

KATIÚSCIA FREIRE DE SOUZA

**CONTRIBUIÇÕES DA ANATOMIA FOLIAR PARA A TAXONOMIA DA
TRIBO CROTONEAE DUMORT. (EUPHORBIACEAE)**

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

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2018**

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa

T

S729c Souza, Katiúscia Freire de, 1985-
2018 Contribuições da anatomia foliar para a taxonomia da tribo
Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae) / Katiúscia Freire de Souza.
– Viçosa, MG, 2018.
viii, 62 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Renata Maria Strozi Alves Meira.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Crotonae. 2. *Acidocroton*. 3. *Astraea*. 4. *Croton
matourensis*. 5. Secreção. 6. Malpighiales. 7. Botânica -
Morfologia. 8. Plantas - Anatomia. 9. *Ophellantha*.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia
Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed. 583.69

KATIÚSCIA FREIRE DE SOUZA

**CONTRIBUIÇÕES DA ANATOMIA FOLIAR PARA A TAXONOMIA DA
TRIBO CROTONEAE DUMORT. (EUPHORBIACEAE)**

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

APROVADA: 29 de junho de 2018.

Deborah Aragão Soares

Josiane Silva Araújo

Luzimar Campos da Silva

Rafael Felipe de Almeida

Renata Maria Strozi Alves Meira
(Orientadora)

À melhor parte de mim, meus pais Ademar e Fátima,
pelo amor e incentivo incondicionais.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Ademar e Fátima, pelo apoio e compreensão. Pela simplicidade, amizade, carinho, e principalmente exemplo. Pelo aconchego na volta e por sempre acreditarem na minha capacidade de realizar!

Ao meu irmão Wallace, que sempre fará parte da minha vida.

A todos meus amigos e familiares que me acompanharam durante toda essa jornada.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Departamento de Biologia Vegetal e ao Programa de Pós- graduação em Botânica pela infraestrutura disponibilizada para a realização deste trabalho.

Ao laboratório de Anatomia vegetal da Universidade Federal de Viçosa, no qual foram realizadas todas as análises contidas neste trabalho.

À FAPEMIG e a CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao corpo docente do Programa de Pós- graduação em Botânica pela transmissão de conhecimento científico e de vida.

A todos os meus demais professores, que certamente contribuíram para minha formação.

À Dr^a Rosana Gonçalves, que sempre acreditou na minha capacidade, pelo incentivo, exemplo e amizade, por ser mais que uma orientadora, por ser uma amiga.

À Dr^a Ricarda Riina pela coorientação e por disponibilizar o material de herbário.

À querida Prof^a Renata, pelos ensinamentos, pela confiança em mim depositada que foi fundamental para minha formação profissional. Por ser um exemplo de Professora, Orientadora e amiga que certamente quero seguir. Por sempre confiar em seus alunos e por estar presente em todos os momentos na realização deste trabalho.

Às técnicas, Aurora, Patrícia e Rosana por serem sempre tão solícitas no ambiente de trabalho, pela amizade e apoio no dia-a-dia.

A todos os colegas do Programa de Pós- Graduação em Botânica Aplicada, em especial aos do laboratório de Anatomia vegetal, pela convivência diária e pelos momentos de descontração no café.

Aos amigos “Renatetis”, aos que já se foram de viçosa e aos que ainda estão presentes, Valéria, Isabel, Dayana, Julianna, Daniela, Danizete, Luana, Analu, Miller, obrigada

pelos conselhos, pela amizade, pelo trabalho dividido. Foi muito bom trabalhar com vocês. Aos recém-chegados Eli, Clara e Vítor espero ainda dividir a bancada com vocês.

Aos amigos “Seletos” que tornaram os dias mais leves e divertidos nesses quatro anos em Viçosa.

A todos meus amigos, aos de longa data e aos mais recentes, por sempre me incentivar, compreender a ausência e torcer por minhas conquistas.

A Deus, meu paizinho do céu, pelas bênçãos alcançadas, proteção, saúde e por me amar incondicionalmente! Deus está presente ao meu lado em todos os momentos, abrindo as portas nessa longa caminhada pela vida. Obrigada por se fazer vencedor na minha vida!

A todos que de alguma forma contribuíram para a minha conquista, Obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
Introdução Geral.....	1
Referências.....	3
Capítulo I.....	5
Anatomia foliar e estipular de <i>Astraea</i> (Crotoneae, Euphorbiaceae): contribuições para a circunscrição do gênero e delimitação de espécies.	5
Referências	15
Figuras	18
Tabelas.....	26
Capítulo II.....	29
Caracteres anatômico foliares suportam o reconhecimento de <i>Acidocroton</i> e <i>Ophelantha</i> (Euphorbiaceae) como gêneros distintos?	29
Referências	38
Figuras	42
Tabelas.....	48
Capítulo III.....	51
Novos registros sobre estruturas secretoras foliares em <i>Croton matourensis</i> <i>Aubl.</i> (Euphorbiaceae): Caraterização anatômica e importância taxonômica.....	51
Referências	57
Figuras	60

RESUMO

SOUZA, Katiúscia Freire de, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, junho de 2018. **Contribuições da anatomia foliar para a taxonomia da tribo Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae)** Orientadora: Renata Maria Strozi Alves Meira. Coorientadora: Ricarda Riina.

A tribo Crotonae é composta pelos gêneros Acidocroton, Astraea, Brasiliocroton, Croton, Ophellantha, Sagotia e Sandwithia, cujas espécies ocorrem nos trópicos de todo o mundo. Com mais de 1300 espécies, Croton é o maior gênero da tribo Crotonae e o segundo maior gênero de Euphorbiaceae, enquanto os demais gêneros desta tribo não chegam a totalizar 35 espécies. Embora dados anatômicos tenham se mostrados úteis para a resolução de problemas taxonômicos em Croton, existem lacunas consideráveis, devido ao elevado número de espécies, que limitam a utilização de dados morfoanatômicos nas interpretações sobre as relações taxonômicas e filogenéticas da tribo. Apesar dos avanços obtidos na última década, as filogenias moleculares carecem do suporte de caracteres morfológicos que auxiliem as delimitações genéricas em Crotonae. Dessa forma, realizou-se um estudo da anatomia foliar em três gêneros exclusivamente neotropicais, Acidocroton, Astraea e Ophellantha, de Crotonae visando identificar características anatômicas que possam auxiliar na delimitação genérica desta tribo, além do estudo do padrão de distribuição das glândulas foliares em Croton matourensis, espécie cuja descrição menciona indivíduos com glândulas presentes ou obscuras. Espécies dos gêneros Acidocroton, Astraea, Ophellantha e Croton matourensis foram submetidas às técnicas usuais para análises anatômicas e os resultados mais relevantes foram agrupados em tabelas. Em Astraea os caracteres anatômicos se mostraram úteis para a delimitação de espécies, possibilitando a elaboração de uma chave de identificação com caracteres anatômico-foliares, além de novos registros da presença de coléteres em estípulas de espécies do gênero. Os caracteres anatomico-foliares descritos para Acidocroton e Ophellantha, gêneros exclusivos da América central e do Norte, destacam o registro inédito de coléteres e laticíferos em ambos e morfologias distintas nas estípulas. Os resultados ampliam a base de dados anatômicos úteis para Crotonae, embora não tenham sido suficientes para separar Acidocroton e Ophellantha. Em Croton matourensis foi possível distinguir dois padrões de distribuição dos nectários, além de verificado a presença de coléteres, ampliando assim o conhecimento a cerca da presença de estruturas secretoras foliares na espécie. Desse modo este trabalho promoveu o

aumento do banco de dados à cerca da anatomia foliar de representantes da tribo
Crotonae.

ABSTRACT

SOUZA, Katiúscia Freire de, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, June 2018. **Contributions of leaf anatomy for taxonomy of *Crotoneae* Dumort (Euphorbiaceae) tribe.** Advisor: Renata Maria Strozi Alves Meira. Co-advisor: Ricarda Riina.

The *Crotoneae*' tribe is composed by genera *Acidocroton*, *Astraea*, *Brasiliocroton*, *Croton*, *Ophellantha*, *Sagotia* and *Sandwithia*, whose species occur at the tropics, worldwide. With more than 1300 species, *Croton* is the biggest genus of *Crotoneae*' tribe and the second biggest genus of Euphorbiaceae, while the remaining genera of this tribe do not reach 35 species. Though anatomic data showed themselves useful to resolve taxonomic problems at *Croton*, there are considerable gaps, given the increased number of species, which limit the utilization of morphoanatomic data in the interpretations about the taxonomic and phylogenetic relations of the tribe. Despite the progress obtained in the last decade, the molecular phylogenies need support of morphological characters that assists general delimitations in *Crotoneae*. In that sense, a study of leaf anatomy was realized in three neotropical-exclusive genera, *Acidocroton*, *Astraea* and *Ophellantha*, of *Crotoneae*, aiming to identify anatomical characteristics that might help at general delimitation in this tribe, along with the consolidated study of leaf glands' distribution at *Croton matourensis*, species whose description mention individuals with present or obscure glands. Species from genera *Acidocroton*, *Astraea*, *Ophellantha* and *Croton matourensis* were submitted to usual techniques for anatomical analysis and the more-relevant results were tabulated. In *Astraea*, the anatomical characters showed themselves useful for delimitation of species, making possible the development of an identification key with anatomical-leaf characters, along with new presence records of colleters in stipules of species of the genus. The anatomical-leaf characters described for *Acidocroton* and *Ophellantha*, exclusive of Central and North America, highlight the registry of colleters and laticifers in both and distinct morphology at the stipules. The results widen the useful' database for *Crotoneae*, although they were not enough to separate *Acidocroton* and *Ophellantha*. At *Croton matourensis* was possible to distinguish two patterns of nectary distribution as well as verified the presence of colleters, expanding the knowledge about the presence of leaf secretive structures at the species. In that way this paper promoted database increase over leaf anatomy representatives of *Crotoneae*' tribe.

Introdução Geral

A família Euphorbiaceae Juss. se destaca entre as angiospermas por ser considerada uma das famílias mais representativas em número de espécies, assim como devido à sua importância ecológica e econômica (Wurdack et al. 2004; Wurdack et al. 2005). A circunscrição de Euphorbiaceae foi por muito tempo alvo de estudo (Webster 1975; 1987; 1994a; 1994b; Wurdack et al. 2004), uma vez que era considerada controversa e polifilética. Atualmente, em sua circunscrição *sensu stricto*, Euphorbiaceae é caracterizada por possuir cerca de 7.500 espécies uniovuladas distribuídas em três subfamílias: Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae (Berry et al. 2005a; Wurdack et al. 2005; Tokuoka 2007; Secco et al. 2012), sendo esta classificação infrafamiliar monofilética (Wurdack et al. 2005).

A tribo Crotonae pertence à subfamília Crotonoideae e está posicionada no grupo dos “crotonoides inaperturados” (Wurdack et al. 2005). Em sua definição taxonômica clássica, Crotonae mostrou-se polifilética e incluía os gêneros Croton, Crotonopsis, Eremocarpus, Fahrenheitia, Mildbraedia e Moacrotan (Webster 1993; 1994a, b). A nova circunscrição proposta para a tribo, baseada em filogenias moleculares, inclui sete gêneros: Acidocroton Griseb., Astraea Klotzsch, Brasiliocroton P.E. Berry & Cordeiro, Croton L., Ophellantha Standl., Sagotia Baill. e Sandwithia Lanj. (Berry et al. 2005b; Van Ee et al. 2011). O gênero Croton destaca-se pelo elevado número de espécies (1300) e conseqüentemente é o gênero mais estudado da tribo, compreendendo espécies com grande diversidade morfológica. Os demais seis gêneros de Crotonae somam cerca de 35 espécies distribuídas exclusivamente nos neotrópicos, região estimada como centro de diversidade toda a tribo (Berry et al. 2005b; Riina et al. 2014).

A primeira filogenia molecular para Crotonae (Berry et al. 2005a) possibilitou uma nova delimitação genérica para seus representantes de maneira a refletir grupos naturais. A elevação do status de Astraea a gênero reestabeleceu relações antes descritas por Webster (1993) baseado em dados morfológicos. Acidocroton e Ophellantha formaram um clado proximalmente relacionado à Astraea e foram estabelecidos como gêneros distintos (Berry et al. 2005a, b).

Há tempos que a anatomia se destaca como uma ciência que fornece caracteres de real valor diagnóstico (Solleder 1908) inclusive para representantes da família Euphorbiaceae. Nos estudos de morfoanatomia vários caracteres vêm se destacando.

Em Crotonae e, especialmente, no gênero *Croton* as características do indumento têm sido utilizadas frequentemente como subsídio para a delimitação em níveis infragenéricos (Webster 1994; Webster et al. 1996; Berry et al. 2005b). Adicionalmente, o estudo das estruturas secretoras também tem se destacado por auxiliar a delimitação morfológica dos cladogramas que compõem a tribo (Sá-Haiad et al. 2009; De-Paula et al. 2011; Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2018). Contudo, apesar dos avanços obtidos em relação à filogenia molecular, ainda existem lacunas a respeito do conhecimento da morfoanatomia dos gêneros de Crotonae, principalmente em relação àqueles com menor número de representantes.

Visto que, as estruturas secretoras variam amplamente em sua morfologia e anatomia, a presença dessas estruturas podem representar um importante caráter taxonômico devido a posição constante que ocupam nas espécies e variedades em que ocorrem (Fahn 1979, 1988). Estas estruturas são responsáveis pela produção de grande número de substâncias que desempenham diferentes funções nas plantas, como defesa contra a herbivoria, atração de polinizadores e adaptação ambiental (Evert 2006; Cutler 2007). Para a tribo Crotonae já foi relatada a presença de idioblastos secretores, laticíferos, frequentemente articulados, além de coléteres principalmente na porção meristemática e margem foliar e nectários tanto florais quanto extraflorais (De- Paula et al. 2011, Vitarelli et al. 2015; Feio et al 2018).

Analisou-se neste trabalho características morfoanatômicas dos gêneros *Acidocroton*, *Astraea* e *Ophellantha*, visando ampliar a base de dados dos representantes desses gêneros, além de analisar o padrão de distribuição dos nectários extraflorais em *Croton matourensis* buscando compreender o estabelecimento de distintas populações. Esta tese foi organizada em três capítulos que posteriormente serão submetidos à periódicos científicos.

Referências

- Berry, P. E., Hipp, A. L., Wurdack, K. J., Van Ee, B., Riina, R. (2005)a. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonaeae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and trnL- trnF DNA sequence data. **American Journal of Botany**. 92, 1520-1534.
- Berry, P. E., Cordeiro, I., Wiedenhoeft, A. C., Vitorino- Cruz, M. A., de Lima, L. R. (2005) b. *Brasiliocroton*, a new crotonoid genus of Euphorbiaceae s. s. from eastern Brazil. **Systematic Botany**. 30, 357-365. <https://doi.org/10.1600/0363644054223585>.
- Cutler, D. F., Botha, T., Stevenson, D. W. (2007). **Plant Anatomy: An applied Approach**. Blackwell Publishing LTD, Oxford.
- De-Paula, O. C., Sajo, M. G., Prenner, G., Cordeiro, I., Rudall, P.J. (2011). Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae- Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 292, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0388-9>.
- Evert, R. F. (2006). **Esau's Plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body –their structure, function, and development**, 3th edn. Wiley New, Jersey.
- Fahn, A. (1979). **Secretory Tissues in Plants**. Academic Press, London.
- Fahn, A. (1988). Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**. 108, 229-257.
- Feio, A.C., Meira, R. M. S. A., Riina, R. (2018). Leaf anatomical features and their implications for the systematics of dragon's blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**.
- Riina, R., Carneiro-Torres, D. S., Peirson, J. A., Berry, P. E., Cordeiro, I. (2014). Further support for the Crotonaeae phylogeny: A new species of *Brasiliocroton* (Euphorbiaceae) based on morphological, geographical, and molecular evidence. **Systematic Botany**. 39, 227-234. <https://doi.org/10.1600/036364414X678170>.
- Sá-Haiad, B. Serpa-Ribeiro, A. C. C., Barbosa, C. N., Pizzini, D., Leal, D. D. O., de Senna-Valle, L., de Santiago-Fernandes, L. D. R. (2009). Leaf structure of species from three closely related genera from tribe Crotonaeae Dumort. (Euphorbiaceae s. s., Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 283, 179-202.
- Secco, R. D. S., Cordeiro, I., Senna-Vale, L. D., Sales, M. F. D., Lima, L. R. D., Medeiros, D., Bigio, N. C. (2012). An overview of recent taxonomic studies on Euphorbiaceae s.l. in Brazil. **Rodriguésia**. 63, 227-242.
- Solereider, H. (1908). **Systematic Anatomy of the Dicotyledons**. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Tokuoka, T. (2007). Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto

based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. **Journal of Plant Research**. 120, 511-522.

Vitarelli, N. C., Riina, R., Caruzo, M. B. R., Cordeiro, I., Fuertes-Aguilar, J., Meira, R. M. (2015). Foliar secretory structures in Crotonae (Euphorbiaceae): Diversity, anatomy, and evolutionary significance. **American Journal of Botany**. 102, 833-847. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500017>.

Van Ee, B. W., Riina, R., Berry, P. E. (2011). A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World Croton (Euphorbiaceae). **Taxon**. 60, 791-823.

Webster, G. (1975). Conspectus of a New Classification of the Euphorbiaceae. **Taxon**. 24, 593-601. doi:10.2307/1220725.

Webster, G. L. (1987). The saga of the spurges: a review of classification and relationships in the Euphorbiales. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 94, 3-46.

Webster, G. L. (1993). A provisional synopsis of the sections of the genus Croton (Euphorbiaceae). **Taxon**. 42, 793-823.

Webster, G. L. (1994) a. Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 3-32. DOI: 10.2307/2399908.

Webster, G. L. (1994) b. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 81, 33-144. doi:10.2307/2399909.

Webster, G. L., Del-Arco-Aguilar, M. J., Smith, B. A. (1996). Systematic distribution of foliar trichome types in Croton (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 121, 41-57.

Wurdack, K. J., Hoffmann, P., Samuel, R., Bruijn, A., Bank, M., & Chase, M. W. (2004). Molecular phylogenetic analysis of Phyllanthaceae (Phyllanthoideae pro parte, Euphorbiaceae sensu lato) using plastid rbcL DNA sequences. **American Journal of Botany**. 91, 1882-1900.

Wurdack, K. J., Hoffmann, P., Chase, M. W. (2005). Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid rbcL and trnL-F DNA sequences. **American Journal of Botany**. 92, 1397-1420.

Capítulo I

Anatomia foliar e estipular de *Astraea* (Crotoneae, Euphorbiaceae): contribuições para a circunscrição do gênero e delimitação de espécies.

Resumo

Astraea é um gênero neotropical da tribo Crotoneae Dumort. (Euphorbiaceae). O gênero foi anteriormente considerado como uma seção de *Croton*, sendo elevado ao status genérico após recentes filogenias moleculares. Atualmente 13 espécies são reconhecidas para o gênero e embora o monofiletismo de *Astraea* seja altamente apoiado por dados moleculares, poucos ou nenhum dado morfológico apoia sua nova circunscrição genérica. A anatomia foliar tem sido utilizada com sucesso como ferramenta para estudos taxonômicos em diversos taxa infragenéricos de *Croton*. Nesse estudo caracterizamos a morfoanatomia foliar de dez espécies de *Astraea*, enfocando a diversidade das estruturas secretoras, a fim de encontrar caracteres úteis para sua taxonomia. Nossos resultados mostraram que a presença e localização de coléteres e o tipo e distribuição de tricomas foram úteis para distinguir espécies. A presença de macroesclereídes marginais foram relatados apenas para *A. cincta* e *A. hauthalii*, enquanto os coléteres estipulares são uma característica comum no gênero.

Palavras-chave: Coléter; Crotoneae; Estípula; Malpighiales; Taxonomia; Tricomas.

Introdução

Astraea Klotzsch. é um gênero neotropical da tribo *Crotoneae* (*Euphorbiaceae*), com 13 espécies ocorrendo principalmente no leste do Brasil, exceto *A. lobata* Klotzsch que foi relatada como espécie exótica na África e no Iêmen (Berry et al. 2005a; Gaikwad et al. 2012). Em consequência dos avanços nos estudos de taxonomia e filogenia da tribo *Crotoneae*, *Astraea*, que era uma seção do gênero *Croton* (Webster 1975; 1994 b), foi elevada ao status de gênero (Berry et al. 2005 a; b; Riina et al. al. 2014).

Atualmente, a tribo *Crotoneae* inclui sete gêneros: *Astraea*, *Acidocroton*, *Brasiliocroton*, *Croton*, *Ophellantha*, *Sagotia* e *Sandwithia* (Berry et al. 2005 a; b; Riina et al. 2014). *Astraea* surgiu como grupo irmão de *Acidocroton* e *Ophellantha*, e intimamente relacionada com o clado *Brasiliocroton* + *Croton* (Berry et al., 2005b; Van Ee et al., 2011; Riina et al., 2014).

Morfológicamente *Astraea* é caracterizada por folhas normalmente lobuladas, flores masculinas com perianto imbricado e normalmente receptáculo glabro, delgado-cilíndrico altamente dividido, sementes quadrangulares, rugulosas e fortemente carunculadas (Berry et al. 2005b). *Astraea lobata* apresenta ampla distribuição geográfica e possui muitas variedades, sendo três delas elevadas ao status de espécie recentemente (Silva & Cordeiro 2017).

A anatomia das estruturas foliares e secretoras pode variar em morfologia e anatomia, bem como pode ser ferramentas complementares para taxonomia devido a sua constante ocorrência em espécies ou variedades (Solereder 1908, Metcalfe & Chalk 1950, Fahn 1979, 1988). Em *Crotoneae*, foram relatados idioblastos secretores, laticíferos, coléteres, nectários florais e extraflorais (De-Paula et al. 2011, Riina et al. 2014; Vitarelli et al. 2015) e demonstraram ser úteis para a taxonomia (Caruzo et al. 2011; Riina et al., 2014). Uma vez que, a maioria dos caracteres diagnósticos de *Astraea* está relacionada aos órgãos reprodutivos, neste trabalho caracterizou-se a morfoanatomia foliar de *Astraea*, enfocando a diversidade das estruturas secretoras, a fim de encontrar caracteres úteis à sua classificação genérica e infragenérica.

Resultados

Amostras foliares de dez das treze espécies descritas para o gênero *Astraea*, foram obtidas de diferentes herbários. Todas as informações incluindo autoria de espécies, coleção e herbário está resumida na Tabela 1. Foram obtidas também

amostras de estípulas de *Astraea cincta*, *A. comosa*, *A. hauthalii*, *A. lobata*, *A. klotzschii*, *A. paulina*, *A. subcomosa*. Não foi possível obter amostras estipulares de todas as espécies amostradas devido ao tamanho reduzido ou a falta de estípulas preservadas para as análises.

As amostras herborizadas seguiram protocolo de reidratação em água aquecida e posterior imersão em hidróxido de potássio (KOH 2%) (Smith & Smith 1942). Depois de reidratadas as amostras foram desidratadas e estocadas em etanol 70%. As folhas e estípulas foram inicialmente analisadas em estereomicroscópio (Stemi 2000-C, Zeiss, Gottingen, Germany) equipado com câmera digital (AxioCam ERc5S, Zeiss, Gottingen, Germany) para obter uma visão geral do material e posteriormente foram submetidas às técnicas para análises anatômicas.

Astraea lobata foi o único material obtido em campo, dessa forma as folhas e estípulas foram fixadas em FAA (formalina, ácido acético e etanol 50% na proporção de 1: 1: 18 em volume) por dois dias (Johansen 1940) e armazenadas em etanol a 70%.

Folhas inteiras foram diafanizadas em hidróxido de sódio (NaOH 5%) e hipoclorito de sódio (NaClO 20%), posteriormente coradas com fucsina etanólica 50% (Vasco et al. 2014) e montadas em gelatina glicerinada (Kaiser 1880).

Para análise de secções anatômicas, amostras de lâmina foliar e pecíolo foram desidratadas em série etanólica e embebidas em historesina metacrilato (Historesina Leica®, Leica Microsystems Nussloch, Heidelberg, Germany). Secções longitudinais e transversais de 5 µm de espessura foram obtidas da região mediana, base e margem da lâmina foliar, e da porção distal do pecíolo com o uso de micrótomo rotativo de avanço automático (Model RM 2265-Leica). As secções foram coradas com azul de toluidina pH 4,7 (O'Brien & McCully, 1981) e montadas entre lâmina e lamínula com resina sintética (Permout®, New Jersey, USA). Adicionalmente, folhas de *A. lobata* foram submetidas aos seguintes testes histoquímicos: ácido periódico e reagente de Schiff (PAS) para detectar polissacarídeos totais (McManus 1948), lugol reagente para amido (Johansen, 1940), xilidina ponceau (O'Brien & McCully 1981) e Coomassie Blue (Fischer 1968) para proteínas.

As observações e documentação fotográfica foram realizadas em microscópio óptico (Modelo AX70TRF; Olympus Optical, Tokyo, Japão) equipado com câmera digital U-Photo (AxioCam HRc, Zeiss, Gottigen, Germany).

Resultados

Descrição da lâmina foliar

Os resultados das análises anatômicas das espécies de *Astraea* estão sumarizados na tabela 2.

Em todas as espécies a parede anticlinal da células epidérmicas variam entre retas (Fig. 1A) em *Astraea cincta*, *A. comosa*, *A. hauthalii*, *A. klotzschii*, *A. manihot* e *A. praetervisa* e sinuosas (Fig. 1B) em *A. gracilis*, *A. lobata*, *A. paulina* e *A. subcomosa*. Em todas as espécies os estômatos são paracíticos (Fig. 1C) e as folhas são hipostomáticas na maioria dos representantes (Fig. 1D), com exceção de *A. cincta* e *A. hauthalii* possuem folhas anfiestomáticas (Fig. 1E) e *A. comosa*, *A. klotzschii* e *A. manihot* com folhas anfihipostomáticas (Fig. 1F) com estômatos concentrados na região central da lâmina foliar. As células epidérmicas são compostas por uma camada única de células isodiamétricas de parede fina e cobertas por uma fina cutícula (Fig. 1D- F).

Em todas as espécies, o mesofilo é dorsiventral (Fig. 1D), exceto em *A. cincta* e *A. hauthalii*, o qual é isobilateral (Fig. 1E). Dispersos pelo mesofilo de *A. cincta*, *A. hauthalii* e *A. manihot* foram observados idoblastos contendo drusas sendo que nas demais espécies estes estavam associados ao parênquima paliçádico (Fig. 1D). Em *A. cincta*, *A. hauthalii*, *A. subcomosa*, *A. lobata* e *A. paulina* foi observada a presença de extensão de bainha parenquimática (Fig. 1E) e somente em *A. cincta* e *A. hauthalii* havia a presença de macrosclereídes na margem foliar (Fig. 1G, H).

Todas as espécies de *Astraea* possuem laticíferos ramificados com crescimento intrusivo, dispersos no mesofilo (Fig. 1I, J) e no sistema vascular do pecíolo, estando mais comumente associado ao floema.

Diferentes tipos de tricomas não glandulares foram observados em todas as espécies, os mesmos foram identificados de acordo com a classificação proposta por Webster (1996). Exceto em *A. cincta* e *A. hauthalii*, que possuem folhas glabras (Fig. 2A), foram identificados tricomas simples (Fig. 2B), estrelado (Fig. 2C) e fasciculado (Fig. 2D) em ambos os lados da lâmina foliar. Em todas as espécies os tricomas estrelados e fasciculados possuem stípites e um raio porrecto (Fig. 2E).

Astraea comosa possui em ambas as faces tricomas estrelados, já em *A. praetervisa* foram observados tanto tricomas do tipo estrelado quanto fasciculado em toda lâmina foliar. Em *Astraea gracilis* e *A. subcomosa* foram observados tricomas simples na face adaxial e tricomas estrelados e fasciculados na face abaxial. Em *Astraea lobata* foram observados somente tricomas simples em ambas as faces, enquanto em *A. macroura* só foram visualizados tricomas na face abaxial e estes

também simples. *Astraea manihot* e *A. paulina* possuem tricomas simples na face adaxial contudo diferem na presença de tricomas na face abaxial, simples e fasciculados em *A. manihot* e somente fasciculados em *A. paulina*.

Em secção transversal a nervura central é biconvexa em todas as espécies, sendo que a curvatura da face adaxial é preenchida por camadas de colênquima subepidérmicos. No córtex foram observados idioblastos contendo drusas e laticíferos. Somente em *A. cincta*, *A. hauthalii* e *A. praetervisa* o parênquima paliçadico é descontínuo na nervura central. O sistema vascular na nervura mediana de todas as espécies possui conformação colateral e está disposto em arco curvo voltado para a face adaxial. Três padrões de distribuição dos feixes vasculares foram distinguidos em *Astraea* (Figura 3). Tipo I: o sistema vascular é organizado em um único arco e foi observado em *A. cincta*, *A. gracilis*, *A. hauthalii*, *A. lobata* e *A. subcomosa*. Tipo II: semelhante ao tipo I com três pequenos feixes vasculares medulares no topo da nervura mediana relatado para *A. comosa*, *A. praetervisa* e *A. paulina*. Tipo III: semelhante ao tipo II com fusão do feixe vascular medular observado em *A. macroura* e *A. maninhot*.

Coléteres ocupando posições distintas foram observados na folha de todas as espécies de *Astraea*. Essa estrutura está localizada em duas posições distintas: dois a quatro coléteres na posição basilaminar / acropetiolares (Fig. 4A) observados em todas as espécies, exceto em *A. praetervisa* e no ápice dos dentes marginais ocorrendo em todas as espécies (Fig. 4B). Os coléteres são do tipo padrão, com eixo central parenquimático recoberto por uma epiderme da paliçada secretora, sendo avascularizados (Fig. 4 C-F). Em *A. cincta* e *A. hauthalii* os coléteres são morfologicamente mais esféricos (Fig. 4 E, F) quando comparados com a forma clavada nas outras espécies de *Astraea* (Fig. 4 C, D). Coléteres curto- pedunculados foram observados em *A. comosa* e *A. subcomosa* (Fig. 4D), contudo nas outras espécies são sésseis (Fig. 4F). Drusas são comuns no eixo central parenquimático (Fig. 4D).

Em todas as espécies, o pecíolo possui epiderme uniestratificada coberta por uma fina cutícula (Fig. 5A). Estômatos foram observados em *A. cincta*, *A. hauthalii*, *A. macroura* e *A. subcomosa* (Fig. 5C). Os mesmos tipos de tricomas descritos para a lâmina foram observados no pecíolo, exceto em *A. cincta*, *A. hauthalii*, que possuem pecíolos glabros. O córtex é composto por 4-7 camadas de colênquima subepidérmico e várias camadas de tecido de parenquimáticos na região medular. Células com citoplasma escuro foram observadas esparsamente distribuídas no parênquima

medular e no córtex, tais células são semelhantes aos laticíferos e estão localizadas próximas ao floema (Fig. 5C). Idioblastos contendo drusas foram visualizados tanto no córtex quanto na região medular (Fig. 5B). A distribuição do sistema vascular do pecíolo é semelhante em todas as espécies analisadas, sendo composto por feixes livres dispostos em forma de círculo com dois feixes vasculares acessórios voltados para a face adaxial. Contudo o número de feixes vasculares é variável entre as espécies.

Descrição das estípulas

Em todas as espécies a estípula possui uma venação central (Fig. 6A) sendo que em *A. hauthalii* a venação possui ramificações (Fig. 6B). Tricomas semelhantes aos visualizados na folha foram observados também para as estípulas, *Astraea lobata* e *A. macroura* exibiram tricomas simples enquanto *A. comosa*, *A. paulina* e *A. subcomosa* possuem tricomas simples e fasciculados. Tricomas não foram observados apenas nas estípulas de *A. cincta* e *A. hauthalii* (Fig. 6A,B).

Coléteres do tipo padrão e avasculares ocorrem em todas as espécies (Fig. 6C), com exceção de *A. paulina* é a única espécie em que os coléteres não foram relatados. Nas estípulas os coléteres são aparentemente menores que os observadas nas folhas, dessa forma essas estruturas são difíceis de serem visualizadas ou mesmo não visualizadas, em especial quando as estípulas são densamente cobertas por tricomas.

Os coléteres ocorrem no ápice das estípulas em todas as espécies analisadas (Fig. 6D). Na porção basal houve variação na posição de ocorrência, em *A. macroura* e *A. comosa* estas estruturas estão localizadas na base das estípulas (Fig. 6E), já em *A. hauthalii* e *A. subcomosa* estão localizadas no terço basal das estípulas (Fig. 6F, G), sendo que em *A. subcomosa* os coléteres ocorrem em par (Fig. 6G) e em *A. cincta* esta estrutura é ausente.

Testes histoquímicos nos coléteres e laticíferos de *Astraea lobata*

Os testes histoquímicos demonstraram a presença de polissacarídeos e proteínas nas células epidérmicas secretoras dos coléteres e no exsudato. O amido foi detectado apenas no citoplasma das células parenquimáticas do eixo central e pedúnculo sendo que nos laticíferos as reações foram negativas para todos os testes (Figura 7).

Chave de identificação para *Astraea*.

1. Folha lobada 2
- 1'. Folha inteira 9

2. Ausência de tricomas e folha Anfiestomática3
- 2'. Presença de tricomas e folhas anfihipoestomática ou hipoestomática4
3. Estípula desprovida de coléteres na porção basal..... **Astraea hauthalii.**
- 3'. Estípula com coléter na porção basal..... **Astraea cinta.**
4. Presença de tricomas e folhas anfihipoestomática.....5
- 4'. Presença de tricomas e folha hipoestomática..... 6
5. Tricomas estrelados em ambas as faces..... **Astraea comosa.**
- 5'. Tricomas simples e fasciculados na face abaxial e somente simples na face adaxial..... **Astraea manihot.**
6. Presença de extensão de banha.....7
- 6'. Ausência de extensão de banha.....8
7. Tricomas exclusivamente simples em ambas as faces..... **Astraea lobata.**
- 7'. Tricomas fasciculados na face abaxial..... **A. paulina.**
8. Presença de tricomas fasciculados e estrelados em ambas as faces
- Astraea praetervisa.**
- 8' Presença de tricomas simples na face adaxial e estrelados e fasciculados na face abaxial.....**A. gracilis.**
9. Presença de extensão de banha; folha hipoestomática; tricomas simples na face adaxial e estrelados e fasciculados na face abaxial **Astraea subcomosa.**
- 9'. Ausência de extensão de banha; folha anfihipoestomática; face adaxial glabra e ocorrência de tricomas simples na face abaxial..... **Astraea macroura.**

Discussão

Em *Astraea* as folhas são predominantemente lobadas sendo que somente em algumas espécies as folhas são inteiras como em *Astraea macroura* e *A. subcomosa*. De acordo com Webster (1994a) folhas lobadas representam estados derivados dentro *Euphorbiaceae* sensu lato, contudo em *Astraea* folhas inteiras são consideradas estado derivado. Além dos outros caracteres macromorfológicos, dentre as características anatômicas que analisamos, a posição dos coléteres na estípula pode distinguir *A. macroura* de *A. subcomosa*, uma vez que em *A. macroura* estas glândulas ocorrem exclusivamente na porção basal, enquanto que em *A. subcomosa* as glândulas estão localizadas no ápice e um par no terço basal.

Embora o tipo estomático possa variar em Euphorbiaceae (Raju & Rao 1977; Inamdab e Gangadhara 1978; Thakur & Patil 2014), os estômatos paracíticos são considerados o tipo mais comum (Raju & Rao 1977; Webster 1994a; Thakur & Patil 2014), e foi observado em todas as espécies de *Astraea*, assim como em outros gêneros de *Crotoneae*, por exemplo, *Brasiliocroton mamoninha* (Sá-Haiad et al. 2009), *Croton* sect. *Cleodora* (Vitarelli 2013), *Croton* sect. *Luntia* (Soares 2013), e *Croton* sect. *Cyclostigma* (Feio et al. 2018).

As folhas são hipoestomáticas ou anfihipoestomáticas na maioria das espécies estudadas, corroborando a literatura de *Astraea* (Sá-Haiad et al. 2009). Apenas duas espécies possuem folhas anfiestomáticas (*A. cincta* e *A. hauthalii*) e podem estar relacionadas ao seu pequeno tamanho. Além disso, *A. cincta* e *A. hauthalii* possuem registro de ocorrência em áreas abertas da vegetação da América do Sul, como savanas brasileiras e nas bordas das florestas (Caruzo & Cordeiro 2007). Redução no tamanho das células e maior número de estômatos foram relatadas como uma mudança na resposta à redução no tamanho e na forma das folhas (Fahn, 1982). Plantas de áreas abertas com alta luminosidade normalmente possuem folhas anfiestomáticas (Cutler et al. 2009), semelhantes às observadas em *A. cincta* e *A. hauthalii*. Além disso, a presença de esclerênquima na margem foliar observado em ambas as espécies também pode estar relacionado às condições ambientais secas.

Coléteres nas margens e na intersecção entre a lâmina e o pecíolo (baselaminar/acropetiolar) reforçam os dados registrados por Vitarelli et al. (2015). Coléteres baselaminar/acropetiolar não foram visualizados apenas em *A. praetervisa*, no entanto, é necessário confirmar essa ausência, analisando amostras fixadas. Os coléteres produzem uma secreção mucilaginosa e viscosa que exsudam em torno dos meristemas (vegetativos e reprodutivos) tanto de folhas como de flores jovens, dessa forma a secreção dos coléteres lubrificam e protegem os meristemas contra a desidratação e ataque de microrganismos (Thomas 1991; Evert 2006). Coléteres já foram descritos para a face adaxial das folhas e estípulas contudo, eles podem exibir formas distintas (Lersten 1974; Thomas 1991) e assim podem ser usados para abordagens taxonômicas (Thomas 1991). Em todas as espécies de *Astraea* os Coléteres são do tipo padrão, semelhante às aquelas descritas para as espécies de *Crotoneae* (Sá-Haiad et al. 2009; Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2018). Por outro lado, enquanto em *Croton* sect. *Cyclostigma* são decíduos e em geral caem em folhas completamente expandidas e

maduras (Feio et al. 2018), em *Astraea* esta estrutura é não vascularizada e persistente, inclusive nas folhas maduras.

Nossos dados confirmaram a presença de tricomas simples, lepdotos e estrelados em todas as espécies de *Astraea*, como relatado em estudos taxonômicos realizados por Webster et al. (1996). No entanto, é necessária uma revisão para melhorar a descrição deste importante caráter taxonômico. Além disso, os tipos de tricomas foram uma das características importantes incluídas na chave de identificação que permitiu distinguir as espécies de *Astraea* e as variedades de *Astraea lobata* recentemente descritas (Silva & Cordeiro, 2017).

Laticíferos são estruturas comuns nas subfamílias Crotonoideae e Euphorbioideae (Webster 1975; Rudal 1994). Em todas as espécies foram observados laticíferos ramificados, estando de acordo com a literatura (Webster 2014). Embora os laticíferos articulados tenham sido registrados para o *Astraea*, não pudemos confirmar essa classificação, uma vez que não analisamos o desenvolvimento dos laticíferos como recomendado para garantir tal reconhecimento (Fahn, 1979; Rudall, 1987).

Considerando a importância dos caracteres anatômicos, a sinuosidade da parede celular epidérmica, posição dos estômatos, posição de idioblastos cristalíferos, presença de extensão da bainha, tipo de tricoma e o número de coléteres acropioclulares permitiram distinguir *Astraea gracilis*, *A. paulina* e *A. manioth*, que foram recentemente elevadas do status de variedades de *A. lobata* para status de espécie (Silva & Cordeiro 2017). Outro dado importante é a similaridade anatômica entre *A. cincta* e *A. hauthalii*, que foram considerados como sinonímia em recente revisão taxonômica do gênero (Silva, 2018).

Os caracteres anatômicos descritos para as espécies de *Astraea* estudadas podem ser úteis para a delimitação do gênero, bem como, alguns deles são exclusivos de determinadas espécies e dessa forma contribuem para distinguir espécies ou variedades. Características anatômicas contribuíram para as propostas taxonômicas dentro da tribo Crotoneae (Berry et al., 2005a; De Paula et al., 2011; Riina et al., 2014) como por exemplo a morfoanatomia floral (De Paula et al. 2011) e anatomia foliar (Sá Haiad et al. 2009; Vitarelli et al. 2015). Embora, devido ao pequeno número de espécies analisadas, essas características anatômicas tenham apresentado uma interpretação limitada (Caruzo et al. 2014; Silva & Cordeiro 2017). Portanto, o presente estudo acrescenta dados promissores que permitem subsidiar as interpretações taxonômicas sobre o gênero *Astraea*.

Conclusão

Os dados anatômicos permitem distinguir as espécies assim como a chave de identificação produzida pode ser útil para identificar as espécies mesmo em ramos sem flores. Coléteres foliares são comuns em *Astraea*, similarmente à outros gêneros de *Euphorbiaceae*. Embora os coléteres sejam persistentes em todas as espécies de *Astraea*, coléteres estipulares foram descritos pela primeira vez. Além disso, a presença e a posição dos caracteres anatômicos representaram características taxonômicas úteis. Os tipos de tricomas foram os principais caracteres anatômicos que permitem reconhecer espécies e merecem ser revisados, a fim de evidenciar os tipos que possuem características intermediárias, o que tem causado desinformação. Nossos resultados demonstraram a potencial aplicação de dados anatômicos em futuros estudos taxonômicos em *Euphorbiaceae*.

Referências

- Berry, P. E., Hipp, A. L., Wurdack, K. J., Van Ee, B., Riina, R. (2005)a. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonaeae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and trnL- trnF DNA sequence data. **American Journal of Botany**. 92, 1520-1534.
- Berry, P. E., Cordeiro, I., Wiedenhoef, A. C., Vitorino-Cruz, M. A., de Lima, L. R. (2005) b. *Brasiliocroton*, a new crotonoid genus of Euphorbiaceae s. s. from eastern Brazil. **Systematic Botany**. 30, 357-365. <https://doi.org/10.1600/0363644054223585>
- Caruzo, M. B. R., Cordeiro, I. (2007). Sinopse da tribo Crotonaeae Dumort. (Euphorbiaceae s. s.) no Estado de São Paulo, Brasil. **Hoehnea**. 34, 571–585.
- Caruzo, M. B. R., Van Ee, B. W., Cordeiro, I., Berry, P. E., Riina, R. (2011). Molecular phylogenetics and character evolution of the “sacaca” clade: novel relationships of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 60, 193-206. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.04.013>
- Caruzo, M. B. R., da Silva, O. L. M., Berry, P. E., Cordeiro, I. (2014). Nomenclatural novelties in *Astraea* (Euphorbiaceae). **Phytotaxa**. 159, 127-128. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.159.2.7>
- Cutler, D. F., Botha, T., Stevenson, D. W. (2009). **Anatomia Vegetal: uma abordagem aplicada**. Artmed Editora, Porto Alegre.
- De-Paula, O. C., Sajo, M. G., Prenner, G., Cordeiro, I., Rudall, P.J. (2011). Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae- Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 292, 1–14.
- Evert RF. (2006). **Esau’s Plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body –their structure, function, and development**, 3th edn. Wiley, New Jersey.
- Fahn, A. (1979). **Secretory Tissues in Plants**. Academic Press, London.
- Fahn, A. (1982). **Plant Anatomy**. 3rd edn. Pergamon Press, Oxford.
- Fahn, A. (1988). Secretory tissues in vascular plants. **New phytologist**. 108, 229-257. Doi. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb04159.x>.
- Feio, A.C., Meira, R. M. S. A., Riina, R. (2018). Leaf anatomical features and their implications for the systematics of dragon's blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. In press.
- Gaikwad, S. P., Gore, R. D., Garad, K. U. (2012). *Astraea lobata* (Euphorbiaceae), a new record for India. **Rheedea**. 22, 131-132.
- Inamdar, J. A., Gangadhara, M. (1978). Structure and ontogeny of stomata in some Euphorbiaceae. **Phyton** (Austria). 19, 37-60.
- Johansen D.A. (1940). **Plant Microtechnique**. McGraw- Hill, New York.

Kaiser E. (1880). Verfahren zur herstellung einer tadellosen glycerin-gelatine.

Botanisch

Lersten, N. R. 1974. 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 – 98. DOI: 10.2307/2441988

Metcalf C, Chalk L. (1950). **Anatomy of the Dicotyledons: Leaves, Stem and Wood in Relation to Taxonomy with Notes on Economic Uses**. Vol.I. Clarendon Press, Oxford.

Mc Manus, J. F. A. 1948. Histological and histochemical uses of periodic acid. **Stain Technology** 23: 99 – 108.

O'Brien, T. P. Mc Cully, M. E. 1981. The study of plant structure principles and selected methods. Termarcarphi Pty, Melbourne.

Raju, V. S., Rao, P. N. (1977). Variation in the structure and development of foliar stomata in the Euphorbiaceae. **Botanical journal of the Linnean Society**. 75, 69-97. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1977.tb01479.x>.

Riina, R., Carneiro-Torres, D. S., Peirson, J. A., Berry, P. E., Cordeiro, I. (2014). Further support for the Crotonae phylogeny: A new species of *Brasiliocroton* (Euphorbiaceae) based on morphological, geographical, and molecular evidence. **Systematic Botany**. 39, 227-234. <https://doi.org/10.1600/036364414X678170>

Rudall, P. (1987). Laticifers in Euphorbiaceae—a conspectus. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 94, 143-163. Doi. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1987.tb01043.x>

Rudall, P. (1994). Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): Homology and Evolution. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 81, 270-282. doi:10.2307/2992097.

Sá-Haiad, B. de., Serpa-Ribeiro, A. C. C., Barbosa, C. N., Pizzini, D., Leal, D. D. O., de Senna-Valle, L., de Santiago-Fernandes, L. D. R. (2009). Leaf structure of species from three closely related genera from tribe Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae s.s., Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 283, 179-202. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0229-x>.

Silva, O., Cordeiro, I. (2017). Disentangling *Astraea lobata*: three new names in *Astraea* based on previous varieties of *Croton lobatus*(Euphorbiaceae). **Phytotaxa**. 317, 297–300. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.317.4.5>.

Smith, F.H., Smith, E.C. (1942). Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany**. 29,464-471.

Soares, A. D., Morfoanatomia foliar de espécies de *Croton* Sect. *Luntia*

- (Euphorbiaceae) como contribuição para a taxonomia do gênero. 2013. 53 f. Dissertação (Mestrado em Botânica)- Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2013.
- Solereeder H. (1908). **Systematic Anatomy of the Dicotyledons**. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Thakur, H. A., & Patil, D. A. (2014). Foliar epidermal studies of plants in Euphorbiaceae. **Taiwania**. 59, 59-70.
- Thomas V. (1991). Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. **Annals of Botany**. 68, 287-305. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088256>.
- Van Ee, B. W., Riina, R., Berry, P. E. (2011). A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World Croton (Euphorbiaceae). **Taxon**. 60, 791-823.
- Vasco, A., Thadeo, M., Conover, M., Daly, D. C. (2014). Preparation of samples for leaf architecture studies, a method for mounting cleared leaves. **Applications in Plant Sciences**. 2, 1-4. <https://doi.org/10.3732/apps.1400038>.
- Vitarelli, C. N., Anatomia foliar como subsídio para a sistemática de Croton L. (Seções Cleodora e Lamprocroton) Euphorbiaceae. 2013. 166 f. Tese (Doutorado em Botânica)- Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2013.
- Vitarelli, N. C., Riina, R., Caruzo, M. B. R., Cordeiro, I., Fuertes-Aguilar, J., Meira, R. M. (2015). Foliar secretory structures in Crotonae (Euphorbiaceae): Diversity, anatomy, and evolutionary significance. **American Journal of Botany**. 102, 833-847. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500017>.
- Webster, G. (1975). Conspectus of a New Classification of the Euphorbiaceae. **Taxon**. 24, 593-601. doi:10.2307/1220725.
- Webster, G. L. (1994)a. Classification of the Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 3-32. DOI: 10.2307/2399908.
- Webster, G. L. (1994)b. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 81, 33-144. doi:10.2307/2399909.
- Webster, G. L., Del-Arco-Aguilar, M. J., Smith, B. A. (1996). Systematic distribution of foliar trichome types in Croton (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 121, 41-57. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996.tb00744.x>.
- Webster G.L. (2014) Euphorbiaceae. In: Kubitzki K. (eds) **Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants**, vol 11. Springer, Berlin.

Figuras

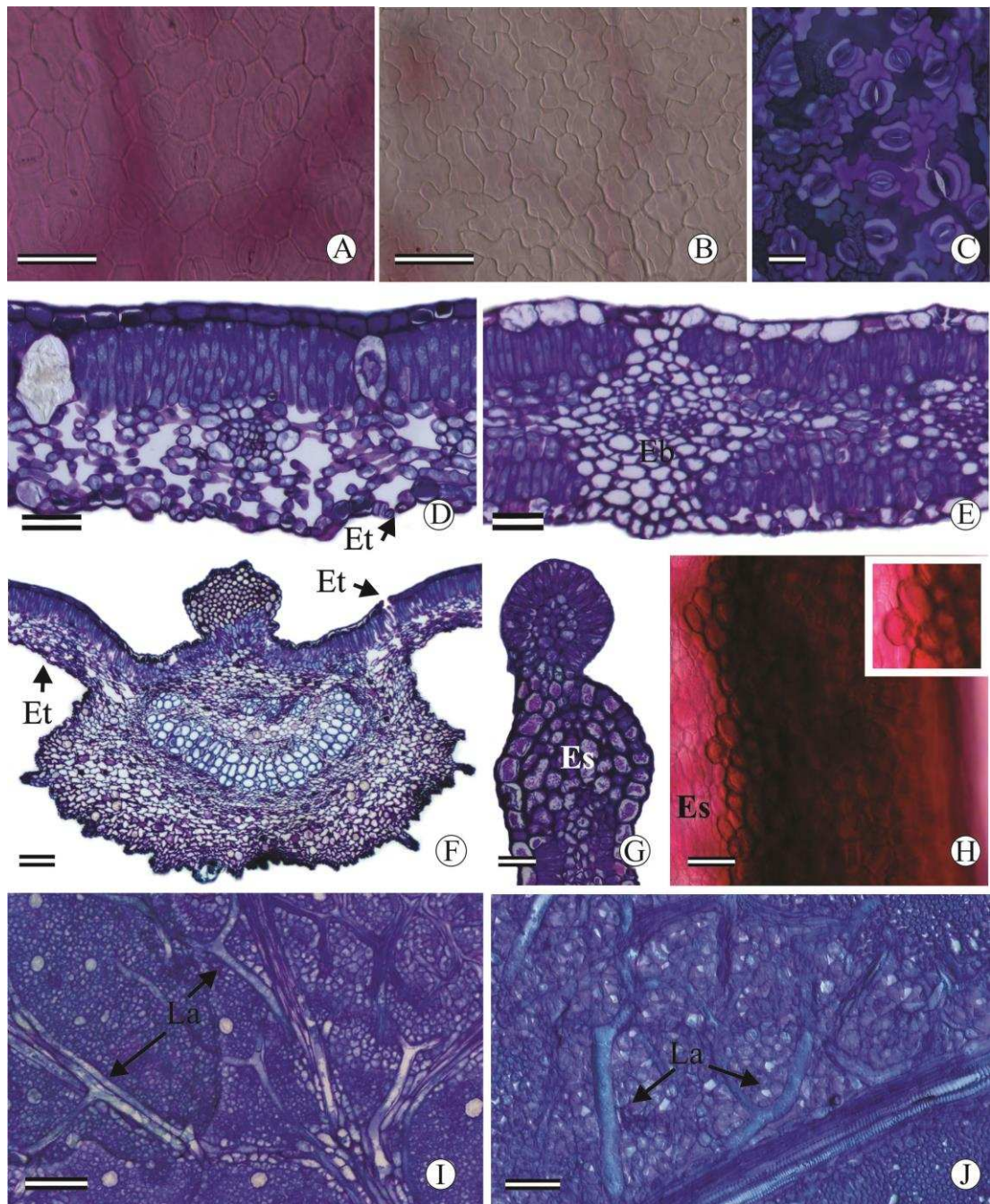


Figura 1: Lâmina foliar das espécies de *Astraea*. **A-C.** Vista frontal das células epidérmicas apresentando parede anticlinal de contorno reto e sinuoso em *A. cincta*, *A. paulina*, e *A. lobata* respectivamente; note a presença de estômatos paracíticos em A e C. **D-F.** Seção transversal do mesofilo dorsiventral e hipoestomático em *A. subcomosa* (D) e mesofilo isobilateral e Anfiestomática em *A. cincta* (E); Seção transversal da região mediana apresentando mesofilo anfihipoestomático em *A. comosa* (F). **G, H.** Região marginal de *A. hauthalii* (G) e *A. cincta* (H) revelando a presença de macrosclereídes; note a presença de coléter margibal em (G). **I, J.** Seção paradérmica do mesofilo de *A. hauthalii* evidenciando a presença de laticíferos. **Eb:**

extensão de banhia; **Es**: eclereíde; **Et**: estômato; **La**: laticífero. Barra de escalas: **A, B**: 50 μm ; **C**: 30 μm ; **D, E**: 50 μm ; **F**: 100 μm ; **G, H**: 50 μm ; **I, J**: 100 μm .

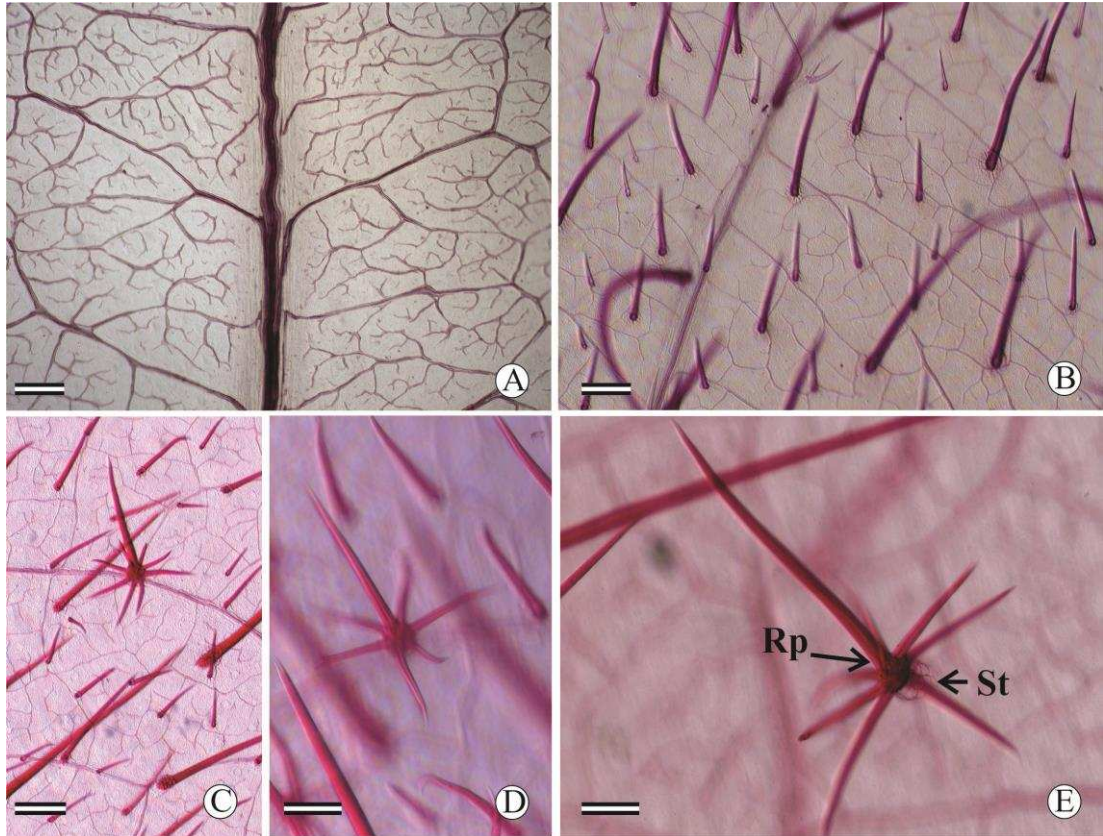


Figura 2: Diversidade de tricomas em *Astraea*. Vista frontal de tricomas em amostras diafanizadas. **A.** Lamina foliar glabra em *A. cincta*; **B.** Lâmina foliar evidenciando a presença de tricomas simples em *A. lobata*; **C-E.** Face abaxial de *A. gracilis* evidenciando a presença de tricomas simples e estrelado (C); tricoma fasciculado (D), detalhe da estípite e raio porrecto (E). **Barras de escala:** **A-B:** 200 μm ; **C-E:** 100 μm .

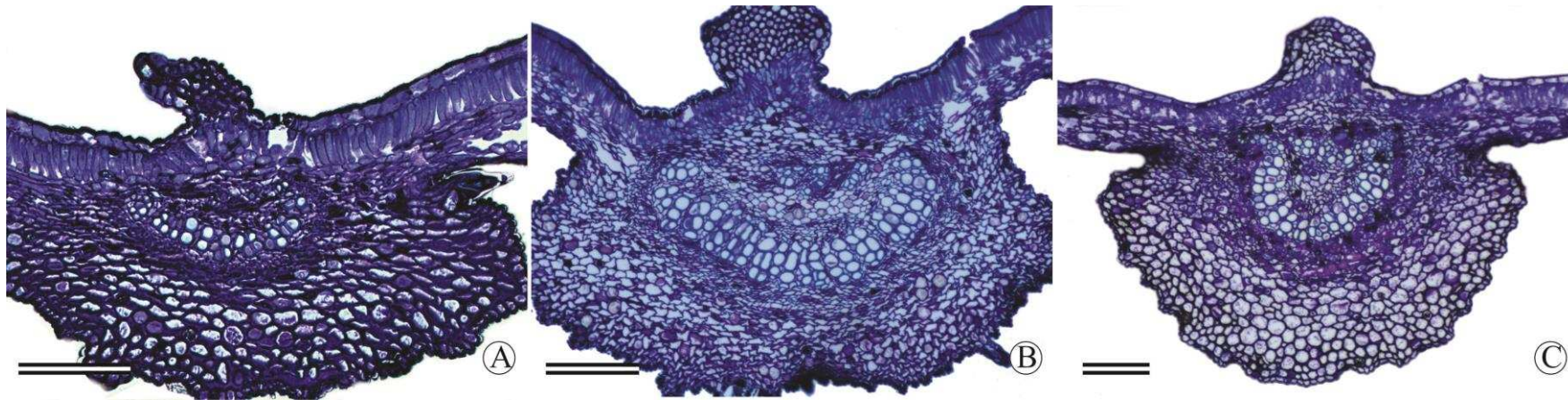


Figura 3: Padrão de distribuição do sistema vascular da nervura. **A.** Padrão I: Sistema vascular arranjado em um único arco aberto em *A. subcomosa*; **B.** Padrão II: Sistema vascular com três pequenos vasos voltados para a face adaxial em *A. comosa*; **C.** Padrão III: Sistema vascular com fusão em *A. macroura*. **Barras de escala:** **A:** 100 μm ; **B-C:** 200 μm .

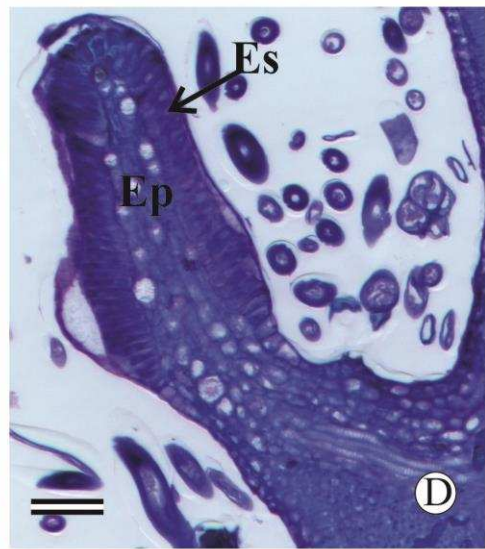
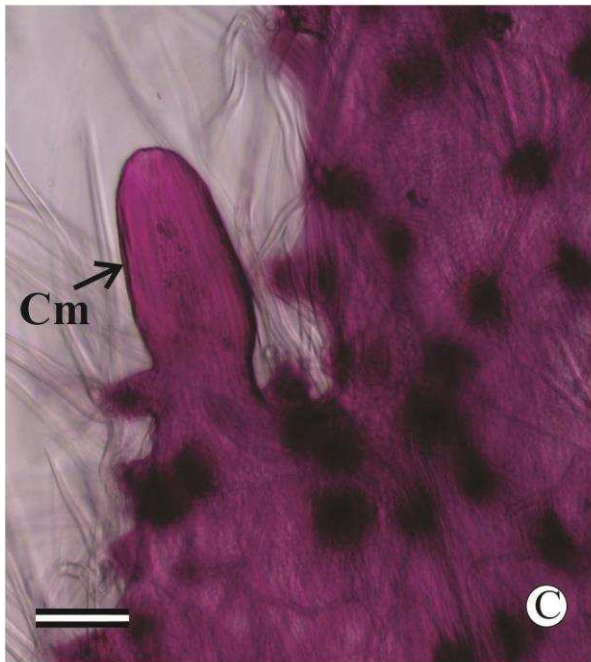
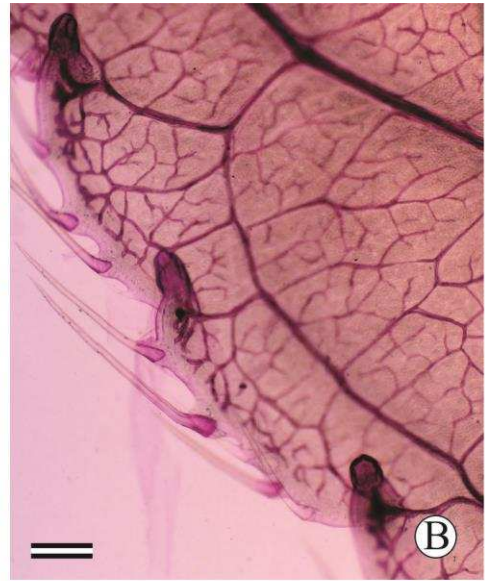
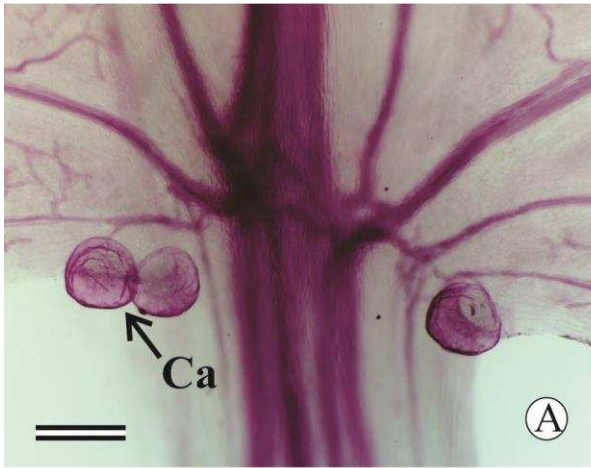


Figura 4: Morfologia dos coléteres marginais e acropeciulares em *Astraea*. **A.** Coléter acropeciolar/ basilaminar em *A. hauthalii*; **B.** Coléteres marginal em *A. macroura*; **C-D.** Detalhe do coléter maginal de *A. comosa* em amostra diafanizada(C); secção longitudinal do coléter, evidenciando a epiderme secretora e o eixo de células parenquimáticas (D). **E- F.** Coléter maginal em *A. hauthalii*. Amostra diafanizada (E) e secção longitudinal (F). **Barras de Escala:** **A- B:** 200 μm ; **C:** 100 μm ; **D:** 50 μm ; **E:** 100 μm ; **F:** 50 μm .

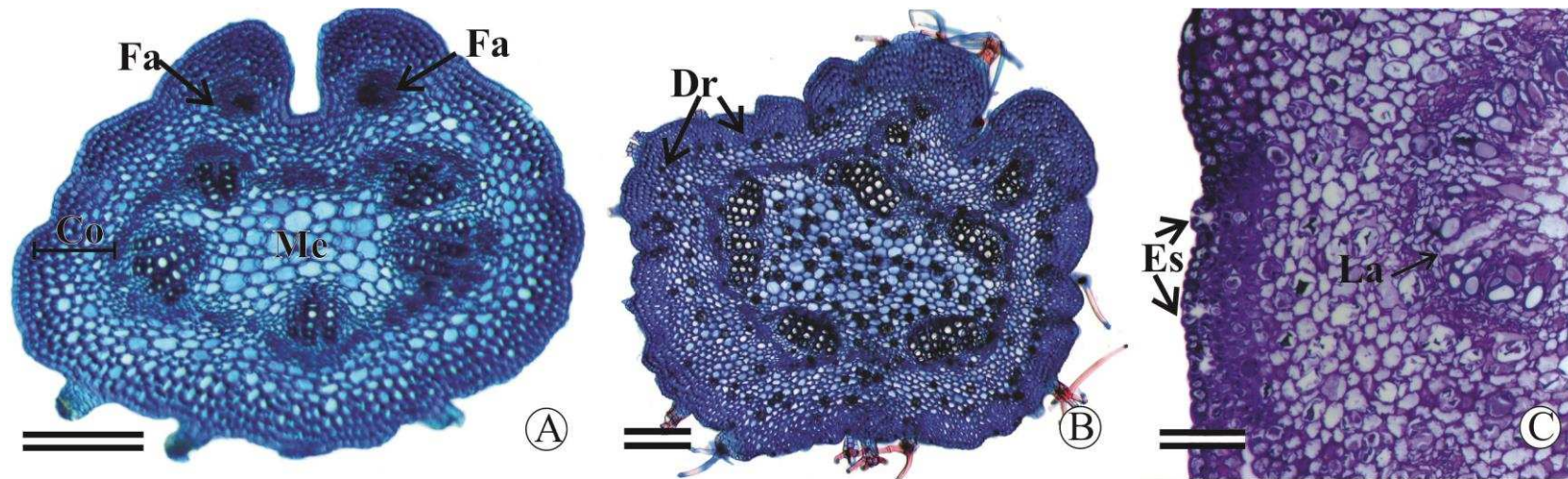


Figura 5: Morfologia do pecíolo em *Astraea*. Secções transversais da região distal do pecíolo. **A.** Pecíolo de *A. gracilis* evidenciando feixes acessórios na face adaxial. **B.** Pecíolo em *A. paulina*, note os idioblastos com drusas dispersos tanto na região cortical quanto medular. **C.** Pecíolo em *A. hauthalii* evidenciando a presença de estômatos e laticíferos. **Co:** Córtex; **Dr:** drusas; **Es:** estômatos; **Fa:** feixes acessórios; **La:** laticíferos. **Barras de escala:** **A, B:** 200 μm ; **C:** 100 μm .

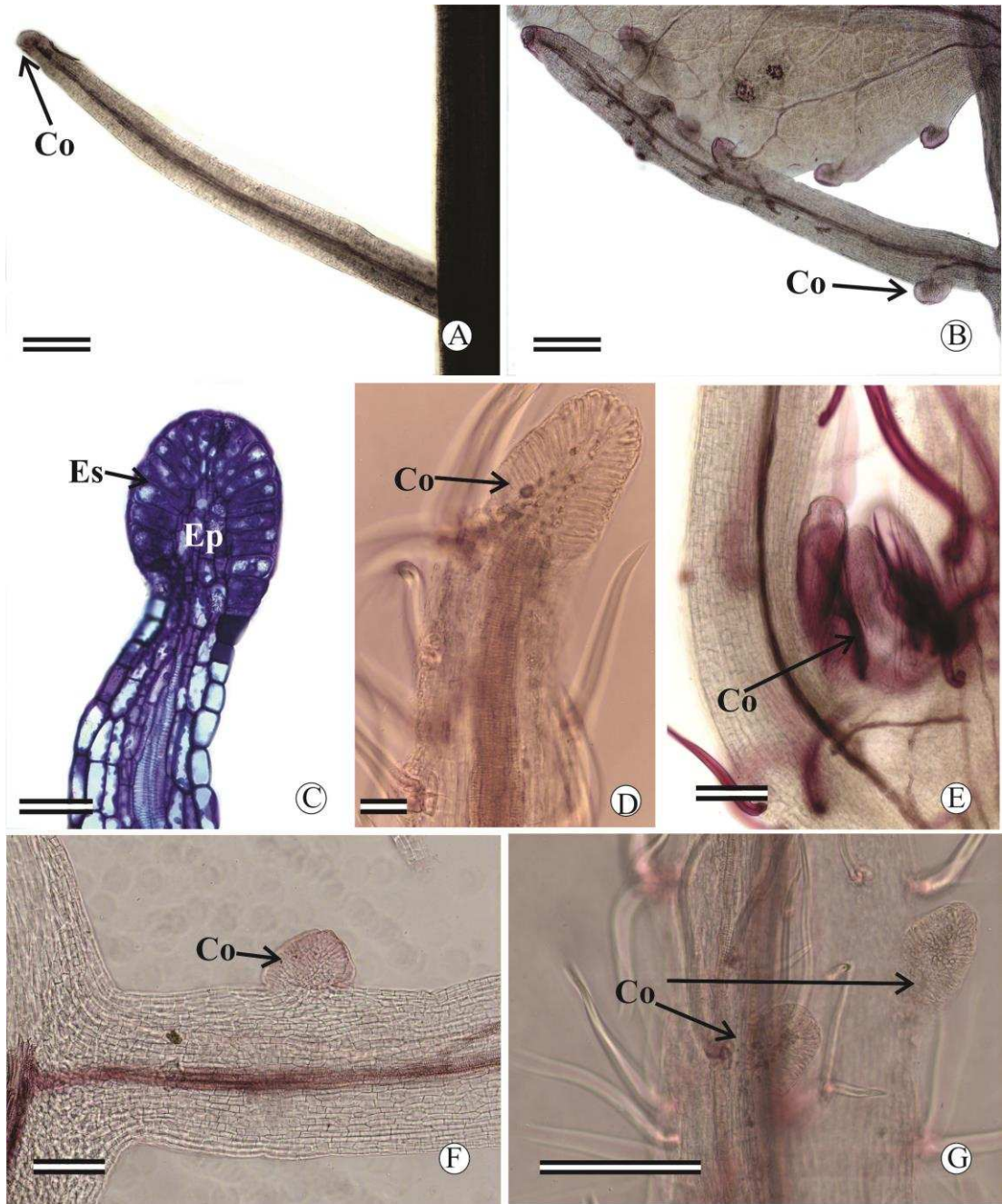


Figura 6: Estípulas em *Astraea*. **A.** A cincta com vascularização central e coléter apical. **B.** Vascularização ramificada em *A. hauthalii*. **C.** Secção transversal do céleter apical de *A. lobata*. **D.** Coléter apical não vascularizado em *A. subcomosa*. **E.** Amostra diafanizada de *A. macroura*, note a presença de coléteres na base da estípula. **F-G** Note a presença de coléteres no terço basal da estípula em *A. hauthalii* (F) e *A. subcomosa*. **Barras de escala:** A, B: 300 μ m; C, D: 50 μ m; E- G: 200 μ m.

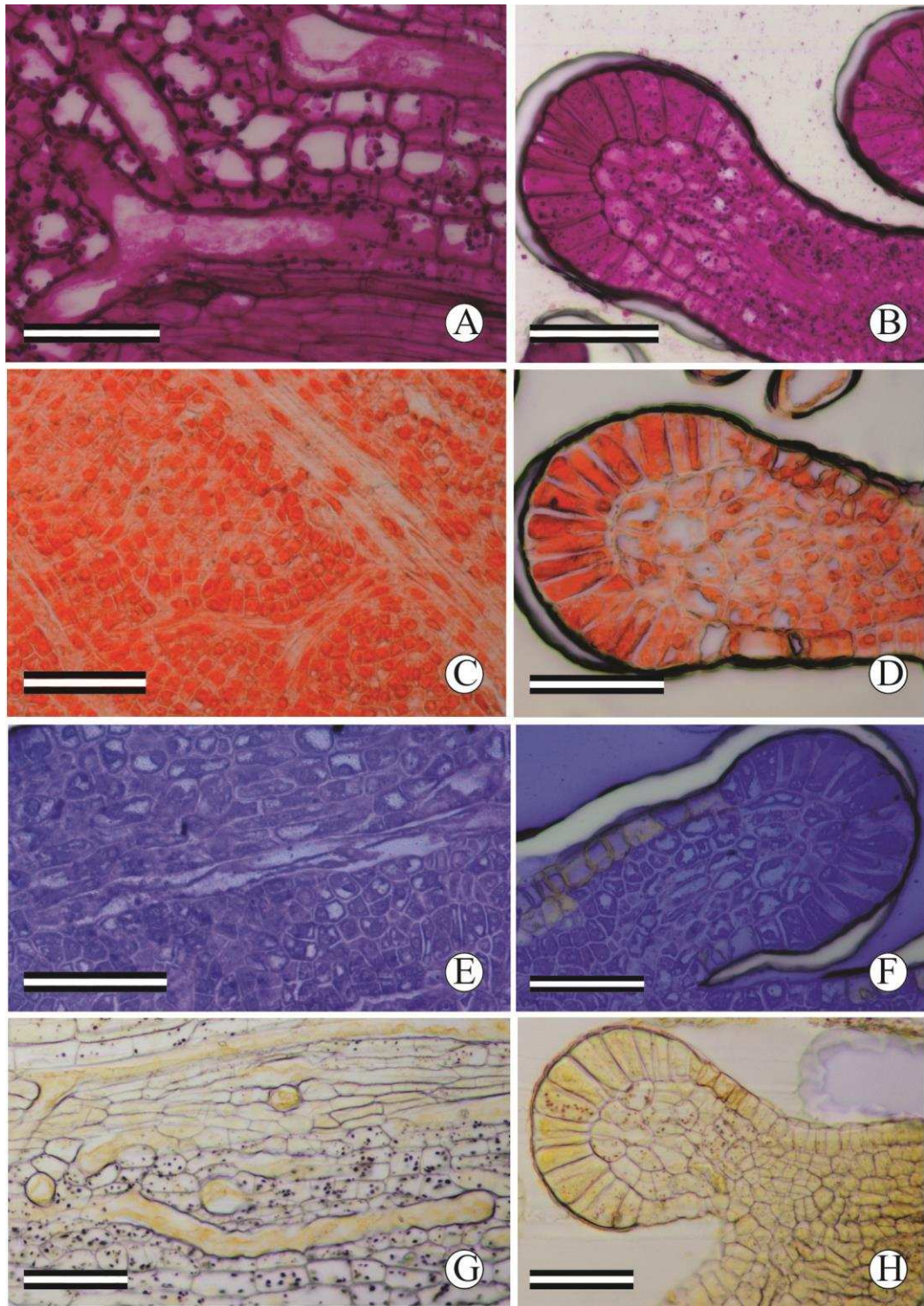


Figura 7: Testes histoquímicos em *Astraea lobata*. **A, B.** Detecção de polissacarídeos com o teste de PAS. **C, D.** Detecção de proteínas com Xylidine Ponceau. **E, F.** Detecção de proteínas com Azul de Coomassie. **G, H.** Teste de Lugol para detecção de amido. **Barras de escala: A- H: 50µm.**

Tabelas

Tabela 1. Lista das espécies analisadas de *Astraea*.

Espécie	Coletor, (Sigla do herbário consultado)
<i>Astrea cincta</i> (Müll.Arg.) Caruzo & Cordeiro	Zardini 51037 (MO); O.L.M. Silva 238 (SPF)
<i>Astraea comosa</i> (Müll.Arg.) B.W.van Ee	R. Mello- Silva 1363 (SPF) (SP) (WIS); L.R. Lima 147 (SPF) (WIS); Giullietti s.n. (CFCR13833- WIS)
<i>Astraea gracilis</i> (Müll. Arg.) O. L. M. Silva & Cordeiro	O.L.M. Silva 222 (SPF); O.L.M. Silva 223 (SPF); O.L.M. Silva 225 (SPF)
<i>Astraea hauthalii</i> (Kuntze) P.E. Berry	Wood 23439 (USZ); Schinini 27179 (MICH); O.L.M. Silva 263 (SPF)
<i>Astraea lobata</i> (L.) Klotzsch	Riina 1924 (VIC); Riina 1936 (VIC)
<i>Astraea macroura</i> Didr.	Webster 25127 (MICH); Amarin 3484 (CEPEC) (MICH); Fiaschi 1103 (CEPEC) (MICH)
<i>Astraea manihot</i> (Müll. Arg.) O. L. M. Silva & Cordeiro	Moura 138 (VIC); Vieira 64 (VIC 7591); Okamo & Vieira 194 (VIC 9319)
<i>Astraea praetervisa</i> (Müll.Arg.) P.E.Berry	S.C. Sant'Ana 1123 (CEPEC) (MICH)
<i>Astraea paulinia</i> Didr.	O.L.M. Silva 188 (SPF); O.L.M. Silva 213 (SPF); O.L.M. Silva 165 (SPF)
<i>Astraea subcomosa</i> (Müll.Arg) Caruzo	Ganev 375 (NY); Harley 25109 (SPF); Harley 27295 (SPF) (CEPEL) (NY)

Tabela 2- Lista das características anatômicas analisadas em *Astraea*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
A. cincta	Lobada	Denteada	Reta	Anfiestomática	Isobilateral	Todo mesofilo	Descontínuo	Presente	Presente	Séssil	1 par
A. comosa	Lobada	Denteada	Reta	Anfihipoestomática	Dorsiventral	Face adaxial	Contínuo	Ausente	Ausente	Pedunculado	2-4
A. gracilis	Lobada	Denteada	Sinuosa	Hipoestomática	Dorsiventral	Face adaxial	Contínuo	Ausente	Ausente	Séssil	?
A. hauthalii	Lobada	Denteada	Reta	Anfiestomática	Isobilateral	Todo mesofilo	Descontínuo	Presente	Presente	Séssil	2-4
A. lobata	Lobada	Denteada	Sinuosa	Hipoestomática	Dorsiventral	Face adaxial	Contínuo	Presente	Ausente	Séssil	+4
A. macroura	Inteira	Denteada	Reta	Anfihipoestomática	Dorsiventral	Face adaxial	Contínuo	Ausente	Ausente	Séssil	2-4
A. manihot	Lobada	Denteada	Reta	Anfiestomática	Dorsiventral	Todo mesofilo	Contínuo	Ausente	Ausente	Séssil	?
A. paulina	Lobada	Denteada	Sinuosa	Hipoestomática	Dorsiventral	Face adaxial	Contínuo	Presente	Ausente	Séssil	2-4
A. praetervisa	Lobada	Inteira	Reta	Hipoestomática	Dorsiventral	Face adaxial	Descontínuo	Ausente	Ausente	Séssil	?
A. subcomosa	Inteira	Denteada	Sinuosa	Hipoestomática	Dorsiventral	Face adaxial	Contínuo	Presente	Ausente	Pedunculado	1 par

Legenda: **1.** Classificação da folha; **2.** Morfologia da margem foliar; **3.** Característica da parede das células epidermicas; **4.** Ocorrência de estomatos; **5.** Classificação do mesofilo; **6.** Posição dos idioblastos; **7.** Continuidade do parênquima paliçádico; **8.** Presença de extensão de bainha; **9.** Macroscleireídes marginais; **10.** Coléter marginal; **11.** Coléter acropeciolar/basilaminar.

Tabela 3. Classificação e posição dos tricomas em *Astraea*.

	<i>A. cincta</i>	<i>A. comosa</i>	<i>A. gracilis</i>	<i>A. hauthalii</i>	<i>A. lobata</i>	<i>A. macroura</i>	<i>A. manihot</i>	<i>A. praetervisa</i>	<i>A. paulinia</i>	<i>A. subcomosa</i>
Tricomas na face adaxial	Sem tricomas	Estrelados	Simples	Sem tricomas	Simples	Sem tricomas	Simples	Estrelados/fasciculados	Simples	Simples
Tricomas na face abaxial	Sem tricomas	Estrelados	Estrelados/fasciculados	Sem tricomas	Simples	Simples	Simples/fasciculados	Estrelados/fasciculados	Fasciculados	Estrelados/fasciculados

Tabela 4. Características das estípulas de *Astraea*.

	<i>Astraea cincta</i>	<i>Astraea comosa</i>	<i>Astraea hauthalii</i>	<i>Astraea lobata</i>	<i>Astraea macroura</i>	<i>Astraea paulinia</i>	<i>Astraea subcomosa</i>
Vascularização	Uma vascularização central	Uma vascularização central	Ramificado	Uma vascularização central	Uma vascularização central	Uma vascularização central	Uma vascularização central
Posição dos coléteres	Apical	Apical e Basal	Apical e 1/3 Basal	Apical	Apical e Basal	Não visualizado	Apical e 1 par no 1/3 Basal

Capítulo II

Caracteres anatômico foliares suportam o reconhecimento de *Acidocroton* e *Ophellantha* (Euphorbiaceae) como gêneros distintos?

Resumo

A tribo Crotonae engloba os gêneros uniovulados de Euphorbiaceae, e é considerada a tribo mais diversa e taxonomicamente complexa da subfamília Crotonoideae. Após estudos moleculares a tribo passou a ser constituída pelos gêneros *Acidocroton*, *Astraea*, *Brasiliocroton*, *Croton*, *Ophellantha*, *Sagotia* e *Sandwithia*, que, com exceção de *Croton*, possuem distribuição neotropical, sendo esta região estimada como centro de origem da tribo. Embora *Acidocroton* e *Ophellantha* emergjam como um clado na filogenia molecular, não existe consenso quanto ao tratamento como gêneros distintos. Caracteres anatômicos têm contribuído para a resolução de problemas taxonômicos em Crotonae, especialmente quanto a delimitação de táxons. Assim objetivamos realizar a caracterização anatômica de cinco espécies de *Acidocroton* e duas de *Ophellantha* visando subsidiar o posicionamento taxonômico e filogenético desses gêneros em Crotonae. A presença de coléteres tanto em *Acidocroton* quanto *Ophellantha*, a morfologia dos laticíferos, além da morfologia diferenciada da estípula nos dois gêneros e presença de coléter nas estípulas de *Ophellantha* são registros inéditos para os gêneros. Embora não tenham sido suficientes para separar *Acidocroton* de *Ophellantha* os dados anatômicos ampliam o conhecimento acerca dos gêneros neotropicais de Crotonae.

Palavras-chave: Coléteres; Crotonae; Estípulas; Malpighiales; Neotropicais; Taxonomia.

Introdução

Crotoneae engloba os gêneros uniovulados de Euphorbiaceae, os quais pertencem à linhagem de Crotonoides inaperturados, sendo considerada a tribo mais diversa e taxonomicamente complexa da subfamília Crotonoideae (Tokuoka 2007; Wurdack & Davis 2009; Sodr  & Silva 2015; Jangid & Grupta 2015). Como a circuncri o taxon mica cl ssica de Euphorbiaceae foi baseada apenas em dados morfol gicos, os agrupamentos propostos t m sido indicados como polifil ticos e o reconhecimento das rela es entre g neros e esp cies t m sido reavaliadas (Webster 1994; Berry et al. 2005b; Wurdack et al. 2005). Nos estudos moleculares que visavam testar o monofiletismo de suas tribos, Crotoneae passou a ser constitu da por sete g neros: *Acidocroton* Griseb., *Astraea* Klotzsch., *Brasilicroton* P. E. Berry e Cordeiro, *Croton* L., *Ophellantha* Standl., *Sagotia* Baill. e *Sandwithia* Lanj. (Berry et al. 2005a; Wurdack et al. 2005; Van Ee et al. 2011).

Com exce o de *Croton* que   Pantropical, os demais g neros de Crotoneae s o Neotropicais, sendo esta regi o estimada como centro de origem da tribo (Fernandez-Alonso & Jaramillo-Mej a 1995; Berry et al. 2005a, b; Secco et al. 2012; Riina et al. 2014). Dos sete g neros de Crotoneae, *Croton* tem sido alvo de diversas pesquisas por ser considerado um g nero gigante com grande variedade morfol gica e fitoqu mica e conseqentemente problemas taxon micos, especialmente quanto ao esclarecimento de rela es infra gen ricas (Webster, 1994b; Berry et al. 2005a, b; Salatino et al. 2007; Caruzo et al. 2011; Van Ee et al. 2011; Feio et al. 2018). J  os seis g neros remanescentes da tribo somam cerca de 35 esp cies que, apesar de ser um n mero reduzido, carecem de informa es morfol gicas, fitoqu micas e sobre a distribui o geogr fica, as quais s o fundamentais para o esclarecimento das rela es filogen ticas em Crotoneae (Berry et al. 2005a; S - Haiad et al. 2009; Riina et al. 2014)

Embora *Acidocroton* e *Ophellantha* tenham sido originalmente descritos como g neros distintos (Standley & Steyermark 1949), nos trabalhos de taxonomia recentes *Ophellantha* foi sinonimizado com *Acidocroton*, e este g nero passou a compreender as sec es *Acidocroton* e *Ophellantha* (Webster 1994; Fernandez-Alonso & Jaramillo-Mej a 1995; Hanan-Alipi & Steinmann 2013; Webster 2014). Entretanto, os estudos moleculares demonstraram que os representantes de *Acidocroton* e *Ophellantha* formam um clado (*Acidocroton* + *Ophellantha*) que   irm o de *Astraea*. Neste estudo

foi mantido os sete gêneros originalmente propostos para a filogenia de *Crotoneae*, e assim, *Acidocroton* e *Ophellantha* são tratados como gêneros distintos (Berry et al. 2005a).

Abordando *Acidocroton* como gênero distinto de *Ophellantha*, são reconhecidas 12 espécies de *Acidocroton*, que são distribuídas predominantemente nas Antilhas (Fernandez- Alonso & Jaramillo- Mejía 1995; Hanan-Alipi & Steinmann 2013), e três espécies pertencem à *Ophellantha*, as quais estão mais concentradas na região do México e Costa Rica (Fernandez- Alonso & Jaramillo- Mejía 1995; Berry et al. 2005b; Hanan-Alipi & Steinmann 2013).

Em *Crotoneae* as características do indumento têm sido utilizadas frequentemente como subsídio para a delimitação de níveis infragenéricos, e os tricomas tectores possuem um papel fundamental na taxonomia da tribo (Webster 1994; Webster et al. 1996; Berry et al. 2005; Van Ee & Barry 2011; Van Ee et al. 2011; Liu et al. 2013; Vitarelli et al. 2016; Feio et al. 2018). Além disso, a presença, o tipo e a localização de estruturas secretoras também têm se destacado por auxiliar a taxonomia e filogenia dos grupos que compõem a tribo (Sá- Haiad et al. 2009; De- Paula et al. 2011; Soares 2013; Vitarelli et al. 2015, Feio et al. 2016). Foram anatomicamente descritos em *Astraea*, *Brasiliocroton* e *Croton* idioblastos secretores, laticíferos, coléteres (na porção meristemática ou margem foliar), nectários extraflorais (basilaminares, acropetiolares ou marginais) e nectários e coléteres florais (De- Paula et al. 2011; Riina et al. 2014; Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2016, 2018). Entretanto, não foram encontradas informações sobre caracteres anatômicos em espécies de *Acidocroton* e *Ophellantha* que pudessem contribuir com a resolução dos problemas taxonômicos nestes gêneros.

Considerando a importância dos dados anatômicos para a tribo *Crotoneae* (Berry et al. 2005 a, b; Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2016, 2018; Capítulo 1), e o problema de delimitação entre *Acidocroton* e *Ophellantha*, o objetivo do presente trabalho foi realizar a caracterização anatômica de cinco espécies de *Acidocroton* e duas de *Ophellantha*, visando subsidiar o posicionamento taxonômico e filogenético desses gêneros na tribo *Crotoneae*.

Os caracteres anatômicos irão corroborar a sinonimização dos gêneros ou reforçar a manutenção das entidades taxonômicas distintas, contribuindo para a sustentação de árvores filogenéticas mais robustas?

Materiais e Métodos

Neste trabalho optou-se por seguir a atual filogenia proposta para a tribo Crotoneae, na qual *Acidocroton* e *Ophellantha* são tratados como gêneros distintos (Berry et al. 2005).

Foram analisadas cinco espécies de *Acidocroton* e duas espécies de *Ophellantha*. Amostras foliares dos dois gêneros foram obtidas de diferentes herbários. Todas as informações incluindo autoria de espécies, coleção e herbário está resumida na Tabela 1. Foram obtidas também amostras de estípulas de *O. spinosa* e *A. ekmanii*. Devido à localização restrita das espécies às ilhas da América central e México não foi possível obter exemplares de todas as espécies descritas para os gêneros.

As amostras herborizadas seguiram protocolo de reidratação em água aquecida e posterior imersão em KOH 2% (Smith & Smith 1942) Depois de reidratadas as amostras foram desidratadas e estocadas em etanol 70%. As folhas de todas as espécies foram inicialmente analisadas em estereomicroscópio (Stemi 2000-C, Zeiss, Gottingen, Germany) equipado com câmera digital (AxioCam ERc5S, Zeiss, Gottingen, Germany) para obter uma visão geral do material e posteriormente foram submetidas às técnicas para análises anatômicas.

Folhas inteiras foram diafanizadas em hidróxido de sódio (NaOH 5%) e hipoclorito de sódio (NaClO 20%), posteriormente coradas com fucsina etanólica 50% (Vasco et al. 2014) e montadas em gelatina glicerinada (Kaiser 1880).

Para análise de secções anatômicas, amostras de lâmina foliar e pecíolo foram desidratadas em série etanólica e embebidas em historesina metacrilato (Historesina Leica®, Leica Microsystems Nussloch, Heidelberg, Germany). Secções longitudinais e transversais de 5 µm de espessura foram obtidas da região mediana, base e margem da lâmina foliar, e porção distal do pecíolo com o uso de micrótomo rotativo de avanço automático (Model RM 2265-Leica). As secções foram coradas com azul de toluidina pH 4,7 (O'Brien & Mc Cully, 1981) e montadas entre lâmina e lamínula com resina sintética (Permount®, New Jersey, USA).

As observações e documentação fotográfica foram realizadas em microscópio óptico (Modelo AX70TRF; Olympus Optical, Tokyo, Japão) equipado com câmera digital U-Photo (AxioCam HRc, Zeiss, Gottigen, Germany).

Resultados

Os resultados das análises anatômicas das espécies de *Acidocroton* e *Ophellantha* de estão sumarizados na tabela 2.

Anatomia foliar de *Acidocroton*

As espécies estudadas de *Acidocroton* possuem folhas com margem inteira (Fig. 1A) e são recobertas por epiderme de paredes anticlinais de contorno reto (Fig. 1B) a levemente ondulado na maioria das espécies e sinuoso (Fig. 1C) em *A. montanus*, cujas células são volumosas e uniestratificada (Fig. 1D- E). Os estômatos são paracíticos em todas as espécies e em sua maioria as espécies são hipoestomáticas (Fig. 1D) com exceção de *A. montanus* que é Anfiestomática (Fig. 1E). Foram observados tricomas simples (Fig. 1F) em ambas as faces da lâmina foliar de *A. ekmanii* e *A. gentry* e margem foliar de *A. oligostemun*, já as folhas de *A. montanus* e *A. verrucosus* não possuem tricomas.

Em todas as espécies o mesofilo é dorsiventral (Fig. 1D) com exceção de *A. montanus* que possui mesofilo isobilateral (Fig. 1E) com células curtas em uma única paliçada na face abaxial, idioblastos contendo drusas são visualizados dispersos por toda sua extensão. *Acidocroton montanus* foi a única espécie que apresentou cristais nas células epidérmicas. *Acidocroton montanus* e *A. oligostemun* se destacam por possuir mais de uma camada de parênquima paliçádico na face adaxial enquanto as demais espécies possuem somente uma camada de parênquima clorofiliano. Laticíferos ramificados (Fig. 1G) foram observados em *Acidocroton montanus* e *A. oligostemun* enquanto laticíferos não ramificados (Fig. 1H) estão presentes em *A. ekmanii*, *A. gentry* e *A. verrucosus*.

Em todas as espécies estudadas a nervura mediana possui um feixe vascular colateral disposto em forma de arco aberto voltado para a face adaxial. O parênquima paliçádico é contínuo na região da nervura central e três padrões (Figura 2) foram detectados quanto ao formato da nervura mediana: em *Acidocroton montanus* a nervura mediana é plano convexa (Fig. 2A), em *A. gentryi* a nervura é biconcava (Fig. 2C) enquanto nas demais espécies a nervura é côncavo-convexa (Fig. 2B).

Acidocroton montanus foi a única espécie que apresentou evidentes esclereídes alongados dispersos no mesofilo (Fig. 3A- B). Coléteres foram visualizados nas margens foliares de *Acidocroton montanus* e *A. gentryi*. Entretanto, cicatrizes foram

notadas em alguns pontos, evidenciando que os coléteres são senescentes e caducos (Fig. 3C- F).

O pecíolo é revestido por epiderme uniestratificada com cutícula espessa (Fig. 3G) e estômatos evidentes em *A. gentryi* (Fig. 3H). O córtex é formado por três camadas de colênquima subepidérmico e oito camadas de parênquima na região medular, sendo visualizados idioblastos contendo drusas dispersos por todo o pecíolo. O sistema vascular é formado por um feixe colateral disposto em forma de arco aberto.

Anatomia foliar de *Ophellantha*

As folhas das espécies de *Ophellantha* possuem margem inteira, recobertas por epiderme uniestratificada de células volumosas a tabulares (Fig. 4A). Todas as espécies são hipostomáticas com estômatos paracíticos. As paredes anticlinais das células epidérmicas possuem contorno reto a levemente ondulado em ambas as faces (Fig. 4B), assim como foi observada a presença de tricomas simples (Fig. 4C). O mesofilo é dorsiventral e apresenta arranjo compacto com poucos espaços intercelulares, idioblastos cristalíferos volumosos contendo drusas estão aleatoriamente distribuídos por toda sua extensão em todas as espécies.

Em secção transversal a nervura é biconvexa (Fig. 4D) e possui entre 4-6 camadas de colênquima subepidérmico em ambas as faces. O parênquima paliçádico é contínuo na região da nervura central e no parênquima cortical ocorrem idioblastos contendo drusas. O sistema vascular na nervura é formado por um feixe colateral disposto em um arco aberto voltado para a face adaxial.

Laticíferos ocorrem de forma dispersa por todo mesofilo com ramificações evidentes e crescimento intrusivo (Fig. 4E). Na nervura central foram observadas muitas células com paredes espessas e com conteúdo citoplasmático menos corado, mas que são anatomicamente semelhantes aos laticíferos.

Coléteres foram observados somente na região da margem foliar, tanto em *O. spinosa* quanto em *O. steyermarkii* (Fig. 4F). Anatomicamente correspondem à coléteres sésseis do tipo padrão, composto por um eixo central de células parenquimáticas, contendo idioblastos com drusas, recobertos por epiderme secretora uniestratificada de células em paliçada (Fig. 5A- C). Em algumas das amostras analisadas, na mesma região onde foram visualizados os coléteres ocorrem cicatrizes, indicando que houve deciduidade da estrutura nas folhas maduras.

A porção distal do pecíolo apresenta aletas e é desprovida de glândulas (Fig. 5D). A epiderme é uniestratificada com tricomas simples e o córtex é composto por 3-5 camadas de colênquima subepidérmico e diversas camadas de parênquima na porção mais interna. Idioblastos contendo drusas são visualizados de forma dispersa assim como as células anatomicamente semelhantes à laticíferos relatadas para a lâmina foliar. O sistema vascular está disposto em um arco aberto, de forma semelhante ao relatado para a nervura central.

Estípulas de *Ophellantha spinosa* e *Acidocroton ekmanii*

Em *Ophellantha spinosa* a estípula não é espinescente, possui venação ramificada, tricomas simples estão aleatoriamente dispersos por todo seu comprimento e foi observado a presença de coléter porção basal (Fig. 6A- B). Já Em *Acidocroton ekmanii* a estípula é espinescente, possui venação central (uninérvia) e tricomas simples estão concentrados na porção basal. Não foram observados coléteres na estípula desta espécie (Fig. 6 C-D).

Discussão

Em todas as espécies estudadas as folhas são inteiras e possuem margens inteiras até mesmo naquelas que possuem coléteres marginais, padrão considerado basal para a família Euphorbiaceae (Webster 1994a). Entretanto, variações são evidentes no tamanho da folha em *A. ekmanii*, *A. montanus* e *A. oligostemon* que possuem folha diminutas quando comparadas com outras espécies do gênero.

Os estômatos são do tipo paracítico em todas as espécies, tipo mais comum para a Euphorbiaceae (Raju & Rao 1977; Webster 1994a; Thakur & Patil 2014) presente também em outros gêneros de Crotonaeae como *Astraea* e *Brasiliocroton* (Sá-Haiad et al. 2009), *Croton* sect. *Cleodora* (Vitarelli 2013), *Croton* sect. *Luntia* (Soares 2013), *Croton* sect. *Cyclostigma* (Sá-Haiad et al. 2009; Feio et al. 2018) sendo os outros tipos de estômato considerados mais derivados para Euphorbiaceae (Thakur & Patil 2014).

As folhas são hipoestomáticas na maioria das espécies, excetuando *Acidocroton montanus* que possui folhas anfiestomáticas. De maneira geral as características de *A. montanus* variam quando comparadas às outras espécies do gênero. As folhas de *A. montanus* são glabras, contudo, possuem células epidérmicas com parede anticlinal de contorno sinuoso, mais de uma camada de parênquima paliçádico e mesófilo isobilateral compacto, os cristais prismáticos dispersos pelo

mesofilo. Adicionalmente, somente nesta espécie ocorrem cristais nas células epidérmicas e as esclereides dispersos no mesofilo. Estas características podem ter sido selecionadas em resposta às condições do ambiente de ocorrência da espécie que é relatada como arbustos em florestas semiáridas abertas em topos de montanhas (Kew 2018), ambiente submetido à déficit hídrico e alta incidência luminosa. Os cristais na epiderme podem estar relacionados a reflexão de luz (Schneider 1901; Horner & Wagner 1995). Já as esclereides são células de sustentação que podem contribuir para a manutenção da arquitetura foliar em condições de baixa disponibilidade de água (Cutler et al. 2007).

Tricomas do tipo simples foram visualizados em ambas as faces das duas espécies de *Ophellantha* avaliadas e em duas espécies de *Acidocroton* (*A. ekmanii*, *A. gentryi*). A presença deste tipo de tricoma já foi relatada para os gêneros de *Euphorbiaceae* (Webster et al. 1996; Sá-Haiad et al. 2009; Webster 2014; Feio et al. 2018). Tricomas simples são considerados o tipo mais basal de tricoma dentro da família e estima-se que haja uma série evolutiva entre os demais tipos de tricomas relatados para a tribo *Crotoneae*, estrelados, dendríticos e lepidotos (Webster 1994; Webster et al. 1996; Senakun & Chantaranonthai 2010; Feio et al. 2018). Embora a diversidade de tipos de tricomas seja um caráter útil para delimitação de táxons infragenéricos em *Astraea* (Cap. 1), e para outros membros da tribo *Crotoneae* (Sá-Haiad et al. 2009; Senakun & Chantaranonthai 2010; Liu et al. 2013; Vitarelli et al. 2016), em *Acidocroton* e *Ophellantha* essa diversidade foi baixa.

Optou-se neste trabalho por utilizar o termo coléter para denominar as glândulas marginais das folhas de *Acidocroton* e *Ophellantha* e das estípulas de *Ophellantha spinosa* pois apesar de serem estruturas caducas que não persistem nas folhas maduras essas glândulas são anatomicamente similares os coléteres do tipo padrão descritos para representantes da tribo *Crotoneae* como *Astraea* (Cap. 1), *Croton*, *Brasilicroton* (Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2016, 2018). A presença de coléteres marginais foi considerada uma característica comum para *Crotoneae* (Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2018), mas foi descrita no presente trabalho pela primeira vez para *Acidocroton* e *Ophellantha*. Estes dados são relevantes, visto que ambos os gêneros foram descritos como desprovidos de glândulas (Standley & Steyermark 1949; Fernandez-Alonso & Jaramillo-Mejía 1995; Hanan-Alipi & Steinmann 2013, Webster 2014). A falta de informações sobre coléteres em *Acidocroton* e *Ophellantha* pode ser devido ao tamanho diminuto dos coléteres e a sua

senescência em folhas maduras, como já argumentado para *Croton* sect. *Cyclostigma* (Feio et al. 2018). Coléteres são estruturas secretoras responsáveis pela produção de secreções geralmente mucilaginosas que têm por função lubrificar e proteger as folhas jovens em desenvolvimento, sendo comum a queda dessas estruturas em folhas maduras (Thomas 1991; Evert 2006). Merece destaque a observação de coléter na base da estípula de *Ophellantha spinosa* e a ausência destas estruturas nas estípulas de *Acidocroton ekmanii* como um caráter taxonomicamente promissor para distinguir os dois gêneros.

Nas espécies de *Acidocroton* e *Ophellantha* os laticíferos se distinguiram entre células ramificadas e não ramificadas. Laticíferos são estruturas comuns em *Crotonoideae* e *Crotoneae* (Webster 1975; Rudall 1994; Webster 2014), contudo ainda não haviam sido reportados para *Acidocroton* e *Ophellantha* (Webster 2014). Laticíferos ramificados foram descritos para *Astraea* (Webster 2014; Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2018; capítulo. 1) e não articulados são comuns às espécies de *Croton* (Rudall 1994; Webster 2014; Feio et al. 2016, 2018). Laticíferos são células que geralmente formam um sistema de tubos que permeiam os tecidos da planta (Evert 2006) podendo se desenvolver sob certas condições ambientais ou de acordo com o ciclo de vida da planta (Rudall 1994). Em *Acidocroton montanus* além da presença de laticíferos ramificados foi observado a presença de uma malha de esclereides ramificados. Essas células conhecidas como “fiberlike” são comuns em alguns gêneros de *Euphorbiaceae* e aparentemente são relacionadas aos laticíferos havendo uma provável homologia entre elas (Rudall 1994). Trata-se portanto de um caráter promissor para as avaliações combinadas de dados moleculares e anatômicos em abordagens evolutivas.

Conclusões

De maneira geral os caracteres anatômicos analisados, por si só, não foram suficientes para corroborar com a elevação do status de *Ophellantha* sect. *Acidocroton* do gênero *Acidocroton*, entretanto são promissores e devem ser ampliados para um maior número de espécies. A presença de coléteres, os dois tipos de laticíferos são registros inéditos para os gêneros e ampliam a base de dados para estudos futuros em *Crotoneae*. As variações observadas em *Acidocroton montanus* merecem investigações complementares, associando com estudos moleculares e de distribuição para melhor compreender que fatores determinaram a seleção dessas características. A

presença e posição dos coléteres nas estípulas deve ser investigada para se confirmar se existe um padrão útil para distinguir *Acidocroton* de *Ophellantha*.

Referências

Berry, P. E., Hipp, A. L., Wurdack, K. J., Van Ee, B., Riina, R. (2005)a. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonaeae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and trnL- trnF DNA sequence data. **American Journal of Botany**. 92, 1520-1534.

Berry, P. E., Cordeiro, I., Wiedenhoef, A. C., Vitorino-Cruz, M. A., de Lima, L. R. (2005) b. *Brasiliocroton*, a new crotonoid genus of Euphorbiaceae s. s. from eastern Brazil. **Systematic Botany**. 30, 357-365. <https://doi.org/10.1600/0363644054223585>.

Caruzo, M. B. R., Van Ee, B. W., Cordeiro, I., Berry, P. E., Riina, R. (2011). Molecular phylogenetics and character evolution of the “sacaca” clade: novel relationships of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 60, 193-206. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.04.013>.

Cutler, D. F., Botha, T., Stevenson, D. W. (2007). **Plant Anatomy: An applied Approach**. Blackwell Publishing LTD, Oxford.

De-Paula, O. C., Sajo, M. G., Prenner, G., Cordeiro, I., Rudall, P.J. (2011). Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae- Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 292,1–14. <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0388-9>.

Evert RF. (2006). **Esau’s Plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body –their structure, function, and development**, 3th edn. Wiley, New Jersey.

Feio A. C., Riina R., Meira R. M. S. A. (2016). Secretory structures in leaves and flowers of two dragon’s blood *Croton* (Euphorbiaceae): new evidence and interpretations. **International Journal of Plant Sciences**. 177, 511–522.

Feio, A.C., Meira, R. M. S. A., Riina, R. (2018). Leaf anatomical features and their implications for the systematics of dragon's blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. In press.

Fernández Alonso, J., & Jaramillo Mejía, J. (1995). Hallazgo del género *Acidocroton* Griseb (Euphorbiaceae) en Suramérica, en un bosque seco de Colombia. **Caldasia**. 17,

de <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/17297>.

Hanan-Alipi, A. M., Steinmann, V. W. (2013). Una especie nueva de *Acidocroton* Sección *Ophellantha* (Euphorbiaceae) de Tabasco, México. **Acta Botánica Mexicana**. 104, 93-100.

Horner H T, Wagner B L (1995). Calcium oxalate formation in higher plants. In: Calcium Oxalate in Biological Systems. (Khan S R Ed.). CRC Press, Boca Raton. 53–72.

Jangid, P. P., & Gupta, S. (2016). Wood anatomy of the subfamily Crotonoideae (Euphorbiaceae ss) from India: systematic implications with special reference to the taxonomic delimitation of *Givotia* and *Vernicia*. **Nordic Journal of Botany**. 34, 478-495. <https://doi.org/10.1111/njb.00990>.

Johansen D.A. (1940). **Plant Microtechnique**. McGraw- Hill, New York.

Kaiser E. (1880). Verfahren zur herstellung einer tadellosen glycerin-gelatine. **Botanisch Zentralb.** 180, 25-26.

Kew. 2018. <http://specimens.kew.org/herbarium/K000254353> acessado em 22/05/2018.

Liu, H. F., Deng, Y. F., Liao, J. P. (2013). Foliar trichomes of *Croton* L. (Euphorbiaceae: Crotonoideae) from China and its taxonomic implications. **Bangladesh Journal of Plant Taxonomy**. 20, 85-94. DOI:10.3329/bjpt.v20i1.15468.

O'Brien, T. P. Mc Cully, M. E. 1981. The study of plant structure principles and selected methods. *Termarcarphi Pty*, Melbourne.

Raju, V. S., Rao, P. N. (1977). Variation in the structure and development of foliar stomata in the Euphorbiaceae. **Botanical journal of the Linnean Society**. 75, 69-97. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1977.tb01479.x>.

Riina, R., Carneiro-Torres, D. S., Peirson, J. A., Berry, P. E., Cordeiro, I. (2014). Further support for the Crotonoideae phylogeny: A new species of *Brasiliocroton* (Euphorbiaceae) based on morphological, geographical, and molecular evidence. **Systematic Botany**. 39, 227-234. <https://doi.org/10.1600/036364414X678170>.

Rudall, P. (1994). Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): Homology and Evolution. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 81, 270-282. doi:10.2307/2992097.

Sá-Haiad, B. Serpa-Ribeiro, A. C. C., Barbosa, C. N., Pizzini, D., Leal, D. D. O., de Senna-Valle, L., de Santiago-Fernandes, L. D. R. (2009). Leaf structure of species from three closely related genera from tribe Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae s. s., Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 283, 179-202.

Salatino, A., Salatino, M. L. F., Negri, G. (2007). Traditional uses, chemistry and pharmacology of Croton species (Euphorbiaceae). **Journal of the Brazilian Chemical Society**. 18, 11-33.

Schneider, A. (1901). The probable function of calcium oxalate crystals in plants. **Botanical Gazette**. 32, 142-144,.

Secco, R. D. S., Cordeiro, I., Senna-Vale, L. D., Sales, M. F. D., Lima, L. R. D., Medeiros, D., Bigio, N. C. (2012). An overview of recent taxonomic studies on Euphorbiaceae s.l. in Brazil. **Rodriguésia**. 63, 227-242.

Senakun, C., Chantaranonthai, P. (2010). A morphological survey of foliar trichomes of Croton L. (Euphorbiaceae) in Thailand. **Thai Forest Bulletin (Botany)**. 38, 167-172.

Smith, F.H., Smith, E.C. (1942). Anatomy of the inferior ovary of Darbya. **American Journal of Botany**. 29,464-471.

Soares, A. D., Morfoanatomia foliar de espécies de Croton Sect. Luntia (Euphorbiaceae) como contribuição para a taxonomia do gênero. 2013. 53 f. Dissertação (Mestrado em Botânica)- Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2013.

Sodré, R. C., da Silva, M. J. (2015). O gênero Croton L. (Euphorbiaceae ss–Crotonoideae) na Floresta Nacional de Silvânia, Goiás, Brasil. **Iheringia. Série Botânica**. 70, 89-104.

Standley, P. C. (1949). Ophellnatha steyermarkii. **Flora of Guatemala**. 23; 123. P. 140.

Thakur, H. A., Patil, D. A. (2014). Foliar epidermal studies of plants in Euphorbiaceae. **Taiwania**. 59, 59-70. 10.6165/tai.2014.59.59.

Thomas V. (1991). Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. **Annals of Botany** 68, 287-305.

Tokuoka, T. (2007). Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. **Journal of Plant Research**. 120, 511-522.

Van Ee, B. W., Riina, R., Berry, P. E. (2011). A revised infrageneric classification and

molecular phylogeny of New World Croton (Euphorbiaceae). **Taxon**. 60, 791-823.

Vasco, A., Thadeo, M., Conover, M., Daly, D. C. (2014). Preparation of samples for leaf architecture studies, a method for mounting cleared leaves. **Applications in Plant Sciences**. 2, 1-4. <https://doi.org/10.3732/apps.1400038>.

Vitarelli, C. N., Anatomia foliar como subsídio para a sistemática de Croton L. (Seções Cleodora e Lamprocroton) Euphorbiaceae. 2013. 166 f. Tese (Doutorado em Botânica) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2013.

Vitarelli, N. C., Riina, R., Caruzo, M. B. R., Cordeiro, I., Fuertes-Aguilar, J., Meira, R. M. (2015). Foliar secretory structures in Crotonae (Euphorbiaceae): Diversity, anatomy, and evolutionary significance. **American Journal of Botany**. 102, 833-847. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500017>.

Vitarelli, N. C., Riina, R., Cassino, M. F., & Meira, R. M. S. A. (2016). Trichome-like emergences in Croton of Brazilian highland rock outcrops: Evidences for atmospheric water uptake. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**. 22, 23-35. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.07.002>.

Webster, G. (1975). Conspectus of a New Classification of the Euphorbiaceae. **Taxon**. 24, 593-601. doi:10.2307/1220725.

Webster, G. L. (1994)a. Classification of the Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 3-32. DOI: 10.2307/2399908.

Webster, G. L. (1994)b. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 81, 33-144. doi:10.2307/2399909.

Webster, G. L., Del-Arco-Aguilar, M. J., Smith, B. A. (1996). Systematic distribution of foliar trichome types in Croton (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 121, 41-57.

Webster G.L. (2014) Euphorbiaceae. In: Kubitzki K. (eds) **Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants**, vol 11. Springer, Berlin.

Wurdack, K. J., Hoffmann, P., Chase, M. W. (2005). Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid rbcL and trnL-F DNA sequences. **American Journal of Botany**. 92, 1397-1420.

Wurdack, K. J., Davis, C. C. (2009). Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. **American Journal of Botany**. 96, 1551-1570. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800207>.

Figuras

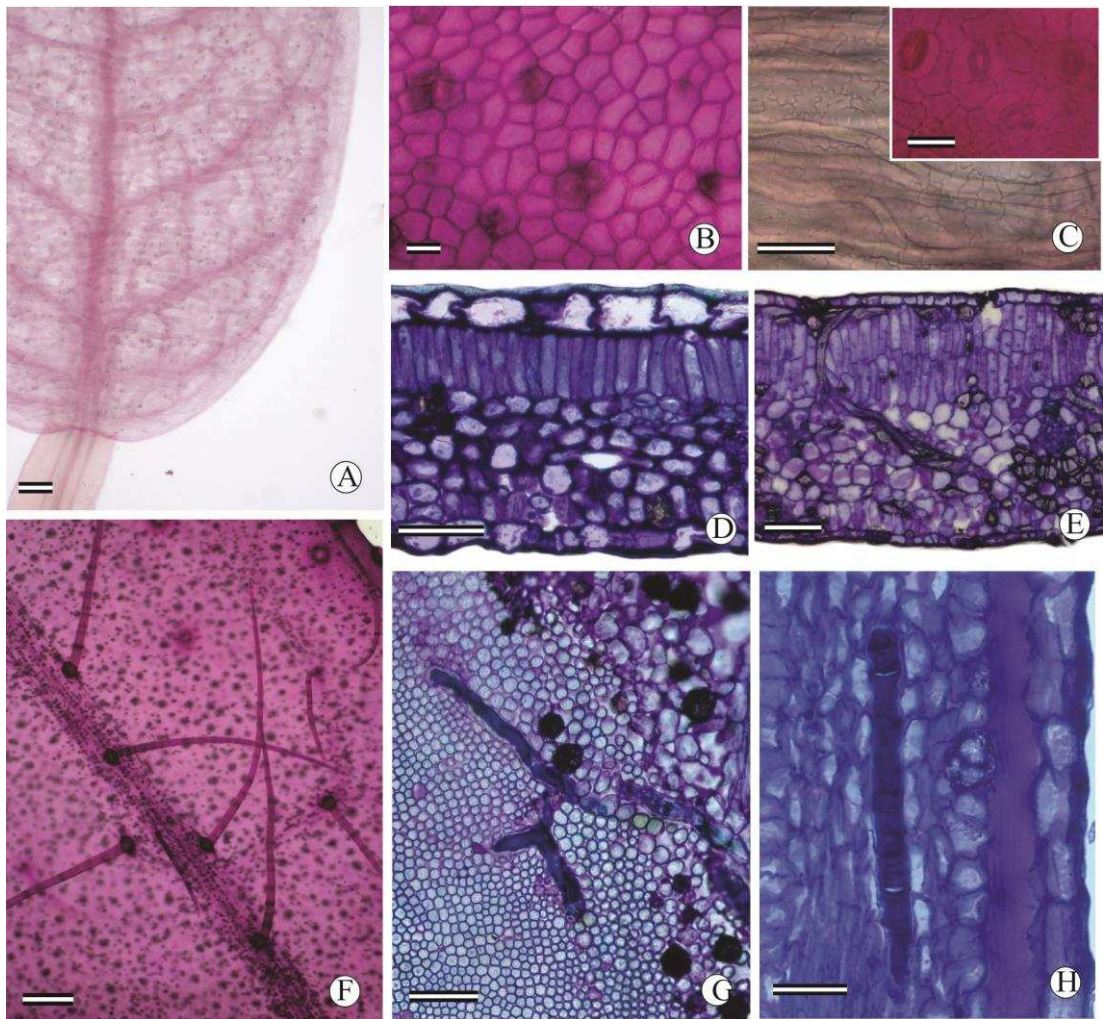


Figura 1: Lamina foliar de *Acidocroton*. **A-C.** Vista frontal da folha de *A. montanus* (A, C) *A. gentryi* (B) e *A. oligostemum* (Detalhe) respectivamente. Note o contorno reto da folha de *A. montanus* e da parede periclinal externa (B) e contorno sinuoso em (C) detalhe de estômatos paracíticos. **D.** Secção transversal da lamina foliar de *A. verrucosus* evidenciando mesofilo compacto e hiposetomático. **E.** Lâmina foliar de *A. montanus* mostrando folha Anfiestomática. Note a presença de idioblastos contendo drusas também na região da epiderme e esclereídes dispersos pelo mesofilo próximos à laticíferos. **F.** Vista frontal da lâmina foliar de *A. gentryi* com presença de tricomas simples. **G-H.** Secção paradérmica de *A. oligostemum* (G) evidenciando laticífero ramificado. Laticífero sem ramificação em *A. verrucosus*(G). **Barras de escalas:** **A:** 200 μm ; **B:** 30 μm ; **C- E:** 50; **F:** 300 μm ; **G-H:** 50 μm .

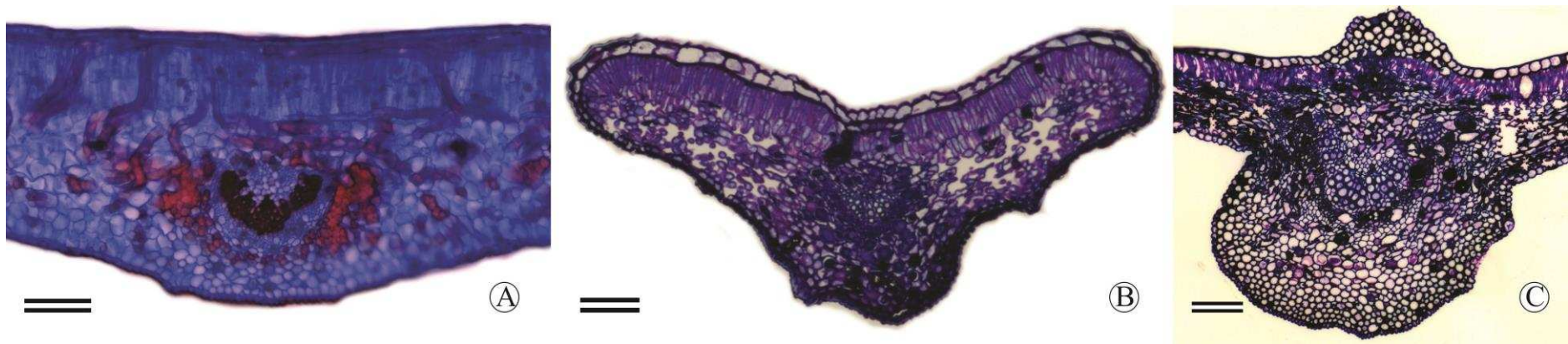


Figura 2: Secções transversais da região da nervura central em *A. montanus*, *A. oligostemum* e *A. gentryi* respectivamente. Note três padrões distintos de curvatura da nervura, curvatura plano-convexa (A), côncavo (B) e bicôncava (C).

Barras de escala: A-C. 100 μm .

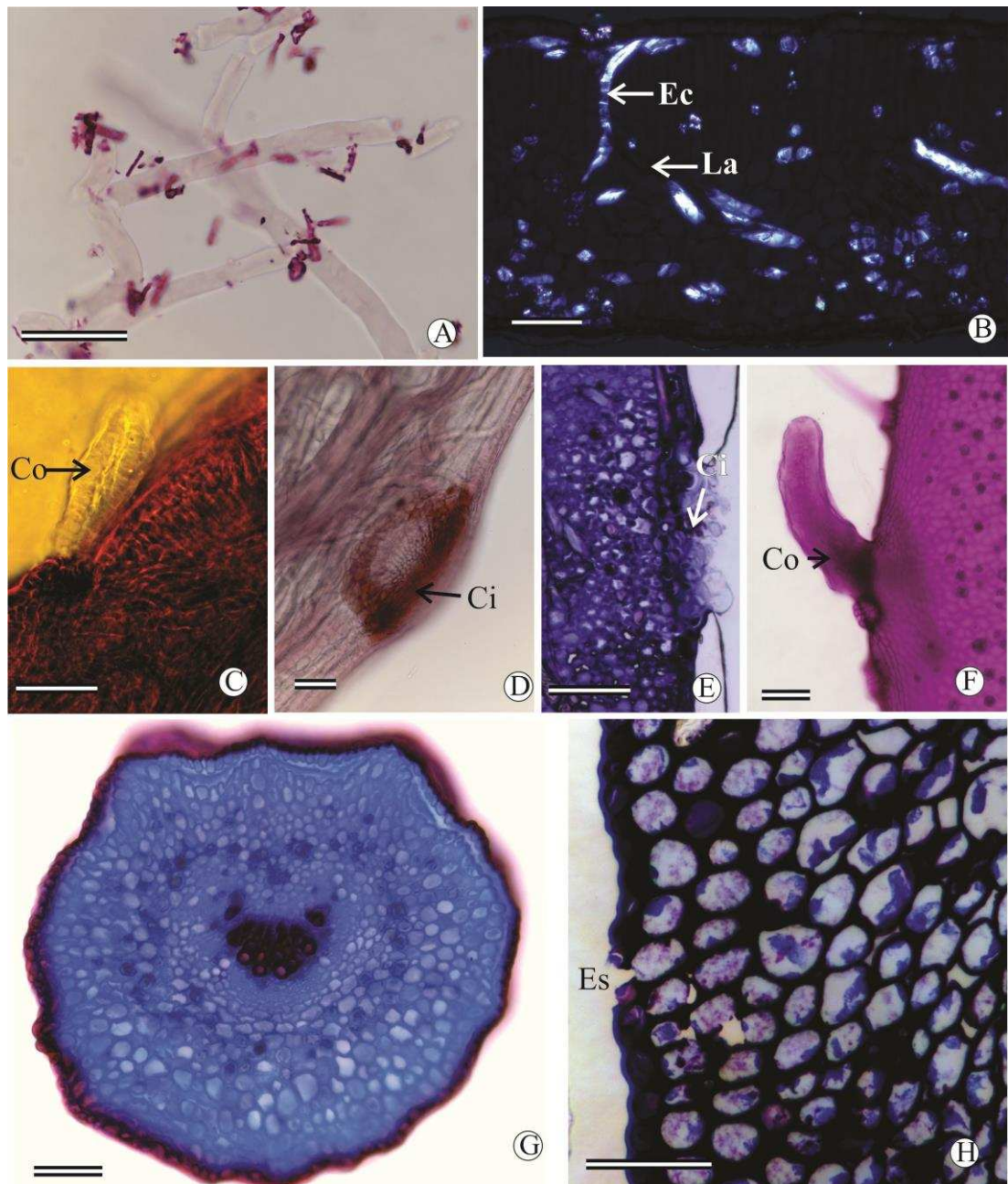


Figura 3: Anatomia foliar de *Acidocroton*. **A, B:** Lâmina foliar de *A. montanus*. Macerado evidenciando a presença de esclereides alongados na lâmina foliar (A); secção transversal sob luz polarizada, note a presença de esclereides dispersos pelo mesofilo e próximos à laticíferos. **C-E:** Lâmina foliar de *A. montanus*. Presença de coléter marginal visualizado sob contraste de fase em *A. montanus* (C) destacando a localização da possível cicatriz (D, E) de senescência do coléter. **F:** Presença de coléter marginal em amostra diafanizada de *A. gentryi*. **G.** Secção transversal do pecíolo de *A. verrucosus*. **H.** Detalhe da presença de estômatos no pecíolo de *A. gentryi*. Barras de escala: **A- E.** 50 μm ; **F-G.** 100 μm ; **H.** 50 μm .

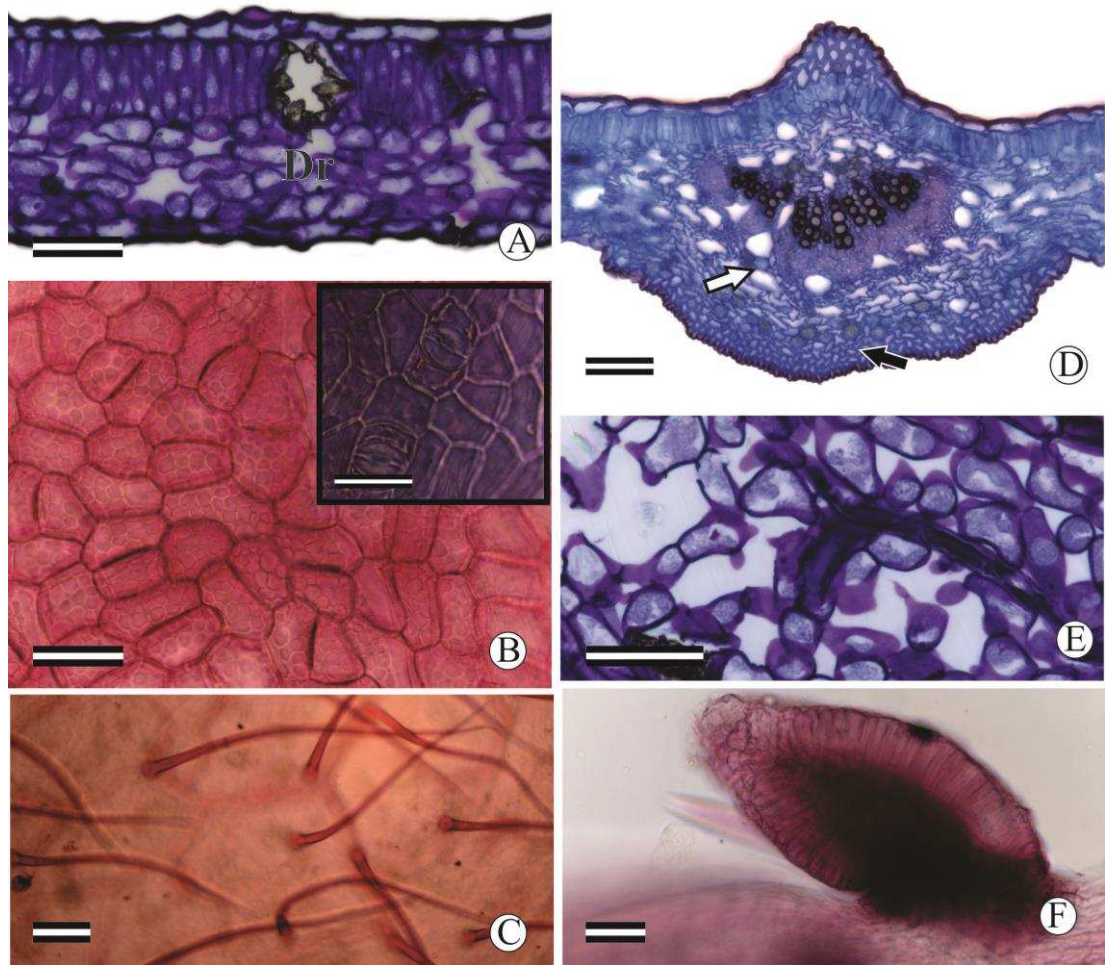


Figura 4: Lamina foliar de *Ophellantha*. **A.** Secção longitudinal transversal da lâmina foliar de *O. steyermarkii* evidenciando a presença de cristais de oxalato de cálcio contendo drusas (Dr) e epiderme com células volumosas a tabulares. **B.** Vista frontal das células epidérmicas de *O. spinosa* com parede anticlinal de contorno reto e em detalhe estômatos paracíticos. **C.** Vista frontal de amostra clarificada de *O. steyermarkii* com tricomas simples. **D.** Secção transversal da nervura de *O. spinosa* evidenciando a presença de laticíferos e drusas. **E.** Laticíferos ramificados em *O. spinosa*. **F.** Coléter marginal em *O. spinosa*.

Barras de escala: A- F. 50 µm.

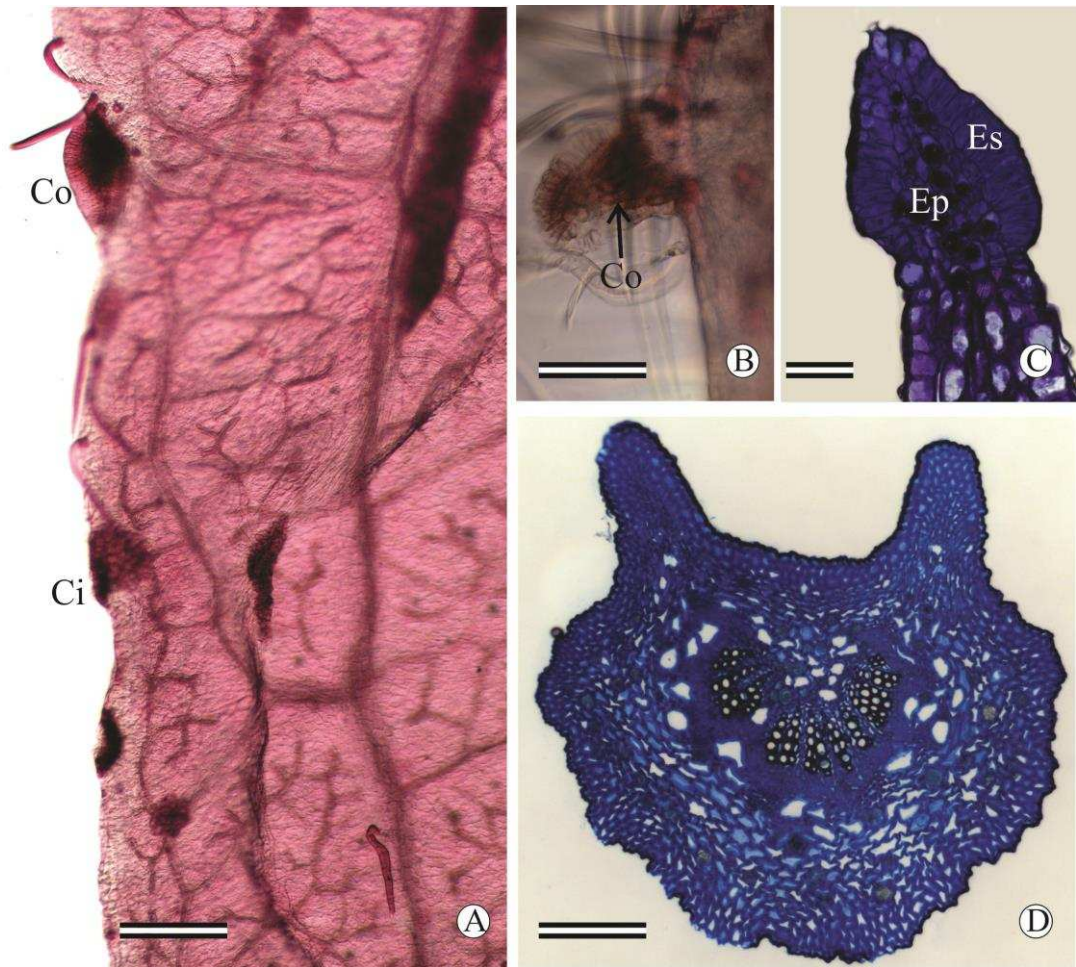


Figura 5: Coléteres em *Ophellantha*. **A-B.** Margem foliar de *Ophellantha* evidenciando coléter marginal (Co) e cicatrizes de coléteres (Ci) em *O. spinosa*. Coléter marginal tipo padrão em *O. steyermarkii* (B). **C.** Corte longitudinal de coléter apresentando epiderme secretora em paliçada (Es) e cristais de oxalato de cálcio com drusas no eixo parenquimático (Ep). **D.** Pecíolo de *O. spinosa*. Note a presença de Laticíferos (espços) e cristais com drusas.

Barras de escala: **A.** 200 μm ; **B.** 100 μm ; **C.** 50 μm ; **D.** 100 μm .

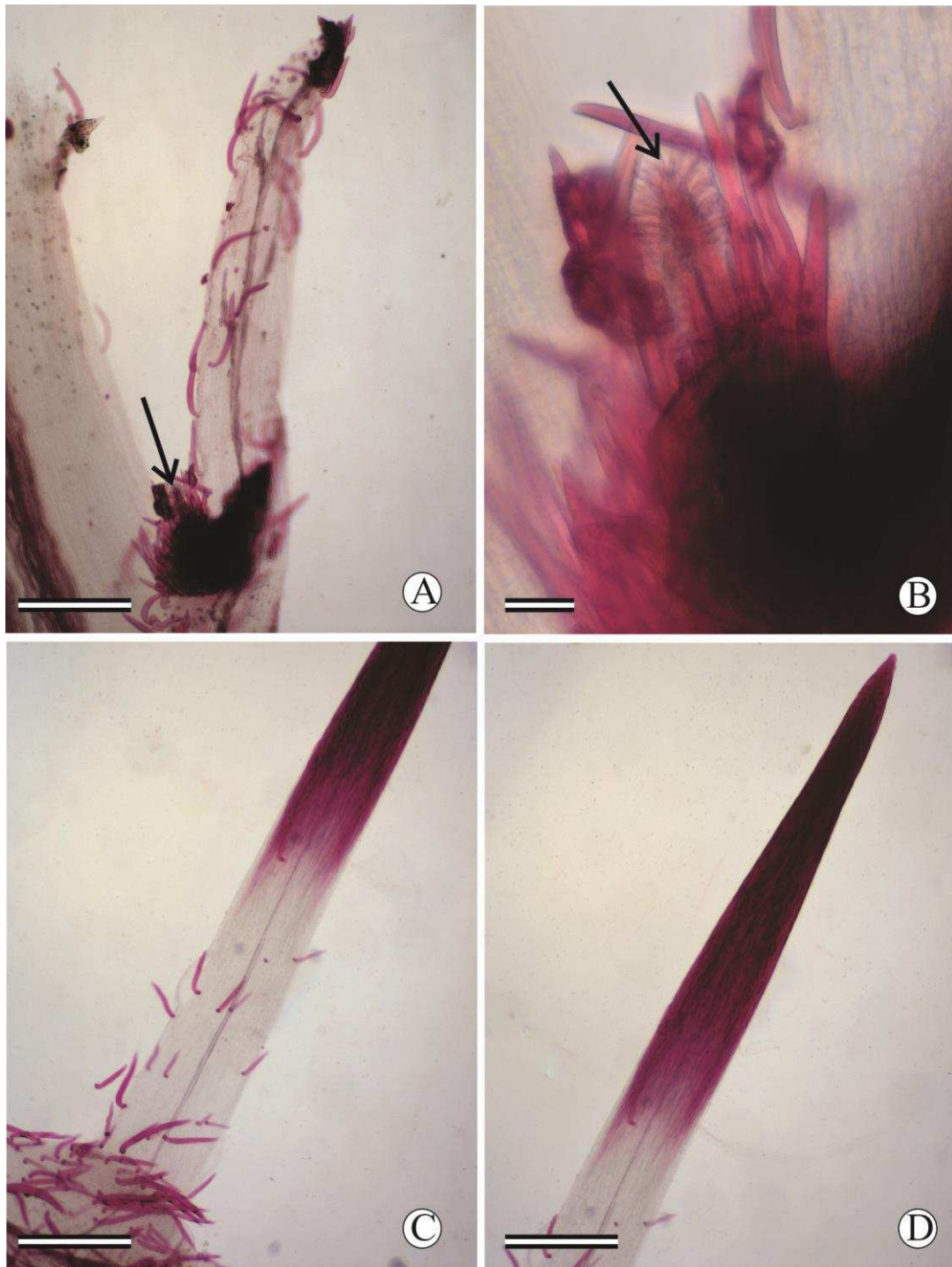


Figura 6: Descrição das Estípulas de *Acidocroton ekmanii* (A, B) e de *Ophellantha spinosa* (C, D). **A.** Estípula espinescente com tricomas simples concentrados na base. **B.** Vascularização central aparente por 2/3 da estípula e coléteres ausentes. **C.** Estípula não espinescente com vascularização ramificada e tricomas simples **D.** Detalhe da presença de coléter na base da estípula (seta preta) entre tricomas. Barras de escala: **A-C.** 400 μm ; **D.** 50 μm .

Tabelas

Tabela 1. Lista de espécies amostradas para os gêneros *Acidocroton* e *Ophellantha*.

Espécie	Coletor (Herbário)
<i>Acidocroton ekmanii</i> Urb.	Ekman 19090 (MICH)
<i>Acidocroton gentryi</i> Fern. Alonso & R. Jaram.	Caldesia 17:392 1995 (MA); Fernandez-Alonso 8143 (MA) R. Jaramillo Mejia 8285 (MA)
<i>Acidocroton montanus</i> Urb. & Ekman	Van Ee 633 (MICH, WIS)
<i>Acidocroton oligostemum</i> Urb.	Webster 4064 (MICH)
<i>Acidocroton verrucosus</i> Urb.	Webster 8439 (MICH)
<i>Ophellantha steyermarkii</i> Standl.	Webster 17987 (MICH)
<i>Ophellantha spinosa</i> Standl.	Ayala 1127 (MICH); Loh 1760 (MICH, MEXU)

Tabela 2- Lista das características anatômicas analisadas em *Ophellantha* e *Acidocroton*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ophellantha spinosa</i>	Inteira	Reta	Hipoestomática	Dorsiventral	1 camada de parênquima paliçádico	Todo mesofilo	ADA: simples ABA: simples	Presente	Coléter marginal	ramificado
<i>Ophellantha steyermarkii</i>	Inteira	Reta	Hipoestomática	Dorsiventral	1 camada de parênquima paliçádico	Todo mesofilo	ADA: simples ABA: simples	Presente	Coléter marginal	ramificado
<i>Acidocroton ekmanii</i>	Inteira	Reta	Hipoestomática	Dorsiventral	1 camada de parênquima paliçádico	Todo mesofilo	ADA: simples ABA: simples	Ausente	_____	Não ramificado
<i>Acidocroton gentryi</i>	Inteira	Reta	Hipoestomática	Dorsiventral	1 camada de parênquima paliçádico	Parênquima paliçádico	ADA: simples ABA: simples	Presente	Coléter marginal	Não ramificado
<i>Acidocroton montanus</i>	Inteira	Sinuosa	Anfiestomática	Isobilateral	+ de 1 camada de parênquima paliçádico	Mesofilo e epiderme	Glabra	Presente	Coléter marginal	ramificado
<i>Acidocroton oligostemun</i>	Inteira	Reta	Hipoestomática	Dorsiventral	+ de 1 camada de parênquima paliçádico	Todo mesofilo	Margem: simples	Cicatriz	Marginal	ramificado
<i>Acidocroton verrucosus</i>	Inteira	Reta	Hipoestomática	Dorsiventral	1 camada de parênquima paliçádico	Todo mesofilo	Glabra	Ausente	_____	Não ramificado

Legenda: **1.** Margem foliar; **2.** Característica da parede das células epidérmicas; **3.** Frequência de estômatos; **4.** Classificação do mesófilo; **5.** Característica do mesófilo; **6.** Posição dos idioblastos; **7.** Ocorrência de Tricomas; **8.** Presença Glândula foliar; **9.** Tipo e Localização da Glândula; **10.** Tipo de Laticífero

Capítulo III

Novos registros sobre estruturas secretoras foliares em *Croton matourensis* Aubl. (Euphorbiaceae): Caracterização anatômica e importância taxonômica

Resumo

Nectários extraflorais (NEFs) são comuns e exibem variações quanto à anatomia e posição nas folhas de representantes de Euphorbiaceae. Por serem estruturas constantes e determinadas geneticamente são úteis em abordagens taxonômicas e filogenéticas. Na descrição de *Croton matourensis* AUBL. consta a presença de um par de glândulas acropeciolares, capitadas e achatadas, que podem ser obsoletas em alguns indivíduos, as quais carecem de descrições anatômicas. Este estudo teve como objetivo analisar o padrão de distribuição das glândulas foliares em *Croton matourensis* em diferentes populações, onde estas estruturas são nítidas ou aparentemente ausentes. Foram realizados procedimentos anatômicos usuais de diafanização e obtenção de secções histológicas em 24 indivíduos provenientes de distintas populações. Glândulas anatomicamente semelhantes à NEFs foram identificadas em diferentes regiões da folha, sendo comum a presença de cicatrizes de NEFs na margem e na lâmina foliar. Os resultados sugerem que os NEFs podem ser caducos em folhas senescentes, ou podem ter caído em consequência do processo de herborização. Embora possam ocorrer variações na posição, os NEFs estão presentes em todos os espécimes, confirmando o seu potencial para a taxonomia. Adicionalmente, coléteres do tipo padrão foram observados na margem de folhas jovens, enquanto nas folhas maduras somente as cicatrizes são visíveis. As informações acrescentadas sobre a ocorrência de NEFs na margem e na lâmina foliar e de coléteres marginais em *Croton matourensis* são novidades que devem ser consideradas em futuros trabalhos taxonômicos e filogenéticos.

Palavras-chave: coléteres; *Croton*; *Crotoneae*; *Malpighiales*; Nectários extraflorais; Taxonomia.

Croton matourensis Aubl. pertence ao gênero *Croton* sect. *Luntia*, subsect. *Matourenses* G. L. Webster., maior gênero da tribo *Crotoneae* que está incluído na subfamília *Crotonoideae* das *Euphorbiaceae* (Tokuoka 2007; Wurdack & Davis 2009; Sodré & Silva 2015). Esta espécie é caracterizada inflorescências estaminadas ou bissexuadas, sem a presença de cimas na base e flores pistiladas longo-pediceladas (Webster 1993). As folhas geralmente possuem tonalidade ferrugínea na face abaxial, conferida pelos numerosos tricomas do tipo lepidoto, sendo raros tricomas estrelados-dendríticos. Apresentam também ápice predominantemente acuminado, base obtusa e margem inteira, com nervuras geralmente visíveis em ambas as faces e a venação do tipo penínervia, podendo ser trinervada a partir da base. Merece destaque a citação da presença de um par de glândulas na base do limbo ou no ápice do pecíolo, mencionada como obsoleta em alguns indivíduos (Guimarães & Secco 2010).

Caracteres anatômicos de órgãos vegetativos, principalmente os foliares, têm auxiliado na identificação de espécies, bem como na resolução de problemas taxonômicos em diversas famílias botânicas (Coutinho et al. 2012; Francino et al. 2015; Silva et al. 2017). Em *Crotoneae* os caracteres anatômicos têm se mostrado úteis para distinção de grupos infra genéricos e supra genéricos, observando principalmente as características do indumento e presença e localização de estruturas secretoras (Webster 1994b; Webster et al. 1996; Berry et al. 2005; Sá- Haiad et al. 2009; De- Paula et al. 2011; Van Ee et al. 2011; Liu et al. 2013; Soares 2013; Vitarelli et al. 2015; Feio et al. 2018; Capítulo 1).

Em *Croton*, os NEFs acropetiolares e laminares são conspícuos e, por serem facilmente visualizados, foram relatados nas descrições originais das espécies (Webster 1994a). Por outro lado, a carência de descrições das glândulas marginais em muitas espécies parece estar relacionada com o tamanho reduzido destas estruturas (Soares 2013), como no caso de *Croton matourensis*. Assim o presente estudo tem como objetivo analisar se há um padrão de distribuição das glândulas em *C. matourensis* em diferentes populações onde estas estruturas são nítidas ou aparentemente ausentes. Espera-se verificar se as glândulas podem ser uma característica útil para fins taxonômicos.

Amostras de folhas de 24 indivíduos de *Croton matourensis* Aubl. foram obtidas em exsicatas de diferentes procedências no herbário do Museu Emílio Goeldi (MG), Pará, Brasil (Thiers, B. 2018). As amostras foliares foram reidratadas e

submersas em solução de KOH 2% (Smith & Smith 1942), posteriormente desidratadas em série etílica e estocadas em etanol 70%.

Inicialmente o material foi analisado em estereomicroscópio (Stemi 2000-C, Zeiss, Gottingen, Germany) equipado com câmera digital (AxioCam ERc5S, Zeiss, Gottingen, Germany) para obter uma visão geral da lâmina foliar e posteriormente submetidas à técnicas de análises anatômicas. Para a visualização de peças inteiras as folhas foram submetidas ao processo de diafanização que consiste em clarificação do material e posterior coloração em fucsina etanólica 50% (Vasco et al. 2014) montadas entre lâminas e lamínulas com gelatina glicerinada (Kaiser 1880). Para obtenção de secções histológicas o material foi infiltrado em resina tipo metacrilato (Historesina Leica, Leica Microsystems Nussloch, Heidelberg, Germany) e cortados em micrótomo rotativo (Spencer 820, American Optical Corporation, Buffalo, NY, EUA) em secções longitudinais, transversais e paradérmicas de 5 µm de espessura, sendo corados com Azul de Toluidina pH 4,7 (O'Brien & Mc Cully, 1981) e montadas entre lâmina e lamínula com resina sintética (Permount, Fisher Scientific, NJ, USA).

As análises e a documentação fotográfica das lâminas permanentes e semipermanentes foram realizadas em microscópio de luz (modelo AX70 TRF, Olympus Optical, Tokyo, Japão) equipado com sistema U-Photo acoplado a uma câmera AxioCam (AxioCam HRc, Zeiss, Gottigen, Germany).

Morfologicamente as glândulas são formadas por uma região secretora proeminente na porção apical e na base uma região não secretora constitui o pedúnculo que pode estar presente- caracterizando a estrutura como pedunculado (Fig. 1A) ou ausente, denominada séssil (Fig. 1B). As glândulas acropeciolares aparecem em pares (Fig. 1C), são morfologicamente cilíndricas (Fig. 1D-E), sem uma constrição que permita a distinção morfológica entre o pedúnculo e a porção secretora em alguns indivíduos (Fig. 2E).

A epiderme secretora é formada por uma paliçada unisseriada, células alongadas, com um denso protoplasto, coberto por uma camada espessa de cutícula (Fig. 1B). Abaixo da camada de epiderme secretora, há uma ou duas camadas de parênquima secretor, com células isodiamétricas e uma camada mais interna de parênquima subjacente multiestratificado (Fig. 1B). Idioblastos cristalíferos contendo drusas (Fig. 1F) e laticíferos (Fig. 1H) são comuns no parênquima. Feixes vascularizam a estrutura, podendo ter origem na lâmina ou no pecíolo, dependendo da posição laminar/marginal e acropeciolar, respectivamente. Estes feixes constituídos

por xilema e floema, com predominância de floema, confluem para o parênquima secretor (Fig. 1G). Laticíferos reconhecidos como células delgadas e longas aparecem acompanhando o floema.

A superfície da região secretora das glândulas acropioclulares possui formato variado, podendo ser côncava (Fig. 1F), convexa (Fig. 1G) ou plana (Fig. 1H), enquanto nas glândulas marginais e laminares a superfície é côncava (Fig. 1E-F). Embora nas amostras dos 24 indivíduos avaliados tais glândulas tenham sido observadas foi comum a presença de cicatrizes na margem e na lâmina foliar (Fig. 1I).

Dois padrões foram reconhecidos dentro do universo dos 24 indivíduos analisados, sendo o padrão I caracterizado por indivíduos que apresentam glândulas acropioclulares e marginais (Fig. 2A) e o padrão II por indivíduos que têm glândulas acropioclulares, laminares e marginais (Fig. 2B). As glândulas estão presentes nas folhas de todos os indivíduos, podendo ocorrer desde o ápice do pecíolo (acropioclular) (Fig. 3A), base da lâmina foliar (baselaminar), aleatoriamente distribuídos pela superfície adaxial da lâmina foliar (laminar) (Fig. 3B) e na margem (marginal) (Fig. 3C). O padrão I foi observado com mais frequência, já que dos 24 indivíduos, 18 possuem glândulas acropioclulares e marginais e seis possuem glândulas laminares, acropioclulares e marginais. As glândulas laminares ocorrem exclusivamente na face abaxial, mas podem estar espalhadas em diversos pontos da lâmina foliar: sobre as nervuras, próximo à margem foliar ou à raque ou entre esses dois pontos.

É interessante notar que coléteres também ocorrem na margem de folhas jovens (Fig. 3D-E) e a cicatriz destes pode aparecer na margem de folha madura. Em geral os coléteres possuem um eixo multisseriado de células parenquimáticas alongadas, que é envolvido por células epidérmicas em paliçada recobertas por cutícula delgada (Fig. 3E).

As análises morfoanatômicas de folhas de *Croton* sect. *Luntia* e grupos relacionados forneceram informações importantes para a taxonomia do gênero que possui grande dificuldade de identificação, especialmente os exemplares da região Amazônica (Guimarães & Secco 2010). Algumas características morfológicas foliares não haviam sido mencionadas nas descrições originais das espécies (Webster 1993), principalmente no que concerne às glândulas laminares e marginais e os coléteres marginais. A variação morfológica e a posição ocupada pelos NEFs têm possibilitado a utilização destas estruturas em abordagens taxonômicas, quer como um caráter diagnóstico ou como um caráter unificador (Solleder 1908).

Morfologicamente os NEFs são formados por uma região secretora proeminente na porção apical e um pedúnculo não secretor na base, mas também podem ser sésstil, tendo a superfície da região secretora dos NEFs acropielar/baselaminar formato variado, podendo ser côncava, convexa ou plana (Soares 2013), estrutura semelhante ao observado em todos os exemplares analisados no presente estudo, o que nos permite inferir que as glândulas de *C. matourensis* correspondam a NEFs.

Anatomicamente os NEFs geralmente são diferenciados em três áreas: epiderme nectarífera, parênquima nectarífero e parênquima subnectarífero (Nepi 2007), classificação evidenciada nos indivíduos de *C. matourensis* analisados. O parênquima subnectarífero é constituído por várias camadas de células que estão subjascentes ao parênquima nectarífero, agindo como uma barreira para transporte apoplástico, como sugerido por Melo et al. (2010). O padrão de vascularização observado nos NEFs de *C. matourensis* segue o descrito para nectários vascularizados (Elias & Barbára 1983), entretanto, nota-se um predomínio de floema, o que pode indicar a produção de um néctar mais concentrado (Nicolson et al. 2007). Há um acúmulo de secreção entre a epiderme secretora e a cutícula e que é uma característica geral para NEFs (Nepi 2007), essa rompe-se posteriormente permitindo a liberação da secreção, semelhante ao relatado para outras espécies de *Croton* (Feio et al. 2016).

No caso do gênero *Croton*, os NEFs acropielares/ baselaminares e laminares são conspícuos e, por serem facilmente visualizados, foram relatados nas descrições originais das espécies (Webster 1993). Por outro lado, a carência de descrições das glândulas marginais em muitas espécies parece estar relacionada com o tamanho reduzido destas estruturas (Soares 2013). Informação relevante ao final da análise dos 24 indivíduos de *C. matourensis*, demonstrou que embora a olho nu ou até mesmo sob o esteriomicroscópio os NEFs sejam aparentemente ausentes, o processo de diafanização permitiu registrar com segurança a presença de NEFs marginais bastante reduzidos sendo esse dado importante taxonomicamente. Os NEFs acropielares/baselaminares que ocorrem em pares também são característicos da seção *Cleodora* (Vitarelli et al. 2015) e foram relatados como conspícuos para os representantes de *Croton* sect. *Cyclostigma* (Feio et al. 2016).

A morfologia dos NEFs da seção *Cleodora* difere da seção *Luntia*, a qual *C. matourensis* faz parte, por não possuírem NEFs planos e vascularização apenas

proveniente do pecíolo porém se assemelham por apresentar NEFs sésseis e/ou pedunculados, característico também da seção *Cyclostigma* (Feio et al. 2016).

Assim como em *C. matourensis*, houve registro de NEFs marginais, acropetolar/baselaminar e laminar em duas espécies da seção *Cyclostigma* (Sá-Haiad et al. 2009). NEFs podem ser confundidos com coléteres pois podem ocupar posição equivalente, entretanto, diferem quanto a anatomia e ao período de atividade secretora (Feio et al. 2016).

Foi comum observar cicatrizes na lâmina foliar, indicando a anterior presença de um NEF laminar. Depressões na margem foliar também sugerem uma prévia ocorrência de um NEF marginal na margem foliar, sugerindo a queda de NEFs durante a senescência da folha. Os resultados demonstram que embora possa ocorrer variação na posição conforme os dois padrões descritos, os NEFs estão presentes em todos os espécimes, confirmando o seu potencial para a taxonomia. As informações acrescentadas sobre a sua ocorrência de NEFs na margem e na lâmina foliar da espécie devem ser consideradas em futuros trabalhos taxonômicos e filogenéticos.

Referências

- Berry, P. E., Cordeiro, I., Wiedenhoef, A. C., Vitorino-Cruz, M. A., de Lima, L. R. (2005) b. *Brasiliocroton*, a new crotonoid genus of Euphorbiaceae s. s. from eastern Brazil. **Systematic Botany**. 30, 357-365.
- Coutinho I. A C., Francino D. M. T., Azevedo A. A., Meira R. M. S. A. (2012). Anatomy of the extrafloral nectaries in species of *Chamaecrista* section *Absus* subsection *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Flora**. 207, 427-435.
- De-Paula, O. C, Sajo, M. G., Prenner, G., Cordeiro, I., Rudall, P.J. (2011). Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae- Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 292, 1–14.
- Elias T. S., Barbara B. (1983). **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York.
- Feio A. C., Riina R., Meira R. M. S. A. (2016). Secretory structures in leaves and flowers of two dragon's blood *Croton* (Euphorbiaceae): new evidence and interpretations. **International Journal of Plant Sciences**. 177, 511–522.
- Feio, A.C., Meira, R. M. S. A., Riina, R. (2018). Leaf anatomical features and their implications for the systematics of dragon's blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. In press.
- Francino, D. M., Coutinho, Í. A., Dalvi, V. C., Azevedo, A. A., Conceição, A. D. S., Meira, R. M. (2015). Anatomical interpretations of the taxonomy of *Chamaecrista* (L.) Moench sect. *Absus* (Leguminosae–Caesalpinioideae). **Plant systematics and evolution**, 301, 2087-2103. <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1208-z>.
- Guimarães L. A. C., Secco R. S. (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, 471-488.
- Kaiser E. (1880). Verfahren zur herstellung einer tadellosen glycerin-gelatine. **Botanisch Zentralb.** 180, 25-26.
- Liu, H. F., Deng, Y. F., Liao, J. P. (2013). Foliar trichomes of *Croton* L. (Euphorbiaceae: Crotonoideae) from China and its taxonomic implications. **Bangladesh Journal of Plant Taxonomy**. 20, 85-94. DOI:10.3329/bjpt.v20i1.15468.
- Melo Y., Machado S. R., Alves M. (2010). Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. **Botanical Journal of Linnean Society**. 163, 87–98.
- Nepi M. (2007). Nectary structure and ultrastructure. In: Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E. (eds.), **Nectaries and Nectar**. Springer, Dordrecht. pp. 129–166.

- Nicolson S. W., Nepi M., Pacini E. (2007). **Nectaries and Nectar**. Springer, Dordrecht.
- O'Brien, T. P. Mc Cully, M. E. 1981. The study of plant structure principles and selected methods. Termarcarphi Pty, Melbourne.
- Secco, R. D. S., Cordeiro, I., Senna-Vale, L. D., Sales, M. F. D., Lima, L. R. D., Medeiros, D., ... & Bigio, N. C. (2012). An overview of recent taxonomic studies on Euphorbiaceae s.l. in Brazil. **Rodriguésia**, 63, 227-242.
- Sá-Haiad B. A. C. C., Serpa-Ribeiro C. N., Barbosa D., Pizzini D. O., Leal L., Senna-Valle L., Santiago-Fernandes L. D. R. (2009). Leaf structure of species from three closely related genera from tribe Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae s. s., Malpighiales). **Plant Systematics and Evolution**. 283, 179–202.
- Silva, M. D. S., Coutinho, Í. A. C., Araújo, M. N., & Meira, R. M. S. A. (2017). Colleters in Chamaecrista (L.) Moench sect. Chamaecrista and sect. Caliciopsis (Leguminosae Caesalpinioideae): anatomy and taxonomic implications. **Acta Botanica Brasilica**, 31, 382-391. <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062016abb0339>.
- Smith F. H., Smith EC. (1942). Anatomy of the inferior ovary of Darbya. **American Journal of Botany**. 29, 464-471.
- Soares, A. D., Morfoanatomia foliar de espécies de Croton Sect. Luntia (Euphorbiaceae) como contribuição para a taxonomia do gênero. 2013. 53 f. Dissertação (Mestrado em Botânica)- Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2013.
- Sodré, R. C., da Silva, M. J. (2015). O gênero Croton L. (Euphorbiaceae ss–Crotonoideae) na Floresta Nacional de Silvânia, Goiás, Brasil. **Iheringia. Série Botânica**. 70, 89-104.
- Solereeder H. (1908). **Systematic Anatomy of the Dicotyledons**. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Thiers, B. [continuously updated]. **Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff**. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.
- Tokuoka, T. (2007). Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. **Journal of Plant Research**. 120, 511-522.
- Van Ee, B. W., Riina, R., Berry, P. E. (2011). A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World Croton (Euphorbiaceae). **Taxon**. 60, 791-823.
- Vasco, A., Thadeo, M., Conover, M., Daly, D. C. (2014). Preparation of samples for leaf architecture studies, a method for mounting cleared leaves. **Applications in Plant Sciences**. 2, 1-4. <https://doi.org/10.3732/apps.1400038>

- Vitarelli, N. C., Riina, R., Caruzo, M. B. R., Cordeiro, I., Fuertes-Aguilar, J., Meira, R. M. (2015). Foliar secretory structures in Crotonaeae (Euphorbiaceae): Diversity, anatomy, and evolutionary significance. **American Journal of Botany**. 102, 833-847. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500017>.
- Webster, G. L. (1993). A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). **Taxon**. 42, 793-823.
- Webster, G. L. (1994)a. Classification of the Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 3-32.
- Webster, G. L. (1994)b. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 81, 33-144. doi:10.2307/2399909.
- Webster, G. L., Del-Arco-Aguilar, M. J., Smith, B. A. (1996). Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 121, 41-57. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996.tb00744.x>.
- Wurdack, K. J., Davis, C. C. (2009). Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. **American Journal of Botany**. 96, 1551-1570. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800207>.

Figuras

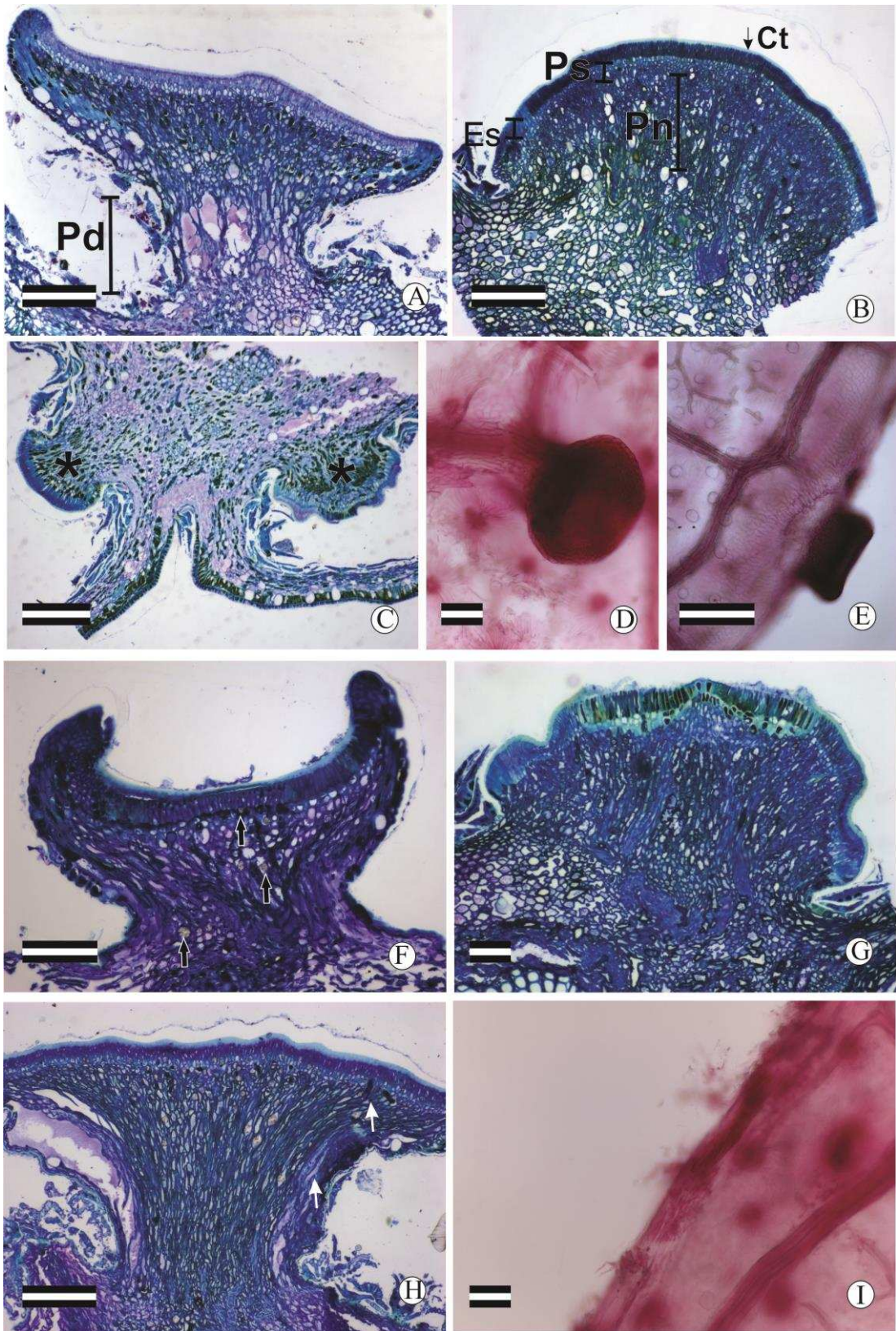


Figura 1. Glândulas acropedunculadas e laminares em folhas de *Croton matourensis*. **A.** Secção longitudinal da glândula acropedicular, note a presença de pedúnculo (Pd); **B.** Secção longitudinal da glândula acropedicular sésseil evidenciando a presença de cutícula (Ct), epiderme secretora em paliçada (En), e subsequente parênquima secretor (Pn) e subjascente (Ps); **C.** Secção paradérmica da lamina foliar evidenciando a presença de glândula acropedicular em par (*); **D.** Glândula laminar pedunculada com morfologia circular; **E.** Glândula marginal sésseil com morfologia circular; **F- H.** Secções longitunais de glândula evidenciando diferentes curvaturas da superfície da região secretora, côncava (F), convexa (G) e plana (H); **I.** Face abaxial da lâmina foliar, evidenciando cicatriz de glândula marginal.

Barra de escala: **A-D.** 300 µm; **E-F.** 150 µm; **G-I.** 300 µm.

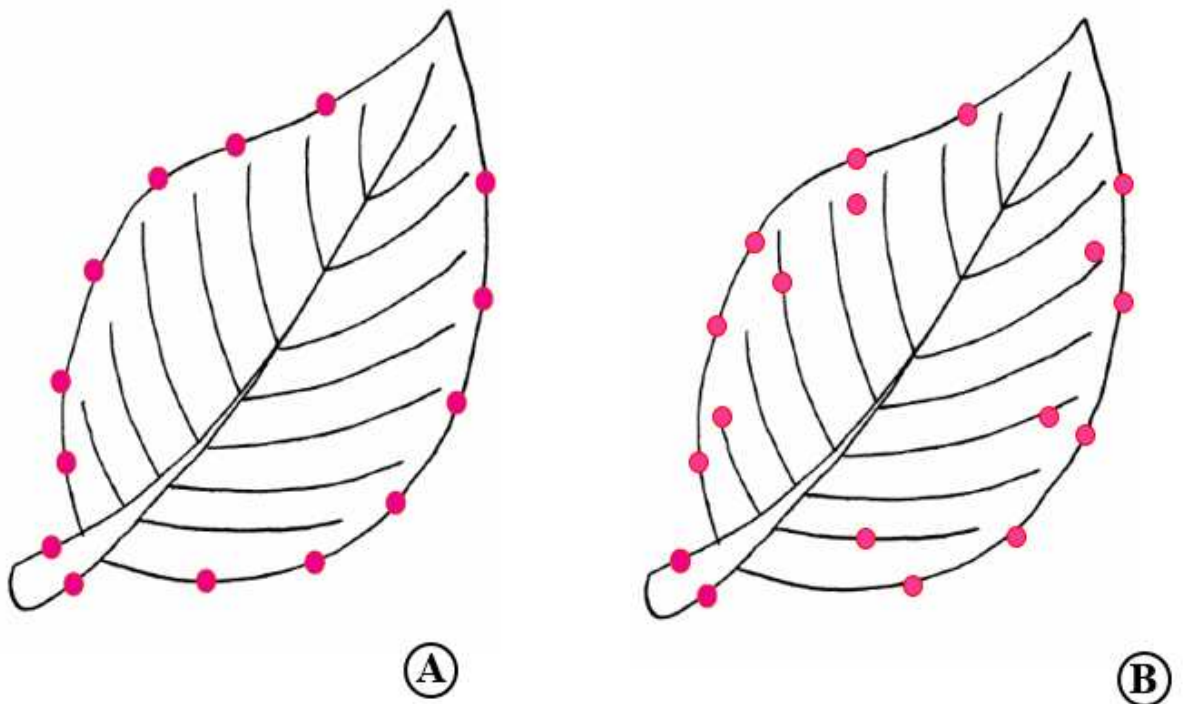


Figura 2. Padrão de distribuição de glândulas em *Croton matourensis*. **A.** Padrão I: Presença de glândulas acropedunculadas e marginais; **B.** Padrão II: Presença de glândulas acropedunculadas, laminares e marginais.

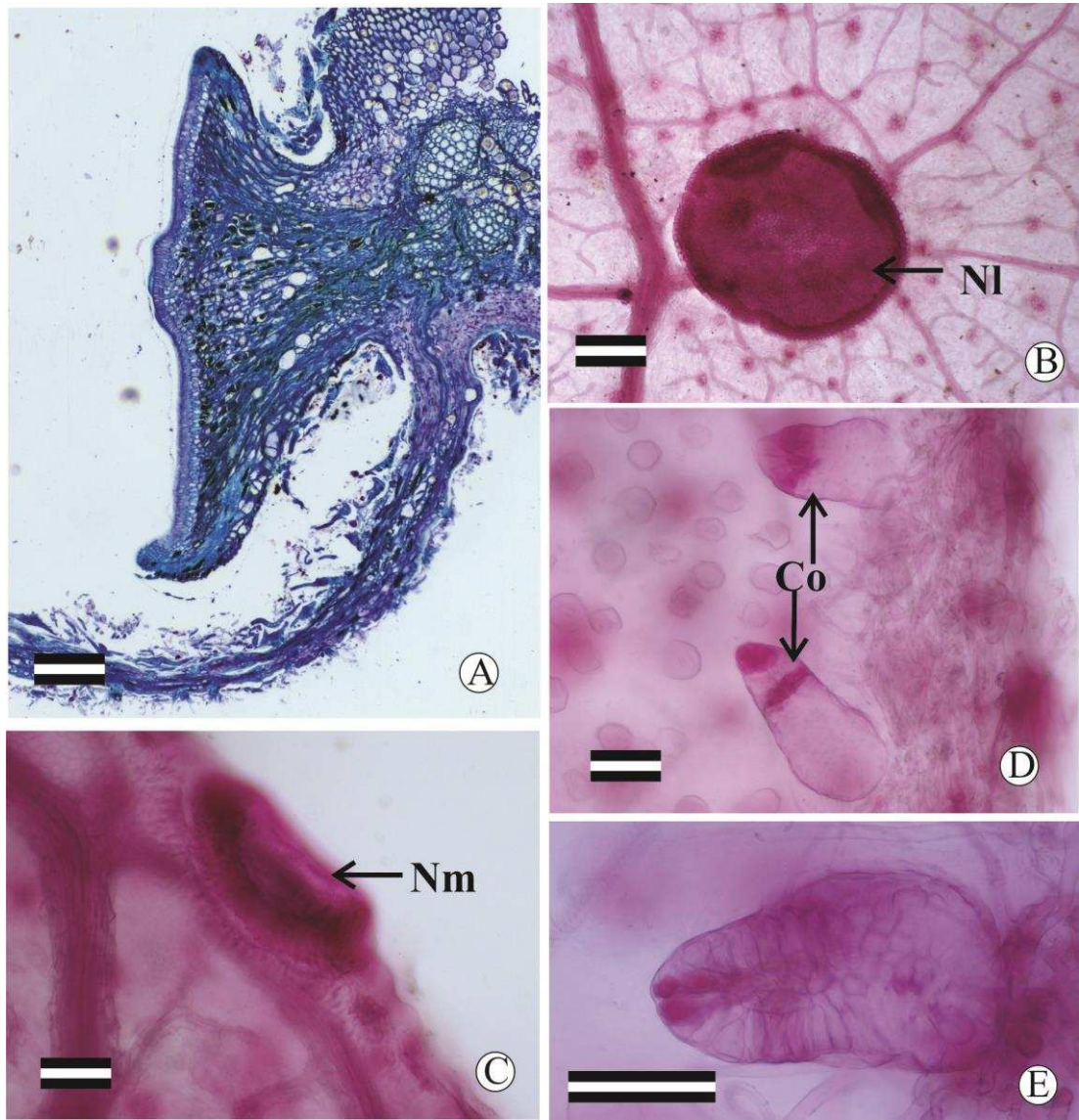


Figura 3. Nectários e coléteres de *Croton matourensis*. **A.** Secção longitudinal da lamina foliar evidenciando a presença de nectário acropeciolar/ basilaminar; **B.** Nectário laminar com morfologia circular; **C.** Nectário maginal com morfologia circular; **D.** Coléter na margem de folha jovem; **E. G.** Detalhe de coléter evidenciando epiderme secretora em paliçada e Eixo parenquimático.

Barra de escalas: A, B. 100 μ m; C-E. 100 μ m.