

Karla Menezes e Vasconcelos

Morfologia e anatomia do sistema subterrâneo
do gênero *Richterago* Kuntze (Gochnatieae –
Asteraceae)

Morphology and anatomy of the underground
system of the genus *Richterago* Kuntze
(Gochnatieae - Asteraceae)

São Paulo

2022

Karla Menezes e Vasconcelos

Morfologia e anatomia do sistema subterrâneo
do gênero *Richterago* Kuntze (Gochnatieae –
Asteraceae)

Morphology and anatomy of the underground
system of the genus *Richterago* Kuntze
(Gochnatieae - Asteraceae)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências Biológicas, na Área de Botânica.

Orientador(a): Gladys Flávia de Albuquerque Melo de Pinna
Colaboradora: Profa. Dra. Nádia Roque

São Paulo

2022

Ficha Catalográfica

Menezes-Vasconcelos, Karla
Morfologia e anatomia do sistema subterrâneo do
gênero *Richterago* Kuntze (Gochnatieae Asteraceae)
/ Karla Menezes-Vasconcelos ; orientadora Gladys
Flávia de Albuquerque Melo de Pinna ;
coorientadora Nádia Roque -- São Paulo, 2022.
109 p.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo. Programa
de Pós-Graduação em Botânica.

1. *Richterago*. 2. Sistema subterrâneo. 3.
Cerrado. 4. Rizóforo. 5. Rizoma. I. de Albuquerque
Melo de Pinna, Gladys Flávia , orient. II. Roque,
Nádia, coorient. III. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof^ª. Dr^ª. Gladys Flavia de Albuquerque Melo de Pinna
Orientadora

Dedicatória

Dedico esta dissertação à minha mãe, Jailde Menezes da Mota, que me apoiou e me incentivou de todas as formas possíveis durante toda a minha graduação e pós-graduação.

Epígrafe

“Nobody said it was easy
No one ever said it would be so hard”

Artista: Coldplay

Compositores: Berryman Guy Rupert / Buckland Jonathan Mark

Letra de The Scientist © Universal Music Publishing Mgb Ltd.

Agradecimentos

Agradeço, primeiramente, à melhor mãe do mundo, Jailde Menezes da Mota, por ter me dado a vida, educação, amor, conselhos e todo o suporte que me permitiu seguir a profissão dos meus sonhos e cursar a graduação e o mestrado. À minha família por todo o amor, carinho, sempre ter me incentivado aos estudos e por todo o apoio na escolha da minha profissão.

À minha maravilhosa orientadora, Prof^ª Dr^ª Gladys Flávia de Albuquerque Melo de Pinna, que me orientou com muita dedicação da iniciação científica ao mestrado, sendo uma ótima professora e amiga desde antes do início da orientação. À Prof^ª Dr^ª Nádia Roque por todo o suporte e auxílio durante o mestrado, por me ajudar na coleta em Diamantina, identificar as espécies utilizadas neste trabalho e pelas conversas maravilhosas sobre a família Asteraceae. Aos colegas da Equipe Melo-de-Pinna, antigos e atuais, em especial ao Bruno E. Chaves Carlos E. V. Raimundo, Thaíla V. A. Santos, Priscila A. Cortez e Leyde N. N. Santos-Silva, pela colaboração mútua e pelas excelentes discussões como equipe nestes 5 anos de equipe. Às técnicas do Laboratório de Anatomia Vegetal, Gisele Rodrigues de Oliveira Costa e Tássia Cristina dos Santos, por todo o auxílio e suporte nas atividades de laboratório, sendo fundamentais para a realização das análises deste trabalho.

Ao Instituto de Biociências pelo suporte financeiro e por fornecer a infraestrutura necessária para a realização das atividades de pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. À FAPESP pelo financiamento da expedição de coleta dos materiais botânicos.

À Thaíla V. A. Santos, que me auxiliou e deu todo o suporte na elaboração e produção da minha iniciação científica, fundamentando as bases do que seria futuramente meu projeto de mestrado. Ao Elton Popp e Edgar Lopes por terem me acompanhado nas expedições de campo, auxiliando na coleta do material botânico. Carlos E. V. Raimundo, que me ajudou a preparar o material e as lâminas de microscopia nos momentos mais críticos da pandemia, fundamental para a conclusão deste trabalho. Bruno E. Chaves, que me ajudou em todas as etapas do mestrado, desde o ingresso até a conclusão, me dando conselhos, me auxiliando nas dificuldades, opinando sobre diversas questões levantadas neste trabalho e sendo um excelente amigo para todas as horas.

À equipe do ICMBio e às equipes de administração do Parque Nacional da Serra da Canastra e do Parque Nacional da Serra do Cipó, que fizeram o possível e o impossível para agilizar a liberação do meu SISBio e licença de coleta muito antes do prazo estipulado. Aos brigadistas do Parque Nacional da Serra da Canastra, por terem sido de enorme ajuda na localização dos pontos de coleta de trilhas e estradas já desativadas no parque.

Ao Vinícius Dokkedal Silva, por ser o melhor companheiro que eu poderia ter, tanto na vida pessoal quanto na acadêmica, por estar ao meu lado, me apoiando e dando conselhos, nos meus melhores e piores momentos, por todo o amor e carinho nestes últimos 5 anos. Aos meus sogros, Clidemar Silva Jr. e Olga Dokkedal, por terem me tratado como filha, dando amor, carinho e suporte mesmo nas horas mais difíceis. À Ozineide L. Mota Leal, por ter cuidado de mim com todo o amor e carinho desde a minha infância e por ter sempre acreditado em mim.

Aos meus amigos, que estiveram comigo em toda esta trajetória, me dando suporte, incentivo, amor, carinho, segurando minha mão e me fazendo rir mesmo nos meus piores dias, em especial ao Mauro Fernando S. Alves, Elton Popp, Vanessa Lima, Gabriel Bhering, Maria Luísa Jabbur, Rodrigo Leria, Marina Marone, Lais Cruz, Matheus Januário, Rodolfo Pereira, Rodolfo Alvarenga, Giulia Nicolucci, Andreia Grieco, Rejane de Miranda, Marília Freitas, Edgar Lopes e Igor Domingos.

Aos médicos Dr. Oswaldo Inácio de Tella Júnior, Dr^a Paula Boturão de Almeida, Dr. Vitor Branco Schott e Dr. Jader Pacheco Rabello pelo diagnóstico precoce, cuidados e tratamento que salvaram a minha visão e permitiram que eu concluísse este trabalho.

Ao meu pai, Almir Soares de Vasconcelos, que sempre me incentivou a seguir a carreira acadêmica, me presenteando com livros sobre os mais diversos assuntos das ciências da natureza.

Índice

I – Introdução	11
II – Objetivos	20
III – Materiais e Métodos	
1. Materiais	21
2. Métodos	22
IV – Resultados	
1. Observações realizadas durante a coleta	26
2. Morfologia da estrutura subterrânea	33
3. Anatomia do sistema caulinar subterrâneo	37
4. Anatomia radicular	39
5. Análise histoquímica	40
V – Discussão	42
VI – Conclusões	53
VII – Resumo	54
VIII – Abstract	55
IX – Referências bibliográficas	56
X – Ilustrações	66
XI – Biografia	109

Introdução

Asteraceae, considerada uma das maiores famílias de angiospermas, possui cerca de 25.000 espécies, 1600-1700 gêneros e é amplamente distribuída pelo mundo, podendo ser encontrada em todos os continentes, exceto na Antártida (Funk *et al.*, 2005; Funk *et al.*, 2009; Roque *et al.* 2017). Caracteriza-se principalmente pela inflorescência em capítulo, com o desenvolvimento do cálice em pápus. A corola pode ser tubular ou liguliforme em todo o capítulo ou liguliforme apenas na margem; anteras fundidas (sinanteria), ovário ínfero e fruto do tipo cipsela (Cronquist, 1955; Funk *et al.*, 2009; Roque *et al.* 2017).

Desde o começo do século XXI, diversos trabalhos foram necessários para estabelecer e delimitar a tribo Gochnatieae, sendo hoje representada pelos gêneros *Anastraphia*, *Cnicothamnus*, *Cyclolepis*, *Gochnatia*, *Moquiniastrum*, *Pentaphorus* e *Richterago* (Roque e Pirani, 2001; Hind, 2007; Sancho e Freire, 2009; Funk *et al.*, 2009; Ventosa e Herrera, 2011; Robinson e Funk, 2012; Sancho *et al.*, 2013; Funk *et al.*, 2014).

Richterago Kuntze é circunscrito com 16 espécies endêmicas do Brasil, sendo o único gênero da tribo com representantes herbáceos (ervas hemicriptófitas ou geófitas) e subarbustivos; capítulos solitários ou em capitulescência corimbiforme, discoides, homógamos ou radiados, heterógamos e pápus unisseriado (Roque e Pirani, 2014).

Ambiente de ocorrência do gênero *Richterago*:

A Cadeia do Espinhaço é um conjunto de serras que se estende por 1.100km, partindo de Minas Gerais até a Bahia, onde recebe o nome de Chapada Diamantina (Derby, 1906; Giuliatti *et al.*, 1987, Benites *et al.*, 2007). Sua vastidão varia entre 50 e 100km e suas elevações alcançam uma altitude média de 1000m, com uma topografia caracterizada como acidentada (Derby, 1906). Em sua porção sul, delimitada pelos rios Cipó e Paraúna, situa-se a Serra do Cipó (Giuliatti *et al.*, 1987).

A Serra do Cipó tem como principal bioma o Cerrado (Giuliatti *et al.*, 1987), entretanto, a fitofisionomia varia conforme a proximidade de cursos d'água (Alves *et al.*, 2010) e características do solo (Benites *et al.*, 2007), podendo haver matas ciliares, campos paludosos, e predominância dos campos rupestres em altitudes superiores a 1000 m (Giuliatti *et al.*, 1987; Romero e Martins, 2002). Sua flora tem sido estudada desde 1972 e foram listadas 3.299 espécies de embriófitas na região, das quais 238 são briófitas, 116 licófitas e samambaias, 2 gimnospermas e 2.949 angiospermas (Pirani *et al.*, 2015).

O campo rupestre, no qual é possível encontrar a maioria das espécies de *Richterago*, é caracterizado por afloramentos rochosos acima de 900m de altitude, um ecossistema presente em toda a Cadeia do Espinhaço e de difícil delimitação em termos de fitofisionomia (Rapini, 2008; Alves *et al.*, 2010). A topografia da região faz com que o sistema de drenagem possua distâncias variáveis que, em

combinação com a profundidade, composição química, porcentagem de matéria orgânica, permeabilidade e presença de rochas matriz do solo, venham produzir comunidades vegetais distintas (Alves *et al.*, 2010). Os afloramentos rochosos deste ecossistema, ainda segundo os mesmos autores, possuem características semiáridas, que são intensificadas em determinadas épocas do ano devido à alta insolação e à baixa quantidade de água no solo, de forma que as plantas que estão estabelecidas neles apresentam um elevado grau de xerofitismo (Ferri, 1963).

Devido à presença de uma estação seca proeminente, o Cerrado é um bioma propenso a incêndios florestais (Eiten, 1972, 1978; Mistry, 1998a). Estes incêndios ocorrem periodicamente e representam um fator importante de manutenção da biodiversidade local, pois dificulta a colonização do ambiente por espécies florestais, além de funcionar como manejo das espécies lenhosas e herbáceas do próprio Cerrado (Mistry, 1998b; Moreira, 2000; Bond, 2005; Simon *et al.*, 2009). Áreas com maior intervalo entre as queimadas possuem maior altura e espessura dos troncos da vegetação arbórea, e maior quantidade de ramos baixos na vegetação arbustiva (Mistry, 1998b; Moreira, 2000). Em contraposição, a ocorrência frequente de queimadas favorece a presença de plantas lenhosas com menos de 50cm de altura, assim como a cobertura de gramíneas (Mistry, 1998a, 1998b; Moreira, 2000).

Diversos fatores influenciam na intensidade do fogo. Como fator abiótico está o momento da estação seca em que o incêndio ocorre, podendo ser mais intenso

e frequente ao final desta, devido à baixa umidade do ar, altas temperaturas e fortes ventos (Mistry, 1998a; Miranda *et al.*, 2009). O comportamento do fogo também é influenciado pelo estado de ressecamento e tipo vegetação que serve de combustível. Áreas de campo limpo e campo sujo, onde predominam espécies herbáceas, queimam mais facilmente do que regiões com mais espécies lenhosas, como campo cerrado, “cerradão” e cerrado *sensu stricto* (Kauffman, 1994). Essa diferença, como demonstrado por Kauffman (1994) em seu trabalho, se dá principalmente pelo fato de que espécies herbáceas, especialmente gramíneas, possuem menos umidade do que espécies lenhosas, o que facilita a ignição.

Estruturas subterrâneas em espécies do Cerrado:

As espécies da região do Cerrado desenvolveram mecanismos distintos de proteção às queimadas, que podem prevenir danos ao corpo vegetativo, em especial às gemas, como produção de cortiça pelo felogênio do caule (Coutinho, 1982; Eiten, 1994; Chiminazzo *et al.*, 2021); presença de folhas velhas e bainhas persistentes que formam uma estrutura chamada túnica (Warming, 1908; Rachid-Edwards, 1956); catafilos; tricomas (Lusa *et al.*, 2015; Chiminazzo *et al.*, 2021) ou que permita a rápida regeneração do corpo vegetativo aéreo a partir de estruturas gemíferas subterrâneas (Rawitscher e Rachid, 1946; Rachid-Edwards, 1956; Rizzini e Heringer, 1961, 1966; Eiten, 1972; Eiten, 1994; Coutinho, 1982; Hayashi e Appezzato-da-Glória, 2005, 2007; Simon *et al.*, 2009; Appezzato-da-

Gloria, 2015; Pausas *et. al*, 2018). No caso de estruturas gemíferas subterrâneas, essas ficam protegidas abaixo do nível do solo, que age como um isolante térmico, uma vez que apresenta menor variação na temperatura durante a ocorrência do fogo (Beadle, 1940; Miranda e Miranda, 1993; Pausas, 2018).

Analisando trabalhos a respeito de sistemas subterrâneo de espécies herbáceas e sub-arbustivas do Cerrado, é possível notar que estes sistemas possuem estruturas subterrâneas bastante diversificadas, em geral espessas, com amplo tecido de armazenamento e gemas subterrâneas (Rawitscher e Rachid, 1946; Rachid-Edwards, 1956; Rizzini e Heringer, 1961, 1966). Rachid-Edwards (1956) nos apresenta a três espécies de gramíneas que rebrotam a partir de rizomas protegidos do fogo: *Aristida pallens* Cav., *Imperata brasiliensis* Trin. e *Paspalum carinatum* Humb. & Bonp. Menezes *et al.* (1969) realizam análises morfoanatômicas em *Pfaffia jubata* Mart. (Amaranthaceae) e constataam a presença de um sistema subterrâneo de origem mista, predominantemente radicular, com regiões tuberosas e não tuberosas na porção radicular e a presença de gemas no caule subterrâneo, e foi um dos primeiros trabalhos a relatarem a organização anatômica dos sistemas subterrâneos realizado no Brasil. Alonso e Machado (2007) analisaram espécies de *Erythroxyllum* P. Browne (Erythroxyllaceae) coletadas no Cerrado e constataam a presença de um sistema subterrâneo caulinar difuso e ramificado em *Erythroxyllum nanum* A.St-Hil., que foi classificado como sóboles e um sistema radicular formado por uma raiz

pivotante que atingia cerca de 6 metros de profundidade e diversas raízes adventícias. Por outro lado, ainda de acordo com os autores, *Erythroxylum campestre* A.St-Hil. apresenta um xilopódio, com desenvolvimento acentuado de tecido parenquimático e abundância de amido.

Outros trabalhos sobre sistema subterrâneo de espécies do Cerrado relatam a ocorrência de xilopódios, como Appezzato-da-Gloria e Estelita (2000), as quais descrevem a presença de xilopódio e uma raiz tuberosa em sua região basal em espécies *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson e *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) (Apocynaceae) e, posteriormente, Lopes-Mattos *et al.* (2013), observam a mesma estrutura em outra espécie do grupo, *Mandevilla atroviolacea* (Stadelm.). Xilopódio também foi descrito em *Pachyrhizus ahipa* (Fabaceae) por Milanez e Moraes-Dallaqua (2003).

Sistemas subterrâneos em Asteraceae:

Em Asteraceae há diversos estudos sobre sistemas subterrâneos em espécies ocorrentes no Cerrado. Menezes e Sajo (1979) registram pela primeira vez a ocorrência de rizóforo no Brasil em duas espécies da família Asteraceae: *Vernonia psilophylla* D.C. (syn. *Lessingianthus psilophyllus* DC. H.Rob.) e *Vernonia linearifolia* Less. (syn. *Lessingianthus linearifolius* Less. H. Rob). De acordo com as autoras, o sistema subterrâneo consiste em uma estrutura caulinar

espassada, com presença de catafilos, gemas caulinares, raízes adventícias e crescimento geotrópico positivo.

Sajo e Menezes (1986a, 1986b) continuam seus estudos a respeito dos sistemas subterrâneos em *Vernonia* (syn. *Lessingianthus*), desta vez com as espécies *V. linearis* (syn. *Lessingianthus linearis*), *V. sessilifolia* e *V. psilophylla*, que também apresentam rizóforos no sistema subterrâneo. As autoras constataam que o rizóforo de *Vernonia* é um órgão de reserva e uma estrutura de propagação vegetativa, que se origina das duas gemas do nó cotiledonar. Uma vez formado, este sistema subterrâneo origina novos rizóforos e na presença de luz e fora do solo, regiões que formariam novos rizóforos originam ramos caulinares aéreos.

Vilhalva e Appezzato-da-Gloria (2006) descrevem em *Vernonia oxylepis* Sch.Bip. ex Baker. a presença de uma raiz tuberosa gemífera, com espessamento resultante da proliferação do periciclo, responsável pela produção de gemas do tipo reparativa, que se formam em resposta a injúrias ou a estresse, sem traços contíguos com o centro da raiz. Posteriormente, Appezzato-da-Gloria *et al.* (2008) citam a presença de xilopódios em *Chromolaena squalida* (DC.) K&R, *Pterocaulon angustifolium* DC., *Lessingianthus bardanoides* (Less.) H.Rob, *Lessingianthus glabratus* (Less.) H.Rob; raiz tuberosa em *Gyptis lanigera* (Hook. e Arn.) R.M.King & H.Rob.; sistema subterrâneo difuso em *Chresta sphaerocephala* DC. e rizóforo em *Orthopappus angustifolius* (Sw.) Gleason, *Smallanthus sonchifolius* Poepp. e Endl. (Machado *et al.*, 2004) e *Chrysolaena*

simplex (Less.) Dematt. (Santos *et al.*, 2016). A presença de xilopódio também foi relatada por Appezzato-da-Gloria e Cury (2011) em duas espécies de *Mikania*, duas de *Vernonia* e em *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC., além de um caule tuberoso subterrâneo em *Trixis nobilis* (Vell.) Katinas.

Especificamente em *Richterago*, Melo-de-Pinna (2000), analisando 11 espécies coletadas em campos rupestres e ambientes de cerrado típico na região da Serra do Cipó, descreve três formas de vida: fanerófita (*R. polyphylla* e *R. amplexifolia*, atualmente sinonimizada *R. discoidea*); hemicriptófita (*R. lanata*, *R. conduplicata*, *R. riparia*, *R. radiata*, *R. arenaria*, *R. polymorpha*, *R. stenophylla* e *R. angustifolia*) e geófita (*R. hatschbachii*). Segundo a autora, foram observados dois sistemas caulinares, sendo um aéreo originado a partir do meristema apical caulinar da plúmula e outro subterrâneo, de onde partem raízes adventícias e que se desenvolve a partir do hipocótilo. Este segundo sistema caulinar é denominado rizóforo pela autora, devido à natureza caulinar, presença de raízes adventícias partindo da estrutura, presença de gemas vegetativas endógenas e catafilos. No entanto, Melo-de-Pinna (2000) destaca a necessidade de estudo mais detalhado do sistema caulinar no grupo, incluindo outras espécies do gênero e diferentes populações, além de análises morfoanatômicas complementares e testes histoquímicos para detecção de substâncias de reserva.

Desta forma, em continuidade aos estudos de Melo-de-Pinna (2000) em *Richterago*, neste estudo propomos uma caracterização morfoanatômica do

sistema subterrâneo do gênero, buscando responder os seguintes questionamentos:

1 – Como se caracteriza a morfologia e a anatomia do sistema subterrâneo das espécies de *Richterago*?

2 – Quão complexa é a natureza do sistema subterrâneo considerando as origens radicular e caulinar?

3 – Existe variação no sistema subterrâneo e na forma de vida de diferentes populações da mesma espécie?

Uma vez respondidas estas questões, os dados obtidos trarão importantes contribuições ao conhecimento do sistema subterrâneo no gênero, contribuindo para futuros estudos sobre a evolução do sistema subterrâneo em *Richterago*, considerando as relações filogenéticas das espécies e seus diferentes ambientes.

Objetivos

Objetivo Geral: compreender a natureza e a plasticidade fenotípica do sistema subterrâneo das espécies de *Richterago*, a partir de uma análise morfoanatômica e histoquímica.

Objetivos específicos:

- Descrever a morfologia e a anatomia do sistema subterrâneo;
- Verificar a plasticidade fenotípica do sistema subterrâneo a partir de observações em diferentes populações;
- Caracterizar a forma de vida das espécies em diferentes populações;
- Descrever a ocorrência de órgãos e tecidos armazenadores de reservas como amido, lipídios e inulina; polissacarídeo comumente observado em espécie de *Richterago*; segundo Melo-de-Pinna e Menezes (2003).

Materiais e Métodos

Material Botânico:

Foram analisadas 15 das 16 espécies de *Richterago*. Uma das espécies descritas no gênero, *R. suffrutescens* (Cabrera) Roque é conhecida apenas pelo espécime-tipo e, até o momento, não foi novamente coletada em campo.

A coleta do material ocorreu durante o segundo semestre de 2019, na Serra da Canastra, no município São Roque de Minas (MG), no município de Diamantina (MG) e na Serra do Cipó, localizada no município de Santana do Riacho (MG). O material testemunho foi depositado no Herbário SPF da Universidade de São Paulo.

As espécies e as características de seus locais de ocorrência estão listadas na Tabela 1. Foram realizadas coletas e observações em três diferentes populações das espécies, exceto no caso de *R. arenaria*, *R. campestris*, *R. caulescens* e *R. petiolata*, em que não foi possível encontrar mais do que uma população.

Análise morfológica do sistema subterrâneo:

A partir de visitas ao campo, foram realizadas escavações para completa remoção da estrutura subterrânea dos indivíduos, além de um material testemunho para inclusão no Herbário SPF. O material foi fotografado em campo e, posteriormente, levado ao laboratório. Todo material foi fixado em FAA 50

(formaldeído, ácido acético e etanol 50° GL; Johansen, 1940) por 48 horas e posteriormente armazenado em etanol 70° GL.

Em laboratório, as amostras foram separadas em regiões de origem caulinar e radicular, seguindo critérios morfológicos, como a presença de nós e entrenós nas de origem caulinar. Todas as amostras foram analisadas quanto à morfologia e regiões foram selecionadas para as análises anatômicas e histoquímicas. O sistema subterrâneo foi descrito tendo como base os conceitos propostos por Appezzato-da-Gloria (2015) e Pausas *et al.* (2018).

A descrição da forma de vida das espécies coletadas foi baseada na proposta de Raunkiaer (1934), o qual caracteriza as plantas em 5 formas de vida distintas, de acordo com a posição em relação ao nível do solo da estrutura permanente da planta. Nesta estrutura permanente há gemas que produzirão novos ramos após a estação desfavorável. As formas de vida descritas pelo autor são:

- 1) Fanerófitas – quando as gemas da estrutura permanente estão expostas em ramos aéreos, visíveis e acima de 30 centímetros do nível do solo;
- 2) Caméfitas – quando as gemas da estrutura permanente estão expostas em ramos aéreos, visíveis e localizadas a até 30 centímetros do nível do solo;
- 3) Hemicriptófitas – quando as gemas da estrutura permanente estão posicionadas rente ao nível do solo, sendo protegidas principalmente pelo solo circundante e partes vegetais murchas ou caídas;

- 4) Criptófitas – quando as gemas se encontram abaixo do nível do solo. As criptófitas podem ser divididas em 3 sub-categorias:
- 4.1) Geófitas – as gemas da estrutura permanente estão abaixo do nível do solo, sendo protegidas pelo próprio solo;
 - 4.2) Helófitas – as gemas da estrutura permanente encontram-se abaixo do nível do solo, em solos encharcados ou no fundo de corpos d’água, porém os ramos e inflorescências se projetam à superfície d’água ou acima dela.
 - 4.3) Hidrófitas - as gemas da estrutura permanente encontram-se abaixo do nível do solo, flutuando na coluna d’água assim como as demais partes vegetais, exceto pela inflorescência que se projeta acima da superfície.
- 5) Terófitas – plantas que completam seu ciclo de vida dentro de um ano, sobrevivendo à estação desfavorável na forma de semente, se desenvolvendo e reproduzindo apenas na estação favorável e morrendo ao final dela.

O material botânico foi ilustrado, em forma de esquema, para melhor compreensão da estrutura subterrânea.

Análise Anatômica do sistema subterrâneo:

As amostras coletadas e fixadas, descritas no item anterior, foram submetidas a duas metodologias para obtenção e observação: a) inclusão em

paraplast com seccionamento em micrótomo rotativo; b) seccionamento à mão livre.

Para a inclusão em paraplast, o material foi desidratado em série com álcool etílico/álcool butil e emblocados em Paraplast (Ruzin, 1999, modificado). Secções transversais e longitudinais (10-18 μm) foram preparadas usando um micrótomo Reichertt-Jung AutoCut 2040, coradas com azul de astra 1% e safranina 1% (Kraus e Arduin, 1997, modificado). Parte do material foi seccionado à mão livre, com o auxílio de uma lâmina de barbear e posteriormente clarificado com água sanitária 50% e lavados com água destilada. Posteriormente, foi imerso em etanol 50% e corado com Safrablau (Kraus e Arduin, 1997, modificado). Após estes procedimentos, o material foi montado permanentemente em lâminas com bálsamo do Canadá ou verniz vitral incolor 500® (Acrilex, São Paulo, Brasil) (Paiva *et al.*, 2006). As lâminas produzidas foram analisadas e as principais estruturas foram registradas com o auxílio do Sistema de Imagem (IM50) conectado a um microscópio DMLB Leica.

Análise Histoquímica:

O material foi seccionado à mão livre utilizando lâmina de barbear e regiões mais duras foram seccionadas com o auxílio de um micrótomo de Ranvier. Foram realizados testes para amido com uso de Lugol (Johansen, 1940), para lipídeos com uso de Sudan IV e Sudan black, seguindo metodologia de Pearse (1985) e para inulina (Purvis *et al.*, 1964).

Resultados

Observações realizadas durante a coleta:

Foram coletados um total de 292 indivíduos de 15 espécies do gênero *Richterago*: *R. angustifolia* (Fig. 1); *R. arenaria* (Fig. 2 A, B); *R. campestres* (Fig. 2 C, D); *R. petiolata* (Fig. 3 A, B); *R. radiata* (Fig. 3 C); *R. polymorpha* (Fig. 3 D, E); *R. caulescens* (Fig. 4 A, B); *R. conduplicata* (Fig. 4 C, D); *R. elegans* (Fig. 5 A, B); *R. lanata* (Fig. 5 C, D, E); *R. discoidea* (Fig. 6); *R. polyphylla* (Fig. 7 A, B); *R. stenophylla* (Fig. 7 C, D); *R. riparia* (Fig. 8 A); *R. hatschbachii* (Fig. 8 B). Os dados da coleta estão compilados na tabela a seguir:

Tabela 1. Informações de coleta das espécies de *Richterago*.

Espécie	Local de coleta	Data das coletas	Qnt. de indivíduo coletado/localidade	Voucher
<i>R. angustifolia</i> (Gardner)	BR 367 – Avenida João	28/09/2019	8	K.M. Vasconcelos
	Antunes de Oliveira;	01/10/2019	5	61, 67, 68
	MG – 010 Juquinha;	02/10/2019	6	
	MG – 010 Afloramento rochoso			

<i>R. arenaria</i> (Baker)	Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri (UFVJM), estrada atrás do apiário	28/09/2019	5	K.M. Vasconcelos 59
<i>R. campestris</i> Roque & J. N. Nakaj.	Parque Nacional da Serra da Canastra, estrada para o sítio João Domingos	04/09/2019	17	K.M. Vasconcelos 52
<i>R. caulescens</i> Roque	MG – 010 Trilha das Vellozias Gigantes;	01/10/2019	12	K.M. Vasconcelos 69
<i>R. conduplicata</i> Roque	MG – 010 Bifurcação Para o Morro do Pilar; MG – 010 Alto do Palácio; MG – 010 Juquinha; MG – 010 Trilha das Vellozias Gigantes; MG – 010 Afloramento rochoso	30/09/2019 01/10/2019 02/10/2019	2; 6 5 12; 4	K.M. Vasconcelos 71
<i>R. discoidea</i> (Less.)	Estrada para São João da Chapada; MG – 010 Afloramento rochoso	28/09/2019 02/10/2019	7 3	K.M. Vasconcelos 58, 70

<i>R. elegans</i> Roque	MG220 Estrada Diamantina – Conselheiro da Mata	27/09/2019	4; 12	K.M. Vasconcelos 55, 57
<i>R. hatschbachii</i> (Zardini) Roque	MG – 010 Alto do Palácio; MG – 010 Juquinha; MG – 010 Trilha das Vellozias Gigantes; MG – 010 Afloramento rochoso	30/09/2019 01/10/2019; 02/10/2019	6 3 9; 7	K.M. Vasconcelos 64
<i>R. lanata</i> Roque	MG – 010 Bifurcação Para o Morro do Pilar; MG – 010 Afloramento rochoso	30/09/2019 02/10/2019	7 5	K.M. Vasconcelos 62
<i>R. petiolate</i> Roque & J. N. Nakaj.	Parque Nacional da Serra da Canastra, próximo à portaria de Sacramento	05/09/2019	11	K.M. Vasconcelos 53
<i>R. polymorpha</i> (Less.)	MG – 010 Juquinha; Parque Nacional da Serra do Cipó – Trilha para o Cânion das Bandeirinhas	01/10/2019 03/10/2019	17 6	K.M. Vasconcelos 66

<i>R. polyphylla</i> (Baker)	MG220 Estrada Diamantina – Conselheiro da Mata	27/09/2019	10; 8	K.M. Vasconcelos 54, 56
<i>R. radiata</i> (Vell.) Roque	BR 367 – Avenida João Antunes de Oliveira; MG – 010 Bifurcação Para o Morro do Pilar; MG – 010 Alto do Palácio; MG – 010 Alto do Palácio	28/09/2019 30/09/2019	44 7; 3	K.M. Vasconcelos 60, 63
<i>R. riparia</i> Roque	Parque Nacional da Serra do Cipó – Cachoeira da Farofa; Parque Nacional da Serra do Cipó – Riacho Mãe d'Água	03/10/2019 05/10/2019	21 7	K.M. Vasconcelos 72
<i>R. stenophylla</i> (Cabrera)	MG – 010 Juquinha; MG – 010 Trilha das Vellozias Gigantes; MG – 010 Afloramento rochoso	01/10/2019	7; 4; 3	K.M. Vasconcelos 65

Em relação à forma de vida, foi observada variação entre as espécies de *Richterago*, sendo identificadas duas formas de vidas: Hemicriptófita (*R.*

*angustifolia**, *R. discoidea* e *R. riparia*) e Geófito (*R. angustifolia*, *R. arenaria*, *R. campestris*, *R. caulescens*, *R. conduplicata*, *R. discoidea**, *R. elegans*, *R. hatschbachii*, *R. lanata*, *R. petiolata*, *R. polymorpha*, *R. polyphylla*, *R. radiata* e *R. stenophylla*), dados que estão compilados na Tabela 2.

Quanto à variação no tipo de ambiente de ocorrência das espécies, algumas espécies parecem ser generalistas, ocorrendo em solos secos e arenosos a brejosos com matéria orgânica, como *R. angustifolia* e *R. radiata*. No entanto, a maioria das espécies (*R. angustifolia**, *R. arenaria*, *R. campestris*, *R. caulescens*, *R. conduplicata*, *R. discoidea*, *R. discoidea**, *R. hatschbachii*, *R. lanata*, *R. petiolata*, *R. polymorpha*, *R. polyphylla* e *R. stenophylla*) é encontrada em campos arenosos a areno-pedregosos, geralmente próximos a afloramentos rochosos ou crescendo diretamente sobre os afloramentos rochosos (como é o caso de *R. angustifolia**, *R. discoidea* e *R. petiolata*). Dentre as espécies analisadas, apenas *R. riparia* ocorre sobre pedras, em bordas de cachoeira ou bordas de córrego, sempre expostas ao borrifio d'água e com umidade abundante.

Durante a coleta foram observadas variações de fenótipo para duas espécies: *R. discoidea* e *R. angustifolia*. O fenótipo variante de *R. discoidea* apresentou diferenças na filotaxia, no hábito e na forma de vida, que é alterna espiralada, herbácea e hemicriptófito, enquanto no fenótipo comum é alterna dística, subarbusto e geófito. Em *R. angustifolia*, o fenótipo variante apresenta

tamanho reduzido em todos os órgãos e sua forma de vida hemicriptófitas, diferindo da condição do fenótipo comum que é geófitas

Tabela 2. Tipos de ambientes de ocorrência e formas de vida, segundo Raunkiaer (1934), das espécies de *Richtera* estudadas. * Informações relacionadas às variações de fenótipo encontradas nas diferentes populações.

¹ População analisada cujos indivíduos cresciam sobre rocha, não sendo possível classificá-la como o morfotipo variante que é geófitas.

Espécie	Ambiente	Forma de vida
<i>R. angustifolia</i>	Brejo; Campo areno-pedregoso com gramíneas; Campo rupestre arenoso*	Geófitas; Hemicriptófitas*
<i>R. arenaria</i>	Campo arenoso próximo à afloramento rochoso	Geófitas
<i>R. campestris</i>	Campo arenoso com gramíneas	Geófitas
<i>R. caulescens</i>	Campo areno-pedregoso com gramíneas	Geófitas
<i>R. conduplicata</i>	Campo arenoso com gramíneas; Campo areno-pedregoso com gramíneas; Campo arenoso próximo à afloramento rochoso	Geófitas
<i>R. discoidea</i>	Campo arenoso próximo à afloramentos rochosos*; Afloramento rochoso ¹	Geófitas* Hemicriptófitas ¹

<i>R. elegans</i>	Campo arenoso raso sobre pedra; Campo arenoso próximo à afloramento rochoso	Geófita
<i>R. hatschbachii</i>	Campo arenoso com gramíneas; Campo areno-pedregoso, Campo arenoso próximo à afloramento rochoso;	Geófita
<i>R. lanata</i>	Campo areno-pedregoso com gramíneas; Campo areno-pedregoso próximo à afloramento rochoso;	Geófita
<i>R. petiolata</i>	Afloramento rochoso	Geófita
<i>R. polymorpha</i>	Campo areno-pedregoso com gramíneas; Campo arenoso com gramíneas	Geófita
<i>R. polyphylla</i>	Campo arenoso raso, sobre pedra	Geófita
<i>R. radiata</i>	Brejo; Campo arenoso com gramíneas	Geófita
<i>R. riparia</i>	Beira de cachoeira, sobre pedras; Beira de córrego, sobre pedras	Hemicriptófita
<i>R. stenophylla</i>	Campo areno-pedregoso com gramíneas; Campo arenoso com gramíneas; Campo arenoso próximo à afloramento rochoso	Geófita

Morfologia da estrutura subterrânea:

Sistema caulinar: As espécies de *Richterago* analisadas possuem um sistema subterrâneo de origem caulinar, evidenciado pela presença de nós e entrenós, do qual partem raízes adventícias (Figs. 9-20). O sistema subterrâneo caulinar no gênero está organizado em 3 padrões (Tabela 3): 1) caule com crescimento geotrópico positivo, sendo o sistema subterrâneo composto por um único eixo vertical (13 spp., Figs. 9-11); 2) caule com crescimento geotrópico positivo e ramificação formando uma estrutura caulinar plagiotrópica portadora de gemas, sendo o sistema subterrâneo composto por um eixo vertical e um horizontal (8 spp., Figs. 12-18); e 3) caule com crescimento plagiotrópico que se ramifica produzindo diferentes ramos aéreos, sendo o sistema subterrâneo composto por um único eixo horizontal (2 spp., Figs. 19-20). O primeiro e o segundo padrão descritos podem ocorrer na mesma espécie, como por exemplo em *R. radiata*.

O sistema subterrâneo em *Richterago* tem o potencial de gerar novas partes aéreas independente da presença ou não do crescimento plagiotrópico. Nas espécies em que não há esse crescimento, a região responsável pela produção de novas gemas é o eixo vertical caulinar subterrâneo. Isto é bastante evidente em *R. campestris* (Fig. 10 C, D), onde há uma única estrutura subterrânea caulinar vertical que produz gemas e, conseqüentemente, novos ramos aéreos. No caso das espécies que produzem uma ramificação plagiotrópica, esta estrutura é a principal

responsável pela produção de novas gemas, as quais geram a maioria dos novos ramos aéreos. Em *R. hatschbachii* (Fig. 14 G, F) é possível visualizar a presença de catafilos na região nodal do caule plagiotrópico (Fig. 14 G). Nas duas espécies que apresentam o padrão 3, o sistema subterrâneo se alonga e, em certos pontos, produz gemas que originam ramos aéreos (Fig. 20 E).

Tabela 3. Padrões de organização do sistema subterrâneo caulinar registrados nas espécies estudadas.

Espécie	Padrões		
	Eixo vertical	Eixo vertical e eixo horizontal	Eixo horizontal
<i>R. angustifolia</i>	X		
<i>R. arenaria</i>	X		
<i>R. campestris</i>	X		
<i>R. caulescens</i>			X
<i>R. conduplicata</i>	X	X	
<i>R. discoidea</i>	X	X	
<i>R. elegans</i>	X	X	
<i>R. hatschbachii</i>	X	X	
<i>R. lanata</i>	X	X	
<i>R. petiolata</i>	X	X	

<i>R. polymorpha</i>	X		
<i>R. polyphylla</i>	X	X	
<i>R. radiata</i>	X	X	
<i>R. riparia</i>	X		
<i>R. stenophylla</i>			X

Nos casos em que há um eixo horizontal (padrões 2 e 3), este eixo produz gemas que podem originar outras partes aéreas com distância variável do corpo principal. Algumas espécies (*R. hatschbachii*, *R. lanata*, *R. radiata* e *R. stenophylla*) possuem indivíduos ramificados cuja distância, entre o corpo principal e as partes aéreas originadas de ramificações do sistema subterrâneo, pode chegar a cerca de 20cm entre as diferentes partes aéreas e o corpo principal de *R. stenophylla* e quase um metro em *R. lanata*. Não foi possível obter o sistema subterrâneo completo de *R. lanata* devido ao tipo de solo que, por ser composto por areia misturado a pedras e cascalho, impediu a escavação com os equipamentos disponíveis, sendo recuperados apenas fragmentos deste sistema. Foi detectada a presença de indumento no em toda a extensão do caule subterrâneo de todas as espécies estudadas.

Sistema radicular: Não foi observada a presença de raiz primária nos indivíduos analisados. As raízes adventícias no gênero *Richterago* são intumescidas e estão,

frequentemente, distribuídas aos pares. A única exceção é *R. riparia*, espécie em que as raízes apresentam um padrão difuso de ramificação e são delgadas. As raízes adventícias estão localizadas, em geral, próximo ao caule aéreo. Nas espécies que apresentaram um eixo caulinar horizontal (sistemas subterrâneos do tipo 2 ou 3), as raízes adventícias estão próximas a cada uma das partes aéreas.

Varição morfológica intraespecífica: Foi detectada variação entre indivíduos de populações coletadas em Diamantina e na Serra do Cipó, em Minas Gerais. Em *R. radiata* os indivíduos coletados na Serra do Cipó possuem entrenós mais curtos, ramificam mais e apresentam mais raízes adventícias de sustentação quando comparados com os indivíduos coletados em Diamantina. Os indivíduos coletados em Diamantina estavam em um campo paludoso próximo a um riacho, enquanto os coletados na Serra do Cipó estavam em solo arenoso, longe de cursos d'água aparentes.

Anatomia do sistema caulinar subterrâneo:

Revestimento: O gênero *Richterago* apresenta uma densa camada de tricomas tectores revestindo toda a estrutura caulinar subterrânea (Fig. 21 A, C e D). As espécies *R. stenophylla* (Fig. 21A) e *R. riparia* (Fig. 21B) apresentaram catáfilos. Estômatos elevados foram detectados em *R. stenophylla* (Fig 21C) e *R.*

angustifolia (Fig. 21D). As espécies analisadas, no geral, possuem súber com 4 a 5 camadas de células (Fig. 22B), podendo chegar a 10-15 células em regiões pontuais onde o súber encontra-se mais espesso (Fig. 22C). As exceções encontradas foram *R. campestris*, *R. stenophylla* e na ramificação caulinar de *R. hatschbachii* (Fig. 22D), que não apresentaram uma periderme desenvolvida, sendo seu revestimento composto por uma epiderme unisseriada. Foram encontradas lenticelas no revestimento de *R. hatschbachii* (Fig. 22 E e F).

Fundamental ou preenchimento: As células do córtex, em plano transversal, apresentam formato arredondado e variação no tamanho (Figs. 23 e 24). Traços foliares foram observados nas espécies *R. angustifolia* (Fig. 23 B e C), *R. hatschbachii* (Fig. 23D) e *R. stenophylla* (Fig. 23E). Esclereídes ocorrem no córtex de *R. angustifolia*, *R. angustifolia**, *R. discoidea* e *R. stenophylla* (Fig. 23F e 24A). Os espaços intercelulares no córtex na maior parte das espécies de *Richterago* são abundantes (Fig. 24 A e B), embora não sejam tão evidentes, em secção transversal, nas espécies *R. discoidea*, *R. lanata* (Fig. 24C) e *R. riparia*. Cristais em formato de drusa foram identificados nas células do córtex em *R. riparia* (Fig. 24D). A endoderme é evidente como camada mais interna do córtex, apresentando estria de Caspary como pode ser observada em *R. riparia* (Fig. 24E). Duas espécies (*R. conduplicata* e *R. discoidea*) apresentaram regiões suberizadas no córtex (Figs. 25A e 26A), associadas a um meristema de

cicatrização (Figs. 25 B e C e 26 B e C). Em *R. conduplicata* (Fig. 25), nessa região suberizada, foram encontrados bolsões contendo hifas (Fig. 25 D e E) e grãos que podem ser esporos (Fig. 25F).

Vascular: No periciclo, é possível visualizar cordões de fibras localizadas externamente aos pólos de protofloema (Fig. 27) em *R. angustifolia**, *R. conduplicata*, *R. discoidea*, *R. discoidea**, *R. hatschbachii*, *R. lanata*, e *R. stenophylla*. Em algumas espécies, o floema primário encontra-se parcialmente colapsado (Fig. 28A). Foi observada a diferenciação endarca do xilema primário (Fig 28 B, C e D) e presença de medula no centro do cilindro vascular (Figs. 28 a 30). Foi observado algum grau de lignificação das células da medula em 4 espécies: em *R. hatschbachii* a lignificação está restrita às células mais externas da medula (Fig. 28B); em *R. discoidea** (Fig. 29 A, B e C) e *R. lanata* (Fig. 29 D e E) a lignificação encontra-se em cerca de metade das células da medula; e por fim, em *R. discoidea* a medula inteira é lignificada (Fig. 30). Em *R. hatschbachii* (Fig. 31A) e *R. riparia* (Fig. 31 B, C e D) é possível observar cristais em formato de drusas na medula.

Anatomia radicular:

Revestimento: O revestimento das raízes adventícias em *Richterago* pode ser composto tanto por epiderme unisseriada, como ocorre em *R. angustifolia**, *R.*

campestris, *R. conduplicata* e *R. stenophylla* (Figs. 32 e 33), quanto por uma periderme contendo de 2 a 3 camadas de células, podendo chegar a 6 células de espessura em regiões pontualmente mais espessas, presente em *R. hatschbachii* e *R. discoidea* (Fig. 34). Foi observada a presença de lenticelas em *R. stenophylla* (Fig. 33C) e *R. angustifolia** (Fig. 33D).

Fundamental ou preenchimento: O parênquima cortical em secção transversal apresenta células de tamanho variado, de formato arredondado em algumas espécies (*R. campestris*, *R. conduplicata* e *R. stenophylla*) ou apresentados diferentes contornos, como em *R. angustifolia*, *R. angustifolia** e *R. hatschbachii* (Fig. 35). Espaços intercelulares são abundantes em *R. angustifolia*, *R. campestris*, *R. conduplicata*, *R. hatschbachii*, e *R. stenophylla*, podendo variar no tamanho. A presença de esclereídes foi detectada em *R. campestris* (Fig. 35 A e B), *R. conduplicata* (Fig. 35C) e *R. stenophylla* (Fig. 35D).

Vascular: É possível notar a diferenciação exarca do xilema primário em todas as espécies analisadas (Figs. 36 e 37). As espécies *R. conduplicata* (Fig. 37 A e B), *R. angustifolia* e *R. angustifolia** (Fig. 37C) apresentaram grande quantidade de fibras na região central do cilindro vascular, enquanto em *R. stenophylla* (Fig. 37D) as fibras ocupam a maior parte do tecido, porém de maneira dispersa.

Análise Histoquímica:

Caule: A partir dos testes realizados, não foi possível detectar a presença de amido (Fig. 38 A e B). No entanto, embora pouco expressivo, foi detectada a ocorrência de inulina (Fig. 38C) nos tecidos do sistema fundamental. Quanto ao teste para lipídeos, foi possível detectar uma expressiva quantidade de células contendo substâncias lipídicas em *R. stenophylla* (Fig. 39A), especificamente na região do córtex e da medula. Em *R. campestris* uma faixa contínua de células contendo substâncias lipídicas ocorre na região mediana do córtex. No caso do indivíduo de *R. campestris* que estava em floração no momento da coleta, esta faixa de células tem cerca de 2 a 3 células de espessura (Fig. 39B). Também havia abundância de lipídeos nas células da medula e nas células parenquimáticas radiais do xilema (Fig. 39C). Já no indivíduo coletado após a frutificação, a faixa de células contendo substâncias lipídicas possui apenas uma célula e poucas células dos raios do xilema e da medula contêm lipídeos, quando comparado com o indivíduo em floração (Fig. 39D).

Raiz: Não foi detectada a presença de amido nas raízes das espécies analisadas (Fig. 40A). A presença de inulina foi detectada em toda a região cortical em *R. stenophylla* (Fig. 40 B e C) e no indivíduo em floração de *R. campestris* (Fig. 40

D e E). O indivíduo de *R. campestris* coletado após frutificação também apresentou inulina, porém concentrada em regiões pontuais no córtex (Fig. 41 A e B). *Richterago stenophylla* apresentou lipídeos nas células do córtex, porém em quantidade inferior à encontrada no tecido caulinar (Fig. 41 C e D). O indivíduo em floração de *R. campestris* apresentou maior quantidade de células contendo substâncias lipídicas na região cortical (Fig. 42 A e B), quando comparada com o indivíduo coletado após frutificação (Fig. 42 C e D).

Discussão

A partir da classificação proposta por Pausas *et al.* (2018), definimos os sistemas subterrâneos em *Richterago* como rizóforo, para aqueles que possuem o eixo caulinar vertical (padrões 1 e 2), e rizoma, para os que possuem apenas o eixo caulinar plagiotrópico (padrão 3). A sobreposição dos padrões 1 e 2 em várias espécies indicam que a ramificação lateral que dá origem ao caule plagiotrópico pode ocorrer em espécies que, a princípio, só apresentaram o padrão 1, podendo não ter sido observado devido ao número insuficiente de espécimes analisados ou porque essa ramificação precisa de gatilhos ambientais e temporais para ocorrer.

O rizóforo, segundo Pausas *et al.* (2018), é um sistema bipolar de ramificação caulinar, cujo caule subterrâneo é a estrutura de onde partem as raízes adventícias e gemas que originam os ramos aéreos, podendo estar ou não ligado a estruturas intumescidas. O rizóforo pode se desenvolver a partir de gemas axilares dos cotilédones, gemas subterrâneas do eixo caulinar, ou de um hipocótilo intumescido (Rocha e Menezes, 1997; Hayashi e Appezzato-da-Glória, 2005; Menezes, 2006; Appezzato-da-Glória, 2015), não apresentando raiz primária (Pausas *et al.*, 2018, Appezzato-da-Glória, 2015). Sajo e Menezes (1979, 1986a, 1986b) descreveram a ocorrência de rizóforo em Asteraceae nas espécies que então estavam incluídas no gênero *Vernonia*. A estrutura subterrânea em questão é espessada, de origem caulinar, e apresenta crescimento geotrópico

positivo, presença de catáfilos, gemas caulinares e raízes adventícias. No caso do rizóforo encontrado no presente trabalho, além das mesmas características encontradas nos rizóforos de *Vernonia*, o eixo subterrâneo é curto e as raízes adventícias que partem dele são tuberosas, com abundantes reservas de lipídios, sendo um órgão importante de armazenamento de reservas energéticas. Tais dados corroboram parcialmente o trabalho de Melo-de-Pinna (2000), que descreveu o desenvolvimento de *R. arenaria* a partir de sementes, no qual a radícula emerge, mas seu desenvolvimento é precocemente interrompido, e toda a estrutura subterrânea é formada pelo hipocótilo, de onde partem as raízes adventícias. A autora descreveu como rizóforo a estrutura subterrânea caular e atribuiu esta característica às 11 espécies estudadas (*R. angustifolia*, *R. amplexifolia*, *R. arenaria*, *R. conduplicata*, *R. hatschbachii*, *R. lanata*, *R. polymorpha*, *R. polyphylla*, *R. radiata*, *R. riparia* e *R. stenophylla*). Entretanto, como averiguado no presente trabalho, *R. caulescens* e *R. stenophylla* apresentam o rizoma como estrutura subterrânea. Melo-de-Pinna (loc. cit.) ainda comentou a importância do rizóforo na propagação vegetativa das espécies, devido à presença de gemas na estrutura subterrânea e, como descrito nos resultados do atual estudo, do rizóforo podem partir ramos caulinares plagiotrópicos que produzem novas partes aéreas com seu próprio conjunto de raízes adventícias. Não é possível saber, no momento, se estas partes aéreas são capazes de se separar da planta mãe e originar uma população clonal.

Já o rizoma não lenhoso (*sensu stricto*) é definido por Pausas *et al.* (2018), seguindo as descrições anteriores de Holm (1929), como uma estrutura caulinar originada a partir da plúmula, com sistema unipolar de ramificação, que consiste num eixo, de consistência carnosa ou seca, com gemas protegidas por catáfilos que geram ramos e folhas aéreas e raízes adventícias. Entretanto, existe uma outra estrutura na literatura cujas características podem ser compatíveis com as encontradas neste sistema subterrâneo: o estolão.

O estolão (ou estolho) é um eixo caulinar lateral, longo e paralelo à superfície, podendo emitir raízes adventícias e novas partes aéreas que podem gerar uma nova planta ao desligar-se (Gonçalves e Lorenzi, 2011), mas não possui uma definição clara na literatura. Alguns autores consideram que o estolão pode estar tanto acima quanto abaixo da superfície (Raunkiaer, 1934; Font Quer, 1979; Gonçalves e Lorenzi, 2011), enquanto Ferri (1981) define a estrutura como um caule que rasteja apenas à superfície do solo. A descrição de ambas as estruturas apresentada por Font Quer (1979) não permite uma diferenciação morfológica e anatômica clara entre elas. A principal diferença nas descrições é que o estolão é tratado como uma estrutura que pode gerar uma população clonal e o rizoma é caracterizado como uma estrutura subterrânea de resistência, que torna a planta capaz de sobreviver a adversidades e eventos perturbadores. Gonçalves e Lorenzi (2011) descreveram o estolão como um sinônimo de sóbole, mas tanto nos trabalhos de Appezzato-da-Glória (2015) e Pausas *et al.* (2018), o estolão sequer

é citado como uma estrutura subterrânea. Quanto à origem destas estruturas, o estolão é tratado como uma ramificação lateral do caule principal da planta (Font Quer, 1979; Ferri, 1981), e o rizoma se origina a partir da plúmula do embrião (Holm, 1929; Appezzato-da-Glória, 2015; Pausas *et al.*, 2018). Considerando a divergência e ambiguidade existente na literatura a respeito da definição das duas estruturas e da impossibilidade de realizar um experimento de germinação e desenvolvimento para compreender a origem da estrutura subterrânea em *R. caulescens* e *R. stenophylla*, aqui iremos seguir a descrição morfológica apresentada por Appezzato-da-Glória (2015) e Pausas *et al.* (2018), e definiremos a estrutura em questão como rizoma.

O sistema radicular encontrado nos dois tipos de estrutura subterrânea é composto exclusivamente por raízes adventícias, que podem ser tuberosas ou não tuberosas (*R. riparia*), não havendo raiz primária em nenhum espécime analisado. No caso das espécies que possuem raízes tuberosas, estas constituem um dos principais órgãos de reserva, como observado na análise histoquímica, pela abundância de lipídeos armazenados nas células parenquimáticas do córtex e dos raios do xilema.

No gênero *Richterago*, o parênquima cortical é um tecido com abundante reserva de lipídeos, tanto no caule quanto na raiz. Em *R. campestris*, os raios do xilema caulinar também apresentaram células contendo substâncias lipídicas, que são menos consumidas durante a reprodução do que as reservas contidas nas

raízes tuberosas. Além dos abundantes lipídeos, as espécies analisadas possuem reservas esparsas de inulina no caule e na raiz, concentradas na região cortical, como já havia sido reportado anteriormente por Melo-de-Pinna e Menezes (2003).

A ocorrência de estruturas de resistência em ambientes propensos ao fogo e à seca é amplamente discutida na literatura, categoria da qual o rizóforo e o rizoma fazem parte, pois permitem a sobrevivência dos indivíduos após uma estação desfavorável ou um evento perturbador como o fogo, muito comum no Cerrado (Rachid-Edwards, 1956; Rizzini e Heringer, 1966; Eiten, 1994; Appezzato-da-Gloria, 2015). A abundância de gemas e a ocasional associação com órgãos intumescidos neste tipo de estrutura favorece um rápido rebrotamento após a o evento perturbador, característica que pode ser vantajosa neste tipo de ambiente, especialmente para espécies herbáceas e subarborescentes (Rachid-Edwards, 1956; Rizzini e Heringer, 1961, 1966; Menezes *et al.*, 1979; Coutinho, 1982; Sajo e Menezes, 1986a, 1986b; Appezzato-da-Glória e Estelita, 2000; Hayashi e Appezzato-da-Glória, 2005, 2007; Alonso e Machado, 2007; Appezzato-da-Glória *et al.*, 2008; Appezzato-da-Glória e Cury, 2011; Appezzato-da-Glória, 2015; Pausas *et al.*, 2018, Melo-de-Pinna *et al.*, 2022) e, portanto, não possuem um súber espesso protegendo as gemas aéreas do fogo (Coutinho, 1982; Eiten, 1994; Chiminazzo, 2021).

As gemas localizadas abaixo do nível do solo estão protegidas das altas temperaturas pois o solo age como um isolante térmico e sua temperatura varia

poucos graus mesmo em pequenas profundidades, de até seis centímetros (Coutinho, 1978a; Miranda e Miranda, 1993). Mesmo na superfície do solo, segundo Coutinho (1976, 1978b), a temperatura registrada durante a ocorrência do fogo foi de 74°C, muito inferior às registradas acima do solo no trabalho de Miranda e Miranda (1993), que variaram de 85°C a 850°C, a depender da altura da chama (1cm, 60cm e 160cm) e do tipo de vegetação que serviu de combustível.

A estratégia de proteger as gemas responsáveis pelo rebrotamento já havia sido observada por Raunkiaer (1934), que elaborou um sistema de classificação das plantas com base na posição da estrutura persistente após a estação desfavorável, portadora das gemas sobreviventes, e dentre as 4 formas de vida descritas no sistema, as mais eficientes na proteção das gemas são, respectivamente, criptófita e hemicriptófita, ambas observadas em *Richterago*. Nestes casos, a estrutura persistente pode estar posicionada rente ao solo, protegida pelas folhas murchas e pelo próprio solo circundante (hemicriptófitas), ou abaixo da linha do solo (criptófitas, especificamente no caso de *Richterago*, geófitas), situação em que o substrato é o principal responsável pela proteção das gemas.

Dentre as formas de vida com maior proteção das gemas, é comum que as plantas hemicriptófitas cresçam horizontalmente, podendo gerar uma população clonal por reprodução vegetativa, não atingindo grandes alturas devido a perda sazonal dos ramos aéreos, e em alguns espécimes a raiz primária morre durante o

desenvolvimento e o indivíduo se fixa no solo por raízes adventícias (Raunkiaer, 1934). O autor acrescenta que plantas em roseta podem ter uma proteção extra nas gemas apicais devido a partes inferiores de folhas já caídas, que formam uma camada protetora ao redor da gema. Observando gramíneas, Rachid-Edwards (1956) descreveu alguns casos em que os indivíduos apresentam folhas rígidas e bainhas resistentes, que podem persistir mesmo após a ocorrência do fogo e formar uma camada de material morto ao redor das folhas jovens, estrutura chamada pela autora de “túnica”, baseada na nomenclatura “gramíneas tunicadas”, proposta por Edward Heckel, professor que realizou parte do estudo sistemático das espécies na expedição à Lagoa Santa realizada por Warming (Warming, 1908 e Rachid-Edwards, 1956). Segundo Warming (1908), que também observou restos de bainha ao redor de folhas vivas em gramíneas, esta camada de material morto poderia proteger as partes vivas contra a perda de umidade, porém outros autores (Rachid-Edwards, 1956; Ratter *et al.*, 1997) atribuem a esta estrutura uma função de proteção contra o fogo. A presença de restos de folhas já caídas envolvendo estruturas vivas foi observada em *Richterago angustifolia**, *R. arenaria*, *R. conduplicata*, *R. discoidea*, *R. hatschbachii*, *R. lanata*, *R. polymorpha*, *R. radiata*, *R. riparia* e *R. stenophylla* sendo que, ao contrário do que Raunkier (1934) propôs, que esta seria uma característica de plantas hemicriptófitas, a maior parte espécies citadas são geófitas, com exceção de *R. angustifolia**, *R. discoidea* e *R. riparia*. Não é

possível, entretanto, definir se esta estrutura confere proteção contra a perda de umidade ou ao fogo sem a realização de um estudo específico para testar cada uma das hipóteses, de forma que esta questão permanece em aberto.

As criptófitas abrangem tanto plantas terrestres que apresentam a estrutura persistente portadora de gemas abaixo do nível do solo (geófitas), quanto plantas semi-aquáticas (helófitas) e aquáticas (hidrófitas), sendo as geófitas especialmente bem adaptadas à sobrevivência durante longos períodos de seca, com especial destaque nos textos para a capacidade de formar estruturas de armazenamento que acumulam nutrientes na estação favorável (Raunkiaer, 1934). É notável que várias características atribuídas por Raunkiaer às plantas hemicriptófitas podem ser encontradas nas geófitas, assim como também ocorre o inverso, pois as estruturas subterrâneas citadas em seus textos não necessariamente são exclusivas de uma ou outra forma de vida.

Dentre as espécies descritas como hemicriptófitas no atual trabalho, é necessário fazer algumas ressalvas quanto à *R. angustifolia** e *R. discoidea*. Todos os indivíduos de *R. angustifolia** encontrados estavam crescendo diretamente sobre pedras ou em solo arenoso muito raso, com cerca de meio a um centímetro de profundidade, o que condiz com a forma de vida hemicriptófito. Devido ao fato de não haver outro registro conhecido deste morfotipo, não é possível saber se todos os indivíduos apresentam a mesma forma de vida ou se, no caso de se estabelecerem em solo mais profundo, seria possível que a forma

de vida observada fosse geófito. Considerando os dados obtidos na coleta realizada, o morfotipo variante será considerado hemicriptófito, embora seja necessário novas observações para confirmar ou refutar a atual descrição. Quanto à *R. discoidea*, o morfotipo típico só foi encontrado em uma única localidade, crescendo diretamente sobre pedra e devido a isto, classificado como hemicriptófito. Entretanto, a Dr^a Nádia Roque (comunicação pessoal) informou que já coletou diversos indivíduos do morfotipo típico crescendo diretamente no solo e todos eles apresentaram a forma de vida geófito.

As formas de vida e estruturas subterrâneas fazem parte de um conjunto de características morfológicas e anatômicas que são consideradas por muitos dos autores citados anteriormente como adaptações à vida no ambiente do Cerrado. Entre as características anatômicas encontradas em *Richterago*, a presença de tricomas pode fazer parte deste conjunto de características que será denominada aqui como “síndrome adaptativa”. Em diversos trabalhos é relatado que a presença de tricomas pode ajudar a reter umidade (Werker, 2000; Lusa *et al.*, 2015), inibir a herbivoria (Woodman e Fernandes, 1991), ou funcionar como uma barreira mecânica à radiação solar e às altas temperaturas (Werker, 2000; Chiminazzo *et al.*, 2021). Entretanto, não é possível saber ao certo qual é a função dos tricomas encontrados nos caules subterrâneos de *Richterago*, pois a proteção à radiação solar e altas temperaturas não parece plausível considerando que o solo pode já estar cumprindo esta função. Quanto à retenção de umidade, nos trabalhos

citados esta função é possível quando se trata de tricomas glandulares, não de tricomas tectores, tipo encontrado no presente trabalho. Estudos mais aprofundados neste aspecto são necessários para elucidar esta questão.

Não é possível saber em que tecido o meristema de cicatrização encontrado em *R. conduplicata* se originou, pois este tecido se estende desde a periderme até o câmbio. A injúria parece ter ocorrido antes da proliferação de hifas no órgão, pois estas, assim como os bolsões de esporos, estão restritas ao tecido de revestimento. Meristemas de cicatrização já foram reportados anteriormente no gênero *Richterago* por Melo-de-Pinna *et al.* (2002), em que o tecido se formou ao redor da região da folha de *R. riparia*, atacada por uma larva minadora de lepidoptera. Melo-de-Pinna *et al.* (2002) também relatou a presença de meristema de cicatrização em *R. lanata* associado a uma proliferação celular.

Segundo Fahn (1967), “wound cork”, ou cortiça de ferimento em tradução livre, pode variar na espessura e no tipo (a depender do tecido, órgão e espécie em questão) e se forma em regiões onde o tecido vivo de uma planta ficou exposto ao ar, devido à suberização de células que separam o tecido vivo do tecido morto, protegendo o tecido vivo de infecções e perda de água. O felogênio se desenvolve a partir do tecido vivo restante e passa a produzir súber e feloderme normalmente. Isto acontece pois o tecido adjacente à lesão é capaz de se desdiferenciar e rediferenciar, produzindo um tecido meristemático que se divide promovendo a cicatrização, processo que pode ocorrer até mesmo em células mais

especializadas, com paredes grossas e lignificadas (Bloch, 1941; Lipetz, 1970). O chamado “wound cork” difere da calose por sua reduzida expansão celular e maior diferenciação da parede celular (Bloch, 1941). A ocorrência de um ferimento induz à atividade mitótica nas células vegetais, desencadeando uma série de reações que culminam na desdiferenciação, divisão e rediferenciação celular, através da produção dos chamados “hormônios de ferimento”, que podem ser fatores hormonais, pelas células lesionadas (Lipetz, 1970). No caso em que os ferimentos são decorrentes da ação de patógenos, pode ocorrer uma reação hipersensitiva nas células, em que o tecido rapidamente sofre necrose na região infectada, isolando o agente infeccioso (Lipetz, 1970).

A variação na forma de vida e filotaxia encontrada em *R. discoidea* já havia sido relatada anteriormente por Roque & Pirani (2014) e, posteriormente, Barres *et al.* (2019) realizam um mapeamento genético de diferentes populações da espécie e constatam que apesar da ampla variação morfológica que ocorre no grupo, trata-se de uma mesma espécie. Porém, se tratando de *R. angustifolia*, este foi o primeiro relato de variação morfológica encontrada na espécie. Não foram encontradas características anatômicas divergentes nos morfotipos analisados, porém mais estudos são necessários, analisando em conjunto dados morfoanatômicos e moleculares dos diferentes morfotipos.

Conclusões

1. *Richterago* apresenta um sistema subterrâneo composto por uma estrutura caulinar gemífera e raízes adventícias.
2. A estrutura caulinar subterrânea em *Richterago* é um 1) rizóforo nas espécies: *R. angustifolia*, *R. angustifolia**, *R. arenaria*, *R. discoidea*, *R. discoidea**, *R. campestris*, *R. conduplicata*, *R. elegans*, *R. hatchsbachii*, *R. lanata*, *R. petiolata*, *R. polymorpha*, *R. polyphylla*, *R. radiata* e *R. riparia*; 2) rizoma nas espécies *R. caulescens* e *R. stenophylla*.
3. A maior parte das espécies apresenta a forma de vida geófito, exceto por *R. angustifolia**, *R. discoidea* e *R. riparia*, que apresentam a forma de vida hemicriptófito.
4. Ocorre variação fenotípica em diferentes populações de *R. angustifolia* e *R. discoidea*.

Resumo

Richterago Kuntze (Asteraceae, Gochnatieae) é um pequeno gênero composto por 16 espécies endêmicas do Brasil. Trabalhos anteriores relatam a diversidade de estruturas subterrâneas em Asteraceae e a hipótese de que o sistema subterrâneo no gênero *Richterago* é composto por um rizóforo. O objetivo do atual trabalho é compreender a natureza e a plasticidade fenotípica do sistema subterrâneo das espécies de *Richterago*. Foram coletados indivíduos de 15 das 16 espécies, o material botânico foi submetido a uma análise morfológica; inclusão em paraplast e seccionamento por micrótomo para produção de lâminas de microscopia óptica; e submetido a testes histoquímicos para detecção de amido, inulina e lipídeos. *Richterago* apresenta um sistema subterrâneo composto por uma estrutura caulinar gemífera, sem a presença de uma raiz primária, que pode ser caracterizado como: 1) rizóforo (14 spp.), quando há um eixo vertical subterrâneo que produz os ramos aéreos e as raízes adventícias tuberosas, podendo originar uma ramificação plagiotrópica; 2) rizoma (2 spp.), quando a estrutura subterrânea possui apenas o caule plagiotrópico, que produz ramos aéreos e raízes adventícias tuberosas. A forma de vida predominante é a geófito, exceto por três espécies que apresentam a forma de vida hemicriptófito. Na análise histoquímica foi encontrada inulina na região cortical e reserva de lipídeos no córtex e no sistema vascular, mas sem qualquer indício da presença de amido como substância de reserva.

Palavras-chave: *Richterago*, sistema subterrâneo, Cerrado, rizóforo, rizoma.

Abstract

Richterago Kuntze (Asteraceae, Gochnatieae) is a small genus comprising 16 species endemics to Brazil. Previous works report the diversity of underground structures in Asteraceae and the hypothesis that the underground system in the genus *Richterago* is composed of a rhizophore. The objective of the current work is to understand the nature and phenotypic plasticity of the underground system of *Richterago* species. Individuals of 15 of the 16 species were collected, the botanical material was submitted to a morphological analysis; embedding in paraplast and sectioning by microtome to produce optical microscopy slides; and subjected to histochemical tests for detection of starch, inulin and lipids. *Richterago* presents an underground system composed by a gemiferous shoot structure, without a primary root, which can be characterized as: 1) rhizophore (14 spp.), when there is an underground vertical axis that produces aerial branches and tuberous adventitious roots, may give rise to a plagiotropic branch; 2) rhizome (2 spp.), when the underground structure has only the plagiotropic stem, which produces aerial branches and tuberous adventitious roots. The predominant life form is the geophyte, except for three species that present the hemicryptophyte life form. In the histochemical analysis, inulin was found in the cortical region and lipid reserve in the cortex and vascular system, but without any indication of the presence of starch as a reserve substance.

Key words: *Richterago*, underground system, Cerrado, rhizophore, rhizome.

Referências Bibliográficas

- Alonso, A. A., & Machado, S. R. (2007). Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian cerrado. **Australian Journal of Botany**, **55(7)**, 749-758.
- Alves, R. J., & Kolbek, J. (2010). Can campo rupestre vegetation be floristically delimited on vascular plant genera? **Plant Ecology**, **207(1)**, 67-79.
- Appezato-da-Glória, B., & Estelita, M. E. (2000). The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson and *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae). **Brazilian Journal of Botany**, **23(1)**, 27-35.
- Appezato-da-Glória, B., Cury, G., Soares, M. K. M., Rocha, R., & Hayashi, A. H. (2008). Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado1. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, **135(1)**, 103-114.
- Appezato-da-Glória, B., & Cury, G. (2011). Morpho-anatomical features of underground systems in six Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, **83(3)**, 981-992.
- Appezato-da-Glória, B. (2015). Morfologia de sistemas subterrâneos de Plantas. ESALQ/USP, Ribeirão Preto, Brazil.
- Barres, L., Batalha-Filho, H., Schnadelbach, A. S., & Roque, N. (2019). Pleistocene climatic changes drove dispersal and isolation of *Richterago discoidea* (Asteraceae), an endemic plant of campos rupestres in the central and eastern Brazilian sky islands. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **189(2)**, 132-152.
- Beadle, N. C. (1940). Soil temperatures during forest fires and their effect on the survival of vegetation. **Journal of Ecology**, **28(1)**, 180-192.

- Benites, V. M., Schaefer, C. E. G., Simas, F. N., & Santos, H. G. (2007). Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, **30(4)**, 569-577.
- Bloch, R. (1941). Wound healing in higher plants. **The Botanical Review**, **7(2)**, 110-146.
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in ecology & evolution**, **20(7)**, 387-394.
- Chiminazzo, M. A., Bombo, A. B., Charles-Dominique, T., & Fidelis, A. (2021). Your best buds are worth protecting: Variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. **Functional Ecology**, **35(11)**, 2424-2434.
- Coutinho, L.M. 1978. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** **1**: 17-23.
- Coutinho, L. M. Aspectos Ecológicos do Fogo No Cerrado. A Temperatura do Solo Durante As Queimadas. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 93-96, 1978.
- Coutinho, L. M. (1982). Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. In **Ecology of tropical savannas** (pp. 273-291). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Cronquist, A. (1955). Phylogeny and taxonomy of the Compositae. **American Midland Naturalist** **52**, 478-511.
- Derby, O. A. (1906). The Serra do Espinhaço, Brazil. **The Journal of Geology**, **14(5)**, 374-401.
- Eiten, G. (1972). The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, **38(2)**, 201-341.
- Eiten, G. (1978). Delimitation of the cerrado concept. **Plant Ecology**, **36(3)**, 169-178.
- Eiten, G. (1994). Vegetação do cerrado. **Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas**, **2**, 17-73.

- Fahn, A. (1967). Plant anatomy. **Plant anatomy**.
- Ferri, M. G. (1963). Evolução do conceito de xerofitismo. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica, (19)**, 101-113.
- Ferri, M. G., & de Menezes, N. L. (1981). **Glossário ilustrado de botânica**. NBL Editora.
- Font Quer, P. (1979). **Diccionario de Botánica**. 1ª. Edición. Editorial Labor SA Barcelona-España.
- Funk, V.A., Bayer, R.J., Keeley, S., Chan, R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero, J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. & Jansen, R.K. (2005). Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343–374.
- Funk, V. A. et al. Compositae metatrees: the next generation. In: FUNK, V. A. et al. (Ed.). **Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae**. Vienna: IAPT, (2009). Chap. 44, p. 747-777.
- Funk, V. A., Sancho, G., Roque, N., Kelloff, C. L., Ventosa-Rodríguez, I., Diazgranados, M., ... & Chan, R. (2014). A phylogeny of the Gochnatieae: Understanding a critically placed tribe in the Compositae. *Taxon*, 63(4), 859-882.
- Giulietti, A. M., De Menezes, N. L., Pirani, J. R., Meguro, M., & Wanderley, M. D. G. L. (1987). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 1-151.
- Giulietti, A. M., J. R. Pirani, and Harley R. M. (1997). Espinhaço Range Region, Eastern Brazil. Pp. 397–404 in *The Americas centres of plant diversity: A guide and strategy for their conservation*, eds. S. D. Davis, V. H. Heywood, O.

- Herrera- Macbryde, J. Villa-Lobos, and A. C. Hamilton. **Oxford: Information Press.**
- Gonçalves, E. G., & Lorenzi, H. J. (2011). **Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares.** 2ª Ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Hayashi, A. H., & Appezzato-da-Glória, B. (2005). The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany**, 53(3), 273-279.
- Hayashi, A. H., & Appezzato-da-Glória, B. (2007). Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 50(6), 979-988.
- Hind, D.J.N. (2007). Tribe Mutisieae. Pp. 90–123 in: Kadereit, J.W. & Jeffrey, C. (eds.), **Families and genera of vascular plants**, vol. 8. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Holm, T. (1929). The application of the term "rhizome.". **Rhodora**, 31(361), 6-17.
- Johansen, D. A. (1940). Plant microtechnique. **McGraw-Hill Book Company, Inc:** London; 530p.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L., & Ward, D. E. (1994). Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. **Journal of Ecology**, 519-531.
- Kraus, J. E., & Arduin, M. (1997). **Manual básico de métodos em morfologia vegetal.**
- Kuntze, O. (1891). Compositae. **Revisio Generum Plantarum** 1: 360.
- Lopes-Mattos, K. L. B., Azevedo, A. A., Soares, A. A., & Meira, R. M. S. A. (2013). Underground system of *Mandevilla atrovioleacea* (Stadelm.) Woodson (Apocynaceae, Apocynoideae) from the Brazilian high-altitude grassland. **South African Journal of Botany**, 87, 27-33.

- Lipetz, J. (1970). Wound-healing in higher plants. In **International Review of Cytology** (Vol. 27, pp. 1-28). Academic Press.
- Lusa, M. G., Cardoso, E. C., Machado, S. R., & Appezzato-da-Glória, B. (2015). Trichomes related to an unusual method of water retention and protection of the stem apex in an arid zone perennial species. **AoB Plants**, 7.
- Machado, S. R., Oliveira, D. M., Dip, M. R., & Menezes, N. L. (2004). Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). **Brazilian Journal of Botany**, 115-123.
- Melo-de-Pina, G.F.A (2000). **Anatomia dos órgãos vegetativos dos gêneros *Richterago* Kuntze e *Ianthopappus* Roque & D.J.N. Hind (Mutisieae – Asteraceae)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 141p.
- Melo De Pinna, G. F. A., Kraus, J. E., & de Menezes, N. L. (2002). Morphology and anatomy of leaf mine in *Richterago riparia* Roque (Asteraceae) in the campos rupestres of Serra do Cipó, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 62(1), 179-185.
- Melo-de-Pinna, G. F., & Menezes, N. L. (2003). Meristematic endodermis and secretory structures in adventitious roots of *Richterago* Kuntze (Mutisieae-Asteraceae). **Brazilian Journal of Botany**, 26(1), 1-10.
- Melo-de-Pinna, G. F. D. A., Edson-Chaves, B., Menezes-e-Vasconcelos, K., de Lemos, R. C., Santos-da-Cruz, B., Devecchi, M. F., & Pirani, J. R. (2022). Underground system of geoxylic species of *Homalolepis* Turcz.(Simaroubaceae, Sapindales) from the Brazilian Cerrado. **Brazilian Journal of Botany**, 1-11.
- Menezes, N. L., Handro, W., & de Mello Campos, J. F. B. (1969). Estudos anatômicos em *Pfaffia jubata* Mart. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo**. Botânica, 195-237.

- Menezes, N. D., Muller, C., & Sajo, M. G. (1979). Um novo e peculiar tipo de sistema subterrâneo em espécies de *Vernonia* da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil). **Boletim de Botânica**, 7, 33-38.
- Menezes, N. L. D. (2006). Rhizophores in *Rhizophora mangle* L: an alternative interpretation of so-called "aerial roots". **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 78(2), 213-226.
- Milanez, C. R., & Moraes-Dallaqua, M. A. (2003). Ontogeny of the subterranean system of *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Fabaceae). **Brazilian Journal of Botany**, 26(3), 415-427.
- Miranda, A. C., Miranda, H. S., Dias, I. D. F. O., & de Souza Dias, B. F. (1993). Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. **Journal of tropical ecology**, 313-320.
- Miranda, H. S., Sato, M. N., Neto, W. N., & Aires, F. S. (2009). Fires in the cerrado, the Brazilian savanna. In *Tropical fire ecology* (pp. 427-450). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Mistry, J. (1998a). Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. **Progress in Physical Geography**, 22(4), 425-448.
- Mistry, J. (1998b). Corticolous lichens as potential bioindicators of fire history: a study in the cerrado of the Distrito Federal, central Brazil. **Journal of Biogeography**, 25(3), 409-441.
- Moreira, A. G. (2000). Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. **Journal of biogeography**, 27(4), 1021-1029.
- Paiva, J. G. A. D., Fank-de-Carvalho, S. M., Magalhães, M. P., & Graciano-Ribeiro, D. (2006). Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. **Acta botanica brasílica**, 20, 257-264.
- Pausas, J. G., Lamont, B. B., Paula, S., Appezzato-da-Glória, B., & Fidelis, A. (2018). Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. **New Phytologist**, 217(4), 1435-1448.

- Pearse, A. G. E. (1985). *Histochemistry - theoretical and applied: preparative and optical technology*. v. 1. 4.ed. Churchill Livingstone, Edinburgh.
- Pirani, J.R.; Sano, P.T.; Mello-Silva, R.; Menezes, N.L.; Giulietti, A.M.; Zappi, D.C. & Jono, V.Y. (orgs.) *Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais* (2015). Disponível em: <http://www.ib.usp.br/botanica/serradocipo/angiosperma/46-lista-angiosperma.html>. Acesso em 3 de junho de 2020.
- Purvis, M.J., Collier, D.C., Walls D. (1964) **Laboratory techniques in botany**. London, Butterworths.
- Rachid-Edwards, M. (1956). Alguns dispositivos para proteção de plantas contra a seca eo fogo. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica**, 35-68.
- Rapini, A., Ribeiro, P. L., Lambert, S., & Pirani, J. R. (2008). A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. **Megadiversidade**, 4(1-2), 16-24.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., & Bridgewater, S. (1997). The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of botany**, 80(3), 223-230.
- Raunkiaer, C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of Raunkiaer, C. translated into English by Carter, H.G., Tansley, A.G. & Miss Fansboll*. **Clarendon Press, Oxford**.
- Rawitscher, F; Ferri, M.G. & Rachid, M. (1943) Profundidade dos Solos e Vegetação em Campos Cerrados do Brasil Meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências vol. 18**, 261 – 280.
- Rawitscher, F., & Rachid, M. (1946). Troncos subterrâneos de plantas brasileiras. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 18(4), 261-280.
- Rizzini, C. T. & Heringer, E. P. (1961) Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. **Phyton 17**, 105–124.

- Rizzini, C. T., & Heringer, E. P. (1966). Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. **Anais da Academia brasileira de Ciências**, 38(Suppl), 85-112.
- Robinson, H., & Funk, V. A. (2012). Cuatrecasanthus (Vernonieae, Compositae): A revision of a north-central Andean genus. **PhytoKeys**, (14), 23.
- Rocha, D. C., & de Menezes, N. L. (1997). O sistema subterrâneo de *Dioscorea kunthiana* Uline ex R. Knuth (Dioscoreaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 1-13.
- Romero, R., & Martins, A. B. (2002). Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, 25(1), 19-24.
- Roque, N. (1997). A reassessment of *Actinoseris polymorpha* (Less.) Cabrera (Compositae: Mutisieae) with a new combination. *Kew Bulletin*, 197-204.
- Roque, N. (1999). Revisão e recircunscrição de *Actinoseris* (Endl.) Cabrera (Compositae, Mutisieae) (Doctoral dissertation).
- Roque, N. & Hind, D.J.N. (2001). *Ianthopappus*, a new genus of the tribe Mutisieae (Compositae). **Novon** 11: 97–101.
- Roque, N. & Pirani, J.R. (2001). Reinstatement of the name *Richterago* Kuntze and recircumscription of the genus to include species formerly treated as *Actinoseris* (Endl.) Cabrera (Compositae, Mutisieae). **Taxon** 50: 1155–1160
- Roque, N., & Pirani, J. R. (2014). Taxonomic Revision of *Richterago* (Asteraceae, Gochnatieae). **Systematic Botany**, 39(3), 997-1026.
- Roque, Nádia; Teles, Aristônio Magalhães; Nakajima, Jimi Naoki (2017). **A família Asteraceae no Brasil: classificação e diversidade**. Salvador: Edufba, 260 p.
- Ruzin, S. E. (1999). *Plant microtechnique and microscopy* (Vol. 198). New York: Oxford University Press.

- Sajo, M. D. G., & Menezes, N. D. (1986). Anatomia do rizóforo de espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, 46(1), 189-196.
- Sajo, M. D. G., & de Menezes, N. L. (1986). Considerações anatômicas sobre as raízes de espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae) da Serra do Cipó (MG). Hoehnea.
- Sancho, G. & Freire, S.E. (2009). The tribes Gochnatieae and Hyalideae. Pp. 249–260 in: Funk, V.A., Stuessy, T.F., Susanna, A. & Bayer, R.J. (eds.), **Systematics, evolution, and biogeography of Compositae**. Vienna: IAPT.
- Sancho, G., Funk, V.A. & Roque, N. (2013). *Moquiniastrum* (Gochnatieae, Asteraceae): Disentangling the paraphyletic Gochnatia. **Phytotaxa** 147(1): 26–34.
- Santos, V. S., Souza, V. P., Vilhalva, D. A., Ferreira, F. P., Paula, J. R., & Rezende, M. H. (2016). Morpho-anatomy and ontogeny of the underground system of *Chrysolaena simplex* (Less.) Dematt. (Asteraceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 88(1), 269-280.
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 106(48), 20359-20364.
- Ventosa-Rodriguez, I., & Herrera Oliver, P. P. (2011). Do the Antillean species of *Gochnatia* Kunth (Asteraceae) truly belong in that genus. A phylogenetic analysis based on morphological characters. **Compositae Newsletter**, 49, 8-22.
- Vilhalva, D. A. A., & Appezzato-da-Glória, B. (2006). Morfoanatomia da raiz tuberosa de *Vernonia oxylepis* Sch. Bip. in Mart. ex Baker-Asteraceae. **Acta Botânica Brasílica** 20(3), 591-598.
- Warming, E. (1908). Lagoa Santa: contribuição para a geographia phytologica.

Werker, E. (2000). Trichome diversity and development.

Woodman, R. L., & Fernandes, G. W. (1991). Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. **Oikos**, 11-19.

Zardini, E. M. (1975). A new species of *Actinoseris* (Compositae). **Bol. Mus. Bot. Munic**, 23, 1-3.

Ilustrações

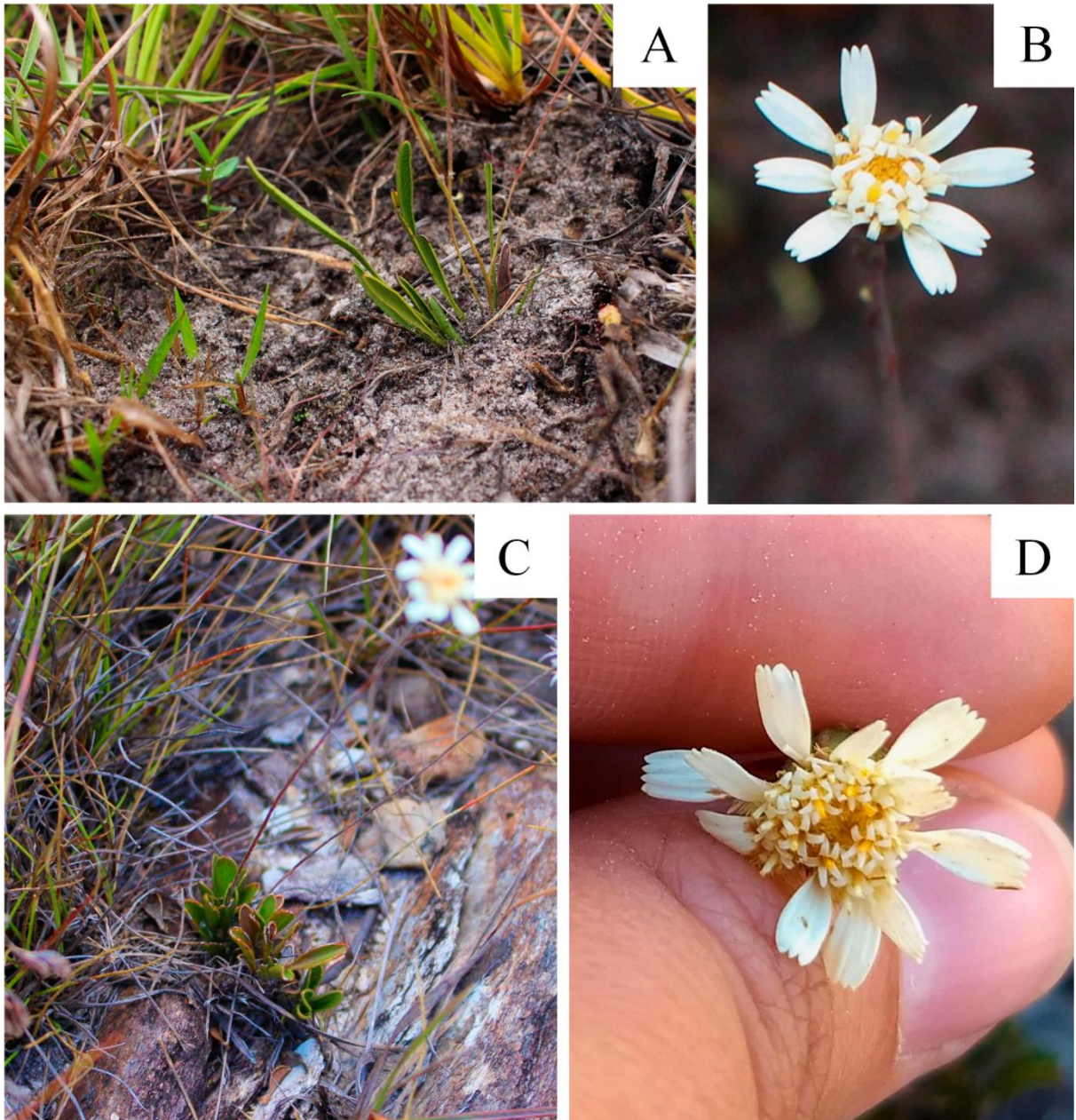


Figura 1. Indivíduos de ambos os fenótipos de *R. angustifolia*, em seu ambiente natural, apresentando o morfotipo típico (herbácea e geófito) ocorrendo em campo paludoso (A), sua inflorescência (B); o fenótipo variante (herbácea e hemicriptófito) ocorrendo em afloramento rochoso, diretamente sobre pedra (C) e sua inflorescência (D).

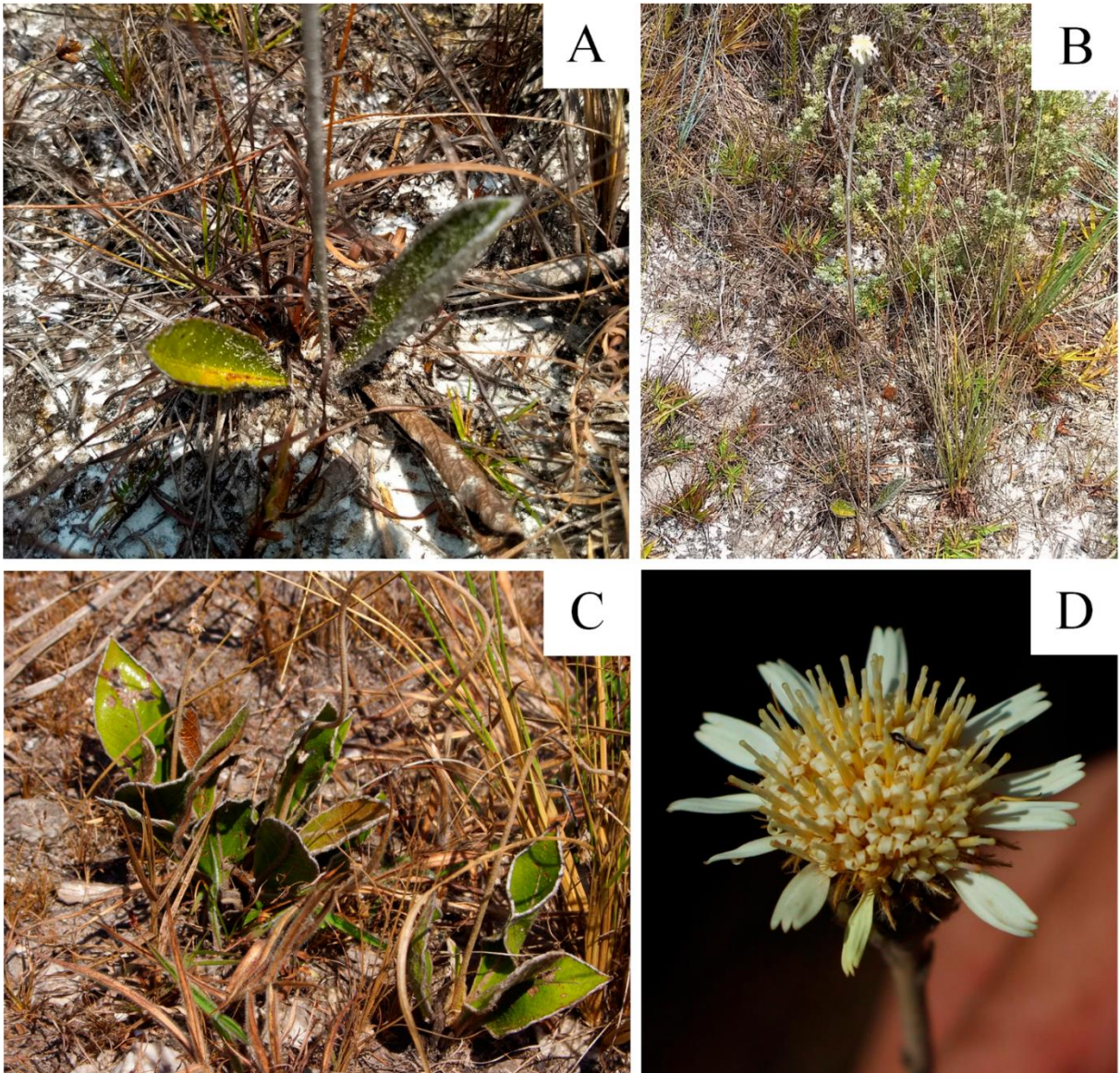


Figura 2. *Richterao arenaria* (herbácea e geófito) em seu ambiente natural, campo arenoso (A) e sua inflorescência (B); *R. campestris* (herbácea e geófito) também em campo arenoso (C) e sua inflorescência (D).

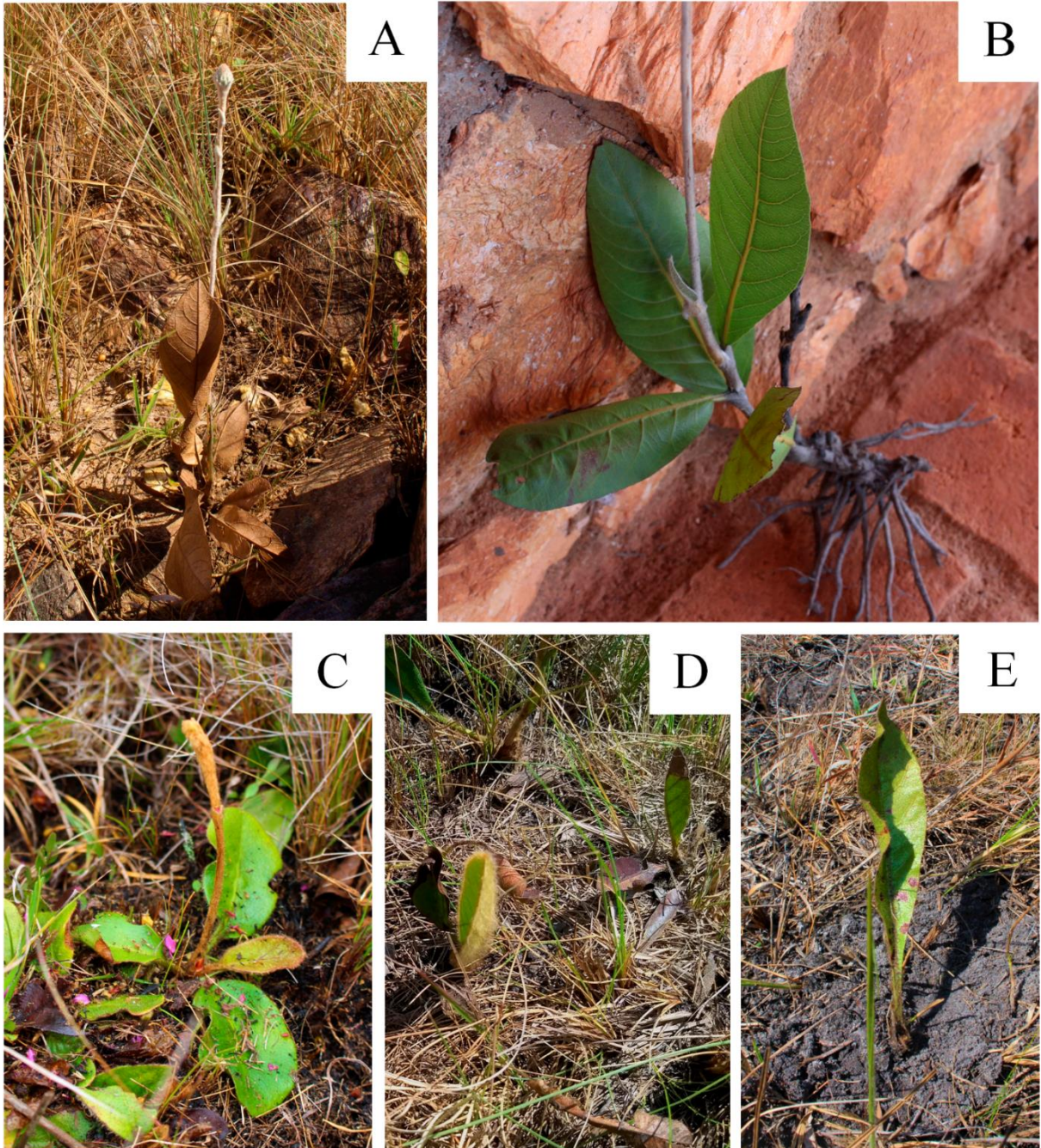


Figura 3. *Richterago petiolata* (herbácea e geófito) em seu ambiente natural, um campo arenoso próximo à afloramento rochoso (A) e morfologia da parte vegetativa, com sistema subterrâneo completo (B); *R. radiata* (herbácea e geófito) ocorrendo em campo paludoso (C); *R. polymorpha* (herbácea e geófito) ocorrendo também em campo arenoso (D e E).

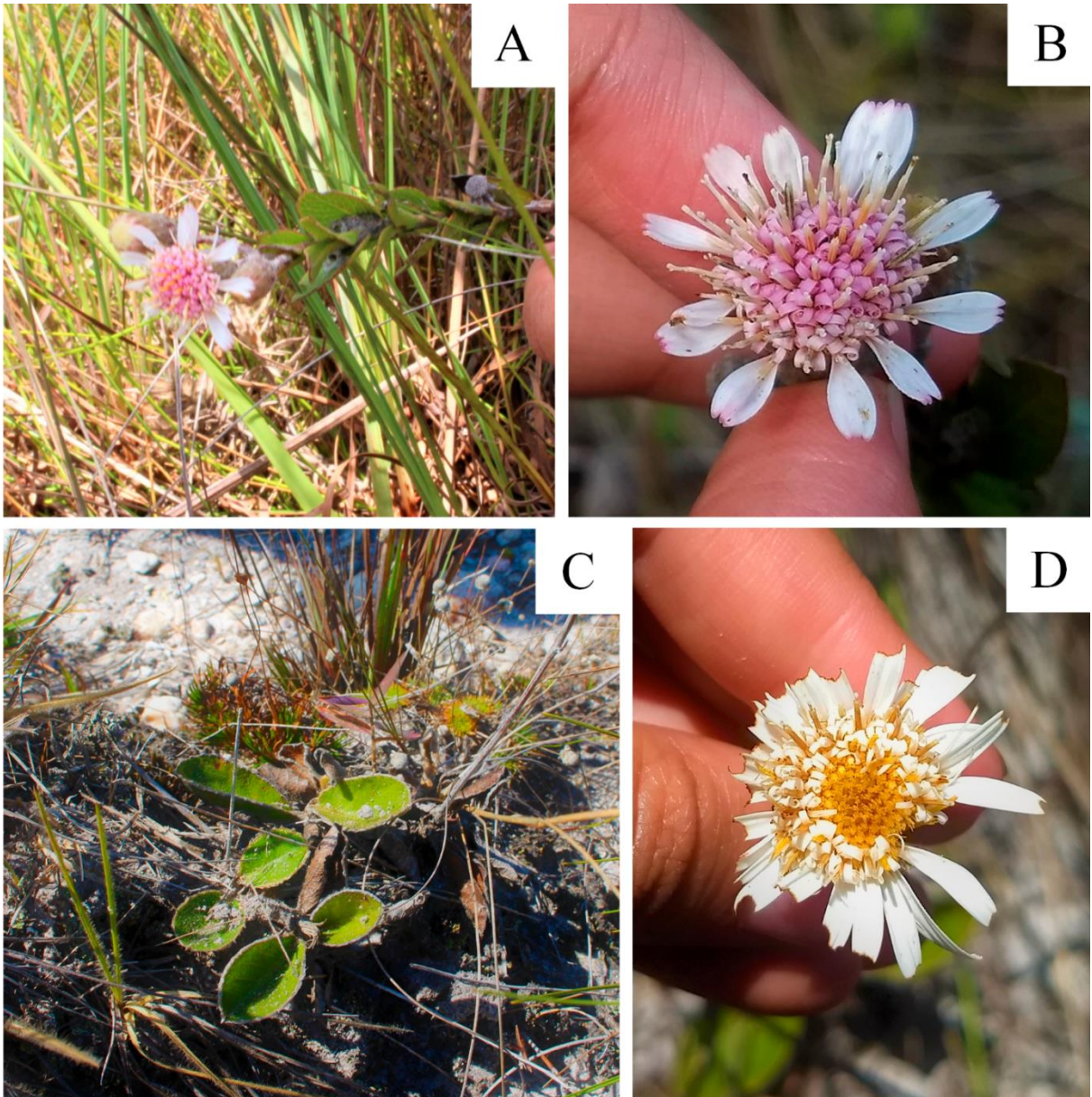


Figura 4. *Richtera caulescens* (subarbustiva e geófito) ocorrendo em campo arenoso, cercada por gramíneas (A) e sua inflorescência (B); *R. conduplicata* (herbácea e geófito) em campo arenoso (C) e sua inflorescência (D).

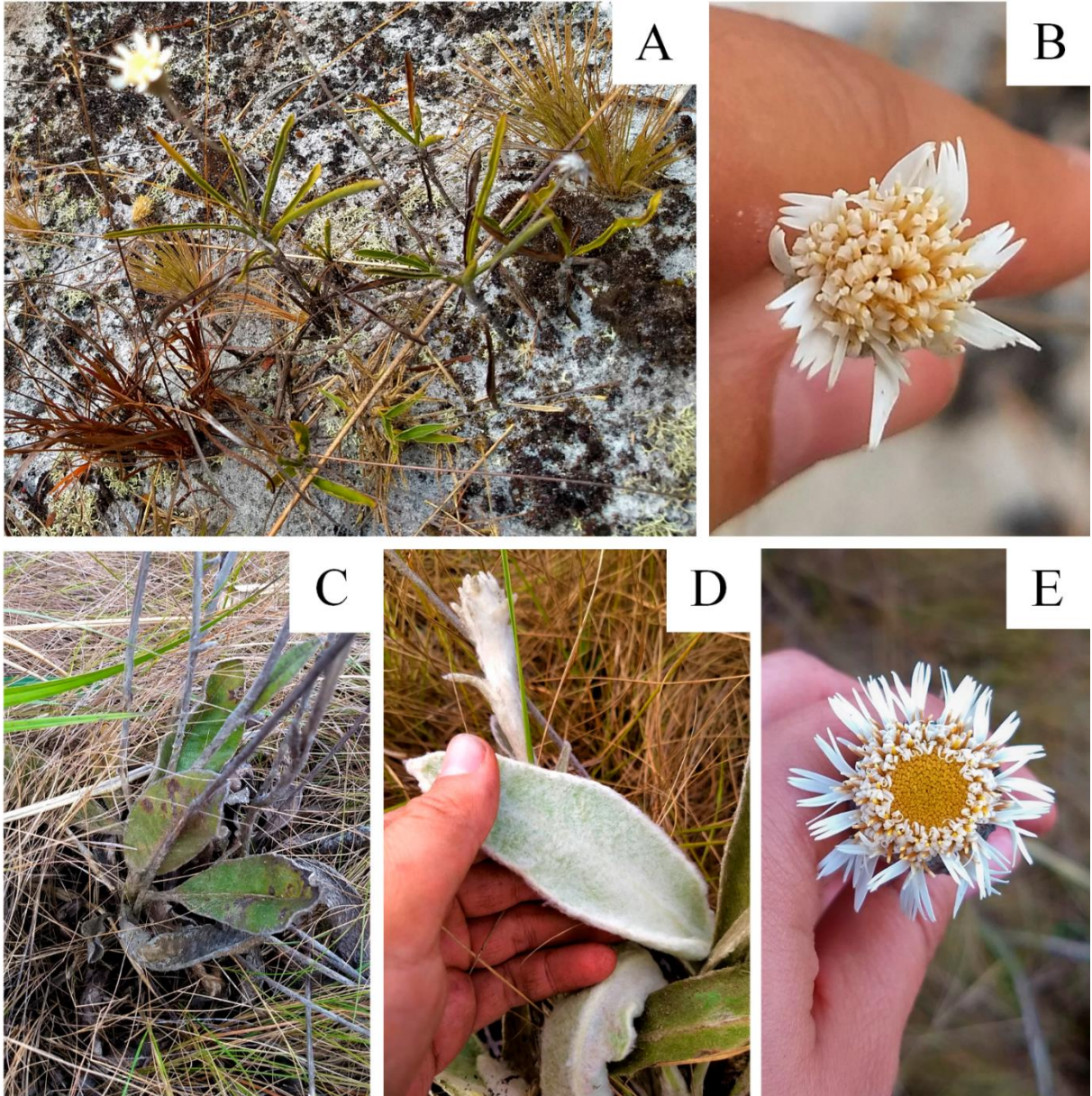


Figura 5. *Richteroideae elegans* (subarbustiva e geófito) ocorrendo em campo arenoso próximo à afloramento rochoso, em área que sofreu queima recente, com camada de cinzas no solo (A) e sua inflorescência (B); *R. lanata* (herbácea e geófito) crescendo em campo arenoso, cercada por gramíneas (C), com detalhe para o indumento da folha (D) e sua inflorescência (E).

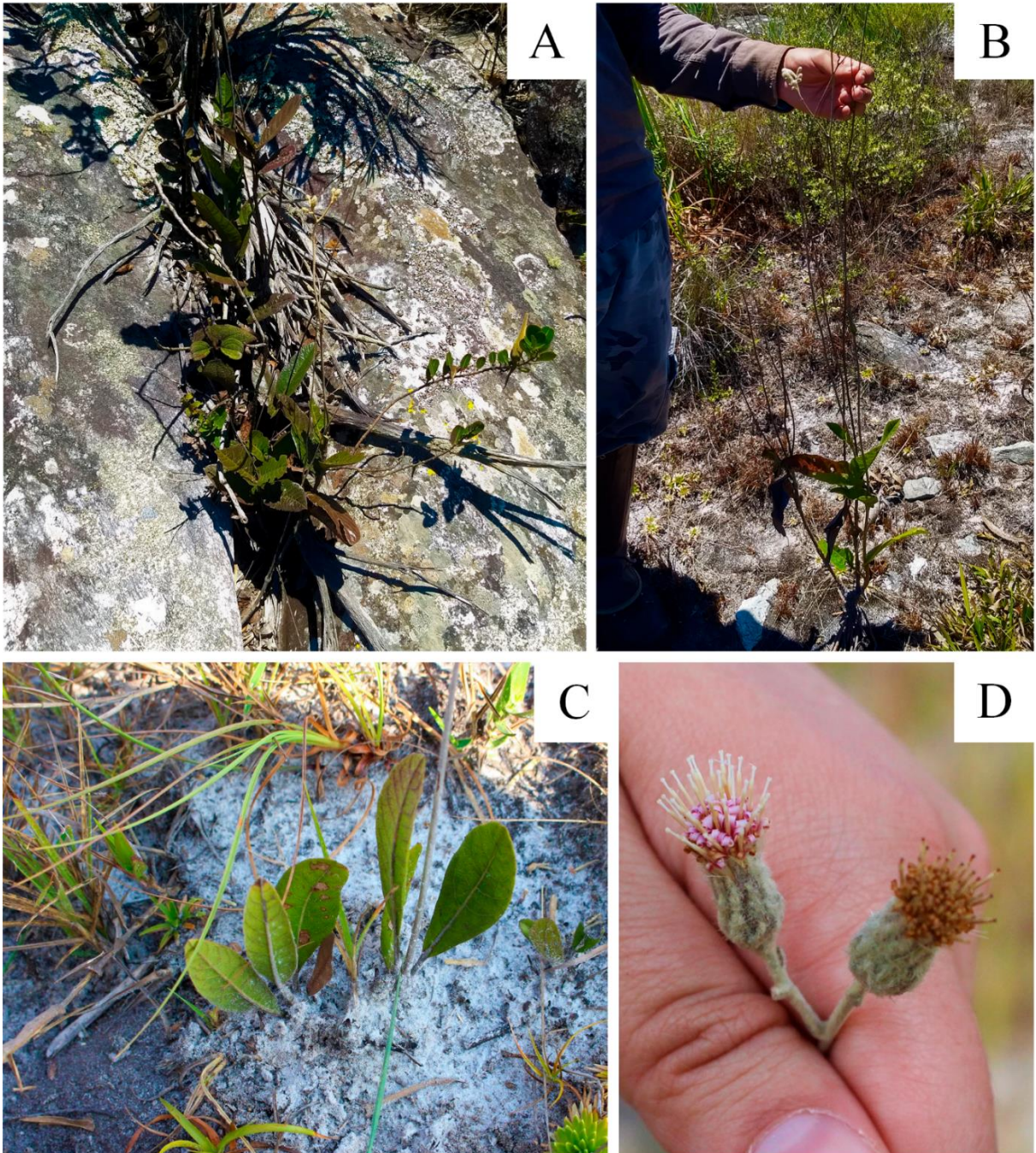


Figura 6. Indivíduos de ambos os morfotipos de *R. discoidea*, apresentando o morfotipo típico (subarbustiva, geófito) encontrado na Serra do Cipó, ocorrendo em afloramento rochoso diretamente sobre pedras(A) e tamanho total do indivíduo (B) e o morfotipo variante (herbácea, geófito) encontrado em Diamantina, em campo arenoso e sua inflorescência (D).

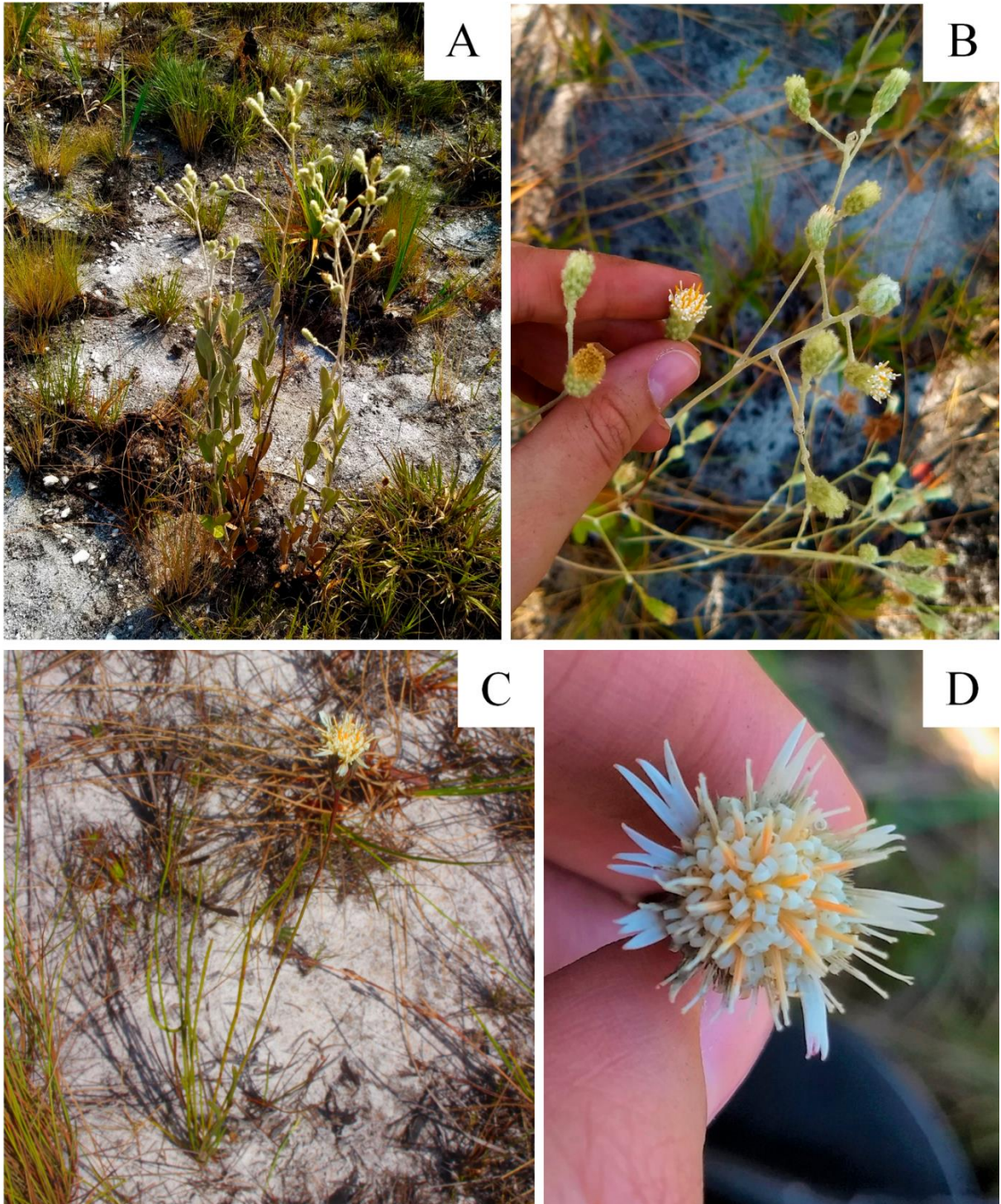


Figura 7. *Richterao polyphylla* (subarbuscula, geófito) em seu ambiente natural, campo arenoso (A) e sua inflorescência (B); *R. stenophylla* (herbácea, geófito) ocorrendo em campo arenoso próximo a afloramento rochoso (C) e sua inflorescência (D).



Figura 8. *Richterago riparia* (herbácea, hemicriptófito) ocorrendo em borda de cachoeira, crescendo diretamente sobre pedra (A); *R. hatschbachii* (herbácea, geófito) em seu ambiente natural, ocorrendo em campo arenoso (B).

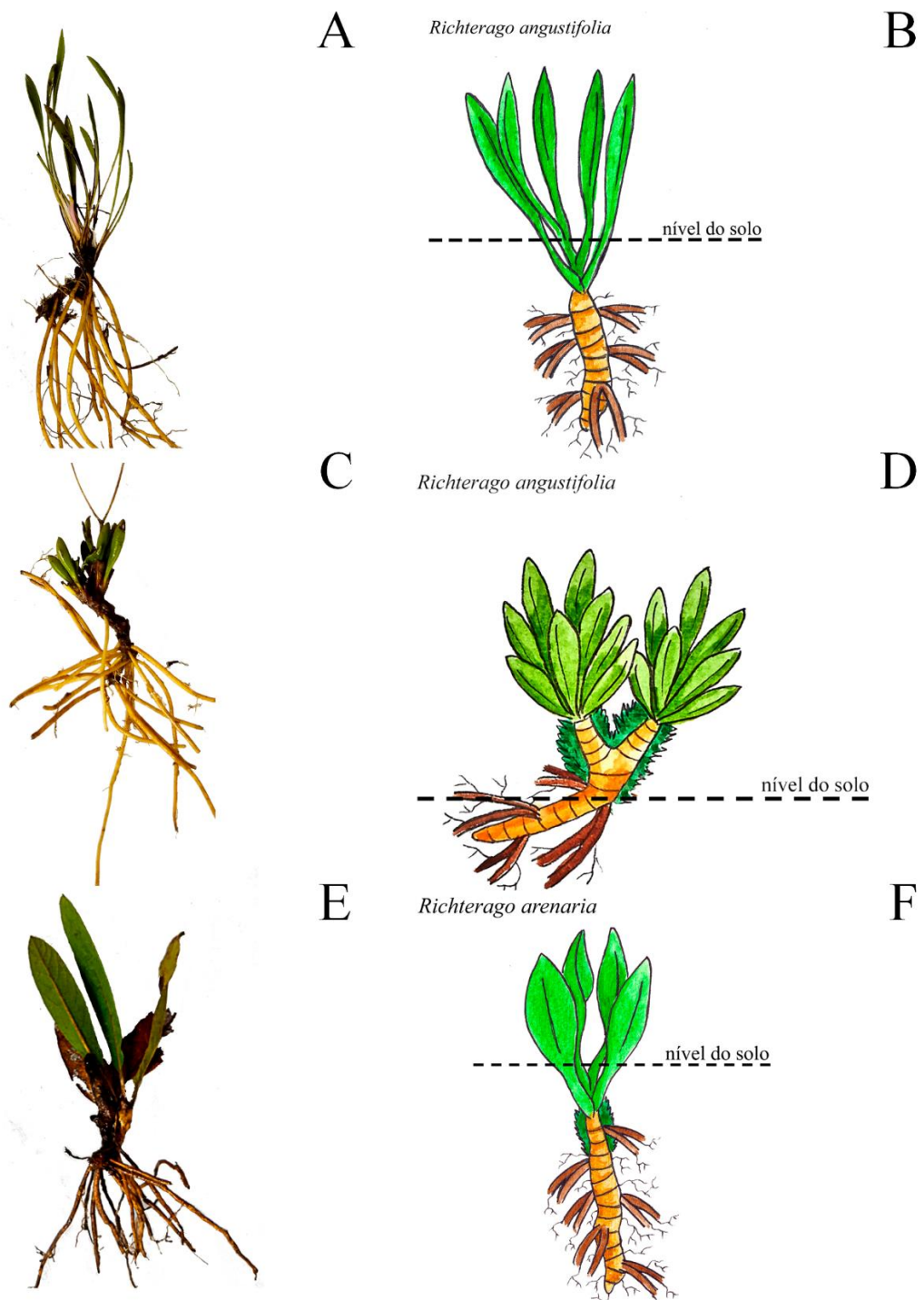


Figura 9. Sistema subterrâneo de: *R. angustifolia* típica (geófita); Indivíduo coletado (A); Representação esquemática (B). Sistema Subterrâneo de *R. angustifolia* variante (hemipterófita). Indivíduo coletado (C); Representação esquemática (D); Sistema subterrâneo de *R. arenaria* (geófita). Indivíduo coletado (E); Representação esquemática (F), com cada órgão identificado por uma cor diferente, sendo verde para folhas (em verde claro as folhas vivas e em

verde escuro os restos de pecíolo de folhas já perdidas), bege para caule e marrom para raízes adventícias. Os tricomas longos estão representados em laranja. Os esquemas não refletem as proporções reais das plantas retratadas, tendo como prioridade representar a morfologia de maneira que propicie um melhor entendimento do tipo de estrutura subterrânea.

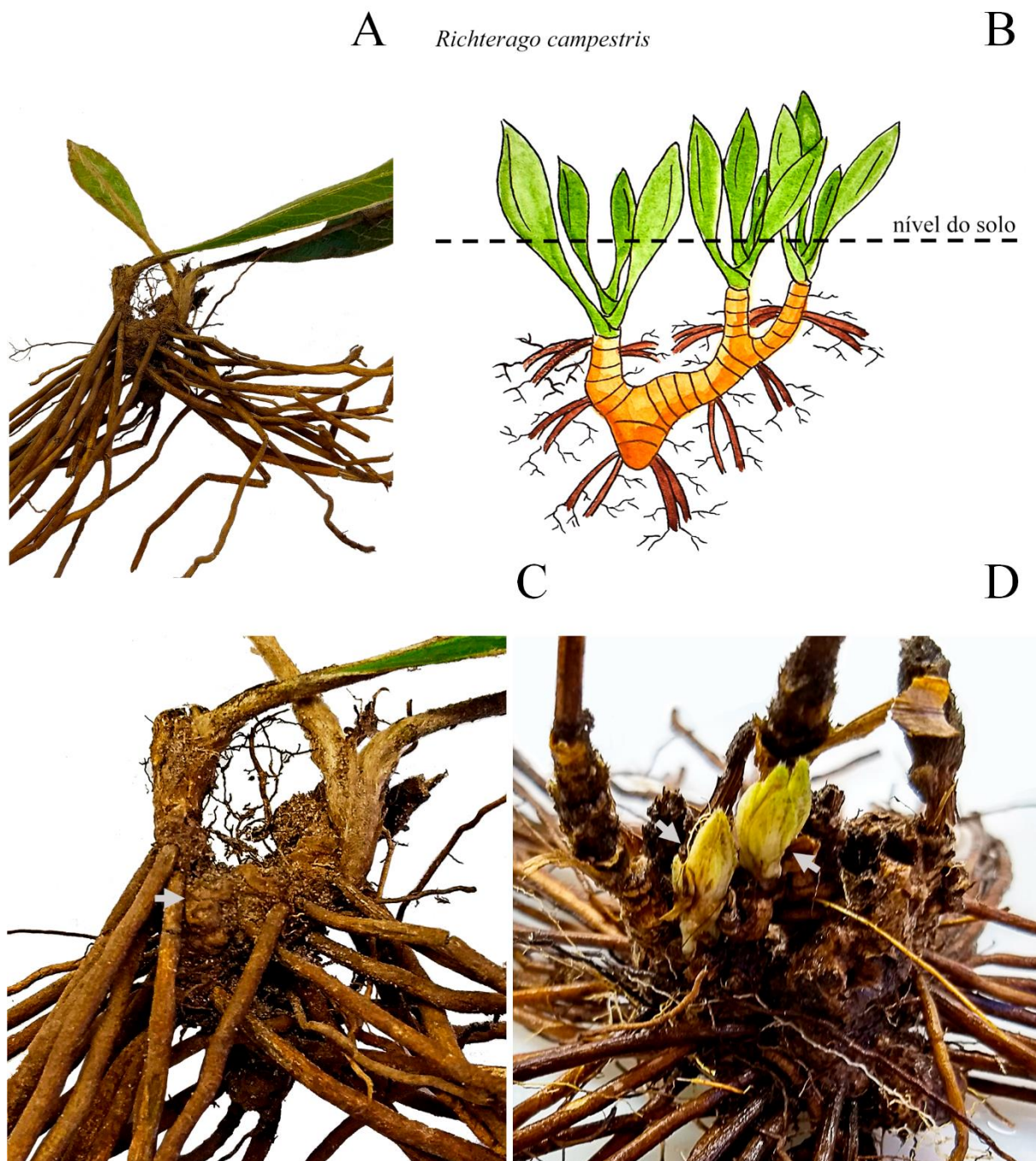


Figura 10. Continuação da morfologia dos sistemas subterrâneos. *R. campestris* (geófito). Indivíduo coletado em campo (A); Representação esquemática (B); Detalhe do rizóforo (seta) (C); Dois ramos aéreos (setas) em desenvolvimento a partir de gemas subterrâneas (D).

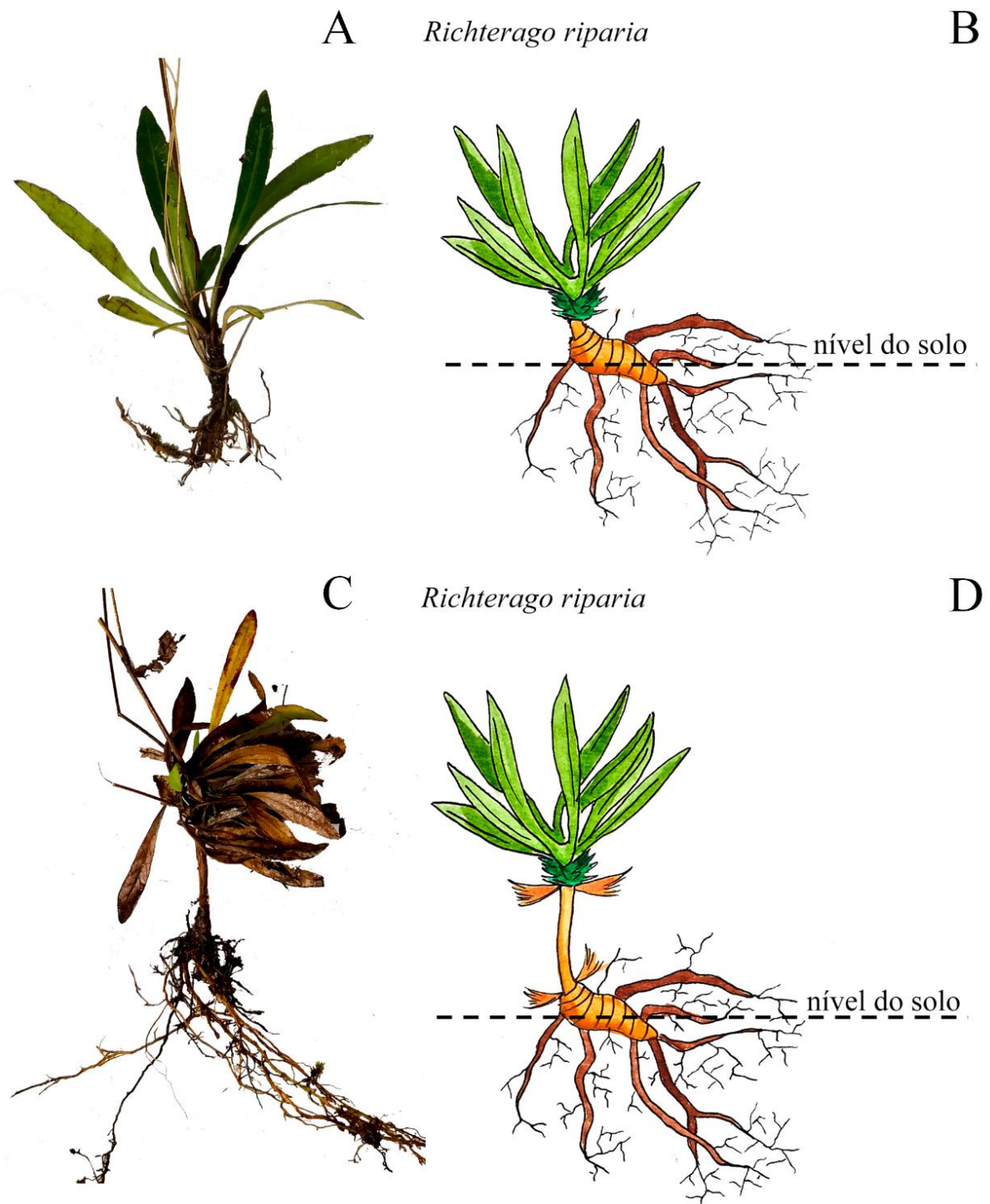


Figura 11. Sistema subterrâneo de *R. riparia*. Indivíduo coletado (A); Representação esquemática (B); Indivíduo com alongamento no entrenó (C); Representação esquemática (D).

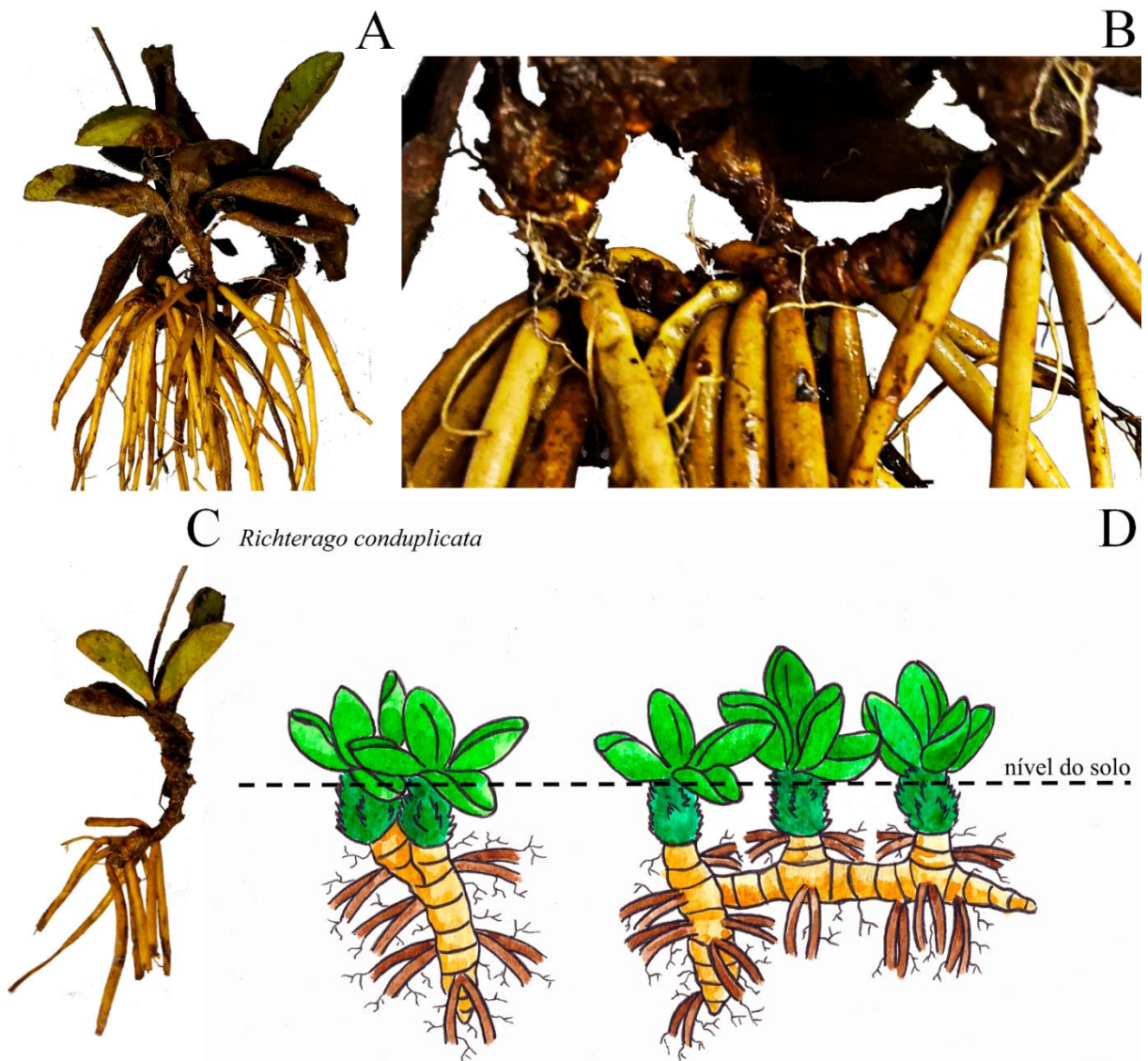


Figura 12. Sistema subterrâneo de *R. conduplicata* (geófita). Indivíduo coletado em campo, ramificado (A); Detalhe do sistema subterrâneo ramificado (B); Indivíduo não ramificado (C); Representação esquemática (D).

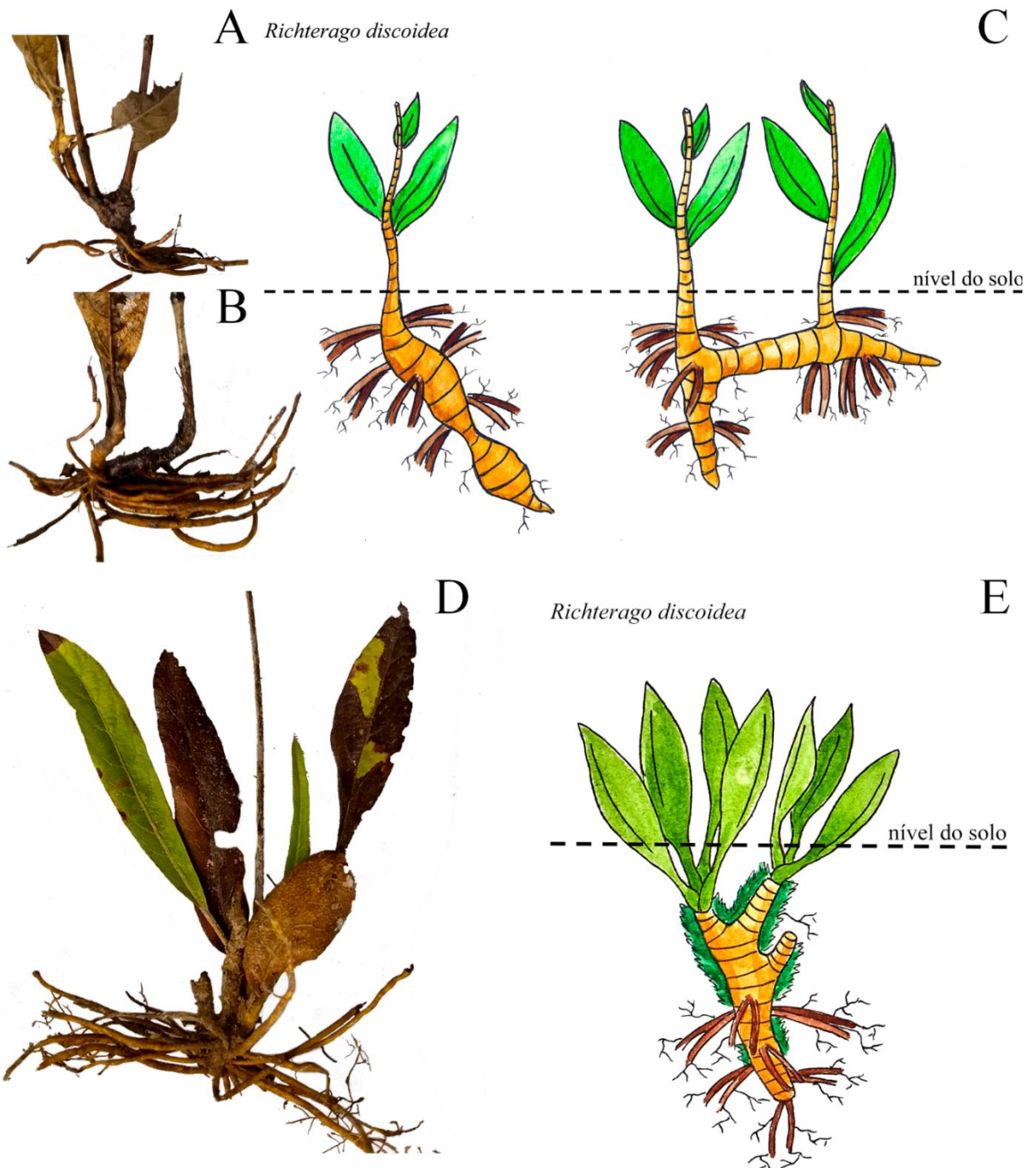


Figura 13. Sistema subterrâneo de *R. discoidea* (geófita). Indivíduo não ramificado (A); Indivíduo ramificado (B); Representação esquemática (C); Indivíduo apresentando o morfotipo variante (D); Representação esquemática (E).

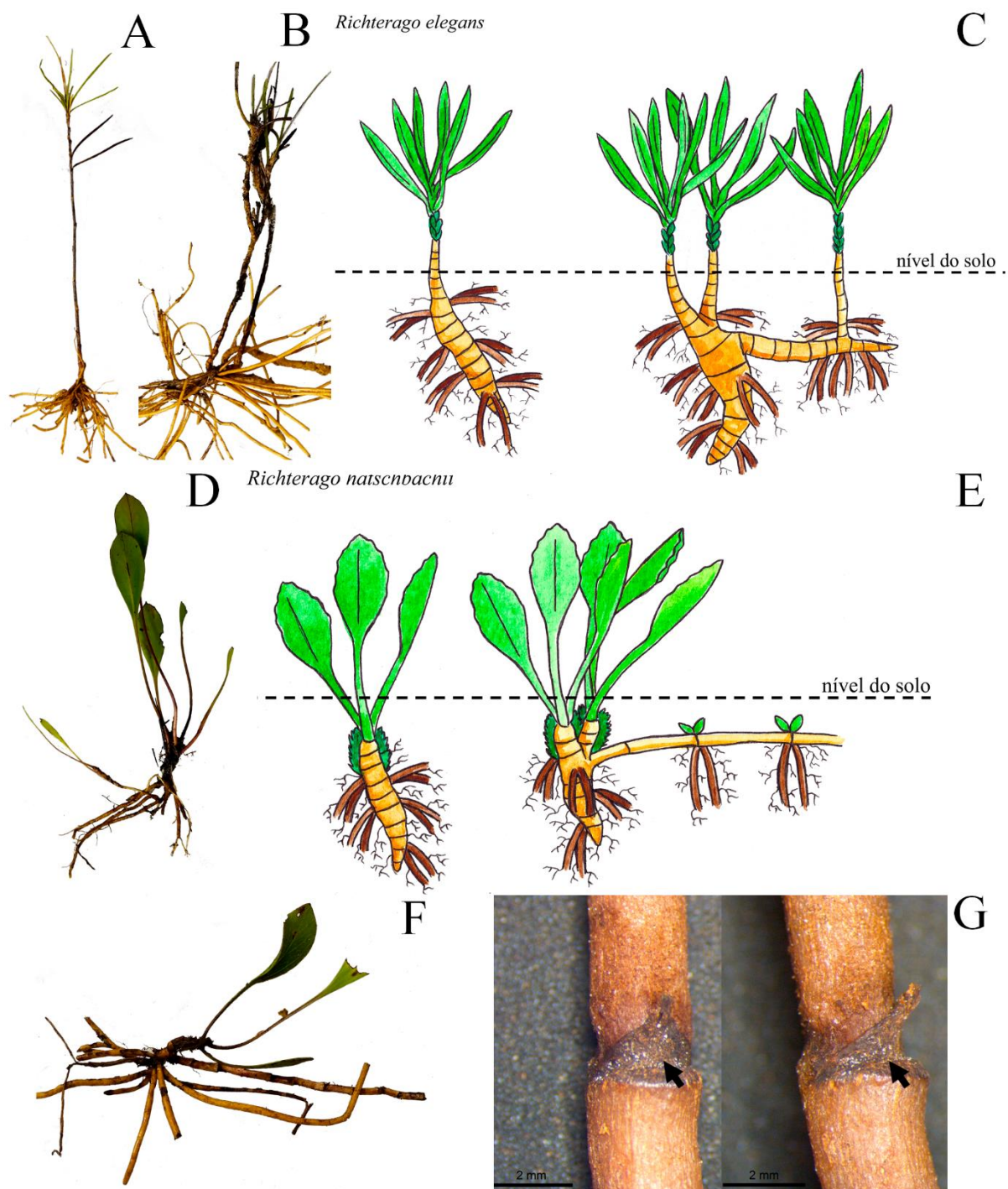


Figura 14. Sistema subterrâneo de *R. elegans* (geófito). Indivíduo coletado em campo, não ramificado (A); Indivíduo ramificado (B); Representação esquemática (C); Sistema subterrâneo de *R. hatschbachii* (geófito). Indivíduo não ramificado (D); Representação esquemática (E); Indivíduo ramificado (F); Catafilo (setas) na região nodal do caule plagiotrópico (G).

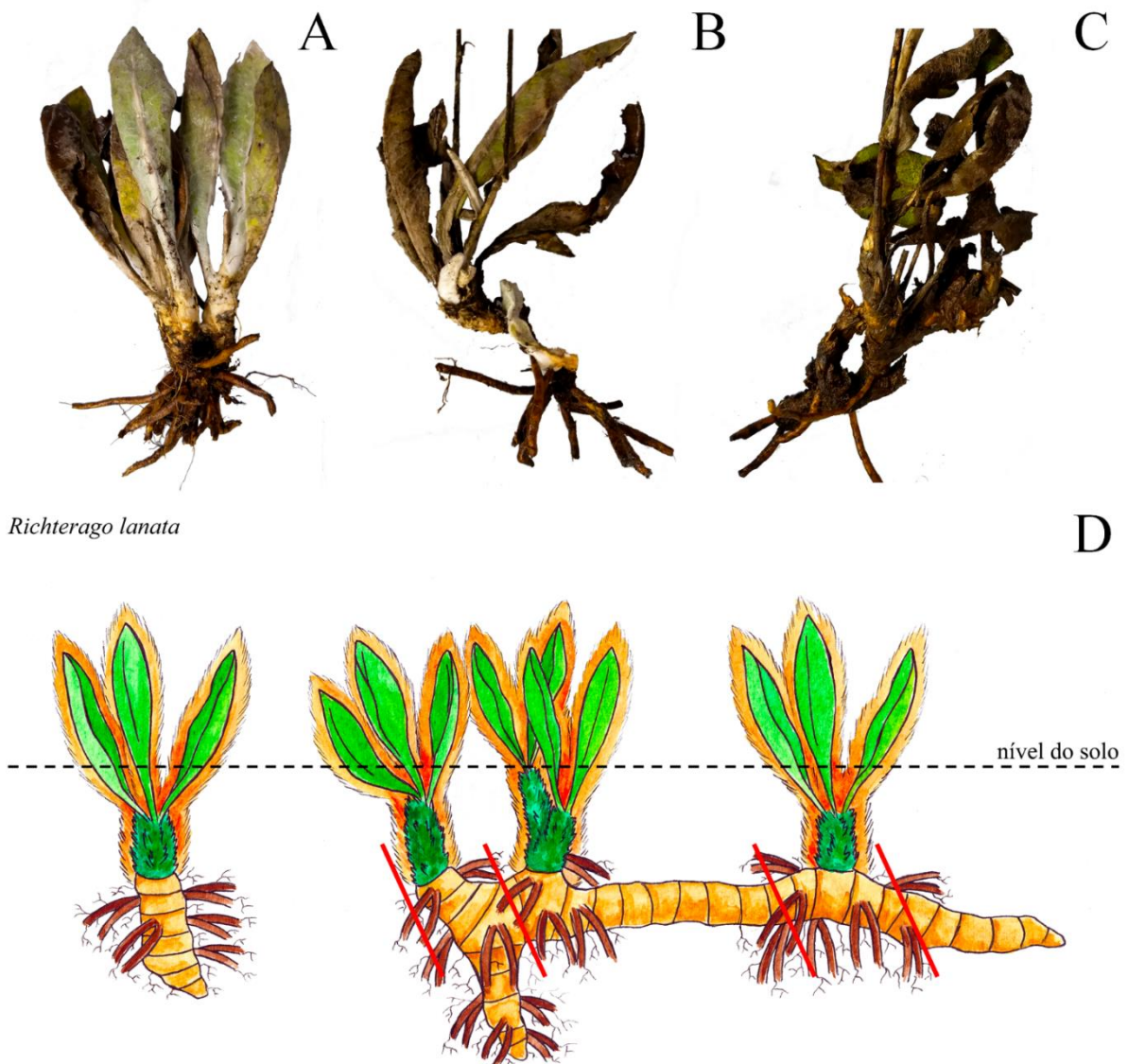


Figura 15. Sistema subterrâneo de *R. lanata* (geófita). Indivíduo não ramificado (A); Corpo principal de indivíduo fragmentado, portando o rizóforo (B). Fragmento de indivíduo, ramos aéreos crescendo a partir do caule plagiotrópico (C). Representação esquemática (D). O corpo principal B se refere à região marcada entre as barras à esquerda no esquema e o fragmento C se refere à região marcada entre as barras à direita.

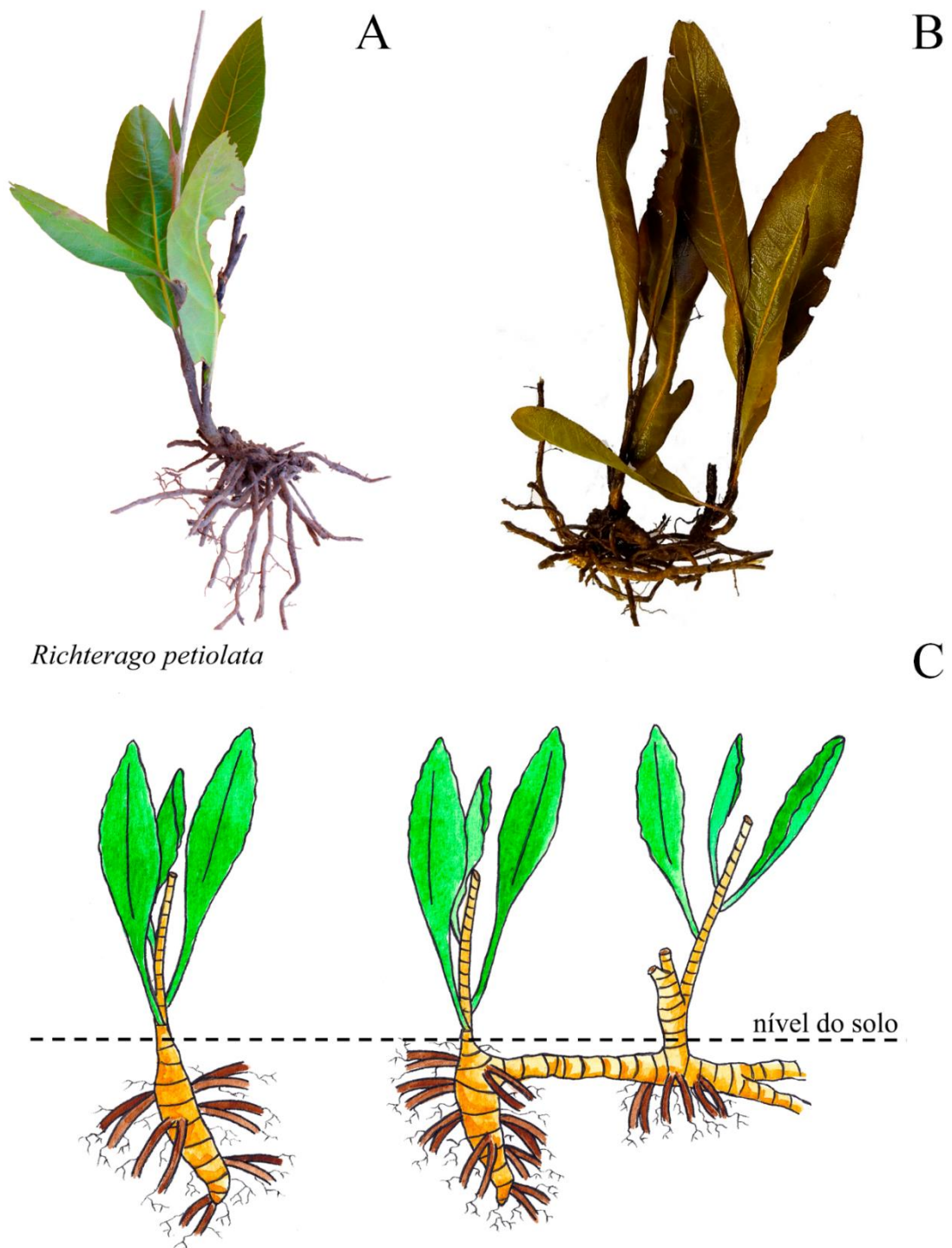


Figura 16. Sistema subterrâneo de *R. petiolata* (geófita). Indivíduo não ramificado (A); Indivíduo ramificado (B). Representação esquemática (C).

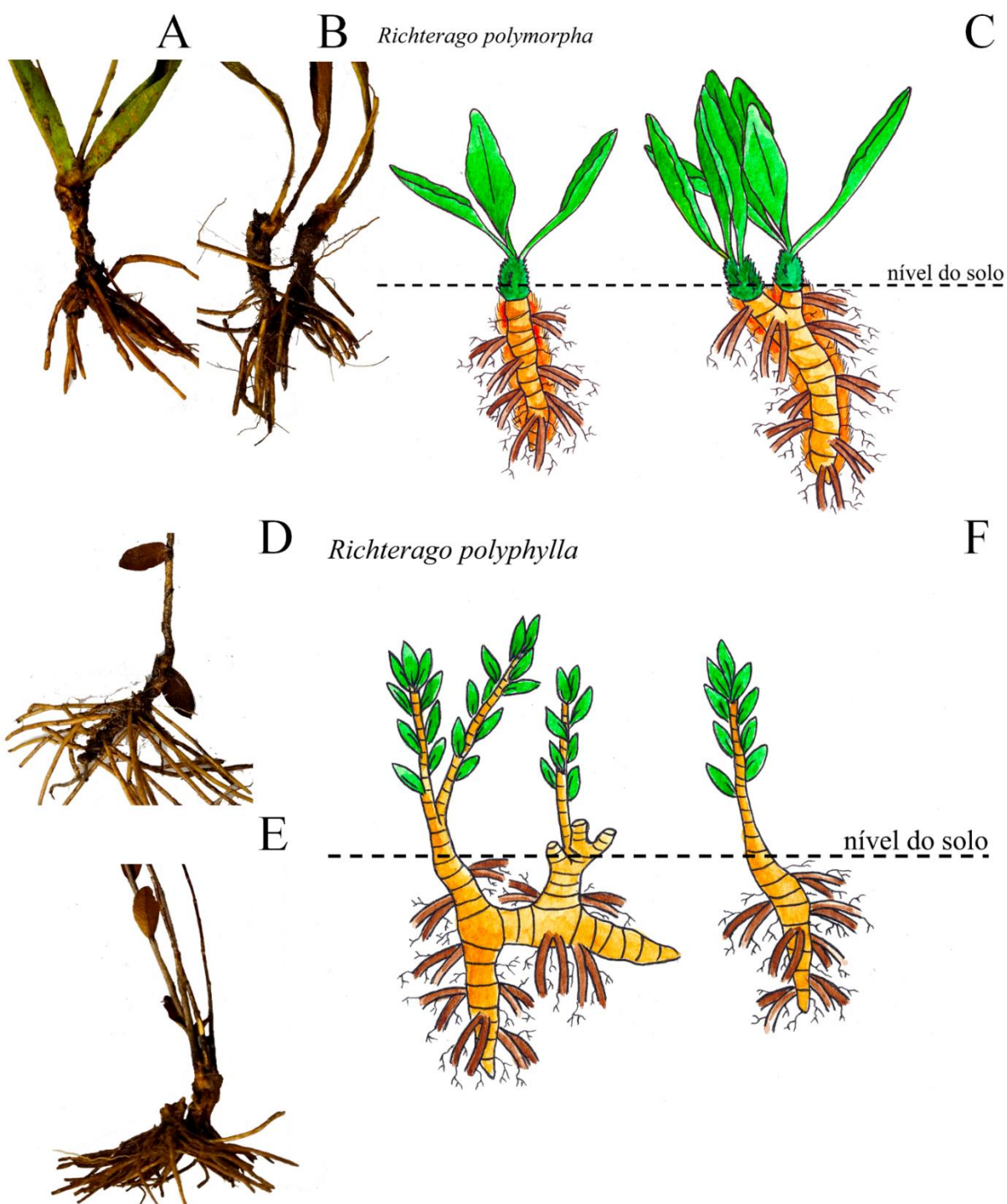


Figura 17. Sistema subterrâneo de *R. polymorpha* (geófito). Indivíduo não ramificado (A); Indivíduo ramificado (B); Representação esquemática (C). Sistema subterrâneo de *R. polyphylla* (geófito). Indivíduo não ramificado (D); Indivíduo ramificado (E); Representação esquemática (F).



Richterago radiata

C

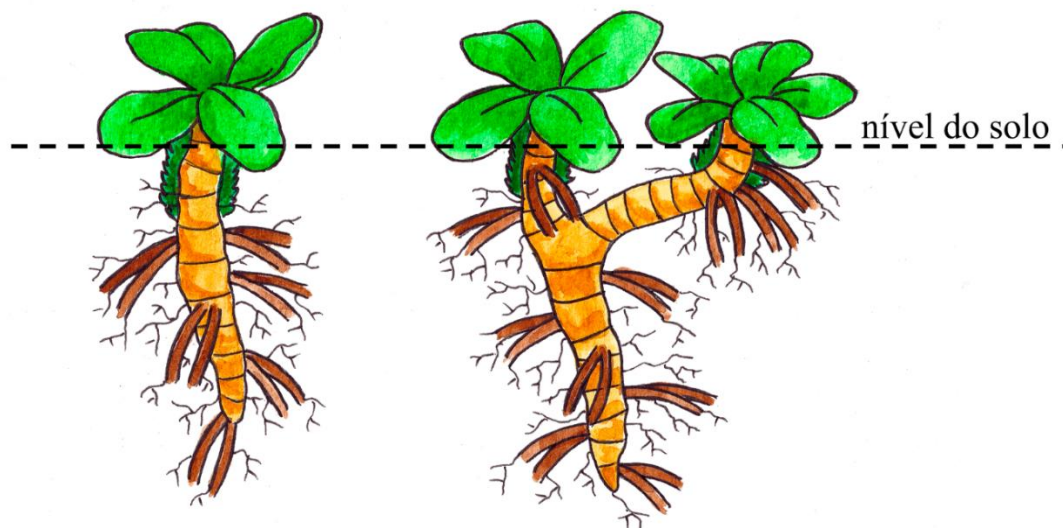
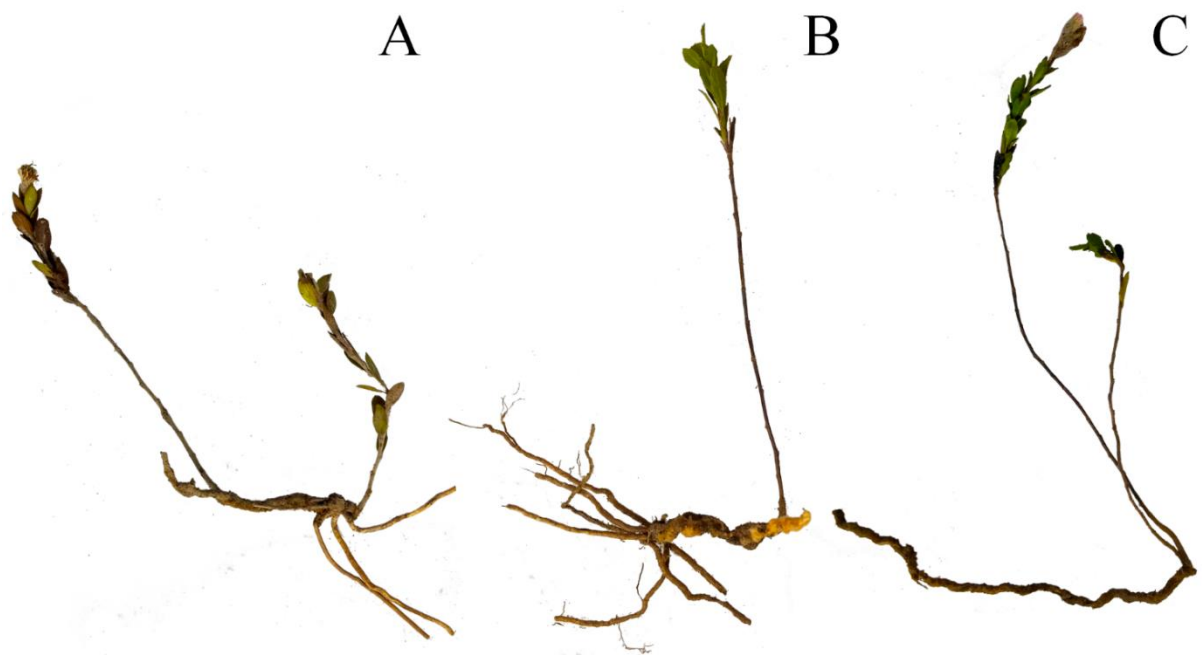


Figura 18. Sistema subterrâneo de *R. radiata* (geófito). Indivíduo não ramificado (A); Indivíduo ramificado (B). Representação esquemática (C).



Richterago caulescens

D

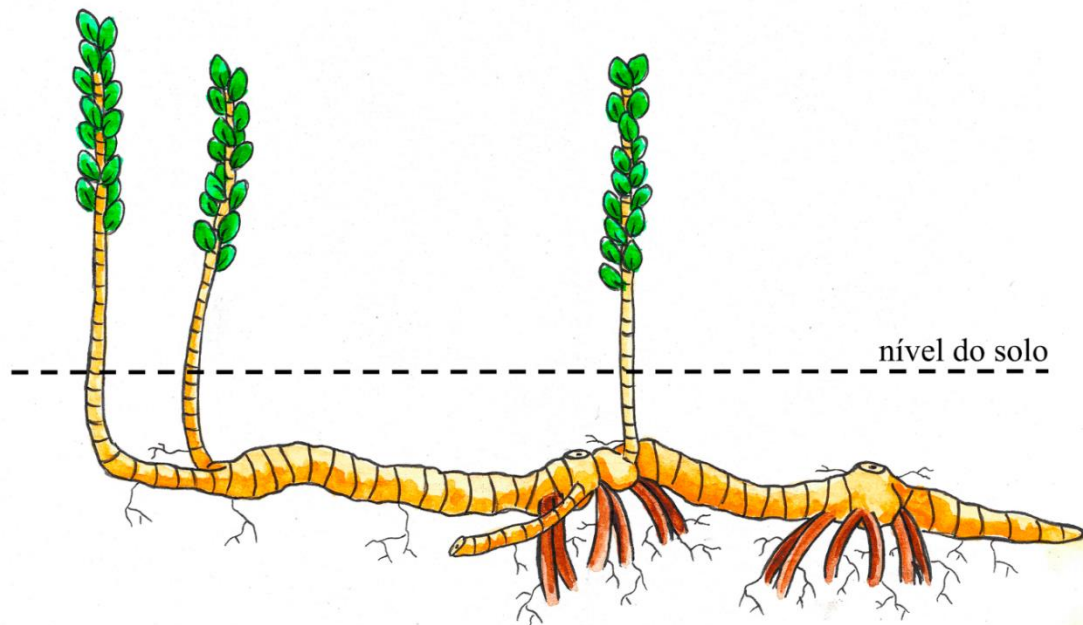
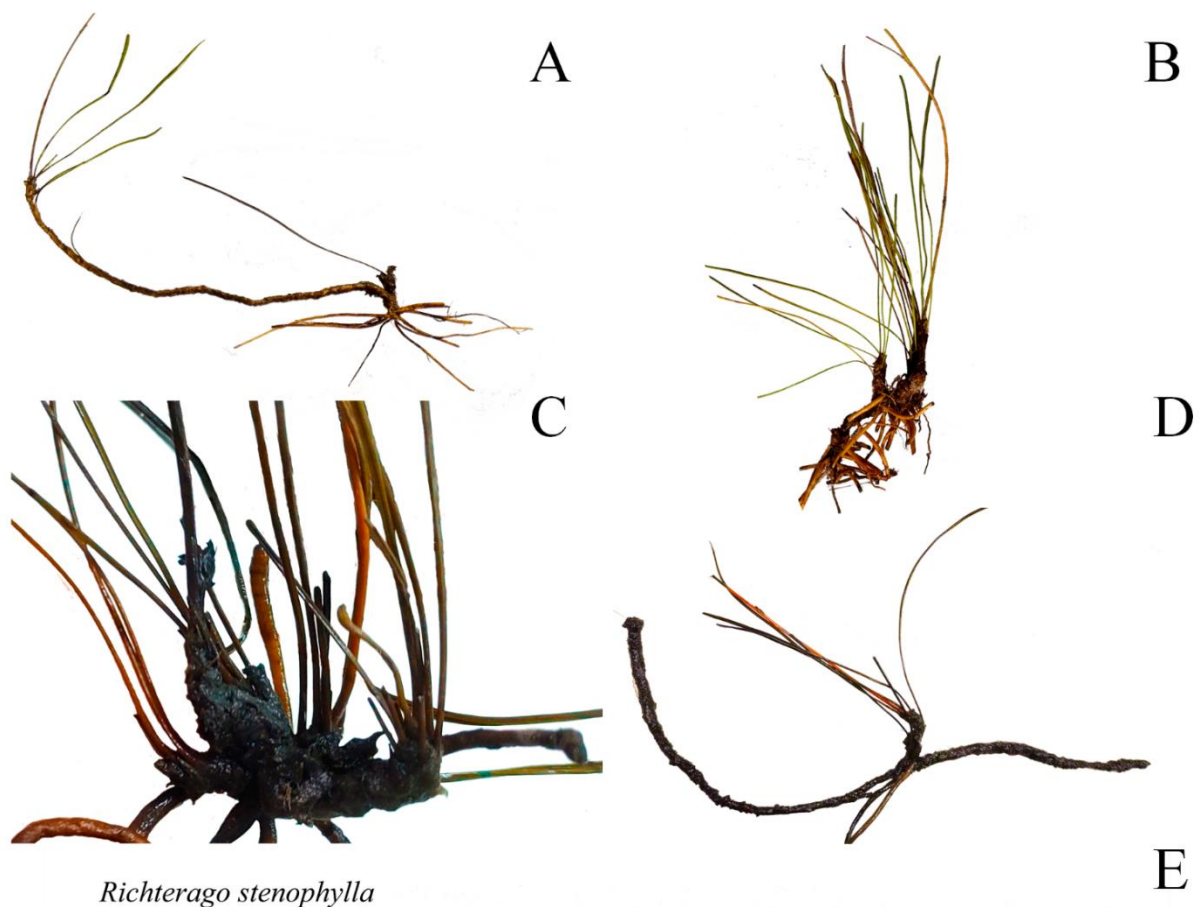


Figura 19. Sistema subterrâneo de *R. caulescens* (geófita). Indivíduo coletado em campo, ramificado (A); Fragmento de indivíduo (B); Fragmento de indivíduo, evidenciando o longo rizoma (C); Representação esquemática (D).



Richterago stenophylla

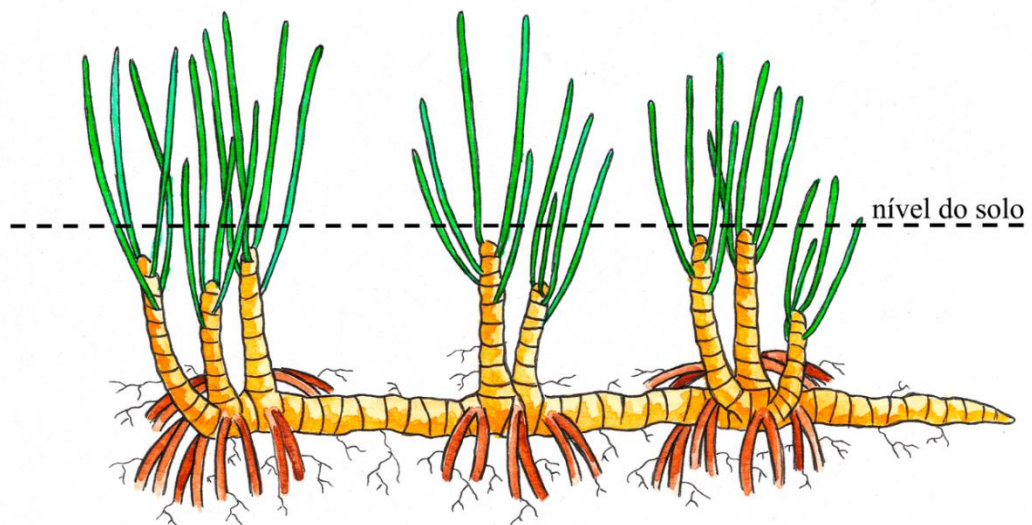


Figura 20. Sistema subterrâneo de *R. stenophylla*. Fragmento de indivíduo coletado (A); Fragmento de indivíduo (B); Diversos ramos aéreos partindo de uma mesma região do rizoma (C); Fragmento de indivíduo, evidenciando o comprimento do rizoma em relação ao ramo aéreo (D); Representação esquemática (E).

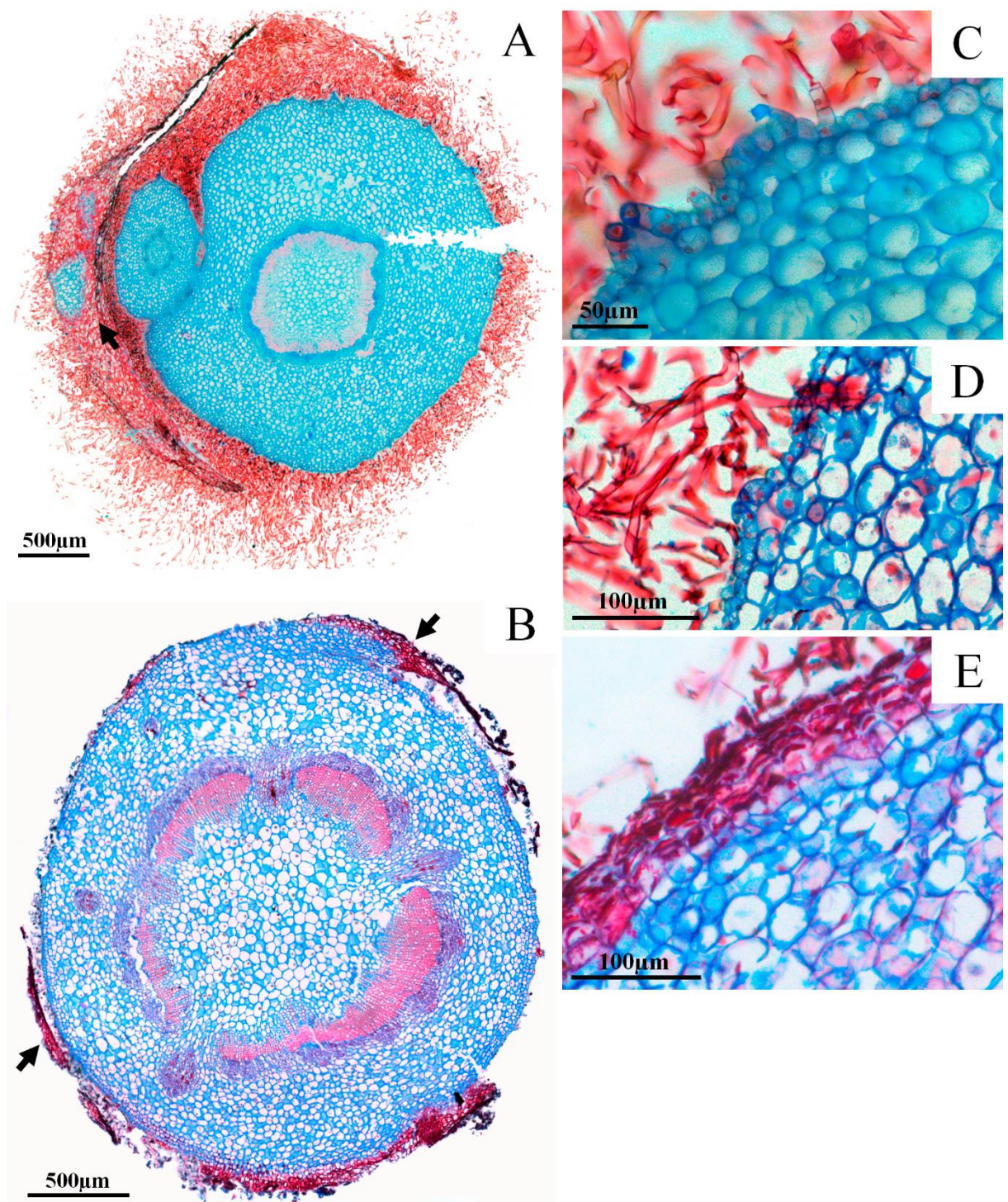


Figura 21. Secções transversais do caule subterrâneo de *Richterago*. Aspecto geral, evidenciando a presença de tricomas, gemas e catáfilos (setas) em *R. stenophylla* (A) e *R. riparia* (B). Estômatos elevados e epiderme uniseriada ocorrem em *R. stenophylla* (C) e *R. angustifolia* (D). Periderme em *R. discoidea* (E).

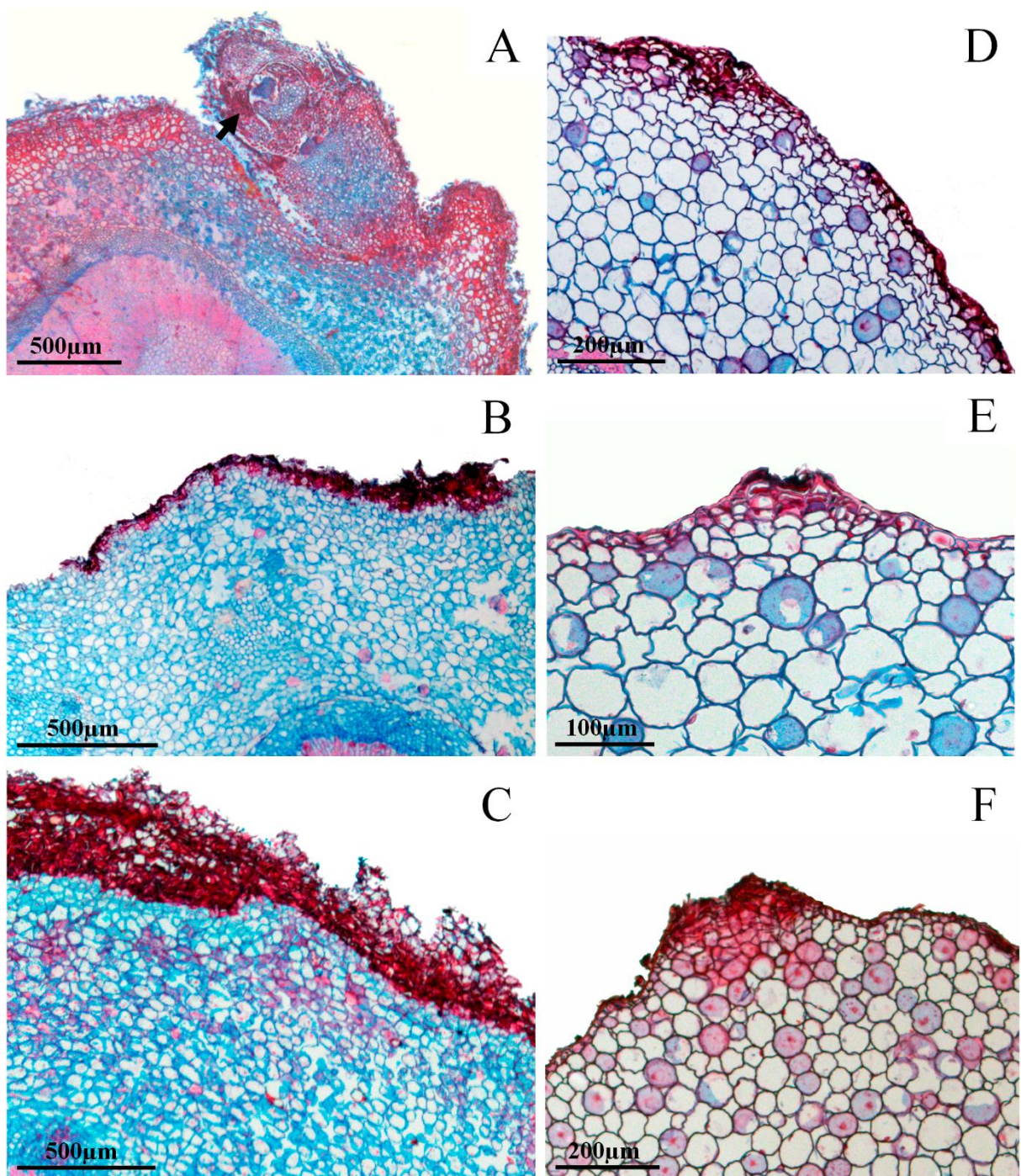


Figura 22. Secções transversais do caule de *R. angustifolia*, demonstrando a presença de gemas com primórdios foliares (seta, A) e células suberizadas em *R. angustifolia** (B). No caule subterrâneo principal de *R. hatschbachii* (C), o súber encontra-se com mais camadas quando comparado à região de ramificação do caule (D). É possível observar diversas lenticelas nos ramos subterrâneos de *R. hatschbachii* (D, E e F).

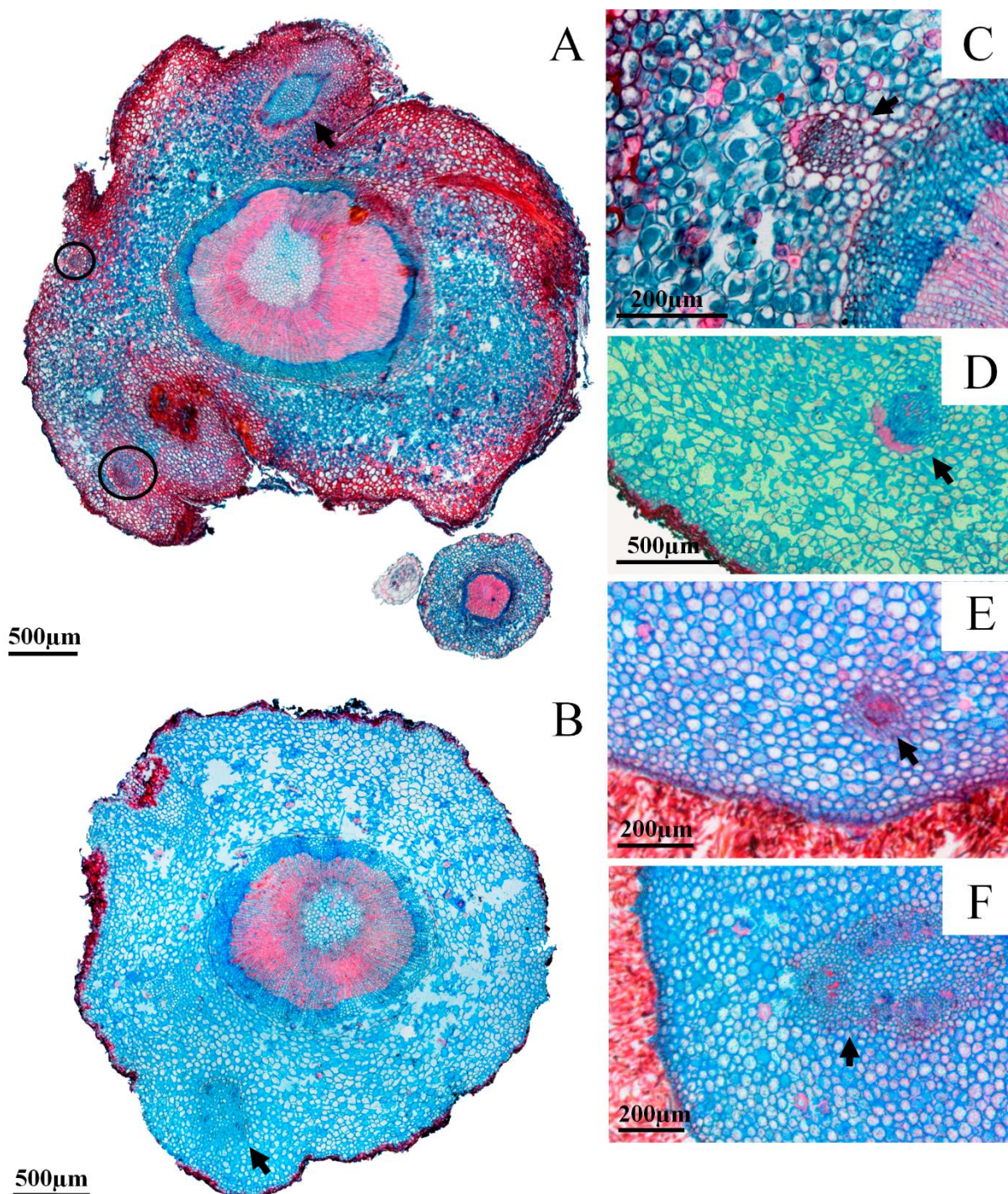


Figura 23. Secções transversais do caule de *R. angustifolia* (A) e *R. angustifolia** (B), com presença de gemas caulinares (setas), traços foliares (círculos) e esclereides no córtex. Detalhe do traço foliar (setas) na região cortical em *R. angustifolia* (C), *R. hatschbachii* (D) e *R. stenophylla* (E). Em *R. stenophylla* é possível observar esclereides na região cortical (F).

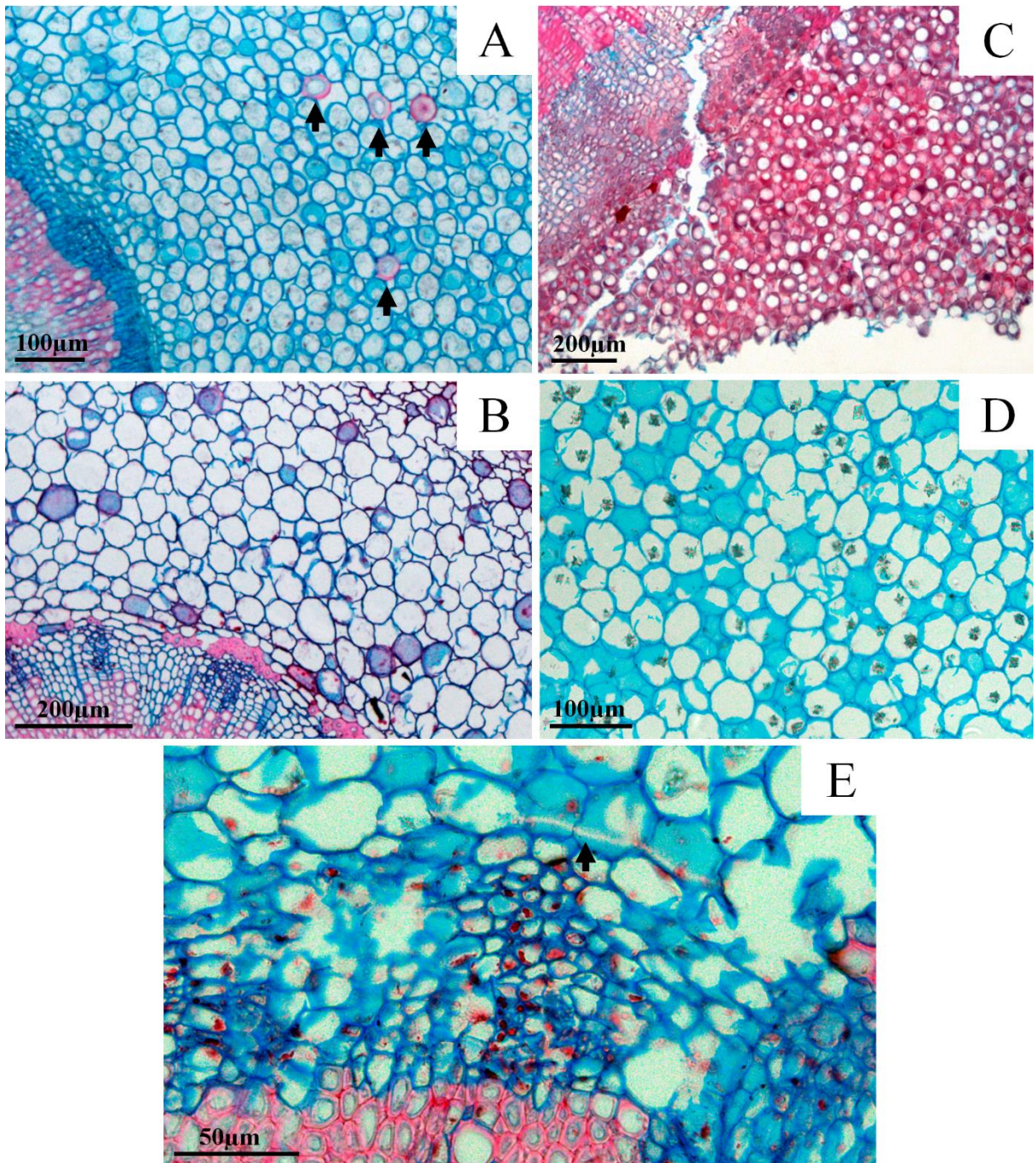


Figura 24. Secções transversais do caule subterrâneo. Detalhe da região cortical de *R. stenophylla* (A), com presença de esclereides (setas) e espaços intercelulares; Região cortical de *R. hatschbachii* (B), com ausência de esclereides e presença de espaços intercelulares. Em *R. lanata* (C) não é possível visualizar esclereides ou espaços intercelulares em secção transversal. Presença de cristais nas células corticais de *R. riparia* (D), endoderme com estria de Caspary (seta, E).

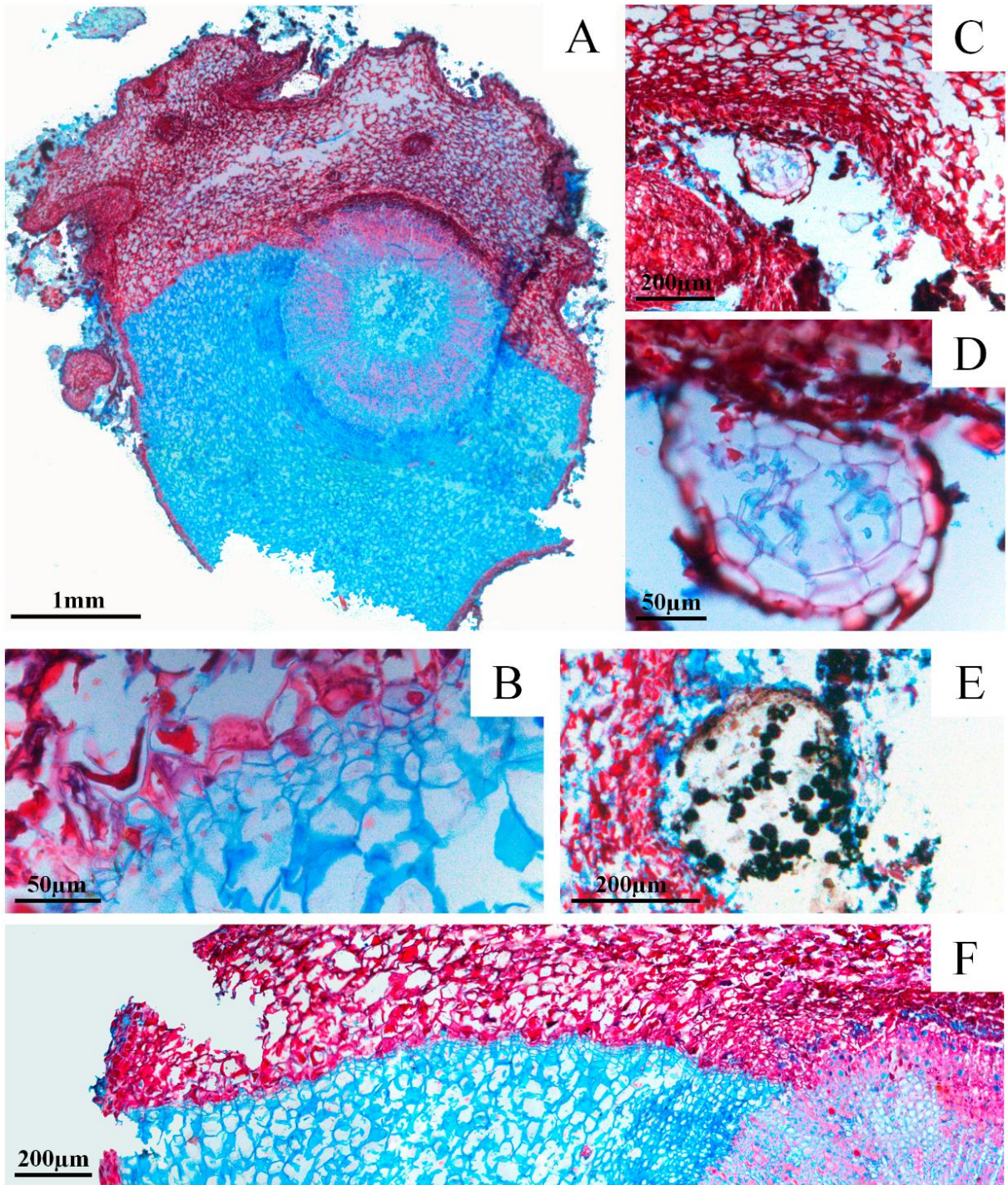


Figura 25. Secções transversais do caule de *R. conduplicata*. Visão geral (A), com amplo tecido suberizado envolvendo partes das da periderme, córtex e cilindro vascular. Meristema de cicatrização ampliado (B), presença de bolsões (C) no tecido lesionado contendo hifas (D) e esporos (E). Meristema de cicatrização se estendendo do revestimento até o tecido vascular (F).

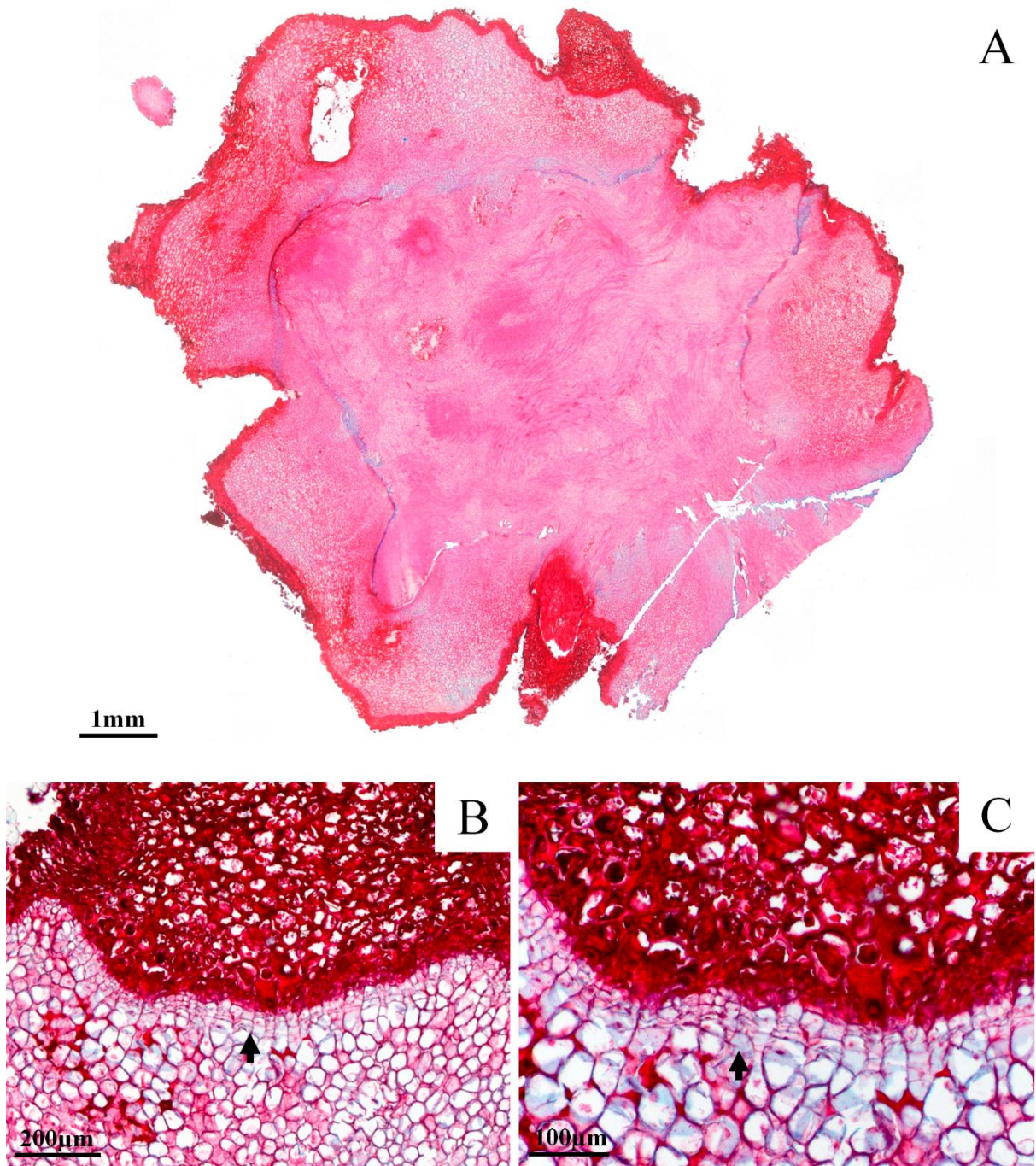


Figura 26. Secções transversais do caule de *R. discoidea*, em região de plexo vascular, com tecido suberizado abrangendo partes da periderme e do córtex (A). Detalhe do meristema de cicatrização (setas) interno ao tecido suberizado (B e C).

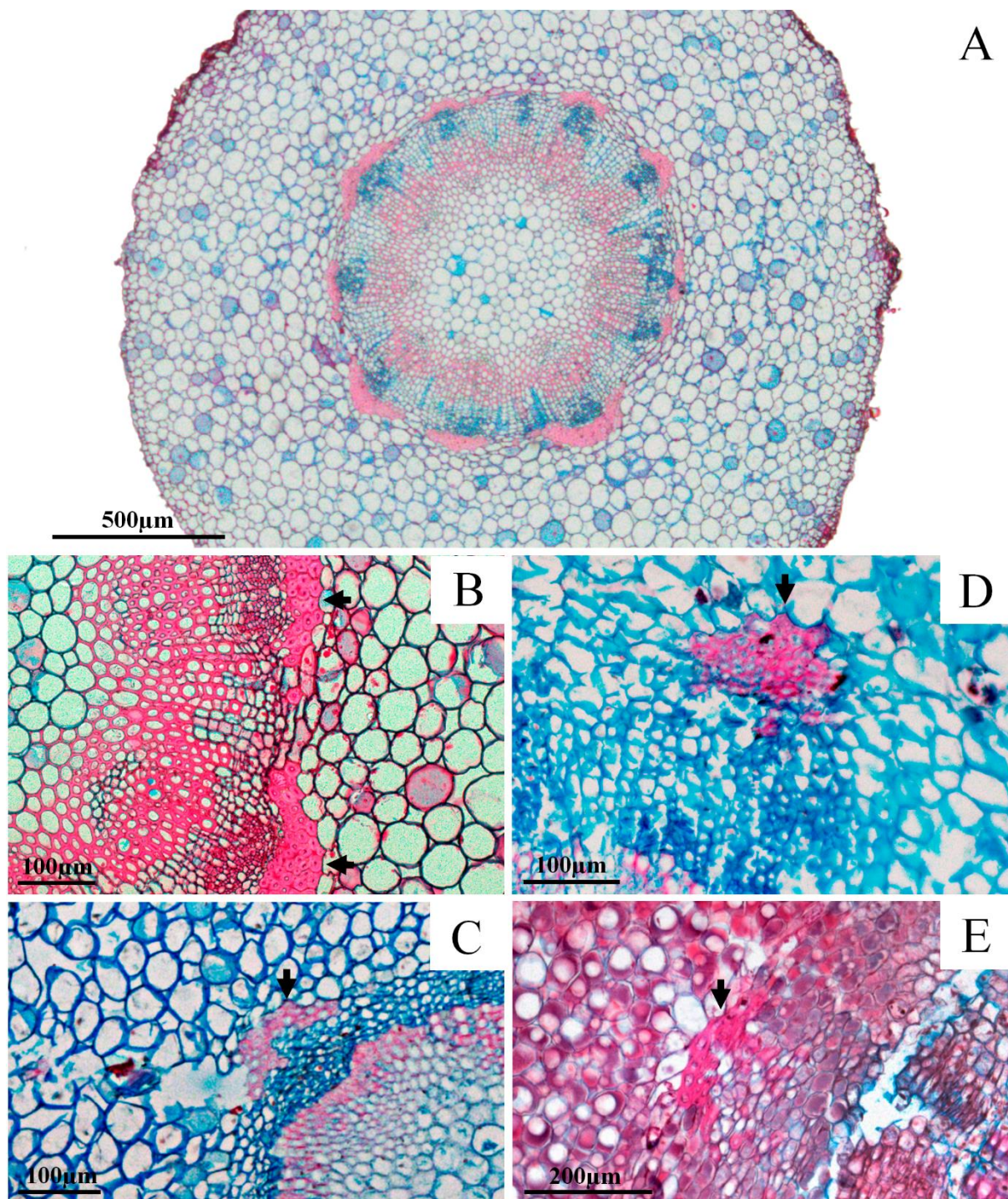


Figura 27. Secções transversais do caule subterrâneo. Cilindro vascular do caule de *R. hatschbachii* (A), com fibras pericíclicas (seta, B), ocorrendo também em *R. stenophylla* (seta, C), *R. conduplicata* (seta, D) e *R. lanata* (seta, E).

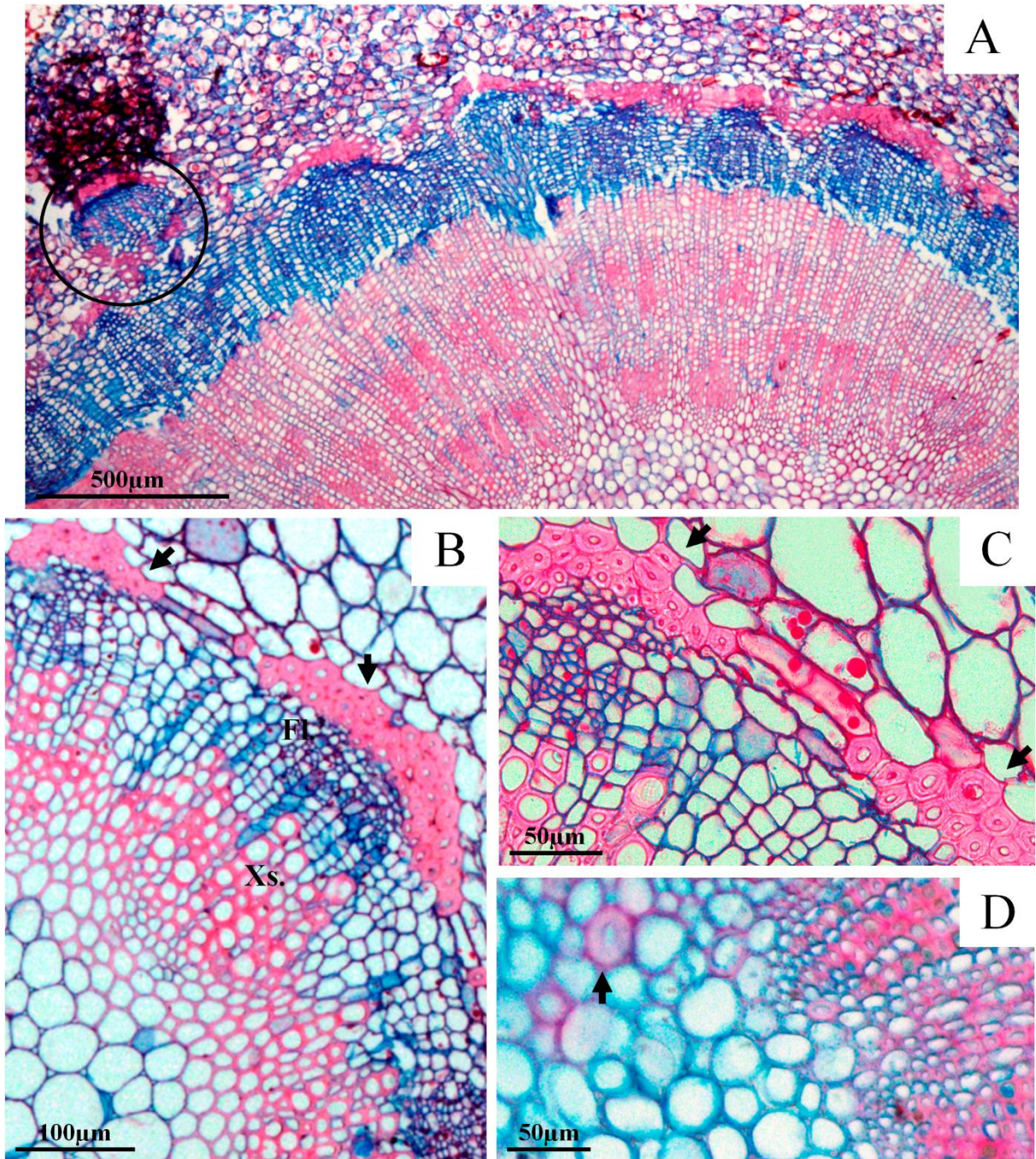


Figura 28. Secções transversais do caule subterrâneo. *Richterago discoidea** (A), mostrando traço foliar no córtex (elipse), e no cilindro vascular é possível visualizar as fibras pericíclicas (seta, B), floema (Fl.) e xilema secundário (Xs.). Em *R. hatschabchii* (B e C) é possível visualizar as fibras pericíclicas (seta). Presença de esclereides na região medular em *R. angustifolia** (seta, D).

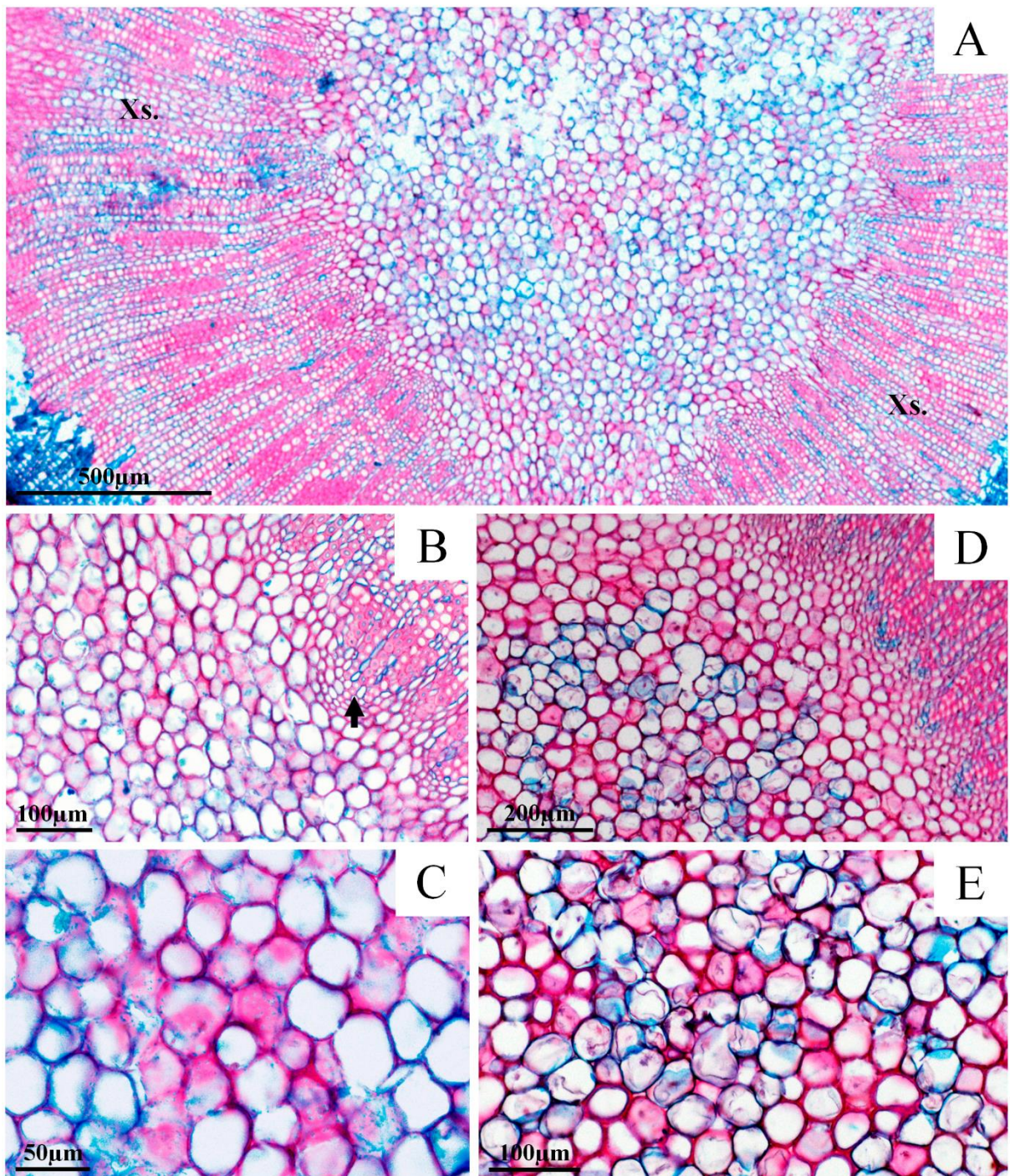


Figura 29. Secções transversais do caule subterrâneo. Em *R. discoidea** (A), com xilema em crescimento secundário (Xs.), sendo possível observar a diferenciação endarca do xilema primário (seta, B) e algumas células da medula apresentando parede secundária (C). O mesmo padrão pode ser observado em *R. lanata*, a diferenciação endarca do xilema primário (seta, D) e a presença de células com parede secundária na medula (E).

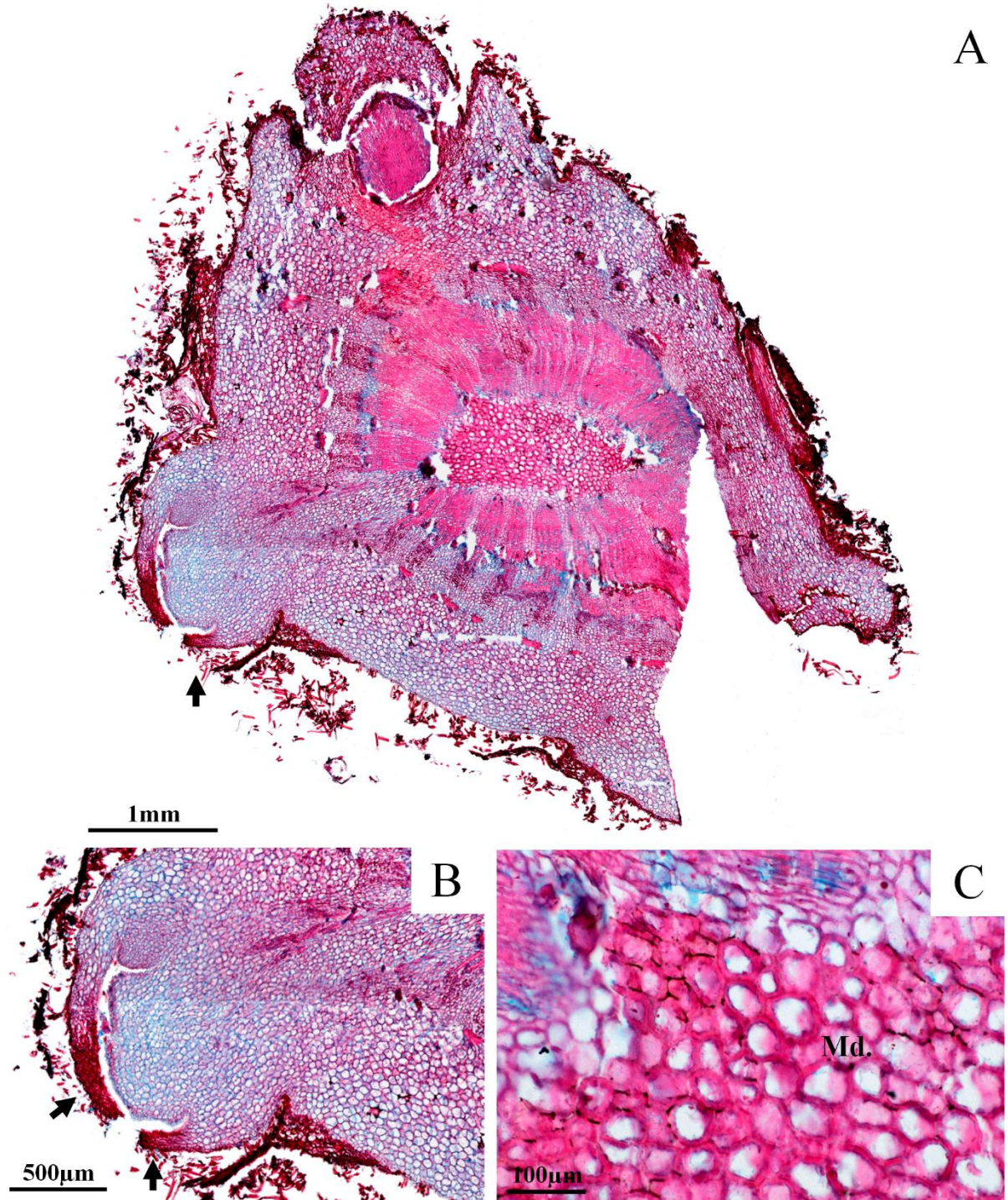


Figura 30. Secções transversais do caule subterrâneo. Em *R. discoidea* (A), demonstrando o revestimento com tricomas, periderme e a presença de gema caulinar (seta). Detalhe da gema caulinar com presença de perfis (setas, B). A medula (Md.) encontra-se em sua totalidade com parede secundária e lignificação (C).

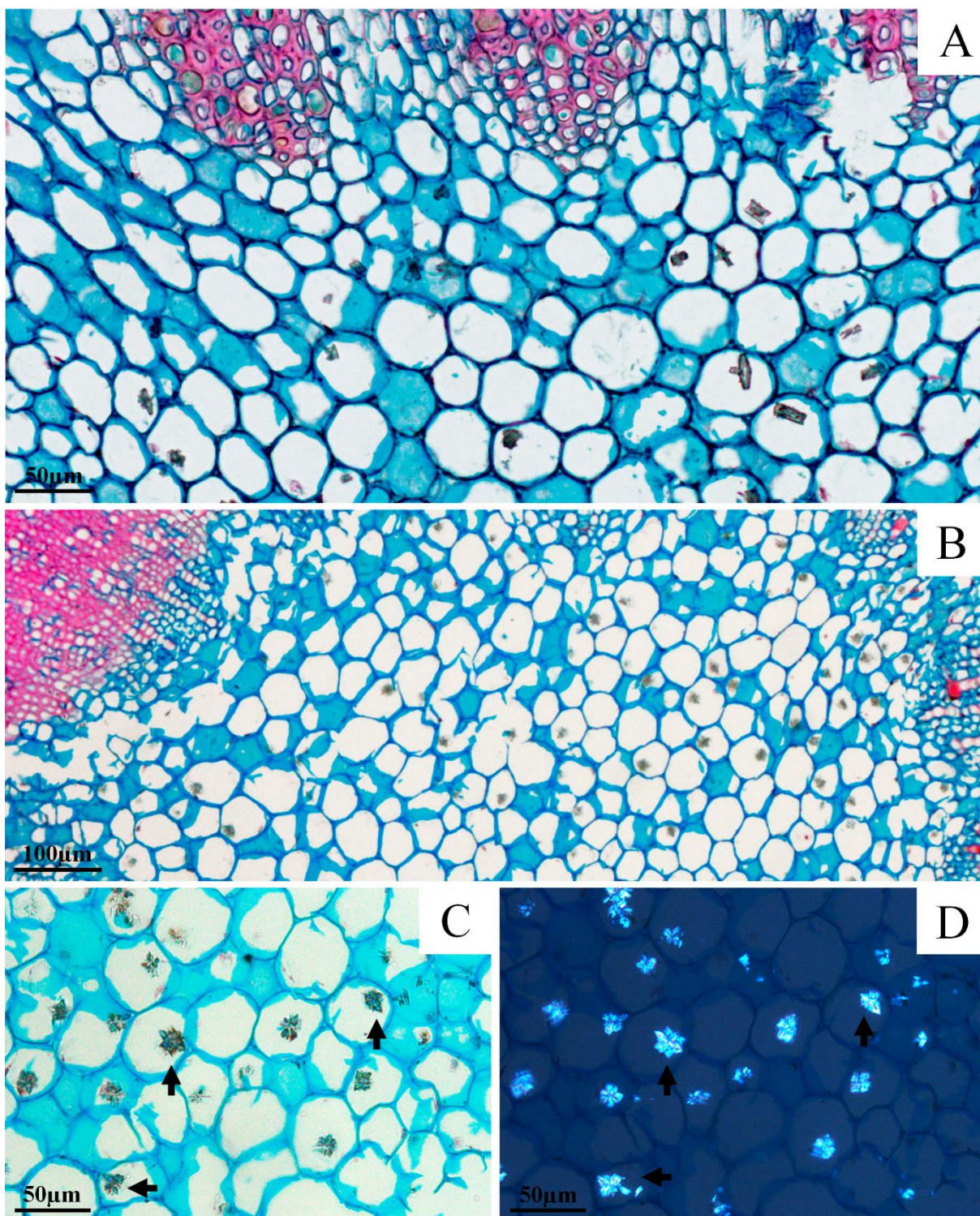


Figura 31. Secções transversais do caule de *R. hatschbachii* (A) e *R. riparia* (B), demonstrando a presença de cristais na região medular. Imagens ampliadas dos cristais de *R. riparia* (setas, C) e em luz polarizada (D).

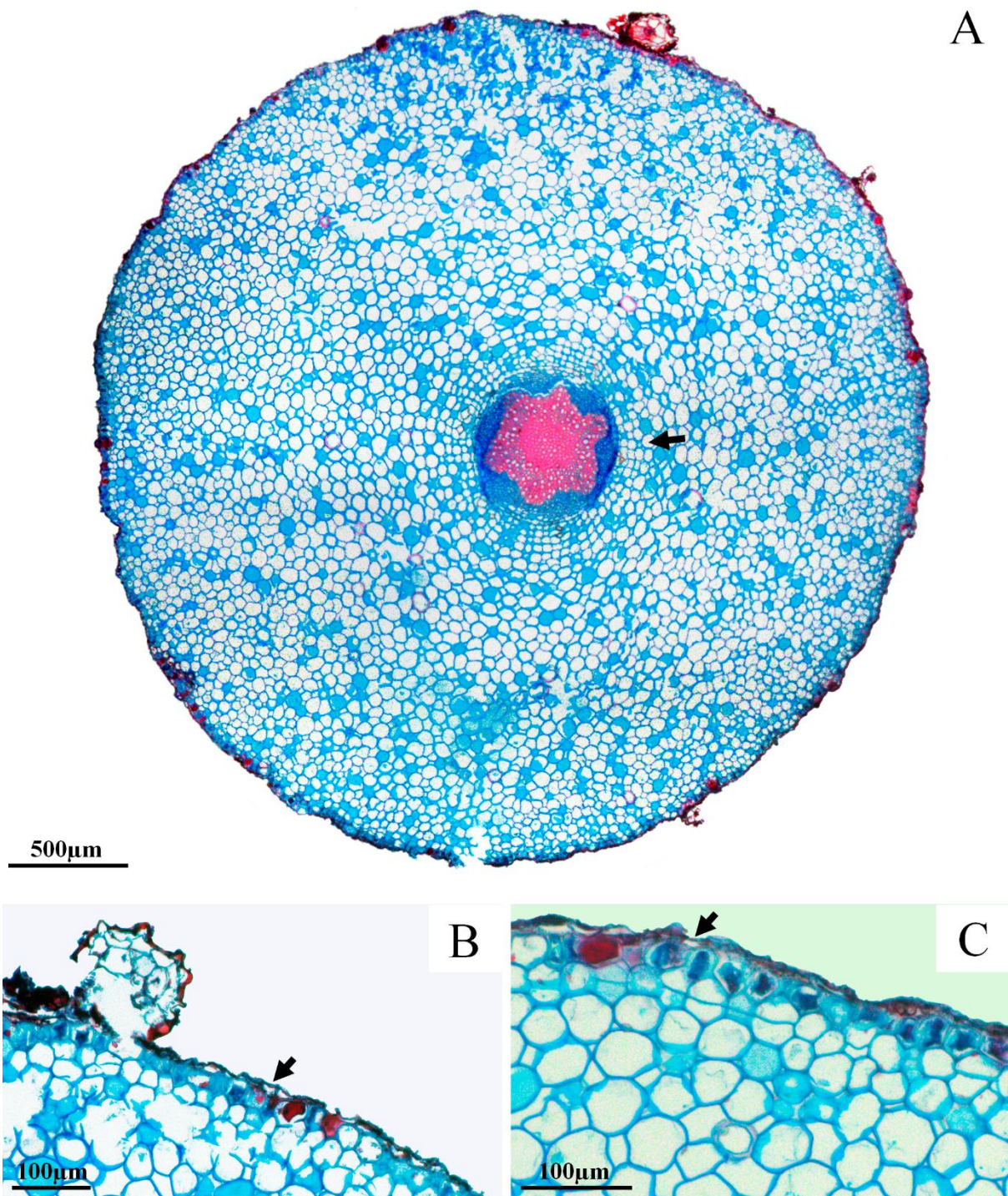


Figura 32. Secções transversais da raiz adventícia. Em *R. conduplicata* (A) mostrando a ampla região cortical, com células radiadas na região mais interna (seta). Detalhe do sistema de revestimento, constituído pela epiderme unisseriada (setas, em B e C).

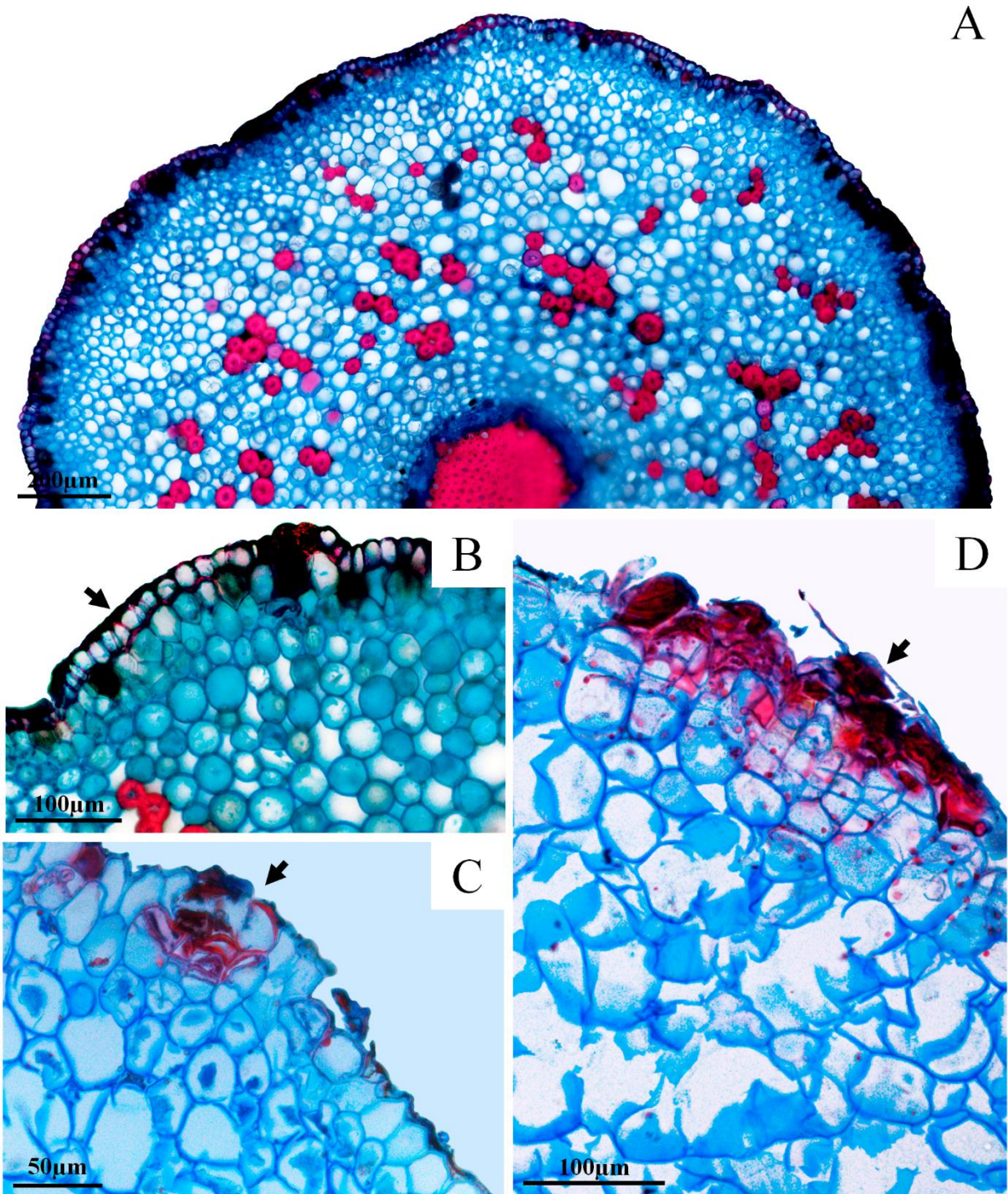


Figura 33. Secções transversais da raiz adventícia. Em *R. campestris* (A), mostrando a presença de esclereídes no córtex e o cilindro vascular com a região central formada por células lignificadas. Detalhe da epiderme unisseriada (seta, B) e de lenticelas em *R. stenophylla* (seta, C), *R. angustifolia** (seta, D).

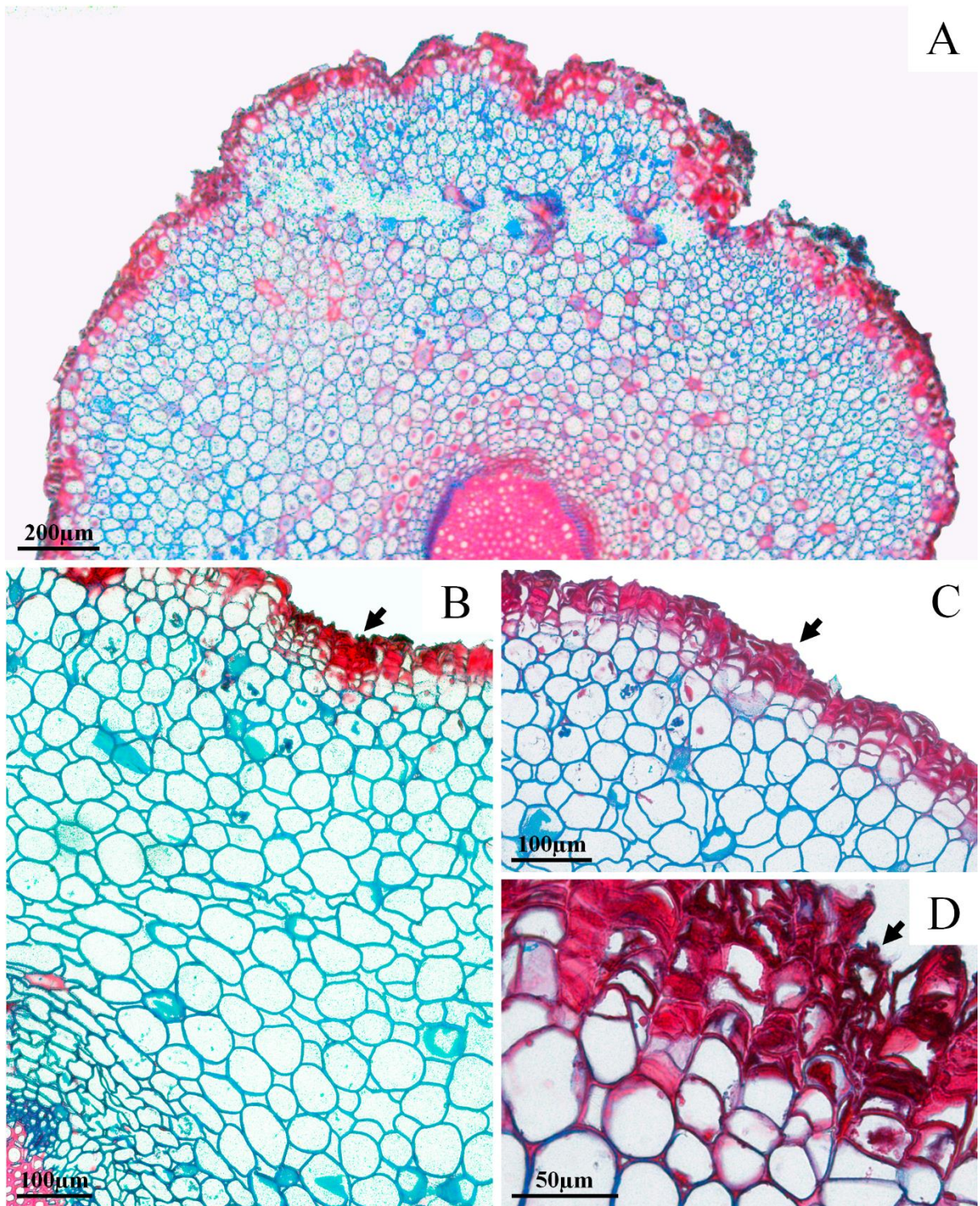


Figura 34. Secções transversais da raiz adventícia. Em *Richterago discoidea* (A), com células subepidérmicas lignificadas. Detalhes da periderme em *R. hatschbachii* (setas, B-D).

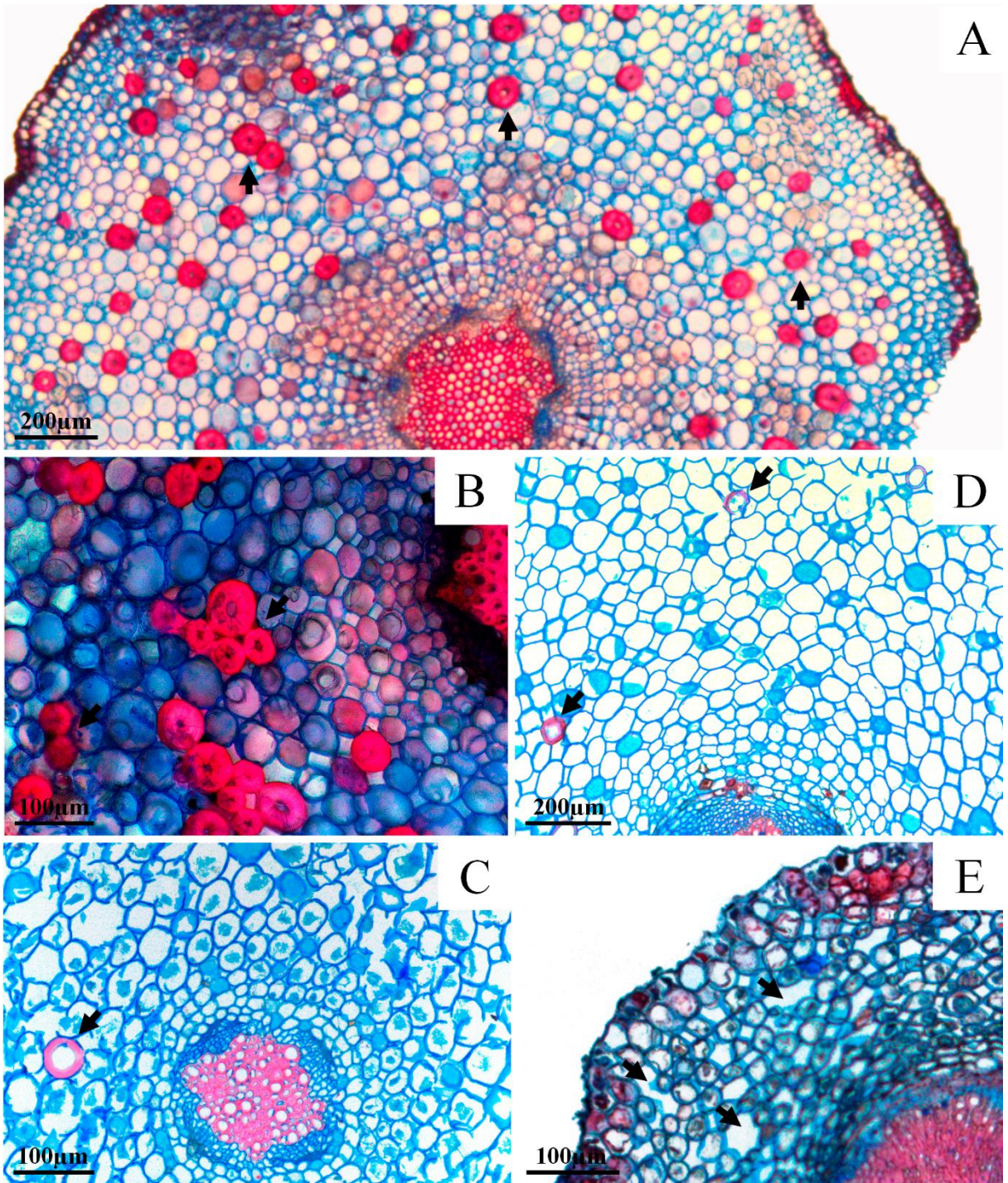


Figura 35. Secções transversais da raiz adventícia. Em *R. campestris* (A e B), mostrando a região cortical com presença de esclereides (setas), como também em *R. conduplicata* (seta, C) e *R. stenophylla* (seta, D). Detalhe da região cortical em *R. angustifolia*, mostrando os espaços intercelulares (setas, E).

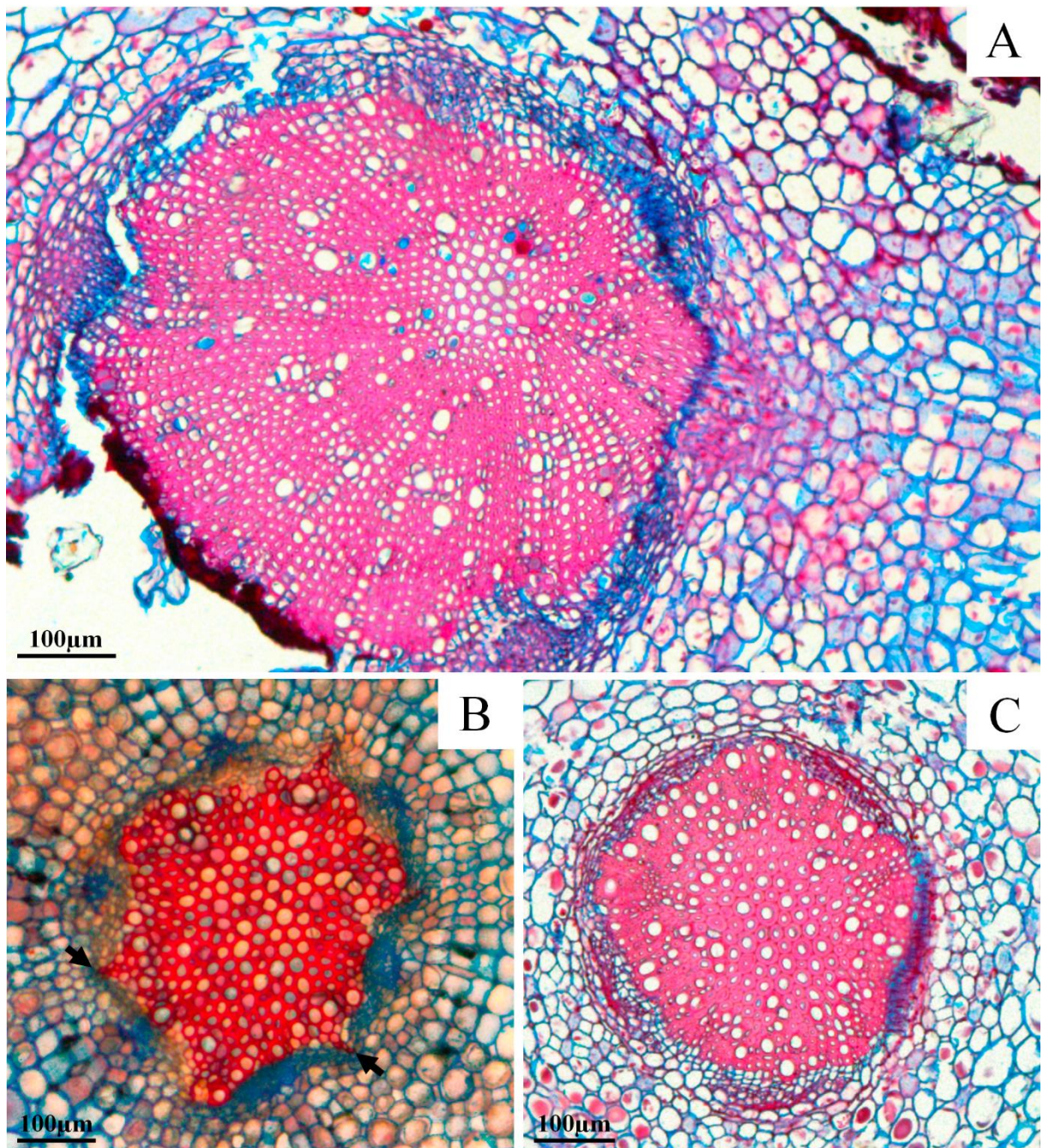


Figura 36. Secções transversais da raiz adventícia. Em *R. riparia* (A) e *R. campestris* (B), evidenciando a maturação exarca do xilema primário (seta, B). Em todas as espécies, incluindo *R. discoidea* (C), é possível notar a lignificação das células na região central do cilindro vascular.

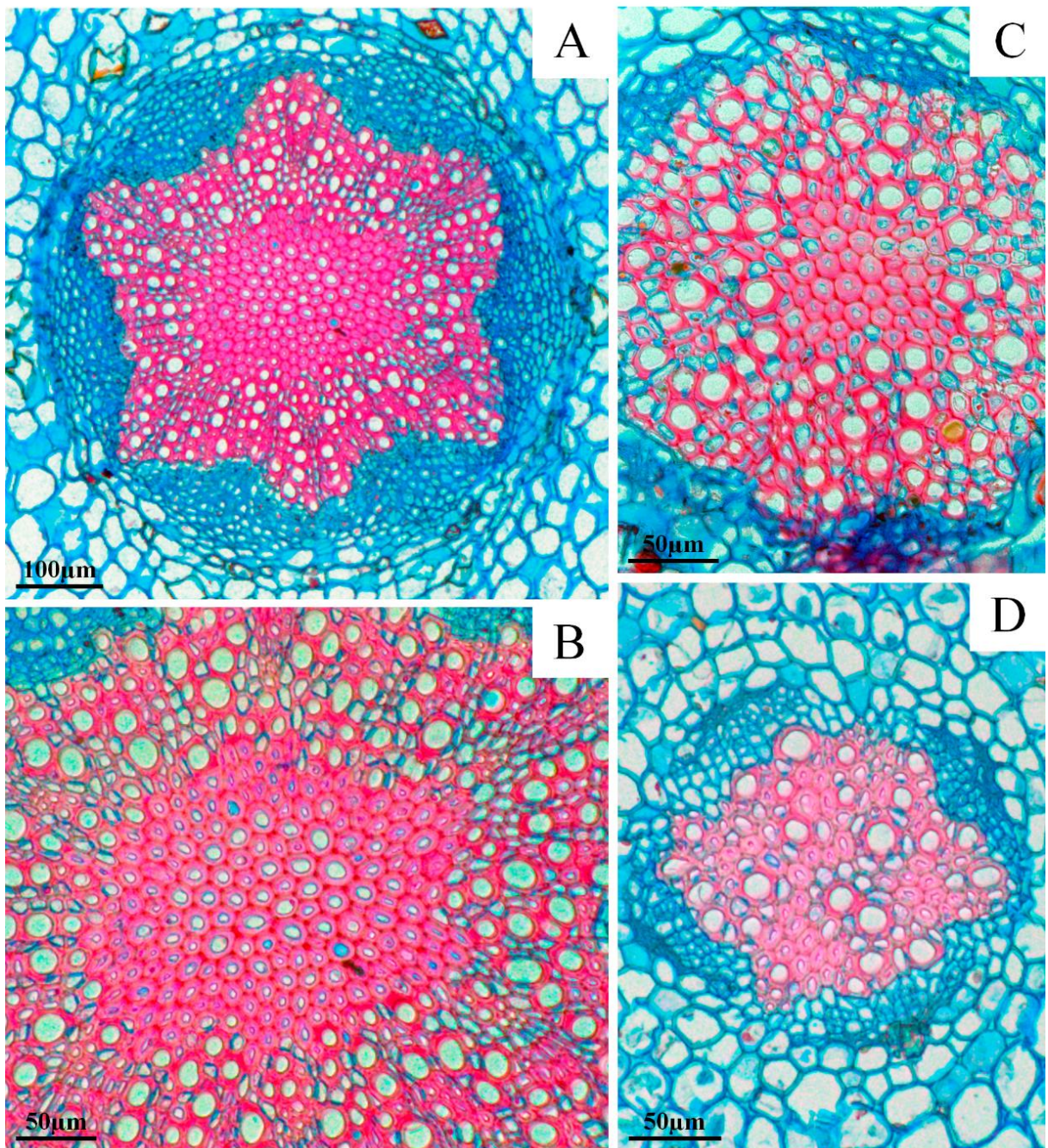


Figura 37. Secções transversais da raiz adventícia. Detalhe do cilindro vascular com a região central lignificada em *R. conduplicata* (A e B), *R. angustifolia** (C), e *R. stenophylla* (D).

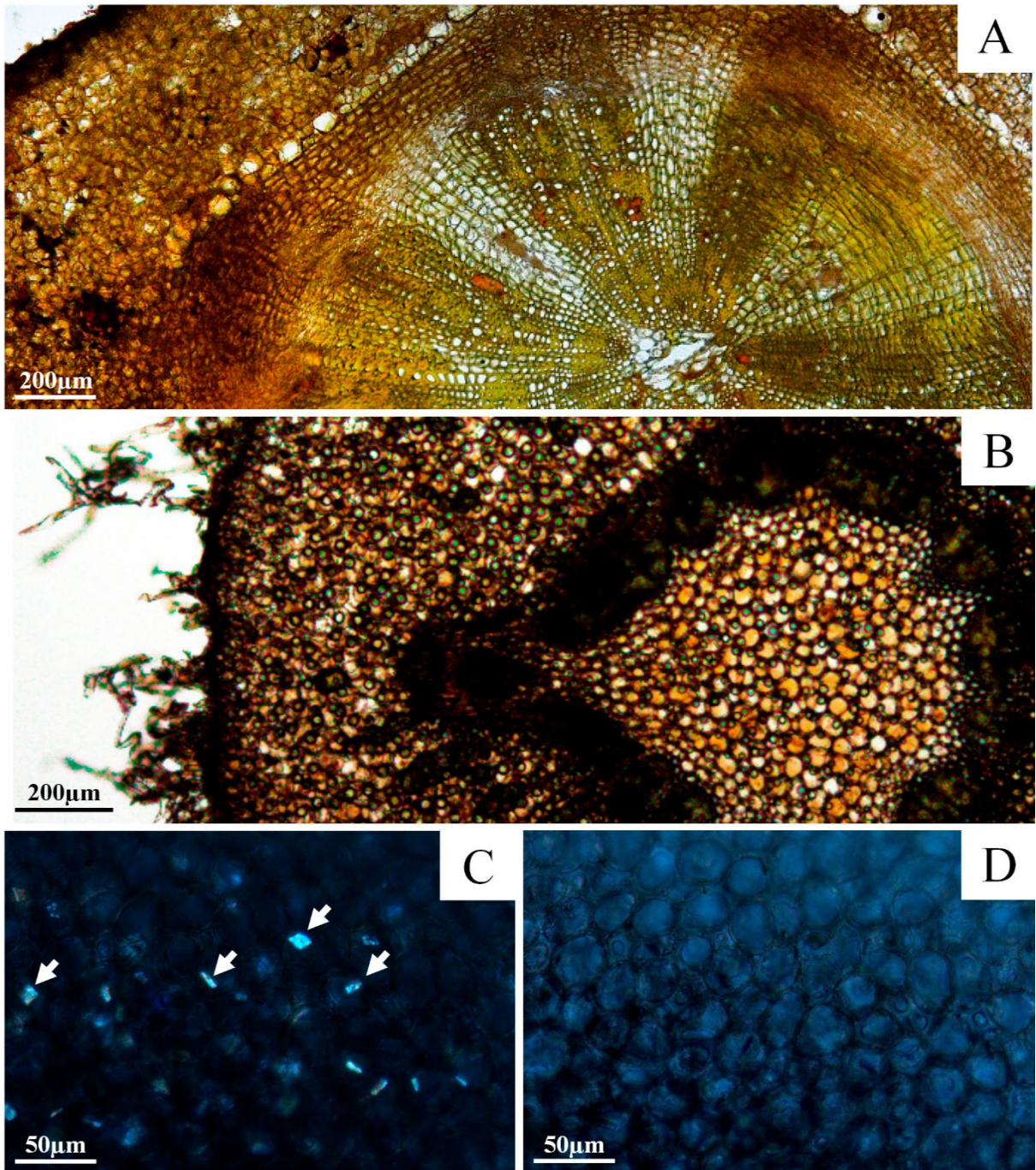


Figura 38. Secções transversais do caule subterrâneo submetidas ao teste com lugol (A e B). Em *R. campestris* a partir de indivíduo na fenofase de frutificação (A) e *R. stenophylla* (B). C e D. Secções transversais da raiz adventícia de indivíduo de *R. campestris* em floração, mostrando sob luz polarizada (C) os cristais de inulina (seta).

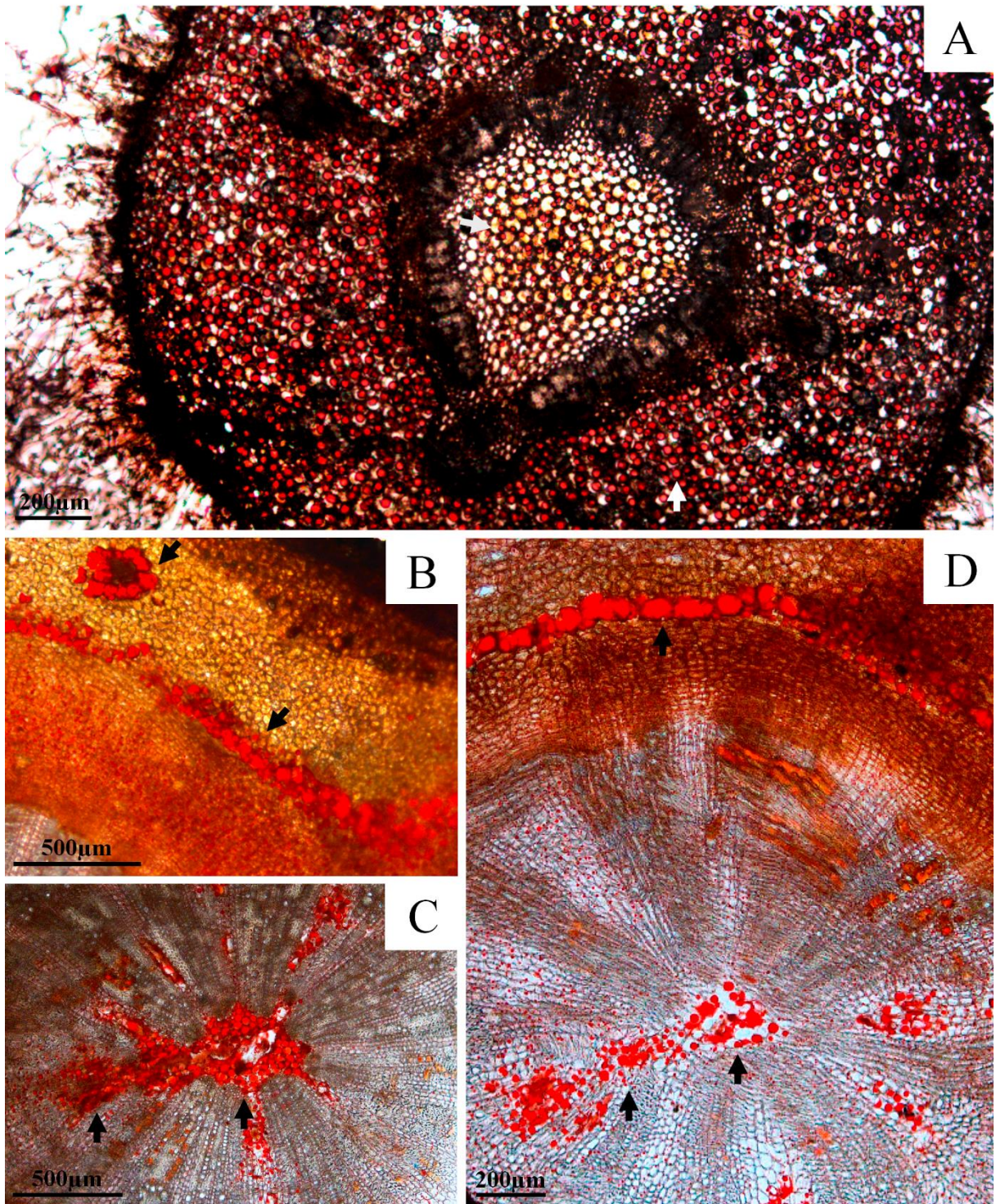


Figura 39. Secção transversal do caule de *R. stenophylla* (A), com células contendo substâncias lipídicas (setas) presentes no córtex e, em menor quantidade, na medula. Células contendo substâncias lipídicas (setas) organizadas em cilindro no córtex (B), nos raios do xilema e na medula (C) de *R. campestris* florada (B) e após frutificação (D).

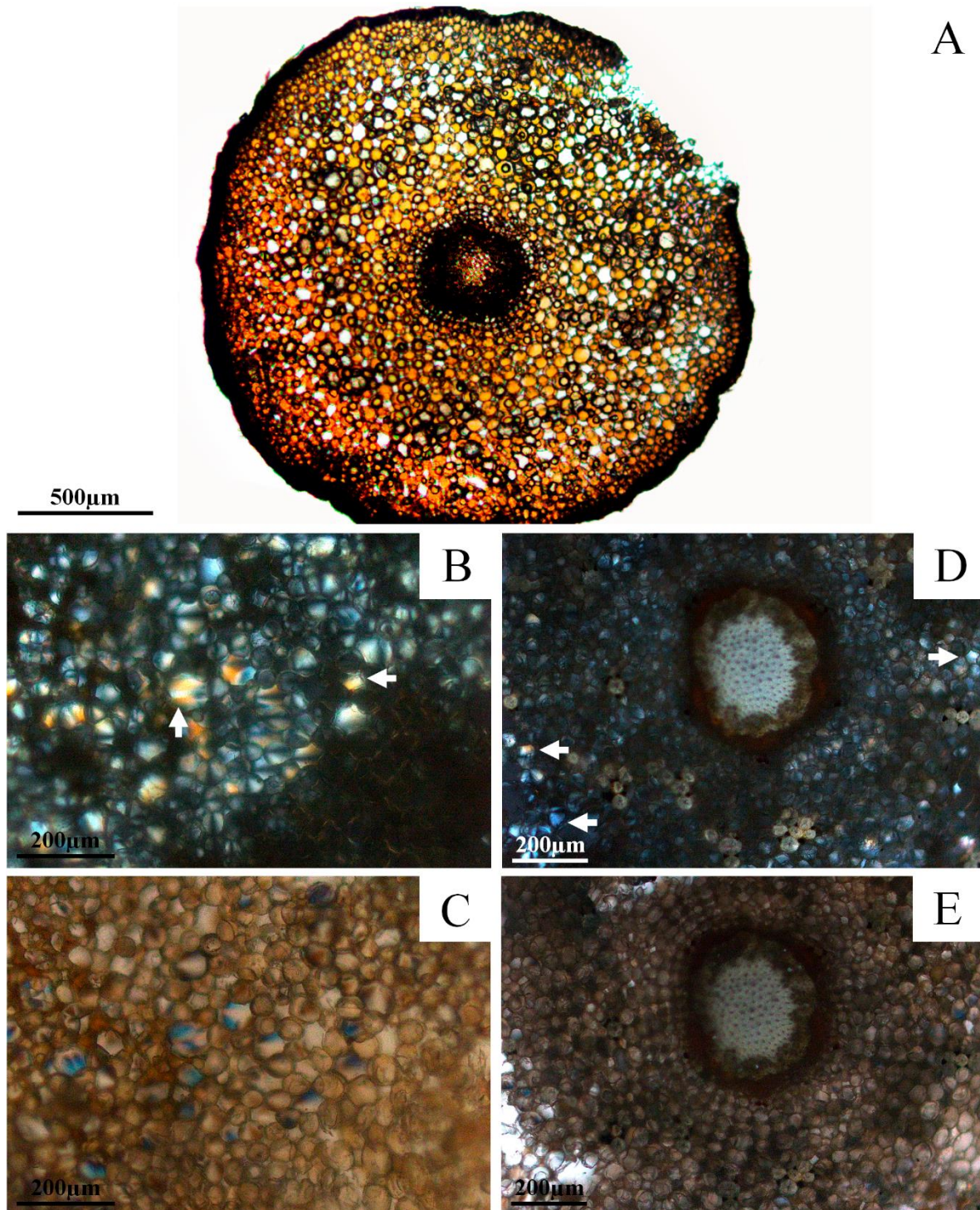


Figura 40. Secção transversal da raiz adventícia de *R. stenophylla* tratada com Lugol, demonstrando ausência de grãos de amido (A). É possível observar cristais de inulina (setas) em *R. stenophylla* (B e C) e em *R. campestris* durante a florada (D e E).

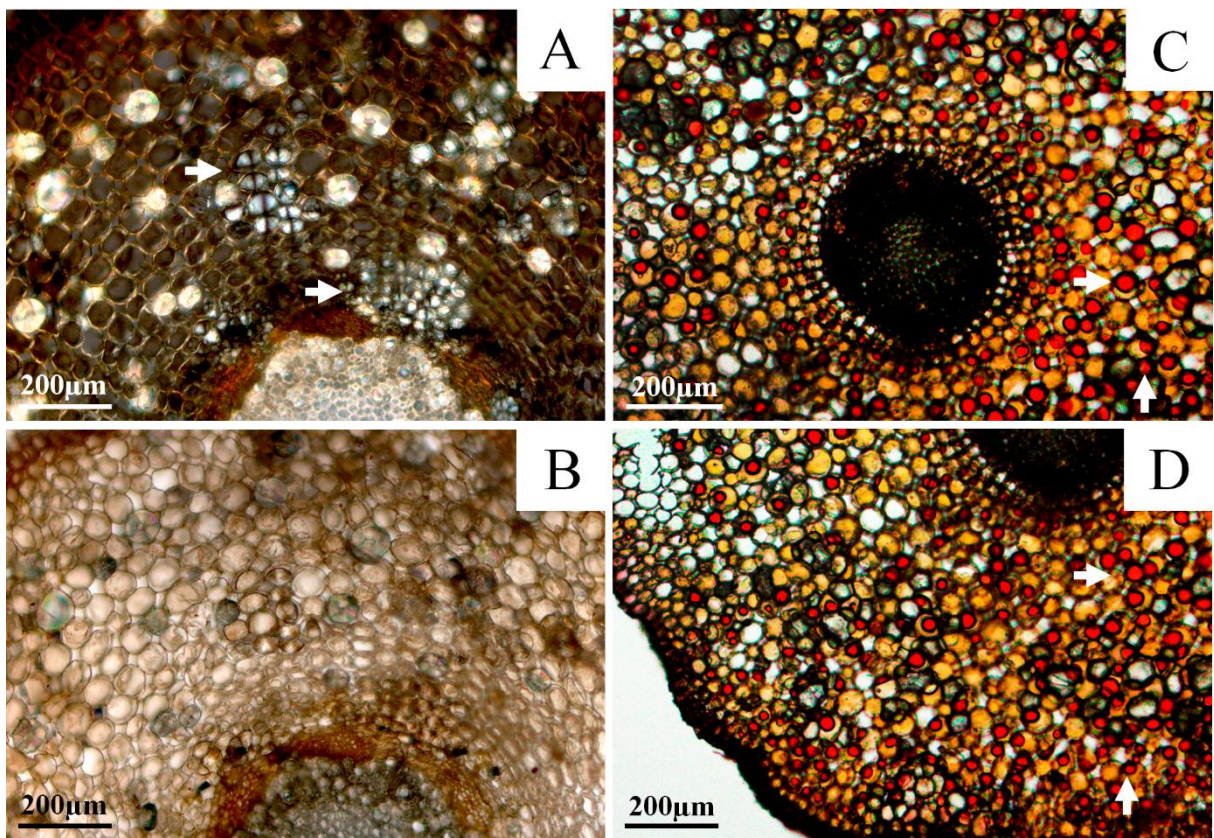


Figura 41. Secções transversais da raiz adventícia submetidas ao teste para inulina. Cristais de inulina (setas) presentes em diversas regiões do córtex na raiz adventícia de *R. campestris* após frutificação (A e B). Células contendo substâncias lipídicas (setas) em células do córtex de *R. stenophylla*, espalhadas pelo tecido (C e D).

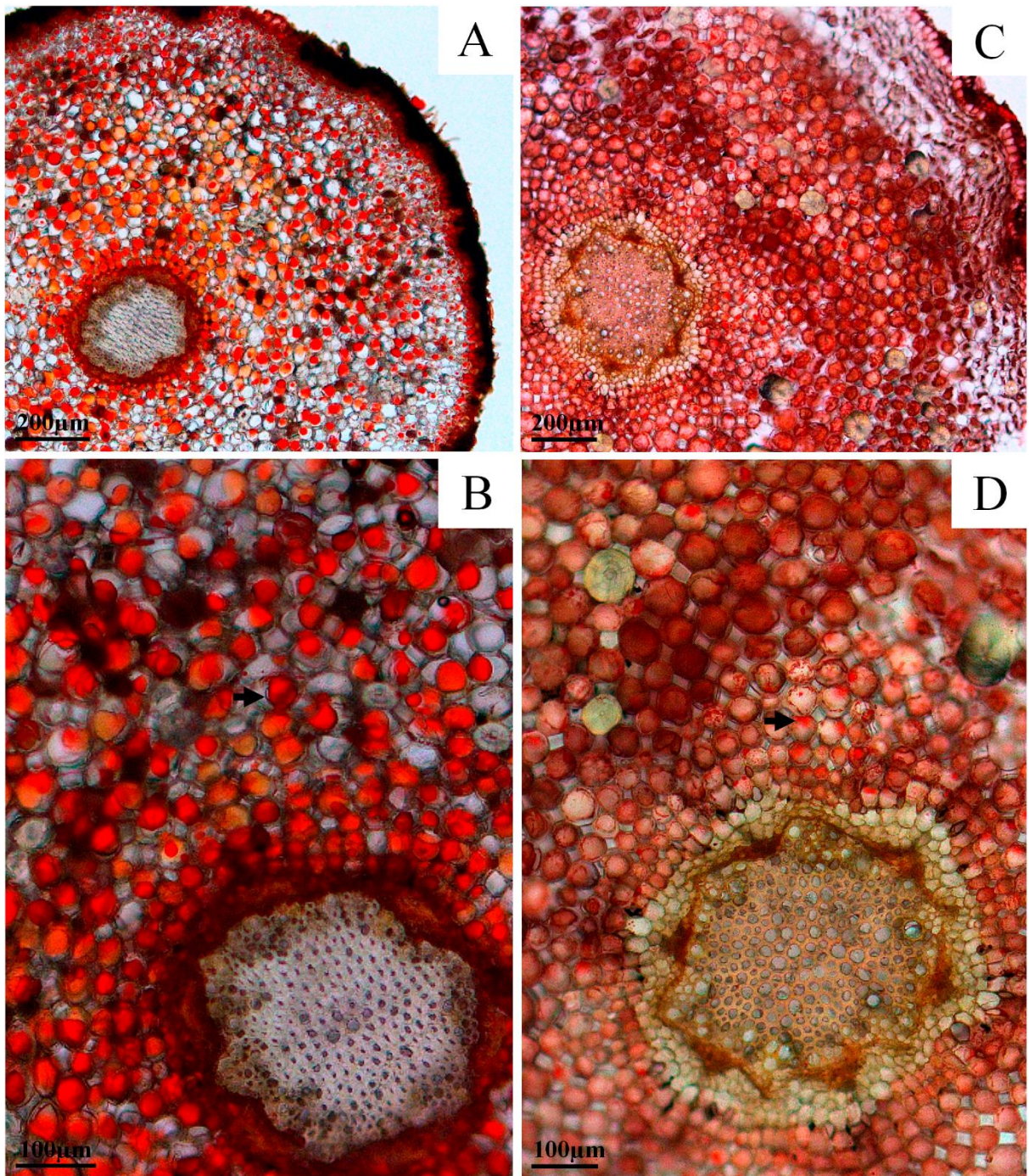


Figura 42. Secções transversais da raiz adventícia de *R. campestris* submetidas ao teste de Sudan IV, a partir de indivíduos durante florada (A e B) e após frutificação (C e D). Note uma aparente redução de substância lipídicas (setas) nas células.

Biografia

Karla Menezes e Vasconcelos nasceu na cidade de São Paulo, Brasil, em 17 de junho de 1995. Desde criança queria se tornar uma cientista e tinha grande interesse em plantas e animais, sendo sempre incentivada por seus pais, que lhe deram diversos livros sobre diversos temas das ciências da natureza, assim como brinquedos e equipamentos educativos, como lupas, telescópios, mapas, catálogos de minerais, entre outros. Em 2013 ingressou na Universidade de São Paulo, no curso de Ciências Biológicas. Em julho de 2015 realizou um estágio com reabilitação de peixe-boi-marinho na ONG Aquasis, localizada no Sesc Iparana, em Caucaia – Ceará. O interesse inicial em fisiologia animal, com foco em cronobiologia, mudou drasticamente após uma viagem de campo de disciplina para a Serra do Cipó, onde conheceu o Cerrado em todo o seu esplendor. Nesta mesma viagem de campo teve o primeiro contato com as estruturas subterrâneas de plantas do Cerrado, no caso, uma raiz gemífera em e um xilopódio em representantes da família Melastomataceae. A partir daí, desenvolveu sua Iniciação Científica a respeito do tema, sob orientação da Professora Doutora Gladys Flávia de Albuquerque Melo de Pinna, e prosseguiu com os estudos na área, concluindo o Bacharelado em 2018 e ingressando no Mestrado em maio de 2019. No mestrado, o foco da pesquisa foi em elucidar a natureza, complexidade e plasticidade fenotípica do sistema subterrâneo no gênero *Richterago* Kuntze, Asteraceae, com expedições de coleta no município de Diamantina e nas Serras

do Cipó e da Canastra, os resultados do trabalho estão apresentados nesta dissertação. Durante a graduação e pós-graduação participou de diversos cursos, minicursos e congressos e foi co-autora em uma publicação, disponibilizada em 2022.