

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JULIANA KLOSTERMANN ZIEMMER

**ANATOMIA DO CAULE DE *MERIANThERA BURLEMARXII* WURDACK
(MELASTOMATACEAE)**

CURITIBA

2016

JULIANA KLOSTERMANN ZIEMMER

**ANATOMIA DO CAULE DE *MERIANThERA BURLEMARXII* WURDACK
(MELASTOMATACEAE)**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Botânica, no Curso de Pós-Graduação em Botânica, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dra. Erika Amano
Co-orientador: Prof. Dr. Renato Goldenberg

CURITIBA

2016

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Ziemmer, Juliana Klostermann
Anatomia do caule de *Merianthera burlemarxii* Wurdack
(Melastomataceae). / Juliana Klostermann Ziemmer. – Curitiba,
2016.
46, 14 f.: il. ; 30cm.

Orientadora: Profa. Dra. Erica Amano
Co-orientador: Prof. Dr. Renato Goldenberg

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor
de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação Botânica.

1. Melastomataceae. 2. Arbustos . 3. Troncos (Botânica). 4.
Plantas - Anatomia. I. Título. II. Amano, Erika. III. Goldenberg,
Renato. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências
Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

CDD (22. ed.) 582.17

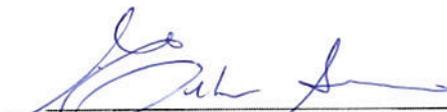


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Botânica



305^a.
2016

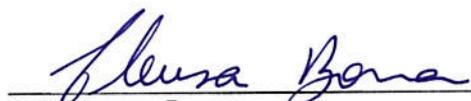
Ata de Julgamento da Dissertação de Mestrado do pós-graduando **Juliana Klostermann Ziemmer**. Aos 29 dias do mês de novembro do ano de 2016, às treze horas e meia, por meio de videoconferência, na presença da Comissão Examinadora, composta pela Dr^a Érika Amano, pelo Dr. Cleusa Bona e pelo Dr. Fabián Michelangeli como titulares, foi aberta a sessão de julgamento da Dissertação intitulada: **"ANATOMIA DO CAULE DE *MERIANATHERA BURLEMARXII* WURDACK MELASTOMATACEAE"**. Após a apresentação, perguntas e esclarecimentos acerca da Dissertação, a Comissão Examinadora **APROVA O TRABALHO DE CONCLUSÃO do(a) aluno(a) Juliana Klostermann Ziemmer**. Nada mais havendo a tratar, encerrou-se a sessão da qual foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos componentes da Comissão Examinadora.



Dr^a Érika Amano



Dr. Fabián Michelangeli



Dr^a Cleusa Bona



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Botânica



**“ANATOMIA DO CAULE DE *MERIANThERA BURLEMARXII*
WURDACK MELASTOMATACEAE”.**

por

Juliana Klostermann Ziemmer

**Dissertação aprovada como requisito parcial
para obtenção do grau de Mestre no Programa
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão
formada pelos doutores**



Dr^a Erika Amano – (Presidente/Orientador)



Dr. Fabián Michelangeli



Dr^a Cleusa Bona

Curitiba, 29 de novembro de 2016.



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Botânica



Título: Mestre em Ciências Biológicas - Área de Botânica.

Dissertação: “Anatomia do caule de *Merianthera burlemarxii* Wurdack Melastomataceae”.

Candidato: Juliana Klostermann Ziemmer

Comissão Examinadora:

Dr^a Érika Amano – (Presidente/Orientador)

Dr. Fabián Michelangeli – (Membro Titular)

Dr^a Cleusa Bona – (Membro Titular)

Parecer: A Comissão Examinadora, reunida nesta data, nas dependências do Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná, analisando o conteúdo, a forma, a apresentação e a defesa da Dissertação, APROVA O TRABALHO DE CONCLUSÃO do(a) aluno(a) JULIANA KLOSTERMANN ZIEMMER. É de parecer que constitui um trabalho científico e recomenda a sua publicação, após as correções sugeridas.

O candidato tem 60 (sessenta) dias para as correções propostas pela Comissão, para que se possa dar continuidade ao processo.

Curitiba, 29 de novembro de 2016.


Dr^a Érika Amano


Dr. Fabián Michelangeli


Dr^a Cleusa Bona


Ciente Candidato

Ao meu marido Jefferson,
por todo amor e carinho...

AGRADECIMENTOS

À Deus, que se fez presente em mais uma etapa de minha vida, me protegendo e me dando forças nos momentos difíceis.

Ao meu marido Jefferson por sempre me confortar com palavras de carinho e motivação, por seu amor e sua compreensão.

À minha família, em especial meu pai Julio e minha mãe Elizete pelas orações e por todo amor a mim dedicado.

À minha orientadora Dra. Érika Amano pela confiança, paciência, dedicação, amizade e por todo conhecimento a mim transmitido.

Ao meu co-orientador Dr. Renato Gondenberg por sugerir o tema desse trabalho em que tive o privilégio de estudar. Obrigada pela ajuda nas traduções e por suas sugestões no trabalho.

Ao Prof. Mário Fritsch, da Universidade do Contestado, que sempre me incentivou no estudo da Botânica, por seus ensinamentos e conselhos que levarei para toda vida.

Ao Dr. Fabián Michelangeli pelas valiosas sugestões no presente trabalho.

Ao Nilson Belém Filho, do Laboratório de Botânica Estrutural, pela pronta disposição em ajudar.

Às minhas queridas Luci e Andressa pela hospitalidade e simpatia.

À todos os colegas de mestrado com quem tive a oportunidade de conviver e aprender muito: Audia, Kayan, Alexandre, Carlos, Eduardo, Jaque, Fran, Luciana, Lucas. Obrigada pela amizade, companheirismo e auxílio nas mais diversas tarefas.

Aos professores da Universidade Federal do Paraná (UFPR), em especial à Dra. Cleusa, pelo conhecimento transmitido.

Ao Laboratório de Botânica Estrutural do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Paraná (UFPR) e ao Centro de Microscopia Eletrônica (CME) da UFPR, pela infraestrutura cedida.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

À Universidade do Contestado por permitir a realização desse mestrado.

À todos que, de alguma forma contribuíram na realização deste trabalho, meu reconhecimento e gratidão.

“Talvez não tenha conseguido fazer o melhor, mas lutei para que o melhor fosse feito. Não sou o que deveria ser, mas Graças a Deus, não sou o que era antes”.

Marthin Luther King

RESUMO

Merianthera burlemarxii Wurdack (Melastomataceae) é um arbusto endêmico de afloramentos rochosos no leste do Brasil, e sujeita a temperaturas extremas e déficit hídrico. As plantas apresentam caules fistulosos que são finos na base e espessos no ápice. O caule de fistuloso foi mencionado como uma adaptação (domácia caulinar) relacionada à associação mutualística com formigas (mirmecofitismo). A fim de elucidar os aspectos adaptativos na história de vida de *M. burlemarxii*, ou seja, se estas adaptações estão relacionadas com a sobrevivência sob condições adversas ou à associação com formigas, descrevemos sua anatomia caulinar, com foco no desenvolvimento do caule e na morfogênese das fístulas. Secções seriadas foram feitas a partir do ápice até a base; também foram realizados testes histoquímicos, maceração, microscopia de fluorescência e microscopia eletrônica de varredura. Não encontramos características anatômicas que normalmente estão relacionadas ao mirmecofitismo, tais como prostomas, tecidos de cicatrização, medula heterogênea e recompensas alimentares. Por outro lado, existem várias características que sugerem estratégias adaptativas relacionadas a ambientes secos, que podem incluir a formação de fístulas. A medula ocupa cerca de $\frac{3}{4}$ do volume do caule, com vasta reserva de água e amido, e também compostos fenólicos; feixes vasculares ocorrem nas regiões nodais da medula. Antes do desenvolvimento da primeira fístula, há uma diminuição no volume das células da medula, e suas paredes tornaram-se onduladas, aumentando o tamanho dos espaços intercelulares. As fístulas começam a aparecer no 9º entrenó, onde algumas células se separam e dão origem a pequenas fendas. As células que circundam as fístulas estão vivas, (isto é, com núcleo), apesar do volume reduzido. Parece que as reservas armazenadas na medula podem ser usadas durante períodos secos, resultando em uma diminuição no volume das células e consequentemente originando as fístulas. Os feixes vasculares medulares permitem que a planta utilize efetivamente os recursos armazenados na medula. As células da periferia das fístulas estão vivas, apesar da redução de volume, o que indica que estas células podem armazenar água novamente. Este é o primeiro registro de uma espécie xerófita de Melastomataceae com tais características anatômicas no caule.

Palavras-chave: Mirmecófitas. Estresse hídrico. Inselbergues. Feixes medulares. Pontoações guarneçadas.

ABSTRACT

Merianthera burlemarxii Wurdack (Melastomataceae) is a shrub endemic to granitic inselbergs in eastern Brazil, and subject to extreme temperature and water availability ranges. The plants have fistulose branches that are thin at the bases and wider at the apex. The fistulose stem has already been mentioned as an adaptation (caulinar domatia) related to mutualistic association with ants (myrmecophytism). In order to elucidate adaptive aspects in *M. burlemarxii*'s life history, i.e., whether these adaptations are related to survival under harsh conditions or to association with ants, we describe its caulinar anatomy, focusing on stem development and the morphogenesis of the fistulae. Serial sections were made from the apex to the base; were also made histochemical tests, maceration, fluorescence and scanning electronic microscopy analysis. We did not find any anatomical characters that are usually related to myrmecophytism, such as prostomas, wound tissues, heterogeneous pith and food bodies. On the other hand, there are several features that suggest adaptive strategies related to dry environments, and that may include the formation of the fistulae. The pith occupies about $\frac{3}{4}$ of the stem volume, with a vast reserve of water and starch, and also phenolic compounds; medullary vascular bundles occur at the nodal regions of the pith. Before the development of the first fistulae, there is a decrease in the pith cells volume, and their walls became undulated, increasing the size of the the intercellular spaces. The fistulae start to appear at the 9th internode, where some cells become separated and give rise to small slits. The cells surrounding the fistulae are alive (i.e., with nuclei), despite the reduced volume. It seems that the reserves stored in the pith may be used during dry periods, resulting in a decrease in the cells volume and consequently originating the fistulae. The medullary vascular bundles allows the plant to exploit the resources allocated in the pith. The cells on the periphery of the fistulae are alive, despite volume reduction, which indicates that these cells may store water again. This is the first record of a xerophytic species of Melastomataceae with such caulinar anatomical features.

Key-words: Myrmecophytes. Hydric stress. Inselbergs. Medullary bundles. Vestured pits.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	REVISÃO DE LITERATURA.....	15
2.1	ANATOMIA CAULINAR DE MELASTOMATACEAE	15
2.2	O GÊNERO <i>MERIANThERA</i>	16
2.3	DOMÁCIAS CAULINARES.....	18
2.4	CAULES FISTULOSOS.....	19
2.5	ANATOMIA DE PLANTAS DE AMBIENTES XÉRICOS	21
2.6	XEROMORFISMO E XEROFITISMO EM MELASTOMATACEAE.....	25
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	27
4	RESULTADOS.....	29
4.1	CARACTERÍSTICAS MACROSCÓPICAS	29
4.2	DESENVOLVIMENTO DO CAULE.....	29
4.2.1	Ápice caulinar	29
4.2.2	Primeiro entrenó	30
4.2.3	Segundo e terceiro entrenó	30
4.2.4	Quarto ao sétimo entrenó	31
4.2.5	Oitavo ao décimo entrenó.....	32
4.2.6	Décimo entrenó e seguintes	32
5	DISCUSSÃO	34
	REFERÊNCIAS.....	37
	ANEXO 1 - ARTIGO SUBMETIDO À BOTANICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY.....	51

1 INTRODUÇÃO

Merianthera burlemarxii Wurdack (Melastomataceae) é um arbusto endêmico de afloramentos rochosos no noroeste do Espírito Santo. Cresce em solos rasos e rochosos, onde a cobertura vegetal é bastante reduzida com arbustos densos sobre uma camada herbácea que normalmente desaparece na estação seca (GOLDENBERG et al., 2012).

Dentre as sete espécies do gênero, *M. burlemarxii* se destaca pelas características peculiares no caule: os ramos são finos na base e espessos em direção ao ápice, com até 2,5 cm de diâmetro; o caule é fistuloso, isto é, com cavidades ocas na medula, que medem 1-11 mm de altura (GOLDENBERG et al. 2012). As fístulas de *M. burlemarxii* são citadas como domácias caulinares (MICHELANGELI, 2010; CHOMICKI e RENNER, 2015), uma modificação estrutural do caule que permite o alojamento de formigas. Contudo, não foram notadas colônias de formiga nas populações observadas no campo, ou algum tipo de abertura utilizada como entrada para formigas; nos espécimes de herbário, não foram encontrados restos ou detritos deixados por formigas (GOLDENBERG et al., 2012). Várias Melastomataceae apresentam associação mutualística com formigas (mirmecofitismo), no Neotrópico são encontradas 84 espécies mirmecófitas distribuídas em 11 gêneros; domácias caulinares aparecem em 16 espécies, e dessas *M. burlemarxii* é a única que ocorre no Brasil (MICHELANGELI, 2010).

Domácias caulinares possuem características particulares que as distinguem de fístulas de espécies não-mirmecófitas, como o bambu, por exemplo. Em mirmecófitas, as fístulas frequentemente apresentam prostoma (região de entrada) (BAILEY, 1922; FEDERLE et al., 2001; TILLBERG, 2004; BROUAT et al., 2001), medula fortemente heterogênea (TEPE et al., 2007; BAILEY, 1922), recompensas alimentares (LEROY et al., 2010) e tecidos de cicatrização (BAILEY, 1923; TEPE et al., 2007; 2009; RAZAFIMANDIMBISON et al., 2005). Prostomas são pequenos pontos localizados no caule compostos de camadas finas de parênquima e desprovidas de sistema vascular e de outros tecidos lignificados (BAILEY, 1922; BROUAT et al., 2001), e têm como função facilitar a escavação ou acesso das formigas ao interior da domácia (TEPE et al., 2007). Formigas do gênero *Cladomyrma*, associadas à *Ryparosa fasciculata* King. (Achariaceae), não necessitam da formação de prostomas para iniciar a escavação, neste caso, a

rainha reconhece seu hospedeiro e mastiga uma região do entrenó formando um orifício (WEBBER et al., 2007).

A formação de caules fistulosos não necessita obrigatoriamente da escavação de um agente externo, e pode se desenvolver por processos esquisógenos e/ou lisígenos como observado por Mikesell e Schroeder (1980) em *Phytollaca americana* L. (Phytollacaceae), porém os fatores que levam às plantas a realizarem esses processos são pouco investigados, podendo esta característica ter diversos significados.

Em espécies de *Pittocaulon* (Asteraceae), de regiões secas do México, o parênquima medular é separado na estação seca, formando câmaras, porém, na estação chuvosa, o mesmo recupera sua turgescência, a ponto de dar aspecto de uma medula sólida novamente (OLSON, 2005). Em Bambusoideae, muitos autores têm atribuído caules ocos a uma vantagem mecânica, além de serem estruturas metabolicamente baratas (KULL, HERBIG e OTTO, 1992; NIKLAS, 1997).

As condições ecológicas sob as quais *M. burlemarxii* cresce são muito peculiares, com alta insolação e temperaturas extremas. Apesar da precipitação anual relativamente elevada, estas plantas são constantemente sujeitas a restrições de água, uma vez que crescem quase diretamente em maciços graníticos ("inselbergs"). Nestas condições, muitas espécies respondem com diferentes adaptações relacionadas com a economia de água (POREMBSKI et al., 1998; POREMBSKI e BARTHLOTT, 2000). A fim de elucidar os aspectos adaptativos da história de vida de *M. burlemarxii*, descrevemos sua anatomia caulinar, tentando responder às seguintes questões: (1) Como são formadas e estruturadas as fístulas e qual a função dessas em *M. burlemarxii*? (2) Essas características estão relacionadas a uma interação mutualista com formigas ou à economia de água?

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 ANATOMIA CAULINAR DE MELASTOMATACEAE

Com cerca de 150 gêneros e 4.500 espécies, Melastomataceae está entre as dez maiores famílias de plantas com flores, ocorrendo em regiões tropicais e subtropicais (RENNER et al., 2010). No Brasil é a sexta maior família entre as angiospermas, com 1.370 espécies (BAUMGRATZ et al., 2015). As espécies incluem árvores, arbustos, herbáceas ou mais raramente epífitas e lianas. São caracterizadas por apresentarem folhas opostas cruzadas, nervação acródroma, estames geralmente falciformes e anteras poricidas (ROMERO e MARTINS, 2002).

Estudos sobre a anatomia caulinar de Melastomataceae são encontrados em Lignier (1887), Solereder (1908), Cordemoy (1912, 1914), Metcalfe e Chalk (1950), Ter Welle e Koek-Noorman (1979, 1981), Van Vliet, (1981) Van Tieghem (1891), Contin (1969), Costa (1977), Marcon e Costa (2000), Souza e Marquete (2000), Reginato, Boeger, e Goldenberg (2009), Ferreira e Isaías (2013), entre outros.

Uma das características anatômicas marcantes no caule das Melastomataceae é a presença de floema intraxilemático (METCALFE e CHALK, 1950). O termo “floema intraxilemático” refere-se a grupos de floema que ocorre adjacente ao protoxilema, com margens a medula (CARLQUIST, 2013), na família, também é descrito como floema interno (LIGNIER, 1887; COSTA, 1977; SOUZA e MARQUETE, 2000).

Muitas espécies de Melastomataceae apresentam feixes vasculares na medula (METCALFE e CHALK, 1950, LIGNIER, 1887), geralmente formados por floema, como em *Clidemia blepharodes* DC., *Pleiochiton setulosum* Cogn., *P. micranthum* Cogn. e *P. ebracteatum* Triana (REGINATO, BOEGER, GOLDENBERG, 2009), *Tibouchina hatschbachii* (CONTIN, 1969). Poucos estudos foram dedicados a descobrir a origem e ocorrência dos feixes medulares dentro da família. Em *Gravesia* os feixes medulares estão presentes em determinada região do caule e ausentes em outra (CORDEMOY, 1912). Já em *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogniaux a presença de feixes medulares é constante, desde o caule jovem até o caule adulto (COSTA, 1997). Worsdell (1919) sugeriu que os feixes medulares em Melastomataceae seriam, provavelmente, uma característica recém adquirida e adaptada para alguma função especial, contudo salienta que é difícil aceitar esse

ponto de vista pelo fato dessa característica ocorrer em alguns indivíduos e em outros não.

No xilema, os elementos de vaso são pequenos, ocasionalmente médios a grandes, a placa de perfuração é do tipo simples, e as pontoações são alternadas apresentando guarnições (METCALFE e CHALK, 1950). O parênquima é tipicamente paratraqueal e os raios são unisseriados e heterogêneos (METCALFE e CHALK, 1950). Podem ocorrer fibras libriformes, fibrotraqueídes (VAN VLIET et al., 1981) e fibras gelatinosas (MARCON e COSTA, 2000). A ocorrência de faixas tangenciais semelhante a parênquima é muito frequente em Melastomataceae (TER WELLE e KOEK-NOORMAN, 1979, 1981; VAN VLIET, 1981), são formadas por faixas de parênquima, células de parênquima fusiforme e fibras (SILVA et al., 2015).

Cristais e compostos fenólicos frequentemente estão presentes em caules e folhas de Melastomataceae (METCALFE e CHALK, 1950; CORDEMOY, 1912; COSTA, 1997; FERREIRA e ISAÍAS, 2013). A endoderme é bem delimitada (METCALFE e CHALK, 1950), formada por células achatadas, de paredes finas, e, às vezes, com as faces laterais lignificadas (VAN TIEGHEM, 1891). A medula é descrita como parenquimatosa, entretanto pode ser totalmente esclerificada como em *Gravesia macrosepala* (CORDEMOY, 1912). Em algumas espécies a medula apresenta reserva de amido, como registrado em *Medinilla tuberosa* Jum. & H. Perrier, *M. rubrinervia* Jum. & H. Perrier (CORDEMOY, 1912) e *Miconia tristis* Springs (SOUZA e MARQUETE, 2000).

Alguns caracteres anatômicos de valor diagnóstico da família são limitados, devido à ocorrência de estados de caracteres intermediários, porém, ainda podem ser de valor taxonômico (VAN VLIET, 1981).

2.2 O GÊNERO *MERIANTHERA*

O gênero *Merianthera* (Melastomataceae) apresenta sete espécies: *M. pulchra* Kuhlman, *M. burlemarxii* Wurdack, *M. sipolisii* (Glass. e Cogn), *M. bullata* R. Goldenb., Fraga e A. P. Fontana, *M. eburnea*, R. Goldenb. e Fraga, *M. verrucosa* R. Goldenb., Fraga e A. P. Fontana e *M. parvifolia* R. Goldenb., Fraga e A. P. Fontana. As espécies compreendem arbustos ou árvores de pequeno porte, com até 6 metros de altura, e podem ser reconhecidas por apresentarem folhas caducas, ovário ínfero

e seco, frutos deiscentes e estames com complexo apêndice dorsal (GOLDENBERG et al., 2012).

Todas as espécies crescem sobre afloramentos rochosos, em áreas onde a vegetação é escassa e formada principalmente por arbustos entre herbáceas, que geralmente desaparecem na estação seca (GOLDENBERG et al., 2012). O grupo é monofilético e apresenta dois cladogramas distintos. O primeiro, endêmico de Minas Gerais, é composto por *M. eburnea* e *M. sipolisii*, que possuem pétalas brancas e rosas, e as folhas, na face abaxial, cobertas por um denso indumento. O segundo clado, inclui as restantes cinco espécies, todas com folhas glabras ou glabrescentes e pétalas roxas. *M. bullata*, *M. burlemarxii* e *M. parvifolia* são endêmicas do Espírito Santo; *M. verrucosa* ocorre em Minas Gerais e Espírito Santo e *M. pulchra* em Minas Gerais, Espírito Santo e Bahia (GOLDENBERG et al., 2012).

Dentre as sete espécies, *Merianthera burlemarxii* é a que mais chama atenção por suas características peculiares no caule: os ramos cilíndricos são finos na base e espessos em direção ao ápice, com até 2,5 cm de diâmetro, internamente, ocorrem fístulas (cavidades ocas) com 1-11 mm de altura (GOLDENBERG et al., 2012). Michelangeli (2010) sugeriu que as fístulas de *M. burlemarxii* seriam domácias caulinares, que consistem numa modificação estrutural do caule, permitindo o alojamento de formigas. Apesar disso, não foram notadas colônias de formiga nas populações observadas no campo, ou algum tipo de abertura que poderia ser uma região de entrada para formigas (GOLDENBERG et al., 2012).

M. burlemarxii foi descoberta pelo paisagista e artista plástico Roberto Burle Marx em 1941, em uma de suas expedições ao vale do Pancas, Espírito Santo (TABACOW, 2004). A espécie cresce em solos rasos sobre afloramentos rochosos (GOLDENBERG et al., 2012). Segundo a Lista Oficial da Flora Ameaçada de Extinção do Espírito Santo, *M. burlemarxii* encontram-se na categoria “criticamente em perigo”. A substituição das Florestas Estacionais Semidecíduais por pastagens e culturas agrícolas, e a extração de rochas ornamentais tem contribuído para diminuição de muitas populações da flora do Espírito Santo (SIMONELLI e FRAGA, 2007), muito provavelmente, esta é a razão pela qual *M. burlemarxii* é encontrada apenas em regiões restritas.

2.3 DOMÁCIAS CAULINARES

Domácias são estruturas produzidas por plantas em forma de depressões ou cavidades, permitindo o alojamento de formigas (JACOBS, 1966; BEATTIE e HUGHES, 2002). Podem estar presentes em diferentes partes da planta como caules, folhas, pecíolos, ou estruturas abertas como estípulas, pecíolos côncavos ou invaginantes (MICHELANGELI, 2010). As plantas que desenvolvem interações mutualísticas com formigas são chamadas de mirmecófitas (BEATTIE 1985; DAVIDSON e MCKEY, 1993). Em troca de abrigo, e em alguns casos, de alimento, as formigas auxiliam a planta contra herbivoria, como exemplificado em vários estudos (BEATTIE 1985; FIALA e MASCHWTTZ, 1991; GAUME, MCKEY e ANSTETT, 1997; WEBBER et al., 2007; MICHELANGELI, 2003).

As domácias caulinares possuem características particulares que diferem das fístulas de espécies não-mirmecófitas, como o bambu, por exemplo. Em mirmecófitas, as fístulas frequentemente apresentam prostoma (região de entrada) (BAILEY, 1922a; FEDERLE et al., 2001; TILLBERG, 2004; BROUAT et al., 2001), medula heterogênea (TEPE et al., 2007; BAILEY, 1922, 1924; RAZAFIMANDIMBISON et al., 2005) e recompensas alimentares (BAILEY, 1922a; LEROY et al., 2010; TEPE et al., 2007).

Prostomas são pequenos pontos localizados no caule compostos de camadas finas de parênquima, e desprovidos de sistema vascular e de outros tecidos lignificados (BAILEY, 1922; BROUAT et al., 2001), e têm como função facilitar o acesso de formigas mutualistas ao interior da domácia (TEPE et al., 2007). A ocorrência de prostomas em domácias caulinares pode beneficiar as formigas em vários aspectos. Entre os benefícios está o menor gasto de energia ao mastigar o orifício de entrada, menor exposição de componentes tóxicos devido ao rompimento de células (resinas, látex, etc), maior tempo de abertura para a colonização, entre outros (BAILEY, 1922; FEDERLE et al., 2001). Formigas do gênero *Cladomyrma*, associadas à *Ryparosa fasciculata* King. (Achariaceae), não necessitam da formação de prostomas para obter acesso ao interior da domácia, neste caso, a rainha reconhece seu hospedeiro e mastiga uma região do entrenó formando um orifício de entrada (WEBBER et al., 2007).

A presença de medula fortemente heterogênea em domácias caulinares também tem sido observada em espécies mirmecófitas (*Piper sp.*, Piperaceae; TEPE

et al., 2007; *Cecropia* sp., Cecropiaceae; BAILEY, 1922a; *Neonauclea* sp., Rubiaceae; RAZAFIMANDIMBISON et al., 2005). No caso de algumas mirmecófitas a medula heterogênea pode facilitar a escavação por formigas ou promover sua desintegração espontânea (BAILEY, 1922, TEPE et al., 2007).

Muitas mirmecófitas além de proverem abrigo fornecem recompensas alimentares às formigas associadas. A produção de recursos alimentares como forma de recompensa é um dos fatores fundamentais para que a colonização seja estabelecida (FISCHER et al., 2002; LEROY et al. 2010). Espécies de *Piper* produzem os chamados “corpúsculos em pérola” (*pearl bodies*) nas paredes internas da domácia, são estruturas globosas formadas por células volumosas ricas em lipídeos, proteínas e carboidratos (TEPE et al., 2007). Em alguns casos, tal alimento é produzido apenas na presença de sua formiga mutualista, *Pheidole bicornis* Forel (LETOURNEAU, 1998). Em *Cecropia* sp. o triquílio (base do pecíolo foliar em forma de quilha coberta por tricomas multicelulares) produz “corpos müllerianos”, os quais são ricos em glicogênio e utilizados como alimento por formigas do gênero *Azteca* (RICKSON, 1971). Os corpos müllerianos são formados a partir de uma série de divisões celulares na segunda ou terceira camada de células abaixo da superfície do triquílio, estas divisões iniciais produzem um grupo de células que por expansão e divisão celular formam um prolongamento que emerge acima da epiderme (RICKSON, 1976). À medida que o corpo mülleriano atinge aproximadamente três quartos do tamanho final, a deposição de glicogênio é iniciada (RICKSON, 1976).

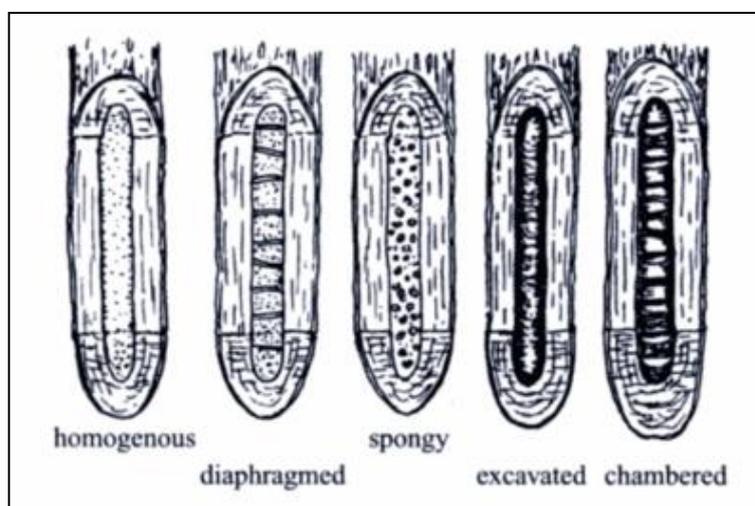
Em espécies de *Piper* seção *Macrostachys*, o caule produz um tecido suberificado em torno da cavidade, isolando os tecidos vivos (TEPE, et al, 2007). Já em *Piper immutatum* Trel. e *P. pterocladum* C. DC., o caule não produz tal tecido, e as paredes da cavidade apresentam vários fragmentos de parede celular devido ao rompimento das células (TEPE, 2009).

2.4 CAULES FISTULOSOS

Caule fistuloso é definido como àquele naturalmente oco (GONÇALVES e LORENZI, 2011), pode estar presente em espécies aquáticas, terrestres herbáceas, arbustivas ou arbóreas. Dentre os registros de espécies terrestres com caules fistulosos destacam-se: *Phytollaca dioica* L., *Juglans nigra* L., *Liriodendron tulipifera* L. (MIKESELL e SCHROEDER, 1980), *Pittocaulon* spp. (OLSON, 2005), vários

gêneros da subfamília Bambusoideae (LIESE, 1998), entre outras. Em geral, as fístulas são formadas na medula, por processos esquisógenos e/ou lisígenos (MIKESELL e SCHROEDER, 1980; MAUSETH, 1988; ALONI e PRESSMAN, 1981; LIESE e SCHMITT, 2006). Lance (2004) descreve cinco tipos de medula (FIGURA 1): 1) homogênea, com um núcleo sólido; 2) com diafragmas, quando a medula é homogênea, mas com placas horizontais de forma irregular; 3) esponjosa, quando parece perfurada, semelhante a uma esponja; 4) escavada, quando apresenta uma cavidade central; e 5) compartimentada, quando a medula é composta de placas horizontais consecutivas de forma regular.

FIGURA 1: Tipos de Medula



Fonte: Lance (2004)

Os processos que levam à formação de fístulas podem ser variáveis de acordo com a espécie. Em espécies de bambu, células centrais da medula apresentam paredes celulares curvas indicando o início de um colapso, em seguida, a certa distância do ápice, a lacuna começa a se formar com a separação das células da medula (LIESE e SCHMITT, 2006). Posteriormente um número crescente de células tornam-se colapsadas, tais células agregam-se formando uma estrutura semelhante a uma membrana encerrando a formação da lacuna (LIESE e SCHMITT, 2006). Em *Phytollacca americana* L. (Phytollacaceae), o desenvolvimento das câmaras de ar é tanto esquizógeno quanto lisígeno, no primeiro caso, ocorre um padrão preciso de diferenciação e arranjo regular de diafragmas e câmaras; no

segundo caso, as cavidades são delimitadas por células rompidas, fragmentos de paredes e organelas (MIKESELL e SCHROEDER, 1980).

A formação de fístulas também pode estar relacionada a ambientes xéricos. Em espécies do gênero *Pittocaulon* (Asteraceae), de regiões tropicais secas do México, o parênquima medular do caule é separado na estação seca, formando câmaras, mas, na estação chuvosa, o mesmo recupera sua turgescência, a ponto de dar aspecto de uma medula sólida novamente (OLSON, 2005). Em regiões desérticas do norte da América espécies como *Eriogonum inflatum* Torr. e Frém. (Polygonaceae) e *Caulanthus inflatus* S. Watson (Brassicaceae) apresentam caules verdes inflados e centralmente ocos (GIBSON, 1996). Estudos anatômicos do caule de *Lycopersicum esculentum* Mill. (Solanaceae) demonstram que o rompimento das células da medula é causado em resposta a um estresse hídrico (ALONI e PRESSMAN, 1981), nesta espécie, a formação das cavidades é iniciada com o rompimento do protoplasto das células, seguida da degradação da parede celular. (ALONI e PRESSMAN, 1981).

A presença de fístulas em caules pode ter diversos significados, porém poucos estudos descrevem seu significado adaptativo. Em Bambusoideae, por exemplo, muitos autores têm atribuído caules ocos a uma vantagem mecânica, além de serem estruturas metabolicamente econômicas (KULL, HERBIG e OTTO, 1992; NIKLAS, 1998;). Já em espécies mirmecófitas, as fístulas servem para abrigar formigas mutualistas, neste caso, a cavidade é denominada de domácia (BAILEY, 1922; FIALA e MASCHWITZ, 1992; TEPE et al., 2007, 2009). Em *Pitocaulon spp.* a medula compartimentada pode expandir e contrair com quantidades variáveis de água mostrando ser uma estratégia para maximizar o armazenamento de água (OLSON, 2005).

2.5 ANATOMIA DE PLANTAS DE AMBIENTES XÉRICOS

As xerófitas são plantas que crescem naturalmente em regiões secas, apresentando adaptações estruturais, anatômicas e fisiológicas para suportar condições adversas como a pouca disponibilidade hídrica, altas temperaturas, radiação, ventos, solos salinos, etc (FAHN e CUTLER, 1992; GIBSON, 1996). Wood (2005) define as xerófitas como uma flora única, geralmente restrita a um ambiente

limitado de água, enquanto que plantas xeromórficas são plantas não restritas a um ambiente limitado à água. O termo xeromorfismo não é exclusivo das xerófitas, assim nem todas as xerófitas apresentam necessariamente características xeromórficas (FAHN, 1985).

Dickison (2000) classificou as xerófitas em categorias com base nas diferentes estratégias adaptativas que desenvolveram: 1) “*drought-scaping*”, aquelas que escapam da seca, nestas plantas o crescimento vegetativo e a reprodução acontecem em um curto período de tempo, quando as condições são favoráveis; 2) “*drought-evading*”, aquelas capazes de reduzir a perda de água, ou compensar a perda de água, possuindo alguma característica estrutural especializada ou conjunto de características; 3) “*drought-enduring*”, aquelas resistentes à seca, são plantas capazes de sobreviver mesmo quando a captação de água é reduzida. Este grupo inclui espécies com um número de especializações altamente divergentes tais como perda de folha de forma temporária, mudanças no ângulo das folhas e enrolamento da lâmina, ou adaptações permanentes tais como suculência ou folhas reduzidas em espinhos.

A resistência das plantas à seca depende de estratégias de adaptação, principalmente relacionadas ao aumento da captação e armazenamento de água, redução da perda de água durante os períodos de seca, e reforço mecânico de tecidos (MICCO e ARONNE, 2012). Assim, várias características anatômicas são comuns em plantas de ambientes xéricos, como: cutícula espessa, pilosidade densa, hipoderme, estômatos em ambas as superfícies e/ou protegidos por criptas, cristais, compostos fenólicos, armazenamento de água em tecidos, esclerofilia, entre outros (FAHN e CUTLER, 1992; GIBSON, 1996; OGBURN e EDWARDS, 2010; HUANG, WANG, CHEN, 2011; MICCO e ARONNE, 2012).

A cutícula é uma camada hidrofóbica extracelular que geralmente cobre a epiderme aérea de todas as plantas terrestres, fornecendo proteção contra dessecação e estresses ambientais externos (YEATS e ROSE, 2013). As folhas de espécies xerófitas comumente apresentam pilosidade densa (FAHN e CUTLER, 1992), tendo como função reduzir a taxa de transpiração, refletir raios solares e diminuir a temperatura das folhas (FAHN e CUTLER, 1992; GIBSON, 1996), em algumas xerófitas, os tricomas podem realizar absorção de água (FAHN e CUTLER, 1992). Os estômatos podem aparecer em ambas às superfícies da folha, tal característica pode estar correlacionada com as altas taxas fotossintéticas, já que

estas plantas vivem sob sol pleno (MOTT, GIBSON, O'LEARY, 1982). Em órgãos com crescimento secundário ocorre a formação de periderme, em substituição à epiderme. A região mais externa da periderme, o súber, apresenta camadas de células compactas e suberificadas (EVERT, 2006), e pode atuar na redução da permeabilidade da água, como demonstrado por Schönherr e Ziegler (1980) e Lenzian (2006).

Em folhas, a presença de cristais e taninos é considerada uma característica xeromorfa (FAHN e CUTLER, 1992). Cristais estão abundantemente presentes em folhas de espécies suculentas, como Cactaceae, Agavaceae e Aizoaceae (GIBSON, 1996). A grande quantidade desses cristais em plantas de deserto pode desempenhar certa resistência à seca, pois devido à forma cristalóide, os possíveis danos causados pelo ácido oxálico à planta podem ser reduzidos (CI et al., 2010). Além de cristais, os taninos podem estar presentes em altas concentrações nas folhas (FAHN e CUTLER, 1992, JORDAAN e THEUNISSEN, 1992; MICCO e ARONNE, 2007). Presume-se que estes depósitos usualmente chamados de “taninos” ou “substâncias taníferas” são compostos fenólicos naturais (JORDAAN e THEUNISSEN, 1992). Sua presença pode filtrar o excesso de raios ultravioletas (BECKMAN, 2000; LOVELOCK; CLOUGH; WOODROW, 1992; MICCO e ARONNE 2007, 2012). Além disso, possuem papel indireto na adaptação à seca ao auxiliar a planta contra a herbivoria, pois a reposição de órgãos exigiria um alto custo energético, que muitas vezes é inviável sob condições de seca (MICCO e ARONNE 2012). A esclerofilia também é considerada uma adaptação à seca (FAHN e CUTLER, 1992; GIBSON, 1996). Folhas com tecidos esclerificados sofrem menos danos em caso de murchamento, pois as paredes rígidas impedem o colapso da célula reduzindo os danos mecânicos (MICCO e ARONNE 2012).

Várias xerófitas apresentam tecido especializado no armazenamento de água. Tal tecido, denominado parênquima aquífero, é relatado principalmente em caules e folhas (BARCIKOWSKI e NOBEL, 1984; SMITH e NOBEL, 1986; FAHN e CUTLER, 1992; MAUSETH, 1993, 1995; GIBSON, 1996; OLSON, 2005; HEARN, 2009; EGGLI e NYFFELER, 2009; OGBURN e EDWARDS, 2010). Esse tecido apresenta células vivas e de tamanho grande, são livres de clorofila, e geralmente apresentam paredes celulares delgadas e um grande vacúolo com conteúdo aquoso ou mucilaginoso (EVERT, 2006).

Plantas com órgãos armazenadores de água são chamadas de “suculentas” (WILLERT et al., 1990; EGGLI e NYFFELER, 2009). Segundo Willert et al. (1990) uma planta suculenta deve possuir pelo menos um tecido armazenador de água, este tecido garante o armazenamento de água pelo menos de forma temporária, tornando a planta, em certo período, independente do fornecimento de água de um meio externo. Espécies com folhas ou caules suculentos são especialmente adaptadas para crescer em regiões onde ocorrem secas sazonais periodicamente, assim na estação chuvosa os tecidos são abastecidos de água para preparar a planta para a estação seca subsequente (EGGLI e NYFFELER, 2009). Muitos arbustos de regiões áridas possuem caules com medula bem desenvolvida, com a função de armazenamento de água, e evitam a exposição dos tecidos vasculares à seca (HUANG; WU, HU, 1997).

Caules suculentos comumente apresentam cordões vasculares suplementares no córtex e/ou medula (OGBURN e EDWARDS, 2010). Em muitas Cactaceae a presença de feixes medulares permite que a medula ampla possa ser usada efetivamente para armazenar água e amido e, em seguida, retirá-los quando necessário (MAUSETH, 1993).

Em relação à eficiência no transporte de água, plantas de regiões áridas devem lidar com as pressões negativas dos vasos do xilema, que muitas vezes pode levar à interrupção do sistema de condução. Características como vasos curtos e estreitos, placas de perfuração escalariforme, espessamento helicoidal, pontoações com aberturas menores e pontoações guarnecidas são algumas estratégias para reduzir a vulnerabilidade das plantas ao embolismo e cavitação (CARLQUIST, 1966; CARLQUIST e HOEKMAN, 1985; MICCO; ARONNE, 2012; SPERRY, 2003; ALVES e ANGYALOSSY, 2000). Vasos mais estreitos conferem maior segurança hidráulica, pois o fluxo de água é menos afetado, caso algum vaso seja interrompido por embolia, já os vasos curtos podem concentrar as bolhas de ar e, assim, restringir a extensão longitudinal da embolia (CARLQUIST e HOEKMAN, 1985).

Quanto aos elementos de vaso, placas de perfuração escalariforme seriam mais vantajosas em condições de déficit hídrico, pois favorecem o reabastecimento de vasos embolizados de forma passiva (SPERRY, 2003). A presença de espessamentos helicoidais nos elementos de vaso aumenta a resistência mecânica, e tem um papel fundamental na prevenção da incidência e propagação da cavitação, pois aumenta a superfície da parede e, assim, a ligação da água à superfície

(SPERRY, 2003; MICCO; ARONNE, 2012). A existência de pontoações guarnecidas pode ter papel importante na prevenção de embolias, aumentando a aderência das moléculas de água à parede das células (CARLQUIST, 1982). As guarnições também podem diminuir o risco de ruptura da membrana da pontoação causada por quedas de pressão entre elementos de vasos adjacentes após embolia. (ZWEYPFENNING, 1978).

2.6 XEROMORFISMO E XEROFITISMO EM MELASTOMATACEAE

As Melastomataceae distribuem-se por todos os biomas tropicais (RENNER et al., 2010), no Brasil ocorrem em todos os estados e em todos os domínios fitogeográficos, seus representantes são encontrados principalmente na Amazônia, no Cerrado (incluindo os campos rupestres), e na Mata Atlântica; nos biomas Pantanal e Pampa são menos frequente, e na Caatinga senso estrito são ausentes, embora sejam encontradas em encaves de formações florestais (GOLDENBERG, BAUMGRATZ, SOUZA, 2012).

O xerofitismo em Melastomataceae é raro, relatado apenas para duas espécies do gênero *Rhexia* (*R. aliphanus* e *R. salicifolia*). O gênero *Rhexia* é exclusivo do norte da América, e vive em regiões arenosas extremamente secas; as espécies apresentam adaptações na folha como cutícula espessa, orientação vertical das folhas e alta densidade estomática em ambas as superfícies da folha (KRAU e BOSTICK, 1969).

Apesar de poucas espécies relatadas como xerófitas várias espécies apresentam características xeromorfas, como *Marcetia taxifolia* (A. St.-Hil.) DC. e *Lavoisiera campos-portoana* Barreto, ambas ocorrentes em campos rupestres. Em *M. taxifolia*, foram observadas características, como: epiderme adaxial com células volumosas, diminuição da superfície foliar, folhas revolutas, estômatos presentes apenas na face abaxial e, inúmeros tricomas na face abaxial (GARDONI, ISAIAS, VALE, 2007). Já em *L. campos-portoana*, ocorrem dois tipos de folhas: glabras e pubescentes. Estes dois tipos de folhas podem ocorrer simultaneamente no mesmo ramo, e são estratégias de adaptação da planta para resistir à seca, uma vez que as folhas glabras apresentam um comportamento preventivo (rápido ajuste osmótico),

enquanto que as folhas pubescentes mostram apenas as mesmas respostas em estágios mais avançados de estresse hídrico (FRANÇA et al., 2011).

Características xeromórfas também foram descritas para espécies com hábito epifítico. Em *Clidemia blepharodes* DC., *Pleiochiton setulosum* Cogn., *P. micranthum* Cogn. e *P. ebracteatum* as folhas e raízes apresentam armazenamento de água (REGINATO; BOEGER; GOLDENBERG, 2009). Nestas espécies as raízes apresentam até 75% do volume com parênquima aquífero e as folhas têm cerca de 60% do volume formado por uma hipoderme aquífera (REGINATO; BOEGER; GOLDENBERG, 2009). O armazenamento de água em folhas e raízes também foi descrito para *Medinilla tuberosa* e *M. rubrinervia* (CORDEMOY, 1912), ambas ocorrentes em Madagascar. No sudeste da Ásia, espécies de *Pachycentria* (*P. constricta*, *P. varingiifolia*, *P. pulverulenta*, *P. glauca*) apresentam inchaços nas raízes resultantes de um desenvolvimento hipertrófico do parênquima cortical da raiz servindo como órgãos de armazenamento de água (CLAUSING, 2000).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Amostras do caule foram coletadas de exemplares adultos nos municípios de Águia Branca e Santa Teresa, Espírito Santo (FIGURAS 1A-C). Vouchers foram depositados no UPCB (R. Goldenberg et al., 1154 e 2124). Após fixação em FAA₅₀ (JOHANSEN, 1940), o material foi dividido em segmentos transversais de 1 cm de comprimento (FIGURA 1C) desde o ápice até a base.

As amostras foram desidratadas em série butílica, para inclusão em Paraplast (JOHANSEN, 1940 modificado por KRAUS e ARDUIN, 1997), ou etanólica, para inclusão em resina glicol-metacrilato (Leica Historresin®, Leica Microsystems, Alemanha), seguindo as instruções do fabricante. Cortes transversais e longitudinais seriados foram feitos com micrótomo rotativo. As secções foram coradas com Azul de Astra e Fucsina Básica (Luque et al., 1996) ou com Azul de Toluidina 0,12% em bórax (JUNQUEIRA, 1990).

Fragmentos do xilema secundário foram macerados (FRANKLIN, 1945) para dissociação dos elementos celulares, corados com safranina 1% em etanol 50% e montados em glicerina 50%. Medições do comprimento e do diâmetro tangencial de elementos de vaso (n=25) foram realizadas com auxílio de uma ocular micrométrica. As descrições do xilema seguiram a terminologia recomendada pela Associação Internacional de Anatomistas de Madeira (IAWA Committee, 1989).

Testes histoquímicos foram realizados em secções à mão livre com os seguintes reagentes: Sudan III (SASS, 1951) e Sudan IV (GERLACH, 1984) para detectar substâncias lipídicas, floroglucina acidificada para lignina (Foster, 1949), lugol para amido (BERLYN e MIKSCHE 1976), cloreto férrico para compostos fenólicos e vermelho de Rutênio para substâncias pécticas (JOHANSEN, 1940).

As secções foram analisadas e registradas em microscópio de luz Olympus BX41 acoplada a uma câmera digital Olympus DC030.

Para detecção de calose nos elementos de tubo crivado, secções transversais do primeiro e segundo entrenó foram submetidas à solução de azul de anilina (SMITH e MCCULLY, 1978) as amostras foram analisadas em microscópio de fluorescência Olympus BX51, sob fluorescência azul/ultravioleta. As imagens foram realizadas por câmera digital acoplada ao microscópio.

Para observações em microscopia eletrônica de varredura (MEV) fragmentos transversais e longitudinais do caule foram desidratados em série etanólica, secos

em ponto crítico, montados sobre suportes de alumínio e metalizados em ouro. As análises e as fotomicrografias foram realizadas nos microscópios eletrônicos de varredura Tescan Vega 3 e Jeol JSM – 6360LV.

4 RESULTADOS

4.1 CARACTERÍSTICAS MACROSCÓPICAS

O ápice caulinar de *Merianthera burlemarxii* (FIGURA 2A) é revestido por denso indumento. As folhas apresentam filotaxia oposta cruzada e estão inseridas de forma congesta no eixo caulinar tornando as regiões nodais muito próximas entre si. As folhas, por serem caducas, ocorrem apenas na extremidade dos ramos (FIGURA 2B). O caule apresenta um alargamento gradual que geralmente vai do 1º ao 14º entrenó, posteriormente, torna-se estreito em direção à base do ramo (FIGURA 2B–C). Um corte longitudinal do caule exhibe medula ampla e fístulas de diversos tamanhos (FIGURA 2C). As regiões sólidas da medula possuem aspecto suculento.

4.2 DESENVOLVIMENTO DO CAULE

4.2.1 Ápice caulinar

Em secção longitudinal, o ápice caulinar possui formato de domo (FIGURA 3A). O meristema apical é constituído por duas camadas de túnica e um agrupamento de células compactas formando o corpo (FIGURA 3B). Em secção longitudinal, a protoderme apresenta uma camada de células quadrangulares com paredes delgadas (FIGURA 3C). Algumas células protodérmicas são expandidas (FIGURA 3C), e se dividem periclinalmente formando tricomas unisseriados. Estes tricomas constituem uma densa camada sobre o ápice caulinar (FIGURA 3D). Algumas células abaixo do meristema fundamental estão diferenciadas, pois além de expandidas apresentam drusas (FIGURA 3E) e/ou deposição de parede secundária (FIGURA 3F). O procâmbio está organizado em um anel contínuo, em secção longitudinal suas células são alongadas. Na medula ocorrem cordões procambiais de forma dispersa (FIGURA 3G).

4.2.2 Primeiro entrenó

O primeiro entrenó apresenta epiderme uniestratificada, com uma espessa cutícula na parede periclinal externa (FIGURA 4B). Além de tricomas tectores, ocorrem tricomas glandulares esparsos. A camada subepidérmica apresenta divisões periclinais dando início à formação do felogênio (FIGURA 4C). No córtex ocorrem drusas e células com armazenamento de compostos fenólicos (FIGURA 4A), também são observados grupos de células com deposição de parede secundária (FIGURA 4A).

O sistema vascular, disposto em um anel contínuo, é formado por floema primário externo, xilema primário e floema primário interno (FIGURA 4A). O floema primário interno é originado a partir de células procambiais localizadas internamente ao protoxilema. No floema primário, os elementos de tubo crivado apresentam distribuição difusa, e formam grupos de 2-6 células quando vistos em secção transversal (FIGURA 4D). O protoxilema apresenta um ou dois elementos traqueais entre as células parenquimáticas (FIGURA 4E). Nota-se a formação do câmbio entre xilema primário e floema primário externo (FIGURA 4E).

Os feixes procambiais da medula dão origem a feixes medulares nas regiões nodais (FIGURA 3A), em cada nó os feixes medulares ocupam toda extensão radial da medula formando uma “rede”. No primeiro entrenó estes feixes encontram-se em processo de diferenciação, em secções longitudinais são observados elementos condutores do protoxilema com espessamento da parede secundária anelar (FIGURA 4F). Em torno dos feixes medulares e na região periférica da medula são observadas células esclerenquimáticas com deposição de parede secundária. O parênquima medular sofre expansão antes do limite do segundo entrenó, ocupando aproximadamente $\frac{3}{4}$ do volume do caule; cada célula está ligada a 5-7 células, e entre os pontos de união, ocorrem espaços intercelulares triangulares (FIGURA 4G).

4.2.3 Segundo e terceiro entrenó

No segundo entrenó o felogênio está diferenciado, possui 2-5 camadas de súber e 1-2 camadas de feloderme. Em torno dos feixes medulares ocorrem grupos de esclereídes, e algumas células com drusas ou compostos fenólicos (FIGURA 4H). No segundo nó os feixes medulares são formados principalmente por feixes de

floema (FIGURA 4I), já no terceiro nó, os feixes são compostos por floema e xilema diferenciados.

Na medula, além da expansão das células, ocorrem divisões anticliniais e pericliniais (FIGURAS 4J).

Compostos fenólicos estão presentes nas células da periderme, córtex, parênquima floemático e xilemático e na medula (FIGURA 4K).

4.2.4 Quarto ao sétimo entrenó

A partir do 4º entrenó, o caule apresenta lenticelas (FIGURA 5A), compostas por camadas alternadas de tecido frouxo e camadas oclusivas. Secções longitudinais mostram as camadas mais externas do súber achatadas, devido ao dobramento e esmagamento das paredes radiais das células (FIGURA 5B); a feloderme apresenta 3-5 camadas, compostas de células retangulares e justapostas. No córtex, as esclereídes ocorrem solitárias, em grupos de 2-8 células, ou formam um denso agrupamento, acima de 8 células, nas camadas mais internas do córtex. Xilema e floema secundários estão diferenciados (FIGURA 5A).

Os elementos de tubo crivado do floema secundário apresentam distribuição difusa. Os elementos de vaso possuem 83-232,4 ($169,3 \pm 44,4$) μm de comprimento e 33,2-66,4 ($48,5 \pm 9,0$) μm de diâmetro; são solitários, geminados ou múltiplos radiais com 3-7 células (FIGURAS 5C). A placa de perfuração é simples, transversal ou oblíqua, eventualmente são observadas nas paredes laterais. As pontoações dos elementos de vaso são areoladas e guarnecidas (FIGURAS 5F). Ocorrem fibras libriformes e gelatinosas entre os raios do xilema (FIGURA 5C). O floema primário interno permanece em estágio primário.

Os elementos de vasos dos feixes medulares (FIGURA 5D) medem entre 41-273 ($139,4 \pm 51,6$) μm de comprimento e 24,9-62,2 ($40,7 \pm 9,5$) μm de diâmetro. Foram observados elementos de vaso cegos (FIGURA 5F), com apenas uma placa de perfuração e elementos de vaso com duas placas próximas entre si e na mesma parede lateral (FIGURA 5E). Assim como no cilindro vascular, os elementos de vaso dos feixes medulares também possuem pontoações guarnecidas.

No 6º e 7º entrenó observa-se a presença de amido nas seguintes regiões: córtex, células parenquimáticas do xilema (FIGURA 5H) e floema, nas fibras do

xilema (FIGURA 5H), na região periférica da medula (FIGURA 5I) e em torno dos feixes medulares.

O teste com floglucina acidificada evidenciou lignina nas esclereídes, fibras e paredes dos elementos de vaso.

4.2.5 Oitavo ao décimo entrenó

Secções longitudinais do 8^o entrenó mostram células do parênquima medular com volume retraído e parede celular ondulada (FIGURAS 6A-B). Estas células estão localizadas no centro do entrenó, e diferem das células em torno dos feixes medulares, que permanecem túrgidas (FIGURA 6A).

Em secções longitudinais do 9^o entrenó nota-se que em algumas regiões da medula os espaços intercelulares são maiores (FIGURAS 6C-D), diferindo dos entrenós anteriores, que apresentavam espaços intercelulares pequenos e triangulares (FIGURA 4G). Em algumas regiões, estes espaços formam pequenas fendas (FIGURA 6C). Neste mesmo entrenó são observadas fístulas já ampliadas (FIGURA 6D). As células em torno das fístulas apresentam volume reduzido, exceto aquelas que armazenam compostos fenólicos, as quais permanecem túrgidas (FIGURA 6E). A maioria das células em torno das fístulas permanece intacta e provida de núcleo (FIGURA 6F). As análises das fístulas em microscopia eletrônica de varredura demonstram um colapso das células, porém sem rompimento celular (FIGURA 6G), em secção longitudinal nota-se o achatamento das células em torno das fístulas (FIGURA 6H).

4.2.6 Décimo entrenó e seguintes

A partir do 10^o entrenó ocorrem fístulas de diversos tamanhos, as menores, estão localizadas na periferia da medula, e as maiores vão desde a periferia até a região central da medula (FIGURAS 2C e 6I).

Geralmente o 14^o-16^o entrenó são as porções mais alargadas do caule (FIGURA 2C). Nesta região os tecidos remanescentes da medula, principalmente aqueles localizados próximos aos feixes medulares, apresentam células volumosas, embora estejam com a parede celular ondulada. Após o 16^o entrenó o diâmetro da medula é reduzido, o que torna o caule estreito em direção à base (FIGURAS 2B-C).

Nota-se que o comprimento dos últimos entrenós é maior em relação aos anteriores (FIGURA 2C).

O câmbio vascular apresentou pouca atividade ao longo dos entrenós, onde xilema e floema representam aproximadamente $\frac{1}{4}$ do volume do caule. Na periderme, as células da feloderme apresentam deposição de parede secundária.

5 DISCUSSÃO

A anatomia caulinar de *Merianthera burlemarxii* indica que não há qualquer evidência de associação com formigas. As características descritas por Bailey (1923), Tepe et al. (2007; 2009) e Leroy et al. (2010), como prostoma, medula heterogênea, tecidos de cicatrização e recompensas alimentares não foram encontradas no material analisado.

O padrão anatômico de *M. burlemarxii* sugere estratégias adaptativas a ambientes xéricos. As porções alargadas do caule apresentam medula ampla ocupando aproximadamente $\frac{3}{4}$ do volume do caule, com vasta reserva de água e amido. Plantas com um sistema de armazenamento de água são comuns em ambientes secos (FAHN e CUTLER, 1992). No caso de afloramentos rochosos, os níveis de insolação são extremamente elevados (POREMBSKI e BARTHLOTT, 2000), além disso, a camada de solo é extremamente fina e pobre em nutrientes (BENITES et al., 2003). Plantas que colonizam esse tipo de ambiente geralmente apresentam ciclo de vida curto, se desenvolvendo apenas na estação chuvosa, porém algumas espécies são tolerantes à dessecação e apresentam estratégias de sobrevivência (POREMBSKI e BARTHLOTT, 2000), como é caso de *M. burlemarxii* onde a medula armazenadora de água e amido permite sua sobrevivência nestas condições adversas.

Ao passar por períodos de déficit hídrico, *M. burlemarxii* utiliza as reservas armazenadas no parênquima medular. Isto pode ser notado devido à perda da turgescência das células no 8° entrenó. No 9° entrenó são observadas algumas células separadas formando pequenas fendas, provavelmente o início de uma fístula. Neste mesmo entrenó ocorrem fístulas já ampliadas contendo apenas ar retido em seu interior. Sugerimos que a ampliação das fístulas ocorre devido à diminuição da turgescência das células, levando a retração do parênquima medular. Assim a retração do parênquima medular amplia as fístulas, mas também pode separar outras células formando novas cavidades. Em caules do gênero *Pittocaulon* (Asteraceae), de regiões tropicais secas do México, a medula é separada na estação seca, formando câmaras; na estação chuvosa, a mesma recupera sua turgescência, a ponto de tornar-se sólida novamente (OLSON, 2005). Muitas Cactaceae possuem tecido especializado no armazenamento de água, suas paredes

são flexíveis permitindo que as células alterem seu volume (MAUSETH, 1995), dessa forma, as células liberam água quando o solo está seco e absorvem água quando ela está disponível no solo, expandindo as células novamente. Nota-se que em *M. burlemarxii* as células que circundam a fístula são nucleadas, demonstrando estarem vivas. Além disso, não foi observado rompimento celular na microscopia eletrônica de varredura, apenas um colapamento das células, sugerindo que estas células podem voltar a armazenar água.

Além da capacidade de armazenamento de água, *M. burlemarxii* é caracterizada pela presença de feixes vasculares na medula. Caules suculentos comumente apresentam cordões vasculares suplementares no córtex e/ou medula (OGBURN e EDWARDS, 2010). Essa característica é comum em algumas Melastomataceae (LIGNIER, 1887; METCALFE e CHALK, 1950), porém em *M. burlemarxii*, os feixes medulares ocorrem apenas na região nodal, diferente de outras Melastomataceae (CORDEMOY, 1914; COSTA, 1997) e de outras espécies com esta característica (DAVIS, 1961; CARLQUIST, 1967; MAUSETH, 1993; HAYDEN e HAYDEN, 1994). Em muitas Cactaceae a presença de feixes medulares permite que a medula ampla possa ser usada efetivamente para armazenar água e amido e, em seguida, retirá-los quando necessário (MAUSETH, 1993). Esta é uma vantagem para ambientes com estresse hídrico (MAUSETH, 1993) e parece ser o mesmo mecanismo utilizado por *M. burlemarxii*.

Outras características de *M. burlemarxii* confirmam seu padrão anatômico similar ao de plantas xerófitas. Uma delas é a grande quantidade de compostos fenólicos, presente em todos os tecidos do caule. A presença de compostos fenólicos é comum em xerófitas (FAHN e CUTLER, 1992). Close e McArthur (2002) sugerem que sua produção está relacionada à exposição da planta à luz, além disso, tais compostos atuam na proteção contra fotodano filtrando os raios ultravioletas (LOVELOCK; CLOUGH; WOODROW; 1991; MICCO e ARONNE, 2012). Além disso, possuem papel indireto na adaptação à seca ao auxiliar a planta contra a herbivoria, pois a reposição de órgãos exigiria um alto custo energético, que muitas vezes é inviável sob condições de seca (MICCO e ARONNE, 2012).

A periderme, constituída por camadas de súber compactamente arranjadas, constitui um isolante térmico e pode atuar contra a dessecação (LAWES, MIDGLEY, CLARKE, 2013; ROSELL e OLSON, 2014). Já as fibras gelatinosas, que apresentam propriedades hidrofílicas (CARLQUIST, 2014), podem estar associadas

à retenção de água, tornando-a mais resistente à seca. A presença de amido nas fibras gelatinosas também contribui para a retenção de água (GIBSON, 1996).

Os elementos de vaso apresentam comprimento curto ($>350 \mu\text{m}$) e diâmetro pequeno ($<50\mu\text{m}$), características estas consideradas xeromorfas (CARLQUIST, 1982; ALVES e ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000). Vasos mais estreitos conferem maior segurança hidráulica, pois o fluxo de água é menos afetado, caso algum vaso seja interrompido por embolia, já os vasos curtos podem concentrar as bolhas de ar e, assim, restringir a extensão longitudinal da embolia (CARLQUIST e HOEKMAN, 1985).

A presença de pontoações guarnecidas nos elementos de vaso de *M. burlemarxii* pode ser uma adaptação positiva. As pontoações guarnecidas aumentam a aderência das moléculas de água à parede das células, prevenindo embolias (CARLQUIST, 1982), além disso, podem diminuir o risco de ruptura da membrana da pontoação causada por quedas de pressão entre vasos adjacentes após embolia (ZWEYPFENNING, 1978).

Nos feixes medulares foram observados elementos de vaso cego, com apenas uma placa de perfuração, e elementos de vaso com duas placas de perfuração na mesma parede lateral, tais características são pouco relatadas na literatura. Possivelmente estas placas de perfuração múltiplas é resultado da ramificação do sistema vascular e que terminam com elementos de vasos cegos (S. CARLQUIST, comunicação pessoal).

Levando em consideração as características xeromorfas de *M. burlemarxii*, bem como o ambiente seco em que vive concluímos neste estudo que esta espécie é considerada uma xerófita. O xerofitismo em Melastomataceae é raro, relatado apenas para duas espécies do gênero *Rhexia* (*R. aliphanus* e *R. salicifolia*), ambas exclusivas de regiões secas do norte da América e que apresentam adaptações anatômicas na folha, como cutícula espessa e alta densidade estomática (KRAU e BOSTICK, 1969). No Brasil, algumas Melastomataceae epífitas da Floresta Ombrófila Densa apresentam armazenamento de água em folhas e raízes (REGINATO; BOEGER; GOLDENBERG, 2008), sendo estas consideradas características xeromorfas. Esse é o primeiro registro de uma Melastomataceae xerófita com adaptações anatômicas no caule.

REFERÊNCIAS

- ALONI, B.; PRESSMAN, E. Stem pithiness in tomato plants: The effect of water stress and the role of abscisic acid. **Physiologia Plantarum**, v. 51, p. 39-44, 1981.
- ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. **IAWA Journal**, v. 21, n. 1, p. 3-30, 2000.
- BAILEY, I. W. The anatomy of certain plants from the Belgian Congo, with special reference to myrmecophytism. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 45, p. 585–621, 1922.
- BAILEY, I. W. Notes on Neotropical ant-plants.I. *Cecropia angulata* sp. nov. **Botanical Gazette**, v. 74, p. 369-391,1922a.
- BAILEY, I. W. Notes on neotropical ant-plants.II. *Tachigalia paniculata* Aubl. **Botanical Gazette**, v. 75, p. 27-41. 1923
- BAILEY, I. W. Notes on Neotropical Ant-Plants. II. *Cordia nodosa* Lam. **Botanical Gazette**, v. 77, n. 1, p. 32-49, 1924.
- BARCIKOWSKI, W.; NOBEL, P. S. Water relations of cacti during desiccation distribution of water in tissues. **Botanical Gazette**, v. 145, n. 1, p. 110-115, 1984.
- BAUMGRATZ, J. F. A.; CADDAAH, M. K.; CHIAVEGATTO, B.; GOLDENBERG, R.; GUIMARÃES, P. J. F.; KOSCHNITZKE, C.; KRIEBEL, R.; LIMA, L. F. G.; MARTINS, A. B.; MICHELANGELI, F. A.; REGINATO, M.; ROCHA, M. J. R.; RODRIGUES, K. F.; ROMERO, R.; ROSA, P.; SILVA-GONÇALVES, K. C.; SOUZA, M. L. D. R.; WOODGYER, E. 2015. **Melastomataceae** in Lista de espécies da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB161>>. Acesso em 15 de Julho de 2015.
- BEATTIE, A. J. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms**. Cambridge University Press, Cambridge, 1985.
- BEATTIE, A.; J, HUGHES, L. **Ant–plant interactions**. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds) Plant–animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell Science, Oxford, p. 211–235, 2002.
- BECKMAN, C. H. Phenolic-storing cells: keys to programmed cell death and periderm formation in wilt disease resistance and in general defence responses in plants? **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 57, p. 101-110, 2000.
- BENITES, V. M.; CAIAFA, A. N.; MENDONÇA, E. S.; SCHAEFER, C. E.; KER, J. C. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e Ambiente**, v. 10, p. 76-85, 2003.

BERLYN, G. P.; MIKSCHE, J. P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: Iowa State University, 1976.

BROAUT, C.; GARCIA, N.; ANDARY, C.; MCKEY, D. Plant lock and key: pairwise coevolution of an exclusion filter in an ant-plant mutualism. **Proceeding of the Royal Society of London**, v. 268, p. 2131-2141, 2001.

CARLQUIST, S. Wood anatomy of Compositae: a summary, with factors controlling wood evolution. **Aliso**, v. 6, n. 2, p. 25–44, 1966.

CARLQUIST, S. Anatomy and systematic of genus *Dendroseris* (sensu lato). **Brittonia**, v. 19, n. 2. p. 99–121, 1967.

CARLQUIST, S. Wood anatomy of Onagraceae: further species, root anatomy, significance of vestured pits and allied structures in dicotyledons. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 69, p. 755–769, 1982.

CARLQUIST, S.; HOEKMAN, D. A. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. **IAWA Journal**, v. 6, n. 4, p. 319-347, 1985.

CARLQUIST, S. Interxylary phloem: diversity and functions. **Brittonia**, DOI 10.1007/s12228-012-9298- 128-012-9298-1, 2013.

CARLQUIST, S. Fiber dimorphism: cell type diversification as an evolutionary strategy in angiosperm woods. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 174, p. 44–67, 2014.

CHOMICKI, G.; RENNER, S. S. Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of antplants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. **New Phytologist**, v. 207, p. 411–424, 2015.

CI, H.; HE, X.; LI, R.; WU, W.; XUE, P.; GAO, Y.; ZHAO, H. Characteristics of plant calcium fractions for 25 species in tengger desert. **Sciences in Cold and Arid Regions**, v. 2, n. 2, p. 168-174, 2010.

CLAUSING, G. Revision of *Pachycentra* (Melastomataceae). **Blumea**, v. 45, p. 341-375, 2000.

CLOSE, D. C.; MCARTHUR, C. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? **Oikos**, v. 99, p. 166– 172, 2002.

CONTIN, L. F. Contribuição ao estudo anatômico da *Tibouchina hatschbachii* Wurdack. **Boletim da Universidade Federal do Paraná, Botânica**, v. 23, p. 1-11, 1969.

CORDEMOY, H. J. Observations anatomiques sur les *Gravesia* de Madagascar. **Revue Générale de Botanique**, v. 25, p. 373-390, 1914.

- CORDEMOY, H. J. Sur la structure de deux Melastomacées épidendres à raciness tubérusées de l'este de Madagascar. C.R. **Academy of Science Paris**, v. 154, p. 1523-1525, 1912.
- COSTA, G. C. *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cog. (Melastomataceae) - Considerações anatômicas. **Rodriguésia**, v 29. n. 43. p. 7-92, 1977.
- DAVIDSON, D. W.; MCKEY, D. The evolutionary ecology of ant-plant relationships. **Journal of Hymenoptera Research**, v. 2, p. 13–83, 1993.
- DAVIS, E. L. Medullary bundles in the genus *Dahlia* and their possible origin. **American Journal of Botany**, v. 48, n. 2, p. 108-113, 1961.
- DICKISON, W. C. **Integrative plant anatomy**. Harcourt Academic Press, San Diego, 2000.
- EGGLI, U.; NYFFELER, R. Living under temporarily arid conditions – succulence as an adaptive strategy. **Bradleya**, v. 27, p. 13-36, 2009.
- EVERT, R. F. **Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development**. John Wiley e Sons, 2006.
- FAHN, A. **Anatomia vegetal**. Madrid: Pirámide, 1985. 599p.
- FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Pp. 87-98. In: Spez (ed). Encyclopedia of Plant Anatomy. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1992.
- FEDERLE, W.; FIALA, B.; ZIZKA, G.; MASCHWITZ, U. Incident daylight as orientation cue for hole-boring ants: prostomata in *Macaranga* ant-plants. **Insectes Society**, v. 48, p. 165–177, 2001.
- FERREIRA, B. G.; ISAIAS, R. M. S. Developmental stem anatomy and tissue redifferentiation induced by a galling Lepidoptera on *Marcetia taxifolia* (Melastomataceae). **Botany**, v. 91, p. 752–760, 2013.
- FIALA, B.; MASCHWITZ, U. Domatia as most important adaptations in the evolution of myrmecophytes in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). **Plant Systematic Evolution**, v. 180, p. 53- 64, 1992.
- FIALA, B.; MASCHWITZ, U. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 44, p. 287-305, 1991.
- FISCHER, R. C.; RICHTER, A.; WANEK, W.; MAYER, V. Plants feed ants: food bodies of myrmecophytic *Piper* and their significance for the interaction with *Pheidole bicornis* ants. **Oecologia**, v. 133, p. 186–192, 2002.
- FOSTER, A. S. *Practical plant anatomy*. 2 ed. D. Van Nostrand, New York, 1949.

FRANÇA, M. F. C.; PRADOS, L. M. Z.; LEMOS-FILHO, J. P.; RANIERI, B. D.; VALE, F. H. A. Morphophysiological differences in leaves of *Lavoisiera campos-portoana* (Melastomataceae) enhance higher drought tolerance in water shortage events. **Journal of Plant Research**, DOI 10.1007/s10265-011-0416-z, 2011.

FRANKLIN, G. L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, v. 155, n. 3924, p. 51, 1945.

GARDONI, L. C. P.; ISAIAS, R. M. S.; VALE, F. H. A. Morfologia e anatomia foliar de três morfotipos de *Marcetia taxifolia* (A. St.-Hil.) DC. (Melastomataceae) na Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n.3, p. 487-500, 2007.

GAUME, L, MCKEY, D, ANSTETT, M. C. 1997. Benefits conferred by 'timid' ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. **Oecologia**, v. 112, p. 209–216, 1997.

GERLACH, D. **Botanische mikrotechnik** – Eine Einführung. 3., unveränderte Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1984.

GIBSON, A. C. **Structure-function relations of warm desert plants**. Berlin: Springer-Verlag, 1996.

GOLDENBERG, R.; BAUMGRATZ, J. F. A.; SOUZA, M. L. D. E. R. Taxonomia de Melastomataceae no Brasil: retrospectiva, perspectivas e chave de identificação para os gêneros. **Rodriguésia**, v. 63, n. 1, p. 145-161, 2012.

GOLDENBERG, R.; DE FRAGA, C. N.; FONTANA, A. P.; NICOLAS, N. A.; MICHELANGELI, F. A. Taxonomy and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). **Taxon**, v. 61, n. 5, p. 1040-1056, 2012.

GONÇALVES, E.G.; LORENZI, H. **Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares**. 2a ed. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 512 p., São Paulo, 2011.

HAYDEN, S. M.; HAYDEN, W. J. Stem development, medullary bundles, and wood anatomy of *Croton glandulosus* var. *Septentrionalis* (Euphorbiaceae). **IAWA Journal**, v. 15, p. 51-63, 1994.

HEARN, D. J. Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root-bearing growth habits in *Adenia* (Passifloraceae). **American Journal of Botany**, v. 96, n. 11, p. 1941–1956, 2009.

HUANG, H; WANG, G.; CHEN, N. Advanced studies on adaptation of desert shrubs to environmental stress. **Sciences in Cold and Arid Regions**, v. 3, n. 5, p. 455–462, 2011.

HUANG, Z. Y.; WU, H.; HU, Z. H. The structures of 30 species of psammophytes and their adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang. **Acta Phytocologica Sinica**, v. 21, n. 6, p. 521–530, 1997.

IAWA committee. List of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, v. 10, p. 221-332, 1989.

JACKSON, M. B.; COLMER, T. D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Annals of Botany**, v. 96, n. 4, p. 501-505, 2005.

JACOBS, M. On domatia-the view points and some facts. **Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen**, v.69, p. 275-316, 1966.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw Hill Book, 1940.

JORDAAN, A.; THEUNISSEN, J. D. Phenolic deposits and tannin in leaves of five xerophytic species from southern Africa. **Botanical Bulletin - Academia Sinica**, v. 33, p. 55-61, 1992.

JUNQUEIRA, C. U. O uso de cortes finos de tecidos na medicina e biologia. **Meios e Métodos**, v. 6. n.6, p. 10-11, 1990.

KOSLOWSKI, T. T. Water deficits and plant growth. Vol . III. Plant responses and Control of Water Balance. **Academic Press. New York and London**, 1972.

KRAL, R.; BOSTICK, P. E. The genus *Rhexia* (Melastomataceae). **Sida**, v. 3, n. 6, p. 387-440, 1969.

KRAUS, J. E; ARDUIN, M. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 198 p. 1997.

KULL, U.; HERBIG, A; OTTO, F. Construction and economy of plant stems as revealed by use of the Hie-method. **Annals of Botany**, v. 69, p. 327- 334, 1992.

LANCE, R. **Woody plants of the southeastern United States: a winter guide**. University of Georgia Press, 2004.

LAWES, M. J.; MIDGLEY, J. J.; CLARKE, P. J. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. **Journal of Ecology**, v. 101, p. 517–524, 2013.

LENDZIAN, K. J. Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellements and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 11, p. 2535–2546, 2006.

LEROY, C.; JAUNEAU, A.; QUILICHINI, A.; DEJEAN, A.; ORIVEL, J. Comparative structure and ontogeny of the foliar domatia in three neotropical myrmecophytes. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 4, p. 557-565, 2010.

LETOURNEAU, D. K. Ants, stem-borers, and fungal pathogens: experimental tests of a fitness advantage in Piper ant-plants. **Ecology**, v. 79, p. 593–603, 1998.

LIESE, W. **The anatomy of bamboo culms**. Technical Report, International Network for Bamboo and Rattan, Beijing, Eindhoven, New Delhi, 1998.

LIESE, W.; SCHIMITT, U. Development and structure of the terminal layer in bamboo culms. **Wood Science Technology**, v. 40, p. 4–15, 2006.

LIGNIER, O. Recherches sur l'anatomie comparee des Calycanthacees, des Melastomatacees et des Myrtacces. **Archives Botaniques du Nord de la France**, v.3, p. 151-225, 1887.

LOVELOCK, E. C.; CLOUGH, B.F.; WOODROW, L. E. Distribution and accumulation of ultraviolet-radiation-absorbing compounds in leaves of tropical mangroves. **Planta**, v. 188, p.143-154, 1992.

LUQUE, R.; SOUSA, H, C.; KRAUS, J. E. Métodos de coloração de Roeser (1972) modificado e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra pelo azul de alciano 8G S ou 8GX. **Acta Botânica Brasileira**, v. 10, n. 2, p. 199-212, 1996.

MARCON, M. L.; COSTA, C. G. Anatomia da madeira de quatro espécies do gênero *Miconia* Ruiz e Pavón (Melastomataceae). **Rodriguésia**, v. 51, p. 5–20, 2000.

MAUSETH, J. D. Collapsible water-storage cells in cacti. **Bulletin Torrey Botanical Club**. v. 122, n. 2, p. 145-151, 1995.

MAUSETH, J. D. Medullary bundles and the evolution of cacti. **American Journal of Botany**, v. 80, n. 8, p. 928-932, 1993.

MAUSETH, J. D. **Plant Anatomy**. Benjamin/Cummings. Menlo Park, California, 1988.

METCALFE C. R, CHALK, L. **Anatomy of dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses**. Oxford: Clarendon Press. v. 2, 1950.

MICCO, V.; ARONNE, G. Anatomical features, monomer lignin composition and accumulation of phenolics in 1-year-old branches of the Mediterranean *Cistus ladanifer* L. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 155, p. 361–371, 2007.

MICCO, V.; ARONNE, G. **Morpho-Anatomical Traits for Plant Adaptation to Drought**. In R. Aroca (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress* (p. 37-61). Verlag Berlin Heidelberg: Springer, 2012.

MICHELANGELI, F. A. Ant Protection against herbivory in three species of *Tococa* (Melastomataceae) occupying different environments. **Biotropica**, v. 35, n. 2, p. 181-188, 2003.

MICHELANGELI, F. A. Neotropical myrmecophilous Melastomataceae: an annotated list and key. **Proceedings of the California Academy of Science**, v. 61, n. 9, p. 407-447, 2010.

MIKESELL, J. E.; SCHROEDER, A. C. Development of Chambered Pith in Stems of *Phytolacca americana* L. (Phytolaccaceae). **American Journal of Botany**, v. 67, n. 1 p. 111-118, 1980.

MOTT, K. A.; GIBSON, A. C.; O'LEARY, J. W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell e Environment**, v. 5, n. 6, p. 455-460, 1982.
NIKLAS, K. J. Modes of mechanical failure of hollow, septate stems. **Annals of Botany**, v. 81, p. 11-21, 1998.

OGBURN, R. M.; EDWARDS, E. J. The ecological water-use strategies of succulent plants. **Advances in Botanical Research**, v. 55, p. 179-225, 2010.

OLSON, M. Wood, bark, and pith anatomy in *Pittocaulon* (~*Senecio*, Asteraceae): Water storage and systematic. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 132. n. 2, p. 173–186, 2005.

POREMBSKI, S.; MARTINELLI, G.; OHLEMULLER, R.; BARTHLOTT, W. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity Distributions**, v. 4, p. 107–119, 1998.

POREMBSKI, S.; W. BARTHLOTT. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. **Plant Ecology**, v. 151, p. 19-28, 2000.

RAZAFIMANDIMBISON S. G.; MOOG J.; LANTZ H.; MASCHWITZ U.; BREMER B. Re-assessment of monophyly, evolution of myrmecophytism, and rapid radiation in *Neonauclea* (Rubiaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 34, p. 334-354, 2005.

REGINATO, M.; BOEGER, M. R. T.; GOLDENBERG, R. Comparative anatomy of the vegetative organs in *Pleiochiton* A. Gray (Melastomataceae), with emphasis on adaptations to epiphytism. **Flora**, v. 204, p. 782-790, 2009.

RENNER, S. S.; TRIEBEL, D.; ALMEDA, F.; STONE, D.; ULLOA, C. U.; MICHELANGELI, F. A.; GOLDENBERG, R.; CIFUENTES, H. M. Melastomataceae.Net. 2010. A site with information on the biodiversity of Melastomataceae. Disponível em <www.melastomataceae.net>. Acesso em 29 Ago 2015.

RICKSON, F. R. Anatomical development of the leaf trichilium and mullerian bodies of *Cecropia peltata* L. **American Journal of Botany**, v. 63, n. 9, p. 1266-127, 1976.

RICKSON, F. R. Glycogen plastids in müllerian body cells of *Cecropia peltata* – a higher green plant. **Science**, v. 173. p. 344-347, 1971.

ROMERO, R.; MARTINS, A. Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n.1, p.19-24, 2002.

ROSELL, J. A; OLSON, M. E. The evolution of bark mechanics and storage across habitats in a clade of tropical trees. **American Journal of Botany**, v. 101, p. 764–777, 2014.

SASS, J. E. **Botanical microtechnique**. The Iowa State College Press edition – 2 ed, 1951.

SCHÖNHERR, J.; ZIEGLER, H. Water permeability of *Betula* periderm. **Planta**, v. 147, p. 345–354, 1980.

SILVA, M. S.; SANTOS, F. A. R.; SILVA, C. R. A.; SANTOS, N. C.; SILVA, L. B. Systematic wood anatomy of *Huberia*, *Miconia* and *Tibouchina* (Melastomataceae). **IAWA Journal**, v. 36, n. 3, p. 326-337, 2015.

SIMONELLI, M.; FRAGA, C. N. **Espécies da flora ameaçadas de extinção no Estado do Espírito Santo**. Vitória-ES: Ipema, 2007.

SMITH, J. A. C.; NOBEL, P. S. Water Movement and storage in a desert succulent: anatomy and rehydration kinetics for leaves of *Agave deserti*. **Journal of Experimental Botany**, v. 37, n. 180, p. 1044-1053, 1986.

SMITH, M. M.; MCCULLY, M. E. A critical evaluation of the specificity of aniline blue induce fluorescence. **Protoplasma**, v. 95, p. 229-254. 1978.

SOLEREDER, H. **Systematic anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, 1908.

SOUZA, R. S. O. C.; MARQUETE, O. 2000. *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriانا* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. **Rodriguésia**, v. 51, p. 133–142.

SPERRY, J. S. Evolution of water transport and xylem structure. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, p. S115–S127, 2003.

TABACOW, J. **Roberto Burle Marx: arte e paisagem**. 2 ed. São Paulo: Studio Nobel, 2004.

TEPE, E. J.; KELLEY, W. A.; RODRIGUEZ-CASTAÑEDA, G.; DYER, L. A. Characterizing the caulinedomatia of two newly discovered Ecuadorian ant plants is *Piper*: an example of convergent evolution. **Journal of Insect Science**, v. 9, p. 1-9, 2009.

TEPE, E. J.; VICENTE, M. A.; WATSON, L. E. Stem diversity, caulinedomatia, and the evolution of ant-plant associations in *Piper* sect. *Macrostachis* (Piperaceae). **American Journal of Botany**, v. 94, p. 1-11, 2007.

TER WELLE, B. J. H.; J. KOEK-NOORMAN. On fibres, parenchyma and intermediate forms in the genus *Miconia* (Melastomataceae). **Acta Botanica Neerlandica**, v. 27, p. 1-9, 1979.

TER WELLE, B. J. H.; J. KOEK-NOORMAN. Wood anatomy of the neotropical Melastomataceae. **Blumea**, v. 27, p. 335-394, 1981.

TILLBERG, C. V. *Cordia gerascanthus* (Boraginaceae) produces stem domatia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 355–357, 2004.

VAN TIEGHEM, M. P. Classification anatomique des Mélastomacées. **Bulletin de la Société Botanique de France**, v.38, n. 3, p. 114-124, 1891.

VAN VLIET, G. J. C. M. Wood anatomy of the paleotropical Melastomataceae. **Blumea**, v. 27, p. 395-462, 1981.

WEBBER, B. L.; MOOG, J.; CURTIS, A. S. O; WOODROW, I. E. The diversity of ant–plant interactions in the rainforest understorey tree, *Ryparosa* (Achariaceae): food bodies, domatia, prostomata, and hemipteran trophobionts. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 154, p. 353–371, 2007.

WILLERT, D. J.; ELLER, B. M.; WERGER, M. J. A.; BRINCKMANN, E. Desert succulents and their life strategies. **Vegetatio**, v. 90, p. 133-143, 1990.

WOOD, A. J. Eco-physiological adaptations to limited water environments. **Plant abiotic stress**, v. 1, p. 1-13, 2005.

WORSDELL, W. C. The origin and meaning of medullary (intraxylary) phloem in the stems of dictotyledons. II. Compositae. **Annals of Botany**, v. 33, p. 421-458, 1919.

YEATS, T. H.; ROSE, J. K. C. The formation and function of plant cuticles. **Plant Physiology**, v. 163, n. 1, p. 5-20, 2013.

ZWEYPFENNING, R. C. V. J. A hypothesis on the function of vestured pits. **IAWA Bulletin**, v. 1, p. 13–15, 1978.



Figura 2. *Merianthera burlemarxii*. A. Flores. B. Padrão de crescimento dos ramos: finos na base (seta branca) e espessos em direção ao ápice (seta preta); note as folhas apenas na extremidade dos ramos. C. Corte longitudinal do caule evidenciando as fístulas; as linhas pontilhadas representam as regiões nodais, e cada número o entrenó correspondente.

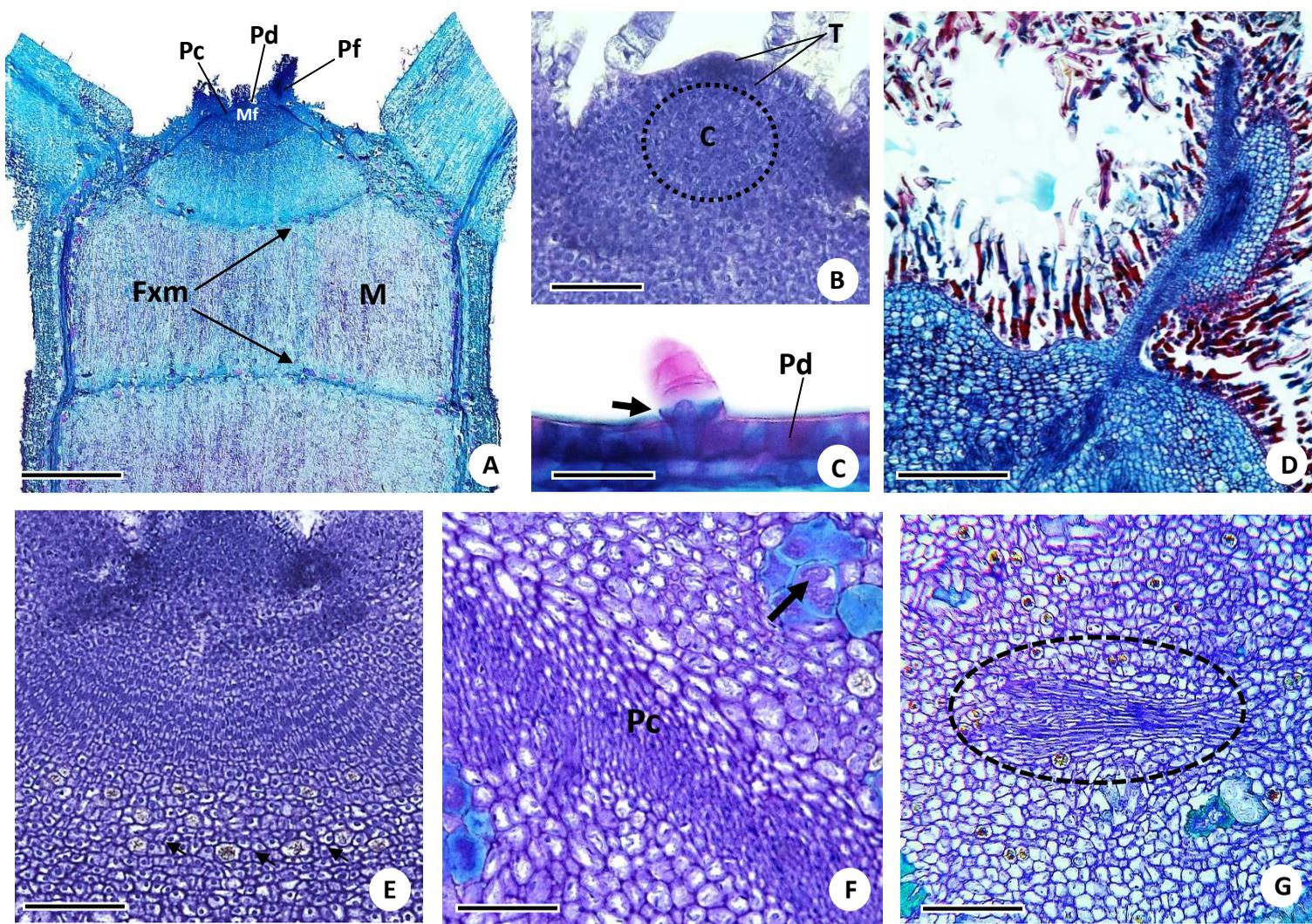


Figura 3. *M. burlemarxii*. **Ápice caulinar**. A-G Seções longitudinais. A. Vista geral do ápice caulinar evidenciando os primórdios foliares (pf), protoderme (Pd), meristema fundamental (Mf), procâmbio (Pc), feixes medulares (Fxm) e medula (M). B. Meristema apical com organização túnica (T) corpo (C). C. Protoderme e divisões periclinais de uma célula dando origem a um tricoma. D. Distribuição de tricomas no ápice caulinar. E. Drusas (setas) abaixo de meristema fundamental. F. Células com deposição de parede secundária. G. Feixe procambial na medula (círculo pontilhado). Escalas: A: 1000 μm ; B: 50 μm ; C: 20 μm ; D, E: 200 μm ; F, G: 100 μm .

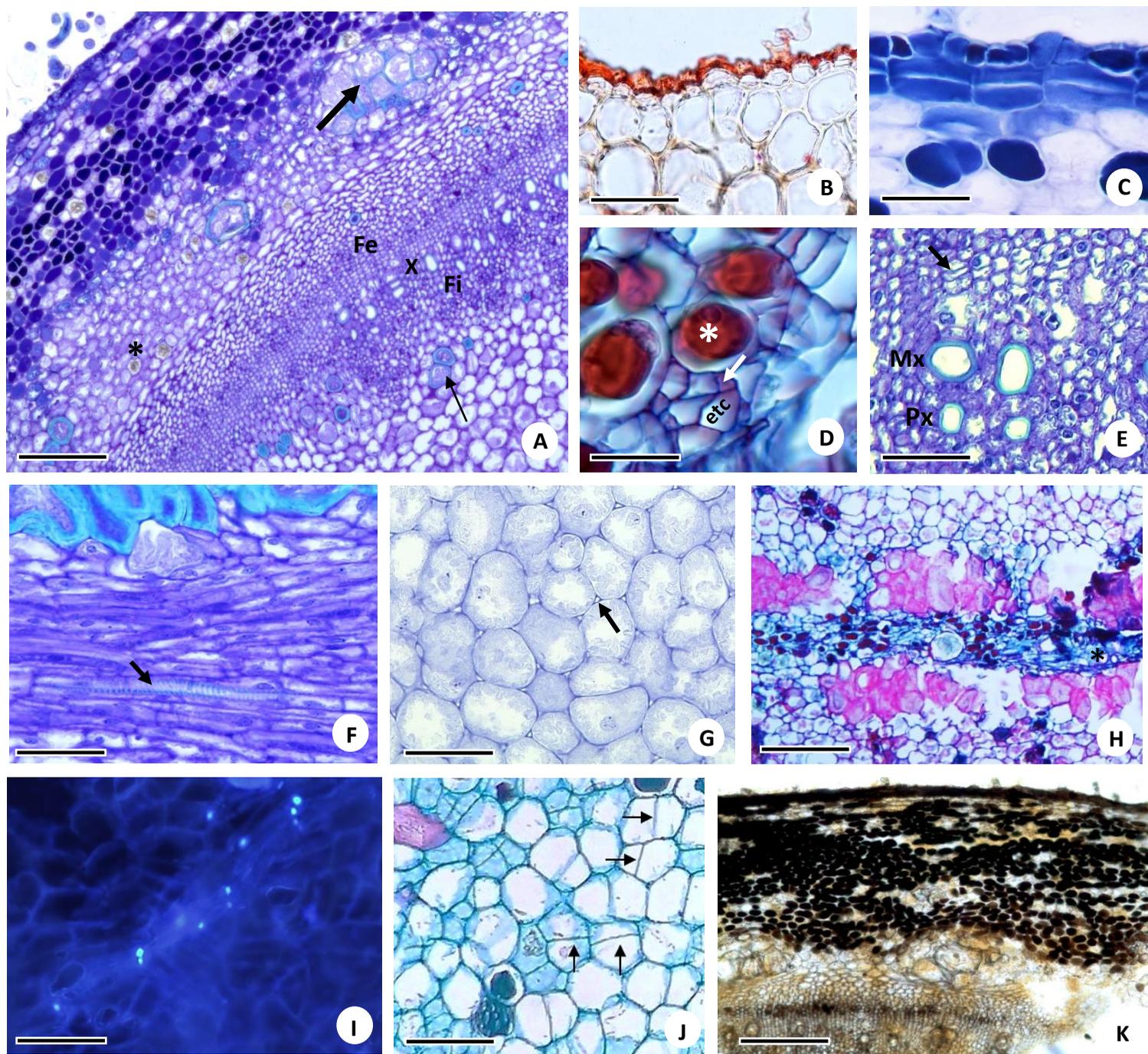


Figura 4. *M. burlemarxii*. **A-G. 1º entrenó**, secções transversais. A. Vista geral do caule evidenciando córtex com grupos de células com deposição de parede secundária (seta) e a distribuição de drusas (*); observe o cilindro vascular formado por floema externo (Fe), xilema (X) e floema interno (Fi). B. Cutícula. C. Divisões periclinais na camada subepidérmica. D. Detalhe do floema primário evidenciando os elementos de tubo crivado (etc), células companheiras (seta) e células parenquimáticas (*). E. Xilema primário: protoxilema (Px); metaxilema (Mx), a seta indica a formação do câmbio F. Elemento traqueal do protoxilema (seta) de um feixe vascular na medula. G. Células da medula, note os espaços intercelulares triangulares (seta). **H-I. 2º entrenó**, secções longitudinais. H. Esclereídes em torno dos feixes medulares; note a presença de idioblastos cristalíferos (*). I. Microscopia de fluorescência demonstrando a deposição de calose nos elementos de tubo crivado dos feixes medulares. **J-K. 3º entrenó**, secções transversais. J. Divisões anticlinais e periclinais no parênquima medular. K. Teste com cloreto férrico evidenciando a presença de compostos fenólicos. Escalas: A: 200 µm; B, C, D, E, F, G: 50 µm; H: 100 µm; I, J: 50µm; K: 200 µm.

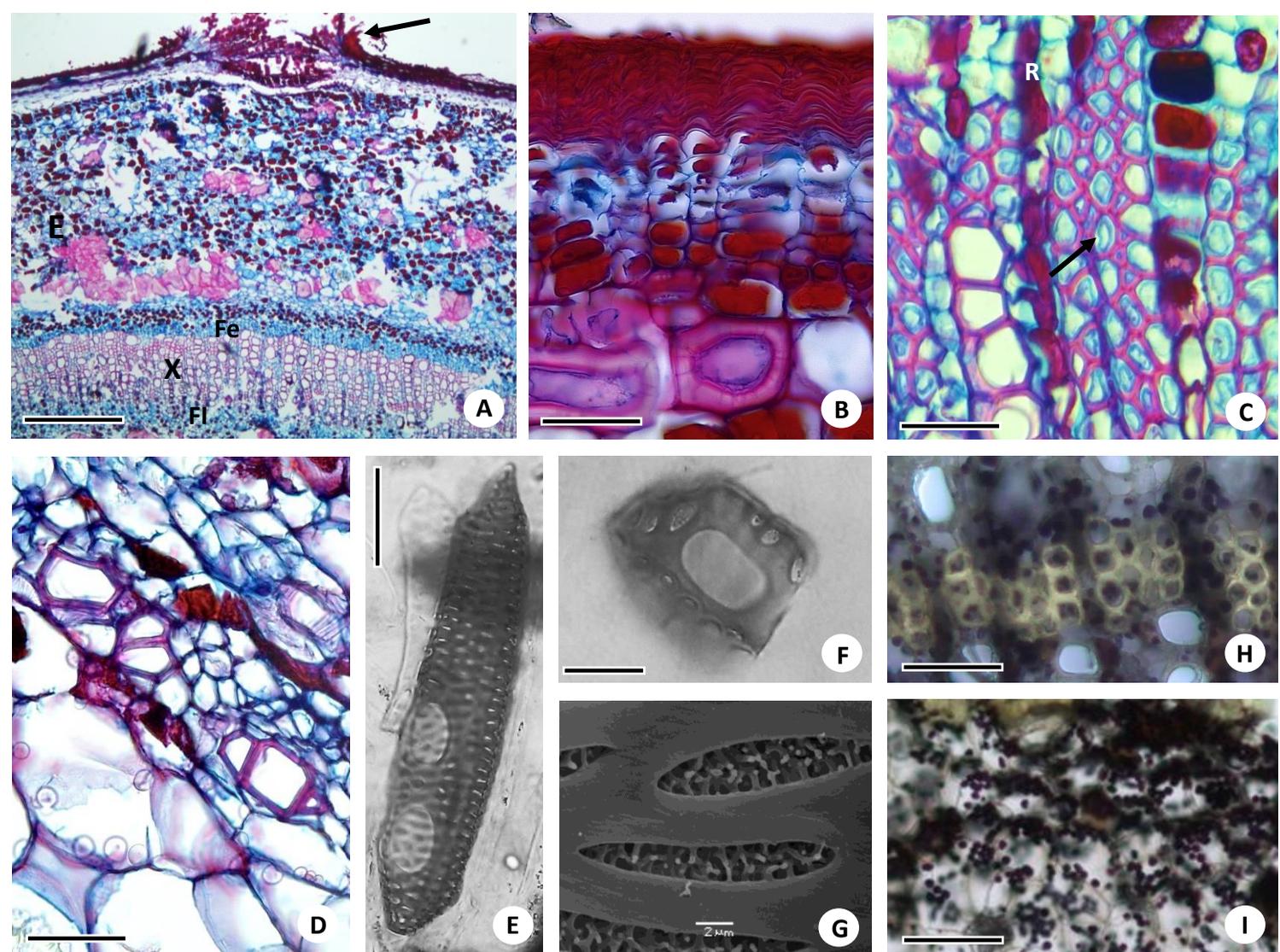


Figura 5. *M. burlemarxii*. **A-B 4º entrenó**. A. Secção transversal do caule evidenciando lenticela (seta); no córtex: esclereídes (E); no cilindro vascular: xilema secundário (X), floema secundário externo (Fe) e floema interno primário (Fi). B. Secção longitudinal da periderme evidenciando as células do súber achatadas. **C-G 4º entrenó**. C. Secção longitudinal do xilema secundário evidenciando as fibras gelatinosas (seta); Raio (R). D. Feixe vascular medular. E. Elemento de vaso dissociado com duas placas de perfuração na mesma parede lateral. F. Elemento de vaso cego. G. MEV: pontoações guarnecidas. **H-I 6º entrenó**, secções transversais. Teste com Lugol evidenciando amido nas fibras, nas células parenquimáticas do xilema (H) e na medula (I). Escalas: A: 500 μm ; B, C, D, E, F: 50 μm ; G: 2 μm ; H, I: 100 μm .

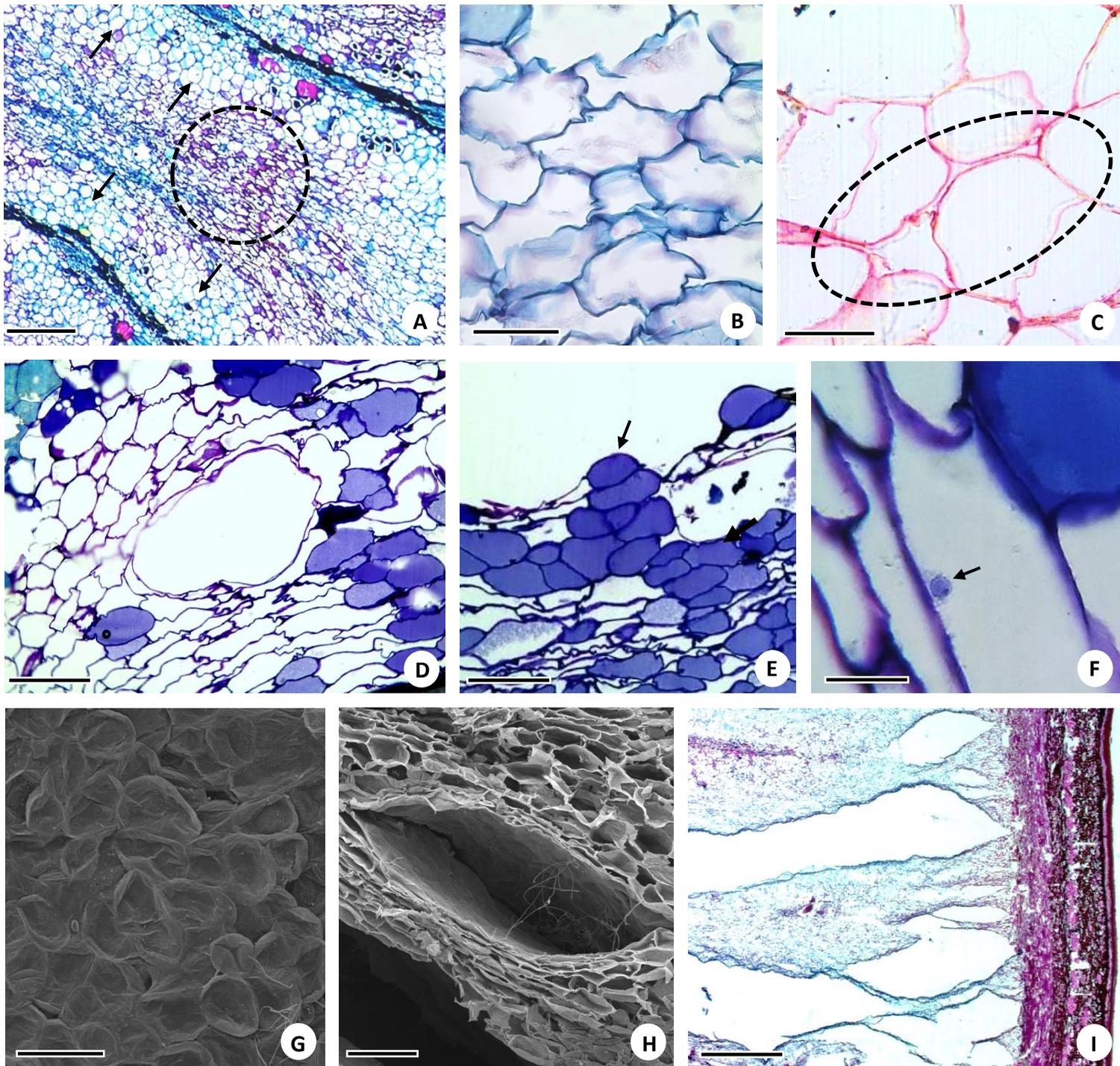


Figura 6. *M. burlemarxii*. **A-B 8º entrenó**, secções longitudinais. A. Células da medula (círculo pontilhado) com volume retraído e células túrgidas (seta) em torno dos feixes medulares. B. Detalhe do círculo pontilhado em 6A, apresentando células com paredes celulares onduladas. **C-H 9º entrenó**, secções longitudinais. C. Teste com Vermelho de Rutênio; note os espaços intercelulares formando fendas (círculo pontilhado). D. Fístula pequena: note as células com volume retraído na periferia. E. Células túrgidas contendo compostos fenólicos (seta). F. Célula com núcleo na margem de uma fístula (seta) G. MEV, pared de uma fístula com células colapsadas sem sinais de ruptura. H. SEM, Fragmento longitudinal de uma fístula demonstrando o achatamento das células. **I. 10º entrenó**, secção longitudinal mostrando as fístulas em diferentes tamanhos. Escalas: A: 500 μm ; B, C: 50 μm ; D, E, 100 μm ; F: 20 μm ; G, H: 200 μm ; I: 1000 μm .

ANEXO 1 - ARTIGO SUBMETIDO À BOTANICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY

Botanical Journal of the Linnean Society



Stem anatomy of *Merianthera burlemarxii*: aquiferous pith and fistulae suggest a rare case of xerophytism in Melastomataceae

Journal:	<i>Botanical Journal of the Linnean Society</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Ziemmer, Juliana; Universidade Federal do Parana Goldenberg, Renato; Universidade Federal do Parana Amano, Erika; Universidade Federal do Parana
Keywords:	anatomical adaptations < Anatomy, domatia < Morphology, endangered plant < Conservation, pith structure < Anatomy, vascular system < Anatomy, vestured pits < Anatomy



STEM ANATOMY OF *MERIANThERA BURLEMARXII*: AQUIFEROUS PITH AND FISTULAE SUGGEST A RARE CASE OF XEROPHYTISM IN MELASTOMATACEAEZiemmer, J. K.¹, Goldenberg, R.¹ Amano, E.¹¹Departamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil

* Author for correspondence: juliana.ziemmer@gmail.com

ABSTRACT

Merianthera burlemarxii Wurdack (Melastomataceae) is a shrub endemic to granitic inselbergs in eastern Brazil, and subject to extreme temperature and water availability ranges. The plants have fistulose branches that are narrow at the bases and wider at the apex. The fistulose stem has already been mentioned as an adaptation (cauline domatia) related to mutualistic association with ants (myrmecophytism). In order to elucidate adaptive aspects in *M. burlemarxii*'s life history, i.e., whether these adaptations are related to survival under harsh conditions or to association with ants, we describe its caulinar anatomy, focusing on stem development and the morphogenesis of the fistulae. Serial sections were made from the apex to the base, and also histochemical tests, macerations, and fluorescence and scanning electronic microscopy analyses. We did not find any anatomical characters that are usually related to myrmecophytism, such as prostomas, wound tissues, heterogeneous pith and food bodies. On the other hand, there are several features that suggest adaptive strategies related to dry environments, and that may include the formation of the fistulae. The pith occupies about $\frac{3}{4}$ of the stem volume at its apex, with a vast reserve of water and starch, and also phenolic compounds; medullary vascular bundles occur at the nodal regions of the pith. Before the development of the first fistulae, there is a decrease in the pith cells volume, and their walls became undulated, increasing the size of the intercellular spaces. The fistulae start to appear at the 9th internode, where some cells become separated and give rise to small slits. The cells surrounding the fistulae are alive (i.e., with nuclei), despite the reduced volume. It seems that the reserves stored in the pith may be used during dry periods, resulting in a decrease in the cells volume and consequently originating the fistulae. The medullary vascular bundles allow the plant to exploit the resources allocated in the pith. The cells on the periphery of the fistulae are alive, despite volume reduction, which suggests that these cells may store water again. This is the first record of a xerophytic species of Melastomataceae with such caulinar anatomical features.

Keywords: anatomical adaptations – domatia – endangered plant – pith structure – vascular system – vestured pits.

INTRODUCTION

Merianthera burlemarxii Wurdack (Melastomataceae) is a shrub endemic to granitic inselbergs in eastern Brazil. It grows on shallow soils with a sparse vegetation cover, this with shrubs and an ephemeral herbaceous layer that usually persist only during the wet season (Goldenberg *et al.*, 2012). Among the seven species in the genus, *M. burlemarxii* can be distinguished by the peculiar stem morphology: the lateral branches are proximally narrow, becoming thicker (up to 2.5 cm wide) towards the apex; the stem is fistulose, i.e. with hollow cavities 1-11 mm long (Goldenberg *et al.* 2012).

The fistulae of *M. burlemarxii* have already been cited as cauline domatia (Michelangeli, 2010; Chomicki e Renner, 2015), i.e. a structural modification that allows the establishment of ant colonies. This mutualistic association between plants and ants (myrmecophytism) is very common among species of Melastomataceae. In the Neotropics alone there are 84 myrmecophytic species in the family, in 11 genera. From these, cauline domatia can be found in 16 species, among which *M. burlemarxii* should be the only one occurring in Brazil (Michelangeli, 2010). Nevertheless, there is no record of ant colonies in populations of *M. burlemarxii* observed in the field, neither any kind of opening that could allow ant traffic in and out of the stem; in herbarium specimens there are no ants, larvae or debris that could indicate that the fistulae should house these colonies (Goldenberg *et al.*, 2012).

Cauline domatia have some peculiar features that distinguish them from fistulae in non-myrmecophytic species, such as the bamboos. Myrmecophytic stems usually have a prostoma (Bailey, 1922; Federle *et al.*, 2001; Tillberg, 2004; Brouat *et al.*, 2001), a strongly heterogeneous pith (Tepe *et al.*, 2007; Bailey, 1922), food bodies (Leroy *et al.*, 2010) and wound tissues (Bailey, 1923; Tepe *et al.*, 2007; 2009; Razafimandimbison *et al.*, 2005). Prostomas are small regions at the stem periphery where thin layers of parenchyma lacking vascular system and lignified tissues (Bailey, 1922; Brouat *et al.*, 2001) allow the entrance of the ants inside the domatia (Tepe *et al.*, 2007). There are some cases where the stems bear no prostomas, but in this case the queens recognize the host and chew their way through the internode, making the entrance to the stem (Webber *et al.*, 2007).

The development of the fistulae in non-myrmecophytic plants does not need the action from an external agent. The spaces may develop through schyzogenous or lysigenous processes (Mikesell & Schroeder, 1980). As an example, *Pittocaulon* H. Rob. & Brettell (~*Senecio*, Asteraceae), from dry areas in Mexico, has a pith parenchyma with layers that separate during the dry season due to dehydration, and consequently become divided by hollow chambers between them; during the wet season, these cells recover their turgescence and the chambers disappear, making the pith seems like solid (Olson, 2005). The successive shrinkage and swelling of plant tissues reflect changes in water balances, which in turn depend on the availability of these resources; when the soil is dry, cell turgor decreases and plant tissues may shrink (Kozłowski, 1972), which seems to happen with the pith tissues in *Pittocaulon*.

The ecological conditions under which *M. burlemarxii* grows are very peculiar, with high insolation and extreme temperature ranges. Despite the relatively high annual precipitation, these plants are constantly subjected to water restriction, since they grow almost directly on granitic outcrops ("inselbergs"). Under these conditions, plant species respond with different adaptations related with water economy (Porembski *et al.*, 1998; Porembski & Barthlott, 2000). In order to elucidate adaptive aspects in *M. burlemarxii*'s life history, we describe its caulinar anatomy, trying to answer the following questions: (1) How is the structure, development, and what is the function of the widened stems and the fistulae? (2) Are these features related to a mutualistic interaction with ants or to water economy?

MATERIALS AND METHODS

Stem samples were collected from adult specimens in the municipalities of Águia Branca and Santa Teresa, in Espírito Santo, Brazil (Figs. 1A-C). Vouchers were deposited in UPCB (R. Goldenberg *et al.*, 1154 and 2124). The material was fixed in FAA₅₀ (Johansen, 1940), then divided into cross-sectional segments 1 cm long from the apex to the base.

The samples were dehydrated in a butyl series and embedded in Paraplast (Johansen, 1940, modified by Kraus & Arduin, 1997) or ethanol, for inclusion in glycol methacrylate resin (Leica Historresin®, Leica Microsystems, Germany), according to the manufacturer's instructions. Transverse and longitudinal sections series were made with a rotary microtome. The sections were stained with astra blue and basic fuchsin (Roeser, 1972) or with toluidine blue in 0.12% borax (Junqueira, 1990).

Fragments of the secondary xylem were macerated (Franklin, 1945) in order to dissociate cellular elements, stained with safranin 1% in 50% ethanol and mounted in 50% glycerin. Measurements of length and tangential diameter of vessel elements (n=25) were performed with an ocular micrometer. The xylem anatomical descriptions followed the terminology recommended by the *International Association of Wood Anatomists* (IAWA Committee, 1989).

Histochemical tests were made with freehand sections, with the following reagents: Sudan III (Sass, 1951) and Sudan IV (Gerlach, 1984) to detect lipids, acidified phloroglucinol for lignin (Foster, 1949), lugol for starch (Berlyn & Miksche 1976), ferric chloride for phenolic compounds, and ruthenium red for pectic substances (Johansen, 1940).

The sections were analyzed and photographed with an Olympus BX41 microscope connected to a digital camera.

Callose in sieve-tube elements was detected in cross sections of the first and second internode, stained with aniline blue (Smith & McCully, 1978), and analyzed with an Olympus BX51 fluorescence microscope, under blue/UV light fluorescence. The images were captured using a digital camera attached to the microscope.

For scanning electron microscopy (SEM), cross-sectional and longitudinal stem fragments were dehydrated in an ethanol series, dried in a critical point, mounted on aluminum stubs and coated with gold. The analyses and photomicrographs were made in a scanning electron microscope Tescan Vega 3.

RESULTS

MACROSCOPIC CHARACTERISTICS

The stem apex of *Merianthera burlemarxii* (Figs. 1A-B) is covered with a dense indument. The leaves are opposite and congested at the apex of the stem axis (Fig. 1B), resulting in tight, sort consecutive internodal regions. The stem gradually broadens from the 1st to the 14th internode, and then it becomes narrow again, towards the branch base (Figs. 1B-C). Longitudinal sections of the stem show a wide pith and fistulae, these with variable sizes (Fig. 1C). The pith has a succulent aspect in the regions where it is solid.

STEM DEVELOPMENT

Shoot apex

In longitudinal section, the stem has a dome-shaped apex (Fig. 2A). The apical meristem consists of two tunica layers and a group of compact cells forming the corpus. In longitudinal section, the protoderm has a layer of quadrangular cells with thin walls. Protodermal expanded cells are divided periclinally, originating uniseriate trichomes, which in turn form a dense layer on the shoot apex. Some cells below the ground meristem are differentiated, with a large volume and druses. The procambium is organized as a continuous ring; its cells are elongated in the longitudinal section. The procambial bundles are scattered throughout the pith.

1st internode

The 1st internode presents a uniseriate epidermis, with a thick cuticle on the outer periclinal wall. In addition to tector trichomes, sparse glandular trichomes also occur. The subepidermal layer shows periclinal divisions which start the formation of phellogen. Phenolic-storing cells occur in the cortex, where groups of cells with secondary wall deposition can also be found (Fig. 2B). Druses are distributed throughout the cortical region (Fig. 2B).

The vascular system, which appears as a continuous ring, comprises the external primary phloem, primary xylem and internal primary phloem (Fig. 2B). The internal primary phloem originates from procambial cells located below the protoxylem. In the primary phloem, the sieve tube elements are diffusely distributed and form groups with 2-6 cells (seen in cross section). The protoxylem has one or two tracheal elements among the parenchyma cells. The establishment of the cambium occurs between the primary xylem and the primary external phloem.

The pith's procambial bundles give rise to medullary bundles in the nodal regions (Fig. 2A); at each node, the medullary bundles occupy the radial extension of the pith and form a network. In the 1st internode, the procambial medullary bundles are differentiating, and the protoxylem elements have annular secondary wall thickenings. Around the medullary bundles and in the peripheral region of the pith there are sclerenchyma cells, with secondary wall deposition. The medullary parenchyma expands, and occupies about $\frac{3}{4}$ of the stem volume; each cell is connected to 5-7 cells, with triangular intercellular spaces between them (Fig. 2C).

2nd and 3rd internodes

In the 2nd internode, the phellogen is already differentiated, and there are 2-5 layers of phellem and 1-2 layers of phelloderm. Sclereids occur around the medullary bundles, and there are also some cells with druses or phenolic compounds. In the medullary bundles of the second node the phloem is already differentiated (Fig. 2D); in the 3rd node, the bundles have differentiated phloem and xylem (Fig. 2E).

In the 3rd internode the pith cells expand, and there are also some anticlinal and periclinal divisions (Fig. 2F). Phenolic compounds are present in the cells of periderm, cortex, xylematic and phloematic parenchyma and in the pith (Fig. 2G).

4th to 7th internodes

From the 4th internode, lenticels start to appear. They have alternating layers of filling tissue and occlusion layers. The outer layers of the phellem flatten due to folding and crushing of the radial walls of the cells (Fig. 2H); the phelloderm has 3-5 layers of rectangular and superposed cells. In the cortex, sclereids occur alone or in groups of 2-8 cells, or form a dense group of more than 8 cells in the inner layers of the cortex.

In the 5th internode, xylem and phloem are differentiated (Fig. 2I). The secondary phloem sieve tube elements have a diffuse distribution. Vessel elements are 83-232.4 (169.3±44.4) µm long and 33.2-66.4 (48.5±9.0) µm diam.; they may be solitary, geminate or radial multiples of 3-7 cells (Figs. 2I-J). The perforation plate is simple, transverse or oblique, sometimes positioned on the lateral walls. The pits are bordered and vested (Fig. 2K). The fibers are libriform. Gelatinous fibers occur between xylem rays (Fig. 2J). The internal primary phloem remains in the primary stage.

The vessel elements of the medullary bundles are 41.5-273 (139.4±51.6) µm long and 24.9-62.2 (40.7±9.5) µm diam. Some vessel elements are blind (Fig. 2L), and some have two perforation plates close together in the same lateral wall (Fig. 2M). As in the vascular cylinder, the vessel elements in the medullary bundles have vested pits.

In the 6th and 7th internodes, starch was present in the cortex, phloem and xylem parenchyma cells, gelatinous fibers in the peripheral region of the pith (Fig. 2N) and around the medullary bundles.

8th and 9th internodes

Longitudinal sections of the 8th internode show the pith cells with retracted volume and undulated walls (Figs. 3A-B). These cells are located in the central area of the internode, and differ from the cells around the medullary bundles, which remain turgid (Fig. 3A).

In the 9th internode, the intercellular spaces are larger in some regions of the pith (Fig. 3C), differing from younger internodes, where the intercellular spaces are small and triangular (Fig. 2C). In some regions, these spaces form small openings. In the same internode, there already are some expanded fistulae (Fig. 3D). The cells around the fistulae have a reduced volume, except those that store phenolic compounds, which remain turgid (Fig. 3E). Most cells surrounding the fistulae remain intact and with evident nuclei (Figs. 3D and 3F). The analyses of the fistulae through scanning electron microscopy show collapsing cells that have not been disrupted (Figs. 3H-I).

10th and following internodes

From the 10th internode, the fistulae may have various sizes; smaller fistulae are located in the pith periphery, and larger fistulae from the periphery to the central region of the pith (Figs. 1C and 3I).

The 14th internode is the most enlarged portion of the stem (Fig. 1C). The remaining pith tissues have large cells with undulated walls, especially those located near the medullary bundles. From the 14th internode, the pith diameter decreases, the stem becoming narrower towards the base (Figs. 1B-C). The length of the proximal internodes is longer when compared to the distal internodes (Fig. 1C).

The vascular cambium has little activity along the internodes. At this point, xylem and phloem represent approximately ¼ of the stem volume. In the periderm, the phelloderm cells already have secondary wall depositions.

DISCUSSION

There is no evidence that the fistulose stem of *Merianthera burlemarxii* is associated to ants. The features described by Bailey (1923), Tepe *et al.* (2007; 2009) and Leroy *et al.* (2010), such as prostomas, heterogeneous pith, wound tissues and food bodies, are absent in our analysis.

The anatomical features found for *M. burlemarxii* suggest adaptive strategies related to xeric environments. The wider portions of the stem have a broad pith that represents approximately $\frac{3}{4}$ of the total volume of the stem, and stores water and starch. Plants that store water are common in dry environments (Fahn & Cutler, 1992). In the case of rock outcrops, insolation levels are high (Porembski & Barthlott, 2000), the soil is thin, poor, and has a low water retention capacity (Benites *et al.*, 2003). Plants in these environments usually have short life cycles, but others tolerate desiccation (Porembski & Barthlott, 2000). The former seems to be the case of *M. burlemarxii*, where the water- and starch-storing pith may allow the plants to survive under these conditions. Another well-known example of adaptation to similar conditions is the one found in Cactaceae: the plants have a water-storing specialized tissue, but the walls are flexible and allow the cells to modulate its volume (Mauseth, 1995), avoiding their collapse and consequently the formation of fistulae, like the ones found in *M. burlemarxii*.

While enduring water deficit, *M. burlemarxii* apparently uses the reserves from the pith parenchyma. This can be noted in the cells starting to shrink at the 8th internode. At the 9th internode some cells start to separate and form small slits that will probably give rise to fistulae. In this same internode there are already fistulae filled only with air. We suppose that the fistulae enlarge due to the decreasing turgescence of the cells and consequently shrinking pith tissue in their periphery. We cannot assert if the pith tissue may rehydrate and then recover the spaces from the fistulae, in the way described for *Pittocaulon* (Olson, 2005). Nevertheless, the cells surrounding the fistulae have nuclei, which means that they are alive. Moreover, we did not find ruptured cell walls, which may suggest that these cells can perhaps store water again.

Another feature related to water storage in *M. burlemarxii* is the medullary vascular bundles. Succulent and non-succulent stems may have additional vascular bundles in the cortex or pith (Ogburn & Edwards, 2010). These additional vascular bundles occur in other families (Davis, 1961; Carlquist, 1967; Mauseth, 1993; Hayden & Hayden, 1994), and even in Melastomataceae (Lignier, 1887; Metcalfe & Chalk, 1950), but in most cases they are usually not restricted to nodal regions, such as the ones in *M. burlemarxii* (Cordemoy, 1914; Costa, 1997). Again in Cactaceae, the medullary bundles allow the massive pith to be effectively used to store water and starch, since they can remove these when necessary (Mauseth, 1993). *Merianthera burlemarxii* may benefit from the medullary vascular bundles in the same way as in Cactaceae.

The large amount of phenolic compounds found in almost all stem tissues is also common in xerophytes (Fahn & Cutler, 1992). This may be due to the amount of light that these plants are exposed to (Close & McArthur, 2002), since these compounds may act as filters protecting the tissues from damage by ultra-violet light (Lovelock; Clough; Woodrow; 1992; Micco & Aronne, 2012). Another explanation would be that phenolic compounds may decrease herbivory; replacement of organs lost by herbivory is costly, and this replacement is harder for plants growing under limited conditions (Micco & Aronne, 2012)

The peridermis with compact suber layers acts as thermal insulation, and may also act against desiccation (Lawes, Midgley, Clarke, 2013; Rosell & Olson, 2014). As for gelatinous fibers, they are hydrophylic (Carlquist, 2014), and maybe part of the water-

1
2
3 storing system; moreover, the starch in these fibers may also enhance water retention
4 (Gibson, 1996).

5 The short (>350 µm long) and narrow (<50µm wide) vessel elements are also related
6 to xeromorphism (Carlquist, 1982; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000). Narrow vessels are
7 more secure, since they reduce the risk of water flux interruptions due to embolism; short
8 vessels, in their turn, can concentrate air bubbles and then restrict the longitudinal extension
9 of an eventual embolism (Carlquist & Hoekman, 1985). The vested pits may also prevent
10 embolisms, since they increase the adherence of water molecules to the cell walls (Carlquist,
11 1982); they may also avoid rupturing the pit membrane due to excessive decreasing pressure
12 between adjacent vessels after embolism (Zweypfenning, 1978). The blind vessels from
13 medullary bundles and the ones with two perforation plates at the same lateral wall are not
14 commonly reported in Angiosperms; they may result from branching elements that
15 eventually lead to either blind ends or multiple perforation plates (S. Carlquist, pers.
16 comm.).

17
18 Taking into account the xeromorphic characters of *M. burlemarxii* and the
19 environmental conditions under which it grows, we conclude that this species is a xerophyte.
20 Xerophytism as a rare condition in Melastomataceae, and it has been reported for only two
21 species of *Rhexia* (*R. aliphanus* e *R. salicifolia*), both endemic to dry areas in North
22 America; the adaptations found for these species are all related to leaves, i.e. thick cuticles
23 and dense stomata (Kral & Bostick, 1969). Among tropical Melastomataceae, some Atlantic
24 Forest epiphytes from the genus *Pleiochiton* also have xeromorphic characters, mostly in the
25 leaves (Reginato; Boeger; Goldenberg, 2009). This is the first record of a xerophytic
26 Melastomataceae with such anatomical stem adaptations.
27
28

29 30 31 ACKNOWLEDGMENTS

32
33 The authors would like to thank CAPES and CNPq (Brazil) for financial support. We
34 also thank CME-UFPR and the Confocal Microscopy lab for the SEM and confocal
35 analyses.
36

37 38 39 REFERENCES

- 40 **Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2000.** Ecological trends in the wood anatomy of some
41 Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* **21**: 3-30.
- 42
43 **Bailey IW. 1922.** Notes on neotropical ant-plants.I. *Cecropia angulata* sp. nov. *Botanical*
44 *Gazette* **74**: 369-391.
- 45
46 **Bailey IW. 1923.** Notes on neotropical ant-plants.II.*Tachigalia paniculata* Aubl. *Botanical*
47 *Gazette* **75**: 27-41.
- 48
49 **Benites VM, Caiafa NA, Mendonça ES, Schaefer CE, Ker JC. 2003.** Solos e vegetação
50 nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente* **10**:
51 76-85.
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 **Berlyn GP, Miksche JP. 1976.** *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Ames: Iowa
4 State University.

5
6 **Brouat C, Garcia N, Andary C, McKey, D. 2001.** Plant lock and ant key: pairwise
7 coevolution of an exclusion filter in an ant-plant mutualism. *Proceedings of the Royal*
8 *Society of London B* **268**: 2131-2141.

9
10 **Carlquist S. 1967.** Anatomy and systematic of genus *Dendroseris* (sensu lato). *Brittonia* **19**:
11 99-121.

12
13
14 **Carlquist S. 1982.** Wood anatomy of Onagraceae: further species, root anatomy,
15 significance of vested pits and allied structures in dicotyledons. *Annals of the Missouri*
16 *Botanical Garden* **69**:755-769.

17
18 **Carlquist S, Hoekman DA. 1985.** Ecological wood anatomy of the woody southern
19 Californian flora. *IAWA Journal* **6**: 319-347.

20
21 **Carlquist S. 2014.** Fiber dimorphism: cell type diversification as an evolutionary strategy in
22 angiosperm woods. *Botanical Journal of the Linnean Society* **174**: 44-67.

23
24 **Chomicki G, Renner SS. 2015.** Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated
25 evolution of antplants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia
26 and the Neotropics. *New Phytologist* **207**: 411-424.

27
28 **Close DC, McArthur, C. 2002.** Rethinking the role of many plant phenolics – protection
29 from photodamage not herbivores? *Oikos* **99**: 166– 172.

30
31 **Cordemoy HJ. 1914.** Observations anatomiques sur les *Gravesia* de Madagascar. *Revue*
32 *Générale de Botanique* **25**: 373-390.

33
34 **Costa GC. 1977.** *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cog. (Melastomataceae) - Considerações
35 anatômicas. *Rodriguésia* **29**: 7-92.

36
37 **Davis EL. 1961.** Medullary bundles in the genus *Dahlia* and their possible origin. *American*
38 *Journal of Botany* **48**: 108-113.

39
40 **Fahn A, Cutler DF. 1992.** *Xerophytes*. In: Spez (ed.). *Encyclopedia of Plant Anatomy*.
41 Berlin, Gebrüder Borntraeger.

42
43 **Federle W, Fiala B, Zizka G, Maschwitz U. 2001.** Incident daylight as orientation cue for
44 hole-boring ants: prostomata in *Macaranga* ant-plants. *Insectes Society* **48**: 165-177.

45
46 **Foster AS. 1949.** *Practical plant anatomy*. 2 ed. D. Van Nostrand, New York.

47
48 **Franklin GL. 1945.** Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin
49 composites, and a new macerating method for wood. *Nature* **155**: 51.

50
51 **Gerlach D. 1984.** *Botanische mikrotechnik – Eine Einführung*. 3., unveränderte Auflage.
52 Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

- 1
2
3 **Gibson AC. 1996.** *Structure-function relations of warm desert plants*. Berlin: Springer-
4 Verlag.
- 5
6 **Goldenberg R, Fraga CN, Fontana AP, Nicolas NA, Michelangeli FA. 2012.** Taxonomy
7 and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). *Taxon* **61**: 1040-1056.
- 8
9
10 **Hayden SM, Hayden WJ. 1994.** Stem development, medullary bundles, and wood anatomy
11 of *Croton glandulosus* var. *Septentrionalis* (Euphorbiaceae). *IAWA Journal* **15**: 51-63.
- 12
13 **IAWA committee. 1989.** List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA*
14 *Bulletin* **10**: 221-332.
- 15
16 **Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York: McGraw Hill Book.
- 17
18 **Junqueira CU. 1990.** O uso de cortes finos de tecidos na medicina e biologia. *Meios &*
19 *Métodos* **6**: 10-11.
- 20
21
22 **Kozlowski TT. 1972.** *Water deficits and plant growth. Vol. III. Plant responses and Control*
23 *of Water Balance*. New York: Academic Press.
- 24
25 **Kral R, Bostick PE. 1969.** The genus *Rhexia* (Melastomataceae). *Sida* **3**: 387-440.
- 26
27 **Kraus JE, Arduin M. 1997.** *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Editora da
28 Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 198 p.
- 29
30 **Lawes MJ, Midgley JJ, Larke PJ. 2013.** Costs and benefits of relative bark thickness in
31 relation to fire damage: a savanna/forest contrast. *Journal of Ecology* **101**: 517-524.
- 32
33
34 **Leroy C, Jauneau A, Quilichini A, Dejean A, Orivel, J. 2010.** Comparative structure and
35 ontogeny of the foliar domatia in three neotropical myrmecophytes. *American Journal of*
36 *Botany* **97**: 557-565.
- 37
38 **Lignier O. 1887.** Recherches sur l'anatomie comparee des Calycanthacees, des
39 Melastomatacees et des Myrtaces. *Archives Botaniques du Nord de la France* **3**: 151-225.
- 40
41
42 **Lovelock EC, Clough BF, Woodrow LE. 1992.** Distribution and accumulation of
43 ultraviolet-radiation-absorbing compounds in leaves of tropical mangroves. *Planta* **188**:
44 143-154.
- 45
46 **Mauseth JD. 1993.** Medullary bundles and the evolution of cacti. *American Journal of*
47 *Botany* **80**: 928-932.
- 48
49
50 **Mauseth JD. 1995.** Collapsible water-storage cells in cacti. *Bulletin Torrey Botanical Club*
51 **122**: 145-151.
- 52
53 **Metcalf CR, Chalk L. 1950.** *Anatomy of dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation*
54 *to taxonomy with notes on economic uses*. Oxford: Clarendon Press. v. 2.
- 55
56 **Michelangeli FA. 2010.** Neotropical myrmecophilous Melastomataceae: an annotated list
57 and key. *Proceedings of the California Academy of Science* **61**: 407-447.
- 58
59
60

1
2
3 **Micco V, Aronne G. 2012.** *Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought*. In R.
4 Aroca (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress* (pp. 37-61). Verlag Berlin Heidelberg:
5 Springer.

6
7 **Mikesell J, Schroeder AC. 1980.** Development of chambered pith in stems of *Phytolacca*
8 *americana* L. (Phytolaccaceae). *American Journal of Botany* **67**: 111-118.

9
10 **Ogburn RM, Edwards EJ. 2010.** The ecological water-use strategies of succulent plants.
11 *Advances in Botanical Research* **55**: 179-225.

12
13 **Olson ME, 2005.** Wood, bark, and pith anatomy in *Pittocaulon* (*Senecio*, Asteraceae): water
14 storage and systematic. *Journal of the Torrey Botanical Society* **132**: 173–186.

15
16 **Porembski S, Martinelli G, Ohlemuller R, Barthlott W. 1998.** Diversity and ecology of
17 saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity*
18 *Distributions* **4**: 107–119.

19
20 **Porembski S, Barthlott, W. 2000.** Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of
21 diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology* **15**: 19-28.

22
23 **Razafimandimbison SG, Moog J, Lantz H, Maschwitz U, Bremer B. 2005.** Re-
24 assessment of monophyly, evolution of myrmecophytism, and rapid radiation in
25 *Neonaucleas* (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **34**: 334-354.

26
27 **Reginato M, Boeger MRT, Goldenberg R. 2009.** Comparative anatomy of the vegetative
28 organs in *Pleiochiton* A. Gray (Melastomataceae), with emphasis on adaptations to
29 epiphytism. *Flora* **204**: 782-790.

30
31 **Roeser KR. 1972.** Die nadel der schwarzkiefer. Massenprodukt und Kunstwerk der Natur.
32 *Mikrokosmos* **61**: (2) 33-36.

33
34 **Rosell JA, Olson ME. 2014.** The evolution of bark mechanics and storage across habitats in
35 a clade of tropical trees. *American Journal of Botany* **101**: 764–777.

36
37 **Sass JE. 1951.** *Botanical microtechnique*. The Iowa State College Press edition – 2 ed.

38
39 **Smith MM, McCully ME. 1978.** A critical evaluation of the specificity of aniline blue
40 induce fluorescence. *Protoplasma* **95**: 229-254.

41
42 **Tepe EJ, Vicente MA, Watson LE. 2007.** Stem diversity, cauline domatia, and the
43 evolution of ant-plant associations in *Piper* sect. *Macrostachis* (Piperaceae). *American*
44 *Journal of Botany* **94**: 1-11.

45
46 **Tepe EJ, Kelley WA, Rodriguez-castañeda G, Dyer LA. 2009.** Characterizing the cauline
47 domatia of two newly discovered Ecuadorian ant plants in *Piper*: an example of convergent
48 evolution. *Journal of Insect Science* **9**: 1-9.

49
50 **Tillberg CV. 2004.** *Cordia gerascanthus* (Boraginaceae) produces stem domatia. *Journal of*
51 *Tropical Ecology* **20**: 355–357.

1
2
3 **Webber BL, Moog J, Curtis ASO, Woodrow IE. 2007.** The diversity of ant-plant
4 interactions in the rainforest understory tree, *Ryparosa* (Achariaceae): food bodies,
5 domatia, prostomata, and hemipteran trophobionts. *Botanical Journal of the Linnean Society*
6 **154:** 353–371.

7
8 **Worsdell WC. 1919.** The origin and meaning of medullary (intraxylary) phloem in the
9 stems of dictyodendons. II. Compositae. *Annals of Botany* **33:** 421–458.

10
11 **Zweypfenning RCVJ. 1978.** A hypothesis on the function of vestured pits. *IAWA Bulletin*
12 **1:** 13–15.

13
14
15
16 Figure 1. *Merianthera burlemarxii*. A. Flowers. B. Growth pattern of the branches: narrow
17 at the base (white arrow) and thicker towards the apex (black arrow); the leaves are
18 congested at the stem apex. C. Fistulose stem; the dotted lines represent the nodal regions,
19 and each number the corresponding internode.

20
21
22
23
24 Figure 2. A. Longitudinal section of the stem apex showing the leaf primordia (LP),
25 protoderm (Pd), ground tissue (GT), procambium (Pc), medullary bundles (MB) and pith
26 (P). B-D. Cross sections of the 1st internode. B. Cortex: cells with secondary wall deposition
27 (black arrow) and druses (white arrow); vascular cylinder: external phloem (EP), xylem (X)
28 and internal phloem (IP). C. Cells expanded in the pith, note triangular intercellular spaces
29 (arrow). D. Fluorescence microscopy showing callose deposition in the sieve tube elements
30 of the medullary bundles. E-G. 3rd internode. E. Longitudinal section of a medullary bundle;
31 vessel element (VE), phloem (dotted circle). F. Cross section of the pith with anticlinal and
32 periclinal (arrows) divisions. G. Phenolic compounds. H. 4th internode. Longitudinal section
33 of the periderm with flattened outer suber layers. I-J. 5th internode I. Cross section of the
34 vascular cylinder with secondary xylem and phloem; sclereids (S). J. Gelatinous fibers
35 (arrow) among xylem rays (R). K. Vestured pits. L. Blind vessel element. M. Vessel element
36 with two perforation plates close to each other. N. Starch in the pith. Scale bars: A, 1000
37 mm; B, G, 500 μ m; I, J, N, 200 μ m; F, 100 μ m; C, D, E, H, L, M, 50 μ m; K, 2 μ m.

38
39
40
41
42
43
44
45 Figure 3. A. Pith cells (dotted circle) with retracted volume in the middle of the 8th
46 internode; and turgid cells (arrows) close to the medullary bundles. B. Detail of the dotted
47 circle in 3A, showing undulated cell walls. C. Separating cells. D. A single small fistula:
48 note the cells with retracted volume on its periphery. E. Phenolic-storing cells (arrow)
49 around a fistula. F. Cell with a nucleus (arrow), near the margin of a fistula. G. SEM, wall of
50 a fistula with collapsed cells without disrupted walls. H. SEM, longitudinal cutting showing
51 flattened cells around the fistula. I. Fistulae in the 10th internode. Scale bars: A, 200 μ m; B,
52 C, 50 μ m; D, E, F, 100 μ m; G, H, 200 μ m; I, 500 μ m.

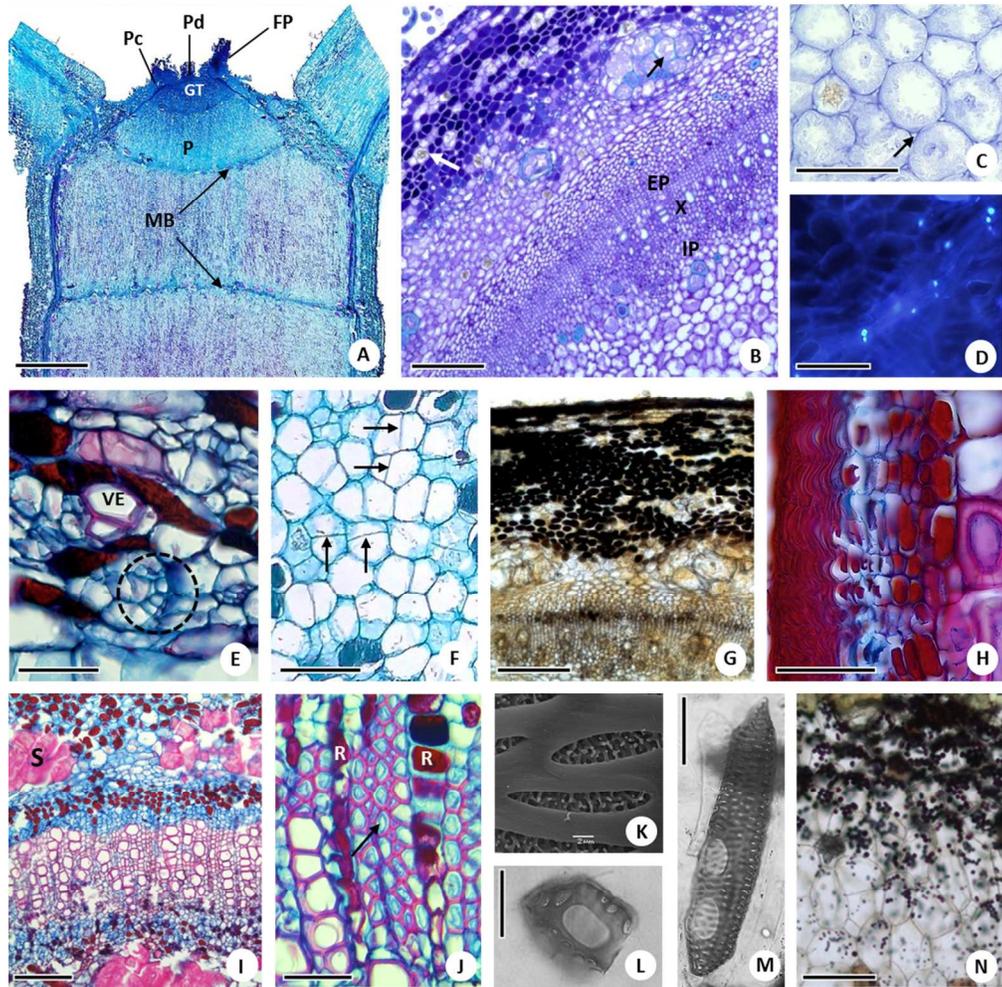
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



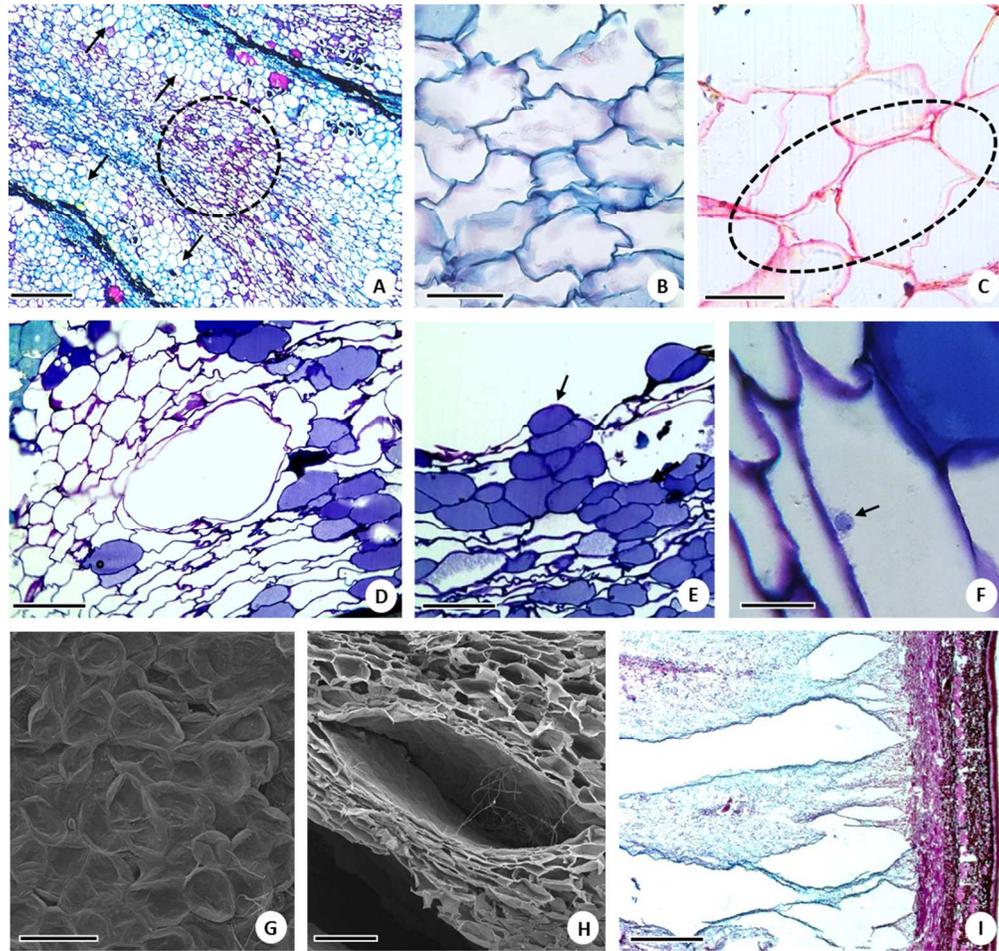
167x75mm (300 x 300 DPI)

DF Proof

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



167x166mm (300 x 300 DPI)



167x159mm (300 x 300 DPI)