



Jardim Botânico
de Brasília

ISSN 1983-6996

Versão impressa

ISSN 2359-165X

Versão *on line*

Reringeriana

MORFO-ANATOMIA DO XILOPÓDIO DO GEOARBUSTO *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral (RUBIACEAE) E A OCORRÊNCIA INCOMUM DE COLÉTERES SUBTERRÂNEOS¹.

Divina Aparecida Anunciação Vilhalva², Ângelo Luiz Cortelazzo³,
Sueli Maria Gomes⁴

RESUMO - Espécies de *Galianthe* (Rubiaceae) são descritas como tendo xilopódio, mas ainda não há estudos anatômicos que corroborem isto. O objetivo deste trabalho é caracterizar o eixo subterrâneo principal de *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral. Para isto, as amostras foram retiradas do solo e examinadas sob microscopia ótica e eletrônica de varredura. Comprovou-se que a estrutura analisada é um xilopódio, de natureza mista caulinar e radicular, apresentando várias gemas protegidas por catafilos com glândulas axilares e adaxiais, cuja análise estrutural e histoquímica evidenciou que são coléteres. Coléteres aéreos são comuns em espécies de Rubiaceae e outras famílias de angiospermas, mas ao que se saiba este é o primeiro relato da ocorrência destas glândulas em órgãos subterrâneos vegetais. O papel ecológico dos coléteres subterrâneos é discutido, assim como o uso do conceito de geoarbusto para *G. grandifolia* e outras plantas do Cerrado. Os resultados subsidiam a taxonomia do gênero.

Palavras-chave: Cerrado, Glândula subterrânea, Herbivoria; Taxonomia.

ABSTRACT (Xylopodium morpho-anatomy of the geofrutex *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral (Rubiaceae) and the uncommon occurrence of underground colleter) - Species of *Galianthe* (Rubiaceae) are described as having xylopodium, but there are no anatomical studies to corroborate it. The aim of this work is to characterize the main underground axis of *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral. For this, the samples were taken from the soil and examined under optical and scanning electron microscopy. It was verified that the analyzed structure is a xylopodium, with stem and root mixed nature, and presenting several buds. Their buds are protected by cataphylls with axillary and adaxial glands, which structural and histochemical analysis evidenced that they are colleters. Aerial colleters are common in Rubiaceae species and other angiosperm families, but as far as we know, this is the first report of the colleter occurrence in underground plant organs. The ecological role of underground colleters is discussed, as the use of the geofrutex concept to *G. grandifolia* and other Cerrado plants. The results help the genus taxonomy.

Keywords: Cerrado, Herbivory, Taxonomy, Underground gland.

¹ Parte da Tese de Doutorado da primeira autora, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas.

² Bolsista DCR/CNPq, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas. Autora para correspondência: divinavilhalva@yahoo.com.br.

³ Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Celular, Laboratório de Biologia Celular Vegetal, Caixa Postal 6169, 13083-970 Campinas, SP, Brasil, e-mail: alcortelazzo@hotmail.com.

⁴ Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Campus Universitário Darcy Ribeiro, Asa Norte, Caixa Postal 04457, 70910-970 Brasília, DF, Brasil, e-mail: suelimariagomes@gmail.com.

INTRODUÇÃO

Há muito é sabido que órgãos subterrâneos espessados são comuns em plantas do Cerrado (Lindman, 1906; Rizzini & Heringer, 1961; Mantovani & Martins, 1988), embora eles estejam além do olhar da maioria dos observadores. Este bioma apresenta marcante sazonalidade climática e incidência de fogo (Parreira & Cabral, 2011), e as estruturas subterrâneas de suas plantas são uma das adaptações que possibilitam o enfrentamento destes eventos, uma vez que tais órgãos proporcionam o armazenamento de água e de reservas de energia.

A tipologia das estruturas subterrâneas abrange bulbos, sóboles, rizomas, tubérculos, rizóforos, xilopódios, lignotúberas e raízes gemíferas, conforme constatado em diferentes espécies do Cerrado analisadas anatomicamente (Paviani, 1987; Appezzato-da-Glória & Estelita, 2000; Hayashi & Appezzato-da-Glória, 2005, 2007; Vilhalva & Appezzato-da-Glória, 2006a; Alonso & Machado, 2007; Appezzato-da-Glória *et al.*, 2008; Mercadante-Simões *et al.*, 2014). Análises morfo-anatômicas proporcionam a efetiva caracterização dos tipos de sistemas subterrâneos e adequam o uso das terminologias nesta área (Milanez & Moraes-Dallaqua, 2003), possibilitando a identificação da natureza caulinar ou radicular dos diferentes tipos de sistemas subterrâneos (Appezzato-da-Glória, 2015).

Estudos anatômicos apontam a ocorrência de diversos tipos de órgãos subterrâneos para

espécies de Rubiaceae (Baird *et al.*, 1992). Apesar de trabalhos taxonômicos atribuírem a presença de xilopódio muito desenvolvido para espécies de *Galianthe* (Bacigalupo, 1996; Cabral & Bacigalupo 2000; Cabral, 2009), inclusive como um dos caracteres distintivos entre os subgêneros *Galianthe* Griseb e *Ebelia* (Rchb.) E. L. Cabral & Bacigalupo (1997), ainda não há abordagens estruturais que corroborem a ocorrência deste tipo de estrutura nestas plantas.

Rubiaceae é uma das maiores famílias de angiospermas (Robbrecht, 1988) e está entre as mais bem representadas na flora de diferentes regiões brasileiras (Matias & Nunes, 2001; Carvalho *et al.*, 2006; Pinheiro & Monteiro, 2008). São listados 125 gêneros e 1391 espécies de Rubiaceae para a flora do Brasil (Barbosa *et al.*, 2016). A dificuldade de identificação ao nível específico de Rubiaceae é notória, mas duas características são marcantes para a família como um todo, que são a presença de estípulas interpeciolares e coléteres.

Coléteres são relatados não apenas para Rubiaceae, mas também para diversas outras famílias de angiospermas (Fahn, 1979; Thomas, 1991), tais como Apocynaceae (Thomas, 1991; Rio *et al.*, 2002; Simões *et al.*, 2006), Caryocaraceae (Paiva & Machado, 2006), Fabaceae (De-Paula & Oliveira, 2007; Paiva, 2009) e Gentianaceae (Nemomissa, 1997). Eles já foram descritos para vários gêneros de Rubiaceae (Solereeder, 1908; Horner & Lersten, 1968; Van Hove, 1972; Lersten, 1974b), ocorrendo associados principalmente às estípulas (Lersten, 1974b). A presença de coléteres nas

estípulas interpeciolares distingue Rubiaceae dentro da ordem Gentianales (Robbrecht, 1988). A importância taxonômica dos coléteres também se dá no nível infrafamiliar, sendo típica a ocorrência de ráfides nestas estruturas em espécies de Rubioideae (Lersten, 1974b).

As substâncias secretadas pelos coléteres são mucilaginosas ou resinosas, sendo-lhes atribuída a função de proteger o meristema apical e as gemas axilares contra a dessecação, herbivoria e patógenos (Dell, 1977; Thomas *et al.*, 1989; Thomas & Dave, 1990a; Thomas, 1991). Tais secreções são liberadas no meio externo, sendo, portanto, passíveis de ser recolhidas e analisadas, o que pode ser vantajoso para estudos fitoquímicos. Esta técnica foi explorada por Leite (2012), que identificou que a secreção é mais abundante em coléteres de *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum. (Rubiaceae), entre as espécies analisadas.

A análise anatômica é fundamental para a caracterização de estruturas subterrâneas (Milanez & Moraes-Dallaqua, 2003; Appezzato-da-Glória, 2015). O mesmo se aplica às glândulas vegetais, cuja importância taxonômica e ecológica tem sido assinalada para diferentes espécies (Lersten, 1974b, 1975; Robbrecht, 1987; Gonzáles, 1998; Endress *et al.*, 1996; Simões *et al.*, 2004), o que se pretende aqui abordar.

O objetivo deste trabalho é descrever a morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Galianthe grandifolia* (Rubiaceae), uma planta nativa do Cerrado, bem como caracterizar as

glândulas que ocorrem em suas gemas subterrâneas.

MATERIAL E MÉTODOS

Plantas de *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral foram coletadas em cerrado *sensu stricto* situado em Graúna, município de Itirapina, estado de São Paulo, tendo inclusive seu sistema subterrâneo retirado do solo. As exsiccatas testemunhas estão depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC), com os seguintes registros: UEC 146775, UEC 146776 e UEC 146777. O sistema subterrâneo das plantas foi analisado e descrito em sua morfologia externa.

Amostras do eixo principal do sistema subterrâneo jovem e adulto de *G. grandifolia* foram fixadas por 48 h em solução de Karnovsky (Karnovsky, 1965) modificada com o uso de tampão de cacodilato de sódio, sendo posteriormente lavadas no mesmo tampão. Parte das amostras foi estocada em etanol 70% para os estudos anatômicos. As demais amostras seguiram o procedimento para análise sob microscópio eletrônico de varredura (MEV), com pós-fixação em tetróxido de ósmio aquoso 1% por 3 h e desidratação em série etanólica conforme Gomes *et al.* (2008). A desidratação até o ponto crítico do CO₂ foi feita em evaporadora Balzers e a metalização em evaporadora (“sputter coater”) Balzers Bal-Tec SCD 050, com 16 nm de espessura de ouro. As observações foram realizadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biologia

da Unicamp, em equipamento marca Jeol JSM-5800 LV, a 10kV, acoplado a sistema de captura de imagem.

As amostras armazenadas em etanol 70% foram isoladas e desidratadas em série etanólica e infiltradas em historresina (Historesin Leica®) sob vácuo, conforme instruções do fabricante, e em parafina (Johansen, 1940). Secções longitudinais e transversais com 5-12 µm de espessura foram obtidas em micrótomo rotativo, sendo submetidas aos seguintes corantes e testes histoquímicos: azul de toluidina 0,025% em tampão McIlvaine (Vidal, 1977), pH 4,0, para caracterização estrutural e de grupamentos aniônicos; xilidina (Ponceau 2R) 0,1% (Vidal, 1970), pH 2,5, para visualizar proteínas; ácido periódico/reagente de Schiff (PAS) para evidenciar polissacarídeos (Maia, 1979), ácido tânico 5% e cloreto férrico 3% para evidenciar mucilagens (Pizzolato & Lillie, 1973), lugol para amido (Johansen, 1940), timol para frutanos (Johansen, 1940). Cortes oriundos da inclusão em parafina foram corados com safranina: azul de alcian 4:1 (Johansen, 1940). Foram realizados os controles, conforme a literatura acima, para os testes com PAS e ácido tânico/cloreto férrico. Secções transversais das amostras também foram examinadas sob microscópio com luz polarizada.

As lâminas permanentes foram montadas com bálsamo do Canadá e as semipermanentes, com gelatina glicerinada. Os resultados foram registrados através de máquina digital Sony Cyber Shot W7 acoplada ao fotomicroscópio Olympus CX21. As escalas foram obtidas através de lâmina micrométrica.

RESULTADOS

Os indivíduos de *Galianthe grandifolia* apresentam-se no campo formando touceiras. Quando se desenterram as plantas, constata-se que cada touceira (Fig. 1A) corresponde a somente um indivíduo com ramificações subterrâneas que se estendem lateralmente. Trata-se de um gearbusto, que possui sistema subterrâneo monopodial (pivotante), tendo o eixo principal totalmente sob o solo, de consistência lenhosa, com cerca de 6-9 cm de comprimento, além de ramos subterrâneos paralelos ao solo (Fig. 1B). Cada sistema subterrâneo pode estar associado a cerca de 1-7 ramos aéreos, herbáceos, eretos, não-lenhosos, não ramificados, com nós evidentes, onde se inserem folhas opostas (Fig. 1A). Eventualmente ramos aéreos secos, ou queimados, da estação de crescimento anterior, ainda persistem ao lado dos ramos em crescimento, da estação em curso.

O eixo principal do sistema subterrâneo é robusto e roliço, constituído por uma porção superior mais larga e outra inferior mais estreita (Fig. 1B-C). As gemas estão localizadas na região superior, enquanto as raízes laterais são emitidas a partir da parte inferior da estrutura (Fig. 1B-D). As características morfológicas externas e a estrutura interna evidenciaram a natureza mista caulinar (Fig. 1C, E, H) e radicular (Fig. 1C, I-J) deste eixo principal, constituindo um xilopódio. O xilopódio adulto apresenta-se em pleno estágio secundário de crescimento (Fig. 1H-J), sendo revestido por uma periderme delgada (Fig. 1J).

A região superior do xilopódio é espessada, altamente gemífera (Fig. 1B-D) e apresenta estrutura caulinar típica. No xilopódio jovem, já com o câmbio interfascicular formado (Fig. 1E), visualizam-se feixes vasculares colaterais, onde se pode constatar a maturação centrífuga do xilema, com o protoxilema mais interno que o metaxilema, sendo que a medula é ampla e parenquimática. Sob microscopia de luz polarizada, constatou-se que o parênquima acumula grande quantidade de amido, de formato poliédrico-arredondado, medindo até ca. 12 µm de diâmetro (Fig. 1F-G). Na região mediana do xilopódio, perto da porção inferior, ocorre a redução da medula parenquimática (Fig. 1H).

A região inferior do xilopódio também é roliça, com diâmetro menor e mais ou menos uniforme, onde se constatou a maturação centrípeta dos elementos do xilema, com protoxilema exarco (Fig. 1I, seta-losango) e a ausência de medula parenquimática. O centro do órgão é ocupado pelo metaxilema (Fig. 1I, seta), caracterizando sua natureza radicular. As raízes laterais e mais delgadas partem desta região (Fig. 1B-C).

Idioblastos contendo ráfides são abundantes em meio às células parenquimáticas, notadamente na porção caulinar do xilopódio (Fig. 1E), enquanto as drusas são menos frequentes. Idioblastos contendo substâncias fenólicas ocorrem principalmente no córtex do xilopódio (Fig. 1E, G-H).

As numerosas gemas da região caulinar do xilopódio são recobertas por vários catafilos, tendo como padrão de distribuição uma gema

principal (apical), circundada por quatro gemas menores (axilares) (Fig. 1D). A região apresenta numerosas glândulas.

As evidências estruturais e histoquímicas caracterizaram as glândulas presentes nas gemas subterrâneas do xilopódio como sendo coléteres. Eles estão localizados na porção inferior da face adaxial dos catafilos (Fig. 2A, setas), em sua região axilar (Fig. 2B-C) e em posição estipular nos primórdios foliares (Fig. 2D).

Os coléteres medem cerca de 150-450 µm de comprimento. Possuem um núcleo central de células parenquimáticas alongadas, revestidas por epiderme secretora unisseriada e em paliçada (Fig. 2B, D, E-F, H). Perto da gema apical, os coléteres são do tipo padrão, tendo a particularidade de apresentar pedúnculo longo e revestido por células não secretoras, com a cabeça um pouco curva e voltada em direção à gema (Fig. 2E-F). Perto da gema axilar, o pedúnculo é curto ou ausente, constituindo coléteres sésseis (Fig. 2H). Não foi constatado traço vascular nos coléteres analisados. Idioblastos contendo ráfides ocorrem no parênquima, sendo que estes cristais se mostram birrefringentes sob luz polarizada (Fig. 2G).

Nos coléteres, as secreções acumulam-se no espaço periplasmático das células epidérmicas secretoras, inclusive entre estas células, separando-as umas das outras (Fig. 2F). Secreções foram evidenciadas também no meio extracelular (Fig. 2D-F). Elas são viscosas e recobrem as gemas, apresentando aspecto vítreo e quebradiço quando secas. A metodologia de

MEV resultou na formação de grumos das secreções (Fig. 2B, seta).

A presença de mucilagens nos coléteres foi caracterizada através dos resultados positivos para os testes com PAS (Fig. 2E) e com ácido tânico/cloreto férrico (Fig. 2H). O teste com xilidina revelou a presença de proteínas (Fig. 2F).

Após a fase secretora, os coléteres são persistentes e apresentam numerosos idioblastos corados intensamente de verde pelo azul de toluidina (Fig. 2C, asterisco), evidenciando a presença de conteúdo fenólico, o que também foi constatado nos catafilos (Fig. 2C-D).

DISCUSSÃO

A classificação do sistema subterrâneo e suas implicações - O sistema subterrâneo de *Galianthe grandifolia* foi identificado como xilopódio, pois se trata de uma região subterrânea robusta, lenhosa e altamente gemífera, com natureza mista caulinar (Fig. 1E, G) e radicular (Fig. 1H-I), o que coaduna com o conceito assumido para esta estrutura na literatura (Rizzini & Heringer, 1961; Appezzato-da-Glória & Estelita, 2000; Appezzato-da-Glória, 2003). Xilopódio é uma estrutura subterrânea comum em plantas do Cerrado, constituindo uma importante adaptação que possibilita a rebrota após a seca ou o fogo (Rizzini & Heringer, 1961; Coutinho, 1990).

Os resultados anatômicos corroboram a ocorrência de xilopódios em *Galianthe* subgênero *Galianthe*, conforme apontado em

descrições taxonômicas (Cabral, 2009). Este gênero circunscreve 59 espécies e, conforme Cabral (2009), a maioria delas apresenta este tipo de estrutura. No entanto, estudos morfoanatômicos com mais espécies são recomendáveis para uma generalização mais segura. Estes resultados reforçam a distinção entre os subgêneros *Ebelia* e *Galianthe* com base na presença de xilopódio, conforme apontado por Cabral & Bacigalupo (1997). Tendo em vista a morfologia do sistema subterrâneo, propõe-se aqui a aplicação do termo geoarbusto ("geofrutex") para *G. grandifolia*.

Nas savanas africanas, os geoarbustos fazem parte das ditas florestas subterrâneas, ou "underground forests of Africa", conforme White (1976), onde eles vegetam ao lado de plantas bulbosas e árvores que se ramificam subterraneamente (Lens *et al.*, 2000; Timberlake, 2000). Geoarbusto não consta em sistema norte-americano de classificação do hábito das plantas (USDA, 2015), e não tem tido uso comum para espécies da flora brasileira, mas plantas africanas pertencentes a 31 famílias são descritas com esta forma biológica, dentre elas, doze espécies de Rubiaceae (White, 1976). Além da denominação de geoarbustos ("geofrutices"), Rubiaceae africanas também são descritas como arbustos geolenhosos ("geoxylic shrubs", Du Rietz, 1931), tais como espécies de *Cordia* A. Rich. (Delprete & Cortés-B., 2006), *Leptactina* Hook f. (Neuba *et al.*, 2006), *Spermacoce* L. (Dessein *et al.*, 2002, 2003), *Tricalysia* A. Rich. (Robbrecht, 1987), bem como espécies de seis gêneros da tribo Vanguerieae, Ixoroideae (Lens *et al.*, 2000).

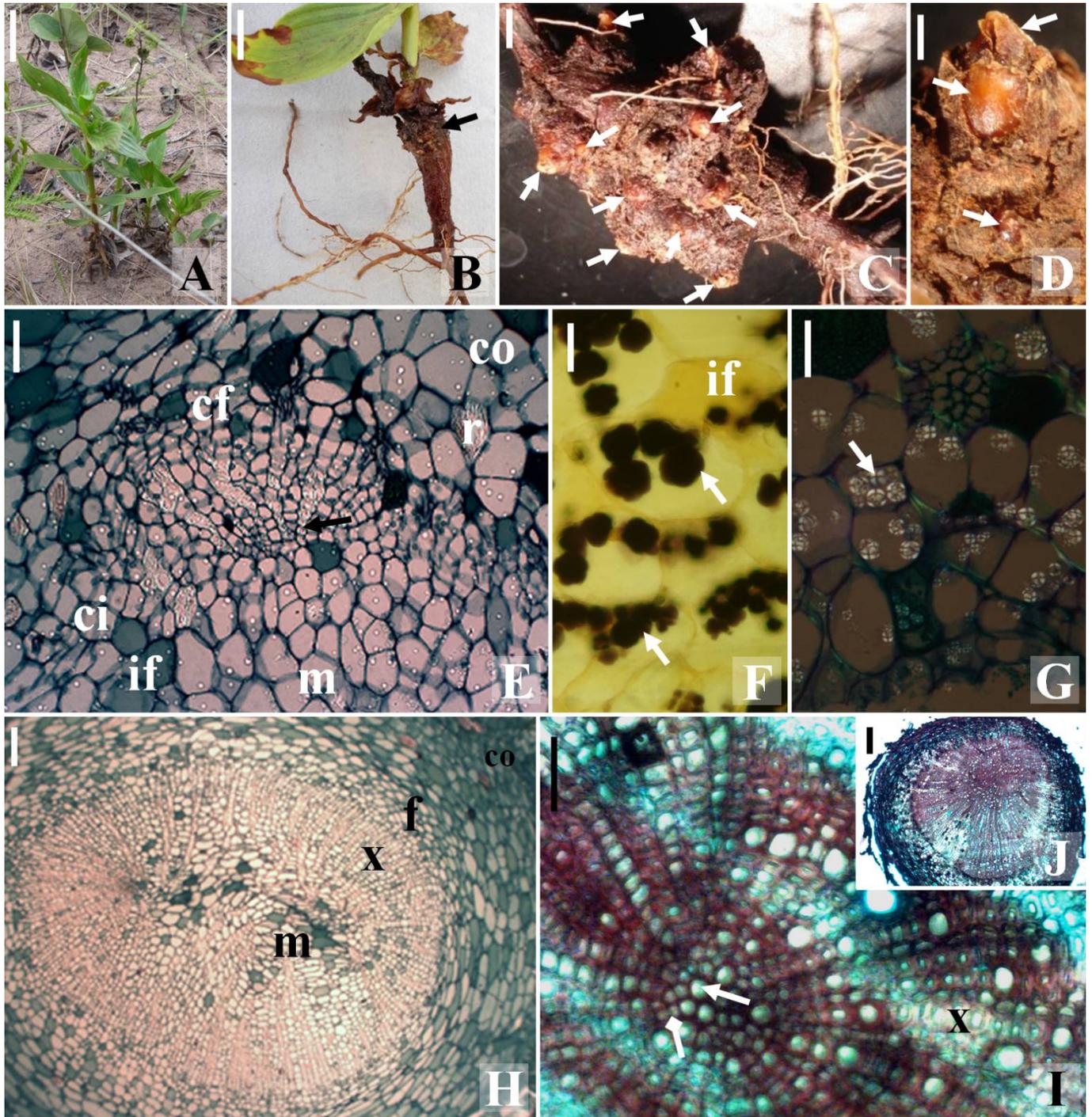


Figura 1. Morfologia externa (A-D) de *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral e secções transversais do xilopódio (E-J): **A.** Parte aérea da planta em cerrado *sensu stricto*; **B-D.** Xilopódio: numerosas gemas (setas) na região proximal e raízes na região distal; **E.** Região caulinar do xilopódio jovem: feixe vascular com maturação centrífuga no xilema (seta), presença de câmbio interfascicular e medula ampla; **F-G.** Grãos-de-amido (setas) no parênquima cortical (F, lugol; G, luz polarizada); **H.** Final da região caulinar: notar medula reduzida; **I-J.** Região radicular do xilopódio: centro ocupado por metaxilema (seta) e protoxilema mais externo (seta-losango). Legenda: cf: câmbio fascicular; ci: câmbio interfascicular; co: córtex; f: floema; if: idioblastos com conteúdo fenólico; m: medula; r: ráfides; x: xilema. Barras: A= 5 cm; B= 2 cm; C= 2mm; D = 2 cm; E, I = 50 µm; F-G= 20 µm, H= 100 µm; J = 200 µm.

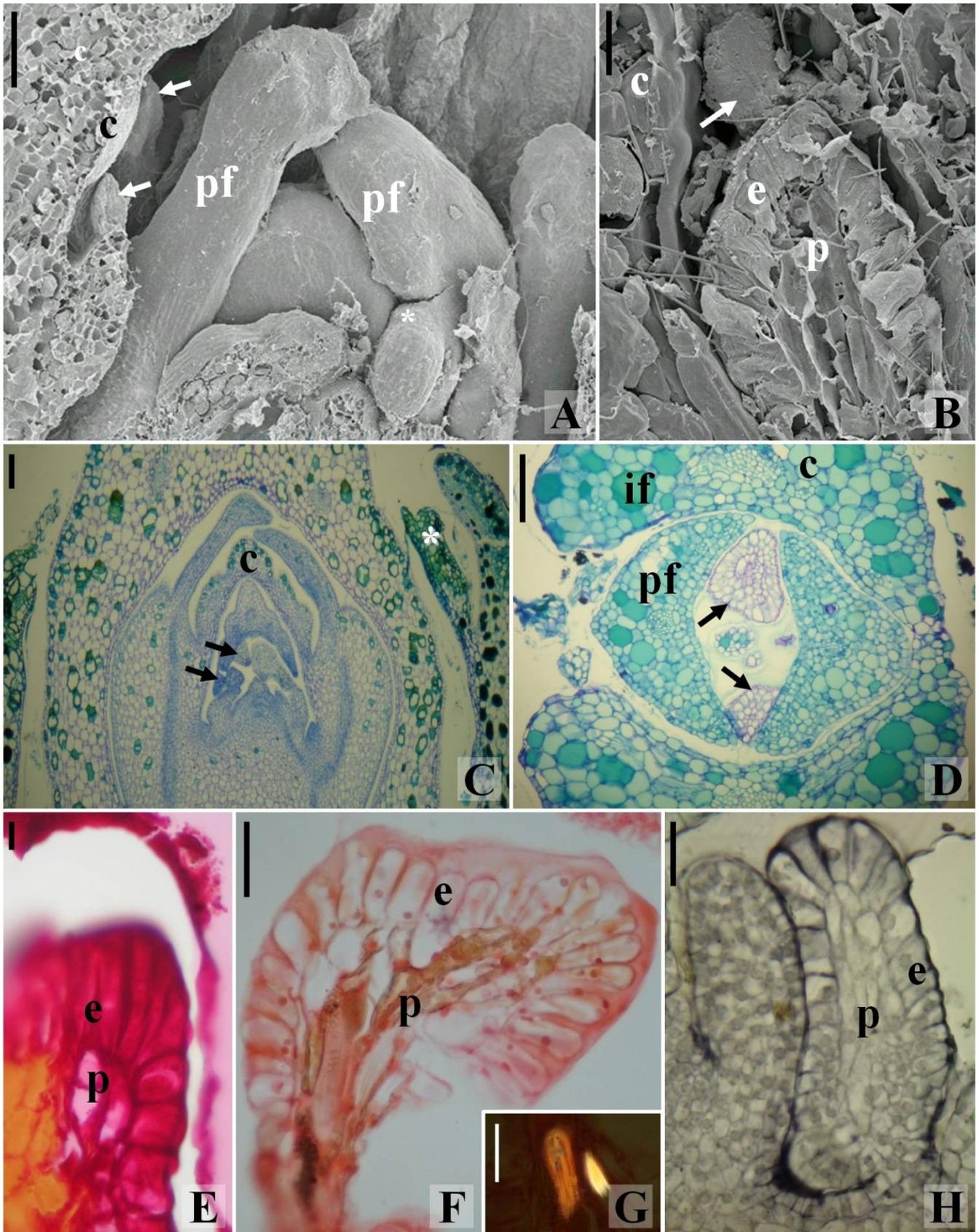


Figura 2. Coléteres em gemas subterrâneas do xilopódio de *Galianthe grandifolia* E.L. Cabral. **A.** Gema (MEV) com coléteres jovens adnatos aos catafilos (setas); **B.** Coléter sésstil em posição axilar no catafilo (MEV), com epiderme em paliçada e secreção (seta); **C.** Secção longitudinal da gema: coléteres jovens (setas) e velhos com conteúdo fenólico (*), adnatos aos catafilos; **D.** Secção transversal da gema com

coléteres (setas) nos catafilos e em posição estipular nos primórdios foliares; **E-F, H.** Testes histoquímicos evidenciando secreção com polissacarídeos (E, teste PAS), proteínas (F, teste xilidina) e mucilagens (H, ácido tânico/cloreto férrico); coléteres do tipo padrão (F) e sésil (H); **G.** Ráfides no parênquima do coléter (luz polarizada). Legenda: c: catafilo; e: epiderme; if: idioblastos com conteúdo fenólico; p: parênquima, pf: primórdio foliar. Barras: A= 200µm; B= 25 µm; C= 200 µm; D, G= 100 µm; E-F, H= 25 µm.

À semelhança do que ocorre na África, a savana brasileira, que é o Cerrado, também apresenta espécies arbóreas subterrâneas, como *Jacaranda decurrens* Cham., muito longeva, que pode alcançar 3.801 anos, conforme Alves *et al.* (2013a). Floresta subterrânea, constituída por dez espécies simpátricas de árvores subterrâneas, foi relatada para Carrancas, Minas Gerais (Alves *et al.*, 2013b). As estratégias de enfrentamento do fogo e do estresse hídrico sazonal evidenciam-se muito semelhantes entre as plantas das savanas africanas e do Cerrado. No entanto, é muito dispar o número de abordagens sobre o que se vê sobre e sob o solo.

Embora geoarbusto, ou arbusto geolenhoso, seja usado para caracterizar um grupo particular de plantas das savanas africanas (White, 1976; Lens *et al.*, 2000; Timberlake, 2000), este termo não tem sido explorado na caracterização da flora savânica do Cerrado. São exceções os trabalhos de Simon *et al.* (2009) e Simon & Pennington (2012), que descrevem arbustos geolenhosos como uma das adaptações das plantas do Cerrado ao ambiente, notadamente o fogo. Além disto, algumas espécies deste bioma têm sido descritas como tendo hábito geolenhoso, como *Simaba tocantina* Devecchi & Pirani, Simaroubaceae

(Devecchi & Pirani, 2015) e no gênero *Pradosia* Liais, Sapotaceae (Alves-Araújo & Alves, 2012). A comparação entre plantas dos dois continentes pode ser muito esclarecedora, pois, embora a diversificação que originou o Cerrado tenha sido única, com mais espécies do que gêneros endêmicos (Simon *et al.*, 2009), a convergência na evolução das vegetações savânicas africana e sul-americana é evidente, culminando em estratégias adaptativas semelhantes entre suas plantas.

Geoarbustos são plantas que apresentam tipicamente regiões subterrâneas lenhosas maciças e ramificadas, com pouca ou nenhuma ramificação acima do solo (Lens *et al.*, 2000). Seus ramos aéreos são anuais ou de curta duração (White, 1976). Com base nesses conceitos, verifica-se que o termo geoarbusto também se aplica à *G. grandiflora* e possivelmente a outras espécies do Cerrado. Considera-se aqui que plantas xilopodíferas pertencem à forma de vida dos geoarbustos, o que amplia a ocorrência geográfica deste grupo de plantas para além das savanas africanas, passando a incluir todo o Cerrado. Estas plantas são ditas funcionalmente herbáceas (Simon *et al.*, 2009), posto que emitem ramos aéreos anuais, frequentemente não lenhosos, embora sejam

perenes e lenhosas em seus sistemas subterrâneos, que as perpetua por ser portador de gemas.

A classificação do hábito ou forma de vida das plantas parece clara (USDA, 2015), mas situações intermediárias podem ser controversas. Se isto ocorre na caracterização das plantas com ramos aéreos, em relação às de ramos subterrâneos – que são difíceis de avaliar em sua extensão – o quadro é mais complexo ainda. Neste sentido, uma mesma espécie, *Andira humilis* Mart. ex Benth., tem sido referida como árvore subterrânea (Handro, 1969) e também como subarbusto geolenhoso, ou “geoxylic suffrutex”, conforme White (1976). De modo semelhante, *G. grandifolia*, foi classificada como subarbusto (Oliveira & Godoy, 2007) e como erva com sistema subterrâneo espessado (Zappi *et al.* 2014). Quando não há condições de estabelecer se é uma árvore subterrânea ou um geoarbusto, o termo geófito pode ser usado.

As estruturas subterrâneas de geoarbustos não são homólogas, pois podem ter medula ou xilema no centro (Lens *et al.*, 2000), ou seja, podem ter estrutura caulinar ou radicular, respectivamente, ou, como no caso do xilopódio de *G. grandiflora*, podem ter natureza mista.

Estudo anatômico - As gemas do xilopódio de *G. grandifolia* apresentam glândulas associadas aos seus catafilos e primórdios foliares (Fig. 2). A caracterização estrutural (Fig. 2A-D) e histoquímica (Fig. 2E-F, H, discussão mais adiante) fundamenta a identificação destas estruturas secretoras como coléteres. As características morfo-anatômicas constatadas no

presente trabalho estão em consonância com aquelas relatadas para coléteres de outras espécies de Rubiaceae, quais sejam: estruturas claviformes, constituídas por uma camada de células epidérmicas secretoras em paliçada, com cutícula fina e núcleo parenquimático (Lersten, 1974a, 1974b; Thomas *et al.*, 1989; Thomas & Dave, 1990a; Thomas, 1991; Klein *et al.*, 2004; Miguel *et al.*, 2006, 2009).

Os coléteres podem apresentar diversos formatos: padrão (“standard”), padrão reduzido, intermediário, escova (“brushlike”) e dendroide (Lersten, 1974b, 1975), além dos tipos alado e filiforme (Robbrecht, 1987), bem como os lacrimiformes, os sésseis e aqueles na forma de tróclea (González, 1998). A diversidade morfológica dos coléteres e sua localização constituem caracteres taxonômicos com uso inclusive em filogenias sobre Apocynaceae (Endress *et al.*, 1996; Simões *et al.*, 2004). Coléteres são relatados para a região nodal e estipular em espécies de Rubiaceae, mas apresentam uma localização mais diversificada em outros grupos de plantas, podendo ser encontrados nas folhas, brácteas, bractéolas, cálices e corolas (Thomas, 1991; Barreiro & Machado, 2007; Gomes *et al.*, 2008). Coléteres já foram relatados até mesmo em embriões de espécies de *Chamaecrista* Moench, Fabaceae (De Paula & Oliveira, 2007). Todas estas estruturas são aéreas e ainda não há registro da ocorrência de coléteres em órgãos subterrâneos.

Coléteres nas estípulas foram assinalados na descrição taxonômica do gênero *Galianthe* (Delprete & Cortés-B., 2006), mas estudos

anatômicos sobre estas estruturas ainda não tinham sido realizados. Os resultados aqui obtidos corroboram as observações morfológicas externas relatadas por Delprete & Cortés-B. (2006).

Estas glândulas podem ocorrer em órgãos vegetativos e reprodutivos aéreos de diversas famílias de dicotiledôneas, sendo mais comuns em gemas e folhas jovens do que em órgãos adultos e/ou reprodutivos (Fahn, 1979; Thomas, 1991). A presença de coléteres é comum em Rubiaceae, principalmente na superfície adaxial das estípulas foliares (Solereider, 1908; Horner & Lersten, 1968; Van Hove, 1972; Lersten, 1974b; Thomas, 1991), podendo ser encontrados em pecíolos (Johansson, 1987), no cálice (Dave *et al.*, 1988; Barreiro & Machado, 2007), em brácteas, bractéolas e corola (Thomas & Dave, 1989b). Estas estruturas foram assinaladas até mesmo em embriões, na axila dos cotilédones, neste caso em Fabaceae (De-Paula & Oliveira, 2007). Em *G. grandifolia*, os coléteres foram encontrados nas gemas caulinares subterrâneas do xilopódio, associadas aos catafilos e primórdios foliares. Aparentemente não há qualquer registro anterior da ocorrência de coléteres em sistemas subterrâneos de plantas, sendo este um dado que se destaca no presente trabalho como uma informação inédita.

A ocorrência de coléteres como glândulas subterrâneas é novidade científica, mas de fato não é surpreendente. Eles estão amplamente presentes nas gemas aéreas de diversas plantas, notadamente em Rubiaceae. O desenvolvimento do hábito gearbustivo certamente incluiu a

formação de gemas subterrâneas e, junto com elas, os coléteres. Parece evidente que seria questão de se investigar as gemas subterrâneas para que seus coléteres viessem a ser notados, como ocorreu no presente trabalho. Desta forma, o presente relato é inédito, mas provavelmente coléteres subterrâneos não sejam tão incomuns na natureza, especialmente em espécies xilopodíferas, já que estas possuem numerosas gemas subterrâneas. A evolução destas estruturas carece ainda de análises filogenéticas, a fim de determinar se os coléteres subterrâneos desenvolveram-se anteriormente, concomitantemente ou após o hábito gearbustivo.

Há relatos de emergências do tipo coléter medindo 1 mm (Rio *et al.*, 2002; Schwarz & Furlan, 2002) e até mais de 2,6 mm (Lersten, 1974b), mas o comprimento dos coléteres examinados (150-450 μm) está dentro da faixa mais comumente relatada na literatura sobre estas estruturas (Miguel *et al.*, 2006; Paiva & Machado, 2006; Barreiro & Machado, 2007).

O coléter pedunculado de *G. grandifolia* encaixa-se no tipo padrão (“standard”) descrito por Lersten (1974a), sendo este o mais comum em Rubiaceae; espécies desta família também podem apresentar outros tipos de coléteres: padrão-reduzido, dendróide, escova, alado e filiforme (Thomas, 1991). Já o coléter do tipo sésil tem morfologia semelhante à do tipo padrão, faltando apenas o pedúnculo, e foi relatado para *Mesechites mansoana* (A.DC.) Woodson, Apocynaceae (Simões *et al.*, 2006).

Simões *et al.* (2006) postularam hipóteses sobre a evolução dos coléteres em Apocynaceae, inclusive os do tipo padrão e os sésseis. A importância taxonômica e filogenética das características dessas estruturas foi assinalada precocemente na literatura (Lersten, 1974a, 1974b, 1975; Thomas, 1991), mas abordagens evolutivas estão apenas no seu início, com resultados ainda inconclusivos, e aparentemente este tipo de enfoque ainda não foi testado para Rubiaceae. Para tanto, é necessário que coléteres sejam considerados em trabalhos filogenéticos desta família.

A comprovação de que as estruturas aqui discutidas são coléteres é feita através da análise morfológica e de suas secreções. A morfologia dos coléteres encontrados em *G. grandifolia*, com núcleo parenquimático e epiderme em paliçada (Fig. 2), coaduna com aquela descrita para as emergências secretoras e não vascularizadas, embora coléteres também possam se apresentar sob a forma de glândulas vascularizadas, ou mesmo tricomas (Horner & Lersten, 1968; Fahn, 1990; Klein *et al.*, 2004; Miguel *et al.*, 2006, 2009).

A vascularização não é obrigatória nestas glândulas. Dentro de um mesmo gênero, *Prestonia* R. Br (Apocynaceae), há espécies com coléteres vascularizados e outras os têm avasculares (Rio *et al.*, 2002). Em Rubiaceae, os coléteres dendroides de *Alibertia sessilis* (Barreiro & Machado, 2007) não têm tecidos vasculares, que também não são mencionados para coléteres de 296 espécies de *Psychotria* descritos por Lersten (1974a), além de outras

espécies deste gênero (Quinteiro *et al.*, 2006; Vitarelli & Santos, 2010). Já *Simira glaziovii* (K.Schum.) Steyerf. possui coléteres vascularizados, enquanto outras espécies do mesmo gênero, não (Klein *et al.*, 2004).

A vascularização independe do tamanho da estrutura, já que coléteres maiores, com 1 mm de comprimento, podem ser avasculares (Rio *et al.*, 2002), enquanto coléteres menores, com cerca 450 µm de comprimento, podem exibir traços vasculares (Apezato-da-Glória & Estelita, 2000; Rio *et al.*, 2002). Conforme ressaltado por Rio *et al.* (2002), é essencial a obtenção de cortes seriados para analisar a vascularização destas estruturas.

O tecido que reveste as emergências do tipo coléter é formado por células epidérmicas, pois se trata de estruturas secretoras externas, cujo revestimento tem origem a partir da protoderme (Apezato-da-Glória & Estelita, 2000; Klein *et al.*, 2004; Paiva, 2009). Há referência a este revestimento como tecido epitelial (Apezato-da-Glória & Estelita, 2000; Schwarz & Furlan, 2002), mas este conceitualmente origina-se a partir do meristema fundamental, recobrando estruturas secretoras internas, tais como canais e cavidades (Fahn, 1979, 1990). Epiderme em paliçada parece o termo mais adequado.

Propõe-se aqui a classificação em origem mista e simples para os coléteres. Os tecidos constitutivos de coléteres semelhantes aos aqui analisados podem ter origem protodérmica e do parênquima fundamental (Apezato-da-Glória & Estelita, 2000; Klein *et al.*, 2004), o que

qualifica estas glândulas como emergências. Esta seria uma origem mista e parece ser a mais comum, onde o eixo central parenquimático tem continuidade com o parênquima do órgão em que o coléter está inserido e apresenta células distais mais alongadas. Outro tipo de origem seria a simples, onde o coléter forma-se exclusivamente a partir da protoderme (Paiva & Machado, 2006; Paiva, 2009). Isto parece ser mais raro e aparentemente resulta em coléteres com células isodiamétricas, com formato mais homogêneo (Paiva, 2009), constituindo tricomas pluricelulares. A presença de epiderme em paliçada revestindo o núcleo parenquimático evidencia a provável origem mista dos coléteres aqui estudados, qualificando-os como emergências e não tricomas.

Nos coléteres foliares de *Caryocar brasiliense* Cambess (Caryocaraceae), a cutícula é bem conspícua nas células em paliçada e a secreção acumula-se no espaço subcuticular, eventualmente levando à ruptura da cutícula (Paiva & Machado, 2006). Neste caso, as células epidérmicas se mantêm compactas entre si e forma-se um espaço contínuo sob a cutícula afastada, e, quando esta se rompe, seus remanescentes podem ser constatados e a superfície do coléter se mostra bulada, como pode ser observado nos resultados obtidos por Paiva & Machado (2006). Estes aspectos não foram constatados em *G. grandifolia*, portanto o processo secretório é diferente deste.

Já em certas espécies de Rubiaceae, não há evidências de ruptura cuticular para liberação de secreções. Nestes casos, a cutícula apresenta-

se muito delgada (Miguel *et al.*, 2006, 2009). Ausência de cutícula foi relatada para coléteres dendroides em *Alibertia sessilis* (Vell.) K.Schum. (Barreiro & Machado, 2007). Este último aspecto necessita de confirmação, pois a análise histoquímica não foi inequívoca quanto à falta de cutícula. A confirmar esta informação, tais coléteres dendroides seriam um excelente material para se analisar a expressão gênica relativa à formação da cutícula.

Coléteres sem espaço subcuticular seria um caráter conservativo em coléteres de Rubiaceae (Klein *et al.*, 2004; Miguel *et al.*, 2006, 2009; Vitarelli & Santos, 2010), mas não se comprovou isto na espécie aqui estudada. Em *G. grandifolia*, a cutícula mostrou-se íntegra nos coléteres examinados, inclusive com um notável acúmulo de secreções no espaço periplasmático (Fig. 2F). Há acúmulo de secreções inclusive entre células vizinhas, resultando no afastamento entre as mesmas. São evidências do acúmulo de substâncias no espaço periplasmático: ausência de fragmentos de cutícula rompida; superfície dos coléteres relativamente lisa; formato irregular das células epidérmicas secretoras distalmente, numa acomodação que é possibilitada pelo delgado envoltório de parede celular ante a pressão exercida pelas secreções acumuladas.

Enquanto está clara a liberação das secreções através da ruptura cuticular em *C. brasiliense* (Paiva & Machado, 2006), o mesmo não ocorre no caso das secreções acumuladas no espaço periplasmático (Klein *et al.*, 2004; Miguel *et al.*, 2006, 2009; Paiva, 2009). Possivelmente

poros transcuticulares liberam as secreções no meio externo, mas são necessários estudos que esclareçam este mecanismo.

A identificação das secreções é um passo definitivo para qualificar se uma estrutura é um coléter ou não. Coléteres são estruturas secretoras externas que se caracterizam por produzir secreções viscosas e ricas em mucilagem (Fahn, 1979), o que foi comprovado pela histoquímica aqui relatada.

Os testes histoquímicos permitiram detectar também a presença de proteínas, polissacarídeos e compostos fenólicos nas secreções. Estas substâncias, isoladamente ou em misturas complexas, foram igualmente detectadas em coléteres de diferentes táxons (Horner & Lersten, 1968; Thomas & Dave, 1989a, 1989c, 1990b; Thomas *et al.*, 1989; Appezzato-da-Glória & Estelita, 2000; Klein *et al.*, 2004), além de resinas (Solereeder, 1908; Fahn, 1979; Barreiro & Machado, 2007).

Entre as funções atribuídas às substâncias secretadas pelos coléteres, tem-se: proteção contra a dessecação e repelente de insetos (Smith, 1963; Curtis & Lersten, 1974); proteção da região do meristema caulinar contra herbívoros e patógenos (Dell, 1977); via para entrada e nutrição de bactérias nodulantes em folhas (Horner & Lersten, 1968; Lersten, 1975); atração de parasitóides ou predadores de herbívoros, promovendo uma defesa indireta (Langenheim, 2003).

As funções acima têm sido atribuídas a coléteres como estruturas aéreas e a extensão das mesmas aos coléteres subterrâneos deve ser mais

bem analisada. No Cerrado, durante a estação seca, a disponibilidade de água decresce mais rapidamente nas camadas superficiais do solo, enquanto tal disponibilidade é mais estável nas camadas mais profundas (Nardoto *et al.*, 1998); estas últimas não são alcançadas pelo xilopódio de *G. grandifolia*. A região gemífera do xilopódio, onde se situam coléteres e catafilos, localiza-se perto da superfície e pode-se desidratar devido à sua exposição ao aquecimento do solo pelo sol e pelo fogo, comum neste bioma. A secreção dos coléteres é altamente hidrofílica e pode estar protegendo as gemas caulinares contra dessecação, resguardando assim o desenvolvimento meristemático (Thomas, 1991). No caso, os meristemas estão dormentes e protegidos não só pelas secreções, mas também pelos catafilos.

As secreções dos coléteres subterrâneos em *G. grandifolia* podem também estar protegendo as gemas caulinares do xilopódio contra a herbivoria. A presença de ráfides e drusas corrobora esta hipótese (Fig. 2I). Estes tipos de cristais foram constatados no parênquima interno de coléteres de outras espécies de Rubiaceae (Lersten, 1974a; Barreiro & Machado, 2007; Miguel *et al.*, 2009; Vitarelli & Santos, 2010). Cristais estão presentes nos coléteres de 35 das 108 espécies de *Psychotria* (Rubiaceae) dos neotrópicos, mas são raros entre as 188 espécies do resto do mundo (Lersten, 1974a). Sua função ainda não está bem definida na literatura, mas talvez contribuam para tornar os coléteres mecanicamente mais indigestos, mesmo no caso dos coléteres subterrâneos, onde

estes cristais podem ser dissuasivos de possíveis herbívoros que vivem sob a terra, *e.g.* cupins e larvas (especialmente coleópteros) subterrâneos, mamíferos roedores e nematoides.

Em síntese, são características que corroboram a hipótese protetora dos coléteres subterrâneos em *G. grandifolia*: sua localização perto das zonas meristemáticas; presença de mucilagens, que são hidrofílicas, e de ráfides; proximidade com os catafilos protetores; grande quantidade de compostos fenólicos nas secreções e em idioblastos de coléteres velhos.

As funções apontadas acima constituem hipóteses que têm mais fundamentação teórica do que uma efetiva comprovação experimental, tanto para os coléteres aéreos, como para os subterrâneos. O conhecimento sobre estas estruturas secretoras carece de estudos ecológicos que abordem as relações entre as secreções da planta e os fatores bióticos (pragas e patógenos) e abióticos (estresse hídrico e fogo) do ambiente em que as plantas vivem. A caracterização morfológica dos coléteres e da natureza das secreções está bem documentada na literatura, mas há carência de estudos que comprovem efetivamente a função das secreções, abrangendo inclusive seus efeitos sobre pragas e patógenos, especialmente aqueles presentes no solo, tais como nematóides, fungos e bactérias fitopatogênicos.

Investigações adicionais serão interessantes, principalmente com o intuito de determinar se o desenvolvimento das gemas do xilopódio acarreta a queda ou não dos catafilos subterrâneos e de seus coléteres, bem como

comparar a estrutura e as secreções de coléteres aéreos versus subterrâneos em *G. grandifolia*.

O xilopódio caracteriza-se como um típico órgão armazenador de amido em *G. grandifolia*. Este polissacarídeo em geral não é abundante em xilopódios e localiza-se em células parenquimáticas do xilema ou do floema (Rizzini & Heringer, 1961; Paviani, 1974; Milanez & Moraes-Dallaqua, 2003; Vilhalva & Appezzato-da-Glória, 2006b; Silva *et al.*, 2015), e não no parênquima amilífero típico de raízes e caules tuberosos. Várias plantas de Cerrado acumulam em seus sistemas subterrâneos carboidratos, tais como amido e frutano, sendo que essas reservas são prontamente utilizadas na produção de gemas, permitindo o rebrotamento de órgãos aéreos perdidos durante a ação do fogo ou seca prolongada (Sajo & Menezes, 1986; Figueiredo-Ribeiro *et al.*, 1991; Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro, 1993; Hayashi & Appezzato-da-Glória, 2005; Vilhalva & Appezzato-da-Glória, 2006a, 2006b; Silva *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2016).

CONCLUSÃO

Foi confirmada anatomicamente a ocorrência de xilopódio em *Galianthe* subgênero *Galianthe*, corroborando o uso desta terminologia na literatura, subsidiando a taxonomia do grupo, em particular a distinção de subgêneros *Galianthe* e *Ebelia*.

Galianthe grandifolia constitui um geoarbusto, tendo amido como reserva principal em seu xilopódio. As glândulas das gemas do xilopódio constituem coléteres, sendo este o

primeiro relato destas estruturas secretoras em órgãos subterrâneos.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq, pela Bolsa de Doutorado concedida à primeira autora.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONSO, A.A. & MACHADO, S.R. 2007. Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany** 55: 749-758.
- ALVES, R.J.V., SILVA, N.G.; FERNANDES-JÚNIOR A.J.; GUIMARÃES A.R. 2013a. Longevity of the Brazilian underground tree *Jacaranda decurrens* Cham. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 85: 671-677.
- ALVES, R.J.V.; SILVA, N.G.; GUIMARÃES, A.R.; ANTUNES, K.; FERNANDES-JÚNIOR, A. 2013b. Florestas subterrâneas: um tipo raro e ameaçado de Vegetação. **Anais do 64º Congresso Nacional de Botânica**, Belo Horizonte, 10-15 de Novembro de 2013.
- ALVES-ARAÚJO, A. & ALVES, M. 2012. Two new species and a new combination of Neotropical Sapotaceae. **Brittonia** 64: 23-29.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. & ESTELITA, M.E.M. 2000. Development, structure and distribution of colleters in *Mandevilla illustris* e *M. velutina* (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica** 23: 113-120.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2003. **Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil**. Ed. A.S. Pinto, Ribeirão Preto. 80p.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2015. **Morfologia de sistemas subterrâneos de plantas**. 3i Editora, Belo Horizonte. 160p.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CURY, G.; SOARES, M.K.M.; ROCHA, R.; HAYASHI, A.H. 2008. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. **The Journal of the Torrey Botanical Society** 135: 103-113.
- BACIGALUPO, N.M. 1996. Rubiaceae Juss. *In*: L.J. Novara. Flora del valle de Lerma. **Aportes Botánicos de Salta – Serie Flora** 4(3): 1-46.
- BAIRD, J.H.; DUTE, R.R.; DICKENS, R. 1992. Ontogeny, anatomy, and reproductive biology of vegetative reproductive organs of *Diodia virginiana* L. (Rubiaceae). **International Journal of Plant Sciences** 153(3): 320-328.
- BARBOSA, M.R.; TAYLOR, C.; CABRAL, E.; JARDIM, J.G.; PEREIRA, M.S.; CALIÓ, M.F.; PESSOA, M.C.R.; SALAS, R.; SOUZA, E.B.; DI MAIO, F.R.; MACIAS, L.; ANUNCIAÇÃO,

- E.A. da; GERMANO FILHO, P.; OLIVEIRA, J.A.; BRUNIERA, C.P.; M. GOMES; DE TONI, K.; FIRENS, M.; ZAPPI, D. 2016. Rubiaceae. *In: Lista de espécies da flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB210>. Acesso em 15 abr 2016.
- BARREIRO, D.P. & MACHADO, S.R. 2007. Coléteres dendróides em *Alibertia sessilis* (Vell.) K. Schum., uma espécie não-nodulada de Rubiaceae. **Revista Brasileira de Botânica** 30(3): 387-399.
- CABRAL, E.L. & BACIGALUPO, N.M. 1997. Revisión del género *Galianthe* subg. *Ebelia* stat. nov. (Rubiaceae: Spermaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** 84: 857-877.
- CABRAL, E.L. & BACIGALUPO, N.M. 2000. Novidades taxonómicas en *Galianthe* y *Borreria* (Rubiaceae, Spermaceae). **Bonplandia** 10(1-4): 119-128.
- CABRAL, E.L. 2009. Revisión sinóptica de *Galianthe* subgen. *Galianthe* (Rubiaceae: Spermaceae), con una sección nueva. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 96(1): 27-60.
- CARVALHO, F.A.; NASCIMENTO, M.T.; BRAGA, J.M.A. 2006. Composição e riqueza florística do componente arbóreo da Floresta Atlântica submontana na região de Imbaú, Município de Silva Jardim, RJ. **Acta Botanica Brasilica** 20(3): 727-740.
- COUTINHO, L.M. 1990. Fire in the Tropical Biota - Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado. **Ecological Studies** 84: 82-105.
- CURTIS, J.D. & LERSTEN, N.R. 1974. Morphology, seasonal variation and function of resin glands on buds and leaves of *Populus deltoides* (Salicaceae). **American Journal of Botany** 61: 835-845.
- DAVE, Y.; KURIACHEN, P.M.; THOMAS, V. 1988. Development, structure and senescence of colleters in *Gardenia lucida* Roxb. (Rubiaceae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae** 57(1): 3-7.
- DE PAULA, O.C. & OLIVEIRA, D.M.T. 2007. Ocorrência de coléteres em embriões de três espécies de *Chamaecrista* Moench (Fabaceae: Caesalpinioideae). **Revista Brasileira de Biociências** 5: 348-350.
- DELL, B. 1977. Distribution and function of resin and glandular hairs in Western Australian plants. **Journal of Proceedings of the Royal Society of Western Australia** 59: 119-123.
- DELPRETE, P.G. & CORTÉS-B, R. 2006. A synopsis of the Rubiaceae of the states of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, Brazil, with a key to genera, and a preliminary species list. **Revista de Biologia Neotropical** 3(1): 13-96.

- DE-PAULA, O.C. & OLIVEIRA, D.M.T. 2007. Ocorrência de coléteres em embriões de três espécies de *Chamaecrista* Moench (Fabaceae: Caesalpinioideae). **Revista Brasileira de Biociências** 5: 348-350.
- DESSEIN, S.; JANSEN, S.; ROBBRECHT, E.; SMETS, E. 2002. A new species of *Spermacoce* (Rubiaceae) from the Manika high plateau (Katanga; R. D. Congo). **Nordic Journal of Botany** 22(5): 513-523.
- DESSEIN, S.; NTORE, S.; ROBBRECHT, E. & SMETS, E. 2003. Pollen and seeds reveal that *Spermacoce thymoidea* s.l. (African Rubiaceae, Spermacoceae) represents three endemic or disjunct species from the zambesian high plateaus. **Systematic Botany** 28(1): 130-144.
- DEVECCHI, M.F. & PIRANI, J.R. 2015. A new species of *Simaba* sect. *Grandiflorae* (Simaroubaceae) from Jalapão region, Tocantins, Brazil. **Phytotaxa** 2: 167-174.
- DU RIETZ, G.E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. **Series Acta phytogeographica Suecica** 3: 1-95. Disponível em: <https://www.diva-portal.org/smash/get/diva2:565457/FULLTEXT01.pdf>. Acesso em 15 abr 2016.
- ENDRESS, M.E.; SENNBLAD, B.; NILSSON, S.; CIVEYREL, L.; CHASE, M.W.; HUYSMANS, S.; GRAFSTRÖM, E.; BREMER, B. 1996. A phylogenetic analysis of Apocynaceae s. str. and some related taxa of the Gentianales: a multidisciplinary approach. **Opera Botanica Belgica** 7: 52-102.
- FAHN, A. 1979. **Secretory tissues in plants**. Academic Press Inc., London. 302p.
- FAHN, A. 1990. **Plant anatomy**. 4th ed. Pergamon Press, Oxford. 588p.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; ISEJIMA, E.M.; DIAS-TAGLIACOZZO, G.M.; CARVALHO, M.A.M. & DIETRICH, S.M.C. 1991. The physiological significance of fructan accumulation in Asteraceae from the Cerrado. **Ciência e Cultura** 43: 443-446.
- GOMES, S.M.; KINOSHITA, L.S.; CASTRO, M.M. 2008. Hemisincarpia e nectário apendicular enfocados através de ontogênese floral em *Mandevilla velame* (A. St.-Hil.) Pichon, Apocynoideae. **Revista Brasileira de Botânica** 31(1): 81-93.
- GONZÁLES, A. 1998. Colleters in *Turnera* and *Piriqueta* (Turneraceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** 128: 215-228.
- HANDRO, W. 1969. Contribuição ao estudo da unidade de dispersão e da plântula de *Andira humilis* Mart. ex Benth. (Leguminosae-Lotoideae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 41(2): 286-287.

- HAYASHI, A.H. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2005. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany** 53(3): 273-279.
- HAYASHI, A.H. & APPEZZATO-DA-GLORIA, B. 2007. Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** 50: 979-988.
- HORNER, H.T. & LERSTEN, N.R. 1968. Development, structure and function of secretory trichomes in *Psychotria bacteriophila* (Rubiaceae). **American Journal of Botany** 55: 1089-1099.
- JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill, New York. 523p.
- JOHANSSON, J.T. 1987. Revision of the genus *Prismatomeris* Thw. (Rubiaceae, Morindeae). **Opera Botanica** 94: 1-62.
- KARNOVSKY, M.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative in high osmolality for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology** 27: 137-138.
- KLEIN, D.E.; GOMES, V.M.; SILVA NETO, S.J.; CUNHA, M. 2004. The structure of colleters in several species of *Simira* (Rubiaceae). **Annals of Botany** 94: 733-740.
- LANGENHEIM, J.H. 2003. **Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany**. Timber Press, Cambridge. 586p.
- LEITE, R.G. 2012. Anatomia de coléteres e natureza química das secreções em quatro espécies de plantas nativas do Cerrado e seu papel ecológico em *Himatanthus obovatus* (Apocynaceae). Dissertação de Mestrado,. Universidade de Brasília, Brasília, DF. 91 p.
- LENS, F.; JANSEN, S.; ROBBRECHT, E.; SMETS, E. 2000. Wood anatomy of the Vanguerieae (Ixoroideae-Rubiaceae), with special emphasis on some geofrutices. **IAWA Journal** 21(4): 443-455.
- LERSTEN, N.R. 1974a. Morphology and distribution of colleters and crystals in relation to the taxonomy and bacterial leaf nodule symbiosis of *Psychotria* (Rubiaceae). **American Journal of Botany** 61: 973-981.
- LERSTEN, N.R. 1974b. Colleter morphology in *Pavetta*, *Neorosea* and *Tricalysia* (Rubiaceae) and its relationship to the bacterial leaf nodule symbiosis. **Botanical Journal of the Linnean Society** 69: 125-136.
- LERSTEN N.R. 1975. Colleter types in Rubiaceae, especially in relation to the bacterial leaf nodule symbiosis. **Botanical Journal of the Linnean Society** 71: 311-319.

- LINDMAN, C.A.M. 1906. **A vegetação no Rio Grande do Sul**. Loefgren, Porto Alegre. 378p.
- MAIA, V. 1979. **Técnica histológica**. 2 Ed. Atheneu Editora, São Paulo. 246p.
- MANTOVANI, W. & MARTINS, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies de Cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** 11: 101-112.
- MATIAS, L.Q. & NUNES, E.P. 2001. Levantamento florístico da Área de Proteção Ambiental de Jericoacoara, Ceará. **Acta Botanica Brasilica** 15(1): 35-43.
- MERCADANTE-SIMÕES, M.O.; MAZZOTTINI-DOS-SANTOS, H.C.; NERY, L.A.; FERREIRA, P.R.B.; RIBEIRO, L.M.; ROYO, V.A.; OLIVEIRA, D.A. 2014. Structure, histochemistry and phytochemical profile of the bark of the sobol and aerial stem of *Tontelea micrantha* (Celastraceae - Hippocrateoideae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 86(3): 1167-1179.
- MIGUEL, E.C.; GOMES, V.M.; OLIVEIRA, M.A.; CUNHA, M. 2006. Colleters in *Bathysa nicholsonii* K. Schum. (Rubiaceae): ultrastructure, secretion protein composition, and antifungal activity. **Plant Biology** 8(5): 715-722.
- MIGUEL, E.C.; MORAES, D.G.; CUNHA, M. 2009. Stipular colleters in *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra (Rubiaceae): micromorphology, anatomy and crystals microanalysis. **Acta Botanica Brasilica** 23(4): 1034-1039.
- MILANEZ, C.R.D. & MORAES-DALLAQUA, M.A. 2003. Ontogeny of the subterranean system of *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Fabaceae). **Revista Brasileira de Botânica** 26(3): 415-427.
- NARDOTO, G.B.; SOUZA, M.P.; FRANCO, A.C. 1998. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento. **Revista Brasileira de Botânica** 21(3): 313-319.
- NEMOMISSA, S. 1997. Floral character states of the Northeast and Tropical East African *Swertia* species (Gentianaceae). **Nordic Journal of Botany** 17: 145-156.
- NEUBA, R.F.D.; ROBBRECHT, E.; DE BLOCK, P. 2006. Intraspecific variation and ecogeography of *Leptactina benguelensis* (Rubiaceae-Pavetteae). **Belgian Journal of Botany** 139(2): 233-251.
- OLIVEIRA, R.B. & GODOY, S.A.P. 2007. Composição florística dos afloramentos rochosos do Morro do Forno, Altinópolis, São Paulo. **Biota Neotropica** 7: 37-47.
- PAIVA, E.A.S. & MACHADO, S.R. 2006. Colleters in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) ontogenesis, ultrastructure and

- secretion. **Brazilian Journal of Biology** 66: 301-308.
- PAIVA, E.A.S. 2009. Occurrence, structure and functional aspects of the colleters of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae, Caesalpinioideae). **C.R. Biologies** 332: 1078-1084.
- PARREIRA, R.R.P. & CABRAL, I.L.L. 2011. Agentes causadores das queimadas no Parque Nacional de Chapada dos Guimarães - MT. **Revista Geográfica de América Central**, Número Especial EGAL: 1-17.
- PAVIANI, T.I. 1974. Sobre a ocorrência de fibras gelatinosas em *Plathymenia reticulata* Benth. **Ciência e Cultura** 26: 783-786.
- PAVIANI, T.I. 1987. Anatomia do desenvolvimento do xilopódio de *Brasilia sickii* G. M. Barroso. Estágio inicial. **Ciência e Cultura** 39: 399-405.
- PINHEIRO, M.H.O. & MONTEIRO, R. 2008. Florística de uma Floresta Estacional Semidecidual, localizada em ecótono savânico-florestal, no município de Bauru, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 22(4): 1085-1094.
- PIZZOLATO, T.D. & LILLIE, R.D. 1973. Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. **Journal of Histochemistry and Cytochemistry** 21: 56-64.
- QUINTEIRO, M.M.C.; TEIXEIRA, D.C.; MORAES, M.G.; SILVA, J.G. 2006. Anatomia foliar de *Psychotria viridis* Ruiz & Pav. (Rubiaceae). **Revista Universidade Rural** 26: 30-41.
- RIO, M.C.S.; CASTRO, M.M.; KINOSHITA, L.S. 2002. Distribuição e caracterização anatômica dos coléteres foliares de *Prestonia coalita* (Vell.) Woodson (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica** 25: 685-700.
- RIZZINI, C.T. & HERINGER, E.P. 1961. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. **Phyton** 17: 105-124.
- ROBBRECHT, E. 1987. The African genus *Tricalysia* A. Rich. (Rubiaceae). 4. A revision of the species of sectio *Tricalysia* and sectio *Rosea*. **Bulletin van de National Plantentuin van België** 57(1/2): 39-208.
- ROBBRECHT, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. **Opera Botanica Belgica** 1: 272-277.
- SAJO, M.G. & MENEZES, N.D. 1986. Origem e crescimento do rizóforo em espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae), da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia** 46(1): 197-202.
- SANTOS, V.S.; SOUZA, V.P.; VILHALVA, D.A.A.; FERREIRA, F.P.S.; PAULA, R.J.; REZENDE, M.H. 2016. Morpho-anatomy and ontogeny of the underground system of

- Chrysolea simplex* (Less.) Dematt. (Asteraceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 88(1): 269-280. Online version ISSN 1678-2690 <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201620140676> www.scielo.br/aabc.
- SCHWARZ, E.A. & FURLAN, A. 2002. Coléteres foliares de *Oxypetalum* R.Br. (Asclepiadoideae, Apocynaceae) - Aspectos ultraestruturais e anatômicos úteis à taxonomia das espécies do Paraná (Brasil). **Acta Biológica Paranaense** 31: 79-97.
- SILVA, T.M.; VILHALVA, D.A.A.; MORAES, M.G.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. 2015. Anatomy and fructan distribution in vegetative organs of *Dimerostemma vestitum* (Asteraceae) from the campos rupestres. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 87(2): 797-812.
- SIMÕES, A.O.; CASTRO, M.M.; KINOSHITA, L.S. 2006. Calycine colleters of seven species of Apocynaceae (Apocynoideae) from Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society** 152: 387-398.
- SIMÕES, A.O.; ENDRESS, M.E.; NIET, T.V.D.; KINOSHITA, L.S.; CONTI, E. 2004. Tribal and intergeneric relationships of Mesechiteae (Apocynoideae, Apocynaceae): evidence from three noncoding plastid DNA regions and morphology. **American Journal of Botany** 91(9):1409-1418.
- SIMON, M.F. & PENNINGTON, T. 2012. Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences** 173(6): 711-723.
- SIMON, M.F.; GREYER, R.; DE QUEIROZ, L.P.; SKEMA, C.; PENNINGTON, R.T.; HUGHES, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **PNAS, Proceedings of the National Academy of Sciences** 106(48): 20359-20364.
- SMITH, R.H. 1963. Preferential attack by *Dendroctonus terebrans* on *Pinus elliottii*. **Journal of Economic Entomology** 56: 817-819.
- SOLEREDER, H. 1908. **Systematic anatomy of the dicotyledons**. Clarendon Press, Oxford. 557p.
- TERTULIANO, M.F. & FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. 1993. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. **New Phytologist** 123(4): 741-749.
- THOMAS, V. & DAVE, Y. 1989a. Histochemistry and senescence of colleters of *Allamanda cathartica* L. (Apocynaceae). **Annals of Botany** 64: 201-203.
- THOMAS, V. & DAVE, Y. 1989b. Structure, origin, development and senescence of colleters

- in *Nerium indicum* Mill. (*N. odorum* Soland., Apocynaceae). **Korean Journal of Botany** 32: 163-172.
- THOMAS, V. & DAVE, Y. 1989c. The colleters of *Alstonia scholaris* L. (Apocynaceae). **Indian Botanical Contactor** 6: 25-29.
- THOMAS, V. & DAVE, Y. 1990a. Structure and necrosis of stipular colleters in *Mitragyna parvifolia* (Rubiaceae). **Belgian Journal of Botany** 123: 67-72.
- THOMAS, V. & DAVE, Y. 1990b. Mode of secretion in the colleters of *Alstonia scholaris* (Apocynaceae). **Phyton** 30: 209-212.
- THOMAS, V.; DAVE, Y.; MENON, A.R.S. 1989b. Anatomy and histochemistry of colleters in *Roupefia grata* Wall. (Apocynaceae). **Nordic Journal of Botany** 8: 493-496.
- THOMAS, V. 1991. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. **Annals of Botany** 68: 287-305.
- TIMBERLAKE, J. 2000. Biodiversity of the Zambezi basin. **Occasional Publications in Biodiversity** (Biodiversity Foundation for Africa, Zimbabwe) 9: 1-22.
- UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE/USDA. 2015. Natural Resources Conservation Service. Growth Habits Codes and Definitions. In: **NRCS/Plants Database**. Disponível em: http://plants.usda.gov/growth_habits_def.html/. Acesso em 15 abr 2016.
- VAN HOVE, C. 1972. Structure and initiation of nodules in the leaves of *Neorosea andongensis* (Hiern) N. Hallé. **Annals of Botany** 36: 259-62.
- VIDAL, B.C. 1970. Dichroism in collagen bundles stained with xylydine Ponceau 2R. **Annales d'Histochimie** 15: 289-296.
- VIDAL, B.C. 1977. Acid glycosaminoglycans and endochondral ossification: microspectrophotometric evaluation and macromolecular orientation. **Cell and Molecular Biology** 22: 45-64.
- VILHALVA, D.A.A. & APPEZZATO-DAGLÓRIA, B. 2006a. Morfoanatomia da raiz tuberosa de *Vernonia oxylepis* Sch. Bip. in Mart. ex Baker – Asteraceae. **Acta Botanica Brasílica** 20(3): 591-598.
- VILHALVA, D.A.A. & APPEZZATO-DAGLÓRIA, B. 2006b. Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff - Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica** 29(1): 39-47.
- VITARELLI, N.C. & SANTOS, M. 2010. Anatomia de estípulas e coléteres de *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasílica** 23(4): 923-928.

WHITE, F. 1976. The underground forests of Africa: a preliminary review. **Garden's Bulletin** 39: 57-71.

ZAPPI, D.C.; CALIÓ, M.F.; PIRANI, J.R. 2014. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Rubiaceae. **Boletim de Botânica** 32: 71-140.