

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

**JAILMA RODRIGUES GONÇALVES**

**DESVENDANDO A ESTRUTURA DOS DENTES CUCURBITOIDES EM  
ESPÉCIES DE CUCURBITACEAE**

**RIO VERDE - GO  
2019**

JAILMA RODRIGUES GONÇALVES

**DESVENDANDO A ESTRUTURA DOS DENTES CUCURBITOIDES EM  
ESPÉCIES DE CUCURBITACEAE**

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

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Valdneá Casagrande Dalvi  
Coorientador: Alex Batista Moreira Rios

RIO VERDE - GO  
2019

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

G635      Gonçalves, Jailma Rodrigues  
            DESVENDANDO A ESTRUTURA DOS DENTES CUCURBITOIDES  
            EM ESPÉCIES DE CUCURBITACEAE / Jailma Rodrigues  
            Gonçalves; orientador Valdneá Casagrande Dalvi; co-  
            orientador Alex Batista Moreira Rios. -- Rio Verde,  
            2019.  
            27 p.

            Monografia ( em Bacharelado em Ciências  
            Biológicas) -- Instituto Federal Goiano, Campus Rio  
            Verde, 2019.

            1. estruturas secretoras. 2. gutação. 3.  
            hidatódios. I. Dalvi, Valdneá Casagrande, orient. II.  
            Rios, Alex Batista Moreira , co-orient. III. Título.



## ATA DE DEFESA DO TRABALHO DE CURSO (TC)

ANO	SEMESTRE
2019	02

No dia 27 do mês de novembro de 2019, às 16 horas e 00 minutos, reuniu-se a banca examinadora composta pelos docentes maria andrúia corvira medonça, Sebastião Carvalho Vasconcelos Filho, Valdneia Casagrande Dalvi para examinar o Trabalho de Curso (TC) intitulado Desvendando a estrutura dos dentes cucurbitáceas em espécies de Cucurbitaceae.

do(a) acadêmico(a) Juliana Rodrigues Gonçalves, Matrícula nº 2016102230530350 do curso de Bacharelado em Ciências Biológicas do IF Goiano – Câmpus Rio Verde. Após a apresentação oral do TC, houve arguição do candidato pelos membros da banca examinadora. Após tal etapa, a banca examinadora decidiu pela aprovação do(a) acadêmico(a). Ao final da sessão pública de defesa foi lavrada a presente ata, que segue datada e assinada pelos examinadores.

Rio Verde, 27 de novembro de 2019.

Valdneia Casagrande Dalvi

Nome:  
Orientador(a)

Sebastião C.V. Filho

Nome:  
Membro

Maria Andrúia Corvira Medonça

Nome:  
Membro

### Observação:

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

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, meu grande amigo, que me deu a força necessária para buscar meus sonhos e prova disso é mais esse objetivo alcançado.

Aos meus pais, pelo total apoio aos meus estudos, por me acompanhar e ajudar nas coletas de campo.

À minha orientadora, Valdneá Casagrande Dalvi, por ter acreditado em mim; por toda ajuda, conselhos, aprendizado, ensinamentos, experiências e oportunidades vividas durante esses anos. Além do apoio, pela conversa e amizade, que foram essenciais em momentos difíceis.

Ao Rafael, *mon amour*, pelo apoio e compreensão na ausência dos finais de semanas, feriados e pelas conversas, bem como, pelas palavras de carinho e motivação.

Às amigadas construídas e também fortificadas ao longo dessa caminhada, amigos da graduação e dos laboratórios, em especial à Roberta Teixeira que se disponibilizou em ajudar com as práticas de laboratórios e revisão dos textos.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa; aos Laboratórios de Anatomia Vegetal e Sistemática e Ecologia Vegetal do Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, pela estrutura na execução das atividades e metodologia; ao Núcleo de Microscopia e Microanálise (NMM) da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Laboratório Multiusuário de Microscopia de Alta resolução (LabMic) e o Centro Regional de Desenvolvimento Tecnológico e Inovação (CRTI) na Universidade Federal de Goiás (UFG) por permitir a preparação e análise de amostras em microscopia eletrônica de varredura.

Por fim, agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste estudo, muito obrigada!

## RESUMO

GONÇALVES, JAILMA RODRIGUES. **Desvendando a estrutura dos dentes cucurbitoides em espécies de Cucurbitaceae.** 2019. 27f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) – Bacharelado em Ciências Biológicas. Instituto Federal Goiano- campus Rio Verde, Goiás. Rio Verde, Goiás, 2019.

Dentes foliares são projeções da margem foliar comuns entre as angiospermas e podem diferenciar em vários aspectos, tais como a presença ou não de uma glândula associada. Os dentes cucurbitoides são relatados para espécies de Datisceae, Begoniaceae e Cucurbitaceae, representantes da ordem Cucurbitales. Embora esse tipo de dente esteja associado a uma glândula e o processo de gutação tenha sido observado, nenhuma caracterização estrutural foi feita para confirmar a natureza dessa estrutura em espécies de Cucurbitaceae. Assim, o objetivo do trabalho foi caracterizar e identificar anatomicamente a natureza das glândulas associadas aos dentes cucurbitoides em espécies de Cucurbitaceae. Amostras de margens de folhas em diferentes estádios de desenvolvimento de sete espécies de Cucurbitaceae foram obtidas, fixadas em FAA<sub>70</sub> e processadas de acordo com os procedimentos usuais em microscopia óptica e eletrônica de varredura. Mudanças de *Cucumis sativus* foram colocadas em uma câmara de umidade para induzir gutação para posteriormente realizar teste de glicose. Foi confirmado que os hidatódios ocorrem em todas as espécies estudadas, os quais apresentam epiderme unisseriada com poros aquíferos, epitélio reduzido, bainha ausente e vascularização terminal sendo formada exclusivamente por xilema. Apenas em *Luffa cylindrica* foi observada uma estratificação na epiderme no ápice do dente e uma camada de hipoderme. A presença de açúcares no exsudato, a qual poderia confundir os hidatódios com nectários, foi descartada no teste de glicose. Nós caracterizamos, pela primeira vez, a estrutura dos hidatódios em Cucurbitaceae elucidando a estrutura das glândulas associadas aos dentes cucurbitoides. A investigação da estrutura dos dentes nas Begoniaceae e Datisceae deve contribuir para o melhor conhecimento da ordem através de perspectivas taxonômicas e biológicas.

**Palavras-chave:** estruturas secretoras, gutação, hidatódios.

## ABSTRACT

GONÇALVES, JAILMA RODRIGUES. **Unravelling the structure of cucurbitoid teeth in the Cucurbitaceae.** 2019. 27f. Course Conclusion Paper (Undergraduate) - Bachelor of Biological Sciences. Goiás Federal Institute - Campus Rio Verde, Goiás. Rio Verde Goiás, 2019.

Leaf teeth, i.e. projections of the leaf margin, are common among angiosperms and can differentiate in various aspects, e.g. in the presence or absence of an associated gland. Cucurbitoid teeth are related to the species Datisceae, Begoniaceae and Cucurbitaceae, all from order Cucurbitales. Although this type of tooth is associated with a gland and the guttation process has been observed, no structural characterization has been made to confirm the nature of this structure in Cucurbitaceae species. Thus, the objective of this work was to anatomically characterize and identify the nature of glands associated with cucurbitoid teeth in Cucurbitaceae species. Margin samples of leaves at different developmental stages were obtained from seven Cucurbitaceae species, fixed in FAA<sub>70</sub> and processed following usual procedures in optical and scanning electron microscopies. Saplings of *Cucumis sativus* were placed in a humidity chamber to induce guttation for later glucose testing. Hydathodes were confirmed to occur in all studied species. Their structure consists of an uniseriate epidermis with aquifer pores, reduced epithem, absent sheath and terminal vascularization being formed exclusively by xylem. Only in *Luffa cylindrica* was a stratification in the tooth epidermis and a hypodermis layer. The presence of sugars in the exudate, which could confuse the hydathodes with nectaries, was discarded in the glucose test. We have characterized, for the first time, the structure of hydathodes in the Cucurbitaceae, thereby elucidating the structure of the glands associated with cucurbitoid teeth. Investigating tooth structure in the Begoniaceae and Datisceae should contribute to better knowing the order through taxonomic and biological perspectives.

**Keywords:** guttation, hydathodes, secretory structures.

## LISTA DE FIGURA

Figura 1 - Dente cucurbitoide. ....	<b>ERRO! INDICADOR NÃO DEFINIDO.</b>
Figura 2 - Distribuição geográfica de Cucurbitaceae.....	4
Figura 3 - Parâmetros do teste de glicose.....	7
Figura 4 - Dentes cucurbitoides das espécies analisadas.....	9
Figura 5 - Micromorfologia dos dentes cucurbitoides.	<b>ERRO! INDICADOR NÃO DEFINIDO.</b>
Figura 6 - Cortes paradérmicos corados com azul de toluidina.....	<b>ERRO! INDICADOR NÃO DEFINIDO.</b>
Figura 7 - Amostras diafanizadas.....	<b>ERRO! INDICADOR NÃO DEFINIDO.</b>
Figura 8 - Indução da atividade secretora.....	<b>Erro! Indicador não definido.</b> 7

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	1
2 OBJETIVOS .....	5
2.1 Objetivo geral .....	5
2.2 Objetivos específicos .....	5
3 MATERIAL E MÉTODOS .....	5
3.1 Obtenção do material vegetal.....	5
3.2 Estudos morfológicos .....	6
3.3 Estudos anatômicos .....	6
3.4 Estudos micromorfológicos .....	7
3.5 Indução da atividade secretora .....	7
4 RESULTADOS .....	8
5 DISCUSSÃO .....	17
6 CONCLUSÃO.....	21
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	22

## 1 INTRODUÇÃO

Dentes foliares são projeções da margem foliar cuja base está inserida na lâmina e o ápice pode ser ou não pontiagudo (ASH et al., 1999) sendo tal característica comum entre as angiospermas (HICKEY e WOLFE, 1975). Essas estruturas podem diferir no espaçamento entre elas, bem como em tamanho, forma, quantidade, sinuosidade, distribuição das nervuras em seu interior e presença ou ausência de uma glândula em seu ápice (HICKEY, 1973; HICKEY e WOLFE, 1975; TSUKAYA, 2006; ELLIS et al., 2009). Essas características são relevantes para a taxonomia e a filogenia das angiospermas, sendo sua ocorrência registrada para 41 ordens (64% do total) e 170 famílias (41% do total) (STEVENS, 2001).

Até o presente momento, a única classificação conhecida para dentes foliares foi elaborada por HICKEY e WOLFE (1975), que descreveram 15 tipos de dentes, sendo: begonioide, clorantoide, cucurbitoides, cunonioide, dilenioide, monimioide, platanoide, rosoide, salicoide, teoide, tipo *fothergillia* e violoide, espinhoso, malvoide e urticoide. Os três últimos supracitados não são glandulares.

Algo curioso é que os dentes foliares são comuns nas fanerógamas, de importância taxonômica como já mencionado, entretanto, a arquitetura e informações anatômicas dessas estruturas são escassas. Possivelmente, essa escassez de informação se deve ao modo que é realizado a amostragem na maioria dos estudos anatômicos: análises da região mediana sem levar em consideração as margens foliares.

Alguns trabalhos relacionam tais ornamentações a temperatura e umidade (reconstrução do paleoclima), termorregulação, adaptações, buscando compreender significado ecológico e evolutivo (BAKER-BROSH; PEET, 1997; NICOTRA et al., 2011).

Dentre os tipos de dentes foliares supracitados destacam-se os dentes cucurbitoides (Fig. 1), os quais são relatados para as famílias Datisceae, Begoniaceae e Cucurbitaceae, pertencentes a ordem Cucurbitales (JUDD et al., 2009). Esse tipo de dente é uma modificação do dente violoide e é caracterizado pela presença de nervuras laterais que se fundem à nervura principal e adentra a camada apical translúcida de células densamente compactadas, cujo ápice por estar associado à uma 'glândula' (HICKEY e WOLFE, 1975).

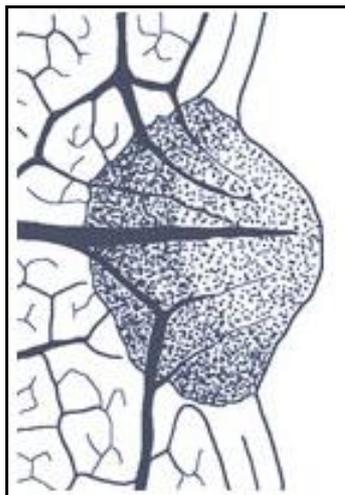


Figura 1 - Dente cucurbitóide. Fonte: *Artic Plant Fossils* (2017).

Dentre os parâmetros estabelecidos por Hickey e Wolfe (1975) na sua classificação, a associação dos dentes foliares com glândulas é fator chave. Glândula é um termo genérico que engloba uma grande variedade de estruturas secretoras que ocorrem na maioria das plantas vasculares (FAHN, 1979; 1988).

No entanto, as estruturas secretoras diferem quanto a morfologia, localização no corpo da planta (interna, externa; partes reprodutivas e/ou vegetativas), composição química do exsudato, dais quais podem ser constituídas por uma única célula especializada ou por tecidos secretores (CASTRO e MACHADO, 2006). As estruturas secretoras podem ser supridas direta ou indiretamente pelos tecidos vasculares, e as substâncias produzidas podem não ser modificadas ou apenas ligeiramente modificadas pelas próprias estruturas secretoras (FAHN, 1988).

Quanto à localização, estas podem ocorrer tanto em órgão vegetativos e/ou reprodutivos e serem divididas em internas, como os laticíferos, idioblastos, ductos e cavidades; e as externas, como as glândulas de sal, tricomas glandulares, osmóforos, hidropótios, elaióforos, nectários, coléteres e hidatódios (ESAU, 1953; FAHN, 1988), as três últimas citadas tem sido frequentemente associadas aos dentes foliares.

Nectários são classificados em florais (NFs) e extraflorais (NEFs) de acordo com o local de ocorrência e/ou relação com a polinização, em ambos os casos são responsáveis por sintetizar néctar (água + um tipo de açúcar) (FAHN 1988). Os NFs estão intimamente relacionados a polinização e os NEFs têm o intuito de atrair insetos para proteger a planta contra herbivoria (ESAU, 1953; FAHN 1988). Nas

folhas denteadas de *Prockia crucis* encontra-se NEFs (THADEO et al., 2008), sendo ocorrente em *Passiflora* também (DE LEMOS; SILVA; MELO-DE-PINNA, 2017).

Coléteres são estruturas secretoras de diferentes morfologia e ocorrência na face adaxial de órgãos vegetativos e/ou reprodutivos de muitos grupos taxonômicos, atuando na lubrificação e proteção de meristemas e órgãos em desenvolvimento, pela produção de uma mucilagem pegajosa que evita a dessecação, ataques herbívoros e de patógenos (THOMAS, 1991). Coléteres foram relatados associados aos dentes foliares de representantes de Aquifoliaceae (GONZALES; TARRAGÓ, 2009), em *Prunus* (CHIN et al., 2012), em *Tontelea micrantha*, Celastraceae (MERCADANTES-SIMÕES; PAIVA, 2013), representantes de Salicaceae (WILKINSON, 2007; FERNANDES et al., 2016), e *Maytenus imbricata* (Celastraceae) (SOUZA et al., 2017).

Os hidatódios são partes modificadas das folhas, localizados nas margens, especialmente nos dentes ou dispersos na superfície da lâmina foliar, sendo intimamente relacionada ao processo de gutação que consiste na eliminação de água com substâncias orgânicas e inorgânicas dissolvidas (ESAU, 1953). São descritos na margem da folha, em específico nos dentes foliares de *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) (FEILD et al., 2005), representantes da família Asteraceae (MEIRA, 1991; MILAN; HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006) e em *Scutellaria agrestis* (Lamiaceae) (DE OLIVEIRA; DE MENDONÇA; MEIRA, 2013).

A família de estudo, Cucurbitaceae Jussieu, é conhecida como a família das abóboras. Os representantes da família são, em sua maioria, plantas herbáceas ou lenhosas, raramente arbustivas, quais, muitos possuem gavinhas, o que confere o perfil de trepadeiras ou lianas, podendo ser prostradas (JUDD et al., 2009; LIMA, 2010).

A família é composta por aproximadamente 118 gêneros e 825 espécies distribuídas pelos trópicos e subtropicais (Fig. 2) (JUDD et al., 2009). Aproximadamente 30 gêneros com 157 espécies ocorrem no Brasil, incluindo representantes nativos e cultivados (FLORA DO BRASIL, 2020).

De acordo com o APG IV (2016) Cucurbitaceae está inclusa na ordem Cucurbitales juntamente com Apodanthaceae, Corynocarpaceae, Anisophyllaceae, Coriariaceae, Cucurbitaceae, Tetramelaceae, Datisceae e Begoniaceae, sendo as

duas últimas supracitadas, famílias proximate relacionadas à Cucurbitaceae, as quais partilham apomorfias, dentre elas a ocorrência de dente foliar do tipo cucurbitoide (JUDD et al., 2009).

Destaque da família Cucurbitaceae é seu potencial econômico, visto que muitos representantes são cultivados, cujos frutos e sementes são fonte de alimento ou com fins medicinais (JUDD et al., 2009; PEREIRA et al., 2010).



Figura 2 - Distribuição geográfica de Cucurbitaceae. Fonte: Stevens (2001).

Embora a presença de dentes cucurbitoides seja comum em Cucurbitaceae, investigações sobre a natureza das glândulas associadas aos dentes permanecem incipientes. Ivanoff (1941; 1944) relatou a presença de substâncias cristalinas brancas amorfas nas margens das folhas de melão (Cucurbitaceae), que podem causar lesões superficiais na lâmina foliar ou internamente, caso haja reabsorção, sendo que tal relato infere atuação de estruturas secretoras. Em outro estudo, os hidatódios foram relatados para Cucurbitaceae (GARCÍA-BELTRÁN; GRANADO; BÉCQUER, 2017) por meio da observação do processo de gutação (ZIEGENSPECK, 1948), entretanto, não há nenhuma descrição sobre sua estrutura.

A questão no entanto, é que, com base apenas na observação do processo de secreção, os hidatódios podem ser confundidos com outras estruturas secretoras, como os nectários, visto que este exsuda substâncias que visualmente se assemelha ao exsudato sintetizado pelos hidatódios, diferindo pela composição e predomínio do tipo de vascularização (ESAU, 1953; FAHN, 1988). Inclusive, no trabalho de Curtis e Lersten (1974) fica subjetivo qual estrutura ocorre nos dentes foliares de *Populus deltoides* visto que tal estrutura guta contendo concentrações

variadas de açúcares. Portanto, uma caracterização estrutural das glândulas associadas aos dentes permanece necessária para elucidar sua natureza.

Tendo em vista os relatos existentes de gutação de espécies de Cucurbitaceae e a escassez de estudos sobre anatomia dos dentes foliares, objetivamos descrever anatomia dos dentes cucurbitoides, confirmando ou refutando a ocorrência de hidatódios como glândulas associadas aos dentes no grupo.

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo geral

O presente estudo tem como objetivo geral caracterizar anatomicamente os dentes cucurbitoides ocorrentes em algumas espécies de Cucurbitaceae atribuindo assim, a correta identificação para essas estruturas secretoras associadas.

### 2.2 Objetivos específicos

- Confirmar a ocorrência de glândulas associadas aos dentes foliares em representantes de Cucurbitaceae;
- Caracterizar a micromorfologia dos dentes cucurbitoides;
- Investigar através da análise de folhas em diferentes estádios de desenvolvimento se as glândulas são persistentes ou caducas (o que poderia levar a uma incorreta interpretação da glândula e do dente).

## 3 MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1 Obtenção do material vegetal

Sete espécies cultivadas de Cucurbitaceae (Tabela 1) foram coletas em campo em Rio Verde, Goiás. Ramos férteis foram herborizados e depositados no laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal do Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde e identificados pelo número do voucher:

**Tabela 1 - Relação de espécies amostradas.**

ESPÉCIES	NOME POPULAR	Nº DE INDIVÍDUOS	Nº DO VOUCHER
<i>Luffa cylindrica</i> (L.) M. Roem	Bucha vegetal	02	IFRV 1012
			IFRV 1032
<i>Cucumis sativus</i> L.	Pepino	03	IFRV 1016
			IFRV 1024
			IFRV 1025

<i>Sechium edule</i> (Jacq.) Swartz	Chuchu	03	IFRV 1010
			IFRV 1011
			IFRV 1120
<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum & Nakai	Melancia	04	IFRV 1015
			IFRV 1029
			IFRV 1030
			IFRV 1035
<i>Cucumis melo</i> L.	Melão	01	IFRV 1085
<i>Trichosanthes</i> <i>cucumerina</i> L.	Quiabo-de-metro	02	IFRV 1028
			IFRV 1031
<i>Cucurbita moschata</i> Duchesne	Abóbora	06	IFRV 929.
			IFRV 1017
			IFRV 1018
			IFRV 1026
			IFRV 1027
			IFRV 1037

IFRV: Instituto Federal Goiano – campus Rio Verde.

Além dos ramos férteis foram coletadas amostras da margem foliar denteada em diferentes estádios de desenvolvimento (folhas jovens, adultas e senescentes). As amostras foram fixadas em FAA<sub>70</sub> (formalina, ácido acético e etanol a 70%, 1:1:18, v/v) por cerca de 48 h e armazenadas em álcool etílico a 70% (JOHANSEN, 1940).

### 3.2 Estudos morfológicos

Os ramos férteis coletados para herborização foram analisados para fins comparativos dos dentes foliares entre as espécies, sendo obtidas imagens da margem foliar utilizando o ScanSnap (modelo SV600).

### 3.3 Estudos anatômicos

Para caracterização anatômica, os fragmentos de folhas fixados em FAA<sub>70</sub> e armazenados em álcool 70% foram desidratados gradativamente em uma série etílica e embebidos em Historesin (Leica Instruments, Heidelberg, Alemanha), para confecção dos blocos anatômicos. Os cortes paradérmicos foliares com 7 µm de espessura foram obtidos em um micrótomo rotativo (modelo 1508R, Logen Scientific) usando lâminas de aço de baixo perfil. As seções foram coradas com azul de toluidina a pH 4,8 (O'BRIEN; FEDER; MCCULLY, 1964), montadas com resina sintética (Permount, Fisher Scientific, New Jersey, EUA).

Para observação da vascularização nos dentes foliares, as margens das folhas denteadas foram reidratadas e submetidas ao processo de diafanização com

hidróxido de sódio comercial a 10% e hipoclorito de sódio a 20% até o clareamento total das amostras, as quais posteriormente foram coradas com fucsina básica a 0,1% em etanol a 50% (FOSTER, 1949, modificado), desidratadas e montadas em verniz vitral Acrilex (PAIVA et al. 2006). As lâminas foram analisadas e fotografadas em um microscópio Olympus (modelo BX61) equipado com um sistema de captura de imagem e uma câmera DP-72 do laboratório de Anatomia Vegetal do Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde.

### **3.4 Estudos micromorfológicos**

Para análises micromorfológicas, os fragmentos de margem foliar previamente armazenados em etanol a 70% foram desidratados em uma série etílica, secos por ponto crítico (CPD 020, Bal-Tec, Balzers, Liechtenstein). As amostras foram fixadas em stubs com uso de fita dupla face, pulverizadas no sistema para deposição de filmes de carbono (equipamento modelo Desk V, Denton Vacuum, Moorestown, EUA). As amostras foram observadas em microscópio eletrônico de varredura (modelo JSMIT300, Jeol, Akishima, Tóquio, Japão). Tais etapas foram realizadas no Núcleo de Microscopia e Microanálise (NMM) da Universidade Federal de Viçosa (UFV) e no Laboratório Multiusuário de Microscopia de Alta resolução (LabMic) na Universidade Federal de Goiás (UFG).

### **3.5 Indução da atividade secretora**

Para comprovar o processo de gutação mudas de pepino (*Cucumis sativus*) foram cultivadas durante 20 dias. Após desenvolvimentos dos primórdios foliares a planta foi isolada do ambiente circundante, por meio de uma cúpula de vidro selada na base, com algodão úmido no interior da cúpula. Para detecção da glicose na composição do exsudato, tira de glicose foram usadas (fabricante Alamar Tecno Científica Ltda), cujos parâmetros apresentam os níveis de concentração de glicose por meio da escala cromática, sendo as colorações azul/verde ao marrom que significa de 0 à 2000 mg/dl (miligramas por decilitros), conforme a figura 3.



Figura 3 - Parâmetros do teste de glicose. A escala cromática indica as diferentes concentrações de glicose (mg/dl).

#### 4 RESULTADOS

As metodologias aplicadas permitiram identificar hidatódios associados aos dentes cucurbitoides das espécies de Cucurbitaceae analisadas.

Os dentes cucurbitoides são visíveis a olho nu em todos os estádios de desenvolvimento foliar e diferem entre si principalmente em tamanho, quantidade, proximidade entre si e grau de sinuosidade (Fig. 4). Esses caracteres podem variar com o estágio de desenvolvimento das folhas, mas permanecem constantes entre indivíduos de uma mesma espécie.

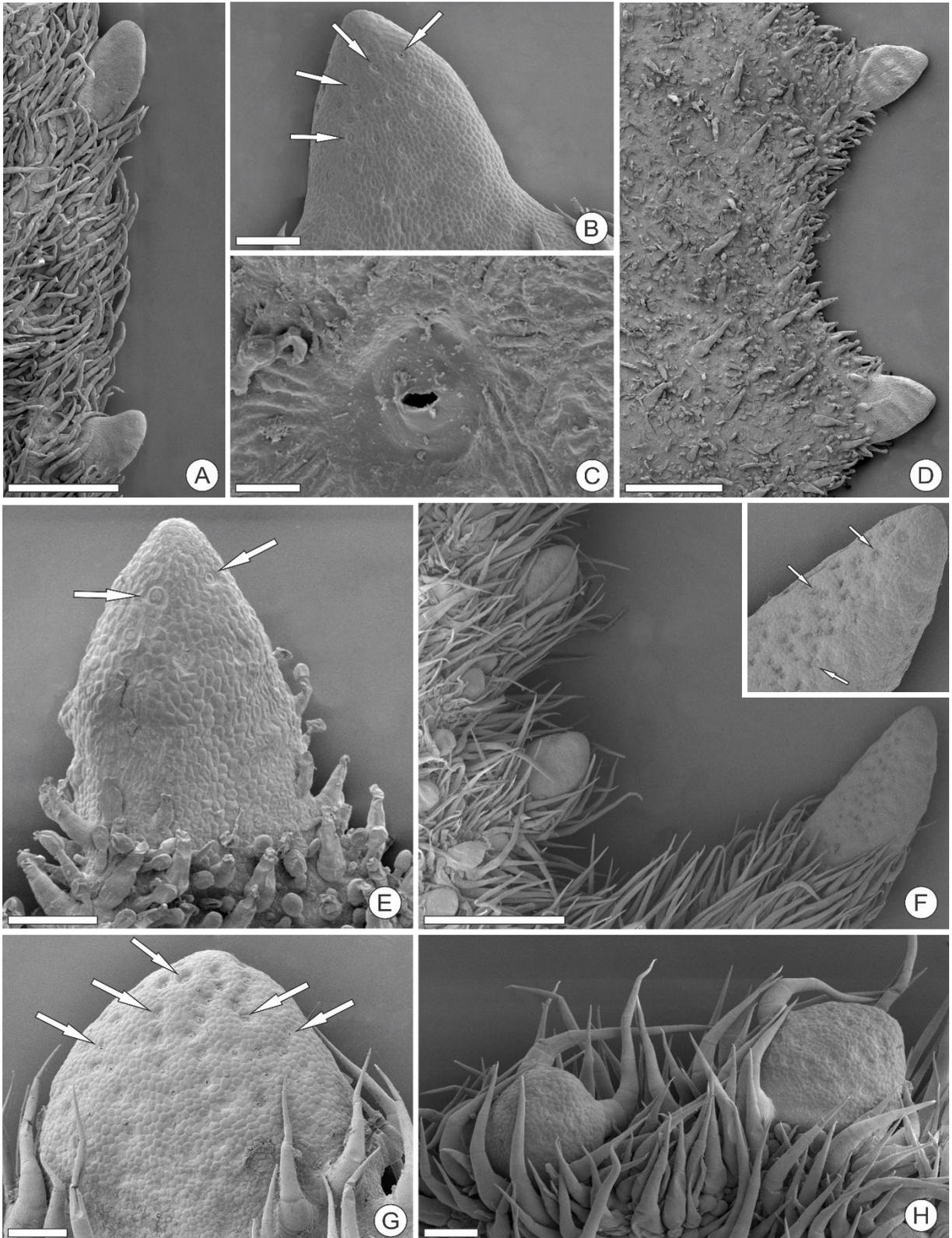
Em *Luffa cylindrica* (Fig. 4A), *Cucurbita moschata* (Fig. 4B) *Cucumis melo* (Fig. 4C) e *Cucumis sativus* os dentes são proeminentes, pontudos, numerosos e ocorrem próximos uns dos outros. Por outro lado, em *Citrullus lanatus* (Fig. 4D) cuja folha é bem lobada e em *Sechium edule* (Fig. 4E) os dentes não são tão perceptíveis representados apenas uma pequena projeção da margem da folha. Em *Trichosanthes cucumerina* (Fig. 4F), os dentes não são tão numerosos, mas são proeminentes.



**Figura 4 - Dentes cucurbitoides das espécies analisadas.** Margem foliar dos representantes da família Cucurbitaceae, evidenciando os dentes cucurbitoides, os quais diferem entre si, em tamanho, profundidade da sinuosidade, proximidade e quantidade. **A.** *Luffa cylindrica* com dentes proeminentes. **B.** *Cucurbita moschata*, com numerosos dentes e próximos entre si. **C.** *Cucumis melo*, apresenta dentes cucurbitoides próximos e numerosos. **D.** *Citrullus lanatus* possui a folha bem recortada o que dificulta identificar os dentes. **E.** *Sechium edule*, cujo dentes cucurbitoides são pouco perceptíveis. **F.** *Trichosanthes cucumerina* com dentes pontiagudos  
**Barras:** A, 4 cm; B, D-F, 2 cm; C, 1 cm.

Os representantes de Cucurbitaceae analisados possuem tricomas por toda a lâmina foliar, entretanto, os dentes cucurbitoides são glabros (Fig. 5) ou com ocorrência eventual de tricomas (Fig. 5E, G-H).

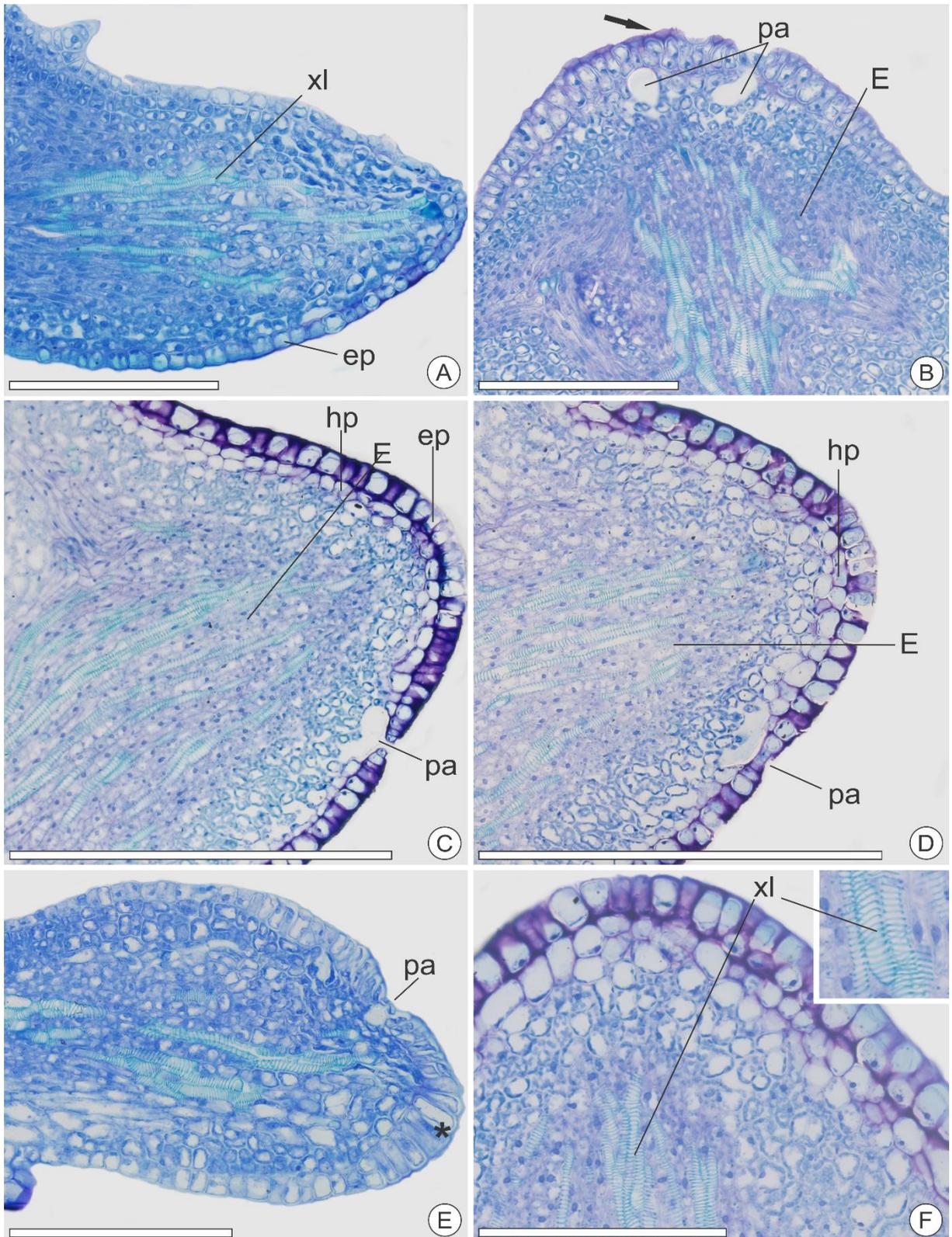
Todas as espécies têm numerosos poros aquíferos na região apical do dente (Figs. 5 - 7) os quais ocasionalmente foram vistos abertos (Fig. 5C). Os poros estão localizados em leves depressões da epiderme, como observado em *Luffa cylindrica* (Fig. 5C) e *Cucurbita moschata* (Fig. 5F e G).



**Figura 5 – Microscopia eletrônica de varredura (MEV) dos dentes cucurbitoides em espécies de Cucurbitaceae.** Setas indicam os poros aquíferos distribuídos na superfície do dente **A-B**. Dentes cucurbitoides de *Luffa cylindrica* os quais são glabros. **C**. Poros aquíferos em *Luffa cylindrica* aberto com ligeira depressão da epiderme. **D-E** Tricomas na lateral do dente de *Trichosanthes cucumerina*. **F-H**. Numerosos poros aquíferos na porção apical e tricomas tectores presente na base e nas laterais dos dentes de *Cucurbita moschata*. **Barras:** A, D, F, 500  $\mu\text{m}$ ; B, 200  $\mu\text{m}$ ; E, H, G, 100  $\mu\text{m}$ ; C, 50  $\mu\text{m}$ .

Associados aos dentes cucurbitoides ocorrem hidatódios, os quais possuem epiderme unisseriada (Fig. 6), em todas as espécies analisadas, formada por células de tamanhos variados e coberta por uma cutícula delgada. Em *Trichosanthes cucumerina*, as células epidérmicas são menores e seguem o mesmo padrão (Fig. 6A). *Luffa cylindrica* e *Cucurbita moschata* têm epiderme bisseriada apenas no ápice do hidatódio (Fig. 6B). Em *Luffa cylindrica*, os hidatódios têm uma camada de hipoderme (Fig. 6C-D). Células epidérmicas alongadas ocorrem na porção apical do hidatódio (Fig. 6E), exceto em *Trichosanthes cucumerina*.

Abaixo da epiderme e da hipoderme (no caso de *Luffa cylindrica*) ocorre o epitema, tecido formado por células parenquimatosas (Fig. 6 B-D), circundando a região vascularizada. As células do epitema têm um núcleo proeminente e são alongadas, de paredes finas e compactadas, tendo poucos espaços intercelulares. Nenhuma bainha foi observada em nenhuma das espécies analisadas.

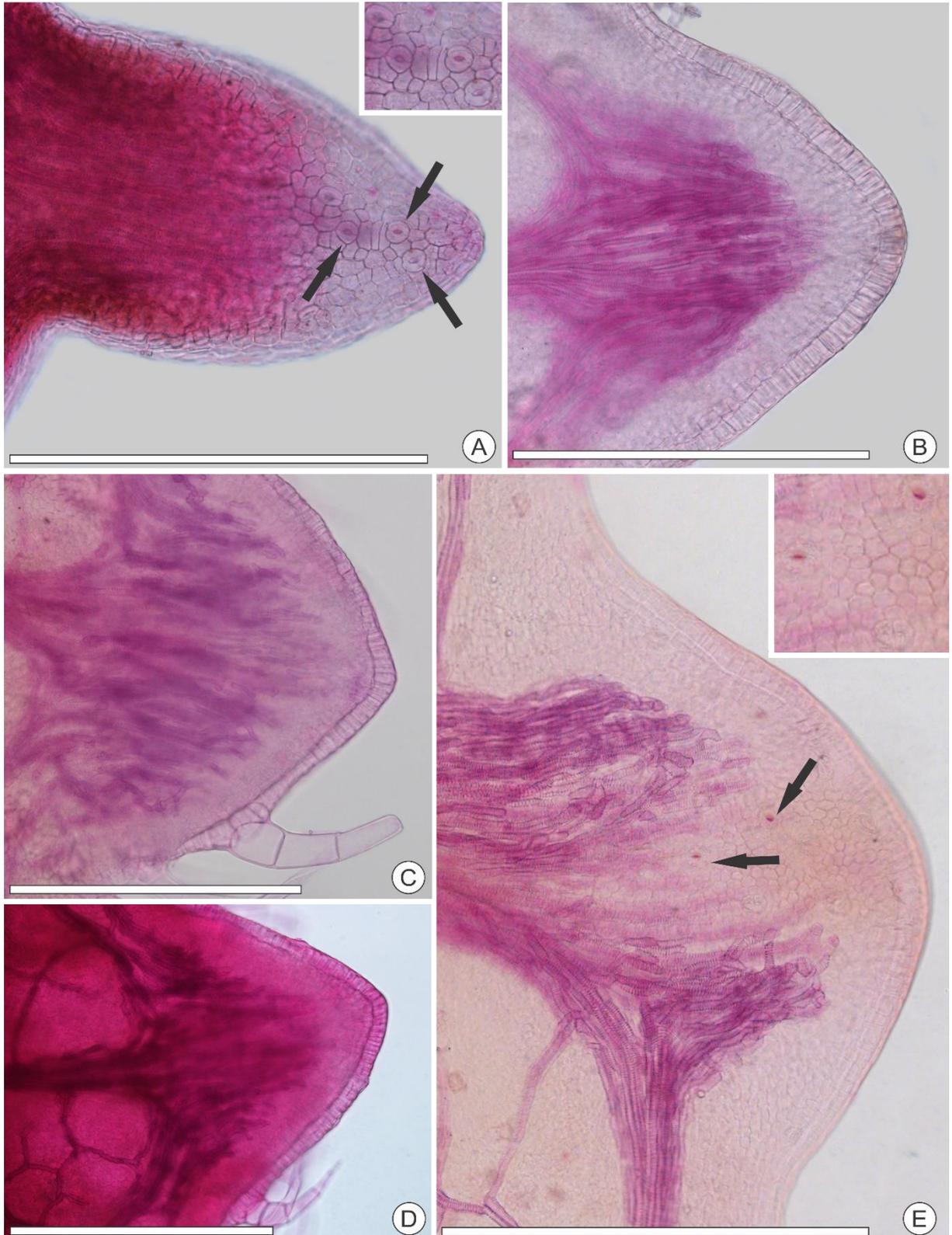


**Figura 6 - Cortes paradérmicos corados com azul de toluidina dos dentes cucurbitoides em espécies de Cucurbitaceae.** Em todas as amostras analisadas ocorrem epiderme unisseriada (ep) com variações entre as espécies. **A.** Em *Trichosanthes cucumerina* no estágio inicial da folha as células epidérmicas são padronizadas em tamanho e em forma por toda a extensão laminar; o xilema (xl) penetra até o ápice do dente. **B.** No estágio inicial de *Luffa cylindrica* no ápice do dente apresenta estratificação (indicado pela seta). No corte é possível ainda visualizar duas câmaras aquíferas pertencentes aos poros (pa). **C-D.** Ainda em *Luffa cylindrica*, no estágio final do desenvolvimento foliar apresenta uma camada de hipoderme (hp) e abaixo a este, o epitema (E) que apresenta células distintas das demais do mesófilo e circunda as terminações vasculares. **E.** O estágio jovem de

*Cucurbita moschata* apresenta células epidérmicas alongadas próximas ao ápice (asterisco). **F.** Corte de *Luffa cylindrica* que evidencia a vascularização xilemática (xl) cujo elementos traqueais apresentam espessamento helicoidal/espiral. **Barras:** C, D, 500 µm; A, B, E, F, 200 µm.

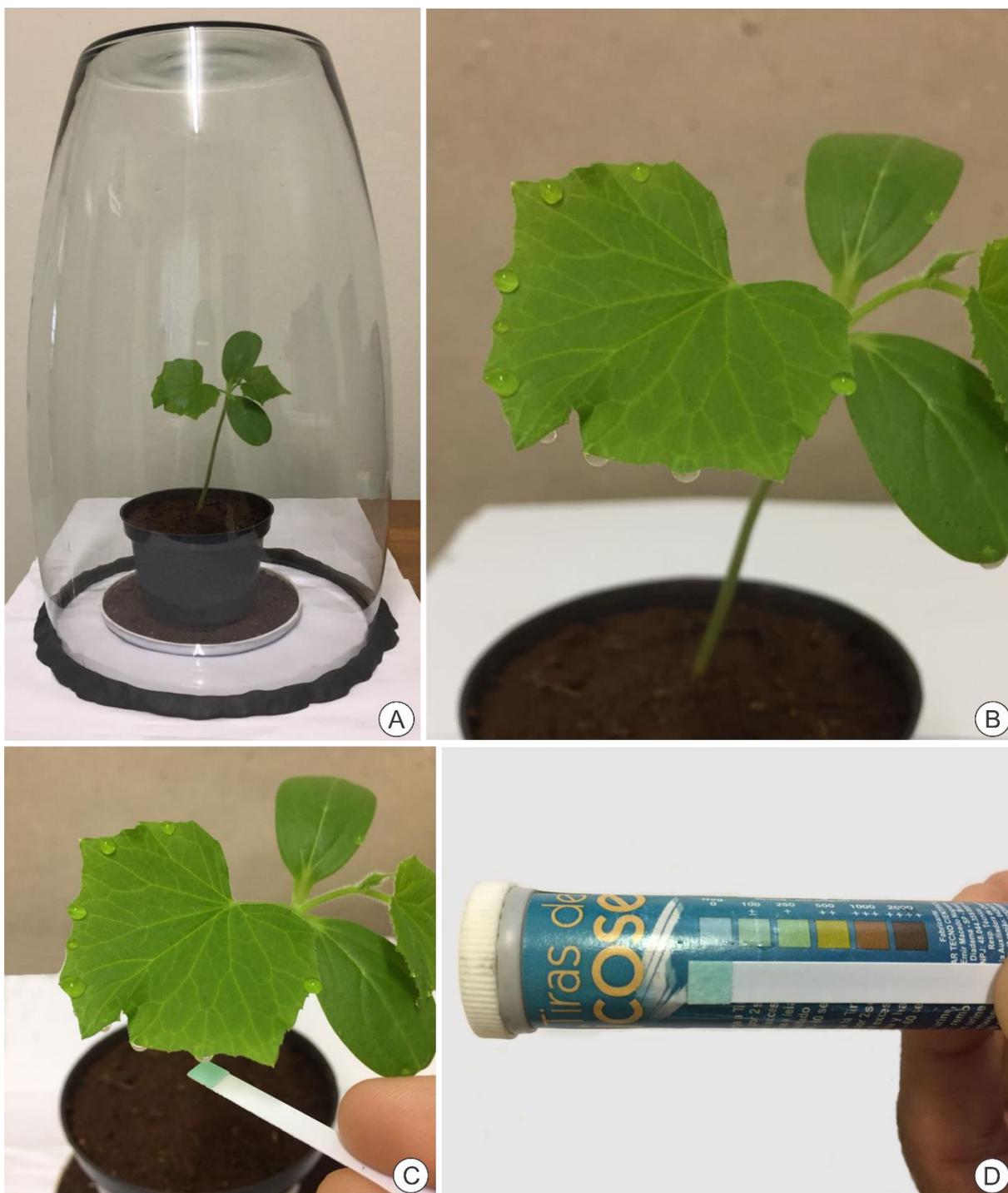
O epitema circunda a vascularização, sendo os hidatódios bem supridos por xilema (Figs. 6 e 7), cujos elementos de vaso apresentam espessamentos helicoidais / em espiral da parede celular (Fig. 6F). As terminações vasculares na região do dente são largas (Fig. 7B-E), resultantes da anastomose e fusão das nervuras que então, invadem o dente cucurbitóide em direção à câmara subestomática e ao poro aquífero.

A observação de folhas totalmente expandidas revelou que o dente cucurbitóide é suprido por uma nervura principal que possui mais elementos condutores e duas ou mais nervuras laterais convergentes (Fig. 7B-E).



**Figura 7 - Amostras diafanizadas dos dentes cucurbitoides em espécies de Cucurbitaceae. A-B.** Folha adulta de *Luffa cylindrica* **A.** Poros aquíferos na superfície denteada (indicadas pelas setas). **B.** Epiderme unisseriada cujas células do ápice são maiores. **C-D.** *Cucurbita moschata*: **C.** Tricomas multicelular e unisseriados na lateral do dente. **D.** Intensa vascularização no interior do dente. **E.** Poros aquíferos nas folhas jovens de *Sechium edule* (indicado pelas setas). **Barras:** 500  $\mu$ m.

Quanto ao processo de gutação, esta foi observada em condições experimentais (Fig. 8A). Os eventos de gutação ocorreram nas folhas de *Cucumis sativus* entre 4 à 22 horas em que processo foi mais intenso, ocorrendo em maior número de hidatódios ativos e resultando em gotículas maiores (Fig. 8B). O exsudato consistia em uma solução incolor semelhante à água. Os testes de glicose revelaram a ausência de açúcares na composição do exsudato (Fig. 8C-D).



**Figura 8 - Indução do processo de gutação em muda de *Cucumis sativus*.** B. Gotículas na região dos dentes cucurbitoides após 22 horas de indução. C. Com o exsudato, as gotículas foram submetidas a um teste simples para detecção de açúcares. D. Resultado negativo para presença de glicose, visto que a tira não alterou a coloração.

## 5 DISCUSSÃO

Como já mencionado, os dentes cucurbitoides são descritos para as famílias Cucurbitaceae, Begoniaceae e Datisceae, todas incluídas em Cucurbitales (HICKEY; WOLFE, 1975; JUDD et al., 2009).

Esse tipo de dente foliar é caracterizado pela fusão de nervuras laterais com uma nervura principal e adentram o ápice do dente, que é composto por células bem compactadas (HICKEY; WOLFE, 1975), resultante da presença de um hidatódio, como mencionado por García-Beltrán et al., (2017), entretanto, sem descrição da estrutura.

O trabalho de Ziegenspeck (1948) também relata a ocorrência de hidatódios para as famílias supracitadas, com base em observação de gutação. Entretanto, o mesmo autor não especificou em quais táxons os hidatódios ocorrem, nem forneceu uma descrição estrutural da glândula, o que dificulta o desempenho de análises comparativas para a ordem.

Brouillet et al. (1987) em estudo semelhante a esse proposto, também relataram a presença de hidatódios em três espécies de *Begonia*, que possuem margem denteadas e ainda, sugerem a ocorrência de tal estrutura para toda a família (BROUILLET et al., 1987). No entanto, nectários foram observados associados aos dentes das folhas de *Begonia grisea* (RIOS, 2018). Essa divergência é interessante do ponto de vista taxonômico e ecológico, pois revela a diversidade dentre de um mesmo grupo ou ainda pode apontar para uma interpretação incoerente das glândulas de Begoniaceae como sendo hidatódios e isso, abre novas perspectivas de estudos para revisar o táxon, bem como, comparar com demais grupos.

Não obstante, essas informações conflitantes reforçam que apenas o relato de gutação, como já havia sido fornecido anteriormente a alguns representantes das Cucurbitaceae (ZIEGENSPECK, 1948; BILES; ABELES, 1991; FRENCH; ELDER 1999), não implica necessariamente na identificação correta das glândulas. Relatamos aqui, pela primeira vez, a estrutura dos hidatódios nessa família.

Quanto à morfologia, em Begoniaceae (*Begonia* e *Hillebrandia*), cuja margens são denteadas, Brouillet et al. (1987) apesar de não realizarem estudos morfológicos nota-se a variação entre os dentes foliares.

As características anatômicas dos hidatódios aqui observadas, tais como epiderme unisseriada, numerosos poros aquíferos, presença de epitema e vascularização xilemática, bem como a atividade secretora detectada, assemelham-se àquelas relatadas às espécies de Begoniaceae e Datisceae (DAVIDSON, 1973; BROUILLET et al., 1987; ARENDS, 1991 ), bem como outros grupos

taxonômicos (ELIAS; GELBAND, 1977; LERSTEN; CURTIS, 1985; BELIN-DEPOUX, 1989; MEIRA, 1991; TAKEDA; WISNIEWSKI; GLENN, 1991; WILSON; CANNY; MCCULLY, 1991; MELO-DE-PINNA, 2004; FEILD et al., 2005; MILAN; HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006; ; HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2013).

Estruturalmente, um hidatódio é comumente composto de aberturas chamadas de poros aquíferos, terminações vasculares, epitema e bainha (ESAU, 1953). No entanto, essa estrutura pode variar, como no caso aqui observado, em que o epitema não é revestido por uma bainha.

Outro exemplo é o estudo de Hossain et al., (2016), em que não foi observado estruturas semelhantes ao epitema ou bainha nos hidatódios de *Colocasia esculenta* var. *antiquorum*. Em alguns casos, os poros podem não são estômatos modificados, mas sim grandes aberturas apicais do dente (PEDERSEN; JØRGENSEN; SAND-JENSEN, 1997).

Os poros aquíferos descritos são estômatos não funcionais os quais perderam a capacidade de abertura e fechamento estomático (IVANOFF, 1963; WOOD, 1970; LERSTEN; CURTIS, 1991). São abundantes também em Datisceae (DAVIDSON, 1973) e em Begoniaceae (BROUILLET et al., 1987) famílias das quais partilham características com Cucurbitaceae. Em Begoniaceae, Brouillet et al. (1987) relatam que tais poros ocorrem solitários ou as vezes agrupados em pares, presentes na base ou sobre todo o dente e localizados com uma ligeira depressão da epiderme, sendo estes maiores do que os estômatos dispersos ao longo do limbo foliar. Tais variações podem estar relacionadas à distribuição dos estômatos na lâmina foliar (DOORENBOS; SOFEF; DE WILDE, 1998).

Em outro estudo, também foi observado que as os poros juntamente com suas câmaras aquíferas são maiores que os estômatos e as câmaras subestomatais (OLIVEIRA et al., 2013).

As variações epidérmicas apresentadas e correlacionadas à literatura tratam-se de caráter taxonômico e não implica em nenhuma funcionalidade diferencial dos hidatódios. Ressalta que em *Gochmatia polymorpha* (Asteraceae) também foi relatado células epidérmicas alongadas no ápice do dente foliar (MEIRA, 1991) e em Begoniaceae pode haver uma hipoderme composta de duas a três camadas celulares (BROUILLET et al., 1987; ARENDS, 1991).

A distribuição das nervuras está em conformidade com a descrição de Hickey e Wolfe (1975): fusão de nervuras laterais com uma nervura principal e adentram o ápice do dente. As famílias proximamente relacionadas à Cucurbitaceae apresentam o mesmo padrão de venação (DAVIDSON, 1973; BROUILLET et al., 1987). Comumente o floema não está presente, como observado nas espécies analisadas, mas em Begoniaceae estes pode ocorrer distalmente ao poro aquífero (BROUILLET et al., 1987).

A vascularização é circundada pelo epitema. Há algumas especulações sobre a atuação desse tecido, do qual atua como via de mão dupla: capaz de recuperar solutos da corrente de transpiração e prevenir a perda de moléculas durante a gutação (KLEPPER; KAUFAMANN, 1966). Tal ideia foi sustentada após a utilização de traçadores apoplásticos os quais foram absorvidos e armazenados pelas células do epitema (WILSON; CANNY; MCCULLY, 1991; CHEN; CHEN, 2016).

Por outro lado, o epitema pode secretar substâncias para serem eliminadas durante o processo de gutação (SINGH, 2013; 2014; 2016), razão pela qual o exsudado pode ser composto de água pura ou conter solutos orgânicos e inorgânicos dissolvidos (WILSON, 1923; ESAU 1953; IVANOFF, 1963; BILES; ABELES 1991).

Os hidatódios são frequentemente relacionados ao processo de gutação, um fenômeno biológico natural constante entre vários táxons (FREY-WYSSLING, 1941; DAVIDSON, 1973), que ocorre em condições específicas e pode ser influenciado por fatores internos e / ou externos, tais como características própria da espécie, temperatura, umidade e outros (SINGH, 2016).

A gutação foi induzida ao aumentar a umidade do ar, juntamente com a máxima capacidade de campo, o que levou ao aumento da pressão hidráulica nas raízes, enquanto a cúpula de vidro permitiu criar um ambiente saturado. A ocorrência de gutação já havia sido induzida por outros autores (LERSTEN; CURTIS, 1991; FEILD et al., 2005; MOREIRA et al., 2012).

Feild et al., (2005) concluíram que os hidatódios nos dentes das folhas de *Chloranthus japonicus* têm a função de impedir a inundação do mesófilo, uma vez que a ocorrência de gutação nos mesmos permite aliviar a pressão radicular. Os autores sugerem que o fato de os hidatódios estarem localizados especificamente nos dentes das folhas está relacionado a uma maior facilidade de descarga da

solução, uma vez que as gotas da solução exsudada foram mais facilmente eliminadas das folhas dentadas do que dessas mesmas folhas após a remoção dos dentes.

Nossa investigação sobre a composição química do exsudato consistiu no uso de tiras de glicose, cujo resultado foi negativo. Esse teste representou apenas uma análise complementar, com o objetivo de avaliar a presença de açúcares no exsudato, o que poderia sugerir a ocorrência de nectários extraflorais ou de uma estrutura intermediária na planta, conforme relatado por Elias e Gelband (1977).

Vale ressaltar que os hidatódios gotejam precocemente, sendo o mesmo observado em *Blechnum lehmannii* por Sperry (1983). No entanto, análises anatômicas revelaram que os hidatódios permanecem na folha durante todo o desenvolvimento do órgão. Nesse sentido, folhas totalmente expandidas podem perder a função secretória do hidatódio sem perder as estruturas em si (LERSTEN; CURTIS, 1991; TAKEDA; WISNIEWSKI; GLENN, 1991).

A repetição do processo de gutação pode ser prejudicial, visto que Ivanoff (1963) relatou clorose nas margens foliares, das quais continham deposição de sais presentes no exsudato de gutação.

Ainda sobre efeitos prejudiciais, salienta-se que os poros aquíferos dos hidatódios atuam como porta de entrada para patógenos, propiciando a ocorrência de doenças (CARLTON; BRAUN; GLEASON, 1998; CERUTTI et al., 2017) e do ponto de vista agrônomo, visto que as espécies analisadas são cultivadas e seus frutos fontes de alimento, implica em prejuízos na produção.

## 6 CONCLUSÃO

Descrevemos pela primeira vez a estrutura dos hidatódios associados aos dentes foliares em espécies de Cucurbitaceae. Nossos resultados apresentam grande potencial taxonômico para o grupo pois tal característica pode ser inserida na chave de identificação das espécies analisadas. Além disso, nosso estudo lança luz sobre um assunto em particular na anatomia das plantas que é frequentemente ignorado, os dentes foliares destacando assim, que tais ornamentações apresentam informações biológicas relevantes.

Salienta-se a necessidade de estudo com mais representantes da família, em especial de espécies nativas, bem como, demais espécies das famílias que

possuem dentes cucurbitóide como Begoniaceae e Datisceae para fins sistemáticos e filogenéticos.

## 7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.181, p, 1–20, 2016.

ARENDS, J. C. Studies in the Begoniaceae IV. Agricultural University, Wageningen, 1991.

Artic Plant Fossils. 2017. Sytematics. Tooth types. **Artic Plant Fossils**. Polar Vegetation in the Cretaceous and Paleogene. Disponível em <articfossil.nsii.org.cn/Systematics4\_Tooth\_Types.html> Acesso em 02 nov. 2019.

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.

BAKER-BROSH, K. F.; PEET, R. K. The Ecological Significance of Lobed and Toothed Leaves in Temperature Forest Trees. **Ecology**, v.78, n. 4, p.1250-1255, 1997.

BELIN-DEPOUX, M. Des hydathodes aux nectaires foliaires chez les plantes tropicales. **Bulletin de la Societe Botanique de France. Actualites Botaniques**, v. 136, n. 3–4, p. 151–168, 1989.

BILES, C. L.; ABELES, F. B. Xylem Sap Proteins. **Plant Physiol**, v. 96, p. 597–601, 1991.

BROUILLET, L.; BERTRAND, C.; CUERRIER, A.; BARABÉ, D. Les hydathodes de genres *Begonia* et *Hillebrandia* (Begoniaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 65, p. 34-52, 1987.

CARLTON, W. M.; BRAUN, E. J.; GLEASON, M. L. Ingress of *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* into Tomato Leaves Through Hydathodes. **Phytopathology**, v. 88, n. 6, p. 525–529, 1998.

CASTRO, M. DE M.; MACHADO, S. R. Células e tecidos secretores. In APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (eds) Anatomia vegetal. 2ed. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, p. 179-2013, 2006.

CERUTTI, A. et al. Immunity at Cauliflower Hydathodes Controls Systemic Infection by *Xanthomonas campestris* pv *campestris*. **Plant Physiology**, v. 174, n. 2, p. 700–716, 2017.

CHEN, C. C.; CHEN, Y. R. Study on the laminar hydathodes of *Ficus formosana* (Moraceae) lv. coated vesicles endocytosis is one of the retrieval mechanisms of epithem during guttation. **Taiwania**, v. 61, n. 3, p. 194–200, 2016.

CHIN, S. et al. The Bitter and the Sweet: Inference of Homology and Evolution of Leaf Glands in *Prunus* (Rosaceae) through Anatomy, Micromorphology, and Ancestral–Character State Reconstruction . **International Journal of Plant Sciences**, v. 174, n. 1, p. 27–46, 2012.

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**, v. 61, n. 8, p. 835-845, 1974.

Cucurbitaceae in Flora do Brasil 2020 em construção. 2019. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17036/>> Acesso em 1 mar 2019.

DAVIDSON, C. An anatomical and morphological study of Datisceae. **Aliso**, v. 8, n. 8, p. 49–110, 1973.

DE LEMOS, R. C. C.; SILVA D. da C.; MELO-DE-PINNA, G. F. de A. A structural review of foliar glands in *Passiflora* L. (Passifloraceae). **PLoS ONE**, v.12, n. 11, p. 1-22. 2017.

DE OLIVEIRA, A. B.; DE MENDONÇA, M. S.; MEIRA, R. M. S. A. Anatomy of vegetative organs of *Scutellaria agrestis*, a medicinal plant cultivated by riverine populations of the Brazilian amazon. **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 23, n. 3, p. 386–397, 2013.

DOORENBOS, J.; SOSEF, M. S. M.; DE WILDE, J. J. F. E. The sections of *Begonia* including descriptions, keys and species lists. **Agricultural University, Wageningen**. 1998.

ELIAS, T. S.; GELBAND, H. Morphology, anatomy, and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). **Botanical Gazette**, v. 138, n. 2, p. 206-212, 1977.

ELLIS, B.; DALY, D. C.; et al. Manual of leaf architecture. New York, Cornell University Press/New York Botanical Garden, 2009.

ESAU, K. Plant Anatomy. New York: McGraw-Hill, 1953.

FAHN, A. Secretory tissues in plants. London: Academic Press, 1979.

FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**, v. 108, n. 3, p. 229–257, 1988.

FEILD, T. S. et al. Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 9, p. 1179–1190, 2005.

FOSTER, A. S. Practical plant anatomy. D. van Nostrand Company. Princeton, 1949.

FRENCH, C.; ELDER, M. Virus particles in guttate and xylem of infected cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Annals of Applied Biology**, v. 134, p.81-87, 1999.

FREY-WYSSLING, A. Die guttation als allgemeine Erscheinung. Ber. Schweiz. **Bulletin de la Société Botanique Suisse**, v. 51, p.321-325, 1941.

GARCÍA-BELTRÁN, J. A.; GRANADO, L.; BÉCQUER, E. R. Las familias de angiospermas de la flora de Cuba: visión diagnóstica desde los sistemas filogenéticos **Revista del Jardín Botánico Nacional**, v. 38, p. 65–117, 2017.

GONZALEZ, A. M., & TARRAGÓ, J. R. Anatomical structure and secretion compounds of colleters in nine *Ilex* species (Aquifoliaceae) from southern South America. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 160, n. 2, p.197–210, 2009.

HICKEY, L. Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. **American journal of botany**, v. 60, n. 1, p. 17–33, 1973.

HICKEY, L. J.; WOLFE, J. A. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 62, n. 3, p. 538 –589, 1975.

HOSSAIN, M. B.; MATSUYAMA, N.; KAWASAKI, M. Hydathode morphology and role of guttation in excreting sodium at different concentrations of sodium chloride in eddo. **Plant Production Science**, v. 19, n. 4, p. 528–539, 2016.

IVANOFF, S. S. Chemical deposits on foliage of citrus and other plants and their possible relation to chlorosis and yield. **Texas Agr Exp Sta, Fifty-Fourth Ann Rep**, p. 181:182, 1941.

IVANOFF, S. S. Guttation injuries of plants. **The Botanical Review**, v. 29, n. 2, p. 202–229, 1963.

IVANOFF, S. S. Guttation-salt injury on leaves of cantaloupe, pepper, and onion. **Phytopathology** v. 34, p. 436-437, 1944.

JEFFREY, C. A review of the Cucurbitaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 81, n. 3, p. 233–247, 1980.

JOHANSEN, D. A. Plant microtechnique. New York, McGraw–Hill, 1940.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. Sistemática Vegetal um enfoque filogenético. 3. ed. Porto Alegre, Artmed, 2009.

KLEPPER, B.; KAUFMANN, M. R. Removal of Salt from Xylem Sap by Leaves and Stems of Guttating Plants. **Plant Physiology**, v. 41, n. 10, p. 1743–1747, 1966.

LERSTEN, N. R.; CURTIS, J. D. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. **Botanical Gazette**, v. 146, n. 1, p. 106–114, 1985.

LERSTEN, N. R.; CURTIS, J. D. Laminal hydathodes in Urticaceae: Survey of tribes and anatomical observations on *Pilea pumila* and *Urtica dioica*. **Plant Systematics and Evolution**, v. 176, n. 3–4, p. 179–203, 1991.

LIMA, L. F. P. Estudos taxonômicos e morfológicos em Cucurbitaceae brasileiras. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

MEIRA, R. M. S. A. Levantamento dos tipos de estrutura secretora em folhas de espécies de Asteraceae em vegetação de floresta (Atibaia, SP). Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1991.

MEIRA, R. M. S. A. et al. Anatomical and histochemical characterization of extrafloral nectaries of *Prockia crucis* (Salicaceae). **American Journal of Botany**, v. 95, n. 12, p. 1515–1522, 2008.

MELO-DE-PINNA, G. F. D. A. Anatomia foliar de *Richterago kuntze* (Mutisieae), Asteraceae. **Acta Botanica Brasiliensis**, v. 18, n. 3, p. 591–600, 2004.

MERCADANTE-SIMÕES, M. O.; PAIVA, E. A. S. Leaf colleters in *Tontelea micrantha* (Celastraceae, Salacioideae): Ecological, morphological and structural aspects. **Comptes Rendus - Biologies**, v. 336, n. 8, p. 400–406, 2013.

MILAN, P.; HAYASHI, A. H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 1, p. 135–144, 2006.

MOREIRA, N. S. et al. Comparative anatomy of leaves of *Kalanchoe pinnata* and *K. crenata* in sun and shade conditions, as a support for their identification. **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 22, n. 5, p. 929–936, 2012.

NICOTRA, A. B.; LEIGH, A.; BOYCE, C. K.; JONES, C. S.; NIKLAS, K. J.; ROYER, D. L.; TSUKAYA, H. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. **Plant Biology**, v. 38, n. 7, p. 535–552, 2011.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma** v. 59, p. 368–373, 1964.

PAIVA, J. G. A. DE et al. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 2, p. 257–264, 2006.

PEDERSEN, O.; JØRGENSEN, L. B.; SAND-JENSEN, K. Through-flow of water in leaves of a submerged plant is influenced by the apical opening. **Planta**, v. 202, n. 1, p. 43–50, 1997.

PEREIRA, B. S.; NUNES-PINHEIRO, D. C. S; VASCONCELOS, A.K.P.; PINHEIRO, A. D. N.; RODRIGUES, P. A. Atividade hepatoprotetora dos extratos etanólicos e hexânico das folhas de *Momordica charantia* L. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, Botucatu, v.12, n.3, p.311-316, 2010.

RIOS, A. B. M. Dentes foliares: o que os estudos anatômicos podem esclarecer? Dissertação de mestrado, Instituto Federal Goiano, Campus Rio Verde, Rio Verde. 98f, 2018.

SINGH, S. Guttation: mechanism, Momentum and Modulation. **The Botanical Review**, v. 82, p. 149-182, 2016.

SINGH, S. Guttation: New insights into agricultural implications. [s.l.] Elsevier, v. 128, 2014.

SINGH, S. Guttation: Path, principles and functions. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 7, p. 497-515, 2013.

SOUZA, S. R. de et al. Leaf morphoanatomy of the medicinal *Maytenus imbricata* (Celastraceae): an ecological approach. *Botanical Sciences*, v. 95, n. 4, p. 822-829, 2017. Disponível em <[http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2007-42982017000400822&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-42982017000400822&lng=es&nrm=iso)>. Acesso em: 11. dez. 2019.

SPERRY, J. S. Observations on the Structure and Function of Hydathodes in *Blechnum lehmannii*. **American Fern Journal**, v. 73, n. 3, p. 65–72, 1983.

STEVENS, P. F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Versão 12, Julho 2012, continuamente atualizado. Disponível em <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Acesso em: 02. abril. 2017.

TAKEDA, F.; WISNIEWSKI, M. E.; GLENN, D. M. Occlusion of water pores prevents guttation in older strawberry leaves. **Journal of the American Society For Horticultural Science**, v. 116, n. 6, p. 1122–1125, 1991.

THADEO, M. et al. Colleters in *Casearia* (Salicaceae): a new interpretation for the theoid teeth. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 4, p. 682–691, 2016.

THOMAS, V. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. **Annals of Botany**, v. 68, p. 287-305, 1991.

TSUKAYA, H. Mechanism of Leaf-Shape Determination. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, n. 1, p. 477–496, 2006.

WILKINSON, H. P. Leaf teeth in certain Salicaceae and "Flacourtiaceae." **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 155, n. 2, p.241–256, 2007.

WILSON, J. K. The nature and reaction of water from hydayhodes. *Cornell Agric Exp Stat Memoirs* v. 65, p. 3- 11, 1923.

WILSON, T. P.; CANNY, M. J.; MCCULLY, M. E. Leaf teeth, transpiration and the retrieval of apoplastic solutes in balsam poplar. **Physiologia Plantarum**, v. 83, n. 2, p. 225–232, 1991.

WOOD, D. The role of marginal hydathodes in foliar water absorption. **Transactions of the Botanical Society of Edinburgh**, v. 41, n. 1, p. 61–64, 1970.

ZIEGENSPECK, H. *Zur Phylogenie der Hydathoden*, 1948.