

GUIA SIMPLIFICADO E VISUAL DAS ESTRUTURAS SECRETORAS EXTERNAS DE PLANTAS: FERRAMENTA EDUCACIONAL PARA BOTÂNICA

Data de aceite: 02/09/2024

Camila Moreno Lopes de Andrade

Universidade Federal de Lavras

Yohanna Vassura

Universidade Federal de Lavras

Bruno Henrique Feitosa

Universidade Federal de Lavras

André Maciel da Silva Sene

Universidade Federal de Lavras

Luana de Jesus Sartori

Universidade Federal de Lavras

Lais Silva de Castro

Universidade Federal de Lavras

Joabe Meira Porto

Universidade Federal de Lavras

Fernanda de Oliveira

Universidade Federal de Lavras

Marinês Ferreira Pires Lira

Universidade Federal de Lavras

Vanessa Cristina Stein

Universidade Federal de Lavras

RESUMO: Este livro responde à necessidade de uma abordagem prática e organizada para o estudo das Estruturas Secretoras de Plantas no Brasil. Utilizando uma linguagem simples e acessível, oferece um guia introdutório que simplifica o preparo, visualização e identificação dessas estruturas em plantas. Ricamente ilustrado com fotos obtidas pelo discentes, em aulas práticas da disciplina de Estruturas Secretoras do Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada, o livro facilita a compreensão visual e prática, sendo uma ferramenta valiosa para estudantes de várias áreas. Seu objetivo é promover o interesse e o aprofundamento no estudo da Botânica, tornando o aprendizado mais acessível e envolvente.

PALAVRAS-CHAVE: botânica, tricomas, nectários, hidatódios.

INTRODUÇÃO

Estruturas secretoras de plantas são responsáveis pela produção e liberação de diversas substâncias. A secreção nas plantas é um fenômeno complexo, que envolve a separação de substâncias do protoplasto ou seu isolamento em partes do próprio protoplasma (Evert & Esau, 2013). Esse processo pode ser observado em nosso cotidiano, como quando borboletas buscam néctar nas flores, quando sentimos o aroma característico das plantas, ou ao tocarmos em uma urtiga durante uma caminhada na floresta (Crang et al., 2018).

As moléculas secretadas pelas plantas podem apresentar-se de várias formas: como íons excedentes, que são eliminados na forma de sais; como assimilados, incluindo açúcares e componentes da parede celular; ou como produtos do metabolismo secundário (Evert & Esau, 2013). Dessa maneira, as estruturas secretoras são essenciais para a biossíntese e/ou acúmulo de metabólitos primários e secundários, atuando como centros de produção e armazenamento dessas substâncias (Bhatla & Lal, 2023).

As estruturas secretoras estão distribuídas em diversos órgãos das plantas, podendo ser encontradas tanto em órgãos vegetativos (como folhas, caules e raízes) quanto em órgãos reprodutivos (como sementes, frutos e flores). Esses locais de biossíntese podem ser consistidos de células individuais ou em estruturas multicelulares, que desempenham a função secretora. No entanto, a classificação anatômica dessas estruturas apresenta um desafio significativo para os botânicos devido à variedade de características fisiológicas, anatômicas e topográficas (Fahn, 2000; Mauseth, 1988).

Para facilitar o estudo e o ensino, a maioria dos autores agrupa essas estruturas em duas categorias principais: **estruturas secretoras externas** e **estruturas secretoras internas** (Esau, 1977). Nas **estruturas secretoras internas** as substâncias são secretadas para o ambiente interno à planta, permanecendo no interior de células e cavidades internas, por outro lado, nas **estruturas secretoras externas** as substâncias são secretadas para o ambiente externo à planta, emergindo das células secretoras superficiais.

Estruturas secretoras externas, de acordo com Evert e Esau (2013), incluem:

- **Tricomas glandulares:** Estruturas especializadas em secretar substâncias como óleos essenciais e resinas.
- **Nectários:** Produzem néctar
- **Hidatódios:** Envolvidos na excreção de água e solutos, são encontrados geralmente nas margens das folhas.
- **Coléteres:** Secretam mucilagem e outros compostos pegajosos, geralmente presentes em brotos jovens e órgãos em desenvolvimento.
- **Glândulas de sal:** Excretam sais, frequentemente encontradas em plantas de ambientes salinos.

- **Glândulas digestivas:** Secretam enzimas digestivas em plantas carnívoras, facilitando a digestão de presas.

Estruturas secretoras internas, também descritas por Evert e Esau (2013), incluem:

- **Células de óleo:** Armazenam óleos essenciais e outros lipídios, distribuídas em diferentes partes da planta.
- **Células de mucilagem:** Produzem mucilagem, uma substância viscosa que auxilia na retenção de água e proteção contra desidratação.
- **Cavidades:** Espaços dentro dos tecidos da planta que acumulam secreções, como resinas ou óleos.
- **Canais secretores:** Longos canais que distribuem substâncias ao longo dos tecidos vegetais, como resinas ou látex.
- **Canais resiníferos:** Específicos para a secreção de resinas, ajudam na defesa contra herbívoros e infecções.
- **Laticíferos:** Produzem látex, uma substância que pode servir como defesa química e estrutural em várias plantas.

Esta classificação visa permitir o entendimento mais abrangente das funções e localizações das estruturas secretoras nas plantas, facilitando estudos avançados sobre seu papel ecológico e potencial aplicação biotecnológica.

As estruturas secretoras desempenham um papel essencial na proteção das plantas contra fatores abióticos e bióticos, como excesso de radiação solar, excesso de minerais, herbivoria e ataques de patógenos agindo como uma linha de defesa para o organismo vegetal (DAS Chandan, 2024). Desempenham também, um papel crucial na reprodução e promoção da diversidade genética, através, por exemplo, da sua capacidade de atrair polinizadores (Kalpana et al., 2024). e interferem nas interações planta-inseto, influenciando diretamente o comportamento e a ecologia desses polinizadores. Algumas estruturas secretoras, particularmente nas fanerógamas, também participam ativamente na dispersão e germinação de sementes, contribuindo assim para a propagação e perpetuação da espécie (Kanagarajan et al., 2023).

Em resumo, as estruturas secretoras são componentes multifuncionais que contribuem tanto para a proteção quanto para a adaptação das plantas em diferentes ambientes, auxiliam na regulação do metabolismo e facilitam interações ecológicas essenciais. Essas características tornam as estruturas secretoras um tópico fascinante e fundamental para a compreensão da biologia vegetal e de sua ecologia.

As estruturas secretoras e/ou as substâncias produzidas têm um potencial econômico significativo. Elas são valorizadas na produção de óleos essenciais, produtos medicinais e biodiesel, entre outros, gerando interesse em setores como o farmacêutico, combustível e alimentício.

Este manual foi desenvolvido considerando o contexto da disciplina de Estruturas Secretoras do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada da Universidade Federal de Lavras. Ele se concentra especificamente em estruturas secretoras externas, como tricomas glandulares, nectários e hidatódios.

TRICOMA GLANDULAR

Os tricomas glandulares são apêndices epidérmicos, originados da protoderme, capazes de secretar uma ampla variedade de compostos orgânicos complexos (Crang et al., 2018), como óleos essenciais, sais, mucilagens e outras substâncias (Apezato-da-Glória e Carmello-Guerreiro, 2012), sendo considerados verdadeiras minifábricas vegetais (Crang et al., 2018).

Essas estruturas podem ser unicelulares ou, mais comumente, multicelulares, compostos por células basais, pedunculares e apicais diferenciadas (Fahn, 2000), que têm a capacidade de secretar ou armazenar grandes quantidades de metabólitos secundários, também conhecidos como especializados (Huchelmann et al., 2017).

Iniciando seu desenvolvimento, simultaneamente ao das folhas, os tricomas glandulares podem ser encontrados em estágios morfológicamente mais avançados em algumas espécies. É importante destacar que, enquanto a protoderme possui células meristemáticas capazes de diferenciação celular contínua, novos tricomas podem continuar a se desenvolver (Evert & Esau, 2013).

Os tricomas glandulares apresentam uma variedade de formas, números de células, dimensões (Figura 1) e processos secretórios, o que dificulta sua classificação. Assim, a classificação geralmente baseia-se na morfologia do tricoma ou na composição química de seu produto de secreção.

Dentre os tricomas glandulares mais estudados estão os **tricomas glandulares peltados**, que possuem uma célula basal, um pedúnculo/pescoço curto com paredes laterais cutinizadas, e uma cabeça contendo de 4 a 18 células secretoras dispostas em uma única camada, formando um ou dois anéis concêntricos. Seu produto de secreção permanece acumulado em um espaço subcuticular, formado pelo descolamento da cutícula junto com a camada externa da parede celular, até que forças externas provoquem a ruptura da cutícula e a liberação da secreção armazenada.

Já os **tricomas glandulares capitados** possuem uma célula basal, um pedúnculo/pescoço maior com uma ou várias células, e uma cabeça ovóide ou esférica contendo de 1 a 4 células. Nesse caso, ocorre uma leve elevação da cutícula acima das células da cabeça dos tricomas, que possuem poros pelos quais os produtos de secreção são liberados. Outro tipo bem estudado são os tricomas glandulares urticantes, que possuem células de parede calcificadas emergindo do tecido epidérmico e suportam uma célula secretora afunilada com uma ponta esférica na extremidade. Essa ponta se rompe ao entrar em contato com a pele, transformando-se em uma agulha que penetra e injeta o produto de secreção irritante, frequentemente causando reações alérgicas severas (Evert & Esau, 2013).

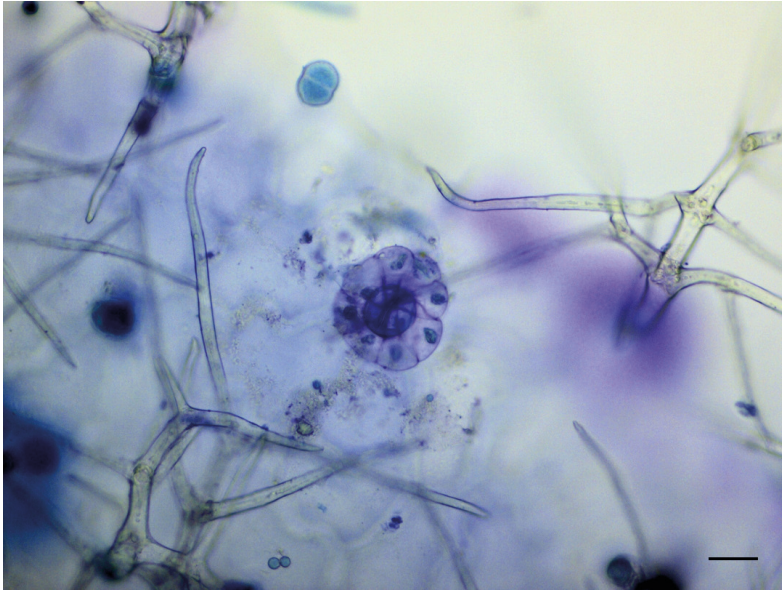


Figura 1. Tricomas tectores e glandulares em corte paradérmico de folhas de *Lavandula angustifolia* e detalhe cabeça secretora multicelular. Barras = 50 μ m. Autora Yohanna Vassura.

A diversidade dos tricomas glandulares (forma, número de células e tipos de compostos secretados) é influenciada por vários fatores relacionados à sua função, incluindo o tipo e número de células secretoras e os metabólitos produzidos, refletindo diferentes eventos evolutivos (Severson et al., 1985; Huchelmann et al., 2017; Feng et al., 2021).

Em termos de forma e estrutura, tricomas glandulares são geralmente multicelulares, compostos por uma **cabeça** que produz os metabólitos especializados, um **pedúnculo** que sustenta a cabeça, e uma **porção basal** que a conecta às células epidérmicas (Figura 2). Quanto ao formato existem dois tipos principais de tricomas glandulares, os **peltados**, com uma cabeça secretora robusta composta por várias células secretoras e podem ter pedúnculo uni ou bicelulares curtos, e os **capitados**, que possuem geralmente uma cabeça menor e um pedúnculo multicelular variável em número e tamanho de células (Feng et al., 2021).

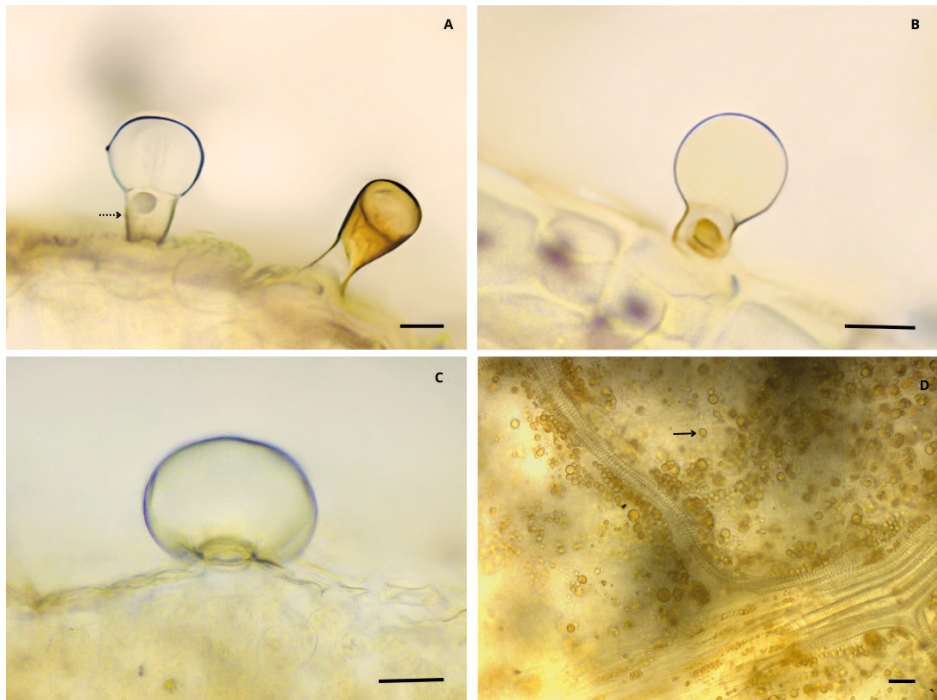


Figura 2. Fotomicrografias de cortes transversais de folha de *Lavandula* sp. a -b) Tricoma secretor capitado com evidência (seta pontilhada) ao pedúnculo e cabeça com duas células. c) Tricoma secretor peltado de *Lavandula* sp. d) óleos essenciais. Autores Yohanna Vassura e Bruno Henrique Feitosa.

Os tricomas glandulares secretores apresentam diferentes morfologias e composições químicas em suas secreções, com variações observadas entre espécies da mesma família ou gênero. No gênero *Solanum*, por exemplo, várias espécies apresentam tricomas glandulares com características distintas, como cabeça grande com pedúnculo curto, ou cabeça globular em formato doliforme com uma célula de pedúnculo, entre outras variações morfológicas (Watts & Kariyat, 2021). No gênero *Mentha*, em espécies como *Mentha spicata*, *Mentha suaveolens* e *Mentha piperita*, tricomas capitados foram encontrados com diferentes arranjos estruturais, como cabeça globular grande com pedúnculo unitário curto, ou cabeça cilíndrica com talo unisseriado, exemplificando ainda mais a diversidade morfológica dos tricomas glandulares (Choi & Kim, 2013).

As funções ecológicas exercidas pelos tricomas glandulares nas plantas podem estar relacionadas com fatores abióticos (proteção contra a radiação solar, proteção contra perda de água, acúmulo de minerais), fatores bióticos (eliminação de predadores, parasitas e agentes patogênicos) e controle fisiológico (troca de materiais e regulação metabólica) (Karabourniotis et al., 2020).

As principais substâncias secretadas pelos tricomas glandulares incluem terpenóides, fenilpropenos e flavonóides, estes promovem proteção contra predadores (Glas et al., 2012), como por exemplo nas plantas de tabaco (Uzelac et al., 2021), ou atraem polinizadores como as abelhas para realização da polinização cruzada (Sasidharan et al., 2020).

Os tricomas glandulares também têm diversas aplicações econômicas. As secreções dessas estruturas contêm compostos bioativos que são amplamente utilizados nas indústrias farmacêutica, cosmética, alimentícia e agrícola, contribuindo significativamente para a economia global (Selwal et al., 2023).

Na indústria farmacêutica, devido à sua capacidade de produzir metabólitos secundários com propriedades medicinais, os tricomas glandulares são valiosos. Compostos como terpenoides e flavonoides e terpenos-fenólicos, extraídos dos tricomas glandulares, têm propriedades anti-inflamatórias, analgésicas e anti tumorais (Mohammadi-Cheraghabadi et al., 2023). A *Digitalis purpurea* (dedaleira), é um exemplo, cujos tricomas glandulares produzem glicosídeos cardíacos, como a digitoxina e a digoxin, fundamentais no tratamento de insuficiência cardíaca e arritmias, pois ajudam a aumentar a força das contrações cardíacas e a regular o ritmo cardíaco (Khalil et al., 2023). A *Atropa belladonna* produz alcalóides, como a atropina, usados em medicamentos para dilatação pupilar e tratamento de condições cardíacas (Karunarathna, 2024).

Na indústria cosmética, os compostos voláteis e óleos essenciais secretados pelos tricomas glandulares são amplamente aplicados devido às suas propriedades aromáticas e terapêuticas. A *Lavandula angustifolia* (lavanda) é um exemplo proeminente, onde os óleos essenciais extraídos dos tricomas são utilizados em perfumes, cremes e produtos de aromaterapia (Crisan et al., 2023).

Na indústria alimentícia, os compostos derivados dos tricomas glandulares têm diversas aplicações como aromatizantes e conservantes naturais. O mentol, extraído dos tricomas de *Mentha piperita* (hortelã-pimenta), é amplamente utilizado para aromatizar alimentos e bebidas, além de servir como um conservante natural (Gholamipourfard et al., 2021). Além disso, na agricultura, os compostos bioativos produzidos pelos tricomas glandulares, podem ser aplicados como bioinseticidas e agentes de controle biológico, ajudando a reduzir a dependência de pesticidas sintéticos. *Artemisia annua*, conhecida por produzir artemisinina, um sesquiterpeno lactônico, demonstra eficácia no controle de várias pragas agrícolas e na redução da necessidade de pesticidas químicos (Ivănescu et al., 2021).

Os tricomas glandulares são uma rica fonte de compostos bioativos com diversas aplicações econômicas e o estudo e exploração sustentável dos tricomas glandulares e suas secreções não apenas amplia o desenvolvimento de produtos e tecnologias inovadoras, mas também promove a preservação do meio ambiente e o uso responsável dos recursos naturais.

Atividade prática proposta

Tricomas glandulares

OBJETIVO: Analisar os diferentes tipos de tricomas presentes na espécie *Lychnophora pinaster* Mart. (Asteraceae) a partir de cortes transversais.

MATERIAIS E MÉTODOS

Para realizar esta aula prática você irá precisar de:

- Lâmina de barbear
- Vidro relógio
- Isopor ou pecíolo de embaúba
- Água destilada
- Água glicerinada
- Azul de toluidina
- Sudan IV
- Pipeta de pasteur
- Lâminas
- Lamínulas
- Pincel
- Microscópio de luz

Procedimento prático:

1. Selecione folhas ou partes da planta onde os tricomas glandulares são visíveis, preferencialmente folhas jovens ou estruturas em desenvolvimento;
2. Usando uma lâmina de barbear afiada, corte um pequeno quadrado da porção mediana de uma das folhas do ramo;
3. Envolve o quadrado recortado com duas pequenas partes de isopor para auxiliar no momento do corte;
4. Cuidadosamente faça cortes transversais nas folhas. Os cortes devem ser finos o suficiente para permitir a visualização dos tricomas glandulares, mas tenha cuidado para não danificar excessivamente as estruturas;
5. Com o auxílio de uma lâmina de barbear, Coloque os cortes transversais em uma lâmina de vidro limpa;
6. Para visualização dos compostos lipofílicos, utilize o corante Sudan IV para corar os cortes.

7. Adicione uma gota de água ou solução de montagem (por exemplo, glicerol) para cobrir os cortes e evitar que sequem durante a observação.
8. Utilize um microscópio estereoscópico ou um microscópio óptico com baixa ampliação para observar os tricomas glandulares à mão livre.
9. Documente suas observações através de fotografias ou esquemas dos tricomas glandulares.
10. Faça anotações sobre as características morfológicas dos tricomas, como forma, tamanho e disposição celular.
11. Compare suas observações com literatura existente sobre tricomas glandulares em *Lychnophora pinaster* e outras espécies relacionadas.
12. Mantenha um registro detalhado de todos os procedimentos realizados e resultados obtidos.
13. Compile suas observações e análises em um relatório simples, descrevendo os métodos utilizados, resultados observados e conclusões alcançadas.

Responda as perguntas a seguir:

- A. Quais tipos de tricomas você conseguiu observar?
- B. Em qual plano de corte foi mais fácil visualizar os tricomas?
- C. Todos os tricomas foram corados pelo Sudan IV? Por quê?

HIDATÓDIOS

Os hidatódios são pequenas aberturas na ponta da folha que ficam descobertas pela cutícula, o que permite a gutação do excesso de água através das folhas. (Banerjee et al, 2019). Essas estruturas secretoras externas exsudam água e/ou outras substâncias dissolvidas, com sais minerais ou aminoácidos. Quando essa água é liberada para o meio externo da planta, ela costuma exsudar em forma de gotícula, processo este denominado como gutação (Crang et al. 2018).

É importante destacarmos que, para alguns pesquisadores, não existe uma determinação tão evidente entre a diferença de hidatódios e glândulas de sal, uma vez que os hidatódios também podem liberar sal, mas é importante destacar que as glândulas de sal não possuem contato direto com o sistema vascular da planta, ao contrário dos hidatódios (Evert & Esau, 2013). O acúmulo de nanopartículas insolúveis adjacentes aos hidatódios foi observado em pepinos, onde o ^{141}Ce radioativo, proveniente do nano- $^{141}\text{CeO}_2$ dificilmente insolúvel, foi observado nas pontas da folha e irregularidades no ponto terminal do feixe vascular (Zhang et al., 2011).

Existem dois tipos de hidatódios: passivos e ativos. Os **hidatódios passivos** normalmente são localizados nas margens ou ponta das folhas, e a água é fornecida pelos feixes vasculares e passa pelos espaços intercelulares do epitema, que é um tecido composto por células do mesofilo. Esse processo ocorre sempre que a pressão radicular aumenta. Segundo Crang et al. (2018), o processo da gutação descrito por Evert e Esau (2013) ocorre pelo hidatódio do tipo passivo, sem gasto energético. Nesse processo, a água é exsudada para as margens ou pontas foliares. Além de ser transportada pelos feixes vasculares, a água também percorre por espaços intercelulares, denominados de epitema. O epitema é considerado um tecido, pois apresenta células do mesofilo diferenciadas em feixes vasculares para liberação do exsudato, que ocorre por meio de estômatos modificados para permanecerem permanentemente abertos. Evert e Esau (2013) destacam que em alguns hidatódios passivos, as paredes celulares dos feixes vasculares podem conter uma camada espessa com suberina ou apresentar estrias de caspary. As estrias de caspary ou suberina conferem resistência à planta contra patógenos, uma vez que é uma região de exposição.

Os **hidatódios ativos** tem forma de tricomas glandulares e a água é ativamente exsudada pelas células secretoras que não estão ligadas a elementos traqueais condutores de água, esse não depende da pressão radicular para liberação de água (Crang et al., 2018). Evert e Esau (2013) relatam que o transporte do exsudato aquoso do interior para a superfície externa do órgão vegetal ocorre devido à pressão exercida pela raiz, caracterizando a gutação. Os hidatódios do tipo ativo se apresentam na forma de tricomas glandulares e envolvem gasto de energia, devido o transporte ser realizado por células secretoras. Essas células não possuem conexão com o sistema vascular da planta (Crang et al., 2018).

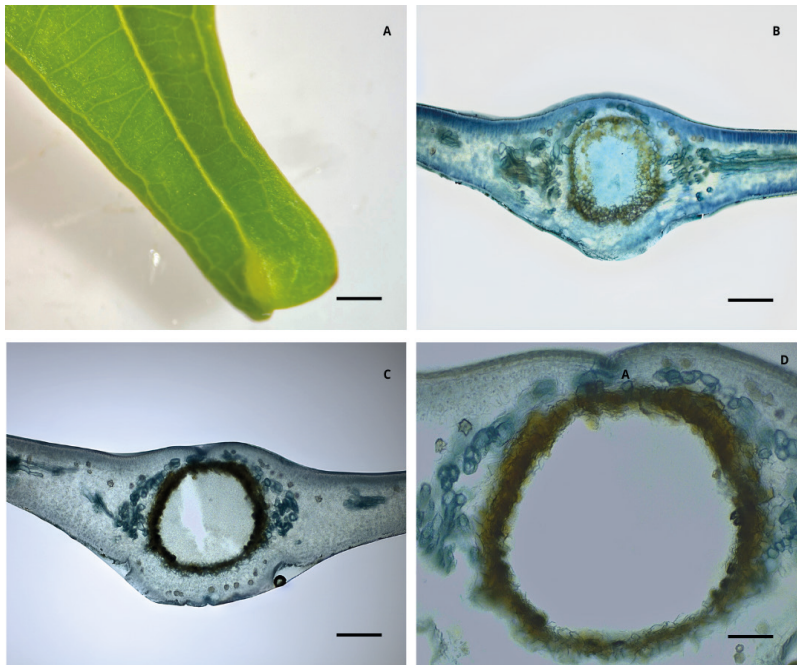


Figura 3. *Lafoensia pacari* - Dedaleiro: a) Foto da folha de Dedaleiro com detalhe da estrutura secretora hidatódio; b - c) Fotomicrografias da secção transversal da folha com detalhe de tecido epitelial com início da abertura do hidatódio; d) secção transversal da folha com detalhe do hidatódio; Barras = 50µm. Autores Yohanna Vassura e Bruno Henrique Feitosa

Os hidatódios podem apresentar distintas funções dependendo do meio em que a planta se encontra. Uma dessas funções é regular a água na planta, por meio de sua eliminação através do processo de gutação. Essa estrutura também está intimamente ligada à eliminação do excesso de sais dissolvidos no corpo da planta devido ao estresse salino. Esse fenômeno geralmente ocorre em plantas de ambientes costeiros (Rios & Dalvi, 2020). Os hidatódios desempenham o papel de válvula, liberando o excesso de pressão hidrostática; além disso, atuam no controle da senescência das folhas e no processo de fotossíntese (Singh, 2014). No estudo de Burgess e Dawson (2004), foram encontrados hidatódios desempenhando a função inversa, coletando água condensada do nevoeiro ou até mesmo do orvalho. Geralmente, plantas de ambiente muito secos possuem essa estratégia, causando um fluxo hídrico inverso entre o poro e a vascularização.

Alguns estudos apontam que o exsudado da gutação pode conter compostos, como alcalóides, que atuam na defesa contra predadores e parasitas, atuando como um herbicida natural. As plantas presentes em solos ricos em metais tendem a exsudar o excesso de elementos nocivos, favorecendo o crescimento de outras plantas em solos inóspitos. Os fluidos exsudatos podem conter proteínas antibacterianas que, além de proteger a planta, aumentam a resistência de algumas culturas agrícolas. Esses exsudatos possuem potencial econômico para a produção de fármacos e diversas aplicações na agricultura, visando maior segurança alimentar (Singh, 2014).

PROPOSTA DE AULA PRÁTICA

Hidatódios

OBJETIVO: O objetivo da aula é a montagem de lâminas histológicas para a observação em microscópio e obtenção de fotomicrografias que evidenciem os hidatódios, suas células e tecidos constituintes.

MATERIAIS E MÉTODOS:

Para realizar esta aula prática você irá precisar de:

- Lâminas de barbear
- Isopor ou pecíolo de embaúba
- Placa de petri ou vidro relógio
- Água destilada
- Hipoclorito de sódio ou água sanitária
- Corante Safrablau
- Água glicerinada
- Lâminas
- Lamínulas
- Pincel
- Microscópio de luz

Procedimentos práticos:

1. Identifique uma planta que possua hidatódios em suas folhas, como a *Lafoensia pacari* (Lythraceae), muito comum no Domínio Atlântico;
2. Usando uma lâmina de barbear afiada, corte um pequeno quadrado na porção mediana de uma das folhas do ramo;
3. Envolve o quadrado recortado com duas pequenas partes de isopor para auxiliar no momento do corte;
4. Cuidadosamente, faça cortes transversais nas folhas. Os cortes devem ser finos o suficiente para permitir a visualização dos hidatódios, mas tenha cuidado para não danificar excessivamente as estruturas;
5. Coloque os em placa de petri ou vidro relógio, utilizando como meio de solução a água destilada;
6. Adicione hipoclorito de sódio à água, na proporção de 1:1, para o processo de clarificação, que auxilia tanto na etapa de coloração quanto na observação;

7. Lave os cortes em água destilada, retirando todo o hipoclorito de sódio. Nesta etapa, devem ser realizadas de três a cinco lavagens, deixando os cortes embebidos em água destilada por cerca de um minuto em cada uma delas;
8. Realize a coloração dos cortes com Safrablau;
9. Com uma pinça ou pincel, coloque os cortes transversais em uma lâmina de vidro limpa;
10. Adicione uma gota de água ou solução de montagem (por exemplo, glicerol) para cobrir os cortes e evitar que sequem durante a observação.
11. Utilize um microscópio estereoscópico ou um microscópio óptico com baixa ampliação para observar os cortes à mão livre;
12. Documente suas observações através de fotografias ou esquemas dos hidatódios;
14. Faça anotações sobre as características morfológicas dos hidatódios, como forma, tamanho e disposição celular;
15. Compare suas observações com literatura existente;
16. Mantenha um registro detalhado de todos os procedimentos realizados e resultados obtidos;
17. Compile suas observações e análises em um relatório simples, descrevendo os métodos utilizados, resultados observados e conclusões alcançadas;

Responda as perguntas a seguir:

- A. Como é chamada a secreção de água pelos hidatódios?
- B. A secreção dos hidatódios é proveniente de qual tecido vegetal?
- C. Quais são as condições para que ocorra o fenômeno da gutação?

NECTÁRIOS

Os nectários são estruturas secretoras encontradas em plantas vasculares que produzem o néctar, uma solução açucarada com diferentes composições, dependendo da espécie, rica em nutrientes (Fotirić Akšić et al., 2023). Essas estruturas desempenham papéis essenciais na ecologia das plantas, pois influenciam nas interações com polinizadores, herbívoros e na defesa contra patógenos (Schmitt et al., 2021). Os nectários, dependendo de sua localização, podem ser classificados em dois tipos principais: nectários florais, associados às flores, e nectários extraflorais, encontrados em outras partes da planta, excluindo as flores.

Os nectários florais são geralmente encontrados nas mais diversas peças florais, como nos estames, carpelos, pétalas ou receptáculo floral (Erbar, 2014). Existem, por exemplo, os nectários intraestaminais, localizados nos estames, ou os nectários septais, que ficam na base ou sobre o ovário (Crang et al., 2018). Sua função primordial é atrair polinizadores, fornecendo néctar como fonte de alimento. Embora os aminoácidos no néctar ocorram em concentrações muito mais baixas do que os açúcares, eles são uma fonte de nitrogênio para os polinizadores e contribuem para o sabor do néctar. Todos os 20 aminoácidos essenciais para a construção de proteínas foram detectados no néctar, e as preferências dos insetos por aminoácidos específicos também são conhecidas (Seo et al., 2019). O néctar é consumido pelos polinizadores, que transportam o pólen entre flores, realizando a polinização cruzada e a reprodução das plantas (Torezan-Silingardi et al., 2021).

Os nectários florais também podem desempenhar papéis cruciais na determinação do sucesso reprodutivo da planta, influenciando a taxa de visitação de polinizadores e o número de frutos produzidos. A composição química do néctar varia dependendo da espécie, o que pode influenciar a preferência dos polinizadores e afetar a competição entre plantas por polinizadores específicos (Albrecht et al., 2012).

Por outro lado, os nectários extraflorais, localizados frequentemente em folhas, caules ou pedúnculos, estão associadas principalmente à defesa das plantas contra herbívoros e patógenos. O néctar produzido pelos nectários extraflorais atrai formigas, besouros e outros insetos predadores que, em troca do alimento, protegem a planta contra herbívoros (Heil, 2015). Este sistema de defesa mutualística, conhecido como defesa indireta, consiste na presença de néctar extrafloral para promover a proteção da planta por meio da atividade predatória de insetos. A eficácia desta defesa pode variar dependendo da interação específica entre a planta hospedeira e os visitantes dos nectários extraflorais, bem como das condições ambientais locais (Bezerra et al., 2021).

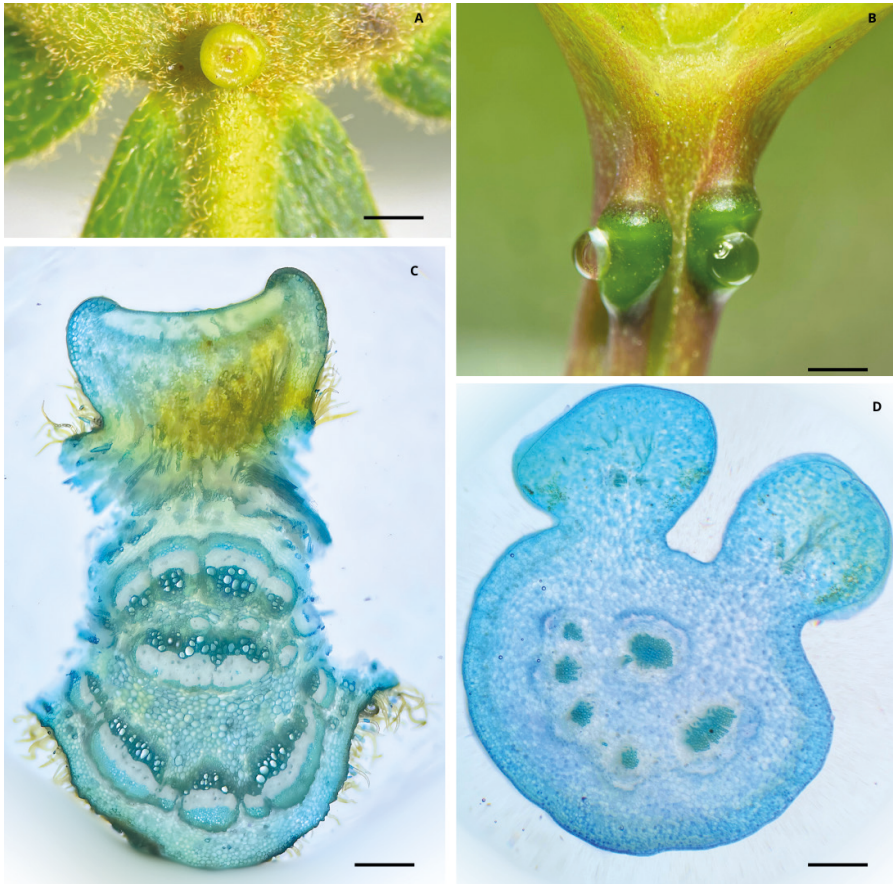


Figura 4. *Inga vera*. Inga a) Foto da folha de Ingá com detalhe do Nectário extrafloral; b) Secção paradermica da folha; c) Secção transversal da folha e pecíolo com detalhe do nectário extrafloral; d) Secção transversal do nectário extrafloral. Barras = 50µm. Autora Yohanna Vassura

Anatomicamente, a classificação dos nectários pode variar também em termos de origem (ontogênico), morfologia e estrutura. Geralmente, os nectários são formados por um tecido parenquimático especializado, denominado tecido nectarífero, envolvido pela epiderme do nectário (Nepi, 2007). Os nectários são muito diversificados em sua anatomia e morfologia, apresentando muitos padrões estruturais. No entanto, eles são caracterizados principalmente por pequenas protuberâncias onde o néctar é coletado em um reservatório. São compostos por uma epiderme de camada única e três ou quatro camadas de células subepidérmicas. Logo abaixo, encontram-se camadas de células parenquimáticas maiores, que podem apresentar tecido vascular (Crang et al., 2018).

Os tipos de nectários estão relacionados com a diversidade na estrutura anatômica e função, adaptados aos diferentes papéis ecológicos e interações com polinizadores ou outros organismos mutualistas. Essas variações estruturais permitem que as plantas atraiam polinizadores de forma eficaz, defendam-se contra herbívoros e cumpram suas funções ecológicas por meio da secreção de néctar (Mehltreter et al., 2022.).

Os nectários florais e extraflorais assumem papéis distintos em termos de função ecológica. Os nectários florais possuem relação direta com o processo de polinização, enquanto os extraflorais estão ligados à proteção da planta. Os nectários extraflorais são visitados por insetos, como formigas e vespas, que conferem proteção contra herbívoros em troca do néctar. Estudos apontam a importância ecológica dos nectários extraflorais no desenvolvimento de biocontrole de pragas em lavouras. Além disso, os néctares têm importância econômica na apicultura, na produção de mel (Rocha et al., 2011). Os nectários também têm uma relação direta com a produção agrícola, como evidenciado na produção do *Coffea arabica*, onde estudos revelaram que o volume do néctar diminui em plantas de café à medida que a flor envelhece. Foi constatado também que a quantidade de néctar está intimamente relacionada com a temperatura da área (Bareker et al., 2021).

Os nectários florais e extraflorais refletem adaptações evolutivas complexas das plantas às pressões do ambiente seletivo, e a diversificação estrutural e funcional dessas estruturas está relacionada a uma coevolução dinâmica com polinizadores, herbívoros e patógenos (Huang et al., 2022). Além disso, a regulação genética e bioquímica da produção de néctar em diferentes contextos ecológicos continua sendo um campo de estudo significativo, destacando a importância dos nectários na adaptação das plantas a ambientes variáveis e na manutenção da diversidade biológica (Barberis et al., 2023).

Proposta de aula prática

Nectários

OBJETIVO: Caracterizar os nectários extraflorais de *Inga vera* (Fabaceae).

MATERIAIS E MÉTODOS:

Para realizar esta aula prática você irá precisar de:

- Lâminas de barbear
- Isopor ou pecíolo de embaúba
- Placa de petri ou vidro relógio
- Água destilada
- Hipoclorito de sódio ou água sanitária
- Corante Safrablau
- Água glicerinada
- Lâminas
- Lamínulas
- Pincel
- Microscópio de luz

Procedimentos

1. Identifique uma planta que possui nectários extraflorais em suas folhas, como *Ingá vera*;
2. Usando uma lâmina de barbear afiada, corte um pequeno quadrado na porção mediana de uma das folhas que contém o nectário extrafloral;
3. Envolve o quadrado recortado com duas pequenas partes de isopor para auxiliar no momento do corte;
4. Cuidadosamente faça cortes transversais nas folhas. Os cortes devem ser finos o suficiente para permitir a visualização dos nectários extraflorais, mas tenha cuidado para não danificar excessivamente as estruturas;
5. Coloque os cortes em placa de petri ou vidro relógio com água destilada;
6. Adicione do hipoclorito de sódio à água, na proporção de 1:1, para o processo de clarificação, que auxilia tanto na etapa de coloração quanto na observação;
7. Lave os cortes em água destilada, retirando todo o hipoclorito de sódio. Nesta etapa, devem ser realizadas de três a cinco lavagens, deixando os cortes embebidos em água destilada por cerca de um minuto em cada uma delas;
8. Realize a coloração dos cortes com Safrablau;
9. Com uma pinça ou pincel, coloque os cortes transversais em uma lâmina de vidro limpa;
10. Adicione uma gota de água ou solução de montagem (por exemplo, glicerol) para cobrir os cortes e evitar que sequem durante a observação;
11. Utilize um microscópio estereoscópico ou um microscópio óptico com baixa ampliação para observar os cortes à mão livre;
12. Documente suas observações através de fotografias ou esquemas dos nectários extraflorais;
13. Faça anotações sobre as características morfológicas, como forma, tamanho e disposição celular;
14. Compare suas observações com literatura existente
15. Mantenha um registro detalhado de todos os procedimentos realizados e resultados obtidos;
16. Compile suas observações e análises em um relatório simples, descrevendo os métodos utilizados, resultados observados e conclusões alcançadas.

Responda a pergunta a seguir:

- A. Por que plantas com NEFs são protegidas por formigas?
- B. A secreção dos NEFs é proveniente de qual tecido vegetal?

JOGO ESTRUTURAS SECRETORAS ADAPTADO - LUDO BOTÂNICO: EXPLORANDO AS ESTRUTURAS SECRETORAS EM PLANTAS

O Ludo Botânico é um jogo educativo que se inspira na dinâmica do jogo Ludo para ensinar sobre as estruturas secretoras de plantas. Utilizando uma linguagem simples e acessível, o jogo pode transformar o aprendizado em uma jornada divertida e informativa.

O jogo, há um tabuleiro temático (Figura 5) que representa diferentes estruturas secretoras, e cartas (Tabela 1) que permitem os jogadores aprenderem sobre essas estruturas.

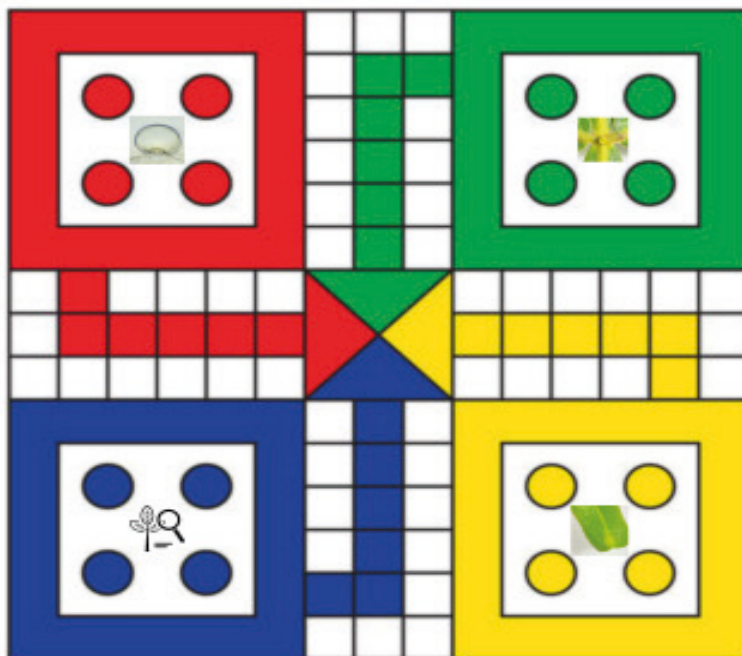


Figura 5. Tabuleiro Ludo Botânico: Explorando as Estruturas Secretoras em Plantas.

As cartas tem perguntas, desafios e informações sobre estruturas secretoras, que os jogadores precisam responder ou resolver para avançar no jogo. Ao final de cada “volta” no tabuleiro, os jogadores respondem perguntas de revisão para consolidar o aprendizado.

A abordagem lúdica aumenta o engajamento dos estudantes, a interatividade facilita a aprendizagem ativa e prática tornando o aprendizado das estruturas secretoras de plantas uma experiência envolvente e divertida, adequada para estudantes de diversas áreas, promovendo o interesse na Botânica e no estudo das plantas brasileiras.

Número da carta	Pergunta	Resposta	Número de casa para avançar (resposta certa) ou retroceder (resposta errada)
1	Tenho paredes com protuberâncias para o interior, membrana plasmática muito ampliada, abundância de mitocôndrias e abundância de cisternas de retículo endoplasmático	Células secretoras	5 casas
2	Nasci da desintegração celular	Lisogenia	3 casas
3	Meu produto secretado é libertado por ruptura e desintegração de células, incluindo a lise celular	Holócrina	6 casas
4	Minha secreção se acumula no interior de vesículas ou por transporte com gasto energético, sob a forma de ATP	Granulocrina	6 casas
5	Meu produto sai para o exterior do citoplasma por transporte ativo com gasto energético, sob a forma de ATP	Écrina	6 casas
6	Sou uma extensão da superfície externa das células epidérmicas em plantas	Tricomas	2 casas
7	Sou uma barreira protetora para Herbívoros, raios ultravioleta, ataques de patógenos, transpiração excessiva, propagação de sementes e proteção de sementes	Tricomas	3 casas
8	Minha dimensão e densidade estão relacionadas com fatores ambientais	Tricomas	4 casas
9	Posso ser peltado ou capitado	Tricoma glandular	5 casas
10	Tenho pé, pescoço e cabeça.	Tricoma glandular	6 casas
11	Tenho célula secretora afunilada, com parede celular siliciosa pequena dilatação esférica na ponte a substância urticantes	Tricomas	2 casas
12	Meu desenvolvimento é dividido em três etapas: pré-secretora, secretora e pós-secretora	Tricomas glandulares	3 casas
13	Minha formação na superfície dos órgãos vegetativos é uma reação adaptativa das plantas à influência de vários fatores ambientais.	Tricomas glandulares	4 casas
14	Meu nome é derivado do grego colla	Coléteres	2 casas
15	Tenho um fluido mucilaginoso de polissacarídeos e proteínas ou um fluido RESINOSO insolúvel em água	Coléteres	6 casas
16	Estou em órgãos foliares jovens e sua secreção pegajosa permeia e cobre a gema inteira	Coléteres	2 casas
17	Forneço cobertura protetora para as gemas dormentes e proteger os meristemas e as folhas jovens em diferenciação ou suas estípulas	Coléteres	3 casas
18	Não sou um tricomas porque dou formados de tecidos epidérmicos e subepidérmicos	Coléteres	4 casas

19	Posso ser do tipo escova – Rubiaceae com ápice reduzido e células epidérmicas alongadas	Coléteres	5 casas
20	Minha presença, na superfície adaxial das estípulas interpeciolares do ápice vegetativo é uma das características mais importantes de Rubiaceae, que a distingue da maioria das outras famílias	Coléteres	6 casas
21	Minha secreção polissacarídica é utilizada como recurso alimentar pelas bactérias, atua como meio de entrada destas nas folhas através dos estômatos dos primórdios foliares	coléteres	2 casas
22	Libero um fluído aquoso com elevado conteúdo de açúcar	Nectário	3 casas
23	Meus açúcares podem ser complexo, mas na maioria das vezes consiste em uma mistura de sacarose, glicose e frutose	Nectário	4 casas
24	Minha tendência evolutiva foi de migração do perianto em direção ao ovário, estilete e estigma	Nectário	5 casas
25	Endress (1994) : sugeriu que posso exsudar uma substância espessa que fixa o pólen aos visitantes florais.	Nectário	6 casas
26	Posso atrair de formigas - dissuadir outros animais de injuriar as flores ou depositarem ovos nas plantas (McDade & Turner 1997).	Nectários extraflorais	2 casas
27	Geralmente sou constituído de EPIDERME e PARÊNQUIMA especializado	nectários	3 casas
28	Sou ser eliminada a forma líquida nas folhas	hidatódios	4 casas
29	Exsudo água com substâncias dissolvidas como aminoácidos e/ou baixas concentrações de sais.	hidatódios	5 casas
30	Possuo 1) Traqueídes terminais – 1 a 3 terminações vasculares, (2) EPITEMA – parênquima aclorofiado, parede delgada, acima ou distal às terminações vasculares, (3) bainha – continuação da bainha do feixe, (4) aberturas – poros de água	hidatódios	6 casas
31	Quando sou classificado como ativo ativos água é ativamente exsudada por células secretoras que não estão conectadas aos ELEMENTOS TRAQUEAIS	hidatódios	2 casas
32	Quando sou classificado como passivos geralmente localizados nas margens ou pontas das folhas de folhas e a água é fornecida por feixes vasculares e depois passa através espaços de um tecido chamado de EPÍTEMA	hidatódios	3 casas
33	Cresço em água salgada	Plantas halófitas	4 casas
34	Posso retardar a absorção de sal para evitar que ele entre na água da corrente de transpiração.	Plantas halófitas	5 casas

35	Posso sobreviver em concentrações de sal de 200 mM e podem acumular concentrações de sal de 500 mM	Plantas halófitas	6 casas
36	Sou o método para a planta sequestrar Ca^{+2} em uma forma não solúvel e não fisiológica e então remobilizá-lo se necessário (Franceschi e Nakata 2005).	Cristais	2 casas
37	Exibo birrefringência tal que a luz é refratada quando iluminado com luz polarizada no microscópio de luz	Cristais	3 casas
38	Sou uma células epidérmicas contendo carbonato de cálcio amorfo numa matriz de celulose	cistólito	4 casas
39	Provocou sensação de secura e “enrugamento” na boca após o consumo de fruta não amadurecida ou vinho tinto	Tanino	5 casas
40	Sou mais abundante em acácias que crescem em áreas de baixa pluviosidade, em comparação com aquelas que crescem em áreas de maior pluviosidade	Cristal	6 casas
41	Realizo Regulação sequestro ou excreção de íons Ca^{+2} e manutenção do equilíbrio iônico	Cristais	2 casas
42	Minha descarboxilação é provável fonte de CO_2 para a fotossíntese	oxalato	3 casas
43	Posso estar envolvido nas reações de defesa dos tecidos vegetais contra patógenos através da produção de H_2O_2	oxalato	4 casas
44	Produz ácidos fortes como os ácidos fosfórico, nítrico o clorídrico que matam e degradam o corpo da presa	Glândulas digestivas	5 casas

Tabela 1. Cartas com perguntas, desafios e informações sobre estruturas secretoras.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este guia sobre estruturas secretoras foi criado, pelos discentes do Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada com o objetivo de oferecer um material didático prático, visual e acessível para o estudo dessas fascinantes estruturas. As imagens e fotomicrografias incluídas neste trabalho foram obtidas em aulas práticas e são um recurso valioso para a visualização das estruturas secretoras. Incentivamos os leitores a utilizá-las como referência durante suas aulas. Ao explorar as complexidades das estruturas secretoras, podemos aprofundar o conhecimento sobre botânica e desenvolver habilidades práticas aplicáveis em uma variedade de contextos científicos e acadêmicos. Que este guia inspire e motive o contínuo aprendizado e a apreciação da Botânica Aplicada.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) pelo apoio na condução da aula prática, CAPES, CNPQ, FAPEMIG.

REFERÊNCIAS

- ALBRECHT, Matthias et al. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1748, p. 4845-4852, 2012. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1621>
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. 3ª Edição. Editora da Universidade Federal de Viçosa, 404p, 2012.
- BANERJEE, Koushik et al. Methods of Using Nanomaterials to Plant Systems and Their Delivery to Plants (Mode of Entry, Uptake, Translocation, Accumulation, Biotransformation and Barriers). Mansour Ghorbanpour, Shabir Hussain Wani, **Advances in Phytonanotechnology, Academic Press**, p. 123-152, 2019. DOI: 10.1016/B978-0-12-815322-2.00005-5
- BARBERIS, Marta et al. Secondary metabolites in nectar-mediated plant-pollinator relationships. **Plants**, v. 12, n. 3, p. 550, 2023. <https://doi.org/10.3390/plants12030550>
- BAREKER, Tura et al. Dynamics of nectar secretion, honey production potential and colony carrying capacity of *Coffea arabica* L., Rubiaceae. **Journal of Agriculture and Environment for International Development (JAEID)**. v. 115(1), p. 125–138, 2021. <https://doi.org/10.12895/jaeid.20211.1556>
- BEZERRA, Ranna Heidy Santos et al. Indirect plant defenses: volatile organic compounds and extrafloral nectar. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 15, n. 4, p. 467-489, 2021. DOI: 10.1007/s11829-021-09837-1
- Burgess, S.S.O. & Dawson, T.E. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. **Plant, Cell and Environment**. V. 27, p. 1023-1034, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01207.x>
- CHOI, J. S.; KIM, E. S. Structural features of glandular and non-glandular trichomes in three species of *Mentha*. **Applied Microscopy**, v. 43, n. 2, p. 47-53, 2013. <https://doi.org/10.9729/AM.2013.43.2.47>
- CRANG, R.; LYONS-SOBASKI, S.; WISE, R. **Plant Anatomy: A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants**. Springer, Suíça, 725p., 2018. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-77315-5>
- CRİŞAN, Ioana et al. Current trends for lavender (*Lavandula angustifolia* Mill.) crops and products with emphasis on essential oil quality. **Plants**, v. 12, n. 2, p. 357, 2023. <https://doi.org/10.3390/plants12020357>
- DAS Chandan. A Review on Understanding the Plant's Secret Language for Communication and its Application. **Haya Saudi J Life Sci**, v. 9, n. 1, p. 1-11, 2024. DOI: 10.36348/sjls.2024.v09i01.001
- ERBAR, Claudia. Nectar secretion and nectaries in basal angiosperms, magnoliids and non-core eudicots and a comparison with core eudicots. **Plant Diversity and Evolution**, v. 131, n. 2, p. 63-143, 2014. DOI:10.1127/1869-6155/2014/0131-0075
- ESAÚ, K. **Anatomia das Plantas com Sementes**. 2ª Edição, John Wiley & Sons Ltd, Nova York. 1977
- EVERT, R. F.; ESAU, K. **Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento**. 1. ed. São Paulo: Blucher, 2013.
- FAHN A. **Structure and function of secretory cells**. In: Hallahan D.L., Gray J.C., editors. *Plant Trichomes*. Academic Press; New York, NY, USA: 2000.

FENG, Zhongxuan et al. Glandular trichomes: new focus on horticultural crops. **Horticulture Research**, v. 8, p. 158, 2021. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00592-1>

FOTIRIĆ AKŠIĆ, MILICA ET AL. The Morpho-Anatomy of Nectaries and Chemical Composition of Nectar in Pear Cultivars with Different Susceptibility to *Erwinia amylovora*. **Horticulturae**. v. 9(4), p. 424, 2023. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9040424>

GHOLAMIPOURFARD, Kamal et al. Mentha piperita phytochemicals in agriculture, food industry and medicine: Features and applications. **South African Journal of Botany**, v. 141, p. 183-195, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.05.014>

GLAS J. J. et al. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. **Int J Mol Sci**. V. 13(12), p. 17077-103, 2012. doi: 10.3390/ijms131217077

HEIL, Martin. Extrafloral nectar at the plant-insect interface: a spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. **Annual review of entomology**, v. 60, p. 213-232, 2015. DOI: 10.1146/annurev-ento-010814-020753

HUANG, Luyao et al. Mutualist-and antagonist-mediated selection contribute to trait diversification of flowers. **PeerJ**, v. 10, p. e14107, 2022. DOI 10.7717/peerj.14107

HUCHELMANN, Alexandre et al. Plant Glandular Trichomes: Natural Cell Factories of High Biotechnological Interest. **Plant Physiol**. v. 175(1), p. 6-22, 2017. doi: 10.1104/pp.17.00727

IVĂNESCU, Bianca, et al. "Secondary metabolites from Artemisia genus as biopesticides and innovative nano-based application strategies." *Molecules* 26.10 (2021): 3061.

KALPANA, Kavuri et al. The Role of Pollinators in Enhancing Biodiversity and Pollination Mechanisms: A Review. **Uttar Pradesh Journal of Zoology**. v. 45, n. 13, p. 226-241, 2024. DOI: 10.56557/upjz/2024/v45i134150

KANAGARAJAN, R.; NISHANTHINI, K. Pollination Concepts and Crop Production. *Advances In Insect Pollination Technology In Sustainable Agriculture*, 2023.

KARABOURNIOTIS, George et al. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: Structure–function coordination. **Journal of Forestry Research**. V. 31, p. 1-12, 2020. doi: 10.1007/s11676-019-01034-4

KARUNARATHNA, Indunil. The Role of Atropine in Modern Medicine: Indications, Administration, and Clinical Outcomes. *Uva Clinical Lab*. Retrieved from *The Role of Atropine in Modern Medicine: Indications, Administration, and Clinical Outcomes*, 2024.

KHALIL, Ibrahim. Muhammad et al. Therapeutic effects of Digitalis purpurea on cardiovascular system. **International Journal of Natural Medicine and Health Sciences**. v. 3(1), p. 33–40, 2023. <https://journals.iub.edu.pk/index.php/ijnms/article/view/2248>

Mauseth, J.D. **Plant Anatomy**. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park, CA. 1988

MEHLTRETER, Klaus et al. Nectaries in ferns: their taxonomic distribution, structure, function, and sugar composition. **American Journal of Botany**, v. 109, n. 1, p. 46-57, 2022. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1781>

- MOHAMMADI-CHERAGHABADI, Maryam et al. Harvest time explains substantially more variance in yield, essential oil and quality performances of *Salvia officinalis* than irrigation and putrescine application. **Physiol Mol Biol Plants**. v.29, p. 109–120, 2023. <https://doi.org/10.1007/s12298-022-01272-7>
- NEPI, M. Nectary structure and ultrastructure. In: Nectaries and nectar. **Dordrecht: Springer Netherlands**. p. 129-166. 2007.
- RIOS, Alex Batista Moreira & DALVI, Valdéia Casagrande. Muito além de um dente: ocorrência de hidatódios nos dentes foliares de *Hydrocotyle asterias* Cham. & Schltdl. (Araliaceae Juss.). **Hoehnea**. v. 47, p. e782019, 2020. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-78/2019>.
- ROCHA, Francisco, Joecildo. Estruturas secretoras de mucilagem em *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae): distribuição, caracterização morfoanatômica e histoquímica. **Acta Bot. Bras.** v. 25 (4), p. 751-763, 2011. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000400003>
- SAKSHI, Watts & RUPESH, Kariyat. Morphological characterization of trichomes shows enormous variation in shape, density and dimensions across the leaves of 14 *Solanum* species, **AoB PLANTS**. v. 13, 2021. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab071>
- SANJAY, Singh. Chapter Three - Guttation: New Insights into Agricultural Implications. **Advances in Agronomy, Academic Press**. v. 128, p. 97-135, 2014. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802139-2.00003-2>
- SASIDHARAN, Aswathi & VENKATESAN, Radhika. Olfactory cues as functional traits in plant reproduction. **Reproductive ecology of flowering plants: patterns and processes**. p. 73-104, 2020. DOI: 10.1007/978-981-15-4210-7_5
- SCHMITT, Anthony et al. Nectar antimicrobial compounds and their potential effects on pollinators. **Current opinion in insect science**, v. 44, p. 55-63, 2021. DOI: 10.1016/j.cois.2021.03.004
- SEO, Ho-Jin et al. Effects of nectar contents on the foraging activity of honeybee (*Apis mellifera*) on Asian pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai). **Sci. Hortic.** v. 245, p. 185–192, 2019. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.10.009
- SEVERSON, F. Raio et al. Isolation and characterization of the sucrose esters of the cuticular waxes of green tobacco leaf. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**. v. 33 (5), p. 870-875, 1985. DOI: 10.1021/jf00065a026
- TOREZAN-SILINGARDI, Helena Maura et al. Pollination ecology: natural history, perspectives and future directions. **Plant-Animal Interactions: Source of Biodiversity**, p. 119-174, 2021. DOI: 10.1007/978-3-030-66877-8_6
- UZELAC, Branka et al. Glandular Trichomes on the Leaves of *Nicotiana tabacum*: Morphology, Developmental Ultrastructure, and Secondary Metabolites. **Springer**. p. 25-61, 2020. https://doi.org/10.1007/978-3-030-30185-9_1
- WATTS, Sakshi; KARIYAT & RUPESH Kariyat. Morphological characterization of trichomes shows enormous variation in shape, density and dimensions across the leaves of 14 *Solanum* species. **AoB Plants**, v. 13, n. 6, 2021. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab071>
- ZHANG, Zhiyong et al. Uptake and distribution of ceria nanoparticles in cucumber plants. **Metallomics**. v.3, p. 816–822, 2011. <https://doi.org/10.1039/c1mt00049g>