

## **Nectários foliares em espécies de *Croton* L. (Euphorbiaceae) do Nordeste do Brasil**

**A ser enviado ao periódico:**

**FLORA** - Morphology, Distribution, Functional Ecology of plants

### **Nectários foliares em espécies de *Croton* L. (Euphorbiaceae) do Nordeste do Brasil**

Juliana Santos Silva<sup>a,\*</sup>; Jaílson Santos de Novais<sup>b</sup>; Francisco de Assis Ribeiro dos Santos<sup>b</sup>;  
Margareth Ferreira de Sales<sup>a</sup>; Luciene Cristina Lima & Lima<sup>c</sup>

<sup>1</sup>Parte da Dissertação de Mestrado do primeiro autor

<sup>a</sup>Universidade Federal Rural de Pernambuco, Laboratório de Taxonomia Vegetal, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Rua Dom Manoel de Medeiros s.n., 52171-900 Dois Irmãos, Recife, PE, Brasil.

<sup>b</sup> Universidade Estadual de Feira de Santana, Laboratório de Micromorfologia Vegetal, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Av. Transnordestina, s.n., 44030-900, Feira de Santana, Bahia, Brasil.

<sup>c</sup>Universidade do Estado da Bahia

\*Autor para correspondência. E-mail: jullybandeira@hotmail.com (J. S. Silva).

**Resumo:** (Nectários foliares em espécies de *Croton* L. [Euphorbiaceae] do Nordeste do Brasil). O estudo dos nectários foliares (NFs) de 12 espécies de *Croton* ocorrentes em Pernambuco, Brasil, foi realizado com o objetivo de caracterizar sua morfologia, como um recurso auxiliar na delimitação interespecífica e no entendimento de seus aspectos funcionais e ecológicos. As amostras dos nectários foram obtidas de espécimes de herbário e de material recém-coletado fixado em FAA<sub>50</sub> e analisadas utilizando-se microscopias óptica e eletrônica de varredura. Os NFs variaram quanto à localização, quantidade, tamanho e forma. Foram encontrados seis morfotipos: pateliforme (4 spp.), lenticular (2 spp.), discóide (2 spp.), cilíndrico (1 sp.), globoso (1 sp.) e obcampanulado (1 sp.).

**Palavras-chave:** Crotonoideae; morfologia vegetal; nectários extraflorais; Nordeste do Brasil.

## Introdução

A família Euphorbiaceae compreende cerca de 6.500 espécies pertencentes a 300 gêneros (Wurdack *et al.*, 2005) e configura-se como uma das maiores entre as angiospermas. Apresenta grande diversidade morfológica, a qual está refletida também nos nectários extraflorais, onde diferentes formas podem ser observadas: globosa, filiforme, pateliforme, discóide e cilíndrica (Bernhard, 1966).

Nectários extraflorais são glândulas secretoras de néctar não envolvidas diretamente com a polinização (Elias, 1983; Fiala e Maschwitz, 1991). Estas estruturas podem ocorrer em ramos, folhas e pecíolo ou associadas aos órgãos reprodutivos (Díaz-Castelazo *et al.*, 2005; Rico-Gray, 1993; Schnell *et al.*, 1963; So, 2004). O néctar extrafloral é rico em açúcares, aminoácidos, vitaminas, água e outros compostos orgânicos (Elias, 1983; Koptur, 1992). É, portanto, um valioso recurso alimentar para muitos animais (Ruhren e Handel, 1999), principalmente formigas (Hatada *et al.*, 2001; Mackay e Whalen, 1998). São diversos os estudos que comprovam que os nectários extraflorais estão envolvidos em processos contra a herbivoria (Vesprini *et al.*, 2003; Oliveira & Freitas, 2004). A grande variabilidade estrutural dos nectários extraflorais, bem como sua ampla ocorrência, tem sido destacada por vários autores (Bentley, 1977a; Elias, 1983; Koptur, 1992; Schnell *et al.*, 1963; Zimmermann, 1932). Nectários extraflorais já foram descritas em 90 famílias de angiospermas, aproximadamente 2.200 espécies (Keeler, 1989).

O primeiro autor que utilizou os nectários extraflorais como caráter taxonômico em Euphorbiaceae foi Baillon (1858). Este reconheceu para a família dois tipos: sésseis e estipitados. Posteriormente, estudos anatômicos e morfológicos foram realizados em vários gêneros e espécies desta família: em *Euphorbia milii* Desmoul. (Teng e Hu, 2002), *Euphorbia pulcherrima* Willd. (Schnepf, 1964), *Mallotus* spp. (Elias e An-ci, 1985), *Manihot esculenta* Crantz (Ogburia, 2004), *Mercurialis annua* L. (Figier, 1968), *Ricinus communis* L. (Baker *et al.*, 1978; Kalman e Gulyás, 1974) e em espécies de Crotonoideae (Bernhard, 1966). Os aspectos fisiológicos dos nectários de *Macaranga tanarius* (L.) Müll. Arg. foram estudados por Heil *et al.* (2000, 2001). Esses autores constataram que a produção de néctar está intimamente relacionada com a idade da folha e o horário do dia. Observaram, ainda, que quando a atividade secretora dos nectários extraflorais é induzida por ácido jasmônico, reduz dez vezes a herbivoria das folhas.

Em Euphorbiaceae, aproximadamente 32 gêneros possuem nectários extraflorais foliares (Koptur, 1992) na margem da lâmina (*Mallotus* spp., *Croton* spp.), ao longo da nervura central (*Alchorneopsis floribunda* (Benth.) Müll. Arg., *Macaranga hispida* (Blume)

Müll. Arg.) ou no pecíolo (*Croton* spp., *Homalanthus populifolius* Grah., *Hura crepitans* L., *Ricinus communis* L.) (Elias, 1983).

*Croton* é um dos maiores e mais diversos gêneros da família Euphorbiaceae s. s. (APG II, 2003) com aproximadamente 1.200 espécies (Berry et al., 2005; Govaerts et al., 2000) difundidas, predominantemente, no continente americano. Em *Croton* a morfologia dos nectários extraflorais é bem peculiar e este gênero e constituem um caráter taxonômico relevante reconhecido por diversos autores (Baillon, 1958; Bernhard, 1966; Müller, 1866; Webster, 1993). No entanto, os estudos enfocando os seus aspectos morfo-anatômicos são dispersos na literatura e apresentam pouco detalhamento sobre a micromorfologia (Bernhard, 1966; Freitas, 1997; Freitas e Paoli, 1999; Freitas et al., 2000, 2001).

Este trabalho tem como objetivo caracterizar morfologicamente os nectários foliares de espécies de *Croton*, como um recurso auxiliar na delimitação interespecífica e no entendimento de seus aspectos funcionais e ecológicos.

## Material e métodos

Os nectários foliares (NFs) de 12 espécies de *Croton* que ocorrem no estado de Pernambuco (Tabela 1) foram estudados a partir de amostras retiradas de espécimes de herbário e de material recém-coletado e fixado em FAA<sub>50</sub>. A identificação taxonômica das espécies foi baseada em um estudo detalhado das espécies de *Croton* do Estado de Pernambuco (Silva, 2009 - esta dissertação), que associou a análise de exemplares herborizados, populações em campo, além de protólogos e fotografias das coleções-tipo. O posicionamento das espécies em seções baseou-se em Webster (1993) e Van Ee (2006). Espécimes examinados são citados abaixo das descrições das espécies.

Para cada espécie, foram selecionados de dois a cinco espécimes provenientes de diferentes populações, dos quais foram retiradas 2-5 folhas perfeitamente desenvolvidas. De cada folha, foram seccionadas duas amostras da margem e base da folha, incluindo aproximadamente 1 cm de comprimento do pecíolo. Em seguida, procedeu-se à reidratação do material herborizado através do aquecimento em solução aquosa de glicerina (50 %) por 3 min (em microondas, alta potência).

O processo de diafanização seguiu as seguintes etapas: imersão da folha (ou segmentos) em hidróxido de sódio a 30 %, por duas horas, seguido de hipoclorito de sódio a 6,5 %, por 24 horas; lavagem em água destilada, duas vezes (30 minutos, cada); série etanólica crescente (30%, 50%, 70%), por 10 minutos cada; coloração com safranina alcoólica, por 30 minutos; série etanólica decrescente (70%, 50%, 30%, 10%), por 10

minutos; lavagem em água destilada e acondicionamento em solução aquosa de glicerina (50%), para posterior análise.

Outra parte das amostras foram colocadas em hipoclorito de sódio a 6,5%, permanecendo até o clareamento total (cerca de uma hora). Em seguida, os cortes foram lavados em água destilada, corados com safranina durante dois minutos, lavados novamente e colocados em solução aquosa de glicerina (50%) por uma hora. Os cortes foram montados em lâminas com gelatina glicerinada, seladas com esmalte, analisadas em microscópio óptico (MO) e, em seguida, fotomicrografadas com uma câmara digital Olympus 4.2 megapixels acoplado ao microscópio óptico. A partir da análise do material ao microscópio óptico, foram obtidos dados referentes à forma e a morfometria ( $n = 25$ ) dos NFs.

Para as análises em microscopia eletrônica de varredura (MEV), foram preparadas amostras com cerca de  $25 \text{ mm}^2$  da margem e da base folha, que foram coladas em porta-espécimes com fita de carbono auto-adesiva (dupla-face), vaporizadas com cobre/ouro no metalizador SCD 050 e analisadas no microscópio LEO 1430 VP (Carl Zeiss).

## Resultados

As espécies estudadas possuem NFs distribuídos sobre a lâmina foliar e pecíolo (Tabela 1). Nas folhas, os NFs ocorrem apenas na margem não sendo observados sobre a superfície da lâmina. Na margem das folhas serreadas, dendeadas ou crenadas, os NFs estão restritos ao ápice dos dentes (10 spp.), ou nas reentrâncias entre os dentes ou crenas (indentações) (seis spp.). Nas espécies com folhas de margem inteira (*Croton echiioides*, *C. heliotropiifolius* e *C. tetradenius*), os NFs se distribuem esparsamente ao longo da margem.

Nas espécies estudadas, os NFs são sésseis (1 sp.) ou estipitados (10 spp.), geralmente, amarelados em folhas mais jovens, tornando-se marrons ou pretos em folhas desenvolvidas, conforme nossas observações em campo.

Os NFs do ápice dos dentes apresentam uma grande uniformidade morfológica. Estão sempre localizados próximo às terminações das nervuras. São geralmente pequenos, sésseis ou raramente estipitados ( $810 \mu\text{m}$  diâm.), globosos ou cônicos. Em muitos casos, sua visualização em MO fica comprometida devido à grande densidade de tricomas que os encobre. Nas descrições taxonômicas, os dentes portadores de NFs são tratados simplesmente como dentes glandulares, sem referência a morfologia dos nectários, dificultando a utilização dessa estrutura como caráter taxonômico.

Quanto à sua distribuição, ao longo da margem, não foi observado nenhum padrão regular. No material analisado, em algumas folhas havia dentes que não apresentaram

nectários, provavelmente, estes foram consumidos pelos insetos que os visitam em busca de néctar ou, ainda, foram suprimidos durante o processo de herborização.

Os NFs presentes nas indentações são diferentes morfológicamente dos encontrados no ápice dos dentes e semelhantes, em geral, aos localizados no pecíolo diferindo, às vezes, apenas no tamanho. Ocorre, na maioria das vezes, um nectário em cada indentação. Diferem dos localizados no ápice dos dentes por serem estipitados e pateliformes, predominantemente, com diâmetro variando de 95  $\mu\text{m}$  (*Croton chaetocalyx*) a 326  $\mu\text{m}$  (*C. glandulosus* L.). O estípete é cilíndrico, com 150  $\mu\text{m}$  (*C. grewoides* Baill.) a 810  $\mu\text{m}$  de comprimento (*C. chaetocalyx*).

Os NFs do pecíolo são variáveis quanto a sua localização, quantidade, tamanho e forma, podendo ser utilizados como um caráter diagnóstico para o reconhecimento das espécies. No entanto, devido à falta de estudos morfológicos visando à padronização de sua estrutura, este caráter é ainda pouco utilizado na taxonomia de *Croton*.

Quanto a sua localização, observam-se duas posições: a) na porção distal do pecíolo, na superfície superior, no ponto de inserção da lâmina no pecíolo ou próximo ao ponto de inserção (acropeciolar); b) na porção distal do pecíolo, contudo na superfície inferior, bem próximo à lâmina, sendo frequentemente denominados de basilaminares, embora estejam localizados sobre o pecíolo. Com relação à quantidade, variam de um a três pares por pecíolo. O diâmetro dos NFs variou de 122  $\mu\text{m}$  em *Croton urticifolius* Lam. a 506-547  $\mu\text{m}$  em *C. echioides* Baill. O estípete pode ser cilíndrico ou obcônico, com comprimento de até 900-1167  $\mu\text{m}$  (*C. hirtus* L'Hér.).

Quanto à forma dos NFs peciolaros foram encontrados os seguintes tipos:

**Pateliforme** – tipo mais comum entre as espécies estudadas. São acropeciolaros ou basilaminares, estipitados, em forma de taça, bordo elevado, região central de diferentes profundidades e superfície em geral com estrias longitudinais (Figuras 1, 13, 18, 31). Os estípites são predominantemente cilíndricos, variando de 200  $\mu\text{m}$  (*Croton adamantinus*) a 1167  $\mu\text{m}$  de comprimento (*C. hirtus*). Foram registrados de 1 a 2 pares por pecíolo.

**Lenticular** – são acropeciolaros ou basilaminares, estipitados, peltados, em forma de lente, perpendiculares ao estípite, com superfície lisa ou rugosa (Figuras 4, 6). Os estípites apresentam-se obcônicos ou cilíndricos, com 294  $\mu\text{m}$  de comprimento. Foram observados de 2 ou 3 pares de NFs por pecíolo.

**Discóide** – esse morfotipo é sempre acropeciolar, estipitado, em forma de disco com uma discreta depressão no centro (Figuras 10, 22). O estípite é cilíndrico, superfície rugosa, com 241 a 455  $\mu\text{m}$  de comprimento. Foram encontrados apenas um par de NFs por pecíolo.

**Globoso** – são basilaminares, sésseis, esféricos, com superfície rugosa (Figura 16). Ocorre apenas um par de NFs por pecíolo.

**Cilíndrico** – NFs com esse morfotipo podem ser acropioclulares ou basilaminares (numa mesma folha), estipitados (Figura 25). O estípite apresenta praticamente o mesmo diâmetro da glândula, e varia de 136 a 158  $\mu\text{m}$  de comprimento. Foram registrados 2 ou 3 pares de nectários por pecíolo.

**Obcampanulado** – são acropioclulares, estipitados, em formato de campânula invertida (Figura 29). O estípite apresenta-se obclavado-achatado, com 775  $\mu\text{m}$  de comprimento. Foram verificados apenas um par de NFs por pecíolo.

Os NFs pecioclulares e das indentações são multicelulares, vascularizados e elevados em relação a epiderme foliar. O estípite apresenta células alongadas longitudinalmente, às vezes, com a superfície enrugada devido provavelmente à presença de estrias epicuticulares. As células da glândula são isodiamétricas com paredes levemente sinuosas.

Os NFs do ápice dos dentes são multicelulares, não vascularizados e elevados em relação à epiderme. Os feixes vasculares atingem as proximidades dos NFs, mais não penetra no seu interior (Figura 21).

### Descrições das espécies

*Croton adamantinus* Müll. Arg. - apresenta 1-2 pares de nectários basilaminares, estipitados, pateliformes, com 231  $\mu\text{m}$  diâm. (Figura 1); estípite 200 x 146  $\mu\text{m}$ , cilíndrico. Além destes, foram observados NFs no ápice dos dentes, sésseis, globosos, com 94  $\mu\text{m}$  diâm. (Figura 2) e nas indentações.

Material examinado: Fotius, G. 3647 (IPA); Figueirêdo, L. *et al.* 288 (PEUFR); Laurênio, A. & Gomes, A. P. S. 2054 (PEUFR); Lucena, M. F. A. *et al.* 1475 (UFP); Silva, J. S. *et al.* 371 (PEUFR).

*Croton adenocalyx* Baill. – apresenta NFs sésseis, globosos, com 167-172  $\mu\text{m}$  diâm (Figura 3) apenas no ápice dos dentes.

Material examinado: Heringer, E. P. *et al.* 894 (PEUFR); Silva, S. I. 420 (PEUFR).

*Croton chaetocalyx* Müll. Arg. – foram observados 2-3 pares de NFs acropioclulares (Figura 5), estipitados, lenticulares, com 235  $\mu\text{m}$  diâm.; estípite 294 x 118-141  $\mu\text{m}$ , obcônico. Nectários com morfologia similar foram, ainda, verificados nas indentações (Figura 4) e

ápice dos dentes (95 µm diâm.; estípete 810 x 71 µm, cilíndrico). Essa espécie apresenta, ainda, nectários sobre as estípulas e brácteas não analisados neste estudo.

Material examinado: Pontual, I. 947 (PEUFR); Lyra-Lemos, R. P & Sugiyama, M. 1710 (PEUFR); Moraes, E. C. C. *et al.* 143 (CH).

*Croton echioides* Baill. – são encontrados 1-2 pares de NFs basilaminares (Figura 7), estipitados, lenticulares, com 506-547 µm diâm. (Figura 6); estípete 488 x 469 µm, cilíndrico. Além destes, são observados ainda, distribuídos ao longo da margem da folha, NFs sésseis e globosos com 154 µm diâm. (Figura 8).

Material examinado: Alencar, M. E. 168 (PEUFR); Araújo, L. S. 324 (PEUFR); Laurênio, A. & Gomes, A. P. S. 2007 (PEUFR); Lima-Verde, L. W. 1314 (PEUFR); Sobrinho, M. S. 36 (PEUFR).

*Croton glandulosus* L. – nesta espécie está presente um par de NFs acropioclulares, estipitados, discóides, com 379 µm diâm. (Figuras 9; 11); estípete 455 x 236 µm, cilíndrico. Nectários foram também observados nas indentações (326 µm diâm., estipitados, discóides; estípete 241 x 119 µm, cilíndrico; Figura 10) e no ápice dos dentes (sésseis, piriformes, com 0,4-0,7 x 0,3 mm; Figura 12).

Material examinado: Andrade, W. *et al.* 174 (PEUFR); Laurênio, A. 941 (PEUFR); Lucena, M. F. A. *et al.* 703, 808 (PEUFR); Silva, S. I. & Velosco, J. C. M. 542 (PEUFR).

*Croton grewiioides* Baill. – apresentou um par de NFs acropioclulares, estipitados, pateliformes, com 238 µm diâm. (Figura 13); estípete 333 x 167 µm, cilíndrico. Nectários similares foram observados nas indentações (135 µm diâm.; estípete 150 x 120 µm, cilíndrico; Figura 14). No ápice dos dentes são encontrados NFs sésseis, piriformes a cônicos, com 0,6-1,3 x 0,4-1 mm (Figura 15).

Material examinado: Andrade-Lima, D. 710 (PEUFR); Correia, M. & Sousa, G. 204 (UFP); Lucena, M. F. A. & Falcão, M. 933 (UFP); Lucena *et al.* 595 (PEUFR); Silva, J. S. *et al.* 393 (PEUFR).

*Croton heliotropiifolius* Kunth – nesta espécie foi encontrado um par de nectários acropioclulares, sésseis, globosos, com 200-217 µm diâm. (Figura 16). Além deste, NFs sésseis, piriformes a globosos com 1- 1,7 x 1,2-1,3 mm estão presentes ao longo da margem laminar (Figura 17).



Material examinado: Laurênio, A. & Santos V. 845 (PEUFR); Nascimento, L. M. 281 (PEUFR); Silva, M. J. 6 (PEUFR); Silva, J. & Lima, L. (PEUFR); Sales, M. F. 452 (PEUFR).

*Croton hirtus* L'Hér. – foi verificado um par de NFs acropeciulares, estipitados, pateliformes, com 250-280  $\mu\text{m}$  diâm. (Figuras 18, 19); estípite 900-1167 x 183  $\mu\text{m}$ , cilíndrico a ligeiramente obcônico. Em algumas indentações foram encontrados NFs estipitados, pateliformes com 152  $\mu\text{m}$  de diâm. (Figura 20); estípite 400 x 100  $\mu\text{m}$ , cilíndrico, embora não seja comum nesta espécie. No ápice dos dentes foram observados NFs sésseis, globosos, com 0,9-1,5 mm diâm. (Figura 21).

Material examinado: Lucena, M. F. A. & Laurênio, A. 474 (PEUFR); Lucena, M. F. A. & Santos, V. 513 (PEUFR); Lucena, M. F. A. *et al.* 762, 655 (PEUFR); Silva, S. I. 676 (PEUFR).

*Croton lundianus* Müll. Arg. – nesta espécie foi registrado um par de NFs acropeciulares, estipitados, discóides, com 328-412  $\mu\text{m}$  diâm. (Figuras 22, 23); estípite 235 x 106  $\mu\text{m}$ , cilíndrico. Ocorrem, ainda, no ápice dos NFs sésseis, cilíndricos, com 0,6-0,7 x 0,3-0,4 mm (Figura 24).

Material examinado: Lucena, M. F. A. & Laurênio, A. 467 (PEUFR); Silva, M. J. 17 (PEUFR)

*Croton tetradenius* Baill – estão presentes dois pares de NFs tanto acropeciulares ou/e basilaminares, estipitados, cilíndricos, com 116-250  $\mu\text{m}$  diâm. (Figuras 25, 26); estípite 136-158 x 158-250  $\mu\text{m}$ , cilíndrico (Figuras 25, 26). Ao longo da margem laminar foram observados NFs sésseis, globosos, com 0,3-0,4 mm diâm. (Figura 27).

Material examinado: Andrade-Lima 5624 (IPA); Lucena, M. F. A. *et al.* 538 (PEUFR); Sales, M. F. *et al.* 572 (PEUFR).

*Croton urticifolius* Lam. – foi encontrado um par de NFs acropeciulares, estipitados, obcampanulados, com 122  $\mu\text{m}$  (Figuras 28,29); estípite 775 x 275  $\mu\text{m}$ , botuliforme-achatado. Além deste, NFs sésseis, globosos, com 0,5-0,6 mm diâm. estão presentes no ápice dos dentes (Figura 30).

Material examinado: Andrade-Lima, A. 2228 (PEUFR); Lucena, M. F. A. *et al.* 561 (PEUFR); Lucena, M. F. A. *et al.* 642 (PEUFR); Miranda, A. M. 1192 (PRUFR); Tschá, M. C. *et al.* 486 (PEUFR).

*Croton virgultosus* Müll.Arg. – foram observados 1-2 pares de NFs basilaminares (Figura 31), estipitados, pateliformes, com 292-354 µm diâm.; estípete 396-437 x 187-190 µm, cilíndrico. Nectários similares foram verificados nas indentações (165-167 µm diâm.; estípete 210 x 120, cilíndrico; Figura 32). Ocorrem, ainda, NFs sésseis, globosos, com 210 µm diâm. no ápice dos dentes (Figura 33).

Material examinado: Silva, J. S. *et al.* 391, 375 (PEUFR).

## Discussão

Os nectários foliares em *Croton* são caracteres distintivos de valor diagnóstico, úteis nas delimitações infragenérica e interespecífica, e têm provavelmente origem polifilética (Webster 1993). A presença dessas estruturas foi usada como caráter diagnóstico nas seções estabelecidas por Webster (1993) e Van Ee (2006). Dentre estas, *Barhamia* (Klotzsch) Baill., *Cascarilla* Griseb., *Cleodora* (Klotzsch) Baill., *Corinthius* B. van Ee & P. E. Berry *Corylocroton* G. L. Webster, *Cyclostigma* Griseb., *Eutropia* (Klotzsch) Baill., *Geiseleria* (Klotzsch) Baill., *Klotzschipytum* Baill., *Luntia* (Raf.) G. L. Webster, *Nubigenus* B. van Ee & P. E. Berry, *Ocalia* (Klotzsch) Baill., *Pochypodus* B. van Ee & P. E. Berry, *Quadrilobus* Müll. Arg. e *Tigium* (Klotzsch) Baill.

Nectários peciolares são os mais evidenciados nos tratamentos taxonômicos de *Croton*. No entanto, não é uma exclusividade deste gênero sendo encontrado em outros gêneros de Euphorbiaceae, como por exemplo em *Endospermum* Benth., *Ricinus* L., *Aleurites* J. R. Forst. & G. Forst. e *Manniophyton* Müll. Arg. (Bernhard 1966; Fiala e Maschwitz 1991).

As espécies aqui estudadas são posicionadas em cinco seções: *Barhamia*, *Cascarilla*, *Geiseleria*, *Ocalia*, *Tigium* (Tabela 1). Os morfotipos dos nectários analisados e a sua localização na folha não foram exclusivos de nenhuma dessas seções. Embora as espécies da seção *Geiseleria* mostrassem certa uniformidade no morfotipo (discóide), com exceção de *Croton hirtus* L'Hér. (pateliforme), tais considerações sugerem que, provavelmente, o uso da morfologia dos NFs como caráter para delimitar *taxa* infragenéricos deve ser usado com cautela.

De acordo com a classificação proposta por Zimmermann (1932), todos os NFs estudados pertencem à categoria de nectários elevados, contrapondo-se aos nectários embutidos que se apresentam totalmente imersos nos tecidos do órgão no qual ocorre (Elias 1980). Nectários elevados são considerados mais comuns entre as angiospermas, sendo encontrados frequentemente em folhas de *Terminalia paniculata* W. & A. - Combretaceae (Elias, 1983), na raque de *Chamaecrista chamaecristoides* (Collad.) Greene - Fabaceae

(Díaz-Castelazo et al., 2005) ou, ainda, no pecíolo de *Terminalia brasiliensis* Camb. (Oliveira & Leitão-Filho, 1987).

Os NFs estudados podem, ainda, ser classificados como nectários epidérmicos. Este tipo se caracteriza por possuir tecidos diferenciados que normalmente apresentam uma região parenquimática vascularizada delimitada por uma epiderme recoberta por cutícula (Wilkinson 1979). Diferentemente dos epidérmicos, os nectários pilosos consistem de concentrações locais de tricomas glandulares sem suprimento vascular próprio (Wilkinson 1979).

Os NFs peciolares mostraram-se variáveis quanto à forma e quantidade. O morfotipo pateliforme predominou entre as espécies, embora Schnell et al. (1963) tenham referido o tipo discóide como o mais freqüente para *Croton*. Nectários com morfologia similar foram observados em *Croton urucurana* Baill. (Freitas e Paoli 1999; Pires et al. 2004), *C. sarcopetalus* (Freitas et al. 2001), *C. crassifolius*, *C. hancei*, *C. lachnocarpus*, *C. tiglium* (So 2004) e *Kigelia pinnata* DC - Bignoniaceae (Subramanian e Inandar 1985). Dentre os morfotipos estudados, destacaram-se o cilíndrico, o lenticular e o obcampanulado, como primeiros registros para o gênero.

Algumas espécies possuem nectários peciolares pouco desenvolvidos ou vestigiais, perceptíveis apenas nas folhas jovens. Essas espécies são, normalmente, descritas como não possuindo nectários. Exemplificam esta situação *Croton heliotropiifolius* e *C. urticifolius*, que são tratadas por Webster (1993) como espécies sem glândulas foliares, embora possuam dois pares de nectários no pecíolo. Esta situação pode dificultar o reconhecimento de tais espécies.

*Croton adamantinus*, *C. echioides*, *C. tetradenius* e *C. virgultosus* apresentam nectários na superfície inferior do pecíolo. O desenvolvimento de alguns NFs nessa região, possivelmente reduz a perda de néctar por evaporação, aumentando a sua disponibilidade para as formigas mutualistas, situação observada por Paiva e Machado (2006) em indivíduos de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne. Nessa espécie, os NFs ocorrem na face abaxial das folhas conferindo proteção ao néctar, principalmente ao excesso de vento e a radiação ultravioleta.

O tamanho reduzido dos NFs marginais pode estar relacionado, provavelmente, a ausência de vascularização dessas estruturas. Para Elias (1983), nectários não vascularizados são menores e não exibem uma estrutura bem definida. Carlquist (1969) observou que a presença de tecido vascular é diretamente proporcional ao tamanho dos nectários. Estima-se, ainda, que os nectários marginais produzam uma pequena quantidade de néctar em comparação com os NFs peciolares, fato este observado por Freitas et al. (2001) em *Croton sarcopetalus* Müll. Arg.

A localização preferencial dos NFs marginais próximo as terminações das nervuras, como observado nas espécies estudadas, foi descrita por Groom (1894), em *Aleurites cordata* e por Schnell et al. (1963), em *Macaranga schweinfurthii* Pax. Em *Mallotus* Lour., Elias e An-Ci (1985), constataram que a localização dos nectários nas imediações do tecido vascular, aliado ao seu tamanho reduzido, facilita a transferência de materiais para o tecido secretor do nectário.

Quanto à morfologia, predominou entre as espécies estudadas a forma globosa, embora Elias (1983) afirme que nectários com formato de escama sejam mais comuns entre as angiospermas. Para Crotonoideae, Bernhard (1966) considerou as formas globosa e cônica como as mais frequentes. Nectários com padrão globoso foram observados em *Croton sarcopetalus* por Freitas et al. (2001).

Nas espécies estudadas, os nectários são amarelados em folhas mais jovens, tornando-se marrom ou preto em folhas senescentes. Para Koptur (1992), a coloração diferenciada de alguns NF pode constituir um auxílio visual para a localização destas estruturas pelos animais, o que também pode ocorrer no caso dos NFs de *Croton*.

Embora não tenham sido executados estudos relacionados aos aspectos fisiológicos e ecológicos dos NFs das espécies, acredita-se que a presença de numerosos NFs tanto no pecíolo quanto na margem das folhas, contribua para uma melhor distribuição de néctar na planta. Em consequência, espera-se que esta estratégia atraia mais formigas mutualistas (Elias e Gelband, 1975; Elias e Pance, 1978; Elias e An-Ci, 1985). Dessa forma, os insetos podem patrulhar uma maior porção da folha enquanto buscam néctar, mesmo, que um dos nectários interromperem sua funcionalidade, à semelhança do que foi observado em espécies de *Mallotus* (Elias e An-Ci, 1985), *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Paiva e Machado, 2006) e *Catalpa speciosa* Warder ex Engelm (Stephenson, 1982). No entanto, em nove espécies de *Croton* ocorrentes na Malásia este fato não foi observado (Fiala e Maschwitz, 1991). Mesmo apresentando mais de um par de nectários no pecíolo, esses táxons foram visitados por poucas formigas, sugerindo ausência de interação mutualística formiga-nectário extrafloral. Dessa forma, esse aspecto precisa ser melhor investigado.

Os morfotipos dos NFs do pecíolo observados neste estudo não foram exclusivos de *Croton* nem das seções aqui representadas. No entanto, a presença dessa estrutura, a forma e a sua localização no pecíolo constituem recursos auxiliares no reconhecimento das espécies e no entendimento de suas relações ecológicas.

**Tabela 1.** Morfologia e distribuição dos nectários extraflorais (NEF) em 12 espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) do nordeste brasileiro.

Espécie	Morfortipo	Lâmina foliar		Pecíolo	
		Localização	Tamanho	Localização	Tamanho (µm)
Seção <i>Barhamia</i> (Klotzsch) Baill.					
<i>Croton adenocalyx</i> Baill.	Globoso	Ápice dos dentes	167-172 µm		
<i>Croton chaetocalyx</i> Müll. Arg.	Lenticular	Indentações	95-200 µm	Acropeciolar	235
		Ápice dos dentes			
<i>Croton urticifolius</i> Lam.	Obcampanulado (A)	Ápice dos dentes (B)	0,5-0,6 mm	Acropeciolar (A)	122
	Globoso (B)				
Seção <i>Cascarilla</i> Griseb.					
<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth.	Globoso (A)	Margem laminar (B)	1-1,7 x 1,2-1,3 mm	Acropeciolar (A)	200-217
	Piriforme a globoso(B)				
Seção <i>Geiseleria</i> (Klotzsch) Baill.					
<i>Croton glandulosus</i> L.	Discóide (A)	Indentações (A)	326 µm	Acropeciolar (A)	379
	Piriforme (B)	Ápice dos dentes (B)	0,4-0,7 x 0,3 mm		
<i>Croton hirtus</i> L'Hér.	Pateliforme (A)	Indentações (A)	152 µm	Acropeciolar (A)	250-280
	Globoso (B)	Ápice dos dentes (B)	0,9-1,5 mm		

Espécie	Morfotipo	Lâmina foliar		Pecíolo	
		Localização	Tamanho	Localização	Tamanho (µm)
<i>Croton lundianus</i> Müll. Arg.	Discóide (A)	Ápice dos dentes (B)	0,6-0,7 x 0,3-0,4 mm	Acropeciolar (A)	328-412
	Cilíndrico (B)				
Seção <i>Ocalia</i> (Klotzsch) Baill.					
<i>Croton tetradenius</i> Baill.	Cilíndrico (A)	Ápice dos dentes (B)	0,3-0,4 mm	Basilaminares (A)	116-250
	Globoso (B)				
Seção <i>Tiglium</i> (Klotzsch) Baill.					
<i>Croton grewoides</i> Baill.	Pateliforme (A)	Indentações (A)	135 µm	Acropeciolar (A)	238
	Piriforme a cônico(B)	Ápice dos dentes (B)	0,6-1,3 x 0,4-1 mm		
Sem seção definida					
<i>Croton adamantinus</i> Müll. Arg.	Pateliforme (A)	Indentações (A)	94 µm	Basilaminares (A)	231
	Globoso (B)	Ápice dos dentes (B)			
<i>Croton echioides</i> Baill.	Lenticular (A)	Margem laminar (B)	154 µm	Basilaminares (A)	506-547
	Globoso (B)				
<i>Croton virgulosus</i> Müll.Arg.	Pateliforme (A)	Indentações (A)	165-167 µm	Basilamimar (A)	292-354
	Globoso (B)	Ápice dos dentes (B)	210 µm		

Letras similares entre parêntese em uma mesma espécie relacionam o morfotipo e a localização do NFs.

## Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão das bolsas de Mestrado a Juliana Santos e Jaílson Novais e de Produtividade em Pesquisa a F.A.R. Santos e M.F. Sales.

## Referências

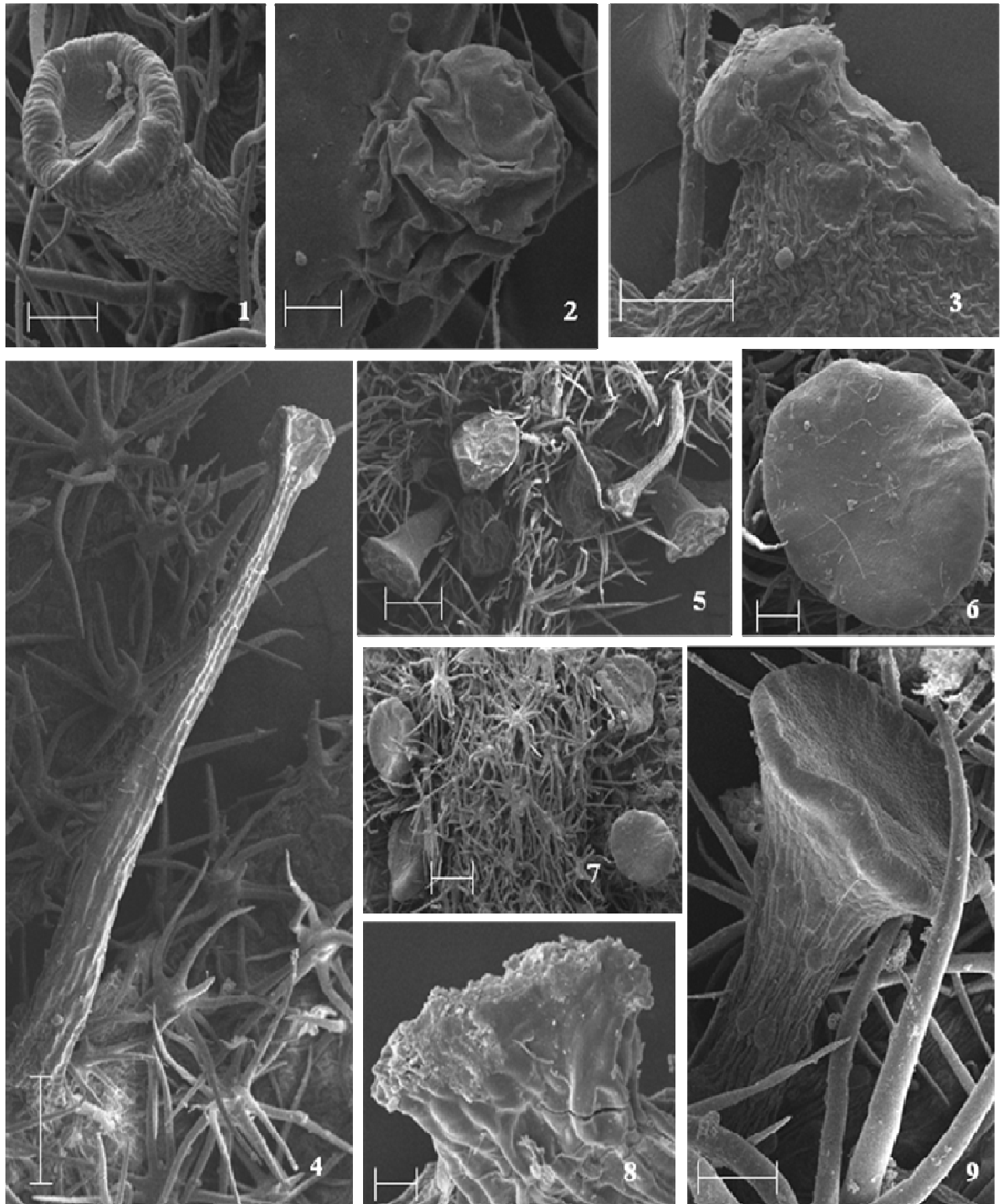
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An Update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Baillon, H. 1858. *Etude générale du grupo dès Euphorbiacées*. Paris: Victor Masson.
- Baker, D.A., Hall, J.L., Thorpe, J.R., 1978. A study of the extrafloral nectaries of *Ricinus communis*. *New Phytol.* 81, 129-137.
- Belin-Depoux, M., 1993. Importance des nectaires extra-floraux dans les interactions plantes-fourmis. *Acta bot. Gallica* 140, 183-205.
- Bentley, B.L., 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious body-guards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8, 427-497.
- Bernhard, F., 1966. Contribution à l'étude des glandes foliaires chez las Crotonoïdées (Euphorbiacées). *Mém. Inst. Fond. Af. Noire* 75, 71-156.
- Berry, P.E., Hipp, A.L., Wurdack, K. J., Van Ee, B, Riina, R., 2005. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonaeae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and trnL-trnF sequence data. *Amer. J. Bot.* 92: 1520–1534.
- Carlquist, S., 1969. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology* 19, 332-362.
- Díaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., Ortega, F., Ángeles, F., 2005. Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of Coastal Veracruz, Mexico. *Ann. Bot.* 96, 1175-1189.
- Elias, T.S., 1980. Foliar nectaries of unusual structure in *Leonardoxa africana* (Leguminosae), an African obligate myrmecophyte. *Amer. J. Bot.* 67, 423-425.
- \_\_\_\_\_. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: Bentley, B.L., Elias, T.S., *The biology of nectaries*. Columbia Press, New York, pp. 174-203.
- Elias, T.S., An-Ci, S., 1985. Morphology and anatomy of foliar nectaries and associated leaves in *Mallotus* (Euphorbiaceae). *Aliso* 11, 17-25.
- Elias, T.S., Gelband, H., 1975. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). *Amer. J. Bot.* 63, 1349-1353.

- Elias, T.S., Pance, G., 1978. Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae. *Brittonia* 30, 175-181.
- Fiala, B., Maschwitz, U., 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biol. J. Linn. Soc.* 44, 287-305.
- Figier, J., 1968. Étude infrastructurale et cytochimique des glandes pétiolaires de *Mercurialis annua* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. D* 267, 491-494.
- Freitas, L., 1997. Os nectários de *Croton sarcopetalus* Müll Arg. (Euphorbiaceae) e seu papel na biologia reprodutiva. M.S. Thesis. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Freitas, L., Paoli, A. A. S., 1999. Structure and ultrastructure of the extrafloral nectaries of *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae). *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 18, 1-10.
- Freitas, L., Galetto, L., Bernardello, G., Paoli, A. A. S., 2000. Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora* 195, 398-402.
- Freitas, L., Bernardello, G., Galetto, L., Paoli, A.A.S., 2001. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 136, 267-277.
- Govaerts, R.; Frodin, D. G. & Radcliffe-Smith, A., 2000. *Croton*. In: World Checklist and bibliography of Euphorbiaceae (and Pandaceae). Royal Botanic Gardens Kew, London. 2: 417-536.
- Groom, 1894. On the extrafloral nectaries of *Aleurites*. *Ann. Bot.* 8, 228-230.
- Hatada, A., Ishiguro, S., Itioka, T., Kawano, S., 2001. Myrmeosymbiosis in the Bornean *Macaranga* species with special reference to food bodies (Beccarian bodies) and extrafloral nectaries. *Plant Species Biol.* 16, 241-246.
- Heil, M., Fiala, B., Baumann, B., Linsenmair, K.E., 2000. Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral néctar secretion by *Macaranga tanarius*. *Funct. Ecol.* 14, 749-757.
- Heil, M.; Koch, T.; Hilpert, A.; Fiala, B.; eBoland, W.; Linsenmair, K.E., 2001. Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is a induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *PNAS* 98, 1083-1088.
- Kalman, F.; Gulyás, S., 1974. Ultrastructure and mechanism of secretion in extrafloral nectaries of *Ricinus communis* L. *Acta Biol. (Szeged 1955+)* 20, 57-67.
- Keeler, K.H., 1989. Ant-plant interactions. In: Abrahamson, W.G. (ed.), *Plant-animal interactions*. McGraw Hill, New York, pp. 207-242.
- Koptur, S., 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays, E. (ed.), *Insect-plant interactions*. Vol. IV. CRC Press, Boca Raton, pp. 81-129.

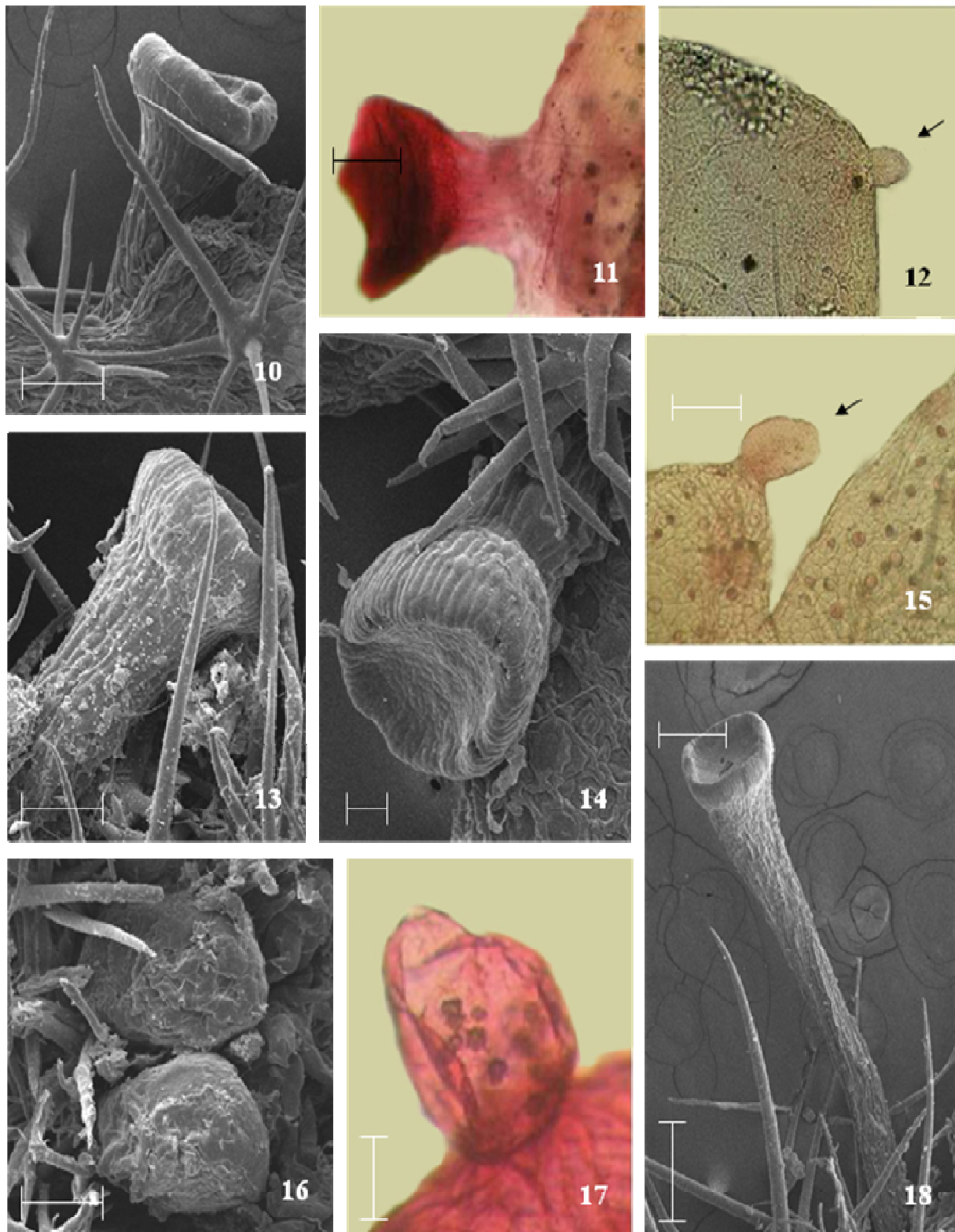


- Mackay, D.A., Whalen, M.A., 1998. Associations between ants (Hymenoptera: Formicidae) and *Adriana* Gaudich. (Euphorbiaceae) in East Gippsland. Austral. J. Entomol. 37, 335-339.
- Mueller, J., 1866. Euphorbiaceae. In: DC. Prodr. 15, 1-1286.
- Müller, J. A. 1873. *Croton*. In: C.F.P. Martius & A.G. Eichler (eds.). Flora brasiliensis 11: 81-274.
- Ogburia, M.N., 2004. Occurrence, morphology, distribution and effect of extrafloral nectaries (EFNs) in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) under greenhouse culture condition. Phytomorphology 53, 335-342.
- Oliveira, P.S., Freitas, A.V.L., 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. Naturwissenschaften 91, 557-570.
- Oliveira, P.S., Leitão-Filho, H.F., 1987. Extrafloral nectaries: Their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. Biotropica 19, 140-148.
- Paiva, E.A.S., Machado, S.R., 2006. Ontogênese, anatomia e ultra-estrutura dos nectários extraflorais de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Fabaceae – Caesalpinioideae). Acta bot. bras. 20, 471-482.
- Pires, M.M.Y., Souza, L.A., Terada, Y., 2004. Biologia floral de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) ocorrente em vegetação ripária da ilha Porto Rico, Porto Rico, Estado do Paraná, Brasil. Acta Scientiarum - Biological Sciences. 26, 209-215.
- Rico-Gray, V., 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. Biotropica 25, 301-315.
- Ruhren, S., e Handel, S. N. 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. Oecologia 119, 227-230.
- Schnell, R., Cusset, G., Quenum, M., 1963. Contribution a l'étude des glandes extra-florales chez quelques groupes de plantes tropicales. Rev. Général. Bot. 70, 269-342.
- Schnepf, E., 1964. Zur Cytologie und physiologie pflanzlicher Drüsen. 5. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Cyathialnektarien von *Euphorbia pulcherrima* in verschiedenen Funktionszuständen. Protoplasma 58, 198-219.
- Stephenson, A.G., 1982. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. Ecology, 63, 663-669.
- Subramanian, R. B., Inamdar, J.A., 1985. Occurrence, structure, ontogeny and biology of Nectaries in *Kigelia pinnata* DC. Bot. Mag. Tokyo 98, 67-73.

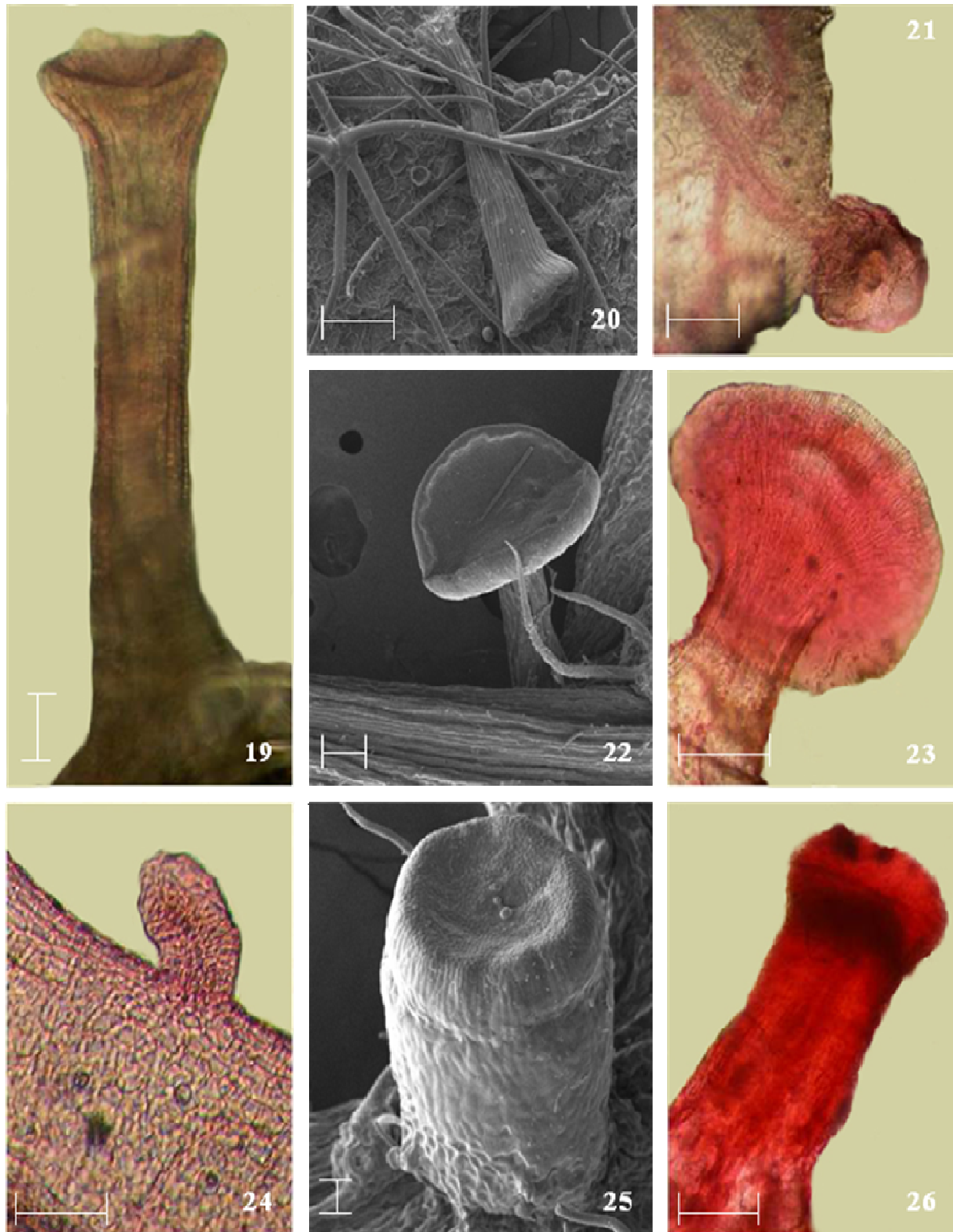
- So, M.L., 2004. The occurrence of extrafloral nectaries in Hong Kong plants. Bot. Bull. Acad. Sin. 45, 237-245.
- Teng, H.-M., Hu, Z.-H., 2002. Developmental and anatomical studies on the extrafloral nectaries in *Euphorbia milii*. Acta Bot. Boreal.-Occid. Sin. 22, 812-816.
- Van Ee, B.W. 2006. Molecular phylogenetics within *Croton* (Euphorbiaceae s.s.). Ph. D. Tese. University of Wisconsin-Madison. 205 f.
- Vesprini, J.L., Galetto, L., Bernardello, G., 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. Canadian J. Bot. 81, 24-27.
- Webster, G.L., 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). Taxon 42, 793-823.
- Wilkinson, H.P., 1979. The plant surface: main leaf. In: Metcalfe, C.R., Chalk, L. (Eds.), Anatomy of dicotyledons. Oxford: Clarendon, 1, 124-131.
- Zimmermann, J., 1932. Über die extrafloralen nektarien der Angiospermen. Bot. Cent. Beih. 49, 99-196.



**Figs. 1-9.** Nectários foliares de espécies de *Croton* (Euphorbiaceae), fotomicrografias e eletromicrografias. NF basilar, estipitado, pateliforme; (2) *C. adamantinus*, NF sésil, globoso sobre o ápice do dente; (3) *C. adenocalyx*, NF sésil, globoso sobre o ápice do dente; (4) *C. chaetocalyx*, NF estipitado, lenticular sobre a indentação; (5) *C. chaetocalyx*, aspecto geral dos NEFs acropetolares, estipitados, lenticulares; (6) *C. echinoides*, detalhe do NF basilar, (7) *C. echinoides*, aspecto geral dos NFs basilaminares, estipitados, lenticulares; (8) *C. echinoides*, NFs sésil, globoso sobre o ápice do dente; (9) *C. glandulosus*, NF acropetolar, estipitado, discóide. Barras de escala: 20  $\mu$ m (2,8); 100  $\mu$ m (1,4,5,7,9); 200  $\mu$ m (3); 300  $\mu$ m (6).



**Figs. 10-18.** Nectários foliares de espécies de *Croton* (Euphorbiaceae), fotomicrografias e eletromicrografias. (10) *Croton glandulosus*, NF estipitado, discóides sobre a indentação; (11) *C. glandulosus*, vista longitudinal do NF acropetal, (12) *C. glandulosus*, vista longitudinal do NF sésil, cônico sobre o ápice do dente; (13) *C. grewoides*, NF acropetal, estipitado, pateliforme; (14) *C. grewoides*, estipitado, pateliforme sobre a indentação; (15) *C. grewoides*, vista longitudinal do NF sésil, piriforme sobre o ápice do dente; (16) *C. heliotropifolius*, NF acropetal, sésil, globoso; (17) *C. heliotropifolius*, vista transversal do NF sésil, piriforme sobre o ápice do dente; (18) *C. hirtus*, NF acropetal, estipitado, pateliforme. Barras de escala. 100  $\mu$ m (10,13,16), 0,5 mm (11,12,15,17), 30  $\mu$ m (14), 200  $\mu$ m (18).



**Figs. 19-26.** Nectários foliares de espécies de *Croton* (Euphorbiaceae), fotomicrografias e eletromicrografias. (19) *Croton hirtus*, vista transversal do NF acropetal; (20) *C. hirtus*, NF estipitado, pateliforme sobre a indentação; (21) *C. hirtus*, vista longitudinal do NF sésil, globoso sobre o ápice do dente; (22) *C. kundianus*, NF acropetal, estipitado, discóide; (23) *C. kundianus*, vista longitudinal do NF acropetal. (24) *C. kundianus*, vista longitudinal do NF sésil, cilíndrico sobre o ápice do dente. (25) *C. tetradeniensis*, NF acropetal, estipitado, cilíndrico; (26) *C. tetradeniensis*, vista transversal do NF acropetal. Baras de escala: 100  $\mu$ m (10,13,16,22); 1 mm (19); 0,5 mm (21,23,24,26); 200  $\mu$ m (18); 30  $\mu$ m (25).