

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

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.

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.