

**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO**

**MAYCON DE SOUSA SILVA**

**CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DAS GLÂNDULAS  
FOLIARES DE *Rosa luciae* Franch. & Rochebr. ex Crép (ROSACEAE)**

**RIO VERDE - GO  
2022**

MAYCON DE SOUSA SILVA

**CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DAS GLÂNDULAS  
FOLIARES DE *Rosa lucieae* Franch. & Rochebr. ex Crép (ROSACEAE)**

Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação, apresentado à disciplina TCC, do curso de Licenciatura em Ciências Biológicas do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – campus Rio Verde, como requisito parcial para a obtenção do título de graduação.

Orientadora: Valdnéia Casagrande Dalvi  
Coorientador: Alex Batista Moreira Rios

RIO VERDE - GO

Sistema desenvolvido pelo ICMC/USP  
Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
**Sistema Integrado de Bibliotecas - Instituto Federal Goiano**

SSI586 Silva, Maycon de Sousa  
c CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DAS  
GLÂNDULAS FOLIARES DE *Rosa lucieae* Franch. &  
Rochebr. ex Crép (ROSACEAE) / Maycon de Sousa Silva;  
orientadora Valdneá Casagrande Dalvi; co-orientador  
Alex Batista Moreira Rios. -- Rio Verde, 2022.  
26 p.

TCC (Graduação em Licenciatura em Ciências  
Biológicas) -- Instituto Federal Goiano, Campus Rio  
Verde, 2022.

1. coléteres. 2. dentes foliares. 3. Rosaceae. 4.  
secreção pegajosa. 5. tricomas glandulares. I. Dalvi,  
Valdneá Casagrande, orient. II. Rios, Alex Batista  
Moreira, co-orient. III. Título.



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL  
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA  
INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Ata nº 19/2022 - GGRAD-RV/DE-RV/CMPRV/IFGOIANO

### ATA DE DEFESA DE TRABALHO DE CURSO

Ao quarto dia do mês de abril de 2022, às oito hora e trinta minutos, reuniu-se a banca examinadora composta pelos docentes: Valdneá Casagrande Dalvi (orientadora), Marcela Thadeo e Valéria Ferreira Fernandes, para examinar o Trabalho de Curso intitulado "Caracterização morfoanatômica e histoquímica das glândulas foliares em *Rosa lucieae* Franch. & Rochebr. ex Crép (Rosaceae)" do estudante Maycon de Sousa Silva, Matrícula nº 2018202220530036 do Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas do IF Goiano - Campus Rio Verde. A palavra foi concedida ao estudante para a apresentação oral do TC, houve arguição do candidato pelos membros da banca examinadora. Após tal etapa, a banca examinadora decidiu pela APROVAÇÃO do estudante. Ao final da sessão pública de defesa foi lavrada a presente ata que segue assinada pela orientadora, em nome dos demais membros da banca.

*(Assinado Eletronicamente)*

Valdneá Casagrande Dalvi

Orientadora

#### Observação:

( ) O(a) estudante não compareceu à defesa do TC.

Documento assinado eletronicamente por:

- Maycon de Sousa Silva, 2018202220530036 - Discente, em 12/04/2022 13:00:14.
- Valdneá Casagrande Dalvi, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 04/04/2022 11:18:23.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 04/04/2022. Para comprovar sua autenticidade, faça a leitura do QRCode ao lado ou acesse <https://suap.ifgoiano.edu.br/autenticar-documento/> e forneça os dados abaixo:

Código Verificador: 374557  
Código de Autenticação: 91585fe057



INSTITUTO FEDERAL GOIANO  
Campus Rio Verde  
Rodovia Sul Goiana, Km 01, Zona Rural, None, RIO VERDE / GO, CEP 75901-970  
(64) 3620-5600

## TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610, de 19 de fevereiro de 1998, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano a disponibilizar gratuitamente o documento em formato digital no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

### IDENTIFICAÇÃO DA PRODUÇÃO TÉCNICO-CIENTÍFICA

- Tese (doutorado)  Artigo científico  
 Dissertação (mestrado)  Capítulo de livro  
 Monografia (especialização)  Livro  
 TCC (graduação)  Trabalho apresentado em evento

Produto técnico e educacional - Tipo:

Nome completo do autor:

Maycon de Sousa Silva

Matrícula:

2018202220530036

Título do trabalho:

CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DAS GLÂNDULAS FOLIARES De Rosa lucieae French & Pacheco ex Crisp (ROSACEAE)

### RESTRIÇÕES DE ACESSO AO DOCUMENTO

Documento confidencial:  Não  Sim, justifique:

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIF Goiano: 18 / 04 / 2022

O documento está sujeito a registro de patente?  Sim  Não

O documento pode vir a ser publicado como livro?  Sim  Não

### DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO-EXCLUSIVA

O(a) referido(a) autor(a) declara:

- Que o documento é seu trabalho original, detém os direitos autorais da produção técnico-científica e não infringe os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade;
- Que obteve autorização de quaisquer materiais incluídos no documento do qual não detém os direitos de autoria, para conceder ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano os direitos requeridos e que este material cujos direitos autorais são de terceiros, estão claramente identificados e reconhecidos no texto ou conteúdo do documento entregue;
- Que cumpriu quaisquer obrigações exigidas por contrato ou acordo, caso o documento entregue seja baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano.

Rio Verde - Goiás

Local

12 / 04 / 2022

Data

*Maycon de Sousa Silva*

Assinatura do autor e/ou detentor dos direitos autorais

Ciente e de acordo:

*Daldréia Passagrande Vitor*

Assinatura do(a) orientador(a)

## **AGRADECIMENTOS**

À minha esposa e melhor amiga por sempre estar sempre comigo, mesmo nos momentos mais difíceis e que estive mais ausente durante a graduação;

Ao meu pai por me amar incondicionalmente mesmo com DNA diferente do meu. Obrigado por se orgulhar da minha trajetória nos estudos e, principalmente, por ter feito da minha infância o melhor momento da minha vida, proporcionando-me as lembranças mais felizes. Apesar de não estar aqui para presenciar este momento tão especial, eu sei que ficaria muito orgulhoso de ver onde estou hoje;

À minha mãe por toda ajuda ao longo de todos os anos da minha vida e por sempre me apoiar em todas as minhas decisões;

À minha orientadora profa. Dra. Valdneá Casagrande Dalvi por todo o conhecimento, profissionalismo e amizade. Sua ajuda foi essencial para o meu desenvolvimento profissional na academia e para a construção desse trabalho;

À Roberta Silva Teixeira por sempre tirar do seu tempo para me ensinar muitas técnicas no laboratório que não seriam possíveis seguindo rigorosamente o protocolo;

Ao Alex Batista Moreira Rios pelas dicas na técnica de diafanização, montagem de exsicata e principalmente na escrita científica;

À Bianca El Ajouz por me ensinar a cortar os bloquinhos;

Aos outros colegas do laboratório que ajudaram de alguma forma;

Aos meus amigos Alanna Pereira, Kárita Mariana, Raniel Arcanjo e Vitor Gabriel, que conheci na instituição, muito obrigado pela amizade e parceria ao longo da graduação. Os dias foram mais descontraídos ao lado de vocês.

Aos laboratórios de Anatomia Vegetal e Sistemática e Ecologia Vegetal do Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, pela infraestrutura e materiais metodológicos; e ao Laboratório Multiusuário de Microscopia de Alta Resolução (LabMic) e o Centro Regional de Desenvolvimento Tecnológico e Inovação (CRTI) na Universidade Federal de Goiás (UFG) pela preparação e análises de amostras em microscopia eletrônica de varredura.

Ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, e todos os professores do curso de Licenciatura em Ciências Biológicas pelos ensinamentos.

Gratidão a todos.

## RESUMO

SILVA, MAYCON DE SOUSA. **Caracterização morfoanatômica e histoquímica das glândulas foliares de *Rosa lucieae* Franch. & Rochebr. ex Crép (Rosaceae).** Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) – Licenciatura em Ciências Biológicas. Instituto Federal Goiano - campus Rio Verde. Rio Verde, Goiás, 2022.

Secreções estão comumente presentes em plantas vasculares e podem ser constituídas por uma diversidade de metabólitos secundários e/ou primários. Secreções pegajosas em plantas, constituídas por resinas ou mucilagens, podem ser produzidas por tricomas glandulares ou coléteres. Em Rosaceae, estruturas secretoras como tricomas glandulares, coléteres e hidatódios foram registradas em diferentes espécies. Nosso estudo oferece uma descrição morfoanatômica das glândulas foliares de *Rosa lucieae*, desvendando a identidade e função secretora dessas glândulas. Para isso, folhas de *R. lucieae* foram coletadas em diferentes estágios de desenvolvimento e submetidas a técnicas usuais de microscopia de luz, incluindo testes histoquímicos e microscopia eletrônica de varredura. Foram identificados dois tipos de glândulas foliares: o tipo I, denominado coléteres; e o tipo II, os tricomas glandulares. Os coléteres apresentam um eixo parenquimático envolto por uma epiderme secretora em paliçada e uma cutícula espessa. O pedúnculo pode ou não estar presente. Esse tipo de glândula ocorre associada aos dentes foliares ou entre os dentes e nas margens das estípulas e podem ser caducas nas folhas expandidas. Por outro lado, os tricomas glandulares são persistentes, apresentam um pedúnculo de tamanho variável e uma epiderme secretora recoberta por uma cutícula delgada. São encontrados na base do folíolo, peciólulo, raque, pecíolo e nas margens das estípulas. Os coléteres secretam predominantemente mucilagem e os tricomas glandulares secretam lipídios e terpenos. A atividade secretora dos coléteres é predominante nos primórdios foliares, mantendo os folíolos unidos e protegendo meristemas e folhas da dessecação. Os tricomas glandulares, por sua vez, mantêm a atividade secretora nos diferentes estágios de desenvolvimento foliar, protegendo as diferentes regiões da folha contra patógenos e herbívoros.

**Palavras-chave:** coléteres, dentes foliares, Rosaceae, secreção pegajosa, tricomas glandulares

## ABSTRACT

SILVA, MAYCON DE SOUSA. **Morphoanatomical and histochemical characterization of foliar glands in *Rosa lucieae* Franch. & Rochebr. ex Crép (Rosaceae).** Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) – Licenciatura em Ciências Biológicas. Instituto Federal Goiano - Campus Rio Verde. Rio Verde Goiás, 2022.

Secretions are commonly present in vascular plants and may consist of a variety of secondary and/or primary metabolites. Sticky secretions in plants, consisting of resins or mucilages, can be produced by glandular trichomes or colleters. In Rosaceae, secretory structures such as glandular trichomes, colleters and hydathodes have been recorded in different species. Our study offers a morphoanatomical description of the leaf glands of *Rosa lucieae*, revealing the identity and secretory function of these glands. For this, leaves of *R. lucieae* were collected at different stages of development and submitted to usual light microscopy techniques, including histochemical tests and scanning electron microscopy. Two types of leaf glands were identified: type I, called colleters; and type II, glandular trichomes. The colleters have a parenchymal axis surrounded by a palisade secretory epidermis and a thick cuticle. A stalk may or may not be present. This type of gland is associated with leaf teeth or occurs on teeth and on the margins of stipules and may be deciduous on expanded leaves. On the other hand, glandular trichomes are persistent, have a stalk of variable size and a secretory epidermis covered by a thin cuticle. They are found at the base of the leaflet, petiolule, rachis, petiole and on the margins of the stipules. Colleters predominantly secrete mucilage and glandular trichomes secrete lipids and terpenes. The secretory activity of the colleters is predominant in the leaf primordia, keeping the leaflets together and protecting meristems and leaves from desiccation. The glandular trichomes, in turn, maintain secretory activity at different stages of leaf development, protecting different regions of the leaf against pathogens and herbivores.

**Keywords:** colleters, leaf teeth, Rosaceae, sticky secretion, glandular trichomes

## LISTA DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 1</b> - Morfologia dos folíolos de <i>Rosa lucieae</i> evidenciando a ocorrência de dentes foliares.....                                     | 6  |
| <b>Figura 2</b> - Morfologia das glândulas do tipo II em diferentes posições da folha de <i>Rosa lucieae</i> .....                                     | 7  |
| <b>Figura 3</b> - Micromorfologia das glândulas associadas aos dentes foliares de <i>Rosa lucieae</i> nos diferentes estágios de desenvolvimento. .... | 9  |
| <b>Figura 4</b> - Micromorfologia das glândulas foliares de <i>Rosa lucieae</i> .....  | 10 |
| <b>Figura 5</b> - Caracterização anatômica das glândulas foliares de <i>Rosa lucieae</i> . ....  | 12 |
| <b>Figura 6</b> - Testes histoquímicos das glândulas do tipo I associadas aos dentes foliares de <i>Rosa lucieae</i> .....                             | 13 |
| <b>Figura 7</b> - Testes histoquímicos das glândulas do tipo II em <i>Rosa lucieae</i> . ....  | 14 |

## SUMÁRIO

|          |   |           |
|----------|---|-----------|
| <b>1</b> | <b>INTRODUÇÃO</b> .....   | <b>1</b>  |
| <b>2</b> | <b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....  | <b>3</b>  |
| 2.1      | <i>Material Vegetal</i> .....   | 3         |
| 2.2      | <i>Microscopia Eletrônica de Varredura</i> .....                        | 4         |
| 2.3      | <i>Microscopia de luz e histoquímica</i> .....                          | 4         |
| <b>3</b> | <b>RESULTADOS</b> .....   | <b>5</b>  |
| 3.1      | <i>Aspectos morfológicos das glândulas foliares</i> .....               | 5         |
| 3.2      | <i>Aspectos micromorfológicos das glândulas foliares</i> .....          | 7         |
| 3.3      | <i>Aspectos anatômicos das glândulas foliares</i> .....                 | 11        |
| 3.4      | <i>Composição da secreção</i> .....                                     | 11        |
| <b>4</b> | <b>DISCUSSÃO</b> .....  | <b>14</b> |
| 4.1      | <i>Classificação das glândulas e implicações sistemáticas</i> .....     | 14        |
| 4.2      | <i>Tempo de secreção, composição da secreção e função ecológica</i> ... | 17        |
| <b>5</b> | <b>CONCLUSÕES</b> .....   | <b>19</b> |
| <b>6</b> | <b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....                                 | <b>19</b> |

## 1 INTRODUÇÃO

Secreções estão comumente presentes em plantas vasculares e podem ser constituídas por uma diversidade de metabólicos secundários e/ou primários (Fahn 1979, 1988; Bennett e Wallsgrove 1994), os quais desempenham papéis ecológicos bem definidos (Prado e Demarco 2018). Secreções pegajosas como resinas e mucilagens são amplamente reportadas (Jung-Mendaçolli e Bernacci 1997; Paiva 2009; Garcia et al. 2014; Sadala-Castilho et al. 2016; Macêdo et al. 2016; Demarco 2017).

Resinas são misturas de substâncias, que incluem terpenoides, flavonoides e lipídios. Sua composição de terpenos difere dos óleos essenciais (Roshchina e Roshchina 1993) pois, enquanto os óleos essenciais contêm terpenoides de baixa massa molecular (principalmente monoterpenos C10 e sesquiterpenos C15) (Gupta et al. 2012), as resinas consistem em terpenoides de alto peso molecular voláteis e não voláteis (Croteau e Johnson 1983). Assim, as resinas exercem diversas funções nas plantas, incluindo deterrência de herbívoros e atração de polinizadores (Duke 1991; Lerdaun et al. 1994; Paré e Tumlinson 1999; Singaas 2000). Em virtude de sua consistência viscosa, auxiliam ainda na dispersão de certos frutos (Heinrich et al. 2002) sendo capazes de prevenir o ataque de insetos, fungos e bactérias nos órgãos aéreos da planta (Roshchina e Roshchina 1993).

Mucilagens são ácidos complexos e/ou polímeros polissacarídicos neutros de alto peso molecular (Fahn 1988). Apresentam ampla distribuição nas plantas, formando soluções coloidais que em contato com a água tornam-se viscosas (Priolo De Lufano e Caffini 1981; Baas e Gregory 1985; Roshchina e Roshchina 1993). Podem atuar como fontes de alimento, na proteção de estruturas ou corpos em desenvolvimento, na proteção contra radiação, na proteção contra herbivoria, como adesivo na dispersão de sementes, na regulação da germinação de sementes, na captura de insetos por plantas carnívoras, como lubrificante de pontas de raízes em crescimento e, em interações raiz-microrganismo (Fahn 1979; Baas e Gregory 1985; Roshchina e Roshchina 1993; Paiva 2009; Mayer *et al.* 2011; Tresmondi *et al.* 2017; Almeida e Paiva 2019; Teixeira *et al.* 2021; Amiri *et al.* 2021).

Quanto à posição, as estruturas secretoras são classificadas em externas e internas (Esau 1953; Appezzato-da-Glória e Carmello-Guerreiro 2006). Duas estruturas secretoras externas comumente estão correlacionadas com a produção de secreções pegajosas: os tricomas glandulares e os coléteres. Tricomas glandulares,

originadas da protoderme, podem ser encontrados em toda a parte aérea da planta e são uma importante fonte de substâncias lipofílicas, ou seja, gorduras, ceras, óleos essenciais e resinas (Maffei et al. 1989; Muravnik e Shavarda 2012; Lu et al. 2021). No entanto, a secreção geralmente contém polissacarídeos e proteínas (Paiva e Martins 2011; Tozin e Rodrigues 2019), alcaloides (Munien et al. 2015) ou compostos fenólicos (Jachula et al. 2018), que protegem as plantas contra herbívoros e patógenos.

Coléteres são estruturas secretoras que produzem uma substância viscosa, constituída por mucilagens ou por uma mistura de mucilagem, terpenos e proteínas, que lubrifica e protege as gemas em início de desenvolvimento (Fahn 1979; Thomas 1991; Paiva 2009; Almeida e Paiva 2019). Embora predominem na face adaxial de estípulas, pecíolos e lâminas foliares, brácteas, bractéolas, cálice e corola (Thomas 1991; Mayer et al. 2011; Macêdo et al. 2016; Almeida e Paiva 2019) estudos recentes têm destacado presença de coléteres associados aos dentes foliares em diferentes grupos de plantas (Gonzalez e Tarragó 2009; Paiva 2012; Chin et al. 2013; Mercadantes-Simões e Paiva 2013; Vitarelli et al. 2015; Fernandes et al. 2016; Rios et al. 2020). Além dos coléteres, duas outras glândulas são comumente encontradas associadas aos dentes foliares, os hidatódios (Feild et al. 2005; Gonçalves et al. 2020; Rios e Dalvi 2020; Rios et al. 2020) e os nectários extraflorais (Leitão et al. 2002; Thadeo et al. 2008; Meira et al. 2020; Rios et al. 2020).

A distinção de tricomas glandulares e coléteres nem sempre é clara. Dependendo da estrutura e composição do exsudato, os tricomas podem receber denominações funcionais, como nectários, que produzem néctar, e coléteres, que secretam mucilagem (Fahn 1979). Por outro lado, os coléteres receberam, ao longo do tempo, diferentes nomes, incluindo tricomas glandulares (Paiva 2009; Mayer et al. 2011; Machado et al. 2013; Oliveira et al. 2017). Segundo alguns autores, o termo 'coléter' é melhor utilizado em um contexto funcional, pois apenas a composição química e a função da glândula são consideradas em sua caracterização (Thomas 1991; Mayer et al. 2011, 2013; Ribeiro et al. 2017), ou seja, os coléteres estão envolvidos na proteção dos meristemas e no desenvolvimento dos órgãos.

Rosaceae compreende cerca de 2800–3500 espécies distribuídas em 100 gêneros (Simpson 2006; Potter et al. 2007; Judd et al. 2008; Chen et al. 2020). Estudos moleculares suportam três subfamílias: Rosoideae Juel com aproximadamente 2000 espécies, Amygdaloideae Arnott com cerca de 1000 espécies

e Dryadoideae Arnott com pouco mais de 30 espécies (Potter *et al.* 2007; Xiang *et al.* 2016; Chen *et al.* 2020).

Diferentes glândulas são reportadas em folhas de Rosaceae: tricomas glandulares foram descritos para as folhas de *Rubus idaeus* L. (Chwil e Kostryco 2020), *Rosa rugosa* Thunb. (Hashidoko *et al.* 2001), *Potentilla* L. (Faghir *et al.* 2011) e *Rosa* spp. L. (Adumitresei e Gostin 2016); nectários extraflorais em *Prunus marginata* Dunn, *Prunus mume* Sieb e Zucc., *Prunus persica* (L.) Batsch, *Prunus phaeosticta* (Hance) Maxim. e *Prunus salicina* Lindl.; e coléteres foram registrados para *Prunus* spp. L. (Chin *et al.* 2013), *Mespilus germanica* L., *Amelanchier* sp. Medik., *Aronia mitschurinii* A. Skvorts. et Maitulina e *Crataegus sanguinea* Pall (Kumachova *et al.* 2021). Ademais, os registros da gutação em Rosaceae, documentados a mais de um século, foram realizados inclusive para o gênero *Rosa* L. (Burgerstein 1904). A gutação consiste na eliminação do excesso de água e soluções aquosas do interior da planta por meio da folha, através de estruturas conhecidas como hidatódios (Schooley 1997; Roshchina e Roshchina 1993; Chen e Chen 2016). A descrição sobre a anatomia dos hidatódios em Rosaceae é escassa e muitos trabalhos se referem à estrutura apenas como glândula (Kellner *et al.* 2012).

Assim, diante das diversas funções atribuídas às secreções pegajosas e a ocorrência de tricomas glandulares, coléteres e registros de gutação em espécies de Rosaceae, objetivamos: (i) Caracterizar a morfoanatomia das glândulas foliares de *Rosa lucieae* Franch. & Rochebr. ex Crép; (ii) Identificar a composição química da secreção através de análises histoquímicas; (iii) Comparar a atividade secretora das glândulas ao longo do desenvolvimento foliar e (iv) Identificar a natureza dessas glândulas.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Material Vegetal

Uma população de *R. lucieae* cultivada no campus do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, campus Rio Verde (Estado de Goiás, Brasil), Brasil (17°48'15"S 50°54'24"W – 750 m de altitude) foi utilizada para coleta de material vegetal. Ramos floridos foram coletados, secos e depositados na coleção do herbário do Instituto Federal Goiano, campus Rio Verde, Goiás, Brasil (IFRV) (IFRV 1256).

Amostras foliares em diferentes estágios de desenvolvimento (primórdios foliares, folhas expandidas e senescentes) (Fig. 1) foram fixadas em FAA

(formalina:ácido acético:etanol 70%, 1:1:18 em volume) por 48 horas e posteriormente desidratadas e armazenado em etanol a 70% (Johansen 1940).

## 2.2 *Microscopia Eletrônica de Varredura*

Para estudos micromorfológicos, fragmentos das margens dos folíolos, peciólulo, raque, estípulas e pecíolo, armazenados em etanol 70% (nos três estágios de desenvolvimento da folha) foram desidratados em série crescente de etanol até 100%, secos em ponto crítico com CO<sub>2</sub> (Bozzola e Russel 1992) utilizando o sistema de secagem de amostra pelo ponto crítico de CO<sub>2</sub> (Autosamdri®, 815, Series A, Tousimi Research Corporation, Rockville, Maryland 20852, USA), montada em stubs usando fita dupla face e revestida com ouro em um Denton Vacuum (Desk V, Denton Vacuum LLC, Moorestown, Nova Jersey, EUA). As observações e fotografias foram realizadas utilizando um microscópio eletrônico de varredura (Jeol, JSM – 6610, Tóquio, Japão) equipado com Espectroscopia de Raios-X Dispersivos de Energia (EDS Thermo Scientific NSS Spectral Imaging, Tóquio, Japão) no Laboratório Multiusuário de Microscopia de Alta Resolução (LabMic) da Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.

## 2.3 *Microscopia de luz e histoquímica*

Para avaliar a presença, distribuição e a caracterização anatômica das glândulas foliares, parte das amostras do material armazenado em etanol (incluindo margens dos folíolos, peciólulo, raque, estípulas e pecíolo) foi submetida à diafanização com 10% de hidróxido de sódio e 20% de hipoclorito de sódio (Arnott 1959). Outra parte foi desidratada em série etílica para inclusão em resina de 2-hidroxietil metacrilato (Leica Instruments, Heidelberg, Alemanha) seguindo a recomendação do fabricante ou em terc-butanol para inclusão em parafina (Johansen 1940) com dimetilsulfóxido (Histosec Merck, Darmstadt, Alemanha). Cortes paradermicos (dentes foliares) e transversais (demais regiões da folha) com 5–7 µm foram obtidos usando o micrótomo rotativo (Modelo 1508R, Logen Scientific, China).

Os cortes de material embebido em resina foram corados com azul de toluidina a pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964) e as lâminas foram montadas com bálsamo do Canadá. Os cortes do material embebido em parafina foram submetidos aos seguintes testes histoquímicos: Xylidine Ponceau, para proteínas (O'Brien e McCully 1981); Sudan III, para lipídios estruturais (Pearse 1980) e autofluorescência em luz UV, para compostos

fenólicos totais (Roshchina *et al.* 2017). As lâminas foram montadas com bálsamo do Canadá ou água. Reações com Sudan III, para lipídios estruturais (Pearse 1980); NADI, para identificar os óleos essenciais, óleo-resinas, ou uma mistura de ambos (David e Carde 1964) e vermelho neutro sob fluorescência, para lipídios totais (Kirk 1970) foram realizados em amostras de material fresco, cortadas à mão livre com o auxílio de uma lâmina de barbear. Testes com vermelho de rutênio para pectinas (Johansen 1940) e reação de ácido periódico-Schiff (PAS) para detecção de polissacarídeos totais (McManus 1948) foram realizados em amostras frescas e embebidas. As observações foram feitas em microscópio de luz (LEICA DM500, Heerbrugg, Suíça) e as fotografias em fotomicroscópio Olympus (BX61, Tóquio, Japão) equipado com sistema de captura de imagem (câmera DP-72) no Laboratório de Anatomia Vegetal do IF Goiano, campus Rio Verde, Goiás, Brasil.

### 3 RESULTADOS

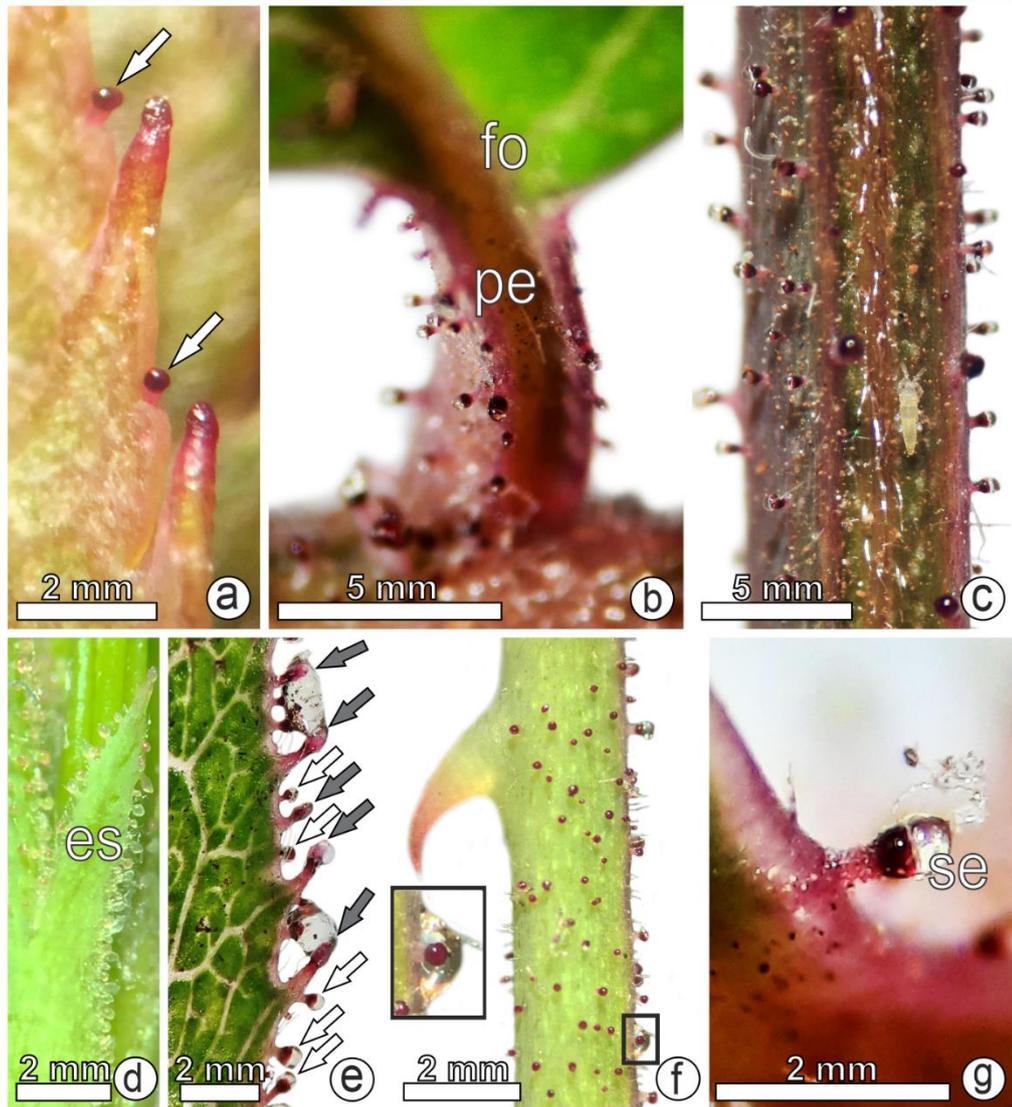
#### 3.1 Aspectos morfológicos das glândulas foliares

Foram observadas variações na morfologia e na coloração das folhas/folíolos bem como na textura da secreção e permanência da atividade secretora ao longo do desenvolvimento foliar (Fig. 1). Nos primórdios foliares as glândulas marginais, associadas aos dentes, são translúcidas e rapidamente adquirem uma coloração avermelhada (Fig. 1a). No estágio seguinte, logo após emergirem, os folíolos se mantêm fechados (Fig. 1b, c) com as glândulas completamente avermelhadas. Antes da completa expansão foliar, as glândulas marginais, associadas aos dentes são facilmente visualizadas (Fig. 1d). A secreção dessas glândulas, transparente (Fig. 1e) e pegajosa (Fig. 1f), mantém os folíolos fechados. Nas folhas expandidas (Fig. 1g), a secreção, quando presente, se torna enrijecida (Fig. 1h) e as glândulas adquirem uma coloração amarronzada/enegrecida (Fig. 1i).

Além das glândulas associadas aos dentes, glândulas entre os dentes (Fig. 2a), na nervura central da face abaxial do folíolo, no peciólulo (Fig. 2b, g), na raque (Fig. 2c), nas estípulas (Fig. 2d, e) e no pecíolo (Fig. 2f) foram observadas. Essas glândulas também apresentam o mesmo padrão de coloração (Fig. 2d, e), no entanto, não mantêm a coloração avermelhada nos folíolos expandidos. A secreção extravasada é pegajosa (Fig. 2f, g) e permanece nos folíolos mais velhos.



**Figura 1** - Morfologia dos folíolos de *Rosa luciae* evidenciando a ocorrência de dentes foliares. Imagens em campo (**a-d, g**) e em estereomicroscópio (**e, f, h, i**). **a.** Glândulas marginais mudando de translúcidas para uma cor avermelhada no estágio mais jovem dos folíolos. **b.** Folíolos (fo) após emergirem. **c.** Folíolo com margens unidas. **d.** Folíolo em expansão, com glândulas associadas aos dentes (círculos brancos). **e.** Secreção (se) liberada pela glândula associada ao dente. **f.** Aspecto pegajoso da secreção. **g.** Folíolos expandidos. **h.** Detalhe da glândula no folíolo expandido. **i.** Glândulas enegrecidas nos folíolos expandidos.



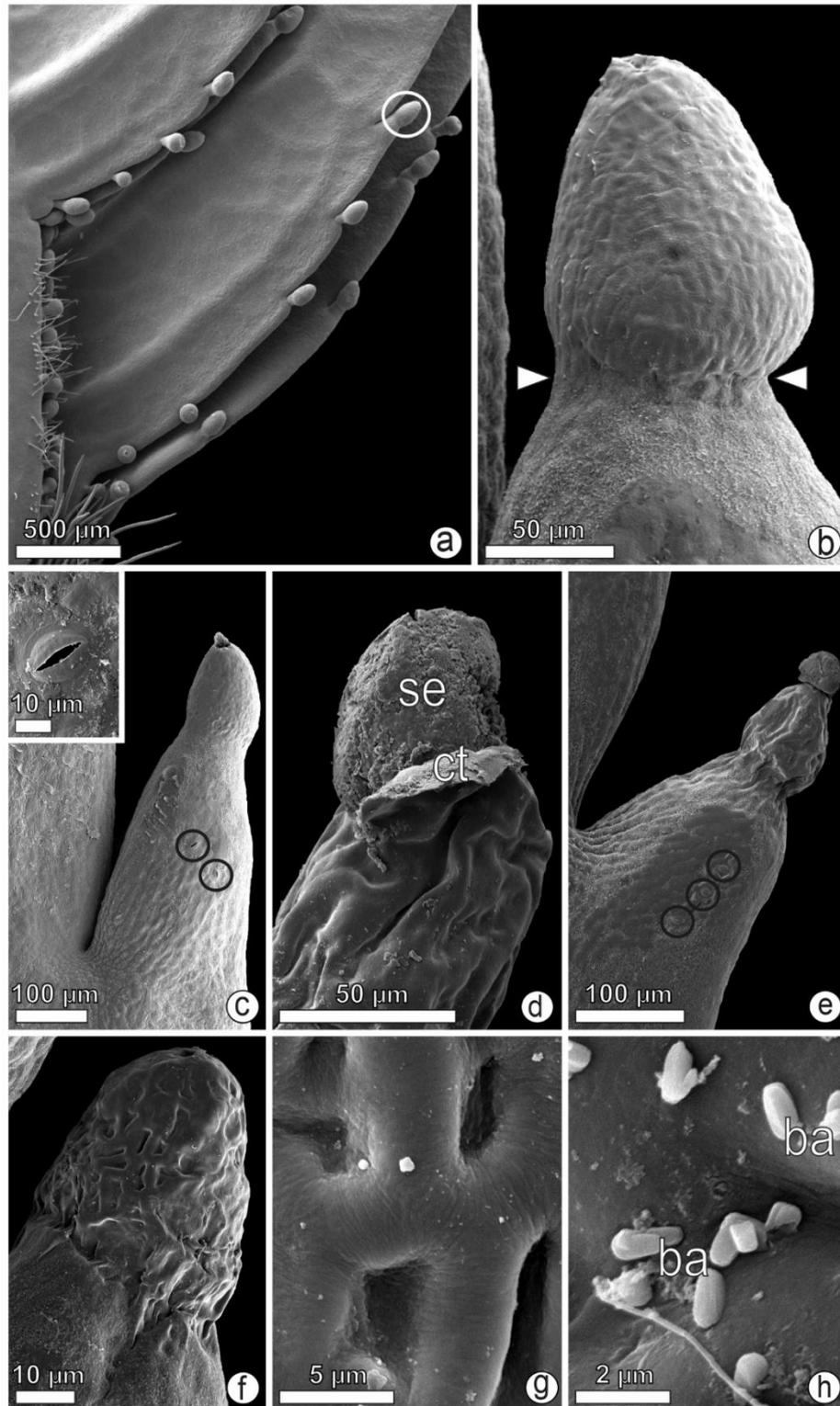
**Figura 2** - Morfologia das glândulas do tipo II em diferentes posições da folha de *Rosa luciae*. Imagens em estereomicroscópio. **a.** Glândulas (setas brancas) entre os dentes em primórdio foliar. **b.** Glândulas no peciólulo (pe), abaixo do folíolo (fo). **c.** Glândulas do longo da raque. **d.** Estípulas (es) com glândulas marginais translúcidas em folhas jovens. **e.** Glândulas do tipo I (setas cinzas) e II nas estípulas de folha expandida. **f.** Peciolo com detalhe da glândula de coloração avermelhada recoberta por secreção. **g.** Secreção (se) liberada no ápice da glândula do peciólulo em folha expandida.

### 3.2 Aspectos micromorfológicos das glândulas foliares

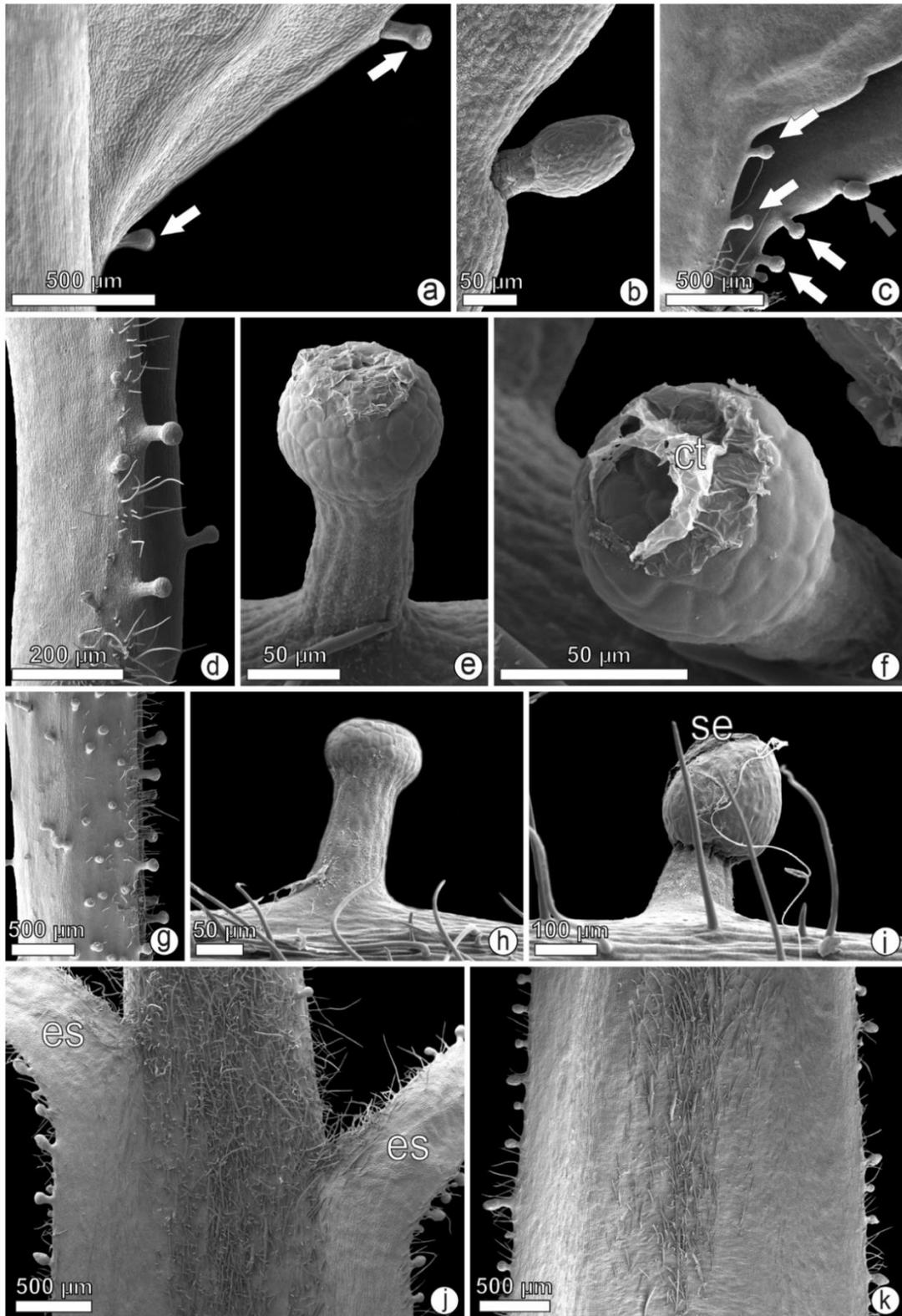
Os dentes foliares ocorrem ao longo da margem foliolar, exceto na base dos folíolos (Fig. 2d, 3a). As glândulas no ápice dos dentes (tipo I) são evidentes nos primórdios foliares, se mantém nos folíolos expandidos (Fig. 3b) e permanecem na maioria dos dentes das folhas senescentes. Formam um *contínuo-dente-glândula*, no entanto, uma leve constrição pode ser observada nos folíolos expandidos (Fig. 3b). Essas glândulas possuem uma cabeça secretora cônica (Fig. 3b). Nas glândulas das folhas expandidas observa-se rompimento da cutícula, formando aberturas na porção

apical (Fig. 3c). Acúmulo de secreção extravasada é comum (Fig. 3d-e), a qual pode ser vista em campo ou estereomicroscópio. Ao longo do dente observam-se alguns estômatos concentrados (Fig. 3c, e) diferenciando essa região das demais porções do limbo foliar. Na maioria dos dentes das folhas expandidas observa-se um murchamento da glândula (Fig. 3f) acarretando ondulações na superfície (Fig. 3g). Nesse estágio, bactérias são comuns na secreção (Fig. 3h).

Dois tipos de glândulas foram encontrados na base dos folíolos onde os dentes estão ausentes (Fig. 4a-c), entre os dentes (Fig. 2a), no peciólulo (Fig. 4d-f), ao longo da raque (Fig. 4g-i), no pecíolo (Fig. 2e) e nas estípulas (Fig. 4j, k). Estas foram denominadas de glândulas tipo I (semelhante às glândulas associadas aos dentes) e glândulas do tipo II. As glândulas do tipo I apresentaram um pedúnculo curto e uma cabeça secretora variando de cônica (Fig. 4b, i). Ocorrem associadas aos dentes estipulares, na base dos folíolos e entre alguns dentes. Por outro lado, a glândula do tipo II possui um pedúnculo curto ou longo (cerca de  $\frac{1}{2}$  de comprimento da cabeça secretora) e uma cabeça secretora ovada ou clavada (Fig. 4e, h). Esse tipo ocorre com exclusividade no peciólulo (Fig. 4d), ao longo da raque (Fig. 4g), no pecíolo (Fig. 2e) e raramente é encontrada entre os dentes (Fig. 2a).



**Figura 3** - Micromorfologia das glândulas associadas aos dentes foliares de *Rosa luciae* nos diferentes estágios de desenvolvimento. **a.** Visão geral das glândulas na porção basal dos folíolos jovens. Observe na margem a glândula do tipo I associada ao dente (círculo branco) e as outras glândulas marginais. **b.** Detalhe da glândula associada ao dente em folha expandida. Observe a constrição (cabeça de seta branca) entre o dente e a glândula. **c.** Rompimento cuticular no ápice da glândula. Observe os estômatos (círculos pretos) ao longo do dente. **d.** Rompimento da cutícula (ct) e liberação da secreção (se). **e.** Dente foliar com secreção no ápice da glândula e estômatos. **f.** Enrugamento da glândula em folha expandida. **g.** Detalhe da superfície rugosa da glândula. **h.** Bactérias (ba) na superfície da glândula.



**Figura 4** - Micromorfologia das glândulas foliares de *Rosa luciae*. **a.** Glândulas (setas brancas) na margem do limbo. **b.** Glândula do tipo I com cabeça glandular clavata e pedúnculo curto. **c.** Glândulas do tipo I (seta cinza) e II (setas brancas) nas margens da base do folíolo. **d.** Glândulas no peciólulo. **e.** Detalhe da glândula evidenciando o pedúnculo longo e a cabeça secretora ovada. **f.** Rompimento cuticular (cu). **g.** Glândulas na raque. **h.** Pedúnculo da glândula do tipo II apresentando cerca de  $\frac{1}{2}$  de comprimento da cabeça secretora. **i.** Glândula do tipo I com secreção (se) visível. **j.** Estípulas (es). **k.** Detalhe da estípula com glândulas nas margens.

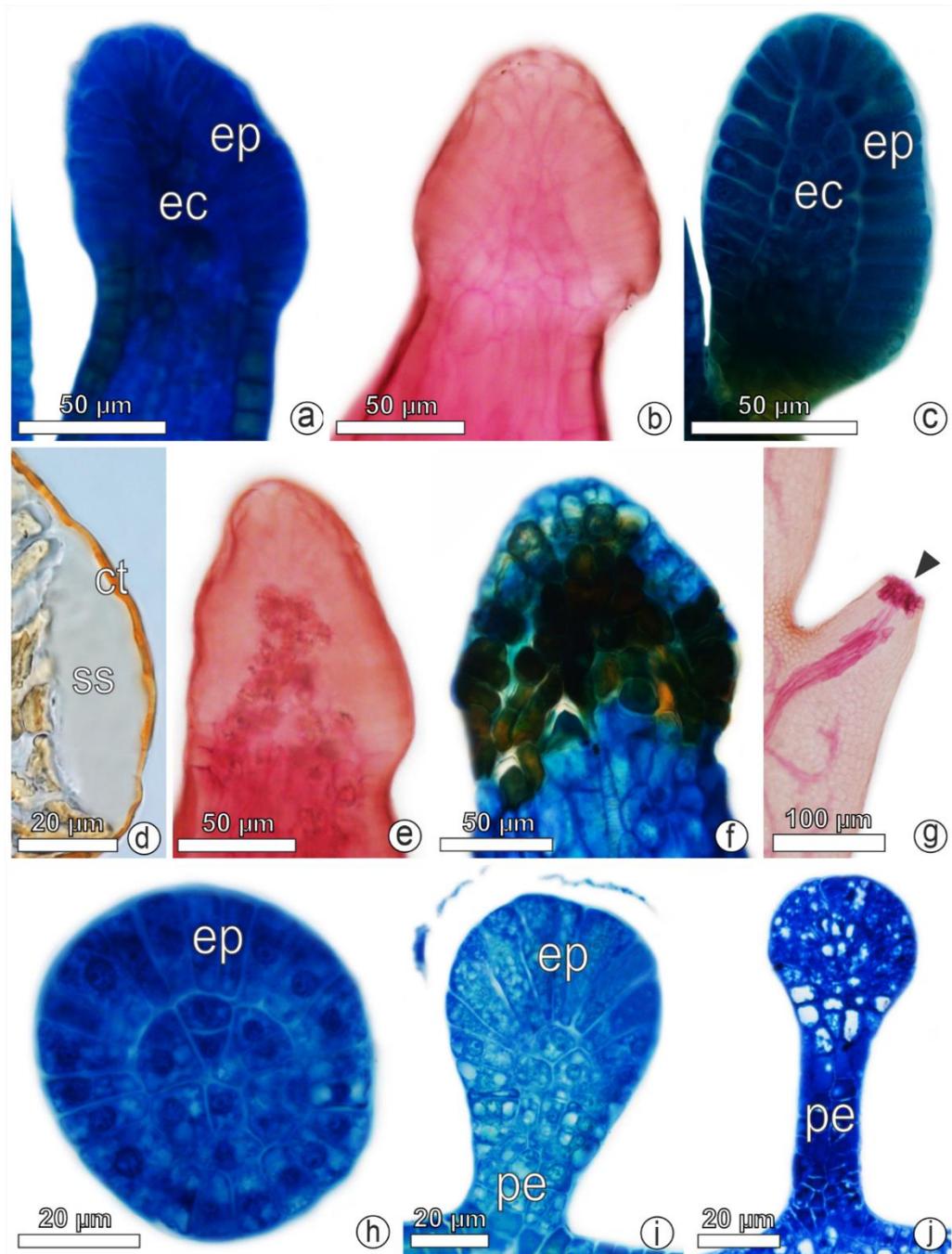
### 3.3 Aspectos anatômicos das glândulas foliares

As glândulas do tipo I apresentam uma porção dilatada com eixo central parenquimático, circundada por epiderme secretora unisseriada em paliçada (Fig. 5a-c) e cutícula espessa (Fig. 5d). Drusas ocorrem nas células parenquimáticas do eixo central (Fig. 5e). Também foi constatado, nas glândulas associadas aos dentes, acúmulo de compostos fenólicos nas células do eixo central e na região basal, especialmente nas folhas expandidas e nas folhas senescentes, formando uma zona de abscisão (Fig. 5f). Como resultado da abscisão da glândula do tipo I, uma cicatriz pode ser observada na região apical do dente foliar em folhas senescentes (Fig. 5g). Por outro lado, as glândulas do tipo II, possuem uma epiderme secretora em paliçada (Fig. 5g, h) e um pedúnculo curto ou longo (Fig. 5h, i). Essas glândulas estão presentes em todos os estágios de desenvolvimento. Ambas as glândulas são avascularizadas.

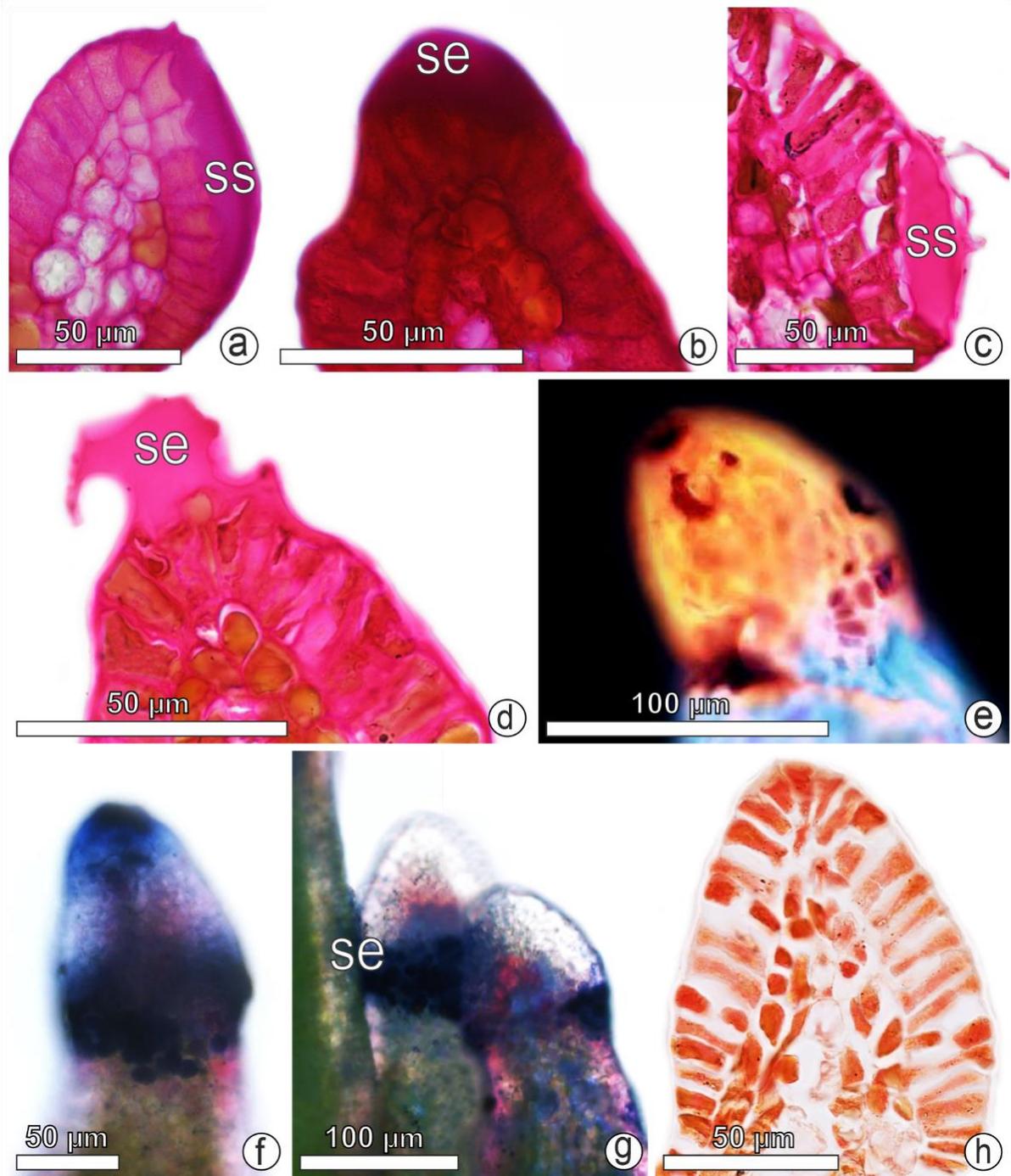
### 3.4 Composição da secreção

As glândulas do tipo I, associadas aos dentes, secretam predominantemente polissacarídeos os quais foram comprovados pelos testes com PAS (Fig. 6a, b) e vermelho de rutênio (Fig. 6c, d). Outros compostos como lipídeos (Fig. 6e), terpenos (Fig. 6f, g) e proteínas (Fig. 6h) também são comuns na secreção. A secreção nas folhas jovens é transparente e pegajosa mantendo os folíolos fechados pelas margens. A secreção liberada na porção apical das glândulas ainda é evidente nas folhas expandidas. No entanto, em folhas senescentes, a secreção, quando visível, se torna enrijecida. A secreção é liberada via rompimento da cutícula (Fig. 3f). A composição da secreção é a mesma para as glândulas do tipo I que ocorrem entre os dentes, na base do folíolo e nas estípulas.

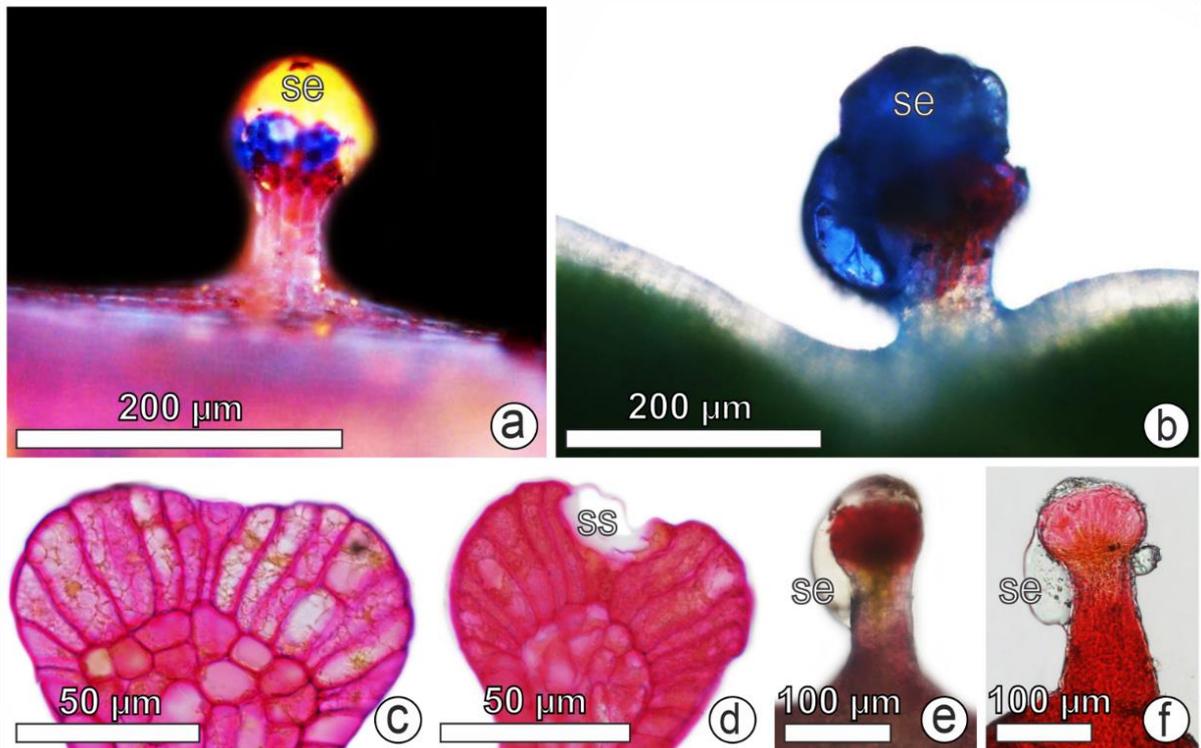
Por outro lado, as glândulas do tipo II secretam predominantemente lipídeos (Fig. 7a) e terpenos (Fig. 7b), não sendo detectada a presença de mucilagens (Fig. 7c-e) e proteínas (Fig. 7f) na secreção.



**Figura 5** - Caracterização anatômica das glândulas foliares de *Rosa lucieae*. Glândula do tipo I (a-f) e II (h-j). Cortes paradérmicos (a, c, d, f, i, j) e transversais (h). Corados com azul de toluidina (a, c, f, h-j), dente foliar diafanizado (b, e, g) e submetido a Sudan III (d). a. Glândula do tipo I associada ao dente foliar com uma cabeça glandular constituída por um eixo central (ec) de células parenquimáticas, cobertas por uma epiderme secretora (ep) unisseriada com células em paliçada. b. Glândula associada ao dente. c. Glândula do tipo I localizada entre os dentes foliares. Observe que a anatomia é similar às glândulas associadas aos dentes. d. lipídios estruturais evidenciado uma cutícula (ct) espessa. Abaixo da cutícula é nítido o espaço subcuticular (ss) onde a secreção é acumulada. e. Drusas presentes nas células do eixo central. f. Coloração esverdeada, quando submetida ao azul de toluidina, indicando a presença de compostos fenólicos. g. Cicatriz na região apical do dente foliar (Cabeça da seta preta) como resultado da abscisão da glândula. h. Glândula do tipo II com epiderme secretora. i. Glândula do tipo II mostrando um pedúnculo (pe) curto. j. Glândula do tipo II com um pedúnculo longo.



**Figura 6** - Testes histoquímicos das glândulas do tipo I associadas aos dentes foliares de *Rosa luciae*. Testes de PAS (**a**, **b**), vermelho de rutênio (**c**, **d**), vermelho neutro sob fluorescência (**e**), reagente NADI (**f**, **g**) e Xylidine Ponceau (**h**). **a**. Reação positiva para polissacarídeos totais acumulados no espaço subcuticular (ss). **b**. Polissacarídeos totais presentes na secreção no ápice da glândula. **c**. Reação positiva mostrou pectinas acumuladas. **d**. Pectinas na secreção (se) extravasada. **e**. A emissão de cor amarela indica a presença de lipídios. **f**. A cor azul indica reação positiva para terpenos nas células basais e apicais da glândula. **g**. Terpenos presentes na secreção das glândulas. **h**. Acúmulo de proteínas.



**Figura 7** - Testes histoquímicos das glândulas do tipo II em *Rosa luciae*. Teste de vermelho neutro sob fluorescência (a), reagente de NADl (b), PAS (c, d), vermelho de rutênio (e) e Xylidine Ponceau (f). a. A emissão de luz amarela no ápice da glândula evidencia lipídios na secreção (se). b. A reação foi positiva para terpenos na secreção. c. Reação negativa para a presença polissacarídeos totais nas células da glândula. d. Reação negativa para polissacarídeos na secreção acumulada no espaço subcuticular (ss). e. Reação negativa para pectinas na secreção extravasada. f. Reação negativa para proteínas na secreção liberada.

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 Classificação das glândulas e implicações sistemáticas

Com base na duração da atividade secretora ao longo do desenvolvimento foliar, nas análises morfoanatômicas e histoquímicas confirmamos a ocorrência de duas glândulas em *R. luciae*: os coléteres (glândula do tipo I) e os tricomas glandulares (tipo II).

Este é o primeiro registro de coléteres associados aos dentes foliares para a subfamília Rosoideae. Coléteres em Rosoideae foram relatados recentemente para as folhas e estruturas florais de *Rubus alutaceus* B. Moreno, Casierra & Albesiano (Moreno-Medina *et al.* 2020). No entanto, nenhum estudo morfoanatômico detalhado foi realizado, tampouco a caracterização da natureza química da secreção. Por outro lado, coléteres associados aos dentes foliares são reportados para espécies de *Prunus* (Chin *et al.* 2013), *M. germanica*, *Amelanchier* sp., *Aronia mitschurinii* e *C. sanguinea* (Kumachova *et al.* 2021), pertencentes à subfamília Amygdaloideae. Além

dos coléteres associados aos dentes, Kumachova *et al.* (2021) identificaram coléteres estipulares nas espécies supracitadas. Desta forma, se torna necessário novos estudos para certificar a importância taxonômica dessa abordagem para as subfamílias Rosoideae e Amygdaloideae.

Os coléteres estudados são do tipo padrão conforme a classificação proposta por Lersten (1974). Essa estrutura consiste em um eixo com células envolvidas radialmente por uma epiderme secretora com células em paliçada. O tipo de coléter e a sua posição no corpo da planta são características taxonômicas importantes (Thomas 1991; Silva *et al.* 2012, 2019 Coutinho *et al.* 2015; Vitarelli *et al.* 2015; Silva *et al.* 2019). O valor taxonômico dos coléteres pode ser considerado e melhor investigado em Rosaceae, especialmente nas subfamílias Rosoideae e Amygdaloideae.

A identificação de uma estrutura secretora como coléter nem sempre é fácil, especialmente quando os coléteres ocorrem associados aos dentes foliares. No entanto, essa estrutura secretora é comumente reportada para os dentes foliares incluindo os dentes teoides de Salicaceae (Fernandes *et al.* 2016); dentes teoides de Caryocaraceae, Ochnaceae, Turneraceae, dentes violoides de Euphorbiaceae e nos dentes espinhosos de Aquifoliaceae (Rios *et al.* 2020). A classificação de dentes proposta por Hickey e Wolfe (1975) propõe 15 tipos de dentes sendo 12 destes associados a glândulas, as quais podem ser caducas ou não. Esses dados demonstram o quão comum são as glândulas nessa região da folha. No caso de Rosaceae, a presença de dentes rosoides é comum (Hickey e Wolfe 1975). Esses dentes possuem uma nervura principal que se alarga distalmente na região subapical e no ápice ocorre uma grande glândula de aspecto claro com forame (Hickey e Wolfe 1975). No caso de glândulas caducas a observação da vascularização no dente somada a presença de estômatos, como observado em *R. luciae*, poderia levar a uma incorreta interpretação dessa glândula, no caso, facilmente confundida com um hidatódio.

Embora hidatódios ou processo de gutação sejam mencionados para duas subfamílias de Rosaceae, como mostrado na literatura para Amygdaloideae (Lersten e Curtis 1982) e Rosoideae (Belin-DePoux 1969; Curtis e Lersten 1986; Donnelly e Skelton 1989; Appezzato-da-Glória e Stalder-Miranda 1991; Chen *et al.* 2014; Adumitresei e Gostin 2016), um exemplo de interpretação equivocada pode ser observado no trabalho de Adumitresei e Gostin (2016). Nesse caso, analisando

apenas folhas adultas em imagens morfológicas micromorfológicas, os autores observam a porção terminal dos dentes foliares de *Rosa agrestis* Savi, *Rosa pimpinellifolia* L. (sin. *R. spinosissima* L.) e *Rosa rubiginosa* L. (Fig. 29) e afirmam que a estrutura corresponde a um hidatódio. Sugerimos análises de folhas jovens as quais poderiam comprovar se o que foi observado pelos autores não seria apenas a região de abscisão de um coléter e não um hidatódio.

Adicionalmente, nas últimas décadas, vários estudos reavaliaram a presença ou classificação de glândulas associadas aos dentes foliares (Thadeo et al. 2008; Chin et al. 2013; Fernandes et al. 2016; Meira et al. 2020; Rios et al. 2020). Em *Casearia* Jacq. (Salicaceae), por exemplo, foram registrados hidatódios associados a dentes teoides (Thadeo et al. 2014). A confirmação de que essas estruturas são na verdade coléteres foi possível através de estudos envolvendo folhas em diferentes estágios de desenvolvimento e análises histoquímicas (Fernandes et al. 2016). O mesmo aconteceu com *Prunus*, pois a glândula associada aos dentes já havia sido chamada de nectários extraflorais (So 2004) ou glândulas de resina quando na verdade eram coléteres (Chin et al. 2013). Assim, reiteramos a necessidade de análises combinadas como da observação de folhas em diferentes estágios de desenvolvimento para evitar equívocos na interpretação das estruturas secretoras, especialmente as associadas aos dentes foliares.

Além dos coléteres, tricomas glandulares foram identificados em *R. luciae*. Apesar dos diversos estudos em Rosoideae relatando a presença de tricomas glandulares, em diversas regiões do corpo vegetal, estudos anatômicos e histoquímicos foram realizados apenas nas folhas de *Rosa* sp. (Caissard et al. 2006), *R. idaeus* (Chwil e Kostryco 2020) e nas flores de *Rosa* sp. (Caissard et al. 2006) e *R. rugosa* (Sulborska e Weryszko-Chmielewska 2014).

Os tricomas glandulares podem ser encontrados em todos os órgãos aéreos e as suas variações morfológicas podem ter valor taxonômico em alguns grupos de plantas vasculares. Nas folhas de *Plectranthus ornatus* Codd (Lamiaceae), há três tipos de tricomas glandulares: os tricomas peltados, localizados na superfície abaxial do limbo e os tricomas capitados e digitiformes que estão distribuídos em ambos os lados da folha (Ascensão et al. 1999). Em *Helianthus* spp. (Asteraceae), tricomas glandulares lineares são comuns nas duas superfícies das folhas e outras regiões aéreas do vegetal (Aschenbrenner et al. 2013). O formato dos tricomas glandulares estudados podem variar entre ovado e clavado, sendo observado também nas folhas

e regiões florais de outras espécies do gênero *Rosa* (Caissard *et al.* 2006; Adumitresei e Gostin 2016; Shamsó *et al.* 2019). Novos estudos são necessários para reconhecer a relevância taxonômica dos tricomas glandulares para o gênero.

#### 4.2 Tempo de secreção, composição da secreção e função ecológica.

O tempo de secreção nos diferentes estágios de desenvolvimento foliar, assim como a posição da glândula na planta, combinada com estudos anatômicos e histoquímicos são importantes para diferenciar coléteres de tricomas, além de reconhecer suas funções ecológicas. Em *R. lucieae*, os coléteres ocorrem exclusivamente nas margens dos folíolos e nas estípulas, sendo ativos apenas nos primórdios foliares. A secreção dos coléteres é mista, apresentando composição hidrofílica e lipofílica. Por outro lado, os tricomas glandulares ocorrem na base do folíolo, no peciólulo, ao longo da raque, no pecíolo e nas estípulas. O tempo de secreção acontece em todos os estágios e o exsudado tem composição lipofílica. Desta forma, usar apenas dados anatômicos escassos podem limitar o estudo e resultar na incorreta identificação de tricomas glandulares como coléteres ou o contrário.

Coléteres são estruturas secretoras comuns em dentes foliares de várias famílias de plantas (Dickson 1987; González 1998; Gonzalez e Tarragó 2009; Paiva 2012; Chin *et al.* 2013; Mercadante-Simões e Paiva; Vitarelli *et al.* 2015; Fernandes *et al.* 2016; Feio *et al.* 2016; Meira *et al.* 2020; Rios *et al.* 2020; Paiva *et al.* 2021), mas considerando a diversidade de plantas existentes que possuem dentes foliares, suas descrições nessas projeções ainda são escassas. A posição desses coléteres em *R. lucieae* parece ter evoluído de forma estratégica, pois a secreção dessas glândulas tanto nas margens foliolares como nas margens estipulares mantém os folíolos selados. Isso, por sua vez, evitaria a exposição dos folíolos jovens e frágeis que estão se desenvolvendo a altos níveis de radiação solar. Esta estratégia de vedação foi sugerida por outros autores (Mayer *et al.* 2013; Costa *et al.* 2020; Meira *et al.* 2020). Mayer *et al.* (2013) sugeriram que a secreção dos coléteres em flores de café unem as pétalas, atuando como um adesivo, evitando a exposição das flores em desenvolvimento à baixa umidade do ar, protegendo contra a desidratação.

A secreção sintetizada pelos coléteres pode ser liberada por diferentes vias, sendo por microporos na cutícula (Tresmondi *et al.* 2017) ou rompimento cuticular. Em *R. lucieae*, abundante secreção acumulada no espaço subcuticular e nítido

rompimento cuticular foram observados em detrimento da pressão exercida pela grande quantidade de secreção, processo similar ao reportado por outros autores (Mohan e Inamdar 1986; Mangalan *et al.* 1990; Mercadante-simões e Paiva 2013; Miguel *et al.* 2016; Paiva 2016; Silva *et al.* 2017).

Nos tricomas glandulares de *R. lucieae* a secreção também é liberada via rompimento da cutícula. No entanto, essas glândulas parecem repetir o processo secretor semelhante ao modelo cíclico de restauração cuticular proposto por Findlay e Mercer (1971). O início do processo secretor e posterior liberação da secreção via rompimento da cutícula nos tricomas glandulares em órgãos juvenis e a atividade secretora da maioria dessas glândulas em órgãos mais velhos mostram que a regeneração cuticular pode ocorrer nos tricomas glandulares de *R. lucieae*. Além disso, a cutícula extremamente fina observada pode facilitar tal processo, tendo em vista que não seria um alto gasto energético. Portanto, são necessários estudos para melhor compreensão desse processo em tricomas glandulares.

Os testes histoquímicos evidenciaram um exsudado heterogêneo nos coléteres, no entanto, polissacarídeos e pectinas são substâncias majoritárias na secreção de *R. lucieae*. A detecção desses compostos mucilaginosos na secreção dos coléteres associados aos dentes foi registrado em outros trabalhos (Fernandes *et al.* 2016; Meira *et al.* 2020). Os resultados histoquímicos obtidos no nosso estudo reafirmam a função ecológica desempenhada pelos coléteres foliares, os quais unem os folíolos, reduzindo a área de exposição ao sol e perda excessiva de água, evitando que esses órgãos fiquem desidratados.

Os testes histoquímicos identificaram lipídios e terpenos na secreção dos tricomas glandulares de *R. lucieae*. Em Rosaceae, especialmente na subfamília Rosoideae lipídios e terpenos foram identificados na secreção dos tricomas glandulares de híbridos de *Rosa* (Caissard *et al.* 2006) e nos tricomas glandulares de *R. idaeus* (Chwil e Kostryco 2020). Lipídios e terpenos em folhas são alguns dos principais compostos químicos associados a defesa química contra patógenos e herbívoros (Langenheim 2003; Combrinck *et al.* 2007). Desta forma, a presença dos tricomas glandulares nas diversas posições da folha, os compostos lipofílicos secretados e sua atividade secretora em todos os estágios evidenciam sua função em *R. lucieae*, indicando que essas glândulas não protegem apenas os órgãos em desenvolvimento, mas também os órgãos adultos e senescentes contra patógenos e herbívoros.

## 5 CONCLUSÕES

As duas estruturas secretoras foliares identificadas – coléteres e tricomas glandulares – em *Rosa lucieae* diferenciam-se principalmente na duração da atividade secretora ao longo do desenvolvimento foliar e na composição química do exsudado, além da sua posição no corpo vegetal. A atividade secretora prematura dos coléteres e a composição mucilaginosa da secreção pegajosa foram dados importantes para reconhecer a função protetora dos folíolos em desenvolvimento contra a radiação solar. O tempo de secreção prolongado dos tricomas glandulares e a composição lipofílica da secreção corroboraram para uma função de defesa contra herbívoros e patógenos nas folhas.

## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida AL, Paiva EAS (2019) Colleters in *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae): Anatomy and biology of the secretory process. *Flora* 258:151439. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151439>
- Amiri MS, Mohammadzadeh V, Yazdi MET, Barani M, Rahdar A, Kyzas GZ (2021) Plant-based gums and mucilages applications in pharmacology and nanomedicine: a review. *Molecules* 26:1770. <https://www.mdpi.com/1420-3049/26/6/1770>
- Apezato-da-Glória B, Miranda-Stalder SHG (1991) Anatomia foliar e do pedúnculo floral de plantas de morangueiro (*Fragaria x ananassa*) "sequoia" tratadas com fitoreguladores. *An Esc Super Agric Luiz de Queiroz* 48:127-154. <https://doi.org/10.1590/S0071-12761991000100008>
- Arnott HJ (1959) Leaf clearings. *Turttox News* 37:192–194
- Ascensão L, Mota L, Castro MDM (1999) Glandular trichomes on the leaves and flowers of *Plectranthus ornatus*: morphology, distribution and histochemistry. *Ann Bot* 84:437-447. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0937>
- Aschenbrenner A-K, Horakh S, Spring O (2013) Linear glandular trichomes of *Helianthus* (Asteraceae): morphology, localization, metabolite activity and occurrence. *AoB Plants* 5:plt028. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt028>
- Baas P, Gregory M (1985) A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells. *Isr J Bot* 34:167-168. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/0021213X.1985.10677020>
- Belin-Depoux M (1969) Contribution a L'étude des hydathodes I. Remarques sur le type "à épithèm" chez les Dicotyledones. *Rev Gén Bot* 76:631-657
- Bennett RN, Wallsgrove RM (1994) Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytol* 127:617-633. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb02968.x>

- Bozzola JJ, Russel LD (1992) Electron microscopy. Jones and Bartlett Publishers, Boston
- Burgerstein, A. (1904) Die Transpiration der Pflanzen. Gustav Fischer Verlag, Vienna
- Caissard J-C, Bergougnot V, Martin M, Mauriat M, Baudino S (2006) Chemical and histochemical analysis of 'Quatre Saisons Blanc Mousseux', a moss Rose of the *Rosa x damascena* Group. *Ann Bot* 97:231-238. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj034>
- Chen C-C, Chen Y-R (2016) Study on the laminar hydathodes of *Ficus formosana* (Moraceae) IV. Coated vesicles endocytosis is one of the retrieval mechanisms of epithem during guttation. *Taiwania* 61:194-200. <https://doi.org/10.6165/tai.2016.61.194>
- Chin SW, Lutz S, Wen J, Potter D (2013) The bitter and the sweet: Inference of homology and evolution of leaf glands in *Prunus* (Rosaceae) through anatomy, micromorphology, and ancestral-character state reconstruction. *Int J Plant Sci* 174:27-46. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/668219>
- Chwil M, Kostryco M (2020) Histochemical assays of secretory trichomes and the structure and content of mineral nutrients in *Rubus idaeus* L. leaves. *Protoplasma* 257:119-139. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01426-7>
- Combrinck S, Plooy GWD, McCrindle RI, Botha BM (2007) Morphology and histochemistry of glandular trichomes of *Lippia scaberrima* (Verbenaceae). *Ann Bot* 99:1111-1119. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm064>
- Costa ISC, Lucena EMP, Bonilla OH, Guesdon IR, Coutinho IAC (2020) Seasonal variation in colleter exudates in *Myrcia splendens* (Myrtaceae). *Aust J Bot* 68:403-412. <https://doi.org/10.1071/BT20020>
- Coutinho IAC, Valente VMM, Meira RMSA (2010) Ontogenetic, anatomical and histochemical study of the extrafloral nectaries of *Sapium biglandulosum* (Euphorbiaceae). *Aust J Bot* 58:224-232. <https://doi.org/10.1071/BT09200>
- Coutinho IAC, Francino DMT, Meira RMSA (2015) New records of colletes in *Chamaecrista* (Leguminosae, Caesalpinioideae s.l.): structural diversity, secretion, functional role, and taxonomic importance. *Int J Plant Sci* 176:72-85. <https://doi.org/10.1086/679016>
- Croteau R, Johnson MA (1983) Biosynthesis of terpenoids in glandular trichomes. *In*: Rodriguez E, Hedley PL, Mehta I (eds) *Biology and chemistry of plant trichomes*. Plenum Press, New York, pp. 133-185
- Curtis JD, Lersten NR (1980) Morphology and anatomy of resin glands in *Salix lucida* (Salicaceae). *Am J Bot* 67:1289-1296. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07761.x>
- David R, Carde JP (1964) Coloration différentielle des inclusions lipidique et terpeniques d'êes pseudophylles du Pin maritime au moyen du reactif Nadi. *C R Acad Sci Paris* 258:1338-1340

- Demarco D (2017) Histochemical Analysis of Plant Secretory Structures. *In*: Pellicciari C, Biggiogera M (eds) Histochemistry of Single Molecules. Methods in molecular biology, Histochemistry of single molecules, Humana Press, New York pp. 313-330
- Dickison WC (1987) Leaf and nodal anatomy and systematics of Staphyleaceae. *Bot Gaz* 148:475-489. <https://doi.org/10.1086/337679>
- Donnelly DJ, Skelton FE (1989) Comparison of hydathode structure in micropropagated plantlets and greenhouse-grown Queen Elizabeth' rose plants. *J Am Soc Hortic Sci* 114:841-846
- Duke SO (1991) Plant terpenoids as pesticides. *In*: Keeler RF, Tu AT (eds.) Handbook of Natural Toxins. Marcel Dekker, New York. v. 6 pp. 269-296
- Faghir MB, Attar F, Ertter B (2011) Foliar anatomy of the genus *Potentilla* L. (Rosaceae) in Iran and its taxonomic implication. *Iran J Sci Technol Trans A: Sci A3*:243-256. <https://doi.org/10.22099/IJSTS.2011.2149>
- Fahn A (1979) Secretory tissues in plants. Academic Press, London
- Fahn A (1988) Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol* 108:229-257. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb04159.x>
- Feild TS, Sage TL, Czerniak C, Iles WJD (2005) Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Plant Cell Environ* 28:1179-1190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01354.x>
- 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* 177:6. <https://doi.org/10.1086/685705>
- Fell KR, Rowson JM (1961) Anatomical studies in the genus *Rubus*. Part IV. Anatomical variations in the leaves of cultivated varieties of *R. idaeus* L. and *R. loganobaccus* L. H. Bailey, and of certain species of bramble. *J Pharm Pharmacol* 13:83–92. <https://doi.org/10.1111/j.2042-7158.1961.tb11792.x>
- Fernandes VF, Thadeo M, Dalvi VC, Marquete R, Meira RMSA (2016) Colleters in *Casearia* (Salicaceae): a new interpretation for the theoid teeth. *Bot J Linn Soc* 181:682-691. <https://doi.org/10.1111/boj.12432>
- Findlay N, Mercer FV (1971) Nectar production in *Abutilon* L. Movement of nectar through the cuticle. *Aust J Biol Sci* 24:647-656. <https://doi.org/10.1071/B19710647>
- Francino DMT, Coutinho IAC, Dalvi VC, Azevedo AA, Conceição AS, Meira RMSA (2015) Anatomical interpretations of the taxonomy of *Chamaecrista* (L.) Moench sect. *Absus* (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Plant Syst Evol* 301:2087-2103. <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1208-z>
- Garcia TB, Potiguara RCV, Kikuchi TYS, Demarco D, Aguiar-Dias ACA (2014) Leaf anatomical features of three *Theobroma* species (Malvaceae s.l.) native to the Brazilian Amazon. *Acta Amaz* 44:291-300. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201300653>

- Gonçalves JR, Rios ABM, Dalvi VC (2020) Unravelling the structure of cucurbitoid teeth in the Cucurbitaceae. *Plant Syst Evol* 306:65. <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01694-4>
- González AM (1998) Colleters in *Turnera* and *Piripeta* (Turneraceae). *Bot J Linn* 128:215-228. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02118.x>
- Gonzalez AM, Tarragó JR (2009) Anatomical structure and secretion compounds of colleters in nine *Ilex* species (Aquifoliaceae) from southern South America. *Bot J Linn Soc* 160:197-210. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00969.x>
- Gupta P, Sharma U, Schulz TC, McLean AB, Robins AJ, West LM (2012) Bicyclic C<sub>21</sub> terpenoids from the marine sponge *Clathria compressa*. *J Nat Prod* 75:1223-1227. <https://doi.org/10.1021/np300265p>
- Hashidoko Y, Endoh K, Kudo T, Tahara S (2001) Capability of wild *Rosa rugosa* and its varieties and hybrids to produce sesquiterpene components in leaf glandular trichomes. *Biosci Biotechnol Biochem* 65:2037-2043. <https://doi.org/10.1271/bbb.65.2037>
- Heinrick G, Pfeifhofer HW, Stabentheiner E, Sawidis T (2002) Glandular hairs of *Sigesbeckia jorullensis* Kunth (Asteraceae): morphology, histochemistry and composition of essential oil. *Ann Bot* 89:459-469. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf062>
- Inamdar JA, Subramanian RB, Mohan JSS (1986) Studies on the Resin Glands of *Azadirachta indica* A. Juss. (Meliaceae). *Ann Bot* 58:425-429. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087221>
- Jachula J, Konarska A, Denisow B (2018) Micromorphological and histochemical attributes of flowers and floral reward in *Linaria vulgaris* (Plantaginaceae). *Protoplasma* 255:1763-1776. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1269-2>
- Johansen DA (1940) *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York
- Jung-Mendaçolli SL, Bernacci LC (1997) *Rapanea hermogenesii* Jung-Mendaçolli & Bernacci (Myrsinaceae): uma nova espécie da Mata Atlântica, Brasil *Bol Bot Univ São Paulo* 16:31-35. <https://www.jstor.org/stable/42871461>
- Kirk PW (1970) Neutral red as a lipid fluorochrome. *Stain Technol* 45:1-4. <https://doi.org/10.3109/10520297009063373>
- Kumachova T, Babosha A, Ryabchenko A, Ivanova T, Voronkov A (2021) Leaf epidermis in Rosaceae: diversity of the cuticular folding and microstructure. *Proc Natl Acad Sci India Sect B Biol Sci* 91:455–470. <https://doi.org/10.1007/s40011-021-01244-z>
- Langenheim JH (2003) *Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany*. Timber Press, Portland, Cambridge
- Leitão CAE, Meira RMSA, Azevedo AA, Araújo JM (2002) Ontogenia dos nectários extraflorais de *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae). *Planta Daninha* 20:343-351. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582002000300003>

- Lerdau M, Litvak M, Monson R (1994) Plant chemical defense: monoterpenes and the growth-differentiation balance hypothesis. *Trends Ecol Evol* 9:58-61. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90269-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90269-0)
- Lersten NR, Curtis JD (1982) Hydathodes in *Physocarpus* (Rosaceae: Spiraeoideae). *Can J Plant Sci* 60:850-855. <https://doi.org/10.1139/b82-109>
- Lersten NR, Curtis JD (1986) Hydathode anatomy in *Potentilla palustris* (Rosaceae). *Nord J Bot* 6:793-796. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1986.tb00482.x>
- Lu Q, Bashir NH, Wu H-X, Wang W, Zhang J, Cui Y, Chen H (2021) Structure, Distribution, Chemical Composition, and Gene Expression Pattern of Glandular Trichomes on the Leaves of *Rhus potaninii* Maxim. *Int J Mol Sci* 22:7312. <https://doi.org/10.3390/ijms22147312>
- Macêdo TP, Cortez PA, Costa LCB (2016) First record of colleters in *Zanthoxylum* Linn. species (Rutaceae Juss., Sapindales): structural, functional and taxonomic considerations. *Flora* 224:66-74. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.07.007>
- Machado AFP, Souza AM, Leitão CAE (2015) Secretory structures at syconia and flowers of *Ficus enormis* (Moraceae): A specialization at ostiolar bracts and the first report of inflorescence colleters. *Flora* 208:45-51. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.12.005>
- Maffei M, Chialva F, Sacco T (1989) Glandular trichomes and essential oils in developing peppermint leaves. *New Phytol* 111:707-716. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb02366.x>
- Mangalan S, Kurien KP, John P, Nair GM (1990) Development, structure and cytochemistry of resin-secreting colleters of *Gardenia gummifera* (Rubiaceae). *Ann Bot* 66:123-132. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088006>
- Mayer JLS, Cardoso-Gustavson P, Apezato-da-Glória B (2011) Colleters in monocots: New record for Orchidaceae. *Flora* 206:185-190. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.09.003>
- Mayer JLS, Carmello-Guerreiro SM, Mazzafera P (2013) A functional role for the colleters of coffee flowers. *AoB Plants* 5:plt029. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt029>
- McManus JFA (1948) Histological and histochemical uses of periodic acid. *Stain Technol* 23:99-108. <https://doi.org/10.3109/10520294809106232>
- 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, *In*: Demarco, D. (Ed.), *Plant Ontogeny: Studies, Analyses and Evolutionary Implications*. Nova Science Publishers, Inc., New York pp. 63-82
- Mercadante-Simões MO, Paiva EAS (2013) Leaf colleters in *Tontelea micrantha* (Celastraceae, Salacioideae): Ecological, morphological and structural Aspects. *C R Biol* 336:400-406. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2013.06.007>

- Miguel EC, Cunha M, Miguel TBAR, Barros CF (2015) Ontogenesis secretion and senescence of *Tocoyena bullata* (Vell.) Mart. (Rubiaceae) colleters. Plant Biol 18:851-858. <https://doi.org/10.1111/plb.12473>
- Mohan JSS, Inamdar JA (1986) Ultrastructure and Secretion of Extrafloral Nectaries of *Plumeria rubra* L. Ann Bot 57:389–401. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087121>
- Moreno-Medina BL, Casierra-Posada F, Albesiano S (2020) *Rubus alutaceus* (Rosaceae), a new species for Colombia with agronomic potential. Rev Bras Frutic 42:n2. <https://doi.org/10.1590/0100-29452020542>
- Munien P, Naidoo Y, Naidoo G (2015) Micromorphology, histochemistry and ultrastructure of the foliar trichomes of *Withania somnifera* (L.) Dunal (Solanaceae). Planta 242:1107-1122. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2341-1>
- Muravnik LE, Shavarda AL (2012) Leaf glandular trichomes in *Empetrum nigrum*: morphology, histochemistry, ultrastructure and secondary metabolites. Nord J Bot 30:470-481. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2011.01322.x>
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME (1964) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. Protoplasma 59:368-373. <https://doi.org/10.1007/BF01248568>
- O'Brien TP, McCully ME (1981) The study of plant structure: Principles and selected methods. Termarcaphi Ptey. Ltd., Melbourne, Australia
- Oliveira CS, Salino A, Paiva EAS (2017) Colleters in Thelypteridaceae: Unveiling mucilage secretion and its probable role in ferns. Flora 228:65-70. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.01.009>
- Paiva EAS (2009) Occurrence, structure and functional aspects of the colleters of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae, Caesalpinioideae). C R Biol 332:1078-1084. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2009.08.003>
- Paiva EAS, Martins LC (2011) Calycinal trichomes in *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae): ontogenesis, structure and functional aspects. Aust J Bot 59:91-98. <https://doi.org/10.1071/BT10194>
- Paiva EAS (2012) Colleters in *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae): structure, secretion and evidences for young leaf protection. J Torrey Bot Soc 139:1-8. <https://www.jstor.org/stable/41475117>
- Paiva EAS (2016) How do secretory products cross the plant cell wall to be released? A new hypothesis involving cyclic mechanical actions of the protoplast. Ann Bot 117:533-540. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw012>
- Paiva EAS, Couy-Melo GA, Ballego-Campos I (2021) Colleters, extrafloral nectaries, and resin glands protect buds and young leaves of *Ouratea castaneifolia* (DC.) Engl. (Ochnaceae). Plants 10:1680 <https://doi.org/10.3390/plants10081680>
- Paré PW, Tumlinson JH (1999) Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. Plant Physiol 121:325-332. <https://doi.org/10.1104/pp.121.2.325>

Pearse AGE (1980) Histochemistry theoretical and applied, 4th ed. Churchill Livingstone, Edinburgh

Prado E, Demarco D (2018) Laticifers and secretory ducts: similarities and differences *In: Hufnagel L Ecosystem services and global ecology*. Nova Science, New York. pp 103-123

Priolo De Lufano NS, Caffini NO (1981) Leaf mucilages from *Chorisia* H.B.K. (Bombacaceae): phytochemical analysis and chemotaxonomic approach. *Phyton-Int J Exp Bot* 40:13-20.

Ribeiro JC, Ferreira MJP, Demarco D (2017) Colleters in Asclepiadoideae (Apocynaceae): protection of meristems against desiccation and new functions assigned. *Int J Plant Sci* 178:465-477. <https://doi.org/10.1086/692295>

Rios ABM, Dalvi VC (2020) Muito além de um dente: ocorrência de hidatódios nos dentes foliares de *Hydrocotyle asterias* Cham. & Schltld. (Araliaceae Juss.). *Hoehnea* 47:e782019. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-78/2019>

Rios ABM, Menino GCO, Dalvi VC (2020). Leaf teeth in eudicots: what can anatomy elucidate? *Bot J Linn Soc* 193:504-522. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa028>

Roshchina VV, Roshchina VD (1993) The excretory function of higher plants. Springer-Verlag, Berlin

Roshchina VV, Kuchin AV, Yashin VA (2017) Application of Autofluorescence for Analysis of Medicinal Plants. Hindawi ID 7159609. <https://doi.org/10.1155/2017/7159609>

Sadala-Castilho R, Machado SR, Sá-Haiad B, Lima HA (2016) Oil-resin glands in Velloziaceae flowers: structure, ontogenesis and secretion. *Plant Syst Evol* 302:585–599. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1287-5>

Shamso EM, Sadek AM, Hosni HA, EL-Ghamey AA (2019) Morphological and anatomical characteristics of endemic *Rosa arabica* (Rosoideae, Rosaceae) from Sinai, Egypt. *Taeckholmia* 39:34-43. <https://doi.org/10.21608/TAEC.2019.17752.1006>

Schooley J (1997) Introduction to botany. New York: Delmar Publishers

Silva CJ, Barbosa LCA, Marques AE, Baracat-Pereira MC, Pinheiro AL, Meira RMSA (2012) Anatomical characterisation of the foliar colleters in Myrtoideae (Myrtaceae). *Aust J Bot* 60:707-717. <http://dx.doi.org/10.1071/BT12149>

Silva CJ, Ribeiro JPO, Meira RMSA (2019) New registers of colleters in species of Myrtaceae from Brazilian Cerrado. *Rodriguésia* 70:e02822017. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201970055>

Silva MDS, Coutinho IAC, Araujo MN, Meira RMSA (2017) Colleters in *Chamaecrista* (L.) Moench sect. *Chamaecrista* and sect. *Caliciopsis* (Leguminosae-Caesalpinioideae): anatomy and taxonomic implications. *Acta Bot Bras* 31:382-391. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0339>

Singsass EL (2001) Terpenes and the thermotolerance of photosynthesis. *New Phytol* 146:1-2. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00626.x>

Sulborska A, Weryszko-Chmielewska E (2014) Characteristics of the secretory structures in the flowers of *Rosa rugosa* Thunb. *Acta Agrobot* 67:13-24 <https://doi.org/10.5586/aa.2014.056>

Teixeira RS, Rocha DI, Dalvi VC (2021) Leaf colleters in *Clusia burchellii* Engl.: Structural and ultrastructural features of a little-known gland in Clusiaceae. *Flora* 280: 151834. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151834>

Thadeo M, Cassino MF, Vitarelli NC, Azevedo AA, Araújo JM, Valente VMM, Meira RMSA (2008) Anatomical and histochemical characterization of extrafloral nectaries of *Prockia crucis* (Salicaceae). *Am J Bot* 95:1515-1522. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800120>

Thadeo M, Azevedo AA, Meira RMSA (2014) Foliar anatomy of neotropical Salicaceae: potentially useful characters for taxonomy. *Plant Syst Evol* 300:2073-2089. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1037-5>

Thomas V (1991) Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Ann Bot* 68:287–305. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088256>

Tozin LRS, Rodrigues TM (2019) Glandular trichomes in the tree-basil (*Ocimum gratissimum* L., Lamiaceae): Morphological features with emphasis on the cytoskeleton. *Flora* 259:151459. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151459>

Tresmondi F, Canaveze Y, Guimarães E, Machado SR (2017) Colleters in Rubiaceae from forest and savanna: the link between secretion and environment. *Sci Nat* 104:17. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1444-x>

Vitarelli NC, Rina R, Caruzo MBR, Cordeiro I, Fuertes-Aguilar J, Meira RMSA (2015) Foliar secretory structures in Crotonaceae (Euphorbiaceae): diversity, anatomy, and evolutionary significance. *Am J Bot* 102:833-847. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500017>

Werker E (1993) Function of essential oil-secreting glandular hairs in aromatic plants of the Lamiaceae—a Review. *Flavour Fragr J* 8:249-255. <https://doi.org/10.1002/ffj.2730080503>