



Hinc patriam sustinet

Instituto Superior de Agronomia  
Universidade Técnica de Lisboa



Lisboa 2010

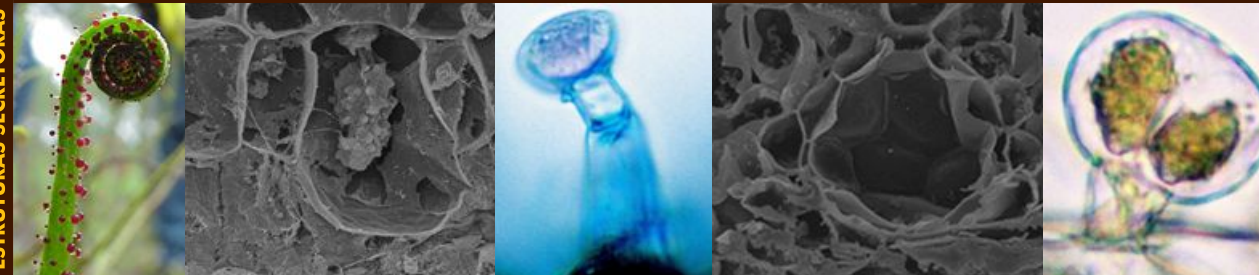
Ilídio Moreira | Generosa Teixeira | Ana Monteiro

Série Didáctica  
**BOTÂNICA**

# ANATOMIA DAS PLANTAS

## ESTRUTURAS SECRETORAS

ESTRUTURAS SECRETORAS



ANATOMIA DAS PLANTAS

Ilídio Moreira  
Generosa Teixeira  
Ana Monteiro

Série Didáctica BOTÂNICA





Hinc patriam sustinet

Instituto Superior de Agronomia  
Universidade Técnica de Lisboa



Lisboa 2010

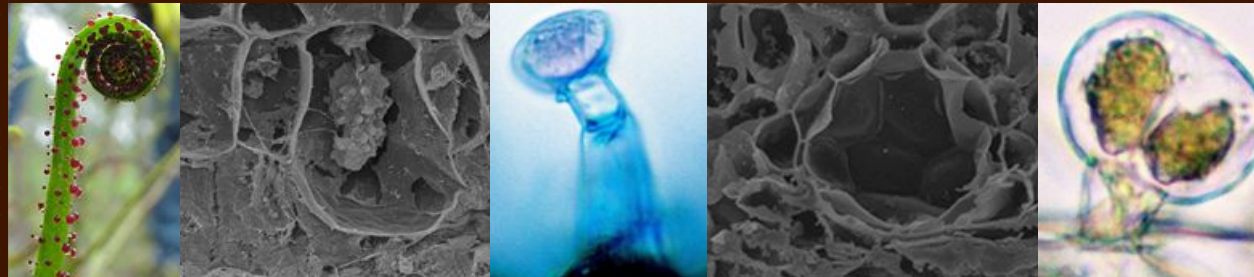
Ilídio Moreira | Generosa Teixeira | Ana Monteiro

Série Didáctica  
**BOTÂNICA**

# ANATOMIA DAS PLANTAS

## ESTRUTURAS SECRETORAS

ESTRUTURAS SECRETORAS



ANATOMIA DAS PLANTAS

Ilídio Moreira  
Generosa Teixeira  
Ana Monteiro

Série Didáctica BOTÂNICA





# Anatomia das Plantas ESTRUTURAS SECRETORAS



Hinc patriam sustinet

Instituto Superior de Agronomia  
Universidade Técnica de Lisboa





**Anatomia das Plantas  
ESTRUTURAS SECRETORAS**

**Ilídio Moreira  
Generosa Teixeira  
Ana Monteiro**

Lisboa, 2010

Série Didáctica *Botânica 3*

**Coordenadores:**

Ilídio Moreira  
Ana Monteiro

**Título:**

**Anatomia das Plantas. Estruturas Secretoras**

**Autores:**

**Ilídio Moreira**

Professor Catedrático Emérito do Instituto Superior de Agronomia da Universidade Técnica de Lisboa e Investigador do Centro de Botânica Aplicada à Agricultura

**Generosa Teixeira**

Professor Auxiliar da Faculdade de Farmácia da Universidade de Lisboa e Investigadora do Centro de Biologia Ambiental

**Ana Monteiro**

Professora Auxiliar com Agregação do Instituto Superior de Agronomia da Universidade Técnica de Lisboa e Investigadora do Centro de Botânica Aplicada à Agricultura

**Capa:**

**Miguel Inácio**

[www.miguelinaciodesign.com](http://www.miguelinaciodesign.com)

**Fotografias** (da esq.<sup>a</sup> para a dir.<sup>a</sup>): 1 – Pedro Arsénio; 2 a 5 – Generosa Teixeira

**Imagens de Microscopia:** Sempre que não seja referida outra origem, as imagens inseridas na obra são dos autores

**Agradecimentos:**

Telmo Nunes – Técnico de Microscopia e Análise de Imagem, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa

Ana Margarida Fernandes – Prof.<sup>a</sup> Auxiliar da Faculdade de Farmácia da Universidade de Lisboa

**Edição:** ©2010 ISAPress

Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, 1349-017 Lisboa, Portugal

Tel: 21 365 35 13 (Ext. 3513); Fax: 21 365 31 95; e-mail: [isapress@isa.utl.pt](mailto:isapress@isa.utl.pt)

[www.isa.utl.pt/home/node/307](http://www.isa.utl.pt/home/node/307)

**Impressão:** Torreana, SA

Estrada Nacional 9 - Fonte Santa, 2650 - 250 Torres Vedras, Portugal

Tel: 261 335 750; Fax 261 335 759; e-mail: [geral@torreana.com](mailto:geral@torreana.com)

[www.graficatorriana.pt](http://www.graficatorriana.pt)

**ISBN:** ISBN 978-972-8669-49-2

**Depósito legal:**

## Prefácio

A Série Didáctica “Botânica” pretendeu com o primeiro livro intitulado **Pólen** dar particular importância a diversos domínios, designadamente na paleopalinologia (com relevo para o conhecimento da composição da flora e do estudo da evolução das espécies botânicas), na exploração apícola, em estudos forenses e na previsão do rendimento de algumas culturas agrícolas. E, ainda, pelas implicações do pólen na alergologia, pelo interesse crescente da comunidade médica e instituições hospitalares e da indústria farmacêutica, pela palionologia.

O segundo livro **ANATOMIA DAS PLANTAS. Estruturas**, foi considerado pelo autor, um manual sobre Anatomia das Plantas para apoio aos trabalhos dos alunos dos primeiros anos dos cursos versados no Instituto Superior de Agronomia. O livro foca as estruturas anatómicas dos órgãos vegetais.

Este terceiro livro da Série Didáctica “Botânica” **Anatomia das Plantas. ESTRUTURAS SECRETORAS**, está inserido num volume que se pretende mais alargado sobre os tecidos vegetais – “Anatomia das Plantas. Tecidos” - e teve por base a revisão do capítulo sobre Tecidos Secretórios do texto didáctico *Histologia Vegetal*, de há muito esgotado. Todavia, as 30 páginas do referido capítulo tornaram-se no livro que se apresenta com 140 páginas. Descreve e ilustra estruturas secretoras, os principais grupos de metabolitos secundários produzidos e/ou armazenados e refere alguns exemplos de aproveitamentos tradicionais de produtos segregados.

Agradecemos mais uma vez à Direcção de ISAPress pela aceitação da Série Didáctica “Botânica”.

Os editores da Série “Botânica”  
**Ilídio Moreira Ana Monteiro**

---

<sup>1</sup> Moreira I. 1993 *Histologia Vegetal*. Didáctica Editora. 294 pp.





## INDICE

1 – INTRODUÇÃO .....	9
1.1 – Noção de secreção .....	9
1.2 – Processos de formação de estruturas secretoras internas.....	11
1.3 – Classificação de tecidos secretores.....	12
2 – ESTRUTURAS SECRETORAS EXTERNAS .....	15
2.1 – Hidádotos.....	15
2.2 – Glândulas salinas .....	22
2.3 – Nectários.....	26
2.4 – Superfícies estigmáticas .....	33
2.5 – Glândulas digestivas .....	37
2.6 – Tricomas secretores .....	46
3 - SECRETORAS EXTERNAS E INTERNAS.....	55
3.1 – Células secretoras mucilaginosas, síntese granulocrina e holocrina	55
4 – ESTRUTURAS SECRETORAS INTERNAS .....	65
4.1 – Células secretoras ou idioblastos.....	65
4.1.1 – Células com inclusões minerais.....	65
4.1.2 – Células taniníferas .....	71
4.1.3 – Células oleíferas .....	72
4.2 - Câmaras ou bolsas secretoras.....	74
4.3 - Canais secretores.....	79
4.4 – Laticíferos.....	82
5 – PRINCIPAIS GRUPOS DE METABOLITOS SECUNDÁRIOS.....	91
Breve referência a algumas aplicações .....	91
5.1 – Introdução.....	91
5.2 – Grupos de metabolitos secundários: características gerais e algumas aplicações .....	93

5.2.1 – Compostos fenólicos .....	96
5.2.2 – Compostos azotados .....	99
5.2.3. – Terpenóides e esteróides.....	101
5.3 – Aproveitamentos tradicionais de produtos segregados.....	108
5.3.1 – Óleos essenciais.....	108
5.3.2 – Especiarias.....	110
5.3.3 – Gomas e resinas.....	112
5.3.4 – Taninos .....	115
5.3.5 – Látex .....	116
5.3.6 – Fitoalexinas e compostos alelopáticos.....	118
Bibliografia .....	121

## 1 – INTRODUÇÃO

### 1.1 – Noção de secreção

Nas células vegetais numerosas substâncias são produzidas pelo protoplasma para uma finalidade activa, por vezes ainda desconhecida, e outras são eliminadas, aparentemente já sem utilização. Estas substâncias podem permanecer nas células em que foram sintetizadas, dispersas em gotículas no citoplasma, ou acumuladas em vacúolos, ou ser lançadas em espaços intercelulares, ou expulsas para a superfície das plantas.

Por definição, **secreção** corresponde ao acto de separação duma substância do protoplasma que a produziu. Em rigor, deveria referir-se apenas à separação ou eliminação de substâncias que ainda participam na actividade da planta; a eliminação de produtos finais resultantes do metabolismo constituiria a **excreção** (Stocking 1956). O termo secreção seria reservado para a eliminação de substâncias tendo uma função no estabelecimento de relações da planta, ou da célula, com o ambiente, sob o ponto de vista ecológico. Nem sempre se faz esta distinção, por não ser bem conhecido o papel de muitos produtos intermédios do metabolismo ou por várias substâncias, que a planta não utiliza, se acumularem nas mesmas células em que se elaboram secreções funcionais (Esau 1965). Assim, o termo secreção utiliza-se genericamente para todos os tipos de síntese, acumulação ou eliminação de substâncias da parte activa da célula vegetal.

De forma semelhante à apresentada por Lüttge (1971), cujo trabalho constitui um bom ponto de partida para os interessados na fisiologia das estruturas secretoras, reúnem-se exemplos de substâncias específicas, com uma natureza química muito variada, elaboradas em estruturas secretoras:

- 1 – enzimas proteolíticas: glândulas digestivas das plantas carnívoras;
- 2 – polissacáridos: glândulas viscosas das plantas carnívoras; superfícies estigmáticas;

3 – açúcares: nectários;

4 – produtos do metabolismo secundário (produtos alienados do metabolismo celular): terpenos e derivados, como óleos essenciais, resinas, borracha;

5 – iões excedentários (eliminados como sais ou acumulados como cristais): glândulas de sal de halófitos e xerófitos.

Para o estudo das relações entre a ultra-estrutura e as funções das estruturas secretoras, além do citado trabalho de Lüttge, sugere-se a consulta das revisões de Schnepf (1974) e de Dumas *et al.* (1974-1976) e, em especial, de Fahn (1979a, 1990); os processos fisiológicos das secreções foram desenvolvidos, ainda, em Lüttge e Pitnam (1976).

Segundo Fahn (1979a) e Schnepf (1969), a secreção engloba dois processos: i) a síntese e libertação de substâncias a nível intracelular, quando os compostos permanecem em organelos limitados por membrana, a chamada **secreção intracelular** ou **secreção endógena** e ii) a síntese e libertação de substâncias a nível extracelular, quando os produtos saem para o interior de outros espaços ou para o exterior das células, directamente ou previamente acumulados num espaço subcuticular, a chamada **secreção exógena**.

O processo secretor pode ser passivo, através de osmose, se o excretado tiver uma concentração muito elevada no citoplasma. Quando isto não se verifica, a secreção é activa e pode ser: i) **holocrina**, quando o produto excretado é libertado por ruptura e desintegração de células, incluindo a lise celular; ii) **granulocrina**, quando há acumulação do segregado no interior de vesículas ou por transporte com gasto energético, sob a forma de ATP; iii) **ecrina**, quando o produto sai para o exterior do citoplasma por transporte activo com gasto energético, sob a forma de ATP (Mauseth 1988).

Fahn (1979a) considera apenas dois tipos de mecanismos secretores: i) secreção **holocrina** em que há modificações ultra-estruturais que levam à morte celular e ii) secreção **merocrina**, caracterizada por as células secretoras permanecerem vivas durante e após a secreção.

## 1.2 – Processos de formação de estruturas secretoras internas

Vários autores estudaram a formação de estruturas secretoras internas podendo admitir-se que o padrão de ontogenia seja diferente entre famílias e entre géneros de uma mesma família (Antunes 1985). No entanto, dentro de cada família parece existir um padrão na sua ontogenia, apesar de serem conhecidos alguns problemas na sua interpretação (Esau 1976; Ciccarelli *et al.* 2003; Kalachanis & Psaras 2005). Os processos gerais de formação, seguidamente detalhados, são: i) separação celular, processo **esquizogéneo**; ii) desintegração celular, processo **lisigéneo** e iii) uma combinação dos dois anteriores, processo **esquizolisigéneo** (Fahn 1979a 1988).

Na formação esquizogénea dá-se o afastamento das células, por dissolução da lamela mediana nos ângulos ou arestas das paredes dum grupo de células. Ocorre, por exemplo, na maioria dos canais de resina das coníferas e na formação das câmaras secretoras nos cotilédones de *Eucalyptus* em que se constitui inicialmente um pequeno meato que aumenta por afastamento e contracção das células. Quando a câmara ou o canal tem origem esquizogénea, o espaço intercelular é revestido por células intactas que formam o **epitélio**. Durante a formação, as células epiteliais, de uma ou mais camadas, podem, ou não, sofrer divisões radiais aumentando progressivamente o espaço intercelular.

Outras câmaras secretoras, como as dos citrinos, consideram-se de origem lisigénea, por aparentemente se dar a dissolução das paredes dalgumas células e a reabsorção dessas células, ficando os espaços intercelulares, mal delimitados, rodeados por células mais ou menos desintegradas. Todavia, tem sido chamada a atenção para a possibilidade da possível influência dos diferentes meios de montagem, em estudos concernentes à origem das glândulas de formação lisigénea, admitindo-se poder haver interpretações erróneas devido a artefactos das imagens produzidas (Dickinson 2000). Como acima referido, em certos casos a formação das glândulas parece começar por um processo esquizogéneo seguido dum lisigéneo, processo a que alguns autores chamam esquizolisigéneo.

Coutinho (1950) denominou **glândulas secretoras** ao conjunto de células secretoras inclusas na estrutura dum órgão, quer quando espaços muito reduzidos se apresentam rodeados por células quer às formações maciças desprovidas de espaços intercelulares, mesmo em estádios avançados de maturidade. Porém, o termo glândula é usado, com frequência, indiferentemente para estruturas secretoras sem grandes espaços intercelulares ou para câmaras secretoras.

Durante o desenvolvimento de estruturas secretoras tem-se, em certos casos, evidenciado a actividade de centros meristemáticos distribuídos regularmente no órgão (Carr & Carr 1970), conhecidos como meristemóides.

A existência de estruturas secretoras internas é característica em várias famílias botânicas, gimnospérmicas e angiospérmicas. Sendo subcutâneas, encontram-se mais ou menos inseridas no tecido parenquimatoso, a nível do parênquima foliar, do córtex de caules e raízes e também no pericarpo de frutos e em sementes (Metcalfe & Chalk 1950; 1983; Fahn 1979a).

As características ultra-estruturais frequentes das células secretoras são um citoplasma denso, núcleo proeminente, retículo endoplasmático desenvolvido e numerosas mitocôndrias. Nestas células, naturalmente envolvidas na secreção e translocação de solutos, é muito frequente a presença de células de transferência, que apresentam paredes com protuberâncias para o interior e uma membrana plasmática muito ampliada; este facto, aliado à abundância de mitocôndrias, tal como de cisternas de retículo endoplasmático, muitas vezes em ligação estreita com a membrana plasmática involuta, tem sido interpretado como uma adaptação a transportes activos a curtas distâncias.

### **1.3 – Classificação de tecidos secretores**

Como se depreende facilmente pelo acima exposto, a escolha de critérios de classificação das estruturas secretoras não é fácil. Poder-se-á atender à localização das diferentes estruturas, à sua ontogenia e à natureza dos produtos segregados. Todas as opções apresentam contrariedades: a separação em estruturas secretoras externas e internas esbarra com casos de

transição ou mistos; estruturas semelhantes segregam diferentes tipos de compostos e os mesmos produtos podem ser segregados em estruturas muito diversas; os processos ontogénicos por vezes também levantam problemas na sua interpretação. Deste modo, a divisão em estruturas secretoras externas e internas, que aqui se adopta e se reúne no Quadro 1, será mais óbvia e, por isso, de compreensão imediata, apesar da existência de casos mistos. Na seriação das estruturas secretoras, dentro de cada um destes grupos, procura-se seguir o critério adoptado por Fahn (1979a): tecidos eliminando substâncias não modificadas ou ligeiramente modificadas, fornecidas directamente pelo sistema vascular, como os hidátodos, glândulas salinas e nectários; tecidos cujos constituintes celulares sintetizam as substâncias segregadas, primeiro as hidrofílicas e de seguida as lipofílicas.

Segundo aquele autor, as estruturas secretoras podem ser inseridas em dois grupos distintos, de acordo com a sua localização nos diferentes órgãos das plantas: i) **externas** ou superficiais, quando ao nível do tecido epidérmico de órgãos aéreos vegetativos e reprodutivos e ii) **internas**, localizadas interiormente, encontram-se em todos os órgãos, incluindo os subterrâneos. Há no entanto algumas estruturas secretoras que, de acordo com o seu processo de formação, podem inserir-se superficialmente ou internamente, caso de células mucilaginosas e de ósmóforos (Quadro 1).

As estruturas e os locais das plantas em que se produzem secreções são variadíssimos, como se compreende pela disparidade de produtos segregados nas plantas, acima exemplificados. Vasconcellos & Coutinho (1953) incluíram, logicamente, as estruturas secretoras, conjuntamente com os parênquimas, no grande grupo dos **tecidos essencialmente elaboradores** e subdividiram-nas em **epidérmicas, internas e laticíferas**.

As estruturas secretoras epidérmicas correspondem aos designados noutros manuais (Esau 1965) por **estruturas secretoras externas**, com secreções extracelulares. Estas estruturas, localizadas apenas num ou em vários órgãos, abrangem estruturas de origem epidérmica e tecidos subjacentes à epiderme, com ela associados para a elaboração de substâncias destinadas ao exterior da planta, algumas delas misturas complexas como os óleos essenciais. A sua existência é dominante em famílias de

angiospérmicas, como as Lamiaceae (Metcalf & Chalk 1950, 1983).

Em muitos casos as estruturas secretoras são **pêlos** ou **tricomas secretores**. Na epiderme podem existir formas um pouco mais complexas, por vezes associadas aos pêlos, como **glândulas**, não havendo neste caso distinção nítida entre os pêlos e as glândulas.

Determinadas estruturas secretoras externas têm funções muito especiais, como os **nectários**, os **hidátodos**, as **glândulas salinas** e as **superfícies estigmáticas**, que adiante se consideram.

Contraopondo-se às estruturas secretoras externas, existem células, isoladas ou em pequenos grupos, embutidas noutros tecidos, ou em porções consideráveis de tecidos diferenciados como secretores, que produzem secreções que se acumulam no interior da planta, **intracelulares** ou **extracelulares endógenas**. Consideram-se ainda estruturas secretoras internas as células secretoras isoladas que, em maior ou menor grau, diferem das células do parênquima fundamental em que estão inseridas. Se a sua forma contrasta vivamente com as células vizinhas denominam-se **idioblastos secretores**. Em muitas plantas, as células que contêm cristais, são geralmente incluídas nesta designação.

A existência de células secretoras e a sua principal substância segregada tem interesse taxonómico, pelo que Metcalfe & Chalk (1950) apresentaram uma lista de grupos de plantas que possuem células, bem como canais e câmaras, contendo mucilagens, óleos, resinas, taninos e outras substâncias não especificadas.

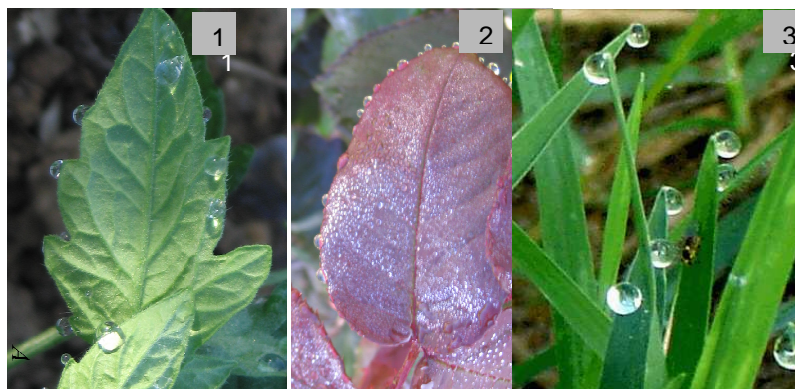
Em muitas plantas, grupos de células segregam substâncias para espaços intercelulares que delimitam; se estes espaços apresentam uma forma mais ou menos isodiamétrica, as estruturas secretoras denominam-se **câmaras** ou **bolsas secretoras**; se os espaços intercelulares são, antes, muito alongados num determinado eixo, está-se em presença de **canais secretores**.



## 2 – ESTRUTURAS SECRETORAS EXTERNAS

### 2.1 – Hidátotos

Como é conhecido, as plantas libertam para a atmosfera, tanto pelos estomas como pela cutícula das células epidérmicas, grandes quantidades de água na forma de vapor – a transpiração. Contudo, em certas condições ambientais, designadamente humidade no solo suficiente para desenvolvimento de forte pressão radicular e humidade relativa do ar elevada, a água pode também ser eliminada das folhas no estado líquido. Este fenómeno é conhecido por **gutação** ou **exsudação** e ocorre frequentemente na extremidade e nas margens das folhas (Fig. 1).



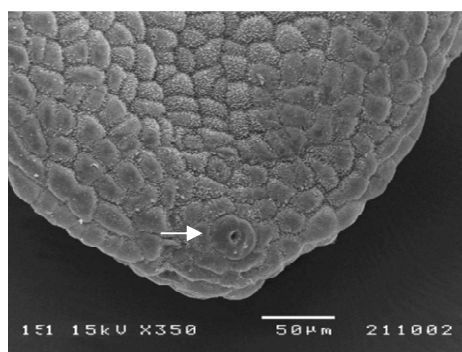
**Fig. 1** – Gutação em folhas de (1) tomateiro (*Lycopersicum esculentum* Mill.) (2) roseira (*Rosa* sp.) e (3) gramínea.

A gutação pode também dar-se por pêlos ou por superfícies eliminadoras mas, em muitas espécies deve-se a estruturas sob a forma de estomas, ditos **estomas aquíferos** ou **hidátodos** (ou hidatódio, termo utilizado por autores brasileiros), que parecem ter um papel passivo, ao contrário dos estomas aeríferos responsáveis pela transpiração (Palhinha & Cunha 1939).

**Quadro 1** – Classificação de estruturas secretoras.

<b>Externas</b>	<p><b>Hidátodos</b></p> <p><b>Glândulas salinas</b></p> <p><b>Nectários</b></p> <p><b>Superfícies estigmáticas</b></p> <p><b>Glândulas digestivas</b></p> <p><b>Tricomas secretores</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>– peltados</li> <li>– capitados</li> <li>– outros</li> </ul>
<b>Externas e Internas</b>	<p><b>Células secretoras mucilaginosas</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>– externas, síntese granulocrina</li> <li>– internas , síntese holocrina</li> </ul> <p><b>Osmóforos</b></p>
<b>Internas</b>	<p><b>Células secretoras ou idioblastos</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>– células com inclusões minerais</li> <li>– células taniníferas</li> <li>– células oleíferas</li> </ul> <p><b>Câmaras ou bolsas secretoras</b></p> <p><b>Canais secretores</b></p> <p><b>Laticíferos</b></p>

Os hidátodos constituem um grupo de estruturas bastante heterogêneo, tanto quanto à citologia quanto à funcionalidade; variam de estomas não funcionais (Fig. 2), a verdadeiras estruturas glandulares. Estas eliminam água como uma consequência da eliminação de íons e/ou moléculas orgânicas hidrofílicas (Luttge & Pitman 1976).

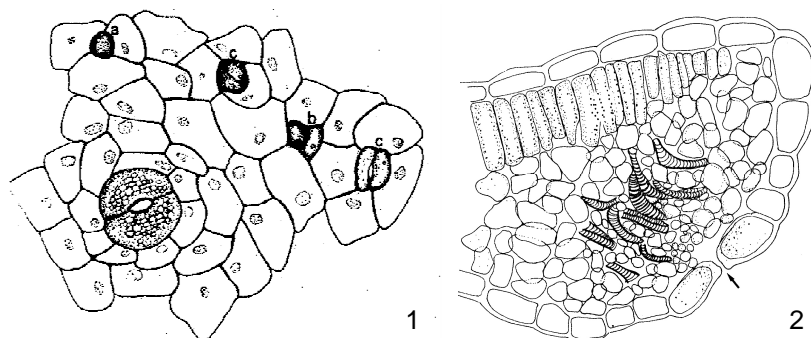


**Fig. 2** – Pormenor de um ápice foliar em *Hypericum perforatum* L. (m.e.v.), onde se observa um hidátodo (seta).

A gutação só se produz em pequenas quantidades e verifica-se quando existe grande disponibilidade de água no solo. As plantas absorvem água em demasia através das raízes e posteriormente não conseguem eliminar por transpiração, através dos estomas (Taiz & Zeiger 2006). Esta situação é mais frequente durante a noite, em que a transpiração é geralmente nula ou quase nula. A água e os íons minerais absorvidos são bombeados para o apoplasto que rodeia os vasos de xilema o que leva a uma perda de potencial hídrico nas células condutoras de água, levando a um ingresso de água a partir das células envolventes. Deste modo, origina-se uma pressão radicular que força também o aumento de pressão dentro do xilema e a água é forçada a sair através dos hidátodos foliares (Luttge & Pitman 1976). Estudos em morangueiro (*Fragaria x ananassa* Duch.), desenvolvidos por Takeda &

Glenn (1989), mostraram que ocorria gutação quando o potencial foliar de base era superior a  $-0,1$  MPa e os hidátodos podiam ser observados na epiderme adaxial nos recortes serrados do ápice.

Os estomas aquíferos diferenciam-se dos estomas aeríferos por terem perdido quer o seu conteúdo protoplasmático quer a capacidade de contracção, deixando entre si um poro inactivo, permanentemente aberto (Palhinha & Cunha 1939). Estudos sobre a ontogenia de estomas e de hidátodos em espécies do género *Ludwigia* L. mostraram que eles têm origem diferente, apontando também para que a diferenciação de hidátodos seja anterior à de estomas (Castells *et al.* 1979). Estes autores verificaram ainda, que as células ostiolares dos hidátodos daquelas espécies são geralmente de maior dimensão (Fig. 3) e sofrem leves movimentos de abertura e encerramento do ostíolo, quando submetidas a soluções de diferentes molaridades.



**Fig. 3** – Hidátodo de *Ludwigia* L.: **1** – estoma aquífero (centro) e estomas aeríferos em diferentes estádios de desenvolvimento (*a*, *b* e *c*) em primórdio foliar de *L. leptocarpa* (Nutt.) Hara; **2** – hidátodo com epitéma da folha de *L. elegans* (Camb.) Hara (a seta indica o poro). (Adaptado de Castells *et al.* 1979)

De referir que existem dois tipos de hidátodos: os **passivos** e os **activos** (Raven *et al.* 2005). No primeiro caso a água é eliminada directamente dos

traqueídeos terminais, sempre que a pressão radicular aumenta, não havendo tecido glandular (Schnepf 1974). Este é um processo comum em muitas gramíneas. Os hidátodos activos ou **epitémicos** não dependem da pressão radicular. Neste caso existe um tecido parenquimatoso, subepidérmico e não clorofilino, com alguns espaços intercelulares, situado imediatamente abaixo das células oclusivas do hidátodo, a que se chama **epitema** (Fig.4) e que pode ou não estar rodeado por um conjunto de células compactas que formam uma bainha, separando o epitema das restantes células. A sua localização é geralmente marginal, no final de um ou vários feixes vasculares xilémicos. A água proveniente dos traqueídeos circula pelos meatos do epitema e quando a pressão é demasiada, sai pelos hidátodos. Geralmente um epitema tem apenas um hidátodo associado mas, nalgumas espécies, podem existir vários associados a um único epitema. Rodeando as células oclusivas do hidátodo existe um conjunto de células cutinizadas que impede o refluxo dos líquidos excretados.

Belin-Depoux (1969) considera o epitema uma formação primária que surge muito cedo no desenvolvimento da folha. Corresponde a um grupo de células meristemáticas cuja diferenciação é bloqueada muito cedo, sobretudo na sua porção basal, enquanto as células do mesófilo adjacente adquirem o seu estado parenquimatoso muito rapidamente.

Dieffenbach *et al.* (1980) estudaram a estrutura de hidátodos existentes nos vértices das folhas da cevada, considerados hidátodos passivos, sem ligação a um epitema. As paredes dos vasos, nesta região, exibem numerosas pontuações e são bastante finas, não parecendo lenhificadas, o que talvez facilite a passagem directa dos solutos para fora do tecido xilémico, através do apoplasto da folha, e para o exterior da folha pelas aberturas dos hidátodos. Todavia, aqueles autores admitem que as células do parênquima lenhoso e do mesófilo, possuidoras de citoplasma denso, numerosas mitocôndrias, retículo endoplasmático desenvolvido e uma considerável formação de pequenas vesículas, possam modificar o conteúdo do fluido exsudado ao longo do seu percurso até ao exterior.

Contudo, existem, nalgumas plantas, casos de transição entre os

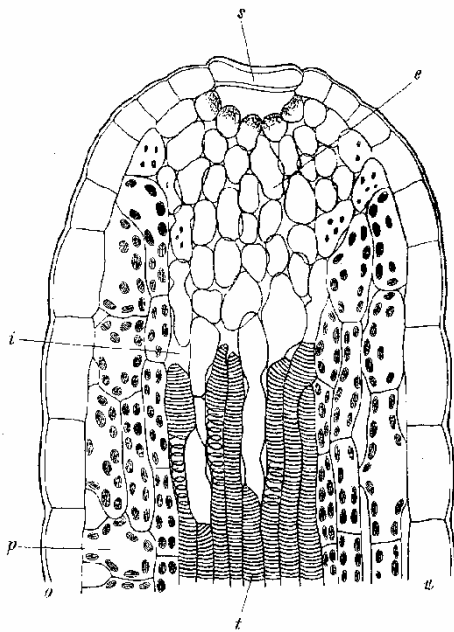
hidátodos e os nectários, em que se dá excreção dum néctar diluído, havendo elementos xilémicos e floémicos nas ramificações terminais das nervuras associadas (Dieffenbach *et al.* 1980).

Ao contrário do que se verifica nos nectários, as últimas ramificações do tecido condutor, que termina nos hidátodos, são xilémicas (Fig. 4).

Waisel (1972) afirma que os hidátodos parecem actuar como glândulas selectivas que impedem o transporte de nutrientes essenciais, mas permitem o movimento de outros iões. Assim podem funcionar em certas espécies como glândulas salinas e participar na remoção selectiva de iões específicos. A secreção de sais por estas estruturas pode ser fundamental em halófitos jovens, crescendo em condições de humidade elevada.

Para alguns autores os hidátodos não são considerados verdadeiras estruturas secretoras externas, sendo apenas especializados na libertação de água para a superfície foliar, não constituindo deste modo estruturas secretoras, propriamente ditas (Dickison 2000).

Estudos ultra-estruturais das células do epitema não demonstram uma actividade glandular típica. As células do epitema geralmente possuem um núcleo volumoso e de formas sinuosas, numerosos plastos e mitocôndrias, estas com cristas bem desenvolvidas e acumulando alguns grânulos osmiófilos e, por vezes, com as paredes apresentando protuberâncias típicas das células de transferência. Estes hidátodos não parecem, pois, ser simples estruturas passivas de libertação do fluido xilémico e podem estar envolvidos em processos secretores e excretores e acumulação intracelular pelo que são considerados como estruturas secretoras (Dumas *et al.* 1974-1976).



**Fig. 4** – Hidátodo de *Primula sinensis* Sabine ex Lindle.

- e* – epitema;
- i* – espaço intercelular;
- o* – cutícula;
- p* – parênquima clorofilino;
- s* – estoma aquífero;
- t* – extremidades de traqueidos, penetrando em espaços intercelulares;
- u* – epiderme

(Reproduzido de Haberlandt 1924)

Em folhas jovens de algumas espécies do género *Cicer* L. e *Nicotiana* L. os hidátodos consistem num pedúnculo unisseriado e uma cabeça pluricelular (Wagner *et al.* 2004). A solução aquosa acumula-se sob a cutícula e quando a concentração é elevada, surgem gotas na superfície, que se escapam através de poros. Devido à sua morfologia e ao seu processo secretor estes hidátodos pedunculados são por vezes confundidos com tricomas glandulares. Contudo, verifica-se uma estreita relação entre todos os tipos de hidátodos e os tecidos vasculares, o que não acontece com os tricomas secretores.

## 2.2 – Glândulas salinas

As glândulas secretoras salinas são estruturas secretoras externas fundamentais no metabolismo de sais em plantas tolerantes a solos com elevada salinidade, vulgarmente designadas de **halófitos**, ou **plantas halofíticas**, caso de algumas Chenopodiaceae. Nestas, a epiderme pode estar coberta de vesículas acumuladoras de sal, absorvido em excesso do solo, chegando mesmo a rebentar, deixando a cutícula coberta de sal (Martin & Juniper 1970). A distinção entre glândulas salinas e hidátodos nem sempre é possível, uma vez que o fluido segregado por estes últimos contém muitas vezes sais em concentrações apreciáveis. Por exemplo, Skelding & Winterbotham (1939) consideraram como hidátodos estruturas glandulares de *Spartina* spp. (Fig. 5), excretando solução salina, enquanto outros autores classificam-nas como glândulas, o que se segue neste texto. Numerosas espécies possuem glândulas epidérmicas que segregam cloreto de sódio mas outras excretam diferentes sais, como sulfatos de magnésio e de sódio, comuns nas Tamaricaceae, e carbonato de cálcio, nas Plumbaginaceae; estas glândulas segregam, adicionalmente, por vezes, mucilagem.

Lousã (1986) refere que se encontram espécies com estruturas secretoras salinas em onze famílias eudicotiledóneas e numa monocotildénea, a família Poaceae, no género *Spartina* Schreb.. Os exemplos clássicos de estruturas de secreções salinas, como é natural, encontram-se em plantas halofíticas, presentes nas formações arbustivas que cobrem os solos aluvionais halomórficos de regiões tropicais, conhecidas por mangais, ou nas formações herbáceas das zonas de clima temperado, denominadas por sapais.

Tricomas funcionando como glândulas salinas têm sido estudados em vários halófitos, como em espécies do género *Atriplex* L., ou em semi-halófitos, como no escalracho, *Panicum repens* L. (Ramati *et al.* 1979), que excretando parte dos sais absorvidos se adaptam aos solos salinos.

Nalgumas plantas as estruturas secretoras salinas são muito peculiares. Por exemplo, *Atriplex spongiosa* F. Muell, para sobreviver em solos de

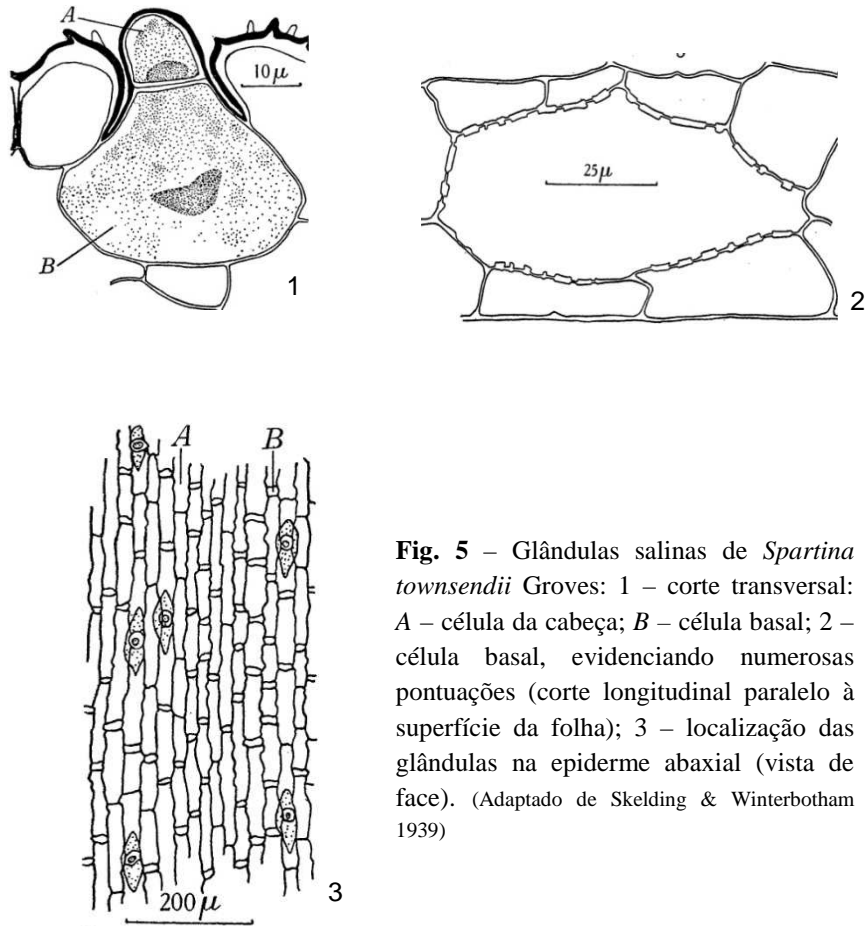


elevada concentração de cloreto de sódio, possui na epiderme da parte aérea, células especializadas, capazes de acumularem os íons deste sal, com a forma de grandes vesículas ligadas aos tecidos da folha por uma pequena haste. Quando as células envelhecem, a concentração do sal aumenta, e as células, eventualmente, rebentam ou destacam-se da folha, libertando a planta de considerável quantidade de sal (Troughton & Donaldson 1972).

Diversos tipos de glândulas salinas e seus aspectos ultra-estruturais e fisiológicos podem ser estudados, p. ex., em Fahn (1979a), Waisel (1972), Hill & Hill (1976) e Liphshitz & Waisel (1982).

As glândulas salinas mais simples observam-se nas folhas de gramíneas halofíticas do género *Spartina*, onde as glândulas são constituídas apenas por duas células, uma de grandes dimensões, com formato de uma pêra e em posição basal, enquanto a outra célula, de menores dimensões, localizada sobre uma saliência estreita daquela e tomando uma posição ligeiramente elevada relativamente à superfície. A Fig. 5 apresenta um esquema desta glândula, a sua inserção na epiderme e um corte da célula basal evidenciando grande número de pontuações para as células contíguas (Skelding & Winterbotham 1939).

As observações em *Spartina townsendii* Groves (Levering & Thomson 1971), como noutras espécies do género, mostraram numerosas mitocôndrias e a não existência de camada cuticular entre a célula basal e as envolturas do mesófilo; na parede de contacto das duas células da estrutura secretora encontram-se protuberâncias para o interior da célula basal e as invaginações do plasmalema, associadas a mitocôndrias, estendem-se de modo a dar-se uma partição do citoplasma; estas invaginações prolongam-se até perto da base da célula mas não se notam conexões com o plasmalema nessa zona, evidenciando que os canais entre as membranas são extracelulares, abertos para a parede ou apoplasto na junção com a célula da cabeça; a cutícula desta célula exterior separa-se e contém numerosos poros.

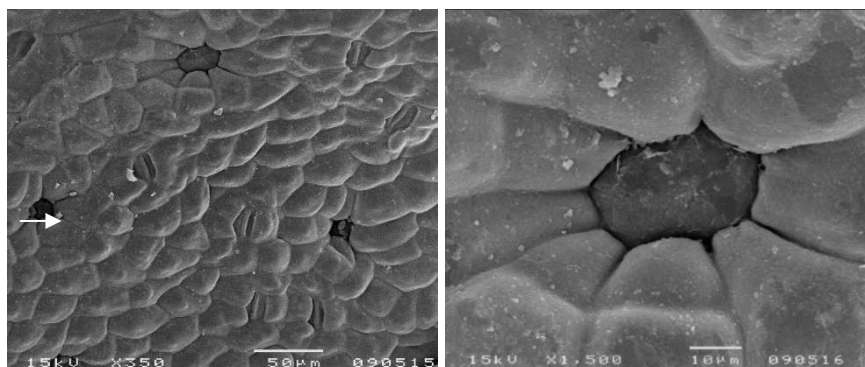


**Fig. 5** – Glândulas salinas de *Spartina townsendii* Groves: 1 – corte transversal: A – célula da cabeça; B – célula basal; 2 – célula basal, evidenciando numerosas pontuações (corte longitudinal paralelo à superfície da folha); 3 – localização das glândulas na epiderme abaxial (vista de face). (Adaptado de Skelding & Winterbotham 1939)

Nas espécies dicotiledóneas as glândulas salinas são um pouco mais complexas. Em *Tamarix* sp., ou em *Limonium* sp., plantas de zonas costeiras muito utilizadas para reter areias, na epiderme foliar encontramos glândulas salinas lado a lado com estomas (Fig. 6). Estas glândulas são características e em corte transversal (Fig. 7) é possível perceber a existência de uma estrutura de oito células, em que duas células colectoras grandes estão na base, ligadas a seis células vizinhas por inúmeros plasmodesmos. Estas seis células funcionam como células de transferência, cujo citoplasma é denso,

apresentando numerosas vesículas junto da membrana plasmática, existindo ainda poros na cutícula por onde sai o sal (Thomson & Liu 1967; Bosabalidis & Thomson 1984).

Devido à crescente salinização de alguns solos e conseqüente diminuição de áreas agrícolas, os halófitos são actualmente alvo de estudos com vista ao desenvolvimento de plantas transgênicas tolerantes a elevadas concentrações de sal (Raven *et al.* 2005). Exemplares de *Tamarix* sp., além de serem usados em programas de reflorestação de zonas ameaçadas de desertificação, têm sido ensaiados também como barreiras naturais de fogo, pois as suas folhas cobertas de sal mostram-se menos inflamáveis, falando-se em espécies “adaptadas ao fogo” (Martin & Juniper 1970; Anderson 1998; <http://www.unep.org/desertification/successstories>).



**Fig. 6** – Glândulas salinas de *Tamarix* sp. (m.e.v.): 1 – glândulas salinas (seta larga), presentes na epiderme foliar, lado a lado com estomas (seta estreita); 2 – pormenor de uma glândula salina.

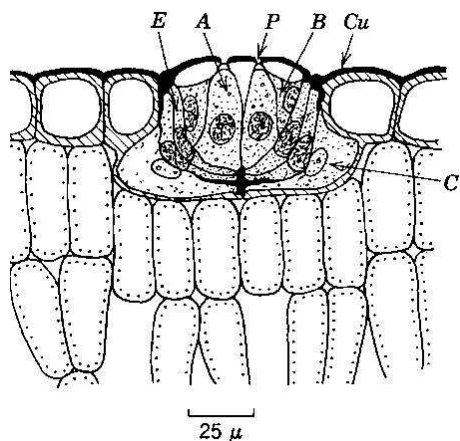


Fig. 7 – Corte transversal da folha de *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, glândula salina: Cu – cutícula que também envolve a glândula; A – célula secretora; P – poros atravessando a cutícula; C – células coletoras; B e E – células pequenas envolvendo as secretoras e acima das coletoras. (Reproduzido de Ruhland 1915)

### 2.3 – Nectários

As estruturas de plantas que segregam líquidos açucarados e atraem insectos ou outros animais são designadas por **nectários**, nome escolhido por Lineu, no século XVIII. A atracção dos insectos pode, também, dar-se pela fragrância das flores, devidas a estruturas especiais denominadas por **osmóforos**, adiante referidas.

Schmid (1988) sugeriu a seguinte definição para os nectários: estrutura glandular, mais ou menos localizada, geralmente multicelular que ocorre em órgãos vegetativos ou reprodutivos e que segrega regularmente néctar, uma solução doce contendo, principalmente, açúcares e geralmente servindo como um atractivo para polinizadores ou protectores contra herbívoros (p. ex., formigas) ou, nas plantas carnívoras, como um engodo para presas animais.

Esta definição, aparentemente, abrange qualquer estrutura glandular segregando soluções açucaradas, mas, como refere aquele autor, é questionável se as designações de nectário e de néctar devem ser ainda aplicadas aos estigmas e seus exsudados se estes tiverem funções de atracção

de insectos polinizadores. Como se desenvolve em 2.4, estruturas epidérmicas dos estigmas (designados por alguns autores por elaióforos) são responsáveis por exsudados que, de facto, facilitam a captura e germinação do pólen, bem como o crescimento do tubo polínico mas podem, também, intervir na atracção de insectos devido ao conteúdo em açúcar e/ou lípidos do exsudado. Ou seja, os nectários e os elaióforos são estruturalmente entidades muito similares, diferindo principalmente no produto da sua secreção, néctar nos primeiros e líquido oleoso nos segundos. Igualmente há também alguma zona de indefinição entre certos nectários e hidátodos, bem como com osmóforos.

Os nectários que segregam uma solução concentrada de açúcar estão associados com as últimas ramificações do tecido condutor, constituído apenas por elementos floémicos enquanto os nectários que produzem um néctar mais diluído, estão associados a feixes libero-lenhosos (Esau 1965).

Do ponto de vista citológico, as células nectaríferas apresentam características comuns a outras células secretoras, citoplasma denso, núcleo bastante volumoso, dictiosomas por vezes activos e numerosas mitocôndrias, implicados na transformação dos açúcares ligados à actividade fosfatásica e sobretudo do retículo endoplasmático, cujo papel parece ser essencial e é ainda frequente a presença de amiloplastos (Dumas 1984b).

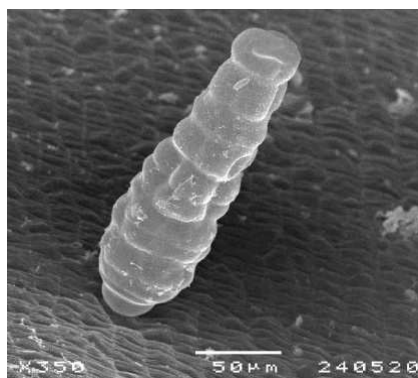
Pais & Chaves-das-Neves (1980) encontraram numerosos amiloplastos em nectários florais de *Epipactis atropurpurea* Rafin. e sugerem que parte dos açúcares poderá ser obtida a partir de amido armazenado naqueles organelos celulares.

Os açúcares mais comuns, segregados pelos nectários, são a sacarose, a glucose e a frutose mas é frequente encontrarmos também outros açúcares simples e polissacáridos como a maltose. O néctar pode ainda conter numerosos aminoácidos essenciais e outros compostos orgânicos (Fahn 1988). Um trabalho de revisão sobre a composição química do néctar foi publicado por Percival, já em 1961, realçando a sua diversidade.

Botânicos do século XIX denominaram os nectários por **florais** e **extraflorais**, de acordo com a sua localização nas peças florais nos caules e

folhas ou nos caules e folhas, respectivamente, ou numa classificação funcional, por **nupciais** e **extranupciais**. Numa longa e detalhada revisão sobre as designações e classificações dos nectários, Schmid (1988) defende que esta última classificação apenas deve ser usada se houver evidência experimental ou de observação directa das suas funções e que são preferíveis as designações referentes à sua localização.

Os nectários florais, como o próprio nome indica, localizam-se nas diferentes peças florais e são responsáveis pela atracção de agentes polinizadores, insectos, aves e morcegos. São considerados filogeneticamente mais avançados do que os extraflorais, mostrando uma tendência acrocentrípetra, encontrando-se cada vez mais em zonas interiores da flor. Encontram-se, muitas vezes, em corolas tubulares, na face interna e externa de sépalas e pétalas, como em *Lonicera* e em *Hibiscus* (Fig. 8). Nesta situação fala-se de **nectários periânticos**.



**Fig. 8** – Nectários florais periânticos de *Hibiscus sinensis* Mill. na base da face interior de uma pétala (m.e.v.).

Os **nectários estaminais**, também chamados de estaminódios, localizam-se predominantemente na base dos filamentos e os **nectários ováricos** encontram-se sobre os ovários, podendo mesmo localizar-se sobre os septos do ovário, como em muitas monocotiledóneas. Finalmente, ainda podemos considerar os **nectários talâmicos** que se podem encontrar em



diferentes locais sobre o eixo floral (Fahn 1988), como em *Citrus* sp., onde se encontram na base do ovário (Fig. 9).



**Fig. 9** – Nectário floral talâmico de *Citrus* sp.: observa-se um disco nectarífero na base do ovário (seta).

Em *Echinacea purpurea* (L.) Moench, os nectários presentes nas flores do disco são estomas modificados que rodeiam a base do estilete. Estes nectários florais têm ligação a células de floema, elementos crivosos e células companheiras, imediatamente adjacentes ao tecido epidérmico deixando clara a origem dos hidratos de carbono presentes na secreção nectarífera (Wist & Davis 2006).

Os nectários extraflorais podem observar-se em vários órgãos e estruturas aéreas, por exemplo, na base do pecíolo de folhas de *Ricinus communis* L. (Fig. 10) ou de pedúnculos florais; apresentam uma diversidade estrutural muito grande e ocorrem em Angiospérmicas, como por exemplo em algumas subfamílias das Fabaceae e parecem ser mais abundantes nas comunidades tropicais do que nas temperadas (Oliveira *et al.* 1999).

Os nectários são, de um modo geral, estruturas superficiais inseridas no próprio tecido epidérmico, existindo ou não diferenciação de tricomas nectaríferos (Fahn 1988). Quando estes não estão visíveis, o néctar é lançado para o exterior por difusão através da parede, por rompimento da cutícula, enquanto os tricomas nectaríferos possuem uma organização semelhante aos tricomas peltados, apresentando um pé e uma cabeça pela secreção que se

acumula entre a parede celular e a cutícula. Muitas vezes, os nectários, além do tecido epidérmico, inserem-se também no parênquima e diferenciam-se em células secretoras e de transferência, constituindo um autêntico tecido nectarífero ou de transfusão (Fig. 11), com células poliédricas de pequenas dimensões, paredes celulósicas finas e sem espaços intercelulares, que distribui às células epidérmicas as substâncias, transportadas pelos feixes libero-lenhosos, necessárias para a secreção (Cunha 1939). No primeiro caso, quando o néctar é sintetizado por um tecido não diferenciado, consideram-se **nectários não estruturais**; quando o néctar é sintetizado por um tecido nectarífero com características próprias e diferenciado, os nectários são então designados por **estruturais** (Fahn 1988). O néctar pode atingir o exterior através de estomas não funcionais (Figs. 10 e 12).

Existem relações entre a ultra-estrutura dos nectários e os processos de secreção do néctar: o transporte das substâncias precursoras do néctar no tecido nectarífero dá-se por via simplástica e o retículo endoplasmático, por si só ou conjuntamente com o aparelho de Golgi, está envolvido no processo; as paredes exteriores das células dos nectários, em muitas plantas, possuem as protuberâncias características das células de transferência; a eliminação do néctar do protoplasma das células secretoras dá-se por exocitose (Fahn 1979b).

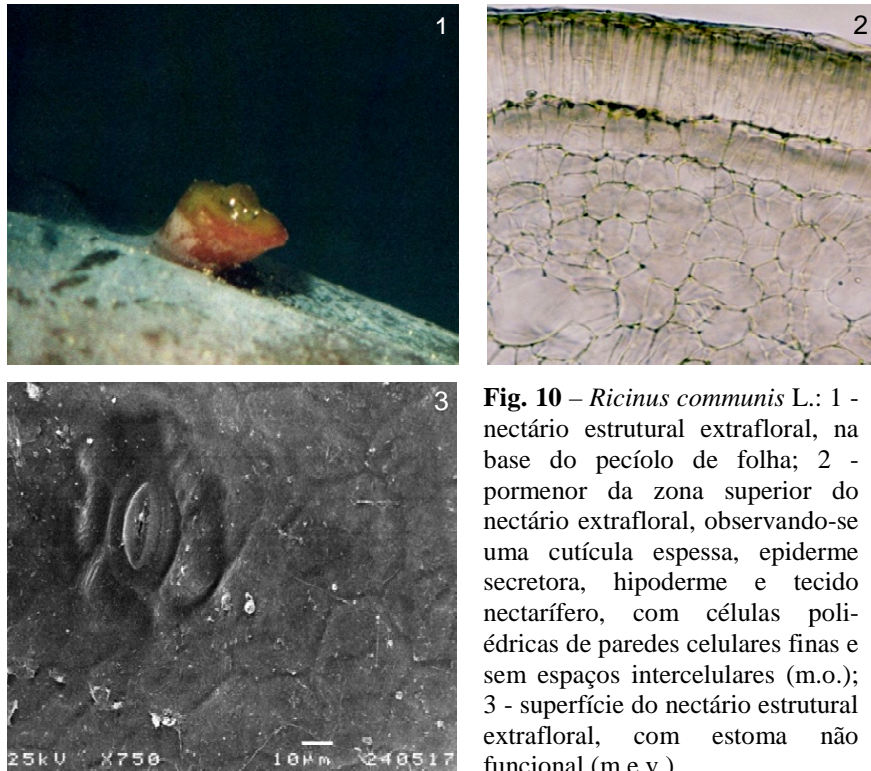
Schnepf & Christ (1980) descreveram células de transferência invulgares em epitélio formado por células nectaríferas envolvendo câmaras no estigma de *Asclepias curassavica* L. onde notaram invaginações muito desenvolvidas do plasmalema, mas com protuberâncias da parede pouco ou nada evidentes.

Dum modo geral, são insectos que realizam a polinização quando recolhem o néctar. A utilização de abelhas e outros insectos para assegurarem a polinização de pomares é bem conhecida. Mas outros animais podem, em muitas espécies, ter papel semelhante, como ocorre, curiosamente, com morcegos em numerosas espécies tropicais do Velho e do Novo Mundo; na Amazónia mais de vinte espécies de morcegos polinizadores são conhecidos (Arroyo 1981).

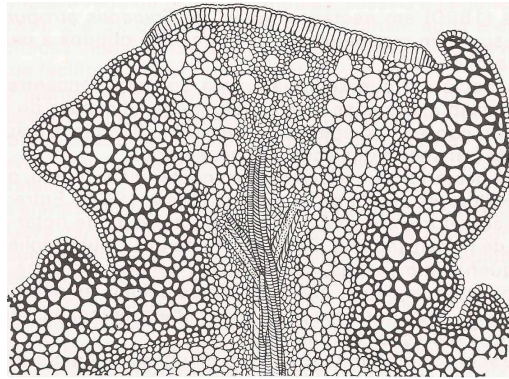
Todavia a função dos nectários reprodutivos é discutida e, em muitas



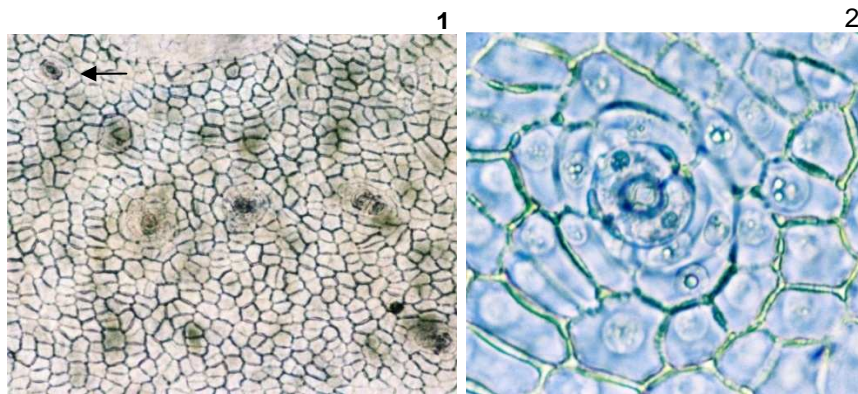
plantas, não se limitará a de possibilitarem a polinização pelos insectos e outros animais enquanto se alimentam do néctar. Endress (1994) sugeriu que os nectários arteriais exsudam uma substância espessa que fixa o pólen aos visitantes florais. Luckow & Grimes (1997) relatam trabalhos que mostram outras finalidades; a protecção das anteras e ovários de predadores, em certos nectários florais que formam uma massa de tecido no ápice das gemas e são muitas vezes caducos na ântese, sugerindo pois uma função anterior à polinização. Nalguns nectários os insectos serão atraídos, para além da produção do pólen, por emissão de odores, à semelhança dos osmóforos.



**Fig. 10** – *Ricinus communis* L.: 1 - nectário estrutural extrafloral, na base do pecíolo de folha; 2 - pormenor da zona superior do nectário extrafloral, observando-se uma cutícula espessa, epiderme secretora, hipoderme e tecido nectarífero, com células poliédricas de paredes celulares finas e sem espaços intercelulares (m.o.); 3 - superfície do nectário estrutural extrafloral, com estoma não funcional (m.e.v.).



**Fig. 11** – Nectário extrafloral de *Ricinus communis* L.: epiderme secretória, continuidade de colênquima e de parênquima peciolares para o nectário e tecido de transfusão, entre os feixes libero-lenhosos e a epiderme secretória. (Adaptado de Cunha 1939)



**Fig. 12** – Tecido epidérmico de nectário em *Citrus* sp. (m.o.): 1 – células poliédricas e alguns estomas não funcionais (seta); 2 – pormenor de um estoma não funcional.

Se não se levantam dúvidas sobre a primordial função dos nectários florais, ou reprodutivos, de atracção de animais para facilitarem a polinização, não é unânime a interpretação das finalidades dos nectários extraflorais.

Os dois tipos de nectários, extraflorais e florais, podem contribuir para atrair insectos, como por exemplo formigas, que participam deste modo indirectamente na defesa contra ataques de outros insectos herbívoros (Koptur *et al.* 1998; Oliveira *et al.* 1999).

O papel ecológico dos nectários extraflorais, frequentemente considerado como o da atracção de formigas belicosas, dissuadindo outros animais de injuriarem as flores ou depositarem ovos nas plantas, merece, todavia, mais estudos (McDade & Turner 1997). Tilney & van Wyk (2004) evidenciaram que os teores absolutos e relativos dos açúcares frutose, glucose e sacarose produzidos pelos nectários extraflorais da planta tropical *Terminalia phanerophlebia* Engl. & Diels (Combretaceae) eram muito diferentes dos encontrados nos nectários florais, apontando para uma atracção de diferentes insectos.

## 2.4 – Superfícies estigmáticas

Nas **superfícies estigmáticas** ocorrem secreções com funções complexas. Por um lado, a adesão dos grãos de pólen é facilitada pelas propriedades físicas, viscosidade e tensão superficial, da película formada sobre o estigma pelas substâncias segregadas; por outro lado, reacções de compatibilidade/incompatibilidade podem ser determinadas por interacções entre o pólen e a secreção. A germinação do grão de pólen pode ser apressada pelos produtos segregados, facilitando o desenvolvimento do tubo polínico (Clowes & Juniper 1968).

Como salienta Dumas (1984a), no curso da polinização, o ajustamento flor-insecto é frequentemente dependente de secreções glandulares,

perfumadas, açucaradas, oleosas ou proteicas, complexos lipopolissacáridos, lipoproteínas, etc., dos néctares ou dos exsudados estigmáticos, mais ou menos colantes.

Konar & Linskens (1966b), trabalhando com *Petunia x hybrida* E. Vilm., mostraram que o fluido estigmático é constituído, fundamentalmente, por ácidos gordos, açúcares e aminoácidos e demonstraram a existência e a função duma fina película de água sob este exsudado estigmático. A camada oleosa forma como que uma cutícula fluida espessa, evitando uma transpiração excessiva; a película aquosa em contacto directo com a epiderme produz um gradiente de humidade entre ela e a superfície superior do exsudado oleoso; o grão de pólen ao cair no estigma vai mergulhando na camada oleosa e inicia a germinação quando atinge a região em que a humidade do exsudado é suficientemente elevada. Estes autores afirmam ainda que o exsudado estigmático não contribui, como se admitira, para a nutrição do tubo polínico, pois na fase inicial este cresce à custa das reservas próprias do grão de pólen. Os glóbulos oleosos são electronicamente densos e na zona de secreção o exsudado acumula-se gradualmente na região intercelular, tornando-se as cavidades esquizogéneas progressivamente maiores.

Os produtos segregados passam previamente através da parede celulósica das células epidérmicas e das papilas e acumulam-se entre esta parede e a cutícula. A primeira exsudação dá-se por rompimento da cutícula. Uma segunda exsudação mais intensa tem lugar depois da ântese, proveniente dos produtos segregados em camadas de células subepidérmicas e acumulados em intercelulares dessa zona (Konar & Linskens 1966a). Esta excreção arrasta a cutícula remanescente das células epidérmicas que ficam desprovidas de cutícula na altura da polinização, o que sucede em muitas outras plantas.

Aspectos ultra-estruturais e mecanismos da secreção da superfície estigmática de orquídeas espontâneas no nosso país foram largamente documentados por Pais (1973, 1973-1974, 1976) e Pais & Chaves-das-Neves (1980).

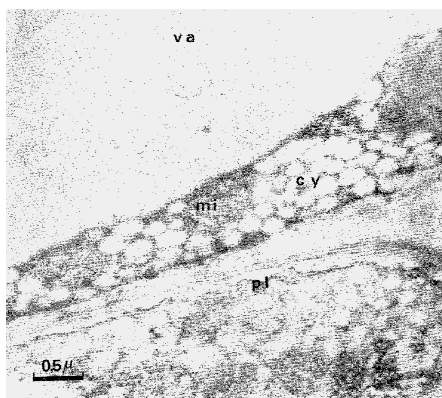
Na superfície estigmática da orquídea *Ophrys lutea* (Gouan) Cav. (Fig. 13) o exsudado, depois da libertação do pólen é formado sobretudo por mucopolissacáridos e contém pequenas gotículas lipídicas. Nas células estigmáticas desta planta observa-se o núcleo grande, vacúolos pequenos e o retículo endoplasmático e o aparelho de Golgi bastante desenvolvidos (Pais 1969-1970, 1976). A caracterização de peroxissomas dos tricomas secretórios desta espécie foi estudada por Pais & Carvalho- Rodrigues (1979).



**Fig. 13** – Labelo da flor aberta de *Ophrys lutea* (Gouan) Cav.: distingue-se uma zona com pêlos longos e outra com pêlos mais curtos. (Reproduzido de Pais 1972)

A estrutura celular das superfícies estigmáticas modifica-se no decurso da diferenciação. Em *Epipactis atropurpurea* Rafin., nas células jovens o citoplasma é denso, com abundância de ribossomas e de vesículas que correspondem em parte a vesículas golgianas (Fig. 14). As células mais idosas apresentam numerosas vesículas de Golgi, retículo endoplasmático rugoso e perdem os ribossomas. Durante a ontogénese das células secretoras os leucoplastos carregam-se de glóbulos lipídicos (Pais 1973). Os produtos da secreção atravessam o plasmalema e a parede celular e depositam-se sobre esta.

Nas orquídeas estudadas (Pais 1976) evidencia-se no retináculo um grande número de dictiossomas, enquanto o retículo endoplasmático rugoso se dispõe em cisternas paralelas e relacionadas com leucoplastos muito ricos em glóbulos lipídicos, que permite admitir que o retículo tem acção na passagem dos produtos provenientes dos leucoplastos associados.



**Fig. 14** – Porções de células da superfície estigmática de *Epipactis atropurpurea* Rafin.: cy – citoplasma, contendo numerosas vesículas; pl – plasmalema; mi – mitocôndria; va – vacúolo. (Adaptado de Pais 1973-1974)

Os resultados dos trabalhos de Lord & Webster (1979) encontraram, no exsudado estigmático de *Phaseollus vulgaris* L., lípidos, aminoácidos, açúcares e fenóis, o que permite concluir que, além da finalidade principal de retenção e meio de germinação do grão de pólen, o exsudado pode actuar como uma fonte nutritiva para os visitantes florais e como protector contra a dessecação do estigma; os fenóis parecem oferecer protecção contra a invasão indesejada de insectos e esporos, e, possivelmente, inibir a germinação e crescimento dos tubos polínicos de algumas espécies.

Relativamente às funções que têm sido atribuídas aos exsudados estigmáticos, acrescenta-se que, de acordo com Dumas & Gaude (1980), alguns dos seus constituintes estarão directamente envolvidos na biogénese das paredes celulares polínicas.

## 2.5 – Glândulas digestivas

Nas **plantas carnívoras** encontra-se um tipo bastante complexo de estruturas secretoras superficiais, as **glândulas digestivas**. As plantas carnívoras vivem em ambientes pobres em azoto e diminuem essa falta com as proteínas obtidas da digestão de insectos. A superfície foliar destas plantas tem normalmente dois tipos de células secretoras: i) umas com um pedúnculo que segregam mucilagens para facilitarem a aderência das vítimas e ii) outras sem pedúnculo que segregam enzimas proteolíticas.

As glândulas pedunculadas de algumas plantas carnívoras, como *Drosera rotundifolia* L. e *Drosophyllum lusitanicum* (L.) Link (Figs. 15 e 16) têm o aspecto de tentáculos e apresentam alguma complexidade que evidencia uma origem não totalmente epidérmica.



**Fig. 15** – Pormenor duma folha de *Drosera rotundifolia* L. com numerosos pêlos secretores e glândulas sésseis. (Foto de Pedro Arsénio, ISA)



**Fig. 16** – Pormenor de uma folha jovem de *Drosophyllum lusitanicum* (L.) Link com numerosos pêlos glandulosos. (Foto de Tiago Henriques, ISA)

Os aspectos fisiológicos relacionados com as glândulas das plantas carnívoras são muito complexos, pois na mesma estrutura são desempenhadas funções díspares: recepção e transmissão dum estímulo; secreção e armazenagem de água, mucilagens e enzimas; absorção dos produtos digeridos. Cutter (1978) refere trabalhos que mostram haver aumento de número e tamanho das vesículas de Golgi das células das glândulas, durante os períodos de secreção desencadeada depois de as células serem estimuladas pela presença do insecto ou outro animal. Em *Drosophyllum* sp. a secreção de mucilagens está dependente da intensidade respiratória e é afectada pela temperatura.

Heslop-Harrison & Knox (1971) estudaram intensamente o funcionamento das glândulas das folhas do género *Pinguicula* L., evidenciando que, nas células da cabeça das suas glândulas, se dá a secreção de gotas de mucilagem necessárias à captura do animal, resultante da actividade de vesículas de dictiosomas. Particularmente nas paredes esponjosas anticlinais das células do topo das glândulas sésseis, acumulam-se diferentes enzimas, fosfatases, estereases e ribonucleases. O trabalho dos autores referidos constituiu um contributo valioso para a compreensão dos processos de produção, armazenagem e descarga das secreções, da reacção ao estímulo provocado pelo animal e da reabsorção dos produtos digeridos, aspectos que saem do âmbito deste trabalho.

A abordagem do tema das plantas carnívoras implica a evocação de trabalhos de dois mestres da Botânica de Coimbra, Quintanilha (1926) e Fernandes (1940-1942). O primeiro explana um minucioso estudo citológico e fisiológico da digestão em *Drosophyllum lusitanicum* (L.) Link e o segundo desenvolve uma longa revisão da morfologia e biologia das plantas carnívoras. Anteriormente, outro interessante estudo sobre esta espécie havia sido publicado por França (1921), que apresentou um primoroso desenho chamando a atenção para a cor rosada ou vermelha das glândulas das plantas insectívoras.

A existência das plantas carnívoras deu origem a fantasiosas interpretações, sobre o que escreveu Fernandes (1940): “Como o fenómeno da carnivoría é deveras estranho pelo facto de constituir excepção a uma lei que se julgava geral, compreende-se que o seu conhecimento tenha saído das



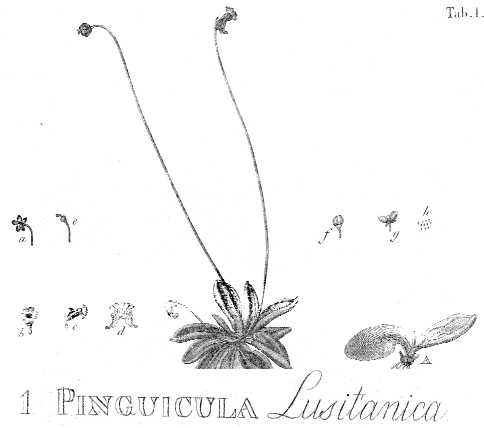
esferas puramente científicas e tenha passado ao domínio do público. Este, em regra, considera-as monstros terríveis, difundindo aromas deliciosos com que atraem as vítimas – aves, macacos, cães e mesmo homens – para depois as envolverem em fortes tentáculos providos de sugadoiros, que as despojam do sangue e da carne com os quais se banqueteiam”. E dos vários relatos fantasiosos que descreve apresenta-se uma expressiva figura demonstrativa (Fig. 17).

O insigne botânico português do Século XIX, Felice Avellar Brotero inicia a sua preciosa *Phytographia Lusitaniae Selector* com a espécie *Pinguicula lusitanica* (L.) Link (Fig. 18) (Lentibulariaceae) (Brotero 1816).

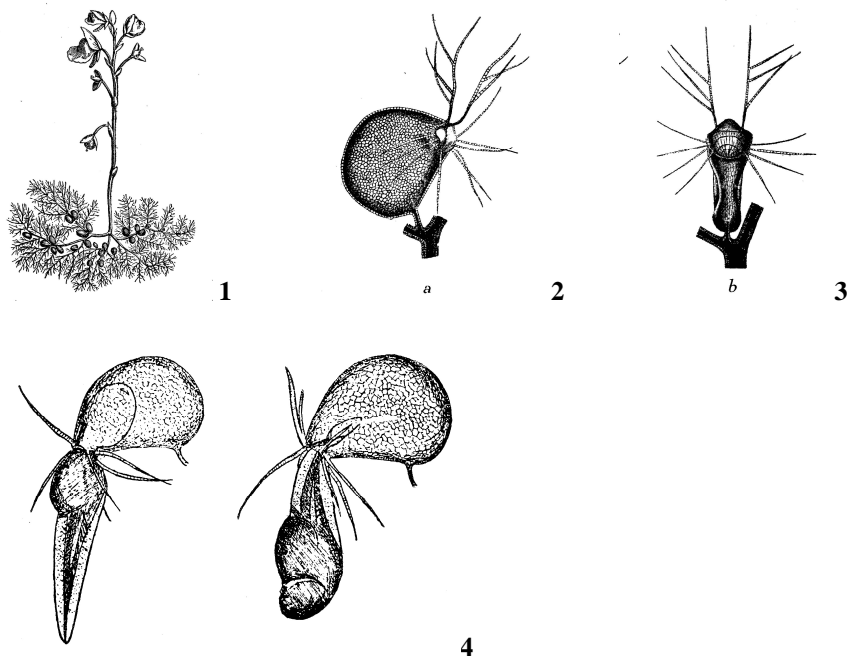
Fernandes (1942) reuniu diversos desenhos de plantas carnívoras de que também se mostram alguns, na Fig. 19.



**Fig. 17** – Jovem sacrificada a uma planta que come carne humana. [Reproduzido de Fernandes 1940 (original de Prior 1939, publicado na *American Weekly*, de 26 de Setembro de 1920), com a permissão da Sociedade Broteriana]



**Fig. 18** – Ilustração da *Pinguicula lusitanica*. (Adaptado de Brotero 1816)



**Fig. 19** – 1 - Planta de *Utricularia vulgaris* L.; 2 - ascídia vista de lado e 3 - de frente e 4 - a captura de girinos de rã. (Adaptado de Fernandes 1942, com a permissão da Sociedade Broteriana: 1 – original de Kamienski 1987, in *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1 Auf., IV Teil, Abs. 3 b, 1987; 2 e 3 – original de Czaja 1934; 4 – original de Lloyd 1933)

As plantas carnívoras, como é natural, possuem autênticas armadilhas para capturarem os pequenos animais. Oliveira (1991), apoiado nos trabalhos de Fernandes (1940, 1941 e 1942) e de Juniper *et al.* (1989) apresenta desenhos de pormenor de plantas carnívoras, classificando em dois grandes grupos as suas estratégias de captura dos pequenos animais:

***i* – armadilhas activas:**

– armadilhas submersas com vesículas com uma valva terminal cuja abertura repentina, após o contacto da presa, permite a sua sucção, com alguma água, para a cavidade que estava sob pressão hidrostática negativa (ex.: *Utricularia vulgaris* L., Fig. 19);

– costelos, em que duas metades do limbo da folha, ascídia, se fecham pelo estímulo do contacto do animal (ex.: *Dionaea muscipula* Ellis, Figs. 20 e 21);

– armadilhas adesivas, por secreção de mucilagens, com movimentos násticos que contribuem para a captura e aproximação dos animais às glândulas digestivas sésseis (ex.: *Drosera*, Fig. 15 e *Pinguicula*, Fig. 18);

***ii* – armadilhas passivas:**

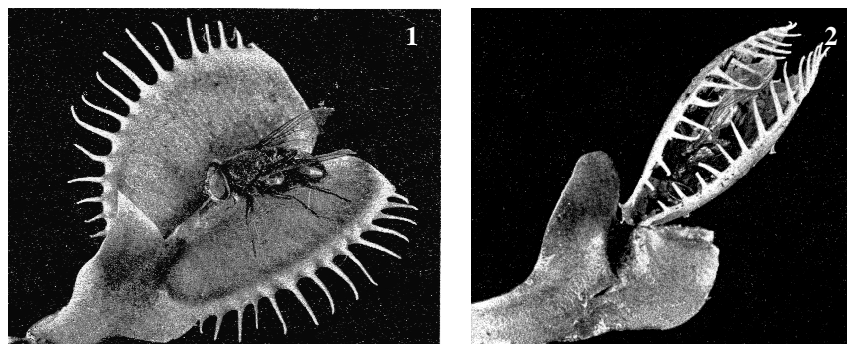
– ascídias, em forma de jarro ou trombetas recurvadas, geralmente com uma estrutura no ápice atraente (nectários, cores do espectro ultravioleta, ou odores) e revestida de ceras ou pêlos dirigidos para dentro da cavidade, que atraem e retêm os insectos que escorregam para o interior do “saco” e são digeridos pelas secreções existentes na sua parte inferior (ex.: *Sarracenia purpurea* L., Fig. 22)

– armadilhas adesivas, com superfícies mucilaginosas (ex.: *Drosophyllum*, Fig. 23).

Como já foi referido anteriormente as glândulas digestivas de algumas destas plantas, como em *Drosera* sp., têm o aspecto de tentáculos e apresentam alguma complexidade, uma vez que no próprio pedúnculo se observam traqueídeos (Fig. 24).



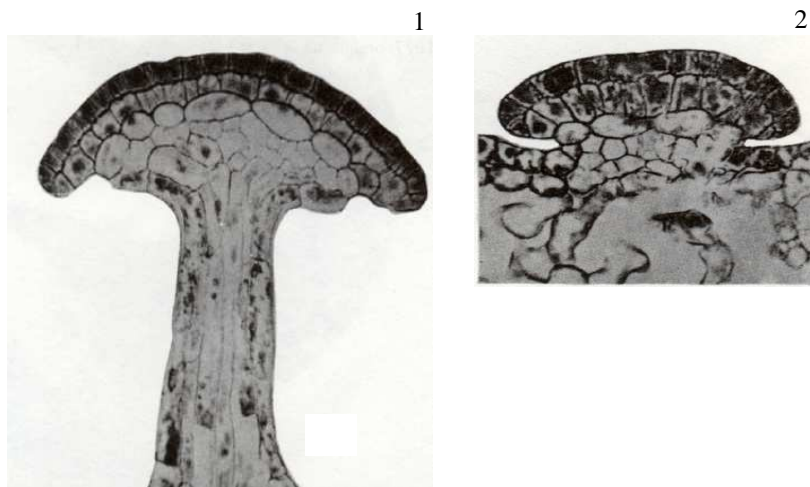
**Fig. 20** – Folha de *Dionaea muscipula* J. Ellis: 1 – pecíolo alado e limbo com dois lobos articulados pela nervura média; 2 – lobos abertos. (Fotos de Pedro Arsénio, ISA)



**Fig. 21** – Captura duma mosca pela *Dionaea muscipula* J. Ellis: a mosca toca nos pêlos sensíveis (1) e os lóbos começam a fechar, aprisionando o insecto (2). (Reproduzido de Fernandes 1942, com a permissão da Sociedade Broteriana; fotos originais de L. Keiningsberg)



**Fig. 22** – Ascídia de *Sarracenia purpurea* L.: 1 – vista lateral; 2 – vista de face: observam-se, do ápice até à abertura do “jarro”, numerosos pêlos rígidos.

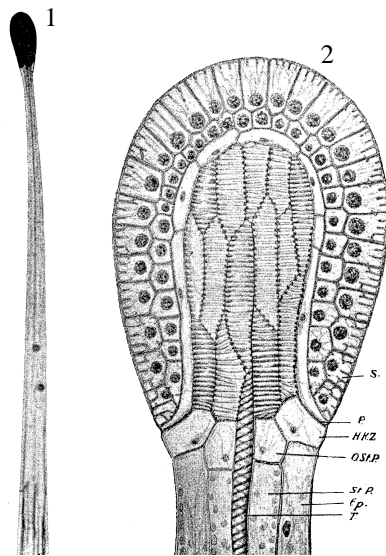


**Fig. 23** – *Drosophyllum lusitanicum* (L.) Link: 1 – glândula pedunculada; 2 – glândula séssil. (Adaptado de Fernandes 1940, com a permissão da Sociedade Broteriana)

Algumas plantas carnívoras possuem uma complexa rede de pêlos e glândulas, sésseis e/ou pedunculadas que segregam e armazenam água e enzimas proteolíticas, necessárias para a digestão dos animais e mucilagem que facilita a captura dos insectos, como se mostra nas Fig.s 23 e 25, respeitantes, respectivamente, a *Drosophyllum lusitanicum* e a *Pinguicula lusitanica*.

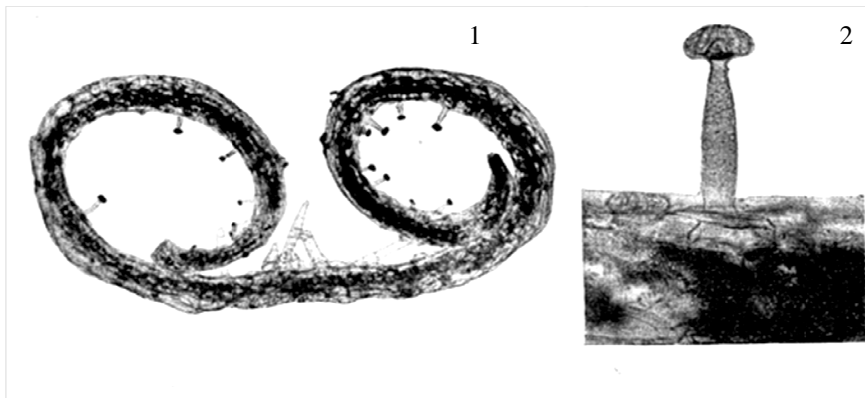
Estas estruturas secretoras têm na base da cabeça células de tipo endodérmico, funcionando, as células secretoras propriamente ditas, como células de transferência. Quando um insecto é apanhado, as glândulas sésseis são estimuladas e iniciam a sua secreção que actua sobre o exoesqueleto do insecto. Os produtos resultantes dessa digestão são absorvidos pelas mesmas glândulas sésseis que anteriormente iniciaram o processo (Fernandes 1941).

Das plantas carnívoras com estrutura mais complexa destacam-se as aquáticas do género *Utricularia* (Fig. 19), estudadas, por exemplo, por Vintejoux (1974-1976), e que possuem glândulas de mucilagem e glândulas digestivas em órgãos especializados, utrículos, dependentes das folhas. Além daquelas estruturas em forma de balão, adaptadas à captura e digestão de pequenos animais, possuem pequenos pêlos glandulares, que segregam mucilagens e que apresentam formato de cúpulas, espalhadas pela maior parte da superfície da planta, cuja ultra-estrutura foi estudada por Fineran (1980). Este autor admitiu serem as células terminais destes pêlos glandulares, os principais locais de absorção de água, por possuírem cutículas abertas e protuberâncias da parede, que são características de células de transferência, uma vez que o género *Utricularia* pertence ao grupo, pouco comum nas angiospérmicas, de plantas sem raízes.



**Fig. 24** – Tentáculo de *Drosera rotundifolia* L.: 1 – corte longitudinal; 2 - parte terminal.

S – duas camadas de células secretoras; HKZ – células do colo; OSTP – células terminais do parênquima do pedículo; Ep – epiderme do pedículo; T – cordão traqueídal. (Reproduzido de Fernandes 1941, com a permissão da Sociedade Broteriana; original de Fenner 1904)



**Fig. 25** – Secção transversal da folha de *Pinguicula lusitanica* L.: 1 - enrolamento dos bordos e várias glândulas pediculadas na página superior; 2 – Pormenor de uma glândula pediculada e outra séssil (seta). (Reproduzido de Fernandes 1941, com a permissão da Sociedade Broteriana)

Um pormenorizado estudo quantitativo da dinâmica dos tecidos que permitem o encerramento e a posterior reabertura da parte das folhas que funcionam como armadilha da *Dionaea muscipula* foi efectuado por Faberberg & Allain (1991) e Faberberg & Howe (1996), além doutros autores.

A nível mundial, o número de espécies de plantas carnívoras é da ordem das 4 centenas, pertencentes a 6 famílias. Fernandes (1940) anotava como mais numerosa a família *Lentibulariaceae* e nesta os géneros *Utricularia* (250 espécies) e *Pinguicula* L. (30 espécies); seguem-se as *Droseraceae*, com 4 géneros dos quais se destaca o *Drosera* L. (90 espécies) e as *Nepenthaceae* com um único género, *Nepenthes* L..

Da família das *Droseraceae*, duas espécies de *Drosera*, *D. intermedia* Hayne e *D. rotundifolia* e *Drosphyllum lusitanicum* estão referenciadas como espontâneas em Portugal (Franco 1971).

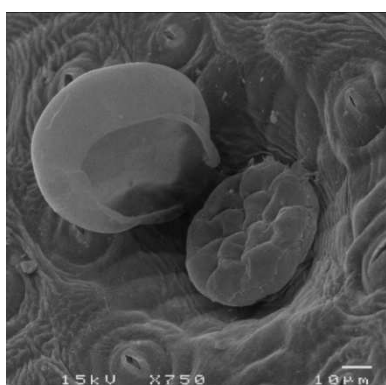
## 2.6 – Tricomas secretores

As principais estruturas secretoras externas são os chamados **tricomas secretores**. O termo **tricoma** aplica-se a apêndices de formação epidérmica, que incluem os **pêlos** e as **papilas**, nem sempre facilmente distinguíveis das **emergências**, estruturas complexas de origem epidérmica e subepidérmica.

Os tricomas secretores ou glandulares são, pois, estruturas secretoras, de origem epidérmica, frequentemente presentes nas superfícies das folhas e de outros órgãos aéreos das plantas (Metcalf & Chalk 1983). Embora a sua dimensão e densidade estejam relacionadas com factores ambientais (Metcalf & Chalk 1979), a sua organização pode apresentar várias possibilidades, o que levou alguns autores a criar uma nomenclatura própria para a sua caracterização. A mais reconhecida é a de Werker *et al.* (1985) que falam em **tricomas peltados** e **tricomas capitados**. Ambos apresentam o mesmo padrão morfológico que consiste em três zonas: uma **base** ou **pé**, um **pedúnculo** ou **pescoço** e, na extremidade distal dilatada, a **cabeça**.



A distinção dos diferentes tipos de pêlos é feita pelas características de cada uma daquelas partes, a forma, a dimensão, o número e o modo de inserção de células que compõem o pescoço e a cabeça. Assim, nos tricomas peltados, a célula terminal divide-se sucessivamente de modo radial originando 2 até 18 células, dispostas radialmente num ou mais círculos, ficando todas cobertas por uma cutícula comum (Fig. 26). Na sequência da síntese de compostos estes podem acumular-se no interior das próprias células e mais frequentemente no exterior, no espaço subcuticular, entre a parede e a cutícula. Com o decorrer do tempo, a quantidade de óleo essencial acumulado provoca a distensão da cutícula, dando origem a uma cabeça bojuda, elíptica ou circular, inserida numa base e/ou num pescoço geralmente unicelulares, como acontece em algumas Geraniaceae, e na grande maioria das Lamiaceae (Fig. 27).



**Fig. 26** – Tricoma secretor peltado da folha de *Thymbra capitata* (L.) Cav., epiderme inferior, com 12 células, dispostas radialmente em dois círculos, aqui com a cutícula já solta (m.e.v.).



**Fig. 27** – Tricoma secretor peltado de *Lavandula luisieri* (Rozeira) Rivas Martínez, com óleo essencial acumulado no espaço subcuticular (m.o.).

Nesta família os óleos essenciais ocorrem maioritariamente nos tricomas peltados. O recurso a testes histoquímicos pode ser um contributo para o estudo preliminar da natureza química do conteúdo dos diferentes tipos de tricomas e a referida família tem sido um alvo preferencial desses estudos, encontrando-se referências em diferentes *taxa* (Serrato-Valenti *et al.* 1997; Bisio *et al.* 1999; Ascensão *et al.* 1999; Rodrigues *et al.* 2008).

Os tricomas capitados são morfológica e estruturalmente mais diversificados, a ponto de Werker *et al.* (1985) terem considerado diferentes tipos que se diferenciam pelo número, comprimento e forma das células do pedúnculo e da cabeça: i) o **tipo I** apresenta uma célula basal, uma a duas células pedunculares e uma cabeça, também com uma ou duas células e cuja forma varia de circular a piriforme (Fig. 28); ii) o **tipo II** é normalmente digitiforme, apresentando uma célula basal cónica, um pedúnculo com uma a duas células e uma cabeça alongada ou redonda (Fig 29); iii) o **tipo III** pode apresentar um pedúnculo com duas a cinco células e uma cabeça circular que na maturidade pode colapsar, tomando a forma de uma taça (Fig. 30)

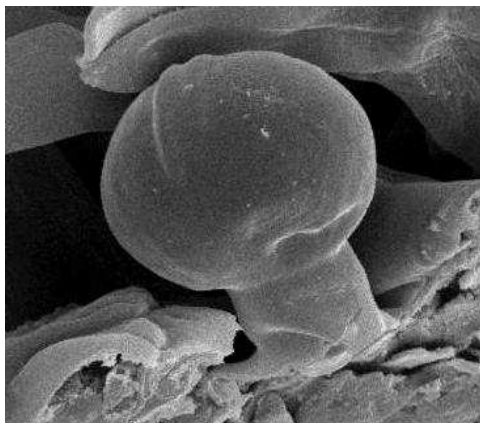
Nos tricomas capitados o material segregado não permanece no espaço subcuticular e é expelido para o exterior, através de poros na cutícula, sendo possível observar pequenas gotas de produto segregado sobre a cabeça dos pêlos (Fig. 31).

Para além do início e duração da actividade secretora, também o modo de secreção e a natureza química do segregado variam com a espécie, predominando óleos essenciais e polissacáridos (Werker 1993). Isto pode explicar a maior densidade de tricomas encontrada ao longo das nervuras em muitas plantas, situação observável em particular na página inferior.

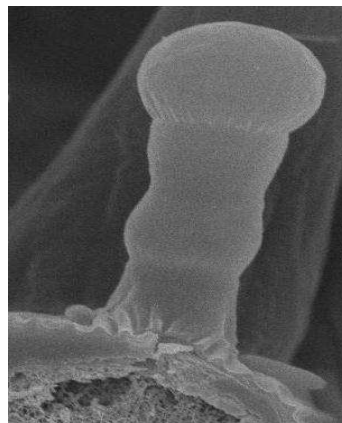
As paredes celulares dos vários tricomas secretores são, geralmente, finas e celulósicas, embora haja, nalguns casos, espessamentos secundários lenhificados. As células glandulares propriamente ditas diferem das restantes por possuírem um grande núcleo e um protoplasma denso, sem vacúolos e apresentarem numerosos plasmodesmos, principalmente entre a célula peduncular e as células secretoras (Svoboda & Svoboda 2000).

As estruturas secretoras epidérmicas são frágeis, partindo-se com relativa facilidade, libertando os seus conteúdos. De acordo com Murtagh & Curtis (1991), as estruturas secretoras superficiais conservam pior os seus conteúdos e também a composição química dos seus excretados é mais afectada por condições ambientais, do que o verificado em estruturas secretoras internas. Tal é o caso dos diferentes tipos de tricomas encontrados em Lamiaceae, como *Mentha* spp. e em Geraniaceae, como *Pelargonium* sp. (Oosthuizen & Coetzee 1983; Maffei & Codignola 1990).

Maffei *et al.* (1989) também referem diferenças significativas na composição monoterpénica dos óleos essenciais acumulados nos tricomas das duas páginas foliares em *Mentha x piperita* L. De resto, a variabilidade na composição química dos produtos encontrados nas diferentes estruturas secretoras, conjugada ou não com outros grupos químicos, é aplicada em estudos quimiotaxonómicos, sendo um complemento na delimitação de níveis taxonómicos inferiores, como géneros, espécies ou até mesmo híbridos (Behnke 1984; Spring 2000).

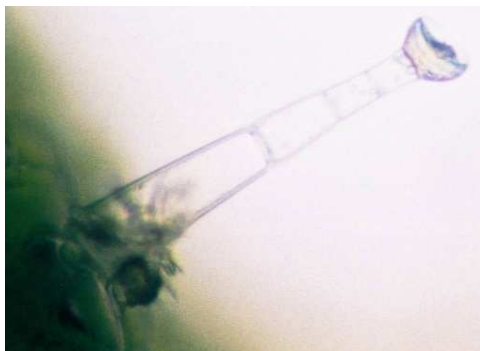


**Fig. 28** – Tricoma secretor capitado do tipo I, na epiderme inferior da folha de *Lavandula luisieri* (Rozeira) Rivas Martínez



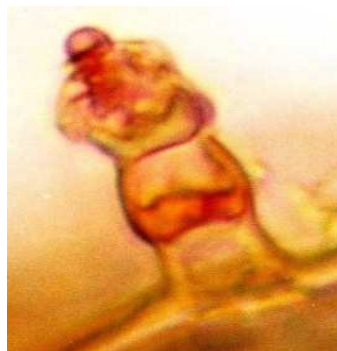
**Fig. 29** – Tricoma secretor capitado do tipo II, na epiderme inferior da folha de *Lavandula luisieri*

(m.e.v.).



**Fig. 30** – Tricoma secretor capitado do tipo III de *Geranium* sp., na epiderme inferior da folha, com cabeça circular colapsada, tomando a forma de uma taça (m.o.).

(Rozeira) Rivas Martínez (m.e.v.).

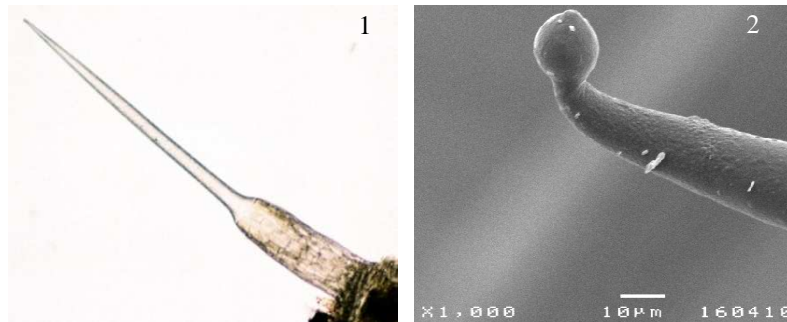


**Fig. 31** – Tricoma secretor capitado do tipo II de *Lavandula luisieri* na epiderme inferior da folha, observando-se a libertação da secreção de natureza lipídica, aqui em destaque com Sudão III (m.o.).

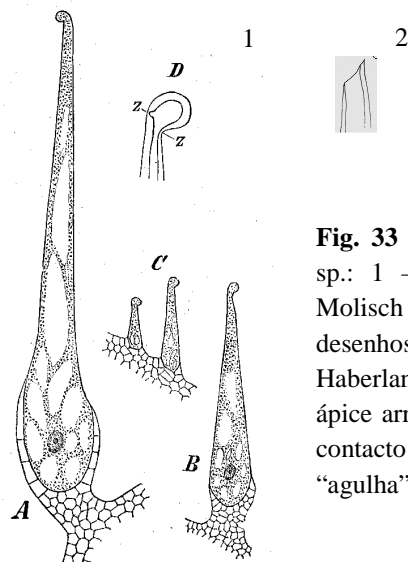
A distribuição e estrutura dos diferentes tipos de pêlos, incluindo os não secretores, ao formarem um indumento de densidade variável, permitem o desempenho de várias funções fisiológicas e ecológicas contribuindo para o controlo de temperatura e de transpiração de órgãos, em particular em folhas (Johnson 1975). É também sabido que a existência de polifenóis nestas estruturas possibilita uma protecção contra a exposição excessiva a luz solar e a radiação UV (Harborne 1993; Liakoura *et al.* 1997), para além de funcionarem como autênticas barreiras físicas e químicas, afastando agentes patogénicos e predadores (Wagner 1991; Werker 2000). Podem ainda desempenhar um importante papel na atracção de vectores polinizadores, num efeito cumulativo com antocianinas e outros polifenóis (Raven *et al.* 2005; Handley *et al.* 2005).

Entre os pêlos com acção repelente sobre os animais, é muito interessante o caso dos **pêlos urticantes**, do género *Urtica* (Figs. 32 e 33), em que um conjunto de células de parede calcificada emerge do tecido epidérmico e suporta uma célula secretora afunilada com parede celular

siliciosa, que apresenta uma base e se alonga e estreita até uma extremidade com uma pequena dilatação esférica (Fig. 32.2). Quando em contacto com um objecto, esta extremidade esférica parte-se e fica com uma forma aguçada, como autêntica agulha hipodérmica em miniatura, que penetra facilmente na pele dum animal, injectando-se neste o conteúdo irritante acumulado na célula (Fig. 33.2).



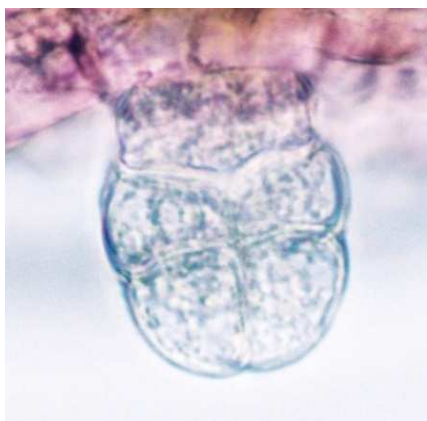
**Fig. 32** – Pêlos urticantes de *Urtica* sp.: 1 – Pêlo urticante suportado por um conjunto de células emergente do tecido epidérmico, que sustenta uma célula secretora afunilada (m.o.); 2 – pequena dilatação na extremidade da célula secretora afunilada (m.e.v.).



**Fig. 33** – Pêlos urticantes de *Urtica* sp.: 1 – esquema apresentado por Molisch (1922), com base em desenhos de Kny (A a C), e de Haberlandt (1818) (D); z - local do ápice arredondado que quebra com o contacto do animal, formando uma “agulha”, representada em (2).

Thurston & Lersten (1969) referem uma trintena de espécies com pêlos urticantes, das famílias das Urticaceae, Euphorbiaceae, Loasaceae e Hydrophyllaceae, e efectuaram uma revisão da sua morfologia e toxicologia, discutindo quais os compostos que causam a irritação.

De referir que a diversidade morfológica de tricomas secretores não se esgota nos diferentes tipos apresentados. Destacam-se ainda os tricomas secretores pluricelulares plurisseriados, observáveis em algumas espécies do género *Malva* (Fig. 34).



**Fig. 34** – Tricoma secretor plurisseriado em *Malva* sp. (m.o.).

Os tricomas secretores da vulgar esteva, *Cistus ladanifer* L., produtores de oleorresinas foram estudados por Telhada (1988), que avaliou a variação da sua densidade com a idade das folhas. Pelo menos nos períodos de maior actividade secretora, a oleorresina exsudada cobre completamente a superfície das folhas e dos caules, dando o característico aspecto peganhento que ocorre também na espécie endémica *Cistus palhinhae* Ingram, abundante no promontório de Sagres.

Estes tricomas são constituídos por 5 ou 6 células, uma basal e outra pedicelar e as restantes secretoras. Aquela autora acompanhou a génese dum tricoma secretor (Fig. 35), que se inicia com a dilatação duma célula epidérmica (A e B) e sequente divisão (C a E); as células da cabeça têm

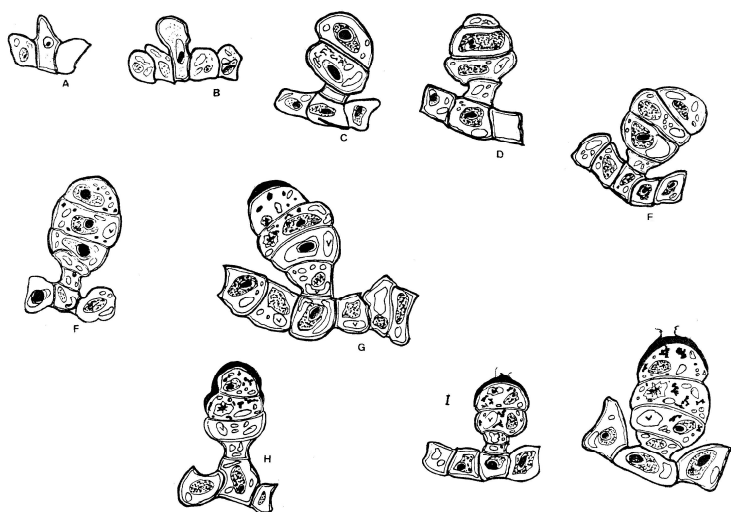
citoplasma denso, com grandes núcleos, retículo endoplasmático, liso e rugoso, desenvolvido e abundância de mitocôndrias, dictiosomas e ribossomas (F e G); a acumulação da oleorresina dá-se sob a cutícula (G e H) que acaba por sofrer ruptura (I e J), permitindo o escorrimento da secreção pela folha.

De trabalhos de autores portugueses, dão-se ainda alguns exemplos de estudos, em particular de tricomas glandulares de espécies da família Lamiaceae, *Thymbra capitata* (L.) Cav. (Fig. 36) (Rodrigues *et al.* 2006), *Mentha pulegium* L. (Fig. 37) (Rodrigues *et al.* 2009), *Teucrium scorodonia* L. (Antunes & Sevinate-Pinto 1991), *Leonotis leonurus* L. (Ascensão *et al.* 1995; Ascensão & Pais 1998) e *Plectranthus ornatus* Codd. (Ascensão *et al.* 1999).

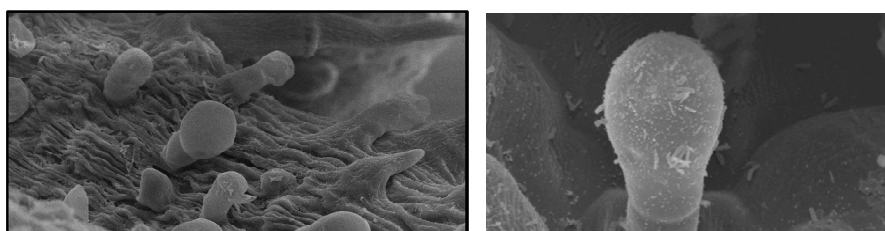
Outros estudos desses autores referem igualmente a composição química de óleos essenciais de algumas das espécies referidas. Da trintena de compostos identificados nos óleos essenciais de *Mentha cervina* L. (hortelã-da-ribeira), uma Lamiaceae endémica do Sudoeste da Península Ibérica (Rodrigues *et al.* 2008), destaca-se a pulegona, rondando os 70%, percentagem bastante estável ao longo do ano, seguida de limoneno e de isomentona, com valores da ordem dos 5%. Em *M. pulegium* encontrou-se a mesma predominância de pulegona, embora em valores inferiores e variáveis ao longo do ciclo vegetativo, 32 a 60%, seguida de mentona, 16 a 34%, de isomentona, 2 a 29%, de mentol, 0 a 12%, e de acetato de mentilo, 0 a 7% (Rodrigues *et al.* 2009). Dum modo geral, a maioria das substâncias lipofílicas associadas aos tricomas secretores são monoterpenos, sesquiterpenos e diterpenos detalhadamente especificados por Croteau & Johnson (1984) que documentaram também a sua biossíntese.

Kelsey *et al.* (1984) admitem que a abundância de terpenóides tenha uma acção de defesa das plantas contra pragas e agentes patogénicos. Estes últimos autores consideram também outros metabolitos secundários, que se encontram num grupo restrito de famílias de plantas, como flavonóides metilados e lenhanos em Zygophyllaceae, compostos fenólicos alquilados e quinonas em Hydrophyllaceae e Primulaceae, que podem ter idênticas

funções defensivas de inimigos das plantas e de árduas condições ambientais (stresse hídrico e extrema radiação); exemplificam, ainda, numerosos compostos segregados por tricomas, compostos terpenóides, fenólicos e outros, com actividade antimicrobiana, insecticidas ou repelentes, incluindo alguns que podem provocar alergias no homem. O leitor interessado no aprofundamento dos assuntos tratados neste capítulo tem, como ponto de partida, os trabalhos de Rodrigues *et al.* (2008) e de Figueiredo *et al.* (2008).



**Fig. 35** – Evolução ontogénica dum tricoma glandular de *Cistus ladanifer* L.. (Reproduzido de Telhada 1988)



os tipos de tricomas  
e tricomas tectores  
de *Thymbra capitata*.

cretor  
e foliar



### 3 - SECRETORAS EXTERNAS E INTERNAS

#### 3.1 – Células secretoras mucilaginosas, síntese granulocrina e holocrina

A maioria das mucilagens segregadas pelas plantas tem uma natureza polissacarídica, isto é polímeros de ácidos urónicos, em contraste com as mucilagens das glândulas animais, ricas em glicoproteínas (Schnepf 1974; Pinto-Ricardo & Teixeira 1977).

As mucilagens de origem vegetal são, pois, hidrofílicas, ligando-se à água, com a qual formam géis, impedindo deste modo a sua evaporação.

A produção de mucilagens, frequente em estruturas secretoras externas, pode também surgir em camadas interiores, em células isoladas como idioblastos mucilaginosos.

As células vegetais secretoras destes compostos têm parede celular primária, um citoplasma denso, com numerosas mitocôndrias, um retículo endoplasmático desenvolvido e um aparelho de Golgi com muitos dictiossomas, intervenientes directos na síntese de mucilagens. Estas não são segregadas para o exterior; acumulam-se no interior das células ou, por vezes, ficam retidas em vesículas mucilaginosas que migram para a periferia do citoplasma. Este tipo de formação e acumulação de mucilagens é **granulocrino**. Pode acontecer que, à medida que se verifica a acumulação de substâncias mucilaginosas, o protoplasma diminua o seu volume, podendo posteriormente ocorrer a sua degeneração e conseqüente morte celular, ficando apenas as mucilagens retidas, ocupando todo o espaço; este tipo de formação diz-se **holocrino**.

As glândulas mucilaginosas das plantas carnívoras, anteriormente abordadas, pertencem ao primeiro grupo de estruturas secretoras de mucilagens, de síntese granulocrina.

A maioria das plantas suculentas, conhecidas pela sua capacidade de

retenção de água, apresenta os dois tipos de síntese e acumulação de mucilagens, as de síntese granulocrina, distribuídas pela periferia de células dos tecidos epidérmicos (Fig. 38.1) e parenquimatosos, e as de síntese holocrina, acumuladas em espaços intercelulares, estes mais comuns entre células do parênquima clorofilino (Mauseth 2001).

Alguns exemplares da família Malvaceae são reconhecidos pela síntese e acumulação de mucilagens, em células do tecido epidérmico, que podem ser evidenciadas através de um teste histoquímico (Fig. 38.2), com o recurso a Vermelho de Ruténio (Johansen 1940; Costa 2001).

Também nas raízes, no tecido da coifa, existem duas ou três camadas de células periféricas, altamente especializadas na secreção de mucilagens que envolvem o ápice radicular (Fig. 39), actuando como um lubrificante.



**Fig. 38** – Tecido epidérmico de folha de *Aloe* sp. (1) e de *Malva* sp. (2) com diferente distribuição de mucilagens, evidenciadas pelo teste histoquímico do Vermelho de Ruténio.

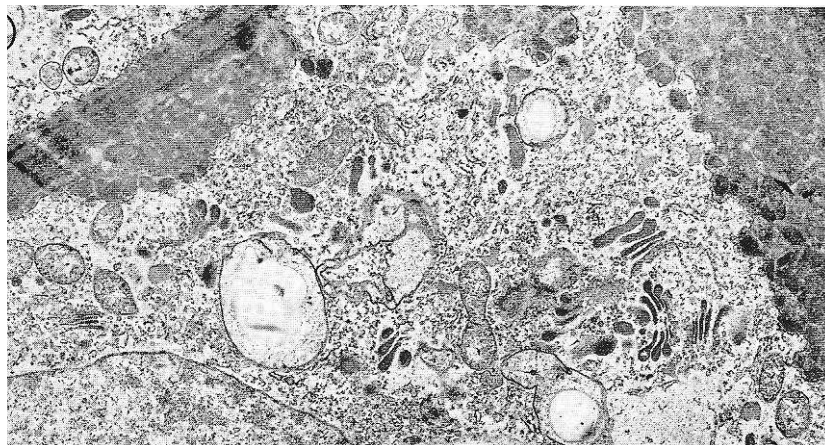


**Fig. 39** – Extremidade de raiz de *Lavandula pedunculata* (Miller) Cav., com o ápice envolvido pelo tecido da coifa, rico em mucilagens, evidenciadas pelo teste histoquímico do Vermelho de Ruténio.

Muitos dos estudos sobre a secreção da coifa das raízes foram efectuados com plantas de milho, *Zea mays* L., e revistos por Dumas *et al.* (1974-1976). Possíveis funções, com implicações agronómicas, das mucilagens e de outras substâncias exsudadas pelas raízes têm sido largamente discutidas e reunidas em Moreira (2010): compreensivelmente, tem sido considerado que a mucilagem produzida na coifa contribui para a protecção do meristema apical e para a facilitação da penetração da raiz por entre as partículas do solo; o envolvimento da zona apical da raiz pelas mucilagens pode, ainda, ter como consequência a imobilização de certos iões tóxicos para a raiz, a protecção das células da raiz em períodos curtos de dissecação e a criação dum meio favorável a microrganismos benéficos, como bactérias das nodosidades das leguminosas ou os fungos das micorrizas (Barlow 1975).

Estas mucilagens radiculares são polissacáridos altamente hidratados contendo uma elevada proporção de fucose, galactose e glucose e pequenas quantidades de manose, xilose, arabinose e ácidos galacturónico e glucurónico (Esau 1985). Embora essas células secretoras se mantenham isoladas na coifa e não formem uma glândula distinta, elas podem produzir elevadas quantidades de mucilagens. Foi estimado que o peso seco da mucilagem, depositado no solo durante o desenvolvimento duma seara de trigo, equivalia ao peso seco do grão produzido.

Os aspectos citológicos destas células mucilaginosas das raízes são exemplificados na Fig. 40, em que se observa a sinuosidade do plasmalema acompanhando as invaginações da parede, características das células de transferência.



**Fig. 40** – Célula secretora da coifa da raiz de *Zea mays* L. (m.e.t., x 7000), mostrando dictiossomas hipertrofiados e material de segregação bem contrastados; alguns amiloplastos e mitocôndrias estão presentes; a forma sinuosa do plasmalema está relacionada com a acumulação de produtos secretórios. (Reproduzido de Dumas *et al.* 1974-1976)

Na parte aérea doutras plantas, encontram-se pêlos glandulares segregando mucopolissacáridos, como em *Tradescantia* sp. e nas ócreas de *Rumex* sp. e de *Rheum* sp.

Também nas células epidérmicas de muitas sementes acumulam-se mucilagens entre o plasmalema e a parede celular, ou em vacúolos, que aumentam de volume consideravelmente, com o humedecimento e que parecem ter influência no estabelecimento das plantas (Fahn 1979a).

Na superfície abaxial das folhas de certas plantas aquáticas, encontram-se estruturas multicelulares que servem para a absorção de água e sais

minerais, denominadas por autores germânicos “*hydropoten*”. Na interpretação de Wilkinson (1979) estas plantas, enquanto muito jovens, possuem pêlos secretores de mucilagem que sofrem abscisão muito cedo, ficando as células remanescentes com aquelas funções de absorção. Observações destas células, em *Nymphaea* e *Nuphar*, mostraram características de células de transferência.

Mucilagens surgem também nos curiosos nódulos bacterianos nas folhas de mais de quatrocentas espécies de três gêneros de Rubiaceae e um gênero de Mirsinaceae, cuja morfologia e desenvolvimento foram revistos por Lersten & Horner (1976) que discutem o tipo de simbiose destas estruturas. As bactérias multiplicam-se em espaços intercelulares das gemas cheias de mucilagem segregada por glândulas. As bactérias entram nas câmaras subestomáticas nas Rubiaceae, ou nos hidátodos periféricos nas Mirsinaceae, e estabelecem nos espaços intercelulares colônias de curta duração que morrem antes da expansão completa da folha.

Aos tricomas, simples ou dendróides, que se encontram em estípulas jovens de Rubiaceae, cujas mucilagens produzidas preenchem os espaços entre os primórdios foliares e o ápice caulinar, têm sido denominados “colleters”, termo derivado de palavra grega, significando cola (Esau 1965).

Outro grupo interessante de secreções de natureza mucilaginosa é o das gomas de origem traumática. Ocorre em muitas *Acacia*, produtoras de goma-arábica, cuja utilização e comercialização se refere adiante (Fahn 1979a).

Na família Rosaceae, por exemplo nas cerejeiras, pessegueiros e damasqueiros, são frequentes as árvores sofrerem de gomoses, que se apresentam no floema e no ritidoma, devido a proliferação de células em núcleos, contendo uma matéria viscosa que são exsudadas para o tronco e ramos e, por vezes, para os frutos, podendo depauperar as árvores. Atribuem-se-lhe diversas causas, solo muito húmido e demasiado impermeável, ferimentos acidentais, ou ainda ataques de fungos ou insectos da madeira (Bovey *et al.* 1979).

### 3.2 – Osmóforos

Os osmóforos são glândulas florais que sintetizam compostos voláteis, responsáveis por muitos dos agradáveis odores sentidos na proximidade de algumas plantas em floração. Estas estruturas secretoras podem localizar-se em diferentes partes florais, em células da epiderme e/ou do mesófilo de pétalas, sépalas, estames e estigmas, como acontece, por exemplo, em algumas espécies dos géneros *Rosa* (Dobson *et al.* 1990) e *Ranunculus* (Bergström *et al.* 1995), *Asphodellus* (Sawidis *et al.* 2008) e *Boronia* (MacTavish & Menary 1997), respectivamente. Essa possível localização interna leva a que, para alguns autores (Effmert *et al.* 2005), os osmóforos não sejam considerados estruturas secretoras externas. Na presente publicação, como se firmou no cap. 1.3, consideram-se os osmóforos estruturas externas e internas.

Alguns autores (Bergougnoux *et al.* 2007; Vogel 1962) consideram os osmóforos específicos da família Orchidaceae. Nestas plantas as fragrâncias são emitidas por estruturas morfológicamente diferenciadas e muito complexas, consistindo num tecido glandular interno, situado entre os feixes vasculares e a epiderme superior de pétalas e cujas células são ricas em amido; o odor emitido deve-se a um exsudado sintetizado no retículo endoplasmático e excretado através do plasmalema, após o que se formam poros na cutícula, permitindo a sua saída.

O estudo da estrutura dos osmóforos do labelo de orquídeas espontâneas, *Ophris fusca* Link e *O. lutea* (Gouan) Cav. mostrou que eram constituídos por células epidérmicas secretoras, grandes e de parede lisa, papilas com forma abobadada ocorrendo nas margens e na região distal da superfície abaxial do labelo, e por duas ou três camadas de células parenquimatosas subsecretoras (Ascensão *et al.* 2005).

A fragrância em muitas flores é devida à presença de compostos voláteis de natureza terpénica, embora possam encontrar-se ainda outros tipos de componentes. Por exemplo, em plantas da família das Araceae apontaram-se

aminas e amônia (Dumas (1984b). Nalgumas espécies estas substâncias foram identificadas conjuntamente com terpenos tendo sido assinalado um certo ritmo da emissão de odores, especialmente noturna, nas flores que abrem de noite. Aquele autor sublinha que as substâncias odoríferas libertadas variam segundo as espécies vegetais e que a sua fluorescência, sob a radiação ultravioleta solar, as tornam visíveis para os insectos polinizadores. Os osmóforos de certas orquídeas poderiam libertar substâncias atractivas para os polinizadores Apoidea machos, análogas a certas feromonas e que, também, as fêmeas seriam atraídas pelo brilho característico dos produtos acumulados nos osmóforos, comparável ao dos machos da mesma espécie (Dumas 1984b).

Vogel (1990) caracterizou os osmóforos como tendo grandes células epidérmicas papilosas e arejamento interno devido a espaços intercelulares.

Na maioria dos casos, quando são produzidos aromas ao nível das flores, a epiderme das pétalas está envolvida na sua difusão (Effmert *et al.* 2005). Em muitas plantas, nomeadamente no género *Rosa*, a epiderme superior das pétalas apresenta células cónicas papilosas (Figs. 41.1 3 41.2), enquanto na epiderme inferior as células são achatadas. As primeiras parecem estar envolvidas na melhor difusão dos raios solares, contribuindo também para uma maior atractividade das flores (Kay *et al.* 1981). Alguns autores defendem que a forma cónica dessas células também favorece a difusão de compostos (Glover & Martin 2002). Bergougnoux *et al.* (2007) mostraram que, ao contrário do que se pensava, os dois tipos de células da epiderme das pétalas, papilosas e achatadas, estão envolvidos na síntese e armazenamento de compostos voláteis (Fig. 41.3). Recorrendo ao reagente de Nadi é possível inferir a natureza terpénica desses compostos localizados em pequenas vesículas (Fig. 41.4).

Noutros casos, não são evidentes estruturas especiais responsáveis pela fragrância das flores, parecendo as substâncias voláteis serem libertadas por emissão difusa, a partir de células de lobos petalóides, como o verificado em *Myrabilis jalapa* L. (Nyctagnaceae) por Effmert *et al.* (2005). Estes autores identificaram que, entre vários constituintes, os monoterpenos estão

presentes e (*E*)- $\beta$ -ocimeno é o componente com maior fragrância. Langenheim (1981) cita diversos trabalhos sobre os monoterpenos identificados nas fragâncias de leguminosas, referindo cerca de quarenta destes compostos identificados nos óleos essenciais florais, como por exemplo o ocimeno, o mirceno e o limoneno.

A função atribuída aos osmóforos, naturalmente, é a atracção de insectos para a polinização.

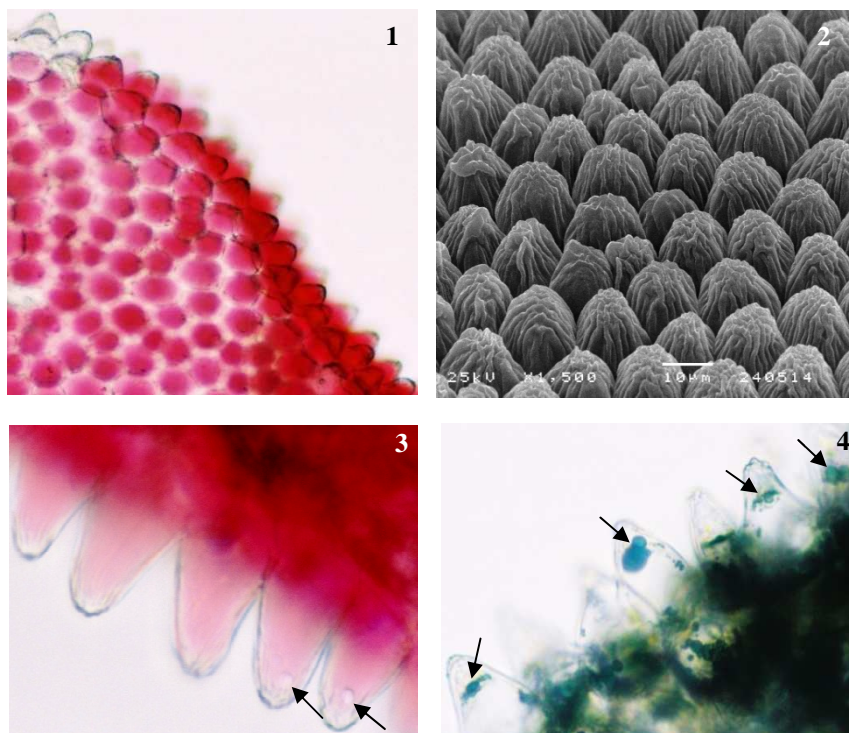
Sazima *et al.* (1993) relataram a estrutura anatómica nos elaborados conectivos das anteras de *Cyphomandra* (Solanaceae) que produzem perfume como uma recompensa floral para abelhas.

A atracção dos insectos parece ser, em muitas espécies, também devida às cores das peças florais. Vários estudos mostraram diferentes padrões de reflectância ultravioleta que funcionarão como guias de reconhecimento e orientação dos insectos na procura do néctar, permitindo a polinização entomófila. A identificação dos pigmentos das peças florais de numerosas espécies das Papilionoideae e a sua influência na biologia da reprodução foram detalhadamente revistas por Kay (1987) e um pequeno grupo de flavonóides parece estar envolvido na absorção ultravioleta.

Flavonas, flavonóis, flavanonas, antocianinas, chalconas e auronas, são os flavonóides principais responsáveis pela pigmentação de flores nas angiospérmicas, com a aparente função especial de atrair agentes polinizadores. Presentes, também, em células epidérmicas, onde asseguram protecção contra os efeitos da radiação ultravioleta, conferem resistência contra alguns agentes patogénicos e contribuem para afastar herbívoros.

O estudo de estratégias de espécies para a instalação de grandes populações, com carácter infestante, mostrou a influência positiva, na atracção de insectos polinizadores, das flores odoríferas, capazes de reflectir o ultravioleta e o azul (Mulligan & Kevan 1973).





**Fig. 41** – Epiderme superior de pétala de *Rosa* sp.: 1 – células cónicas papilosas, osmóforos, com vacúolo corado naturalmente com antocianinas (m.o.); 2 – pormenor de osmóforos de superfície estriada (m.e.v.); 3 – pormenor de osmóforos, com armazenamento de compostos (setas) (m.o.); 4 – natureza terpénica dos compostos armazenados (setas), aqui evidenciada com o Reagente de Nadi.



## 4 – ESTRUTURAS SECRETORAS INTERNAS

### 4.1 – Células secretoras ou idioblastos

As estruturas secretoras internas mais simples apresentam-se como células isoladas ou grupos de células, por vezes de maior dimensão. São designados de **células secretoras** ou **idioblastos** e podem encontrar-se em todos os órgãos e estruturas, quer vegetativas quer reprodutoras, e por isso têm importância taxonómica (Setoguchi *et al.* 1993; Foster 1956). Diferenciam-se dos restantes elementos celulares que as rodeiam pela sua forma e conteúdo diversificado que pode englobar diversos cristais, mucilagens, taninos e óleos. A natureza química do seu conteúdo serve de base à sua classificação, para cuja ordem se segue a sua aparente complexidade.

Anteriormente já se fez referência à produção de mucilagens, frequentemente também em estruturas secretoras externas, atendendo ao seu processo de síntese e acumulação.

#### 4.1.1 – Células com inclusões minerais

A observação de inclusões celulares minerais, vulgarmente designadas de cristais, é comum, quer em células de parênquima, quer em células epidérmicas, semelhantes às restantes células desses tecidos ou, por vezes, consideravelmente modificadas.

Para muitos autores é discutível considerar as células ricas em substâncias minerais como estruturas secretoras. Uma das substâncias minerais mais vulgarmente depositadas é o oxalato de cálcio, em diferentes formas de cristalização, consoante o grau de hidratação do composto, formas isoladas ou associadas, tomando diferentes designações (Costa 2001): formas poliédricas isoladas, cristais prismáticos (Fig. 42), ou aglutinados em forma de estrela múltipla, as **drusas** (Fig. 43); formas aciculares isoladas ou

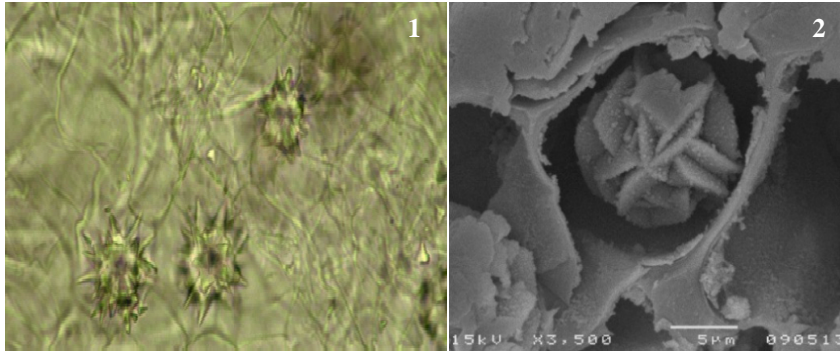
dispostas em molhos com os elementos paralelos entre si, **ráfides** (Fig. 44), ou dispostos radialmente, **esferocristais** (Fig. 45). Por vezes ainda acumulam-se numa célula numerosos cristais pequenos, com um aspecto de poeira ou areia. As células em que se formam os cristais podem morrer depois da sua deposição completada (Esau 1965).

Nalguns casos, a acumulação de ráfides de oxalato de cálcio tem sido observada em vacúolos de células de parênquima, onde também se acumulam grandes quantidades de mucilagens (Bouchet 1980). Tal é observado, por exemplo, em folhas de plantas suculentas, como *Aloe* sp. e *Agave* sp.

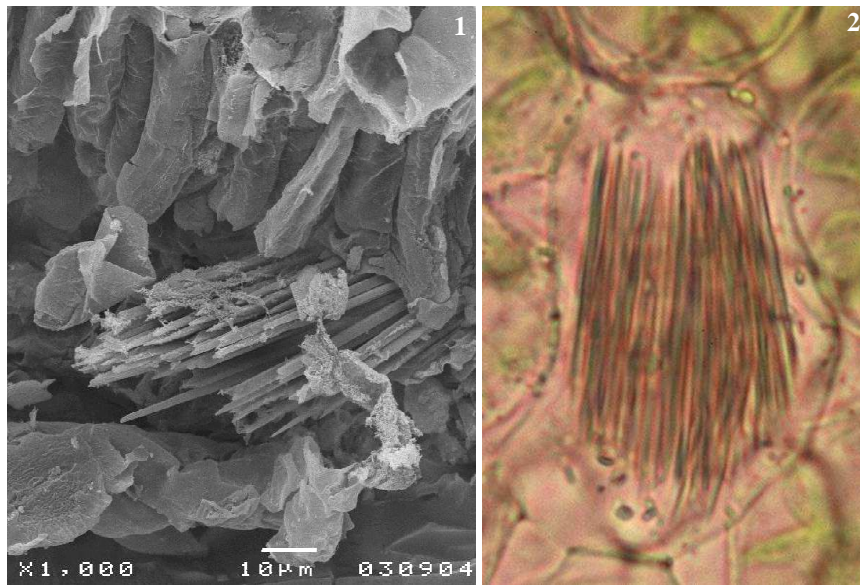
Franceschi & Horner (1980) e Franceschi (2001) apresentaram uma ampliada revisão sobre a formação dos cristais de oxalato de cálcio e suas possíveis funções.



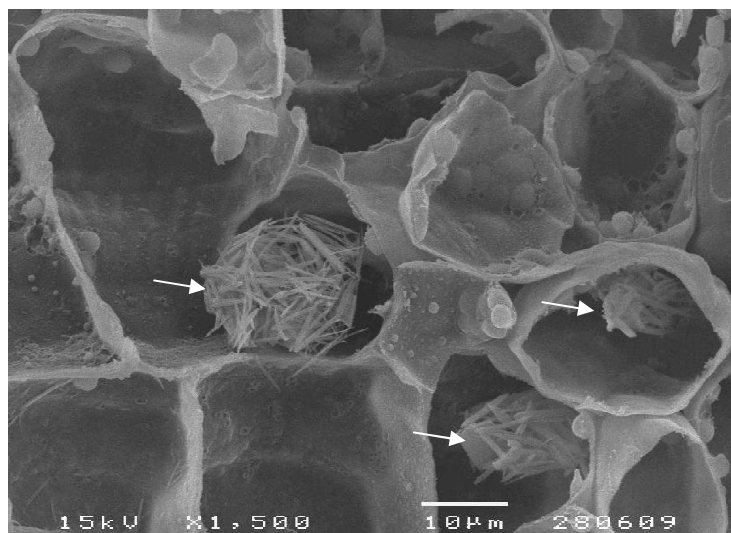
**Fig. 42** – Cristais de oxalato de cálcio prismáticos (setas) nas células de parênquima do pecíolo de folha de *Ficus elastica* Roxb. (m.e.v.).



**Fig. 43** – Drusas: 1 – células de parênquima do pecíolo de folha de *Hedera* sp. (m.o.); 2 – célula do parênquima do caule de *Tamarix* sp. (m.e.v.).



**Fig. 44** – Ráfides, com elementos dispostos paralelamente, em células de parênquima clorofilino de folha de *Tradescantia* sp.: 1 – m.e.v.; 2 – m.o.



**Fig. 45** – Ráfides com elementos dispostos radialmente, formando esferocristais (setas), em *Sideritis* sp. (m.e.v.).

Várias acções têm-lhe sido atribuídas. Há evidência de que a síntese do oxalato está relacionada com o balanço iónico, pelo que, os seus cristais podem ser a manifestação de um esforço para a manutenção de um equilíbrio iónico. Em muitas plantas, o oxalato não é metabolizado ou é-o muito lentamente, sendo considerado um produto final do metabolismo; os idioblastos de cristais podem corresponder à remoção de ácido oxálico que se estaria a acumular em quantidades tóxicas. Por outro lado, a formação dos idioblastos está dependente da disponibilidade do cálcio e, sob condições de stress deste elemento, os cristais podem ser reabsorvidos, indicando uma função de reserva. Finalmente, tem também sido sugerido que os cristais actuam como estruturas de suporte ou como meios protectores contra animais pela sua toxicidade (Molano-Flores 2001).

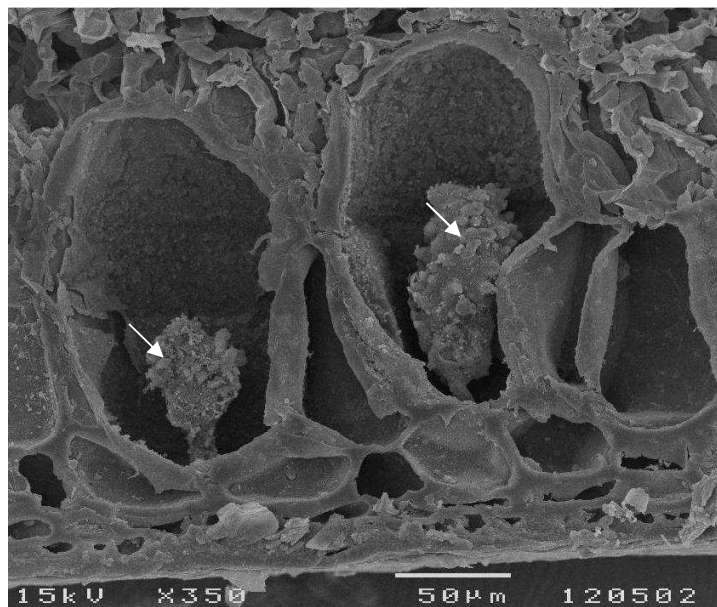
A presença de cristais de oxalato de cálcio, cuja cristalografia nas plantas foi abordada por Frey-Wyssling (1981), tem sido considerada como um caracter taxonómico e vários trabalhos, sobre Angiospérmicas, destacam

esse aspecto (Stace 1989; Prychid & Rudall 1999; Ilarslan *et al.* 2001; Nakata 2003).

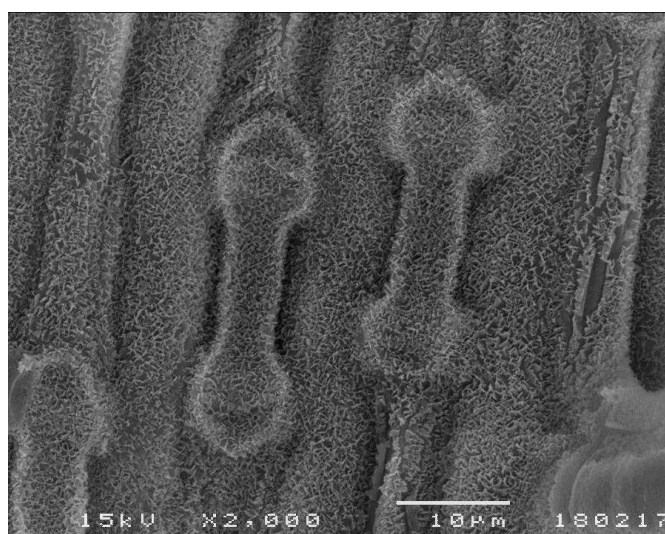
A precipitação de carbonato de cálcio toma a designação de **cistolitos** e ocorre geralmente em células do tecido epidérmico ou subepidérmico, vulgarmente chamadas de **litocistos**. Estes depósitos ocorrem frequentes nas Urticales e são utilizados como caracter sistemático, de acordo com a forma e posição em que se apresentam (Groult 1999; Dickison 2000). Também são muito vulgares no género *Ficus* (Fig. 46).

Os cistolitos tomam como formas mais frequentes a esférica, a baciliforme e a fusiforme, e surgem solitários ou aos pares e encontram-se suspensos no interior do litocisto por meio de um pedúnculo, de natureza celulósica. Groult (1999) relaciona a forma, dimensão, densidade e orientação destes cristais com a nervura central e a presença dos mesmos nas faces adaxial e abaxial e considera estes cristais como caracter diferenciador no género *Pilea* (Urticaceae). O número e dimensão dos cistolitos podem estar relacionados com defesas contra a herbivoria e com os mecanismos de retirada de excesso de cálcio absorvido do solo (Metcalf & Chalk 1983), também já referidos para os cristais de oxalato de cálcio. Tal como acontece para o oxalato de cálcio, estas estruturas resultam de depósito de substâncias que de outro modo seriam tóxicas para a planta.

A maioria das Poaceae apresenta depósitos de sílica ao nível do lúmen das células epidérmicas, formando **fitólitos**, também designados vulgarmente de **corpos de sílica** (Fig. 47). Nalgumas espécies desta família a sílica constitui 2 a 6 % do seu peso seco, o que é muito superior ao encontrado na maioria das Dicotiledóneas (Russel 1961). As formas destes cristais são muito variadas, sendo mesmo caracteres diferenciadores (Kaufman *et al.* 1985) e a sua presença torna as plantas um pouco abrasivas, sendo que a sua função estará relacionada com herbivoria (Hunt *et al.* 2008) e o aumento de resistência, pois conferem maior suporte em órgãos pouco lenhificados (Antunes & Sevinate-Pinto 2006).



**Fig. 46** – Cistolitos em células da hipoderme da folha de *Ficus elastica* Roxb. (setas) (m.e.v.).

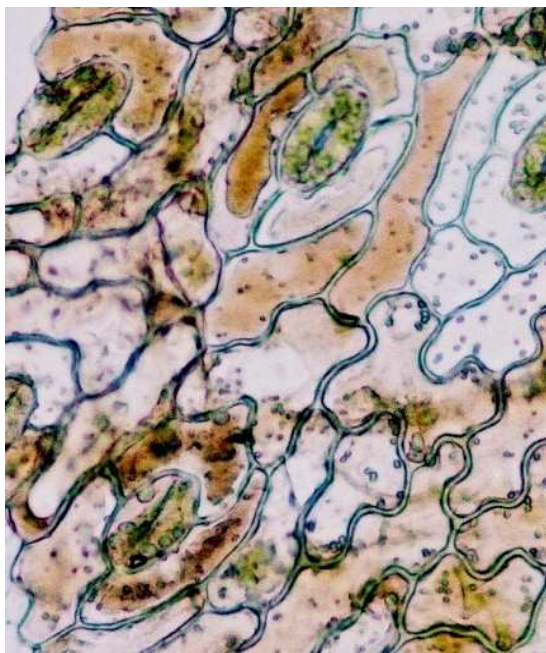


**Fig. 47** – Depósitos de sílica ao nível das células epidérmicas de *Aristida cardosoi* Cout. (m.e.v.).



#### 4.1.2 – Células taniníferas

A acumulação de taninos ocorre ao nível dos vacúolos celulares de células de diferentes tecidos, desde a epiderme (Fig. 48) até ao parênquima medular, tratando-se provavelmente de uma secreção que envolve transporte activo. Alguns autores, ao se referirem a este tipo de células secretoras, falam em células taniníferas (Fahn 1990). Para outros, estas células com acumulação de taninos não devem ser consideradas como estruturas secretoras, tratando-se de produtos do metabolismo secundário, cuja síntese decorre do seu funcionamento regular.



**Fig. 48** – Tecido epidérmico inferior de lóbulo de folha de *Pterium* Desv, após teste histoquímico com dicromato de potássio, evidenciando, pela cor castanha, a presença de taninos nos vacúolos (m.o.).

#### 4.1.3 – Células oleíferas

As secreções lipofílicas podem ocorrer em células secretoras internas – **células oleíferas** – que alguns autores designam por **elaióforos**, ou **elaiodocos** (Morais-Silva 1952).

As **células oleíferas** são bastante comuns e distinguem-se das outras pelo seu citoplasma denso, devido à presença de substâncias de natureza lipídica.

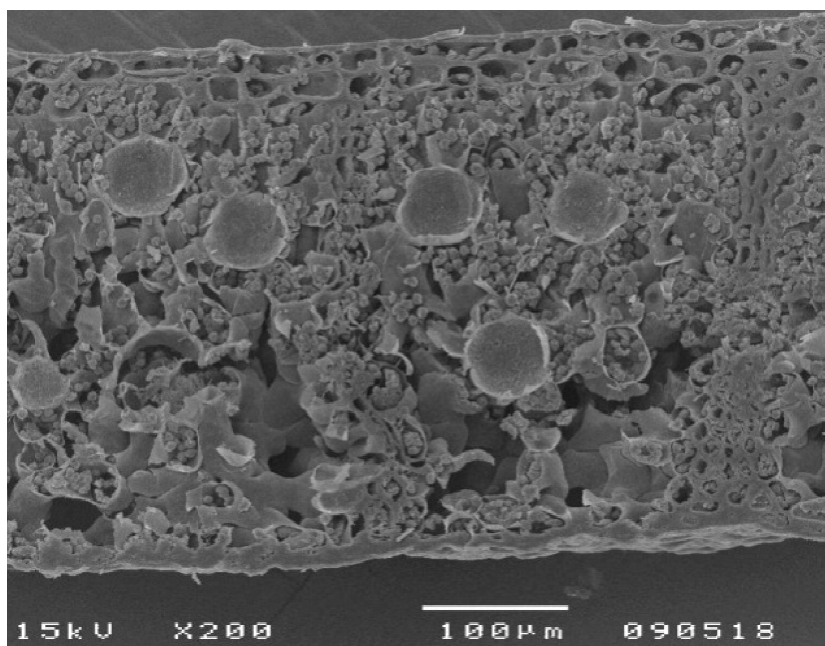
Estudos ultra-estruturais mostram que se desenvolvem muito cedo durante a ontogenia de estruturas vegetativas e reprodutivas, passando por três fases de desenvolvimento: i) células com parede celular primária, citoplasma translúcido e plastos sem tilacoides; ii) depósitos de suberina, interiores à parede celular primária, e citoplasma sem alterações; iii) depósitos adicionais de celulose, internos à camada de suberina, onde aparecem protuberâncias em forma de sino, a chamada cúpula, a que mais tarde se podem ligar os corpos oleosos (Bakker & Gerritsen 1990). Esta ultra-estrutura dos idioblastos oleosos verifica-se em várias plantas e em alguns casos os lípidos podem aparecer dispersos no citoplasma ou agrupados nos plastos, formando elaioplastos. Posteriormente pode ocorrer a degeneração das células, permanecendo contudo as aglomerações de lípidos, ligadas à cúpula (Mariani *et al.* 1989; Baas & Gregory 1985; Maron & Fahn 1979). Estruturas secretoras deste tipo podem ser encontradas em todos os órgãos das plantas, como nas cascas dos caules e folhas de Magnoliaceae (Fig. 49) e de Lauraceae (Maron & Fahn 1979).

Também em algumas sementes, quer no endosperma quer nos cotilédones, encontram-se células oleorresinosas, como, respectivamente, as de *Ricinus* sp. e nas do amendoim, *Arachis hypogaea* L. e o mesmo se verifica no rizoma de gengibre, *Zinziber officinale* Roscoe.

Rodriguez-Saona & Thrumble (2000) verificaram que aproximadamente 2% das células do mesocarpo do fruto do abacate, *Persea americana* Mill. era constituído por células de óleo. Foram também observadas células de

óleo semelhantes nas folhas, caules e raízes da mesma planta. Outros estudos indicam uma composição única do óleo deste fruto, apontando para a presença de compostos de natureza terpénica. Também nos órgãos de *Magnolia* sp., referenciados anteriormente, foram identificadas lactonas sesquiterpénicas (Ganzera *et al.* 2001).

A função das secreções lipofílicas, como de compostos terpénicos, nem sempre está bem esclarecida. Em muitos casos, admite-se que tenham acção defensiva por serem repelentes para insectos e outros animais e, noutros, actuem em sentido oposto como atractivos com vantagens para a polinização. Efeitos alelopáticos, ou seja, interferência prejudicial na fisiologia de plantas vizinhas, têm sido estudados em muitas plantas como se desenvolve em 5.3.6.



**Fig. 49** – Células de óleo localizadas ao nível do parênquima clorofilino de folhas de *Magnolia* sp. (m.e.v.)

## 4.2 - Câmaras ou bolsas secretoras

O processo de formação de estruturas secretoras internas – **câmaras** ou **bolsas** (forma mais ou menos globosa) e **canais** (forma cilíndrica) –, acumulando substâncias lipofílicas, tem sido largamente discutido e já foi abordado anteriormente. Diversos autores, em especial brasileiros, utilizam o termo **cavidades** secretoras, em vez de câmaras ou bolsas.

Lembra-se que na formação de câmaras secretoras esquizogêneas, uma célula inicial sofre divisões sucessivas, originando um pequeno meato entre as células resultantes, que sofrem novas divisões e originam uma câmara. Esta é geralmente delimitada por 2 camadas de células em que a camada interna segrega os compostos que se acumulam no interior da câmara, propriamente dito.

No processo lisigêneo as glândulas podem formar-se como resposta a lesões, ocorrendo a lise completa de algumas células que ficam rodeadas por outras, não inteiramente desintegradas; as secreções originam-se nas células antes da sua desintegração.

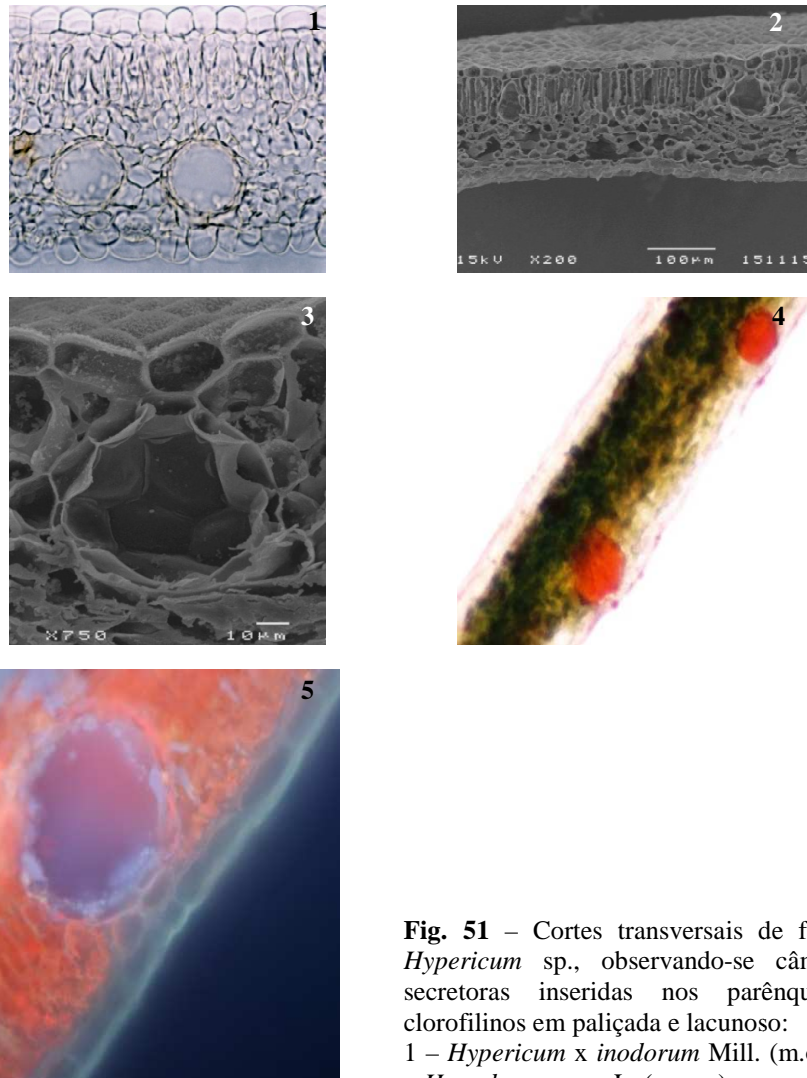
Em *Hypericum* sp., observam-se diferentes tipos de estruturas glandulares (Metcalf & Chalk 1950; Fahn 1979a; Bottega *et al.* 1999; Ciccarelli *et al.* 2001a; Maggi *et al.* 2004), (Figs. 50, 51.1 e 51.2), que são o local de síntese e acumulação de diferentes metabolitos a que são atribuídas algumas actividades biológicas importantes (Bombardelli & Morazzoni 1995; Nahrstedt & Butterweck 1997). Em algumas espécies deste género as câmaras secretoras podem ser translúcidas e escuras (Fig. 50). As primeiras predominam nas folhas, são pouco cutinizadas e em corte transversal vemos que são cavidades delimitadas por uma camada de células achatadas de parede celular fina, envolvida por uma outra camada de células menos achatada e de parede celular mais espessa (Fig. 51.3).



**Fig. 50** – *Hypericum perforatum* L.: folha seca, vista de face, evidenciando-se numerosas câmaras secretoras translúcidas no limbo e câmaras secretoras escuras (setas) na margem foliar

A secreção acumulada no interior destas estruturas reage positivamente em testes histoquímicos dirigidos a alguns compostos de natureza lipofílica e hidrofílica, tais como lípidos totais (Fig. 51.4), óleos essenciais e mucilagens (Maggi *et al.* 2004). A presença de flavonóides também foi detectada em autofluorescência, sob luz ultravioleta, sobretudo em glândulas mais superficiais (Fig. 51.5). É sabido que a acumulação destes compostos na superfície foliar é importante na protecção à radiação ultravioleta (Harborne 1993) e a sua associação com outros compostos, nomeadamente terpenóides já foi assinalada em algumas Lamiaceae (Bisio *et al.* 1999).

Para Curtis & Lersten (1990) o modo predominante de formação das câmaras translúcidas em *Hypericum* é o esquizogéneo, enquanto as câmaras escuras, nódulos de cor preta ou avermelhada, constituídos por um aglomerado de células de citoplasma denso e granular rodeado por uma camada de células achatadas, apresentam um modo de formação misto, esquizolisigéneo (Curtis & Lersten 1990) ou muito mais complexo (Cicarelli *et al.* 2001b), envolvendo um transporte activo, a chamada secreção ecrina (Onelli *et al.* 2002).

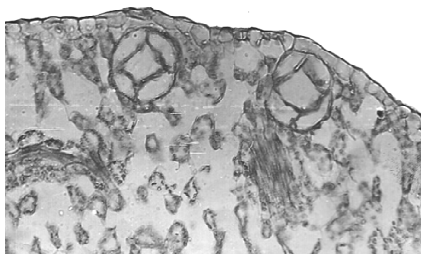


**Fig. 51** – Cortes transversais de folhas *Hypericum* sp., observando-se câmaras secretoras inseridas nos parênquimas clorofilinos em paliçada e lacunoso:  
 1 – *Hypericum x inodorum* Mill. (m.o.); 2 – *H. androsaemum* L. (m.e.v.);

3 – *H. androsaemum* L. (m.e.v.), pormenor de câmara secretora, delimitada por uma camada de células achatadas, envolvida por uma outra camada de células não achatadas; 4 – *H. grandifolium* Choisy, corte não fixado, submetido ao teste histoquímico de Vermelho de Sudão III, para detecção de lípidos totais, resultado positivo, coloração vermelha; 5 – *H. calycinum* L. corte não fixado, microscopia de

fluorescência, lâmpada de UV, emissão de autofluorescência azul, característica da presença de flavonóides.

Vários autores referem que o processo de formação das câmaras secretoras em Myrtaceae será o processo esquizogéneo (Carr & Carr 1970; Brocheriou 1976), como em *Eucalyptus globulus* Labill, onde são abundantes câmaras nas folhas (Costa 1975), cujo início da formação é documentada na Fig. 52.



**Fig. 52** – Câmaras secretoras da folha de *Eucalyptus globulus* Labill. em formação. (Reproduzido de Domingos 1954)

A distribuição das glândulas estudada em numerosas espécies do género *Eucalyptus* (Carr & Carr 1969), tem interesse taxonómico. Encontram-se, ainda, glândulas na medula de algumas espécies e no floema secundário ou no súber, noutras espécies; a sua formação começa logo nos cotilédones e no hipocótilo num estágio de desenvolvimento do embrião muito inicial, embora a secreção de óleo essencial só se dê, durante a germinação, quando os cotilédones se expandem e separam um do outro e se tornam verdes (Carr & Carr 1970).

Nas Rutaceae o processo de formação não parece ser o mesmo em diferentes géneros e várias hipóteses têm sido colocadas, mesmo dentro de um mesmo género, como em *Citrus* sp. onde os três processos de formação são considerados nas câmaras secretoras das folhas. Também em *Ruta chalepensis* L., idêntico problema se coloca, mas estudos de microscopia óptica e electrónica de transmissão apontam para um processo inicialmente

esquizogénico passando posteriormente a um processo lisigéneo (Antunes 1985).

A sequência da formação duma câmara de *Citrus deliciosa* Ten. foi descrita por Bosabalidis & Tsekos (1982a), mostrando que a abertura do espaço intercelular central é lisigénea; a cavidade parece iniciar-se pela destruição duma simples célula central que progressivamente se estende a outras células vizinhas, constituindo-se um espaço intercelular central com reminiscências das células destruídas e que se enche posteriormente de óleos essenciais. Os autores consideram que as duas células iniciais vão dar origem, uma à glândula e a outra a uma espécie de pedestal. Bosabalidis & Tsekos (1982b) discutem e defendem que os óleos compostos por terpenos são formados em plastos, e observaram a presença de estruturas, denominadas lomassomas<sup>1</sup>, lembrando configurações semelhantes a mielina ao longo das paredes das células secretoras aparentemente relacionadas com o movimento apoplástico das substâncias segregadas; estas estruturas provavelmente estão ligadas a transporte de enzimas líticas para a dissolução da matrix não celulósica de paredes resultando na formação dum sistema capilar entre as microfibrilas.

A composição química das secreções é geralmente muito complexa. A título de exemplo, refere-se que a análise dos óleos essenciais nas estruturas secretoras no mesófilo das folhas e na região cortical dos pecíolos da *Rustia formosa* (Cham. & Schldl.) Klotzsch, espécie da família Rubiaceae, evidenciou um complexo de, pelo menos, 75 componentes, mormente de composição sesquiterpenóide (Vieira *et al.* 2001).

---

<sup>1</sup> Estruturas membranosas, frequentemente contendo membranas internas, localizadas entre o plasmalema e a parede de células.



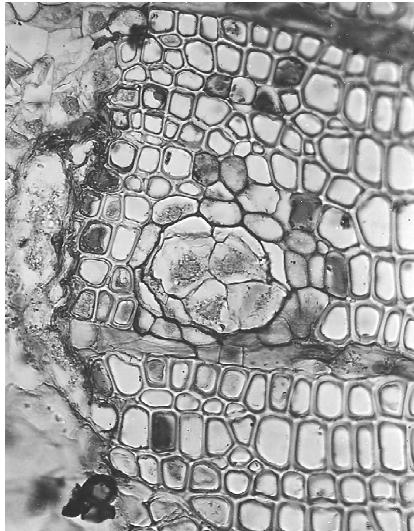
### 4.3 - Canais secretores

Quando a formação de estruturas secretoras esquizogéneas se verifica numa fiada de células, resulta a formação de um canal secretor constituindo-se então espaços tubiformes, orientados no sentido do maior eixo dos órgãos. São observáveis em várias plantas como *Hypericum* (todos os órgãos, menos folhas) (Bottega *et al.* 1999; Ciccarelli *et al.* 2001a) e em exemplares de Pinaceae, Myrtaceae e Rutaceae (Costa 2001).

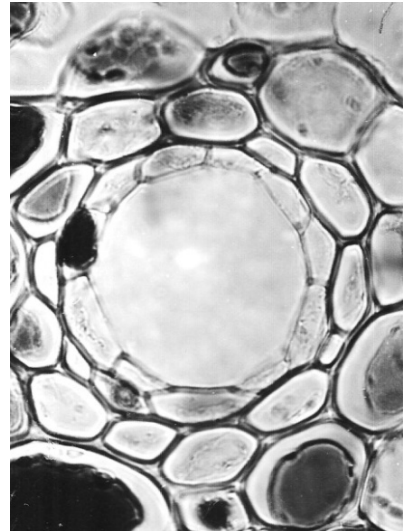
Nas coníferas os canais resiníferos esquizogéneos (Figs. 53 e 54) podem aparecer de modo natural ou na sequência de lesões, o que em algumas espécies tem um aproveitamento para fins industriais.

Nas folhas das resinosas observam-se canais de resina longitudinais, embora, ao longo de toda a folha, possam não ser contínuos ou variarem de diâmetro; o número e disposição dos canais resiníferos folheares são bastante variáveis, como se observa no estudo sobre abetos desenvolvido por Franco (1950). Em *Pinus* sp., os canais estão rodeados por uma camada de células epiteliais secretoras de parede celular fina, rodeadas por outras camadas de células de parede mais espessa, as células da bainha, ricas em substâncias pécicas.

A síntese da resina parece ocorrer separadamente em vários compartimentos celulares, como plastos, retículo endoplasmático, mitocôndrias, membrana nuclear e aparelho de Golgi. Provavelmente, formar-se-ão diferentes fracções da resina nos vários organelos (Fahn & Benayoun 1976). Benayoun & Fahn (1979) sugerem que o retículo endoplasmático, além de intervir na síntese da resina, liberta a resina para o exterior do protoplasma. A resina produzida no aparelho de Golgi e restantes organelos parece ser eliminada por invaginações do plasmalema. Aqueles autores sugerem, ainda, que o aparelho de Golgi esteja envolvido na dissolução da lamela média, na região da formação do canal de resina, pela secreção de enzimas líticas.



**Fig. 53** – Formação esquizogéna de canal de resina de *Pinus pinaster* Aiton, nas proximidades do câmbio do caule: notem-se as células epiteliais antes da abertura do canal, maiores do que as vizinhas. (Adaptado de Azinheira 1953)



**Fig. 54** – Canal de resina já formado, na folha de *Pinus pinaster* Aiton.

Carde & Bernard-Dagan (1980) referem que, no pinheiro, a produção de hidrocarbonetos monoterpénicos é um fenómeno juvenil, temporário, que se realiza nas células epiteliais dos canais resiníferos; os monoterpénos aparecem no espaço intermembranário dos invólucros de leucoplastos multilobados; os hidrocarbonetos sesquiterpénicos são elaborados de modo contínuo no retículo endoplasmático de tecidos não especializados.

As células dos canais de resina do pinheiro contêm muito maior número de plastos do que as células corticais vizinhas (Wooding & Northcote 1965a, 1965b). Quintela (1955) procurou estudar a interacção das produções

amiláceas da folha com as práticas de resinagem.

Relativamente às madeiras de espécies gimnospérmicas, um carácter importante a ter em conta é a presença ou ausência de canais de resina. Encontram-se canais de resina **normais** no lenho de certas “resinosas” (exemplos: géneros *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Larix* e *Picea*) enquanto, noutros casos, não aparecem com regularidade e somente por uma reacção a uma lesão que atinja a árvore, em vida (Ferreirinha (1958), (exemplos: géneros *Abies*, *Tsuga*, *Sequoia*, etc.), denominados **canais traumáticos**, que se distinguem dos *normais* por se disporem em faixas tangenciais e localizados apenas em certas zonas do material lenhoso. Os canais de resina normais dispõem-se tanto *longitudinalmente* como *transversalmente*, neste último caso, incluídos na parte média de raios lenhosos.

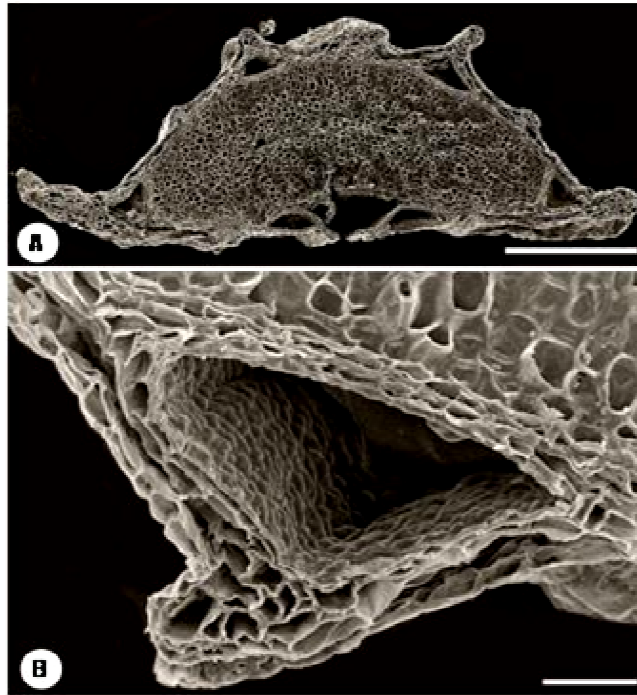
As resinas parecem ter um papel de protecção das coníferas a ferimentos e ataques de insectos.

Em certas plantas adaptadas a condições áridas e quentes, as resinas que cobrem as gemas e as folhas diminuem a transpiração cuticular e podem reduzir a temperatura das folhas pelo aumento da radiação reflectida (Dell 1977).

Também a família Apiaceae se caracteriza pela presença de canais secretores esquizogénicos observáveis nos diferentes órgãos das plantas e geralmente também inseridos próximo de nervuras, acompanhando assim os vasos de transporte. Nesta família, o fruto característico é um esquisocarpo (diaquénio) que na maturação se separa em dois mericarpos monospérmicos, que permanecem ligados ao carpóforo; ao nível de cada mericarpo, é possível observarem-se canais secretores (Fig. 55), sendo que cada canal é delimitado por um anel de células secretoras (Grosso *et al.* 2008).

As Apiaceae são conhecidas pelas suas essências e resinas, muitas delas localizadas precisamente em frutos, o que motiva o seu uso na alimentação como condimento, caso de *Coriander* sp., e na medicina popular. No entanto, convém não esquecer a elevada toxicidade de algumas espécies

desta família, como alguns exemplares de *Conium* sp. (Reynolds 2005; Klein 1987).



**Fig. 55** – Fruto de *Tornabenea insularis* (Parl. ex Webb) Parl. ex Webb: A – Corte transversal, observando-se seis canais secretores (m.e.v., barra 250 µm); B – pormenor de um canal secretor (m.e.v., barra 10 µm). (Reproduzido de Grosso *et al.* 2008)

#### 4.4 – Laticíferos

Os laticíferos são estruturas secretoras internas produtoras de **látex**, um fluído de composição complexa contendo inúmeras partículas em suspensão. Em regra o látex tem aparência leitosa ou amarelo-acastanhada, mas pode ser

incolor, como sucede em muitas famílias tropicais, ou exibir outras cores, e que, em contacto com o ar, coagula chegando mesmo a endurecer (Mahlberg 1993).

O látex pode ser produzido por células isoladas ou mais frequentemente em **vasos laticíferos**; é facilmente observável após cortes em órgãos como raízes de alface, *Lactuca* sp. (Fig. 56), caules, folhas e frutos, de exemplares de várias famílias, de entre elas, Apocynaceae, Papaveraceae, Euphorbiaceae e Asteraceae (Metcalfe 1967).



**Fig. 56** – Secreção de látex em raiz de *Lactuca* sp., após um corte transversal.

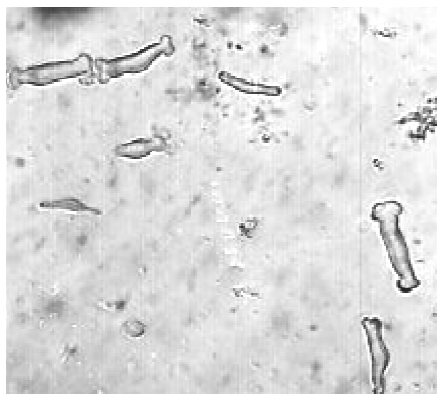
A natureza química do látex é muito complexa e variada podendo conter hidratos de carbono, proteínas, lípidos, alcalóides, taninos, mucilagens, gomas, vitaminas, ácidos, sais, cristais, etc.

Grãos de amido podem observar-se, no fluido laticífero tendo, por vezes, formas bizarras, como de bastonete ou de osso (Fig. 57).

Os laticíferos são um grupo de estruturas muito heterogéneo e morfologicamente complexo. As suas células iniciais estão desde logo presentes no embrião e em algumas plantas formam-se novas iniciais em diferentes tecidos, de modo que no estado adulto uma planta tenderá a ter mais laticíferos do que no estado jovem (Fahn 1979a).

De acordo com o número de células que os constituem, os laticíferos

classificam-se em dois tipos. Com apenas uma célula, temos os laticíferos **não articulados** ou **apocíticos**<sup>2</sup>. Estes são células vivas extraordinariamente longas, que podem estender-se desde a raiz até às folhas. Resultam de repetidas divisões celulares sem a formação de paredes transversais e em cujo vacúolo se acumula o látex<sup>3</sup>. O crescimento destas células polinucleadas, que podem atingir vários metros, dá-se de modo intrusivo entre as células dos tecidos contíguos, ocupando os espaços intercelulares.



**Fig. 57** – Grânulos de amido do látex de *Euphorbia balsamifera* Aiton. (m. o.).

A localização e o grau de ramificação dos vasos não articulados são bastante variáveis com as espécies que os possuem. Com frequência, os vasos principais estão exteriores ao cilindro condutor do caule, ramificando-se quer para o córtex quer para a medula. Ocorrem também noutros órgãos, em raízes e folhas e nestas também seguem os tecidos condutores, podendo

---

<sup>2</sup> Alguns autores utilizam a designação de tubos laticíferos contínuos.

<sup>3</sup> Embora nas obras de anatomia mais consagradas haja aceitação generalizada de que os vasos não articulados se formam por divisões nucleares sucessivas sem se dar a citocinese, como ocorre em micélios de fungos, o investigador brasileiro Milanez com base em numerosas observações do embrião de *Cryptostegia grandiflora* R.Br. e de *Euphorbia* sp. (Milanez 1954, 1959, 1960-1961, 1966; Milanez & Neto 1956) contestou veementemente aquela explicação cenocítica defendendo que a formação destes vasos é devida à fusão rápida e completa de células, ou porções de células, com a lise das paredes. Para o autor o sistema laticífero contém núcleos de duas origens: os presentes nos elementos laticíferos iniciais e os núcleos resultantes da incorporação de novos protoplasmas.

ramificar-se pelo mesófilo.

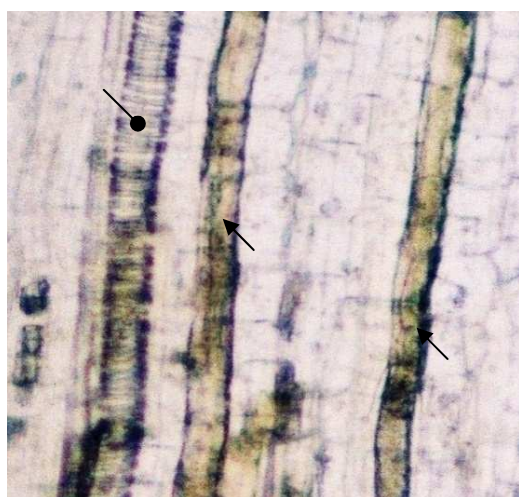
Em alguns géneros, por exemplo, *Cannabis* (Moraceae), *Urtica* (Urticaceae) e *Vinca* (Apocynaceae) os laticíferos não articulados são não ramificados e o seu crescimento é simplástico, isto é, o citoplasma de várias células funde-se, o mesmo não acontecendo aos seus núcleos, ocorrendo laticíferos multinucleados. Noutros casos, como *Nerium* (Fig. 58) (Apocynaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae) e *Ficus* (Moraceae) (Fig. 59), os laticíferos não articulados podem ramificar-se e por vezes formar uma autêntica rede. Em *N. oleander* L., verificou-se que o látex contém pectinase e esta enzima facilitará a penetração da parede celular nas células dos tecidos adjacentes (Allen & Nessler 1984).

O outro tipo de laticíferos é formado por numerosas células e designa-se de **articulado**. As várias células laticíferas encontram-se ligadas entre si, através de plasmodesmos, ou de autênticas perfurações da parede celular, fazendo por isso lembrar um vaso de xilema. No estado adulto o protoplasma chega a degenerar, falando-se nesse caso em secreção holocrina.

Em alguns géneros, como em *Allium* e em *Musa*, os laticíferos são articulados não anastomosados. Isto verifica-se porque ocorre uma desdiferenciação contínua de células parenquimatosas em células laticíferas, formando-se perfurações com as células já existentes, o que permite a referida comunicação citoplasmática entre todas as células.



**Fig. 58** – Laticíferos não articulados (seta) na folha de *Nerium oleander* (m.o.).



**Fig. 59** – Laticíferos não articulados (setas), acompanhando os tecidos condutores (seta com bola), do pecíolo de folha de *Ficus elastica* (m.o.).

Noutras espécies os laticíferos são articulados anastomosados, visto que os laticíferos se fundem entre si, formando uma rede tridimensional que atravessa a planta inteira (Demarco *et al.* 2006). Tal é o caso em algumas Apocinaceae e em exemplares de *Hevea* sp., *Papaver* sp., *Lactuca* sp. e *Taraxacum* sp. Em *P. somniferum* L. os laticíferos são muito desenvolvidos e abundantes no fruto (Nessler & Mahlberg 1978).



Esau (1953) indicou famílias em que se encontram os 4 tipos de vasos laticíferos acima referidos:

*não articulados:*

**não ramificados** – Apocynaceae, Eucommiaceae, Moraceae, Urticaceae (em parte);

**ramificados** – Apocynaceae, Asplepiadaceae, Euphorbiaceae (em parte);

*articulados:*

**não ramificados** – Convolvulaceae, Liliaceae, Papaveraceae, Sapotaceae, Urticaceae (em parte);

**ramificados** – Campanulaceae, Caricaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae (em parte), Papaveraceae.

Alguns autores, como refere Giordani (1978), denominam os laticíferos articulados como **pseudolaticíferos** e consideram os articulados como laticíferos **verdadeiros**.

Uma perspectiva histórica dos problemas de terminologia e de conceitos sobre a formação, classificação, distribuição, desenvolvimento e estrutura citológica foram revistos por Mahlberg (1993).

A origem do látex tem sido muito discutida e parece não ser idêntica nos dois tipos de laticíferos. Giordani (1978) fala de uma localização vacuolar do látex nos vasos laticíferos não articulados, resultante duma secreção interna do citoplasma para o vacúolo. As células maduras dum laticífero não articulado são, pois, células gigantes com um citoplasma parietal envolvendo um grande vacúolo central onde se acumulam os produtos de secreção: este vacúolo forma-se por um processo de autofagia e representa um grande lisossoma secundário. A digestão do citoplasma central, sob a acção de hidrolases lisossomais, inicia-se logo nas regiões apicais, mantendo-se a actividade autofágica durante toda a vida do laticífero. No citoplasma parietal do laticífero diferenciado forma-se uma rede de cavidades de natureza pró-vacuolar, e pela fusão das membranas vacuolares com o tonoplasto central fica assegurada uma renovação permanente da membrana vacuolar.

Ainda de acordo com aquele autor, a acumulação de terpenos no vacúolo é específica dos laticíferos não articulados que, deste modo, apresentam a originalidade de acumularem, num compartimento hidrófilo, uma quantidade importante de hidrocarbonetos politerpênicos hidrofóbicos. Os vasos laticíferos articulados têm um desenvolvimento ultra-estrutural diferente dos não articulados. Giordani (1979) observou na alface um processo de autofagia limitada: a maturação dos vasos não foi acompanhada de fusão de vacúolos.

Em plantas de *Papaver somniferum* L. e *P. bracteatum* Lindl., os vasos laticíferos articulados são diferenciados no procâmbio das suas radículas associados com o floema, distinguindo-se as células dos vasos das células vizinhas, por nelas proliferarem vesículas limitadas por uma membrana aparentemente originada pelo retículo endoplasmático. Nestas vesículas desenvolvem-se, por condensação de pequenas partículas, materiais electronicamente densos e encontram-se concentrações elevadas de alcalóides. Os plastos distribuem-se entre aquelas vesículas nos elementos maduros dos vasos; contêm inclusões de material denso, possivelmente lipoproteínas, envolvidas por uma membrana aparentemente resultante da invaginação da membrana interna do plastos, mas nunca possuem tilacóides ou grãos de amido (Nessler & Mahlberg 1979).

As paredes das células laticíferas são primárias, contêm elevada proporção de substâncias pécticas e hemiceluloses muito hidratadas e são bastante elásticas (Nessler & Mahlberg 1977).

A função do tecido laticífero não está bem esclarecida. Se a abundância de substâncias orgânicas no látex e a localização deste tecido na planta sugerem um papel de condução de substâncias energéticas, ou pelo menos a sua acumulação, o facto é que não tem havido evidência de movimento dos constituintes nos vasos laticíferos nem da sua mobilização. Por outro lado, no látex são abundantes substâncias de peso molecular elevado, como terpenos polimerizados e resinas, aos quais as paredes celulares são impermeáveis, pelo que Esau (1965) admitiu terem os tecidos laticíferos um papel fundamentalmente secretório, embora refira, também a possível acção

no transporte de oxigénio, na protecção contra animais e na regulação da economia da água na planta, por poderem absorver água dos tecidos adjacentes. O látex tem sido relacionado com a acumulação de produtos finais ou intermediários do metabolismo mas a sua rápida regeneração e em quantidades semelhantes em vários intervalos de tempo parecem indicar um papel para além de secreção (Fahn 1979a).

Uma função de protecção a traumatismos foi evidenciada pelo estudo da ultraestrutura do látex de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg., onde se deu a conhecer a existência de **lutóides**, partículas esféricas membranosas, biologicamente activas que contêm sais e ácidos minerais, proteínas e açúcares. Os lutóides são considerados microvacúolos com carácter lisossomal que quando são praticadas incisões na planta coagulam nos vasos fechando a ferida (Clowes & Juniper 1968). Estes processos da coagulação e a acção sobre eles de reguladores de crescimento, como os geradores de etileno, têm sido estudados para aumentar a produção de látex da *H. brasiliensis* (Brzozowska-Hanower *et al.* 1979).



## **5 – PRINCIPAIS GRUPOS DE METABOLITOS SECUNDÁRIOS**

### **Breve referência a algumas aplicações**

#### **5.1 – Introdução**

As plantas têm sido, em todas as culturas e ao longo dos tempos, uma fonte inesgotável de matérias-primas para vários fins, de entre eles, alimento, protecção e medicamento.

Graças aos progressos alcançados nos métodos analíticos, o isolamento dos constituintes de plantas levaram a uma substituição progressiva destas e dos seus extractos, pelos compostos reconhecidos como responsáveis pelas suas acções biológicas e farmacológicas. No entanto, para muitos povos, as plantas continuam a ser a principal fonte de remédio disponível, a mais acessível do ponto de vista económico e também a única culturalmente aceite (Federici *et al.* 2005). Actualmente, também nos países ocidentais se assiste a um ressurgimento de usos tradicionais, incluindo o recurso a plantas, em detrimento de fármacos de síntese (Kartal 2007).

A biodiversidade global está a diminuir a grande ritmo, em parte devido à actividade humana, mas a sua grande potencialidade, valor económico e até estratégico para o desenvolvimento de novos fármacos permanece inquestionável (Harvey 2000). As acções medicinais de muitas plantas resultam da existência de uma grande variedade de constituintes químicos, resultantes do seu metabolismo e que terão surgido como resultado do próprio processo evolutivo (Harborne 1997; Taiz & Zeiger 2006).

O metabolismo vegetal é usualmente alvo de uma separação entre metabolismo primário e secundário. Esta separação foi criada numa base puramente funcional e, apesar de estar ultrapassada, ainda hoje se mantém (Raven *et al.* 2005). Os compostos primários compreendem proteínas, glícidos e lípidos e têm uma distribuição generalizada nas plantas, pois asseguram os processos metabólicos essenciais; os compostos secundários

não têm uma distribuição tão generalizada, normalmente são sintetizados em muito pequenas quantidades, não estão envolvidos em funções vitais (fotossíntese, respiração, síntese proteica, etc.) e acreditou-se que a sua síntese não teria grande papel na vida das plantas, sendo por isso mesmo produtos secundários. Actualmente sabe-se um pouco mais sobre a sua importância fisiológica e mediadora nas relações com outros seres vivos, como, por exemplo, em fenómenos de alelopatia, de herbivoria, ou de defesa contra agentes patogénicos mas também de atracção de vectores polinizadores e dispersores de sementes.

Alguns destes compostos têm especial destaque na indústria química, alimentar, cosmética, perfumaria e, é claro, na área farmacêutica. Muitos constituem os princípios activos responsáveis por variadas actividades biológicas e farmacológicas, sendo uma fonte directa de compostos para a indústria farmacêutica, contribuindo para cerca de 40% dos medicamentos de síntese (Strobl 2000; Jassim & Naji 2003). Para além de serem uma fonte primária de compostos activos de difícil ou até de impossível síntese química (p. ex., alguns alcalóides), os produtos naturais constituem uma fonte de bioesqueletos que, após modificações químicas, originam novos fármacos com actividade incrementada (p. ex., a modificação de estigmasterol está na base da síntese de corticosteróides) podendo ainda funcionar como protótipos base na construção de novos compostos, obtidos por síntese química (p. ex., procaína e outros anestésicos locais).

A obtenção e mercado de plantas aromáticas e medicinais (PAM) em Portugal é mal conhecida, mas, no início do século, estimava-se que mais de três milhares de produtos aromáticos/medicinais/condimentares eram comercializados por cerca de 80 empresas, de acordo com Delgado-Sousa (2005); esta autora referiu que, na Europa, se consumiam anualmente dez mil toneladas de PAM, utilizando-se mais de mil espécies botânicas, 90% das quais espontâneas.

Anteriormente, algumas referências foram feitas sobre o valor económico, real ou potencial, de certas plantas pela extracção industrial das suas secreções, e as suas diversas utilizações, para além do interesse

indirecto, na polinização, dos exsudados estigmáticos ou nectaríferos, estes afectando, ainda, a produção do mel. Anota-se a importância que hoje se dá à polinização pelas abelhas nos pomares, lembrada em numerosos trabalhos, dos quais se refere o recente manual de Teixeira & Branco (2006).

Neste capítulo, procura-se resumir os grupos químicos das principais secreções vegetais, bem como referir sumariamente algumas das suas aplicações terapêuticas e no fabrico de medicamentos, bem como as suas outras utilizações, em cosmética, perfumaria, indústria agro-alimentar, etc.

Sobre as características químicas de compostos sintetizados nas estruturas secretoras, o leitor poderá consultar variadíssimas obras, lembrando-se, no entanto, a publicação didáctica de Pinto-Ricardo & Teixeira (1977). Se interessado na fitoterapia, relativamente a Portugal, encontra nas obras de Cunha *et al.* (2007; 2008a) uma introdução sobre os principais grupos de constituintes. Outras obras deste autor e colaboradores completam a informação nos domínios da farmacognosia e fitoquímica (Cunha, 2008) e cosmética e dermatologia (2008b). Mas obras mais antigas, especialmente sobre a flora aromática e seu aproveitamento, merecem consulta como, por exemplo, as de Costa (1975), sobre óleos essenciais de Portugal e Angola, e os trabalhos sobre plantas medicinais, percursores e já clássicos, de Vasconcellos & Feio (1949) e de Feijão (1960-63; 1973).

Ultimamente têm sido divulgados numerosos trabalhos de recolha de plantas aromáticas e medicinais, cuja enumeração não seria praticável reunir aqui, remetendo-se o leitor para a informação divulgada na colectânea de intervenções reunidas por Frazão-Moreira & Fernandes (2005; Lousão 2008).

## **5.2 – Grupos de metabolitos secundários: características gerais e algumas aplicações**

Nas plantas a síntese de compostos pode não ser regular, dependendo de factores genéticos e ambientais que exercem a sua influência, não só sobre a concentração final do composto, mas também sobre as suas próprias características químicas. A síntese e a composição química de metabolitos

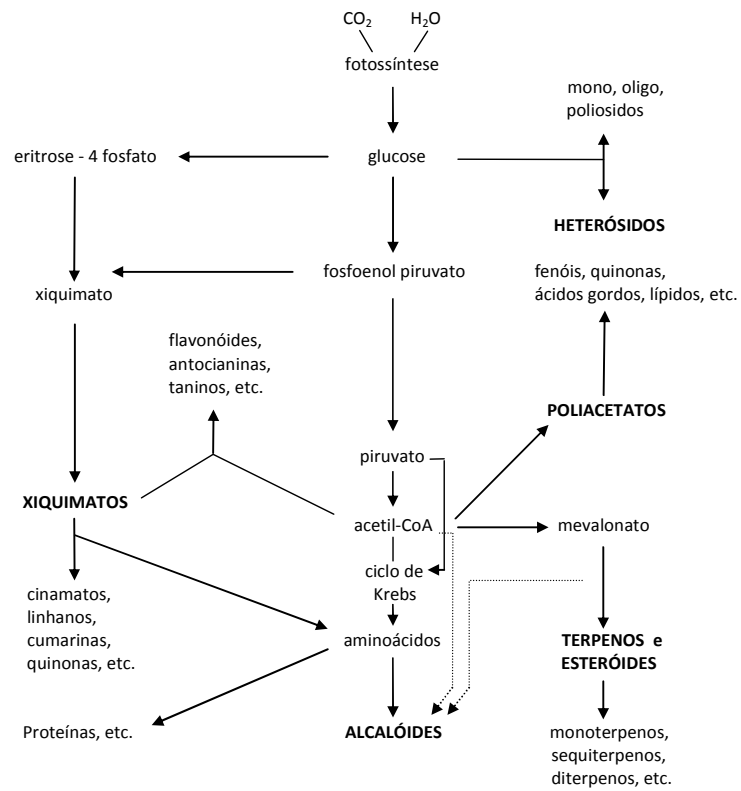
secundários numa planta podem ser influenciadas por múltiplos factores, ligados ao seu habitat (tipo de solo, exposição solar e associação vegetal com outras espécies, por exemplo), à sua idade e fase do ciclo de vida em que é feita a colheita, ao processo de secagem dos materiais colhidos e também pelo método de extracção química. Deste modo, o conhecimento dos factores envolvidos pode ser particularmente importante, quer quando estamos perante colheitas de materiais espontâneos quer também quando perante colheitas de materiais de cultura intensiva (Figueiredo *et al.* 2008).

Um exemplo disto é a variabilidade química verificada em *Melaleuca alternifolia* (Maiden & Betch) Cheel, uma Myrtaceae originária da Austrália, cujos exemplares são a fonte de alguns óleos essenciais, únicos e com elevado interesse comercial para as indústrias farmacêutica e cosmética (Carson *et al.* 2006; Shelton *et al.* 2004). Numerosos estudos têm sido efectuados relacionando os factores genéticos e ambientais envolvidos na síntese e na composição química dos óleos essenciais nesta espécie. Os resultados obtidos são contraditórios: se por um lado as análises químicas feitas em óleos essenciais de populações selvagens de *M. alternifolia* as agrupam em diferentes quimiotipos, de acordo com a sua origem geográfica (Homer *et al.* 2000), estudos moleculares, recorrendo a isoenzimas (Butcher *et al.* 1992) e microssatélites (Rossetto *et al.* 1999), apontam para uma forte influência ambiental na composição química dos óleos, enquanto outros autores (Shelton *et al.* 2002) consideram que existe uma importante influência genética sobre a composição química dos referidos óleos.

Os metabolitos secundários podem ser divididos em três grupos quimicamente distintos: os polifenóis, os compostos azotados e os terpenóides, cujas vias de síntese se apresentam seguidamente, no Quadro 2.



**Quadro 2** – Principais vias de síntese de polifenóis, compostos azotados e terpenóides.



### 5.2.1 – Compostos fenólicos

Este é um grupo de metabolitos secundários muito vasto e que normalmente é definido por apresentar um grupo hidroxilo funcional fenólico, ligado a um núcleo benzênico (anel aromático). Quimicamente são muito heterogêneos e essa diversidade estrutural leva a diferentes características e abordagens no seu estudo, sendo que o método mais usado é a cromatografia líquida ligada a espectrometria de massa. Alguns compostos fenólicos são solúveis apenas em solventes orgânicos, outros são solúveis em água e outros são polímeros insolúveis. Do ponto de vista metabólico têm origem em diferentes vias, de entre elas a via do ácido xiquímico, a mais importante nas plantas superiores e a via do acetato.

A via do ácido xiquímico possibilita a conversão de precursores de glúcidos em C3 e C5 em aminoácidos aromáticos, fenilalanina, tirosina e triptofano.

São vários os grupos de compostos fenólicos que se podem considerar. Abordam-se apenas os principais.

– Ácidos fenólicos, derivados de ácido benzóico ( $C_6-C_1$ ), muito comuns quer sob a forma livre quer na forma combinada, de éster ou de heterósido. Alguns exemplos: os ácidos benzóico, p-hidroxibenzóico, salicílico e gálhico.

– Ácidos fenólicos derivados de ácido cinâmico ( $C_6-C_3$ ), também chamados de fenilpropanóides, alguns muito abundantes em todos os grupos vegetais. Exemplos: os ácidos p-cumárico, cafeíco e o clorogénico.

– Cumarinas, lactonas de ácidos cinâmicos ou lactonas fenilpropanóides, as mais simples largamente distribuídas pelo reino vegetal. Em algumas famílias, como as Fabaceae, as Asteraceae, as Apiaceae e as Rutaceae, encontram-se moléculas complexas como as furanocumarinas, com um anel furano; estas últimas são particularmente tóxicas quando activadas pela luz, ligando-se às bases pirimidinas, citosina e timina, bloqueando a transcrição celular.

– Flavonóides, um dos maiores grupos de compostos fenólicos, quase universal nas plantas, em particular nas plantas terrestres com flor, onde a sua diversidade estrutural é máxima. São constituídos por dois anéis aromáticos ligados por uma ponte de  $C_3$ , ( $C_6 - C_3 - C_6$ ). De acordo com o grau de oxidação desta ponte, surgem diferentes tipos de flavonóides. O seu esqueleto base pode ter diferentes substituições; grupos hidroxilo e açúcares são comuns e a sua presença faz aumentar a sua solubilidade em água.

Flavonas, flavonóis, flavanonas, antocianinas, chalconas e auronas, são os flavonóides principais responsáveis pela pigmentação de flores nas angiospérmicas, com a função especial de atrair agentes polinizadores. Estão presentes também nas células epidérmicas, onde asseguram protecção contra os efeitos da radiação ultravioleta, conferem resistência contra alguns agentes patogénicos e contribuem para afastar herbívoros.

As flavonas e os flavonóis absorvem luz a comprimentos de onda menores do que as antocianinas (280-320 nm), não sendo por isso visíveis ao olho humano, mas sim detectáveis por insectos. São também compostos fotoprotectores de radiações ultravioleta que se encontram noutros órgãos aéreos, para além das flores.

As antocianinas são pigmentos hidrossolúveis responsáveis pela coloração da maioria das flores e dos frutos. Na natureza existem sob a forma de heterósidos, acumulando-se nos vacúolos das células epidérmicas. São quimicamente muito instáveis, alterando-se facilmente com variações de temperatura, luminosidade e pH.

As isoflavonas são um grupo de flavonóides em que o anel B está deslocado. A maioria destes compostos foi isolada nas Fabaceae, onde parecem intervir como mediadores na interacção entre cianobactérias fixadoras de azoto e as raízes destas plantas. Têm actividades biológicas diversas, desde efeitos anti-estrogénios a insecticidas. Dentro deste grupo, encontram-se as fitoalexinas, compostos sintetizados pelas plantas na resposta a infecções de bactérias e de fungos, que ajudam a limitar a dispersão destes agentes patogénicos.

Numerosos estudos *in vitro* apontam para que os flavonóides terão um papel relevante na inactivação de radicais livres. Estes formam-se na sequência de numerosas reacções metabólicas, que ao reagirem, entre outros, com os fosfolípidos das membranas celulares e ADN, serão responsáveis por alterações de ácidos nucleicos, por mutações e envelhecimento celular.

Aos flavonóides em geral é atribuída a capacidade de diminuir a permeabilidade capilar, reforçando a sua resistência, justificando a sua aplicação no tratamento de patologias cardiovasculares. Outros estudos tentam determinar a actividade destes compostos sobre as células e os sistemas implicados na resposta imunitária.

De referir que as actividades protectoras descritas *in vitro* não implicam uma correlação directa da sua acção *in vivo*, não se devendo também, por isso, falar de benefícios clínicos directos.

– Taninos, polímeros de polifenóis, de peso molecular elevado, compreendido entre 500 e 3000 Dalton. Existem dois tipos, os taninos condensados e os hidrolisáveis. Os primeiros, também chamados de proantocianidinas, sofrem hidrólise com ácidos fortes originando antocianidinas e foram isolados em praticamente todos os grupos de plantas terrestres.

Os taninos hidrolizáveis são polímeros heterogéneos que sofrem hidrólise mais facilmente e que contêm ácidos fenólicos, como o ácido

gálhico, e açúcares simples, como a glucose. São tóxicos, provocam a precipitação de proteínas e diminuem o crescimento de animais quando introduzidos regularmente na sua dieta. São compostos adstringentes e recentemente observou-se que alguns bloqueiam a formação de uma molécula sinalizadora que provoca a contracção de vasos sanguíneos. Este efeito estará na base dos benefícios atribuídos ao consumo moderado de vinho tinto.

– Quinonas, caracterizados por a sua síntese ser possível através de uma diversidade de vias metabólicas, isto em diferentes organismos, desde fungos a angiospérmicas e também equinodermes e artrópodes. Têm propriedades antibacterianas e antifúngicas.

### **5.2.2 – Compostos azotados**

Um considerável número de compostos vegetais tem azoto na sua estrutura. Neste grupo incluem-se os alcalóides e os glicósidos cianogénicos, a maioria biossintetizados a partir de aminoácidos (a lisina, a tirosina e o triptofano), em locais específicos da célula como plastos ou células especializadas de laticíferos, sendo depois transportados para os locais de acumulação, normalmente em vacúolos de células de tecidos periféricos dos diferentes órgãos vegetais.

Os alcalóides são um vasto grupo de compostos secundários que incluem alguns dos compostos com maior interesse farmacológico. Encontram-se em cerca de 20% de espécies, maioritariamente angiospérmicas, e caracterizam-se pela sua natureza alcalina. Numa planta, o conteúdo em alcalóides é muito variável e raramente se encontra um único alcalóide mas antes uma mistura complexa de alcalóides em que, por vezes, apenas um predomina. O teor e composição podem ainda variar de órgão para órgão, numa mesma planta. Por exemplo, a quinina acumula-se apenas na casca do tronco estando ausente nas folhas de *Cinchona*.

A basicidade dos alcalóides permite-lhes formar sais com ácidos minerais ou orgânicos. Os sais de alcalóides são geralmente solúveis em água ou em álcoois diluídos e insolúveis em solventes orgânicos. Crê-se que a sua principal função para as plantas será actuar na defesa contra predadores, em especial mamíferos. Efectivamente muitos são tóxicos, podendo causar a morte e até em baixas concentrações têm acções farmacológicas importantes e mesmo únicas. Apresentam actividades biológicas muito variadas: sobre o sistema nervoso central, onde actuam quer como estimulantes, como a cafeína, quer como agentes depressores, como a morfina; sobre o sistema nervoso autónomo; sobre a síntese proteica e o transporte celular; e ainda como modeladores enzimáticos. Estas diferentes actividades biológicas levam a que as plantas ricas em alcalóides tenham uma utilização farmacêutica vasta e, por isso, muitas são usadas como matéria-prima para a extracção destes compostos. Muitos destes produtos podem ser usados directamente em terapêutica, como a morfina, ou funcionar como protótipos que, após optimização, originam moléculas farmacologicamente mais activas, como o quinino cuja estrutura esteve na base da primaquina, um fármaco antimalárico.

Algumas famílias botânicas sintetizam grupos particulares de alcalóides, como as Solanaceae que são uma fonte de alcalóides tropânicos, presentes em espécies dos géneros *Atropa*, *Datura* e *Hyoscyamus*. Os alcalóides pirrolizidínicos, encontrados sobretudo em alguns géneros de Asteraceae e de Boraginaceae, são mutagénicos, muito tóxicos e indutores de tumores hepáticos. Os alcalóides quinolizidínicos isolaram-se em algumas espécies de Fabaceae, como por exemplo *Lupinus* spp., enquanto alcalóides indolizidínicos se encontram apenas em poucos géneros de Orchidaceae e Convolvulaceae e os alcalóides isoquinoleicos são frequentes nas Papaveraceae.

Os glicósidos cianogénicos são compostos não tóxicos mas que se degradam facilmente originando compostos de elevada toxicidade, normalmente voláteis, como o ácido cianídrico. Os glicósidos cianogénicos são vulgares em sementes de Rosaceae, como as amêndoas de *Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb.

### 5.2.3. – Terpenóides e esteróides

Os terpenóides e esteróides são sintetizados a partir dos mesmos precursores e constituem o maior grupo de metabolitos secundários. Existem duas vias para a sua biossíntese: a via do ácido mevalónico (junção de três moléculas de acetil-CoA, fosforilação, descarboxilação e desidratação formando o difosfato de isopentenilo) e a via do 5-fosfato de desoxixilulose. São insolúveis em água e derivam do acetil-CoA ou de intermediários glicolíticos, resultando da fusão de unidades C<sub>5</sub>, as unidades de isopreno. A sua classificação é feita com base no número de unidades C<sub>5</sub> (Quadro 3).

**Quadro 3** – Principais tipos de compostos terpénicos.

<b>Designação</b>	<b>Nº de unidades de isopreno (C<sub>5</sub>)</b>
Monoterpenos	2 unidades C <sub>5</sub> (C <sub>10</sub> )
Sesquiterpenos	3 unidades C <sub>5</sub> (C <sub>15</sub> )
Diterpenos	4 unidades C <sub>5</sub> (C <sub>20</sub> )
Triterpenos	6 unidades C <sub>5</sub> (C <sub>30</sub> )
Tetraterpenos	8 unidades C <sub>5</sub> (C <sub>40</sub> )
Politerpenos	mais de 8 unidades C <sub>5</sub> (C <sub>5n</sub> )

Muitas plantas produzem misturas voláteis de compostos designadas genericamente de óleos essenciais. A designação óleo essencial refere-se a um grupo de substâncias naturais quimicamente muito complexas, normalmente líquidas à temperatura ambiente, que engloba os terpenos mais voláteis ou seja os monoterpenos e os sesquiterpenos, insolúveis em água mas solúveis em solventes orgânicos. Reacções de oxi-redução dos esqueletos base levam ao aparecimento nas moléculas de numerosas

funcionalidades químicas, como por exemplo grupos hidroxilo (alcoólicos ou fenólicos), grupos carbonilo (cetonas, aldeídos, esteres e ácidos carboxílicos) assim como vários graus de insaturação destes mesmos esqueletos (Bisio *et al.* 1999; Bruneton 2009).

A designação de óleo essencial, adoptada na Farmacopeia Portuguesa VIII (2005) e mantida na 6ª edição da Farmacopeia Europeia (European Pharmacopoeia 2007), refere tratarem-se de produtos odoríferos, geralmente de composição complexa, obtidos por destilação e expressão, a partir de materiais vegetais identificados.

Os óleos essenciais podem ser sintetizados e acumulados em diferentes tipos de estruturas histológicas decritos anteriormente com algum detalhe. Essas estruturas podem ser encontradas em todos os órgãos de um número não muito vasto de famílias, destacando-se as Lauraceae, Myrtaceae, Piperaceae, Rutaceae, Lamiaceae, Apiaceae e Asteraceae. As folhas são ricas em óleos essenciais mas, geralmente, no período da floração são as inflorescências que acumulam maior quantidade. Posteriormente, já na frutificação, parece existir uma diminuição na sua concentração dado que estes serão consumidos parcialmente nessa fase do ciclo de vida (Bruneton 2009). A composição dos óleos essenciais também pode ser afectada por factores de ordem fisiológica, podendo encontrar-se uma composição distinta em diferentes órgãos de uma planta. O exemplo mais conhecido é o de *Citrus* spp., em que se obtêm essências diferentes, consoante se parte de folhas, de flores ou apenas de epicarpo e de mesocarpo do fruto.

A sua função nas plantas é difícil de determinar mas pensa-se que será sobretudo a nível ecológico, na protecção contra predadores e na atracção de agentes polinizadores, o que leva alguns autores a falarem deste grupo de compostos como agentes de comunicação que intervêm na transferência de mensagens biológicas.

A grande diversidade na composição química dos óleos essenciais traduz-se em actividades biológicas e farmacológicas também muito diversas, o que está na base da inclusão de monografias em farmacopeias.



Nestas, consideram-se tanto as monografias de óleos essenciais como as monografias das próprias plantas que os sintetizam e acumulam, como, por exemplo, o extracto de matricária e o óleo essencial de matricária.

Convém no entanto referir que não se deve confundir a actividade de um óleo essencial com a actividade da planta de onde é retirado o óleo, pois essa sobreposição nem sempre é possível.

De realçar ainda que, para além de propriedades profiláticas, os óleos essenciais podem também apresentar propriedades tóxicas, muitas delas conhecidas desde a Antiguidade Clássica (Klein 1987). De um modo geral, os óleos essenciais ingeridos oralmente têm uma toxicidade aguda que varia de fraca a muito fraca, sendo que a toxicidade crónica é ainda mal conhecida. As plantas aromáticas são utilizadas em infusões, com a indicação de propriedades digestivas e desinfectantes das vias respiratórias, caso de menta, melissa e flor de laranjeira. Os próprios óleos essenciais podem também fazer parte de preparações galénicas simples, a utilizar por via oral, em que podem ser usados como agentes aromatizantes das formas medicamentosas. São ainda usados como base de uma prática de cuidados complementares, a aromaterapia. Nos produtos de higiene, cosmética e perfumaria o uso de óleos essenciais está fortemente implantado assim como nas indústrias agro-alimentares, no mercado de especiarias e condimentos. O seu uso deve contudo ser comedido pois alguma toxicidade e efeitos indesejáveis são por vezes relatados (Bruneton 2009).

A composição e a percentagem relativa dos componentes dos óleos essenciais, para além de serem influenciados pelos factores genéticos e ambientais, atrás referidos para todos os metabolitos secundários, sofrem também interferência do método e do tempo de extracção e de isolamento desde a colheita até à conservação do próprio óleo.

Os métodos extractivos com vista ao isolamento de óleos essenciais em plantas aromáticas são específicos. A hidrodestilação é muito utilizada sendo mesmo a técnica homologada pelas farmacopeias ocidentais, apesar de ser alvo de algumas críticas devido à possibilidade de formação de alguns

artefactos e perda de alguns constituintes das essências. Esta via recorre ao aparelho de Clavenger e permite também o doseamento de óleos essenciais.

Outro método de extracção combina a hidrodestilação com solventes orgânicos apolares imiscíveis em água, como por exemplo o *n*-pentano. Usando aparelhos como o de Likens-Nickerson, a fracção volátil obtida por arrastamento é retida na fase orgânica, diminuindo a formação de artefactos e as perdas por refluxo da fase aquosa condensada, o que implica proceder à posterior remoção do solvente (Bruneton 2009; Evans 2009). Actualmente, através de micro extracção em fase sólida é possível fazer a extracção de compostos voláteis partindo de pequenas quantidades de material seguindo-se a imediata análise cromatográfica (Roberts *et al.* 2000; Bento *et al.* 2006; Bianchi *et al.* 2007).

Diferentes técnicas cromatográficas têm sido usadas para o fraccionamento de óleos essenciais, desde a cromatografia preparativa em camada fina, a cromatografia líquido-sólido em coluna, a cromatografia líquida de alta pressão e a cromatografia em fase gasosa. Esta última é actualmente a mais generalizada pois além de permitir a separação de constituintes da amostra, pode ser associada a outras técnicas analíticas como, por exemplo, a espectrometria de massa, o que possibilita a identificação de compostos (Bruneton 2009).

Como já foi referido os óleos essenciais são misturas complexas onde predominam monoterpenos, sesquiterpenos e seus derivados. Os monoterpenos parecem estar envolvidos em processos de repulsão e atracção de animais, incluindo insectos, e em interacções entre plantas. Existem também vários relatos sobre as propriedades antimicrobianas de óleos essenciais e de monoterpenos em particular, sendo activos contra uma grande variedade de microrganismos, incluindo bactérias, Gram-positivas e Gram-negativas, bem como fungos (Trombetta *et al.* 2005; Cowan 1999). Em muitos casos, estes compostos mostram actividade a baixas concentrações (Weidenhamer *et al.* 1993) e essas propriedades antimicrobianas parecem assentar nos efeitos exercidos sobre a estrutura e

funções membranares dos diferentes microrganismos (Trombetta *et al.* 2005).

Estas propriedades antisépticas são depois aplicadas em inúmeros produtos nas áreas de saúde, cosmética e alimentar (Cowan 1999). O óleo de *Melaleuca alternifolia* é um dos principais agentes antimicrobianos numa enorme variedade de produtos para uso externo, como por exemplo, geles desinfectantes, cremes de lavagem e champôs, para uso humano e animal, tendo por isso particular destaque em campanhas de desinfecção (Cox *et al.* 2000; Cox *et al.* 2001).

Os sesquiterpenos são, em geral, menos voláteis do que os monoterpenos e alguns são mais complexos, como as lactonas sesquiterpénicas, presentes em algumas Asteraceae. Um exemplo é a artimisina, extraída de *Artemisia annua* L., que apresenta propriedades antimaláricas, eficaz contra estirpes de *Plasmodium falciparum* resistentes a tratamentos com cloroquina. Além deste composto outros sesquiterpenos isolados da mesma espécie mostram idêntica actividade e podem ainda, por hemissíntese, dar origem de outros antimaláricos (Dewik 2002). Também *Matricaria chamomilla* L. é conhecida desde a antiguidade pelas suas propriedades antisépticas, atribuídas a um sesquiterpeno, o  $\alpha$ -bisabolol, maioritário nas suas flores.

A actividade antiviral de óleos essenciais é igualmente reconhecida. Num estudo envolvendo a pesquisa da actividade dos óleos essenciais de diferentes plantas aromáticas da Colômbia (Meneses *et al.* 2009) foi conseguido um efeito antiviral sobre culturas *in vitro* do vírus da febre-amarela. A actividade antiviral de óleos essenciais parece estar por vezes associada a outros grupos de compostos, como por exemplo os polifenóis (Serkedjieva & Ivanchev 1999; Jassim & Najj 2003).

A potencialidade das plantas e das suas aplicações terapêuticas é imensa e a investigação nesta área apresenta-se como muito promissora e vital para o controlo de ameaças de agentes infecciosos.

Os diterpenos são compostos em C<sub>20</sub>, com uma estrutura variável, monocíclica ou policíclica. Alguns têm uma distribuição universal,

intervindo activamente no crescimento e desenvolvimento, através de hormonas vegetais do grupo das giberelinas, enquanto outros têm uma distribuição restrita a algumas espécies. De um modo geral apresentam uma elevada toxicidade e são restritos a algumas espécies, como por exemplo *Taxus brevifolia* Nutt. Todos os órgãos desta planta contêm derivados diterpénicos genericamente designados de taxanos. O nome taxol foi dado a um éster diterpénico, isolado em 1971 da casca daquela gimnospérmica e que apresentou uma actividade anticancerígena significativa devido a importantes propriedades antimetabólicas (Lenaz & De Faria 1993).

Os triterpenos e os esteróides, compostos em C<sub>30</sub>, apresentam uma grande uniformidade estrutural e constituem um grupo importante, sendo que alguns são essenciais na estabilização das membranas celulares, por interacção com fosfolípidos. Muitos triterpenos com o esqueleto de amirina e lupeol encontram-se na natureza esterificados, com um ou mais resíduos de açúcar, constituindo as saponinas, assim designadas pelas suas propriedades surfactantes e tensoactivas. A sua toxicidade está associada às suas propriedades hemolíticas, por aumentarem a permeabilidade das membranas celulares. Os extractos de plantas ricos em saponinas terpénicas têm uma vasta aplicabilidade, na indústria alimentar, caso de *Glycyrrhiza glabra* L., usada em confeitaria como adoçante e na produção de alguns tipos de cerveja. Alguns destes compostos têm também grande importância na indústria farmacêutica, com destaque para os gíngenos, saponinas presentes nas raízes de *Panax ginseng* C. A. Mey., a que são atribuídas, entre outras, propriedades imunoestimulantes, neuroprotectoras, cardioprotectoras, anti-inflamatórias.

Os esteróides vegetais são normalmente derivados dos esqueletos do estigmasterol e do  $\beta$ -sitosterol, sendo componentes estruturais das membranas celulares de plantas, algas e fungos, desempenhando funções idênticas às do colesterol nas células animais. Estão associados a propriedades farmacológicas interessantes funcionando como matéria-prima para a síntese de esteróides anabolizantes, contraceptivos e anti-inflamatórios. São ainda os constituintes activos dos suplementos alimentares comercializados como redutores de colesterol.

Tal como os seus análogos terpénicos podem-se encontrar na natureza na forma esterificada com um ou vários resíduos de açúcares constituindo as sapogeninas esteróidais. São usadas nas indústrias de cosmética, alimentar na preparação de bebidas e doces, como matéria-prima para a síntese de esteróides bioactivos usados em terapêutica e pelas suas propriedades biológicas específicas. Os exemplos mais conhecidos são a digitoxina e a digigonina, extraídas de *Digitalis purpurea* L. Estes compostos incluem-se na família dos glicosidos cardiotónicos, sapogeninas esteroidais com importantes modificações no esqueleto carbonado. A sua actividade deve-se à sua capacidade de actuarem sobre o músculo cardíaco, ao nível das bombas de sódio/potássio aumentando a frequência dos batimentos. Por terem margens terapêuticas muito estreitas a sua aplicação está restrita a situações agudas a nível hospitalar.

Os tetraterpenos são carotenóides e xantofilas, pigmentos amarelos, laranja e vermelhos, auxiliares das clorofilas no processo fotossintético e protectores de tecidos quanto à foto-oxidação, dado o grande potencial de oxidação. Daí o seu interesse, pois são susceptíveis de agir como antioxidantes. São precursores de outros metabolitos importantes, como a vitamina A e o ácido abscísico, uma hormona vegetal envolvida na regulação de vários processos fisiológicos, destacando-se a diminuição na transpiração, o estímulo da abscisão e a inibição da germinação de sementes e desenvolvimento de frutos (Taiz & Zeiger 2006).

Os politerpenos são moléculas de elevado peso molecular, funcionam como carregadores de glícidos e intervêm na síntese de glicoproteínas nas membranas de microorganismos.

### 5.3 – Aproveitamentos tradicionais de produtos segregados

#### 5.3.1 – Óleos essenciais

Um grupo muito abundante de compostos explorados é o dos **óleos essenciais** e sobre os quais se encontra vasta informação no trabalho de Costa (1975), sobre **plantas aromáticas**, designação dada às plantas ricas naqueles compostos. Este autor agrupa informação sobre a composição de óleos essenciais, sua utilização e eventual cultura de cerca de quatro centenas de espécies em Portugal, além de grande número de espécies dos Países de Língua Oficial Portuguesa.

Não se resiste à transcrição da síntese das aplicações dos óleos essenciais, apresentada na referida obra:

“Em primeiro lugar (absorvendo mais de metade de uma produção calculada em milhares de toneladas) coloca-se o grupo da perfumaria e cosmética, em virtude de constituir a sua principal matéria-prima. Entre várias utilidades, refere-se a manufactura de perfumes propriamente ditos e para compor os chamados *bouquets* que vários empreendimentos industriais empregam para aromatizar os seus preparados, como a saboaria e hoje, de igual forma a indústria de detergentes; o fabrico de cosméticos com uma gama variada de produtos, na cosmética cutânea (cremes diversos, loções, desodorizantes corporais, talcos, lápis, etc.); também no preparo de dentríficos, vernizes, etc.

O segundo lugar – absorvendo também um volume importantes dos óleos essenciais produzidos – é ocupado pelas indústrias alimentares em geral (conservas de alimentos diversos, salsicharia, massas, bolachas e biscoitos, pastelaria e confeitaria), de bebidas alcoólicas (vinhos, licores, brandes, *whiskies*) e não alcoólicas (sumos, refrigerantes, vinagres), gelados, gelatina, etc.

A farmácia e a terapêutica gastam uma pequena quota-parte da totalidade dos óleos essenciais reproduzidos em todo o mundo, quer pelas propriedades medicinais reveladas (estimulantes, antisépticas, sedativos, diaforéticas, abortivas, vermífugas, etc.), quer como correctivos do sabor e aroma de medicamentos, etc.

Os óleos essenciais empregam-se ainda em várias indústrias, directa ou acessoriamente. Incluem-se no fabrico de ceras, polimentos, secantes, impermeabilizantes, molhantes, detergentes, preparados para limpezas, solventes, etc. e como aromatizantes e gustativos, também pelas suas propriedades desinfectantes, insecticidas, etc. A exploração dos óleos essenciais de eucaliptos é um bom exemplo e tem apreciável expressão.”

As espécies aromáticas portuguesas têm merecido atenção crescente, embora aparentemente a sua exploração esteja ainda longe de atingir níveis desejáveis. A título de exemplo lembram-se algumas espécies de *Thymus*, os tomilhos, o alecrim (*Rosmarinus officinalis* L.), o rosmaninho (*Lavandula stoechas* L.), a erva-de-são-joão (*Hypericum perforatum* L.); e faz-se uma especial referência às *Mentha*. À semelhança da maioria das espécies pertencentes à família das Lamiaceae, os taxa *Mentha cervina* L. e *M. pulegium* L. adquirem especial interesse. No entanto, tem-se verificado uma diminuição da sua presença devido a factores como o sobrepastoreio, a colheita excessiva e desregrada, as limpezas mecânicas de cursos de água, a aplicação indiscriminada de herbicidas e as oscilações anormais do caudal dos cursos de água (Póvoa *et al.* 2002). Com a contínua destruição dos habitats, surge a necessidade em obter conhecimentos sobre o *status* de conservação de germoplasma, utilização e produção deste tipo de plantas espontâneas e variedades locais com interesse medicinal, culinário e aromático.

Se sob o ponto de vista alimentar e medicinal facilmente se compreende a utilidade das plantas aromáticas. O interesse agronómico deste aproveitamento vem abrir a possibilidade de rentabilizar regiões do território nacional não susceptíveis de serem aproveitadas para outro tipo de culturas, uma vez que a maioria das plantas aromáticas pode ser produzida em solos incipientes sem grandes custos (Moldão-Martins 1995).

Lembra-se, ainda, que a vulgar cânfora, óleo essencial de grande aplicação industrial, é obtida por destilação da madeira da canforeira, *Cinnamomum camphora* (L.) J. Presl., e que vários óleos essenciais têm um elevado índice refractivo e são valiosos os usados na preparação de

montagens de microscopia e nas lentes de imersão, sendo bem conhecido o óleo de cedro proveniente de *Juniperus virginiana* L. (Hill 1937).

A nível mundial, numerosas espécies são usadas na indústria dos perfumes, medicina tradicional, etc., mencionadas em numerosas obras, como por exemplo o clássico livro *Economic Botany* de A. F. Hill, cuja primeira edição é de 1937, e que aponta ocorrerem plantas aromáticas em sessenta famílias, sendo particularmente características das anteriormente referidas Lauraceae, Myrtaceae, Lamiaceae, Apiaceae e Asteraceae.

Embora na nossa flora existam numerosas plantas com estruturas secretoras que produzem substâncias aromáticas, óleos essenciais com interesse na indústria da perfumaria (Rodrigues 1958), a sua exploração não está tão generalizada quanto se poderia esperar. No passado, os estudos anatómicos com elas relacionadas foram relativamente escassos. Entre estes, cita-se o trabalho de Alpuim (1960) sobre o loureiro e o de Domingos (1954) acerca de estruturas secretoras do eucalipto, cujos óleos essenciais, tanto num como noutro caso, se situam nas folhas. Mascarenhas (1948) determinou o teor em alcalóides das giestas leguminosas dos géneros *Spartium*, *Cytisus* e *Retama*, mas este estudo anatómico não o relaciona claramente com as estruturas secretoras.

A partir da década de 80 houve incremento no país do estudo das estruturas secretoras. Recentemente, Cunha *et al.* (2007) reuniram a caracterização e utilizações de plantas aromáticas em Portugal

### **5.3.2 – Especiarias**

A controversa definição de especiaria é discutida na obra de Ferrão (1993), que trata da cultura, composição e propriedades das especiarias de origem tropical. O autor lembra que a Norma Portuguesa Definitiva NP-107 define especiaria como “o produto vegetal ou a mistura de produtos vegetais, isentos de substâncias estranhas, utilizado para dar sabor e aroma específico aos alimentos”, tendo pois um âmbito alargado compreendendo não só as



especiarias do Oriente, como outras e diversos produtos considerados como *arómatos* ou como *condimentos*. De facto, como refere aquele autor, podem-se usar as definições de especiarias como “produtos exóticos de sabor agradável e forte, frequentemente picantes que permitem ressaltar o gosto dos alimentos tornando-os mais apetecíveis e digeríveis”, de arómatos como produtos que “embora possuindo algumas destas características, têm como dominante mais a suavidade do perfume do que a força do sabor e de condimentos como “produtos que adicionados aos alimentos lhes melhoram o sabor e o paladar”. Naquela obra o autor inclui espécies que nalguns países não são consideradas como especiarias, caso da baunilha, sendo que para alguns é incluída nos arómatos.

Do referido trabalho de Ferrão (1993) extrai-se a seguinte lista de espécies de especiarias, entendidas em sentido lato:

***Origem asiática***

*Sul da Índia e Ceilão (Sri-Lanka)*

Pimenta (*Piper nigrum* L.)

Cardamomo (*Elettaria cardamomum* Mat.)

Canela verdadeira (ou de Ceilão) (*Cinnamomum zeylanicum* Brey)

*Sul da China*

Canela da China (*Cinnamomum cassis* Blume)

*Arquipélago malaio*

Noz-moscada (*Myristica fragans* Hout.)

Maça ou Macis (*Myristica fragans* Hout.)

Gengibre (*Zingiber officinale* Rosc.)

Curcuma (*Curcuma longa* L.)

Cravo (*Syzygium aromaticum* Merrill & Perry)

***Origem americana*** (América Tropical)

Baunilha (*Vanilla planifolia* Andrews)

Malagueta (*Capsicum frutescens* L.)

***Origem europeia e da Ásia do Norte***

Coentro (*Coriander sativum* L.)

Cominho (*Cominum cyminum* L.)

Mostarda (*Sinapis alba* L.)  
Malagueta (*Capsicum frutescens* L.)

### **Origem africana**

Amomo (*Amomum granum-paradisi* Afz.)

Como seria de esperar, a parte da planta explorada nas especiarias varia com as espécies. A título de exemplo refere-se que aquele autor escreve ser a canela comercial preparada do ritidoma, mas em complemento se podem também usar outras partes da planta, porquanto todos os seus órgãos têm glândulas produtoras de óleos essenciais e oleorresinas.

### **5.3.3 – Gomas e resinas**

As **gomas** e **resinas**<sup>4</sup> constituem outro grande e importante grupo de compostos terpénicos obtidos de plantas com bolsas e canais secretores.

A secreção da resina dos pinheiros (Fig. 60) tem ainda algum valor comercial no país. Aliás as resinas vegetais e óleos essenciais constituem um importante grupo de produtos de plantas económicas<sup>5</sup>.

---

<sup>4</sup> Cunha *et al.* (2007) explica existirem: as gomo-resinas, emulsões naturais de resinas em soluções aquosas de gomas podendo ser acompanhadas de essências, sendo exemplo a assafétida e o gálbano, nas Apiaceae e, nas Burseraceae, a mirra e o incenso, exsudados, respectivamente, de *Commiphora* spp. e *Boswellia serrata* L.; as lacto-resinas, pseudo-soluções (com água entre 50% a 85%) na qual se encontram sais minerais, ácidos orgânicos, substâncias proteicas, taninos, gomas e óleos essenciais, como o lactucário, obtido por secagem do látex da alface-brava (*Lactuca virosa* L., Asteraceae); as gluco-resinas, misturas de resinas e açúcares.

<sup>5</sup> A *gema* ou *resina* que exsuda abundantemente do borne das espécies de *Pinus*, e de outros géneros, é separada por destilação em duas fracções, a resina propriamente dita ou *colofónia* e a *essência de terebentina*. De facto, após aquecimento suficiente da massa, destilam, para, após refrigeração, se condensarem, os *óleos essenciais*, ou, *terebentina*. Terminada a destilação permanece na caldeira o resíduo, fracção não volátil, chamado *resina, pez, louro* ou *colofónia* contendo os *ácidos resínicos*, isómeros d-pimárico e abiéticos, e que se aplicam extensamente no fabrico de ceras, sabões, colantes do papel, aditivos espessantes de tintas e de vernizes, bem como plastificantes de muitas resinas sintéticas. A

A produção de resina de pinheiro tem valor económico considerável e ocasionou numerosos trabalhos nacionais, nas décadas de 30 a 50, na então Direcção-Geral dos Serviços Florestais e Aquícolas e em trabalhos apresentados no Instituto Superior de Agronomia, de que se citam alguns, que abordam com alguma desenvoltura aspectos histo-anatómicos: Gameiro (1935a e 1935b), Fernandes (1944), Azinheira (1953), Machado (1953a e 1953b), Quintela (1955) e Gordo (1957).

Embora antigo, o livro de Howes (1949) sobre gomas e resinas vegetais continua a ser uma obra de referência, pela enorme informação que contém sobre as suas utilizações, qualidades e preparação, em vários países.

Algumas utilizações de resinas são ancestrais, como a do âmbar, uma resina fóssil encontrada principalmente ao longo das margens do Mar Báltico, dum pinheiro extinto Eocénico, *Pinus succinifera*, muito usado em objectos ornamentais. Insectos e outros objectos daquele período geológico têm sido encontrados em porções de âmbar, então retidos na resina exsudada (Hill 1937). Também são muito conhecidos os

---

utilização da *essência* do *Pinus pinaster*, constituída por substâncias complexas de natureza terpénica, sobretudo por L- $\alpha$ -pineno e  $\beta$ -pineno, como solvente e diluente de larga compatibilidade, estende-se às tintas, vernizes e lacas; usa-se também nas graxas para calçado e soalho e na síntese da *cânfora* e outros produtos farmacêuticos e químicos (Carvalho 1958).



**Fig. 60** – Extracção da resina de *Pinus pinaster* Aiton. (Reproduzido de Azinheira 1953)

objectos ornamentais de laca, exsudada de várias árvores asiáticas, principalmente de *Rhus verniciflua* Stokes. Aquele autor refere também o conhecimento ancestral da resina chamada “mástique”, uma espécie de betume, derivada da *Pistacia lentiscus* L. (lentisco). É também usado em trabalhos litográficos e, em medicina, como cimento para trabalhos dentários.

A clássica goma-arábica (Fig. 61), um derivado seco de exsudação formada na casca de *Acacia senegal* (L.) Willd. e outras espécies do género, foi um dos produtos inicialmente comercializados na Europa pelos portugueses durante o Século XV.

Ainda hoje, a goma-arábica é largamente utilizada nas comunidades rurais africanas; a sua importância nas práticas sociais locais (usos etnofarmacológicos, tratamento tradicional de vestuário, preparação de tinta, usada praticamente em exclusivo, nas Escolas Corânicas) que coexistem simultaneamente com as suas transações comerciais para a significativa exportação para fins industriais, na Mauritânia, foi apresentada por Frazão-Moreira (2005).

A extracção das gomas e resinas tem expressão em muitos outros países tropicais. Para a África Ocidental, Burkill (1995) anotou além de *A. nilotica*

(L.) Delile, *A. polyacantha* Willd., *A. senegal* (L.) Willd., *A. seyal* Delile, *A. sieberiana* DC. ainda cerca de uma dezena de espécies.

No nosso país, espécies do género *Cistus* segregam grandes quantidades de oleorresinas. A esteva, *Cistus ladanifer* L., cobre uma vastíssima área das nossas regiões mais secas bem conhecida devido à difusão da oleorresina, chamada ládano ou ládano, por rebentamento de células secretoras, que tem algum aproveitamento na perfumaria como diluente, produzido por fervura da planta na água. Dos vários trabalhos sobre as secreções de *Cistus* sp., cite-se o de Ramalho *et al.* (1999).



**Fig. 61**– Exsudação gomosa no tronco de *Acacia ehrenbergiana* Hayne; 2 -Pedaços da goma-arábica recolhidos no mercado do Oásis de Ouadane (Mauritânia). (1 - adaptado de foto de Maria Cardeira da Silva; 2 - cedido por A. Frazão Moreira)

#### 5.3.4 – Taninos

Sobre os taninos, Pinto-Ricardo & Teixeira (1977) lembram que pela sua propriedade de se ligarem com estabilidade a proteínas são importantes na

indústria alimentar e na manufactura do chá, cacau e vinho. Ainda a propriedade de se combinarem com as proteínas da pele dos animais confere-lhes resistência à putrefacção, convertendo-as em coiro.

Na fitoterapia tem aumentado o interesse das procianidinas oligoméricas, sobretudo do grupo dos taninos condensados, obtidas, por exemplo, dos bagaços de uva e das cascas do pinheiro bravo.

### 5.3.5 – Látex

O valor comercial dos látex pode atingir grande relevo. Basta lembrar que vários produtos medicinais e estupefacientes são reproduzidos de vasos laticíferos e a larga expressão que já teve a utilização de borrachas naturais, ainda hoje com certo interesse.

Dois compostos provenientes do látex, de há muito conhecidos e que tiveram valor elevado no comércio mundial, são a borracha e a guta-percha. Ambos são compostos poli-isoprénicos mas que diferem, fundamentalmente, pela configuração dos átomos de carbono à volta das duplas ligações; a borracha é um isómero *cis* e a guta-percha, um isómero *trans* (Pinto-Ricardo & Teixeira 1977). A guta-percha, como já referido, é um látex reproduzido das árvores da espécie *Palaquium gutta* (Hook. f.) Baill. e de outras Sapotaceae, nativas do sudeste da Ásia e norte da Australásia. Difere da borracha natural por ser muito menos elástica. É um excelente isolante, bom isolador eléctrico, bio-inerte e resiliente. Acresce ainda o facto de não ser atacado por animais ou plantas marinhas pelo que foi usado no fabrico do primeiro cabo telegráfico submarino transatlântico e ainda hoje utilizado em cabos submarinos ou subterrâneos. Aplica-se, também, na cobertura das bolas de golfe e tem sido utilizada em cirurgia e estomatologia e no domínio dos adesivos, embora já tenha sido substituída por outros materiais naturais e sintéticos.

Delabarre & Serier (2000) analisaram a situação do comércio da borracha natural, extraída da *Hevea brasiliensis*, cultivada, principalmente

em países asiáticos e, com menor expressão, africanos; apesar da concorrência com o caucho sintético, o natural tem ainda grande valor pelas suas qualidades excepcionais de elasticidade e impermeabilidade, tendo sido crescente o seu comércio mundial nos últimos anos e, presumivelmente, esta tendência manter-se-á.

Refere-se, por curiosidade, a utilização do látex de *Achras sapota* L., uma sapotácea, matéria-prima da "pastilha elástica" ("chewing gum"). O produto deste látex, bem como outros, não são nem elásticos nem resilientes após coagulação, denominados *balatas* (Fahn 1979a).

Como lembra Cunha (2008), muitas plantas contendo alcalóides eram usadas de há centenas ou milhares de anos, antes de quimicamente conhecidos os constituintes, como a morfina (um dos vários constituintes do ópio) da papoila dormideira (*Papaver somniferum*, Papaveraceae), a quinina e a quinidina da quina (*Cinchona pubescens* Vahl, Rubiaceae), a cocaína da coca, alcalóides tropânicos da beladona (*Atropa belladonna* L., Solanaceae). Aqueles autores afirmam que a utilização de plantas pelos seus alcalóides é pequena na fitoterapia moderna por reduzida segurança por imprecisão nas quantidades de alcalóides que contêm. O temível ópio é constituído por alcalóides que ocorrem em vasos laticíferos da *Papaver somniferum*, particularmente abundantes, nas cápsulas. Para recolher o seu látex, fonte de alcalóides do ópio, como a morfina, a codeína e a papaverina, fazem-se cortes transversais no fruto, uma cápsula, e quando a secreção se encontra seca é recolhida da superfície do mesmo.

A pesquisa dos componentes químicos do látex de várias plantas, em particular de *Euphorbia* spp. tem sido realizada pela sua riqueza em hidrocarbonetos, na hipótese de se encontrarem alternativas económicas para alguns produtos derivados do petróleo.

### 5.3.6 – Fitoalexinas e compostos alelopáticos

A utilização dos “produtos naturais”, como indica Matos (2000), termo por que se designam os compostos orgânicos de origem biológica específicos de um organismo ou de um número restrito de indivíduos relativamente próximos, que não parecem ser essenciais ao organismo que o produz, tem merecido atenção crescente na medicina e noutras actividades como na protecção das culturas. Nesta destacam-se as **fitoalexinas** e os **compostos alelopáticos**.

As fitoalexinas são substâncias não existentes nas plantas sãs, sintetizadas pelas plantas *de novo*, quando expostas a microrganismos. Estes compostos podem ser mobilizados com rapidez, acompanhando a penetração do microrganismo, e atingir uma concentração elevada, para inibir o seu crescimento. Matos (2000) apresenta a composição de numerosos destes compostos (fenilpropanóides, terpenóides, isoflavonóides e derivados de ácidos gordos) bem como as plantas em que se formam e os agentes patogénicos que os induzem. A autora discute o interesse do seu conhecimento e apresenta as características de vários produtos naturais e as plantas de que se extraem, os seus usos, ou as potencialidades de aplicação, como insecticidas directos – piretrinas, cinerinas, jasmolinas, rotenona e rotenóides, nicotina, cafeína e outras metilxantinas – ou indirectos (antifálicos ou enfastiantes alimentares e feromonas) e ainda como fungicidas.

Ao fenómeno da alelopatia<sup>6</sup>, que Rice (1974) definiu como qualquer efeito, causado por uma planta, incluindo microrganismos, que directa ou

---

<sup>6</sup> A natureza química dos numerosos compostos alelopáticos, os seus mecanismos de acção e circuitos e as implicações ecológicas e na agricultura são largamente desenvolvidas pelo autor, citado, e resumidas em documento de Moreira (1979). Como se refere neste trabalho, este conceito distingue com nitidez a alelopatia da competição entre plantas, que envolve a remoção ou redução, por uma planta, de algum factor do ambiente necessário para outra planta, vegetando no mesmo habitat, como a água, substâncias minerais ou a luz. Aos efeitos alelopáticos conjuntamente com os competitivos têm-se denominado por interferência ou por concorrência, respectivamente pelos autores de língua saxónica ou francesa. São muito numerosas as substâncias que têm sido identificadas com propriedades alelopáticas, de vários grupos químicos, como terpenóides e esteróides, fenóis derivados do ácido benzóico, cumarinas, lactonas



indirectamente é prejudicial a outra planta, através de compostos químicos lançados no meio ambiente, estão associadas, evidentemente, secreções das plantas. Como bem documenta Tukey Jr. (1969), processos diversos podem estar potencialmente envolvidos nas interações entre as plantas produtoras das substâncias alelopáticas e as receptoras: remoção das plantas produtoras por lavagem devido às chuvas, orvalho ou nevoeiro; volatilização de metabolitos; acumulação de resíduos; exsudação radicular (Fig. 62).

Para o combate a infestantes das culturas pode interessar o conhecimento de compostos alelopáticos (Batish *et al.* 2006). Alguns herbicidas foram já lançados no mercado norte-americano com origem em extractos alelopáticos. Todavia, tem-se encontrado alguma dificuldade no aproveitamento destas secreções naturais como produtos fitofarmacêuticos, pela sua elevada toxicidade para os animais.



**Fig. 62** – Circuitos das substâncias alelopáticas: A – lavagem das plantas superiores por chuva, orvalho e nevoeiro, para o solo; B – volatilização dos metabolitos das plantas e retenção nas folhas de plantas de menor porte; C – absorção por via radicular a partir de material vegetal incorporado no solo; D – exsudação radicular com acção sobre microrganismos do solo ou sobre o sistema radicular de plantas vizinhas. [Reproduzido de Matos (2000), elaborado com base em Rovira (1969), com a permissão do Instituto Nacional de Recursos Biológicos]

---

simples insaturadas, naftoquinonas, antraquinonas e quinonas complexas, taninos hidrolisáveis e taninos condensados, etc.



## Bibliografia

- Allen R.D. & Nessler C.L. 1984 Cytochemical localization of pectinase activity in Laticifers of *Nerium oleander* L. *Protoplasma* 119: 74-78
- Alpuim M.S.H. 1960 Para um melhor conhecimento da estrutura das bolsas de óleo da folha de *Laurus nobilis* L. *Est. Inf.* 133-E3. Direcção-Geral dos Serviços Florestais e Aquícolas. Lisboa
- Anderson B.W. 1998 The case of saltcedar. *Restoration and Management Notes* 16: 130-134, 138
- Antunes T. 1985 Bolsas secretoras de *Ruta chalepensis* L. Ontogenia e secreção. *Dissertação ao Grau de Doutor em Biologia*, FCUL, Lisboa
- Antunes T. & Sevinate-Pinto I. 1991 Glandular trichomes of *Teucrium scorodonia* L. Morphology and histochemistry. *Flora* 185: 65-70
- Antunes T. & Sevinate-Pinto I. 2006 *Botânica – Passagem à Vida Terrestre*. Lidel, Lisboa
- Arroyo M.T.K. 1981 Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. In: Polhill R.M. & Raven P.H. (eds.) *Advances in Legume Systematics*. Part 2, pp. 723-769. Royal Botanic Gardens, Kew
- Ascensão L., Marques N. & Pais M.S. 1995 Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus* (Lamiaceae). *Annals of Botany* 75: 619-626.
- Ascensão L. & Pais M.S. 1998 The Leaf Capitate Trichomes of *Leonotis leonurus*: Histochemistry Ultrastructure and Secretion. *Annals of Botany* 81: 263-271
- Ascensão L., Mota L. & Castro M. De M. 1999 Glandular trichomes on the leaves and flowers of *Plectranthus ornatus*: morphology, distribution and histochemistry. *Annals of Botany* 84: 437-447
- Ascensão L., Francisco A., Cotrim H. & Pais M.S. 2005 Comparative structure of the labellum in *Ophrys fusca* and *O. lutea* (Orchidaceae). *American J. Botany* 92: 1059-1067
- Azinheira A. 1953 Aspectos anatómicos e fisiológicos do pinheiro bravo relacionados com a resinagem. *Relatório Final do Curso de Engenheiro Silvicultor*. Instituto Superior de Agronomia. 85 pp.
- Bakker M.E. & Gerritsen A.F. 1990 Ultrastructure and Development of Oil Idioblasts in *Annona muricata* L. *Annals of Botany* 66: 673-686

- Barlow P.M. 1975 The root cap. Em: Torrey J.G. & Clarkson D.T. (eds.) *The Development and Function of Roots*, pp. 21-54. Academic Press
- Bass P. & Gregory M. 1985 A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells. *Israel Journal of Botany* 34: 16-186
- Batish D.R., Singh H.P., Kohli R.K & Dawra G.P. 2006 Potencial of allelopathy and allelochemicals for weed management. In: Singh H.P., Batish D.R. & Kohli R.K. (eds.) *Handbook of Sustainable Weed Management*. pp 209-256. Food Products Press.
- Behnke H.-D. 1984 Plant trichomes-structure and ultrastructure: general terminology, taxonomic applications, and aspects of trichome-bacterial interaction in leaf tips of *Dioscorea*. In: Rodriguez E, Healey PL, Metha I, (eds). *Biology and Chemistry of Plant Trichomes*, pp. 1-21. N. York: Plenum Press
- Belin-Depoux M. 1969 Contribution à l'étude des hydatodes. I. Remarques sur le type "à épithème" chez les Dicotylédones. *Rev. Gen. Bot.* 76: 631-657
- Benayoun J. & Fahn A. 1979 Intracellular transport and elimination of resin form epithelial duct-cells of *Pinus halepensis*. *Annals of Botany* 43: 179-181
- Bento F., Galego L., Gonçalves V., Cavaco T., Almeida V. & Costa M. 2006 Headspace solid-phase microextraction gas chromatography and gas chromatography – mass spectrometry analysis of the volatile compounds during packing of: *Calamintha baetica*, *Thymus mastichina* and *Origanum vulgare*. Traditional Food Processing and Techological Innovation in the Peripheral Regions. In [www.drapalg.min-agricultura.pt](http://www.drapalg.min-agricultura.pt)
- Bergougnoux V., Caissard J.-C., Jullien F., Magnard J.-L., Scalliet G., Cock J., Hugueney P. & Baudino S. 2007 Both the adaxial and abaxial epidermal layers of the rose petal emit volatile scent compounds. *Planta* 226: 853-866
- Bergström G., Dobson H.E.M. & Groth I. 1995 Spatial fragrance patterns within the flowers of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae). *Plant Systematic Evolution* 195: 221-242
- Bianchii G., Nuzzi M., Leva A.A. & Rizzolo A. 2007 Development of a headspace-solid phase micro extraction method to monitor changes in volatile profile of rose (*Rosa hybrida*, cv David Austin) petals during processing. *Journal of Chromatography* 1150 (1-2): 190-197
- Bisio A., Corallo A., Gastaldo P., Romussi G., Ciarallo G., Fontana N. 1999 Glandular hairs and secreted material in *Salvia blepharophylla* Brandegees ex Epling grown in Italy. *Annals of Botany* 83: 441-452
- Bombardelli E. & Morazzoni P. 1995 *Hypericum perforatum*. *Fitoterapia* 66: 43-68

- Bosabalidis A.M. & Tsekos I. 1982a Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten. I. Early stages of gland cells differentiation. *Protoplasma* 112: 55-62
- Bosabalidis A.M. & Tsekos I. 1982b Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten. II. Development of the essential oil-accumulating central space of the gland and process of active secretion. *Protoplasma* 112: 63-70
- Bosabalidis A.M. & Thomson W.W. 1984 Light Microscopical Studies on Salt Gland Development in *Tamarix aphylla* L. *Annals of Botany* 54: 169-174
- Bottega S., Garbari, F., Pagni, A.M. 1999 Secretory structures in *Hypericum elodes* L. (Hypericaceae). I. Preliminary observations. *So. Tosc. Sci. Nat. Mem., Serie B.* 106: 93-98
- Bouchet P. 1980 Ultrastructural study of the raphide and mucilage forming cells of *Tradescantia*. *II Meeting Secretions in Plants. Algarve (Resumo)*. Soc. Bot. France, Inst. Nac. Inv. Cient.
- Bovey R., Baggiolini M., Boly A., Corbaz R., Mathys G., Meylan A., Murbach R., Pelet F., Savary A. & Trivelli G. 1979 (7<sup>a</sup> ed.) *La Défense des Plantes Cultivées. Traité Pratique de Phytopathologie et de Zoologie Agricole*. Éditions Payot Lausanne.
- Brocheriou J. 1976 Contribution à l'étude ontogénique des poches sécrétrices foliaires. Nouvelles investigations chez les Myrtacées. *Rev. Gén. Bot.* 83: 3-35
- Brotero F.A. 1816 *Phytographia Lusitaniae Selector, seu novarum, rariorum, et aliarum minus cognitarum stirpium, quae in Lusitania sponte veniunt, ejusdemque florum spectant, descriptiones iconibus illustratae*. Tom. I. Olisipone ex Typographia Regia. 235 pp.
- Bruneton J. 2009 *Pharmacognosie, Phytochimie, Plantes Médicinales*. 4<sup>e</sup> ed. Lavoisier, Paris. 1269 pp.
- Brzozowska-Hanower J., Cretin H., Hanover P. & Michel P. 1979 Variations de pH entre compartiments vacuolaire et cytoplasmique au sein du latex d'*Hevea brasiliensis*. Influence saisonnière et action du traitement par l'éthrel générateur d'éthylène. Repercussion sur la production et l'apparition d'encoques sèches. *Physiol. Vég.* 17: 851-867
- Burkill H.M. 1995 *The Useful Plants of West Tropical Africa*. Vol 3. Royal Botanic Gardens. Kew
- Butcher P.A., Bell J.C. & Moran G.F. 1992 Patterns of genetic diversity and nature of breeding systems in *Melaleuca alternifolia* (Myrtaceae). *Aust. J. Bot.* 40: 365-375

- Carde J.-P. & Bernard-Dagan C. 1980 Compartimentation de la synthèse terpénique chez le Pin maritime. *II Meeting Secretions in Plants. Algarve (Resumo)*. Soc. Bot. France, Inst. Nac. Inv. Cient.
- Carr S.G.M. & Carr D.G. 1969 Oil glands and ducts in *Eucalyptus* l'Hérit. I The phloem and the pit. *Aust. J. Bot.* 17: 471-513
- Carr S.G.M. & Carr D.G. 1970 Oil glands and ducts in *Eucalyptus* l'Hérit. II Development and structure of oil glands in the embryo. *Aust. J. Bot.* 18: 191-212
- Carson C., Hammer K.A. & Riley T.V. 2006 *Melaleuca alternifolia* (Tea Tree) Oil: a review of antimicrobial and other medicinal properties. *Clinical Microbiology Reviews* 19: 50-62. doi:10.1128/CMR.
- Carvalho A. 1958 Madeiras de folhosas. Contribuição para o seu estudo e identificação. *Bol Soc. Port. Ciências Naturais* (2ª Sér.) 5: 54-260.
- Castells A.R.C., Ormond W.T., Pinheiro M.C.B. & Silva M.T.A. 1979 Estudo dos hidatódios e sua importância no complexo *Ludwigia* L. (*Onagraceae*). *Arq. Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 23: 5-13
- Charon J., Vindt-Balguerie E. & Launy J. 1990 Ontogenèse des canaux sécréteurs primaire dans la jeune plante de *Pinus pinaster*. *Can. J. Bot.* 68: 2119-2126
- Ciccarelli D., Andreucci A.C. & Pagni A.M. 2001a Translucent Glands and Secretary Canals in *Hypericum perforatum* L. (*Hypericaceae*): Morphological, anatomical and histochemical studies during the course of ontogenesis. *Annals of Botany* 88: 637-644
- Ciccarelli D., Andreucci A.C. & Pagni A.M. 2001b The black nodules of *Hypericum perforatum*: morphological anatomical and histochemical studies during the course of ontogenesis. *Israel Journal of Plant Sciences* 49: 33-40
- Ciccarelli D., Pagni A.M. & Andreucci A.C. 2003 Ontogeny of secretory cavities in vegetative parts of *Myrtus communis* L. (*Myrtaceae*): an example of schizolysigenous development. *Israel Journal of Plant Sciences* 51: 193-198
- Clowes F.A. & Juniper B.E. 1968 *Plant Cell*. Blackwell Scientific Publications
- Costa A.F. 1975 *Elementos da Flora Aromática. O Laboratório de Farmacognosia no Estudo dos Óleos Essenciais de Portugal e Angola*. Junta de Investigações Científicas do Ultramar. Lisboa. 295 pp.
- Costa A.F. 2001 (3ª ed.) *Farmacognosia Experimental*. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa
- Coutinho M.P. 1950 Notas sobre a constituição histo-anatómica das diversas espécies do género *Hypericum* L. existentes na serra do Gerês. *Agronomia Lusitânica* 12: 517-549

- Cox S.D., Mann C.M., Markham J.L., Bell H.C., Gustafson J.E., Warmington J.R. & Wyllie S.G. 2000 The mode of antimicrobial action of the essential oil of *Melaleuca alternifolia* (tea tree oil). *J. Appl. Microbiol.* 88: 170–175
- Cox S.D., Mann C.M. & Markham J.L. 2001 Interactions between components of the essential oil of *Melaleuca alternifolia*. *J. Appl. Microbiol.* 91: 492–497
- Cowan M.M. 1999. Plant products as antimicrobial agents. *Clin. Microbiol. Rev.* 12: 564–582
- Croteau R. & Johnson M.A. 1984 Biosynthesis of terpenoids in glandular trichomes. *In: Rodriguez E., Healey P.L. & Mehta I. (eds.) Biology and Chemistry of Plant Trichomes*, pp 133-185. Plenum Press
- Cunha A.G. 1939 Études cytologiques sur les nectaires du pétiole de la feuille de *Ricinus communis* L. *Bol. Soc. Brot.* (2<sup>a</sup> sér.) 13: 1-28
- Cunha, A.P., Ribeiro, J.A. & Roque, O.R. 2007 *Plantas Aromáticas em Portugal. Caracterização e Utilizações*. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa. 326 pp.
- Cunha A.P. (coord.). 2008 (2<sup>a</sup> ed.) *Farmacognosia e Fitoquímica*. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa. 670 pp.
- Cunha A.P., Silva A.P. & Roque O.R. 2008a (3<sup>a</sup> ed.) *Plantas e Produtos Vegetais em Fitoterapia*. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa. 701 pp.
- Cunha A.P., Silva A.P., Roque O.R. & Cunha E. 2008b (2<sup>a</sup> ed.) *Plantas e Produtos Vegetais em Cosmética e Dermatologia*. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa. 310 pp.
- Curtis J.D. & Lersten N.R. 1990 Internal secretory structures in *Hypericum* (Clusiaceae): *H. perforatum* and *H. balniaricum*. *New Phytol.* 114: 571-580
- Cutter E. 1978 *Plant Anatomy*. Part 1 *Cells and Tissues*. Edward Arnold. 315 pp.
- Czaja A.Th. (1934) Insektivoren (Karnivoren. Insekten-oder fleischfressende Pflanzen). *Handwörterbuch der Naturwissenschaften 2 Auflage* 5: 655-666 (citado por Fernandes 1942)
- Delabarre M.A. & Serier J.B. 2000 *Rubber*. Tropical Agriculturalist. MacMillan-CTA 154 pp.
- Delgado-Sousa F. 2005 Panorama da comercialização e cultivo das plantas aromáticas e medicinais em Portugal. *In: Frazão-Moreira A. & Fernandes M.M. (eds.) Plantas e Saberes. No Limiar da Etnobotânica em Portugal*, pp. 55-62. Edições Colibri / Instituto de Estudos de Literatura Tradicional.
- Dell B. 1977 Distribution and function of resins and glandular hairs in Western Australian plants. *J. Proc. R. Soc. West. Aust.* 59: 119-123
- Demarco D., Kinoshita L. & Castro M.M. 2006 Laticíferos articulados em Apocynaceae. *Revista Brasil. Bot.* 29:133-144

- Dewik, P.M. 2002 (2<sup>a</sup> ed.) *Medicinal Natural Products. A Biosynthetic Approach*. Chichester, John Wiley & Sons
- Dickison W.C. 2000 *Integrative Plant Anatomy*. Harcourt Academic Press, Sao Diego, USA, 533 pp.
- Dieffenbach H., Kramer D. & Lüttge U. 1980 Release of guttation fluid from passive hydathodes of intact barley plants. I – Structural and cytological aspects. *Annals of Botany* 45: 397-401
- Dobson H.E.M., Bergström G. & Groth I. 1990 Differences in fragrance chemistry between flower parts of *Rosa rugosa* Thunb. (Rosaceae). *Israel Journal of Botany* 39:14-156
- Domingos M.V.D. 1954 Sobre os óleos de *Eucalyptus globulus* e *Eucalyptus sideroxylon* (Contribuição para o estudo comparativo). *Relatório Final do Curso de Engenheiro Silvicultor*. Instituto Superior de Agronomia. 114 pp.
- Dumas C. & Gauge T. 1980 Some physiological aspects of fertilization related with secretory process. *II Meeting Secretions in Plants. Algarve (Resumo)*. Soc. Bot. France, Inst. Nac. Inv. Cient.
- Dumas C. 1984a Conclusions générales sur la biologie florale. *In: Pesson P. & Louveaux J. (eds.) Pollinisation et Productions Végétales*, pp. 89-90. Institut National de la Recherche Agronomique. Paris.
- Dumas C. 1984b Ecologie florale et pollinisation. *In: Pesson P. & Louveaux J. (eds.) Pollinisation et Productions Végétales*, pp. 31-46. Institut National de la Recherche Agronomique. Paris.
- Dumas C., Perrin A., Rougier M. & Zandonella P. 1974-1976 Some ultrastructural aspects of different vegetal glandular tissues. *Port. Acta Biol.* 14 (sér. A): 501-519
- Effmert U., Große, Rose U.S.R., Ehrig F., Kagi R. & Piechulla B. 2005 Volatile composition, emission pattern, and localization of floral scent emission in *Mirabilis jalapa* (Nyctaginaceae). *American J. Botany* 92: 2-12.
- Endress P.K. 1994 *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press. (citado por Luckow & Grimes 1997)
- Esau K. 1953 *Plant Anatomy*. John Wiley & Sons, Inc. N. York
- Esau K. 1965 *Plant Anatomy*. 2<sup>nd</sup> ed. John Wiley & Sons, Inc. N. York
- Esau, K. 1976 *Anatomia das Plantas com Sementes*. Edgard Blucher, Lda. S. Paulo.
- Esau K. 1985 *Anatomia vegetal*. Trad. J. P. Rossel. 3<sup>a</sup> ed. Barcelona, Omega.
- European Pharmacopoeia 6.0 2007. Council of Europe. Strasbourg
- Evans WC. 2009 *Trease and Evans Pharmacognosy*. 16th ed. Saunders Company Ltd. London.



- Faberberg W.R. & Allain D. 1991 A quantitative study of tissue dynamics during closure in the traps of Venus's flytrap *Dionaea muscipula* Ellis. *American J. Botany* 78: 647-657
- Faberberg W.R. & Howe D.G. 1996 A quantitative study of tissue dynamics in Venus's flytrap *Dionaea muscipula* (Droseraceae). II Trap reopening. *American J. Botany* 83: 836-842
- Fahn A. & Benayoun J. 1976 Ultrastructure of resin ducts in *Pinus halepensis* development possible sites of resin synthesis, and mode of its elimination from the proteoplast. *Ann. Bot.* 40: 857-863
- Fahn A. 1979a *Secretory Tissues in Plants*. Academic Press. 302 pp.
- Fahn A. 1979b Ultrastructure of nectarines in relation to nectar secretions. *American J. Botany* 66: 977-985
- Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist* 108: 229-257
- Fahn A. 1990 (4<sup>th</sup> ed.) *Plant Anatomy*. Pergamon Press. 589 pp.
- Farmacopeia Portuguesa VIII. 2005. Ed. Infarmed, vol I e II, Lisboa
- Federici E., Multari G., Gallo F.R. & Palazzino G. 2005 Herbal drugs: from traditional use to regulation. *Ann Ist Super Sanita* 41(1): 49-54
- Feijão O. 1960-1963 *Elucidario Fitológico. Plantas Vulgares de Portugal Continental, Insular e Ultramarino. Classificação, Nomes Vernáculos e Aplicações*. Instituto Botânico de Lisboa
- Feijão O. 1973 *Medicina pelas Plantas*. Livraria Progresso. Lisboa
- Fenner 1904 Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Lanblätter und Drüsen einiger Insektivoren. *Flora* 94 (citado por Fernandes 1941)
- Fernandes A. 1940, 1941, 1942 Morfologia e fisiologia das plantas carnívoras. *An. Soc. Brot.* 6: 14-62; 7: 16-52; 8: 6-47
- Fernandes S.C. 1944 A resinagem no *Pinus pinaster* – 'Pinheiro bravo'. *Agros* 27: 197-205
- Ferrão J.M. 1993 *Especiarias. Cultura. Tecnologia. Comércio*. Instituto de Investigação Científica Tropical. Lisboa 413 pp.
- Ferreirinha M.P. 1958 – glossário Internacional dos termos usados na anatomia de madeiras. Estudos, Ensaios e Documentos 46. Junta de Investigação do Ultramar. Lisboa 89 pp.
- Figueiredo A.C., Barroso J., Pedro L. & Scheffer J. 2008 Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. *Flavour Fragr. J.* 23: 213-226
- Fineran B.A. 1980 Ontogeny of external glands in Bladderwort *Utricularia*

- monanthos. Protoplasma* 105: 9-25
- Foster A.S. 1956 Plant idioblasts: remarkable examples of cell specialization. *Protoplasma* 56: 184-193
- França C. 1921 Recherches sur le “*Drosophyllum lusitanicum*” Link et remarques sur les plantes carnivores. *Archives portugaises des Sciences Biologiques* 1: 1-30
- Franceschi V. 2001 Calcium oxalate in plants. *Trends in Plant Science* 6: 361-427
- Franceschi V.R. & Horner H.T. 1980 Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review* 46: 361-427
- Franco J.A. 1950 Abetos. *Dissertação Professor Agregado 1º Grupo de Disciplinas*. Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. 260 pp.
- Franco J.A. 1971 *Nova Flora de Portugal*. Vol. I *Lycopodiaceae – Umbelliferae*. Edição do autor
- Frazão-Moreira A. 2005 Arabic Gum: from its historical importance in the global markets to its contemporary significance in the local context of Mauritania. *Proc. IVth Intern. Cong. Ethnobotany*. ICEB
- Frazão-Moreira A. & Fernandes M.M. 2005 *Plantas e Saberes. No Limiar da Etnobotânica em Portugal*. Edições Colibri / Instituto de Estudos de Literatura Tradicional. 114 pp.
- Frey-Wissling A. 1981 Crystallography of the two hydrates of crystalline calcium oxalate in plants. *American Journal of Botany* 68: 130-141
- Gameiro 1935a Resinagem. Estudo comparativo do sistema português e francês. *Publ. 2*, pp. 1-125. Direcção-Geral de Serviços Florestais e Aquícolas
- Gameiro 1935b Resinagem. Contribuição para o estudo da influência dos métodos de resinagem na produção. *Publ. 2*, pp. 126-289. Direcção-Geral de Serviços Florestais e Aquícolas
- Ganzera M., Mair M., Stuppner H., Fischer N.H. & Khan I.A. 2001 Analysis of Sesquiterpene Lactones in *Magnolia grandiflora* L. by micellar electrokinetic capillary chromatography *Chromatographia* 54 (9/10): 665-668
- Giordani R. 1978 Autophagie cellulaire et différenciation des laticifères articulés chez une Asclépiade. *Biol. Cellulaire* 33: 253-260
- Giordani R. 1979 Ultrastructure des laticifères de la laitue. *C. r. Acad. Sc. Paris. D. Sc. Nat.* 615
- Glover B.J. & Martin C. 2002 Evolution of adaptive petal cell morphology. In: Cronk Q.C.B., Bateman R.M. & Hawkins J.A. (eds) *Developmental Genetics and Plant Evolution*. Taylor and Francis, London, pp 160-172 (citado por Bergougnoux *et al.* 2007)
- Gordo LS. 1957 Aplicação do processo ‘bark chipping’ na resinagem à morte.

- Relatório Final do Curso de Engenheiro Silvicultor*. Instituto Superior de Agronomia. Lisboa
- Grosso AC., Rodrigues L., Gomes I., Martins ES. & Teixeira G. 2008 Preliminary data on microcharacters and chromosome number in *Tornabenea* species (Apiaceae) from Cape Verde Islands. *Plant Biosystems* 142: 87-93.
- Groult M.-L. 1999 Apport de l'étude des cystolithes foliaires a la taxonomie du Complexe Néotropical *Pilea microphylla* (L.) Liemb. et espèces affines. *Sciences de la Vie* 322: 817-823
- Haberlandt G. 1918 *Physiologische Pflanzenanatomie*. 5. Aufl. Leipzig. (citado por Molisch 1922)
- Haberlandt G. 1924 (6ª ed.) *Physiologische Pflanzenanatomie*. Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig, 671 pp.
- Handley R., Ekbom B. & Gren J.A. 2005 Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecological Entomology* 30: 284-292
- Harborne JB. 1993 (4ª ed.) *Introduction to Ecological Biochemistry*. Academic Press. London
- Harborne JB. 1997 Plant secondary metabolism. In: Crawley MJ. (ed.) *Plant ecology*. 2ª ed., pp. 132-155. Blackwell Publ. Berlin
- Harvey A. 2000 Strategies for the discovering drugs from previously unexplored natural products. *Drug Discovery Today* 5: 294-300
- Heslop-Harrison Y. & Knox R.B. 1971 A cytochemical study of the leaf-gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula*. *Planta* 96: 183-211
- Hill AE. & Hill BS. 1976 Elimination process by glands. Mineral ions. In: Luttge U. & Pitman MG. (eds.) *Transport in Plants*. II Part. B: *Tissues and Organs*. Encyclopedia Plant Physiology. New Series 2, pp. 225-243. Springer-Verlag
- Hill AF. 1937 *Economic Botany. A Textbook of Useful Plants and Plant Products*. McGraw-Hill. 92 pp.
- Homer L., Leach D., Lea D., Lee L., Henry R. & Baverstock P. 2000 Variation in the essential oil content of *Melaleuca alternifolia* Cheel (Myrtaceae). *Biochem. Syst. Ecol.* 28: 367-382
- Howes FN. 1949 *Vegetable Gums and Resins*. Chronica Botanica Company. Waltham, Mass. USA
- [http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/web/lab/webchap9secretory/chapter\\_9.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/web/lab/webchap9secretory/chapter_9.htm)
- Hunt J., Dean A., Webster R., Johnson G. & Ennos A. 2008 A novel mechanism by which silica defends grasses against herbivory. *Annals of Botany* 102: 653-656

- Ilarslan H., Palmer R. & Horner H. 2001 Calcium oxalate crystals in developing seeds of soybean. *Ann. Bot.* 88: 243-257
- Jassim S.A.A. & Naji M.A. 2003 Novel antiviral agents: a medicinal plant perspective. *Journal of Applied Microbiology* 95: 412-427
- Johanson D. 1940 *Plant microtechnique*. Mcgraw-Hill company 524pp.
- Johnson H.B. 1975 Plant pubescence: an ecological perspective. *Botanical Review* 41: 233-258
- Juniper B.E., Robins R.J. & Joel D.M. 1989 *The Carnivorous Plants*: Academic Press (citado por Oliveira 1991)
- Kalachanis D. & Psaras G.K. 2005 Structure and development of the secretory cavities of *Myrtus communis* leaves. *Biol. Plant.* 49: 10-110
- Kartal M. 2007 Intellectual property protection in the natural product drug discovery, traditional herbal medicine and herbal medicinal products. *Phytother Res. Feb* 21(2): 113-119
- Kaufman P.B., Dayanandan P., Franklin C.I. & Takeoka Y. 1985 Structure and function of silica bodies in the epidermal system of grass shoots. *Annals of Botany* 55: 487-507
- Kay Q.O.N. 1987 Ultraviolet patterning and ultraviolet-absorbing pigments in flowers of the Leguminosae. In: Stirton C.H. (ed.) *Advances in Legume Systematics*, pp. 317-353. Royal Botanic Gardens, Kew
- Kay Q.O.N., Daoud H.S. & Stirton C.H. 1981 Pigment distribution, light reflection and cell structure in petals. *Bot. J. Linn. Soc.* 83: 57-84
- Kelsey R.G., Reynold G.W. & Rodriguez E. 1984 The chemistry of biologically active constituents secreted and stored in plant glandular trichomes. In: Rodriguez E., Healey P.L. & Mehta I. (eds.) *Biology and Chemistry of Plant Trichomes*, pp 187-241. Plenum Press
- Klein R.M. 1987 *The Green World. An Introduction to Plants and People*. 2<sup>nd</sup> ed. Harper & Row Publ. New York
- Konar R.N. & Linskens H.F. 1966a Physiology and biochemistry of the stigmatic fluid of *Petunia hybrida*. *Planta* 71: 327-38
- Konar R.N. & Linskens H.F. 1966b The morphology and biochemistry of the stigmatic and anatomy of stigma of *Petunia hybrida*. *Planta* 71: 356-371
- Koptur S., Rico-Gray V. & Palacios-Rio M. 1998 Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in Central México. *American J. Botany* 85(5): 736-739

- Langenheim J.H. 1981 Terpenoids in Leguminosae. *In*: Polhill R.M. & Raven P.H. (eds.) *Advances in Legume Systematics*. Part 2, pp. 627-655. Royal Botanic Gardens, Kew
- Lenaz L. & De Furia M.D. 1993 Taxol a novel natural product with significant anticancer activity. *Fitoterapia* 64 suppl. 1: 27-36
- Levering C.A. & Thomson W.W. 1971 The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa*. *Planta* 97: 183-196
- Liakoura V., Stefanou M., Manetas Y., Cholevas. C & Karabourniotis G. 1997 Trichome density and its UB-B protective potential are affected by shading and leaf position on the canopy. *Environmental and Experimental Botany* 38: 223–229
- Lipshitz J. & Waisel Y. 1982 Adaptation of plants to saline environments: salt excretion and glandular structure. *In*: Sen D.N. & Rajpurohit K.S. (eds.) *Contributions to the Ecology of Halophytes*. Dr. W. Junk Publishers (citado por Lousã 1986)
- Lloyd F.E. 1933 Carnivorous plants – A review with contributions. *Proc. Roy. Soc. Canada*, Appendix A, 27, XXV-CI. (citado por Fernandes 1942)
- Lord E.M. & Webster B.D. 1979 The stigmatic exudates of *Phaseolus vulgaris* L. *Bot. Gaz.* 140: 266-271
- Lousã M.F. 1986 Comunidades halofílicas da Reserva de Castro Marim. *Dissertação de Doutoramento*. Instituto Superior de Agronomia
- Lousã ML 2008. Plantas medicianais. Parque Botânico da Tapada da Ajuda. ISAPress. Lisboa
- Luckow M. & Grimes J. 1997 A survey of anther glands in the Mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. *American J. Botany* 84: 285-297
- Lüttge U. & Pitman M.G. (eds.) 1976 *Transport in Plants*. II Part B. *Tissues and Organs*. Encyclopedia Plant Physiology. New Series 2 Springer-Verlag
- Lüttge U. 1971 Structure and function of plant glands. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22: 23-44
- Machado D.P. 1953a Contribuição para o estudo da formação da cortiça do sobreiro. *Rev. Agron.* 23: 75-104
- Machado D.P. 1953b Sobre a determinação em feridas antigas do ano em que começou o período de resinagem. *Est. Inf.* 16-C3. Direcção-Geral de Serviços Florestais e Aquícolas
- MacTavish H.S. & Menary R.C. 1997 Volatiles in different floral organs, and effect of floral characteristics on yield of extract from *Boronia megastigma* (Nees). *Ann. Bot* 80: 305–311

- Maffei M. & Codignola A. 1990 Photosynthesis, photorespiration and herbicide effect of terpene production in peppermint (*Mentha piperita* L.). *Journal of Essential Oil Research* 2: 275–286
- Maffei M., Gallino M. & Sacco T. 1989 Glandular trichomes and essential oils in developing peppermint leaves. *New Phytologist* 111: 707–716.
- Maggi F., Ferretti G., Pocceschi N., Menghini L. & Ricciutelli M. 2004 Morphological, histochemical and phytochemical investigation on the genus *Hypericum* of the central Italy. *Fitoterapia* 75: 702-711
- Mahlberg PG. 1961 Embryogeny and histogenesis in *Nerium oleander*. II – Origin and development of the non-articulated laticifer. *American J. Botany* 48: 90-99
- Mahlberg PG. 1993 Laticifers: an historical perspective. *The Botanical Review*, 59: 1-23
- Mariani P., Cappelletti E., Campoccia, D. & Baldan B. 1989 Oil cell ultrastructure and development in *Liriodendron tulipifera* L. *Bot. Gaz.* 150: 391-396
- Maron R. & Fahn A. 1979 Ultrastructure and development of oil cells in *Laurus nobilis* L. leaves. *Bot. J. Linnean Soc.* 78: 31-40
- Martin J.T. & Juniper B.E. 1970 *The Cuticle of Plants*. Edward Arnhold, London. 347 pp.
- Mascarenhas G.H.N. 1948 As giestas como plantas medicinais. Subsídios para o seu estudo. *Relatório Final do Curso de Engenheiro Agrônomo*. Instituto Superior de Agronomia. Lisboa
- Matos O.C. 2000 Uso de substâncias naturais de origem vegetal com actividade biológica na protecção das plantas agrícolas. *Agronomia lusit.* 48 (Supl. 2): 1-44
- Mauseth J.D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Pub. Co. Inc. Menlo Park, California.
- Mauseth J. D. 2001. *Plant Anatomy*. 2<sup>nd</sup> ed. The Benjamin/Cummings Pub.Co.,Inc. Menlo Park, California
- McDade L.A. & Turner M.D. 1997 Structure and development of bracteal nectary gland in *Aphelandra* (Acanthaceae). *American J. Botany* 84: 1-15.
- Meneses R., Ocazonez R.E., Martínez J.R., Stashenko E.E. 2009. Inhibitory effect of essential oils obtained from plants grown in Colombia on yellow fever virus replication in vitro. *Ann. Clin. Microbiol. Antimicrob.* 6: 8
- Metcalf C.R. 1967 Distribution of latex in the plant kingdom. *Economic Botany* 21: 115-127
- Metcalf C.R. & Chalk L. 1950 *Anatomy of the Dicotyledons. Leaves, Stem, and Wood in Relation to Taxonomy with Notes on Economic Uses*. 2 vols. Clarendon Press

- Metcalf C.R. & Chalk L. 1979 2<sup>nd</sup> ed. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. I. *Systematics anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*. Clarendon Press
- Metcalf C.R. & Chalk L. 1983. *Anatomy of the Dicotyledons: Wood Structure and Conclusion of the General Introduction*. Vol. 2. Oxford University Press, New York.
- Metcalf C.R. 1983 Secreted mineral substances. Crystals. In: Metcalf C.R. & Chalk L. (eds.) (2<sup>nd</sup> ed.) *Anatomy of the Dicotyledons*, Vol II, pp. 82-91. Oxford Clarendon Press
- Milanez F.R. 1954 Origem das ramificações dos laticíferos do embrião do caule de *Euphorbia phosphorea* Mart. *Arq. Jard. Bot.* 13: 95-113
- Milanez F.R. 1959 Contribuição ao conhecimento anatómico de *Cryptostegia grandiflora*. I – Embrião. *Rodriguesia* 33-34: 347-394
- Milanez F.R. 1960-1961 Contribuição ao conhecimento anatómico de *Cryptostegia grandiflora*. II – Sobre os laticíferos da estrutura primária. *Rodriguesia* 35-36: 99-128
- Milanez F.R. 1966 Contribuição ao conhecimento anatómico de *Cryptostegia grandiflora*. III – Nota sobre a estrutura secundária. *Rodriguesia* 37: 335-348
- Milanez F.R. & Neto H.M. 1956 Origem dos laticíferos do embrião de *Euphorbia pulcherrima* Wild. *Rodriguesia* 30-31: 351-440
- Molano-Flores B. 2001 Herbivory and calcium concentrations affect calcium oxalate crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae). *Annals of Botany* 88: 387-391
- Moldão-Martins M. 1995 Produção de extractos de aroma de *Thymus zygus* L. Extracção por CO<sub>2</sub>. Supercrítico versus métodos convencionais. *Dissertação Doutoramento ISA/UTL*. Lisboa
- Molisch H. 1922 *Anatomie der Pflanze*. Verlag von Gustav Fischer, 153 pp.
- Morais-Silva A. 1952 (10<sup>a</sup> ed.) *Grande Dicionário da Língua Portuguesa*. Editorial Confluência.
- Moreira I. 1979 *Implicações da Alelopatia na Agricultura*. Colecção “Natura” Nova Série. Vol. 5. Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais. 31 pp.
- Moreira I. 2010 Anatomia das plantas. Estruturas. Série Didáctica Botânica 2. (Moreira I. & Monteiro A. coords.) *IsaPress*. Lisboa
- Mulligan G.A. & Kevan P.G. 1973 Color, brightness, and other floral characteristics attracting insects on blossoms of some Canadian weeds. *Can. J. Bot.* 51: 1939-1952
- Murtagh G.J., Curtis A. 1991 Post harvest retention of oil in tea tree foliage. *Journal of Essential Oil Research* 3: 179-184

- Nahrstedt A. & Butterweck V. 1997 Biologically active and other chemical constituents of the herb of *Hypericum perforatum* L. *Pharmacopsychiatry* 30 (Suppl.): 129–134
- Nakata P. 2003 Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Sci.* 164: 901-909
- Nessler C.L. & Mahlberg P.G. 1977 Cell wall perforation in laticifers of *Papaver somniferum* L. *Bot. Gaz.* 138: 402-408
- Nessler C.L. & Mahlberg P.G. 1978 Laticifer ultrastructure and differentiation in seedling of *Papaver bracteatum* Lindl., population Arya II (Papaveraceae). *American J. Botany* 65: 978-983
- Nessler C.L. & Mahlberg P.G. 1979 Plastids in laticifers of *Papaver*. I – Development and cytochemistry of laticifer plastids in *P. somniferum* L. (Papaveraceae). *American J. Botany* 66: 266-273
- Oliveira M.J.F.C.C. 1991 Biologia e utilização das plantas aromáticas e medicinais de região Mediterrânica. *Relatório do Trabalho de Fim de Curso de Engenharia Agronómica*. Instituto Superior de Agronomia. Lisboa.
- Oliveira P.S., Rico-Gray V., Díaz-Castelazo C. & Castillo-Guevara C. 1999 Interactions between ants, extrafloral nectaries and insects herbivores in neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* 13: 623-631
- Onelli, E., Rivetta A., Giorgi A., Bignami M. & Patrignani G. 2002 Ultrastructural studies on the developing nodules of *Hypericum perforatum*. *Flora* 197: 92-102.
- Oosthuizen L.-M. & Coetzee J. 1983 Morphogenesis of trichomes of *Pelargonium scabrum*. *South African Journal of Botany* 2: 305–310
- Pais M.S.S. 1969-1970 Morphologie, structure et cytochimie de la surface stigmatic d'*Ophrys lutea* L. (Orchidée). *Port. Acta Biol.* (sér. A) 11: 339-343
- Pais M.S.S. 1972 Ontogénie d'organites cellulaires au cours de la différenciation des pièces florales d'*Ophrys lutea* Cav. (Orchidée). *Portug. Acta Biol.* (sér. A) 12(3-4): 125-253
- Pais M.S.S. 1973 Les leucoplastes de la surface stigmatic d'*Epipactis atropurpurea* Rafin. (Orchidée) *Rev. Fac. Ciên.* Lisboa (2<sup>a</sup> Sér. – C) 67: 437-446
- Pais M.S.S. 1973-1974 Ultrastructure des cellules sécrétrices da la surface stigmatiques d'*Epipactis atropurpurea* Rafin. *Port. Acta Biol.* (sér. A) 13: 79-86
- Pais M.S.S. 1976 Quelques données sur la secretion chez les orchidés. *Bol. Bot. Fr. Coll. Sécrét. Végét.*: 149-159
- Pais M.S.S. & Carvalho-Rodrigues F. 1979 Peroxisomes characterization by optical diffraction identification of catalases in secretory trichomes of *Ophrys lutea* Label.



- J. Submicr. Cytol.* 11: 473-478
- Pais M.S.S. & Chaves-das-Neves H. 1980 The floral nectary of *Epipactis atropurpurea* Rafin. exudate composition and intramicroscopic aspects. *II Meeting Secretions in Plants (Resumo)*. Soc. Bot. France, Inst. Nac. Inv. Cient.
- Palhinha R.T. & Cunha A.G. 1939 *Curso de Botânica*. J. Rodrigues. Lisboa
- Percival M.S. 1961 Types of nectars in angiosperms. *New Phytol.* 60: 235-281
- Pinto-Ricardo C. & Teixeira A. 1977 *Moléculas Biológicas. Estrutura e Propriedades*. Didáctica Editora. 280 pp.
- Póvoa O., Farinha N., Moreira C., Marinho S. & Nunes P. 2002. Etnobotânica, o uso e a gestão das plantas aromáticas e medicinais e a sua utilização sustentável como contributo para a valorização do meio rural no Alentejo. *Colóquios da PIMEL*, Alcácer do Sal
- Prior S. 1939 Carnivorous plants and “the man-eating-tree”. *Field Museum of Natural History*. Department of Botany. Leaflet 23. (Citado por Fernandes 1940).
- Prychid C. & Rudall P. 1999 Calcium oxalate crystals in Monocotyledons: A review of their structure and systematics. *Ann. Bot.* 84: 725-739
- Quintanilha 1926 O problema das plantas carnívoras. Estudo citofisiológico da digestão no *Drosophyllum lusitanicum*. *Bol. Soc. Brot.* 4 (2ª Sér.): 42-129.
- Quintela A.A.L. 1955 Subsídio para o estudo da influência de estimulantes na resinagem em *Pinus pinaster* Sold. ex Ait. Exsudação. Cicatrização. Reservas. *Relatório Final do Curso de Engenheiro Silvicultor*. Instituto Superior de Agronomia. Lisboa.
- Ramalho P.S., Freitas V.A.P., Macedo A., Silva G. & Silva A.M.S. 1999 Volatile components of *Cistus ladanifer* leaves. *Flavour Fragr. J.* 14: 300-302
- Ramati A., Liphshitz N. & Waisel Y. 1979 Osmotic adaptation in *Panicum repens*. Differences between organs, cellular and subcellular levels. *Physiol. Plant.* 45: 325-331
- Raven P.H., Evert R. & Eichorn S. 2005 (7<sup>th</sup> ed.) *Biology of plants*. W. H. Freeman and Company / Worth Publishers, Inc. New York
- Reynolds T. 2005 Hemlock alkaloids from Socrates to Poison aloe. *Phytochemistry* 66: 1399-1406
- Rice E.L. 1974 *Allelopathy*. Academic Press.
- Roberts D.D., Pollien P. & Milo C. 2000 Solid-Phase Microextraction Method Development for Headspace Analysis of Volatile Flavor Compounds. *J. Agric. Food Chem.* 48: 2430-2437

- Rodrigues L., Monteiro P., Póvoa O., Teixeira G., Vasconcelos T., Moldão M. & Monteiro A. 2006. Biodiversity studies on Portuguese *Thymbra capitata* L. *Acta Hort* 723: 127-132.
- Rodrigues L., Monteiro P., Póvoa O., Teixeira G., Moldão M., Figueiredo AC. & Monteiro A. 2008 Morphology of secretory structures and essential oil composition in *Mentha cervina* L. from Portugal. *Flavour Fragr. J.* 23: 340-347
- Rodrigues L., Póvoa O., Teixeira G., Figueiredo AC., Moldão M. & Monteiro A. 2009 Micromorphology of trichomes and composition of essential oil of *Mentha pulegium* L. from Portugal. Abstracts: 52. 3<sup>rd</sup> *International Symposium on Medicinal and Aromatic Plants*, SIPAM. Djerba, Tunisia, 26-28 March, 2009
- Rodrigues M.L.S. 1958 Óleos essenciais. Plano de estudos para o seu melhor conhecimento e valorização. *Est. Inf.* 90-D4. Direcção-Geral dos Serviços Florestais e Aquícolas
- Rodriguez E., Healey P.L. & Mehta I. 1984 *Biology and Chemistry of Plant Trichomes*. Plenum Press. 255 pp.
- Rodriguez-Saona C. & Trumble J.T. 2000 Secretory avocado idioblasts oil cell: evidence of their defensive role against a non-adapted insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 94: 183-194
- Rossetto M., Slade R., Baverstock P., Henry R. & Lee L. 1999 Microsatellite variation and assessment of genetic structure in tea tree (*Melaleuca alternifolia* Myrtaceae). *Mol. Ecol.* 8: 633-643
- Rovira A.D. 1969 Plant root exsudates. *The Botanical Review* 35: 35-57
- Ruhland W. 1915 Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. *Jahrb. Wiss. Bot.* 55: 259-266 (citado por Martin & Juniper 1970)
- Russel E.W. 1961 *Soil Conditions and Plant Growth*. New York, NY. Longmans Green
- Sawidis T., Weryszko-Chmielewska E., Anastasiou V. & Bosabalidis A. 2008 The secretory glands of *Asphodelus aestivus* flower. *Biologia* 63/6: 1118-1123.
- Sazima M., Vogel S., Cocucci A. & Hausner G. 1993 The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): pollination by euglossine bee, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. *Plant Systematics and Evolution* 187: 51-88 (citado por Luckow & Grimes 1997)
- Schmid R. 1988 Reproductive versus extra-reproductive nectaries – Historical perspective and terminological recommendations. *The Botanical Review* 54: 179-232

- Schnepf E. 1969 Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. *Protoplasmatologia* 8: 1-181
- Schnepf E. 1974 *Gland Cells*. In: Robards A.E. (ed.) *Dynamic Aspects of Plant Ultrastructure*, pp. 331-357. Mc Grow-Hill
- Schnepf E. & Christ P. 1980 Unusual transfer cells in the epithelium of the nectarines of *Asclepias curassavica* L. *Protoplasma* 105: 135-148
- Serkedjieva J. & Ivancheva S. 1999 Antih herpes virus activity of extracts from the medicinal plant *Geranium sanguineum* L. *J. Ethnopharmacology* 64: 59-68
- Serrato-Valenti G., Bisio A, Cornara L. & Ciarallo G. 1997 Structural and histochemical investigation of the glandular trichomes of *Salvia aurea* L. leaves and chemical analysis of the essential oil. *Annals of Botany* 79: 329-336.
- Setoguchi H., Tobe H., Ohba H., Okazaki M. 1993 Silicon-accumulating idioblasts in leaves of Cecropiaceae (Urticales). *J. Plant Res.* 106 : 327-335
- Shelton D., Aitken K., Doimo L., Leach D., Baverstock P. & Henry R. 2002 Genetic control of monoterpene composition in the essential oil of *Melaleuca alternifolia* (Cheel). *Theor. Appl. Genet.* 105: 377-383
- Shelton D., Zabarás D., Chohan S., Wyllie S., Baverstock P., Leach D. & Henry R. 2004 Isolation and partial characterisation of a putative monoterpene synthase from *Melaleuca alternifolia*. *Plant Physiology and Biochemistry* 42: 875-882
- Skelding A.D. & Winterbotham J. 1939 The structure and development of the hydathodes of *Spartina townsendii* groves. *The New Phytologist* 38: 69-79
- Spring O. 2000 Chemotaxonomy based on metabolites from glandular trichomes. *Advances in Botanical Research* 31: 153-174.
- Stace C. 1989 *Plant taxonomy and biosystematics*. 2<sup>nd</sup> ed. Arnold Publ., Ltd. London
- Stocking C.R. 1956 *Excretion by Glandular Organs*. Encyclopedia Plant Physiology 3, pp. 503-510. Springer-Verlag
- Strobl W.R. 2000 The role of natural products in a modern drug discovery program. *Drug Discovery Today* 5: 29- 41
- Svoboda K. & Svoboda T. 2000 *Secretory Structures of Aromatic and Medicinal Plants: a Review and Atlas of Micrographs*. Microscopix Publications, Knighton, England
- Taiz L. & Zeiger E. 2006 *Plant Physiology*. 4<sup>th</sup> ed. Sinauer Associates, Inc. Publ. Sunderland
- Takeda F. & Glenn M.D. 1989 Hydathode anatomy and the relationship between guttation and plant water status in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Acta Horticulturae (ISHS)* 265: 387-392
- Teixeira G. & Branco M. 2006 *Pólen*. Série Didáctica Botânica 1. (Moreira I & Monteiro A, Coords.). ISAPress. Lisboa. Portugal 65 pp.

- Telhada A.E.L.B.M. 1988 *Estudo da Bioecologia de Cistus ladanifer L. (Esteva) – Sua Importância em Portugal*. Estação Florestal Nacional. 286 pp.
- Thomson W.W. & Liu L. 1967 Ultrastructural Features of the Salt Gland of *Tamarix*. *Planta* 73: 201-220
- Thurston E.L. & Lersten N.R. 1969 The morphology and toxicology of plant stinging hairs. *The Botanical Review* 35: 393-412
- Tilney P.M. & van Wyk A.E. 2004 Extralforal nectarines in Combretaceae: morphology, anatomy and taxonomic significance. *Bothalia* 34: 115-126
- Trombetta D. *et al.* 2005. Mechanisms of Antibacterial Action of Three Monoterpenes. *Antimicrobial agents and Chemotherapy* 49: 2474-2478
- Troughton J. & Donaldson L.A. 1972 *Probing Plant Structure*. Chapman and Hall
- Tukey Jr. H.B. 1969 Implications of allelopathy in agricultural plant science. *The Botanical Review* 35: 1-16.
- Vasconcellos J. C. & Feio F. 1949 *Plantas Mediciniais e Aromáticas. (Elementos para o seu estudo)*. Direcção-Geral dos Serviços Agrícolas. Série Estudos e Informação Técnica 34. Ministério da Economia, Lisboa 200 pp.
- Vasconcellos J.C. & Coutinho M.C.P. 1953 *Noções de Citologia e Histologia das Plantas*. Direcção Geral dos Serviços Agrícolas. Lisboa. 112 pp.
- Vaughan J.G. 1970 *The Structure and Utilization of Soil Seeds*. Chapman and Hall. 279 pp.
- Vieira C., Delprete P., Leitão GG. & Leitão S. 2001 Anatomical and chemical analyses of leaf secretory cavities of *Rustia formosa* (Rubiaceae) *American Journal of Botany* 88: 2151-2156
- Vintejoux C. 1974-1976 Ultrastructural and cytochemical observations on the digestive glands of *Utricularia neglecta* L. (Lentibulariaceae). Distribution of protease and acid phosphatase activities. *Port. Acta Biol. (Sér. A)* 14: 463-473
- Vogel S. 1990 *The Role of Scent Glands in Pollination*. A. A. Balkema (citado por Luckow & Grimes 1997)
- Wagner G.J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiol.* 96: 675-679
- Wagner G., Wang E. & Shepherd R. 2004 New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany* 93: 3-11
- Waisel Y. 1972 *Biology of Halophytes*. Academic Press
- Weidenhamer *et al.* 1993. Just how insoluble are monoterpenes? *J. Chemical Ecology* 19: 1799-1807
- Werker E. 1993 Function of essential oil secreting glandular hairs in aromatic plants of the Lamiaceae: a review. *Flavour and Fragrance Journal* 8: 249-255

- Werker E. 2000 Trichomes diversity and development. *Advances in Botanical Research* 31: 1-35
- Werker E, Putievsky E. & Ravid U. 1985 The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. *Annals of Botany* 55: 793-801
- Werker E., Putievsky E., Ravid U., Dudai N. & Katzir I. 1993. Glandular hairs and essential oil developing leaves of *Origanum basilicum* (Lamiaceae). *Annals of Botany* 71: 43-50
- Werker E., Ravid U. & Putievsky E. 1985 Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae. *Israel J. Bot.* 34: 31-45
- Wilkinson H.P. 1979 Extrafloral nectaries. In: Metcalfe C.R. & Chalk L. (eds.) *Anatomy of Dicotyledons*, vol. 1 (2<sup>nd</sup> ed.), pp. 124-130. Clarendon Press
- Wist T. & Davis A. 2006 Floral Nectar Production and Nectary Anatomy and Ultrastructure of *Echinacea purpurea* (Asteraceae). *Annals of Botany* 97: 177-193
- Wooding F.B.P. & Northcote D.H. 1965a Association of the endoplasmic reticulum and the plastids in *Acer* and *Pinus*. *American J. Botany* 52: 526-531
- Wooding F.B.P. & Northcote D.H. 1965b The fine structure of the mature resin canal cells of *Pinus pinea*. *J. Ultrastruct. Res.* 13: 233-244.

