

**MARINA BLANCO CATTAI**

**ANATOMIA EM VELLOZIACEAE:  
CARACTERES, EVOLUÇÃO E FILOGENIA**

**SÃO PAULO, 2007**

**MARINA BLANCO CATTAI**

**ANATOMIA EM VELLOZIACEAE:  
CARACTERES, EVOLUÇÃO E FILOGENIA**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências  
da Universidade de São Paulo, para a obtenção do  
título de Mestre em Ciências, na área de Botânica

**Orientação:** Prof. Dr. Veronica Angyalossy

**SÃO PAULO, 2007**

CATTAI, M. B.

ANATOMIA EM VELLOZIACEAE:  
CARACTERES, EVOLUÇÃO E FILOGENIA  
67 de páginas

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade  
de São Paulo, Departamento de Botânica

1. Velloziaceae 2. Anatomia caulinar 3. Anatomia radicular 4. Xilema  
5. Caracteres 6. Filogenia

## COMISSÃO JULGADORA

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Profa. Dra. Veronica Angyalossy

*“Once we have sequenced all of the relevant plant genomes and have come to realize that such sequence data leaves many questions in organismal biology, unanswered, we may finally appreciate that organisms are valid and fundamental biological units worthy of our attention. Then, morphology may finally be appreciated and respected as a key to the understanding of plant organismal biology.”*

DONALD R. KAPLAN

American Journal of Botany 88(10): 1726. 2001.

*Dedico este trabalho às duas pessoas que tive a sorte de ter como pais*

## AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – **FAPESP**, pela bolsa concedida.

Aos meus queridos pais **Elvira** e **Douglas**, pela bolsa concedida.

Ao **Laboratório de Anatomia Vegetal** e ao **Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo** pela minha formação e oportunidade de desenvolver esta dissertação de mestrado.

À minha orientadora, **Veronica**, que sempre apoiou minhas idéias e teve muita paciência com minhas teimosias.

Ao **Renato**, pela co-orientação, por conhecer tanto as Velloziaceae, estar sempre disposto a me ajudar e pelas maravilhosas coletas e identificação de material.

Ao Professor **João Carlos**, do Anglo Vestibulares que, com suas aulas de biologia incríveis me mostrou pela primeira vez a anatomia vegetal.

À **Nanuza**, por ter sido minha orientadora, me mostrar a beleza da botânica e, principalmente, da anatomia e das Velloziaceae; por todo seu conhecimento e por amar tanto o que faz...

À **Paula Rudall**, do Royal Botanic Gardens, Kew, pelas três horas incrivelmente elucidativas em que passou olhando o meu material.

À simpática Dr. **P. C. Kao** por ter prontamente atendido ao meu pedido enviando amostras de *Acanthochlamys bracteata* e por estar sempre interessada no andamento do trabalho.

Ao Dr. **Wolfran Lobin**, curador do herbário de Bonn por ter me enviado amostras de *Talbotia elegans*.

Ao **Richard**, pela ajuda com as análises filogenéticas.

Ao **Pirani**, por ser um dos melhores professores que já tive.

À **Lucia Lohmann** por toda a ajuda e simpatia e pelas ótimas considerações na banca de qualificação.

À **Patricinha**, pelo convívio e sugestões na banca de qualificação.

Ao **Greg** pelas dicas metodológicas e discussões ecológicas.

Ao **Tonico** pelos ótimos cortes de *Encholirium scruator*.

À **Mamita** e ao **Papito**, de novo, pelo apoio de sempre, em todas as minhas decisões, por terem me educado tão bem e, principalmente pelo amor de todos os dias. Eu Amo vocês!

Ao **Angelo**, meu Bebe Leão, por ser tão lindo, tão fofo, me aguentar esse tempo todo... Beijo na Boca!

À minha enorme **família**, com seu coração tão enorme quanto. Vocês fazem meus dias melhores e sem dúvida, mais engraçados.

À **Tita** e à **Helena** por terem mantido “a casa em ordem”.

Às minhas inseparáveis primas: **Lud, Yara, Carol, Ju, Fefa e Mari**.

Aos **Amelinhas**, meus queridos amigos de tantos anos, sempre comigo, na alegria e na tristeza, na saúde e na doença.

Às minhas queridas amigas **Lud** e **Maíra**, por todas as nossas conversas e por estarem sempre aqui!

Ao **Paulo**, Pogliinho querido! Por todos os anos de amizade, pelas conversas, cervejas e, é claro, por todos os ensinamentos.

À todos os meus amigos queridos do **Pau-na-Máquina**.

Ao **Roni**, por ter facilitado tanto a minha vida ao me mostrar as maravilhas do Illustrator.

Ao meu “irmão mais velho”, **Marccus!** Por todas as nossas bebedeiras, conversas – científicas ou não – conselhos, viagens.....Ao **Scott** pelo incentivo e correção dos abstracts.

Às minhas queridas amigas **Bia** e **Soffi**, por todos os almoços, baladas e ombros amigos.

Ao **Maauri**, por todas as nossas conversas, botânicas, clásticas, químicas, metodológicas e assuntos aleatórios.

À **Gi**, minha querida amiga e técnica, por todos os almoços que dividimos, pelas calorias compartilhadas e por todos os galhos que quebra no lab.

Ao **Marcelo**, meu querido e divertido amigo! Bi! Adoro nossas conversas e fofocas! Com você o laboratório fica muito mais alegre.

À **Mariane**, por todas as nossas elocubrações e por ser tão divertida.

À **Erika**, por todos os momentos que passamos juntas e pelo término em conjunto com tantas discussões filosóficas.

À **Claudia Vecchi** por sempre me lembrar das coisas importantes da vida

À **Dri, Vera, Marli, Emília, Taís, Marina, Neuza, Erika, Vivi Jono, Giu, Deusa, Gui, Cris, Paula, André...** companheiros de cada dia.

À **Lívia, Maria Fernanda, Ju, Lia, Cris** e **Leandro**, colegas do “lado de lá do estacionamento”, pelas conversas, sistemáticas ou não.

À **Suzi** por manter a segunda casa em ordem.

Ao **Papito**, de novo, por todos os ensinamentos gráficos e pela ajuda indispensável na diagramação.

À **Apple** por fazer computadores tão maravilhosos, práticos, fáceis de usar e que não travam; pelo iPod, meu companheiro de microscópio. À **Adobe**, por ter desenvolvido o InDesign, o Illustrator e o Photoshop. Sem eles este trabalho teria sido muito mais difícil.

## RESUMO

Em Velloziaceae, a delimitação da família, subfamílias e gêneros é bastante controversa e as filogenias existentes são mal sustentadas. Considerando que os estudos anatômicos são extremamente importantes na delimitação de novas espécies, na classificação e em análises cladísticas de Velloziaceae, o presente trabalho tem como objetivo ampliar o conhecimento anatômico da raiz, do caule e da folha. Através de secções anatômicas e dissociação do xilema de vinte e cinco espécies da família e três representantes do grupo externo (Bromeliaceae, Cyclanthaceae e Pandanaceae) visa buscar novos caracteres a serem incorporados em análises cladísticas. O estudo dos elementos traqueais evidenciou a presença de placa de perfuração simples na raiz e uma grande diversidade de formas de elementos traqueais no caule, já que é possível observar, em uma mesma espécie, desde traqueídes muito longas, até elementos de vaso muito curtos. À exceção de *Acanthochlamys bracteata*, todas as espécies analisadas possuem traqueídes no caule, característica que confere vantagens às plantas que sofrem estresses uma vez que são mais resistentes à cavitação. Na folha, à exceção de *Talbotia elegans* que possui apenas traqueídes, todas as espécies da família apresentam elementos de vaso com placa de perfuração escalariforme. O estudo dos elementos traqueais apontou quatro novos caracteres e a análise das secções transversais e longitudinais radiculares e caulinares levantou mais oito caracteres referentes à características do córtex da raiz e do caule, forma da secção transversal caulinar, presença de feixe fibroso central e feixes vasculares caulinares, a serem incorporados em análises cladísticas baseadas em dados morfológicos e combinada para a família. A hipótese filogenética obtida revelou que, dos doze caracteres analisados, seis constituem sinapomorfias de Velloziaceae incluindo *Acanthochlamys bracteata*, duas delas homoplásticas. Além disso, uma sinapomorfia para o clado (*Nanuzia Vellozia*) e uma para *Vellozia* s.s. emergiram na análise. A hipótese filogenética obtida sustenta a inclusão de *A. bracteata* em Velloziaceae, a delimitação de *Barbacenia* e *Vellozia* proposta por Mello-Silva, e a delimitação de Smith & Ayensu para as subfamílias de Velloziaceae s.s.

## ABSTRACT

The classification for family, subfamilies and genera of the Velloziaceae is controversial and the existing phylogenies are poorly supported. Considering that anatomical features are widely used in the definition of new species, classification and cladistic analyses, this paper provides a better understanding of the root, stem and leaf anatomy of the Velloziaceae. Through transverse and longitudinal sections as well as xylem maceration of 25 species of Velloziaceae and three from outgroups (Bromeliaceae, Cyclanthaceae and Pandanaceae), a search of new morphological characters to be added in cladistic analyses was performed. The xylem analyses showed that all Velloziaceae have simple perforation plates in roots and a huge diversity of tracheary elements in stems including long tracheids to small vessel elements in a single species. Except for *Acanthochlamys bracteata*, all species present tracheids in stems, an important feature to plants that survive dry periods of several months because they can prevent cavitation. In leaves, except for *Talbotia elegans* that possesses only tracheids, all Velloziaceae have vessel elements with scalariform perforation plates. The analysis of tracheary elements provided four new characters. The anatomical studies produced another eight characters referring to the characteristics of the cortex of the root and stem, form of the transverse stem section, presence of a central, fibrous vascular bundle and stem vascular bundles. All of these new characters were added to morphological and combined analyses of Velloziaceae. The cladistic analysis showed that six of the 12 characters described here are synapomorphies for Velloziaceae, including *Acanthochlamys bracteata*, although two are homoplastic. Furthermore, one synapomorphy of the *Nanuzia-Vellozia* clade and one of *Vellozia* s.s. emerged in the analysis. This phylogenetic hypothesis supports the inclusion of *A. bracteata* in Velloziaceae, the delimitation of *Barbacenia* and *Vellozia* as proposed by Mello-Silva, and the recognition of the subfamilies of Velloziaceae s.s. as described by Smith & Ayensu.

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	10
Referências Bibliográficas .....	16
<b>CAPÍTULO 1: ELEMENTOS TRAQUEAIS EM VELLOZIACEAE</b> .....	19
Resumo/Abstract .....	19
Introdução .....	20
Material e Métodos .....	21
Resultados .....	23
Discussão .....	33
Referências Bibliográficas .....	37
<b>CAPÍTULO 2: NOVOS CARACTERES ANATÔMICOS PARA ANÁLISES FILOGENÉTICAS EM VELLOZIACEAE</b> .....	40
Resumo/Abstract .....	40
Introdução .....	41
Material e Métodos .....	42
Resultados .....	45
Discussão .....	61
Referências Bibliográficas .....	64
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	67

## INTRODUÇÃO GERAL

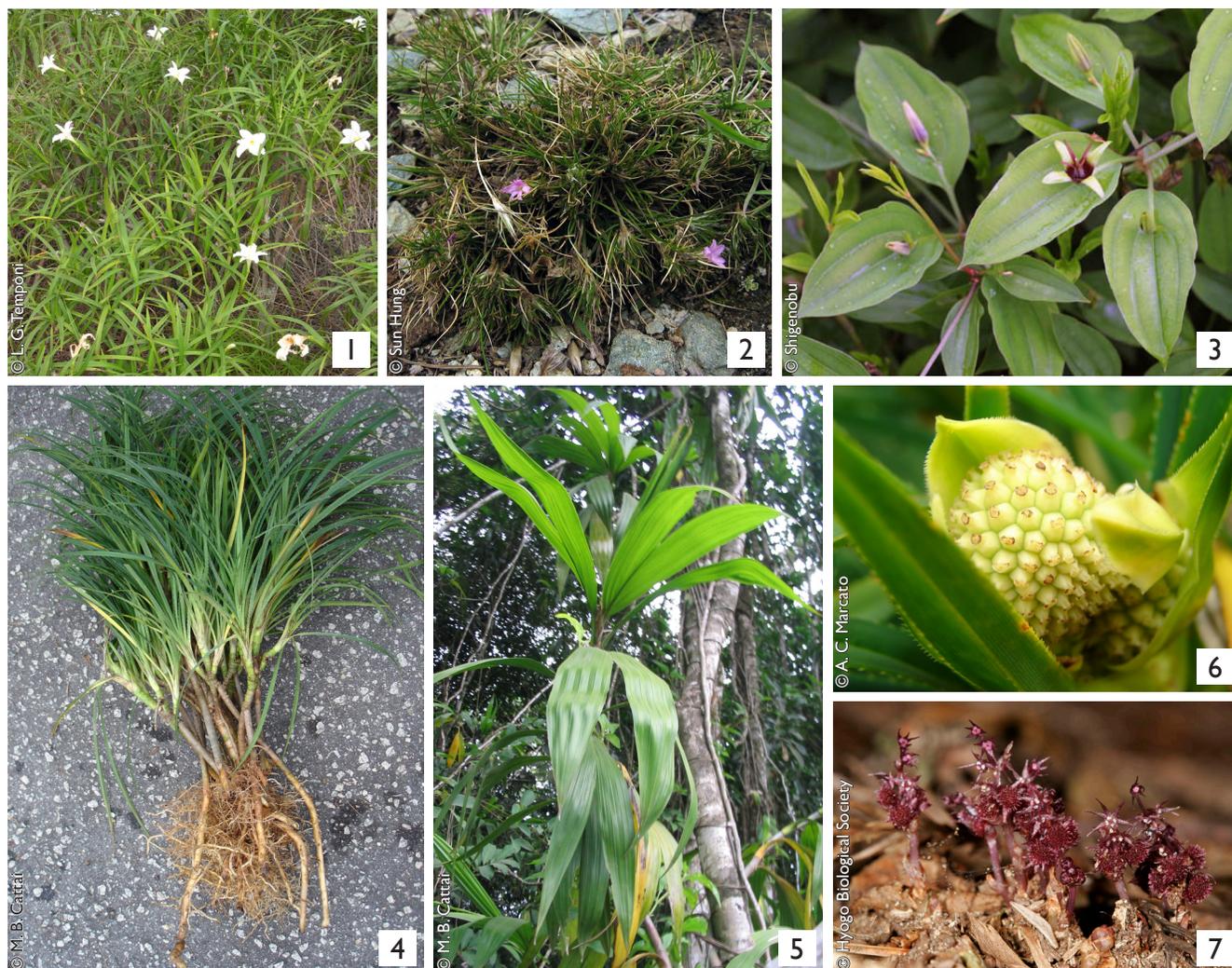
A família Velloziaceae é um grupo de monocotiledôneas essencialmente tropical com cerca de 250 espécies. A maioria ocorre na América do Sul e África (Kubitzki 1998). Muitas espécies são endêmicas e o centro de diversidade é a Cadeia do Espinhaço, no leste do Brasil central.

As afinidades de Velloziaceae com outras famílias é um tema de considerável discussão (Salatino et al. 2001) já tendo sido considerada próxima de Hypoxidaceae (Takhtajan 1969), Amaryllidaceae (Menezes 1980A), Haemodoraceae (Cronquist 1988) ou ainda Bromeliaceae (Dahlgren et al. 1985). Recentemente, Stevenson & Loconte (1995), em análise cladística com base em dados morfológicos, novamente relacionam Velloziaceae à Hypoxidaceae e as incluem na ordem Velloziales. Chase et al. (1993, 1995), com dados de *rbcL* e análise combinada, mostraram que o grupo irmão de Velloziaceae seria *Acanthochlamys*, um gênero monotípico chinês e incluíram Velloziaceae na ordem Pandanales, juntamente com *Acanthochlamys*, Cyclanthaceae, Pandanaceae, Stemonaceae e Triuridaceae (Figuras 1-7). Todavia, Kubitzki (1998) afirma que os resultados obtidos com análises moleculares não parecem estar corroborados pelos caracteres morfológicos e, quando muito, sustentam um forte isolamento de Velloziaceae. Trabalhos recentes com análises moleculares (Davis et al. 2004, Chase et al. 2006) e morfológicos (Rudall & Bateman 2006) demonstram que Velloziaceae é o grupo basal das Pandanales e *Acanthochlamys bracteata* a espécie que primeiro divergiu na ordem.

Vandelli (1788) foi o primeiro a descrever espécies da família, a partir de exemplares brasileiros e reconheceu dois gêneros, *Vellozia*, com 15 estames e estigma capitado, e *Barbacenia*, com seis estames e estigma oval-acuminado. Um ano depois, Jussieu (1789) descreveu o gênero *Xerophyta* baseado em espécie de Madagascar com seis estames e estigma oblongo. Martius (1823) ampliou a delimitação de *Vellozia*, incluindo espécies com seis estames, mas Schultes & Schultes f. (1829) e Sprengel (1827) transferem todas as espécies de *Vellozia* com seis estames para o gênero *Xerophyta*.

Baker (1875) valorizando novamente apenas o caráter número de estames, considerou as espécies brasileiras de *Vellozia* com seis estames como pertencentes ao gênero *Xerophyta* e, em 1898, considerando exclusivamente o comprimento do hipanto sobre o ovário, transferiu todas as espécies africanas para *Vellozia*. Bentham & Hooker (1883) tratam *Vellozia* e *Barbacenia* como pertencentes à tribo Vellozieae da família Amaryllidaceae baseando-se no comprimento do hipanto para distinguir os gêneros.

Pax (1888) volta a enfatizar o número de estames e divide a família nos gêneros originais: *Vellozia* com mais de seis estames e *Barbacenia* com seis estames, subdividido na seção *Xerophyta* com filetes lineares e na seção *Barbacenia* com filetes aplanados. Baillon (1895) reuniu todas as espécies de Velloziaceae no gênero *Barbacenia*, dividindo-o em quatro seções (*Barbacenia*, *Radia*, *Vellozia*, *Xerophyta*) distintas pelo comprimento do hipanto e número de estames.



**Figuras 1 a 7:** Espécies representativas das famílias da ordem Pandanales: **1:** *Vellozia candida* (Velloziaceae), **2:** *Acanthochlamys bracteata*, **3:** *Stemona japonica* (Stemonaceae), **4:** *Pandanus racemosus* (Pandanaceae), **5:** *Thoracocarpus bissectus* (Cyclanthaceae), **6:** Detalhe da inflorescência de *Pandanus racemosus*, **7:** *Sciaphila tosaensis* (Triuridaceae)

Perrier (1930, 1946) restabeleceu o gênero *Xerophyta* para as espécies de Madagascar e reconheceu *Vellozia* e *Barbacenia* segundo a delimitação de Vandelli (1788) levando em conta características do hipanto, número de estames e formato dos estigmas. Seubert (1847) faz a primeira revisão para Velloziaceae reconhecendo dois gêneros: *Barbacenia* e *Vellozia*, sendo que este último permanece com a ampla delimitação proposta por Martius (1823).

A moderna taxonomia da família iniciou-se

com a revisão de Smith (1962), que reconheceu três gêneros, *Vellozia*, *Barbaceniopsis* e *Barbacenia*, baseando-se em caracteres morfológicos florais. Menezes (1971A) por sua vez, dividiu a família em duas subfamílias, Vellozioideae e Barbacenioideae, baseando-se na presença e ausência de corona e no número de camadas de células na bainha do feixe foliar e restabelece o gênero *Xerophyta*. Assim, a subfamília Vellozioideae *sensu* Menezes compreende os gêneros *Vellozia* e *Xerophyta*, enquanto que *Barbacenia* e *Aylthonia* (Menezes 1971A) compõem as Barbacenioideae.

Smith & Ayensu (1976) reconhecem as subfamílias criadas por Menezes (1971A) porém, modificando-as quase completamente. Estes autores descrevem o gênero *Nanuzia* e o incluem, juntamente com *Vellozia* na subfamília Vellozioidae. Reconhecem ainda *Barbacenia*, *Barbaceniopsis*, *Talbotia* (Balf 1868) e *Xerophyta* incluídos em Barbacenioidae.

Menezes reavaliou sua classificação em 1980A e delimitou novos gêneros para suas subfamílias. Vellozioidae permaneceu com os gêneros *Vellozia* e *Xerophyta*, enquanto que, em Barbacenioidae, a autora incluiu *Barbacenia*, *Aylthonia*, *Burlemarxia* (Menezes & Semir 1991) e *Pleurostima* (restabelecido por Menezes 1980B), sendo os três últimos segregados de *Barbacenia*. Os gêneros *Barbaceniopsis*, *Talbotia* e *Nanuzia* não foram aceitos por Menezes (1980A) e suas espécies foram incluídas em *Xerophyta*, juntamente com outras espécies de *Vellozia*, *sensu* Smith & Ayensu (1976), da América do Sul.

A grande diferença entre os dois sistemas de classificação propostos para Velloziaceae é que Menezes priorizou a presença ou ausência de corona e a constituição das bainhas dos feixes em sua classificação e Smith & Ayensu deram prioridade à morfologia do estigma e filete e para a posição dos apêndices florais em relação aos filetes (Mello-Silva 1991A). Ambas as classificações são intransigentes na escolha de caracteres enfatizados e na tentativa de classificar espécies do Novo Mundo nos gêneros do Velho Mundo e vice-versa (Mello-Silva 1991B).

Foram descritos nove gêneros de Velloziaceae

(figuras 8 a 16): *Aylthonia*, *Barbacenia*, *Barbaceniopsis*, *Burlemarxia*, *Nanuzia*, *Pleurostima*, *Talbotia*, *Vellozia* e *Xerophyta*, ainda que este número seja bastante controverso (Kubitzki 1998).

No que diz respeito à classificação infragenérica, também há divergências na literatura. Em *Vellozia* Smith & Ayensu (1976) reconhecem três seções, *Vellozia*, *Radia* e *Xerophytoides*, baseadas no comprimento do hipanto e na forma da lâmina foliar, e Menezes (1980A) reconhece duas seções, *Vellozia* e *Radia*, baseadas no comprimento do hipanto. Menezes (1980A) considera que as espécies incluídas na seção *Xerophytoides*, todas com seis estames, pertencem ao gênero *Xerophyta*. O único ponto comum entre as classificações é a seção *Radia* de *Vellozia*. Mello-Silva (1991B) reconhece a delimitação do gênero *Vellozia* de Smith & Ayensu (1976), redelimita a seção *Xerophytoides*, incluindo uma nova espécie com 12 estames e, em 2000, sinonimiza a seção *Radia* em *Vellozia*.

Segundo Salatino *et al.* (1989), o estudo dos alcanos epicuticulares das folhas de Velloziaceae apóia a existência de duas subfamílias. Além disso, no primeiro trabalho de cladística com a família (Menezes *et al.* 1994), os autores apontam que a subfamília Barbacenioidae, *sensu* Menezes (1980A) é monofilética e melhor sustentada que Barbacenioidae *sensu* Smith & Ayensu (1976). O monofilismo de Barbacenioidae *sensu* Menezes (1980A) também foi corroborado em trabalho utilizando dados macromoleculares (Salatino *et al.* 2001). Já Melo *et al.* (1997) em estudo citogenético verificaram que as espécies de Barbacenioidae



**Figuras 8 a 16:** Gêneros descritos para Velloziaceae. **8:** *Aylthonia* sp. **9:** *Barbacenia flava* **10:** *Barbaceniopsis* sp. **11:** *Burlemarxia pungens* **12:** *Nanuzia plicata* **13:** *Pleurostima purpurea* **14:** *Talbotia elegans* **15:** *Vellozia epidendroides* **16:** *Xerophyta pinifolia*.

*sensu* Menezes possuem um número de cromossomos exclusivo. A subfamília Vellozioidae *sensu* Menezes mostrou-se parafilética, tanto no trabalho de Menezes et al. (1994) quanto no de Salatino et al. (2001). Williams (1991) por sua vez, utilizando flavonóides foliares, observou que apenas espécies da subfamília Vellozioidae *sensu* Menezes (1980A) possuem flavo-

na mono-C-glicosídeos, única característica presente apenas nos gêneros desta subfamília. Já as subfamílias como foram circunscritas por Smith & Ayensu (1974, 1976) são parafiléticas em todas as análises cladísticas já realizadas com a família (Menezes et al. 1994, Mello-Silva 2000, Behnke et al. 2000, Salatino et al. 2001, Mello-Silva 2005).

A delimitação dos gêneros, bastante controversa na história da família, foi discutida com base na sistemática filogenética por Mello-Silva (2005) que apresenta análise cladística baseada em dados morfológicos, anatômicos e químicos com 47 espécies da família. Neste trabalho, *Aylthonia* emergiu monofilético, *Barbaceniopsis* mono ou parafilético e *Pleurostima* parafilético. O autor, baseado no monofiletismo dos grupos, optou por reconhecer somente os gêneros *Barbacenia* (incluindo espécies pertencentes aos gêneros *Aylthonia*, *Burlemarxia* e *Pleurostima*), *Talbotia*, *Vellozia* (incluindo a única espécie do gênero *Nanuzia*) e *Xerophyta* (incluindo as espécies pertencentes a *Barbaceniopsis*). Nesta análise, *Acanthochlamys* também aparece como grupo irmão de Velloziaceae e, por ser monotípico, foi incluído na família que fica, assim, composta por cinco gêneros. Nesta mesma análise, a subfamília Barbacenioidae *sensu* Menezes emerge monofilética mas Vellozioidae permanece parafilética, assim como as seções estabelecidas para o gênero *Vellozia*. Apesar desta proposta de classificação, a filogenia e, conseqüentemente a classificação das Velloziaceae não estão ainda bem definidas (Mello-Silva 2006). O complexo histórico da classificação da família encontra-se resumido na tabela I.

Os estudos anatômicos em Velloziaceae iniciaram-se com Warming (1893) e se intensificaram a partir de Ayensu (1968), que descreveu a anatomia da raiz, caule e folha de duas espécies de *Barbaceniopsis*. O autor realizou outros estudos com anatomia foliar de diversas espécies de Velloziaceae, sendo os primeiros trabalhos (1969A, 1969B) referentes à anatomia foliar das espécies africanas e o terceiro, e mais extenso (1974), à anatomia

foliar das espécies americanas. Menezes (1971B) estudou a ontogenia do caule de quatro espécies de *Vellozia*, no intuito de avaliar a saída dos traços foliares e constatou que nestes, assim como nos feixes foliares, ocorre a presença de traqueídes de transfusão. Menezes (1975) constatou a presença destas mesmas traqueídes nas folhas de espécies de Barbacenioidae.

A anatomia foliar foi extensamente utilizada por diversos autores na descrição de novas espécies (e.g. Menezes & Semir 1991, Mello-Silva 1991B, Mello-Silva & Menezes 1988, 1999, McPherson *et al.* 1997, Alves 2002), e foi utilizada com grande importância nas análises cladísticas (Menezes *et al.*, 1994, Mello-Silva 2000, 2005). Mello-Silva (2000, 2005) aponta diversas características da anatomia foliar úteis para a análise cladística como por exemplo, tipos de estômatos, distribuição estomática, células subsidiárias, células especializadas na face adaxial da folha (células epidérmicas com maior diâmetro em relação às demais), organização do parênquima aquífero, presença de vasos na folha e reentrâncias na lâmina foliar. A anatomia do pedicelo também foi utilizada por Mello-Silva (2000, 2005) com o uso de caracteres como a forma da secção transversal do pedicelo, o número de feixes vasculares e a presença de células esclerificadas.

Considerando que os estudos anatômicos são extremamente importantes para a caracterização da família e em análises cladísticas, o presente trabalho tem como objetivo ampliar o conhecimento anatômico da raiz e do caule através de seções anatômicas e dissociação do xilema. Assim, será possível avaliar novos

**Tabela I:** Resumo do histórico das classificações de Velloziaceae

AUTOR	CLASSIFICAÇÃO
Vandelli (1788)	<i>Barbacenia</i> : 6 estames, estigma oval-acuminado <i>Vellozia</i> : 15 estames estigma capitado
Jussieu (1789)	<i>Xerophyta</i> : 6 estames, estigma oblongo e cálice tubuloso
Martius 1823	<i>Barbacenia</i> : 6 estames e anteras dorsifixas <i>Vellozia</i> : 6 e 15 estames a anteras basifixas
Shultes (1829) e Sprengel (1827)	<i>Xerophyta</i> : incluem no gênero todas as espécies com seis estames
Baker (1875)	<i>Xerophyta</i> : transfere as espécies brasileiras de <i>Vellozia</i> com 6 estames para o gênero
Baker (1898)	<i>Vellozia</i> : transfere espécies africanas para o gênero valorizando o comprimento do hipanto
Bentham & Hooker (1883)	Transferem Velloziaceae para a tribo Vellozie de Amaryllidaceae baseando-se no comprimento do hipanto para distinguir <i>Barbacenia</i> e <i>Vellozia</i>
Pax (1888)	<i>Barbacenia</i> : 6 estames - seção <i>Xerophyta</i> : filetes lineares, seção <i>Barbacenia</i> : filetes aplanados. <i>Vellozia</i> : mais de 6 estames
Bailon (1895)	<i>Barbacenia</i> : abrange todas as espécies da família. 4 seções: <i>Barbacenia</i> , <i>Radia</i> , <i>Vellozia</i> e <i>Xerophyta</i> distintas pelo comprimento do hipanto
Balf 1868	Descreve o gênero <i>Talbotia</i> para Amaryllidaceae
Perrier (1930, 1946)	<i>Barbacenia</i> : 6 estames, estigma oval-acuminado <i>Vellozia</i> : 15 estames e estigma capitado <i>Xerophyta</i> : espécies de Madagascar
Seubert (1947)	<i>Barbacenia</i> : 6 estames, estigma oval-acuminado <i>Vellozia</i> : 15 e 6 estames
Smith (1962)	<i>Barbacenia</i> : anteras dorsifixas, filete achatado <i>Barbaceniopsis</i> : descreve o gênero que possui anteras dorsifixas com filete cilíndrico <i>Vellozia</i> : anteras basifixas

AUTOR	CLASSIFICAÇÃO
Menezes (1971A)	<i>Aylthonia</i> : Barbacenioidae <i>Barbacenia</i> : Barbacenioidae <i>Vellozia</i> : Vellozioidae <i>Xerophyta</i> : Redelimita o gênero incluindo espécies brasileiras, pertence à Vellozioidae
Smith & Ayensu (1974, 1976)	<i>Barbacenia</i> : Barbacenioidae <i>Barbaceniopsis</i> : Barbacenioidae <i>Nanuzia</i> : Descrevem o gênero e o incluem em Vellozioidae <i>Talbotia</i> : Barbacenioidae <i>Vellozia</i> : Vellozioidae. 3 seções: <i>Vellozia</i> , <i>Radia</i> e <i>Xerophytoides</i> <i>Xerophyta</i> : Barbacenioidae. 3 seções: <i>Xerophyta</i> , <i>Vellozioides</i> e <i>Barbacenioides</i>
Menezes (1980A, 1980B, 1991)	<i>Aylthonia</i> : Barbacenioidae <i>Barbacenia</i> : Barbacenioidae <i>Barbaceniopsis</i> : <i>Xerophyta</i> sect. <i>Xerophyta</i> <i>Burlemarxia</i> : descreve o gênero, único de Barbacenioidae cujas anteras não são sésseis <i>Nanuzia</i> : <i>Xerophyta</i> sect. <i>Talbotia</i> <i>Pleurostima</i> : reestabelece o gênero. 2 seções: <i>Pleurostima</i> e <i>Graziela</i> - Barbacenioidae <i>Talbotia</i> : <i>Xerophyta</i> sect. <i>Talbotia</i> <i>Vellozia</i> : Vellozioidae. 2 seções: <i>Vellozia</i> e <i>Radia</i> . <i>Xerophyta</i> : Vellozioidae. 2 seções: <i>Xerophyta</i> e <i>Talbotia</i>
Mello-Silva (2005)	<i>Acanthochlamys</i> : inclui o gênero na família <i>Barbacenia</i> : inclui espécies de <i>Aylthonia</i> , <i>Barbacenia</i> , <i>Burlemarxia</i> e <i>Pleurostima</i> <i>Talbotia</i> : Aceita o gênero <i>Vellozia</i> : Inclui <i>Nanuzia</i> e <i>Vellozia sensu</i> Smith & Ayensu <i>Xerophyta</i> : inclui espécies de <i>Xerophyta sensu</i> Smith & Ayensu e <i>Barbaceniopsis</i>

caracteres para a utilização em análises cladísticas, bem como analisar essas características em *Acanthochlamys bracteata* e em duas espécies da ordem Pandanales, representantes do grupo externo. Paralelamente, este estudo possibilitará a avaliação da evolução destes caracteres nas filogenias já existentes da família e da ordem.

Este trabalho enfoca os órgãos vegetativos de vinte e cinco espécies de Velloziaceae e três espécies representantes do grupo externo e está dividido em dois capítulos que abordam os elementos traqueais e novos caracteres anatômicos para utilização em análises cladísticas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, R. J. V. 2002. Two new species of *Nanuza* (Velloziaceae) from Brazil. *Novon* 12: 12-17.
- AYENSU, E. S. 1968. The anatomy of *Barbaceniopsis*, a new genus recently described in the Velloziaceae. *American Journal of Botany* 55: 399-405.
- AYENSU, E. S. 1969A. Leaf-anatomy and systematics of Old World Velloziaceae. *Kew Bulletin* 23: 315-335.
- AYENSU, E. S. 1969B. The identity of *Vellozia uiapanensis*. Anatomical evidence. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 18: 291-298.
- AYENSU, E. S. 1974. Leaf anatomy and systematics of the new world Velloziaceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 15: 1-125.
- BAILLON, H. E. 1895. *Histoire des plantes*. Vol.3. Hachette et Cie, Paris.
- BAKER, J. G. 1875. *Journal of Botany* 13: 231-236.
- BAKER, J. G. 1898. Amaryllidaceae in: Thiselton-Dyer, W. T. *Flora of Tropical Africa*. Lovell Reeve & Co. London.
- BALF, J. H. 1868. Amaryllidaceae: *Talbotia*. *Trans. Bot. Soc. Edinb* 9: 192.
- BEHNKE, H.-D., TREUTLENIN, J., WINK, M., KRAMER, K., SCHNEIDER, C. & KAO, P. C. 2000. Systematics and evolution of Velloziaceae, with special reference to sieve-element plastids and *rbcl* sequence data. *Botanical journal of the Linnean Society* 134: 93-129.
- BENTHAM, G., HOOKER, J. D. 1883. Amaryllidaceae. In: *Genera Plantarum* 3(2). L. Reeve & Co., London, 739-740.
- CHASE, M. W., SOLTIS, D. E., OLMSTEAD, R. G., MORGAN, D., LES, D. H., MISHLER, B. D., DUVAL, M. R., PRICE, R. A., HILLS, H. G., QIU, Y.-L., KRON, K. A., RETTIG, J. D., MANHART, J. R., SYTSM, K. J., MICHAELS, H. J., KRESS, W. J., KAROL, K. G., CLARK, W. D., HEDRÉN, M., GAU, B. S., JANSEN, R. K., KIM, K.-J., WIMPEE, C. F., SMITH, J. F., FURNIER, G. R., STRAUSS, S. H., XIANG, Q.-Y., PLUNKETT, G. M., SOLTIS, P. S., SWENSEN, S. M., WILLIAMS, S. E., GADEK, P. A., QUINN, C. J., EGUIARTE, L. E., GOLENBERG, E., LEARN JR., G. H., GRAHAM, S. W., BARRETT, S. C. H., DAYANANDAN, S., ALBERT, V. A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 529-580.
- CHASE, M. W., STEVENSON, D. W., WILKIN, P., RUDALL, P. J. 1995. Monocot systematics: a combined analysis. In: *Monocotyledons: systematic and evolution* (P. J. Rudall, Cribb, P. J., Cutler, D. F., Humphries, C. J., ed). Royal Botanic Gardens, Kew, p. 685-730.
- CHASE, M. W., FAY, M. F., DEVEY, D. S., MAURIN, O., RØNSTED, N., DAVIES, J., PILLON, Y., PETERSEN, G., SEBERG, O., TAMURA, M. N., ASMUSSEN, C. B., HILU, K., BORSCH, T., DAVIS, J. I., STEVENSON, D. W., PIRES, C., GIVNISH, T. J., SYTSM, K. J., MCPHERSON, M. M., GRAHAM, S. W., RAI, H. S. 2006. Multigene analyses of monocots relationships: a summary. In: (Eds.) J. T. Columbus, E. A. Friar, J. M. Porter, L. M. Prince, M. G. Simpson. *Monocots: comparative biology and evolution*. Claremont California: Rancho Santa Ana Botanic Garden. *Aliso* (1): 62-74.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. New York Botanical Garden, New York.
- DAHLGREN, R. M., CLIFFORD, H. T., YEO, P. E. 1985. *The families of the monocotyledons*. Springer-Verlag, Berlin.
- DAVIS, J. I., STEVENSON, D. W., PETERSEN, G., SEBERG, O., CAMPBELL, L. M., FREUDENSTEIN, J. V., GOLDMAN, D. H., HARDY, C. R., MICHELANGELO, F. A., SIMMONS, M. P., SPECHT, C. D., VERGARA-SILVA, F., GANDOLFO, M. 2004. A phylogeny of the monocots inferred from *rbcl* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. *Systematic Botany* 29 (3): 467-510.
- JUSSIEU, A. L., 1789. *Genera plantarum*. Hérissant & Barrois Paris.

- KUBITZKI, J. G. 1998. Velloziaceae. In: Kubitzki, J. G., Huber, H., Rudall, P. J., Stevens, P. S., Stützel (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants. III. Flowering plants – Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae)*, 459-467. Springer-Verlag, Berlin.
- MARTIUS, C. F. P. 1823. *Nova Genera et species plantarum brasiliensium Vol. I*, Wolf, München.
- MCPHERSON, G., VAN DER WERFF, H., KEATING, R. C. 1997. A new species of *Xerophyta* (Velloziaceae) from Madagascar. *Novon* 7: 387-394.
- MELLO-SILVA, R. 1991A. A new species of *Vellozia* from the Espinhaço Range Brazil, with some considerations on the section *Xerophytoides*. *Kew Bulletin* 46: 321-326.
- MELLO-SILVA, R. 1991B. The infra-familial taxonomy circumscription of the Velloziaceae. A historical and critical analysis. *Taxon* 40: 45-51.
- MELLO-SILVA, R. 2000. Partial cladistic analysis of *Vellozia* and characters for the phylogeny of Velloziaceae. in: K. L. Wilson, Morrison, D. A. [eds.], *Monocots systematic and evolution*, 505-522. CSIRO, Melbourne.
- MELLO-SILVA, R. 2005. Morphological analysis, phylogenies and classification in Velloziaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148: 157-173.
- MELLO-SILVA, R. 2006. Roxo é Velloziaceae: uma história natural em construção. Tese de Livre-Docência. Universidade de São Paulo. São Paulo.
- MELLO-SILVA, R., MENEZES, N. L. 1988. Duas espécies novas de Velloziaceae de Minas Gerais. *Acta Botanica Brasílica* 1 (supl.): 195-207.
- MELLO-SILVA, R., MENEZES, N. L. 1999. Two new brazilian Velloziaceae, *Vellozia auriculata* and *Vellozia gigantea*, and a key to the related dracenoid species of *Vellozia*. *Novon* 9: 536-541.
- MELO, N. F., GUERRA, M., BENKO-ISEPPON, A. M., MENEZES, N. L. 1997. Cytogenetics and cytotaxonomy of Velloziaceae. *Plant Systematics and Evolution* 204: 257-273.
- MENEZES, N. L. 1971A. New taxa and new combinations in Velloziaceae. *Ciência e Cultura* 23: 421-422.
- MENEZES, N. L. 1971B. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. *Ciência e Cultura* 23: 389-409.
- MENEZES, N. L. 1975. Presença de traqueídes de transfusão e bainha mestomática em Barbacenioideae (Velloziaceae). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 3: 29-60.
- MENEZES, N. L. 1980A. Evolution in Velloziaceae, with special reference to androecial characters. In: Brickell C.D., Cutler D.F. & Gregory M. (eds.), *Petaloid monocotyledons: Horticultural and botanical research*. 117-139. Academic Press. London.
- MENEZES, N. L. 1980B. Re-establishment of genus *Pleurostima* Rafinesque (Velloziaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 3: 37-47.
- MENEZES, N. L., SEMIR, J. 1991. *Burlemarxia*, a new genus of Velloziaceae. *Taxon* 40: 413-426.
- MENEZES, N. L., MELLO-SILVA, R., MAYO, S. J. 1994. A cladistic analysis of the Velloziaceae. *Kew Bulletin* 49: 71-92.
- PAX, F. 1888. Velloziaceae in: Engler, A., Prantl, K. *Die Natürlichen Pflanzfamilien* 2(5): 125-127.
- PERRIER, H. 1930. Les *Xerophyta* de Madagascar. *Archives de Botanique* 4(6): 65-75.
- PERRIER, H. 1946. Au sujet de la systematique des Velloziacées et du genre *Xerophyta* Juss. *Notulae Systematicae* 12: 146-148.
- RUDALL, P. J., BATEMAN, R. M. 2006. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: testing contrasting hypothesis of flora evolution. *Systematic Botany* 31(2): 223-238.
- SALATINO, M. L. F., SALATINO, A., MENEZES, N. L., MELLO-SILVA, R. 1989. Alkanes of foliar epicuticular waxes of Velloziaceae. *Phytochemistry* 28: 1105-1114.

- SALATINO, A., SALATINO, M. L. F., MELLO-SILVA, R., SLUYS, M. A. 2001. Phylogenetic inference in Velloziaceae using chloroplast *trnL-F* sequences. *Systematic Botany* 26: 92-103.
- SCHULTES, J. A., SCHULTES, J. H. 1829. *Barbacenia*, *Xerophyta*, *Vellozia*. In: Roemer, J. J. & Schultes, J. A. (eds.), *Systema vegetabilium*. Vol. 7(1). 284 - 293 J. G. Cotta. Stuttgart.
- SEUBERT, M. 1847. Vellozieae. In: Martius C. F. P. (ed.), *Flora brasiliensis*. Vol. 3(1): 65-84, t. 8-10. Friedrich Fleischer. Leipzig.
- SMITH, L. B. 1962. A synopsis of the American Velloziaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 35:251-292.
- SMITH, L. B., AYENSU, E. S. 1974. Classification of old world Velloziaceae. *Kew Bulletin* 29 (1): 181-205.
- SMITH, L. B., AYENSU, E. S. 1976. A revision of American Velloziaceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 50:1-172.
- SPRENGEL, K. 1827. *Systema vegetabilium*. Vol. 4(2). Göttingen: Dieterich.
- STEVENSON, D. W. & LOCONTE, H. 1995. Cladistic analysis of monocot families. in: *Monocotyledons: systematics and evolution* (P. J. Rudall, Cribb, P. J., Cutler, D. F., Humphries, C. J., ed). Royal Botanic Gardens, Kew, London, p. 543-578.
- TAKHTAJAN, A. 1969. Flowering plants, origin and dispersal. Oliver & Boyd, Edinburg.
- VANDELLI, D. 1788. *Florae lusitanicae et brasiliensis specimen*. Typografia Academico-Regia. Coimbra.
- WARMING, E. 1893. Note sur la biologie et l'anatomie de la feuille des Velloziacées. *Overs. K. Danske Vidensk. Selsck Forh.*:57-100.
- WILLIAMS, C. A., HARBORNE, J. B., MENEZES, N. L. 1991. The utility of leaf flavonoids as taxonomy markers in the subfamily and generic classification of the Velloziaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* 19: 483-495.

# CAPÍTULO I:

## ELEMENTOS TRAQUEAIS EM VELLOZIACEAE

MARINA BLANCO CATTAI, RENATO DE MELLO-SILVA & VERONICA ANGYALOSSY

### RESUMO

A primeira teoria gradista que tentava explicar tendências evolutivas no xilema predizia que os elementos de vaso das angiospermas surgiram a partir de traqueídes e os das monocotilêneas evoluíram da raiz para a folha sendo que, entre as espécies em que ocorre uma ampla variação nos tipos de elementos de vaso de órgão para órgão, os vasos da raiz são sempre os mais especializados. Abordagens mais recentes com a utilização de caracteres anatômicos do xilema à luz da sistemática filogenética demonstraram que elementos de vaso foram perdidos diversas vezes nas angiospermas. Dentre as monocotilêneas, caracteres do xilema não são utilizados em análises cladísticas. Este estudo teve como objetivos avaliar, através de macerações e secções transversais e longitudinais, a diversidade dos elementos traqueais nos diferentes órgãos vegetativos de Velloziaceae e verificar possíveis características filogeneticamente informativas. Através da análise de 25 espécies da família e três representantes do grupo externo, observou-se que as Velloziaceae possuem elementos de vaso com placa de perfuração simples na raiz, o que pode constituir uma sinapomorfia do grupo já que apenas uma espécie do grupo externo possui elementos de vaso na raiz, com placa de perfuração escalariforme. Já a análise dos elementos traqueais caulinares mostrou uma grande diversidade de formas, podendo apresentar, em uma mesma espécie, desde traqueídes muito longas, até elementos de vaso muito curtos. À exceção de *Acanthochlamys bracteata*, todas as espécies da família possuem traqueídes no caule como principal elemento condutor. Uma vez que todas as espécies de Velloziaceae são revivacentes e habitam locais onde estão expostas à estresses hídricos, a presença de traqueídes pode estar relacionada ao fato de que este tipo de elemento traqueal é mais resistente à cavitação. Na folha, à exceção de *Talbotia elegans* e das espécies do grupo externo, todas as espécies analisadas apresentam elementos de vaso com placa de perfuração escalariforme, que também previne a ocorrência de cavitação. Assim, algumas características dos elementos traqueais dos órgãos vegetativos de Velloziaceae podem constituir caracteres informativos em análises cladísticas e se mostraram adaptadas às condições do ambiente que estas plantas ocupam.

**PALAVRAS-CHAVE:** Velloziaceae, xilema, estresse hídrico, sistemática filogenética.

### ABSTRACT

The first gradist theory that tried to explain trends in xylem evolution states that angiosperm vessel elements evolved from tracheids, in monocots they evolved from the root to the leaf, and in species that have a wide variety of vessel elements, the root ones are always the most specialized. Recent cladistic analyses showed that in the angiosperms, vessel elements were lost many times, but in monocots, these features are not used in phylogenetic analyses. This study aims to explore the diversity of the Velloziaceae tracheary elements in the vegetative organs and verify possible useful characters for future cladistic analyses. The analysis of 25 Velloziaceae and three outgroup species showed that all the Velloziaceae have vessel elements with simple perforation plates in roots, a feature that constitutes a synapomorphy for the family since the only outgroup species that have vessel elements in roots, also have scalariform perforation plates. The stem tracheary elements are very diverse and one can observe very long tracheids to very small vessel elements in the same species. Except for *Acanthochlamys bracteata*, all Velloziaceae have tracheids in the stem as the main conductor element. All Velloziaceae are desiccation-tolerant and can survive dry periods of several months, and the presence of tracheids in the stem might increase resistance to cavitation. Apart from *Talbotia elegans*, all Velloziaceae have vessel elements with scalariform perforation plates in leaves, a feature that can also prevent cavitation. Therefore, some of the observed characteristics of the Velloziaceae tracheary elements can be used in cladistic analyses and may be adapted to the harsh environment that these plants occupy.

**KEY WORDS:** Velloziaceae, xylem, water stress, phylogenetic systematics.

## INTRODUÇÃO

Um dos primeiros trabalhos em que informações do registro fóssil e da anatomia do xilema foram utilizadas para explicar tendências evolutivas foi o de Bailey & Tupper (1918), que realizaram o estudo do xilema de espécies de diversos grupos vegetais como as pteridófitas, gimnospermas e angiospermas, estudo que foi posteriormente complementado por Frost (1930A, 1930B, 1931).

Dentro de uma abordagem gradista, Bailey (1944, Bailey & Tupper 1918) argumentou que os elementos de vaso das angiospermas surgiram a partir de traqueídes. Assim, elementos de vaso semelhantes às traqueídes são primitivos em relação àqueles distintos destas (Stern 1978). Os elementos de vaso surgiram a partir de traqueídes com pontoações areoladas escalariformes através da perda progressiva das membranas das pontoações nas regiões onde as traqueídes se justapõem. O elemento de vaso primitivo reteve restos das membranas das pontoações e possui placa de perfuração inclinada, escalariforme, com muitas barras. A partir dele, o número de barras na placa de perfuração diminuiu, até esta se tornar simples e transversal (Bailey & Tupper 1918). Bailey (1944) inferiu também, que os caracteres observados no xilema constituem evidências evolutivas confiáveis quanto aos estágios de especialização dos vasos, pois estes estão presentes, representativamente, em angiospermas viventes.

Na mesma linha de raciocínio de Bailey, pode-se citar os trabalhos de Cheadle (1942, 1943A, 1943B,

1953A, 1969 e Cheadle & Kosakai 1971) que foi o primeiro a estudar os elementos traqueais das monocotiledôneas. Cheadle (1942) descreveu os tipos de elementos traqueais presentes em cada família, observando assim que algumas apresentam elementos de vaso apenas na raiz, outras na raiz e no caule e outras em todos os órgãos da planta.

Nos trabalhos subsequentes, Cheadle (1943A, 1943B) inferiu que os elementos de vaso em monocotiledôneas evoluíram da raiz para a folha e que, entre as espécies onde ocorre uma ampla variação nos tipos de elementos de vaso de órgão para órgão, os vasos da raiz são sempre os mais especializados. Cheadle (1943B) observou que, assim como para as dicotiledôneas, o elemento de condução primitivo das monocotiledôneas é a traqueíde e que, neste grupo, os elementos de vaso também derivam de uma série de tipos morfológicos distintos de traqueídes.

Em contraposição às idéias gradistas de Bailey e Cheadle, abordagens mais recentes, com a utilização de caracteres anatômicos do xilema à luz da sistemática filogenética, demonstraram consistentemente que elementos de vaso surgiram ou foram perdidos diversas vezes em diferentes grupos vegetais (Baas & Wheeler 1996). Young (1981) foi o primeiro a afirmar que seria mais parcimonioso assumir que vasos estavam presentes no ancestral comum das angiospermas e foram perdidos em muitos táxons, do que assumir diversas origens para os elementos de vaso. Essa hipótese foi

confirmada por Donoghue & Doyle (1989) através de análises filogenéticas, mas foi contestada por Carlquist (1992, 1996) baseado em características funcionais.

Doyle & Endress (2000) realizaram uma análise filogenética combinada para as angiospermas e avaliaram a ocorrência de elementos de vaso, propondo que o estado plesiomórfico é a ausência de elementos de vaso, já que o grupo basal das angiospermas (Amborellaceae) possui apenas traqueídes. Sendo assim, é mais parcimonioso assumir que os vasos tiveram uma origem comum e foram perdidos algumas vezes ao longo da evolução (Doyle & Endress 2000). Apesar da origem dos elementos de vaso ter sido bastante discutida em trabalhos de filogenia, as hipóteses de Cheadle para a origem e diversificação dos elementos de vaso nas monocotiledôneas ainda não foram testadas com base na sistemática filogenética. Recentemente, diversos trabalhos descritivos, mostrando a diversidade dos elementos traqueais de algumas famílias de monocotiledôneas, foram publicados (Carlquist & Schneider 1997, 1998A, 1998B, 2006, Schneider & Carlquist 1997, 1998, 2005A, 2005B) onde as informações não são claramente aplicadas às filogenias existentes e

discutidas sob este paradigma.

Velloziaceae é um grupo das monocotiledôneas onde caracteres anatômicos são extremamente importantes para a identificação e como fonte de caracteres para análises filogenéticas (Menezes *et al.* 1994, Mello-Silva 2000, 2005). Em relação aos elementos traqueais da família, dados sobre o tipo de elemento traqueal presente nos diferentes órgãos de Velloziaceae são encontrados (Fahn 1954, Cheadle 1968, Ayensu 1968, Menezes *et al.* 1990). Apesar da disponibilidade de alguns dados referentes aos elementos traqueais da família na literatura, os trabalhos de Fahn (1954), Cheadle (1968) e Ayensu (1968) somam juntos, dados de apenas cinco espécies. Já o de Menezes *et al.* (1990) não deixa claro quais espécies de cada gênero foram utilizadas. Além disso, tem-se disponível na literatura (Mello-Silva 2005), uma ampla matriz morfológica onde novos caracteres podem ser testados em análises clásticas. Sendo assim, este estudo tem como objetivos:

- avaliar a diversidade dos elementos traqueais nos diferentes órgãos vegetativos de Velloziaceae e,
- verificar se características dos elementos traqueais são filogeneticamente informativas.

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram estudados de um a três espécimes de vinte e oito espécies de Velloziaceae, representantes dos nove gêneros já descritos para a família (Menezes 1971, Kubitzki 1998) e, quando possível, utilizou-se indivíduos de diferentes populações. Além disso, foi utilizada uma espécie de Cyclanthaceae, uma de Pandanaceae e uma

de Bromeliaceae como representantes do grupo externo. A lista de espécies e *vouchers* encontra-se na tabela I.

As porções radiculares, caulinares e foliares coletadas foram armazenadas em uma solução de glicerina 50% em água destilada e formol 4%.

**Tabela I:** Lista das espécies utilizadas, suas respectivas famílias e vouchers.

ESPÉCIE	FAMÍLIA	VOUCHER
<i>Acanthochlamys bracteata</i> P.C. Kao	Velloziaceae	Kao s.n.
<i>Aylthonia umbrosa</i> (L. B. Sm. & Ayensu)	Velloziaceae	Harley CFCR 6477 Mello-Silva CFCR6477
<i>Barbacenia ignea</i> Mart.	Velloziaceae	Mello-Silva 2554
<i>Barbacenia reflexa</i> L. B. Sm. & Ayensu	Velloziaceae	Mello-Silva CFCR10793
<i>Barbaceniopsis castillonii</i> (Hauman) Ibsch	Velloziaceae	Mello-Silva 1857
<i>Burlemarxia spiralis</i> (L.B.Sm. & Ayensu) N.L.Menezes & J.Semir	Velloziaceae	Mello-Silva 2548
<i>Nanuza plicata</i> (Mart.) L. B. Sm. & Ayensu	Velloziaceae	Cattai 01 Cattai 02
<i>Pleurostima longiscapa</i> (Goethart & Henrard) N. L. Menezes	Velloziaceae	Mello-Silva 1776 Mello-Silva 2553
<i>Pleurostima plantaginea</i> (L. B. Sm.)	Velloziaceae	Salatino CFCR 11901
<i>Pleurostima riparia</i> N. L. Menezes & Mello-Silva	Velloziaceae	Menezes 1167
<i>Talbotia elegans</i> Balf.	Velloziaceae	Cultivada xx-0-BONN-764
<i>Vellozia abietina</i> Mart.	Velloziaceae	Mello-Silva 1777 Mello-Silva 2673
<i>Vellozia alata</i> L. B. Sm.	Velloziaceae	Mello-Silva 2368
<i>Vellozia albiflora</i> Pohl	Velloziaceae	Menezes 528 Mello-Silva 2132
<i>Vellozia burlemarxii</i> L. B. Sm. & Ayensu	Velloziaceae	Mello-Silva 2148
<i>Vellozia caudata</i> Mello-Silva	Velloziaceae	Mello-Silva 2132
<i>Vellozia hemisphaerica</i> Seub.	Velloziaceae	Mello-Silva 2576 Mello-Silva 2800 Mello-Silva 2828
<i>Vellozia hirsuta</i> Goethart & Henrard	Velloziaceae	Mello-Silva 2576 Mello-Silva 2698
<i>Vellozia jolyi</i> L. B. Sm.	Velloziaceae	Mello-Silva 2145 Mello-Silva 2146
<i>Vellozia minima</i> Pohl	Velloziaceae	Mello-Silva 2666
<i>Vellozia prolifera</i> Mello-Silva	Velloziaceae	Mello-Silva 2560
<i>Vellozia punctulata</i> Seub.	Velloziaceae	Mello-Silva 2587
<i>Xerophyta dasyliroides</i> Baker	Velloziaceae	Puy 176
<i>Xerophyta eglandulosa</i> Baker	Velloziaceae	Puy 169
<i>Xerophyta pinifolia</i> Lam.	Velloziaceae	Puy 167
<i>Encholirium scrutator</i> (L. B. Sm.) Rauh	Bromeliaceae	Forzza 1488
<i>Pandanus racemosus</i> Kurz	Pandanaceae	Pirani 4755
<i>Thoracocarpus bissectus</i> (Vell.) Harling	Cyclanthaceae	Fiaschi & Lobão 533

Para a análise dos elementos traqueais, porções radiculares, caulinares e foliares foram dissociadas em estufa, imersas em uma solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético glacial (1:1 v/v) durante 24-48h (Franklin 1945). Posteriormente o material foi lavado com água destilada e corado com azul de astra 1% em etanol 50% e/ou safranina 1% em etanol 50% (Bukatsch 1972), durante alguns minutos, sendo então montado em lâmina semi-permanente, com glicerina. Como, em uma primeira análise, se observou que os elementos traqueais radiculares eram muito

semelhantes, foram elaboradas 5 lâminas da raiz de cada espécime analisada. Já para o caule e folha, foram elaboradas dez lâminas de cada espécime e, no total, 1200 lâminas foram analisadas.

Em Velloziaceae, o caule é recoberto pelas bainhas foliares e, entre elas, ocorrem raízes que estão presentes junto ao caule ao longo de toda planta. Sendo assim, para a realização da dissociação da porção caulinar as bainhas foliares e raízes foram completamente retiradas de forma que só a porção caulinar fosse dis-

sociada. Para preparo das amostras para microscopia eletrônica de varredura, o material dissociado sofreu desidratação em série cetônica, as amostras foram aderidas a suportes metálicos e cobertas com ouro.

Para a análise da organização estrutural radicular e caulinar foram realizadas secções histológicas do caule e raiz de cada espécie. Não foram realizadas secções foliares uma vez que o laminário utilizado por Mello-Silva para os determinar os caracteres foliares utilizados em análises cladísticas (Mello-Silva 2000, 2005) estava disponível para consulta. As porções caulinares e radiculares foram infiltradas e incluídas em polietilenoglicol (PEG) 1500, segundo Gerlach (1984). Posteriormente, o material foi seccionado em microtomo de deslize, corado com azul de astra 1% em etanol 50% e safranina 1% em etanol 50% (Bukatsch

1972), desidratados e montados em resina sintética. O material herborizado foi reidratado com água e glicerina (1:1 v/v) para que fosse submetido à técnica de infiltração acima descrita.

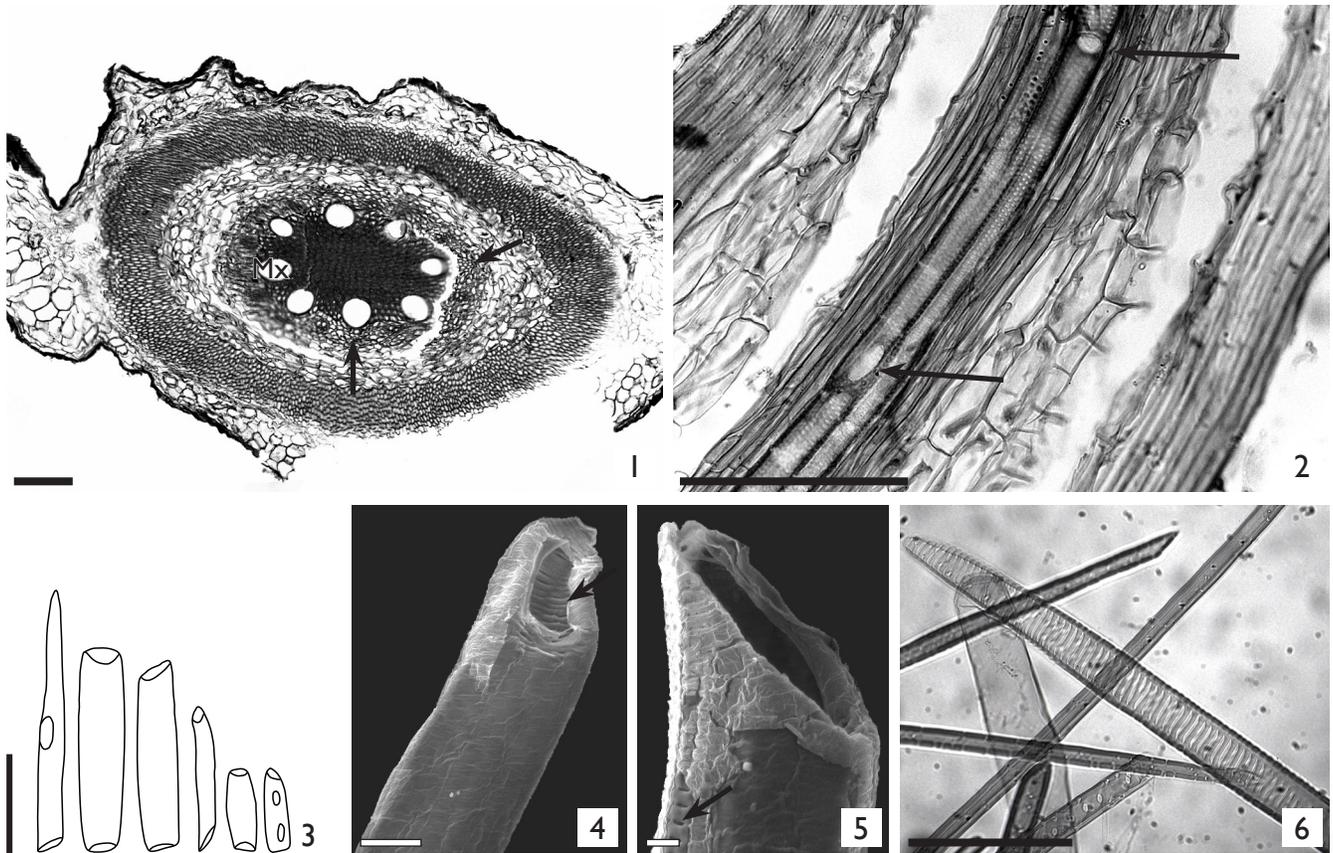
O material dissociado foi analisado sob microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura e suas variações registradas através de desenhos em câmara clara e fotomicrografias. O registro em câmara clara se deu de forma que todos os tipos e variações de elementos traqueais fossem representados, sem registrar as diferenças de frequência de tipo e forma de elemento traqueal. Considerou-se, na análise, apenas os elementos traqueais do metaxilema. Assim, elementos com espessamento anelar ou helicoidal foram excluídos dos resultados, uma vez que estão presentes em todos os órgãos e espécies.

## RESULTADOS

### ELEMENTOS TRAQUEAIS RADICULARES:

As raízes de Velloziaceae possuem até 15 pólos de protoxilema e os elementos traqueais do metaxilema são facilmente identificados em secção transversal (figura 1). Os elementos traqueais radiculares de Velloziaceae não variam muito entre os tipos e formas nas diferentes espécies estudadas e estão representados na figura 3. Todas as espécies da família analisadas possuem elementos de vaso do metaxilema com placas de perfuração simples na raiz (figuras 4 e 5) e estes podem ser identificados em secção longitudinal (figura 2) e em material dissociado (figura 3). Estes elementos de vaso possuem pontoações

areoladas apenas na parede do vaso que se comunica com outros vasos estando as demais porções da parede completamente ausentes de pontoações (figuras 4 e 5). Dentro de uma mesma espécie e entre as espécies é comum encontrar elementos de vaso com pequena variação no diâmetro e comprimento e elementos de vaso com e sem apêndices. Quanto ao grupo externo, *Thoracocarpus bissectus* e *Encholirium scrutor* apresentam elementos de vaso com placa de perfuração escalariforme (figura 6). Em *E. scrutor* também são encontradas traqueídes e *Pandanus racemosus* possui apenas traqueídes na raiz.



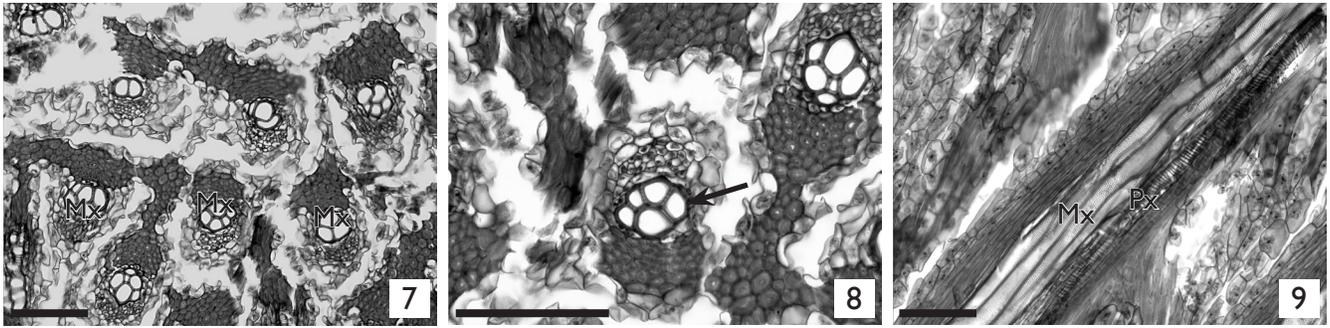
**Figuras 1 a 5:** Elementos de vaso radiculares de Velloziaceae. **1:** Secção transversal da raiz de *Barbaceniopsis castillonii* evidenciando os pólos de protoxilema (setas) e elementos de metaxilema (Mx). **2:** Secção longitudinal da raiz de *Acanthochlamys bracteata* onde se observa os elementos de vaso com placa de perfuração simples (setas) formando um vaso. **3:** Desenho em câmara clara da variação dos elementos de vaso observados nas espécies analisadas. **4 e 5:** Microscopia eletrônica de varredura de elementos de vaso radiculares de *Talbotia elegans*. **4:** Elemento de vaso com placa de perfuração simples no qual se observa a parede com (seta) e sem pontoações. **5:** Detalhe da placa de perfuração e das pontoações em apenas uma parte da parede do elemento (seta). **6:** Elemento de vaso radicular de *Thoracocarpus bissectus*, com placa de perfuração escalariforme. Barra: 1, 2 e 6 = 100µm, 3 = 200µm, 4 = 10µm, 5 = 5µm.

### ELEMENTOS TRAQUEAIS CAULINARES:

Através de secções transversais e longitudinais do caule não é possível identificar o tipo de elemento traqueal do metaxilema presente nos feixes vasculares já que estes possuem diâmetro semelhante e não foi obtida nenhuma secção onde fosse possível a identificação de uma placa de perfuração (figuras 7 e 8). Em secção longitudinal é possível observar os elementos de proto e metaxilema (figura 9), mas não é possível identificar o

tipo de elemento traqueal. Sendo assim, apenas com a dissociação do material foi possível definir os elementos traqueais caulinares do metaxilema de Velloziaceae.

A análise dos elementos traqueais caulinares mostrou uma grande variação de tipos, tamanho e forma entre os gêneros e espécies de Velloziaceae, que podem ser visualizadas nas figuras 10 a 21.



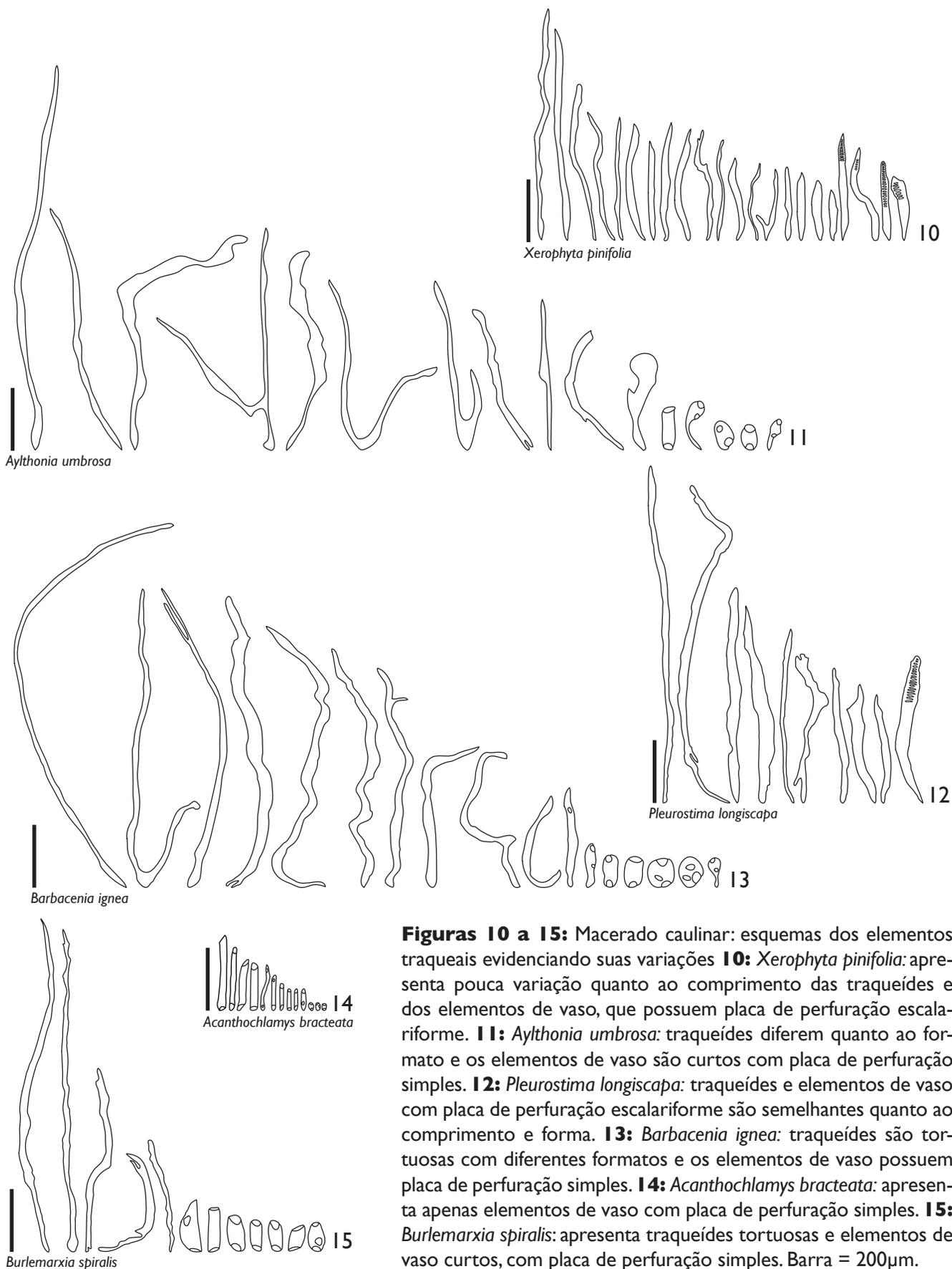
**Figuras 7 a 9:** Seções do caule de *Burlemarxia spiralis*. **7:** Seção transversal evidenciando a disposição dos feixes vasculares. **8:** Detalhe do feixe vascular em seção transversal onde não se observa diferença significativa no diâmetro dos elementos traqueais do metaxilema (seta). **9:** Seção longitudinal onde é possível observar os elementos traqueais de protoxilema (Px) e de metaxilema (Mx) de um feixe vascular. Barra de escala=100µm.

Todas as espécies analisadas, à exceção de *Acanthochlamys bracteata*, possuem traqueídes no caule. Apenas duas Velloziaceae (*Barbaceniopsis castillonii* - figura 18 e *Talbotia elegans* - figura 16) apresentam somente traqueídes no caule sendo que as demais possuem tanto traqueídes quanto elementos de vaso no caule. As traqueídes, em todas as espécies, são tortuosas e às vezes, bifurcadas (figuras 10 - 21). A tortuosidade dos elementos traqueais caulinares faz com seja muito difícil acompanhar um feixe vascular em seções longitudinais e que se observe elementos de vaso compondo um vaso (figura 9). Embora a frequência de traqueídes em relação aos elementos de vaso não tenha sido quantificada, a predominância de traqueídes é marcante, sendo muito rara a observação de mais de 10 elementos de vaso por lâmina.

Os elementos de vaso das espécies analisadas apresentam placa de perfuração escalariforme com muitas barras (mais de cinco - figuras 10 e 12) ou simples (figuras 11, 13, 14, 15, 19, 21), como ocorre na maioria das Velloziaceae analisadas. Algumas espécies

apresentam elementos de vaso com placa de perfuração escalariforme com poucas barras (menos de cinco) e com placa de perfuração simples (*Nanuza plicata*, figura 17 e *Pleurostima plantaginea*, figura 20). Em *Nanuza plicata* é possível observar ainda a presença de ambos os tipos de placas em um único elemento de vaso. Placas de perfuração podem estar presentes em apenas uma das extremidades do elemento de vaso (figuras 17 e 19). Características como tipo de elemento traqueal, comprimento e diâmetro variam em um mesmo indivíduo, em uma mesma espécie e entre as espécies analisadas. A maior variação é observada em *Vellozia hemisphaerica* (figura 21).

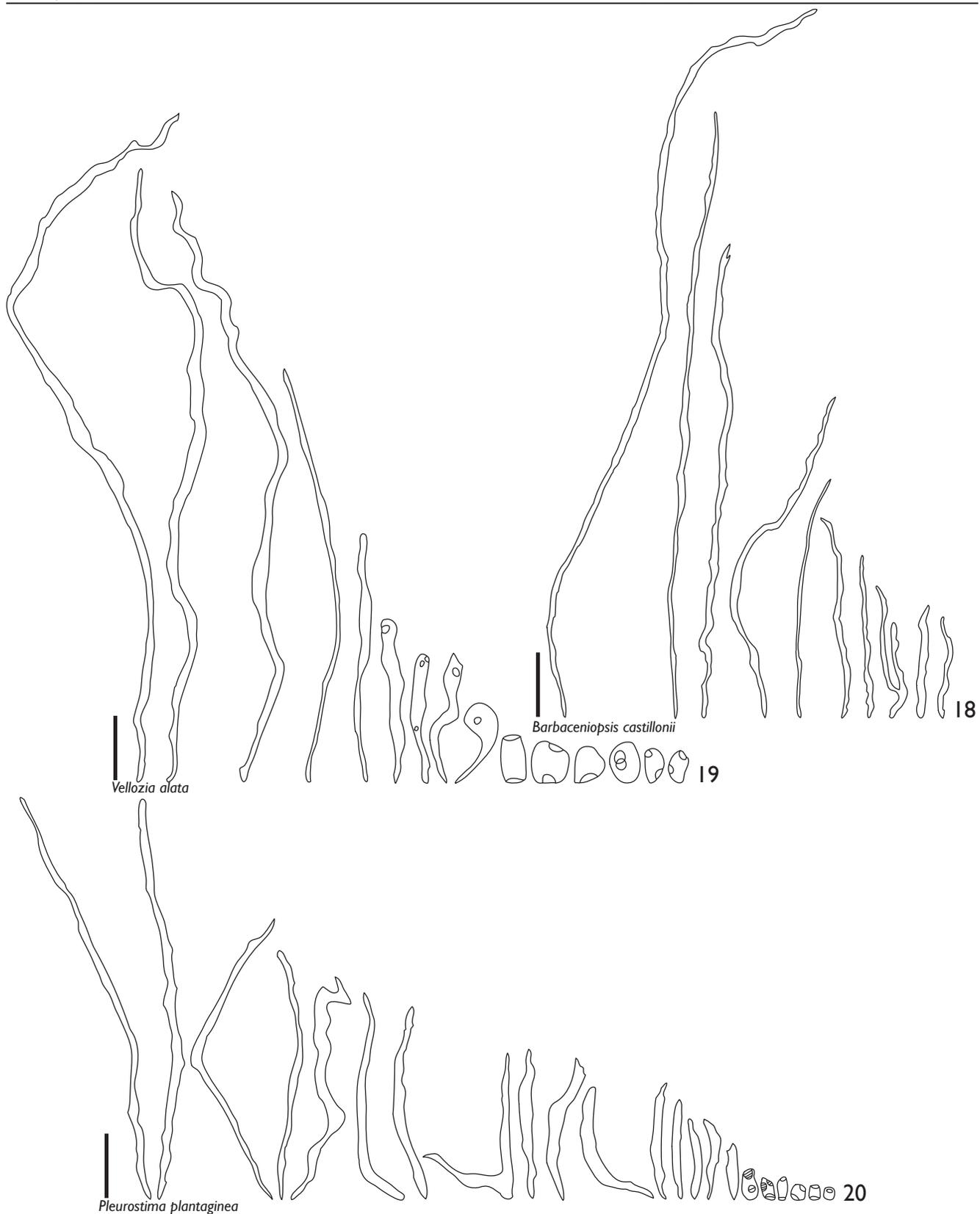
Sob microscopia eletrônica é possível observar o espessamento da parede dos elementos traqueais de Velloziaceae com maior acuidade. Nas traqueídes, o espessamento pode ser reticulado (*Barbacenia ignea* - figura 22, *Talbotia elegans* - figura 23), sendo comum observar espessamento escalariforme e reticulado em um mesmo elemento traqueal (*Talbotia elegans* - figura 24), ou pode apresentar pontoações areoladas (*Burle-*



**Figuras 10 a 15:** Macerado caulinar: esquemas dos elementos traqueais evidenciando suas variações **10:** *Xerophyta pinifolia*: apresenta pouca variação quanto ao comprimento das traqueídes e dos elementos de vaso, que possuem placa de perfuração escalariforme. **11:** *Aylthonia umbrosa*: traqueídes diferem quanto ao formato e os elementos de vaso são curtos com placa de perfuração simples. **12:** *Pleurostima longiscapa*: traqueídes e elementos de vaso com placa de perfuração escalariforme são semelhantes quanto ao comprimento e forma. **13:** *Barbacenia ignea*: traqueídes são tortuosas com diferentes formatos e os elementos de vaso possuem placa de perfuração simples. **14:** *Acanthochlamys bracteata*: apresenta apenas elementos de vaso com placa de perfuração simples. **15:** *Burlemarxia spiralis*: apresenta traqueídes tortuosas e elementos de vaso curtos, com placa de perfuração simples. Barra = 200µm.



**Figuras 16 e 17:** Macerado caulinar: esquemas dos elementos traqueais evidenciando suas variações **16:** *Talbotia elegans*: apresenta apenas traqueídes no caule que variam quanto ao comprimento. **17:** *Nanuza plicata*: apresenta desde traqueídes muito longas a curtas, com formatos diversos, assim como os elementos de vaso, que possuem placa de perfuração simples e, eventualmente, com poucas barras. Barra=200µm.



**Figuras 18 a 20:** Macerado caulinar: esquemas dos elementos traqueais evidenciando suas variações **18:** *Barbaceniopsis castillonii*: apresenta apenas traqueídes que variam quanto ao comprimento. **19:** *Vellozia alata*: traqueídes e elementos de vaso, com placa de perfuração simples, possuem variação quanto ao comprimento. **20:** *Pleurostima plantaginea*: traqueídes diferem quanto ao comprimento e forma e elementos de vaso são curtos com placa de perfuração escalariforme com poucas barras e simples. Barra=200µm.



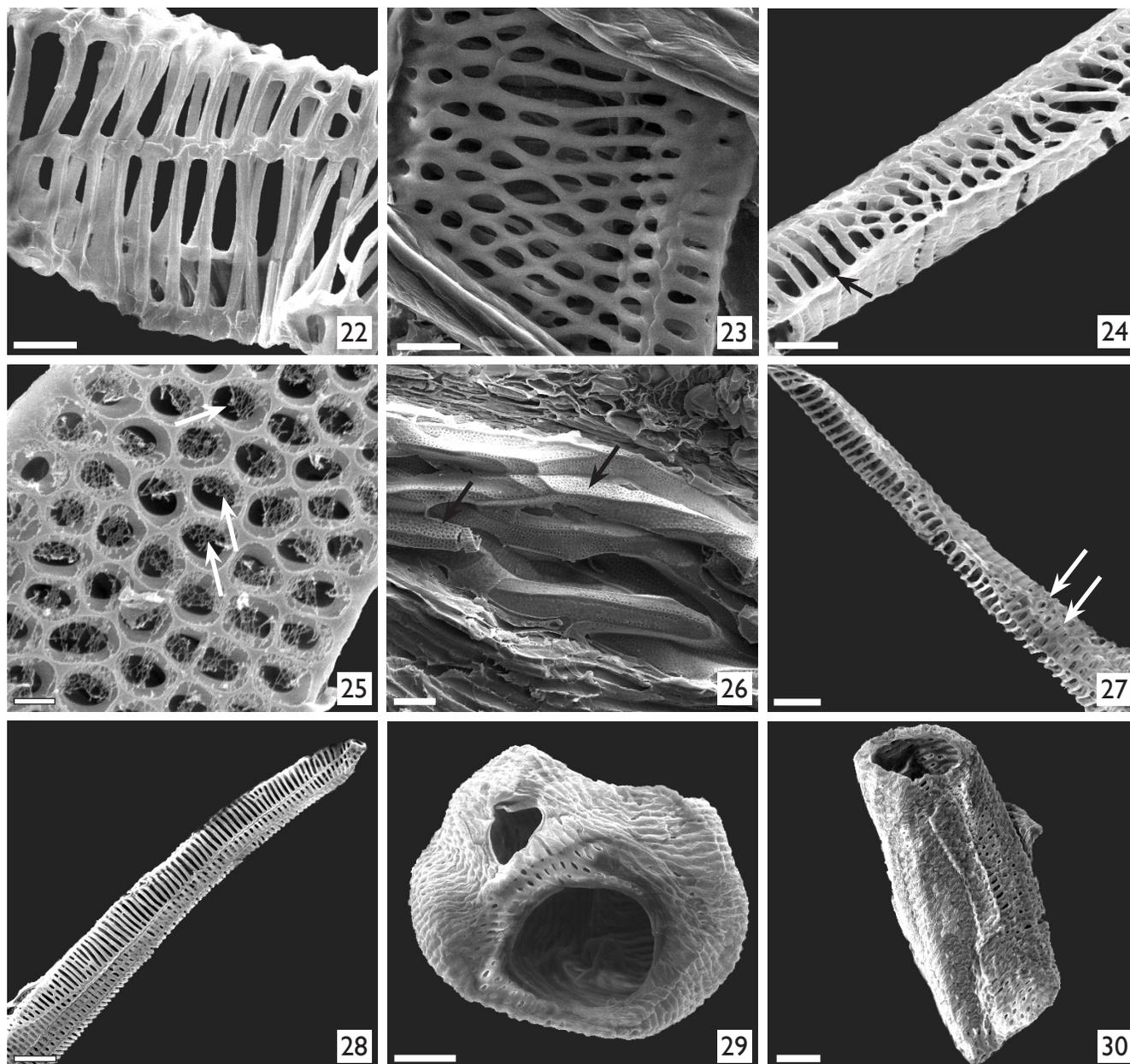
**21:** Macerado caulinar: esquemas dos elementos traqueais evidenciando suas variações. *Vellozia hemisphaerica*: possui desde traqueídes muito longas até elementos de vaso muito curtos, com placa de perfuração simples.. Barra=200µm.

*marxia spiralis* – figura 24 e *Vellozia hemisphaerica* – figura 26). Também é possível observar a forma angular das paredes das traqueídes (figura 26).

Nos elementos de vaso, se observam placas de perfuração escalariforme com muitas barras (figura 27 e 28) e com espessamento da parede lateral reticulada (*Xerophyta dasyliroides* - figura 28) e pontuado (*Pleurostima longiscapa* - figura 27). Já em *Vellozia*

*hemisphaerica* (figura 29) e *Burlemarxia spiralis* (figura 30) se observam elementos de vaso com pontoações areoladas e placa de perfuração simples, que podem ocorrer nas extremidades do elemento (figura 30) e, também, nas paredes laterais (figura 29).

Apesar das raízes, que crescem junto ao caule das Velloziaceae, terem sido minuciosamente destacadas antes da dissociação da porção caulinar, é possível



**Figuras 22 a 30:** Elementos traqueais de Velloziaceae sob microscopia eletrônica de varredura. **22 a 26:** Traqueídes. **22:** *Barbacenia ignea* com espessamento de parede reticulado. **23 e 24:** *Talbotia elegans* com espessamento de parede reticulado (23) e reticulado e escalariforme (seta, figura 24). **25:** Traqueíde de *Burlemarxia spiralis* com pontoações areoladas onde se observam restos de parede primária de forma reticulada (setas). **26:** Detalhe do feixe de *Vellozia hemisphaerica* evidenciando traqueídes com paredes angulares e pontoações (setas) **27:** Elemento de vaso de *Pleurostima longiscapa* com placa de perfuração escalariforme com muitas barras e parede lateral pontoada (setas). **28:** Elemento de vaso com placa de perfuração escalariforme em *Xerophyta dasylirioides* **29:** Elemento de vaso diminuto de *Vellozia hemisphaerica* evidenciando placas de perfuração simples **30:** Elemento de vaso com placa de perfuração simples em *Burlemarxia spiralis*. Barra: 26, 27 e 28 = 20µm, 29 = 10µm, 22, 23, 24 e 30 = 5µm, 25 = 2µm.

encontrar elementos de vaso radiculares na dissociação das porções caulinares. Com a análise das secções transversais caulinares se observa que as raízes são formadas no caule (figuras 31 e 32) e, antes de deixarem o caule, possuem elementos de vaso já diferenciados (figura 32). Na figura 33 se observa uma raiz já formada junto ao caule, apresentando os tecidos diferenciados. Apesar disso, com a análise do material

radicular dissociado observou-se que os elementos de vaso radiculares não possuem pontoações ao longo de toda a parede, característica esta que permite separar os elementos de vaso pertencentes à raiz dos caulinares presentes em uma mesma maceração.

Quando ao grupo externo, todas as espécies analisadas apresentam apenas traqueídes no caule.



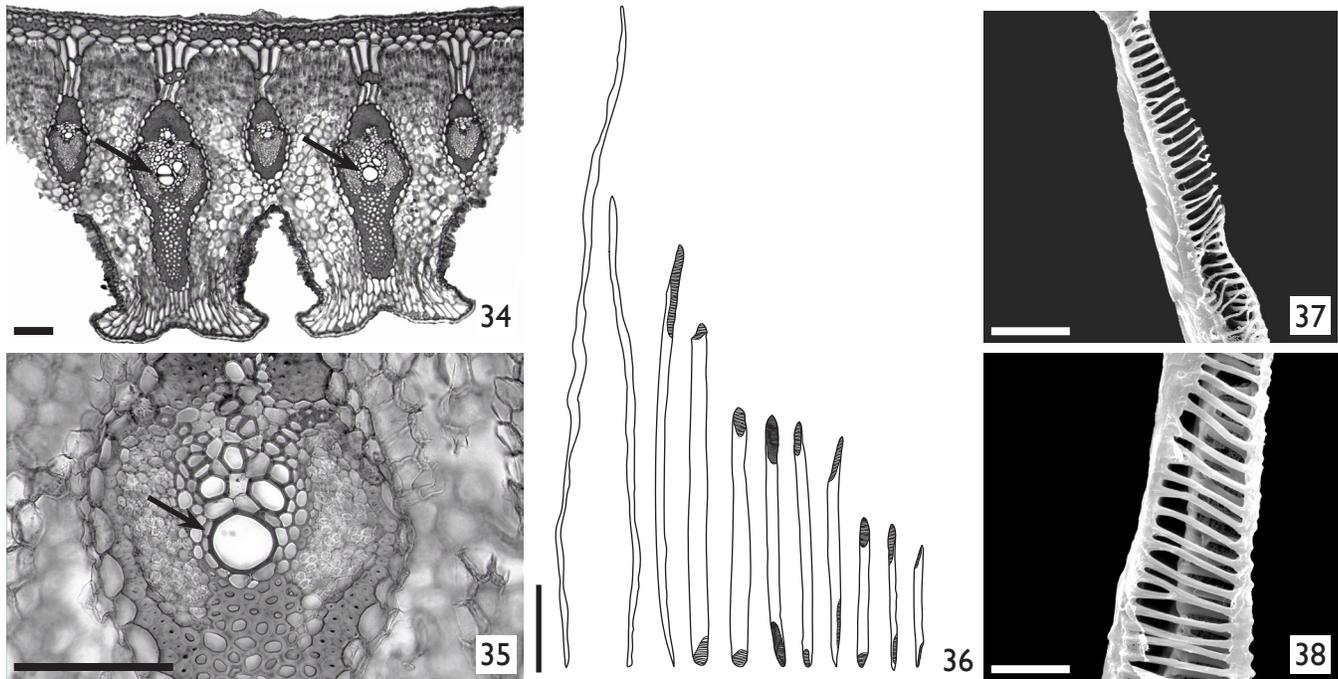
**Figuras 31 a 33:** Secção transversal de *Barbaceniopsis castillonii* evidenciando a saída de raízes adventícias. **31 e 32:** Formação de raízes no caule (setas). Antes das raízes deixarem o caule, os elementos de vasos do metaxilema (Mx) já se encontram diferenciados. **33:** Raiz já formada deixando o caule. Barra = 200µm.

### ELEMENTOS TRAQUEAIS FOLIARES:

As macerações das porções foliares evidenciam a presença de elementos de vaso com placa de perfuração escalariforme com muitas barras (figuras 36 e 37) em todas as espécies da família, à exceção de *Talbotia elegans*. Na figura 36 está representada a variação de tipos e formas dos elementos traqueais foliares nas espécies estudadas. É comum observar traqueídes longas e finas com espessamento anelar e helicoidal, que compõem o protoxilema, e elementos traqueais do metaxilema, que possuem maior diâmetro, indicados nas figuras 34 e 35. Em algumas espécies também são observadas traqueídes de maior diâmetro com espessamento reticulado, pertencentes ao metaxile-

ma. Assim como as traqueídes pertencentes ao metaxilema de algumas espécies, os elementos de vaso também possuem espessamento reticulado (figura 38).

A grande diversidade de tipos e formas dos elementos traqueais caulinares de Velloziaceae torna difícil o estabelecimento de caracteres para utilização em análise cladística. Caracteres muito utilizados em descrições de espécies arbóreas como diâmetro e comprimento dos elementos traqueais e tamanho e arranjo das pontoações intervasculares não podem ser utilizados para Velloziaceae uma vez que variam muito em uma mesma espécie e em um mesmo indivíduo. Além disso, os elementos traqueais



**Figuras 34 a 37:** Elementos traqueais foliares de Velloziaceae. **34 e 35:** Secção transversal foliar de *Vellozia hemisphaerica* evidenciando a disposição dos tecidos vasculares e os elementos de metaxilema da maior diâmetro (setas). **36:** Variação dos elementos traqueais observada na folha. **37:** Placa de perfuração escalariforme com muitas barras em *Vellozia hemisphaerica*. **38:** Espessamento escalariforme da parede de um elemento de vaso de *Vellozia hemisphaerica*. Barra: 34 e 35 = 100µm, 36 = 200µm, 37 e 38 = 10µm.

radiculares e foliares são muito semelhantes nas espécies da família e assim, apenas o tipo de elemento traqueal e o tipo de placa de perfuração constituem caracteres que podem ser incluídos em análises filogenéticas.

A seguir, é apresentada a lista de possíveis caracteres informativos observados (tabela II) e os resultados obtidos em cada espécie analisada apresentados em uma matriz (tabela III).

**Tabela II:** Lista de caracteres observados nos elementos traqueais de Velloziaceae e sua codificação

**1 - Elemento de vaso na raiz**

- ausente (0)
- presente (1)

**2 - Tipo de placa de perfuração dos elementos de vaso radiculares**

- escalariforme (0)
- simples (1)

**3 - Elemento de vaso no caule**

- ausente (0)
- presente (1)

**4 - Tipo de placa de perfuração dos elementos de vaso caulinares**

- escalariforme com muitas barras:  $\geq 5$  (0)
- escalariforme com poucas barras:  $\leq 5$  (1)
- simples (2)

**5 - Elemento de vaso na folha**

- presente (0)
- ausente (1)

**6 - Tipo de placa de perfuração dos elementos de vaso foliares**

- escalariforme (0)
- simples (1)

**Tabela III:** Matriz dos resultados obtidos na análise dos elementos traqueais de Velloziaceae (ver tabela II para a codificação dos caracteres. ? dados ausentes, - inaplicável)

Espécie	1	2	3	4	5	6
<i>Acanthochlamys bracteata</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Aythya umbrosa</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Barbacenia ignea</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Barbacenia reflexa</i>	1	1	?	?	1	0
<i>Barbaceniopsis castillonii</i>	?	?	0	-	1	0
<i>Burlemarxia spiralis</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Encholirium scrutator</i>	1	0	0	-	0	-
<i>Nanuzia plicata</i>	1	1	1	1/2	1	0
<i>Pandanus racemosus</i>	0	-	0	-	0	-
<i>Pleurostima longiscapa</i>	1	1	1	0	1	0
<i>Pleurostima plantaginea</i>	1	1	1	1/2	1	0
<i>Pleurostima riparia</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Talbotia elegans</i>	1	1	0	-	0	-
<i>Thoracocarpus bissectus</i>	1	0	0	-	0	-
<i>Vellozia abietina</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia alata</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia albiflora</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia burlemarxii</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia caudata</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia hemisphaerica</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia hirsuta</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia jolyi</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia minima</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia prolifera</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Vellozia punctulata</i>	1	1	1	2	1	0
<i>Xerophyta dasyliroides</i>	?	?	1	0	1	0
<i>Xerophyta eglandulosa</i>	1	1	1	0	1	0
<i>Xerophyta pinifolia</i>	?	?	1	0	1	0

## DISCUSSÃO

Todas as espécies de Velloziaceae analisadas apresentam elementos de vaso com placas de perfuração simples na raiz concordando com o que havia sido observado em algumas espécies por Fahn (1954), Cheadle (1968) e Menezes et al. (1990). Porém, nas espécies do grupo externo, os elementos de vaso radiculares possuem placas de perfuração escalariforme.

Dado o monofiletismo do grupo comprovado por diversas análises filogenéticas (Chase et al. 1993, 1995, Davis et al. 2004, Mello-Silva 2005, Rudall & Bateman 2006), a presença de placa simples nos elementos de vaso radiculares de Velloziaceae pode constituir uma sinapomorfia do grupo, além de ser mais uma evidência para a inclusão de *Acanthochlamys bracteata* na família.

Além disso, a presença de elementos de vaso no caule e na folha é, dentre as espécies analisadas, característica exclusiva de Velloziaceae. Se otimizadas no cladograma de Mello-Silva (2005), tem-se que estas características seriam sinapomorfias da família e que teriam ocorrido reversões em *Barbaceniopsis castillonii* e *Talbotia elegans* que possuem apenas traqueídes no caule e em *Talbotia elegans* que apresenta traqueídes na folha.

Dos caracteres analisados, a presença de elementos de vaso na raiz e o tipo de placa de perfuração dos elementos traqueais foliares não serão informativas para análises cladísticas. Na raiz, apenas *Pandanus racemosus* não apresenta elementos de vaso na raiz, o que constituiria uma autapomorfia da espécie, e na folha, todas as espécies que possuem elementos de vaso, possuem placa de perfuração escalariforme.

A ausência ou presença de elementos de vaso em folhas de Velloziaceae foi observada por Menezes *et al.* (1990) e já foi utilizada em análises cladísticas, mostrando ser um caráter informativo para a família (Menezes *et al.* 1994, Mello-Silva 2000, 2005). Apesar disso, segundo Menezes *et al.* (1990), apenas espécies de *Xerophyta* apresentam elementos de vaso na folha, dado discordante das observações aqui descritas.

A diversidade de elementos traqueais caulinares de Velloziaceae não foi relatada na literatura para nenhuma das famílias de monocotiledôneas já estudadas por Cheadle (1942, 1943A, 1943B, 1944, 1953A, 1953B, 1968, 1969, 1975, Cheadle & Kosakai 1971, 1972), Carlquist & Schneider (1997, 1998A, 1998B, 2006) ou Schneider &

Carlquist (1997, 2005A, 2005B). *Talbotia elegans*, também analisada por Fahn (1954), apresenta apenas traqueídes no caule, mas Cheadle (1968) não relatou a presença deste tipo de elemento traqueal nas três espécies de Velloziaceae por ele estudadas, mostrou apenas a presença de elementos de vaso em uma espécie de *Barbacenia* e duas de *Vellozia*. Com exceção de *Acanthochlamys bracteata*, todas as espécies de Velloziaceae analisadas neste estudo apresentam traqueídes no caule, sempre em maior número que os elementos de vaso.

Menezes *et al.* (1990), por sua vez, observaram a presença de elementos de vaso apenas em espécies de *Xerophyta*, o que não concorda com os resultados obtidos neste estudo, uma vez que apenas duas de todas as Velloziaceae analisadas não apresentam elementos de vaso no caule (*Barbaceniopsis castillonii* e *Talbotia elegans*).

A frequência de elementos de vaso no caule das Velloziaceae, é baixa sendo difícil encontrar mais do que dez elementos de vaso em uma mesma lâmina. Assim, através da análise isolada do material dissociado é difícil compreender qual o papel destes elementos de vaso, uma vez que eles não aparentam formar um vaso, mas sim, ligações entre traqueídes. Além disso, as secções longitudinais não foram elucidativas neste aspecto uma vez que não é possível acompanhar um único vaso ou ligações entre traqueídes, sendo os feixes bastante tortuosos. Seria necessário o uso de técnicas especiais para avaliar se os elementos de vaso formam vasos em algumas espécies ou se são apenas responsáveis pela ligação dos demais elementos traqueais. Tais técnicas seriam a

injeção de tinta utilizada em diversos trabalhos realizados principalmente com palmeiras por Zimmermann (1971, 1973, Zimmermann & Tomlinson 1967, 1972, 1974, Zimmermann *et al.* 1974, 1982, Zimmermann & Sperry 1983) ou através da infiltração e elaboração de molde dos elementos com resina realizada em madeiras (Fujii 1993, Kitin *et al.* 2001). Resta a dúvida se a diferença de frequência de elementos de vaso entre as espécies é significativa e se esta diferença poderia constituir um caráter diagnóstico de espécies ou gêneros, que só poderá ser resolvida através de estudos quantitativos.

A presença de traqueídes no caule das Velloziaceae pode estar relacionada ao fato de que todas as plantas desta família são revivescentes (Gaff 1977, Hallam & Gaff 1978, Tuba *et al.* 1993, Porembski & Barthlott 2000), isto é, são capazes de voltar à vida e produzir clorofila, mesmo depois de completamente secas, e que todas as espécies da família crescem sobre rochas em ambientes onde estão submetidas constantemente à estresse hídrico (Porembski & Barthlott 2000). Este fenômeno é comum entre as criptógamas, mas é raro entre as Angiospermas (Tuba *et al.* 1993). A presença de traqueídes no caule oferece vantagens às plantas que sofrem estresses uma vez que são mais resistentes à cavitação e são preenchidas de água mais rapidamente do que elementos de vaso (Zimmermann 1983, Sperry 2003, Sperry *et al.* 2006).

Em 1983, Zimmermann & Sperry demonstraram que os traços foliares de *Rhapis excelsa* (Areceaceae), na inserção da bainha com o caule, é composto apenas por elementos do protoxilema, ou seja traqueí-

des de pequeno diâmetro, e elementos de vaso do metaxilema muito pequenos. De acordo com os autores, esta configuração é responsável por uma constrição hidráulica entre o caule e o pecíolo que é bastante útil para confinar a cavitação e subseqüentes falhas de condutividade em regiões acima do caule, garantindo assim, a integridade funcional deste órgão. Assim, em estresses hídricos, a cavitação ficaria restrita aos vasos de maior diâmetro do pecíolo. Sabe-se que, após estarem totalmente secas, as Velloziaceae iniciam a absorção de água pela folha e, só após as folhas retomarem a fotossíntese, é que as raízes passam a absorver água (Tuba *et al.* 1993). Sendo assim, quando as raízes iniciam a absorção e condução, a folha já iniciou a absorção de água, mas o caule ainda permanece seco, o que pode causar embolia e cavitação. Assim, as traqueídes presentes no caule, podem configurar um sistema vascular análogo ao dos traços foliares de *Rhapis excelsa*, atuando como uma região de constrição hídrica que, além de conduzir água mais rapidamente, confinaria possíveis bolhas de ar nas bainhas foliares. Além disso, a placa de perfuração escalariforme dos elementos de vaso foliares pode reter as bolhas de ar e evitar a cavitação.

Os elementos de vaso que ocorrem na folha das espécies de Velloziaceae analisadas são sempre longos, com placa de perfuração escalariforme com muitas barras e inclinada, bastante diferentes dos da raiz. Sendo assim, a hipótese gradista de Cheadle (1943A, 1943B), não é contestada em Velloziaceae. Nesta família, da mesma maneira que nas demais descritas por Cheadle, os elementos de vaso radiculares são mais especializados que os caulinares e estes, mais especiali-

zados do que os foliares. Apesar disso, em uma das espécies que apresentou ausência de elementos de vaso no caule (*Barbaceniopsis castillonii*), são observados elementos de vaso na folha. Ayensu (1968) também chamou atenção para este mesmo fato em *Barbaceniopsis boliviensis* mas Menezes et al. (1990) detectaram a presença de elementos de vaso com placa de perfuração escalariforme nesta espécie. Como apenas um indivíduo de *Barbaceniopsis castillonii* foi analisado, não se pode concluir ao certo se esta espécie é uma exceção à hipótese de Cheadle.

*Acanthochlamys bracteata* foi a única espécie analisada, dentre as Velloziaceae e as espécies representantes do grupo externo, que não apresentou traqueídes no caule e, segundo análises cladísticas recentes de Pandanales (Rudall & Bateman 2006), é a espécie basal da ordem. Se a hipótese de Cheadle for confrontada com as hipóteses evolutivas de Velloziaceae e Pandanales mais recentes (Mello-Silva 2005, Rudall & Batemann 2006), tem-se que a espécie basal da família e da ordem (*A. bracteata*) possui elementos de vaso em todos os órgãos vegetativos. Já Triuridaceae, a última família a se diversificar em Pandanales, possui apenas traqueídes (elemento traqueal considerado primitivo pelos gradistas) em todos os órgãos analisados por Carlquist (1975). Além disso, *Acantho-*

*chlamys bracteata* e a maioria das demais Velloziaceae analisadas possuem elementos de vaso com placa de perfuração simples no caule, enquanto que as espécies de *Xerophyta* analisadas e *Pleurostima plantaginea* apresentam placa de perfuração escalariforme nos elementos de vaso caulinares. Se otimizada no cladograma de Mello-Silva, tem-se que a condição plesiomórfica na família é a presença de placa de perfuração simples no caule. O estado apomórfico seria placa de perfuração escalariforme com muitas barras, condição que também é considerada primitiva pelos gradistas. Assim, a tendência evolutiva observada por Cheadle em uma mesma espécie (elementos de vaso com características mais derivadas da raiz à folha) não pode ser aplicada em diferentes espécies de uma mesma família ou ordem. Deste modo, a presença de um determinado tipo de elemento traqueal e placa de perfuração parecem ser características muito mais adaptativas, do que uma tendência evolutiva.

Algumas características dos elementos traqueais dos órgãos vegetativos de Velloziaceae podem constituir caracteres informativos em análises cladísticas e serão incorporadas à matriz morfológica existente para a família. Além disso, tais características mostraram ser extremamente adaptadas às condições do ambiente que estas plantas ocupam.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AYENSU, E. S. 1968. The anatomy of *Barbaceniopsis*, a new genus recently described in the Velloziaceae. *American Journal of Botany* 55(4): 399-405.
- BAAS, P., WHEELER, E. A. 1996. Parallelism and reversibility in xylem evolution. A review. *IAWA Journal* 17: 351-364.
- BAILEY, I. W. 1944. The development of vessels in Angiosperms and its significance in morphological research. *American Journal of Botany* 31: 421-428.
- BAILEY, I. W., TUPPER, W. W. 1918. Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proceedings of the American Academy of Arts and Science* 54: 149-204.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos* 61(8): 255.
- CARLQUIST, S. 1975. Monocotyledons; Nymphaeales. In: *Ecological strategies of xylem evolution*. California University Press, Berkley, 104-130.
- CARLQUIST, S. 1992. Wood anatomy and stem of *Chloranthus*; summary of wood anatomy of Chloranthaceae, with comments on relationships, vessellness, and the origin of monocotyledons. *IAWA Bulletin n.s.* 13(1): 3-16.
- CARLQUIST, S. 1996. Wood anatomy of primitive angiosperms: new perspectives and syntheses. In: Taylor, D. W. & Hickey, L. J. (eds). *Flowering plant origin, evolution and phylogeny*. Chapman & Hall, New York, p. 68-90.
- CARLQUIST, S., SCHNEIDER, E. L. 1997. Origins and nature of vessels in monocotyledons .1. *Acorus*. *International Journal of Plant Sciences* 158 (1): 51-56.
- CARLQUIST, S., SCHNEIDER, E. L. 1998A. Origins and nature of vessels in Monotyledons. 3. *Lowiaceae*, with comments on rhizome anatomy. *Blumea* 43:19-224.
- CARLQUIST, S., SCHNEIDER, E. L. 1998B. Origin and nature of vessels in monocotyledons. 5. *Araceae* subfamily *Colocasioideae*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 128 (1): 71-86.
- CARLQUIST, S., SCHNEIDER, E. L. 2006. Origins and nature of vessels in monocotyledons: 8. *Orchidaceae*. *American Journal of Botany* 93 (7): 963-971.
- CHASE, M. W., SOLTIS, D. E., OLMSTEAD, R. G., MORGAN, D., LES, D. H., MISHLER, B. D., DUVAL, M. R., PRICE, R. A. HILLS, H. G., QIU, Y.-L., KRON, K. A., RETTIG, J. D., MANHART, J. R., SYTSM, K. J., MICHAELS, H. J., KRESS, W. J., KAROL, K. G., CLARK, W. D., HEDRÉN, M., GAU, B. S., JANSEN, R. K., KIM, K.-J., WIMPEE, C. F., SMITH, J. F., FURNIER, G. R., STRAUSS, S. H., XIANG, Q.-Y., PLUNKETT, G. M., SOLTIS, P. S., SWENSEN, S. M., WILLIAMS, S. E., GADEK, P. A., QUINN, C. J., EGUIARTE, L. E., GOLENBERG, E., LEARN JR., G. H., GRAHAM, S. W., BARRETT, S. C. H., DAYANANDAN, S., ALBERT, V. A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 529-580.
- CHASE, M. W., STEVENSON, D. W., WILKIN, P., RUDALL, P. J. 1995. Monocot systematics: a combined analysis. In: *Monocotyledons: systematic and evolution* (P.J. Rudall, Cribb, P. J., Cutler, D. F., Humphries, C. J., ed). Royal Botanic Gardens, Kew, p. 685-730.
- CHEADLE, V. I. 1942. The occurrence and type of vessels in the various organs of the plant in the Monocotyledonae. *American Journal of Botany* 29: 441-450.
- CHEADLE, V. I. 1943A. The origin and certain trends of specialization of the vessel in the Monocotyledonae. *American Journal of Botany* 30: 11-17.
- CHEADLE, V. I. 1943B. Vessel specialization in the late metaxylem of the various organs in the monocotyledonae. *American Journal of Botany* 30: 484-490.
- CHEADLE, V. I. 1944. Specialization of vessels within the xylem of each organ in the Monocotyledoneae. *American Journal of Botany* 31(2): 81-92.
- CHEADLE, V. I. 1953A. Independent origin of vessels in the Monocotyledons and Dicotyledons. *Phytomorphology* 3:23-44.

- CHEADLE, V. I. 1953b. The taxonomic use of specialization of vessels in the metaxylem of Gramineae, Cyperaceae, Juncaceae and Restionaceae. *Journal of the Arnold Arboretum* 36: 141-157.
- CHEADLE, V. I. 1968. Vessels in Haemodiales. *Phytomorphology* 18: 412-420.
- CHEADLE, V. I. 1969. Vessels in Amaryllidaceae and Tecophilaeaceae. *Phytomorphology* 19: 8-16.
- CHEADLE, V. I. 1975. Vessels in Juncals: II. Centrolepidaceae and Restionaceae. *American Journal of Botany* 62(10): 1017-1026.
- CHEADLE, V. I., KOSAKAI, H. 1971. Vessels in Liliaceae. *Phytomorphology* 21: 320-333.
- CHEADLE, V. I., KOSAKAI, H. 1972. Vessels in Cyperaceae. *Botanical Gazette* 133(3): 214-223.
- DAVIS, J. I., STEVENSON, D. W., PETERSEN, G., SEBERG, O., CAMPBELL, L. M., FREUDENSTEIN, J. V., GOLDMAN, D. H., HARDY, C. R., MICHELANGELI, F. A., SIMMONS, M. P., SPECHT, C. D., VERGARA-SILVA, F., GANDOLFO, M. 2004. A phylogeny of the monocots inferred from *rbcl* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. *Systematic Botany* 29 (3): 467-510.
- DONOGHUE M. J., DOYLE, J. A. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. Pp. 17-45 in: Crane, P. R., Brackmore, R. eds. *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*. Vol. I. Claredon, Oxford.
- DOYLE, J. A., ENDRESS, P. K. 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. *International Journal of Plant Sciences* 161: S121-S153.
- FAHN, A. 1954. Metaxylem elements in some families of the Monocotyledonae. *New Phytologist* 53(3): 530-540.
- FRANKLIN, G. L. 1945. Preparations of thin sections of synthetic resins and wood-resins composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 155: 51.
- FROST, F. H. 1930A. Specialization in secondary xylem in dicotyledons. I. Origin of vessel. *Botanical Gazette* 89: 67-94.
- FROST, F. H. 1930B. Specialization in secondary xylem in dicotyledons. II. Evolution of end wall of vessel segment. *Botanical Gazette* 89: 198-212.
- FROST, F. H. 1931. Specialization in secondary xylem in dicotyledons. III. Specialization of lateral wall of vessel segment. *Botanical Gazette* 90: 88-96.
- FUJII, T. 1993. Application of a resin casting method to wood anatomy of some Japanese Fagaceae species. *IAWA Journal* 14: 273-288.
- GAFF, D. F. 1977. Desiccation tolerant vascular plants of southern Africa. *Oecologia* 31: 95-109.
- GERLACH, D. 1984. *Botanische Mikrotechnik*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- HALLAM, N. D., GAFF, D. F. 1978. Regeneration of chloroplast structure in *Talbotia elegans*: a desiccation-tolerant plant. *New Phytologist* 81: 657-662.
- KITIN, P., SANO, Y., FUNADA, R. 2001. Analysis of cambium and differentiating vessel elements in *Kalopanax pictum* using resin cast replicas. *IAWA Journal* 22: 15-28.
- KUBITZKI, J. G. 1998. Velloziaceae. In: Kubitzki, J. G., Huber, H., Rudall, P. J., Stevens, P. S., Stützel (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants. III. Flowering plants – Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae)*, 459-467. Springer-Verlag, Berlin.
- MELLO-SILVA, R. 2000. Partial cladistic analysis of Vellozia and characters for the phylogeny of Velloziaceae. In K. L. Wilson, Morrison, D. A. [eds.], *Monocots Systematic and Evolution*, 505-522. CSIRO, Melbourne.
- MELLO-SILVA, R. 2005. Morphological analysis, phylogenies and classification in Velloziaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148: 157-173.
- MENEZES, N. L. 1971. New taxa and new combinations in Velloziaceae. *Ciência e Cultura* 23: 421-422.

- MENEZES, N. L., KAMEYAMA, C., PIRES, F. R. S., ASSIS, M. C., BIANCHI, R. S., SOUZA, V. C. 1990. O xilema de Velloziaceae e as relações entre os diferentes gêneros da família. XLI Congresso Nacional de Botânica, Universidade Federal do Ceará: 180.
- MENEZES, N. L., MELLO-SILVA, R., MAYO, S. J. 1994. A cladistic analysis of the Velloziaceae. *Kew Bulletin* 49: 71-92.
- POREMBSKI, S., BARTHLOTT, W. 2000. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology* 151 (1): 19-28.
- RUDALL, P. J., BATEMAN, R. M. 2006. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: testing contrasting hypothesis of flora evolution. *Systematic Botany* 31 (2): 223-238.
- SCHNEIDER, E. L., CARLQUIST, S. 1997. Origin and nature of vessels in monocotyledons. 2. Juncaginaceae and Scheuchzeriaceae. *Nordic Journal of Botany* 17: 397-401.
- SCHNEIDER, E. L., CARLQUIST, S. 1998. Origin and nature of vessels in monocotyledons. 4. Araceae subfamily Philodendroideae. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125(4): 253-260.
- SCHNEIDER, E. L., CARLQUIST, S. 2005A. Origin and nature of vessels in Monocotyledons. 6. Hanguana (Hanguanaaceae). *Pacific Science* 59(3): 393-398.
- SCHNEIDER, E. L., CARLQUIST, S. 2005B. Origin and nature of vessels in Monocotyledons. 7. Philydraceae and Haemodoraceae. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132(3): 377-383.
- SPERRY, J. S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences* 164(3) (Suppl.): S115-S127.
- SPERRY, J. S., HACKE, U. G., PITTMANN, J. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperms vessels. *American Journal of Botany* 93(10): 1490-1500.
- STERN, W. L. 1978. A retrospective view of comparative anatomy, phylogeny, and plant taxonomy. *IAVA Bulletin* 2-3.
- TUBA, Z., LICHTENTHALER, H. K., CSINTALAN, Z., PÓCS, T. 1993. Regreening of desiccated leaves of the poikilochlorophyllous Xerophyta scabrata upon rehydration. *Journal of Plant Physiology* 142: 103-108.
- YOUNG, D. A. 1981. Are the angiosperms primitively vesselless. *Systematic Botany* 6 (4): 313-330.
- ZIMMERMANN, M. H. 1971. Transport in the xylem. In: Zimmermann, M. H. & Brown, C. L. (eds). *Trees: structure and function*. Springer-Verlag, New York, 169-219.
- ZIMMERMANN, M. H. 1973. The monocotyledons: their evolution and comparative biology. IV. Transport problems in arborescent monocotyledons. *The Quarterly Review of Biology* 48: 14-32.
- ZIMMERMANN, M. H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin.
- ZIMMERMANN, M. H., TOMLINSON, P. B. 1967. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa* IV. Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. *Journal of The Arnold Arboretum* 48: 122-142.
- ZIMMERMANN, M. H., TOMLINSON, P. B. 1972. The vascular system of monocotyledonous stem. *Botanical Gazette* 133 (2): 141-155.
- ZIMMERMANN, M. H., TOMLINSON, P. B. 1974. Vascular patterns in palm stems: Variations of the *Rhapis* principle. *Journal of The Arnold Arboretum* 55: 402-424.
- ZIMMERMANN, M. H., SPERRY, J. S. 1983. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. IX. Xylem structure of the leaf insertion. *Journal of The Arnold Arboretum* 64: 599-609.
- ZIMMERMANN, M. H. & TOMLINSON, P. B., LECLAIRE, J. 1974. Vascular construction and development in the stems of certain Pandanaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 68: 21-41.
- ZIMMERMANN, M. H., McCUE, K. F., SPERRY, J. S. 1982. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, VIII. Vessel network and vessel-length distribution in the stem. *Journal of The Arnold Arboretum* 63: 83-95.

## **CAPÍTULO 2:**

### **NOVOS CARACTERES ANATÔMICOS PARA ANÁLISES FILOGENÉTICAS EM VELLOZIACEAE**

MARINA BLANCO CATTAI, RENATO DE MELLO-SILVA & VERÔNICA ANGYALOSSY

#### **RESUMO**

Estudos anatômicos em Velloziaceae sempre foram importantes na delimitação de novas espécies, na classificação e em análises cladísticas da família. Caracteres caulinares e radiculares, contudo, não são incluídos em análises filogenéticas. Através do estudo de seções transversais e longitudinais de vinte e cinco espécies de Velloziaceae e três representantes do grupo externo, foram adicionados doze caracteres anatômicos à matriz morfológica já existente para a família, quatro referentes à análise do xilema e oito referentes ao córtex radicular e caulinar, seção transversal do caule, presença de feixe fibroso no caule e feixes vasculares caulinares. A análise obtida revelou que, dos doze caracteres analisados, seis constituem sinapomorfias de Velloziaceae incluindo *Acanthochlamys bracteata*: fibras no córtex radicular formando uma faixa contínua, fibras associadas aos feixes vasculares caulinares junto ao xilema, córtex caulinar dividido em três porções distintas, placa de perfuração simples nos elementos de vaso radiculares, presença de elementos de vaso no caule e presença de elementos de vaso na folha, sendo, as duas últimas, homoplásticas. Além disso, o caráter células com parede secundária na porção interna do córtex caulinar é sinapomorfia de (*Nanuzia Vellozia*) e a presença de feixe fibroso central ao longo de todo o desenvolvimento caulinar é sinapomorfia de *Vellozia* s.s. A hipótese filogenética obtida sustenta a inclusão de *A. bracteata* em Velloziaceae, a delimitação de *Barbacenia* e *Vellozia* proposta por Mello-Silva, e a delimitação de Smith & Ayensu para as subfamílias de Velloziaceae s.s.

**PALAVRAS-CHAVE:** Velloziaceae, anatomia radicular e caulinar, *Acanthochlamys bracteata*, filogenia.

#### **ABSTRACT**

Anatomical studies have always been important to the delimitation of new species, classification and cladistic analyses of Velloziaceae. However, root and stem features are not well known and have not been included in phylogenetic analyses. Transverse and longitudinal sections of 25 Velloziaceae and three outgroup species were used to add 12 characters to the existing morphological matrix of Velloziaceae: four regarding the xylem and eight regarding the root and stem anatomy (root and stem cortex, stem transverse section, presence of a fibrous bundle in the stem and stem vascular bundles). The analysis showed that six of the 12 characters are synapomorphies for Velloziaceae including *Acanthochlamys bracteata*: belt of continuous fibers in the root cortex, fibers in the stem vascular bundles within the xylem, stem cortex divided into three regions, simple perforation plates in root vessel elements and presence of vessel elements in the stem and leaves; the last two are homoplastic. Moreover, secondary cell walls in the inner portion of the stem are a synapomorphy for the *Nanuzia-Vellozia* clade while the presence of a central fibrous bundle in the stem is a synapomorphy of *Vellozia* s.s. The phylogenetic hypothesis presented here supports the inclusion of *A. bracteata* in Velloziaceae, Mello-Silva's delimitation of *Barbacenia* and *Vellozia* and the subfamily delimitation of Smith & Ayensu.

**KEY WORDS:** Velloziaceae, root and stem anatomy, *Acanthochlamys bracteata*, phylogeny.

## INTRODUÇÃO

A moderna taxonomia de Velloziaceae iniciou-se com Smith & Ayensu (Smith 1962, Smith & Ayensu 1974, 1976,) e Menezes (1971A) que descreveram e redelimitaram gêneros na família. A grande diferença entre os dois sistemas de classificação está nos caracteres priorizados por cada autor (Mello-Silva 1991A). Enquanto Smith & Ayensu priorizam a morfologia do estigma e filete e a posição dos apêndices florais em relação aos filetes, Menezes dá maior importância à presença ou ausência de coroa e à constituição das bainhas dos feixes, para a delimitação das duas subfamílias propostas para Velloziaceae.

Ao todo, foram descritos nove gêneros para Velloziaceae, mas cada sistema de classificação aceita apenas seis. Menezes (1971A) foi a primeira a separar Velloziaceae em duas subfamílias: Vellozioideae composta por *Vellozia* e *Xerophyta* e Barbacenioidae, composta por *Aylthonia*, *Barbacenia*, *Burlemarxia* e *Pleurostima*. Smith & Ayensu (1974, 1976), aceitam as subfamílias propostas por Menezes (1971A) mas as delimitam de maneira distinta estando Vellozioideae composta por *Nanuzia* e *Vellozia* e Barbacenioidae por *Barbacenia*, *Barbaceniopsis*, *Talbotia* e *Xerophyta*.

Em análises cladísticas de Velloziaceae (Menezes et al. 1994, Mello-Silva 2000, 2005, Behnke et al. 2000, Salatino et al. 2001) apenas Barbacenioidae *sensu* Menezes emerge monofilética. Já análises filogenéticas realizadas para as angiospermas e para as monocotiledôneas (Chase et al. 1993, 1995, 2006)

apontam que *Acanthochlamys*, um gênero monotípico chinês, é o grupo irmão de Velloziaceae e o inclui na família (Chase et al. 1993, 1995).

Na última proposta de classificação para Velloziaceae, Mello-Silva (2005) aceita cinco gêneros para a família, baseado no monofilismo dos grupos (*Acanthochlamys*, *Barbacenia*, *Vellozia*, *Talbotia* e *Xerophyta*) e não propõe uma nova delimitação para as subfamílias uma vez que a filogenia ainda não é bem resolvida e sustentada.

Estudos anatômicos em Velloziaceae iniciaram-se com Warming (1893) que descreveu a anatomia foliar de diversas espécies. Posteriormente, Holm (1895) faz uma breve descrição anatômica de *Vellozia* e *Barbacenia*, mas os estudos anatômicos na família só se intensificaram a partir dos trabalhos de Ayensu que, em 1968 descreveu o gênero *Barbaceniopsis* e a anatomia de seus órgãos vegetativos. Posteriormente, o autor realizou estudos com anatomia foliar de diversas espécies de Velloziaceae, sendo os primeiros (Ayensu 1969A e 1969B) referentes à espécies africanas e, o mais extenso (Ayensu 1974), dedicado às espécies americanas.

Menezes (1971B, 1975), por sua vez, estudou a morfogênese caulinar no intuito de avaliar a saída dos traços foliares constatando que nestes, assim como nos feixes foliares, ocorre a presença de traqueídes de transfusão, tanto nas espécies de Vellozioideae quanto nas de Barbacenioidae. Menezes (1973) verificou ain-

da, que os apêndices petalóides presentes nas espécies de Barbacenioidae possuem origem relacionada ao perigônio, constituindo uma corona. A anatomia floral também foi avaliada pela autora em outros estudos visando analisar a megasporogênese, megagametogênese e embriogênese, a corona e evolução da antera na família (Menezes 1976, 1980a, 1988, Menezes & Semir, 1990, Menezes & Castro 2000). A anatomia do pedicelo foi utilizada por Mello-Silva (2000) em análise cladística do gênero *Vellozia* e, a forma da secção transversal do pedicelo, o número de feixes vasculares e a presença de células esclerificadas constituem caracteres informativos no gênero.

A importância dos caracteres anatômicos em Velloziaceae fica evidenciada na delimitação das subfamílias proposta por Menezes (1971A, 1980B, 1988) e Smith & Ayensu (1974, 1976). Além disso, a análise da anatomia foliar é extensamente utilizada na delimitação taxonômica em nível genérico e específico (Menezes & Semir 1991, Mello-Silva 1991B, Mello-Silva & Menezes 1999, McPherson *et al.* 1997, Alves 2002), e abordagens filogenéticas (Menezes *et al.*, 1994, Mello-Silva 2000, 2005). Tipo e distribuição do complexo estomático,

presença de células especializadas (maiores que as células vizinhas) na face adaxial da folha, organização do parênquima aquífero, presença de vasos na folha e reentrâncias na lâmina foliar são alguns dos caracteres apontados por Mello-Silva (2000, 2005) como informativos em análises cladísticas da família.

Apesar dos estudos em anatomia foliar e floral, existem poucas informações sobre a anatomia dos demais órgãos de Velloziaceae. Ayensu (1968) descreve a anatomia da raiz e caule de *Barbaceniopsis* e Porembski & Barthlott (1995) que demonstram a ocorrência de velame nos gêneros *Vellozia* e *Xerophyta*. Menezes (1971B, 1975) utiliza a anatomia caulinar para provar a presença das traqueídes de transfusão.

Devido a relevância dos caracteres anatômicos foliares em análises cladísticas e na compreensão da história evolutiva da família, o objetivo deste trabalho é analisar a anatomia da raiz e do caule de espécies de Velloziaceae em busca de caracteres ainda não empregados em análises filogenéticas. Busca-se, ainda, verificar possíveis hipóteses de homologia primária destes caracteres na família.

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados de um a três indivíduos de 25 espécies de Velloziaceae e 3 representantes do grupo externo (Tabela I). Todas as espécies analisadas estão presentes na análise cladística apresentada por Mello-Silva (2005). Desta forma, tem-se uma matriz morfológica de base onde novos caracteres po-

dem ser testados. Além disso, as espécies analisadas abrangem todos os gêneros já descritos para a família. Secções transversais do caule e raiz foram utilizadas para o levantamento de caracteres. Em alguns dos caracteres analisados através das secções transversais e longitudinais dúvidas surgiram, em relação à homo-

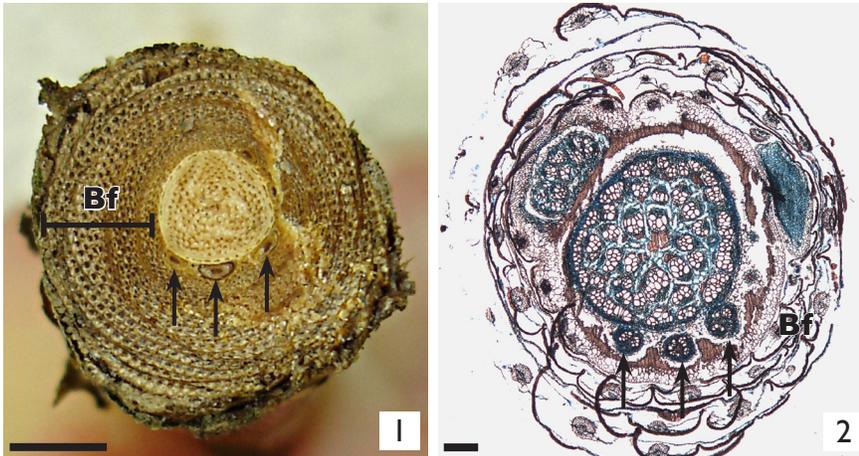
**Tabela I:** Lista das espécies analisadas, respectivos *vouchers* e número de espécimes analisados. As espécies em negrito são as utilizadas para o estudo da morfogênese caulinar e as com asterisco são as que foram obtidas a partir de material herborizado

ESPÉCIE	FAMÍLIA	VOUCHER	ESP.
<b>Acanthochlamys bracteata*</b> P.C. Kao	Velloziaceae	Kao s.n.	1
<i>Aylthonia umbrosa</i> (L. B. Sm. & Ayensu)	Velloziaceae	Harley CFCR 6477 Mello-Silva CFCR6477	2
<i>Barbacenia ignea</i> Mart.	Velloziaceae	Mello-Silva 2554	1
<b>Barbacenia reflexa</b> L. B. Sm. & Ayensu	Velloziaceae	Mello-Silva CFCR 10793	1
<b>Barbaceniopsis castillonii*</b> (Hauman) Ibsch	Velloziaceae	Mello-Silva 1857	1
<b>Burlemarxia spiralis</b> (L.B.Sm. & Ayensu) N.L.Menezes & J.Semir	Velloziaceae	Mello-Silva 2548	3
<b>Nanuzia plicata</b> (Mart.) L. B Sm. & Ayensu	Velloziaceae	Cattai 01 Cattai 02	3
<i>Pleurostima longiscapa</i> (Goethart & Henrard) N. L. Menezes	Velloziaceae	Mello-Silva 1776 Mello-Silva 2553	2
<i>Pleurostima plantaginea</i> (L. B. Sm.)	Velloziaceae	Salatino CFCR 11901	1
<b>Pleurostima riparia</b> N. L. Menezes & Mello-Silva	Velloziaceae	Menezes 1167	3
<i>Talbotia elegans</i> Balf.	Velloziaceae	xx-0-BONN-764	1
<i>Vellozia abietina</i> Mart.	Velloziaceae	Mello-Silva 1777 Mello-Silva 2673	3
<i>Vellozia alata</i> L. B. Sm.	Velloziaceae	Mello-Silva 2368	2
<i>Vellozia albiflora</i> Pohl	Velloziaceae	Menezes 528 Mello-Silva 2132	2
<i>Vellozia burlemarxii</i> L. B. Sm. & Ayensu	Velloziaceae	Mello-Silva 2148	1
<i>Vellozia caudata</i> Mello-Silva	Velloziaceae	Mello-Silva 2132	1
<b>Vellozia hemisphaerica</b> Seub.	Velloziaceae	Mello-Silva 2576 Mello-Silva 2800 Mello-Silva 2828	3
<i>Vellozia hirsuta</i> Goethart & Henrard	Velloziaceae	Mello-Silva 2576 Mello-Silva 2698	2
<i>Vellozia jolyi</i> L. B. Sm.	Velloziaceae	Mello-Silva 2145 Mello-Silva 2146	2
<b>Vellozia minima</b> Pohl	Velloziaceae	Mello-Silva 2666	3
<i>Vellozia prolifera</i> Mello-Silva	Velloziaceae	Mello-Silva 2560	3
<i>Vellozia punctulata</i> Seub.	Velloziaceae	Mello-Silva 2587	1
<i>Xerophyta dasyliroides*</i> Baker	Velloziaceae	Puy 176	1
<b>Xerophyta eglandulosa*</b> Baker	Velloziaceae	Puy 169	1
<i>Xerophyta pinifolia*</i> Lam.	Velloziaceae	Puy 167	1
<b>Encholirium scrutor</b> (L. B. Sm.) Rauh	Bromeliaceae	Forzza 1488	2
<b>Pandanus racemosus</b> Kurz	Pandanaceae	Pirani 4755	3
<b>Thoracocarpus bissectus</b> (Vell.) Harling	Cyclanthaceae	Fiaschi & Lobão 533	3

logia primária e para que estas dúvidas pudessem ser sanadas, realizou-se o estudo da morfogênese caulinar em 11 espécies.

Devido às condições ecológicas em que as plantas se desenvolvem, optou-se por fixar e armazenar o material coletado em uma solução aquosa, para que fosse gradativamente reidratado e os tecidos se mantivessem intactos. Como não havia disponível na

literatura um fixador aquoso, testou-se uma solução de água destilada e glicerina (1:1v/v) e formaldeído 10%, obtendo-se resultados satisfatórios. O levantamento de caracteres foi realizado a partir de secções transversais de caules e raízes adultas. As raízes adventícias de todas as espécies de Velloziaceae crescem entre o caule e as bainhas foliares (figura 1) e, assim, ao serem realizadas as secções transversais caulinares, são realizadas também, secções transversais das raízes (figura 2).



**1:** Caule de *Vellozia declinans* evidenciando as bainhas foliares (Bf) e as raízes que crescem entre as bainhas e o caule (setas). **2:** Caule de *Vellozia minima* onde se observam raízes no córtex, que sairão do caule (setas).

Por ser um material que apresenta muito parênquima e fibras, as porções caulinares e radiculares pós-fixadas foram infiltradas e incluídas em polietileno-glicol (PEG) 1500, segundo Gerlach (1984). Posteriormente, o material foi seccionado em micrótomo de deslize, corados com azul de astra 1% em etanol 50% e safranina 1% em etanol 50% (Bukatsch 1972), desidratados e montados em resina sintética. O material herbórizado foi previamente reidratado com água e glicerina (1:1 v/v) para que fosse submetido às técnicas descritas acima. Para os estudos do desenvolvimento caulinar, porções de raízes e caules adultos e seus ápices foram infiltrados em parafina e seccionados em série.

Para a infiltração em parafina, porções caulinares foram amolecidas em uma solução de água e glicerina (1:1 v/v) em banho-maria à 80°C por 6 horas. Posteriormente o material foi desidratado em série etanolica até etanol 100%. Foram testados diversos solventes para a infiltração: butanol, clorofórmio, toluol e xilol e o melhor resultado foi obtido com clo-

rofórmio. Após a substituição do etanol 100% por clorofórmio, o material foi fervido em clorofórmio por 12 horas e submetido à infiltração em parafina. A infiltração seguiu o seguinte protocolo:

- 1) Amolecimento em água e glicerina (1:1 v/v) – banho-maria à 80°C por 6 horas
- 2) Desidratação: trocas de 12 em 12 horas – Etanol 10%, 20%, 30%,

40%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90%, 100%

- 3) Clorofórmio 1:3 Etanol 100% - 48 horas
- 4) Clorofórmio 1:1 Etanol 100% - 48 horas
- 5) Clorofórmio 3:1 Etanol 100% - 48 horas
- 6) Clorofórmio P.A. – 48 Horas
- 7) Fervura do material em clorofórmio por 12 horas
- 8) Clorofórmio 3:1 Parafina – Em estufa 60°C - 48h
- 9) Clorofórmio 1:1 Parafina – Em estufa 60°C - 48h
- 10) Clorofórmio 1:3 Parafina – Em estufa 60°C - 48h
- 11) Parafina 100% - Em estufa 60°C - uma semana

Após a infiltração, o material foi seccionado em micrótomo rotativo, corado com azul de astra 1% em etanol 50% e safranina 1% em etanol 50% (Bukatsch 1972) e montados em lâminas permanentes. A observação do material foi realizada sob microscopia de luz e os resultados documentados em fotomicroscópio.

Após a determinação dos caracteres, estes foram adicionados, juntamente com os caracteres referentes aos elementos traqueais observados no capí-

tulo I à matriz morfológica elaborada por Mello-Silva *et al.* (in prep.), contituída de 77 caracteres. Neste capítulo, os caracteres descritos estão numerados de 1 a 8 e, assim, os caracteres informativos para o xilema descritos no capítulo I estão numerados de 9 a 12:

9 – Tipo de placa de perfuração dos elementos de vaso radiculares

10 – Elemento de vaso no caule

11 – Tipo de placa de perfuração dos elementos de vaso caulinares

12 – Elemento de vaso na folha

As análises cladísticas foram efetuadas utilizando o algoritmo PAUP para Macintosh (Phylogenetic

Analysis Using Parsimony, version 4.0 beta) (Swofford 2002). O enraizamento da árvore foi em *Encholirium scrutator* (Bromeliaceae) e *Pandanus racemosus/Thoracocarpus bissectus* (Pandaneaceae/Cyclanthaceae), segundo diretrizes de Farris (1982), Nixon & Carpenter (1993) e Ferrarezzi & Marques (1997). Realizou-se análise de parcimônia e os caracteres não foram ordenados e não tiveram pesos diferentes. A consistência do monofiletismo dos ramos no cladograma foi avaliada através de “bootstrap” com dez mil replicações (Felsenstein 1985) e valores maiores do que 50% estão expressos nos resultados. O programa MacClade 4.0 (Maddison & Maddison 2000) foi utilizado para a elaboração da matriz e na análise da evolução dos caracteres.

## RESULTADOS

A análise das secções transversais da raiz e do caule de espécies de Velloziaceae revelou resultados que podem ser utilizados em análises filogenéticas da família e possivelmente, da ordem Pandanales. Os caracteres observados estão descritos a seguir.

### RAIZ

Exceto em *Acanthochlamys bracteata*, que possui um protostelo muito simples, apresentando apenas dois a quatro pólos de protoxilema (figura 3), as raízes de Velloziaceae possuem de oito a 15 pólos de protoxilema e a medula apresenta-se lignificada (figura 4). As raízes das espécies de Velloziaceae estudadas são morfológicamente similares. No entanto, alguns dos

caracteres analisados podem ser informativos em relação ao grupo externo.

### **I – Porção mediana do córtex radicular formada por uma faixa contínua de fibras: ausente–0; presente–1**

O córtex radicular de Velloziaceae é composto por três porções distintas (figuras 3 e 4): a porção interna, composta por células parenquimáticas, a porção mediana, formada por uma faixa contínua de fibras e a porção externa que se assemelha a um velame. A porção externa do córtex já foi descrita como velame por Menezes & Giuliatti (1986) e Porembski

& Barthlott (1995). O velame é uma epiderme multiseriada (Evert 2006) e foi observado principalmente em Orchidaceae (Dycus & Knudson 1957, Benzig et al. 1982). Em Velloziaceae, contudo, através do estudo de secções seriadas de ápices radiculares e raízes em diferenciação, é possível observar que esta região do córtex não constitui um velame, pois sua origem não é epidérmica. Na figura 5 é possível observar o ápice radicular de *Vellozia burlemarxii* com a epiderme com células mais alongadas e a camada precursora da hipoderme com células em divisão. Em *Talbotia elegans* (figuras 6 e 7) se observa a epiderme com pelos radiculares (figura 6) e a hipoderme em divisão (figura 7). Em *Vellozia hemisphaerica* fica evidenciada a epiderme, constituída de células justapostas e menores que as da hipoderme, a hipoderme multisseriada com células maiores e as demais e células parenquimáticas, constituindo a porção externa do córtex (figura 8). Sendo assim, a porção externa do córtex é formada por células derivadas exclusivamente do meristema fundamental e, portanto, não constitui um velame.

A denominação córtex externo foi utilizada por Tomlinson (1969) para descrever uma região semelhante no córtex radicular de Bromeliaceae. Tomlinson (1969) descreveu esta região como sendo constituída pela exoderme estratificada e demais células corticais. Pita & Menezes (2002), por sua vez, descreveram esta região como sendo um velame em espécies de *Dyckia* e *Encholirium* (porém não utilizaram *E. scrutor*). Através das secções transversais radiculares de *Encholirium scrutor* (figuras 10 e 11) não foi possível verificar a origem epidérmica da porção externa do córtex nem cé-

lulas epidérmicas estratificadas. Adotou-se portanto, a definição de Tomlinson (1969) para a região externa do córtex radicular e, desta forma, *E. scrutor* possui, assim como as Velloziaceae, uma faixa contínua de fibras na porção mediana do córtex radicular. Nas demais espécies representantes do grupo externo, são observadas fibras dispersas no córtex radicular (figura 9).

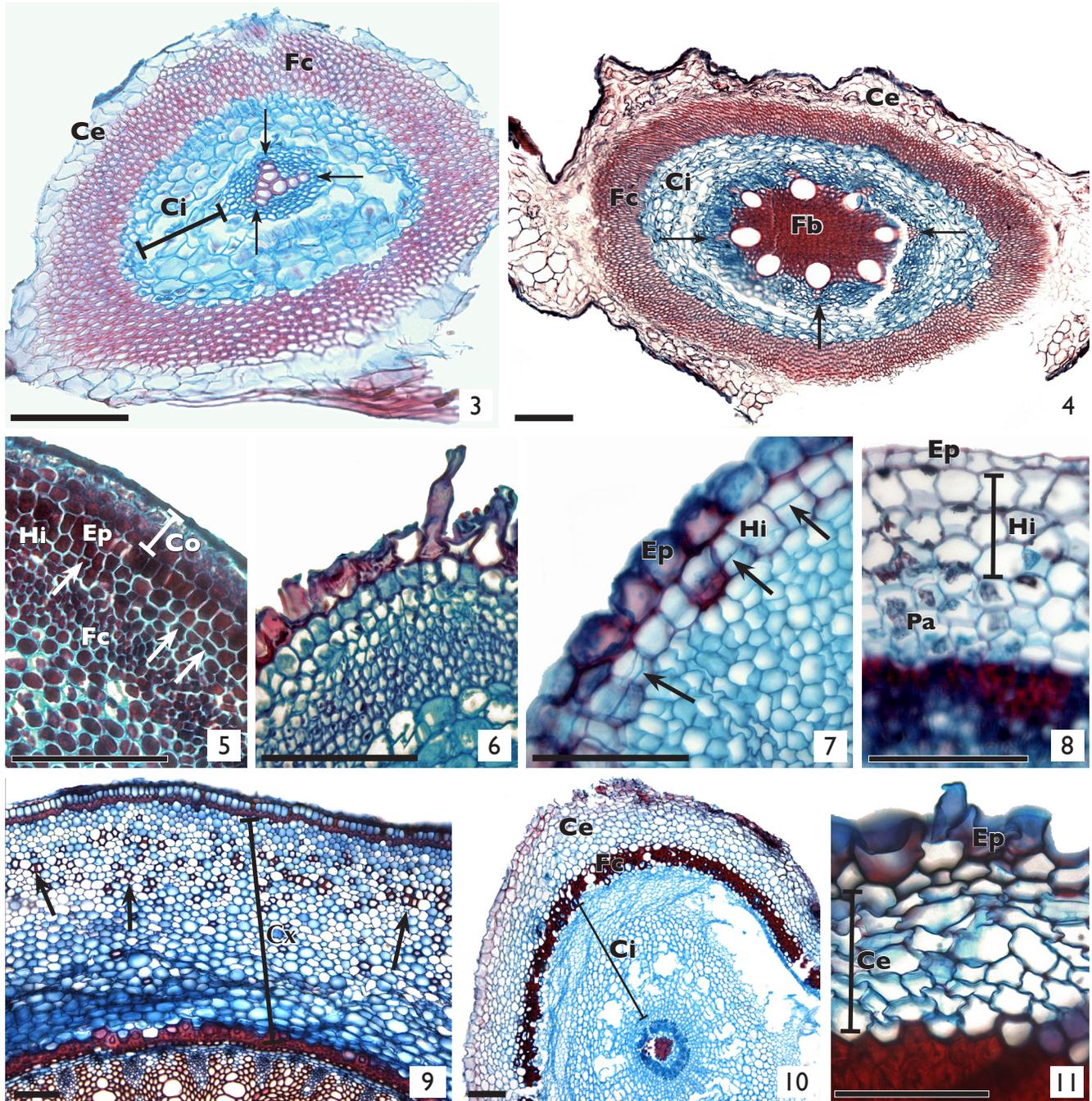
## CAULE

### 2 – Secção transversal do caule adulto: circular-0; triangular-1

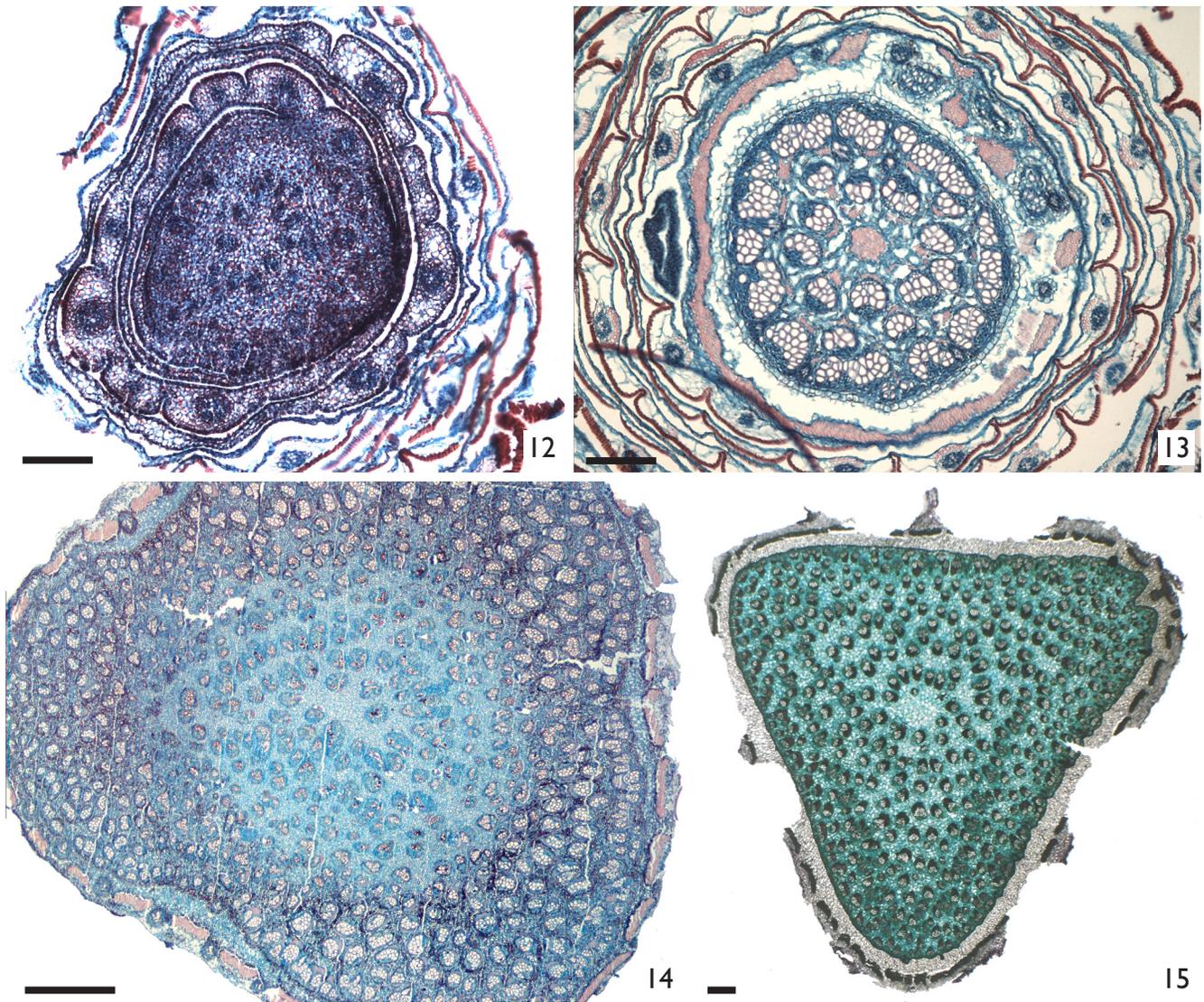
Assim como a secção transversal do pedicelo (Mello-Silva 2005), a secção transversal do caule de Velloziaceae pode ser circular (figura 13) ou triangular (figura 15). Este caráter deve ser observado no caule adulto uma vez que, quando em formação (figuras 12 e 14), caules que são proeminentemente triangulares quando adultos, não apresentam este formato evidente (figura 14). A forma da secção transversal do pedicelo (Mello-Silva 2005) é independente da forma da secção transversal do caule, uma vez que plantas com caule triangular podem apresentar pedicelo circular e vice-versa.

### 3 – Fibras corticais caulinares: ausentes-0; formando cordões-1; formando uma faixa contínua-2

O córtex caulinar de Velloziaceae apresenta fibras que podem formar cordões como em *Vellozia hemisphaerica* (figuras 16 a 19), ou uma faixa contínua



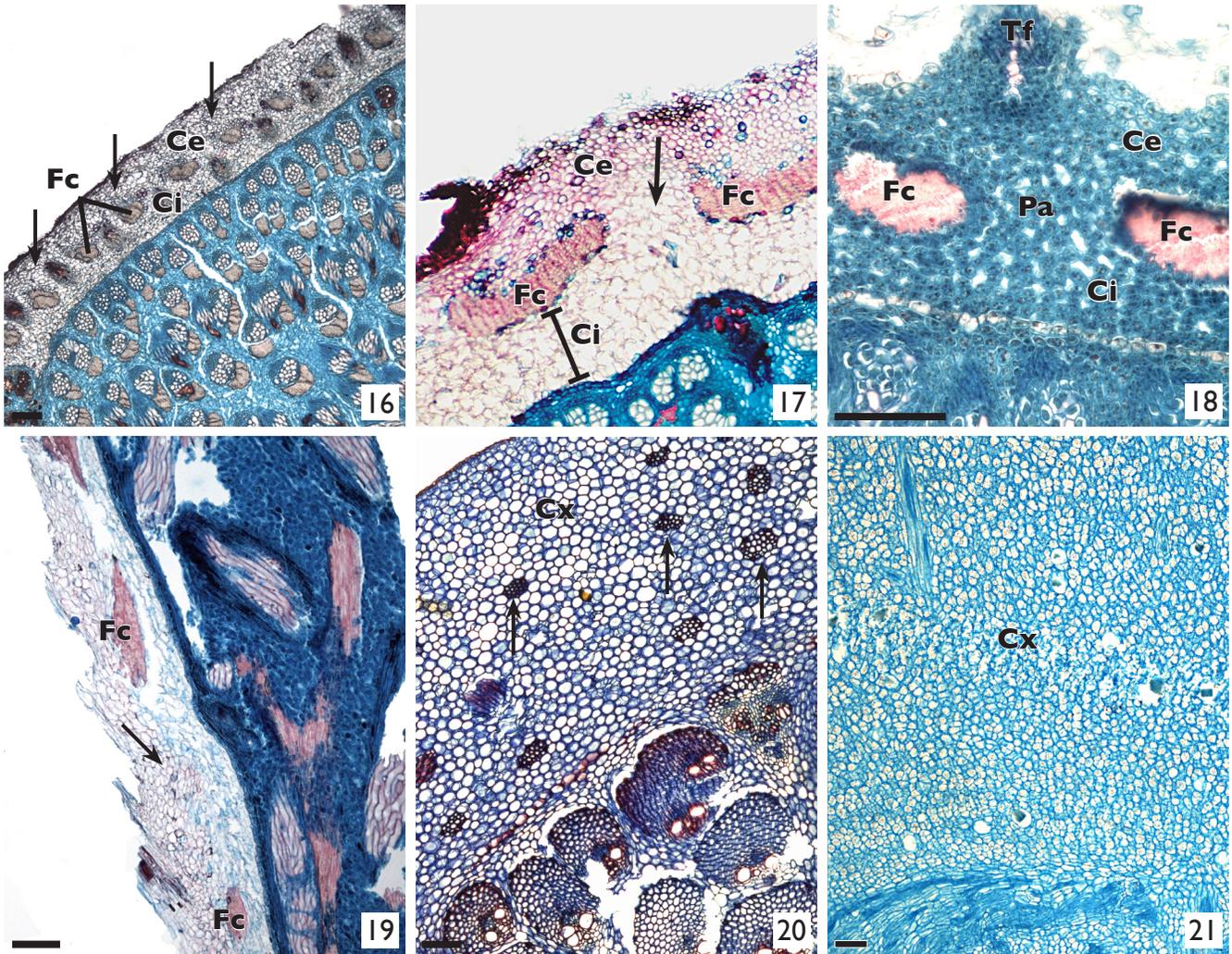
**Figuras 3 a 6:** Raízes de Velloziaceae em secção transversal. **3:** Raiz de *Acanthochlamys bracteata* adulta, onde se observa o córtex externo (Ce), fibras corticais formando uma faixa contínua (Fc), o córtex interno (Ci) e três pólos de protoxilema (setas). **4:** Raiz de *Barbaceniopsis castillonii* onde se observa a presença de um córtex externo (Ce), fibras corticais (Fc), córtex interno (Ci), medula lignificada (Fb) e oito pólos de protoxilema (setas). **5:** Região apical da raiz de *Vellozia burlemarxii* onde se observa, de fora para dentro, a coifa (Co), a epiderme (Ep), a hipoderme (Hi) com células em divisão (setas) e células menores, precursoras das fibras corticais (Fc). **6:** Raiz de *Talbotia elegans* onde se observa a epiderme com pelos radiculares. **7:** Raiz de *Talbotia elegans* evidenciando a epiderme (Ep) e as células da hipoderme (Hi) em divisão (setas). **8:** Secção a Imm do ápice da raiz de *Vellozia hemisphaerica* onde é possível observar que o córtex externo, que posteriormente se torna lignificado, é composto pela epiderme (Ep), hipoderme multisseriada (Hi) e células parenquimáticas (Pa). **Figuras 9 a 11:** Raízes de espécies representativas do grupo externo. **9:** Raiz de *Thoracocarpus bissectus* onde se observa o córtex (Cx) parenquimático e fibras dispersas (setas). **10 e 11:** Raiz de *Encholirium scrutor*. **10:** Secção transversal onde se observa o córtex radicular, cuja disposição dos tecidos é semelhante à de Velloziaceae. **11:** Detalhe da porção externa do córtex (Ce) evidenciando a epiderme (Ep), a hipoderme (Hi), constituída de células menores e hexagonais e demais células parenquimáticas. Barra = 100µm.



**Figuras 12 a 15:** Secção transversal do caule. **12 e 13:** *Vellozia minima* evidenciando a secção circular no início do desenvolvimento caulinar (figura 12) e no caule já completamente diferenciado (figura 13). **14 e 15:** Caule de *Nanuza plicata* onde é possível observar que o formato triangular não é tão evidente no caule em formação (figura 14) quanto no caule adulto (figura 15). Figuras 11 e 12, Barra = 100µm. Figuras 13 e 14, Barra = 500µm.

como em *Burlemarxia spiralis* (figuras 22 a 29). As fibras em calotas mantêm-se durante todo o desenvolvimento caulinar, independentemente da saída de traços foliares (figura 18). As células entre as calotas são inicialmente parenquimáticas (figura 18) e se lignificam posteriormente, sem formar fibras, mesmo quando não há saída de traços foliares (figura 19). Nas espé-

cies onde as fibras corticais formam uma faixa contínua (figuras 22 a 29), ela pode ser observada desde o início do desenvolvimento. Mesmo antes das fibras estarem lignificadas, podem ser observadas, no córtex, células de menor diâmetro que, posteriormente, formarão a faixa de fibras (figuras 23 e 24). O processo de deposição de parede secundária e lignificação das



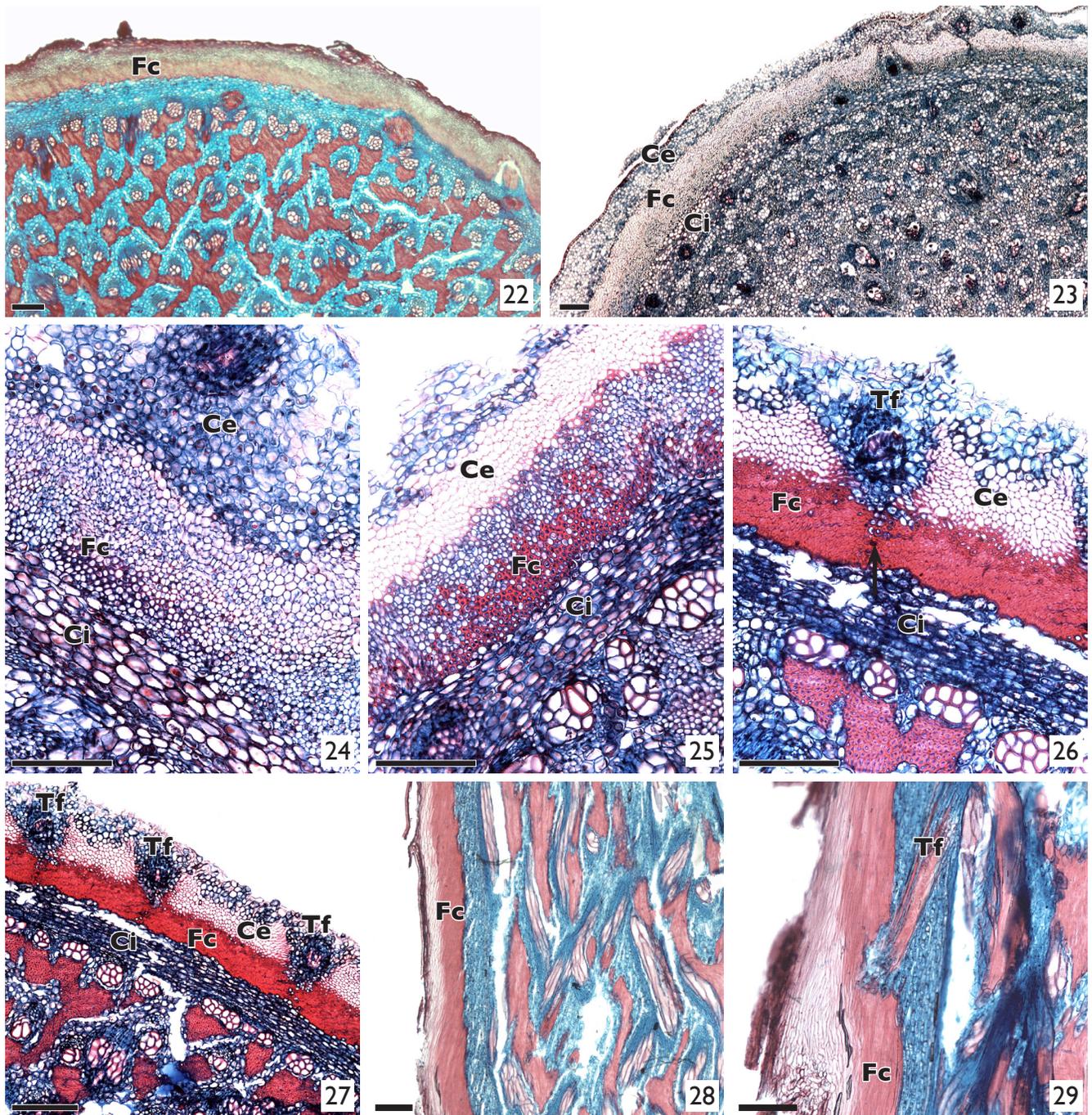
**Figuras 16 a 21:** Fibras corticais caulinares e córtex caulinar. **16 a 19:** *Vellozia hemisphaerica*. **16 e 17:** Secção transversal do caule evidenciando a presença de calotas de fibras (setas) e córtex dividido em córtex externo (Ce), fibras corticais (Fc) e córtex interno (Ci). **18:** Secção transversal do caule jovem evidenciando a saída de um traço foliar (Tf), a presença de parênquima (Pa) entre as calotas de fibras (Fc) e os córtex externo e interno, ambos constituídos de células parenquimáticas nesta fase do desenvolvimento. **19:** Secção longitudinal evidenciando a presença de fibras em calotas (Fc) e células esclerificadas entre as calotas (setas). **20:** Caule de *Pandanus racemosus* (fig. 20) evidenciando a presença de calotas de fibra (setas) que não separam o córtex em três regiões distintas. **21:** Caule de *Encholirium scrutor* que possui e córtex parenquimático (Cx). Barra = 100µm.

fibras pode ser observado nas figuras 24 a 27.

A saída dos traços foliares, que atravessam a faixa contínua de fibras, não quebra a integridade da faixa, que volta a se lignificar (figura 26). A faixa contínua de fibras e a saída do traço foliar também podem ser

observadas em secções longitudinais (figuras 28 e 29).

No grupo externo, *Thoracocarpus bisectus* e *Pandanus racemosus* (figura 20) apresentam fibras em calotas e *Encholirium scrutor* não apresenta fibras no córtex (figura 21).



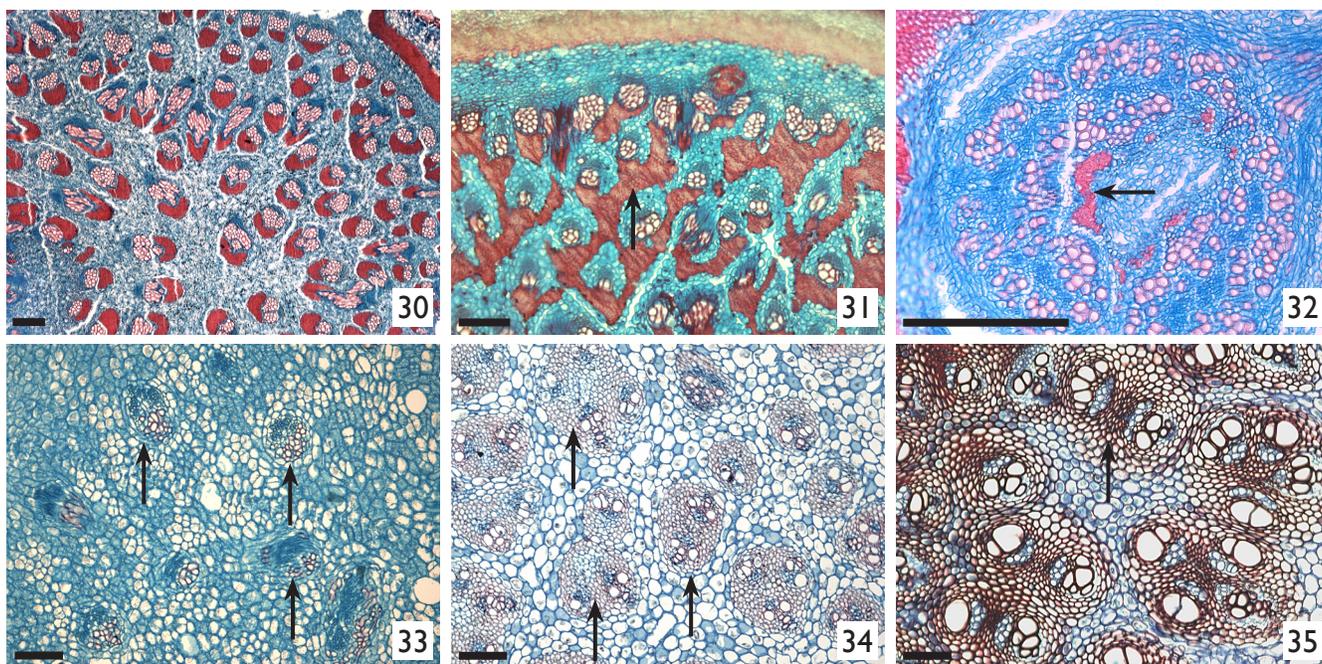
**Figuras 22 a 29:** Fibras corticais caulinares de *Burlemarxia spiralis*. **22:** Secção transversal do caule adulto evidenciando as fibras corticais (Fc) formando uma faixa contínua. **23 e 24:** Caule jovem onde já é possível observar as células precursoras das fibras corticais (Fc) e os córtex externo e interno com células parenquimáticas. **25:** Estágio do desenvolvimento caulinar onde as fibras corticais já começam a se diferenciar, formando paredes espessas e as células parenquimáticas do córtex externo que também se espessam (Ce); o córtex interno (Ci) permanece parenquimático. **26:** Saída de um traço foliar (Tf) onde se observa que, após a saída do traço, novas fibras são formadas no córtex para a manutenção da faixa contínua de fibras (Fc). **27:** Caule adulto onde se observa a faixa contínua de fibras (Fc), mesmo com a saída de muitos traços foliares (Tf), córtex externo lignificado (Ce) e córtex interno parenquimático (Ci). **28 e 29:** Secção longitudinal do caule onde também é possível observar a faixa contínua de fibras corticais (Fc) e a saída de um traço foliar, cortando a faixa de fibras corticais. Barra = 100µm.

**4 – Feixes vasculares caulinares: livres=0; agrupados em até quatro feixes desde o início do desenvolvimento=1; unidos por fibras após a diferenciação do feixe=2**

Os feixes vasculares caulinares de Velloziaceae podem se apresentar livres como em *Barbaceniopsis castillonii* (figura 30) ou unidos por fibras como em *Burlemarxia spiralis* (figura 31) e *Acanthochlamys bracteata* (figura 32). *Encholirium scrutor* (figura 33) possui feixes livres, mas *Pandanus racemosus* (figura 34) e *Thoracocarpus bissectus* (figura 35) apresentam feixes agrupados, que Tomlinson & French (1986) chamaram de feixes compostos. Nas espécies de Velloziaceae onde os feixes vasculares apresentam-se livres, é possível encontrar feixes muito próximos uns dos outros formando grupos de dois. Estes feixes

não estão unidos no momento da formação e nem se unem posteriormente pela formação de fibras entre os feixes. Considerou-se espécies com feixes livres as que apresentam mais de 90% de seus feixes vasculares livres.

A união dos feixes em Velloziaceae não se dá da mesma maneira que nas espécies do grupo externo. Em *Burlemarxia spiralis*, por exemplo, observa-se que, no início do desenvolvimento caulinar, os feixes apresentam-se, em sua maioria, livres (figura 36). Ao longo do desenvolvimento, os feixes vasculares mudam de posição no caule e se aproximam uns dos outros (figura 37 e 38). Posteriormente, as fibras associadas aos feixes vasculares se diferenciam e se lignificam (figura 39), sem formar, porém, a união de fibras observada nos caules adultos. Após a completa diferenciação e

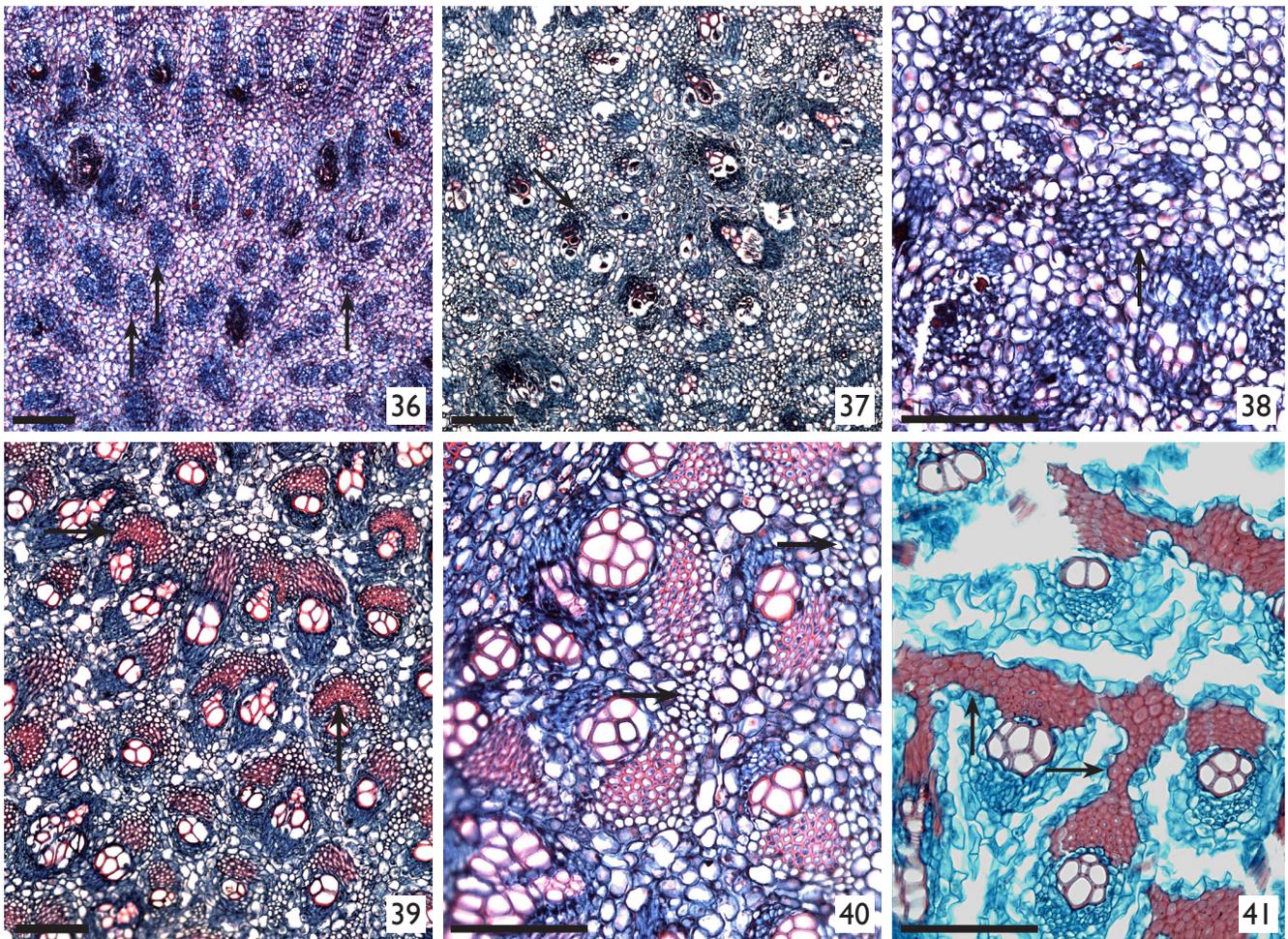


**Figuras 30 a 35:** Seções transversais caulinares evidenciando os feixes vasculares. **30:** Feixes livres em *Barbaceniopsis castillonii*. **31 e 32:** Feixes vasculares unidos por fibras (setas) após sua diferenciação. **31:** *Burlemarxia spiralis*. **32:** *Acanthochlamys bracteata*. **33 a 35:** Espécies representantes do grupo externo. **33:** Caule de *Encholirium scrutor* onde os feixes são livres (setas). **34:** Caule de *Pandanus racemosus* onde se observam feixes agrupados (setas). **35:** Feixes vasculares de *Thoracocarpus bissectus* formando grupos (setas). Barra = 100µm.

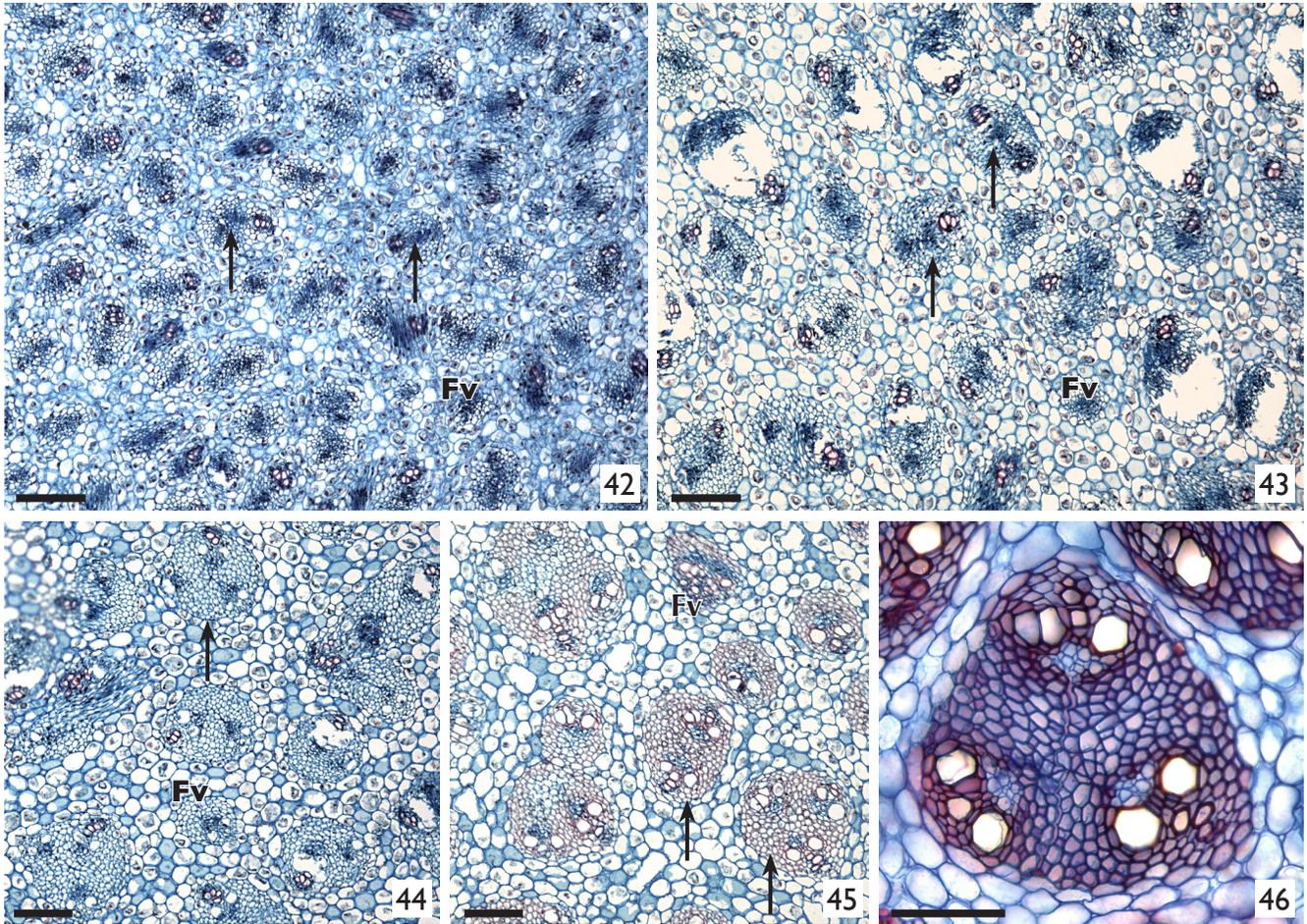
lignificação das fibras associadas aos feixes, há deposição de parede secundária e lignificação nas células parenquimáticas localizadas entre os feixes vasculares (figura 40) unindo-os (figura 41).

Nas espécies do grupo externo, são observados desde feixes vasculares isolados até grupos de quatro feixes. Tanto em *Pandanus racemosus*, quanto em

*Thoracocarpus bissectus*, os feixes que formam grupos estão arranjados desta maneira desde sua formação. Em *Pandanus racemosus* (figuras 42 a 46) já há, no início do desenvolvimento caulinar, quando apenas alguns elementos de metaxilema estão diferenciados, feixes vasculares formando grupos (figura 42). As células que posteriormente se diferenciarão em fibras e agruparão os feixes possuem menor diâmetro e já são visualiza-



**Figuras 36 a 41:** Diferenciação dos feixes unidos por fibras em *Burlemarxia spiralis*. **36:** Ápice caulinar onde os feixes estão iniciando a diferenciação. Nota-se que, nesta fase do desenvolvimento caulinar, os feixes são livres em sua maioria (setas). **37 e 38:** Ao longo do desenvolvimento, os feixes mudam de posição aproximando-se uns dos outros (setas). **39:** As fibras associadas aos feixes vasculares são as primeiras a se diferenciar. **40:** Após a diferenciação dos feixes vasculares, células parenquimáticas localizadas entre os feixes, iniciam o processo de deposição de parede secundária e lignificação (setas). **41:** Após a completa lignificação das células parenquimáticas observam-se os feixes unidos por fibras (setas). Barra = 100µm.



**Figuras 42 a 46:** Diferenciação de grupos de feixes em *Pandanus racemosus*. **42 a 44:** Início da diferenciação dos feixes vasculares onde podem ser observados feixes livres (Fv) e grupos de feixes (setas) já determinados (setas). **44 e 45:** Após a diferenciação dos elementos traqueais, as fibras associadas aos feixes iniciam a sua diferenciação. **46:** Grupo de feixes vasculares em detalhe. Barra = 100µm.

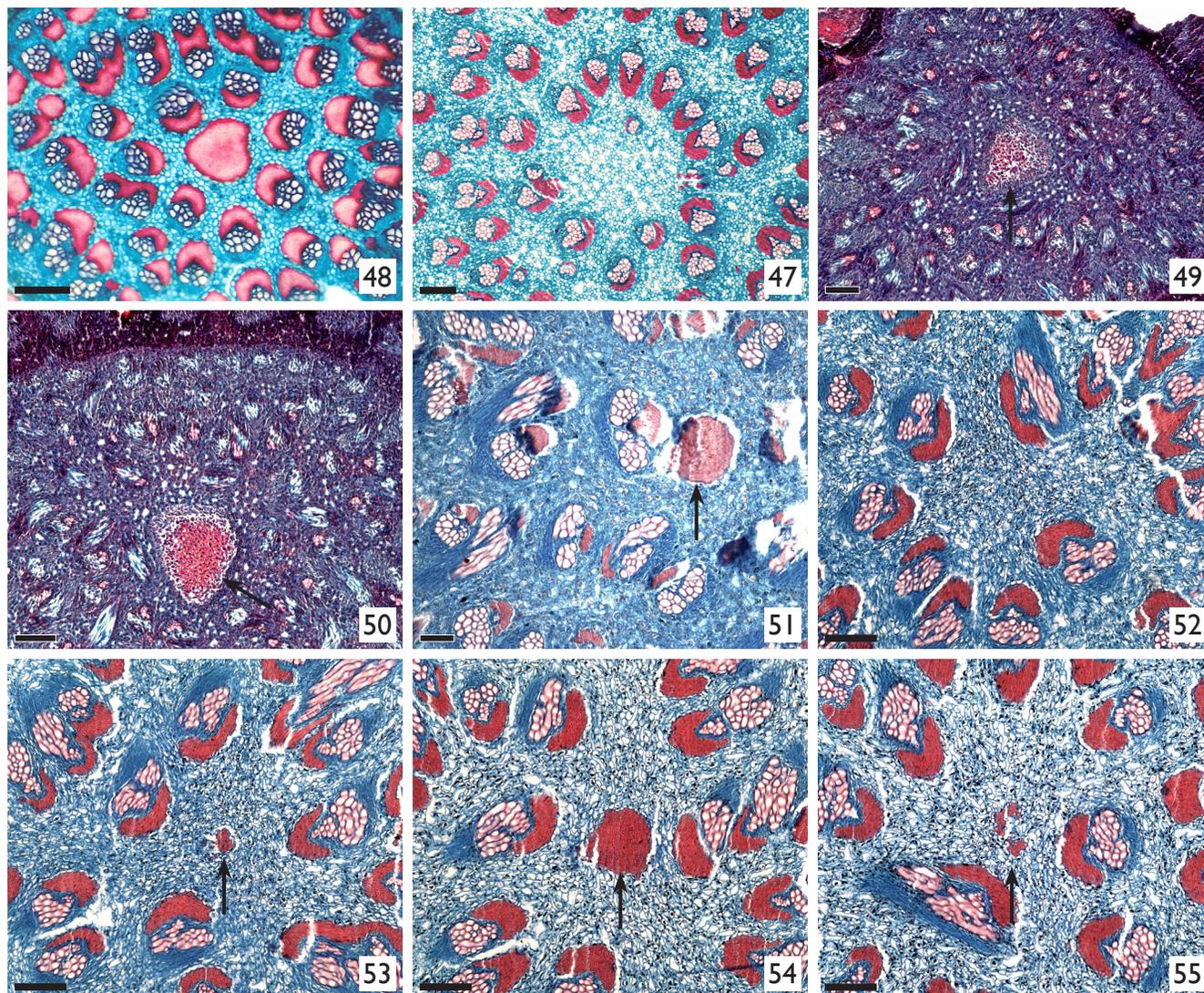
das desde o início do desenvolvimento (figuras 43 e 44). Os grupos de feixes se mantêm até que as fibras se diferenciem completamente (figuras 45 e 46) e permanecem assim ao longo de toda a extensão caulinar.

### **5 – Feixe fibroso central: ausente-0; presente apenas na porção mediana do caule-1; presente ao longo de todo o caule-2**

Em Velloziaceae, o centro do caule pode se apresentar lignificado (figura 47, *Vellozia jolyi*) ou não (figura 48, *Nanuzia plicata*). Este agrupamento de fibras

foi denominado por Menezes (1971) de feixe fibroso e não está associado a feixes vasculares. Em uma espécie analisada (*Barbaceniopsis castillonii*), foram observadas regiões onde o feixe fibroso está ausente (figura 52) e outras onde este está presente (figura 54)

Em espécies de *Vellozia* como, por exemplo, *V. hemisphaerica* (figuras 49 a 51), a diferenciação do feixe fibroso é anterior à dos feixes vasculares e o feixe fibroso central está presente em todas as porções e fases do desenvolvimento caulinar. Mesmo antes da diferenciação do feixe fibroso central, são observadas



**Figuras 47 a 55:** Secções transversais caulinares evidenciando a ausência e presença de feixe fibroso central (Ff). **47:** Presença de feixe fibroso central em *Vellozia jolyi*. **48:** Ausência de feixe fibroso central em *Nanuza plicata*. **Figuras 49 a 51:** Diferenciação do feixe fibroso central em *Vellozia hemisphaerica*. **49 e 50:** Ápice caulinar evidenciando o início da diferenciação dos feixes vasculares. Antes dos feixes vasculares estarem completamente diferenciados, inicia-se a diferenciação do feixe fibroso central (seta). **51:** Caule adulto onde se observam os feixes vasculares e o feixe fibroso central diferenciados (seta). Esta disposição dos tecidos permanece ao longo de todo o desenvolvimento caulinar. **Figuras 52 a 55:** Diferenciação do feixe fibroso central em *Barbaceniopsis castillonii*. **52:** Porção do caule onde os feixes vasculares já estão completamente diferenciados, mas ainda não se observa a presença do feixe fibroso central. **53:** Na porção mediana do caule inicia-se a formação do feixe fibroso (seta). **54:** Secção transversal evidenciando o feixe fibroso central completamente diferenciado (seta). **55:** Após a completa diferenciação do feixe fibroso central, este começa a ser substituído por células parenquimáticas (seta) até desaparecer completamente. Figura 46 - Barra = 200µm, Figuras 47 a 54 - Barra = 100µm.

células de menor diâmetro que posteriormente formarão as fibras. Já em *Barbaceniopsis castillonii*, o feixe fibroso central inexistente nas porções proximal e distal do caule (figura 52), estando presente apenas na porção mediana (figura 54). O processo se inicia quando os feixes vasculares já estão completamente diferenciados e ainda não se observa o feixe fibroso (figura 52). Em um dado momento, na porção mediana do caule, é iniciada a formação do feixe fibroso (figura 53) e, logo após sua completa diferenciação (figura 54), inicia-se o processo inverso. O feixe fibroso pára de ser produzido e há diminuição no número de fibras (figura 55) até o seu completo desaparecimento, quando apresenta a mesma disposição de tecidos que tinha antes da diferenciação do feixe fibroso (figura 52).

#### **6 – Fibras associadas aos feixes vasculares caulinares: ausentes-0; junto ao floema-1; junto ao xilema-2**

Todas as Velloziaceae observadas possuem feixes vasculares colaterais com fibras junto ao xilema e floema tangenciando as células do parênquima do cilindro vascular (figuras 56 a 58). No grupo externo, os feixes vasculares de *Encholirium scrutor* (figura 59) não possuem fibras e os de *Pandanus racemosus* (figura 60) e *Thoracocarpus bissectus* (figura 61) apresentam fibras junto ao floema. Essa organização se mantém mesmo quando os feixes estão unidos (figuras 58 e 61).

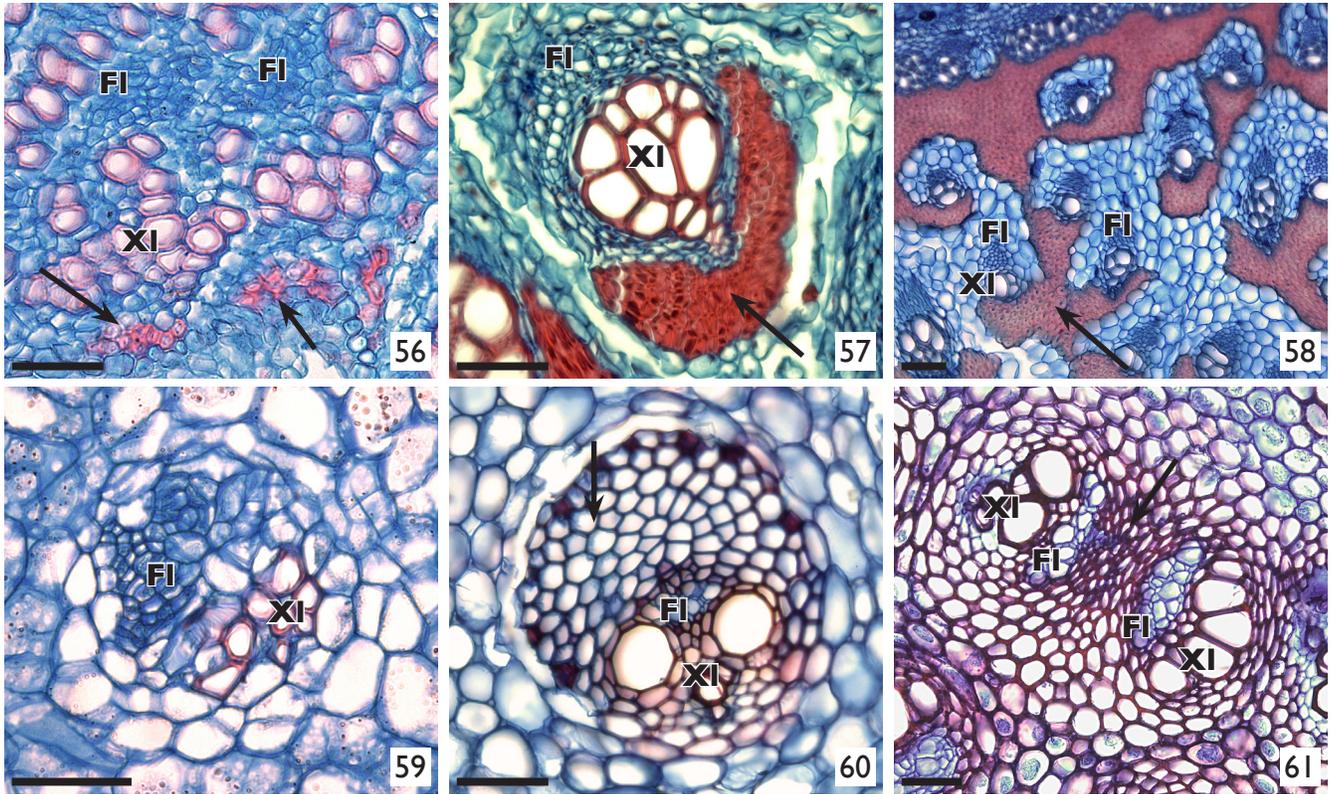
#### **7 – Córtex caulinar: parenquimático com ou sem calotas de fibras-0; dividido em três**

#### **porções distintas-1**

O córtex caulinar das espécies de Velloziaceae estudadas é composto por três regiões distintas: a porção externa, faixa ou cordões de fibras constituindo a porção mediana e a porção interna do córtex (figuras 16, 17, 26, 27). A porção externa é constituída por várias camadas de células que são parenquimáticas no início do desenvolvimento do caule (figuras 18, 23 e 24) e se lignificam ao longo da diferenciação do córtex (figura 25); após a lignificação, se assemelham à porção externa do córtex radicular. A porção mediana do caule é formada por fibras que, ou formam uma faixa contínua (figura 22), ou formam calotas (figura 16). Esta região, antes das fibras estarem completamente diferenciadas, é composta por células de menor diâmetro (figuras 24 e 25). A porção interna do córtex das Velloziaceae está descrita no caráter a seguir. No grupo externo, *Encholirium scrutor* (figura 21) apresenta córtex parenquimático e *Pandanus racemosus* (figura 20) e *Thoracocarpus bissectus* apresentam córtex parenquimático com calotas de fibras dispersas no parênquima, sem dividir o córtex em regiões distintas.

#### **8 – Parede celular da porção interna do córtex caulinar: exclusivamente primária-0; secundária-1**

Como demonstrado no caráter anterior, o córtex caulinar de todas as Velloziaceae, é composto por três regiões distintas. O córtex interno pode ser formado por células parenquimáticas com parede pri-



**Figuras 56 a 61:** Posição das fibras associadas aos feixes vasculares caulinares. **56:** Feixes unidos em *Acanthochlamys bracteata* com fibras (seta) junto ao xilema (XI). Floema (FI). **57:** Feixe vascular de *Xerophyta dasylirioides* com fibras (seta) junto ao xilema (XI). **58:** Feixes unidos em *Pleurostima riparia* com fibras (setas) junto ao xilema (XI). **59:** Ausência de fibras no feixe de *Encholirium scrutor*. **60:** Feixe de *Pandanus racemosus* com fibras (seta) junto ao floema (FI). **61:** Feixes de *Thoracocarpus bissectus* com fibras (seta) junto ao floema (FI). Barra = 50µm.

mária, como em *Burlemarxia spiralis* (figuras 24 a 27), ou pode ser composto por células parenquimáticas com parede secundária, levemente lignificadas, como em *Vellozia hemisphaerica* (figuras 16 e 17). Assim como ocorre na porção externa do córtex, as células, próximas ao ápice caulinar (figura 18), possuem parede primária e se lignificam posteriormente (figura 17). As espécies representantes do grupo externo possuem córtex parenquimático apenas com parede primária (figuras 20 e 21) com ou sem calotas de fibras, ao longo de toda a extensão do caule.

A lista de caracteres observados encontra-se na tabela II e os resultados obtidos expressos na tabela III.

A análise de parcimônia gerou uma única árvore com 295 passos. O índice de consistência (IC) foi de 0,52 e o de retenção (IR) 0,61. A árvore resultante da análise (figura 62) evidenciou que seis caracteres aqui descritos constituem sinapomorfias para Velloziaceae incluindo *Acanthochlamys bracteata*, que permaneceu como espécie basal na família: fibras no córtex radicular formando uma faixa contínua, fibras associadas

**Tabela II:** Caracteres analisados e sua codificação

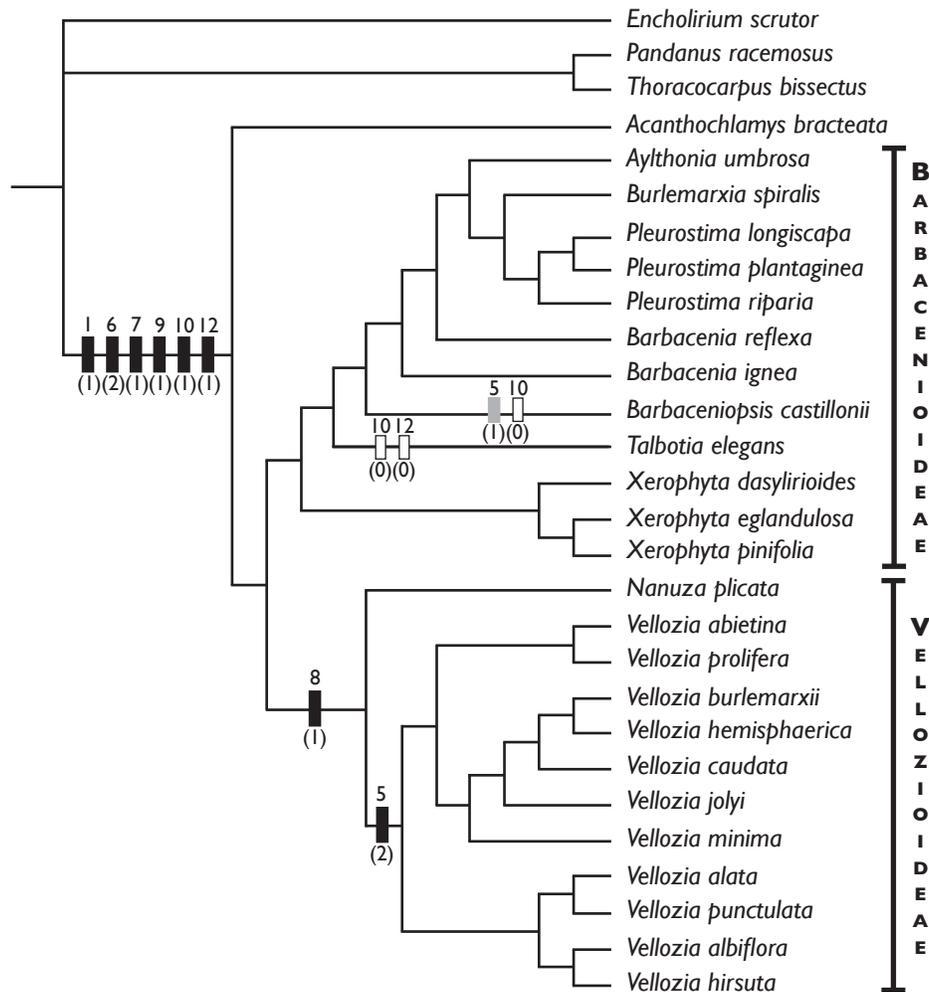
<b>1 – Porção mediana do córtex radicular formada por uma faixa contínua de fibras</b>	<b>5 – Feixe fibroso central</b>
ausente (0)	ausente (0)
presente (1)	presente apenas na porção mediana do caule (1)
	presente ao longo de todo o caule (2)
<b>2 – Secção transversal do caule adulto</b>	<b>6 – Fibras associadas aos feixes vasculares caulinares</b>
circular (0)	ausentes (0)
triangular (1)	junto ao floema (1)
<b>3 – Fibras corticais caulinares</b>	junto ao xilema (2)
ausentes (0)	<b>7 – Córtex caulinar</b>
formando cordões (1)	parenquimático com ou sem calotas de fibras (0)
formando uma faixa contínua (2)	dividido em três porções distintas (1)
<b>4 – Feixes vasculares caulinares</b>	<b>8 – Parede celular da porção interna do córtex caulinar</b>
livres (0)	exclusivamente primária (0)
em grupos de até quatro feixes desde o início do desenvolvimento (1)	secundária (1)
unidos por fibras após a diferenciação do feixe (2)	

**Tabela III:** Matriz com os estados dos caracteres observados nas espécies estudadas (ver tabela II para a codificação dos caracteres)

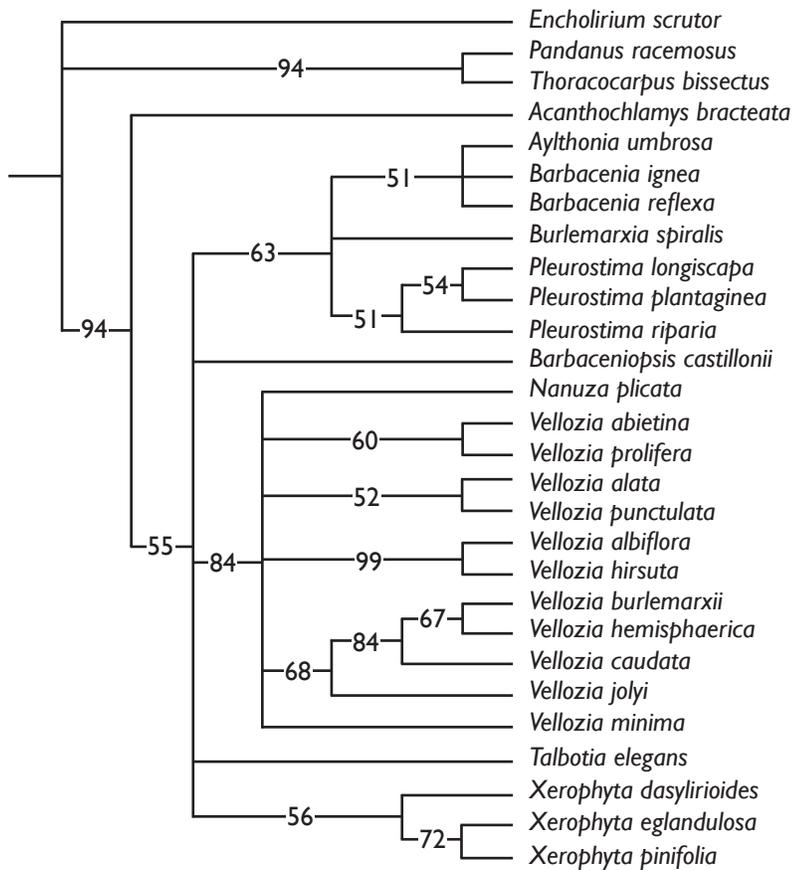
ESPÉCIE	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Encholirium scrotor</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pandanus racemosus</i>	0	0	1	1	0	1	0	0
<i>Thoracocarpus bissectus</i>	0	0	1	1	0	1	0	0
<i>Acanthochlamys bracteata</i>	1	0	2	2	0	2	1	0
<i>Aylthonia umbrosa</i>	1	0	1	0	0	2	1	0
<i>Barbacenia ignea</i>	1	0	2	0	0	2	1	0
<i>Barbacenia reflexa</i>	1	0	2	0	0	2	1	0
<i>Barbaceniopsis castillonii</i>	1	0	1	0	1	2	1	0
<i>Burlemarxia spiralis</i>	1	0	2	2	0	2	1	0
<i>Nanuza plicata</i>	1	1	1	0	0	2	1	1
<i>Pleurostima longiscapa</i>	1	1	2	2	0	2	1	0
<i>Pleurostima plantaginea</i>	1	1	2	2	0	2	1	0
<i>Pleurostima riparia</i>	1	0	2	2	0	2	1	0
<i>Talbotia elegans</i>	1	0	2	0	0	2	1	0
<i>Vellozia abietina</i>	1	0	2	0	2	2	1	1
<i>Vellozia alata</i>	1	0	1	0	2	2	1	1
<i>Vellozia albiflora</i>	1	0	2	0	2	2	1	1
<i>Vellozia burlemarxii</i>	1	1	1	0	2	2	1	1
<i>Vellozia caudata</i>	1	0	1	0	2	2	1	1

**Tabela III:** Matriz com os estados dos caracteres observados nas espécies estudadas (ver tabela II para a codificação dos caracteres) - Continuação

ESPÉCIE	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Vellozia hemisphaerica</i>	1	1	1	0	2	2	1	1
<i>Vellozia hirsuta</i>	1	0	1	0	2	2	1	1
<i>Vellozia jolyi</i>	1	0	1	0	2	2	1	1
<i>Vellozia mínima</i>	1	0	2	0	2	2	1	1
<i>Vellozia prolifera</i>	1	0	1	0	2	2	1	1
<i>Vellozia punctulata</i>	1	0	1	0	2	2	1	1
<i>Xerophyta dasyliroides</i>	1	0	2	0	0	2	1	0
<i>Xerophyta eglandulosa</i>	1	0	2	2	0	2	1	0
<i>Xerophyta pinifolia</i>	1	1	2	2	0	2	1	0



**Figura 62:** Árvore mais parcimoniosa resultante da análise de parcimônia, com 295 passos. As subfamílias de Velloziaceae s.s., da maneira como foram circunscritas por Smith & Ayensu (1974, 1976) emergem monofiléticas e estão indicadas no cladograma. As sinapomorfias detectadas na análise estão plotadas no cladograma.



**Figura 63:** Cladograma de bootstrap elaborado com 10 mil replicações.

aos feixes vasculares caulinares junto ao xilema, córtex caulinar dividido em três porções distintas, placa de perfuração simples nos elementos de vaso radiculares, presença de elementos de vaso no caule e presença de elementos de vaso na folha. As duas últimas são sinapomorfias homoplásticas. O suporte para Velloziaceae foi de 94% na análise de bootstrap (figura 63).

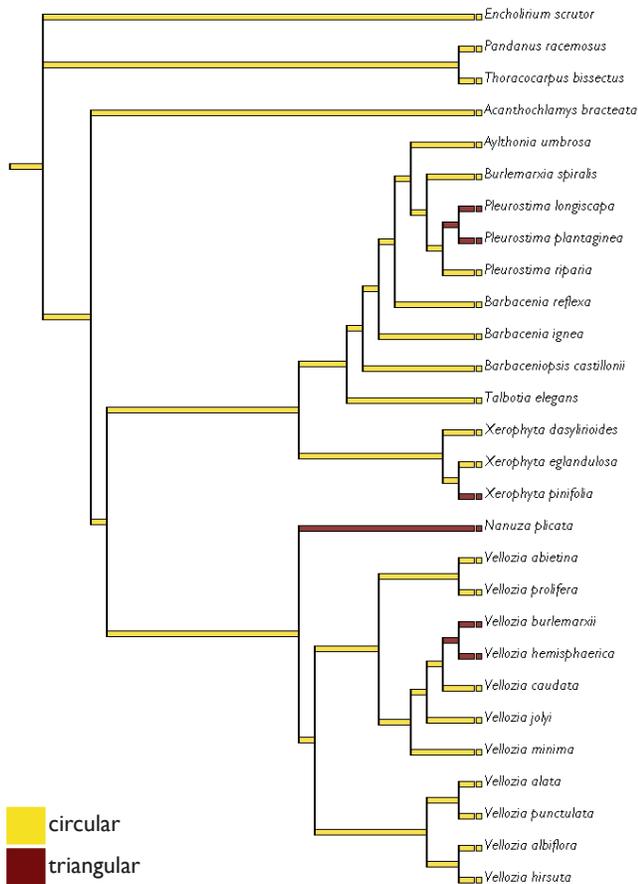
Além das sinapomorfias para a família, a porção interna do córtex caulinar formada por células parenquimáticas com parede secundária é sinapomorfia do clado (*Vellozia Nanuza*), que apresentou 84% de suporte na análise de bootstrap. *Vellozia s.s.* (Smith & Ayensu 1976) também emergiu como grupo monofilético,

mas este grupo foi colapsado na análise de bootstrap, mesmo tendo a presença de feixe fibroso central emergido como sinapomorfia do clado.

O grupo Velloziaceae s.s. (Menezes 1971A, 1980B, 1988, Smith & Ayensu 1974, 1976) possui 55% de suporte e é formado por dois grandes grupos monofiléticos: um formado por *Barbacenia s.l.* Mello-Silva (2005), *Barbaceniopsis* e *Talbotia* e outro formado por *Vellozia s.l.* (Mello-Silva 2005). Estes dois grandes grupos correspondem à definição de *Barbacenioideae* e *Vellozioideae*, respectivamente, se Smith & Ayensu (1974, 1976). Esta configuração possui baixo suporte e não se mantém na análise de bootstrap

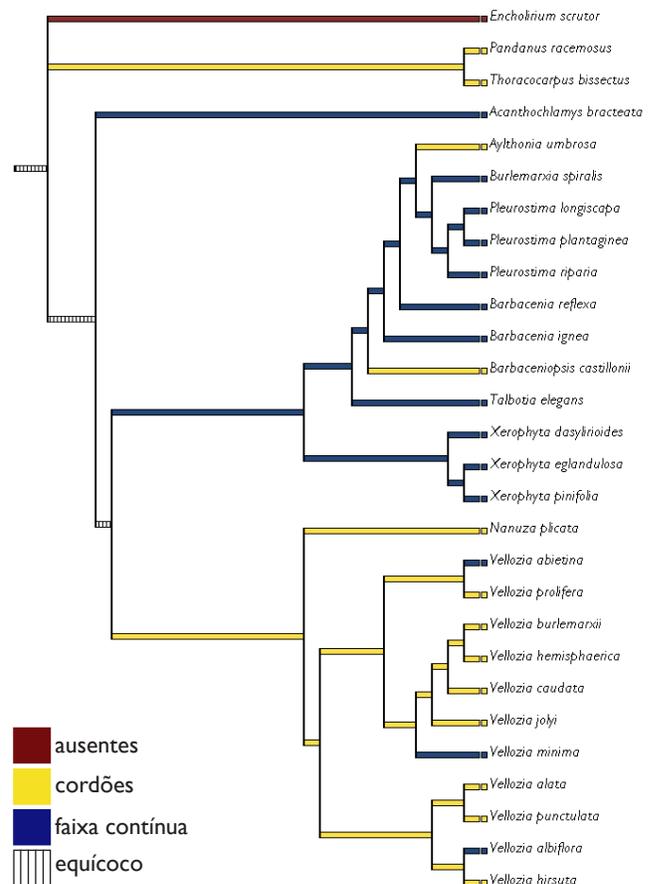
na qual Velloziaceae s.s. é formada por uma politomia envolvendo *Xerophyta*, *Talbotia*, *Vellozia s.l.*, *Barbacenia s.l.* e *Barbaceniopsis*. Em *Barbacenia s.l.*, apenas *Pleurostima* forma um grupo monofilético, mas deixa *Barbacenia* parafilético. *Xerophyta* também emerge como grupo monofilético mas com baixo suporte (56%).

Quatro dos caracteres anatômicos do caule aqui descritos são homoplásticos. A otimização da secção transversal do caule (figura 64) aponta que o caule circular é plesiomórfico e que a forma triangular surgiu independentemente quatro vezes na família, em clados distintos. O caráter fibras contínuas no córtex caulinar (figura 65) também surgiu diversas vezes na



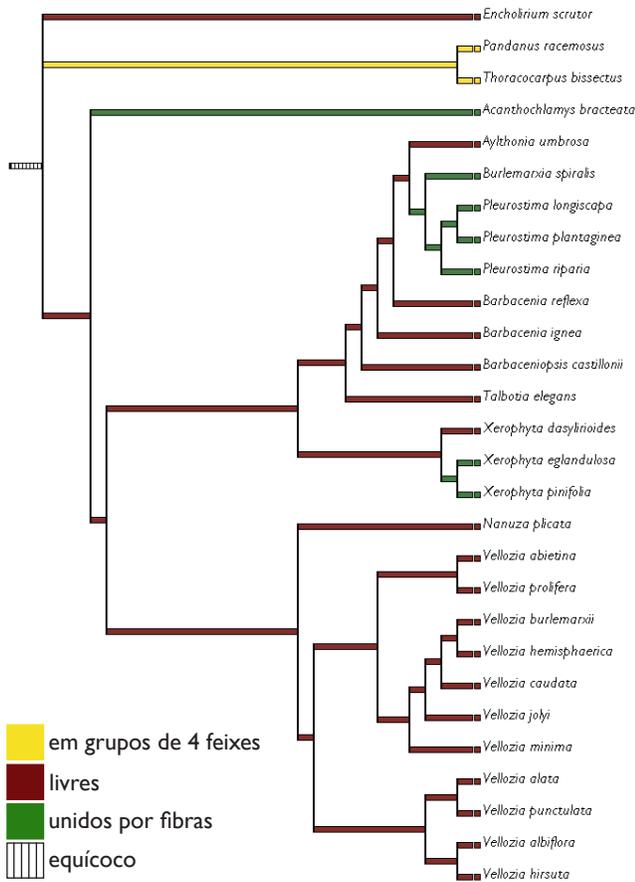
**Figura 64:** Otimização do caráter seção transversal do caule.

família. Em *Yellozia*, por exemplo, três espécies, uma de cada clado dentro do gênero, apresentam fibras contínuas no córtex. Já no clado (((*Barbacenia s.l. Barbaceniopsis*) *Talbotia*) *Xerophyta*), as fibras em calotas surgiram duas vezes no grupo. Quanto à disposição dos feixes vasculares caulinares (figura 66), o estado plesiomórfico é a presença de feixes vasculares livres. Feixes vasculares unidos por fibras após a diferenciação dos mesmos é, apesar de homoplástico, autapomorfia de *Acanthochlamys bracteata* e sinapomorfia do grupo formado por *Burlemarxia* e *Pleurostima* e do grupo formado por *Xerophyta eglandulosa* e *X. pinifolia*.

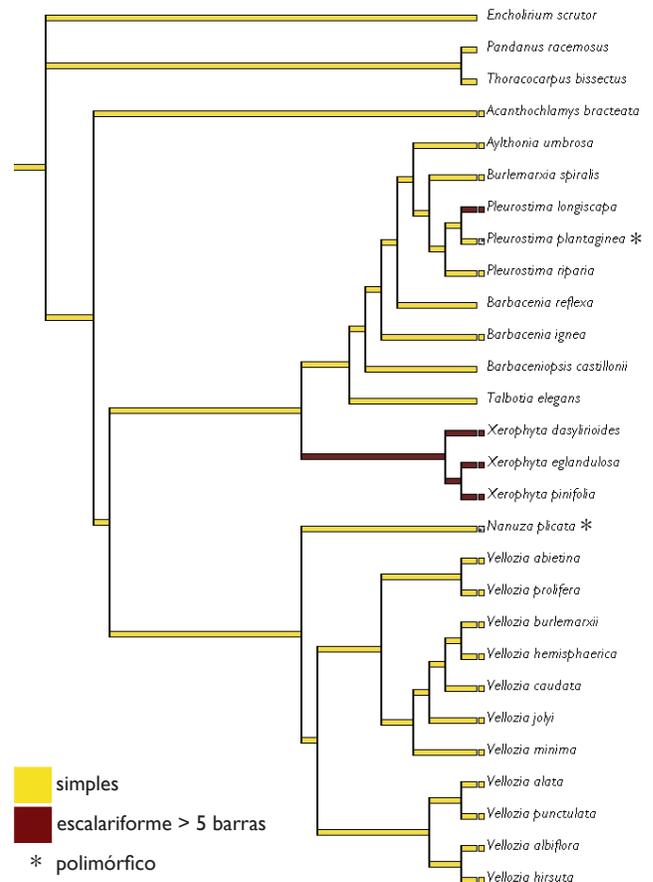


**Figura 65:** Otimização do caráter fibras corticais caulinares.

O caráter tipo de placa de perfuração (figura 67) também é homoplástico e o estado placa de perfuração escalariforme com muitas barras é sinapomorfia de *Xerophyta* e autapomorfia de *Pleurostima longiscapa*. Já placas de perfuração escalariforme com poucas barras surgiram independentemente em *Pleurostima plantaginea* e *Nanuza plicata* mas estas espécies são polimórficas pois também apresentam placa de perfuração simples nos elementos de vaso caulinares. Assim, o estado plesiomórfico na família é placa de perfuração simples nos elementos de vaso caulinares.



**Figura 66:** Otimização do caráter feixes vasculares caulinares



**Figura 67:** Otimização do caráter tipo de placa de perfuração dos elementos de vaso caulinares

## DISCUSSÃO

A presença de uma porção externa do córtex semelhante a um velame, tanto na raiz quanto no caule pode estar relacionada ao ambiente e ao estresse hídrico a qual todas as Velloziaceae estão submetidas. Nas Orchidaceae o velame tem função de absorção e armazenamento de água, mas sua principal função, é retardar a dessecação das raízes aéreas uma vez que o vapor d'água deve passar pela hipoderme radicular e por todas as camadas do velame até evaporar por completo (Dycus 1957, Benzig, 1982). Em Velloziaceae, as raízes ocorrem junto ao caule e estes são cobertos

pelos bainhas foliares. A água do orvalho e das chuvas é capturada entre as bainhas foliares e assim, pode ficar armazenada na porção externa dos córtex radicular e caulinar. Quando a escassez de água é grande, tanto a faixa de fibras (que ocorre na porção mediana dos córtex radicular e caulinar) quanto as células lignificadas da porção externa do córtex podem auxiliar no retardo da dessecação destes órgãos. O mesmo deve ocorrer em *Encholirium scrutator* uma vez que esta espécie também ocorre nos campos rupestres e está submetida às mesmas condições que as Velloziaceae.

Como demonstrado nos resultados aqui descritos, o desenvolvimento do feixe fibroso central, que ocorre apenas na porção mediana do caule de *Barbaceniopsis castillonii*, não se dá da mesma maneira que em *Vellozia*. Provavelmente a origem destas células é diferente, sendo, em *Barbaceniopsis castillonii*, derivadas de células parenquimáticas que se esclerificam ao longo do desenvolvimento e em *Vellozia*, derivadas de células precursoras de fibras que são observadas no início do desenvolvimento caulinar. Assim, o feixe fibroso central de *Vellozia* seria formado por fibras enquanto que o de *Barbaceniopsis castillonii*, de esclereídes. A mesma situação deve ocorrer em relação aos feixes vasculares unidos em Velloziaceae e em *Pandanus racemosus* e *Thoracocarpus bissectus* onde são observadas células precursoras de fibras ligando os feixes vasculares, o que não ocorre nas espécies de Velloziaceae com feixes vasculares unidos. Assim, as células responsáveis pela união dos feixes vasculares nas espécies do grupo externo podem ser fibras, enquanto que em Velloziaceae, seriam células parenquimáticas que se esclerificaram. Apenas um estudo do desenvolvimento caulinar, com secções longitudinais dos ápices caulinares, resolveria estas questões.

A posição das fibras dos feixes vasculares do caule das Velloziaceae (junto ao xilema) emergiu como uma sinapomorfia do grupo e não havia sido descrita para o caule de nenhum outro grupo de monocotiledôneas. Essa disposição das fibras foi descrita apenas para alguns feixes foliares de quatro gêneros da tribo Sisyrinchieae de Iridaceae (Rudall 1995).

A anatomia do caule e raiz de Velloziaceae é,

sem dúvida, fonte importante de caracteres para análises cladísticas em Velloziaceae. Apenas duas características haviam sido apontadas como sinapomorfias de Velloziaceae incluindo *Acanthochlamys bracteata* que, em hipóteses filogenéticas baseadas em dados morfológicos (Mello-Silva 2005), apresentava baixo suporte, não sendo sustentada em análises de bootstrap. A primeira, “núcleo tenuinucelado” foi apontada por Stevenson & Loconte (1995) e Mello-Silva (2005) mas foi estudada em poucos táxons da família e, por isso, foi excluída da matriz utilizada neste trabalho. A segunda, perianto violeta, foi apontada por Mello-Silva (2000, 2005) mas é homoplástica. O fato de poucos caracteres morfológicos comuns entre *A. bracteata* e Velloziaceae serem conhecidos foi utilizado por Kao & Kubitzki (1998) para manter a família Acanthochlamydaceae. As seis sinapomorfias aqui descritas, contribuíram para os 94% de sustentação de Velloziaceae *s.l.* (Mello-Silva 2005) obtidos na hipótese filogenética deste trabalho e para reforçar a inclusão de *A. bracteata* na família.

Apesar da presença de elementos de vaso no caule e na folha terem emergido como sinapomorfias da família, este fato se deve, provavelmente, à escolha das espécies representantes do grupo externo uma vez que Cheadle (1942) descreveu a presença de elementos de vaso no caule e folha de espécies de Cyclanthaceae e Pandanaceae.

A árvore mais parcimoniosa obtida neste estudo é a única das hipóteses filogenéticas já realizadas para a família (Menezes *et al.* 1994, Mello-Silva 2000, 2005, Behnke *et al.* 2000, Salatino *et al.* 2001) que sus-

tenta a delimitação das duas subfamílias (Barbaceniodeae e Velloziodeae) descritas para Velloziaceae s.s. proposta por Smith & Ayensu (1974, 1976).

O clado (*Nanuza Vellozia*) que aparecia colapsado na análise de bootstrap de Mello-Silva (2005), apresentou 84% de sustentação fato que, possivelmente, se deve ao caráter presença de parede celular secundária na porção interna do córtex caulinar, única sinapomorfia não homoplástica do grupo.

O cladograma obtido com a adição dos caracteres anatômicos da raiz e do caule não sustenta a delimitação de *Xerophyta* proposta por Mello-Silva (2005), uma vez que *Barbaceniopsis castillonii* não emerge como grupo irmão das demais *Xerophyta*, mas, é grupo irmão de *Barbacenia* s.l. É possível que o caráter fibras corticais caulinares formando uma faixa contínua tenha contribuído para este posicionamento uma vez que, é sinapomorfia de *Xerophyta* e, em *Barbaceniopsis*, as fibras estão dispostas em calotas. Na análise de bootstrap, tanto *Xerophyta* quanto *Barbaceniopsis* fazem parte da politomia basal de Velloziaceae s.s. e, assim, o estudo de um maior número de espécies do *Barbaceniopsis* e a análise combinada que está sendo elaborada para a família (Mello-Silva *et al.* in prep.) contribuirão para uma melhor compreensão das relações entre estes dois gêneros.

A presença de feixe fibroso central ao longo de todo o desenvolvimento da planta é sinapomorfia de *Vellozia* s.s. (Smith & Ayensu 1976), mas não contribuiu para uma melhor sustentação do clado, que

colapsou na análise de bootstrap. Já a presença de feixe fibroso central apenas na região mediana do caule é autapomorfia de *Barbaceniopsis*, sendo necessária a análise do desenvolvimento caulinar das outras duas espécies do gênero para confirmar se este estado de caráter constitui uma sinapomorfia do gênero.

Quanto aos caracteres do xilema, descritos no capítulo I, a presença de placa de perfuração simples na raiz e de elementos de vaso no caule emergiram como sinapomorfias de Velloziaceae. A presença de elementos de vaso no caule sofreu, porém, duas reversões - em *Barbaceniopsis castillonii* e *Talbotia elegans*. Na folha, o estado plesiomórfico é, como no caule, a presença de elementos de vaso, sendo que apenas *Talbotia elegans* apresenta ausência deste tipo de elemento traqueal na folha. Assim, a ausência de elementos de vaso, tanto no caule, quanto na folha, é um estado apomórfico em Velloziaceae e não primitivo, como proposto por Menezes *et al.* (1990). O estado plesiomórfico do caráter tipo de placa de perfuração nos elementos de vaso caulinares é placa de perfuração simples, sendo que a placa de perfuração escalariforme surgiu duas vezes na família, nas espécies de *Xerophyta* e em *Pleurostima longiscapa*.

Caracteres anatômicos caulinares e radiculares mostraram-se importantes para a interpretação das relações evolutivas de Velloziaceae e podem contribuir para uma melhor compreensão das relações entre as famílias de Pandanales que é composta por famílias agrupadas com base exclusivamente em caracteres moleculares e de difícil posicionamento filogenético (Rudall & Bateman 2006).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, R. J. V. 2002. Two new species of *Nanuza* (Velloziaceae) from Brazil. *Novon* 12: 12-17.
- AYENSU, E. S. 1968. The anatomy of *Barbaceniopsis*, a new genus recently described in the Velloziaceae. *American Journal of Botany* 55(4): 399-405.
- AYENSU, E. S. 1969A. The identity of *Vellozia uiapanensis*. Anatomical evidence. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 18(2): 291-298.
- AYENSU, E. S. 1969B. Leaf-anatomy and systematics of Old World Velloziaceae. *Kew Bulletin* 23: 315-335.
- AYENSU, E. S. 1974. Leaf anatomy and systematics of new World Velloziaceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 15: 1-75.
- BEHNKE, H.-D., TREUTLENIN, J., WINK, M., KRAMER, K., SCHNEIDER, C. & KAO, P. C. 2000. Systematics and evolution of Velloziaceae, with special reference to sieve-element plastids and *rbcL* sequence data. *Botanical journal of the Linnean Society* 134: 93-129.
- BENZIG, D. H., OTT, D. W., FRIEDMAN, W. E. 1982. Roots of *Sobralia macrantha* (Orchidaceae): structure and function of the velamen-exodermis complex. *American Journal of Botany* 69 (4): 608-614.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung astra-blau-safranin. *Mikrokosmos* 61(8): 255.
- CHASE, M. W., SOLTIS, D. E., OLMSTEAD, R. G., MORGAN, D., LES, D. H., MISHLER, B. D., DUVALL, M. R., PRICE, R. A., HILLS, H. G., QIU, Y.-L., KRON, K. A., RETTIG, J. D., MANHART, J. R., SYTSMA, K. J., MICHAELS, H. J., KRESS, W. J., KAROL, K. G., CLARK, W. D., HEDRÉN, M., GAU, B. S., JANSEN, R. K., KIM, K.-J., WIMPEE, C. F., SMITH, J. F., FURNIER, G. R., STRAUSS, S. H., XIANG, Q.-Y., PLUNKETT, G. M., SOLTIS, P. S., SWENSEN, S. M., WILLIAMS, S. E., GADEK, P. A., QUINN, C. J., EGUIARTE, L. E., GOLENBERG, E., LEARN JR., G. H., GRAHAM, S. W., BARRETT, S. C. H., DAYANANDAN, S., ALBERT, V. A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 529-580.
- CHASE, M. W., STEVENSON, D. W., WILKIN, P., RUDALL, P. J. 1995. Monocot systematics: a combined analysis. In: *Monocotyledons: systematic and evolution* (P. J. Rudall, Cribb, P. J., Cutler, D. F., Humphries, C. J., ed). Royal Botanic Gardens, Kew, p. 685-730.
- CHASE, M. W., FAY, M. F., DEVEY, D. S., MAURIN, O., RØNSTED, N., DAVIES, J., PILLON, Y., PETERSEN, G., SEBERG, O., TAMURA, M. N., ASMUSSEN, C. B., HILU, K., BORSCH, T., DAVIS, J. I., STEVENSON, D. W., PIRES, C., GIVNISH, T. J., SYTSMA, K. J., MCPHERSON, M. M., GRAHAM, S. W., RAI, H. S. 2006. Multigene analyses of monocots relationships: a summary. In: (Eds.) J. T. Columbus, E. A. Friar, J. M. Porter, L. M. Prince, M. G. Simpson. *Monocots: comparative biology and evolution*. Claremont California: Rancho Santa Ana Botanic Garden. *Aliso* (1): 62-74.
- CHEADLE, V. I. 1942. The occurrence and type of vessels in the various organs of the plant in the Monocotyledonae. *American Journal of Botany* 29: 441-450.
- DYCUS, A. M., KNUDSON, L. 1957. The role of the velamen of the aerial roots of Orchids. *Botanical Gazette* 119 (2): 78-87.
- EVERT, R. F. 2006. *Esau's plant anatomy. Meristems, cells and tissues of the plant body – their structure, function and development*. Madison, Wiley-Interscience.
- FARRIS, J. S. 1982. Outgroups and pacimony. *Systematic Zoology* 31: 328-334.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence-limits on phylogenies – an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FERRAREZZI, H., MARQUES, A. C. 1997. Análise cladística numérica e recursos computacionais. In: Amorim, D. S. (ed.). *Elementos básicos de sistemática filogenética*, 163-186. 2ª ed. Holos Editora e Sociedade Brasileira de

Entomologia, Ribeirão Preto.

- GERLACH, D. 1984. Botanische Mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- HOLM, T. 1895. Noteworthy anatomical and physiological researches. Anatomy of Velloziaceae. Botanical Gazette 20(3): 111-115.
- KAO, P. C., KUBITZKI, K. 1998. Acanthochlamydeaceae. In: Kubitzki, K. (ed.). The families and genera of vascular plants, 3: 55-58. Berlin, Springer.
- MADDISON, D. R., MADDISON, W. 2000. MacClade: analysis of phylogeny and character evolutions. Version 4.0. Sinauer Associates Inc. Sunderland.
- MCPHERSON, G., VAN DER WERFF, H., KEATING, R. C. 1997. A new species of *Xerophyta* (Velloziaceae) from Madagascar. Novon 7: 387-394.
- MELLO-SILVA, R. 1991A. The infra-familial taxonomy circumscription of the Velloziaceae. A historical and critical analysis. Taxon 40: 45-51.
- MELLO-SILVA, R. 1991B. A new specie of *Vellozia* from the espinhaço range Brazil, with some considerations on the section *Xerophytoides*. Kew Bulletin 46(2): 321-326.
- MELLO-SILVA, R. 2000. Partial cladistic analysis of *Vellozia* and characters for the phylogeny of Velloziaceae. In: Monocots Systematic and Evolution (K. L. Wilson, Morrison, D.A., ed). CSIRO, Melbourne, p. 505-522.
- MELLO-SILVA, R. 2005. Morphological analysis, phylogenies and classification in Velloziaceae. Botanical Journal of the Linnean Society 148: 157-173.
- MELLO-SILVA, R. & MENEZES, N. L. 1999. Two new brazilian Velloziaceae, *Vellozia auriculata* and *Vellozia gigantea*, and a key to the related dracenoid species of *Vellozia*. Novon 9(4): 536-541.
- MELLO-SILVA, R., SANTOS, D.Y.A.C., SALATINO, M.L.F., MOTA, L.B., CATTAI, M.B., SASAKI, D., ROCINI, C., RODRIGUES, C.D.N., ZARREI, M., CHASE, M.W. In prep. A combined analysis of Velloziaceae.
- MENEZES, N. L. 1971A. New taxa and new combinations in Velloziaceae. Ciência e Cultura 23: 421-422.
- MENEZES, N. L. 1971B. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. Ciência e Cultura 23: 389-409.
- MENEZES, N. L. 1973. Natureza dos apêndices petalóides em Barbacenioideae (Velloziaceae). Boletim de Zoologia e Biologia Marinha, N. S. 30: 713-755.
- MENEZES, N. L. 1975. Presença de traqueídes de transfusão e bainha mestomática em Barbacenioideae (Velloziaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 3: 29-60.
- MENEZES, N. L. 1976. Megasporogênese, megagametogênese e embriogênese em Velloziaceae. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 4: 41-60.
- MENEZES, N. L. 1980A. Evolution in Velloziaceae, with special reference to androecial characters. Linnean Society Symposium Series 8: 117-138.
- MENEZES, N. L. 1980B. Nova espécie e novas combinações no gênero *Pleurostima* Raf. (Velloziaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 8: 65-69.
- MENEZES, N. L. 1988. Evolution of the anther in the family Velloziaceae. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 10: 33-41.
- MENEZES, N. L., GIULIETTI, A. M. 1986. Campos Rupestres. Ciência Hoje 5 (25): 38-44.
- MENEZES, N. L., SEMIR, J. 1990. New considerations regarding the corona in the Velloziaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 77(3): 539-544.
- MENEZES, N. L., SEMIR, J. 1991. *Burlemarxia*, a new genus of Velloziaceae. Taxon 40: 413-426.
- MENEZES, N. L., CASTRO, N. M. 2000. Células piramidais apicais dos tegumentos do óvulo em Velloziaceae e suas relações filogenéticas. Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão 11/12: 49-56.
- MENEZES, N. L., KAMEYAMA, C., PIRES, F. R. S., ASSIS, M. C., BIANCHI, R. S., SOUZA, V. C. 1990. O xilema de Velloziaceae e as relações entre os diferentes gêneros da família. XLI Congresso Nacional de Botânica, Universidade Federal do Ceará: 180.

- MENEZES, N. L., MELLO-SILVA, R., MAYO, S. J. 1994. A cladistic analysis of the Velloziaceae. *Kew Bulletin* 49(1): 71-92.
- NIXON, C. K., CARPENTER, J. M. N. 1993. On outgroups. *Cladistic* 9: 413-426.
- POREMSKI, S., BARTHOLOTT, W. 1995. On the occurrence of a velamen radicum in Cyperaceae and Velloziaceae. *Nordic Journal of Botany* 15(6): 625-629.
- PITA, P. B., MENEZES, N. L. 2002. Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia* Schult. f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. *Revista Brasileira de Botânica* 25 (1): 25-34.
- RUDALL, P. J. 1995. *Anatomy of the monocotyledons. VIII. Iridaceae*. Oxford University Press.
- RUDALL, P. J., BATEMAN, R. M. 2006. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: testing contrasting hypothesis of flora evolution. *Systematic Botany* 31(2): 223-238.
- SMITH, L. B., AYENSU, E. S. 1974. Classification of old world Velloziaceae. *Kew Bulletin* 29(1): 181-205.
- SMITH, L. B., AYENSU, E. S. 1976. A revision of American Velloziaceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 30: 1-172.
- SALATINO, A., SALATINO, M. L. F., MELLO-SILVA, R., SLUYS, M. A. 2001. Phylogenetic inference in Velloziaceae using chloroplast *trnL-F* sequences. *Systematic Botany* 26: 92-103.
- SMITH, L. B. 1962. A synopsis of the American Velloziaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 35:251-292.
- STEVENSON, D. W., LOCONTE, H. 1995. Cladistic analysis of monocot families. In: Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., Humphries, C. J. (Eds.) *Monocotyledons: Systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew. 543-578
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4.0b10. Sinauer Associates. Sunderland.
- TOMLINSON, P. B. 1969. *Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales*. Oxford, Clarendon Press.
- TOMLINSON, P. B., FRENCH, J. C. 1986. Compound vascular bundles in Monocotyledonous stems: construction and significance. *Kew Bulletin* 41 (3): 561-574.
- WARMING, M. E. 1893. Note sur la biologie et l'anatomie de la feuille des Velloziacées. *Overs. K. Danske Vidensk. Selsck Forh*: 57-100.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante dos resultados apresentados é possível destacar os aspectos mais relevantes deste trabalho que foi importante por:

- ☞ Estabelecer, pela primeira vez, a diversidade dos elementos traqueais de Velloziaceae.
- ☞ Determinar caracteres do xilema que podem ser utilizados em análises cladísticas de Velloziaceae e aplicados à outros grupos de monocotiledôneas.
- ☞ Redelimitar o caráter presença de elementos de vaso em folhas de Velloziaceae, mal estabelecido em filogenias anteriores.
- ☞ Contribuir para um melhor conhecimento da anatomia radicular e caulinar de Velloziaceae, pouco descrita na literatura.
- ☞ Esclarecer que a porção externa do córtex radicular de Velloziaceae não constitui um velame.
- ☞ Identificar que as fibras associadas aos feixes vasculares caulinares localizam-se junto ao xilema, característica observada pela primeira vez dentre as monocotiledôneas.
- ☞ Identificar quatro novas sinapomorfias não homoplásticas que sustentam a inclusão de *Acanthochlamys bracteata* em Velloziaceae, melhorando a sustentação da família.
- ☞ Identificar uma sinapomorfia não homoplástica para o clado *Vellozia sensu* Mello-Silva
- ☞ Determinar novos caracteres anatômicos que serão incorporados à análise de evidência total de Velloziaceae que está sendo elaborada.