

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO -
CAMPUS RIO VERDE
DIRETORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO, PESQUISA E INOVAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO

**MORFOANATOMIA DAS MARGENS FOLIARES EM ESPÉCIES
DE CELASTRACEAE NEOTROPICAIS: UMA ASSOCIAÇÃO
COM GLÂNDULAS?**

Discente: Juliane de Souza Pereira
Orientadora: Dra. Valdnéa Casagrande Dalvi
Coorientadores: Dr. Leonardo Biral dos Santos e
Dr. Vinícius Coelho Kuster

RIO VERDE – GO
Maio – 2025

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO -
CAMPUS RIO VERDE
DIRETORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO, PESQUISA E INOVAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO

**MORFOANATOMIA DAS MARGENS FOLIARES EM ESPÉCIES
DE CELASTRACEAE NEOTROPICAIS: UMA ASSOCIAÇÃO
COM GLÂNDULAS?**

Discente: Juliane de Souza Pereira
Orientadora: Dra. Valdnéia Casagrande Dalvi
Coorientadores: Dr. Leonardo Biral dos Santos e
Dr. Vinícius Coelho Kuster

Dissertação apresentada como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO, no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde - Área de concentração em Conservação dos Recursos Naturais.

Rio Verde - GO

Maio – 2025

**Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do
Programa de Geração Automática do Sistema Integrado de Bibliotecas do IF Goiano - SIBi**

P436 de Souza Pereira, Juliane
MORFOANATOMIA DAS MARGENS FOLIARES EM
ESPÉCIES DE CELASTRACEAE NEOTROPICAIS: UMA
ASSOCIAÇÃO COM GLÂNDULAS? / Juliane de Souza
Pereira. Rio Verde 2025.

1f. il.

Orientadora: Prof^a. Dra. Valnéa Casagrande Dalvi.
Monografia (Mestre) - Instituto Federal Goiano, curso de
0231084 - Mestrado em Biodiversidade e Conservação (Campus
Rio Verde).

I. Título.

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

- | | |
|--|---|
| <input type="checkbox"/> Tese (doutorado) | <input type="checkbox"/> Artigo científico |
| <input checked="" type="checkbox"/> Dissertação (mestrado) | <input type="checkbox"/> Capítulo de livro |
| <input type="checkbox"/> Monografia (especialização) | <input type="checkbox"/> Livro |
| <input type="checkbox"/> TCC (graduação) | <input type="checkbox"/> Trabalho apresentado em evento |

Produto técnico e educacional - Tipo:

Nome completo do autor:

Matrícula:

Título do trabalho:

RESTRIÇÕES DE ACESSO AO DOCUMENTO

Documento confidencial: Não Sim, justifique:

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIF Goiano: 09/07/2025

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

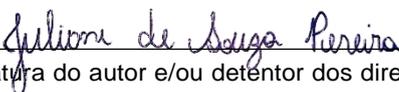
O(a) referido(a) autor(a) declara:

- 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 inclusos 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.

Local

/ /

Data


Assinatura do autor e/ou detentor dos direitos autorais



Ciente e de acordo:

Assinatura da orientadora



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

Documentos 20/2025 - SREPG/CMPR/CPG-RV/DPGPI-RV/CMPRV/IFGOIANO

MORFOANATOMIA DAS MARGENS FOLIARES EM ESPÉCIES DE CELASTRACEAE NEOTROPICAIS: UMA ASSOCIAÇÃO COM GLÂNDULAS?

Autora: Juliane de Souza Pereira
Orientadora: Prof^a. Dra. Valdnéia Casagrande Dalvi

TITULAÇÃO: Mestre em Biodiversidade e Conservação - Área de Concentração Conservação dos Recursos Naturais

APROVADA em 09 de maio de 2025.

Prof^a. Dra. Aristéa Alves Azevedo
Avaliadora Externa
Universidade Federal de Viçosa

Prof^a. Dra. Marina Neves Delgado
Avaliadora Externa
Instituto Federal de Brasília

Prof^a. Dra. Valdnéia Casagrande Dalvi
Presidente da Banca
IFGOIANO / Rio Verde

Documento assinado eletronicamente por:

- Valdnea Casagrande Dalvi, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 10/05/2025 17:10:10.
- Marina Neves Delgado, Marina Neves Delgado - Professor Avaliador de Banca - Instituto Federal de Brasília Ifb (10791831000182), em 13/05/2025 09:49:14.
- Aristéa Alves Azevedo, Aristéa Alves Azevedo - Professor Avaliador de Banca - Universidade Federal de Viçosa (25944455000196), em 13/05/2025 12:56:48.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 24/04/2025. 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: 700671
Código de Autenticação: 86dca72e21



Campus Rio Verde
Rodovia Sul Goiana, Km 01, Zona Rural, 01, Zona Rural, RIO VERDE / GO, CEP 75901-970
(64) 3624-1000

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pois até aqui Ele tem me abençoado e ajudado. Sem Ele, eu nada seria!

Agradeço a minha família, em especial aos meus pais, Sátiro e Conceição, que mesmo não tendo a oportunidade de terminar nem o ensino fundamental, sempre me apoiaram nos estudos, nunca mediram esforços para proporcionar a mim e minhas irmãs o melhor que estava ao alcance deles e nos ensinaram os melhores valores da vida. A eles meu muito obrigada, amo vocês!

Agradeço às minhas irmãs, Tatiane e Suelane, por todo carinho, atenção, companheirismo e compreensão a mim depositados em todas as etapas da minha vida, mesmo de longe sempre permanecemos unidas. Obrigada irmãs, também amo vocês!

A minha orientadora, a professora Dra. Valdneá, sou profundamente grata, por ter me acolhido desde o início, mesmo sabendo que eu não tinha experiência alguma em laboratório, mas aceitou orientar-me e partilhar comigo os seus conhecimentos e amor pela Botânica. Muito obrigada por toda paciência, compreensão, dedicação e carinho. Espero um dia poder ser pelo menos 10% da profissional e pesquisadora que você é.

Ao meu coorientador professor Dr. Leonardo Biral, obrigada por todo apoio, dedicação e por ter fornecido boa parte do material aqui analisado. Também agradeço ao meu segundo coorientador professor Dr. Vinícius, obrigada!

Sou grata a todos os amigos que o PPGBio proporcionou: Taíza, Silvana, Ana Clara, Ana Célia, Regina, Carolina, João Pedro, Marco e Werther, sou grata por cada momento vivido, cada ajuda, cada vivência... E em especial a Ana Caroline, “minha queridinha” como eu costumo chamá-la. Eu não imaginava que o Mestrado iria me proporcionar uma amizade tão pura e verdadeira quanto a sua. Obrigada por tudo! E ao meu amigo Paulo, que também se tornou uma pessoa muito querida, você também é muito especial.

Aos colegas de laboratório, Roque, Gesley e Isabella, saibam que vocês foram essenciais para que eu chegasse até aqui. Obrigada por cada momento de troca, risadas e desesperos compartilhados.

Ao meu namorado, Guilherme, você chegou quando eu menos esperava, mas exatamente quando mais precisei. Obrigada por acreditar em mim mesmo nos meus dias mais incertos, por ser meu apoio e por fortalecer quando eu pensava não ser capaz. Nenhum 'obrigada' seria suficiente para retribuir tudo o que você significa para mim, mas saiba que carrego essa gratidão em cada conquista e em cada passo que dei até aqui.

Um agradecimento especial à professora Dra. Marina Neves Delgado, que é a responsável por eu estar aqui hoje. Ela despertou o interesse pela Biologia, foi minha orientadora, indicou o mestrado no PPGBio e agora será minha avaliadora. Obrigada! Você também é uma inspiração para mim.

A professora Dra. Aristéa Alves Azevedo, estou muito orgulhosa de ter você como membro da minha banca, depois de ter sido orientadora, tanto da Marina quanto da Valdneá. Obrigada!

Sou grata ao Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, a todos os docentes do PPGBio e a aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para minha chegada até aqui.

Agradeço a CAPES, pela concessão da bolsa de estudo, que foi essencial para minha permanência no mestrado.

Obrigada ao Laboratório Mutualístico de Microscopia de Alta Resolução da Universidade Federal de Goiânia (UFG), pelas análises de Microscopia Eletrônica de Varredura.

BIOGRAFIA DO AUTOR

Juliane de Souza Pereira, filha de Sátiro Pereira da Silva e Conceição Aparecida Vieira de Souza Silva, nascida em Taguatinga, Distrito Federal, em 03 de fevereiro de 1993. Concluiu o ensino médio no Centro Educacional Várzeas em Planaltina - DF no ano de 2010 e em 2012 iniciou no curso superior de Tecnólogo em Agroecologia no Instituto Federal de Brasília - *Campus* Planaltina, e finalizou em 2015. Em 2016 iniciou no curso superior de Licenciatura em Biologia, também no Instituto Federal de Brasília - *Campus* Planaltina, concluído em 2020. Em 2023 ingressou no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação, concluído em maio de 2025.

ÍNDICE

ÍNDICE DE TABELAS.....	7
ÍNDICE DE FIGURAS.....	8
LISTA DE SIGLAS	10
RESUMO.....	11
ABSTRACT.....	12
1. INTRODUÇÃO	13
2. OBJETIVOS	15
2.1. Geral	15
2.2. Específicos.....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS	15
4. RESULTADOS.....	20
5. DISCUSSÃO	32
6. CONCLUSÃO	36
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Listagem com as 21 espécies de Celastraceae analisadas quanto à presença/ausência e natureza das glândulas localizadas nas margens foliares. As espécies estão agrupadas por subfamílias seguindo as duas classificações mais recentes para a família. O tipo de margem foliar foi descrito de acordo com Ellis *et al.* (2009), adaptado.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Tipos de margens foliares de espécies de Celastraceae (Fotografias obtidas em estereomicroscópio). A-H: Margem inteira. A: *Fraunhoferia multiflora*. B: *Schaefferia argentinensis*. C: *Monteverdia erytroxyla*. D: *Salacia crassifolia*. E: *Peritassa hatschbachii*. F: *Salacia mosenii*. G: *Monteverdia littoralis*. H: *Elachyptera micrantha*. I-R: Margem crenada. I: *Pristimera celastroides*. J: *Peritassa campestris*. K: *Cheiloclinium cognatum*. L: *Plenckia populnea*. M: *Monteverdia dasyclados*. N: *Monteverdia glaucescens*. O: *Hippocratea volubilis*. P: *Celastrus liebmannii*. Q: *Monteverdia euonymoides*. R: *Monteverdia floribunda*. S: Margem serrada. S: *Maytenus boaria*. T-U: Margem espinescente: T: *Monteverdia aquifolium*. U: *Monteverdia ilicifolia*.....**21**

Figura 2: Número médio de glândulas, por centímetro (cm), nas margens foliares de espécies pertencentes a diferentes subfamílias de Celastraceae.....**22**

Figura 3: Desenho esquemático evidenciando a distribuição das glândulas marginais (em vermelho) e padrão de venação em espécies de Celastraceae. A-C: Ausência de glândula. A: *Schaefferia argentinensis* (venação eucamptódromas). B: *Monteverdia ilicifolia* (venação craspedódromas). C: *Monteverdia aquifolium* (venação craspedódromas). D: *Monteverdia erytroxyla* (venação broquidódroma). E: *Salacia crassifolia* (venação eucamptódromas). F-K: Venação semicraspedódroma. F: *Peritassa hatschbachii*. G: *Peritassa campestris*. H: *Hippocratea volubilis*. I: *Elachyptera micrantha*. J: *Monteverdia littoralis*. K: *Celastrus liebmannii*. L: *Salacia mosenii* (venação broquidódroma)**24**

Figura 4: Desenho esquemático evidenciando a distribuição das glândulas marginais (em vermelho) e padrão de venação em espécies de Celastraceae. A: *Fraunhoferia multiflora* (venação eucamptódromas). B-I: Venação semicraspedódroma. B: *Cheiloclinium cognatum*. C: *Monteverdia floribunda*. D: *Pristimera celastroides*. E: *Monteverdia glaucescens*. F: *Monteverdia dasyclados*. G: *Plenckia populnea*. H: *Monteverdia euonymoides*. I: *Maytenus boaria*.....**25**

Figura 5: Folhas diafanizadas das espécies de Celastraceae, evidenciando a venação marginal final, a presença ou ausência de glândula e a caducidade. (Microscopia de luz). A: Venação marginal final pontiaguda. A: *Monteverdia littoralis* (folha adulta). B-E: Venação marginal final em *looped* (em laço). B: *Schaefferia argentinensis* (folha adulta). C: *Hippocratea volubilis* (folha jovem). D: *Cheiloclinium cognatum* (folha adulta). E: *Peritassa campestris* (folha jovem). F-J: Venação marginal final incompleta. F: *Plenckia populnea* (folha adulta). G: *Monteverdia glaucescens* (folha adulta). H: *Monteverdia dasyclados* (folha adulta). I: *Celastrus liebmannii* (folha adulta). J:

Monteverdia euonymoides (folha adulta). K e L: Venação marginal final ausente. K: *Monteverdia ilicifolia* (folha adulta). L: *Monteverdia aquifolium* (folha adulta)27

Figura 6: Glândulas marginais foliares de espécies de Celastraceae em microscopia eletrônica de varredura (MEV). A-C: *Hippocratea volubilis* (A e B: Folha jovem; C: Folha adulta). D e E: *Peritassa campestris* (D: Folha jovem; E: Folha adulta). F-H: *Monteverdia euonymoides*. I: *Monteverdia dasyclados* (Folha jovem). J e K: *Maytenus boaria* (J: Folha jovem; K: Folha adulta). L: *Celastrus liebmannii* (Folha adulta). M: *Monteverdia floribunda* (Folha adulta). N: *Plenckia populnea* (Folha adulta). O: *Fraunhoferia multiflora* (Folha adulta). P: *Monteverdia erytroxyla* (Folha adulta). Q: *Elachyptera micrantha* (Folha adulta). R: *Cheiloclinium cognatum* (Folha adulta). S: *Salacia crassifolia* (Folha adulta). e T: *Pristimera celastroides* (Folha adulta)28

Figura 7: Margem foliar das espécies de Celastraceae que não possuem glândulas em microscopia eletrônica de varredura (MEV). A e B: *Schaefferia argentinensis*. A: Margem foliar. B: Ápice foliar. C-E: *Monteverdia ilicifolia*. C: Margem foliar evidenciando a presença de espinhos. D: Imagem ampliada do ápice do espinho. E: Espinho presente no ápice da folha. F e G: *Monteverdia aquifolium*. F: Margem foliar evidenciando a presença de espinhos. G: Ampliação do espinho.....30

Figura 8: Caracterização morfoanatômica e histoquímica das glândulas marginais em espécies de Celastraceae. A-I: Cortes transversais. J-L: Cortes paradérmicos. A-I: Folhas jovens. J-L: Folhas adultas. A-D: Coloração com azul de Toluidina evidenciando a glândula na margem. A e B: *Hippocratea volubilis*. C: *Peritassa campestris*. D: *Monteverdia euonymoides*. E e F: Reação com vermelho de rutênio mostrando a presença de pectinas na glândula (cor rosa). E: *Hippocratea volubilis*. F: *Peritassa campestris*. G-I: Reação com PAS mostrando a presença de polissacarídeos totais (cor magenta). G: *Hippocratea volubilis*. H: *Peritassa campestris*. I: *Monteverdia euonymoides*. J-L: Coloração com azul de Toluidina evidenciando a glândula na margem em corte transversal. J: *Maytenus boaria*. K: *Peritassa campestris*. L: *Celastrus liebmannii*. Co = Coléter. EC = Eixo Central. CE = Células Epidérmicas.....31

Figura 9: Análise de componentes principais das espécies de Celastraceae: venação primária, venação marginal final e presença de glândulas nas margens. Casp: Caspedódroma. Semi: Semicraspedódroma. Bronq: Bronquidódroma. Euc: Eucamptódroma. Aus: Ausente. Inco: Incompleta. Pont: Pontiguda. Lac: Em laço. Gld: Glândula.....32

LISTA DE SIGLAS

Sigla	Significado
μm	Micrômetro

RESUMO

PEREIRA, JULIANE DE SOUZA. Morfoanatomia das margens foliares em espécies de Celastraceae neotropicais: uma associação com glândulas? Orientadora: Dra. Valdneá Casagrande Dalvi. Coorientadores: Dr. Leonardo Biral dos Santos e Dr. Vinícius Coelho Kuster

Celastraceae, inserida na ordem Celastrales, apresenta uma taxonomia complexa, com recentes reclassificações que atualmente consideram 13 subfamílias. A família possui variedade de margens foliares podendo ser inteiras, crenadas, serrilhadas, espinhosas, dentadas, espinhoso-dentadas ou glandular-dentadas. Essa característica, incluindo a presença de glândulas, tem sido utilizada por taxonomistas na delimitação de táxons de diferentes níveis hierárquicos. Coléteres associados às margens são reportados apenas para duas espécies da família. Nesse sentido, objetivou-se investigar a presença de glândulas associadas a diferentes tipos de margens foliares em espécies neotropicais de Celastraceae, por meio de estudos morfoanatômicos e micromorfológicos além de confirmar a identidade dessas glândulas. Para isso, foram amostradas 21 espécies de 12 gêneros, incluídos em quatro subfamílias neotropicais de Celastraceae (Celastroideae, Salacioideae, Hippocrateoideae e Maytenoideae). Amostras de folhas jovens e adultas, obtidas de herbários e/ou coletadas em campo em áreas de Cerrado e Mata Atlântica, foram processadas segundo técnicas usuais para estudos morfoanatômicos e micromorfológicos. Quatro tipos de margens foram observados: oito espécies com margem inteira, dez com margem crenada, uma com margem serrada e três com margem espinescente. A análise da venação foliar mostrou predomínio do padrão semicraspedódromo em 71,43% das espécies, com variações nas terminações das nervuras marginais, incluindo padrões em laço, pontiagudos, incompletos ou ausentes. Glândulas ocorrem em 18 das 21 espécies estudadas, estando ausentes nas espécies com margens espinescentes (*Monteverdia aquifolium* e *M. ilicifolia*) e em *Schaefferia argentinensis*, com margem inteira. A posição ocupada por essas glândulas, a duração da atividade secretora, a estrutura anatômica, a ausência de vascularização e a composição da secreção permitiram identificá-las como coléteres. Os coléteres são do tipo padrão, com secreção polissacarídica, rica em mucilagem. São caducos nas folhas adultas, deixando apenas cicatrizes. A maior densidade de coléteres foi observada na subfamília Maytenoideae. A presença de coléter nas margens foliares de espécies neotropicais de Celastraceae demonstrou ser comum indicando a importância dessa estrutura secretora para a taxonomia da família, já que essas estruturas podem funcionar como caracteres morfológicos estáveis e distintivos, úteis na delimitação e circunscrição de grupos taxonômicos.

Palavras-chave: Celastrales; coléteres; dentes foliares; Hippocrateaceae

ABSTRACT

PEREIRA, JULIANE DE SOUZA. Leaf margin morphoanatomy in Neotropical Celastraceae species: an association with glands? Advisor: Dr. Valdneá Casagrande Dalvi. Co-advisors: Dr. Leonardo Biral dos Santos and Dr. Vinícius Coelho Kuster.

Celastraceae, a family within the order Celastrales, presents a complex taxonomy, with recent reclassifications currently recognizing 13 subfamilies. The family exhibits a wide variety of leaf margin types, including entire, crenate, serrate, spiny, dentate, spiny-dentate, and glandular-dentate forms. This morphological trait, particularly the presence of glands, has been used by taxonomists to delimit taxa at various hierarchical levels. Colleters associated with leaf margins have so far been reported in only two species of the family. In this context, the present study aimed to investigate the presence of glands associated with different types of leaf margins in Neotropical species of Celastraceae, through morphoanatomical and micromorphological analyses, and to confirm the identity of these glands. A total of 21 species belonging to 12 genera and four Neotropical subfamilies of Celastraceae (Celastroideae, Salacioideae, Hippocrateoideae, and Maytenoideae) were sampled. Young and mature leaves were obtained from herbarium specimens and/or field collections in areas in the Cerrado and Atlantic Forest, and processed using standard techniques. Four types of leaf margins were observed: eight species with entire margins, ten with crenate, one with serrate, and three with spinescent margins. Leaf venation analysis revealed a predominance (71.43%) of the semicraspedodromous pattern, with marginal endings varying between looped, pointed, incomplete, or absent. Glands were found in 18 of the 21 species, being absent in those with spinescent margins (*Monteverdia aquifolium* and *M. ilicifolia*) and in *Schaefferia argentinensis*, which has an entire margin. These glands position, their secretory activity, anatomical structure, lack of vascularization, and secretion composition allowed their identification as colleters. These colleters are of the standard type, producing a polysaccharide-rich mucilaginous secretion. They are deciduous in mature leaves, leaving scars. The highest colleters density was observed in the subfamily Maytenoideae. The presence of colleters on the leaf margins of Neotropical species of Celastraceae proved to be a common feature, reinforcing the relevance of this secretory structure to the taxonomy of the family, as it may serve as a stable and distinctive morphological character useful for the delimitation of taxonomic groups.

Keywords: Celastrales; colleters; leaf teeth; Hippocrateaceae

1. INTRODUÇÃO

Celastraceae pertence à ordem Celastrales juntamente com as famílias Lepidobotryaceae e Parnassiaceae (Simmons *et al.*, 2023). Possui a cerca de 107 gêneros e 1300 espécies ocorrentes frequentemente em regiões tropicais, mas podem ser encontradas em regiões subtropicais e temperadas (Simmons *et al.*, 2001; Simmons *et al.*, 2023). No Brasil ocorrem 22 gêneros e aproximadamente 142 espécies (60 endêmicas), que estão distribuídas em todos os domínios fitogeográficos brasileiros, especialmente na Amazônia e Mata Atlântica, sendo esse último o com maior endemismo (Biral & Lombardi, 2024).

A família apresenta histórico taxonômico complexo. Durante todo o século XX, Celastraceae e Hippocrateaceae foram tratadas como famílias próximas, mas distintas (e.g., Loesener 1942a, b). Contudo, os primeiros resultados das filogenias moleculares evidenciaram que essa delimitação tornava Celastraceae parafilética. Assim, diversos estudos evidenciaram a necessidade de inclusão de Hippocrateaceae em Celastraceae (e.g., Simmons *et al.*, 2001a, 2001b). Simmons (2004) tratou as famílias unidas, em delimitação ampla (Celastraceae *sensu lato*), e a dividiu em quatro subfamílias: Celastroideae, Hippocrateoideae, Salacioideae e Stackhousioideae. No entanto, em decorrência da delimitação não monofilética de Celastroideae, essa classificação foi considerada como provisória pelo próprio autor.

Apenas recentemente, após mais de duas décadas de novas filogenias ajudando no entendimento das relações dentro de Celastraceae (e.g., Simmons *et al.*, 2008, 2012; Coughenour *et al.* 2010, 2011; McKenna *et al.* 2011, Biral *et al.*, 2017), uma nova proposta de classificação à nível de subfamília foi apresentada. Simmons *et al.* (2023) circunscreveram 13 subfamílias: Cassinoideae, Celastroideae, Crossopetaloideae, Elaeodendroideae, Hippocrateoideae, Maytenoideae, Microtropioideae, Monimopetaloideae, Pottingerioideae, Salacioideae, Salaciopsioideae, Siphonodontoideae e Stackhousioideae. No entanto, a maioria dessas subfamílias carece de caracteres morfológicos diagnósticos, compartilhados ancestralmente entre as espécies (Simmons *et al.*, 2023). Destas Celastroideae, Hippocrateoideae, Maytenoideae, Microtropioidea, Salacioideae, Elaeodendroideae Crossopetaloideae e Shiphonodontoideae ocorrem nos Neotrópicos (Simmons *et al.*, 2023).

Margens foliares são comumente utilizadas em trabalhos taxonômicos, na descrição de espécies e/ou em chaves de identificação (Braz *et al.*, 2004; Tybusch & Iannuzzi, 2008; Félix-Silva *et al.*, 2012), contribuindo para a delimitação ou distinção tanto de espécies como de categorias mais abrangentes como gêneros e famílias (Tomlinson 1960; Glassman 1972; D'Arcy & Keating 1979; Sajo *et al.*, 1995; Bieras & Sajo 2004; Silva & Potiguara, 2008). Ellis *et al.* (2009) classificam as margens foliares sem dente e dentadas, essas últimas incluem as margens serradas ou crenadas ou

serradas e crenadas. Em Celastraceae, a morfologia das margens foliares também é variada podendo ser inteira, crenadas, serrilhadas, espinhosas, dentadas, espinhoso-dentadas ou glandular-dentado (Simmons, 2004).

Três tipos de glândulas marginais são reportadas associadas ou não aos dentes foliares, em diferentes clados de angiospermas: coléteres (Solereider *et al.*, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Hickey & Wolfe, 1975; Fahn, 1979; Thomas, 1991; Paiva, 2012; Evert, 2013; Chin *et al.*, 2013; Almeida & Paiva, 2019; Gonçalves *et al.* 2020; Paiva *et al.*, 2021; Rosa *et al.*, 2021; Dalvi *et al.*, 2023), hidatódios (Solereider *et al.*, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Hickey & Wolfe, 1975; Fahn, 1979; Evert, 2013; Wightman *et al.*, 2017; Wightman *et al.*, 2018; Reichgelt *et al.*, 2023) e nectários (Solereider *et al.*, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Hickey & Wolfe, 1975; Fahn, 1979; Possobom *et al.*, 2010; Evert, 2013; Chin *et al.*, 2013; Lemos *et al.*, 2017; Marazzi *et al.*, 2019; Paiva *et al.*, 2021; Maximo *et al.*, 2023). Quando associados aos dentes, os coléteres estão presentes no ápice de uma projeção marginal e quando não associados aos dentes estão presentes em margens inteiras ou no intervalo entre um dente e outro (Vinogradova *et al.*, 2024). Há relatos de coléteres associados aos dentes foliares de Celastraceae, incluindo a descrição anatômica dessa estrutura, para *Tontelea micranta* (Mart.) A.C. Sm. (Mercadantes-Simões & Paiva 2013) e *Monteverdia imbricata* (Mart. ex Reissek) Biral (Souza, *et al.*, 2017). O coléter é uma estrutura secretora que pode estar presente em brotos e gemas dos vegetais, secretam geralmente mucilagem e são responsáveis por proteger a planta contra dessecação ou ataques de patógenos (Fahn, 1979, 1990; Thomas, 1991; Mayer *et al.*, 2013; Dalvi *et al.*, 2014; Fernandes *et al.*, 2016, Silva *et al.*, 2022)

Por outro lado, é constante o relato, em trabalhos de cunho taxonômico, de glândulas associadas às margens foliares de espécies de Celastraceae, porém tais pesquisas não identificaram qual seria o tipo de glândula na margem. Smith (1940) e Simmons (2004) mencionam a ocorrência de dentes glandulares em algumas espécies de Celastraceae, porém, sem especificá-las. Liang *et al.* (2016) citaram a ocorrência de glândulas nos dentes das margens foliares em espécies de Celastraceae. Em estudos taxonômicos a ocorrência de glândulas nas margens foliares é utilizada nas chaves dicotômicas para identificação de Celastraceae (Pant & Kidwai, 1966; Carvalho-Okano, 2005; Biral, 2016; Liang, *et al.*, 2016; Ye, *et al.*, 2021).

Nesse sentido, visou-se testar a hipótese de que os coléteres são comuns nas margens foliares de espécies de Celastraceae, em especial nas folhas com margens denteadas, podendo contribuir para a taxonomia da família. Análises morfoanatômicas e micromorfológicas foram conduzidas em 21 espécies distribuídas em quatro subfamílias ocorrentes nos neotrópicos. Correlações entre o tipo de margem e características do padrão de venação com a presença *versus* ausência de glândulas são apresentadas.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Investigar a ocorrência de glândulas associadas a diferentes tipos de margens foliares em espécies neotropicais de Celastraceae e comprovar a identidade dessas glândulas.

2.2. Específicos

- Descrever a morfoanatomia das margens foliares de representantes de quatro, das oito subfamílias de Celastraceae (Simmons *et al.*, 2023), ocorrentes nos neotrópicos;
- Identificar a presença ou não de glândulas associadas às margens tanto em folhas jovens quanto em folhas adultas, verificando se as glândulas são caducas ou não;
- Descrever e reconhecer a natureza das glândulas através de estudos morfoanatômicos, histoquímicos e micromorfológicos e;
- Correlacionar o tipo de margem e o padrão de venação com a presença ou não de glândulas marginais.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Seleção das espécies e obtenção das amostras – Para efeito de amostragem e seleção das espécies, foram levantados como critérios: (i) representatividade das subfamílias neotropicais de Celastraceae; (ii) representatividade da espécie no cenário nacional (ex: única espécie endêmica no Brasil ou única espécie do gênero para o Brasil); (iii) relevância da espécie para a taxonomia (ex: espécie ou gênero com histórico problemático de delimitação) e (iv) espécies com diferentes tipos de margens foliares (ex: margem inteira, crenada, serreada, dentada, espinescente). Espécies de quatro das oito subfamílias (Simmons *et al.*, 2023) não foram amostradas, uma vez que são táxons pequenos e com poucos ou nenhum representante no Brasil, sendo elas: Microtropioideae, Elaeodendroideae, Crossopetaloideae e Shiphonodontoideae.

As amostras foliares foram obtidas tanto de materiais provenientes de exsicatas dos herbários HRCB (Herbário Rioclarense da UNESP-RC - Universidade Estadual Paulista - *campus* de Rio Claro) e SHPR (Herbário da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR), *campus* Santa Helena) e/ou de materiais coletados em campo. Excursões de campo foram realizadas em áreas de Cerrado e Mata Atlântica nos municípios de Alto Paraíso de Goiás, Cristalina e Pirenópolis (GO); Brazlândia (DF); Bananal, Botucatu e Santo André (SP); Foz do Iguaçu e Campo Mourão (PR); e Itamonte (MG), para coleta das amostras. Os acrônimos aqui citados estão de acordo com Thiers (2024). Foram amostradas de um a seis indivíduos por espécie.

Em campo, ramos com folhas jovens envolvendo os meristemas apicais (quando possível) e folhas expandidas (do terceiro ao quinto nó) foram fixadas em FAA50 (formalina 37%, ácido acético e álcool etílico 50%; 1:1:18 em volume v:v:v) por 48 h e posteriormente estocadas em álcool etílico 70% (Johansen, 1940) para processamento em laboratório. Ramos férteis foram coletados e as exsiccatas foram depositadas nos herbários IFRV, do Instituto Federal de Goiano, *campus* Rio Verde, SHPR, da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR), *campus* Santa Helena (SHPR), e UFG, da Universidade Federal do Goiás - *campus* Samambaia (UFG). Ao todo 21 espécies, pertencentes a 12 gêneros, de Celastraceae foram amostradas (Tabela 01).

Tabela 01. Listagem com as 21 espécies de Celastraceae analisadas quanto à presença/ausência e natureza das glândulas localizadas nas margens foliares. As espécies estão agrupadas por subfamílias seguindo as duas classificações mais recentes para a família. O tipo de margem foliar foi descrito de acordo com Ellis *et al.* (2009).

Espécies	Material testemunho (Coletor ou voucher)	Subfamília (Simmons, 2004)	Subfamília (Simmons <i>et al.</i> 2023)	Tipos de margens (Ellis <i>et al.</i> , 2009)
<i>Celastrus liebmannii</i> Standl.	SHPR 1566*, SHPR 1807**	Celastroideae	Celastroideae	Crenada
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C. Sm.	IFRV 2291*, IFRV2312*	Salacioideae	Salacioideae	Crenada
<i>Elachyptera micrantha</i> (Cambess.) A.C. Sm.	SHPR 4165*	Hippocrateoideae	Hippocrateoideae	Inteira
<i>Fraunhoferia multiflora</i> Mart.	SHPR 2126**, SHPR 2127**	Celastroideae	Maytenoideae	Inteira
<i>Hippocratea volubilis</i> L.	SHPR 1731**, SHPR 4358*, SHPR 4359*	Hippocrateoideae	Hippocrateoideae	Crenada
<i>Maytenus boaria</i> Molina	SHPR 1424**, INPA 291242*	Celastroideae	Maytenoideae	Serrada
<i>Monteverdia aquifolium</i> (Mart.) Biral	SHPR 3918*, SHPR 4360*, SHPR 4361*	Celastroideae	Maytenoideae	Espinescente
<i>Monteverdia desyclados</i> (Mart.) Biral	UFG 39192*, UFG 39193*, UFG 39194*	Celastroideae	Maytenoideae	Crenada
<i>Monteverdia erytroxyla</i> (Reissek) Biral	SHPR 3357**	Celastroideae	Maytenoideae	Inteira
<i>Monteverdia euonymoides</i> (Reissek) Biral	SHPR 3317**, UFG 39199*, 4616*	Celastroideae	Maytenoideae	Crenada

<i>Monteverdia floribunda</i> (Reissek) Biral	IFRV 1131*	Celastroideae	Maytenoideae	Crenada
<i>Monteverdia glaucescens</i> (Reissek) Biral	SHPR 1516**	Celastroideae	Maytenoideae	Crenada
<i>Monteverdia ilicifolia</i> (Mart. ex Reissek) Biral	UFG 39196*, UFG 39197*, UFG 39198*	Celastroideae	Maytenoideae	Espinescente
<i>Monteverdia littoralis</i> (R.M. Carvalho-Okano) Biral	SHPR 2864**	Celastroideae	Maytenoideae	Inteira
<i>Peritassa campestris</i> (Cambess.) A.C. Sm.	IFRV 1098*, IFRV 1100*, IFRV 1518*, UFG 39188*, UFG 39189*, UFG 39140*	Salacioideae	Salacioideae	Crenada
<i>Peritassa hatschbachii</i> Lombardi	SHPR 2747**	Salacioideae	Salacioideae	Inteira
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	IFRV 274*, IFRV 1517*, IFRV 1787*	Celastroideae	Maytenoideae	Crenada
<i>Pristimera celastroides</i> (Kunth) A.C. Sm.	SHPR 2203**	Hippocrateoideae	Hippocrateoideae	Crenada
<i>Salacia crassifolia</i> (Mart. ex. Schult.) G.Don	IFRV 1096*, IFRV 1361*, UFG 52793*, UFG 52794*, UFG 52795*	Salacioideae	Salacioideae	Inteira
<i>Salacia mosenii</i> A.C. Sm.	SHPR 2857**	Salacioideae	Salacioideae	Inteira
<i>Schaefferia argentinensis</i> Speg.	SHPR 4362*, SHPR 4363*, SHPR 4364*	Celastroideae	Celastroideae	Inteira

*Material testemunho coletado em campo e fixado em FAA. ** Material testemunho proveniente de herbário.

Descrição morfológica das folhas - Amostras das margens de folhas expandidas e de folhas jovens (quando presentes) dos espécimes provenientes de herbário e coletado em campo foram observadas e fotografadas em estereomicroscópio (Stemi DV4, Carl Zeiss™, Alemanha). Em seguida, as folhas inteiras foram fotografadas com auxílio de um aparelho celular e as imagens obtidas, incluindo a distribuição das glândulas marginais, foram esquematizadas no software Corel Draw 2020. A contagem do número de glândulas por cm foi realizada em pelo menos três folhas por espécime e a média do número de glândulas por cm foi obtida. Um gráfico com a média da quantidade de glândulas das espécies organizadas por subfamílias foi elaborado no Excel 2021. A classificação de tipos de margens e do padrão de venação seguiu a classificação do “Manual of Leaf Architecture” (Ellis *et al.*, 2009) com adaptações para o tipo de margem espinescente, comum no gênero *Monteverdia*. Análise de componentes principais (PCA) foi conduzida utilizando o software PAST Paleontological, a fim de correlacionar a presença de glândulas com o padrão de venação das espécies.

Estudos anatômicos – Microscopia de luz - O material proveniente de herbário foi submetido ao processo de reversão de herborização. Para tal, as amostras foram fervidas em água destilada durante cinco minutos e após atingir temperatura ambiente as amostras foram submersas em hidróxido de potássio 5% (KOH 5%) por 2 horas, lavadas em água destilada, desidratadas e estocadas em álcool etílico 70% (Smith & Smith, 1942).

Amostras de margens foliares e folhas jovens, estocadas em álcool etílico 70% (material fixado em campo e herborizado), foram incluídas em resina do tipo metacrilato (Historesin, Leica Instruments, Heidelberg, Alemanha). Cortes transversais de folhas jovens e expandidas e paradérmicos de folhas adultas, para verificar a senescência e/ou caducidade da glândula, foram realizados em micrótomo rotativo Logen Scientific (modelo LSKD-1508) com 5-6µm de espessura. Para caracterização anatômica, lâminas foram coradas com azul de toluidina a 0,05% em tampão fosfato pH 4,7 (O’Brien *et al.*, 1964). Para descrição histoquímica, quando disponível, lâminas com folhas jovens e adultas foram selecionadas e os cortes submetidos à reação com PAS (Ácido Periódico/Reagente de Schiff), para polissacarídeos neutros (McManus, 1948) e vermelho de rutênio, para pectinas (Johansen, 1940). Todas as lâminas foram montadas em resina sintética (Permout, Fisher Scientific, NJ, EUA).

Para a descrição do padrão de venação, as folhas foram submetidas ao processo de diafanização (Arnott, 1959). Primeiramente, as folhas foram imersas em solução de hidróxido de sódio a 10%, por cerca de 2 horas, seguido de hipoclorito de sódio a 20%, até o total clareamento. Em seguida, os fragmentos foram lavados em água destilada, submetidos à desidratação em série etanólica e corados com fucsina básica (0,1% solução aquosa). Finalizado o processo, as amostras foram montadas em gelatina, vedadas com esmalte incolor e observadas. As imagens foram obtidas

por meio de um fotomicroscópio (Olympus, modelo BX61) equipado com um software de captura de imagens e uma câmera DP-72.

Estudos micromorfológicos – Microscopia eletrônica de varredura - Amostras de margens foliares das espécies provenientes de campo e herbário, estocadas em álcool etílico 70%, foram desidratadas em série etílica e levadas para secagem em ponto crítico (Bozzola & Russel, 1992), utilizando o equipamento CPD 020; Bal-Tec, Balzers, Liechtenstein. Em seguida, as amostras foram fixadas no suporte com fita dupla face de carbono e metalizadas no sistema para deposição de filmes de ouro (25 nm) em um Denton Vacuum (Desk V, Denton Vacuum LLC, Moorestown, NJ, EUA). A observação e a captura de imagens foram realizadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV) (Jeol, JSM-6610, equipado com EDS, Thermo Scientific, Tóquio, Japão).

4. RESULTADOS

Tipos de margens foliares - Quatro tipos de margens foram observados (Fig. 1; Tabela 01). Das 21 espécies estudadas, oito espécies possuem margem inteira, incluindo: *Fraunhoferia multiflora* (Fig. 1A), *Schaefferia argentinensis* (Fig. 1B), *Monteverdia erytroxyla* (Fig. 1C), *Salacia crassifolia* (Fig. 1D), *Peritassa hatschbachii* (Fig. 1E), *Salacia mosenii* (Fig. 1F), *Monteverdia littoralis* (Fig. 1G) e *Elachyptera micrantha* (Fig. 1H), sendo *F. multiflora* (Fig. 1A) e *M. erytroxyla* (Fig. 1C) levemente denteada e *M. littoralis* (Fig. 1G) e *E. micrantha* (Fig. 1H) levemente onduladas. Outras dez possuem margens do tipo crenada, incluindo *Pristimera celastroides* (Fig. 1I), *Peritassa campestris* (Fig. 1J), *Cheiloclinium cognatum* (Fig. 1K), *Plenckia populnea* (Fig. 1L), *Monteverdia dasyclados* (Fig. 1M), *Monteverdia glaucescens* (Fig. 1N), *Hippocratea volubilis* (Fig. 1O), *Celastrus liebmannii* (Fig. 1P), *Monteverdia euonymoides* (Fig. 1Q) e *Monteverdia floribunda* (Fig. 1R). Apenas *Maytenus boaria* (Fig. 1S) possui margem serrada. Já *Monteverdia aquifolium* (Fig. 1T) e *Monteverdia ilicifolia* (Fig. 1U) possuem margem espinescente.



Figura 1: Tipos de margens foliares de espécies de Celastraceae (Fotografias obtidas em estereomicroscópio). A-H: Margem inteira. A: *Fraunhoferia multiflora*. B: *Schaefferia argentinensis*. C: *Monteverdia erytroxyla*. D: *Salacia crassifolia*. E: *Peritassa hatschbachii*. F: *Salacia mosenii*. G: *Monteverdia littoralis*. H: *Elachyptera micrantha*. I-R: Margem crenada. I: *Pristmera celastroides*. J: *Peritassa campestris*. K: *Cheiloclinium cognatum*. L: *Plenckia populnea*. M: *Monteverdia dasyclados*. N: *Monteverdia glaucescens*. O: *Hippocratea volubilis*. P: *Celastrus liebmannii*. Q: *Monteverdia euonymoides*. R: *Monteverdia floribunda*. S: Margem serrada. S: *Maytenus boaria*. T-U: Margem espinescente: T: *Monteverdia aquifolium*. U: *Monteverdia ilicifolia*.

Ocorrência e distribuição de glândulas nas margens foliares - Glândulas associadas às margens foliares estão presentes em 18 das 21 espécies estudadas (Figs. 2-4). As exceções são *S. argentinensis* (Fig. 3A), que possui margem inteira, *M. illicifolia* (Fig. 3B) e *M. aquifolium* (Fig. 3C), que apresentam espinhos nas margens. A presença de glândulas foi detectada tanto em espécies coletadas em campo quanto em espécimes provenientes de materiais herborizados.

O padrão de distribuição das glândulas e a quantidade destas (1 a 10 glândulas por cm) difere entre as espécies (Figs. 2-4). A menor densidade de glândulas (1 a 2) foi observada em *M. erytroxyla* (Fig. 3D), *S. crassifolia* (Fig. 3E), *P. hatsbachii* (Fig. 3F) e *P. campestris* (Fig. 3G). A maioria das espécies, por sua vez, possuem entre 3 e 4 glândulas por centímetro de margem, incluindo *H. volubilis* (Fig. 3H), *E. micrantha* (Fig. 3I), *M. littoralis* (Fig. 3J), *C. liebmannii* (Fig. 3K), *S. mosseni* (Fig. 3L), *F. multiflora* (Fig. 4A), *C. cognatum* (Fig. 4B), *M. floribunda* (Fig. 4C), *P. celastroides* (Fig. 4D) e *M. glaucescens* (Fig. 4E). *M. dasyclados* (Fig. 4F), *P. populnea* (Fig. 4G) e *M. euonymoides* (Fig. 4H) possuem em média 5 a 6 glândulas. Apenas uma espécie, *M. boaria* (Fig. 4I), tem em média 10 glândulas. A maioria das espécies com maior número de glândulas por cm estão incluídas na subfamília Maytenoideae e a maioria das espécies com menor número de glândulas estão na subfamília Salacioideae.

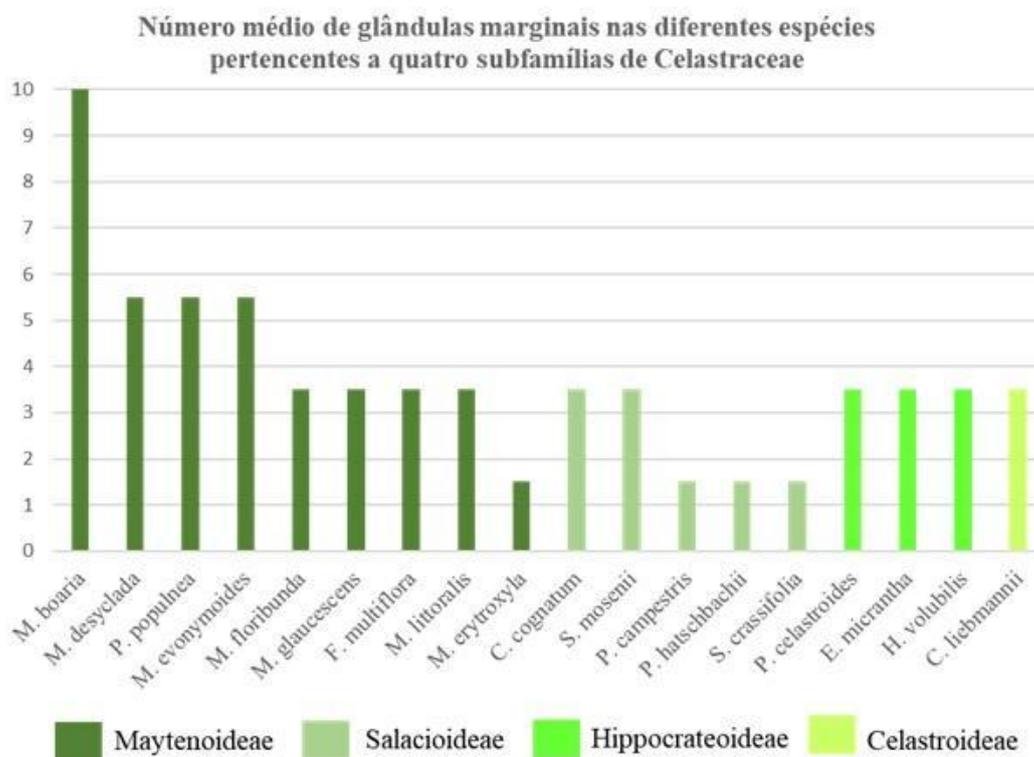


Figura 2: Número médio de glândulas, por centímetro (cm), nas margens foliares de espécies pertencentes a diferentes subfamílias de Celastraceae.

Padrão de venação - O padrão de venação primária não diferencia entre as espécies, sendo possível observar que todas elas possuem venação do tipo pinada (Figs. 3 e 4). Considerando as veias secundárias principais (Figs. 3 e 4) a venação pode ser de quatro tipos: (I) eucamptódromas em *S. argentinensis* (Fig. 3A), *S. crassifolia* (Fig. 3E) e *F. multiflora* (Fig. 4A); (II) broquidódroma em *M. erytroxyla* (Fig. 3D) e *S. mosenii* (Fig. 3L); (III) semicraspedódroma em *P. hatschbachii* (Fig. 3F), *P. campestris* (Fig. 3G), *H. volubilis* (Fig. 3H), *E. micrantha* (Fig. 3I), *M. littoralis* (Fig. 3J), *C. liebmannii* (Fig. 3K), *M. dasyclados* (Fig. 4B), *P. populnea* (Fig. 4C), *M. euonymoides* (Fig. 4D), *C. cognatum* (Fig. 4E), *M. floribunda* (Fig. 4F), *P. celastroides* (Fig. 4G), *M. glaucescens* (Fig. 4H) e *M. boaria* (Fig. 4I); e (IV) craspedódromas em *M. ilicifolia* (Fig. 3B) e *M. aquifolium* (Fig. 3C).

Em relação às nervuras terminais marginais quatro padrões foram encontrados (Fig. 5): venação marginal final pontiaguda, restrita às folhas de *P. hatschbachii* e *M. littoralis* (Fig. 5A); venação marginal final em *looped* (em laço) em *F. multiflora*, *S. argentinensis* (Fig. 5B), *M. erytroxyla*, *H. volubilis* (Fig. 5C), *C. cognatum* (Fig. 5D), *P. campestris* (Fig. 5E), *M. floribunda*, *M. boaria*, *P. celastroides* e *S. crassifolia*; venação marginal final incompleta em *S. mosenii*, *E. micrantha*, *P. populnea* (Fig. 5F), *M. glaucescens* (Fig. 5G), *M. desyclada* (Fig. 5H), *C. liebmannii* (Fig. 5I) e *M. euonymoides* (Fig. 5J); e venação marginal final ausente em *M. ilicifolia* (Fig. 5K) e *M. aquifolium* (Fig. 5L). As únicas espécies que possuem veias basais nuas e vascularização nos seus dentes/espinhos são *M. ilicifolia* (Fig. 5K) e *M. aquifolium* (Fig. 5L).

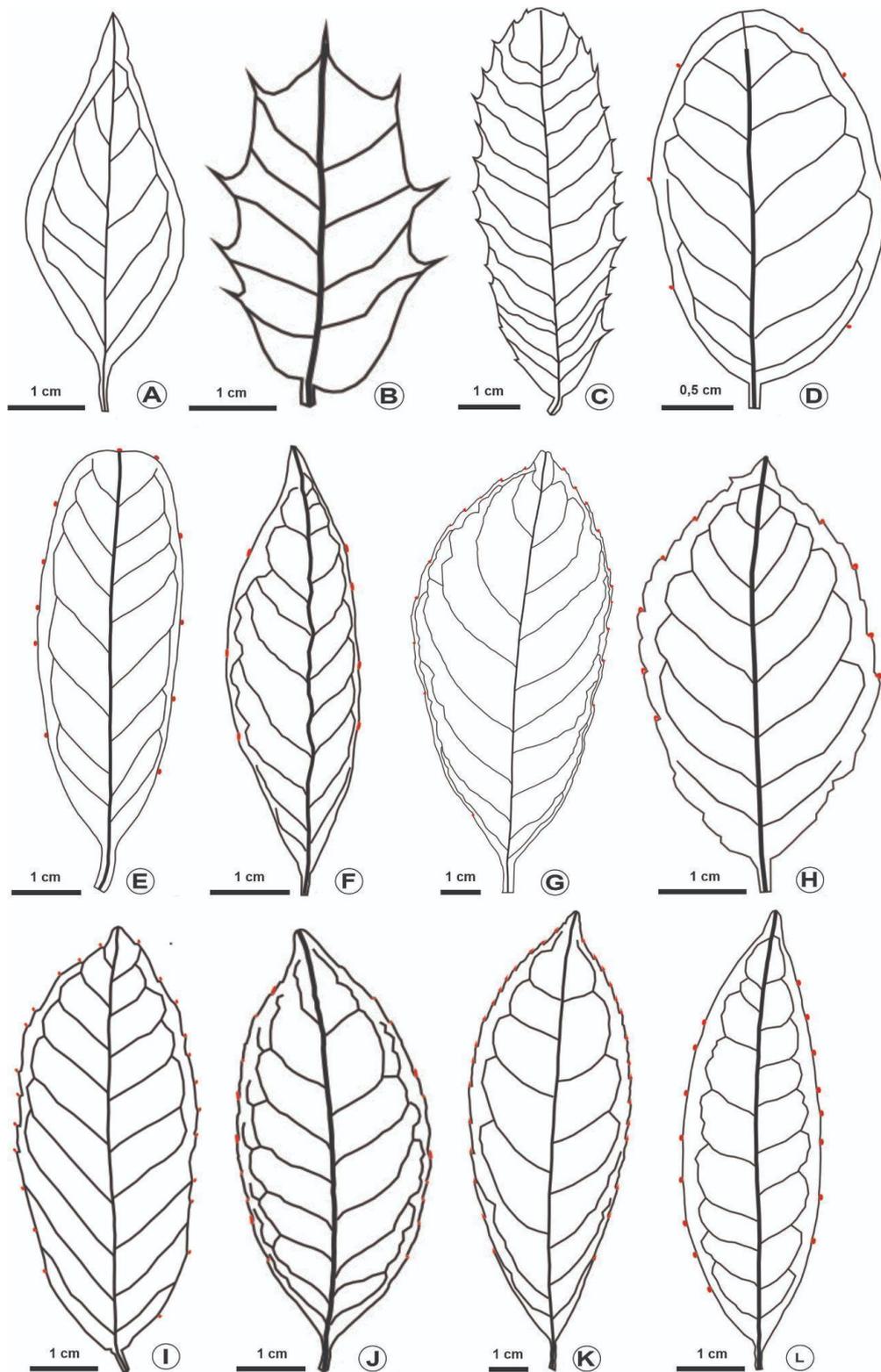


Figura 3: Desenho esquemático evidenciando a distribuição das glândulas marginais (em vermelho) e padrão de venação em espécies de Celastraceae. A-C: Ausência de glândula. A: *Schaefferia argentinensis* (venação eucamptódromas). B: *Monteverdia ilicifolia* (venação craspedódromas). C: *Monteverdia aquifolium* (venação craspedódromas). D: *Monteverdia erytroxyla* (venação broquidódroma). E: *Salacia crassifolia* (venação eucamptódromas). F-K: Venação semicraspedódroma. F: *Peritassa hatschbachii*. G: *Peritassa campestris*. H: *Hippocratea volubilis*. I: *Elachyptera micrantha*. J: *Monteverdia littoralis*. K: *Celastrus liebmannii*. L: *Salacia mosenii* (venação broquidódroma).

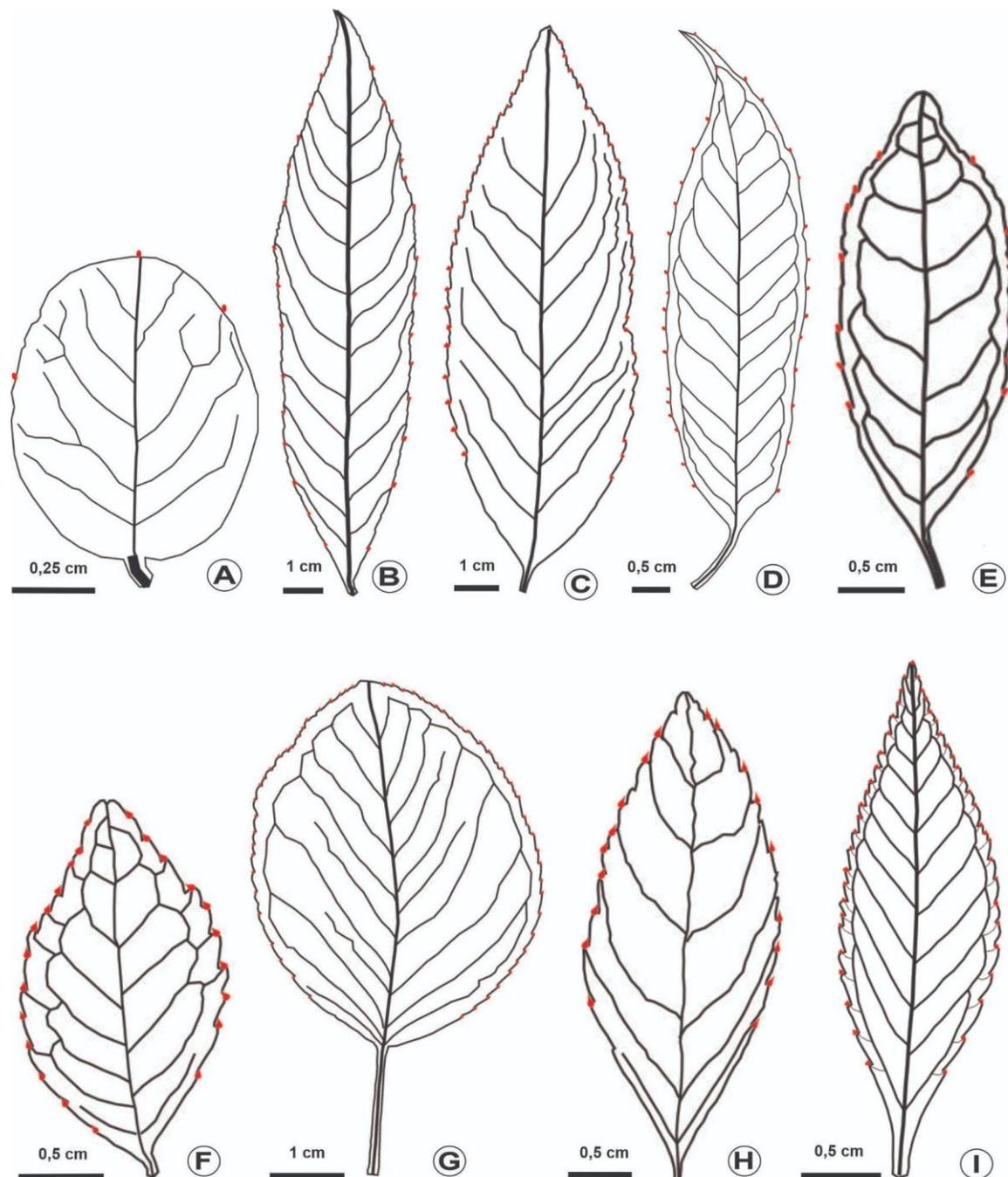


Figura 4: Desenho esquemático evidenciando a distribuição das glândulas marginais (em vermelho) e padrão de venação em espécies de Celastraceae. A: *Fraunhoferia multiflora* (venação eucamptódromas). B-I: Venação semicraspedódroma. B: *Cheiloclinium cognatum*. C: *Monteverdia floribunda*. D: *Pristimera celastroides*. E: *Monteverdia glaucescens*. F: *Monteverdia dasyclados*. G: *Plenkia populnea*. H: *Monteverdia euonymoides*. I: *Maytenus boaria*.

Caracterização morfoanatômica das glândulas presentes nas margens foliares - Em grande parte das espécies foi possível verificar a presença de dentes bem marcantes nas margens foliares (Fig. 6). Em algumas espécies esses dentes são direcionados para o ápice da folha como em *H. volubilis* (Figs. 6A e C), *P. campestris* (Figs. 6D e E), *M. euonymoides* (Fig. 6F-H), *M. dasyclados* (Fig. 6I) e *M. boaria* (Figs. 6J e K). Em outras espécies os dentes são revolutos em direção a própria margem, como

em *C. liebmannii* (Fig. 6L), *M. floribunda* (Fig. 6M) e *P. populnea* (Fig. 6N). Nas demais espécies, incluindo *F. multiflora* (Fig. 6O), *M. erytroxyla* (Fig. 6P), *E. micrantha* (Fig. 6Q), *C. cognatum* (Fig. 6R), *S. crassifolia* (Fig. 6S) e *P. celastroides* (Fig. 6T) não há dentes evidentes.

Nas espécies com margens crenadas e serradas, verificou-se que a glândula forma um contínuo com o dente. No entanto, há um estreitamento no final do dente e início da inserção da glândula, como observado em *H. volubilis* (Fig. 5C), *P. populnea* (Figs. 5F), *M. dasyclados* (Figs. 5H), *C. liebmannii* (Fig. 5I) e *M. euonymoides* (Fig. 5J). Em alguns casos a glândula corresponde à própria projeção marginal, como em *F. multiflora* (Fig. 6O), *M. erytroxyla* (Fig. 6P), *C. cognatum* (Fig. 6R) e *S. crassifolia* (Fig. 6S).

O formato da glândula diferenciou entre as espécies sendo alongado em *H. volubilis* (Fig. 6A-C), *P. campestris* (Fig. 6D), *M. floribunda* (Fig. 6M), *P. populnea* (Fig. 6N), *E. micrantha* (Fig. 6Q), *C. cognatum* (Fig. 6R) e *P. celastroides* (Fig. 6T); curto e com a base mais larga, em *M. euonymoides* (Fig. 6F-H), *M. dasyclados* (Fig. 6I), *M. boaria* (Figs. 6J e K) e *F. multiflora* (Fig. 6O); ou arredondados como em *C. liebmannii* (Fig. 6L) e *S. crassifolia* (Fig. 6S).

As glândulas, nas folhas adultas, comumente apresentam aspecto murcho e enrugado, com resíduos de secreção, como observado em *H. volubilis* (Fig. 6C), *M. euonymoides* (Fig. 6H), *P. populnea* (Fig. 6N), *F. multiflora* (Fig. 6O), *C. cognatum* (Fig. 6R) e *S. crassifolia* (Fig. 6S). Hifas fúngicas também foram comumente observadas como em *M. dasyclados* (Fig. 6I), *M. boaria* (Figs. 6J e K), *C. liebmannii* (Fig. 6L), *M. floribunda* (Fig. 6M), *C. cognatum* (Fig. 6R), e *P. celastroides* (Fig. 6T). A superfície dos dentes é destituída de estômatos em todas as espécies (Fig. 6).

Foi possível observar características comuns associadas à duração da atividade secretora das glândulas como as cicatrizes deixadas nas folhas adultas, indicando que as glândulas são caducas, como evidenciado em *M. littoralis* (Fig. 5A), *C. cognatum* (Fig. 5D), *M. glaucescens* (Fig. 5G), *P. campestris* (Fig. 6E) e *M. erytroxyla* (Fig. 6P). Em todas as espécies a glândula não é vascularizada. A vascularização chega apenas até a margem da folha, mas não atinge a glândula, como observado em *H. volubilis* (Fig. 5C), *P. populnea* (Figs. 5F), *M. dasyclados* (Figs. 5H), *C. liebmannii* (Fig. 5I) e *M. euonymoides* (Fig. 5J).

S. argentinensis (Figs. 5B e 7A e B) foi a única espécie estudada que possui margem inteira e sem a presença de glândulas. Em *M. ilicifolia* (Figs. 5K e 7C-E) e *M. aquifolium* (Figs. 5L e 7F e G) não foram observados vestígios de glândulas, porém as espécies possuem uma margem caracterizada pela presença de espinhos.

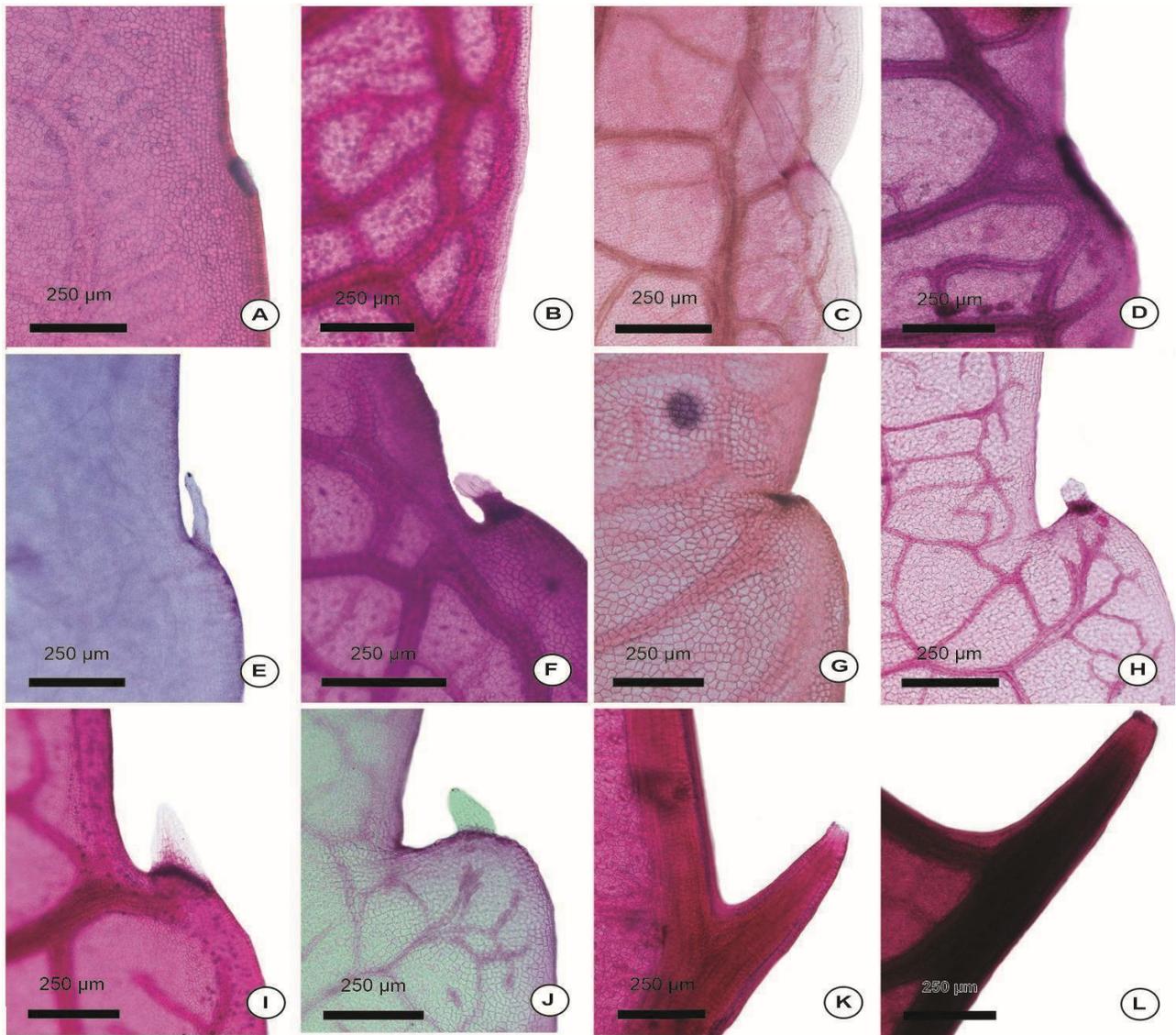


Figura 5: Folhas diafanizadas das espécies de Celastraceae, evidenciando a venação marginal final, a presença ou ausência de glândula e a caducidade. (Microscopia de luz). A: Venação marginal final pontiaguda. A: *Monteverdia littoralis* (folha adulta). B-E: Venação marginal final em *looped* (em laço). B: *Schaefferia argentinensis* (folha adulta). C: *Hippocratea volubilis* (folha jovem). D: *Cheiloclinium cognatum* (folha adulta). E: *Peritassa campestris* (folha jovem). F-J: Venação marginal final incompleta. F: *Plenckia populnea* (folha adulta). G: *Monteverdia glaucescens* (folha adulta). H: *Monteverdia dasyclados* (folha adulta). I: *Celastrus liebmannii* (folha adulta). J: *Monteverdia euonymoides* (folha adulta). K e L: Venação marginal final ausente. K: *Monteverdia ilicifolia* (folha adulta). L: *Monteverdia aquifolium* (folha adulta).

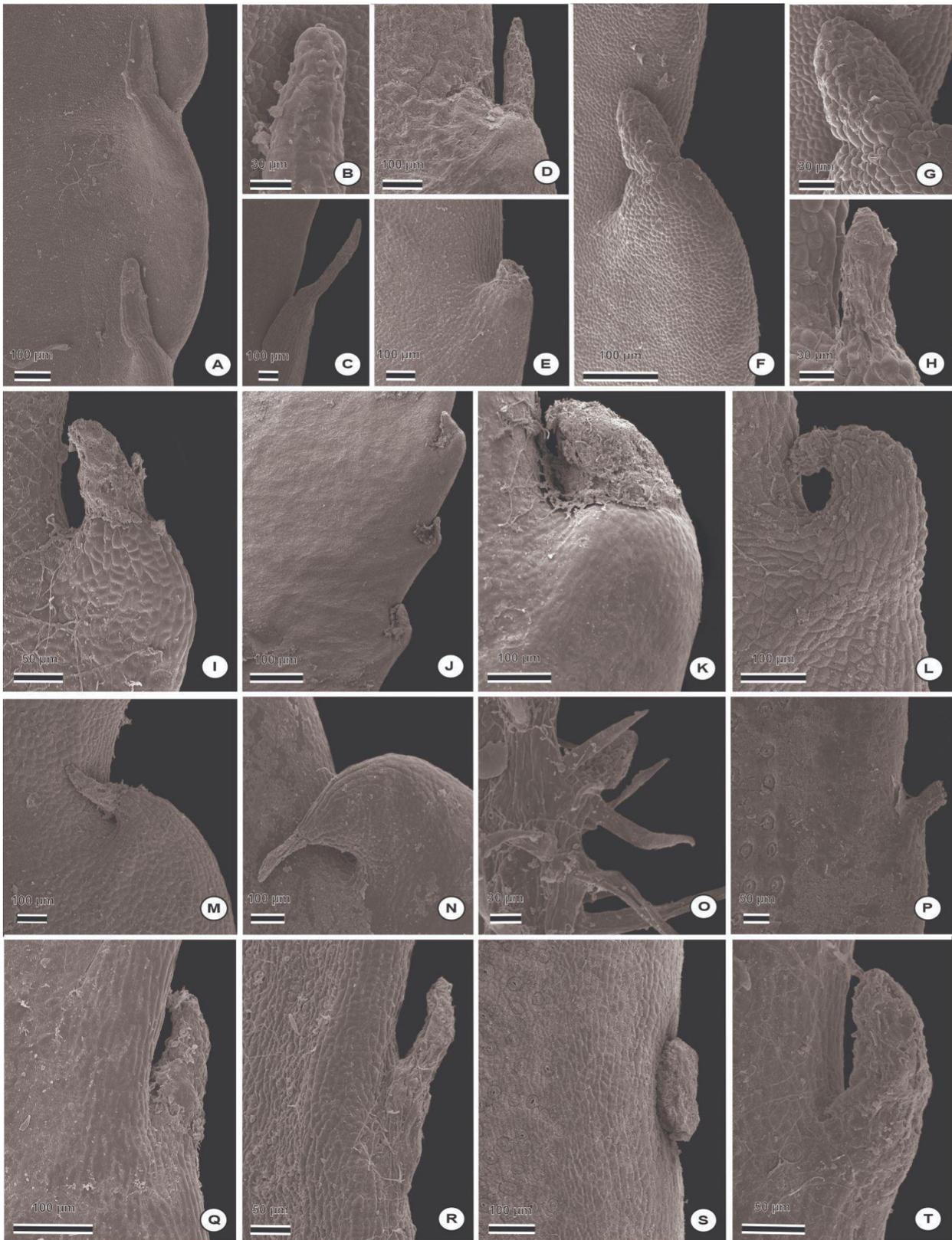


Figura 6: Glândulas marginais foliares de espécies de Celastraceae em microscopia eletrônica de varredura (MEV). A-C: *Hippocratea volubilis* (A e B: Folha jovem; C: Folha adulta). D e E: *Peritassa campestris* (D: Folha jovem; E: Folha adulta). F-H: *Monteverdia euonymoides*. I: *Monteverdia dasyclados* (Folha jovem). J e K: *Maytenus boaria* (J: Folha jovem; K: Folha adulta). L: *Celastrus liebmannii* (Folha adulta). M: *Monteverdia floribunda* (Folha adulta). N: *Plenkia populnea* (Folha adulta). O: *Fraunhoferia multiflora* (Folha adulta). P: *Monteverdia erytroxyla* (Folha adulta). Q: *Elachyptera micrantha* (Folha adulta). R: *Cheiloclinium cognatum* (Folha adulta). S: *Salacia crassifolia* (Folha adulta). e T: *Pristimera celastroides* (Folha adulta).

Anatomicamente, as glândulas são formadas por células de revestimento alongadas e células parenquimáticas centrais, como observado em folhas jovens de *H. volubilis* (Fig. 8A e B), *P. campestris* (Figs. 8C) e *M. euonymoides* (Fig. 8D). Em relação à composição da secreção, os resultados foram positivos para pectinas como evidenciado nas glândulas das folhas jovens de *H. volubilis* (Fig. 8E), *P. campestris* (Fig. 8F), *M. euonymoides* e *M. boaria* e em folhas adultas de *H. volubilis*. O teste com PAS (Ácido Periódico/Reagente de Schiff), para polissacarídeos neutros, realizado em algumas espécies apresentou reação positiva, comprovando a natureza da secreção, por meio da coloração rosa-escuro tanto em folhas jovens de *H. volubilis* (Fig. 8G), *P. campestris* (Fig. 8H), *M. euonymoides* (Fig. 8I) e *M. boaria*; quanto em folhas adultas de *P. populnea*, *E. micranhta*, *M. glaucences*, *H. volubilis* e *M. boaria*. Em folhas adultas de *M. boaria* (Fig. 8J), *P. campestris* (Fig. 8K), *C. liebmannii* (Fig. 8L), *F. multiflora*, *P. celastroides*, *E. micrantha*, *C. cognatum* e *P. populnea* foi possível observar a presença de compostos fenólicos na região da base da glândula, por meio da metacromasia na coloração do azul de toluidina.

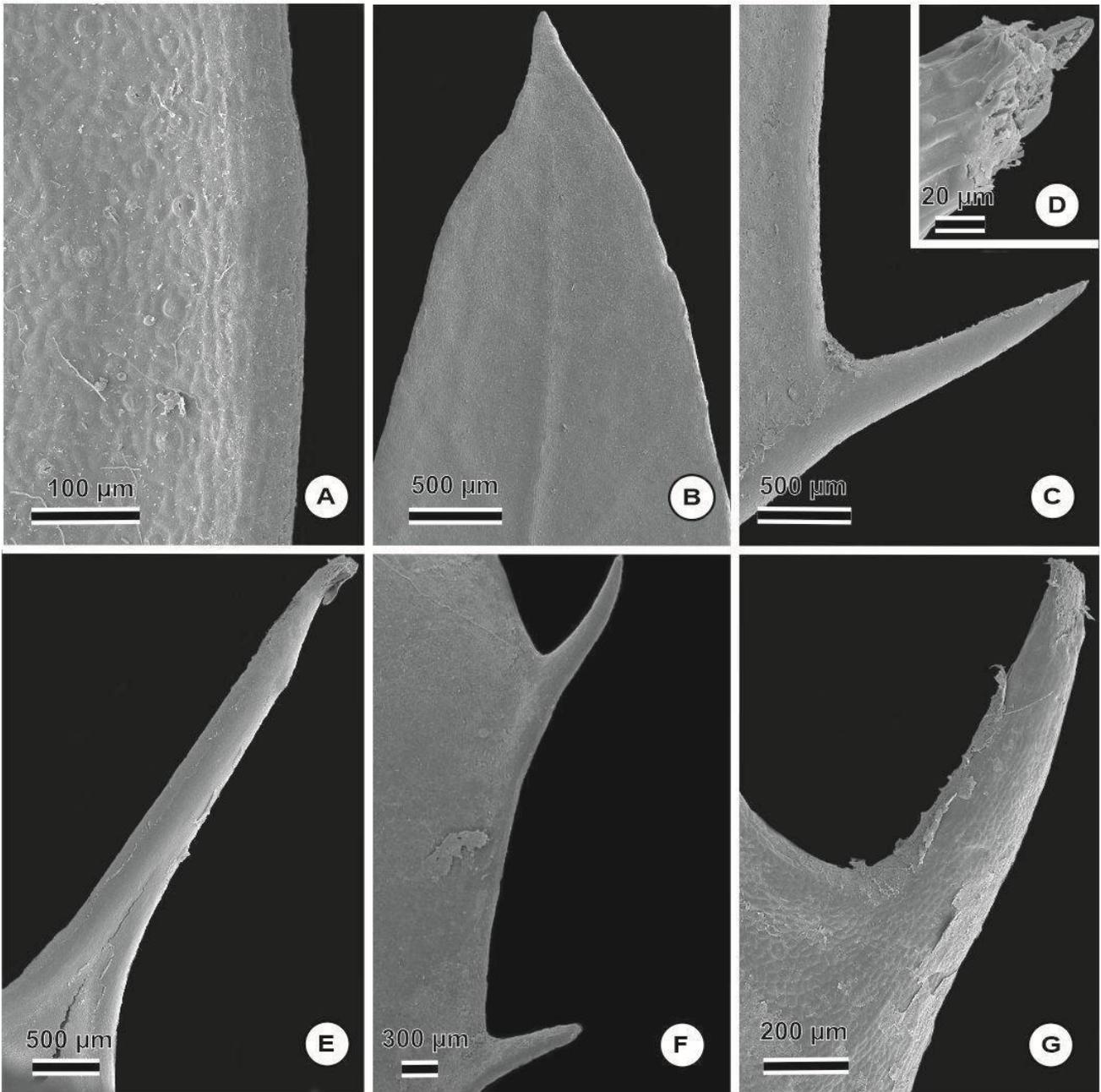


Figura 7: Margem foliar das espécies de Celastraceae que não possuem glândulas em microscopia eletrônica de varredura (MEV). A e B: *Schaefferia argentinensis*. A: Margem foliar. B: Ápice foliar. C-E: *Monteverdia ilicifolia*. C: Margem foliar evidenciando a presença de espinhos. D: Imagem ampliada do ápice do espinho. E: Espinho presente no ápice da folha. F e G: *Monteverdia aquifolium*. F: Margem foliar evidenciando a presença de espinhos. G: Ampliação do espinho.

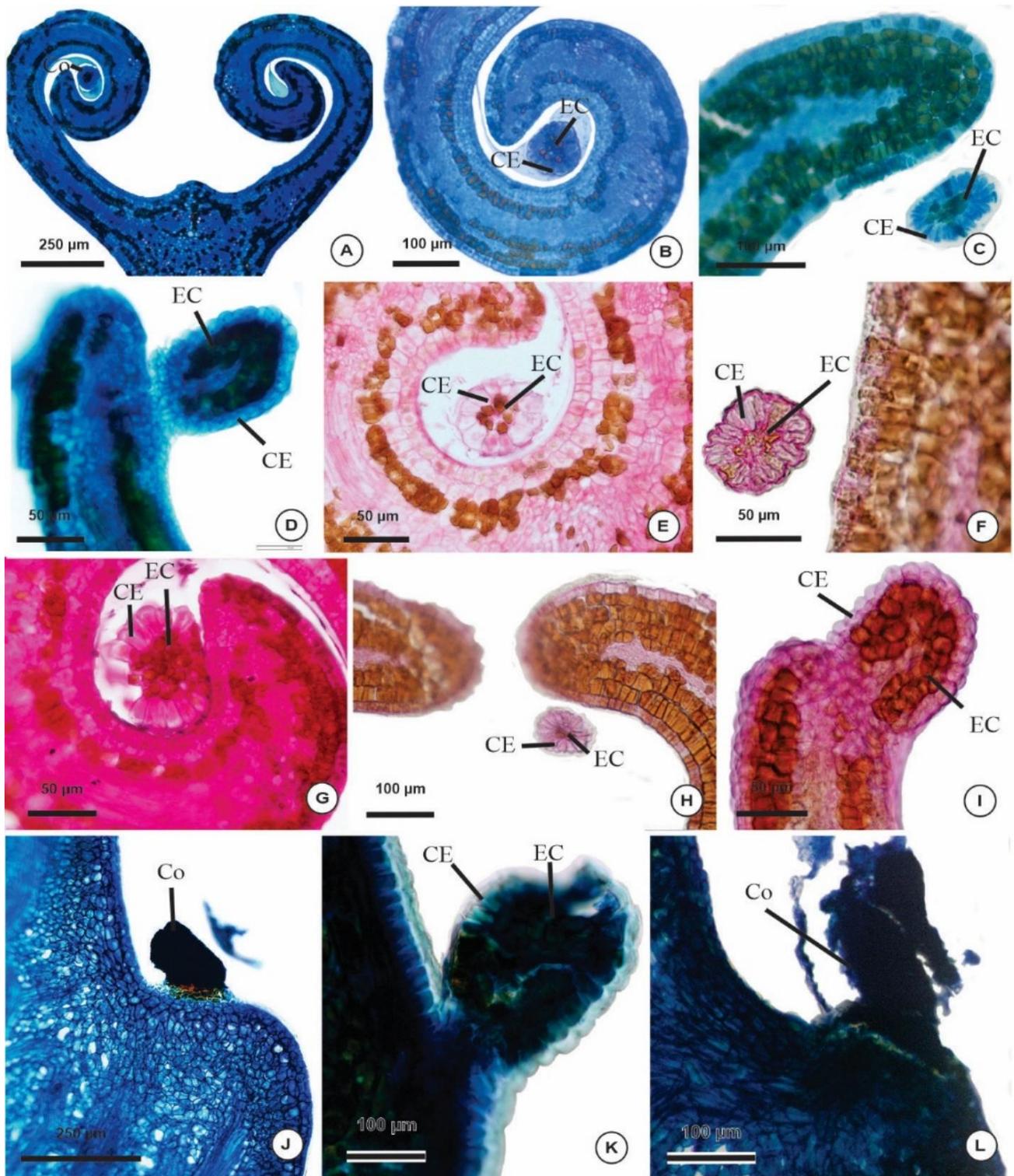


Figura 8: Caracterização morfoanatômica e histoquímica das glândulas marginais em espécies de Celastraceae. A-I: Cortes transversais. J-L: Cortes paradérmicos. A-I: Folhas jovens. J-L: Folhas adultas. A-D: Coloração com azul de Toluidina evidenciando a glândula na margem. A e B: *Hippocratea volubilis*. C: *Peritassa campestris*. D: *Monteverdia euonymoides*. E e F: Reação com vermelho de rutênio mostrando a presença de pectinas na glândula (cor rosa). E: *Hippocratea volubilis*. F: *Peritassa campestris*. G-I: Reação com PAS mostrando a presença de polissacarídeos totais (cor magenta). G: *Hippocratea volubilis*. H: *Peritassa campestris*. I: *Monteverdia euonymoides*. J-L: Coloração com azul de Toluidina evidenciando a glândula na margem em corte transversal. J: *Maytenus boaria*. K: *Peritassa campestris*. L: *Celastrus liebmanni*. Co = Coléter. EC = Eixo Central. CE = Células Epidérmicas.

Análise estatística (Fig. 9) - A análise de componentes principais possibilitou verificar o agrupamento entre as espécies, ao analisar a venação primária, venação marginal final e presença de glândulas nas margens. Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais explicaram 60% da variação das características das espécies analisadas, com o PC1 explicando 36% e o PC2 explicando 24% (Fig. 9). Os dois primeiros eixos tiveram maior porcentagem de explicação e foram maiores que o critério de Broken Stick, sendo selecionados para sumarizar as características predominantes nas espécies. Isso possibilitou agrupar as espécies com venação Semicaspedódroma, venação marginal final incompleta e presença de glândulas: *E. micrantha*, *M. glaucescens*, *P. populnea*, *M. dasyclados*, *M. euonymoides* e *C. liebmannii*. Outro agrupamento foi das espécies também com venação semicaspedódroma e glândula, porém com a venação final em laço: *M. boaria*, *M. floribunda*, *P. campestris*, *P. celastroides*, *C. cognatum* e *H. volubilis*. O restante das espécies formou grupos menores.

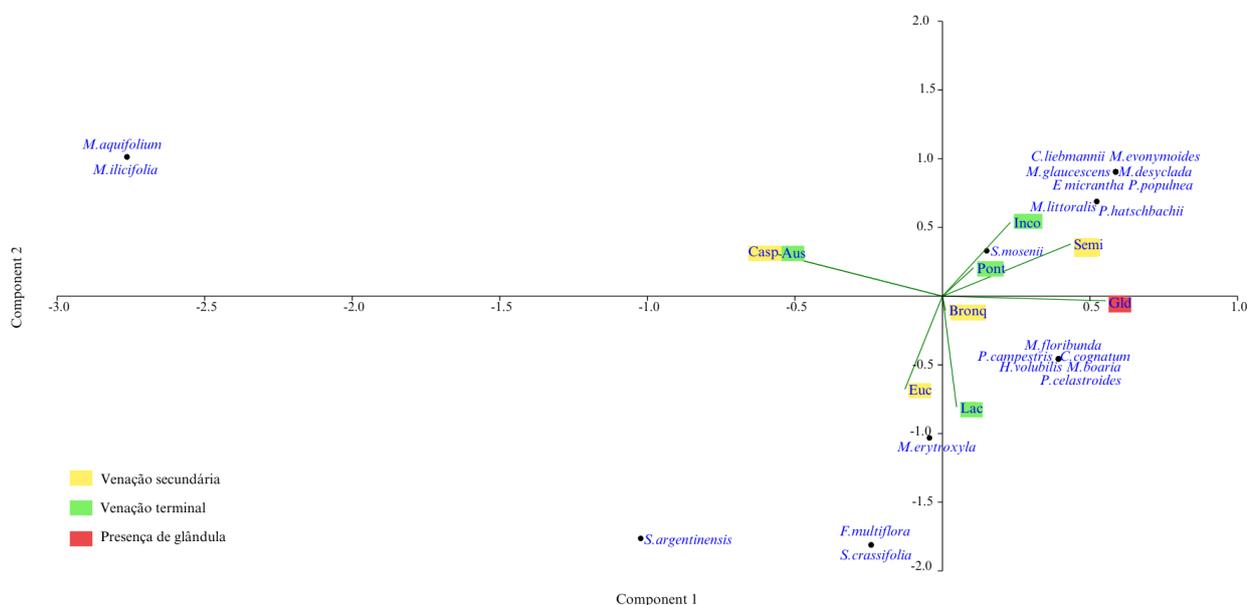


Figura 9: Análise de componentes principais das espécies de Celastraceae: venação primária, venação marginal final e presença de glândulas nas margens. Casp: Caspedódroma. Semi: Semicraspedódroma. Bronq: Bronquidódroma. Euc: Eucamptódroma. Aus: Ausente. Inco: Incompleta. Pont: Pontiaduda. Lac: Em laço. Gld: Glândula.

5. DISCUSSÃO

A presença de glândulas marginais foi identificada em 18 das 21 espécies de Celastraceae analisadas, totalizando a cerca de 85% das espécies. Estes dados corroboram com os trabalhos taxonômicos que reportam a comum ocorrência de glândulas em espécies de Celastraceae (Smith, 1940; Pant & Kidway, 1966; Van Wyk & Archer, 1987; Simmons, 2004; Liang *et al.* 2016). Comprovou-se, por meio da localização na folha, duração da atividade secretora, estrutura anatômica

e composição da secreção que essas glândulas correspondem a coléteres. Essa certificação amplia os registros anatômicos de coléteres na família que se restringiam a *Tontelea micranta* (Mercadantes-Simões & Paiva 2013) e *Monteverdia imbricata* (Souza, *et al.*, 2017).

Embora não haja relatos de coléteres em outras famílias de Celastrales (Lepidobotryaceae e Parnassiaceae), a família está incluída no clado das Rosídeas, tendo como grupo-irmão o clado Malpighiales + Oxalidades (Endress & Matthews, 2006). O relato de coléteres nas margens foliares das Rosídeas é comum sendo destacado nas espécies de Rosaceae (Chin *et al.*, 2013; Silva, *et al.*, 2022; Kumachova *et al.*, 2023; Dalvi *et al.*, 2023; Vinogradova *et al.*, 2024), Euphorbiaceae (Vitarelli *et al.*, 2015; Feio *et al.*, 2016; Almeida & Paiva, 2019; Rios *et al.*, 2020; Vitarelli *et al.*, 2021; Rosa *et al.*, 2021; Silva *et al.*, 2021), Ochnaceae (Rios *et al.*, 2020; Paiva *et al.*, 2021), Turneraceae (Rios *et al.*, 2020), Salicaceae (Wilkinson, 2007; Fernandes *et al.*, 2016; Fernandes *et al.*, 2017), Violaceae (Gonçalves *et al.*, 2024) e Caryocaraceae (Rios *et al.*, 2020), sugerindo que essas estruturas podem ser uma característica compartilhada no clado.

A confirmação da glândula como coléter foi evidenciada por meio de análises em microscópio eletrônico de varredura (MEV), diafanização, caracterização anatômica e testes histoquímicos, possibilitando observar a senescência, caducidade, análise estrutural e vestígios de secreção. Estudos anteriores empregaram abordagens similares para caracterizar coléteres em margens foliares de Celastraceae e outras famílias (Mercadantes-Simões & Paiva, 2013; Souza *et al.*, 2017; Fernandes *et al.*, 2016; Feio *et al.*, 2016; Almeida & Paiva, 2019; Rios *et al.*, 2020; Paiva *et al.*, 2021; Kumachova *et al.*, 2023; Dalvi *et al.*, 2024; Gonçalves *et al.*, 2024). A presença de secreção rica em polissacarídeos e pectinas nas folhas jovens confirma o papel protetor dessas estruturas contra dessecação como relatados em diversos trabalhos com coléteres (Thomas, 1991; Almeida & Paiva, 2019; Costa *et al.*, 2020; Silva *et al.*, 2022; Kumachova *et al.*, 2023; Gonçalves *et al.*, 2024). A presença de compostos fenólicos na base do coléter é importante para a fixação da estrutura e cicatrização da folha depois da abscisão do coléter (Paiva, 2012; Dourado *et al.*, 2022; Silva *et al.*, 2022; Kumachova *et al.*, 2023; Vinogradova *et al.*, 2024).

A caducidade dessa glândula foi característica presente na maioria das espécies. A caducidade e cicatriz deixada pelo coléter em folhas adultas é uma característica comum dessa glândula, que tem seu ativo funcionamento em folhas jovens (Wilkinson, 2007; Feio *et al.*, 2016; Almeida & Paiva, 2019; Paiva *et al.*, 2021; Silva *et al.*, 2022; Kumachova *et al.*, 2023). Os coléteres desempenham importante papel na proteção contra a dessecação foliar, especialmente em folhas jovens, ao secretarem compostos higroscópicos que recobrem a lâmina e reduzem a perda de água por transpiração, funcionando de modo semelhante à cutícula em espécies do Cerradao do (Curtis & Larsten, 1974; Paiva, 2012; Meracantes-Simões & Paiva, 2013).

A estrutura dos coléteres aqui analisados, com epiderme secretora, células paliçádicas colunares que circundam um eixo central parenquimatoso é consoante ao que foi descrito para coléter do tipo padrão em folhas jovens de diferentes espécies (Gonzalez & Tarragó, 2009; Chin *et al.*, 2013; Vitarelli *et al.*, 2015; Rios *et al.*, 2020; Vitarelli *et al.*, 2021; Paiva *et al.*, 2021; Rosa *et al.*, 2021; Teixeira *et al.*, 2022; Dourado *et al.*, 2022; Gonçalves *et al.*, 2024; Vinogradova *et al.*, 2024; Martín-Muñoz *et al.*, 2024).

Analisando representantes de quatro das oito subfamílias neotropicais e verificou-se a presença de glândulas em representantes de todas elas. Dentre as espécies analisadas, *Monteverdia aquifolium*, *Monteverdia ilicifolia* e *Schaefferia argentinensis*, foram as únicas que não apresentaram glândulas marginais. No entanto, as duas primeiras espécies possuem espinhos nas margens, o que é característica associada ao gênero *Monteverdia* (Biral, 2016). As espécies espinescentes foram originalmente agrupadas em *Maytenus* subgen. *Oxyphylla*, um táxon proposto por Carvalho-Okano (1992) em sua tese. No entanto, McKenna *et al.* (2011) demonstraram que esse grupo não é monofilético. Posteriormente, Biral *et al.* (2017) confirmaram esse resultado, mostrando que *Maytenus* subgen. *Oxyphylla* está dividido em dois grupos dentro de *Monteverdia*: um grande grupo de espécies espinescentes e uma espécie isolada, que forma um clado com uma espécie de margem crenada, *Monteverdia longifolia* (Reissek ex Loes.), ambas estão restritas à Mata Atlântica costeira.

Outra questão é que esses espinhos podem indicar uma estratégia adaptativa alternativa para proteção das folhas contra herbivoria (Ehrlich & Raven, 1964; Givnish, 1979; Givnish *et al.*, 1994; Hanley *et al.*, 2007; Perea & Gil, 2014; Edwards *et al.*, 2016) ou uma adaptação a ambientes áridos (Nobel, 2003; Givnish & Kriebel, 2017). Já *S. argentinensis*, com margem inteira e sem glândula, pode estar relacionada ao tipo de ambiente em que essa espécie é encontrada, já que está predominantemente distribuída no Cone Sul e espécies com margens inteiras são adaptadas a regiões mais frias e tem relação com o aumento da temperatura média anual em regiões temperadas, que leva a redução na abundância relativa de espécies com folhas inteiras e aumento de espécies com margens serrilhadas ou lobadas, seguindo padrões ecofisiológicos e evolutivos (Wolfe, 1979; Baker-Brosh & Peet, 1997; Kowalski & Dilcher, 2003; Greenwood *et al.*, 2004; Royer *et al.*, 2005; Peppe *et al.*, 2011; Iszkulo *et al.*, 2024).

Sobre as características das margens encontradas, mais de 50% das espécies com coléter possuíam a glândula inserida no ápice de um dente marginal. A ocorrência de dentes terminados em uma ponta glandular já foi verificada em espécies de Celastraceae por Pant & Kidway (1966) e Simmons (2004). De forma semelhante, Hickey & Wolfe (1975) classificaram representantes de Celastrales como possuindo dentes serrilhados associados a glândulas. Essa associação entre dentes marginais e coléteres também foi confirmada em estudos mais recentes com espécies de outras

famílias (Almeida & Paiva, 2019; Rios *et al.*, 2020; Rosa *et al.*, 2021; Vinogradova *et al.*, 2024), reforçando a recorrência desse padrão anatômico dentro do grupo.

Já sobre os três tipos de margens foliares observados nas espécies, as margens crenadas representaram um pouco mais de 47% das espécies, as inteiras 38%, as espinescentes 9,52% e as serradas apenas 4,76%. No entanto, as margens inteiras em Celastraceae podem ter pequenas ondulações ou projeções. Essas classificações estão de acordo com estudos anteriores sobre a morfologia foliar de Celastraceae (Simmons, 2004; Biral & Lombardi, 2012; Biral *et al.*, 2016; Biral, 2016; Liang *et al.*, 2016). Hickey & Wolf (1975), destacam a ocorrência de margens inteiras como características das Celastrales. Hickey (1973) sugere algumas classificações para eudicotiledôneas, entre elas as margens inteiras, serradas, crenadas e sinuadas. Essa diversidade de tipo de margem encontrada também é consonante para o que já foi descrito sobre a variedade de dentes encontrados no clado das Rosídeas (Rios *et al.*, 2020). Isso sugere possível correlação entre margens serradas e crenadas, com presença de glândulas. Em espécies com margens inteiras, a presença de coléter também foi verificada, porém com menores registros, como em Rosaceae (Chin *et al.*, 2013), Euphorbiaceae (Feio *et al.*, 2016) e Violaceae (Gonçalves *et al.*, 2024).

O padrão de venação secundário predominante nas espécies foi o semicraspedódromo, presente em 71,43% delas, com variações entre as bronquidódromas, caspedódromas e eucampdódromas, a venação marginal final incluiu padrões em laço, pontiagudos, incompletos ou ausentes. Os padrões de venação secundária identificados nas espécies analisadas sugerem relação com o tipo de margem foliar observado. Espécies com margens inteiras tenderam a apresentaram venação eucamptódroma, enquanto aquelas com margens dentadas ou serrilhadas mostraram venação semicraspedódroma ou broquidódroma. Essa tendência corrobora a proposta de Hickey & Wolfe (1975), que associaram a venação broquidódroma a espécies com dentes serrilhados e a venação eucamptódroma a folhas com margens inteiras em representantes da ordem Celastrales. A ocorrência de venação semicraspedódroma, verificada em diversas espécies deste estudo, também foi registrada em espécies de *Maytenus* por Liang *et al.* (2016) e em outras Celastraceae por Souza *et al.* (2017), indicando a frequência desse padrão no grupo. Além disso, a identificação de venação craspedódroma em algumas espécies, como relatado por Amaral *et al.* (2021), reforça a diversidade estrutural presente na família. Embora não pertença à Celastraceae, o registro de venação eucamptódroma em espécies de Salicaceae com coléteres por Wilkinson (2007) aponta para possíveis paralelos funcionais e morfológicos relacionados à presença de estruturas secretoras associadas à margem foliar.

A quantidade e distribuição de coléter nas margens das espécies foi heterogênea. Mercadantes-Simões & Paiva (2013) constataram que a quantidade de coléteres nas margens foliares varia de acordo com o tamanho da folha. Além disso, Paiva (2012) verificou a ocorrência de 5 a 10

coléteres por cm nas margens de *Cariniana estrellensis*, ao investigar o papel dessa estrutura na espécie. A distribuição e abundância dessas estruturas também foram documentadas em outros estudos sobre coléteres marginais (Chin *et al.*, 2013; Fernandes *et al.*, 2016; Souza *et al.*, 2017; Silva, *et al.*, 2022; Kumachova *et al.*, 2023; Dalvi *et al.*, 2024). A maior quantidade de coléter por cm foi registrada em espécies da subfamília Maytenoideae. Na atual classificação de Celastraceae, Simmons *et al.* (2023) consideraram essa subfamília diferente das outras, pois as espécies que fazem parte possuem características únicas como folhas alternas (falsamente verticiladas), mais ou menos uniformemente espaçadas e planas, além da presença ocasional de espinhos nas margens foliares de algumas espécies, e características florais específicas. No entanto, a maioria das espécies pertencentes a essa nova subfamília pertenciam a Celastroideae, que foi a subfamília que mais sofreu alterações em sua delimitação, e as características foliares não eram levadas em consideração nas principais características fenotípicas das espécies pertencentes a ela (Simmons, 2004).

A análise de componentes principais demonstrou que as características da venação e presença de glândulas nas margens agrupam espécies de subfamílias diferentes com características comuns, em especial a presença de glândula, com o predomínio de venação secundária semicraspedódroma, venação marginal final incompleta ou em laço. Hikey e Wolf (1975) descreve Celastrales com nervuras secundárias broquidódromas com arcos apicalmente alongados e nervuras terciárias fracamente transversais, colaborando com esta análise.

Por fim, detecção de coléter em Celastraceae possui relevância funcional e taxonômica. Mercadantes-Simões & Paiva (2013), sugerem que haja uma ampla ocorrência dessas estruturas na família. Os mesmos autores afirmaram que já registraram coléter em outros gêneros e espécies da família, mas sem apresentar os dados. Tendo em vista que foram analisadas quatro subfamílias neotropicais de Celastraceae e houve registro de coléter em todas elas, pode-se afirmar que estes dados elencam os coléteres como uma característica unificadora para as espécies de Celastarceae.

6. CONCLUSÃO

O estudo caracterizou as glândulas foliares como coléteres do tipo padrão, com secreção rica em polissacarídeos e pectinas, atuando principalmente em folhas jovens, o que indica função protetora. A presença dessas estruturas nas margens foliares de representantes das quatro subfamílias de Celastraceae reforça a hipótese de que coléteres são comuns no grupo neotropical. Sua ocorrência não está relacionada ao tipo de margem foliar e foi observada em todas as subfamílias analisadas, com maior densidade em Maytenoideae e no gênero *Monteverdia* — possivelmente pelo maior número de espécies estudadas. A ausência dessas glândulas em espécies com margens espinescentes sugere estratégias adaptativas distintas. A escassez de brotos nas espécies indica a necessidade de

estudos mais aprofundados da morfologia vegetativa. Conclui-se que os coléteres são estruturas funcionalmente relevantes e com potencial valor taxonômico, contribuindo para a melhor delimitação da família.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida, A. L.; Paiva, E. A. S. Colleters in *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae): Anatomy and biology of the secretory process. *Flora*, 258:151439, 2019.

Amaral, F. M.; Monteiro, S. S. R.; Fernandes, T.; Teixeira, D. F.; Lucchetti, L.; Jacob, S. C.; Paiva, S. R., Joffily, A. Pharmacobotanical characterization of *Monteverdia ilicifolia* (Mart. ex Reiss.) Biral leaves and its adulterants sold as medicinal tea in Brazil: a contribution to quality control *Bol Latinoam Caribe Plant Med Aromat* 20 (4): 386 - 393, 2021.

Arnott, H. J. Leaf clearings. *Turtox News*, 37(8): 192-194, 1959.

Ash, A.; Ellis, B.; Hickey, L. J.; Johnson, K.; Wilf, P.; Wing, S. Manual of Leaf Architecture - morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture. Washington: Smithsonian Institution, 2005 p, 1999.

Bailey, I. W.; Sinnott, E. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*. 3:24-39, 1916.

Baker-Brosh, K. F.; Peet, R. K. The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology*, 78(4), 1250–1255, 1997.

Bieras, A. C.; Sajo, M. G. Anatomia foliar de *Erythroxylum P. Browne* (Erythroxylaceae) do cerrado do estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 601-612, 2004.

Biral, L.; Simmons, M. P.; Smidt, E. C.; Bolson, M.; Tembrock, L. R.; Archer, R. H.; Lombardi, J. A. Systematics of New World *Maytenus* (Celastraceae) and a new delimitation of the genus. *Systematic Botany* 42: 680–693, 2017.

Biral, L. S. Sistemática e filogenia de *Maytenus Molina* (Celastraceae) na região neotropical. Tese (Doutorado). Universidade Estadual Paulista “Júlio e Mesquita Filho” - Programa de pós-graduação em biologia vegetal, Rio Claro, 2016.

Biral, L.; Lombardi, J. A. Celastraceae na Reserva Biológica Municipal da Serra do Japi (SP, Brasil). *Revista do Instituto Florestal*, 24(1): 75-84, 2012.

Biral, L., Smidt, EC, Bolson, M., & Lombardi, JA. A new species of *Maytenus* (Celastraceae) from the Brazilian Atlantic Forest, with evidence of molecular phylogeny, and two new synonyms for *Maytenus floribunda*. *Phytotaxa*, 231(1): 53-62, 2015.

Biral, L.; Lombardi, J.A. Celastraceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB82>>. Acesso em: 11 julho 2024.

Bozzola, J. J.; Russell, L. L. D. Electron microscopy. Boston, Jones and Bartlett Publishers, 1992. 252 p

Braz, D. M.; Moura, M. V. L. P.; Rosa, M. M. T. Chave de identificação para as espécies de Dicotiledôneas arbóreas da Reserva Biológica do Tinguá, RJ, com base em caracteres vegetativos. *Acta Botanica Brasilica*, 18(2): 225–240, 2004.

Carvalho-Okano, R. M. Celastraceae In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Martins, S.E., Kirizawa, M., Giulietti, A.M. (eds.) *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo, 4, 185-194, 2005.

Chin, S. W.; Lutz, S.; Wen, J.; Potter, D. 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(1): 27- 46, 2013.

Coughenour, J. M.; Simmons, M. P.; Lombardi, J. A.; Cappa, J. J. Phylogeny of Celastraceae subfamily Salacioideae and tribe Lophopetaleae inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes. *Systematic Botany* 35: 358–366, 2010.

Coughenour, J. M.; Simmons, M. P.; Lombardi, J. A.; Yakobson, K.; Archer, R. H. Phylogeny of Celastraceae subfamily Hippocrateoideae inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59: 320–330, 2011.

Costa, I. S. C.; Lucena, E. M. P.; Bonilla, O. H.; Guesdon, I. R.; Coutinho, I. A. C. Seasonal variation in colleter exudates in *Myrcia splendens* (Myrtaceae) *Aust. J. Bot.*, 68 (6): 403-412, 2020.

Curtis, J. D.; Lersten, N. R. Morphology, seasonal variation, and function of resin glands on buds and leaves of *Populus deltoides* (Salicaceae). *American Journal of Botany*, 61(8), 835-845.

Dalvi, V. C.; Cardinelli, L. S.; Meira, R. M. S. A.; Azevedo, A. A. Foliar collectors in *Macrocarpaea obtusifolia* (Gentianaceae): anatomy, ontogeny, and secretion. *Botany*. 92(1): 59-67, 2014.

Dalvi, V. C.; de Sousa Silva, M.; Rios, A. B. M. Coutinho, Í. C. A. Leaf secretory structures in *Rosa lucieae* (Rosaceae): two times of secretion-two ecological functions? *Protoplasma*, 261 (2): 245-256, 2023.

D’Arcy, W. G.; Keating, R. C. Anatomical support for the taxonomy of *Calophyllum L.* (Clusiaceae) in Panama. *Annals of Missouri Botanical Garden* 66: 557-571, 1979.

Dourado, D. M.; Rocha, D. I.; Kuster, V. C.; Fernandes, V. F.; Delgado, M. N.; Francino, D. M. T.; Dalvi, V. C. Structural similarity versus secretion composition in collectors of congeneric species of *Prepusa* (Gentianaceae). *Flora*, 292: 152120, 2022.

Edwards, E. J.; Spriggs, E. L.; Chatelet, D. S.; Donoghue, M. J. Unpacking a century-old mystery: Winter buds and the latitudinal gradient in leaf form. *American Journal of Botany* 103: 975–978, 2016.

Ellis, B.; Daly, D. C.; Hickey, L. J.; Johnson, K. R.; Mitchell, J. D.; Wilf, P.; Wing, S. L. *Manual of leaf architecture*. New York, Cornell University Press/New York Botanical Garden, 2009.

Ehrlich, P. R.; Raven, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586–608, 1964.

Endress, P. K.; Matthews, M. L. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Systematics and Evolution*, 260, 223-251, 2006.

Esau, K. *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons Inc., New York, 1977.

Evert, R. F. *Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. São Paulo: Blucher, tradução da 3ª ed. 2013.

Fahn, A. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London, UK, 1979.

Félix-Silva, J.; Tomaz, I. M.; Silva, M. G.; Santos, K. S. C. R.; Silva-Júnior, A. A.; Carvalho, M. C. R. D.; Soares, L. A. L.; Fernandes-Pedrosa, M. F. Identificação botânica e química de espécies vegetais de uso popular no Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira De Plantas Mediciniais*, 14:3, 548–555, 2012.

Feio, A. C.; Riina, R.; Meira, R. M. S. A. Secretory structures in leaves and flowers of two dragon's blood *Croton* (Euphorbiaceae): new evidence and interpretations. *International Journal of Plant Sciences*, 177(6): 511-522, 2016.

Fernandes, V. F.; Thadeo, M.; Dalvi, V. C.; Meira, R. M. S. A. Secretory structures in *Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae): diversity, mechanisms of secretion, and exudate complexity. *International Journal of Plant Sciences*, 178(4), 288-301, 2017.

Fernandes, V. F.; Thadeo, M.; Dalvi, V. C.; Marquete, R.; Meira, R. M. Colleters in *Casearia* (Salicaceae): a new interpretation for the theoid teeth. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(4): 682-691, 2016.

Gabe, M. *Techniques Histologiques*. Masson & Cie, Paris, 1968.

Glassman, S. F. Systematic studies in the leaf anatomy of palm genus *Syagrus*. *American Journal of Botany* 59: 775-788, 1972.

Givnish, T. J.; Kriebel, R. Causes of ecological gradients in leaf margin entirety: Evaluating the roles of biomechanics, hydraulics, vein geometry, and bud packing. *American Journal of Botany*, 104(3): 354-366, 2017.

Givnish, T. J.; Sytsma, K. J.; Smith, J. F.; Hahn, W. J.; Thorn-like prickles and heterophylly in *Cyanea*: adaptations to extinct avian browsers on Hawaii? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(7): 2810-2814, 1994.

Givnish, T. On the Adaptive Significance of Leaf Form. In: Solbrig, O.T.; Jain, S.; Johnson, G.B.; Raven, P.H. (eds) Topics in Plant Population Biology. Palgrave, London, 1979. p. 375-407.

Gomes, S. M. A.; Lombardi, J. A. Leaf anatomy as a contribution to the taxonomy of Salacioideae N. Hallé ex Thorne & Reveal (Celastraceae). Plant Systematics and Evolution, 289: 13-33, 2010.

Gomes, S. M. A.; Silva, E. A. M. D.; Lombardi, J. A.; Azevedo, A. A.; Vale, F. H. A. Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Hippocrateoideae (Celastraceae) no Sudeste do Brasil. Acta Botanica Brasilica, 19: 945-961, 2005.

Gonçalves, J. R.; de Paula-Souza, J.; Kuster, V. C.; Dalvi, V. C. Leaf anatomy of species from the *Pombalia lanata* complex (Violaceae) with implications for taxonomy and ecology. Flora, 312: 152471. 2024.

Gonçalves, J. R.; Rios, A. B. M.; Dalvi, V. C. Unravelling the structure of cucurbitoid teeth in the Cucurbitaceae. Plant Syst Evol, 306:65, 2020.

Gonzalez, A. M.; Tarrago, J. R. Anatomical structure and secretion compounds of colleter in nine *Ilex* species (Aquifoliaceae) from southern South America. Botanical Journal of the Linnean Society, 160(2): 197-210, 2009.

Greenwood, D. R.; Wilf, P.; Wing, S. L.; Christophel, D. C. Paleotemperature estimation using leaf-margin analysis: is Australia different? Palaios, 19(2): 129-142, 2004.

Hanley, M. E.; Lamont, B. B.; Fairbanks, M. M. Rafferty, C. M. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 8(4): 157-178, 2007.

Hickey, L. Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. American journal of botany, 60(1): 17-33, 1973.

Hickey, L. J.; Wolfe, J. A. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. Annals of the Missouri Botanical Garden, 62(3): 538 -589, 1975.

Iszkuło, G.; Tyrała-Wierucka, Ż.; Thomas, P. A; Terlecka, M.; Walas, Ł.; Tomaszewski, D. A relação entre margem foliar e temperatura deve ser redefinida para áreas com climas mais frios?. Journal of Biogeography, 51 (10), 1842-1851, 2024.

Joffily, A.; Vieira, R. C. Anatomia foliar de *Maytenus* Mol. emend Mol. (Celastraceae), ocorrente no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Acta Botanica Brasilica, 19: 549-561, 2005.

Johansen, D. A. Plant Microtechnique. Mc Graw-Hill Book Co. Inc., New York, 1940.

Kowalski, E. A.; Dilcher, D. L. Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. Proceedings of the National academy of Sciences, 100(1): 167-170, 2003.

Kubitzki, K.; Rohwer, J. G.; Bittrich, V. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants - Flowering Plants · Dicotyledons Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Springer Science & Business Media, 2013.

Kumachova, T. K.; Babosha, A. V.; Ryabchenko, A. S.; Voronkov, A. S. Colleters in leaves of *Mespilus germanica* L. (Rosaceae): Micromorphology, histochemistry and fluorescence. *Micron*, 175: 103537, 2023.

Lemos, R. C. C. D.; da Costa Silva, D.; Melo-de-Pinna, G. F. A. A structural review of foliar glands in *Passiflora* L. (Passifloraceae). *PloS um*, 12 (11): e0187905, 2017.

Liang, X. Q.; Ferguson, D. K.; Jacques, F. M.; Su, T.; Wang, L.; Zhou, Z. K. A new *Celastrus* species from the middle Miocene of Yunnan, China and its palaeoclimatic and palaeobiogeographic implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 225: 43-52, 2016.

Loesener, T. Celastraceae. In: A. Engler/H. Harms & J. Matfeld (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Ed. 2, 20b: 87-197, 1942.

Lourteig, A.; O'Donnell, C.A. Las Celastrales de Argentina y Chile. *Natura* 1(1): 181–233, 1955.

Nobel, P. S. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press. 2003.

Martín-Muñoz, J. E.; Silva, E. C.; Gonzáles, P.; Muñoz-Sánchez, Á.; Cumbicus, N.; Goodwin, Z.; Meira, R. M. S. A.; Riina, R. *Croton maranonensis*: a new species of Euphorbiaceae from the tropical inter-Andean dry valleys. *European Journal of Taxonomy*. Museum National D'Histoire Naturelle, *European Journal of Taxonomy* 947: 289–308, 2024.

Marazzi, B.; Gonzalez, A. M.; Delgado-Salinas, A.; Luckow, M. A.; Ringelberg, J. J.; Hughes, C. E. Extrafloral nectaries in Leguminosae: phylogenetic distribution, morphological diversity and evolution. *Australian Systematic Botany*, 32(6): 409-458, 2019.

Maximo, D.; Ferreira, M. J. P.; Demarco, D. Inaugural Description of Extrafloral Nectaries in Sapindaceae: Structure, Diversity and Nectar Composition. *Plants*, 12(19): 3411, 2023.

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

McKenna, M. J.; Simmons, M. P.; Bacon, C. D.; Lombardi, J. A. Delimitation of the segregation genera of *Maytenus*. *Systematic Botany* 36(4): 922-933, 2011.

Mercadante-Simões, M. O.; Paiva, E. A. S. Leaf colleters in *Tontelea micrantha* (Celastraceae, Salacioideae): Ecological, morphological and structural Aspects. *C R Biol*. 336, ed.0: 400-406, 2013.

Metcalf, C. R.; Chalk, L. Anatomy of the dicotyledons, vol. 2. 1950.

O'Brien, T. P.; Feder, N.; McCully, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. *Protoplasma*, 59: 368-373, 1964.

O'Brien, T. P.; McCully, M. E. The study of plant structure principles and selected methods. Termarcarphipty. Ltda, Melbourne, 1981.

Paiva, É. A. S. Occurrence, structure and functional aspects of the colleters of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae, Caesalpinioideae). Comptes rendus. Biologies, 332(12): 1078-1084, 2009.

Paiva, E. A. S. Colleters in *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae): structure, secretion and evidences for young leaf protection1. The Journal of the Torrey Botanical Society, 139(1): 1-8, 2012.

Paiva, E. A. S.; Couy-Melo, G. A.; Ballego-Campos, I. Colleters, extrafloral nectaries, and resin glands protect buds and young leaves of *Ouratea castaneifolia* (DC.) Engl. (Ochnaceae). Plants, 10(8): 1680, 2021.

Pant, D. D.; Kidwai, P. F. Epidermal structure and stomatal ontogeny in some Celastraceae. New phytologist, 65(3): 288-295, 1966.

Peppe, D. J.; Royer, D. L.; Cariglino, B.; Oliver, S. Y.; Newman, S.; Leight, E.; ... Wright, I. J. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. New phytologist, 190(3): 724-739, 2011.

Perea, R.; Gil, L., Tree regeneration under high levels of wild ungulates: The use of chemically vs. physically-defended shrubs. Forest Ecology and Management, 312: 47-54, 2014.

Pereira-Silva, C. G.; Ballego-Campos, I.; Sakuragui, C. M.; Gonçalves, E. G.; Paiva, E. A. S. First Report of Colleters in Araceae: A Case Study in *Anthurium andraeanum* Reveals Diverse Mucilage Glands Associated with the Developing Shoot. Plants, 12(16): 2912, 2023.

Possobom, C. C. F.; Guimarães, E.; Machado, S. R. Leaf glands act as nectaries in *Diplopterys pubipetala* (Malpighiaceae). Plant biology, 12(6): 863-870, 2010.

Reichgelt, T. Bannister, J. M.; Lee, W. G. Leaf hydathode occurrence in indigenous New Zealand angiosperm trees: a preliminary survey. *New Zealand Journal of Botany*, 1-16, 2023.

Rios, A. B. M.; Menino, G. C. O.; Dalvi, V. C. Leaf teeth in eudicots: what can anatomy elucidate? Botanical Journal of the Linnean Society, 193(4): 504-522, 2020.

Rosa, A. C.; Ferraro, A.; da Silva, R. H.; Pott, V. J.; Victório, C. P.; Arruda, R. D. C. D. O. Leaf anatomy of two medicinal *Croton* species: Contribution to plant recognition. Microscopy Research and Technique, 84(8): 1685-1695, 2021.

Royer, D. L.; Wilf, P.; Janesko, D. A.; Kowalski, E. A.; Dilcher, D. L. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. American journal of botany, 92(7): 1141-1151, 2005.

Sack, L.; Scoffoni, C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. New phytologist, 198(4): 983-1000, 2013.

Sajo, M. G.; Wanderley, M. G. L.; De Carvalho, L. M. Caracterização anatômica foliar para 14 espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae) Serra do Cipó, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 9: 101-114, 1995.

Savolainen, V.; Fay, M. F.; Albach, D. C.; Backlund, A.; Bank Van Der, M.; Cameron, K. M.; Johnson, S. A.; Lledó, D. M.; Pinaud, J. C.; Powell, M.; Sheahan, M. C.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Weston, P.; Clarear, W. M.; Wurdack, K. J.; Perseguir, M. W. Phylogeny of the Eudicots: A Nearly Complete Familial Analysis Based on rbcL Gene Sequences. *Boletim de Kew*, 55(2): 257–309, 2000.

Silva, O. L. M.; Braun, P.; Riina, R.; Cordeiro, I. Three new species of *Euphorbia* subgenus *Chamaesyce* (Euphorbiaceae) endemic to Brazil. *European journal of taxonomy*, 733: 72-86, 2021.

Silva, M. S.; Coutinho, Í. A. C.; Dalvi, V. C. Anatomical and histochemical characterization of glands associated with the leaf teeth in *Rhaphiolepis loquata* B.B.Liu & J.Wen (Rosaceae Juss.). *Flora*, 293: 152110, 2022.

Silva, R. J. F.; Potiguara, R. C. D. V. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 22: 999-1014, 2008.

Simmons, M. P.; Lombardi, J. A.; Biral, L. Classification of the Celastrales Based on Integration of Genomic, Morphological, and Sanger-Sequence Characters. *The American Society Plant Taxonomists: Systematic Botany*, 48(2): 283-299, 2023.

Simmons, M. P.; McKenna, M. J.; Bacon, C. D.; Yakobson, K.; Cappa, J. J.; Archer, R. H.; Ford, A. J. Phylogeny of Celastraceae tribe Euonymieae inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 9–20, 2012.

Simmons, M. P.; Cappa, J. J.; Archer, R. H.; Ford, A. J.; Eichstedt, D.; Clevinger, C. C. Phylogeny of the *Celastrae* (Celastraceae) and the relationships of *Catha edulis* (qat) inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 745–757, 2008.

Simmons, M. P. Celastraceae. In: K. Kubitzki, *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering plants. Dicotyledons. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales.* vol. VI. Springer-Verlag: Berlin, 2004, p. 29-64.

Simmons, M. P. Celastraceae. in *The Families and Genera of Flowering Plants. VI. Flowering Plants. Dicotyledons. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales*, ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer, p. 29–64 2004a.

Simmons, M. P. Independence of alignment and tree search. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 874–879. 2004b.

Simmons, M. P.; Clevinger, C. C.; Savolainen, V.; Archer, R. H.; Mathews, S.; Doyle, J. Phylogeny of the Celastraceae inferred from phytochrome B gene sequence and morphology. *American Journal of Botany*, 88:2, 313-325, 2001a.

Solereder, H.; Boodle, L. A.; Fritsch, F. E.; Scott, D. H. Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany. Vol 2. Clarendon, Oxford. 1908.

Souza, S. R.; Trindade, I. C.; Mercadante-Simões, M. O.; Duarte, L. P.; Silva, G. D. DE F.; Messias, M. C. T. B.; Santos, A. C.; Vieira-Filho, S. A. Leaf morphoanatomy of the medicinal *Maytenus imbricata* (Celastraceae): an ecological approach. *Botanical Sciences*, 95(4): 822-829, 2017.

Smith, A. C. The american species of Hippocrateaceae. *Brittonia*, 3(3): 341, 1940.

Smith, F. H. e Smith, E. C. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. – *Am. J. Bot.* 29: 464–471, 1942.

Stevens, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. Disponível em: <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>> Acesso em: 07 de março de 2025.

Teixeira, R. S.; Rocha, D. I.; Goncalves, J. R.; Dalvi, V. C. Development, structure, and secretion of leaf colleters in *Clusia criuva* Cambess. subsp. *criuva* (Clusiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 36: 1-1, 2022.

Tomlinson, P. B. Anatomy of the monocotyledons-I. Gramineae. New York, Oxford University Press. 1960.

Thomas, V. Structural, fuctional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 68:287-305, 1991.

Thiers, B. 2024. [continuously updated]. *Index Herbariorum*: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>>. Acesso em 12 Julho 2024.

Tsukaya, H. Mechanism of Leaf-Shape Determination. *Annual Review of Plant Biology*, 57(1): 477–496, 2006.

Tybusch, G. P.; Iannuzzi, R. Reavaliação taxonômica dos gêneros *Gangamopteris* e *Rubidgea*, Permiano Inferior da bacia do Paraná, Brasil. *Revista brasileira de paleontologia*. 11(2): 73-86, 2008.

Van Wyk, A. E.; Archer, R. H. *Maytenus oleosa* (Celastraceae), a new species from southern Natal and Pondoland. *South African Journal of Botany*, 53(2): 155-160, 1987.

Vinogradova, Y. K.; Babosha, A. V.; Ryabchenko, A. S.; Kumachova, T. K. Micromorphology of the leaf structures of *Aronia Medik.* and *Pourthiaea Decne* (Rosaceae). *Trees*, 38(6): 1509-1532, 2024.

Vitarelli, N. C.; Riina, R.; Caruzo, M. B. R.; Cordeiro, I.; Fuertes-Aguilar, J.; Meira, R. M. Foliar secretory structures in *Crotoneae* (Euphorbiaceae): diversity, anatomy, and evolutionary significance. *American Journal of Botany*, 102(6): 833-847, 2015.

Vitarelli, N. C.; Somavilla, N.; Ferrari, F. B.; Silva, M. R.; Soares, E. M.; da Silva, O. L. M.; Riina, R. The Amazonian *Croton mollis* (Euphorbiaceae): morphology and leaf anatomy help to understand its preference for the extreme igapó habitat. *Flora*, 281: 151878, 2021.

Ye, H.; Li, C.; Ye, W.; Zeng, F.; Liu, F.; Liu, Y.; Wang, F.; Ye, Y.; Fu, L.; Li, J. Medicinal Angiosperms of Celastraceae. *Common Chinese Materia Medica*, 5: 297-343, 2021.

Wightman, R.; Wallis, Simon; Aston, P. Hydathode pit development in the alpine plant *Saxifraga cochlearis*. *Flora*, 233: 99-108, 2017.

Wightman, R.; Wallis, S.; Aston, P. Hydathode pit development in the alpine plant *Saxifraga cochlearis*. *Flora*, 233, 99-108, 2017.

Wightman, R.; Wallis, S.; Aston, P. Leaf margin organisation and the existence of vaterite-producing hydathodes in the alpine plant *Saxifraga scardica*. *Flora*, 241, 27-34, 2018.

Wilkinson, H. P. Leaf teeth in certain Salicaceae and 'Flacourtiaceae'. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 155(2): 241-256, 2007.

Wolfe J. A. Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *United States Geological Survey Professional Paper 1106*: 1-37, 1979.