



INSTITUTO DE BOTÂNICA – IBt
Programa de Pós Graduação em
Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente
Estágio de Docência CAPES

ESTRUTURAS SECRETORAS EM PLANTAS

Poliana Ramos Cardoso

São Paulo, outubro de 2011

Estruturas secretoras em plantas

Poliana Ramos Cardoso

Doutoranda, Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente –
cardoso.poliana@gmail.com

Introdução

A secreção compreende os complexos processos de formação – podendo incluir a síntese – e isolamento de determinadas substâncias em compartimentos do protoplasto da célula secretora e posterior liberação para espaços intercelulares ou para a superfície externa do corpo do vegetal (Castro & Machado 2006).

O estudo das estruturas secretoras baseia-se em um tripé constituído por investigações acerca da **estrutura** da glândula, cujos resultados são fornecidos por observações morfológicas e anatômicas; do **exsudato** por elas produzido, avaliado por meio de análises histoquímicas que detectam as principais classes de compostos *in situ*, e químicas, que identificam as substâncias efetivamente disponibilizadas pela planta; e da **função**, atribuída à glândula somente quando a estrutura e o exsudato são definidos e com base no contexto ecológico/evolutivo sob o qual a planta está submetida.

As estruturas secretoras foram divididas em duas categorias: (i) estruturas secretoras externas, aquelas cujo exsudato é liberado para o ambiente externo e (ii) estruturas secretoras internas, localizadas no interior da planta, cujo exsudato é liberado para o ambiente externo somente quando há injúria do órgão.

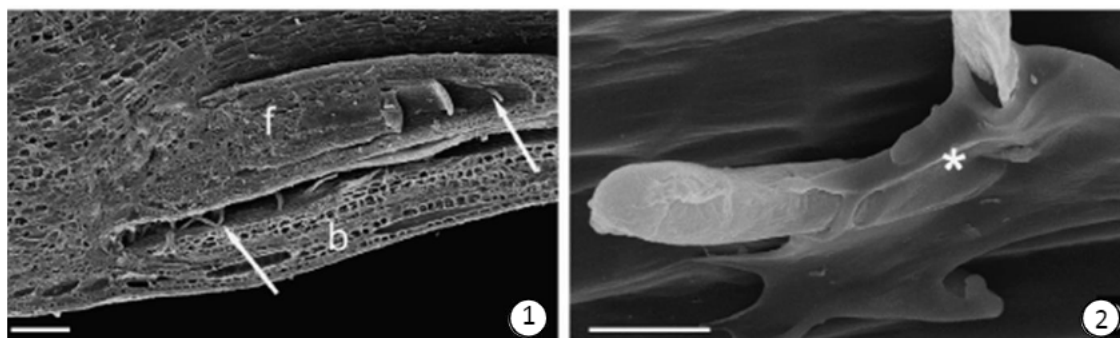
I- Estruturas secretoras externas

1. Coléteres

Coléteres são tricomas multicelulares, emergências ou glândulas vascularizadas que produzem secreção mucilagínosa e/ou lipofílica (Fahn 1990; Rio *et al.* 2002, 2005). Esta secreção protege órgãos vegetativos e reprodutivos em diferenciação contra a dessecação, enquanto a porção lipofílica atua como dissuasivo contra microorganismos (Demarco 2005). Atribuem-se a esta secreção, ainda, a promoção de associações simbióticas com bactérias e a facilitação do deslizamento entre as superfícies durante o desenvolvimento dos órgãos (Lersten 1975, Kronstedt-Robards & Robards 1991).

O uso do termo 'coléter' varia entre diferentes autores devido ao critério usado ao definir estas estruturas, como morfologia, localização e natureza química da secreção (Leitão & Cortelazzo 2008). No entanto, o termo 'coléter' é mais bem empregado como um conceito funcional, já que apenas a composição e a função do exsudato são pré-requisitos para a sua caracterização (Mayer *et al.* 2011). A ocorrência dos coléteres não está limitada às gemas vegetativas, ocorrendo também em órgãos reprodutivos e plântulas. Uma abordagem

anatômica e histoquímica foi realizada por Mayer *et al.* (2011) que apontou coléteres em órgãos vegetativos – primórdios foliares e protocormos, gemas axilares e apicais em rizomas maduros – e em órgãos reprodutivos – base das brácteas, bractéolas e sépalas – em uma espécie de orquídea, *Oncidium flexuosum* Sims. Nesta espécie, os coléteres observados são tricomas digitiformes. As figuras 1 e 2 evidenciam os tricomas encontrados nos órgãos florais. A secreção viscosa (figura 1) refere-se à mucilagem.



Figuras 1,2. Micrografias em microscopia eletrônica de varredura evidenciando a distribuição de coléteres em *Oncidium flexuosum* Sims. 1. Coléteres nas brácteas (b) e gema floral (f). 2. Detalhe do coléter localizado na bráctea; notar secreção viscosa (*) na superfície do tricoma. Barras: 200µm (1), 20µm (2). (Figuras retiradas de Mayer *et al.* 2011)

Após a identificação da localização dos tricomas nas gemas em desenvolvimento, um estudo estrutural e histoquímico foi realizado. Estruturalmente, os tricomas são digitiformes, compostos de duas células unisseriadas, em que a célula apical é alongada e apresenta citoplasma denso. O exsudato é acumulado no espaço subcuticular¹, promovendo o destaque da cutícula (figura 3).

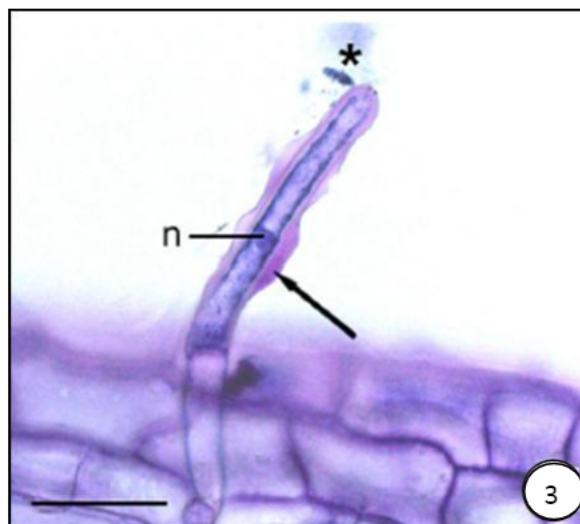


Figura 3. Secção longitudinal de um tricoma digitiforme de *Oncidium flexuosum* Sims. Coléter situado na gema apical do rizoma maduro. Notar a secreção extracelular (*), o destaque da cutícula e o espaço subcuticular preenchido por secreção (seta). Barra: 50µm. n : núcleo. (Figura retirada de Mayer *et al.* 2011)

Os testes histoquímicos efetuados indicaram a presença de mucilagem em associação com compostos lipofílicos e protéicos no interior das células secretoras. De acordo com as

¹ Espaço entre a parede celular e a cutícula.

autoras, a localização dos tricomas e a caracterização do exsudato produzido indicam o envolvimento destas estruturas com a proteção das regiões meristemáticas nos órgãos vegetativos e reprodutivos, possibilitando assim a caracterização destas glândulas como coléteres.

Devido às semelhanças estruturais e distribuição dos coléteres em órgãos vegetativos, estas glândulas são freqüentemente confundidas com nectários extraflorais (Dave & Patel 1975, Mohan & Inamdar 1986, Thomas 1991).

2. Nectários extraflorais e florais

Os nectários são glândulas produtoras de secreção predominante em açúcares (Fahn 1979, Paccini *et al.* 2003, Nicolson *et al.* 2007). Discussões acerca da nomenclatura dos nectários são relatadas na revisão de Schmid (1988). Aqui serão adotados os termos propostos por Elias & Gelband (1976), na qual funcionalmente as glândulas são divididas em dois tipos: nectários florais, presentes nos órgãos reprodutivos e associados diretamente à polinização; nectários extraflorais, ocorrentes nas peças florais estéreis e órgãos vegetativos, e não envolvidos com a polinização.

Em geral, os nectários (florais ou extraflorais) consistem de três componentes (Fahn 2000, Paccini *et al.* 2003): *i*) epiderme, que apresenta ou não estômatos ou tricomas, por onde o néctar é liberado; *ii*) parênquima especializado que produz ou armazena os solutos do néctar; *iii*) feixe vascular composto majoritariamente por floema. Comparado ao floema, o néctar contém açúcares em maior concentração e quantidades similares de aminoácidos e outros compostos orgânicos, cujas proporções estão sujeitas a variações temporal, espacial e biótica (Heil *et al.* 2000). Convencionalmente, propõe-se que o néctar é originado a partir do floema e modificado pelo parênquima secretor (Fahn 1979); entretanto, esta é uma versão simplificada e discutível (Nicolson *et al.* 2007). Estudos atuais evidenciam que o açúcar provém da fotossíntese realizada pelo próprio nectário ou, provavelmente, em outros órgãos da planta, em que o amido pode ser um produto intermediário de armazenamento (Nicolson *et al.* 2007). A quebra do amido armazenado torna possível a alta produção de néctar em qualquer momento do dia (Pacini *et al.* 2003).

Em alguns casos, o tecido nectarífero não difere dos tecidos adjacentes e apenas o néctar é detectado – nectários não-estruturados (Castro & Machado 2006).

2.1 Nectários extraflorais

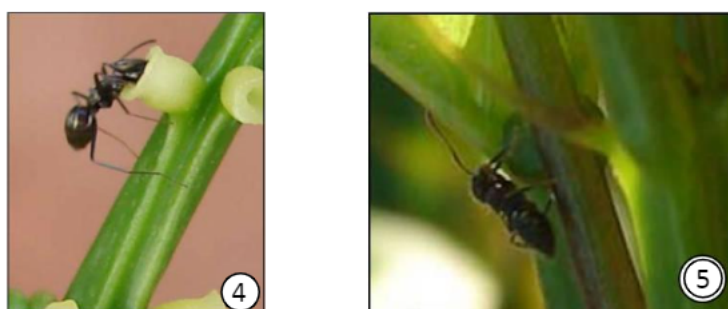
São muitas as definições e conceitos de nectários extraflorais (ou NEF) (cf. Schmid 1988), sendo mais simples e adequadas aquelas que os consideram como estruturas secretoras de néctar não envolvidas diretamente com a polinização (Fahn 1979), presentes em caules jovens, pecíolos, estípulas, lâminas foliares e estruturas reprodutivas. O néctar proveniente dos NEF contém uma alta proporção de açúcares (15-75% por peso seco), em maior concentração comparado ao floema, e quantidades significantes de aminoácidos e pequenas proporções de outros compostos orgânicos, semelhante ao encontrado no floema;

estas proporções estão sujeitas à variações temporal, espacial e biótica (Baker *et al.* 1978). Os NEFs são glândulas estruturalmente diversas que podem ou não serem vascularizadas (Castelazo *et al.* 2005).

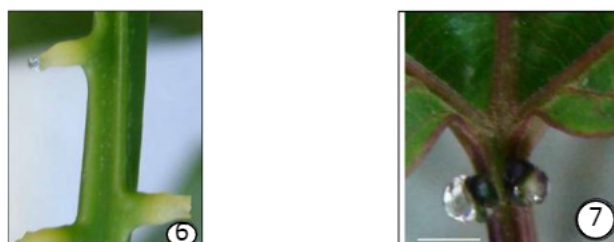
Os principais coletores de néctar dos NEF são as formigas (Blüthgen *et al.* 2000). O efeito protetor conferido às plantas inclui a redução da presença de herbívoros e predadores de sementes, e aumento do crescimento e sobrevivência das plantas (Kelly 1986). Em Angiospermas, a função ecológica dos NEF foi motivo de debates controversos no passado (Bentley 1977), entretanto evidências para a hipótese “protetora”, i.e., atração de insetos benéficos, é amplamente aceita (Bentley 1977), embora esta função não seja aplicada a todos os NEF (Blüthgen & Reifenrath 2003).

Espécies de *Passiflora* (Passifloraceae) possuem relações mutualistas entre os NEF e insetos, sendo alvo de estudos de relações ecológicas e evolutivas (Benson *et al.* 1975, Yockteng 2004).

Cardoso (2010) estudou duas espécies de *Passiflora* – *P. alata* e *P. edulis* – que apresentam glândulas no pecíolo. A determinação de uma glândula como NEF é complexa e envolve estudos interdisciplinares. Inicialmente, observações em campo foram realizadas para demonstrar a coleta do exsudato proveniente das glândulas peciolares por formigas (figuras 4 e 5). O exsudato profuso de ambas as espécies (figuras 6 e 7) foi testado, em campo, com glicofita² (figura 8).



Figuras 4,5. Coleta do exsudato de *Passiflora alata* (4) e *P. edulis* (5) por formigas do gênero *Crematogaster* (Cardoso 2010).



Figuras 6,7. Exsudato profuso nas glândulas de *Passiflora alata* (6) e *P. edulis* (7) (Cardoso 2010).

² Tiras de identificação de glicose usadas por diabéticos para identificação de glicose na urina. Este teste é viável apenas nas glândulas cujo exsudato é glicose-dominante.

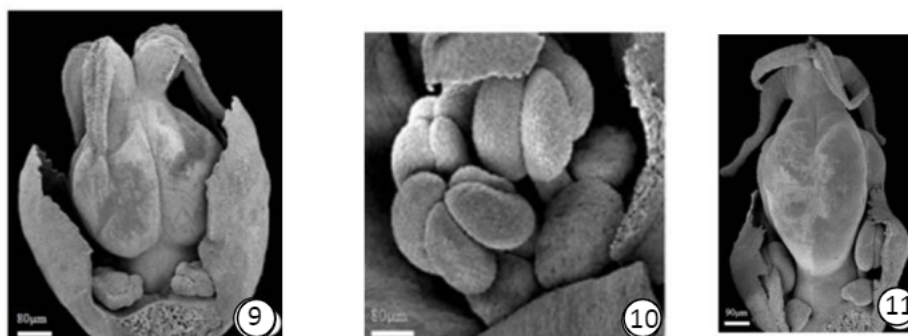


Figura 8. Teste do exsudato de *P. alata* com glicofita (Cardoso 2010).

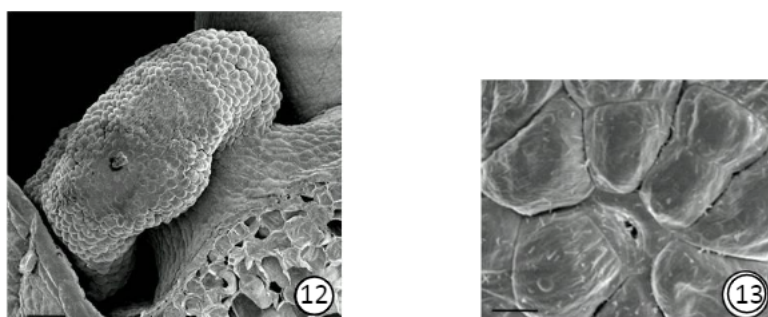
As glândulas foram caracterizadas anatomicamente e testes histoquímicos foram realizados para identificação do exsudato. O exsudato foi coletado e analisado por espectrometria de massas, onde foi detectado, além de açúcares, a presença de metabólitos secundários, como alcalóides e flavonóides. A presença majoritária de açúcares no exsudato permite classificá-lo como néctar e as glândulas peciolares de *P. alata* e *P. edulis* como nectários extraflorais (Cardoso 2010).

2.2 Nectários florais

Um exemplo de estudos estruturais que abrangem nectários florais é o de *Phyllanthus acidus*, uma espécie da América Central que apresenta flores femininas, masculinas e hermafroditas, denotando um caso de trimonoiccia (Cardoso-Gustavson *et al.* 2011) (figuras 9-11). Todos os três tipos de flores apresentam um nectário que se apresenta morfológicamente como um disco glandular clavado (figuras 9-11). Este disco apresenta poros nectaríferos (estômatos modificados), por onde o néctar é liberado (figuras 12,13).



Figuras 9-11. Microscopia eletrônica de varredura das flores de *Phyllanthus acidus* Skeels (Phyllanthaceae). 9. Flor feminina. 10. Flor masculina. 11. Flor hermafrodita (Cardoso-Gustavson *et al.* 2011).



Figuras 12 e 13. Detalhes do nectário floral de *Phyllanthus acidus* Skeels (Phyllanthaceae). 12. Disco clavado segmentado. 13. Detalhe do poro nectarífero. Barras: 50µm (Cardoso, dados não publicados).

3. Hidropólios

Tricomas ou estruturas geralmente multicelulares encontrados nas superfícies submersas das folhas de mono e dicotiledôneas aquáticas de água-doce. Estão envolvidos no transporte de água e sais, sendo capazes de reter mais íons minerais – de duas a três vezes – que as demais células da epiderme (Fahn 1979, Castro & Machado 2006). De acordo com Fahn (1979), estas glândulas são encontradas em espécies de *Apomogeton*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Nymphaea*, *Potamogeton* e *Sagittaria*, e apresentam um importante papel no transporte de água e sais para dentro e fora das plantas aquáticas; a cutícula que reveste os hidropólios é especialmente permeável à água e nutrientes salinos.

As peculiaridades estruturais, similares às glândulas de sal, sugerem que os hidropólios atuam ativamente no transporte de minerais (Fahn 1979).

4. Hidatódios

Estruturas encontradas nas ornamentações (dentes, crenas etc.) das margens das folhas (figura 14) que secretam, por processo ativo (gutação), um líquido de composição variável – desde água pura até soluções diluídas de solutos orgânicos e inorgânicos na forma de íons (Castro & Machado 2006).



Figura 14. Gutação a partir dos hidatódios presentes nas margens foliares de *Fragaria* sp. (disponível em <http://pt.wikipedia.org/wiki/Hidat%C3%B3dio>).

A gutação ocorre em condições especiais, quando a capacidade de campo é máxima e a umidade relativa elevada. A fonte do exsudato é proveniente do xilema, representado por traqueídes terminais dos feixes vasculares. Os hidatódios são estruturalmente caracterizados pela presença de (figura 15): bainha do feixe aberta; elementos de condução exclusivamente xilemáticos; epitema – um parênquima cujas células possuem paredes finas, com ou sem projeções labirínticas³, geralmente destituídas de cloroplastídeos – e poros aquíferos semelhantes a estômatos modificados com câmaras aquíferas. As traqueídes terminais liberam a solução nos proeminentes espaços intercelulares do epitema; neste sítio ocorre captação

³ Projeções presentes em células de transferência – células parenquimáticas cujas paredes apresentam crescimento intrusivo (ou invaginações) que aumentam a superfície da membrana plasmática. Aparentemente, estas projeções são especializações para transferência de solutos a curta distância (Evert 2006).

seletiva de íons quando estiverem presentes as células com paredes labirínticas, possibilitando a nutrição mineral das folhas.

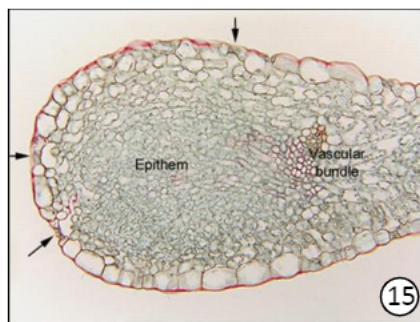


Figura 15. Estrutura de um hidatódio de *Brassica oleracea*. As setas indicam os poros aquíferos; vascular bundle = feixes vasculares; epithem = epitema. (disponível em <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.3-10.htm>).

5. Glândulas de sal

Tricomas presentes em folhas de plantas que ocupam ambiente salino (figuras 16,17). Tais estruturas evitam um nível nocivo de acúmulo de íons minerais nos tecidos de algumas espécies de halófitas, como em espécies de *Laguncularia*, que se desenvolvem em mangue, secretando o excesso de sal na forma de soluções salinas. A fonte do material a ser secretado é a corrente transpiratória: os íons são conduzidos das células do mesofilo até as células basais dos tricomas por meio de plasmodesmos e, destas até as secretoras, via simplasto (Castro & Machado 2006).

Soluções contendo sais minerais na forma de íons e carbonatos podem ser secretadas por dois tipos distintos de tricomas: as células secretoras morrem em decorrência dos níveis elevados de íons em seu vacúolo (p.ex. *Atriplex*), denominada glândula holócrina; ou permanecem vivas em decorrência dos íons serem liberados do protoplasto da célula secretora por microvesículas – processo de exocitose – e da cutícula para o exterior via microporos, como em espécies de *Spartina* e de *Avicennia* (Castro & Machado 2006).

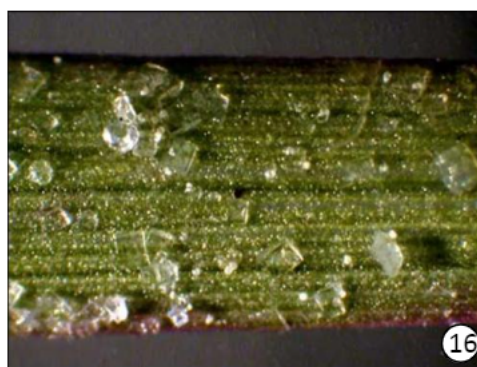


Figura 16. Lâmina foliar de *Distichlis spicata* (Poaceae) com cristais de sal. (disponível em http://www.mbari.org/staff/conn/botany/seagrass/justin/salt_extrusion.htm)

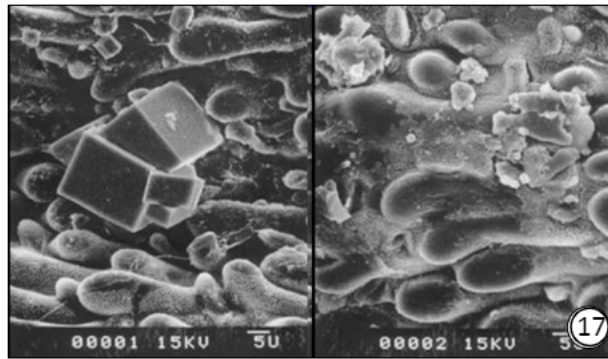


Figura 17. Micrografia em microscópio eletrônico de varredura da lâmina foliar de *Distichlis spicata* (Poaceae). Notar glândulas de sal e cristais. (disponível em http://www.mbari.org/staff/conn/botany/seagrass/justin/salt_extrusion.htm)

6. Glândulas digestivas

Alguns tipos de estruturas secretoras, como nectários e tricomas secretores de mucilagem, podem ser encontrados nas folhas das plantas carnívoras, mas as que garantem a caracterização desta síndrome são as glândulas digestivas. As enzimas digestivas são produzidas por tricomas glandulares em *Dionaea*, *Drosophyllum*, *Pinguicula* e *Nepenthes*, e por emergências vascularizadas em *Drosera* (figuras 18-20). Dentre as enzimas já detectadas, as esterases, fosfatases ácidas e proteases predominam sobre as peroxidases, amilases, lipases e invertases. Através da presença de dispositivos de atração, as presas são capturadas, ativa ou passivamente, e digeridas graças à presença de enzimas produzidas pelas glândulas digestivas. Estudos auto-radiográficos revelaram que as células secretoras das glândulas digestivas reabsorvem e reintegram os produtos do material digerido ao metabolismo da planta, garantindo o suprimento de fosfato e nitrogênio (Castro & Machado 2006).



Figuras 18,19. Fotografias de *Drosera quartzicola*. 18. Hábito. 19. Detalhe dos tricomas glandulares. (disponível em <http://carnivoroussockhom.blogspot.com/2011/10/welcome-to-drosera-quartzicola.html>).



Figura 20. Estrutura de um tricoma glandular de *Drosera* sp. (disponível em <http://www.botany.org/plantimages/ImageData.asp?IDN=08-057h>)

7. Tricomas urticantes

Tricomas presentes em espécies pertencentes à Euphorbiaceae, Hydrophyllaceae, Loasaceae e Urticaceae, que produzem uma secreção que causa reação alérgica, a qual varia de irritação suave até a morte, dependendo das espécies envolvidas e das circunstâncias em que se deu o contato entre a planta e o animal. Constituem, pois, elementos de defesa das plantas que os possuem. Além da reação alérgica, os extratos bruto e dialisado da secreção de espécies de *Urtica* provocam dor. O tricoma consiste de uma única célula vesiculosa na base e gradualmente afilada em direção ao ápice, cuja região intermediária entre a base e o ápice lembra um tubo capilar fino. Quando este tricoma é tocado, o ápice rompe-se ao longo de uma linha predeterminada e o líquido que está sob pressão no interior do tricoma é introduzido no corpo do animal (Castro & Machado 2006).



Figura 21. Tricoma glandular de *Urtica dioica*.
(disponível em <http://www.photomacrography.net/forum/viewtopic.php?t=2557>)

8. Osmóforos

Osmóforos, ou glândulas de odor, produzem e liberam compostos voláteis associados ou não à atração de polinizadores (Wiemer *et al.* 2009). Os odores produzidos são compostos majoritariamente por óleos voláteis – terpenos e compostos fenólicos de baixo peso molecular (Vogel 1990). As flores de Orchidaceae apresentam osmóforos com estruturas polimórficas consistentes como estados de caráter (Dudareva 2006). Estas glândulas são descritas anatomicamente como células epidérmicas simples, tricomas ou papilas nos lobos e na superfície do calo do labelo (Endress 1994). Em *Grobya amherstiae*, os osmóforos são tricomas presentes na superfície externa do labelo (figuras 22-24).

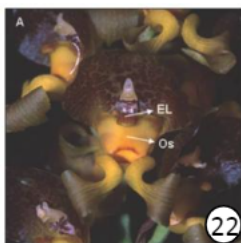
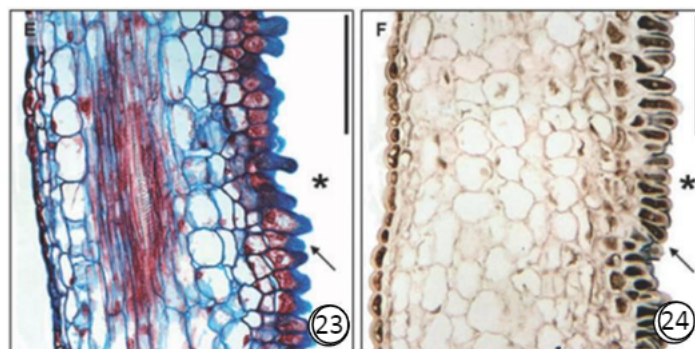


Figura 22. Detalhe dos osmóforos (Os) na superfície externa do labelo de *Grobya amherstiae* (Orchidaceae) (Pansarin *et al.* 2009).



Figuras 23 e 24. Detalhe dos osmóforos de *Grobya amherstiae* (Orchidaceae). 23. Estrutura. 24. Teste com reagente específico para identificação de lipídios totais (Sudan black B). Barra: 50µm (Pansarin *et al.* 2009).

9. Elaióforos

Os elaióforos são estruturas glandulares produtoras de lipídios no estado líquido (Vogel 1974). Os polinizadores podem utilizar o exsudato lipídico como fonte de alimentação, devido ao seu valor nutricional (Vogel 1974, Pansarin *et al.* 2009) ou como cola na construção e reparação de ninhos. Os elaióforos estão presentes em regiões diferenciadas na epiderme do perianto e perigônio, encontrados sob dois tipos celulares definidos, epidérmico e tricomáceo (Vogel 1974). Nos elaióforos epidérmicos, as células epidérmicas em paliçada são secretoras; este é o tipo predominante em angiospermas, encontrados em Krameriaceae (atual Zygophyllaceae), Malpighiaceae e Orchidaceae. O tipo tricomáceo consiste em áreas com inúmeros tricomas glandulares, unicelulares em Iridaceae e Orchidaceae, e multicelulares em Cucurbitaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae e Orchidaceae (Endress 1994). Os elaióforos e a identidade dos compostos químicos produzidos por estas estruturas variam de acordo com o táxon, constituindo caracteres relevantes em estudos taxonômicos e filogenéticos (Endress 1994).

Em *Grobya amherstiae*, Pansarin *et al.* (2009) registraram a ocorrência de elaióforos tricomáceos no ápice do labelo (figuras 25 e 26).

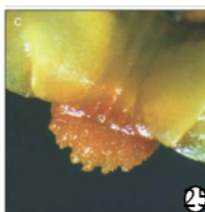


Figura 25. Detalhe dos elaióforos no ápice do labelo de *Grobya amherstiae* (Orchidaceae) (Pansarin *et al.* 2009).

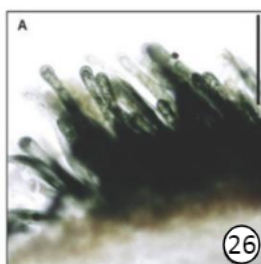
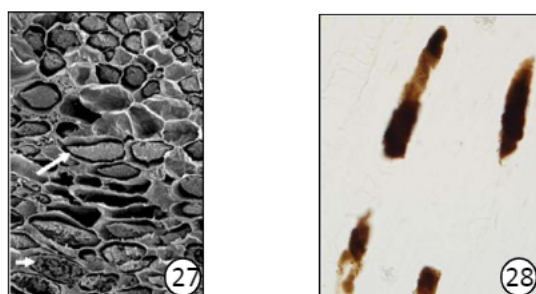


Figura 26. Detalhe dos elaióforos tricomáceos no ápice do labelo de *Grobya amherstiae* (Orchidaceae). Teste com reagente específico para identificação de ácidos graxos (acetato de cobre a ácido rubiânico). Barra: 50µm (Pansarin *et al.* 2009).

II – Estruturas secretoras internas

1. Idioblastos

Idioblastos secretores são células individualizadas de composição química distinta das células que a cercam; apresentam formato variável e são classificadas de acordo com as substâncias sintetizadas (Castro & Demarco 2008). No vacúolo dos idioblastos pode ocorrer parte da síntese de precursores – p.ex. alcalóides indólicos – ou armazenamento de compostos bioativos – p.ex. alcalóides tropânicos e nicotínicos (Mahroug *et al.* 2006). Diversas classes de compostos fenólicos são sintetizadas/acumuladas em um grande vacúolo central ou em numerosos glóbulos de vários tamanhos no citoplasma dos idioblastos (figuras 27 e 28).



Figuras 27,28. Idioblastos fenólicos no parênquima nectarífero de *Passiflora alata*. 27. Micrografia em microscópio eletrônico de varredura; notar conteúdo esponjoso (seta longa) e globuloso (seta curta). 28. Fixação com reagente próprio para evidenciar compostos fenólicos totais (Cardoso 2010).

2. Canais e cavidades

Canais (ou dutos) e cavidades (ou bolsas) são glândulas compostas por um epitélio de células secretoras que delimitam um lume, alongado nos canais e isodiamétrico nas cavidades, no qual o material é secretado; este exsudato pode possuir natureza química variável (Fahn 1990).

Aguiar-Dias e Cardoso-Gustavson (2011) notaram que, em *Polygala angulata* (Polygalaceae), os canais estão presentes nos ângulos do caule primário em desenvolvimento (figura 29). Os canais são resiníferos em espécies norte-americanas, enquanto em *Polygala angulata*, espécie brasileira ocorrente no cerrado, os canais são mucilaginosos; segundo as autoras, a ocorrência de canais mucilaginosos pode estar relacionada a ambientes xeromórficos.

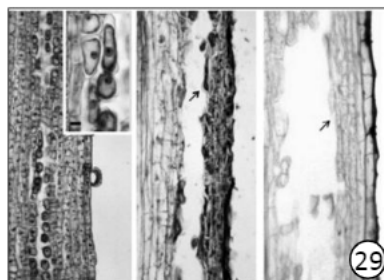


Figura 29. Formação dos canais mucilaginosos em *Polygala angulata* (Polygalaceae). (Aguiar-Dias & Cardoso-Gustavson 2011).

Caso semelhante ocorre nas cavidades presentes nas lâminas foliares de *Zornia glabra* (Fabaceae): as cavidades apresentam conteúdo mucilaginoso (figura 30), em comparação a outras espécies de Fabaceae cujo conteúdo das cavidades é lipofílico.

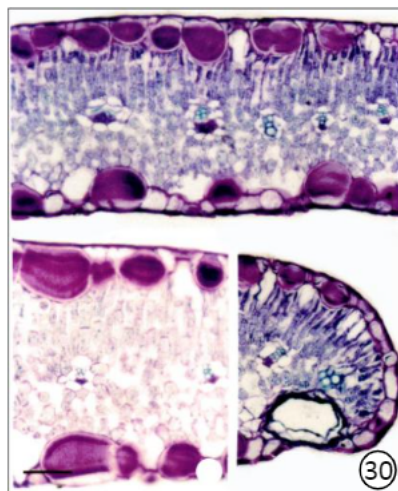


Figura 30. Cavidades mucilaginosas na lâmina foliar de *Zornia glabra*. Barra: 50µm (Castro, comunicação pessoal).

3. Laticíferos

O laticífero é uma célula especializada ou uma fileira de células que contém látex. O látex é uma suspensão ou emulsão de pequenas partículas de terpenos (óleos essenciais, resinas) e ceras dispersas em uma solução que contém sais, polissacarídeos, ácidos orgânicos, alcalóides, enzimas proteolíticas, etc. A borracha não é um componente universal (Fahn 1979).

De acordo com Fahn (1979) (figura 31), os laticíferos estão agrupados em dois tipos principais: os laticíferos articulados e não-articulados. Esta classificação não apresenta relações entre grupos taxonômicos e os diferentes tipos de laticíferos podem ser encontrados em diferentes espécies de uma família. Os laticíferos não-articulados são multinucleados. Eles se desenvolvem a partir de uma única célula que se alonga muito com o crescimento da planta. Estes laticíferos são também chamados de células laticíferas. Em algumas plantas, eles se desenvolvem em tubos chamados laticíferos não-articulados não-ramificados. Em outras espécies, eles se ramificam repetidamente, formando sistemas imensos. Estes laticíferos são chamados não-articulados ramificados.

Os laticíferos articulados consistem de séries simples ou ramificadas de células que são normalmente alongadas. As paredes terminais destas células permanecem inteiras ou tornam-se porosas ou desaparecem completamente. No último caso, o resultado final é uma estrutura longa e multinucleada como encontrada nos laticíferos não-articulados. Para diferenciá-los, é necessário um estudo ontogenético do laticífero.

Os laticíferos articulados simples são chamados articulados não-anastomosados (ou não-ramificados), enquanto os laticíferos articulados ramificados que se formam de ramificações laterais são chamados de articulados anastomosados (ou ramificados).

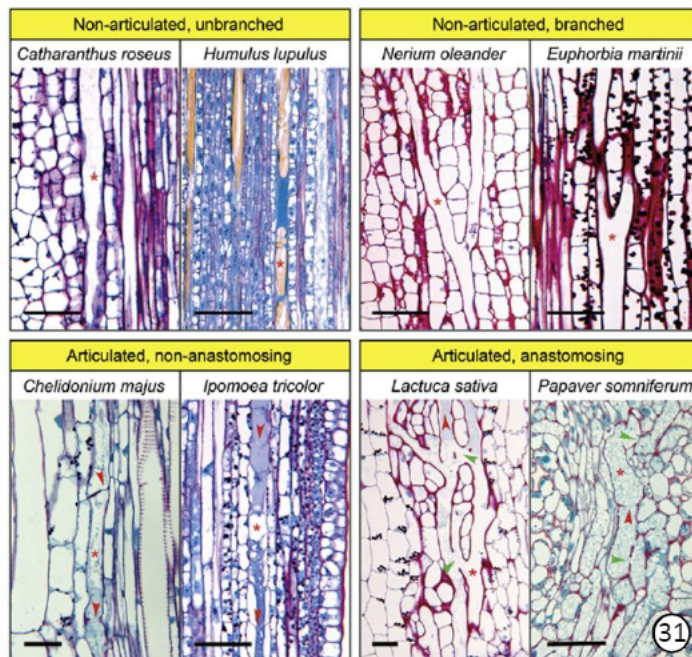


Figura 31. Anatomia dos laticíferos (*) em secções longitudinais do caule (ou folha e carpelo em *Lactuca sativa* e *Papaver somniferum*, respectivamente) de oito espécies de plantas. Dois exemplos são dados para cada um dos quatro maiores tipos de laticíferos. As setas vermelhas indicam articulações. Barra: 50μm (Hagel *et al.* 2008).

Referências bibliográficas

- AGUIAR-DIAS, ACA & CARDOSO-GUSTAVSON, P 2011 Ontogeny of the mucilage ducts of *Polygala angulata* DC. (Polygalaceae). The Journal of the Torrey Botanical Society 138:255-261.
- BAKER, HG OPLER, P & BAKER, I 1978 A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectaries. Botanical Gazette 139:322-332.
- BENSON, WW 1978 Resource partitioning in passion vine butterflies. Evolution 32:493-518.
- BENTLEY, BL 1977 Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annual Review of Ecology and Systematics 8:407-427.
- BLÜTHGEN, N & REIFENRATH, K 2003 Extrafloral nectaries in an Australian rain forest: structure and distribution. Australian Journal of Botany 51:515-527.
- BLÜTHGEN, N VERHAAGH, M GOITIA, W JAFFÉ, K MORAWETZ, W & BARTHLOTT, W 2000 How plants shape the ant community in the Amazonia rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. Oecologia 125:229-240.
- CARDOSO, PR 2010 Estruturas secretoras em órgãos vegetativos aéreos de *Passiflora alata* Curtis e *P. edulis* Sims (Passifloraceae) com ênfase na localização *in situ* dos compostos bioativos. Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- CARDOSO-GUSTAVSON, P DEMARCO, D & CARMELLO-GUERREIRO, SM 2011 Evidence of trimonoecy in Phyllanthaceae: *Phyllanthus acidus*. Plant Systematics and Evolution 296:283-386.
- CASTRO, MM & DEMARCO, D 2008 Phenolic compounds produced by secretory structures in plants: a brief review. Natural Product Communications 3: 1273-1284.
- CASTRO, MM & MACHADO, SR 2006 Células e tecidos secretores. In Anatomia vegetal (Appezzato-da-Glória, B & Carmello-Guerreiro, SM eds). Universidade Federal de Viçosa, 2ed.
- DAVE, YS & PATEL, ND 1975 A developmental study of extrafloral nectaries in slipper spurge (*Pedilanthus tithymaloides*, Euphorbiaceae). American Journal of Botany 62:808-812.
- DEMARCO, D 2005 Estruturas secretoras florais e coléteres foliares em espécies de cerrado de *Aspidosperma* Mart. e *Blepharodon* Decne. (Apocynaceae), SP, Brasil. Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- DUDAREVA, N & PICHERSKY, E 2006 Biology of floral scent. Taylor & Francis, Boca Raton.
- ELIAS, TS & GELBAND, H 1976 Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). American Journal of Botany 63:1349-1353.
- ENDRESS, PK 1994 Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge, Cambridge University Press.
- EVERT, RF 2006 Esau's plant anatomy: meristems, cells and tissues of plant body: their structure, function and development. John Wiley & Sons, New Jersey, p.176.
- FAHN, A 1979 Secretory tissues in plants. Academic Press Inc., London.
- FAHN, A 1990 Plant anatomy. Pergamon Press, Oxford.
- FAHN, A 2000 Structure and function of secretory cells. Advances in Botanical Research 31:37-75.
- HAGEL, JM YEUNG, EC & FACCHINI, PJ 2008 Got milk? The secret life of laticifers. Trends in Plant Sciences 13:631-639.
- HEIL, M, FIALA, B BAUMANN, B & LINSSENMAIR, KE 2000 Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectaries secretion by *Macaranga tanarin*. Functional Ecology 14:749-757.
- KELLY, CA 1986 Extrafloral nectarines: ants, herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata*. Oecologia 69:600-605.
- KRONESTEDT-ROBARDS, E & ROBARDS, A 1991 Exocytosis in gland cells. In: HAWEA, C COLEMAN, J & EVANS, D (eds.) Endocytosis, exocytosis and vesicle traffic in plants. Cambridge University Press, Cambridge.
- LERSTEN, NR 1974 Morphology and distribution of colleteres and crystals in relation to the taxonomy and bacterial leaf nodule symbiosis of *Psychotria* (Rubiaceae). American Journal of Botany 61: 973-981.
- LEITÃO, CA & CORTELAZZO, AL 2008 Structural and histochemical characterisation of the colleteres of *Rodriguezia venusta* (Orchidaceae). Australian Journal of Botany 56: 161-165.

- MAHROUG, S COURDAVAULT, V THIERSAULT, M St-PIERRE, B & BURLAT, V 2006 Epidermis is a pivotal site of at least four secondary metabolic pathways in *Catharanthus roseus* aerial organs. *Planta* 223:1191-1200.
- MAYER, JLS CARDOSO-GUSTAVSON, P & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B 2011 Colleters in monocots: New record for Orchidaceae. *Flora* 206:185-190.
- MOHAN, JSS & INAMDAR, JA 1986 Ultrastructure and secretion of extrafloral nectaries of *Plumeria rubra* L. *Annals of Botany* 57:389-401.
- NICOLSON, SW, NEPI, M & PACINI, E 2007 Nectaries and nectar. Springer-Verlag, The Netherlands.
- PACINI, E NEPI, M & VESPRINI, JL 2003 Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution* 238:7-22.
- PANSARIN, LM CASTRO, MM & SAZIMA, M 2009 Osmophore and elaiophores of *Grobya amherstiae* (Catsetinae, Orchidaceae) and their relation to pollination. *Botanical Journal of the Linnean Society* 159: 408 – 415.
- RIO, MCS CASTRO, MM & KINOSHITA, LS 2002 Distribuição e caracterização anatômica dos coléteres foliares de *Prestonia coalita* (Vell.) Woodson (Apocynaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 25: 339-349.
- RIO, MCS KINOSHITA, LS & CASTRO, MM 2005 Anatomia foliar como subsídio para a taxonomia de espécies de *Forsteronia* G.Mey. (Apocynaceae) dos cerrados paulistas. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 713-726.
- SCHMID, R 1988 Reproductive versus extra-reproductive nectaries - historical perspectives and terminological recommendations. *The Botanical Review* 54:179-227.
- THOMAS, V 1991 Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 68:287-305.
- VOGEL, S 1963 Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catsetinen und Stanhopeen-Blüten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 110: 308-337.
- VOGEL, S 1969 Über synorganisierte Blütenorgane bei einigen Orchideen. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 116: 244-262.
- VOGEL, S 1974 Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 7: 12-67.
- VOGEL, S 1990 History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 130-142.
- WIEMER, AP MORÉ, M BENITEZ-VIEYRA, S COCUCCHI, AA RAGUSO, RA & SÉRSIC, AN 2009 A simple floral fragrance and unusual osmophore structure in *Cuclopogon elatus* (Orchidaceae). *Plant Biology* 11: 506-514.
- YOCKTENG, R & NADOT, S 2004 Phylogenetic relationships among *Passiflora* species based on the glutamine synthetase nuclear gene expressed in chloroplast (ncpGS). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:379-396.