xeractis*. A autora verificou a presença de células higroscópicas na epiderme da face abaxial das tais brácteas.

Os receptáculos são pilosos, tal como ocorre em todas as espécies da família, apresentando tricomas filamentosos e eretos. Observou-se que, nas espécies de *S. sect. Eulepis*, tais tricomas auxiliam na manutenção da posição ereta das flores, especialmente as pistiladas em fase de dispersão das sementes (v. item V.1.1.f). A forma dos receptáculos nas espécies estudadas é plana a ligeiramente côncava, acompanhando o padrão mais comum na família que, segundo Monteiro-Scanavacca & Mazzoni (1976), pode inclusive ser hemisférica ou alongada. O diâmetro do receptáculo mostrou-se ser determinante no diâmetro do capítulo e no número de flores nas espécies de *S. sect. Eulepis*, fato também verificado em *Leiothrix* por Giulietti (1984, 1997) e em *Actinocephalus* (Sano 1999).

As espécies de *S. sect. Eulepis* possuem capítulos sempre monóicos. O fato de algumas vezes tornar-se difícil a localização de uma flor pistilada ou estaminada deve-se ao estado de maturação do capítulo e não à inexistência de tal tipo de flor. O padrão mais comum de distribuição de flores no capítulo é, segundo Giulietti (1984, 1997), o “padrão A”, com flores misturadas indistintamente no capítulo. No entanto, as espécies de *S. sect. Eulepis* apresentam o “padrão E”, seguindo o mesmo padrão de *Leiothrix flavescens*. Nesse padrão, as flores estão distribuídas em camadas alternadas, cada uma formada por cerca de 3 séries. A maturação é centrípeta, padrão comum na família. Em todas as espécies da seção, as flores pistiladas, que ocupam a camada mais externa, estão em antese quando todas as demais camadas internas apresentam flores ainda jovens (Fig. 1E). Quando tais camadas externas já possuem sementes, as flores estaminadas da camada imediatamente interna estão em antese. Apenas quando essas flores já dispersaram os grãos de pólen, as flores pistiladas mais internas entram em antese. Dessa maneira, as flores pistiladas e estaminadas de um mesmo capítulo nunca estão em fase de antese simultaneamente. Devido a esse padrão de maturação do capítulo, torna-se

muito difícil detectar o número de flores por capítulo. *Syngonanthus aciphyllus* é um bom exemplo disso. Nessa espécie, pode-se encontrar capítulos com 52 flores pistiladas e 9 flores estaminadas e, na mesma população, capítulos com 10 flores pistiladas e 17 flores estaminadas. Em *S. elegans*, ocorre o mesmo, apresentando capítulos com 127 flores pistiladas e 6 flores estaminadas ou com 67 flores pistiladas e 86 flores estaminadas. Em *S. giulietiae*, foram observados capítulos com 234 flores pistiladas e 47 flores estaminadas e outros com 90 flores pistiladas e 123 flores estaminadas. Pôde-se considerar, no entanto, que o número total de flores pistiladas e estaminadas produzidas por um capítulo é aproximadamente o mesmo, diferente do padrão mais comum de Eriocaulaceae, segundo Giulietti (1997), e o mesmo encontrado por Sano (1999) em *Actinocephalus*. Parra (1995) observou uma proporção de flores estaminadas e pistiladas de 2 para 1 em *Syngonanthus cipoensis* (S. sect. *Eulepis*). O número final de flores por capítulo e a proporção de flores pistiladas/estaminadas não se caracterizaram como caracteres taxonômicos importantes para diferenciação das espécies da seção, assim como sugerido por Giulietti (1997) para algumas grupos na família. Por outro lado, Sano (1999) sugeriu que o número de flores por capítulo é razoavelmente constante para cada uma das espécies de *Actinocephalus*, sendo que a proporção entre flores estaminadas e pistiladas é, geralmente, de 3 para 1.

A ocorrência de brotamentos vegetativos a partir da região central do receptáculo é bastante comum em espécies de *Leiothrix* subg. *Stephanophyllum*, sendo considerada esporádica nos demais gêneros (Giulietti 1997). Tais brotamentos foram detectados em alguns indivíduos de *S. elegans* (Fig. 1G), *S. kegelianus* (Fig. 19F) e *S. niveus*, que apresentavam, no mesmo capítulo, flores pistiladas com sementes. A maioria das espécies de *Leiothrix* também produz brotamentos após a formação das sementes, diferentemente de *L. propinqua*, cujos capítulos não formam flores, apenas brotamentos. Monteiro-Scanavacca *et al.* (1976) discutiram sobre a dúvida em relação à origem de tais brotamentos, podendo ser de células meristemáticas residuais da inflorescência ou de células já diferenciadas com potencialidades meristemáticas. As autoras encontraram potenciais meristemáticos nos receptáculos dos capítulos de *S. anthemidiflorus*, *S. fuscescens* e *S. vernonioides*. Segundo Giulietti (1984), tais brotamentos nas espécies de *Leiothrix* parecem ser um padrão já bem estabelecido e poderiam representar um importante mecanismo de propagação. No caso das espécies de *S. sect. Eulepis*, a ocorrência de brotamentos tem uma ocorrência bem mais esporádica.

Alguns caracteres relacionados aos capítulos e às brácteas involucrais foram utilizados na análise cladística (caracteres 7 a 11, 27 e 29 da Tabela II).

g. Flores

As flores das Eriocaulaceae, apesar de ainda haver a necessidade de alguns esclarecimentos sobre a origem de certas estruturas, constituem a mais rica fonte de caracteres para a separação de gêneros e grupos supra-genéricos, segundo Giuliatti (1997). O gênero *Syngonanthus*, por exemplo, possui como principal caráter diagnóstico a conação das pétalas das flores pistiladas na região central. *S. sect. Eulepis* e *S. sect. Thysanocephalus* distinguem-se de outras seções do gênero por apresentarem flores pistiladas com pétalas maiores que as sépalas.

As flores presentes nas espécies de *S. sect. Eulepis* são sempre diclinas, trímeras, diclamídeas e heteroclamídeas (Figs. 16 E-F). A única referência à presença de flores monoclinais na família é para *Rondonanthus flabelliformis*, antes *Wurdackia flabelliformis* (Hensold & Giuliatti 1991). A condição dímera da flor é rara em Eriocaulaceae, tendo sido reportada apenas em algumas espécies de *Eriocaulon*, *Leiothrix* e *Paepalanthus*. Segundo Giuliatti & Parra (1995) e Giuliatti (1997), há uma grande concentração de espécies com flores trímeras em Minas Gerais. Por outro lado, as espécies com flores dímeras são mais comuns na Bahia.

As flores pistiladas e estaminadas em *S. sect. Eulepis* apresentam aproximadamente as mesmas dimensões, fato comum nas Eriocaulaceae, variando de 1,7 a 5 mm de comprimento. Esse tamanho pode ser considerado relativamente grande quando comparado às dimensões das flores de outros gêneros na família. Hensold (1988) considerou como grandes as flores de 1,6 a 5,8 mm de comprimento em *Paepalanthus* subg. *Xeractis*. Sano (1999) referiu como 2 mm de comprimento o tamanho médio das flores de *Actinocephalus* e Giuliatti (1984) caracterizou a maioria das espécies de *Leiothrix* como apresentando flores de 2 a 2,5 mm de comprimento. As flores estaminadas em *Syngonanthus* podem chegar a dimensões maiores, como detectado por Parra (1995, 1998) para *S. chrysolepis* (*S. sect. Thysanocephalus*).

Todas as flores são pediceladas, com pedicelos sempre glabros, apesar de flores pistiladas sésseis ou curtamente pediceladas ser o padrão mais comum na família (Giuliatti 1997, Sano 1999).

As sépalas e pétalas das flores estaminadas e pistiladas são geralmente hialinas e membranáceas, raramente com a região basal ou a metade inferior alva e levemente crassa. As sépalas das flores estaminadas e pistiladas e as pétalas das flores estaminadas são sempre glabras, características raras em Eriocaulaceae. A ausência de tricomas nas peças florais limita bastante o número de caracteres para delimitação das espécies, visto que o tipo de tricoma sempre foi considerado caráter taxonômico importante. Hensold (1988), por exemplo, detectou

uma característica das espécies de *Paepalanthus* subg. *Xeractis* exclusiva dentre os gêneros de Paepalanthoideae: pétalas das flores estaminadas pilosas na face adaxial. Em *Actinocephalus*, os tipos de tricomas nas peças florais podem apresentar importância taxonômica na delimitação das espécies (Sano 1999).

Entre o cálice e a corola de todas as flores estaminadas e pistiladas, pode-se observar, evidente ou reduzida, uma estrutura sólida e carnosa (Figs. 13E, 16J, 16M, 19K, 20J-L, 22H, 23G, 24H-25J, 25N-O). Tal estrutura foi denominada “antóforo” por Hamann (1964), Parra (1995, 1998) e Stützel (1998) e por “andróforo” por Cronquist (1981) e Hensold (1988). O termo “antóforo”, segundo o dicionário Font Quer (1989), é um eixo prolongado entre o cálice e os demais verticilos florais. Esse termo é mais apropriado do que “andróforo”, que, segundo o mesmo dicionário, refere-se a um eixo entre o perianto e o androceu, às vezes os próprios filetes condescidos.

As brácteas florais, denominadas “prófilos” por Weberling (1989), ocorrem em quase todas as espécies de Eriocaulaceae, sendo ausente na maioria dos *Syngonanthus*, inclusive em *S. sect. Eulepis*. As únicas referências a tais brácteas no gênero são para algumas espécies de *S. sect. Syngonanthus* que apresentam caule aéreo, como em *S. anthemidiflorus*, utilizada como táxon terminal na análise cladística realizada no presente trabalho.

Flores estaminadas

As flores estaminadas das espécies de *S. sect. Eulepis* são actinomorfas e isostêmones. Flores isostêmones são o padrão mais comum da família, com exceção das espécies de *Eriocaulon* e *Mesanthemum*, caracterizando a subfamília Eriocauloideae. São sempre pediceladas, com pedicelos variando de 0,5 a 3 mm de comprimento (Fig. 15F).

Tanto as sépalas quanto as pétalas são conadas na base, ou na região basal (Figs. 15F, 19I, 21J, 23D), até o terço inferior (Figs. 13D, 20H, 24E) ou até a região central (Figs. 16E, 16J, 20J, 22H), sempre glabras. Segundo Giulietti (1997), a situação “sépalas livres” nas flores estaminadas é a mais comum dentre as espécies de Eriocaulaceae, enquanto que geralmente a corola dessas flores é simpétala. Porém, diferentemente das espécies da seção aqui analisada, as espécies de *S. sect. Syngonanthus*, *S. sect. Carphocephalus* e *S. sect. Chalarocaulon* e mesmo de outros gêneros apresentam pétalas quase totalmente unidas, com lobos curtos. Os lobos da corola em espécies de *S. sect. Eulepis* são sempre íntegros (Fig. 22H), nunca partidos, como referido por Sano (1999) para espécies de *Actinocephalus*. Tanto as sépalas quanto as pétalas são hialinas e membranáceas, podendo apresentar região central ou toda a metade inferior alva e levemente crassas (Figs. 22H, 23D, 25H-I). Não chegam, no entanto, a ser

efetivamente crassas como em espécies de *S. sect. Carphocephalus* e do gênero *Actinocephalus*.

O androceu é formado por três estames com filetes aplanados, livres entre si, opostos e não adnatos às pétalas e anteras bitecas, com quatro sacos polínicos e dorsifixas. Partindo do receptáculo floral, três estruturas denominadas por Giulietti (1984) como *pistilódios* estão dispostas alternadamente aos estames e às pétalas (Fig. 16J). Nas espécies de *S. sect. Eulepis*, assim como em *Actinocephalus* (Sano 1999), tais pistilódios apresentam tricomas papilares no ápice. Os filetes aplanados ocorrem também em espécies de *Leiothrix* (Giulietti 1984, 1997), sendo cilíndricos em *Eriocaulon*, *Actinocephalus* e *Paepalanthus* subg. *Xeractis* (Giulietti 1997). Em outros grupos de Eriocaulaceae, os filetes podem ser adnatos à corola na região basal, como em *Actinocephalus* (Sano 1999) e em algumas espécies de *Syngonanthus*, ou até à região central (Parra 1995). Os filetes são curtos quando a flor ainda é jovem, tornando os estames ocultos nessa fase (Fig. 23D). Quando as anteras já estão maduras, os filetes aumentam de tamanho e tornam-se visíveis, ultrapassando a corola. Esse mesmo processo foi observado por Sano (1999) em espécies de *Actinocephalus*. Não foi observada a retração dos estames para o interior da corola após a liberação dos grãos de pólen, como observado por Hensold (1988) e Sano (1999). Apenas 15 espécies em quatro gêneros de Eriocaulaceae apresentam flores estaminadas com anteras monotecas. Em um desses gêneros, *Philodice*, as flores pistiladas apresentam pétalas unidas na região central, assim como em *Syngonanthus*. O número de anteras e o fato de as flores em *Philodice* serem dímeras separam os dois gêneros. Também é o número de anteras que separa os gêneros *Paepalanthus* (anteras bitecas) de *Blastocaulon* (anteras monotecas).

Eriocaulaceae é considerada uma família estenopolínica, apresentando grãos de pólen espiro-aperturados (Thanikaimoni 1965, Erdtman 1971, Cronquist 1981, Dahlgren *et al.* 1985) com exina espinescente (Giulietti 1997).

Flores pistiladas

A análise de uma flor pistilada é muito informativa e significativa para a identificação de uma Eriocaulaceae até o nível genérico ou mesmo infragenérico. Como já discutido anteriormente, uma espécie pertencente a *S. sect. Eulepis* apresenta pétalas das flores pistiladas conadas na região central e maiores que as sépalas, caracteres diagnósticos do gênero e da seção, respectivamente (Figs. 13E, 16K-L, 19K, 20K-L, 24H, 25N-O).

As flores pistiladas das espécies dessa seção são levemente zigomorfas, pelo fato de a sépala dorsal (voltada para fora do capítulo) ser interna às duas sépalas ventrais (voltadas para

dentro do capítulo), sendo, de certa forma, imbricadas (Figs. 15G, 19J, 23E). Em Eriocauloideae, a zigomorfia está associada à modificação do cálice ou à redução de um estame de cada verticilo (Ruhland 1903, Stützel 1984, Giuliatti 1997). Giuliatti (1997) relacionou a zigomorfia das flores pistiladas à forma e à fusão ou não das sépalas, como verificado por Hensold (1988) para as espécies de *Paepalanthus* subg. *Xeractis*. Parra (1995) referiu, pela primeira vez, uma ocorrência de zigomorfia em *Syngonanthus* (*S. fuscescens*) pelo fato de a sépala dorsal ser navicular e as duas sépalas ventrais serem côncavas.

As três sépalas são livres entre si, hialinas e membranáceas (Figs. 15G, 16F, 16K, 17F, 19J, 22I, 23E, 24G, 25L), podendo ser, em poucas espécies, alvas e levemente crassas na região basal. Ao contrário da maioria das espécies da família, as sépalas são glabras.

As flores pistiladas são sempre pediceladas, com pedicelo relativamente longo, até 1 mm de comprimento, característica raramente observada nos demais grupos da família. Foi verificada em todas as espécies de *S. sect. Eulepis* uma relação entre tamanho do pedicelo e dispersão das sementes. O pedicelo da flor pistilada aumenta de tamanho após a fecundação. Quando as sementes já estão formadas, o pedicelo é 50% a 4 vezes maior que o seu comprimento inicial (Figs. 25N-O). Geralmente o antóforo acompanha esse aumento de comprimento. Ao longo desse processo, as sépalas caem, deixando evidentes os três frutos membranáceos que envolvem as três sementes. Esses frutos ficam localizados exatamente entre as três pétalas. Com essa estratégia, deve haver uma otimização da dispersão das sementes, já que estas ficam em uma posição acima dos tricomas do receptáculo. Estes, por sua vez, auxiliam na sustentação das “flores”. Em capítulos radiados, a brácteas involucrais tornam-se mais separadas entre si, fazendo também com que o receptáculo fique mais exposto. O receptáculo, em alguns casos, como em *S. curralensis*, *S. harleyi* e *S. retroflexus*, torna-se plano a convexo e o capítulo passa a ter uma forma globosa, expondo as flores pistiladas em fase de dispersão de sementes (Figs. 15I, 18I 25A).

As pétalas são hialinas e membranáceas, podendo tornar-se alvas e levemente crassas após a fecundação. Raramente são glabras, apresentando pilosidade nas suas margens e/ou face abaxial da região central ou centro-apical. São sempre estreitamente espatuladas com ápices obtusos a arredondados. A porção apical, mais larga, dobra-se, envolvendo um dos três estiletes, que são muito delicados. Certamente, essa estratégia de manter a posição ereta dos estiletes também facilita a exposição dos estigmas (Figs. 13E, 16K). Sano (1999) verificou uma outra estratégia em algumas espécies de *Actinocephalus*, presente também em espécies de *Eriocaulon*: as pétalas são pilosas porém o ápice é glabro, sendo justamente esta a região por onde passa o estilete. Não foi verificado nas espécies da seção aqui analisada um anel de

tricomas entre o cálice e a corola, assim como verificado por Parra (1995) em espécies de *S. sect. Syngonanthus* e por Giulietti (1978, 1984) em algumas espécies de *Leiothrix*. Segundo a autora, tal anel teria origem do receptáculo floral.

O gineceu apresenta um ovário trilobular, com um óvulo por lóculo, três estiletes e estigmas simples (Fig. 16M), como em *Leiothrix*, *Actinocephalus* e *Paepalanthus* subg. *Xeractis* (Giulietti 1997). As espécies de *Paepalanthus* subg. *Paepalocephalus* apresentam estigmas bifidos. Os estiletes são aplanados, hialinos e muito delicados, diferentemente dos estiletes cilíndricos de outros grupos, como *Actinocephalus* (Sano 1999). Entre os estiletes, ocorrem os apêndices: estruturas crassas e vascularizadas, típicas dos representantes da subfamília Paepalanthoideae (Giulietti 1984). Os apêndices nas espécies de *S. sect. Eulepis* apresentam tricomas papilares em seu ápice, caráter também observado por Sano (1999) nas espécies de *Actinocephalus*. Stützel (1981), Stützel & Gansser (1995) e Hensold (1988) preferiram denominar tais estruturas de “nectários”, devido a uma provável função secretora. Stützel (1998), inclusive, comentou sobre a produção de uma substância açucarada nos “appendices” das flores pistiladas de *Eriocaulon* e *Mesanthemum*. No entanto, será seguido neste trabalho o termo “apêndice” proposto por Giulietti (1984), seguindo trabalhos anteriores (Koernicke 1863 e Ruhland 1903), que mostrou a relação desses apêndices com o gineceu e não com o androceu. Stützel & Gansser (1995) confirmaram que a ausência dos “nectários” ou “glândulas do gineceu” em *S. flavidulus* é uma redução a partir do padrão básico do gênero e não uma ligação com espécies de *Eriocaulon*. Estiletes e apêndices são unidos na base, formando uma estrutura denominada “coluna” por Giulietti (1984), Parra (1995, 1998) e Sano (1999) para espécies de *Leiothrix*, *Syngonanthus* e *Actinocephalus*, respectivamente. Apêndices e estiletes liberam-se da coluna na mesma altura, ao contrário de *Leiothrix*, cuja separação dessas duas estruturas se dá em alturas diferentes (Giulietti 1984, 1997). Essa característica é diagnóstica do gênero.

Não foram verificados estaminódios escamiformes entre os lóculos do ovário, opostos às pétalas, como observado por Hensold e por Sano (1999) para espécies de *Paepalanthus* subg. *Xeractis* e *Actinocephalus*, respectivamente.

Além de virem sendo muito utilizados na delimitação de gêneros e grupos supragenéricos (Giulietti 1997), os caracteres florais se mostraram decisivos também na delimitação das seções de *Syngonanthus*. Caracteres florais compõem a maioria dos caracteres usados na análise cladística aqui realizada (caracteres 11 a 25, 28, 30 a 32 da Tabela II).

h. Polinização

Não existem muitos dados sobre polinização em espécies de *Syngonanthus*. Vários autores consideram a anemofilia (Kral 1966, Giulietti 1984) como o padrão de polinização, enquanto outros (Hare 1950, Hensold 1988, Cronquist 1988, Stützel 1998) referem a entomofilia como o mais comum na família. Observaram-se no campo alguns insetos coleópteros visitando alguns capítulos de *Syngonanthus bisulcatus* (Fig. 1H). Sano (com. pess.) também notou a presença de insetos coleópteros em capítulos de *Syngonanthus lanosus* L. R. Parra, o que poderia evidenciar uma ação de insetos na polinização dessas espécies. Outros dois fatores que poderiam corroborar a existência de entomofilia nessas espécies seria a própria beleza de seus capítulos e o receptáculo relativamente pequeno, ocasionando um número de flores às vezes bem menor quando comparadas a espécies de outras seções do gênero. Não foram detectados odores adocicados nos capítulos como o foi em várias espécies de *Actinocephalus* (Sano 1996). Se confirmada a hipótese de Stützel (1981) de que os apêndices das flores pistiladas seriam nectários, haveria mais um fator para corroborar a existência de entomofilia.

Como já discutido anteriormente, as flores pistiladas e estaminadas em um mesmo capítulo nunca estão em antese simultaneamente, evitando a geitonogamia. Em *Actinocephalus* (Sano 1999) e *P.* subg. *Xeractis* (Hensold 1988), os capítulos das espécies são protândricos. Esses dados vêm de encontro à hipótese de Stützel (1981) de que a seleção de inflorescências capitadas teria ocorrido em favor da geitonogamia. No entanto, esse mesmo autor (Stützel 1998) comentou posteriormente que a maioria das espécies de Eriocaulaceae evita o auto-cruzamento pelo fato de as flores pistiladas e estaminadas entrarem em antese em fases diferentes.

i. Frutos e Sementes

O fruto de Eriocaulaceae é uma cápsula loculicida com pericarpo hialino e bastante delicado (Giulietti 1997). Diferindo desse padrão comum à família, Hensold (1991) propôs *Paepalanthus* subg. *Monosperma* a partir de espécies venezuelanas que apresentam redução de dois lóculos, com conseqüente desenvolvimento de apenas uma semente. Em *Actinocephalus*, a maioria das espécies apresenta um lóculo abortivo, com produção de apenas duas sementes por fruto (Sano 1999). Em todas as espécies de *S.* sect. *Eulepis* há produção de três sementes por fruto, diferente do que ocorre em espécies de *S.* sect. *Thysanocephalus*, que produzem de uma a duas sementes por fruto (*S. cipoensis*, *S. vernonioides*, *S. xeranthemoides*).

As sementes de *S.* sect. *Eulepis* seguem o padrão geral das Eriocaulaceae: são elípticas, com coloração castanho-avermelhada e medem de 0,5 a 1 mm de comprimento (Fig.4). Scatena *et al.* (1996) observaram um opérculo na região distal das sementes de *S. bisulcatus*

(citados no trabalho como *S. elegans* e *S. niveus*). Internamente, a semente é ocupada quase totalmente por um endosperma amiláceo com um embrião pouco diferenciado ou indiferenciado (Giulietti 1997). Segundo Scatena *et al.* (1993), os óvulos ortótopos encontrados nas espécies de *S. sect. Eulepis* apresentam dois integumentos, cada um com duas camadas. A camada mais externa do integumento externo dá origem à exoderme, que desintegra após a fecundação. As sementes são, portanto, endotestais (a endotesta origina-se da camada mais interna do integumento externo do óvulo). O tegma da semente, originado do integumento interno do óvulo, é composto apenas pela camada mais interna (endotegma), já que a camada mais externa também se desintegra. O endotegma acumula substâncias taniníferas (Ramaswamy *et al.* 1983), característica comum nas Commelinales, segundo Dahlgren *et al.* (1985). Foram encontradas na superfície das sementes de quase todas as espécies de *S. sect. Eulepis* bactérias do tipo *Staphylococcus*. Segundo pesquisadores do ICB-USP (com. pess.), culturas monoespecíficas como essas poderiam auxiliar na germinação de sementes, como já referida para culturas de milho (Fig. 4J). Certamente, seria necessária inicialmente uma investigação mais detalhada para se verificar se tais bactérias estão presentes nas sementes no campo e para, depois, testar sua germinação com ou sem as bactérias.

Giulietti *et al.* (1987) comentaram que a mais freqüente escultura da superfície das sementes nas Eriocaulaceae é o padrão “reticulado”, em que as paredes periclinais externas se desintegram e as paredes anticlinais, tanto as laterais como as transversais, são proeminentes (Figs. 4C-D). Segundo as autoras, esse padrão ocorre em muitas espécies de *Blastocaulon*, *Eriocaulon*, *Lachnocaulon*, *Philodice*, *Paepalanthus* e *Syngonanthus*. Sano (1999) também referiu tal padrão para as espécies de *Actinocephalus*. A partir da análise de espécies das cinco diferentes seções de *Syngonanthus*, observou-se que as pertencentes a *S. sect. Syngonanthus* (*S. anthemidiflorus*, *S. gracilis*, *S. fuscescens*, *S. lanceolatus*, *S. tenuis* var. *bulbifer* e *S. verticillatus*) *S. sect. Carphocephalus* (*S. appressus* e *S. caulescens*) e *S. sect. Chalarocaulon* (*S. macrocaulon*) apresentam o mesmo padrão de escultura. Observou-se o mesmo padrão em *Philodice hoffmannseggii* Mart. Mesmo sob o estereomicroscópio é possível observar essa reticulação. O gênero *Leiothrix* apresenta um padrão de escultura “estriado” (Figs. 4A-B), exclusivo dentre as Eriocaulaceae (Giulietti 1984, Giulietti *et al.* 1987, Giulietti 1997). Nesse padrão, as paredes periclinais externas são intactas e existem espessamentos longitudinais na camada mais externa. Na análise realizada no presente trabalho, as espécies de *S. sect. Thysanocephalus* (*S. cipoensis*, *S. vernonioides* e *S. xeranthemoides*) e todas as espécies de *S. sect. Eulepis* apresentam um terceiro padrão de escultura da semente. Sob o estereomicroscópio, as sementes são lisas, bastante diferentes das espécies das outras três

seções do gênero. Quando analisadas sob o microscópio de varredura, pôde-se observar que apresentam certa ornamentação, rugosa, porém seria difícil dividi-las em padrões distintos (Figs. 4E-O). Possivelmente, as paredes periclinais externas são também intactas, porém sem estrias como nas espécies de *Leiothrix*. A escultura desse terceiro padrão é aqui denominada “rugosa”. O padrão de escultura das sementes foi usado como um caráter na análise cladística aqui realizada (caráter 26 da Tabela II).

O mecanismo de dispersão nas espécies de *S. sect. Eulepis* parece vir ao encontro do chamado “dispersão pelas sementes”, um dos três tipos referidos por Sano (1999) para espécies de *Actinocephalus*. Os outros dois seriam: “dispersão pelos escapos” e “dispersão pelos capítulos”. Na dispersão pelas sementes, tanto os escapos como os capítulos persistem na planta. Os diásporos são as sementes, que são liberadas a partir da abertura dos lóculos dos frutos maduros. A relação entre dispersão e aumento do comprimento do pedicelo da flor pistilada já foi comentada anteriormente. As sementes são provavelmente transportadas pelo vento, visto que não existem evidências de outros agentes dispersores. Para Stützel (1998), os diásporos de *Syngonanthus* podem ser dispersos pelo vento ou pela água. Giulietti *et al.* (1987), descreveram que as propriedades higroscópicas das superfícies reticuladas das sementes facilitariam sua dispersão e germinação nas regiões com alternada variação de climas chuvoso e seco. No caso das sementes de *S. sect. Eulepis*, as sementes com superfícies rugosas poderiam estar relacionadas ao ambiente mais seco onde tais espécies vivem.

Fig. 4. Sementes de *Leiothrix* e *Syngonanthus*. **A - B.** *L. argyroderma* **C - D.** *S. gracilis*
E - F. *S. cipoensis* **G.** *S. xeranthemoides* **H - I, M.** *S. linearis* **J.** *S. brasiliiana*
 (com seta apontando bactérias) **K.** *S. kegelianus* **L.** *S. elegans* **N.** *S. curralensis*
O. *S. suberosus*. Escalas: A, C, E, G, H, K, M, N, O: 100 µm B, D, F, I, J, L.: 10 µm

V.1.2. Citotaxonomia e Quimiotaxonomia

Os dados sobre números cromossômicos em *Syngonanthus* estão restritos aos trabalhos de Davidse (1981) e Yseppon & Giulietti (em preparação). Davidse (1981) sugeriu que o número básico do gênero seria $x=8$, com base no estudo de duas espécies: *S. caulescens* ($n=13$) e *S. xeranthemoides* ($n=16$), considerando $n=13$ derivado de $n=16$.

Os dados sobre flavonóides têm fornecido dados importantes na delimitação de *Syngonanthus* e mesmo de seus grupos infragenéricos. Segundo Ricci *et al.* (1996), flavonas são os únicos flavonóides presentes em *Syngonanthus* e *Leiothrix*, ao contrário de *Eriocaulon*, que apresenta apenas flavonóis. Coelho *et al.* (1999) também encontraram flavonas glicosiladas em *Syngonanthus bisulcatus* (*S. sect. Eulepis*). Bonfim (1993), Ricci (1993) e Ricci *et al.* (1996) relataram que, enquanto os derivados de 6-hidroxiluteolina ocorrem em espécies de *S. sect. Syngonanthus* e *S. sect. Carphocephalus*, as espécies de *S. sect. Eulepis* e *S. sect. Thysanoccephalus* apresentam C-glicosídeos de luteolina. Segundo as autoras, os dois grupos formados em *Syngonanthus* são bem caracterizados quimicamente. Outros dados fitoquímicos têm sido disponibilizados para *Syngonanthus*. Salatino *et al.* (1988) determinaram os perfis de alcanos de ceras epicuticulares de capítulos. Nesse estudo, *Syngonanthus* apresentou cadeias carbônicas mais longas em comparação a *Paepalanthus* e *Leiothrix*. Posteriormente, Salatino *et al.* (1990) encontraram baixos valores médios de compostos fenólicos nos capítulos quando comparados a outros gêneros da família, o que, segundo os autores, poderia ser responsável pela cor clara dos capítulos de *Syngonanthus*.

V.1.3. Análise Cladística

A análise cladística para testar o monofiletismo de *Syngonanthus sect. Eulepis* utilizou 36 taxa-terminais (v. item IV.4 em Material e Métodos) e 32 caracteres (Tabela II), os quais foram polarizados em relação a *Leiothrix rupestris*. A lista dos caracteres utilizados, com seus respectivos estados, assim como a matriz de dados, estão apresentados nas Tabelas II e III, respectivamente.

O uso de algoritmos heurísticos ($mh*bb^*$) e exatos (ie^*) de busca no *Hennig86* possibilitou encontrar 600 árvores mais parcimoniosas com comprimento de 69 passos, índice de consistência (ci) 0,47 e índice de retenção (ri) 0,83. A árvore de consenso estrito é apresentada na Fig. 5.

Dentre as cinco seções de *Syngonanthus*, apenas *S. sect. Thysanoccephalus* e *S. sect. Eulepis* foram corroborados por esta análise, apresentando-se como grupos monofiléticos e

formando, os dois grupos, um clado bastante consistente e suportado por várias sinapomorfias. Segundo o estudo filogenético da família realizado por Giuliatti *et al.* (2000a), associando dados morfológicos e anatômicos, *Syngonanthus* mostrou-se ser um grupo monofilético, se não for considerado *S. acephalus* Hensold, apresentando índice de monofiletismo 0,89. Nessa análise, as quatro seções estudadas só foram corroboradas quando usados apenas dados morfológicos. No entanto, quando usados todos os caracteres morfológicos e anatômicos disponíveis, apenas o clado formado por *S. sect. Thysanocephalus* e *S. sect. Eulepis* se mostrou bem sustentado, apresentando índice de monofiletismo 1,0. Fica evidente a necessidade de uma reavaliação das categorias infragênicas de *Syngonanthus*, especialmente em relação a *S. sect. Syngonanthus*, *S. sect. Carphocephalus* e *S. sect. Chalarocalon*. Por outro lado, as relações entre *S. sect. Thysanocephalus* e *S. sect. Eulepis* estão mais claras após os estudos de Giuliatti *et al.* (2000a) e o aqui realizado.

Nas árvores analisadas, assim como também na árvore de consenso estrito (Fig. 5), o clado *Eulepis/Thysanocephalus* (**clado A**) é sustentado por nove sinapomorfias, sendo quatro delas não homoplásticas e as outras cinco, homoplásticas, representadas, respectivamente, pelos caracteres: 5 (escapos com tricomas malpighiáceos); 19 (flores pistiladas com pétalas maiores que as sépalas); 25 (flores pistiladas com pétalas estreitamente espatuladas); 26 (sementes com superfície rugosas); 8 (brácteas involucrais das séries mais externas com ápices obtusos a arredondados); 13 (flores estaminadas com pétalas conadas até no máximo a região central); 15 (ápices dos pistilódios com tricomas papilares); 16 (filetes não adnatos às pétalas) e 24 (flores pistiladas com pétalas hialinas e membranáceas). No entanto, vale destacar que as sinapomorfias representadas pelos caracteres 13, 15 e 16 são sinalizadas como homoplásticas porque ocorrem também no grupo externo, porém são caracteres exclusivos em *Syngonanthus*. Segundo os estudos realizados por Giuliatti *et al.* (2000a), todas sinapomorfias do clado *Eulepis/Thysanocephalus* eram homoplásticas, pelo fato de ocorrerem em outros gêneros da família: folhas com hipoderme evidente e folhas com parênquima aquífero (presentes também em algumas seções de *Paepalanthus* subg. *Paepalanthus*), flores pistiladas com pétalas maiores que as sépalas (presentes também em *Mesanthemum*) e flores estaminadas com sépalas unidas (como em *Tonina*, *Mesanthemum*, *Syngonanthus acephalus* e *Paepalanthus* subg. *Xeractis*).

As espécies pertencentes a *S. sect. Thysanocephalus* e tratadas nesta análise, *S. cipoensis*, *S. vernonoides* e *S. xeranthemoides*, formaram um grupo monofilético (**clado B**) sustentado por uma sinapomorfia não homoplástica: 27 (capítulos ciatiformes). Segundo Giuliatti *et al.* (2000a), essa seção teria como sinapomorfias, todas homoplásticas: caules com meristema de espessamento secundário (presente em *P.* subg. *Paepalanthus* subsect. *Aphorocaulon*),

folhas com câmara subestomática especializada (ocorrendo também em algumas subseções de *P.* subg. *Paepalanthus*) e escapos com endoderme contínua (presentes também em *Lachnocaulon*, *P.* subg. *Paepalanthus* sect. *Paepalanthus* e sect. *Diphyomene*).

Syngonanthus sect. *Eulepis* é historicamente definida com base nas flores pistiladas com pétalas maiores que as sépalas (uma das sinapomorfias do clado *Eulepis/Thysanocephalus*) e nas brácteas involucrais maiores que ultrapassam a altura das flores. Giulietti *et al.* (2000a) apontaram três sinapomorfias, todas homoplásticas devido ao fato de ocorrerem em outros gêneros, porém exclusivos na seção: raízes sem acúmulo de ar no córtex e sem exoderme evidente, além das já comentadas brácteas involucrais ultrapassando a altura das flores. No presente trabalho, o tamanho relativo das brácteas involucrais, representado na análise pelo caráter 9 (estado 1), mostrou-se homoplástico, tendo ocorrido paralelamente em *S. anthemidiflorus* e *S. tenuis* var. *bulbifer* (pertencentes a *S.* sect. *Syngonanthus*), *S. lanceolatus* (até então considerada como parte de *S.* sect. *Eulepis*). O **clado D** é sustentado pelos caracteres homoplásticos 9 (brácteas involucrais ultrapassando em, no mínimo, 1 mm a altura das flores) e 29 (brácteas involucrais em duas cores no mesmo capítulo), sendo que em relação ao caráter 9, inclui espécies que apresentaram reversão para o estado 0 (brácteas não ultrapassam ou ultrapassam em até 0,5 mm a altura das flores). Se fosse mantida a circunscrição tradicional da seção, esta seria um grupo polifilético. Dessa forma, propõe-se neste trabalho a redelimitação de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* com base nas sinapomorfias apresentadas pelo **clado C**. A seção, portanto, é caracterizada por três sinapomorfias, todas não homoplásticas: 3 (folhas com tricomas malpighiáceos); 22 (sépalas das flores pistiladas com prefloração imbricada) e 28 (aumento do comprimento do pedicelo quando em fase de dispersão das sementes). Com base na análise apresentada, foram excluídos dois taxa de *S.* sect. *Eulepis*: *S. lanceolatus* Silveira e *S. elegantulus* var. *glabrifolius* Moldenke, este último sinonimizado neste trabalho em *S. tenuis* var. *bulbifer*. Ambos os taxa excluídos pertencem a *S.* sect. *Syngonanthus*, segundo a classificação seguida neste trabalho (v. item V.3.2, chave para identificação das seções de *Syngonanthus*).

Algumas observações devem ser feitas em relação aos caracteres e árvores obtidas. O estado 1 do caráter 4 (espatas com ápices fendidos e totalmente membranáceos) ocorre em 11 espécies de *S.* sect. *Eulepis* (48% do total de suas espécies), não ocorrendo em qualquer outra seção do gênero. Dez dessas espécies, a exceção é *S. imbricatus*, apresentam brácteas involucrais das séries mais externas pilosas (caráter 10). Dentre essas espécies, Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1996b) observaram que *S. linearis* Ruhland (citada pelas autoras como *S. imbricatus*) apresenta folhas e escapos com câmaras subestomáticas multicompartimentadas e

com parênquima aquífero bastante desenvolvido, além de folhas com estômatos presentes apenas na face abaxial. Essas características são ausentes nas outras duas espécies analisadas de *S. sect. Eulepis*, *S. aurifibratus* Silveira e *S. elegans* (Bong.) Ruhland, e presentes em todas as espécies analisadas de *S. sect. Thysanocephalus*. *Syngonanthus linearis* também foi a única espécie a apresentar crescimento devido ao *meristema de espessamento secundário* (MES), segundo Scatena (1990) e Scatena & Menezes (1995). Apesar dessas semelhanças, Scatena (1990) comentou que *S. linearis* seria mais semelhante às espécies de *S. sect. Eulepis* do que às pertencentes à *S. sect. Thysanocephalus*, dados corroborados por Bonfim (1993) a partir de dados fitoquímicos. Seria interessante fazer um estudo com espécies que apresentam, tal como *S. linearis*, ápices das espatas fendidos e totalmente membranáceos e brácteas involucrais pilosas. Dessa forma, seria possível verificar se essas espécies também apresentam os caracteres anatômicos acima citados, que poderiam talvez sustentar um clado, formando um grupo monofilético dentro de *S. sect. Eulepis*.

Tabela II. Caracteres e codificações de seus diferentes estados utilizados na análise filogenética

1. caule (0) piloso (1) glabro	7. aspecto das brácteas involucrais quando capítulo maduro (0) não ocultas (1) ocultas
2. tricomas capitados nas folhas, espatas ou escapos (0) presentes (1) ausentes	8. ápices das brácteas involucrais da séries mais externa (0) agudos a acuminados (1) obtusos a arredondados
3. tricomas malpighiáceos nas folhas (0) ausentes (1) presentes	9. tamanho relativo das brácteas involucrais (0) não ultrapassam a altura das flores ou ultrapassam em até 0,5 mm (1) ultrapassam a altura das flores em no mínimo 1 mm
4. ápice das espatas (0) truncados ou oblíquos, não membranáceos ou membranáceos apenas nas margens (1) fendidos e totalmente membranáceos	10. brácteas involucrais (0) pilosas (1) glabras
5. tricomas malpighiáceos nos escapos (0) ausentes (1) presentes	11. brácteas florais (0) presentes (1) ausentes
6. número de costelas nos escapos (0) 3 costelas (1) 5 costelas	12. sépalas das flores estaminadas (0) pilosas (1) glabras

13. união das pétalas das flores estaminadas

- (0) conadas em até no máximo a região central
- (1) totalmente conadas

14. aparência das pétalas das flores estaminadas

- (0) totalmente hialinas e membranáceas
- (1) alvas e levemente crassas a crassas em pelo menos uma região

15. ápice dos apêndices e pistilódios

- (0) com tricomas papilares
- (1) capitados

16. filetes

- (0) livres, não adnatos às pétalas
- (1) adnatos, em parte, às pétalas

17. anel piloso entre cálice e corola na flor pistilada

- (0) presente
- (1) ausente

18. pedicelo da flor pistilada

- (0) glabro
- (1) piloso

19. tamanho das pétalas em relação às sépalas nas flores pistiladas

- (0) menores ou de igual tamanho
- (1) maiores

20. aparência das sépalas das flores pistilada

- (0) totalmente membranáceas
- (1) levemente crassas a crassas em pelo menos uma região

21. sépalas das flores pistiladas

- (0) pilosas
- (1) glabras

22. prefloração das sépalas das flores pistiladas

- (0) valvar
- (1) imbricadas

23. pétalas das flores pistiladas

- (0) ciliadas e/ou pilosas
- (1) glabras

24. aparência das pétalas das flores pistiladas

- (0) totalmente hialinas e membranáceas
- (1) alvas e levemente crassas a crassas em pelo menos uma região

25. forma das pétalas das flores pistiladas

- (0) não estreitamente espatuladas
- (1) estreitamente espatuladas

26. ornamentação das sementes

- (0) estriadas
- (1) reticuladas
- (2) rugosas

27. forma do capítulo

- (0) hemisférico, campanulados, radiados
- (1) ciatiiformes

28. aumento do comprimento dos pedicelos das flores pistiladas quando em fase de dispersão das sementes

- (0) não ocorre
- (1) ocorre

29. cores das brácteas involucrais em um mesmo capítulo

- (0) uma só cor
- (1) duas cores

30. pétalas das flores pistiladas

- (0) livres
- (1) conadas na região mediana

31. estiletes e apêndices liberando-se da coluna do gineceu

- (0) em alturas diferentes
- (1) na mesma altura

32. anteras

- (0) basifixas
- (1) dorsifixas

Tabela III. Matriz de dados para análise cladística. Ponto de interrogação (?) indica que o caráter não é conhecido

		1	2	3
	123456789	0123456789	0123456789	012
<i>Leiothrix rupestris</i>	000000000	0000000000	0000000000	000
<i>Syngonanthus gracilis</i>	000000000	1111011000	0101101000	111
<i>Syngonanthus fuscescens</i>	000000000	0101011000	0000001000	111
<i>Syngonanthus anthemidiflorus</i>	000000001	0001011010	0000001001	111
<i>Syngonanthus verticillatus</i>	000001000	0101011100	0000101000	111
<i>Syngonanthus caulescens</i>	010000100	1111111110	1100101000	111
<i>Syngonanthus appressus</i>	000001100	1101111100	0000101000	111
<i>Syngonanthus macrocaulon</i>	000000000	111111110?	0101101000	111
<i>Syngonanthus vernonioides</i>	010010010	1110000101	0100012100	111
<i>Syngonanthus cipoensis</i>	010010010	1110000101	0100012100	111
<i>Syngonanthus xeranthemoides</i>	010010010	1110000111	0100012100	111
<i>Syngonanthus lanceolatus</i>	000000001	0101011100	0000001000	111
<i>S. tenuis</i> var. <i>bulbifer</i>	010000011	1111011100	1100101001	111
<i>Syngonanthus aciphyllus</i>	111010011	1110100101	0110112011	111
<i>Syngonanthus aurifibratus</i>	111010011	1110000101	0111012011	111
<i>Syngonanthus bahiensis</i>	111010010	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus bisulcatus</i>	011010011	1110000101	0110112011	111
<i>Syngonanthus brasiliensis</i>	111110010	0110000101	0111012011	111
<i>Syngonanthus curralensis</i>	011110100	0110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus dealbatus</i>	011010011	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus elegans</i>	111010011	1110000101	0111012011	111
<i>Syngonanthus elegantulus</i>	011010011	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus euschemus</i>	111010011	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus giuliettiae</i>	011110001	0110100101	0110012011	111
<i>Syngonanthus harleyii</i>	111110000	0110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus imbricatus</i>	011110011	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus kegelianus</i>	111010010	1110000101	0110012010	111
<i>Syngonanthus lanosus</i>	011110010	0110100101	0110012011	111
<i>Syngonanthus linearis</i>	011110011	0110100101	0110012011	111
<i>Syngonanthus magnificus</i>	011110011	0110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus mucugensis</i>	011110001	0110100101	1111112011	111
<i>Syngonanthus nitidus</i>	111010011	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus niveus</i>	111010011	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus paepalophyllus</i>	011010011	1110000101	0110012011	111
<i>Syngonanthus retroflexus</i>	011110101	0110100101	0110012011	111
<i>Syngonanthus suberosus</i>	011110011	0110000101	0110012011	111