

DEBORAH ARAGÃO SOARES

**MORFOANATOMIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *Croton* SECT. *Luntia*
(EUPHORBIACEAE) COMO CONTRIBUIÇÃO PARA A TAXONOMIA DO
GÊNERO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2013

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV

T

S676m
2013

Soares, Deborah Aragão, 1987-

Morfoanatomia foliar de espécies de *Croton* sect. *Luntia*
(Euphorbiaceae) como contribuição para a taxonomia do
gênero / Deborah Aragão Soares. – Viçosa, MG, 2013.
viii, 44 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui anexo.

Orientador: Renata Maria Strozi Alves Meira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 39-42.

1. Anatomia. 2. *Croton*. 3. Morfologia. 4. Folhas - Anatomia.
5. Botânica - Classificação. I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Biologia Vegetal. Programa de
Pós-Graduação em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed. 581.48

DEBORAH ARAGÃO SOARES

**MORFOANATOMIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *Croton* SECT. *Luntia*
(EUPHORBIACEAE) COMO CONTRIBUIÇÃO PARA A TAXONOMIA DO
GÊNERO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 27 de fevereiro de 2013.

Aristéa Alves Azevedo

Ricarda Riina

Renata Maria Strozi Alves Meira
(Orientadora)

“Ouça um bom conselho
Que eu lhe dou de graça
Inútil dormir que a dor não passa
Espere sentado
Ou você se cansa
Está provado, quem espera nunca alcança”

Chico Buarque

Aos meus pais, cujos exemplos de força, dedicação
e perseverança me permitiram chegar até aqui.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa, particularmente ao Departamento de Biologia Vegetal, por possibilitar um ensino exemplar e uma nova visão do mundo acadêmico;

À FAPEMIG, pela concessão de bolsa de mestrado;

À FAPEMIG e ao CNPq, pelo apoio financeiro;

À Prof.^a Dr.^a Renata Maria Strozi Alves Meira, pela orientação, paciência e maravilhoso convívio, e que sempre me fez perceber que, ao fim, ‘tudo estaria dominado’;

À Dr.^a Ricarda Riina, pela valiosa colaboração na interpretação de dados deste trabalho;

À colega, amiga e quase co-orientadora Narah Costa Vitarelli, por compartilhar tanto conhecimento a respeito de tantas coisas e pela ajuda no trabalho;

Aos curadores, pesquisadores, técnicos e estudantes que ajudaram na pesquisa, enviando e/ou possibilitando o acesso aos materiais herborizados e literatura de taxonomia, a saber, Ana Carla Feio dos Santos (UFV), Andréia Barroncas de Oliveira (UFAM), Andreza Viana Neri (VIC/UFV), Fernanda Lobão Gotti (VIC/UFV), Maria Iracema Bezerra Loiola (EAC/UFC), Narah Costa Vitarelli (UFV), Regina Celli Araújo de Freitas (EAC/UFC), Ricarda Riina (CSIC), Ricardo de Souza Secco (MG);

Ao Prof. Dr. José Lino Neto, por autorizar o uso do laboratório de ultraestrutura celular (DBG/UFV);

À equipe do Núcleo de Microscopia e Microanálise da UFV, Gilmar Valente, Karla Ribeiro e Artur Vitor, pelo auxílio com o processamento e análise em MEV;

Aos colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal pelo convívio e troca de experiências;

Às técnicas do laboratório, Patrícia e Aurora, pela manutenção da ordem em um ambiente tão caótico, pela prontidão em ajudar e pela amizade.

Aos colegas do laboratório e de curso, em especial aos amigos Andrea, Carol Antunes, Eliza, Genáina, Guilherme, Laísa, Lays, Narah, Maique, Mariana, Miguel, Pedro Paulo, Sara Galvão, Thaline e Tiago (Tica) por tornarem Viçosa, um ambiente primeiramente hostil e frio, em um ambiente divertido (e frio), permitindo assim a sobrevivência de uma pobre cearense;

Ao estagiário Miguel, pelo auxílio com o processamento anatômico e pelos momentos de risadas no meio do desespero;

Às grandes amigas que Viçosa me deu, Eliza e Laísa, por estarem ao meu lado em todos os momentos, compartilhando de alegrias, crises, tristezas, frio, cachorro, cerveja, comidinhas, festas, e tudo de bom e ruim que se possa imaginar;

Ao amigo Tiago (Tica), pelo apoio psicológico e pela maravilhosa ajuda com as análises de similaridade, imagens, formatação e correção do texto;

Aos amigos Pedrão e Narah que, ao unir trabalho e amor, me fazem ter esperança nas pessoas do mundo acadêmico;

À amiga, estagiária e colaboradora Eliza Louback, que abraçou este trabalho como seu, que me ajudou com em todas as fases, desde os cortes no micrótomo, à análise dos dados e montagem de pranchas, que esteve ao meu lado (em todos os sentidos) dia, tarde, noite e feriado, me sustentando e sofrendo comigo nos altos e baixos da dissertação;

Ao companheiro, amigo e namorado Sérgio Gomes dos Santos, por compreender todos os altos e baixos da vida acadêmica, estando ao meu lado, incondicionalmente, em todos os momentos. Sua paciência, carinho e amor foram essenciais para minha sobrevivência em Viçosa;

Aos meus pais, Lucia e Valdelirio, irmãos, Elias, Isaias e Luciana, cunhada, Gabriela, e sobrinha, Isabela. Vocês que sempre me apoiaram, entendendo ou não, mas respeitando os tantos ‘não vou poder ir dessa vez’, minhas ansiedades, minhas tristezas, e que compartilharam à distância de momentos felizes de minha vida, são minha fortaleza (em todos os sentidos), tudo em que me inspiro, o que me impulsiona a voar pelo mundo e voltar saudosa, sentindo que nenhum lugar é tão agradável quanto aquele onde está minha família;

A todos que contribuíram direta ou indiretamente neste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
Introdução	1
Material e Métodos	4
Material Vegetal	4
Microscopia de Luz	4
Microscopia Eletrônica de Varredura.....	5
Análise de Similaridade	6
Resultados	10
Morfoanatomia	10
Análise de Similaridade	15
Chave de Identificação	17
Tabelas e Figuras	18
Discussão	31
Referências	39
Anexo	43

RESUMO

SOARES, Deborah Aragão, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2013. **Morfoanatomia foliar de espécies de *Croton* sect. *Luntia* (Euphorbiaceae) como contribuição para a taxonomia do gênero.** Orientadora: Renata Maria Strozi Alves Meira.

O grande número de espécies, a ampla distribuição geográfica e a diversidade morfológica são características que dificultam a sistemática de *Croton* (Euphorbiaceae). Estudos prévios de morfologia e de filogenia molecular do gênero apresentam resultados incompatíveis quanto às relações infragenéricas. A anatomia como ferramenta para estudos de taxonomia pode auxiliar a distinção entre espécies morfológicamente semelhantes e facilitar sua identificação a partir de materiais vegetativos. Com particular interesse em espécies do Novo Mundo, o objetivo deste trabalho foi identificar caracteres morfoanatômicos em folhas de *Croton* sect. *Luntia*, e de grupos proximamente relacionados, que fossem úteis para a taxonomia e auxiliassem a compreensão das relações filogenéticas do gênero. A morfoanatomia e a micromorfologia foliar foram analisadas a partir de técnicas usuais de microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura. As análises morfoanatômicas foliares foram eficazes tanto na distinção entre espécies quanto na delimitação de *Croton* sect. *Luntia* e de grupos taxonômicos próximos. Os caracteres mais informativos foram aqueles relacionados a tipos e distribuição de tricomas e de estruturas secretoras, embora outras características foliares como distribuição de estômatos, tipos de mesófilo e presença de extensão de bainha, também tenham sido úteis na distinção dos grupos. Análises futuras que combinem dados anatômicos e moleculares poderão facilitar a compreensão dos aspectos filogenéticos do gênero *Croton*.

ABSTRACT

SOARES, Deborah Aragão, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2013. **Leaf morphoanatomy of *Croton* sect. *Luntia* (Euphorbiaceae) as a contribution to the genus taxonomy.** Adviser: Renata Maria Strozi Alves Meira.

The large number of species, geographical distribution and morphological diversity are characteristics that difficult the *Croton* (Euphorbiaceae) systematics. Previous studies on morphology and molecular phylogeny of the genus show inconsistent results regarding infrageneric relationships. The anatomy as a taxonomic tool come to enable the distinction between morphologically similar species and facilitate their identification from vegetative samples. With particular interest in New World species, the aim of this study was to identify morphological and anatomical characters in leaves of *Croton* sect. *Luntia* and closely related groups, which would be useful for taxonomy and help to complete the understanding of the phylogenetic relationships within the genus. The morphoanatomy and leaf micromorphology were analyzed from usual techniques of light microscopy and scanning electron microscopy. The morphoanatomic leaf analyses both were effective in distinguishing between species as the delimitation of *Croton* sect. *Luntia* and closely taxonomic group. The most informative characters where related to the type and ditribution of trichomes and secretory stuctures, although other leaf traits such as distribution of stomata, mesophyll types and presence of sheath extension, also have been useful in distinguishing groups. Future analyzes that combine anatomic and molecular data may help to clarify phylogenetic relationships within the genus *Croton*.

Introdução

Croton é o segundo maior gênero da família Euphorbiaceae, consistindo em mais de 1.200 espécies (Govaerts et al. 2000) de ervas, arbustos, árvores e lianas que ocupam desde ambientes áridos de regiões tropicais e subtropicais até ambientes mais úmidos (Riina et al. 2010). Embora *Croton* tenha distribuição geográfica ampla, estima-se que dois terços das espécies do gênero ocorram no Novo Mundo (Van Ee et al. 2011). Dentre as características notáveis das plantas deste gênero estão o papel como pioneiras em ambientes perturbados (Riina et al. 2009) e as propriedades medicinais de várias espécies que apresentam compostos biologicamente ativos, como diterpenos e alcalóides (Block et al. 2004; Seigler 1998)

O elevado número de espécies, a vasta distribuição e a grande diversidade morfológica têm dificultado os estudos de sistemática de *Croton*. Em uma revisão das categorias infragenéricas, Webster (1993) propôs 40 seções para *Croton*, baseando-se em caracteres morfológicos. Embora o autor tenha contribuído com interpretações sobre as relações filogenéticas entre as seções, algumas dúvidas permaneceram, especialmente quanto ao reconhecimento de sinapomorfias que comprovassem a monofilia das seções (Riina et al., 2009). O primeiro estudo de filogenética molecular em *Croton*, realizado por Berry et al. (2005a), estabeleceu os limites do gênero sem, contudo, ter dado ênfase nas relações em níveis inferiores ao genérico. Estudos posteriores têm elucidado as relações filogenéticas em nível de seção, como em *Croton* sects. *Cyclostigma* Griseb. (Riina et al. 2009), *Cleodora* (Klotzsch) Baill. (Caruzo et al. 2011), *Cuneati* (G.L. Webster) Riina & P.E. Berry (Riina et al. 2010), *Luntia* (Neck. ex Raf.) G.L. Webster (Riina et al. 2010), *Heptallon* (Raf.) Müll. Arg. (Van Ee e Berry 2010), *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax e *Pedicellati* B.W. van Ee & P.E. Berry (Van Ee e Berry 2011).

A dificuldade em reconhecer caracteres sinapomórficos atraiu a atenção de taxonomistas para as espécies arbóreas de *Croton* do Novo Mundo, cujos estudos de filogenia molecular têm sido realizados por Riina et al. (2009, 2010). De acordo com a classificação proposta por Webster (1993, 2001), tais espécies foram incluídas predominantemente em *Croton* sects. *Cyclostigma* e *Luntia*, as quais foram organizadas em quatro e duas subseções, respectivamente. As características morfológicas críticas para a separação das duas seções eram o tipo de tricoma, estrelado em *C. sect. Cyclostigma* e lepidoto em *C. sect. Luntia*, e a presença de seiva avermelhada em *C. sect. Cyclostigma*. A filogenia molecular de *C. sect. Cyclostigma* (Riina et al. 2009), entretanto, não confirmou a circunscrição proposta por Webster (1993, 2001). As

árvores filogenéticas obtidas a partir das análises combinadas de morfologia e dados moleculares (sequências de genes ITS e *trnL-F*) demonstraram que a seção *Cyclostigma* é polifilética. Parte das espécies permaneceu reunida em *Cyclostigma* strictu sensu e as demais ficaram dispersas em vários clados.

Quanto às espécies de *C. sect. Luntia*, as análises filogenéticas moleculares também não confirmaram a circunscrição de Webster (1993), permanecendo as espécies em dois clados distintos e incluindo nestes algumas das espécies excluídas de *C. sect. Cyclostigma* (Riina et al. 2010). Logo, as espécies que constavam em *C. sect. Luntia* sensu Webster foram agrupadas em duas seções distintas, a saber, *C. sect. Cuneati* (G.L. Webster) Riina & P.E. Berry, com uma nova delimitação, e *C. sect. Luntia* (Neck. Ex Raf.) G.L. Webster, as quais não representam grupos irmãos (Riina et al. 2010; Van Ee et al. 2011).

A seção *Luntia* (Riina et al. 2010; Van Ee et al. 2011) é constituída por 19 espécies, sendo arbustos, lianas ou árvores com 3 a 25m de altura, amplamente distribuídas na região tropical da América do Sul e em países da América Central, como Panamá, Costa Rica e Nicarágua. No Brasil a seção é representada por 10 espécies amazônicas, exceto *C. cearensis* que foi relatada apenas no estado do Ceará, sendo 7 destas endêmicas. Estas plantas ocorrem em florestas úmidas primárias a secundárias e ambientes perturbados, frequentemente próximas a córregos. As espécies deste grupo são monóicas, possuem folhas inteiras ou lobadas, margem inteira e venação palmada ou pinada, com indumento lepidoto ou estrelado, duas glândulas na base da lâmina, algumas vezes com glândulas em forma de taça sobre a lâmina; estípulas inteiras; inflorescência terminal bissexual ou unissexual; címulas inferiores bissexuais ou unissexuais; estames 10-15; flores pistiladas com sépalas valvadas a reduplicadas e pétalas reduzidas ou ausentes, estilete multífido com 18-36 ápices estigmáticos (Riina et al. 2010; Van Ee et al. 2011).

A anatomia é uma importante ferramenta para a taxonomia tendo sido empregada com esta finalidade desde o século XX por Solereder (1908) e Metcalfe e Chalk (1957). Na família Euphorbiaceae, os caracteres anatômicos têm se mostrado úteis no esclarecimento de problemas taxonômicos (Tokuoka e Tobe 2002; Sá-Haiad et al. 2009; Coutinho et al. 2010; De-Paula e Sajo 2011; De-Paula et al. 2011; Thakur e Patil 2011, 2012; Wiedenhoeft et al. 2009; Vitarelli 2013). Embora os dados moleculares sejam esclarecedores quanto às relações filogenéticas das espécies de *Croton*, informações de morfologia, anatomia, ecologia, cariótipo e geografia devem ser

consideradas para definir as categorias infragenéricas, assim como citado para *C. sect. Cyclostigma* (Riina et al. 2009).

A importância dos tricomas como fonte de caracteres em *Croton* foi ressaltada em muitos estudos de sistemática do grupo (Webster 1993; Webster et al. 1996; Gordillo e Matías 2005; Lucena e Sales 2006; Senakun e Chantaranonthai 2010). Além dos tricomas, outras estruturas como esclereídes, laticíferos, idioblastos com conteúdo lipofílico ou com cristais e nectários extraflorais foram utilizados com sucesso na caracterização anatômica foliar de espécies de *Croton* (Sá-Haiad et al. 2009; Barros e Soares 2013). A necessidade de estudos anatômicos em espécies de *Croton* especialmente quanto à caracterização das estruturas secretoras e acumuladoras de alguns compostos, tais como látex e óleos essenciais, é enfatizada ainda por Salatino et al. (2007).

Embora *Luntia* seja uma seção relativamente pequena e bem sustentada pela filogenia molecular, sua relação com outras seções, tais como *Lamprocroton* e *Geiseleria*, não é bem resolvida (Riina et al. 2010, Van Ee et al. 2011). A incongruência apresentada entre as análises morfológica e molecular quanto ao posicionamento da seção *Cuneati* e sua relação com a seção *Luntia* é outra questão que deve ser investigada. Fundamentado nas lacunas existentes na sistemática do gênero, este trabalho teve como objetivo identificar caracteres morfoanatômicos em folhas de *Croton* sect. *Luntia*, e de grupos proximalmente relacionados, que possam ser úteis para a taxonomia e na compreensão das relações filogenéticas de espécies de *Croton* do Novo Mundo.

Material e Métodos

Material Vegetal

Folhas completamente expandidas e ápices caulinares foram retirados de exsiccatas depositadas em herbários brasileiros e estrangeiros, e analisadas para posterior descrição morfoanatômica. Foram escolhidos exemplares com identidade confirmada por especialistas no gênero. Sempre que possível foram obtidas amostras de mais de um voucher e, quando disponíveis, de exemplares utilizados nos estudos moleculares. As espécies utilizadas estão listadas na Tabela 1.

Dentre as 19 espécies que constituem *Croton* sect. *Luntia*, segundo a classificação infragenérica mais recente (Van Ee et al. 2011), foi possível obter exemplares de oito nos herbários consultados. Além de espécies de *Croton* sect. *Luntia*, membros pertencentes a outras seções – *C.* sects. *Lamprocroton*, *Geiseleria* e *Cuneati* – e a gêneros relacionados – *Brasiliocroton mamoinha* e *Astraea lobata* – foram selecionados como grupos externos. Tomou-se como base os resultados de filogenia molecular publicados por Riina et al. (2010), onde as seções *Lamprocroton* e *Geiseleria* são apontadas como grupos irmãos da seção *Luntia* e a seção *Cuneati* está pouco relacionada filogeneticamente com esta. A espécie *Brasiliocroton mamoinha*, por sua vez, é indicada como grupo-irmão do gênero *Croton*, e *Astraea lobata* o grupo-irmão do clado formado por *Croton* e *Brasiliocroton mamoinha*.

Microscopia de Luz

As análises morfoanatômicas foram realizadas no Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa. Todo o material teve o processo de herborização revertido, colocando as amostras em água fervente, por no máximo 15 minutos. Após resfriamento, as amostras foram tratadas com solução de hidróxido de potássio 2% (Smith e Smith 1942), lavadas, desidratadas e estocadas em etanol 70%. O material estocado foi utilizado tanto na microscopia de luz quanto na microscopia eletrônica de varredura.

De cada exemplar, duas folhas inteiras ou subdivididas foram submetidas à diafanização (Shobe e Lersten 1967), para análise dos tipos e distribuição de estruturas secretoras e das características da epiderme e do mesofilo em vista frontal. O material foi clarificado primeiramente com solução de hidróxido de sódio 10% e, depois de

lavado, tratado com hipoclorito de sódio 20%. Depois de lavado com água destilada, o material foi desidratado em série etílica (até etanol 50%) e corado com fucsina alcoólica (Johansen 1940).

Ápices caulinares e fragmentos de folhas (previamente subdivididas em pecíolo e base, centro, margem e ápice da lâmina) foram desidratados em série etílica até etanol 95%, infiltrados e incluídos em resina de metacrilato (Leica Historesin Embedding Kit, Leica Microsystems, Nussloch, Alemanha) seguindo metodologia proposta por Meira e Martins (2003). Secções transversais e longitudinais, de 5 µm de espessura, foram obtidas em micrótomo rotativo de avanço automático (modelo RM 2155, Leica Microsystems, Nussloch, Alemanha) e, posteriormente, coradas com azul de toluidina pH 4,4 em tampão McIlvaine (O'Brien e McCully 1981).

As lâminas obtidas do processamento em Historesina foram montadas em água, enquanto as resultantes da diafanização foram montadas em gelatina glicerinada e lutadas com esmalte incolor. A observação e registro fotográfico foram realizados em fotomicroscópio (modelo AX-70 TRF, Olympus Optical, Tóquio, Japão) equipado com sistema U-Photo com câmara digital acoplada (modelo AxioCam HRc, Zeiss, Göttingen, Alemanha).

A terminologia utilizada nas descrições morfológicas das folhas seguiram Ellis et al. (2009) e os tipos de estômatos e tricomas foram classificados segundo Wilkinson (1979) e Webster et al. (1996), respectivamente.

Microscopia Eletrônica de Varredura

As análises micromorfológicas da superfície foliar e de glândulas foram conduzidas no Núcleo de Microscopia e Microanálise da Universidade Federal de Viçosa. Alguns dos fragmentos de folhas estocados em etanol 70% foram desidratados em série etílica e secos em ponto crítico (modelo CPD 030, Bal-Tec, Balzers, Liechtenstein). O material foi, em seguida, fixado em suporte metálico e posteriormente coberto com ouro em metalizador (modelo FDU 010, Bal-Tec, Balzers, Liechtenstein). A observação e registro fotográfico foram realizados em microscópio eletrônico de varredura (modelo LEO 1430 VP, Zeiss, Cambridge, Inglaterra).

Análise de Similaridade

Os caracteres morfoanatômicos, selecionados com base na descrição comparativa das espécies estudadas, foram listados (Tabela 2), sendo todos os estados de caráter qualitativos e codificados como binários.

Para demonstrar graficamente as afinidades morfoanatômicas entre as espécies, os caracteres foram plotados em uma matriz de presença/ausência. Por meio de análise de agrupamento (cluster analysis), um dendrograma foi construído. As espécies foram agrupadas de acordo com suas similaridades morfoanatômicas, a partir da aplicação do índice de Sorensen e da técnica de ligação da média de grupo (UPGMA), usando o programa MVSP 3.21 (Kovach Computing Services, Wales, UK, 2013). Para complementar a análise de agrupamento, uma análise de componentes principais (PCA) foi conduzida para a série de dados.

Uma chave de identificação das espécies de *C. sect. Luntia* foi elaborada utilizando-se os caracteres morfoanatômicos, a fim de auxiliar o reconhecimento de espécies morfologicamente semelhantes e que não tenham amostras férteis.

Tabela 1 Táxons de Euphorbiaceae estudados e informações dos exemplares analisados contidas nas fichas de identificação.

Espécie	Seção	Coletor	Hábito	Localidade
<i>Astraea lobata</i> (L.) Klotzsch	-	E. Melo 1285 (SP)	Arbustivo	Brasil, BA
		L. S. Moura & M. F. Vieira 138 (VIC)	Subarbustivo	Brasil, MG
		R. M. C. Okano & M. F. Vieira s/n (VIC)	Subarbustivo	Brasil, MG
		M. R. P. Vidal 277 (VIC)	Arbóreo	Brasil, MG
<i>Brasiliocroton mamoinha</i> P.E. Berry & Cordeiro	-	P. Fiaschi et al. 951 (SPF)	Arbóreo	Brasil, ES
<i>Croton ascendens</i> Secco & N.A. Rosa	<i>Luntia</i>	N. A. Rosa 5463 (MG)	Lianescente	Brasil, PA
		R. S. Secco 781 (MG)	Lianescente	Brasil, PA
<i>Croton chocoanus</i> Croizat	<i>Luntia</i>	R. Riina, J. Shiguango & L. López 1415 (WIS)	Arbóreo	Equador
<i>Croton cuneatus</i> Klotzsch	<i>Cuneati</i>	W. R. Anderson & G. McPherson 12175 (INPA)	Arbóreo	Brasil, RO
		C. A. Cid & J. Ramos 1019 (INPA)	Arbóreo	Brasil, PA
		J. Lima et al. 1510 (INPA)	Arbóreo	Brasil, RR
		R. Riina & J. Ruiz 1493 (MICH)	Arbóreo	Peru
<i>C. erythroxyloides</i> Baill.	<i>Lamprocroton</i>	N. C. Vitarelli 2 (VIC)	Arbustivo	Brasil, MG
		N. C. Vitarelli 3 (VIC)	Arbustivo	Brasil, MG
<i>C. glandulosus</i> L.	<i>Geiseleria</i>	P. Martins s/n (EAC)	Subarbustivo	Brasil, CE
		E. Nunes s/n (EAC)	Subarbustivo	Brasil, CE
		A. V. Vieira & M. F. Lima s/n (EAC)	Herbáceo	Brasil, CE
<i>C. gnaphalii</i> Baill.	<i>Lamprocroton</i>	Marchett 545 (BHCB)	Subarbustivo	Brasil, RS
<i>C. hirtus</i> L'Hér	<i>Geiseleria</i>	A. Fernandes & Matos s/n (EAC)	Subarbustivo	Brasil, CE
		R. M. Soares 4 (EAC)	Subarbustivo	Brasil, RN

Tabela 1 Continuação

Espécie	Seção	Coletor*	Hábito	Localidade
<i>C. javarisensis</i> Secco	<i>Luntia</i>	M. Rimachi Y. 337 (MO)	Lianescente	Peru
		R. Vasquez & Jaramillo 1150 (MO)	Lianescente	Peru
		R. Vasquez & Jaramillo 1243 (MO)	Lianescente	Peru
<i>C. matourensis</i> Aubl.	<i>Luntia</i>	N. A. Rosa 1632 (MG)	Arbóreo	Brasil, AM
		R. S. Secco & N. A. Rosa 763 (MG)	Arbustivo	Brasil, MA
		A. S. L. da Silva & C. S. Rosário 2077 (MG)	Arbustivo	Brasil, PA
<i>C. megalodendron</i> Müll. Arg. (Morfotipo 1)	<i>Luntia</i>	R. Riina 1273 (WIS)	Arbóreo	Venezuela
<i>C. megalodendron</i> Müll. Arg. (Morfotipo 2)	<i>Luntia</i>	R. Riina & B. Manara 1290 (WIS)	Arbóreo	Venezuela
<i>C. palanostigma</i> Klotzsch (Morfotipo 1)	<i>Luntia</i>	I. Cordeiro 34 (MG, SP)	Arbóreo	Brasil, RR
		I. Cordeiro 192(SP)	Arbóreo	Brasil, AM
<i>C. palanostigma</i> Klotzsch (Morfotipo 2)	<i>Luntia</i>	R. Riina & L. López 1395 (WIS)	Arbóreo	Equador
		R. Riina & J. Ruiz 1492 (WIS)	Arbóreo	Peru
<i>C. pullei</i> Lanj. (Morfotipo 1)	<i>Luntia</i>	P. Cavalcante 2461 (MG)	Lianescente	Brasil, PA
		P. Cavalcante 2565 (MG)	Lianescente	Brasil, PA
<i>C. pullei</i> Lanj. (Morfotipo 2)	<i>Luntia</i>	A. B. Anderson, N. A. Rosa & C. S. Rosário 2064 (MG)	Arbóreo	Brasil, MA
<i>C. skutchii</i> Standl.	<i>Luntia</i>	B. van Ee & M. van Ee 596 (WIS)	Arbóreo	Costa Rica
<i>C. tessmannii</i> Mansf.	<i>Cuneati</i>	R. Riina & J. Ruiz 1494 (MICH)	Arbóreo	Peru
<i>C. yavitensis</i> Croizat	<i>Cuneati</i>	R. Guillen V. 2466 (USZ)	Arbóreo	Bolívia
		R. Guillen V. 2888 (USZ)	Arbóreo	Bolívia
		R. Guillen V. 3143 (USZ)	Arbóreo	Bolívia

*Os nomes de herbários estão abreviados, entre parênteses, de acordo com o "Index Herbariorum".

Tabela 2 Lista dos caracteres morfoanatômicos utilizados na análise de similaridade

Caracteres morfoanatômicos

01. Par de nectários extraflorais basilaminar ou acropeciolar (bl/ap)
 02. Par de nectários basilaminar
 03. Par de nectários acropeciolar
 04. Superfície dos nectários bl/ap côncava
 05. Superfície dos nectários bl/ap convexa
 06. Superfície dos nectários bl/ap plana
 07. Nectários bl/ap sésseis
 08. Nectários bl/ap com pedúnculo curto
 09. Nectários bl/ap com pedúnculo longo
 10. Nectários extraflorais na margem foliar
 11. Coléteres na margem foliar
 12. Nectários extraflorais na lâmina foliar
 13. Nectários da lâmina na face abaxial
 14. Nectários da lâmina na face adaxial
 15. Folhas anfiestomáticas
 16. Tricomas simples na face abaxial
 17. Tricomas estrelados na face abaxial
 18. Tricomas fasciculados na face abaxial
 19. Tricomas lepidotos na face abaxial
 20. Tricomas simples na face adaxial
 21. Tricomas estrelados na face adaxial
 22. Tricomas fasciculados na face adaxial
 23. Tricomas rosulados na face adaxial
 24. Tricomas lepidotos na face adaxial
 25. Idioblastos secretores no parênquima clorofiliano esponjoso
 26. Idioblastos secretores no parênquima clorofiliano paliçádico
 27. Idioblastos secretores e/ou tricomas glandulares na epiderme
 28. Mesofilo dorsiventral
 29. Extensão de bainha
-

Resultados

Morfoanatomia

Foram reconhecidos dois morfotipos para três espécies de *Croton* sect. *Luntia* estudadas.. Em *Croton megalodendron*, o morfotipo 1 possui nectários extraflorais (NEFs) laminares, ausentes no morfotipo 2. Em *Croton palanostigma*, o morfotipo 1, proveniente do Brasil, possui folhas com ápice emarginado e margem inteira, enquanto o morfotipo 2, procedente dos Andes, possui folhas com ápice agudo e margem dentada. Nos exemplares de *C. pullei* há diferenças profundas quanto ao porte e à distribuição de nectários extraflorais: o morfotipo 1 é lianescente, com NEFs marginais presentes e NEFs laminares ausentes, e o morfotipo 2 é arbóreo, com NEFS laminares presentes e NEFS marginais ausentes.

As folhas das espécies estudadas, em geral, não são lobadas, com exceção de *Astraea lobata*, *Croton ascendens* e *C. chocoanus*. As folhas de *C. palanostigma* morfotipo 1 diferem das demais por possuírem ápice emarginado. A margem foliar apresenta-se serrada em *A. lobata*, *C. chocoanus*, *C. glandulosus*, *C. hirtus* e *C. palanostigma* morfotipo 2 e crenada nas espécies de *C. sect. Cuneati*.

Foram observados tricomas glandulares e diferentes tipos de tricomas tectores (Tabela 3). Os tricomas tectores possuem estrutura anatômica complexa, formados externamente por um ou mais verticilos de células radiadas que irradiam a partir de um sustentáculo basal – pedestal ou estípite –, que pode estar ausente em alguns tricomas. O pedestal assemelha-se a uma simples elevação da epiderme (Fig. 1C, 2B), mas internamente é composto por células de paredes espessas (Fig. 4K). O estípite, por sua vez, difere completamente das células epidérmicas do entorno, consistindo em uma coluna de células de paredes espessas (Fig. 2A, 3D, 4A). As células da base dos tricomas, independente se há pedestal, estípite ou nenhuma destas estruturas, formam um continuum com as células da bainha do feixe vascular (Fig. 4I, L). Laticíferos também foram observados na base dos tricomas (Fig. 4M).

Os tricomas simples são compostos por uma célula alongada e por um pedestal que a eleva acima do nível das demais células epidérmicas (Fig. 1C). Os tricomas estrelados, por sua vez, possuem um estípite basal (Fig. 3D), do ápice do qual partem células radiadas em número e comprimento variados, no mesmo plano ou levemente

deslocados para cima e distribuídos em 1-3 verticilos (Fig. 1D, E). Os raios podem ser livres entre si ou parcialmente unidos (até 30%), neste caso sendo denominados estrelados rotados (Fig. 2C). Um raio longo mais ou menos ereto (raio porrecto) está presente nos tricomas estrelados de todas as espécies estudadas, como observado na Figura 1D. Os tricomas fasciculados possuem estípite, do qual surgem até 8 raios, que ascendem em mais de um plano (Fig. 2A), enquanto os tricomas multirradiados possuem mais do que 8 raios. Nas análises de similaridade, os tricomas multirradiados foram considerados como uma variação do tipo fasciculado. Os tricomas rosulados são tricomas fasciculados/multirradiados, com raios mais curtos, que são elevados por pedestal (Fig. 2B). Os tricomas lepidotos são similares a escamas e, em geral, são sésseis ou com estípite curto e os raios possuem mais de 30% de união lateral, formando um escudo, que circunda um eixo central. Os tricomas lepidotos foram classificados em lepidoto estrelado (Fig. 2D), quando havia 30-50% de união lateral, lepidoto dentado (Fig. 2E), quando a união foi de 50-80% e lepidoto subinteiro (Fig. 2F), quando a união foi de 80-100%.

Uma mesma espécie pode apresentar um ou mais de um tipo de tricomas, em faces diferentes da folha ou na mesma face (Tabela 3). As folhas de *A. lobata* possuem tricomas simples e estrelados na face abaxial, e apenas simples na face adaxial, enquanto *B. mamoinha* apresenta tricomas estrelados por toda a epiderme. Na face abaxial das espécies de *C. sect. Luntia* observou-se tricomas simples (*C. pullei* morfotipo 2), estrelados (todas as espécies, exceto *C. matourensis*, *C. palanostigma* morfotipo 2 e *C. skutchii*), fasciculados (*C. matourensis* e *C. palanostigma* morfotipo 2), multirradiados (*C. palanostigma* morfotipo 2) e lepidotos (*C. javarisensis*, *C. matourensis*, *C. megalodendron* morfotipos 1 e 2, *C. pullei* morfotipo 2 e *C. skutchii*), enquanto na face adaxial ocorrem tricomas estrelados (ausentes em *C. matourensis*, *C. megalodendron*, *C. palanostigma* morfotipo 2 e *C. skutchii*), fasciculados (*C. matourensis* e *C. palanostigma* morfotipo 2), rosulados (*C. ascendens*, *C. chocoanus*, *C. pullei* morfotipo 2) e lepidotos (*C. javarisensis*, *C. megalodendron* morfotipo 2 e *C. skutchii*). Em *C. sect. Cuneati* os tricomas lepidotos são predominantes, entretanto *C. tessmannii* e *C. yavitensis* possuem face adaxial glabra. As espécies de *C. sect. Geiseleria* possuem tricomas simples na face abaxial e estrelados em ambas as faces. Em *C. sect. Lamprocroton* a face adaxial da epiderme possui tricomas estrelados e lepidotos e na face abaxial predominam tricomas lepidotos, embora *C. gnaphalii* possua

também tricomas estrelados. Tricomas glandulares unicelulares ocorrem ainda na face abaxial das folhas das espécies de *C. sect. Lamprocroton*.

As células epidérmicas em vista frontal possuem formatos variáveis, desde paredes anticlinais levemente onduladas a muito sinuosas. Tais variações são observadas tanto entre espécies quanto em indivíduos de uma mesma espécie, como em *C. hirtus*, que possui um exemplar com células epidérmicas levemente onduladas (Fig. 3A) e outro com células epidérmicas retas (Fig. 3B).

A epiderme da lâmina foliar é uniestratificada (Fig. 4) e idioblastos secretores foram observados nas espécies de *C. sect. Geiseleria* (Fig. 1B, 4B). Tricomas glandulares também foram observados na face abaxial das espécies de *C. sect. Lamprocroton* e são constituídos por apenas uma célula epidérmica que se projeta para o exterior (Fig. 4A).

Os estômatos são paracíticos (Fig. 1A, 3A, B e C) e estão presentes em ambas as faces, mas são predominantes na face abaxial (folhas anfihipoestomáticas) (Fig. 4C-M). Nas espécies de *C. sect. Geiseleria*, entretanto, as duas faces da folha apresentam densidades estomáticas visualmente similares (folhas anfiestomáticas) Fig. 4B, enquanto em *C. erythroxyloides* as folhas são hipoestomáticas. Na face adaxial, os estômatos estão localizados, em geral, sobre ou muito próximos às nervuras (Fig. 3C). Foram observadas, na maioria das espécies, estriações na cutícula das células subsidiárias, como visualizado na Figura 1A. Idioblastos secretores estão presentes na epiderme das espécies de *C. sect. Geiseleria* (Fig. 1B, 4B).

O mesofilo é dorsiventral em todas as espécies (Fig. 4 A-D, F-I, K-M), com exceção de *B. mamoninha*, que possui mesofilo isobilateral (Fig. 4E). O parênquima paliçádico é composto por células alongadas que ocupam de 30-50% da espessura do mesofilo (Fig. 4 A-C, E-M), excetuando-se *C. tessmannii*, na qual estas células do parênquima paliçádico apresentam-se mais achatadas (Fig. 4D). Os feixes vasculares são colaterais, envolvidos por bainha que pode ser parenquimática (Fig. 4F) (*C. chocoanus*, *C. skutchii*, *C. sect. Geiseleria* e *C. sect. Lamprocroton*) ou formada por células de paredes espessadas e pontoadas que matêm o protoplasto (Fig. 3F, 4F). Em *B. mamoninha*, *C. megalodendron* morfotipos 1 e 2, *C. pullei* morfotipo 2 e *C. skutchii* ocorre extensão de bainha (Fig. 4F). Laticíferos estão associados ao floema em todas as espécies analisadas (Fig. 4J).

Um grande número de idioblastos cristalíferos com drusa está presente em todas as espécies. Estas células se distribuem por todo o mesofilo (Fig. 4D, E, K, L, M) em

quantidades variadas e frequentemente formam uma bainha cristalífera em torno dos feixes vasculares de maior calibre (Fig. 3D). Em *C. matourensis*, embora não haja bainha cristalífera, os idioblatos com drusas estão distribuídos próximo aos feixes vasculares (Fig. 3E).

Idioblastos secretores estão presentes no mesofilo de todas as espécies, excetuando-se *C. erythroxyloides*. Estas células podem estar entre as células do parênquima paliçádico (*A. lobata*, *C. megalodendron* morfotipo 1 e *C. sect. Lamprocroton*) (Fig. 4G), entre as células do parênquima esponjoso (*B. mamoinha* e *C. sect. Geiseleria*) (Fig. 4B) ou em ambas as posições (demais espécies) (Fig. 4H). Os idioblastos podem projetar-se parcialmente por entre as células epidérmicas devido ao acúmulo de secreção (Fig. 4C, 8A).

As folhas das espécies analisadas, excetuando-se *A. lobata* e as espécies de *C. sect. Lamprocroton*, apresentam nectários extraflorais (NEFs). Estas estruturas ocorrem em posições diversas: no ápice do pecíolo, denominados acropeciolares (Fig. 5B) ou base da lâmina foliar, basilaminares (Fig. 5C, D), como em *B. mamoinha* e todas as espécies de *C. sects. Cuneati, Geiseleria* e *Luntia*; na lâmina foliar, laminares (Fig. 5E,H, 7A), em espécies de *C. sect. Luntia*, excetuando-se *C. javarisensis*, *C. megalodendron* morfotipo 1 e *C. pullei* morfotipo 1; e na margem foliar, marginais (Fig. 5A, I, J), em *C. sect. Cuneati*, *C. chocoanus*, e *C. pullei* morfotipo 1.

Os nectários extraflorais acropeciolares ou basilaminares ocorrem aos pares, voltados para a face adaxial em *B. mamoinha* (Fig. 5B) e para a face abaxial nas demais espécies (Fig. 5D). Em *C. hirtus* um dos exemplares apresentou 3 nectários (Fig. 5D). As espécies de *Croton sect. Luntia*, *Croton sect. Geiseleria* e *C. yavitensis* apresentam NEFs inseridos na base da nervura central (Fig. 5C, D), entretanto em *C. javarisensis* os mesmos estão posicionados na base das nervuras de segunda ordem proximais (Fig. 6D). Nas demais espécies os nectários são acropeciolares. A distribuição dos NEFs laminares é variável, mas em geral se localizam próximos às margens, associados às terminações das nervuras de segunda ou terceira ordens ou à nervura fimbrial (Fig. 5E). Em *C. ascendens*, *C. palanostigma* morfotipo 2 e *C. megalodendron* morfotipo 2 existem, adicionalmente, NEFs próximos às interseções da nervura central com as nervuras de segunda ordem (Fig. 5H). Em *C. ascendens* e *C. palanostigma* morfotipo 2 existem nectários também nas interseções entre as nervuras de segunda e terceira ordens.

Morfologicamente os nectários extraflorais são formados por uma região secretora proeminente na porção apical e um pedúnculo não secretor na base (Fig. 8C). Os NEFs acropetiolares de *B. mamoinha* são aproximadamente cilíndricos, tendendo a cônicos, sem uma constrição que permita a distinção morfológica entre o pedúnculo e a porção secretora (Fig. 5B, 8B). Tal distinção é clara nos NEFs basilaminares de *C. sect. Geiseleria*, que possuem formato de trombeta (Fig. 5D, 8C), e de *C. sect. Luntia*, cuja porção secretora é pateliforme (Fig. 9A). Os NEFs acropetiolares de *C. sect. Cuneati* são pateliformes, entretanto o tamanho reduzido dificulta a diferenciação morfológica entre porção secretora e pedúnculo, quando presente.

A superfície da região secretora dos NEFs acropetiolares/basilaminares possui formato variado, podendo ser côncava (*C. sect. Geiseleria*) (Fig. 6C, 9D), convexa (*C. ascendens*, *C. javarisensis* e *C. pullei* morfotipo 2) (Fig. 6D) ou plana (demais espécies) (Fig. 6B, 8B, 9A). Tanto os NEFs marginais (Fig. 7B, 9D) quanto os NEFs laminares (Fig. 9C) possuem superfície côncava. Os NEFs acropetiolares/basilaminares foram classificados ainda quanto ao pedúnculo: sésseis (*C. cuneatus*), quando a porção secretora está em contato direto com o tecido subjacente (Fig. 6A, 8E); pedúnculo curto (*Brasiliocroton mamoinha*, *C. sect. Luntia* e *C. sect. Cuneati*, com exceção de *C. cuneatus*), quando o pedúnculo tem comprimento de até 3 vezes o comprimento da porção secretora (Fig. 6B, D, 9A); e longo (*C. sect. Geiseleria*), quando o pedúnculo tem comprimento maior do que 3 vezes o comprimento da porção secretora (Fig. 6C, 8C). O pedúnculo é curto nos NEFs laminares (Fig. 7A) de todas as espécies e nos NEFs marginais de *C. chocoanus* (Fig. 7D). Os demais NEFs marginais são sésseis (Fig. 7B).

Os nectários acropetiolares/basilaminares possuem estrutura anatômica básica em todas as espécies (Fig. 6E, F), variando apenas morfológicamente. Uma camada de células secretoras em paliçada recoberta por uma cutícula contínua constitui a epiderme nectarífera, a qual ocupa a região mais apical do nectário. Frequentemente observa-se a cutícula rompida ou distendida por acúmulo de secreção no espaço subcuticular. Abaixo da epiderme, o parênquima nectarífero é formado por aproximadamente 3 camadas de células isodiamétricas, dentre as quais encontra-se, em algumas espécies, idioblastos cristalíferos contendo drusas. O parênquima subnectarífero possui numerosos idioblastos cristalíferos e volumosos idioblastos secretores (Fig. 6B, F). Os nectários são, em geral, vascularizados por xilema e floema, entretanto apenas células do floema atingem o parênquima nectarífero. Os laticíferos permeiam todo o nectário, podendo

atingir o parênquima nectarífero e, em alguns casos, a epiderme nectarífera (Fig. 6E, F). Células alongadas, de paredes espessas e pontoadas, circundam a região que compreende epiderme nectarífera, parênquima nectarífero e parte do parênquima subnectarífero.

Nas margens foliares das espécies estudadas, com exceção de *C. gnaphalii* e *B. mamoninha*, estão presentes coléteres pedunculados do tipo padrão (Fig. 5A, F, G, I, 9E, F). Tais estruturas apresentam-se completamente desenvolvidas desde os primórdios foliares mais jovens (Fig. 7C) e grande parte é perdida nas folhas completamente expandidas, restando apenas cicatrizes. Os coléteres estão, em geral, voltados para a face adaxial das folhas e podem ser marginais ou discretamente internos à margem (submarginais). Nas espécies de *C. sect. Cuneati* e em *C. pullei* morfotipo 1 há uma clara alternância entre coléteres e nectários marginais (Fig. 5I), enquanto em *C. chocoanus* os nectários marginais estão em menor número do que os coléteres e parecem estar distribuídos ao acaso (Fig. 5A).

Anatomicamente os coléteres são constituídos por uma porção secretora formada externamente por uma camada de células epidérmicas em paliçada recoberta por uma cutícula contínua, sob a qual há o acúmulo precoce de secreção (Fig. 7E), quando os primórdios foliares ainda são muito jovens. No centro do coléter está presente uma coluna de células parenquimáticas, entre as quais observa-se idioblastos cristalíferos com drusas (Fig. 7E, F) e laticíferos (Fig. 7F). Em todas as espécies é possível visualizar elementos de xilema na base do pedúnculo (Fig. 5G).

As análises morfoanatômicas permitiram tanto a distinção entre os grupos estudados quanto entre as espécies de *C. sect. Luntia*. Uma chave de identificação com dez passos foi construída apenas com caracteres morfoanatômicos foliares.

Análise de Similaridade

A partir da análise de similaridade, dezoito agrupamentos de espécies podem ser reconhecidos, designados por letras na Figura 10. Os dois grupos mais abrangentes são A (*C. sect. Lamprocroton*) e B (demais espécies). Embora 25 caracteres sejam coincidentes entre as espécies de A, a presença de folhas hipoestomáticas e coléteres em *C. erythroxyloides* e a ocorrência de tricomas estrelados e idioblastos secretores em *C. gnaphalii* são os caracteres que reduzem o índice de similaridade entre as duas espécies. O grupo A separa-se de B por haver muitos caracteres relativos a nectários extraflorais

que constam como ausentes no primeiro. Além disso, dentre os demais caracteres morfoanatômicos, poucos se igualam nos dois grupos.

Dentro do grupo B, dois ramos se dividem originando o grande grupo C, que separa-se de *A lobata*. Pouca similaridade é observada entre estes, tendo em vista que *A. lobata*, assim como *C. sect. Lamprocroton*, não apresenta nectários extraflorais. Entretanto alguns dos caracteres que ocorrem em muitas espécies do grupo B estão presentes em *A. lobata*, como folhas anfiestomáticas, coléteres e tricomas estrelados.

O grupo C ramifica-se dando origem a D (*C. sect. Geiseleria*) e E (demais espécies). Todos os caracteres das espécies de D são coincidentes, o que atribui o índice de Sorensen 1 a este agrupamento. Embora as espécies de D possuam, assim como E, nectários extraflorais, coléteres e tricomas estrelados, alguns caracteres são exclusivos de D, como NEFs de superfície côncava e pedúnculo longo, além de apresentarem idioblastos secretores na epiderme.

As espécies do grande grupo E se reúnem, com exceção de *B. mamoinha*, no grupo F (*C. sects. Cuneati e Luntia*). Esta separação se deve às características únicas de *B. mamoinha* dentro deste agrupamento, como mesofilo isobilateral, ausência de coléteres e idioblastos secretores apenas no parênquima esponjoso.

Em F ocorre a separação entre os grupos G (*C. cuneatus* e *C. tessmannii*) e H (*C. sect Luntia* e *C. yavitensis*). O que diferencia *C. cuneatus* de *C. tessmannii* é a presença, na primeira, de NEFs sésseis e tricomas lepidotos na face adaxial, enquanto na segunda os NEFs possuem pedúnculo curto e a face adaxial é glabra. A presença de NEFs acropetiolares em G, em contraste com os NEFs basilaminares de H, é a característica que separa os dois grupos.

Outros agrupamentos (I, J, K, L, M, N, O, P, Q) representam as relações de similaridade entre espécies de *C. sect. Luntia* e entre estas e *C. yavitensis*.

A representação gráfica obtida pela análise de componentes principais (Fig 11) permite reconhecer *C. sect. Geiseleria* e *C. sect. Lamprocroton* como grupos separados das demais espécies. Quando delimitados artificialmente, os grupos correspondentes a *C. sect. Cuneati* e *C. sect. Luntia* compartilham *C. yavitensis*.

Chave de identificação artificial para espécies de *Croton sect. Luntia*

1. Nectários extraflorais basilaminares convexos.....2
2. Presença de nectários extraflorais sobre lâmina foliar.....3
3. Presença de extensão de bainha e tricomas lepidotos na face abaxial.....***Croton megalodendron* morfotipo 2**
- 3'. Ausência de extensão de bainha e de tricomas lepidotos na face abaxial.....***Croton ascendens***
- 2'. Ausência de nectários extraflorais sobre a lâmina foliar.....***Croton javarisensis***
- 1'. Nectários extraflorais basilaminares planos.....4
4. Presença de nectários extraflorais na margem da lâmina foliar.....5
5. Presença de tricomas rosulados.....***Croton chocoanus***
- 5'. Ausência de tricomas rosulados.....***Croton pullei* morfotipo 1**
- 4'. Ausência de nectários extraflorais na margem da lâmina foliar.....6
6. Presença de idioblastos secretores apenas no parênquima paliçádico e nectários extraflorais laminares ausentes.....
.....***Croton megalodendron* morfotipo 1**
- 6'. Presença de idioblastos secretores no parênquima paliçádico e lacunoso e nectários extraflorais laminares presentes.....7
7. Nectários extraflorais laminares restritos à face abaxial.....8
8. Face adaxial glabra.....***Croton matourensis***
- 8'. Face adaxial com tricomas tectores.....9
9. Indumento da face adaxial composto apenas por tricomas estrelados.....***Croton megalodendron* morfotipo 2**
- 9'. Indumento da face adaxial composto apenas por tricomas lepidotos.....***Croton skutchii***
- 7'. Nectários extraflorais laminares em ambas as faces da folha.....10
10. Indumento composto apenas por tricomas estrelados, em ambas as faces.....***Croton palanostigma* morfotipo 1**
- 10'. Indumento composto apenas por tricomas fasciculados, em ambas as faces.....***Croton palanostigma* morfotipo 2**

Tabelas e Figuras

Tabela 3 Tipos de tricomas encontrados em folhas de espécies analisadas, segundo classificação de Webster et al. (1996)

Espécie	Tipos de tricomas	
	Face abaxial	Face adaxial
<i>Astraea lobata</i>	Simples; estrelado	Simples
<i>Brasiliocroton mamoinha</i>	Estrelado 2,3-camadas	Estrelado 2,3-camadas
<i>Croton ascendens</i>	Estrelado 1,2-camadas	Estrelado 1,2-camadas; fasciculado
<i>Croton chocoanus</i>	Estrelado	Fasciculado
<i>Croton cuneatus</i>	Lepidoto dentado; lepidoto subinteiro	Lepidoto dentado; lepidoto subinteiro
<i>Croton erythroxyloides</i>	Lepidoto subinteiro	Lepidoto subinteiro
<i>Croton glandulosus</i>	Estrelado; estrelado rotado	Simples; estrelado
<i>Croton gnaphalli</i>	Estrelado rotado; lepidoto estrelado	Estrelado rotado; lepidoto estrelado
<i>Croton hirtus</i>	Estrelado; estrelado rotado	Simples; estrelado
<i>Croton javarisensis</i>	Estrelado rotado 2 camadas; lepidoto estrelado 2 camadas	Estrelado rotado 2 camadas; lepidoto estrelado 2 camadas
<i>Croton matourensis</i>	Fasciculados; lepidotos	Glabra
<i>Croton megalodendron</i> m1	Estrelado 1,2 camadas; estrelado rotado 1,2 camadas; lepidoto subinteiro	Estrelado 1,2 camadas
<i>Croton megalodendron</i> m2	Estrelado rotado 1,2 camadas; lepidoto estrelado; lepidoto dentado; lepidoto subinteiro 1,2 camadas	Estrelado 1,2 camadas
<i>Croton palanostigma</i> m1	Estrelado; estrelado rotado	Estrelado; estrelado rotado
<i>Croton palanostigma</i> m2	Fasciculado; multirradiado	Fasciculado; multirradiado
<i>Croton pullei</i> m1	Estrelado 2,3 camadas	Estrelado 2,3 camadas
<i>Croton pullei</i> m2	Estrelado; lepidoto estrelado; lepidoto dentado; lepidoto subinteiro	Fasciculado
<i>Croton skutchii</i>	Lepidoto dentado; lepidotos subinteiro	Lepidoto dentado; lepidoto subinteiro
<i>Croton tessmannii</i>	Lepidoto dentado; lepidoto subinteiro	Glabra
<i>Croton yavitensis</i>	Estrelado rotado; estrelado lepidoto	Glabra

Tabela 4 Matriz de presença (1) e ausência (0) de caracteres anatômicos nas espécies estudadas

Espécies	Caracteres morfoanatômicos																												
	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
<i>Astraea lobata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Brasiliocroton mamoninha</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Croton ascendens</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Croton chocoanus</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Croton cuneatus</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Croton erythroxyloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Croton glandulosus</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Croton gnaphalii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Croton hirtus</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Croton javarisensis</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Croton matourensis</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Croton megalodendron</i> morf1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Croton megalodendron</i> morf2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Croton palanostigma</i> morf1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Croton palanostigma</i> morf2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Croton pullei</i> morf1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Croton pullei</i> morf2	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Croton skutchii</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Croton tessmannii</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Croton yavitensis</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0

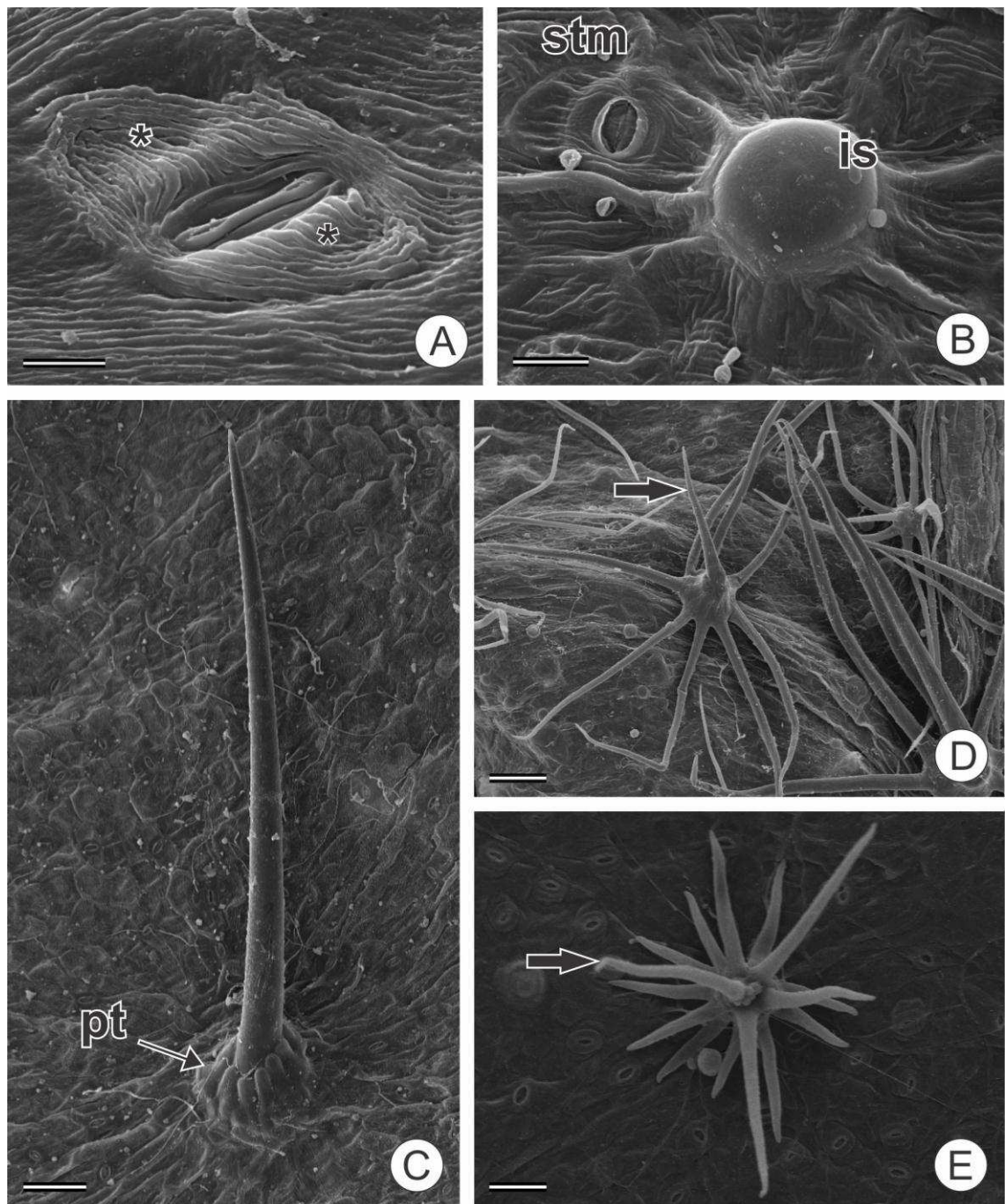


Figura 1 Micromorfologia da epiderme foliar de espécies estudadas de *Croton* e grupos relacionados. **A** Estômato paracítico de *C. tessmannii* com estriações cuticulares (*); **B** Idioblasto secretor epidérmico (is) e estômato (stm) em *C. hirtus*; **C** Tricoma simples com pedestal (pt) em *Croton hirtus*; **D** Tricoma estrelado com porrecto (seta) em *C. hirtus* **E** Tricoma estrelado 3 camadas com porrecto (seta) em *Brasiliocroton mamoinha*. Barras de escala: **A**, **B** = 10; **C** = 50; **D** = 100; **E** = 30 μm .

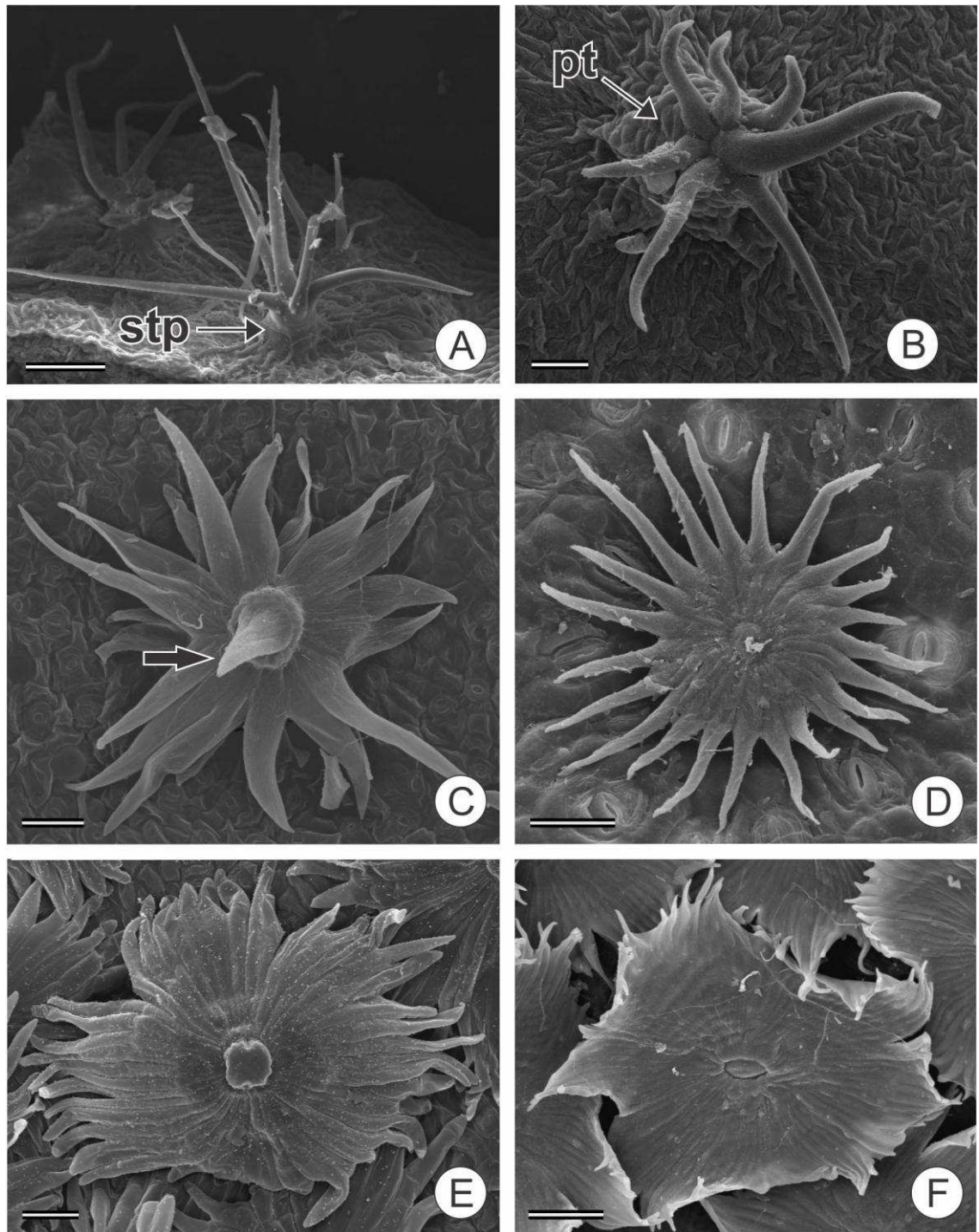


Figura 2 Micromorfologia dos tricomas de *Croton*. **A** Tricoma fasciculado com estípite (stp) em *C. matourensis*; **B** Tricoma rosulado com pedestal (pt) em *C. chocoanus*; **C** Tricoma estrelado rotado 2 camadas com porrecto curto (seta) de *C. javarisensis*; **D** Tricoma lepidoto estrelado de *C. yavitensis*; **E** Tricoma lepidoto dentado de *C. skutchii*; **F** Tricoma lepidoto subinteiro de *C. cuneatus*. Barras de escala: **A** = 80; **B, C, E** = 30; **D** = 40; **F** = 60 μm .

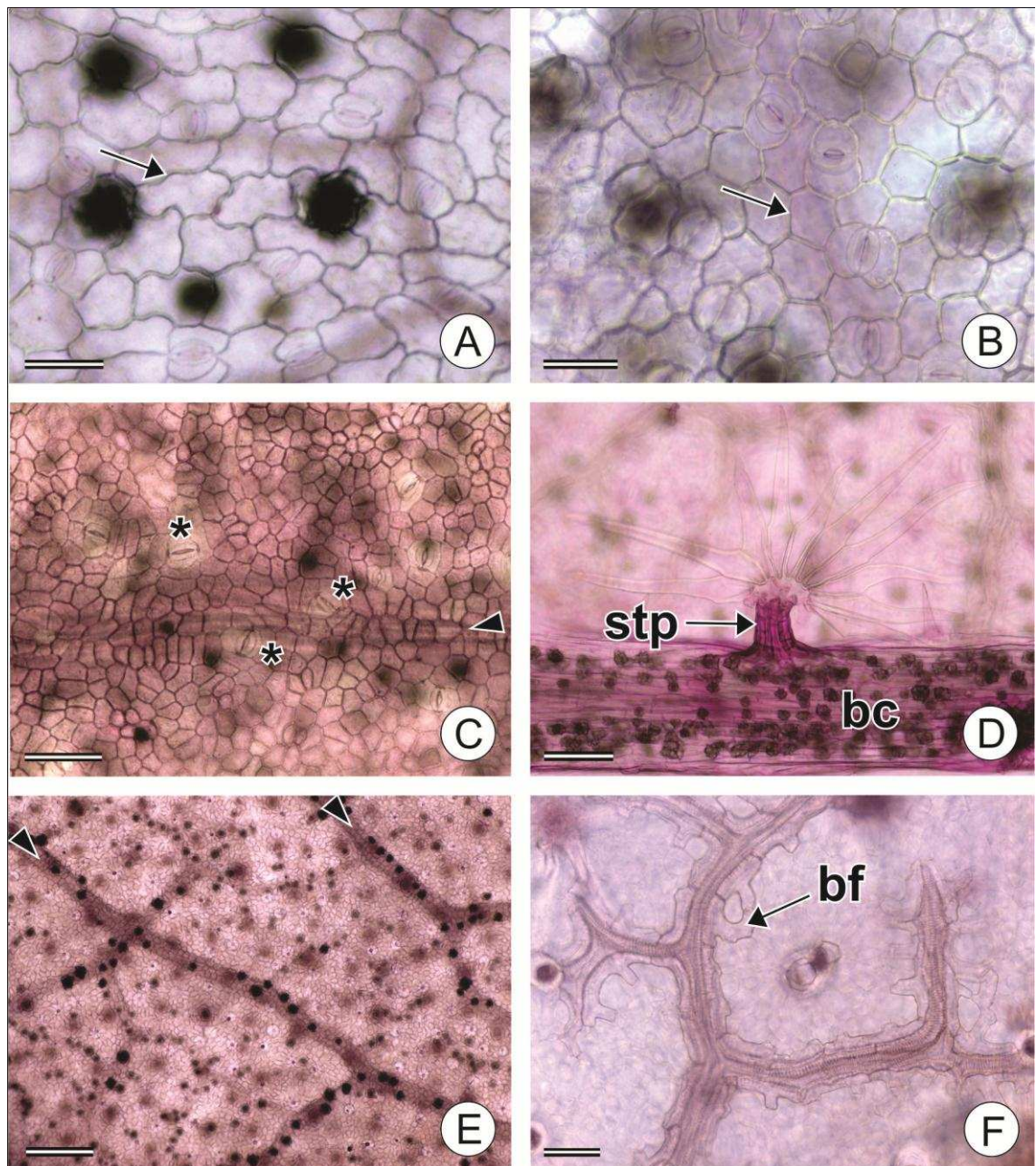


Figura 3. Diafanização de folhas de *Croton*. **A** Exemplar de *C. hirtus* com células epidérmicas de contorno (seta) levemente ondulado **B** Exemplar de *C. hirtus* com células epidérmicas de contorno (seta) reto **C** Epiderme da face adaxial de *C. yavitensis* com estômatos (asteriscos) acompanhando o sistema vascular (ponta de seta) **D** Bainha cristalífera (bc) e tricoma estrelado rotado com estípite (stp) em *C. pullei* morfotipo 2 **E** Visão geral da epiderme de *C. matourensis*, evidenciando idioblastos cristalíferos (pontos escuros) que acompanham as nervuras (pontas de seta) **F** Bainha do feixe vascular (bv) em *C. palanostigma* morfotipo 1. *Barras de escala: A, F = 50; B = 30; C, D = 100; E = 200 μm.*

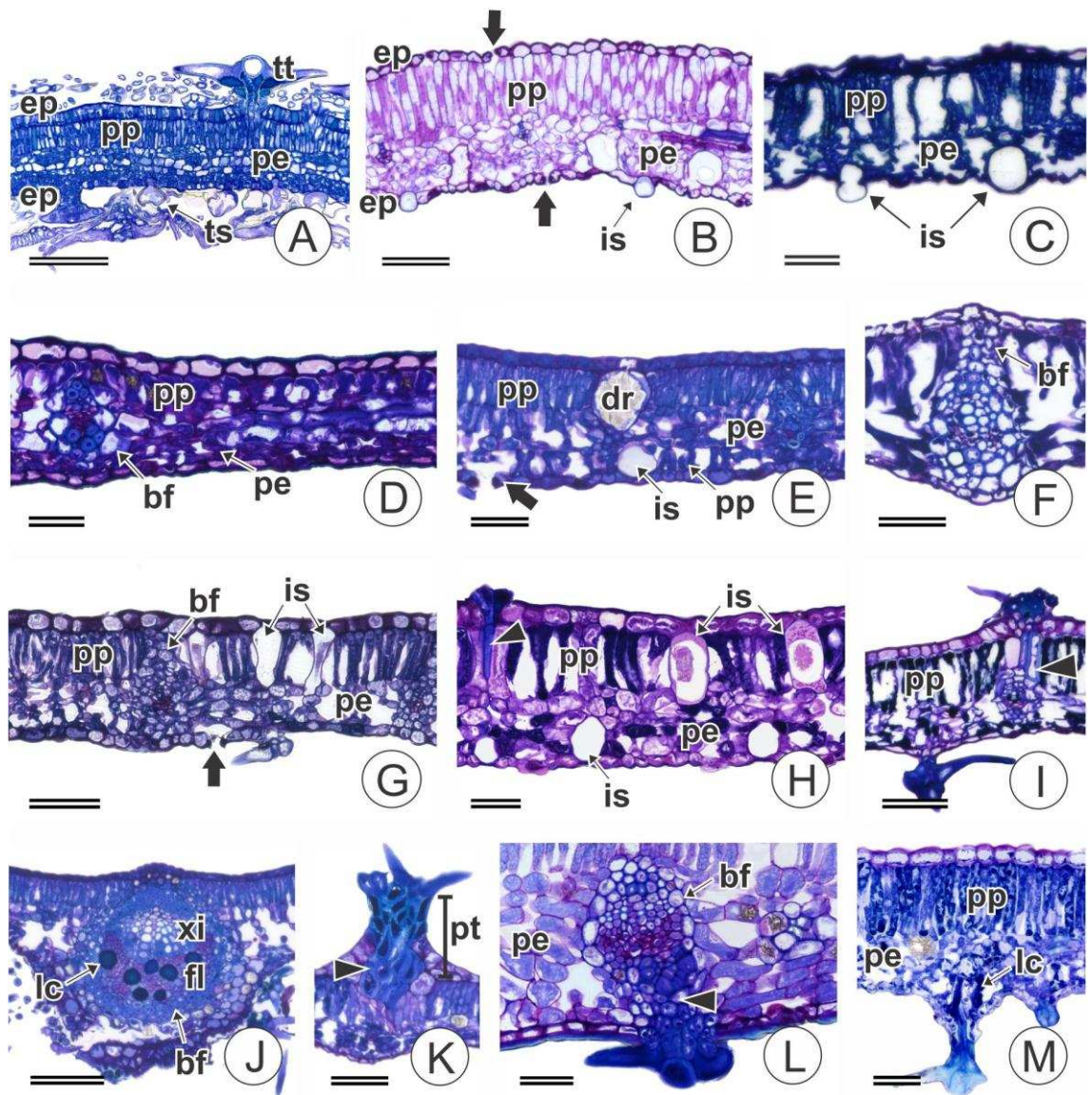


Figura 4. Seções transversais do limbo foliar de *Croton* e grupos relacionadas. **A** *C. erytroxiloides*; **B** *C. glandulosus*; **C** *C. ascendens* **D** *C. tessmani*; **E** *B. mamoinha*; **F** *C. pullei* morfotipo 2 **G**. *C. megalodendron* morfotipo 1; **H** - **I** *C. ascendens*; **J** *B. mamoinha*; **K** *C. palanostigma* morfotipo 2; **L** *C. yavitensis*; **M** *C. gnaphalli*. *Legenda:* bf = bainha do feixe vascular; dr = drusa; ep = epiderme; fl = floema; is = idioblasto secretor; lc = laticífero; pe = parênquima esponjoso; pp = parênquima paliçádico; pt = pedestal; ts = tricoma secretor; tt = tricoma tector; xi = xilema; seta = estômato; ponta de seta: células de paredes espessas da base dos tricomas. *Barras de escala:* **A, B, G, I, J, K** = 100; **C, D, E, F, H, L, M** = 50 μ m.

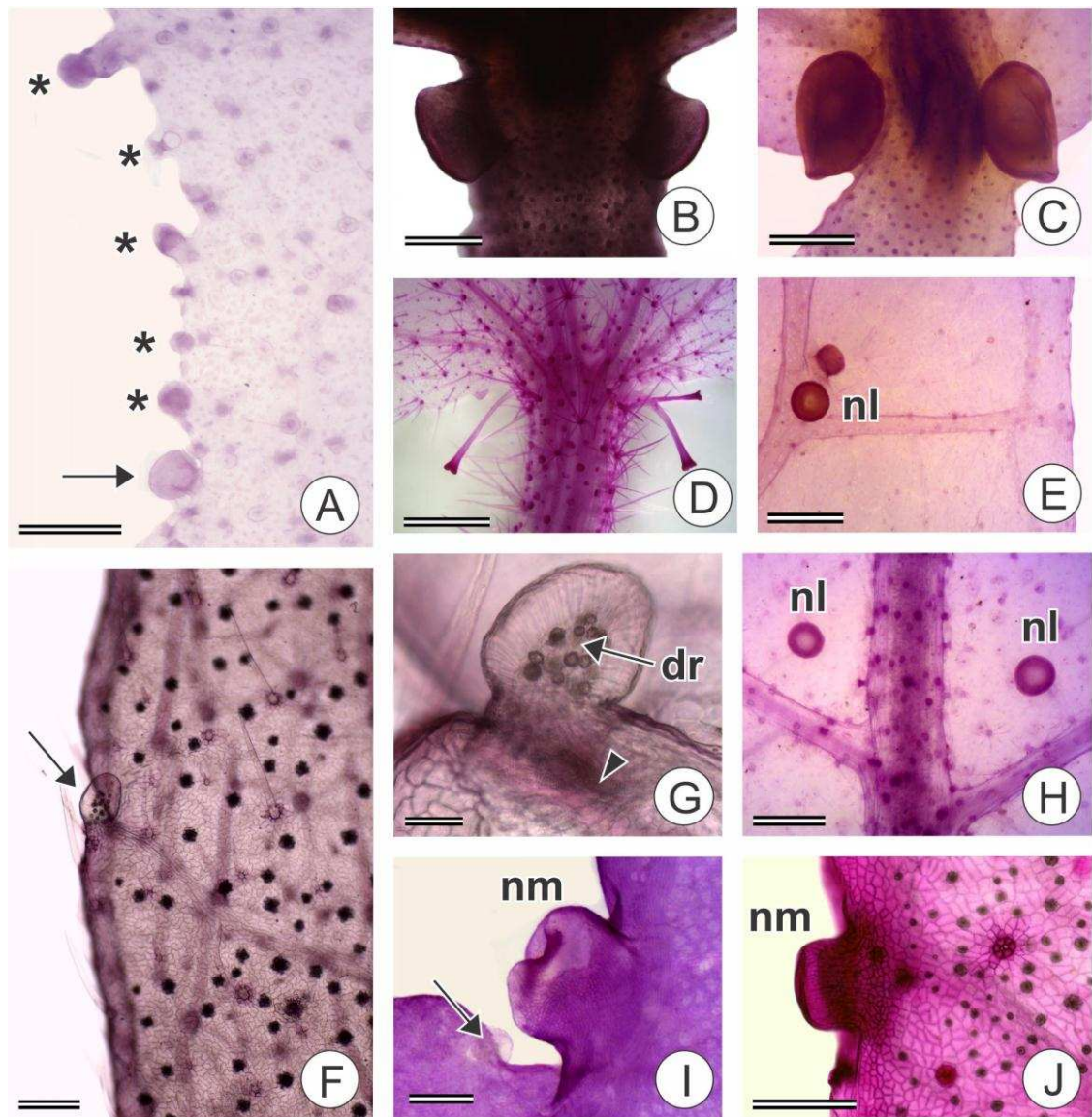


Figura 5. Diafanização de folhas de espécies de *Croton* e grupos relacionados, evidenciando estruturas secretoras. **A** Margem foliar de *C. chocoanus* onde NEFs marginais (seta) estão em menor quantidade do que os coléteres (*); **B** Par de NEFs cilíndricos, acropetiolares, voltados para face adaxial em *B. mamoninha*; **C** Par de NEFs basilaminares, pateliformes, voltados para face abaxial em *C. palanostigma* morfotipo 2 par de; **D**. Três NEFs basilaminares, em formato de trombeta em *C. hirtus*; **E**. NEFs laminares (nl) sobre a terminação de nervura de segunda ordem em *C. palanostigma* morfotipo 1; **F-G**. *A. lobata*; **F**. Visão geral da margem foliar com coléter (seta); **G** Coléter vascularizado (ponta de seta) na base do pedúnculo (dr = drusas); **H** *C. palanostigma* morfotipo 2 NEFs laminares (nl) próximo às interseções entre nervuras de primeira e segunda ordens; **I** Margem foliar de *C. yavitensis* NEF (nm) e coléter marginal (seta) em alternância. **J**. NEF marginal em *C. pullei* morfotipo 1. *Barras de escala*: **A, H** = 500; **B** = 600 **C, E** = 1000; **D** = 2000; **F, J** = 200; **G** = 100; **I** = 250 μ m.

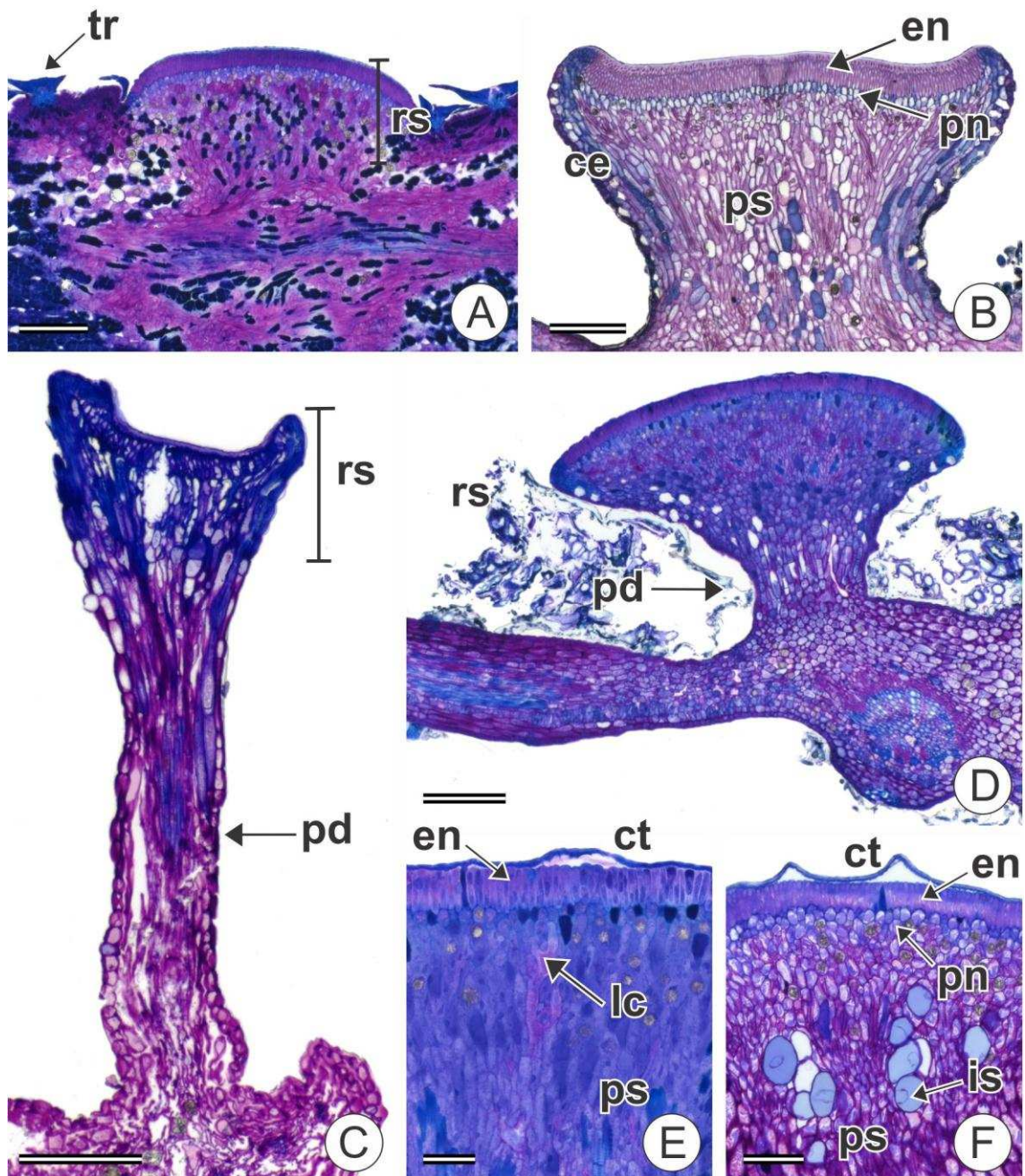


Figura 6. Secções longitudinais de NEFs acropetolares e basilaminares em folhas de *Croton*. **A** NEF séssil em *C. cuneatus*; **B** NEF basilaminar de *C. palanostigma* morfotipo 2; **C** NEF basilaminar em *C. glandulosus*; **D-E** *C. javarisensis*; **D** Visão geral; **E** Detalhe do NEF mostrando cutícula distendida (ct) e laticífero (*); **F**. Detalhe do NEF basilaminar de *C. megalodendron* morfotipo 1. Legenda: ce = células esclerificadas; ct = cutícula; en = epiderme nectarífera; lc = laticíferos; pd = pedúnculo; pn = parênquima nectarífero; ps = parênquima subnectarífero; rs = região secretora; tr = tricoma. Barras: **A, B, C, D** = 200; **E** = 50; **F** = 100 μm .

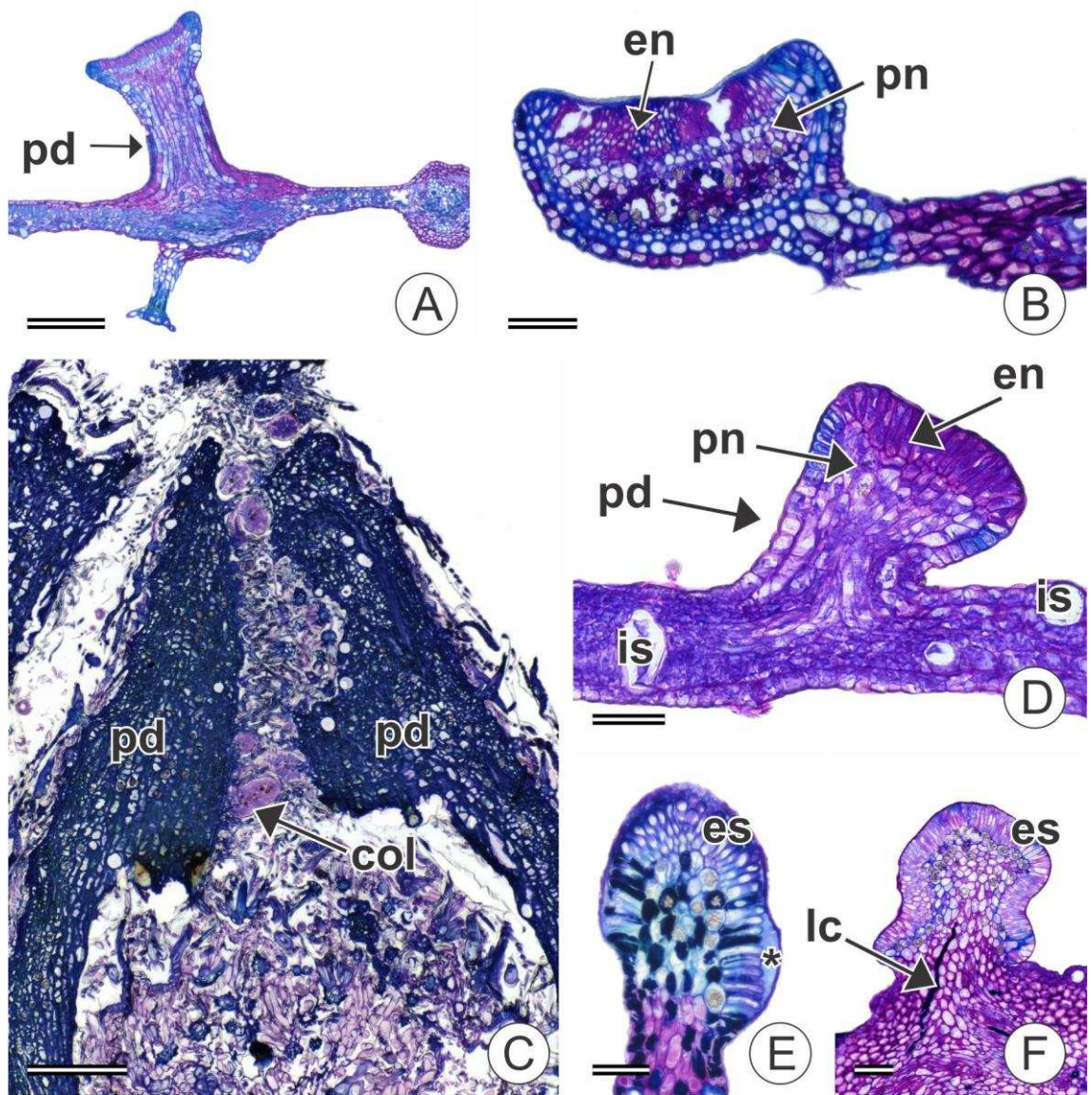


Figura 7. Nectários extraflorais e coléteres de *Croton*. **A** NEF laminar com pedúnculo curto (pd) em *C. palanostigma* morfotipo 2; **B** NEF marginal séssil em *C. tessmannii*, evidenciando epiderme nectarífera (en) e parênquima nectarífero (pn); **C** Ápice caulinar de *C. matourensis*, evidenciando primórdios foliares (pf) com coléteres (col); **D** NEF marginal com pedúnculo curto (pd) em *C. chocoanus*, mostrando epiderme nectarífera (en) e parênquima nectarífero (pn), além de idioblasto secretor (is) no mesofilo; **E** *A. lobata*, coléter com secreção (*) e epiderme secretora (es) evidente; **F** *C. megalodendron*, coléter com laticífero (lc), epiderme secretora evidente. Barras: **A** = 300; **B, F** = 100; **C** = 300; **D e E** = 50 μ m.

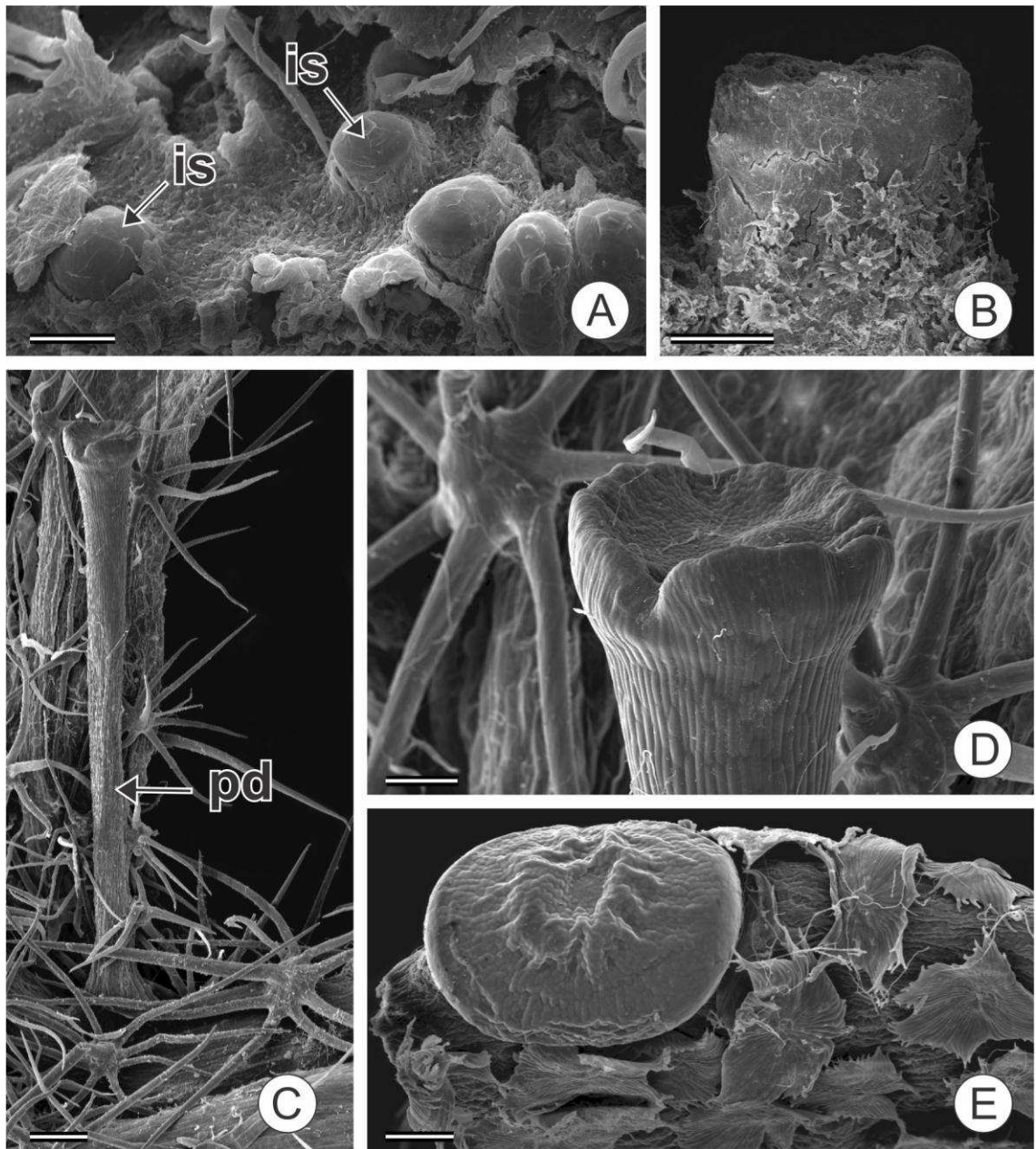


Figura 8. Idioblastos e nectários extraflorais em folhas de *Croton* e grupos relacionados. **A** Idioblastos secretores (is) em *C. palanostigma* morfotipo 1 vistos da epiderme; **B** NEF cilíndrico de *B. mamoninha*; **C** NEF em forma de trombeta, com pedúnculo longo (pd), em *C. hirtus*; **D** Detalhe da porção secretora do NEF de *C. hirtus*; **E** NEF acropeciolar séssil de *C. cuneatus*. Barras de escala: **A** = 40; **B,C** = 200; **D** = 60; **E** = 100 μm .

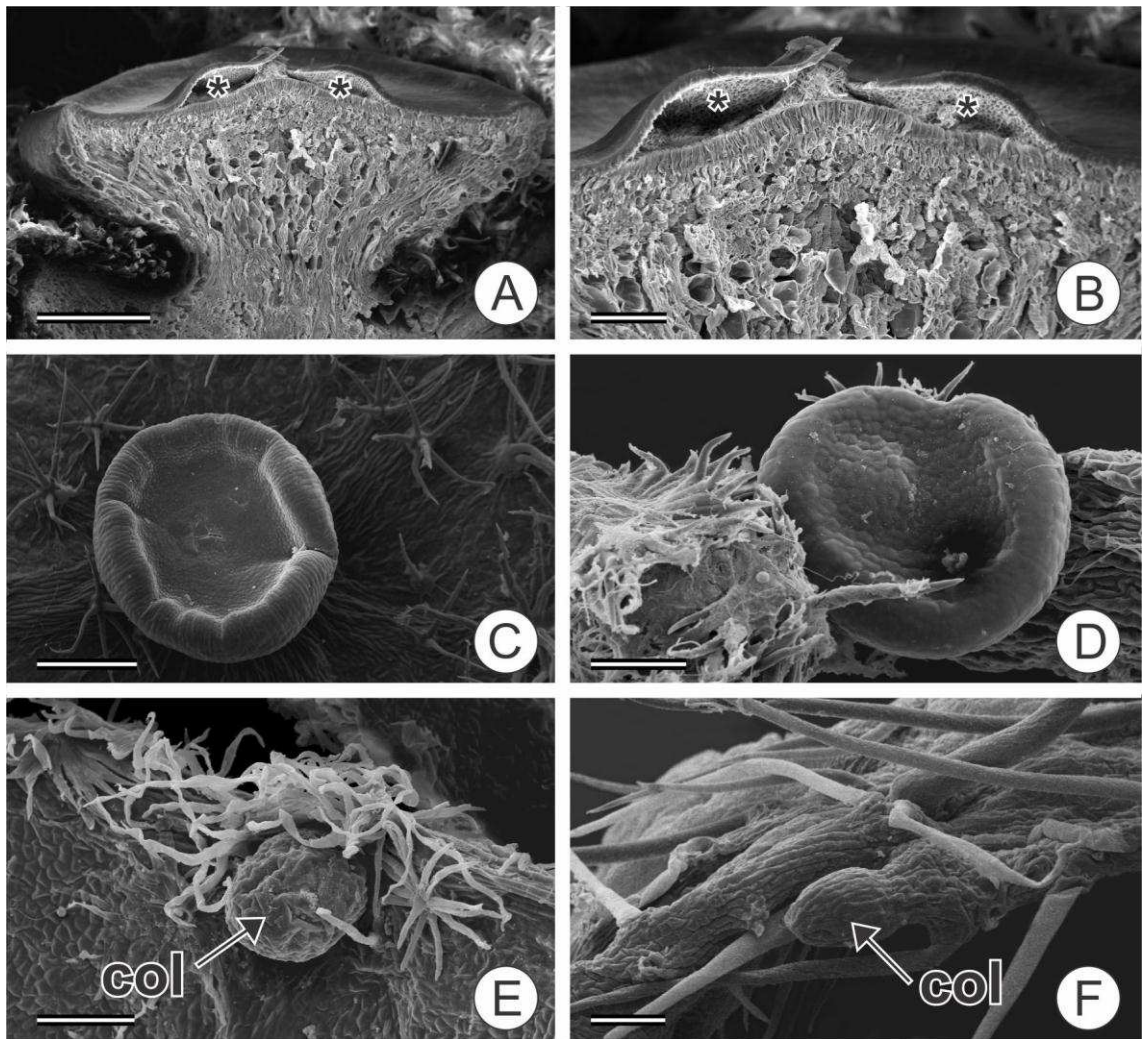


Figura 9 Nectários extraflorais e coléteres em folhas de *Croton* e grupos relacionados. **A-B.** NEF laminar de *C. palanostigma* morfotipo 1 com cutícula distendida (*), mostrando ainda pedúnculo (pd) e epiderme nectarífera (en); **C** NEF laminar de *C. matourensis*; **D** NEF marginal de *C. tessmannii*; **E** Coléter marginal em *C. skutchii*; **F** Coléter no ápice do dente de *A. lobata*. Barras de escala: **A** = 300; **B, D, E, F** = 100; **C** = 200 μm .

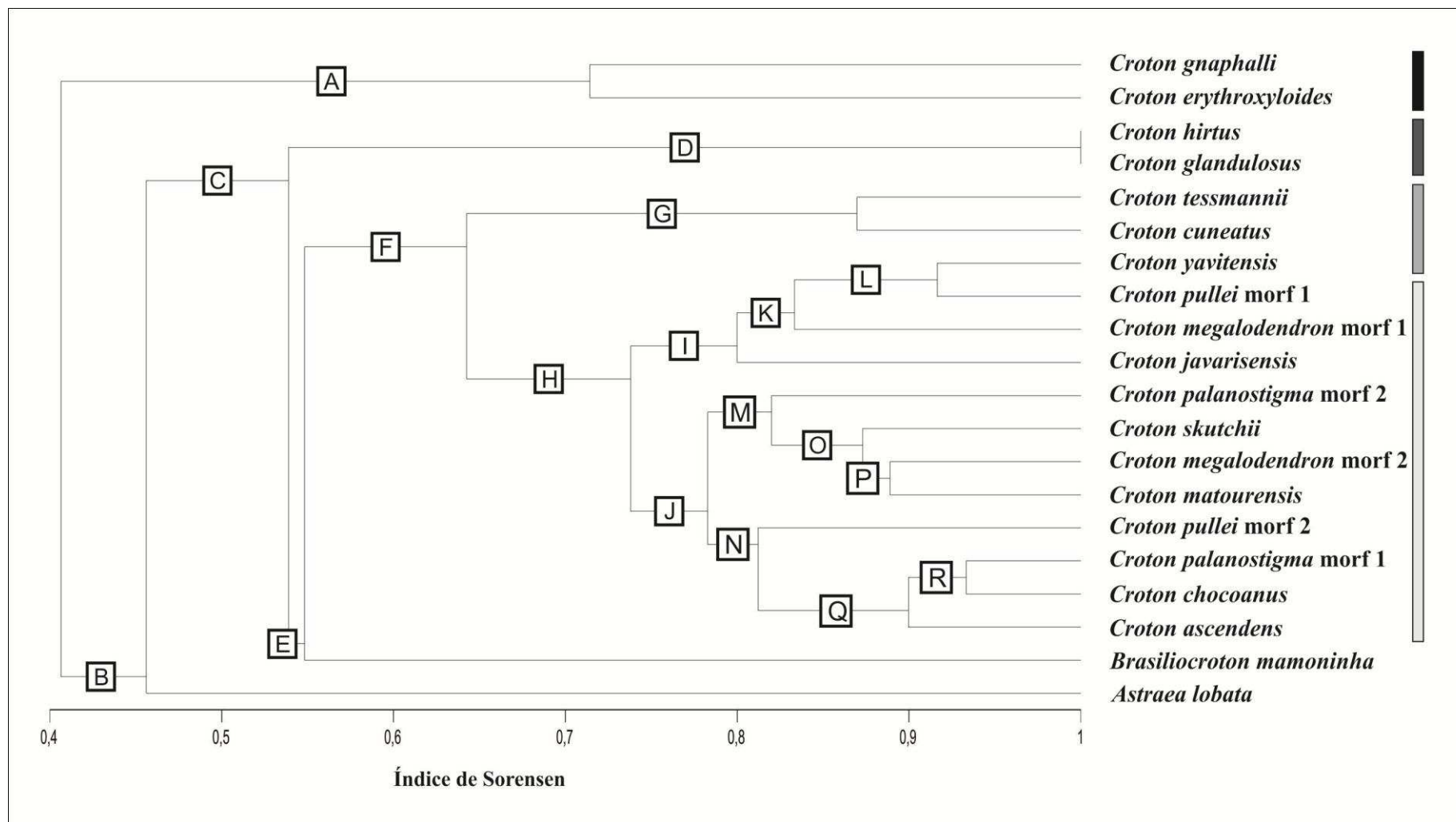
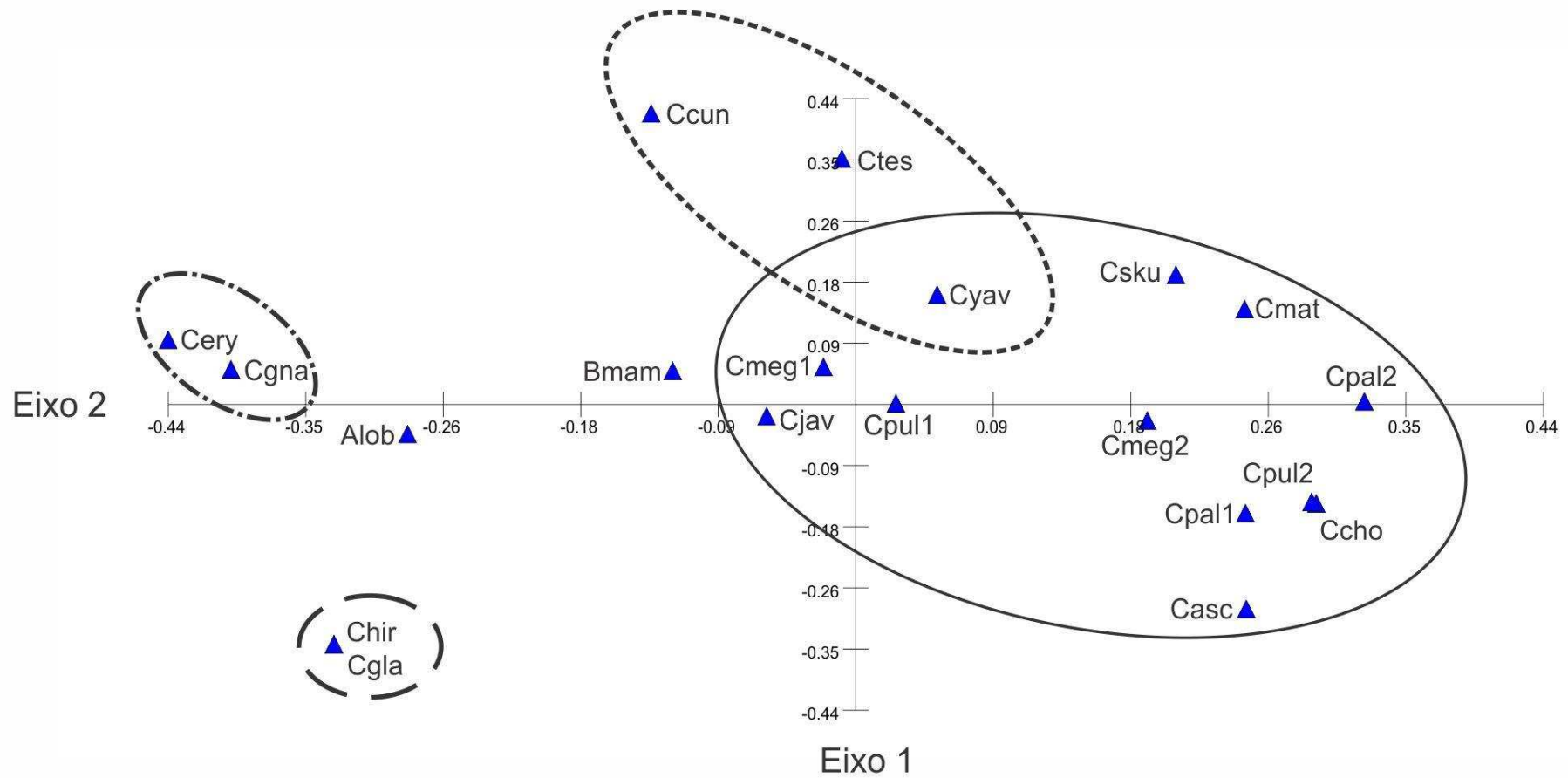


Figura 10 Análise de similaridade entre as espécies estudadas de *Croton* e grupos afins. *Legenda:* ■ *C. sect. Lamprocroton*; ■ *C. sect. Geiseleria*; ■ *C. sect. Cuneati*; ■ *C. sect. Luntia*.



Figur
a 11 Análise de componentes principais das espécies estudadas de *Croton* e grupos afins. *Legenda:* *Croton* sect. *Cuneati*; *C. sect. Geiseleria*; *C. sect. Lamprocroton*; *C. sect. Luntia*.

Discussão

As análises morfoanatômicas de folhas de *Croton* sect. *Luntia* e grupos relacionados forneceram informações importantes para a taxonomia do gênero. Algumas características morfológicas foliares não haviam sido mencionadas nas descrições originais das espécies (Anexo), principalmente no que concerne às glândulas laminares e marginais.

As plantas de *Croton* sect. *Luntia* possuem variações morfológicas interespecíficas notáveis, desde folhas lobadas e margem dentada a folhas não lobadas e margem inteira. Caracteres morfológicos foliares também permitiram o reconhecimento dos morfotipos de *C. megalodendron*, *C. palanostigma* e *C. pullei*. Em *C. megalodendron* as diferenças são quanto aos nectários laminares, que estão presentes no morfotipo 1 e ausentes no morfotipo 2, do qual foram retiradas amostras para os estudos moleculares (Riina et al. 2010). No trabalho de descrição da espécie não há menção a glândulas laminares.

As variações morfológicas em *C. palanostigma* parecem estar relacionadas à distribuição geográfica das populações. Por outro lado, de acordo com Guimarães e Secco (2010), *C. palanostigma* possui folhas com ápice agudo e mais raro curto-acuminado, mas folhas lobadas podem estar presente no mesmo ramo. As diferenças anatômicas observadas, somadas à variação morfológica e distribuição geográfica são bastante interessantes e permitem sugerir um estudo genético para avaliar a pertinência de tratar essas populações como espécies distintas ou como variedades.

As diferenças entre os dois morfotipos de *C. pullei* estão relacionadas à distribuição de nectários extraflorais e ao porte. Na descrição original desta espécie são mencionadas apenas glândulas crateriformes marginais, além do hábito lianescente, como encontrado no morfotipo 1. Tendo em vista que o hábito é uma das características que destaca *C. pullei* dentro de *C. sect. Luntia*, presume-se que tenha havido um equívoco na identificação do exemplar correspondente ao morfotipo 2, o qual não parece corresponder a nenhuma das espécies estudadas.

As variações morfológicas intraespecíficas em *C. sect. Luntia* são confirmadas também pela anatomia foliar. As observações conflitantes entre exemplares da mesma espécie são reflexos da taxonomia complicada do gênero, evidenciando a necessidade de uma revisão que aborde tanto os aspectos morfoanatômicos quanto moleculares dos diversos morfotipos. Os problemas taxonômicos nesta seção de *Croton* tem dificultado

a identificação correta de alguns exemplares, como enfatizado por Guimarães e Secco (2010), especialmente quanto aos exemplares da região Amazônica.

As características das células epidérmicas ordinárias e dos estômatos mostraram similaridade nas espécies estudadas e seguem o relatado na literatura para *Croton* e Euphorbiaceae (Solereder 1908, Metcalfe e Chalk 1957). Quanto ao contorno das células epidérmicas ordinárias, verificou-se variação de sinuosas a levemente onduladas ou retas. Em *C. hirtus*, diferentes exemplares apresentaram células epidérmicas de contorno ondulado e de contorno reto, o que indica que este caráter é plástico e que, portanto, não deve ser enfatizado em estudos taxonômicos. Embora o contorno das células epidérmicas seja apontado como caráter taxonômico para espécies de Euphorbiaceae (Thakur e Patil 2011), este caráter deve ser visto com parcimônia, pois estudos indicam a influência da luminosidade no mesmo: plantas de sol, em geral, apresentam células epidérmicas com contorno reto, enquanto as plantas de sombra são dotadas de células epidérmicas com contorno ondulado ou sinuoso (Wilkinson 1979).

Os estômatos paracíticos com estriações na cutícula das células subsidiárias estão presentes em todas as espécies estudadas. Esta característica foi relatada para espécies de *C. sect. Cyclostigma* (Sá-Haiad et al. 2009) e para outros gêneros da família Euphorbiaceae (Metcalfe e Chalk 1957). Ao constatar a ocorrência deste caráter em diversas seções de *Croton* e em *A. lobata* e *B. mamoninha*, que em estudos moleculares são referidos como grupos externos ao gênero, sugere-se que a presença de estômatos paracíticos com células subsidiárias com cutícula estriada seja um caráter plesiomórfico para *Croton*.

As maioria das espécies analisadas é anfiestomática, estando de acordo com o descrito para a tribo Crotoneae (Solereder 1908, Metcalfe e Chalk 1957). Por sua vez, *C. erythroxyloides* assemelha-se com às demais Euphorbiaceae por ser hipoestomática. Mott et al. (1982) ressaltam que folhas anfiestomáticas são características de plantas de áreas abertas. Estas plantas, que vivem em pleno sol, normalmente com alta capacidade fotossintética, mostram rápido crescimento quando a água está disponível (Mott et al. 1982).

Foram observados diferentes tipos de tricomas tectores nas espécies de *C. sect. Luntia* e grupos proximalmente relacionados. Estes dados estão de acordo com os registros de literatura, onde foram descritos para o gênero *Croton* tricomas tectores simples, estrelados, fasciculados, multirradiados, rosulados, dendríticos e lepidotos, ressaltando que existem ainda formas intermediárias entre os diversos tipos (Webster et al. 1996). Nas espécies avaliadas os tricomas estrelados e lepidotos foram os mais

comuns. A complexidade anatômica dos tricomas tectores das espécies estudadas de *Croton* permite inferir que estas estruturas têm origem não somente na protoderme. A presença de laticíferos na porção basal dos tricomas e a íntima associação com a bainha do feixe, seja esta estendida ou não, são indicativos de que há participação também do meristema fundamental na formação destes tricomas. Embora essas estruturas sejam denominadas de tricomas nas revisões taxonômicas (Webster 1993, 1994, Van Ee et al. 2011) e em outros trabalhos (Webster et al. 1996, Lucena e Sales 2005) essa denominação não é anatomicamente adequada, pois não derivam exclusivamente de atividade protodérmica. Os tricomas tectores de *Croton* sects. *Cuneati*, *Geiseleria*, *Lamprocroton* e *Luntia*, além de *Astraea lobata* e *Brasiliocroton mamoninha* devem, portanto, ser denominados emergências, por serem constituídos tanto de tecidos epidérmicos quanto subepidérmicos (Evert 2006). A complexidade dos tricomas de *Croton* foi relatada pela primeira vez por Sá-Haiad et al. (2009) que também interpretou estas estruturas como emergências.

Os tricomas se mostram adequados para a caracterização das espécies do gênero *Croton*, tendo em vista que não há variação intraespecífica nas tipologias. As formas intermediárias de tricomas tectores foram evidentes, principalmente, entre os estrelados e lepidotos, e entre as diferentes classes de lepidotos. O grau de união lateral entre as células do raio é variável entre indivíduos de uma mesma espécie, e, deste modo, sugere-se que os subtipos de tricomas lepidotos não devam ser utilizados na taxonomia do gênero, para evitar equívocos de interpretações.

Tricomas tectores observados em *B. mamoninha* e em algumas espécies de *C.* sect. *Luntia* possuem algumas características intermediárias entre estrelados e dendríticos, pois apresentam raios dispostos em mais de uma camada. Estes tricomas não estão totalmente de acordo com a classificação de tricomas estrelados, que, segundo Webster et al. (1996), possuem apenas um verticilo ou camada de raios. Tampouco se enquadram na tipologia dendrítico, por não haver um eixo longo, característico deste. Tricomas estrelados com 2 camadas de raios são considerados por Webster et al. (1996) uma transição entre estrelados e geminados, entretanto não há uma definição clara de tricomas geminados. Adotou-se a classificação destes tricomas como estrelados pois foi a tipologia julgada mais similar aos tricomas observados nos exemplares analisados. Entretanto, cabe ressaltar Sá-Haiad et al. (2009) denominaram os tricomas de *B. mamoninha* como dendríticos. O indumento foliar de *B. mamoninha* foi originalmente descrito como composto por tricomas estrelados esparsos em ambas as faces, podendo apresentar tricomas dendríticos acompanhando as nervuras na face adaxial ou esta

podendo ainda ser glabra (Berry et al. 2005b). Ainda segundo Berry et al. (2005b), as sépalas apresentam tricomas estrelados-dendríticos, o que indica a existência de intermediários entre as duas tipologias.

O mesofilo dorsiventral foi predominante nas espécies estudadas. Apenas *B. mamoinha* apresentou folhas com mesofilo isobilateral, embora Sá-Haiad et al. (2009) tenham descrito o mesofilo desta espécie como dorsiventral. Tal disparidade pode estar relacionada com o processamento anatômico, como diferenças na região amostrada da folha ou espessura do corte, o que poderia resultar em uma análise equivocada do tipo de mesofilo. Outra possibilidade seria a amostragem de folhas em diferentes fases de desenvolvimento, nas quais a estrutura do mesofilo teria variações, como relatado por James et al. (1999) para o mesofilo de *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus*. Levando-se em conta esses critérios, este caráter se mostrou bastante útil para o reconhecimento de *B. mamoinha*.

Idioblastos secretores, presentes em todas as espécies avaliadas, foram observados em outros estudos anatômicos de *Croton* (Metcalf e Chalk 1957, Vitarelli 2013 - dados não publicados). É possível que estas estruturas sintetizem e secretem compostos químicos relacionados com a defesa contra herbívoros e patógenos e com as propriedades medicinais das plantas, entretanto apenas estudos de farmacognosia aliados à histoquímica foliar poderão responder adequadamente a esta questão.

Os idioblastos observados no mesofilo são anatomicamente semelhantes aos de Scrophulariaceae (Lersten e Curtis 1997), entretanto a ausência de análises ontogenéticas das folhas de *Croton* e a qualidade de alguns materiais herborizados dificultam compreender se estes idioblastos são células epidérmicas que crescem e secretam em direção ao mesofilo ou células subepidérmicas que crescem e secretam em direção ao exterior. Considerou-se, entretanto, por claras diferenças anatômicas e de posição, que os idioblastos mais amplamente difundidos nas espécies estudadas, mas ausentes em *C. erythroxyloides*, são subepidérmicos, enquanto as espécies de *C. sect Geiseleria* apresentam adicionalmente idioblastos secretores na epiderme. Os idioblastos secretores epidérmicos, por sua vez, assemelham-se aos tricomas glandulares presentes em *C. sect. Lamprocroton*.

Inferências filogenéticas podem ser feitas a partir da análise da posição de células secretoras em folhas de espécies de *Croton*. Segundo Fahn (2002), a tendência evolutiva dos tecidos secretores das plantas vasculares parece ter procedido do mesofilo em direção a epiderme. Assim, a presença de idioblastos subepidérmicos, amplamente difundidos em *Croton* e em grupos mais basais, seria um caráter plesiomórfico para o

gênero, e idioblastos epidérmicos e tricomas glandulares teriam evoluído posteriormente, em grupos mais derivados. Um maior número de espécies, pertencentes a diferentes seções e subgêneros de *Croton*, é necessário para esclarecer a história evolutiva das estruturas.

Os nectários extraflorais são comuns não só em *Croton*, mas em toda a família Euphorbiaceae (Elias 1983). A literatura tradicional, desde o início do século XX, já registrava variações na posição dos nectários na folha (Solender 1908). Estas estruturas foram relatadas sobre as nervuras; nos ângulos das nervuras de primeira ordem ou de segunda ordem; na superfície da lâmina, sem contato direto com as nervuras; na margem foliar, sobretudo onde há dentes e sinuosidades; na raque; e nas regiões proximal ou distal do pecíolo. Com exceção da raque, todas as demais posições foram observadas no conjunto de espécies analisadas no presente trabalho. A variação morfológica e na posição ocupada pelos NEFs tem possibilitado a utilização destas estruturas em abordagens taxonômicas, quer como um caráter diagnóstico ou como um caráter unificador (Solender 1908, Metcalfe e Chalk 1957, Wilkinson 1979). No caso de *Croton*, os NEFs acropetiolares/basilaminares e laminares são conspícuos e, por serem facilmente visualizados foram relatados nas descrições originais das espécies. Por outro lado, a carência de descrições das glândulas marginais em muitas espécies parece estar relacionada com o tamanho reduzido destas estruturas.

As características dos nectários acropetiolares/basilaminares foram constantes dentro dos grupos. As espécies de *C. sect. Luntia* apresentam, em geral, nectários pateliformes basilaminares com pedúnculo curto. A variação morfológica é apenas de superfície, desde plana, na maioria das espécies, a ligeiramente convexa, em duas espécies lianescentes e em *C. pullei* morfotipo 2. Os nectários basilaminares de *Croton sect. Luntia* possuem estrutura anatômica semelhante aos NEFs acropetiolares descritos por Sá-Haiad et al. (2009) para *Croton sect. Cyclostigma*. A partir da observação da similaridade entre grupos pouco relacionados de acordo com a filogenia molecular é possível inferir que a estrutura interna dos NEFs acropetiolares/basilaminares é conservada dentro do gênero, com alterações mais conspícuas apenas nos aspectos morfológicos. Nas espécies de *C. sect. Geiseleria* os NEFs possuem pedúnculo longos, forma de trombeta e superfície côncava, enquanto em *C. sect. Cuneati* os NEFs são diminutos, sésseis ou curto pedunculados, pateliformes e com superfície plana. As diferenças morfológicas dos NEFs acropetiolares/basilaminares entre as seções de *Croton* reforçam o valor deste caráter na taxonomia do grupo.

A presença de nectários acropetiolares/basilaminares em *B. mamoninha* e *C. sect. Cuneati*, *Geiseleria* e *Luntia* indica que este caráter é plesiomórfico em *Croton* e que sua ausência, como em *C. sect. Lamprocroton*, seria apomórfica. Se analisado junto com a filogenia molecular proposta por van Ee et al. (2011), observa-se que este caráter está ausente em várias seções nos diferentes subgêneros de *Croton*, inclusive em *C. subgen. Geiseleria*, ao qual pertencem as espécies de *Croton* analisadas neste trabalho. Um estudo mais preciso que combine dados anatômicos e moleculares poderia esclarecer se a presença de nectários extraflorais na interseção do pecíolo com a lâmina foliar seria realmente um caráter plesiomórfico para *Croton* ou se teria surgido várias vezes dentro do gênero.

Os nectários extraflorais laminares, de acordo com Van Ee et al. (2011), ocorrem apenas em *C. sect. Luntia* e *C. sect. Corinthii* e a presença destes é, portanto, uma sinapomorfia para estas seções. Entretanto, algumas espécies de *C. sect. Luntia* analisadas, como *C. javarisensis*, *C. megalodendron* morfotipo 1 e *C. pullei* morfotipo 1, não apresentam esta característica, indicando que a mesma foi perdida em algumas populações e espécies.

Os nectários extraflorais marginais foram predominantes nas espécies de *C. sect. Cuneati*, embora estejam presentes também em *C. pullei* morfotipo 1 e *C. chocoanus*. Nestas espécies, os NEFs marginais alternam com os coléteres, com exceção de *C. chocoanus*, cujas margens possuem distribuição irregular de glândulas, com maior quantidade de coléteres em relação aos NEFs. Tendo em vista a presença de grande quantidade de NEFs na lâmina foliar de *C. chocoanus*, sobretudo próximo às margens, sugere-se que os NEFs marginais desta espécie tratem-se de NEFs laminares que invadiram a margem. A presença de NEFs nesta posição também foi relatada em *Sapium biglandulosum* (Coutinho et al. 2010).

Os coléteres são estruturas secretoras comumente encontradas no ápice caulinar, mas podem estar presentes em outras regiões do corpo da planta, sempre voltados para a face adaxial (Fahn, 1979, Thomas 1991). A estrutura dos coléteres é variável, mas em geral possuem um eixo multisseriado de células parenquimáticas alongadas, que é envolvido por células epidérmicas em paliçada recobertas por cutícula delgada (Lersten 1974). O desenvolvimento e a atividade secretora dos coléteres são precoces, iniciando antes mesmo da expansão foliar, o que está relacionado com a provável função de proteção dos meristemas e folhas jovens (Thomas 1991).

Os coléteres presentes na margem foliar de *A. lobata* e das espécies de *Croton* analisadas são do tipo padrão, segundo classificação de Lersten (1974). Trabalhos

anteriores de taxonomia e anatomia tratam os coléteres de espécies de Euphorbiaceae como nectários extraflorais, como em *Pedilanthus tithymaloides* (Dave e Patel 1975), *Astraea* e *Croton* sect. *Cyclostigma* (Sá-Haiad et al. 2009). Em outros trabalhos, os coléteres de *Croton* são denominados ainda ‘glândulas ovóides marginais’, tendo em vista que a simples observação da morfologia não permite conclusões sobre o tipo glândula (Riina et al. 2010, Van Ee et al. 2011). A atribuição errônea de termos diversos aos coléteres se deve à posição e à semelhança morfológica com outras estruturas secretoras (Thomas 1991). Entretanto, a distinção entre nectários extraflorais e coléteres é clara quando considerados, em conjunto, a morfologia, a posição no órgão adulto, a presença em primórdios foliares jovens, a atividade secretora, os aspectos químicos e as funções. Deste modo, embora a natureza da secreção não tenha sido confirmada por análises histoquímicas, os resultados encontrados comprovam que as estruturas presentes nas margens de todas as espécies avaliadas, com exceção de *B. mamoninha*, tratam-se de coléteres.

As descrições originais de algumas espécies de *Croton* não relatam a ocorrência de coléteres, o que se deve à dificuldade de observação destas estruturas que, além de diminutas, estão geral envoltas por grande quantidade de tricomas. Por possuírem atividade secretora principalmente nos primórdios foliares, os coléteres em folhas expandidas frequentemente senescem e caem, o que também dificulta a observação para fins taxonômicos. Estas estruturas podem ser úteis na taxonomia como marcadores morfológicos, como ressaltam Rio, Kinoshita e Castro (2005). Estudos de morfoanatomia foliar com espécies de outras seções de *Croton* poderiam esclarecer o valor taxonômico dos tipos, posição e número de coléteres para o gênero.

Os agrupamentos resultantes da análise de similaridade mostram congruência com os resultados obtidos nas análises filogenéticas. As espécies pertencentes a cada seção proposta por Riina et al. (2010) e Van Ee et al. (2011) permaneceram unidas por suas similaridades morfoanatômicas. As espécies consideradas mais basais nas análises moleculares mostraram também maior disparidade quanto à morfoanatomia, confirmando a maior distância destes grupos, principalmente *A. lobata*, das espécies de *Croton*. A grande similaridade morfoanatômica entre as espécies das seções *Luntia* e *Cuneati* sugere a ocorrência de convergência entre as espécies dos dois grupos, tendo em vista que estão sujeitas a pressões ambientais semelhantes. É compreensível, portanto, que tais espécies tenham sido agrupadas em uma mesma seção por Webster (1991), embora neste caso as semelhanças morfoanatômicas não indiquem uma relação filogenética próxima.

O estudo de caracteres morfoanatômicos a partir de material herborizado mostrou-se vantajoso em *Croton* tanto por reduzir o esforço de coleta quanto por garantir a identidade das espécies. Embora esta metodologia tenha sido aperfeiçoada (Meira e Martins 2003), o uso de materiais herborizados ainda impõe limitações às investigações anatômicas, tendo em vista que as exsiccatas disponíveis para retirada de amostras muitas vezes não apresentam-se em bom estado de conservação. Trabalhos posteriores com materiais vegetativos fixados poderão acrescentar informações úteis para a taxonomia do gênero, tais como a anatomia do pecíolo, os padrões de venação das folhas e a histoquímica das estruturas secretoras.

As análises morfoanatômicas foliares foram eficazes tanto na distinção entre espécies quanto na delimitação de *Croton* sect. *Luntia* e de grupos taxonômicos próximos. Os caracteres mais informativos foram aqueles relacionados a tipos e distribuição de tricomas e de estruturas secretoras, embora outras características foliares como distribuição de estômatos, tipos de mesofilo e presença de extensão de bainha, também tenham sido úteis na distinção dos grupos. Os nectários extraflorais laminares, embora não estejam presentes em todas as espécies de *Croton* sect. *Luntia*, são uma apomorfia desta seção. Análises futuras que combinem dados anatômicos e moleculares poderão facilitar a compreensão da história evolutiva das espécies do gênero *Croton*.

Referências

- Barros IO, Soares AA (2013) Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. *Revista Ciência Agronômica* 44(1):192-198
- Berry PE, Hipp AL, Van Ee BW, Riina R (2005a) Molecular Phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and *trnL-trnF* DNA sequence data. *American Journal of Botany* 92:1520-1534
- Berry PE, Cordeiro I, Wiedenhoef AC, Vitorino-Cruz MA, Lima, LR (2005b) *Brasiliocroton*, a New Crotonoid Genus of Euphorbiaceae s.s. from Eastern Brazil. *Systematic Botany* 30(2):357-365
- Block S, Baccelli C, Tinant B, Meervelt LV, Rozenberg R, Jiwon JLH, Llabrès G, Pauw-Gillet MC, Quentin-Leclercq J (2004) Diterpenes from the leaves of *Croton zambesicus*. *Phytochemistry* 65:1165-1171
- Caruzo MBR, Van Ee BW, Cordeiro I, Berry PE, Riina R (2011) Evolutionary history of the “sacaca” group: molecular phylogenetics of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60(2): 193-206
- Coutinho IAC, Valente VMM, Meira RMSA (2010) Ontogenetic, anatomical and histochemical study of the extrafloral nectaries of *Sapium biglandulosum* (Euphorbiaceae). *Australian Journal of Botany* 58: 224-232
- Dave YS, Patel ND (1975) A developmental study of extrafloral nectaries in slipper spurge (*Pedilanthus tithymaloides*, Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 62(8): 808-812
- De-Paula OC, Sajo MG (2011) Morphology and development of anthers and ovules in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae). *Nordic Journal of Botany* 29(4): 505-511
- De-Paula OC, Sajo MG, Prenner G, Cordeiro I, Rudall PJ (2011) Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae-Malpighiales). *Plant Systematics and Evolution* 292 (1-2): 1-14
- Ellis B, Daly D, Hickey LJ, Johnson KR, Mitchell JD, Wilf P, Wing SL (2009) *Manual of leaf architecture*. Ithaca: Cornell University Press
- Fahn A (1979) *Secretory Tissues in Plants*. New York: Academic Press
- Fahn A (2002) Functions and location of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. *Israel Journal of Plant Sciences* 50:59-64
- Falcão PF, de A Melo-de-pinna GF, Leal IR, Almeida-Cortez JS (2003) Morphology and anatomy of extrafloral nectaries in *Solanum stramonifolium* (Solanaceae). *Canadian Journal of Botany* 87:27-33

- Gordillo MM, Matías SE (2005) Tricomas foliares de *Croton* sección *Barhamia* (Euphorbiaceae). *Acta Botanica Mexicana* 72:39-51
- Govaerts R, Frodin DG, Radcliffe-Smith A (2000) World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (and Pandanaceae), 4 vols., Royal Botanical Garden, Kew
- Guimarães LAC, Secco RS (2010) As espécies de *Croton* L. sect. *Cyclostigma* Griseb. e *Croton* L. sect. *Luntia* (Raf.) G. L. Webster subsect. *Matourenses* G. L. Webster (Euphorbiaceae s.s.) ocorrentes na Amazônia brasileira. *Acta Amazonica* 40(3):471-488
- James SA, Smith WK, Vogelmann TC (1999) Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae). *American Journal of Botany* 86(2):198–207
- Johansen DA (1940) *Plant Microtechnique*. New York: Mc Graw-Hill Book Co. Inc.
- Kovach WL (2013) MVSP - A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.22. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K.
- Lersten NR (1974) Colleter morphology in *Pavetta*, *Neorosea* and *Tricalysia* (Rubiaceae) and its relationship to the bacterial leaf nodule symbiosis. *Botanical Journal of Linnean Society* 69: 125-136
- Lucena MFA, Sales MF (2006) Tricomas foliares em espécies de *Croton* L. (Crotonoideae-Euphorbiaceae). *Rodriguésia* 57 (1): 11-25
- Meira RMSA, Martins FM (2003) Inclusão de material herborizado em metacrilato para estudos de anatomia vegetal. *Revista Árvore* 27(1):109-112
- Metcalf CR, Chalk L (1957) *Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses, v. II*. University Press, Oxford
- Mott KA, Gibson AC, O'Leary JW (1982) The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell and Environment* 5: 455-460
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME (1965) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59(2):368-373
- O'Brien TP, McCully ME (1981) *The study of structure principles and selected methods*. Termarcaphi Press, Melbourn
- Riina R., Berry PE, Van Ee BW (2009) Molecular Phylogenetics of the Dragon's Blood *Croton* Section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): A Polyphyletic Assemblage Unraveled. *Systematic Botany* 34(2):360-374
- Riina R, van Ee B, Wiedenhoef AC, Cardozo A, Berry PE (2010) Sectional rearrangement of arborescent clades of *Croton* (Euphorbiaceae) in South America:

- Evolution of arillate seeds and a new species, *Croton domatifer*. *Taxon* 59(4):1147-1160
- Rio MCS, Kinoshita LS, Castro MM (2005) Anatomia foliar como subsídio para a taxonomia de espécies de *Forsteronia* G. Mey. (Apocynaceae) dos cerrados paulistas. *Revista Brasileira de Botânica* 28(4): 713-726
- Sá-Haiad B, Serpa-Ribeiro ACC, Barbosa CN, Pizzini D, Leal DO, Senna-Valle L, Santiago-Fernandes LDR (2009) Leaf structure of species from three closely related genera from tribe Crotoneae Dumort. (Euphorbiaceae s.s., Malpighiales). *Plant Systematics and Evolution* 283(3-4):179-202
- Salatino A, Salatino MLF, Negri G (2007) Traditional uses, Chemistry and Pharmacology of *Croton* species (Euphorbiaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society* 18(1):11-33
- Seigler DS (1998) *Plant secondary metabolism*. Norwell: Kluwer Academic Publishers, Norwell
- Senakun C, Chantaranothai P (2010) A morphological survey of foliar trichomes of *Croton* L. (Euphorbiaceae) in Thailand. *Thai For Bull (Bot.)* 38:167-172
- Shobe WR, Lersten NR (1967) A technique for clearing and staining gymnosperm leaves. *Botanical Gazette* 127(2):150-152
- Smith FH, Smith EC (1942) Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. *American Journal of Botany* 29:464-471
- Solereeder H (1908) *Systematic Anatomy of the Dicotyledons: A handbook for laboratories of pure and applied botany, v. II*. Clarendon Press, Oxford
- Thakur HA, Patil DA (2011) The foliar epidermal studies in some hitherto unstudied Euphorbiaceae. *Current Botany* 2(4):22-30
- Thakur HA, Patil, DA (2012) The family Euphorbiaceae: Anatomical conspectus. *World Journal of Science and Technology* 2(6): 51-57
- Thomas V (1991) Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 68: 287-305
- Tokuoka T, Tobe H (2002) Ovules and seeds in Euphorbioideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications. *Journal of Plant Research* 115:361-374
- Wiedenhoef AC, Riina R, Berry PE (2009) 'Ray-intrusive' laticifers in species of *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). *IAWA Journal* 30(2):135-148
- Van Ee BW, Berry PE (2010) Van Ee BW Taxonomy and Phylogeny of *Croton* Section Heptallon (Euphorbiaceae). *Systematic Botany* 35(1):151-167

- Vitarelli NC (2013) Anatomia foliar como subsídio para a sistemática de *Croton* L. (seções *Cleodora* e *Lamprocroton*), Euphorbiaceae. Tese, Universidade Federal de Viçosa
- Van Ee BW, Berry PE (2011) *Croton* Section *Pedicellati* (Euphorbiaceae), a Novel New World Group, and a New Subsectional Classification of *Croton* Section *Lamprocroton*. *Systematic Botany* 36(1):88-98
- Van Ee BW, Riina R, Berry PE (2011) A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 60(3):791-823
- Webster GL (1993) A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42:793-823
- Webster GL (2001) Synopsis of *Croton* and *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) in western tropical Mexico. *Contributions From the University of Michigan Herbarium*, 23:353-388
- Webster GL, Del-Arco-Aguilar, MJ; Smith, BA (1996) Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 121:41-57
- Wilkinson, HP (1979) The plant surface (mainly leaf) In: Metcalfe CR, Chalk L *Anatomy of the Dicotyledons*. v. I. 2 ed. Clarendon Press, Oxford, pp. 97-165.

Anexo

Lista de espécies analisadas com respectivas informações sobre descrição do holótipo

Espécie	Seção	Autor	Publicação
<i>Astraea lobata</i>		Klotzsch, Johann Friedrich	Archiv für Naturgeschichte 7(1): 194. 1841.
<i>Brasiliocroton mamoninha</i>		Berry, Paul Edward; Cordeiro, Inês	Systematic Botany 30(2): 357, f. 2–5. 2005.
<i>Croton ascendens</i>	<i>Luntia</i>	Secco, Ricardo de Sousa; Rosa, Nelson de Araújo	Novon 2(3): 252, f. 1. 1992.
<i>Croton chocoanus</i>	<i>Luntia</i>	Croizat, Léon Camille Marius	Caldasia 3(11): 11. 1944.
<i>Croton cuneatus</i>	<i>Cuneati</i>	Klotzsch, Johann Friedrich	Hooker's Journal of Botany and Kew Garden Miscellany 2: 49. 1843.
<i>Croton erythroxyloides</i>	<i>Lamprocroton</i>	Baillon, Henri Ernest	Adansonia 4: 297. 1864.
<i>Croton glandulosus</i>	<i>Geiseleria</i>	Linnaeus, Carl Von	Systema Naturae, Editio Decima 2: 1275. 1759.
<i>Croton gnaphalii</i>	<i>Lamprocroton</i>	Baillon, Henri Ernest	Adansonia 4: 350. 1864.
<i>Croton hirtus</i>	<i>Geiseleria</i>	L'Héritier de Brutelle, Charles Louis	Stirpes Novae aut Minus Cognitae 17, pl. 9. 1785.
<i>Croton javarisensis</i>	<i>Luntia</i>	Secco, Ricardo de Sousa	Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica 8: 270. 1983.
<i>Croton matourensis</i>	<i>Luntia</i>	Aublet, Jean Baptiste Christophe Fusée	Histoire des Plantes de la Guiane Française 2: 879, t. 338. 1775.
<i>Croton megalodendron</i>	<i>Luntia</i>	Müller Argoviensis, Johannes (Jean)	Flora 55: 4. 1872.
<i>Croton palanostigma</i>	<i>Luntia</i>	Klotzsch, Johann Friedrich	London Journal of Botany 2: 48. 1843.
<i>Croton pullei</i>	<i>Luntia</i>	Lanjouw, Joseph	The Euphorbiaceae of Surinam 18, pl. 3. 1931.
<i>Croton skutchii</i>	<i>Luntia</i>	Standley, Paul Carpenter	Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 22(2): 86. 1940.

Lista de espécies analisadas com respectivas informações sobre descrição do holótipo
(continuação)

Espécie	Seção	Autor	Publicação
<i>Croton tessmannii</i>	<i>Cuneati</i>	Mansfeld, Rudolf	Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem 9: 264. 1925.
<i>Croton yavitensis</i>	<i>Cuneati</i>	Croizat, Léon Camille Marius	Journal of the Arnold Arboretum 26(2): 189. 1945.