

**JOSE DANIZETE BRÁS MIRANDA**

**ANATOMIA FOLIAR E ESTIPULAR EM *Croton* SECT. *Barhamia*  
(EUPHORBIACEAE): CONTRIBUIÇÕES PARA A TAXONOMIA E  
CARACTERIZAÇÃO DAS ESTRUTURAS SECRETORAS**

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

Orientadora: Renata Maria Strozi Alves Meira

Coorientadora: Maria Beatriz Rossi Caruzo

**VIÇOSA - MINAS GERAIS  
2020**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

M672a  
2020  
Miranda, José Danizete Brás, 1995-  
Anatomia foliar e estipular em *Croton* sect. *Barhamia*  
(Euphorbiaceae) : contribuições para a taxonomia e caracterização das  
estruturas secretoras / José Danizete Brás Miranda. - Viçosa, MG,  
2020.  
58 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Renata Maria Strozi Alves Meira.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Referências bibliográficas: f. 37-47.

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

CDD 22. ed. 583.69

JOSÉ DANIZETE BRÁS MIRANDA

**ANATOMIA FOLIAR E ESTIPULAR EM *Croton* SECT. *Barhamia*  
(EUPHORBIACEAE): CONTRIBUIÇÕES PARA A TAXONOMIA E  
CARACTERIZAÇÃO DAS ESTRUTURAS SECRETORAS**

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

APROVADA: 06 de novembro de 2020.

Assentimento:



---

José Danizete Brás Miranda  
Autor



---

Renata Maria Strozi Alves Meira  
Orientadora

**DEDICO**

Aos meus pais e minhas irmãs, por sempre me apoiarem,  
pelo amor e paciência incondicional.

## AGRADECIMENTOS

Sei que percorrer um caminho sozinho não é fácil e por vezes se torna quase impossível, por isso agradeço primeiramente aos meus pais, que são os pilares que me mantem em pé há mais de duas décadas. Agradeço pelo apoio e amor incondicional, pelas orações e por não desistirem de mim nos momentos de desespero e grosseria. Às minhas irmãs, Ana e Bel, pelo apoio, paciência, pelos puxões de orelha, e sobretudo por “não me deixarem sozinho”. À Luna, que nunca foi um animal de estimação, mas sim um membro da família e que acompanhou de perto os momentos de alegrias e desespero, quem disse que uma família é composta apenas por membros da mesma espécie?

Sou imensamente grato à professora Renata, pela orientação, conselhos, amizade e por enxergar cada um de seus estudantes em sua totalidade: como profissionais se aprimorando, mas como seres humanos complexos.

Agradeço pelo privilégio ser um “Renateti” e poder fazer parte desse Grupo de Pesquisa! Obrigado as gerações de “Renatetis” que pude conhecer, especialmente Dayana Faria, Isabel, Valéria, Katiúscia, Luana, Analú, Elienai, Miller, Priscila, Clara, Victor, Rafael, pessoas com quem tive e estou tendo a oportunidade compartilhar vivências. Uma vez Renateti, sempre um Renatati!

Agradeço a minha coorientadora Maria Beatriz Caruzo pelas sugestões, envio de material, pelo auxílio na interpretação dos dados e correção do manuscrito.

À Amanda Noronha pela coleta e envio dos materiais, discussão dos resultados e pela paciência para responder inúmeras dúvidas que foram surgindo.

As professoras Aristeia e Luzimar, por valorizarem a formação profissional não apenas do ponto de vista teórico, mas prático também, estimulando o crescimento como pesquisador e instruindo para a carreira docente, sendo exemplos e dando abertura para a realização de experiências práticas. Obrigado professoras!

À Analú, que assim como eu, já é uma dinossaurinha no laboratório, um agradecimento não apenas pelo apoio, pelos ensinamentos, incentivo e pelos conselhos. Mas também pelo companheirismo, por ser uma irmãzona, que puxa a orelha com um jeitinho

próprio de irmã mais velha. Ahh...e um agradecimento super especial pelas risadas e os momentos destinados a irritar a Elienai.

E por falar nessa pesquisadora *made in* Goiás, quase uma latifundiária do “piqui”, por quem tenho uma admiração crescente, deixo o muito obrigado, Eli! Uma das pessoas mais empáticas que já conheci, capaz de ajudar incansavelmente a quem a ela recorrer. Obrigado por toda ajuda para finalização desse trabalho, pelo laço forte de amizade, pelo cuidado, preocupação, disponibilidade para ouvir os desabafos e surtos diários, obrigado pelo companheirismo, que está sendo essencial nessa jornada.

Ao Hugo, pela amizade que começou junto com o mestrado, mostrando que essas são relações que não devem ser determinadas pelo tempo, mas pelo reconhecimento e compatibilidade. Obrigado pela parceria para estudar para as provas da Aristeia, para dar aulas, ensaiar seminários. Obrigado pelas reflexões sempre significativas e pelas bebidas. Acho que a frase que representa nossa amizade é: “obrigado por confiar em mim e por me inspirar confiança”.

A todas e todos que passaram pelo laboratório de Anatomia Vegetal, pelas conversas, convivência e ensinamentos desde que comecei como estagiário.

Às técnicas Aurora, Rosana, pelos conselhos, incentivo e sempre dispostas a ajudar e a corrigir quando necessário.

Mais do que adquirir uma profissão, a UFV nos permite expandir nossa família, por isso deixo meus agradecimentos aos amigos de graduação, que mesmo com o passar do tempo e na correria do dia a dia, sempre mandam mensagens de apoio e carinho.

Finalmente, agradeço ao Programa de Pós-graduação em Botânica e ao laboratório de Anatomia vegetal da Universidade Federal de Viçosa, pela infraestrutura disponibilizada para a realização deste trabalho e à CAPES pela concessão da bolsa de estudos, o presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

A todos muito obrigado!

*“Quem estará nas trincheiras ao teu lado?*

*- E isso importa?*

*- Mais do que a própria guerra.”*

Frase atribuída a Ernest Hemingway

## RESUMO

MIRANDA, José Danizete Brás, M.Sc. Universidade Federal de Viçosa, novembro de 2020. **Anatomia foliar e estipular em *Croton* sect. *Barhamia* (Euphorbiaceae): contribuições para a taxonomia e caracterização das estruturas secretoras.** Orientadora: Renata Maria Strozi Alves Meira. Coorientadora: Maria Beatriz Rossi Caruso.

*Croton* está entre os maiores gêneros atuais, com quase 1300 espécies. Embora tenha emergido como grupo monofilético, permanecem lacunas na organização infragenérica, como ocorre em *Barhamia*. Objetivando contribuir para os tratamentos taxonômicos, este trabalho descreveu a anatomia foliar e estipular de representantes da seção *Barhamia* e de seções proximalmente relacionadas para verificar se existem caracteres que contribuam para a delimitação da seção e das subseções. Amostras foram obtidas de material herborizado, reidratadas e processadas conforme metodologia usual para estudos anatômicos. A anatomia do pecíolo e da lâmina foliar forneceram dados que podem auxiliar na distinção de espécies dentro das subseções que apresentam menor número de indivíduos, mas apresentaram pouca homogeneidade para serem utilizados isoladamente na delimitação das subseções. Nectários da margem foliar foram anatomicamente descritos para seção *Barhamia* e foi evidenciado a ocorrência de estípulas modificadas em nectários ou coléteres, sendo o primeiro registro para a família. Também foram descritas estruturas secretoras internas, como laticíferos e idioblastos secretores. Os dados sobre estruturas secretoras podem contribuir efetivamente para circunscrição da seção *Barhamia*, sendo promissores nas interpretações conjuntas com análises filogenéticas.

**Palavras-chave:** *Croton*. *Barhamia*. Estípulas. Coléteres. Nectários.

## ABSTRACT

MIRANDA, José Danizete Brás, M.Sc. Universidade Federal de Viçosa, November, 2020. **Leaf and stipulate anatomy in *Croton* sect. *Barhamia* (Euphorbiaceae): contributions to taxonomy and characterization of secretory structures.** Adviser: Renata Maria Strozi Alves Meira. Co-adviser: Maria Beatriz Rossi Caruso.

*Croton* is among the largest current genera, with almost 1300 species. Although it emerged as a monophyletic group, many gaps in the infrageneric organization remain unsolved, as occurs in *Barhamia*. Aiming to contribute to the taxonomic treatments, this study described the leaf and stipule anatomy of representatives of the *Barhamia* section and closely related sections, to verify the presence of characters that contribute to the delimitation of the section and subsections. Samples were obtained from herborized material, rehydrated and processed according to the usual methodology for anatomical studies. The anatomy of the petiole and leaf blade provided data to assist in distinguishing species within the subsections that have a few number of individuals, but showed little homogeneity to be used in isolation in the subsections. Extrafloral nectaries and colleters were anatomically described for the *Barhamia* section, the occurrence of modified stipules in secretory structures was evidenced, being the first record for the family. The occurrence of internal secretory structures has also been observed, such as laticifers and secretory idioblasts. Data on secretory structures can effectively contribute to the circumscription of the *Barhamia* section, being promising in joint interpretations with phylogenetic analyzes.

**Keywords:** *Croton*. *Barhamia*. Stipules. Colleters. Nectaries.

## **ORGANIZAÇÃO DA DISSERTAÇÃO**

O presente trabalho encontra-se organizado sob a forma de artigo científico, como disposto nas normas de redação de dissertação da Universidade Federal de Viçosa. A ser enviado ao periódico *Acta Botanica Brasilica*.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	11
MATERIAL E MÉTODOS.....	14
RESULTADOS .....	17
Caracterização morfoanatômica do pecíolo.....	17
Caracterização anatômica da lâmina foliar .....	19
Diversidade de estruturas secretoras nas estípulas e folhas .....	21
Análise de similaridade.....	25
DISCUSSÃO .....	27
Contribuições da anatomia foliar para os estudos taxonômicos da seção <i>Barhamia</i> .....	27
Diversidade das estruturas secretoras na seção <i>Barhamia</i> e novidades para <i>Croton</i> .....	30
Análise de similaridade e contribuições para a circunscrição da seção <i>Barhamia</i> .....	34
CONCLUSÃO.....	36
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	37

## INTRODUÇÃO

*Croton* L., com quase de 1.300 espécies, é considerado um dos maiores gêneros dentre as angiospermas, e o elevado número de espécies representa um desafio para a resolução dos problemas taxonômicos (Govaerts *et al.* 2000; Berry *et al.* 2005). O gênero também se destaca pelas espécies de plantas medicinais utilizadas por populações tradicionais em todo mundo (Salatino *et al.* 2007).

As regiões tropicais são as principais áreas de ocorrência de *Croton* (Berry *et al.* 2005; Riina *et al.* 2010), sendo a maioria dos táxons registrada para as Américas (van Ee *et al.* 2011), e o Brasil, as Antilhas e o México são destacados pela elevada diversidade de espécies (Burger & Huft, 1995). No Brasil foram reportadas 303 espécies desse gênero, das quais 236 são endêmicas (BFG, 2015), ocorrendo em áreas abertas e de vegetação secundária (Riina *et al.* 2009; Caruzo *et al.* 2010; van Ee *et al.* 2011).

*Barhamia* é uma das seções de *Croton* e compreendia apenas três espécies quando foi descrita (Baillon 1858). A taxonomia dessa seção sofreu muitas modificações e, atualmente, contabiliza aproximadamente 80 espécies que foram organizadas em cinco subseções: subsect. *Astraeopsis* (Klotzsch) B.W. van Ee (4 espécies), subsect. *Barhamia* (Klotzsch) B.W. van Ee (19 espécies), subsect. *Medea* (Klotzsch) Pax (45 espécies), subsect. *Micranthi* (Klotzsch) B.W. van Ee (12 espécies) e subsect. *Sellowiorum* B.W. van Ee (3 espécies) (van Ee *et al.* 2011). Nesse novo arranjo, as espécies da seção *Barhamia* possuem hábito herbáceo a arbustivo, inflorescências com címulas basais unissexuais, flores com estiletos multifidos e com 12 ou mais regiões estigmáticas, e estruturas glandulares frequentemente presentes nas estípulas, brácteas e sépalas (van Ee *et al.* 2011). Alguns táxons podem apresentar folhas viscosas, o que pode ser utilizado na delimitação do grupo (Medeiros *et al.* 2016).

A seção *Barhamia* tem distribuição Neotropical, ocorrendo em vegetação aberta, em áreas desde nível do mar até 1500 m de altitude. As subseções apresentam peculiaridades em sua distribuição geográfica. As espécies da subseção *Barhamia* ocorrem nas Américas Central e do Sul, com grande diversidade no Brasil (van Ee *et al.* 2011), principalmente na região nordeste. Os membros da subseção *Astraeopsis* restringem-se à Península de Yucatán (México) e Caribe (van Ee *et al.* 2011). A subseção *Medea* ocorre na América do Sul, com grande parte das espécies distribuídas pelo Pampa

ou campos rupestres (Bahia e Minas Gerais), onde as baixas temperaturas do Sul são compensadas pelas elevadas altitudes desses campos (Allem 1979, Medeiros *et al.* 2016). As espécies da subseção *Micranthi* podem ser encontradas no México e nas Américas Central e do Sul, ocorrendo em regiões costeiras e outros tipos de vegetação aberta (van Ee *et al.* 2011). A subseção *Sellowiorum* possui registros apenas para o leste brasileiro, com representantes ocorrendo em campos rupestres ou restingas, nos estados da Bahia, Espírito Santo e Minas Gerais (van Ee *et al.* 2011).

Na filogenia molecular que estabeleceu as relações entre as seções de *Croton*, a seção *Barhamia* emergiu como grupo monofilético, no entanto, apenas 13 espécies da seção foram amostradas (van Ee *et al.* 2011). A maioria das 80 espécies, que ampliou a circunscrição de *Barhamia*, foi incluída nesta seção com base apenas em caracteres morfológicos (Gordillo 2005; Medeiros *et al.* 2016). Considerando que a amostragem da seção na filogenia molecular é pouco expressiva e diante o elevado número de representantes é necessário uma revisão taxonômica, incorporando os dados anatômicos como subsídio para a taxonomia.

Os caracteres anatômicos têm sido amplamente utilizados como subsídio a taxonomia desde o século XIX (Solereeder 1908, Metcalfe & Chalk 1950). Destacadamente, o estudo das estruturas secretoras como idioblastos, laticíferos, tricomas secretores, coléteres e nectários florais e extraflorais, são caracteres adicionais nos estudos sistemáticos, contribuindo para a compreensão da história evolutiva e das relações filogenéticas em diferentes táxons de Euphorbiaceae (Sá-Haiad *et al.* 2009; De-Paula *et al.* 2011; Vitarelli *et al.* 2015, 2016; Feio *et al.* 2016, 2018). Contudo, não há relatos de descrição da anatomia foliar, tampouco das estruturas secretoras internas e externas em *Croton* sect. *Barhamia*, o que limita a utilização destes dados para taxonomia. Tal abordagem permitiria uma análise fenética, combinando os achados da filogenia molecular com caracteres micromorfológicos, que possam identificar condições ancestrais e, assim, formular hipóteses sobre relações filogenéticas.

Estruturas secretoras internas, como idioblastos contendo compostos de natureza lipofílica, hidrofílica e mista, já foram descritas para representantes de *Croton* (Froembling, 1896; Metcalfe & Chalk, 1950; Webster *et al.* 1996; de Sá-Haiad *et al.* 2009; Vitarelli *et al.* 2015; Feio *et al.* 2016, 2018). Além disso, muitas espécies desse gênero são latescentes, para as quais foram descritos laticíferos (Metcalfe & Chalk 1983; Rudall,

1987, 1994; Farías *et al.* 2009; Riina *et al.* 2009; Wiedenhoeft *et al.* 2009; Vitarelli *et al.* 2015; Feio *et al.* 2016, 2018). Inclusive, a exsudação de látex foi reportada em alguns representantes da seção *Barhamia*, entretanto, foi considerado pouco perceptível ou ausente em algumas espécies (dados de observação em campo). A elucidação das características anatômicas e histoquímicas dos laticíferos poderá contribuir para a compreensão da história evolutiva dessas estruturas em Euphorbiaceae (Webster 1975, 1994; Rudall 1987, 1994; Biesboer & Mahlberg 1981; Vitarelli *et al.* 2015).

A ocorrência de glândulas do tipo coléteres, é um dado importante para as descrições de espécies do gênero *Croton*, e consideradas estruturas recorrentes para a Euphorbiaceae (Soares 2013; Riina *et al.* 2015; Machado *et al.* 2015; Vitarelli *et al.* 2015; Feio *et al.* 2016). Adicionalmente, nectários acropetiolares, basilaminares, marginais e laminares são apontados como comuns em *Croton* (Webster, 1993; Berry *et al.* 2005; Caruzo *et al.* 2011; van Ee *et al.* 2011; Riina *et al.* 2014; Vitarelli *et al.* 2015; Feio *et al.* 2016) e foram considerados ausentes na seção *Barhamia* (Gordillo & Matías 2005; van Ee *et al.* 2011; Medeiros *et al.* 2016). Carecem estudos anatômicos que verifiquem se coléteres também ocorrem em *C. sect. Barhamia*, esses dados ampliam os conhecimentos sobre a presença, posição e tipos de coléteres, e confirma essa estrutura como um caráter diagnóstico para o gênero.

Diversos tipos de tricomas foram descritos para *Croton* (Berry *et al.* 2005). Tricomas glandulares já foram registrados para *C. sacaquinha* (seção *Lasiogyne*) e são uma sinapomorfia para a seção *Lamprocroton*, sendo sugerido que os tricomas são as estruturas responsáveis pela produção do aroma característico produzido pelas espécies dessa seção (Vitarelli *et al.* 2015). Tricomas glandulares têm sido reportados para as espécies da seção *Barhamia* (Webster 1993; Gordillo & Matías, 2005; Medeiros *et al.*, 2016). No entanto, carecem de descrições anatômicas que permitam confirmar a identidade dessas estruturas, verificar se existem tipologias distintas e identificar a natureza da secreção, dados de potencial utilidade para a taxonomia.

Diferentes tipos de tricomas não glandulares são comuns em *Croton* e possuem reconhecida importância taxonômica (Webster *et al.* 1996; Liu *et al.* 2013; Sá-Haiad *et al.* 2009; Vitarelli *et al.* 2015; Feio *et al.* 2018). Recentemente, Vitarelli *et al.* (2016) descreveram e apresentaram o conceito “trichome-like emergences”. A presença de indumento constituído de tricomas estrelados ou lepidotos é uma característica marcante

e que auxilia na identificação das espécies desse gênero (Berry *et al.* 2005), e este caractere não foi explorado na circunscrição mais abrangente da seção *Barhamia*.

Este trabalho teve como objetivo descrever a anatomia foliar e estipular de representantes de todas as subseções da seção *Barhamia*, e de espécies proximamente relacionadas para verificar se existem caracteres ou conjunto de caracteres anatômicos comuns a todas as espécies analisadas que contribuía com a delimitação tanto da seção *Barhamia* quanto das suas subseções. Também objetivou descrever e identificar o tipo de estruturas glandulares descritos na morfologia externa para representantes da seção.

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisadas 37 espécies da seção *Barhamia*, compreendendo as quatro espécies da subseção *Astraeopsis*; 8 das 19 espécies da subseção *Barhamia*, 19 das 45 espécies da subseção *Medea*, quatro das 12 espécies da subseção *Micranthi*, duas das três espécies da subseção *Sellowiorum* (Tab. 1). Como grupo externo, foram analisadas cinco espécies da seção *Geiseleria*, duas espécies da seção *Julocroton*, duas espécies da seção *Lasiogyne* e a única espécie da seção *Luetzelburgiorum* (Tab. 1). As amostras foram obtidas das coleções de herbários nacionais e internacionais, EAC, PEUFR, BHCB, UFG, UB, SP, IAC, UESC, MBG, MEXU, US (siglas de acordo com Thiers 2020, continuamente atualizado). Quando possível, foram amostradas folhas completamente expandidas de três indivíduos de cada espécie. As estípulas de 23 espécies da seção *Barhamia* e uma espécie de cada uma das demais seções foram examinadas. O material foi submetido a reidratação (Smith & Smith 1942, adaptado) e estocado em etanol 70%.

Fragmentos da região mediana do pecíolo, da lâmina foliar (nervura de maior porte e margem) e do caule na altura das estípulas, foram submetidos a inclusão em historesina (Historesin, Leica). Secções transversais e longitudinais seriadas, com 5µm de espessura, foram obtidas em um micrótomo rotativo de avanço automático (Leica RM2265, Deerfield, IL, USA), coradas com azul de Toluidina em pH 4.74 (O'Brien & McCully 1981) e as lâminas foram montadas com resina sintética tipo Permount (Fisher® Alemanha).

Amostras foram destinadas ao processo de diafanização para observação dos estômatos, tricomas não glandulares e verificação da vascularização nas glândulas foliares e estipulares, seguindo a metodologia proposta por Vasco *et al.* (2014).

A observação e a documentação fotográfica foram realizadas em fotomicroscópio (Olympus® AX 70, Tóquio, Japão) equipado com sistema U-Photo e câmara digital (AxioCam HRc; Zeiss, Gottingen, Alemanha), no laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa, MG.

O sistema vascular do pecíolo e o tipo de estômato foram descritos conforme Metcalfe e Chalk (1979). A classificação dos tricomas seguiu a proposta de Webster *et al.* (1996), com algumas modificações.

Sessenta e nove caracteres foram reunidos em uma matriz binária de presença ou ausência. Com base no grau de similaridade entre eles, foi realizado uma análise de agrupamento hierárquico utilizando médias aritméticas não ponderadas (UPGMA), para gerar um dendrograma com base no índice de Jaccard, análise feita no programa “R” através da função “Vegdist”.

**Tabela 1.** Lista das espécies que foram amostradas, com os respectivos vouchers.

<b>Seção <i>Barhamia</i></b>	<b>Voucher (col., número de col. e herbário)</b>
<b>Subseção <i>Astraeopsis</i></b>	
<i>C. ameliae</i> Lundell	Leon 60 MEXU; Tapia 1846 MEXU
<i>C. glabellus</i> L.	Cabrera 4928 MEXU; Hemera C. 315 MEXU; Soto 79 MEXU
<i>C. glandulosepalus</i> Millsp.	Calônico J. 22566 MEXU; Hemera 232 MEXU; Tapia 1637 MEXU
<i>C. sutup</i> Lundell	Alvarez D. 2770 MEXU; Cabrera 1483 MEXU; Villanveva 624 MEXU
<b>Subseção <i>Barhamia</i></b>	
<i>C. adenocalyx</i> Baill.	Andrade A. s.n. EAC; Lima-Verde & Meneses H.M. 160 EAC; Nunes E. s.n. EAC; Silva F.K.G. 29 e 34 EAC; Silveira E. s.n. EAC; da Silva S.I. 421 PEUFR; Rezende S.G. 4562 UFMG; Rizzo J.A. 7432 e 7453 UFG
<i>C. betulaster</i> Müll.Arg.	R.M. Harley 19574 UESC; Bautista H. P. 3286 UESC; França, F. 1036 UESC; Faria, JEQ & Ribeiro, ARO 4370 UB
<i>C. catariae</i> Baill.	Fontella J. 1488 SP; Faria, JEQ 1111 UB
<i>C. glutinosus</i> Müll.Arg.	Costa J.M. <i>et al.</i> 1047 UFMG; Forzza R.C. 4111 SP; Laurênio A. & Gomes A.P.N. 2036 PEUFR; Samento 1047 UFMG
<i>C. longibracteatus</i> Mart.Gord. & de Luna	Pereira A.P.N. 60 SP; s.c.528213 SP

<i>C. muscicapa</i> Müll.Arg.	A.M.V Carvalho 95
<i>C. rudolphianus</i> Müll.Arg.	Fernandes A.s.n. EAC 12439; Figueiredo M.A. 5 EAC; Harlei R.M. <i>et al.</i> 47057 UFG; Tschá M. <i>et al.</i> 653 PEUFR
<i>C. urticifolius</i> Lam.	Azevedo Neto A.G. 12 <i>et al.</i> UESC; Lima-verde L.W. 1301 PEUFR; W. Hoehne 5938 IAC
<b>Subseção Medea</b>	
<i>C. arirambae</i> Huber.	Martinelli G. 6883 SP
<i>C. arlineae</i> D. Medeiros, L. Senna & R.J.V. Alves.	Medeiros E. 2003 UFMG
<i>C. atrorufus</i> Müll.Arg.	Rezende S.G. & Justo A.G. 5684, 5685 e 5553 BHCB
<i>C. avulsus</i> Croizat.	Nee M. 38456 MO; Saraiva E. 454 MO
<i>C. chaetophorus</i> Müll.Arg.	Pereira A.P.N. 40; Souza V.C. <i>et al.</i> 4039 UFMG
<i>C. fuscus</i> (Didr.) Müll.Arg.	Pereira A.P.N. 25 e 31
<i>C. glandulosobracteatus</i> Carn.-Torres & Cordeiro	Sucre D. 10857 SP
<i>C. guaritensis</i> sp. nov A.P.N. Pereira, M.B.R. Caruzo & E. Valduga	A.P.N. Pereira 77
<i>C. helichrysum</i> Baill.	Pereira A.P.N. 82 SP
<i>C. heterodoxus</i> Baill.	Pereira A.P.N. 12 SP
<i>C. megalocalyx</i> Müll.Arg.	Anderson W.R. 7241 UB
<i>C. montividentis</i> Spreng	Pereira A.P.N. 75 SP
<i>C. quintasii</i> Allem.	Pereira A.P.N. 74 SP
<i>C. serratifolius</i> Baill.	Lorenzi H. <i>et al.</i> 5297 IAC; Pereira A.P.N. 26 SP
<i>C. serratoideus</i> Radcl.-Sm. & Govaerts	Mendes M.S. s.n. UFMG
<i>C. siderophyllus</i> Müll. Arg.	Diniz D.O. <i>et al.</i> 53 UFG; Fonseca M.L. <i>et al.</i> 5077 UFG; Pereira A.P.N. 65 SP
<i>C. staechadis</i> Baill.	
<i>C. timandroides</i> (Didr.) Müll. Arg.	Mansur T. & Tameirão Neto E. 79; UFMG Mayo J.S. 1063 PEUFR
<i>C. vestitus</i> Spreng	Grandi T.S.M. <i>et al.</i> s.n. UFMG
<b>Subseção Micranthi</b>	
<i>C. cerinus</i> Müll. Arg.	sc. MO 6220771; Guitiery <i>et al.</i> 81992 MO
<i>C. ovalifolius</i> Vahl.	González M. 11867 MEXU; Meawe J. 2324 MEXU; Nolasco R. 176 MEXU
<i>C. velutinus</i> Baill.	Gama H. 33 UESC; Pereira E. 2032 ; Oliveira J. A. 240 ?; Mayo S. J. 1201 PEUFR;
<b>Subseção Sellowiorum</b>	
<i>C. myrsinites</i> Baill.	Pereira A.P.N. 66 SP; Roque N. 1123 SP;
<i>C. sellowii</i> Baill.	Caruzo M.B.R. 2014 SP; Lira S.S. 529 PEUFR; Rocha A. s/nº IAC
<b>Seção Geiseleria</b>	
<i>C. acapulcensis</i> M.J.Martinez Gordillo & J.Jiménez Ram.	Heml King R. 1231 US
<i>C. glandulosus</i> L.	Costa J.M. <i>et al.</i> 1047 UFMG; Souza <i>et al.</i> 26599 UFMG; Jardim, J.G. 3253 UESC
<i>C. hirtus</i> L'Hér.	Oliveira, JA de s.n. UFMG 2321; Costa J. & Conceição A.S. 132 UESC
<i>C. spica</i> Baill.	Irwin H.S. 18535 e 18777 UB;

<i>C. trinitatis</i> Millsp.	Costa, M.A.S. 498 UB; Silva M.G. da 5479 UB; Silva <i>et al.</i> 1260 UFMG
<b>Seção <i>Julocroton</i></b>	
<i>C. fuscescens</i> Spreng	Costa L.V. s.n. BHCB; Mota R.C. 714 BHCB
<i>C. triqueter</i> Lam.	Bernacci L.C. 997 IAC; Valduga E. 749 e 815, não tombado no ICN;
<b>Seção <i>Lasiogyne</i></b>	
<i>C. floribundus</i> Spreng.	Moraes T.M. 1401 IFN-546 UB; Santos M.F. 211 BHCB; Tameirão Neto, E. 3629 BHCB
<i>C. jacobinensis</i> Baill.	Araújo J.F. 999 IFN-742 UB; Moraes T.M. 1401 IFN-546 e 1410 IFN-546 UB
<b>Seção <i>Luetzelburgiorum</i></b>	
<i>C. luetzelburgii</i> Pax & K. Hoffm.	Pereira A.P.N. 61 SP

## RESULTADOS

### Caracterização morfoanatômica do pecíolo

O formato predominante do pecíolo foi o côncavo-convexo observado na maioria das espécies da seção *Barhamia* subseções: *Barhamia* (Fig. 1A-B); subsect. *Astraeopsis* (Fig. 1C), exceto *C. ameliae* cujo formato é circular (Fig. 1D); e em parte das espécies da subsect. *Medea* (*C. chaetophorus*, *C. heterodoxus*, *C. serratifolius*, *C. siderophyllus*, *C. atrorufus*, *C. staechadis* e *C. ovalifolius*) (Fig. 1E, F); bem como nas seções *Luetzelburgiorum*; *Geiseleria* (Fig. 2A) exceto em *C. spica* cujo pecíolo é plano convexo; *Julocroton* e *Lasiogyne*. Nas demais espécies da seção *Barhamia* manteve-se o padrão plano-convexo (Fig. 2B-D).

Dois tipos de feixes predominaram nas espécies analisadas, o colateral e o bicolateral. Os feixes são colaterais em *C. catariae* da subsect. *Barhamia*, *C. serratoideus*, *C. avulsus*, *C. helichrysum*, *C. quintasii*, *C. timandroides*, *C. vestitus* da subsect. *Medea*, *C. velutinus* da subsect. *Micranthi*, *C. acapulensis* e *C. glandulosos* da seção *Geiseleria* (Fig. 2A). Feixes bicolaterais foram observados nas demais espécies analisadas (Figs. 1A, B, D-F; 2C, D). No entanto, variações nesta tipologia ocorrem em *C. glabellus* (subsect. *Astraeopsis*), *C. fuscus* (subsect. *Medea*), *C. cerinus* e *C. ovalifolius* (subsect. *Micranthi*),

todas incluídas na seção *Barhamia*, em que apenas o feixe mais proeminente é bicolateral (Figs. 1C; 2B).

O sistema vascular está organizado em arco fechado (Fig. 1B) em alguns representantes da seção *Barhamia*, como *C. longibracteatus*, *C. muscicapa* (subsect. *Barhamia*), *C. glandulosepalus*, *C. sutup* (subsect. *Astraeopsis*) e em *C. luetzelburgii* (seção *Luetzelburgiorum*). No entanto, algumas espécies apresentam variações nesta organização dos feixes, como em *C. adenocalyx*, *C. rudolphianus*, *C. urticifolius*, *C. ameliae*, *C. atrorufus*, *C. velutinus* e *C. sellowii* (seção *Barhamia*), *C. triqueter* (seção *Julocroton*) e os representantes da seção *Lasiogyne*, em que os feixes que compõem o arco são separados por tecido parenquimático (Figs. 1D; 2C). Já em *C. guaritensis*, *C. chaetophorus*, *C. timandroides* e *C. myrsinites*, apenas os feixes voltados para a face adaxial encontram-se interrompidos por células parenquimáticas (Fig. 2D). Nas demais espécies o sistema vascular é organizado em arco aberto (Fig. 1A), mas em *C. glabellus* (subsect. *Astraeopsis*), *C. fuscus*, *C. serratoideus*, *C. serratifolius*, *C. siderophyllus*, *C. staechadis*, *C. vestitus* (subsect. *Medea*), *C. ovalifolius* (subsect. *Micranthi*), os feixes são separados por parênquima (Figs. 1C, E, F; 2A, B). Em *C. catariae* (subsect. *Barhamia*) e nos representantes da seção *Geiseleria* (exceto *C. spica*) os feixes também são separados por tecido parenquimático, mas o arco aberto apresenta as extremidades convolutas (Fig. 2A).

A presença de um par de feixes dorsais foi observada em *C. siderophyllus*, *C. fuscus*, (subsect. *Medea*) e *C. spica* (seção *Geiseleria*) (Figs. 1F; 2B). Já em *C. glabellus* (subsect. *Astraeopsis*) ocorre apenas um feixe dorsal (Fig. 1C). Feixes acessórios estão presentes na maioria das espécies analisadas (Figs. 1B-D; 2A, C), não tendo sido observados em *C. glutinosus* (subsect. *Barhamia*), *C. guaritensis*, *C. arlineae*, *C. avulsus*, *C. fuscus*, *C. heterodoxus*, *C. montividentis*, *C. serratoideus*, *C. serratifolius*, *C. siderophyllus*, *C. staechadis*, *C. vestitus* (subsect. *Medea*) e *C. spica* (seção *Geiseleria*) (Fig. 1A, E, F; 2B, D).

Os idioblastos secretores ocorrem na periferia do córtex de todas as espécies analisadas (Fig. 2B), podendo interromper a epiderme ou serem subepidérmicos. A posição desses idioblastos na periferia do córtex variou dentre os indivíduos de uma mesma espécie. Já, os idioblastos contendo inclusões sólidas, do tipo drusa, são mais frequentes e numerosos próximos ao sistema vascular ocorrendo em todas as espécies

analisadas (Fig. 2A). Os laticíferos ocorrem associados ao floema, estruturas visualmente mais calibrosas que os elementos de condução (Fig. 2B).

### **Caracterização anatômica da lâmina foliar**

A epiderme é uniestratificada e suas células apresentam conteúdo de natureza mucilaginoso que corou intensamente de rosa pelo azul de toluidina (Fig. 3A), exceto em *C. staechadis* e *C. quintasii* (seção *Barhamia* - subsect. *Medea*), as quais contém compostos fenólicos que reagiram de verde com o azul de toluidina (Fig. 3B). As células são justapostas, com parede periclinal externa espessa, e em algumas porções podendo ser interrompidas por idioblastos (Fig. 3A, C). Em secção transversal as células epidérmicas são tabulares (Fig. 3A, C-H), mas na seção *Barhamia*, em *C. longibracteatus* (subsect. *Barhamia*), *C. staechadis* (subseção *Medea*), *C. velutinus* (subsect. *Micranthi*) e *C. sellowii* (subsect. *Sellowiorum*) as células voltadas para a face adaxial são mais altas com formato colunar (Fig. 3B).

Os tricomas tectores foram observados nas folhas completamente expandidas das espécies da subseção *Barhamia* (exceto *C. cataria*); subseção *Astraeopsis*; *C. fuscus*, *C. arlineae* (subseção *Medea*); *C. ovalifolius* (subseção *Micranthi*) e seção *Geiseleria* (exceto *C. spica*) não sendo possível identificar o tipo, apenas algumas cicatrizes. Nas espécies em que são persistentes, foram observados tricomas de dois tipos: estrelados e lepidoto/escama (Fig. 3I, J). Os estrelados apresentam raio porrecto (Fig. 3I) e ocorrem em *C. siderophyllus*, *C. serratifolius*, *C. staechadis*, *C. serratoideus*, *C. avulsus*, *C. atrorufus*, *C. montividensis*, *C. heterodoxus*, *C. arirambae*, *C. helichrysum* (subsect. *Medea*) e *C. catariae* (subsect. *Barhamia*), *C. triqueter*, *C. fuscescens* (seção *Julocroton*), *C. floribundus*, *C. jacobinensis* (seção *Lasiogyne*), *C. spica*, *C. acapulensis*, *C. luetzelburgii* (seção *Luetzelburgiorum*), com número de raios variando entre indivíduos de uma mesma espécie.

Os tricomas do tipo lepidoto/escama, com as células da ala parcialmente (menos de 50%) aderidas na base (Fig. 3J), foram registrados para as espécies *C. guaritensis*, *C. timandroides*, *quintasii* (subsect. *Medea*), *C. sellowii*, *C. myrsinites* (subsect. *Sellowiorum*), *C. velutinus*, *C. cerinus* (subsect. *Micranthi*).

Tricomas estrelados e do tipo lepidoto/escama podem ocorrer em uma mesma espécie, como em *C. montividensis* (seção *Barhamia*) e *C. floribundus* (seção *Lasiogyne*). O comprimento do pedúnculo visto em corte anatômico também foi considerado nas análises comparativas, mas foi verificado que essa é uma característica variável, podendo e frequentemente ocorrendo tricomas estrelados curto pedunculados (pedúnculo menor que a largura do mesofilo) e longo pedunculados (pedúnculo mais largo que o mesofilo) em uma mesma espécie. Para os lepidotos/escama o pedúnculo curto se manteve constante em todas as espécies em que ocorrem.

Os estômatos são do tipo paracítico, e as folhas são anfiestomáticas na maioria das espécies analisadas (Fig. 3A, C). Folhas hipoestomáticas ocorrem em algumas espécies da seção *Barhamia*, como em *C. longibracteatus*, *C. muscicapa* (subsect. *Barhamia*), *C. arirambae* (subsect. *Medea*) e *C. sellowii* (subsect. *Sellowiorum*), e também em *C. luetzelburgii* (seção *Luetzelburgiorum*). Adicionalmente, as espécies da subsect. *Astraeopsis* e em *C. chaetophorus*, *C. glandulosobracteatus*, *C. staechadis* (subsect. *Medea*) e *C. velutinus* (subsect. *Micranthi*) foram descritas como anfi-hipoestomáticas, com estômatos na face adaxial presentes na epiderme que recobre a nervura de maior porte.

O mesofilo é isobilateral em *C. luetzelburgii* (seção *Luetzelburgiorum*) e predomina nas espécies da seção *Barhamia* (Fig. 3A, C, D, F). Em *C. adenocalyx*, *C. catariae*, *C. urticifolius* (subsect. *Barhamia*); *C. chaetophorus*, *C. staechadis* (subsect. *Medea*); *C. sellowii* (subsect. *Sellowiorum*); as espécies da subsect. *Astraeopsis* e nas espécies das seções *Geiseleria* (exceto *C. spica*); *Julocroton* e *Lasiogyne* o mesofilo é dorsiventral (Fig. 3B, E).

Em meio às células do parênquima paliçádico e lacunoso ocorrem idioblastos secretores (Fig. 3A, C, G). Idioblastos contendo cristais do tipo drusa, também foram observados no mesofilo, sendo mais numerosos próximo ao sistema vascular da nervura de maior porte. Esclereídes na base dos tricomas lepdotos/escamas estendendo até o mesofilo (Fig. 3E) foram vistos em *C. catariae* (seção *Barhamia*); *C. spica* (seção *Geiseleria*); seções *Julocroton* e *Lasiogyne*.

A nervura central apresentou a face adaxial reta a levemente convexa (Fig. 3F) em *C. glutinosus* (subsect. *Barhamia*); *C. guaritensis*, *C. helichrysum*, *C. megalocalyx*, *C. quintasii*, *C. serratoideus*, *C. avulsus*, *C. heterodoxus*, *C. montividensis*, *C. staechadis*

(subsect. *Medea*); *C. velutinus*, *C. ovalifolius* (subsect. *Micranthi*) e nas espécies da subsect. *Astraeopsis*. Apenas em *C. arlineae*, *C. vestitus* (subsect. *Medea*) e *C. cerinus* (subsect. *Micranthi*) a nervura foi considerada reta em ambas as faces (Fig. 3A). Mesmo com essas variações o formato biconvexo da nervura central predominou na seção *Barhamia*, ocorrendo nas demais espécies (Fig. 3G, H). O mesmo padrão ocorre nas espécies analisadas das seções *Geiseleria*, *Luetzelburgiorum*, *Julocroton* e *Lasiogyne*.

Parênquima paliçádico contínuo na nervura de maior porte predomina nas espécies amostradas (Fig. 3A, F, G). Ele é interrompido (Fig. 3H) em *C. catariae*, *C. glutinosus*, *C. longibracteatus*, *C. muscicapa* (subsect. *Barhamia*); *C. quintasii*, *C. serratoideus*, *C. staechadis* (subsect. *Medea*); *C. velutinus* (subsect. *Micranthi*); nas subseções *Astraeopsis* e *Sellowiorum*, todas incluídas na seção *Barhamia*; *C. spica* (seção *Geiseleria*); em *Julocroton* e *Lasiogyne*.

A presença de feixes dorsais na nervura de maior porte (Fig. 3G, H) foi verificada nos representantes das subseções *Barhamia*, *Astraeopsis*; *Sellowiorum*; e nas espécies *C. atrorufus*, *C. siderophyllus* e *C. timandroides* pertencentes a subsect. *Medea* (seção *Barhamia*); na seção *Geiseleria* (exceto *C. spica* que possui um par de feixes acessórios); nas seções *Julocroton* e *Lasiogyne*. As demais espécies não apresentam feixes dorsais ou acessórios (Figs. 3A, F).

A presença de parênquima paliçádico contornando a margem é uma característica recorrente nas espécies analisadas (Fig. 3D). Exceções a essa característica são *Croton glabellus*, *C. glandulosepalus* (subsect. *Astraeopsis*); *C. myrsinites*, *C. sellowii* (subsect. *Sellowiorum*), pertencentes a seção *Barhamia*; seções *Julocroton* e *Lasiogyne* (Fig. 3F).

### **Diversidade de estruturas secretoras nas estípulas e folhas**

Foram analisadas as estípulas de representantes de todas as subseções da seção *Barhamia*, e de representantes das seções que compõem o grupo externo (exceto seção *Lasiogyne*). Uma característica marcante das seções *Barhamia* e *Luetzelburgiorum* foi a observação das estípulas modificadas em estruturas glandulares. Nessas seções as estípulas não apresentam aspecto foliáceo e com exceção de *C. catariae* (subseção *Barhamia*), essas glândulas conspícuas correspondem a coléteres (Fig. 4A). Os coléteres são do tipo padrão, constituídos de epiderme secretora uniestratificada e arranjada em

paliçada, revestindo o eixo parenquimático multicelular, vascularizados por xilema e floema, com vascularização partindo da base da estípula em direção a porção secretora, evidenciada pelas terminações xilemáticas nas amostras diafanizadas e em cortes anatômicos (Fig. 4B, D). Nos representantes das seções *Julocroton* e *Lasiogyne* os coléteres estipulares ocorrem apenas na base das estípulas e não são vascularizados. Para a seção *Geiseleria*, apenas as estípulas de *C. spica* foram analisadas, nelas não ocorrem coléteres, mas foram identificados nectários extraflorais (NEFs) que estão restritos a porção apical das estípulas, que são inteiras. As glândulas estipulares de *C. catariae* também são anatomicamente semelhantes à (NEFs), sendo constituídas por um pedúnculo longo, não secretor, apresenta vascularização que conflui para o parênquima secretor subepidérmico que é recoberto por epiderme secretora em paliçada (Fig. 4C).

Nas folhas completamente expandidas, coléteres estão presentes no ápice dos dentes marginais de *C. catariae* (seção *Barhamia*- subsect. *Barhamia*), e nas espécies analisadas da seção *Geiseleria*, em *C. triqueter* e de *C. fuscescens* (seção *Julocroton*) (Fig. 4D). Estas estruturas são anatomicamente semelhantes aos coléteres do tipo padrão descritos para as estípulas. Apenas os coléteres das seções *Julocroton* e *Lasiogyne* são avascularizados. Nas demais espécies essas glândulas não foram observadas, e também não foram verificada a presença de cicatrizes, sugerindo que essas estruturas não ocorrem em nenhum estágio de desenvolvimento.

As glândulas na margem nas demais espécies da seção *Barhamia* e em *C. luetzelburgii* (seção *Luetzelburgiorum*) são NEFs (Fig. 4E-I) e apresentam estrutura morfoanatômica semelhante nas duas seções (Tab. 2). Em espécies que apresentam a margem denteada como *C. fuscus* (subsect. *Medea*), estes NEFs podem ocorrer no ápice dos dentes e entre eles. NEFs também podem ocorrer em espécies que apresentam a margem inteira, como *C. arirambae* e *C. serratifolius*. Deve ser considerado que dentre as espécies do grupo externo, apenas em *C. spica* (seção *Geiseleria*) ocorrem nectário marginais na base dos dentes, e embora sejam anatomicamente semelhantes aos observados na seção *Barhamia*, diferente das outras espécies amostradas, na margem apresenta coléteres no ápice dos dentes e nectários na base deles.

A distribuição e tipologia de NEFs da lâmina foliar de *C. catariae* são exceções na seção *Barhamia*, pois apresentam um par (ou trio) de nectários basilaminares/acropioclulares, bem como ao longo do limbo (nectários laminares).

Nectários basilaminares/acropeciolaes também foram registrados para as espécies da seção *Geiseleria* (Fig. 4J).

Anatomicamente, todos os nectários descritos são vascularizados por xilema e floema, a vascularização é evidente pelas terminações xilemáticas que, divergem em direção da superfície das margem da folha que possui a superfície glandular (Fig. 4E, F, I), e apresentam uma única camada de células epidérmicas secretoras organizadas em paliçada (Fig. 4 F-J). Já o formato da superfície secretora apresentou variações entre as espécies da seção *Barhamia* e o grupo externo (Tab. 2). Em *C. luetzelburgii* (seção *Luetzelburgiorum*) a superfície secretora tem o formato convexo, esse padrão se repetiu em praticamente todos os NEFs da seção *Barhamia*, com a única exceção em *C. catariae* (subsect. *Barhamia*), que apresentou a superfície secretora plana/reta nos nectários laminares e estipulares e levemente convexa naqueles basilaminares/acropeciolaes, semelhante aos da seção *Geiseleria* (Fig. 4J). Nessa seção, o formato da superfície secretora variou, inclusive em um mesmo indivíduo. Como é o caso de *C. spica*, em que foram identificados nectários na margem da folha com a superfície secretora convexa e nas estipulas com a superfície secretora variando de reta a levemente convexa, enquanto os acropeciolaes/basilamiareos apresentaram a superfície reta a levemente côncava (Tab. 2).

Os nectários foram classificados como: sésseis (Fig. 4G-I), quando a porção secretora está em contato direto com a epiderme não secretora adjacente. Eles podem contornar a margem ou se apresentar voltados para a face adaxial; curto-pedunculados (Fig. 4F), apresentando um eixo parenquimático não secretor, com o comprimento visualmente inferior a 3 vezes a altura da região secretora apical; e longo-pedunculado (Fig. 4C, J) quando esse comprimento é 3 vezes maior que a porção secretora (Tab. 2).

A distribuição dos nectários marginais encontrados nas seções *Barhamia* e *Luetzelburgiorum* (Fig. 5A), dos laminares e estipulares em *C. catariae* e a morfologia das estipulas que apresentam numerosos coléteres (Fig 5D) também foram evidenciadas nas análises de peças inteiras em esteriomicroscópio. Os NEFs mantêm a atividade secretora em folhas adultas, inclusive podendo ser visualizada gota de secreção (Fig. 5A). Já os coléteres, quando são persistentes, podem apresentar uma coloração amarronzada, semelhante a estruturas senescentes em folhas maduras (Fig. 5D).

Na inserção dos raios dos tricomas estrelados das folhas de *C. cataria* da seção *Barhamia* foi observado uma célula secretora (Fig. 4K), anatomicamente semelhante aos idioblastos secretores da lâmina foliar, sendo essa uma característica exclusivamente detectada nesta espécie.

Tricomas glandulares unicelulares, que apresentam a porção distal globosa e a base estreita, com um aspecto de maçaneta (Fig. 4L), foram observados ao longo da face abaxial da lâmina foliar de *C. catariae* (subsect. *Barhamia*) e *C. megalocalyx* (subsect. *Medea*), e na face abaxial na nervura de maior porte de *C. ameliae* e *C. sutup* (subsect. *Astraeopsis*), incluídos na seção *Barhamia*. Na seção *Geiseleria*, os tricomas glandulares unicelulares foram observados em ambas as faces de *C. spica*, e somente na face abaxial de *C. hirtus*, *C. glandulosus* e *C. acapulensis*, assim como nos representantes das seções *Julocroton* e *Lasiogyne* (Tab. 3).

Laticíferos ocorrem em todas as espécies analisadas (Fig. 6A, B). Embora sejam células pouco numerosas e que estejam sempre associadas ao sistema vascular especialmente ao floema, são facilmente identificadas em cortes longitudinais e transversais. São reconhecidos como células com conteúdo citoplasmático fortemente corado em cortes transversais e longitudinais do caule, pecíolo e nervura, pelo protoplasto retraído em cortes transversais e são alongadas em cortes longitudinais. Apenas em *C. velutinus* (seção *Barhamia* – subsect. *Micranthi*) os laticíferos apresentam ramificações (Fig. 6B), nas demais espécies ocorrem laticíferos não ramificados (Tab. 3).

Idioblastos secretores estão presentes em todas as espécies analisadas (Fig. 6C). São células volumosas, distribuídas em meio ao parênquima paliçádico e lacunoso, ou voltados apenas para uma face da epiderme, como ocorre com *C. fuscescens* (seção *Julocroton*) em que estão voltados para a face adaxial, e em *C. acapulensis* (seção *Geiseleria*), voltados para a face abaxial. Podem atravessar todo o mesofilo e alcançar a epiderme, interrompendo-a, embora não se projetem, podem se elevar acima do nível da superfície epidérmica. Com exceção de *C. sellowii* (seção *Barhamia*- subsect. *Sellowiorum*) e *C. fuscescens* (seção *Julocroton*), nos quais os idioblastos são subepidérmico e restritos à face adaxial.

## Análise de similaridade

Utilizando unicamente traços micromorfológicos (Tab. 4) foi gerado o padrão de agrupamento (“cluster analysis”) resultando em um dendrograma (Fig. 7). A análise de similaridade organizou as espécies da seção *Barhamia* em 4 grupos.

Dentre os representantes da seção *Barhamia*, o grupo 1 contém representantes da subseção *Medea* e *Micranthi* que não apresentam NEFs e coléteres foliares. As espécies pertencentes ao grupo 2 foram organizadas em três subgrupos (A, B e C), os caracteres mais significativos foram a presença, distribuição e morfologia dos NEFs.

O subgrupo A, apresenta NEFs curtos pedunculados, voltados para a face adaxial do limbo e com a superfície secretora convexa. Neste subgrupo encontra-se *Croton luetzelburgii*, que compartilha muitas características com a seção *Barhamia*, especialmente os traços micromorfológicos relacionados aos NEFs, tipo de mesofilo, conformação da nervura de maior porte, tipo de feixes vasculares, organização do sistema vascular do pecíolo e a presença de feixes acessórios no pecíolo.

O subgrupo B, é constituído por espécies que apresentam como características comum os NEFs sésseis, contornando a margem ou voltados para a face adaxial e apresentam a superfície secretora convexa. O subgrupo C, é composto por espécies com NEFs sésseis, voltados para a face adaxial e com superfície secretora convexa. *C. siderophyllus* também compartilha destas características, no entanto, ter folhas anfiestomáticas, mesofilo isobilateral, nervura de maior porte biconvexa, sistema vascular do pecíolo organizado em arco aberto com feixes separados, foram significativas para agrega-lo ao grupo B.

O grupo 3, contém representantes com folhas anfi-hipoestomáticas, mesofilo dorsiventral, feixes vasculares bicolaterais, e feixes acessórios no pecíolo, com ausência de registro para a ocorrência de estruturas secretoras externas, as similaridades deste conjunto de traços micromorfológicos foram determinantes para o agrupamento de *Croton chaetophorus* à seção *Barhamia* subseção *Astraeops*.

Os representantes da subseção *Micranthi* não constituíram um único grupo. *Croton cerinus* e *C. ovalifolius* encontram-se reunidos no grupo 1. *C. velutinus* integrou o grupo que contém as espécies da subseção *Sellowiorum*, apresentando anatomia muito

semelhante a *C. sellowii*, como o formato colunar das células epidérmicas, idioblastos subepidérmicos na face adaxial, parênquima paliádico interrompido na nervura de maior porte, formato e organização do sistema vascular do pecíolo e a presença de feixes acessórios. Não foi registrada a ocorrência de NEFs, e a distribuição dos idioblastos verificados em *C. sellowii* e *C. velutinus* não ocorre nos outros representantes da seção *Barhamia*, características importantes para agrupá-los. A presença de laticíferos ramificados apenas em *C. velutinus* é um traço micromorfológico importante para explicar a dissimilaridade com relação as espécies do grupo 4 e os demais representantes da seção.

*Croton staechadis* aparece em um ramo independente dos 4 grupos da seção *Barhamia*. Essa espécie compartilha traços micromorfológicos com representantes dos quatro grupos dentro da seção *Barhamia*, destacadamente a anatomia das estruturas secretoras marginais, a natureza fenólica do conteúdo das células epidérmicas, assim como o formato colunar das mesmas, sem equivalência com as espécies das seções *Geiseleria*, *Julocroton* e *Lasiogyne*.

*Croton catariae* apresentou pouca similaridade anatômica com os demais representantes da seção *Barhamia*. As características relacionadas à anatomia e distribuição dos NEFs, principalmente a presença de um par (ou trio) basilaminares/acropeciolares; coléteres ocorrendo no ápice dos dentes marginais; além de Esclereídes na base dos tricomas que podem atravessar o mesofilo; tricomas glandulares unicelulares; sistema vascular organizado em um arco aberto, com os feixes separados por células parenquimáticas e com extremidades convolutas no pecíolo, são coincidentes aos representantes da seção *Geiseleria*.

*Croton spica* apresentou várias particularidades anatômicas quando comparado aos outros representante analisados da mesma seção. No que concerne as estruturas secretoras, a presença e anatomia dos NEFs basilaminares/acropeciolares, assim como a ocorrência de coléteres marginais e tricomas glandulares, foram significativas para estabelecer o agrupamento com as demais espécies de *Geiseleria*. Mas a distribuição dos tricomas secretores, a ocorrência de NEFs marginais, assim como as características anatômicas da nervura de maior porte, foram traços micromorfológicos únicos dentre as espécies amostradas para a seção *Geiseleria*, explicando o alto índice de dissimilaridade com relação as demais espécies da mesma seção.

## DISCUSSÃO

### Contribuições da anatomia foliar para os estudos taxonômicos da seção *Barhamia*

Embora a aplicação da anatomia foliar para a taxonomia de *Croton* seja potencialmente útil, faltam informações sistematizadas sobre quais e como os caracteres podem contribuir para a delimitação de espécies e de linhagens. As avaliações anatômicas para a seção *Barhamia* forneceram dados interessantes e potencialmente úteis para a taxonomia do grupo. Os traços micromorfológicos não apresentaram variações significativas entre os indivíduos de uma mesma espécie, mesmo sob condições ambientais distintas, atestando segurança para análise comparativa das espécies avaliadas.

A organização do sistema vascular no pecíolo apresentou variações úteis para a distinção de espécies, especialmente dentre as subseções de *Barhamia* com menor número de espécies, como *Astraeopsis* e *Sellowiorum*. Em Malpighiaceae, por exemplo, as variações na organização do sistema vascular no pecíolo permitiram distinguir espécies de um mesmo gênero (Araújo *et al.* 2013, 2020). Entretanto, em outras seções de *Croton* a organização do sistema vascular foi pouco variável e não foi útil para distinguir espécies (Vitarelli 2013; Feio *et al.* 2018). O significado taxonômico da diversidade na organização do sistema vascular nas linhagens de *Croton* precisa ser avaliada em um contexto mais abrangente do gênero.

Feixes vasculares separados por tecido parenquimático já foi registrada em *Croton* (Metcalf & Chalk 1950) e, embora seja uma característica pouco explorada para o gênero, em *Barhamia* se mostrou potencialmente útil para a distinção de espécies dentro das subseções. Abordagem semelhante foi reportada em representantes de *Chamaecrista*, gênero taxonomicamente complexo de Leguminosae (Coutinho *et al.* 2013, 2016)

Feixes colaterais e bicolaterais ocorrem em *Croton* (Vitarelli, 2013; Feio *et al.* 2018), sendo uma característica utilizada para distinção de espécies de (Vitarelli 2013). Nossa análise comparativa demonstrou que essa característica se manteve constante dentre as espécies da seção *Geiseilaria*, ocorrendo de forma esporádica em representantes da seção *Barhamia*, porém pouco expressiva para a delimitação das subseções. O tipo de feixe vascular tem sido utilizado em estudos taxonômicos em diferentes táxons (Araújo *et*

*al.* 2010; 2020; Moraes *et al.* 2011; Almeida Jr. *et al.* 2013; Coutinho *et al.* 2013; Araújo *et al.* 2020)

Estômatos paracíticos ocorrem em todos os representantes analisados e já foram relatados para espécies do gênero *Croton* (Sá-Haiad *et al.* 2009; Vitarelli 2013; Soares 2013; Feio *et al.* 2018), sendo uma característica considerada comum para a família Euphorbiaceae (Metcalf & Chalk 1957). Embora a maior parte das espécies amostradas seja anfiestomática, não houve correlação entre a distribuição dos estômatos na face adaxial (folhas epiestomática) e abaxial (folhas hipoestomáticas) e as linhagens analisadas, concordando com registrado para a tribo Crotoneae (Solereder 1908, Metcalfe & Chalk 1957). Algumas das espécies de *Barhamia* possuem folhas hipoestomáticas semelhante ao descrito para as seções *Lamprocroton*, *Cleodora* e *C. alabamensis* (Vitarelli 2013), para a seção *Cyclostigma* (Feio *et al.* 2018), e diferentes táxons de Euphorbiaceae (Thakur & Patil 2011). Folhas anfi-hipoestomáticas ocorrem em alguns representantes da seção *Barhamia*, mesmo padrão observado em *Croton heliotropiifolius* Kunth (seção. *Adenophylli*) (Barros 2010), e para espécies do gênero *Astraea* (Sá-Haiad *et al.* 2009; Souza 2018).

A presença de folhas anfiestomáticas geralmente é associada a plantas que ocorrem em regiões abertas, sendo considerada uma vantagem adaptativa, possibilitando o aumento da capacidade fotossintética em condições de baixa disponibilidade hídrica (Mott *et al.* 1982). A organização do mesofilo, especialmente a organização do parênquima paliádico, também pode contribuir com a manutenção de taxas fotossintéticas satisfatórias (Dickison 2000). Essa é uma característica importante para as plantas com folhas anfi-hipoestomáticas e hipoestomáticas e que estão sujeitas a altas demandas evaporativas. Geralmente são plantas de mesofilo isobilateral ou podem apresentar duas camadas de parênquima paliádico em mesofilo dorsiventral, como observado em *Croton sellowii* no presente trabalho. A ocorrência de compostos fenólicos nas células epidérmicas também confere vantagem seletiva as plantas que estão sujeitas a alta incidência luminosa, essa característica foi verificada em *C. staechadis* e *C. quintasii* (seção *Barhamia*), que ocorrem em vegetação aberta, com registros de coleta em campo rupestre. A presença desses compostos no conteúdo vacuolar das células epidérmicas atua como um filtro, protegendo os tecidos do mesofilo contra os danos oxidativos da intensa radiação (Kondo & Kawashima 2000).

No presente trabalho os três formatos da nervura em sessão transversal, que pode ser projetada em ambas as faces (biconvexa), reta a levemente convexa na face adaxial e convexa na abaxial, reta em ambas as faces, são dados informativos para agrupar espécies das subseções *Astraeopsis* e *Sellowiorum*. Quanto as espécies das subseções *Barhamia*, *Medea* e *Micranthi*, não houve homogeneidade neste caráter. Baseado na importância das características anatômicas das nervuras de maior porte para a taxonomia de espécies de Malpighiaceae (Araújo *et al.* 2013, 2020) e de Erythroxylaceae (Bieras & Sajo 2004), esses traços micromorfológicos fornecem dados adicionais que podem contribuir em futuras revisões, como possíveis sinapomorfias para algumas das subseções.

A ocorrência de tricomas que apresentam esclereídes fazendo conexão com o mesofilo já foi relatada em diferentes espécies de *Croton* (Metcalf & Chalk, 1950; Louro *et al.* 2003; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2006; Sá-Haiad *et al.* 2009; Soares 2013; Vitarelli *et al.* 2016). Foi verificado que essas estruturas não possuem origem exclusivamente protodérmica, constituindo-se em emergências (Sá-Haiad *et al.* 2009), e denominadas “trichome-like emergences” (Vitarelli *et al.* 2016). As Esclereídes associadas a esses apêndices epidérmicos, estabelecem comunicação com o sistema vascular, desempenhando importante papel na absorção de água atmosférica em *C. pygmaeus* L.R.Lima, *C. splendidus* Mart. ex Colla e *C. erythroxyloides* Baill., ocorrente em um campo de altitude (Vitarelli *et al.* 2016). Dentre as espécies analisadas da seção *Barhamia*, apenas *C. catariae* apresentou esclereídes associadas aos tricomas. Essa característica também está presente em *C. spica*, corroborando as descrições feitas por Sodrê *et al.* (2019), ocorrendo também nos representantes analisados das seções *Julocroton* e *Lasiogyne*. Tais estruturas também foram reportadas para *C. sacaquinha* (seção *Lasiogyne*), o que demonstra que a distribuição desta característica é variável em *Croton*, podendo representar uma homoplasia para o gênero (Vitarelli 2013).

A diversidade de tipos de tricomas tectores foi uma característica importante utilizada para distinguir espécies de *Croton*, e essas tipologias constam nas descrições e chaves de identificação para o gênero (Webster *et al.* 1996; Gordillo & Matías 2005; Senakun & Chantaranonthai 2010; Caruzo *et al.* 2011; van Ee & Berry 2011; van Ee *et al.* 2011). Como ocorre para a seção *Luntia* (Soares 2013), os tricomas do tipo escama/lepidotos, são curto pedunculados e podem ocorrer mais de um tipo de tricoma na lâmina foliar. A ocorrência de tricomas escamiformes na face abaxial das folhas da seção *Lamprocroton* é considerada um caráter diagnóstico para a seção (Vitarelli 2013). Para

*Barhamia* algumas espécies analisadas apresentaram tricomas escamiformes, mas quando houve co-ocorrência de tricomas escamiformes e estrelados não foi verificado o predomínio de um tipo entre as faces da epiderme, como o verificado por Vitarelli (2013). A presença de um único tipo de tricoma tector ou mais de um em *Barhamia*, é um caráter que, isoladamente não apresentou valor determinante para auxiliar na delimitação da seção, mas é útil para distinguir as espécies, como também apontado por Gordillo & Matías (2005). Entretanto, deve ser levado em consideração que os tricomas não secretores não foram visualizados em algumas espécies, seja devido ao processo de herborização ou reversão, o que limita a abrangência da utilidade desta característica quando se avalia materiais herborizados.

### **Diversidade das estruturas secretoras na seção *Barhamia* e novidades para *Croton***

Usualmente as informações sobre a ocorrência NEFs e coléteres são utilizados nas descrições de espécies do gênero *Croton* (Riina *et al.* 2015; Vitarelli *et al.* 2015; Feio *et al.* 2016). No entanto, a presença e o tipo dessas estruturas ainda não haviam sido investigadas na seção *Barhamia*. Embora NEFs sejam considerados tipicamente ausentes na seção *Barhamia* (Gordillo & Matías 2005; Medeiros *et al.* 2016), avaliações acuradas aqui apresentadas permitiram verificar a ocorrência de NEFs marginais, sésseis ou curto-pedunculados, ocorrendo em representantes das subseções *Barhamia* e *Medea*. A presença de NEFs marginais é uma novidade para a seção que deve ser relevante nos futuros trabalhos de revisão taxonômica e filogenia.

Coléteres na margem foliar foram observados em *C. catariae* (seção *Barhmaia*), *C. hirtus*, *C. acapulensis*, *C. glandulosus*, *C. spica*, e nas duas espécies de *Julocroton* analisadas, e são estruturas senescentes. Tipicamente essas glândulas exibem alta atividade secretora em ápices meristemáticos e em folhas jovens (Mayer *et al.* 2011; Dalvi *et al.* 2013; Coutinho *et al.* 2015). Assim, a atividade precoce e posterior senescência pode ser um obstáculo para descrever os coléteres. Em *C. glandulosus*, por exemplo, coléteres foram descritos na inflorescência (Machado *et al.* 2015), mas os foliares dificilmente são encontrados em folhas completamente desenvolvidas.

A assincronia nos desenvolvimento de nectários e coléteres é uma característica importante para distingui-los (Meira *et al.* 2020), isso fica evidente com a análise feita em *C. spica*, espécie que já esteve circunscrita na seção *Barhamia* (van Ee *et al.* 2011), mas

atualmente foi transferida para a seção *Geiseleria* (Silva *et al.* 2015), a qual apresenta coléteres senescentes e NEFs persistentes nas folhas adultas. Esses resultados corroboram as descrições feita por Sodré *et al.* (2019a) e dão respaldo a classificação dos NEFs na seção *Barhamia*, dada a semelhança anatômica e a persistência em folhas completamente expandidas.

Geralmente, quando ocorrem coléteres e NEFs na margem foliar de *Croton*, essas estruturas podem estar alternadas, com os coléteres ocupando no ápice dos dentes e NEFs na base dos dentes (Vitarelli *et al.* 2015; Feio *et al.* 2018; Sodré *et al.* 2019), eventualmente dificultando a sua distinção (Vitarelli *et al.* 2015). Essa alternância entre os dois tipos de glândulas não foi verificada para a seção *Barhamia* no presente trabalho, já que a única espécie da seção *Barhamia* que apresentou coléteres marginais foi *C. catariae*, nas demais, quando ocorre glândulas na margem são NEFs.

Nectários estipulares foram descritos para *C. spica* e também ocorrem em *C. cataria*, embora em *C. cataria* as estípulas sejam completamente modificadas em NEFs, e estes são anatomicamente semelhantes quando comparados aos que ocorrem no limbo. Estípulas modificadas em NEFs foram descritas para espécies da família Polygalaceae (Aguiar-Dias *et al.* 2011; Filgueira *et al.* 2016). Em *Caamembeca spectabilis* (DC.) J.F.B. Pastore (Polygalaceae) Filgueira *et al.* (2016) evidenciaram que a posição e a vascularização dos NEFs, que tem origem a partir do mesmo traço foliar que irriga a folha, são informações que confirmam a natureza estipular dos nectários.

Nas estípulas avaliadas dos demais representantes da seção *Barhamia* e da seção *Luetzelburgiorum* as estruturas glandulares estipulares foram descritas como coléteres do tipo padrão, formando um arranjo denso, com muitos coléteres agrupados, resultando em alterações morfológicas e anatômicas das estípulas. Coléteres do tipo padrão foram descritos por Lersten (1974) e Thomas (1991) como estruturas constituídas por uma epiderme secretora unisseriada que recobre o eixo parenquimático não secretor, podendo ser vascularizado ou não. Em *C. jacobinensis* (seção *Lasiogyne*) coléteres do tipo padrão e sem vascularização ocorrem na base das estípulas, e são anatomicamente semelhantes aos descrito por Vitarelli *et al.* (2015) e Feio *et al.* (2018). Já em *C. amentiformis* Riina. (seção *Cyclostigma*) embora ocorra coléteres na base e no ápice das estípulas (Riina *et al.* 2015), também são avascularizados e não ocorre modificações desse apêndice.

Os dados sobre o desenvolvimento ontogenético dos NEFs nodais/estipulares encontrados por Filgueira *et al.* (2016) e Aguiar-Dias *et al.* 2011, respaldam as descrições de estípulas modificadas no presente trabalho. Uma vez que foi observado em estípulas completamente desenvolvidas a presença dos traços foliares que partem do caule e convergem para as estruturas secretoras, um forte indício da modificação desses apêndices. Com base nesses dados é interessante avaliar as estípulas em um maior número de espécies para averiguar se é uma característica recorrente, visto que esse foi o primeiro registro que descreveu anatomicamente estípulas modificadas em NEFs ou coléteres para Euphorbiaceae.

Freitas *et al.* (2001), descreveram estruturas secretoras estipulares em *C. sarcopetalus* como NEFs, mas é possível notar grande semelhança com os coléteres estipulares aqui descritos, reafirmando a necessidade de reavaliações de algumas estruturas secretoras descritas para *Croton*, como também é sugerido por Vitarelli *et al.* (2015).

Tricomas glandulares unicelulares foram descritos para seção *Luntia* (Soares 2013) e para seção *Lamprocroton*, possuindo valor diagnóstico para estas seções (Vitarelli *et al.* 2015). A ausência de tricomas glandulares unicelulares em praticamente todos os representantes da seção *Barhamia* e a ocorrência nas seções *Geiseleria*, *Julocroton* e *Lasiogyne* reforça a importância desse caráter para estudos comparativos e circunscrição das seções. Os tricomas glandulares da tipologia encontrada em representantes do grupo externo, podem ter sido perdidos nos representantes da seção *Barhamia*. Tem sido reportado que a presença de tricomas secretores foliares são característica comum nas espécies da seção *Barhamia* (Webster, 1993; Gordillo & Matías, 2005; Medeiros *et al.*, 2016), no então, as glândulas presentes na margem foliar e nas estípulas não condizem com essa descrição, da mesma forma que a ocorrência de tricomas unicelulares são exceção dentro de *Barhamia*, e não uma característica diagnóstica.

Em *Barhamia*, os idioblastos secretores ocorrem voltados para ambas as faces da lâmina foliar, o que também foi descrito para espécies da seção *Cleodora* subseção *Sphaerogyni* (Vitarelli *et al.* 2015). Geralmente esses idioblastos se interpõem às células epidérmicas, podendo se projetar para o exterior e, quando isso ocorre, podem ser visualizados nas análises em microscopia eletrônica de varredura como células

proeminentes na superfície epidérmica, como pode ser visualizado na ilustração contida no trabalho de descrição feito por Gordillo & Matías (2005).

Vitarelli *et al.* (2015) apontam que tricomas glandulares e idioblastos voltado para a face abaxial não ocorrem simultaneamente, sugerindo uma correlação evolutiva entre eles. Esse mesmo padrão foi detectado no presente trabalho em *C. fuscescens* (seção *Julocroton*). Em *C. ameliae*, *C. sutup*, *C. catariae*, *C. megalocalyx* (seção *Barhamia*), *C. acapulcensis* e *C. spica* (seção *Geiseleria*), ambas estruturas secretoras ocorrem voltadas para a face abaxial, uma vez que ocorre em um número pouco expressivo de espécie dentro da amostragem corroborando os dados de Vitarelli *et al.* (2015). Deve ser destacado que, os idioblastos podem ser muito volumosos e se estender de uma face a outra da lâmina foliar, o que dificulta as interpretações sobre os padrões de ocorrência de idioblastos e tricomas secretores unicelulares em folhas completamente expandidas.

Idioblastos secretores no mesofilo também ocorrem em espécies da seção *Luntia* (Soares 2013) e seção *Cyclostigma* (Feio *et al.* 2018). Idioblastos secretores na epiderme, embora tenham sido descritos para *C. hirtus* e *C. glandulosus* (Soares 2013) não foram verificados nos indivíduos dessas espécies aqui avaliados. Idioblastos deste tipo também não foram registrados para *Barhamia*.

Idioblastos secretores compoem a estrutura de tricomas tectores, presentes na inserção dos raios dos tricomas escamiformes de *C. catariae* no presente trabalho também foram reportados para *C. lechleri* e *C. alchorneicarpus* (Feio *et al.* 2018). Para confirmar que essa é a única espécie que exibe tal característica, seria necessário confirmar a estrutura dos tricomas não secretores nas espécies que têm tricomas caducos.

A presença de látex é uma característica taxonomicamente importante para delimitar algumas linhagens da tribo Crotonae (Metcalf & Chalk 1983; Rudall, 1987, 1989, 1994; Farías *et al.* 2009; Wiedenhoef *et al.* 2009). No entanto, o látex pode ter um aspecto e coloração variáveis (Endress & Bruyns 2000), logo, a presença de laticíferos só pode ser constatada com análises anatômicas. Laticíferos ocorrem em todas as espécies analisadas, tanto da seção *Barhamia* quanto do grupo externo. Até então, os relatos sobre a presença de látex para a seção *Barhamia* se restringiam às observações registradas por taxonomistas nas fichas de exsicatas, quando era notado no ato da coleta a exsudação de um composto, o qual pode ser abundante ou pouco perceptível. De fato, deve ser considerado que as condições ambientais, como incidência luminosa, fertilidade do solo

e disponibilidade hídrica, exercem influência na síntese do látex (Agrawal & Konno 2009). A relação das condições ambientais sobre o volume de látex produzido justifica os poucos relatos de exsudação para as espécies da seção *Barhamia*, que podem ocorrer em regiões sujeitas a alta incidência luminosa, grande demanda evaporativa e estresse por déficit hídrico, limitando a síntese e armazenamento do látex.

Os laticíferos observados em todas as espécies avaliadas no presente trabalho foram classificados como ramificados ou não ramificados. Não foi possível averiguar a presença de articulações, pois seria necessário estudos ontogenéticos para confirmar se houve dissolução das paredes terminais durante o desenvolvimento da estrutura (Dermaco *et al.* 2006; Hagel 2008; Lopes *et al.* 2009; Evert 2013). Assim como as descrições feitas para a seção *Lamprocroton* e para representantes da seção *Cleodora* (Vitarelli *et al.* 2015), os laticíferos da seção *Barhamia* são predominantemente do tipo não ramificado, o mesmo padrão se repete para o grupo externo. A única exceção para a seção *Barhamia* é *C. velutinus*, que da mesma forma que em representantes da seção *Cyclostigma* (Feio *et al.* 2016, 2018), apresenta laticíferos ramificados.

Embora os laticíferos tenham surgido mais de uma vez ao longo da evolução (Hagel *et al.* 2008; Castelblanque *et al.* 2016), a presença e o tipo de laticífero é um dado adicional aos estudos, sugerindo que Euphorbiaceae e Malpighiaceae provavelmente compartilham um ancestral latescente na ordem Malpighiales (Vega 2002), assim como a ocorrência dos laticíferos contribuiu para a delimitação das subfamílias de Euphorbiaceae (Webster 1975, 1994; Rudall 1994). Entretanto, são necessárias descrições anatômicas e histoquímicas dos laticíferos nas diferentes linhagens para a melhor compreensão da história evolutiva dessas estruturas em Euphorbiaceae (Webster 1975, 1994; Rudall 1987, 1994; Biesboer & Mahlberg, 1981; Vitarelli *et al.* 2015).

### **Análise de similaridade e contribuições para a circunscrição da seção *Barhamia***

As análises morfoanatômicas de representantes da seção *Barhamia* e de seções proximamente relacionadas forneceram informações inéditas que ampliam a base de dados para o gênero *Croton*. Alguns estados de caracteres anatômicos foram recorrentes em diferentes espécies, outros traços se mostraram mais pontuais, possibilitando diferenciação de espécies da seção *Barhamia* e a organização da seção de acordo com a sua similaridade. As características anatômicas mais significativas para comparação e

delimitação artificial dos grupos foram: a anatomia do pecíolo, ocorrência dos estômatos, presença de esclereídes no mesófilo, formato da nervura de maior porte; além de presença ou ausência, distribuição e tipologia das estruturas secretoras.

A anatomia da nervura também foi avaliada em *Croton* seção *Cyclostigma* (Feio *et al.* 2018), apresentando variações entre as espécies, que, entretanto, não foram suficientemente representativos para subsidiar os tratamentos taxonômicos. Por sua vez, para as seções *Barhamia* e *Luetzelburgiorum* a descrição da nervura de maior porte forneceu dados constantes entre os grupos, especialmente aqueles sustentados pela filogenia molecular, proposta por van Ee *et al.* (2011). Como ocorre para os representantes da subseção *Astraeopsis* (*C. glandulosepalus* e *C. glabellus*), e para os representantes da seção *Julocroton* (*C. fuscescens* e *C. triqueter*), amostrados e fortemente sustentados pelas análises moleculares (van Ee *et al.* 2011), demonstrando sua expressividade e relevância para os estudos sistemáticos. As demais características, embora isoladamente não respaldem a distinção das espécies dentro da seção como um todo, podem ser utilizadas satisfatoriamente para distinguir as espécies dentro das subseções.

Destacadamente as características anatômicas e distribuição das estruturas secretoras fornecem dados contundentes para as análises comparativas e a formação de agrupamentos. O registro de NEFs basilaminares/acropeciolares em *C. catariae*, foi um caráter importante para agrupá-lo aos representantes da seção *Geiseleria*, para a qual a presença desses NEFs tem valor diagnóstico (Sodré *et al.* 2019b). Desse modo, os dados anatômicos suportam a circunscrição de *C. catariae* na seção *Geiseleria*, como sugerido por Sodré *et al.* (2019b), baseado em dados morfológicos.

*Croton trinitatis*, que emergiu como irmão de *Barhamia* na filogenia com dados de EMB2765 exon 9, tornado a seção *Geiseleria* parafiletica (van Ee *et al.* 2011), não apresenta traços anatômicos que corroboram esse posicionamento. Assim como evidenciado pelo dendrograma, Sodré *et al.* (2019b) reafirmam a circunscrição de *C. trinitatis* na seção *Geiseleria*.

*Croton luetzelburgii* única espécie que está circunscrita na seção *Luetzelburgiorum*, mesmo não emergindo como grupo irmão de *Barhamia* segundo a filogenia mais recente para o gênero (van Ee *et al.* 2011), apresenta grande semelhança anatômica com os representantes da seção *Barhamia*, especialmente devido aos tipos de glândulas e o padrão de distribuição. Os dados micromorfológicos sustentam a

circunscrição de *C. luetzelburgii* na seção *Barhamia*, como proposto por Webster (1993). Mas deve ser considerado que as análises moleculares amostraram espécies da seção *Barhamia* que não compartilham muitos traços micromorfológicos com *C. luetzelburgii*. Assim, é possível que o aumento da amostragem da seção *Barhamia* em futuras análises moleculares resulte na mudança na topologia dessas seções nas árvores filogenéticas. Caso não ocorram mudanças significativas poderão ser sugeridas homoplasias para algumas dessas características compartilhadas.

A presença de NEFs marginais com poucas variações morfológicas é uma característica útil para futuras delimitações das subseções. A ocorrência de coléteres foi pontuada como uma característica de importância diagnóstica para *Croton* (Vitarelli 2013). Assim, a presença de estípulas modificadas em numerosos coléteres, como registrado para representantes de todas as subseções avaliadas, demonstra que essa é uma característica que pode ser utilizada de forma eficiente para a circunscrição da seção *Barhamia*.

## CONCLUSÃO

A presença, o tipo e a posição de estruturas secretoras presentes nas folhas e nas estípulas das espécies da seção *Barhamia* avaliadas, são relevantes do ponto de vista taxonômico. Como a ocorrência de NEFs marginais e a presença de estípulas modificadas em NEFs ou em coléteres, que ainda não havia sido reportado para o gênero. As descrições das estruturas secretoras podem contribuir efetivamente em futuras circunscrições da seção *Barhamia*, além de destacar algumas novidades para o gênero *Croton*. A anatomia foliar apresentou variações significativas que, embora isoladamente não sejam satisfatórias para a delimitação das subseções, na análise de agrupamento o conjunto de caracteres resultou em uma delimitação que mostra as afinidades das espécies com base em traços micromorfológicos. Esses traços poderão contribuir para as interpretações das análises filogenéticas que utilizam dados moleculares. Assim, os caracteres descritos são dados relevantes para os estudos sistemáticos na tribo Crotonaeae.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agrawal AA, Konno K. 2009. Latex: a model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defense against herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:311–31.

Aguiar-Dias ACA, Yamamoto K, Castro MM. 2011. Nectários extranupciais estipulares novos para *Polygala* : morfologia e ontogenia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 166: 40-50.

Allem AC. 1979. Quatro novas espécies de *Croton* L.(Euphorbiaceae) do Rio Grande do Sul. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 18: 63-81.

Almeida-Jr EB, Araújo JS, Santos-Filho FS, Zickel CS. 2013. Leaf morphology and anatomy of *Manilkara* Adans. (Sapotaceae) from northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1-9.

Antonelli A, Sanmatín, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60(2): 403–414.

Appezato-da-Glória B, Carmello-Guerreiro S.M. 2006. *Anatomia Vegetal*. 2 ed. UFV, Viçosa.

Araújo JS, Almeida RFD, Meira RMSA. 2020. Taxonomic relevance of leaf anatomy in *Banisteriopsis* CB Rob .(Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 34: 214-228.

Araújo JS, Azevedo AA, Silva LC, Meira RMSA. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286: 117-131.

Baillon H. 1858. *Etude générale du groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson, Paris.

Barros, IO. *Anatomia ecológica foliar e especies da caatinga* 2010. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal do Ceará, Ceará. 2010.

Berry PE, Hipp AL, Wurdack KJ, van Ee, B, Riina, R. 2005. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotoneae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using ITS and trnL-trnF DNA sequence data. *Amer. J. Bot.* 92: 1520-1534.

- BFG - The Brazil Flora Group. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113.
- Bieras AC, Sajo MG. 2004. Anatomia foliar de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do Cerrado do estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 601-612.
- Biesboer D, Mahlberg PG. 1981. Laticifer starch grain morphology and laticifer evolution in *Euphorbia* (Euphorbiaceae). *Nordic Journal of Botany* 1: 447-457.
- Burger, W, Huft M. 1995. Flora costaricensis. Family Euphorbiaceae. *Fieldiana: Botany (EUA)* (no. 36) 169 p.
- Cardoso DT, Särkinen S, Alexander AM, Amorim V, Bittrich M, Celis DC, Daly P, Fiaschi VA, Funk LL, Giacomini R, Goldenberg G, Heiden J, Iganci, CL, Kelloff S, Knapp H, Cavalcante de Lima AFP, Machado RM, dos Santos R, Mello-Silva FA, Michelangeli J, Mitchell P, Moonlight PL, Rodrigues de Moraes SA, Mori TS, Nunes TD, Pennington JR, Pirani GT, Prance LP, de Queiroz, A, Rapini R, Riina CAV, Rincon N, Roque G, Shimizu M, Sobral JR, Stehmann WD, Stevens CM, Taylor M, Trovóá C, van den Berg H, van der Werff PL, Viana CE, Zartman RC; Forzza. 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 114: 10695–10700.
- Caruzo MBR, Cordeiro I, Berry PE, Riina R. 2010. A new species of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae s.s.) from Minas Gerais, Brazil. *Phytotaxa* 3: 27–33.
- Caruzo MBR, Cordeiro I. 2007. Sinopse da tribo Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae s.s.) no Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 34(4): 571–585.
- Caruzo MBR, Riina R, Cordeiro I, Berry PE. 2008. *Croton campanulatus* (Euphorbiaceae s.s.), a new species from the Brazilian Atlantic rain forest. *Brittonia* 60: 261–264.
- Caruzo MBR, Santos RFS, Feio AC, Meira RMSM, Riina R. 2016. Redefinition of *Croton macrobothrys* (Euphorbiaceae), a tree species from the Brazilian Atlantic Forest, with the description of a new subspecies. *Phytotaxa* 273: 51–58.
- Caruzo MBR, van Ee B.W, Cordeiro I, Berry PE, 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.
- Castelblanque, L. *et al.* 2016. Novel insights into the organization of laticifer cells: a cell comprising a unified whole system. *Plant physiology*, v. 172, n. 2, p. 1032-1044.

- Christenhusz MJ, Byng JW. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261: 201–217.
- Cordeiro I, Berry PE, Caruzo MBR, van Ee, B. 2008. *Croton laceratoglandulosus* (Euphorbiaceae s.s.), a new glandular-stipulate species from Brazil and Bolivia, and its systematic position based on molecular analysis. *Bot J Linn Soc* 158:493–498
- Coutinho ÍAC, Francino DMT, Meira RMSA. 2013. Leaf anatomical studies of *Chamaecrista* subsect. *Baseophyllum* (Leguminosae, Caesalpinioideae): new evidence for the up-ranking of the varieties to the species level. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1709-1720.
- Coutinho IAC, Francino DMT, Meira RMSA. 2015. New records of colleters in *Chamaecrista* (Leguminosae, Caesalpinioideae S.L.): structural diversity, secretion, functional role, and taxonomic importance. *International Journal of Plant Sciences* 176: 72-85.
- Coutinho ÍAC, Valente VMM, Meira RMSA. 2010. Ontogenetic, anatomical and histochemical study of the extrafloral nectaries of *Sapium biglandulosum* (Euphorbiaceae). *Australian Journal of Botany* 58: 224-232.
- Coutinho, ÍAC, Rando, JG, Conceição, ADS, Meira, RMSA. 2016. A study of the morphoanatomical characters of the leaves of *Chamaecrista* (L.) Moench sect. *Apoucouita* (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Acta Botanica Brasilica*, 30: 205-221.
- Da Cunha M, Costa CG, Machado RD, Miguens FC. 1998. Distribution and differentiation of the laticifer system in *Chamaesyce thymifolia* (L.) Millsp. (Euphorbiaceae). *Acta botanica neerlandica* 47: 209-218.
- Da Silva MJ, Sodr e RC, Berry PE. 2015. An enigmatic species of *Croton* (Euphorbiaceae) is rediscovered after more than 100 years in midwestern Brazil. *Phytotaxa*, 221: 83-88.
- Dalvi VC, Cardinelli LS, Meira RMSA, Azevedo AA. 2013. Foliar colleters in *Macrocarpaea obtusifolia* (Gentianaceae): anatomy, ontogeny, and secretion. *Botany* 92: 59-67.
- David R, Carde JP. 1964. Coloration diff erentielle d es inclusions lipidique et terpeniques d es pseudophylles du Pin maritime au moyen du reactif Nadi. *Comptes Rendus Hebdomadaires d es S ances de l' Academie d es Sciences Paris*. 258: 1338–1340.

- Demarco D, Kinoshita LS, Castro M De M. 2006. Laticíferos articulados anastomosados – novos registros para Apocynaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 29:133-144.
- De-Paula OC, Sajo MG, Prenner G, Cordeiro I, Rudall PJ. 2011. Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae- Malpighiales). *Plant Systematics and Evolution* 292:1–14.
- Dickison, WC. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, USA. 533p
- Endress ME, Bruyns PV. 2000. A Revised Classification of Apocynaceae. *The Botanical Review* 66:1-56.
- Evert RF. 2013. *Anatomia das plantas de Esau. Meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. 3ªed. Coord. Trad. C.R. Marcati. Editora Edgard Blucher, São Paulo.
- Fahn A. 1979. *Secretory tissues in plants*. London, Academic Press.
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist* 108: 229-257.
- Fahn A. 1990. *Plant anatomy*. 4th ed., Oxford, Pergamon Press.
- Fariás FR, Williamson JS, Rodríguez SV, Angeles G, Portugal, VO. 2009. Bark anatomy in *Croton draco* var. *draco* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 96: 2155-2167.
- Farrell BD, Dussourd DE, Mitter C. 1991. Escalation of plant defense: do latex/resin canals spur plant diversification? *American Naturalist* 138: 881-900.
- Feio AC, Meira RMSA, 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*.
- Feio AC, Riina R, Meira RMSA. 2016. Secretory structures in leaves and flowers of two dragon's blood *Croton* (Euphorbiaceae): new evidence and interpretations. *Int. J. Plant Sci.* 177: 511-522.
- Filgueira JPPS, Kikuchi TYS, Coelho-Ferreira, MR. 2016. Morfologia, ontogenia e estrutura dos nectários estipulares em *Caamembeca spectabilis* (Polygalaceae). *Acta amazonica*, 46: 127-132.
- Foster AS. 1956. Plant idioblasts: Pemarkable examples of cell speceialization, *Protoplasma* 46: 184 – 193.

- Franceschi V R, Nakata PA. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56: 41-71.
- Freitas L, Bernardello G, Galetto L, Paoli, AAS. 2001. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 267–27.
- Froembling W. 1896. Anatomisch-systematische Untersuchung von Blatt und Axe der Crotonen und Euphyllanthen. *Botanisches Centralblatt* 65: 129–139.
- Gordillo MJM, Matías SE. 2005. Tricomas foliares de *Croton* sección *Barhamia* (Euphorbiaceae). *Acta botánica mexicana* 72:39-51.
- Gordillo MJM. 2005. Estudio filogenético de la sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill. de género *Croton* (Euphorbiaceae). Tese de doutorado, México: Universidad Nacional Autonoma de Mexico.
- Govaerts R, Frodin DG, Radcliffe-Smith A, Carter S. 2000. World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (with Pandaceae). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hagel JM, Yeung EC, Facchini PJ. 2008. Got milk? The secret life of laticifers. *Trends Plant Sci.* 13, 631–639.
- Johansen DA. 1940. 'Plant microtechnique.' (McGraw-Hill Books: New York).
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. 2009. Sistemática vegetal: um enfoque filogenético. Porto Alegre: Artmed, p. 355-359.
- Klein DE, Moreira Gomes V, Da Silva-Neto SJ, Da Cunha M. 2004. The structure of colleters in several species of *Simira* (Rubiaceae). *Annals of Botany* 94: 733-740.
- Kondo N, Kawashima M. 2000. Enhancement of the tolerance to oxidative stress in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings by UV-B irradiation: possible involvement of phenolic compounds and antioxidative enzymes. *Journal of Plant Research*, 113: 311-317.
- Konno K, Hirayama C, Nakamura M, Tateishi K, Tamura Y, Hattori M, Kohno K. 2004. Papain protects papaya trees from herbivorous insects: role of cysteine proteases in latex. *The Plant Journal* 37: 370-378.
- Konno K, Ono H, Nakamura M, Tateishi K, Hirayama C, Tamura Y, Kohno K. 2006. Mulberry latex rich in antidiabetic sugar-mimic alkaloids forces dieting on caterpillars. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:1337-1341.

Konno K. 2011. Plant latex and other exudates as plant defense systems: roles of various defense chemicals and proteins contained therein. *Phytochemistry* 72: 1510-1530.

Kraus JE, Arduin M. 1997. *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal. Seropédica*, Editora Universidade Rural.

Lersten NR. 1975. Colleter types in Rubiaceae, especially in relation to the bacterial leaf nodule symbiosis. *Botanical Journal of Linnean Society* 71:311-319.

Lima LR, Pirani JR. 2008. Three new species of *Croton* (Euphorbiaceae) from Brazil. *Kew Bull* 63:121–129.

Liu HF, Deng YF, Liao JP. 2013. Foliar trichomes of *Croton* L. (Euphorbiaceae: Crotonoideae) from China and its taxonomic implications. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy* 20: 85-94.

Lopes KLB, Thadeo M, Azevedo AA, Soares AA Meira RMSA. 2009. Articulated laticifers in the vegetative organs of *Mandevilla atrovioleacea* (Apocynaceae, Apocynoideae). *Botany* 87: 202-209.

Louro RP, Ortiz B, Santiago LJM. 2003. Leaf ultrastructure of *Croton compressus* Lam. (Euphorbiaceae). *Acta Microscópica* 12: 61–62.

Machado SR, Paleari LM, Paiva ÉAS, Rodrigues TM. 2015. Colleters on the inflorescence axis of *Croton glandulosus* (Euphorbiaceae): structural and functional characterization. *International Journal of Plant Sciences* 176: 86-93.

Mahlberg PG, Davis DG, Galitz DS, Manners GD. 1987. Laticifers and the classification of *Euphorbia*: the chemotaxonomy of *Euphorbia esula* L. *Botanical journal of the Linnean Society* 94: 165-180.

Mayer JLS, Cardoso-Gustavson P, Appezzato-da-Glória B. 2011. Colleters in monocots: new record for Orchidaceae. *Flora* 206:185–190.

McManus JFA. 1948. Histological and histochemical uses of periodic acid. *Stain Technology* 23: 99–108.

Medeiros D, Valle LDS, Esser HJ, Alves RJV. 2016. Floristic and taxonomic treatment of *Croton* subsect. *Medea* (Euphorbiaceae) from Brazilian campos rupestres. *Phytotaxa* 263:167–201.

- Meira RMSA, Miranda JDB, Coutinho IAC. 2020 . Anatomical reevaluation and novelties on the leaf marginal tooth glands in *Sapium glandulosum* (L.) Morong. (Euphorbiaceae): the importance of distinguishing colleters from nectaries. Plant ontogeny: studies, analyses and evolutionary implications. 1ed. New York: Nova Science Publishers, v. 1, p. 63-83.
- Metcalf CR, 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.
- Metcalf CR, Chalk L. 1979. Anatomy of the dicotyledons: systematic anatomy of the leaf and stem, vol I, 2nd edn. Oxford: Oxford University Press.
- Metcalf CR, Chalk L. 1983. Anatomy of the Dicotyledons. 2nd. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf CR. 1967. Distribution of latex in the plant kingdom. Economic Botany 21: 115-127.
- Miguel EC, Gomes VM, Oliveira MA, Cunha M. 2006. Colleters in *Bathysa nicholsonii* K. Schum. (Rubiaceae): ultrastructure, secretion protein composition, and antifungal activity. Plant Biology 8: 715-722.
- Moraes TMS, Rabelo GR, Alexandrino CR, Silva Neto SJ, Cunha M. 2011. Comparative leaf anatomy and micromorphology of Psychotria species (Rubiaceae) from the Atlantic Rainforest. Acta Botanica Brasilica 25: 178-190.
- Mott KA, Gibson AC, O'Leary JW. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. Plant, Cell and Environment 5: 455-460
- Nakata PA. 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. Plant Science 164: 901-909.
- O'Brien TPE, McCully ME. 1981. The study of plant structure principles and select methods. Melbourne, Termarcaphi Pty.
- Pearse AGE. 1968. 'Histochemistry: theoretical and applied. Vol. 2' 4<sup>a</sup>.ed. (Churchill Livingston, Edinburgh).
- Pereira APN, Riina R., Caruzo MBR. 2017. A New Species of *Croton* section *Lamprocroton* (Euphorbiaceae) from Southern Brazil. Systematic Botany 42: 830–834.

- Riina R, Berry PE, van Ee BW. 2009. Molecular phylogenetics of the dragon's blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): a polyphyletic assemblage unraveled. *Systematic Botany* 34(2): 360–374.
- Riina R, Cumbicus N, Feio AC, Cerón C E, Meira RMSA, Berry PE. 2015. A new species of dragon's blood *Croton* (Euphorbiaceae) from South America with singular inflorescences. *Webbia* 70: 187-192.
- Riina R, van Ee BW, Wiedenhoft AC, Cardozo A, Berry PE. 2010. Sectional rearrangement of arborescent clades of *Croton* (Euphorbiaceae) in South America: Evolution of arillate seeds and a new species, *Croton domatifer*. *Taxon* 59(4): 1147–1160.
- Rizzini CT. 1955. *Latim para botânicos*. Fundação Gonçalo Moniz, 226 p.
- Roshchina VV, Roshchina VD. 1993. *The secretory function of higher plants*. Berlin.
- Rudall PJ. 1987. Laticifers in Euphorbiaceae—a conspectus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 143-163.
- Rudall PJ. 1994. Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): homology and evolution. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 270–282.
- Rudall, P.J. 1989. Laticifers in vascular cambium and wood of *Croton* spp. (Euphorbiaceae). *IAWA Bulletin* 10: 379-383.
- Sá-Haiad B, Serpa-Ribeiro ACC, Barbosa NC, Pizzini D, Leal D de O, Senna Vale L, Santiago-Fernandes LDR. 2009. Leaf structure of species from three closely related genera from tribe *Crotoneae* Dumort. (Euphorbiaceae *s.s.*, Malpighiales). *Plant Systematics and Evolution* 283: 179-202.
- Salatino A, Salatino MLF, Negri G. 2007. Traditional uses, chemistry and pharmacology of *Croton* species (Euphorbiaceae). *J. Braz. Chem. Soc.* 18: 11-33.
- Secco R, Berry PE. 2010. *Croton borbensis*, a new species of Euphorbiaceae from white sands of Amazonian Brazil. *Brittonia* 62:116–119.
- Secco R. 2009. Uma nova espécie de *Croton* sect. *Geiseleria* (Euphorbiaceae) da Amazônia Oriental brasileira. *Revista Brasil. Bot.* 32: 249–252.
- Secco RS, Rosario AS, Berry PE. 2012. *Croton campinarensis* (Euphorbiaceae), a new species from eastern Amazonian Brazil. *Phytotaxa* 49: 1–5.

- Shimada T, Takagi J, Ichino T, Shirakawa M, Hara-Nishimura I. 2018. Plant vacuoles. *Annual review of plant biology* 69: 123-145.
- Smith FH, Smith EC. 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. *American Journal of Botany* 29: 464-471.
- Soares DA. 2013. Morfoanatomia foliar de espécies de *Croton* sect. *Luntia* (Euphorbiaceae) como contribuição para a taxonomia do gênero. Dissertação, Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- Sodré RC, De Sales MF, Berry PE, Da Silva M J. 2019b. Taxonomic synopsis of *Croton* section *Geiseleria* (Euphorbiaceae) in Brazil, including description of a new species. *Phytotaxa*, 417: 1-105.
- Sodré RC, de Souza AO, Alonso AA, da Silva MJ. 2019a. Molecular, morphological, and anatomical data support a new species of *Croton* sect. *Geiseleria* (Crotonoideae, Euphorbiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 305: 233-246.
- Solereder H. 1908. *Systematic Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Souza KF. Contribuições da anatomia foliar para a taxonomia da Tribo Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae). 2018. Tese (Doutorado em Botânica) - Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- Thakur HA, Patil DA. 2011. The foliar epidermal studies in some hitherto unstudied Euphorbiaceae. *Current Botany* 2:22-30
- Thiers B. 2020. *Index Herbariorum: Um diretório global de herbários públicos e funcionários associados*. New York, New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.
- Thomas V. 1991. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 68: 287-305.
- Ulloa CU, Acevedo-Rodríguez P, Beck S, Belgrano MJ, Bernal R, Berry PE, Brako L, Celis, M, Davidse G, Forzza RC, Gradstein SR. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614–1617.

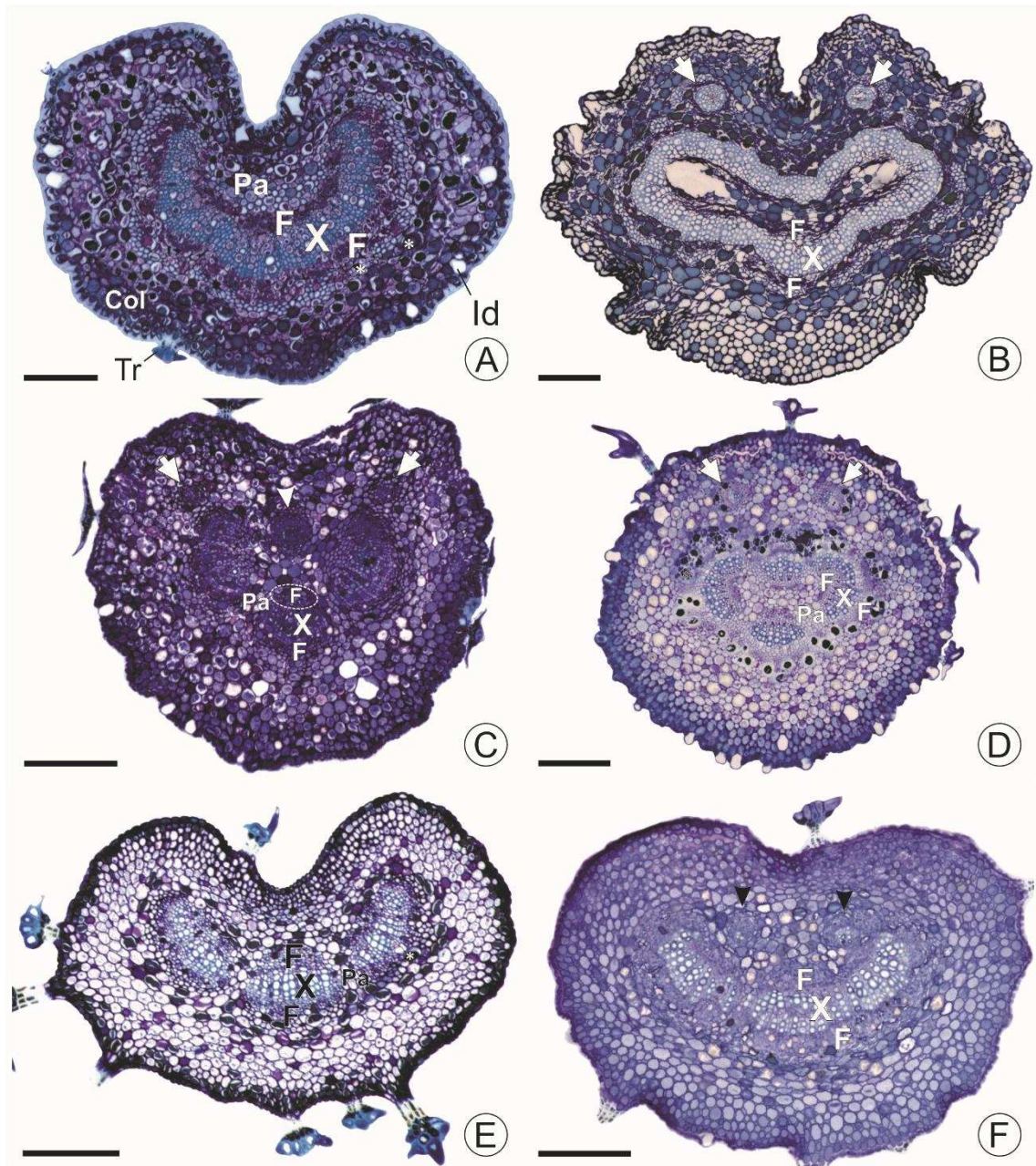
- van Ee BW, Berry PE, Riina R, Gutiérrez Amaro JE. 2008. Molecular phylogenetics and biogeography of the Caribbean-centered *Croton* subgenus *Moacroton* (Euphorbiaceae s.s.). *Botanical Review* 74: 132–165.
- van Ee BW, Riina R, Berry PE. 2011. A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 60: 1–33.
- Vasco A, Thadeo M, Conover M, Daly DC. 2014. Preparation of samples for leaf architecture studies, a method for mounting cleared leaves. *Applications in Plant Sciences* 9: 1- 4.
- Vega As, Castro Ma, Anderson Wr. 2002. Occurrence and phylogenetic significance of latex in the Malpighiaceae. *American journal of botany*, v. 89, n. 11, p. 1725-1729.
- Vitarelli NC, Riina R, Cassino, MF, Meira RMSA. 2016. Trichome-like emergences in *Croton* of Brazilian highland rock outcrops: Evidences for atmospheric water uptake. *Perspect Pl Ecol Evol Syst* 22:23–35.
- Vitarelli NC, Riina R, Caruzo MBR, Cordeiro I, Fuertes-Aguilar J, Meira RM. 2015. Foliar secretory structures in Crotonaeae (Euphorbiaceae): Diversity, anatomy, and evolutionary significance. *American Journal of Botany* 102: 833-847
- Vitarelli, CN. 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,
- Webster G.L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42(4): 793–823.
- Webster GL, Del-Arco Aguilar MJ, Smith B.A. 1996. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 41-57.
- Webster GL. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24: 593 – 601.
- Webster GL. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42(4): 793–823.

Webster GL. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 33-144.

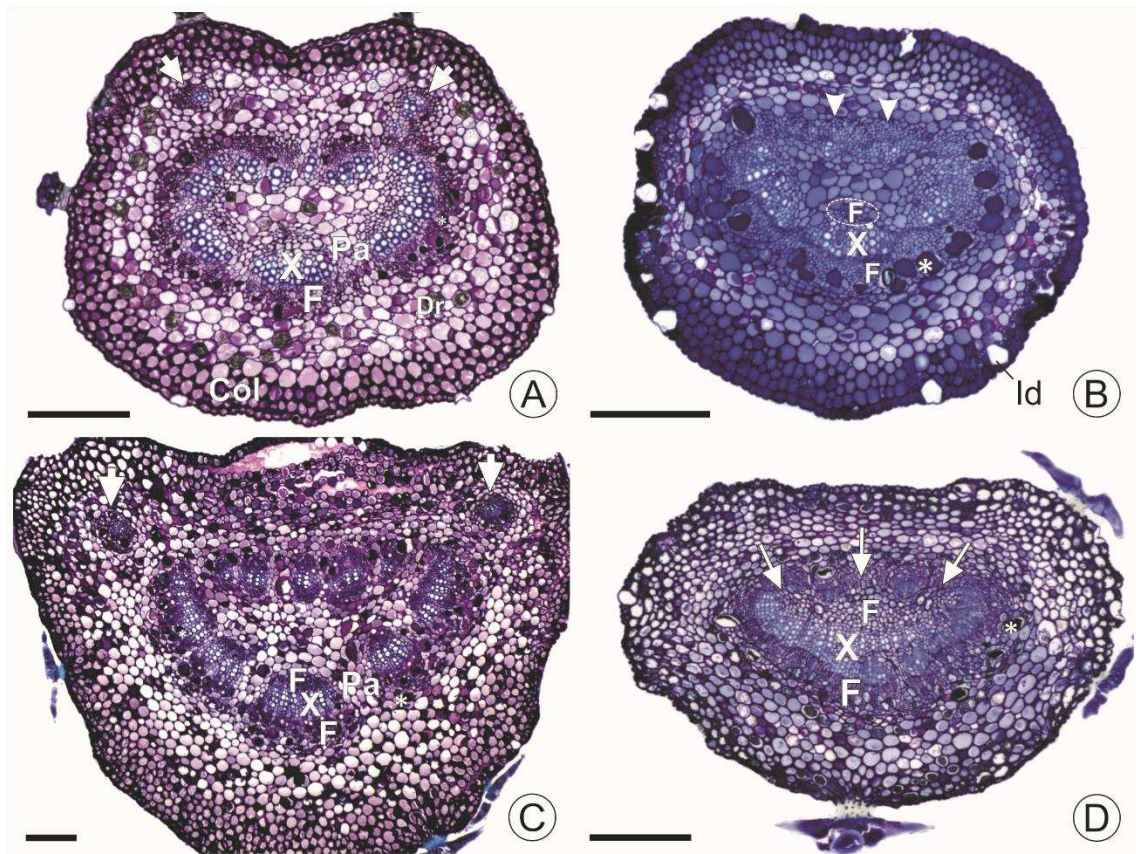
Wiedenhoef AC, Riina R, Berry PE. 2009. "Ray-intrusive" laticifers in species of *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae). *IAWA Journal* 30: 135-148.

Yoder LR, Mahlberg PG. 1976. Reactions of alkaloid and histochemical indicators in laticifers and specialized parenchyma cells of *Catharanthus roseus* (Apocynaceae). *American Journal of Botany* 63: 1167-1173

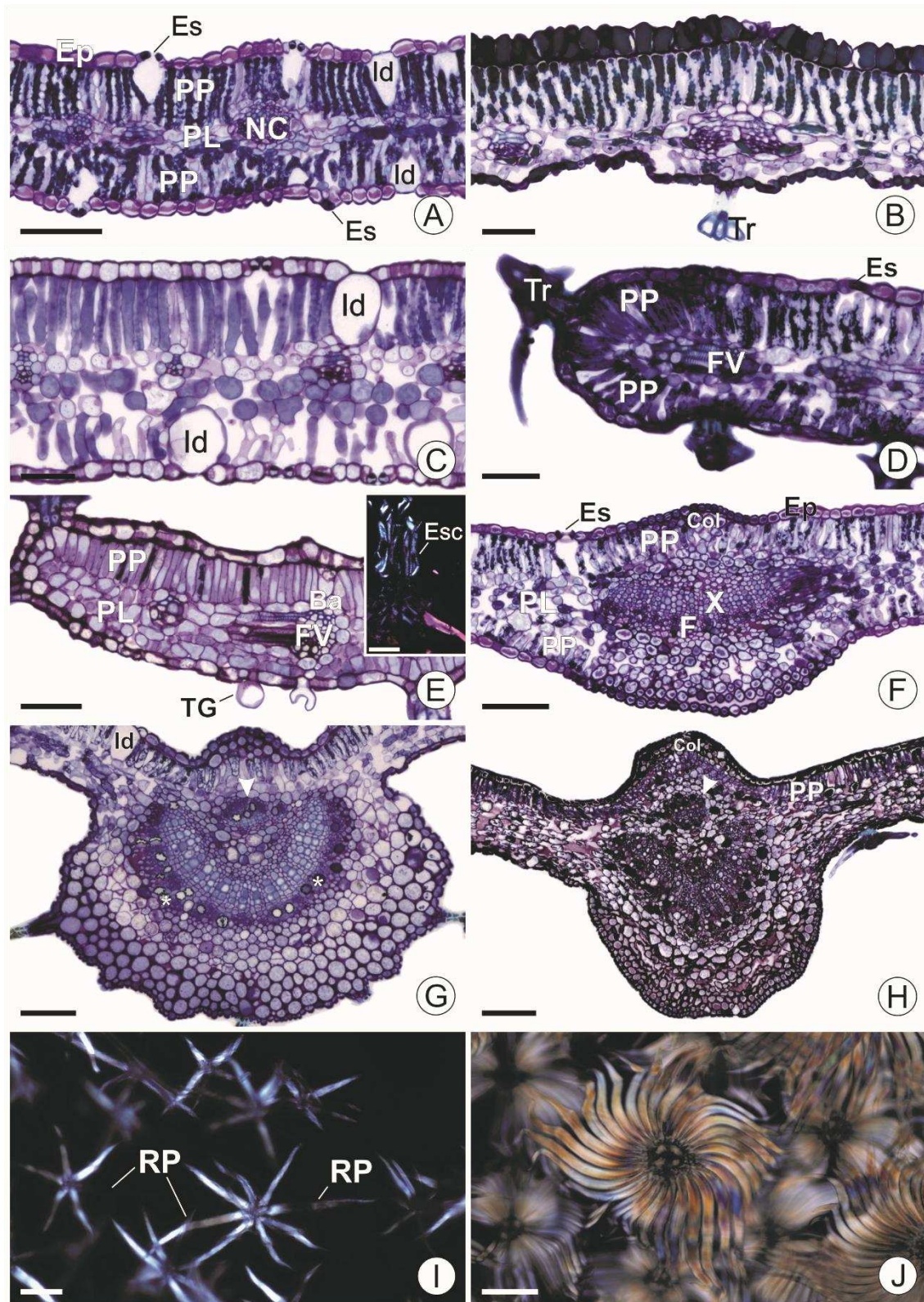
## **Figuras e Tabelas**



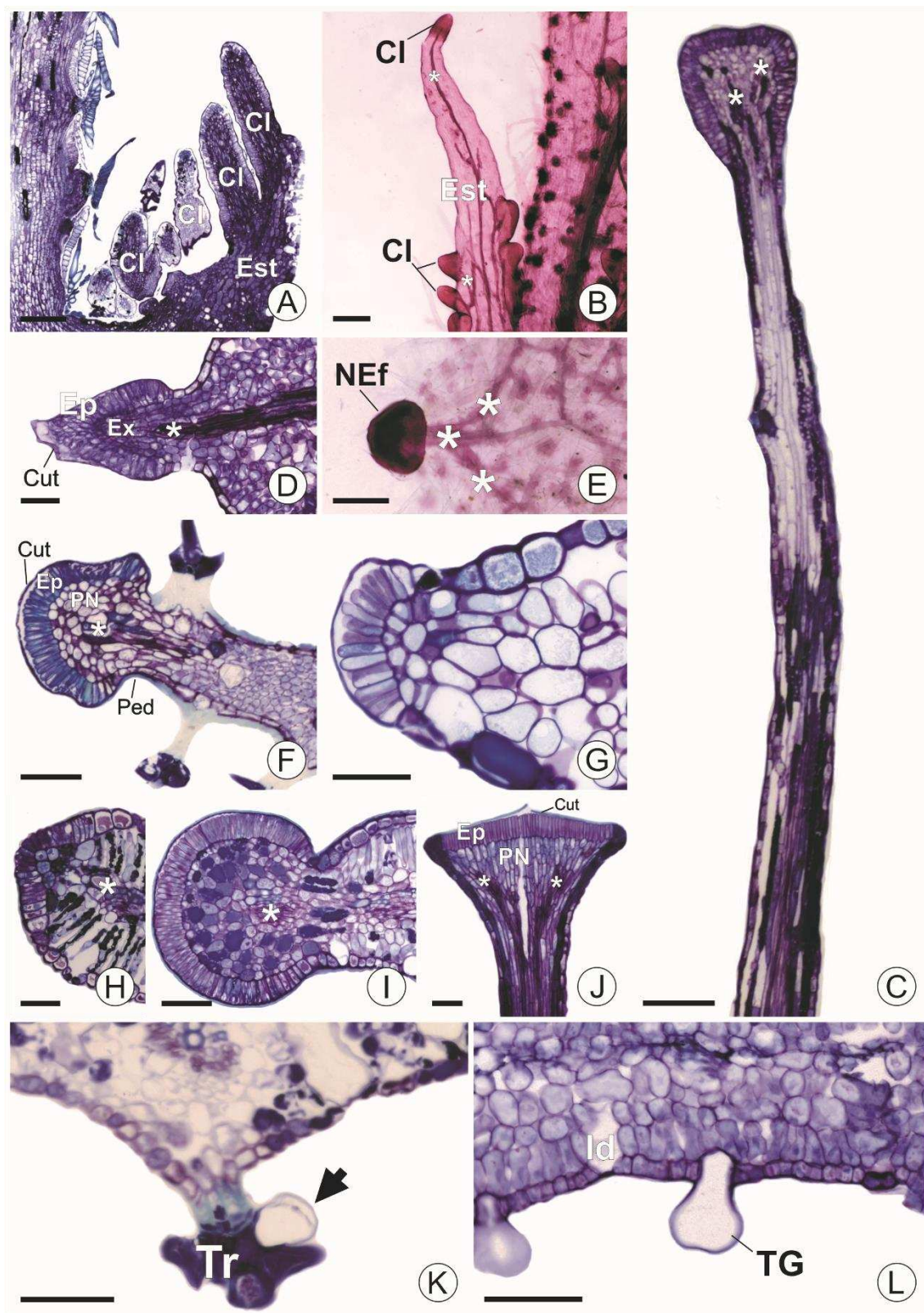
**Figura 1.** Formato, tipo de feixes e arranjo do sistema vascular nos pecíolos de *Croton* seção *Barhamia* observados em cortes transversais da porção mediana. Pecíolos com formato côncavo-convexo (A-C, E, F) e circular (D). A. Sistema vascular em arco aberto típico, com feixes bicolaterais, visualizados em *C. glutinosus*. B. Sistema vascular organizado em arco fechado típico, com feixes bicolaterais e um par de feixes acessórios em *C. longibracteatus*. C. Sistema vascular em arco aberto, os feixes são separados por parênquima, com um único feixe ocupando posição dorsal e um par de feixes acessórios em *C. glabellus*. D. Sistema vascular em arco fechado com feixes separados por parênquima e um par de feixes acessórios em *C. ameliae*. E. Sistema vascular em arco aberto com feixes separados por parênquima em *C. staechadis*. F. Sistema vascular em arco aberto e os feixes separados por parênquima com um par de feixes dorsais em *C. siderophyllus*. Abreviações: Pa = parênquima; F = floema; X = xilema; Col = colênquima; Id = idioblastos; Tr = tricoma; setas = feixes acessórios; cabeça de seta = feixes dorsais. Barras: A-F = 20  $\mu$ m.



**Figura 2.** Formato, tipo de feixes e arranjo do sistema vascular nos pecíolos observados em cortes transversais da porção mediana de *Croton* seções *Geiseleria* (A) e *Barhamia* (B-D). Pecíolos com formato côncavo-convexo (A) e plano-convexo (B-D). **A.** Sistema vascular em arco aberto com feixes separados por parênquima, extremidades convolutas e com um par de feixes acessórios em *C. acapulcensis*. **B.** Sistema vascular em arco aberto com feixes separado por parênquima, sendo o feixe mais proeminente bicolateral com um par de feixes dorsais em *C. fuscus*. **C.** Sistema vascular em arco fechado com todos os feixes separados por parênquima, apresentando um par de feixes acessórios em *C. sellowii*. **D.** Sistema vascular em arco fechado, mas apenas os feixes voltados para a face adaxial separados por parênquima em *C. guaritensis*. Abreviações: Pa = parênquima; F = floema; X = xilema; Dr = drusa; Col = colênquima; Id = idioblastos; seta curta = feixes acessórios; cabeça de seta = feixes dorsais; setas longas = parênquima entre os feixes. (\*) laticíferos. Barras: A-D = 20  $\mu$ m.

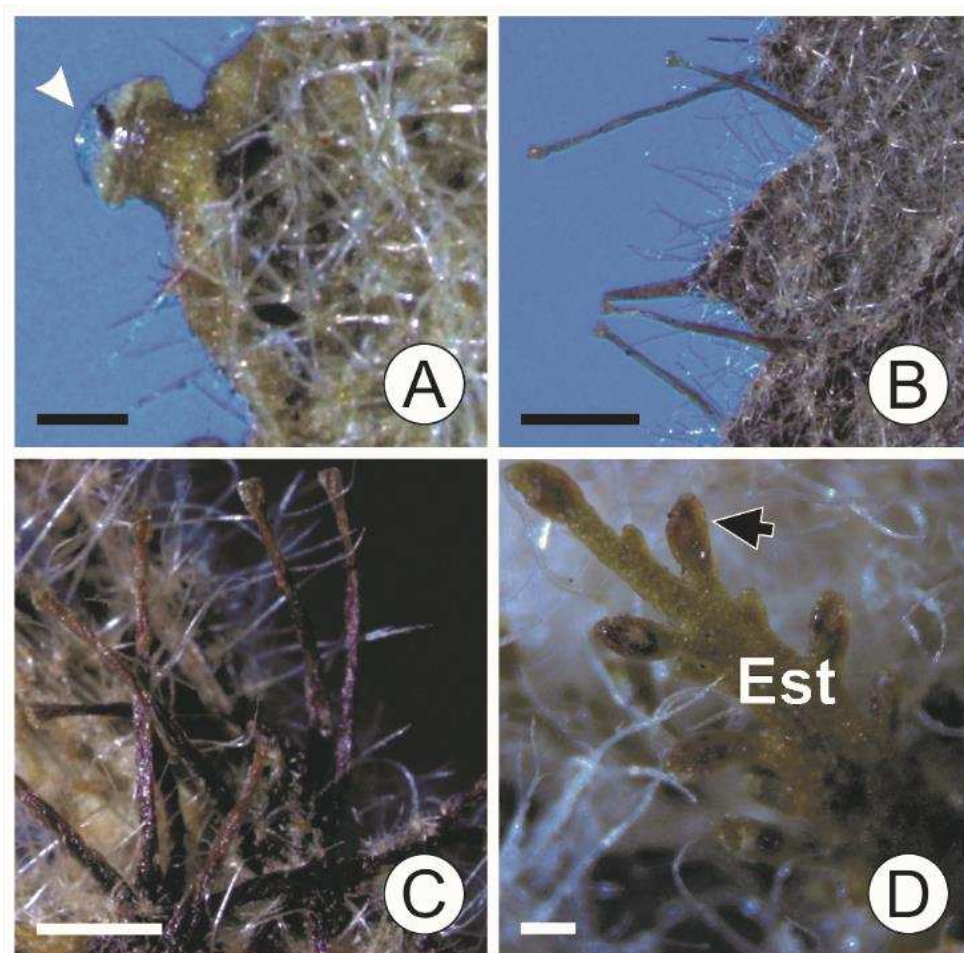


**Figura 3.** Descrição do mesofilo e da nervura central observados em cortes transversais (A-H) e diafanização (I, J) da lâmina foliar de *Croton* seções *Barhamia* (A-D, F-J) e *Julocroton* (E). **A.** Mesofilo isobilateral e folhas anfiestomáticas em *C. arlineae*, note o feixe colateral na nervura de maior porte e as células epidérmicas tabulares contendo mucilagem que corou de rosa pelo azul de toluidina. **B.** Mesofilo dorsiventral em *C. staechadis*, note as células epidérmicas colunares com conteúdo fenólico corado intensamente de verde pelo azul de toluidina. **C.** Mesofilo isobilateral em *C. fuscus*, note as células epidérmicas tabulares interrompidas por idioblastos que se estendem até o parênquima paliçádico. **D.** Margem foliar de *C. serratifolius* evidenciando o parênquima paliçádico contínuo. **E.** Margem foliar de *C. triqueter* evidenciando o parênquima paliçádico interrompido, note a extensão de bainha, e o detalhe da esclereide na inserção do tricoma visualizada sob luz polarizada. **F.** Nervura de maior porte com a face adaxial levemente convexa e parênquima paliçádico contínuo em *C. avulsus*. **G.** Nervura biconvexa com parênquima paliçádico contínuo e presença de um feixe dorsal em *C. siderophyllus*. **H.** Nervura biconvexa com parênquima paliçádico interrompido e a presença de um feixe dorsal em *C. sellowii*. **I.** Tricomas tectores estrelados em *C. heterodoxus* visualizados sob luz polarizada. **J.** Lepidotos com as células da ala parcialmente fundidas na base em *C. sellowii* visualizadas sob luz polarizada. Abreviações: Es = estômato; Ep = epiderme; Id = idioblasto; PP = parênquima paliçádico; NC = nervura central; PL = parênquima lacunoso; FV = feixe vascular; Ba = bainha do feixe; Esc = esclereíde; Col = colênquima; PL = parênquima lacunoso; RP = raio porrecto; cabeça de seta = feixe dorsal. Barras: A, F-J = 10 µm; B-E = 5 µm.

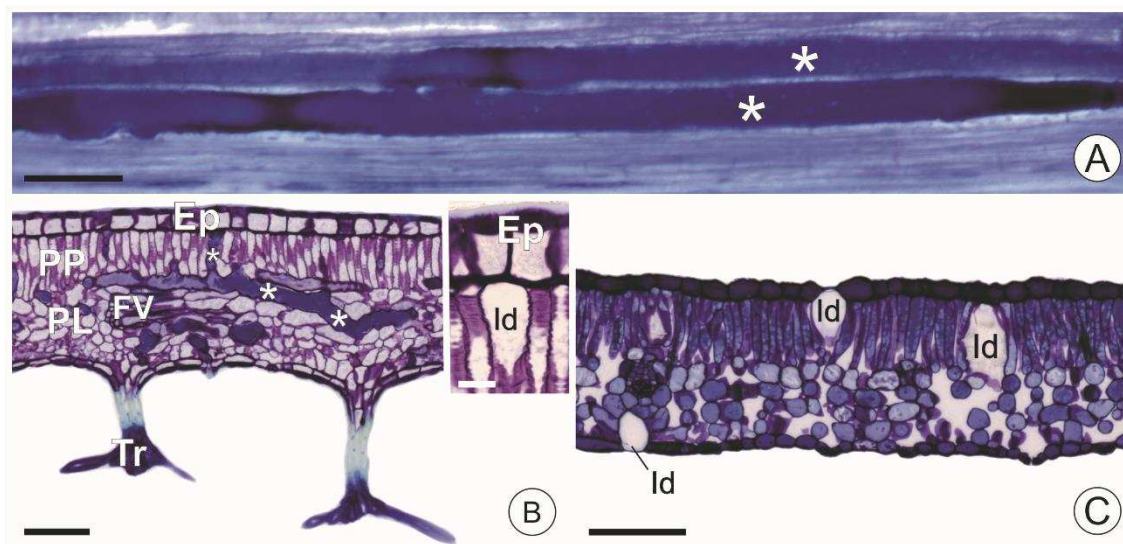


**Figura 4.** Descrição das estruturas secretoras nas estípulas (A-C) nas folhas (D-L) de *Croton* seções *Barhamia* (A-I, K, L) e *Geiseleria* (D, J), visualizadas em cortes longitudinais (A, C, D), transversais (F-L) e diafanizações (B, E). A. Estípulas modificadas em coléteres que são conspícuos, numerosos e do tipo padrão em *C. sellowii*. B. Coléteres do tipo padrão em *C. montividentis* evidenciando a vascularização xilemática e a porção secretora fortemente corada na extremidade. C. Nectário longo pedunculado em *C. catariae*, note a superfície secretora reta

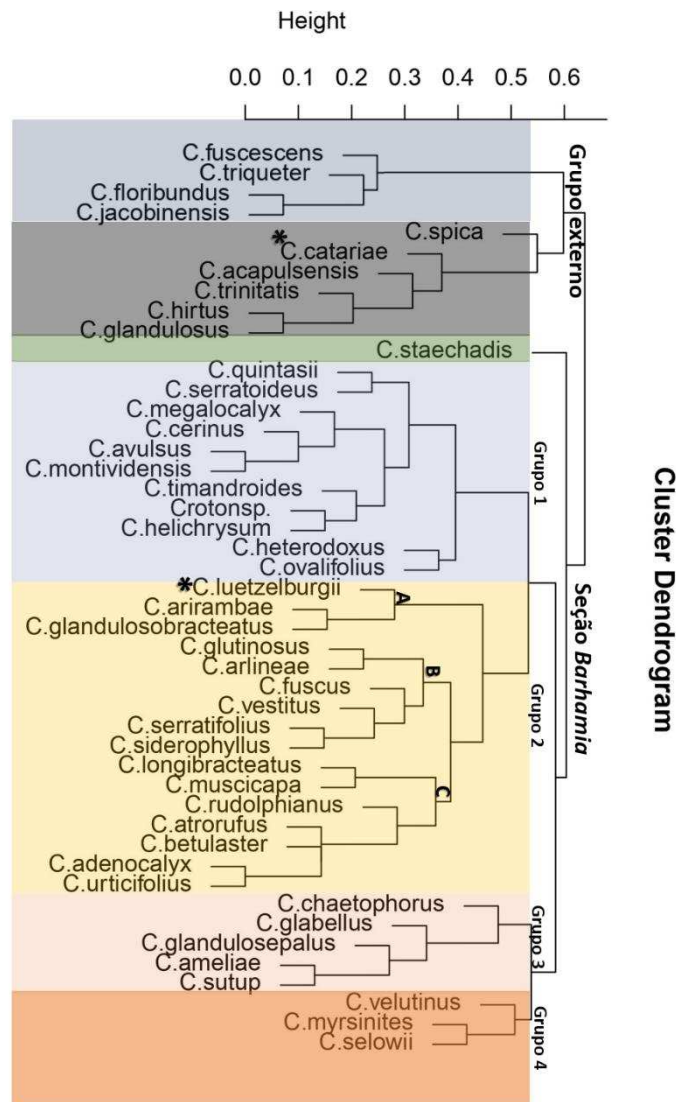
constituída de epiderme em paliçada e parênquima secretor subepidérmico. **D.** Coléter do tipo padrão no ápice dos dentes marginais de *C. hirtus*. **E, F.** Nectários curto pedunculados no ápice dos dentes de *C. glandulosobracteatus*, note a vascularização em **E** e a superfície secretora convexa formada por células em paliçada. **F. G-I.** Nectários sésseis na margem foliar de *C. betulaster* (**G**); *C. velutinus* (**H**); *C. glutinosus* (**I**). **J.** Nectários basilaminares/acropioclulares em *C. trinitatis*. **K.** Tricoma estrelado de *C. catariae* com idioblasto secretor na inserção do raio. **L.** Tricoma glandular unicelular na face abaxial de *C. spica*. Abreviações: Cl = coléter; Est = estípula; Cut = cutícula; Ep = epiderme; Ex = eixo parenquimático; NEf = Nectário extrafloral; PN = parênquima nectarífero; Id = idioblasto; TG = tricoma glandular; (\*) feixes vasculares; seta = idioblasto secretor. Barras: A-C, E, I = 10  $\mu\text{m}$ ; D, F-H, J-L = 5  $\mu\text{m}$ .



**Figura 5.** Forma e distribuição dos nectários (NEFs) e dos coléteres na folha de *Croton* seção *Barhamia* visualizados em esteriomicroscópio. (**A, B**) Nectários foliares e laminares, respectivamente, em *C. muscicapa* e *C. catariae* note a gota de secreção (**A**). **C.** NEFs estipulares em *C. catariae*. **D.** Coléteres estipulares em *C. heterodoxus*. Abreviações: Est = estípula; cabeça de seta = gota de secreção; Seta = coléteres. Barras: A, D = 200  $\mu\text{m}$ ; B, C = 100  $\mu\text{m}$ .



**Figura 6.** Caracterização das estruturas secretoras internas em *Croton* seção *Barhamia*, visualizadas em cortes longitudinal do caule (A) e transversais das lâminas foliares (B, C). **A.** Laticíferos não ramificados em *C. siderophyllus* (\*). **B.** Laticíferos ramificados em *C. velutinus* (\*), note o mesofilo dorsiventral e os tricomas escamiformes na face abaxial. **C.** Idioblastos secretores que se estendem do mesofilo dorsiventral até a epiderme em *C. sutup*. Abreviações: Ep = epiderme; PP = parênquima paliçádico; PL = parênquima lacunoso; FV = feixe vascular; Tr = tricoma; Id = idioblasto. Barras: A, B (detalhe B = 0,2  $\mu\text{m}$ ) = 5  $\mu\text{m}$ ; C = 10  $\mu\text{m}$ .



**Figura 7.** Análise de agrupamento (UPGMA) das espécies das seções *Barhamia*; *Geiseleria*; *Julocroton*; *Lasiogyne*; *Luetzelburgiorum*.

**Tabela 2.** Lista dos traços micromorfológicos utilizados na análise de similaridade.

- 
- 1- Margem reta
  - 2- Margem revoluta
  - 3- Parênquima paliçádico contínuo na margem
  - 4- Parênquima paliçádico interrompido na margem
  - 5- Células epidérmicas tabulares
  - 6- Células epidérmicas colunares/quadrículares
  - 7- Conteúdo mucilaginoso nas células epidérmicas
  - 8- Compostos fenólicos nas células epidérmicas
  - 9- Tricomas não secretores caducos
  - 10- Tricomas não secretores persistentes
  - 11- Folhas anfiestomáticas
  - 12- Folhas hipoestomáticas
  - 13- Folhas anfi-hipoestomáticas
  - 14- Nectários extraflorais (NEFs)
  - 15- NEFs na margem foliar
  - 16- NEFs estipulares
  - 17- NEFs distribuídos na lâmina foliar
  - 18- NEFs marginais no ápice dos dentes
  - 19- NEFs marginais na base/entre os dentes
  - 20- NEFs basilaminares/acropeciolares
  - 21- NEFs séssil ou curto pedunculado
  - 22- NEFs longo pedunculado
  - 23- Coléteres na margem/ápice dos dentes e vascularizados
  - 24- Coléteres na margem/ápice dos dentes e avascularizados
  - 25- Laticíferos ramificados
  - 26- Laticíferos não ramificados
  - 27- Idioblastos voltados para a face adaxial
  - 28- Idioblastos voltados para a face abaxial
  - 29- Epiderme da face adaxial interrompida por idioblastos secretores
  - 30- Epiderme da face abaxial interrompida por idioblastos secretores
  - 31- Tricomas secretores na face adaxial
  - 32- Tricomas secretores na face abaxial
  - 33- Tricomas secretores na face abaxial da nervura
  - 34- Mesofilo isobilateral
  - 35- Mesofilo dorsiventral
  - 36- Extensão de bainha
  - 37- Esclereídes na base dos tricomas e atravessando o mesofilo
  - 38- Nervura biconvexa
  - 39- Nervura com a face adaxial reta a levemente convexa
  - 40- Nervura reta em ambas as faces
  - 41- Parênquima paliçádico contínuo na nervura
  - 42- Parênquima paliçádico interrompido na nervura
  - 43- Nervura com sistema vascular organizados em arco aberto
  - 44- Nervura com sistema vascular organizados em arco fechado
  - 45- Nervura com feixe dorsal
  - 46- Nervura com feixes acessórios
  - 47- Pecíolo côncavo-convexo em secção transversal
  - 48- Pecíolo Plano-convexo em secção transversal
  - 49- Pecíolo com sistema vascular organizado em arco aberto

- 50- Pecíolo com sistema vascular organizado em arco aberto com extremidades convoluta
  - 51- Pecíolo com sistema vascular organizado em arco fechado
  - 52- Pecíolo com sistema vascular organizado em arco aberto com feixes separados
  - 53- Pecíolo com sistema vascular organizado em arco fechado com todos os feixes separados
  - 54- Pecíolo com sistema vascular organizado em arco fechado com os feixes da face adaxial separados
  - 55- Pecíolo com feixes vasculares colaterais
  - 56- Pecíolo com feixes vasculares bicolaterais
  - 57- Pecíolo apenas com o feixe vascular de maior porte bicolateral
  - 58- Pecíolo com um par de feixes acessórios
  - 59- Pecíolo com um par de feixes dorsais
  - 60- Pecíolo com um feixe dorsal
-