

Renata Maria Strozi Alves Meira<sup>n</sup>



Este exemplar corresponde a redação final da tese defendida pela Candidata Renata Maria Strozi Alves Meira e aprovada pela comissão julgadora.

*J. J. Castro*  
6/12/1991

LEVANTAMENTO DOS TIPOS DE ESTRUTURAS SECRETORAS EM FOLHAS DE ESPÉCIES DE ASTERACEAE EM VEGETAÇÃO DE FLORESTA (ATIBAIA, SP)

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de BIOLOGIA VEGETAL.

Orientadora: Profa. Dra. Marília de Moraes Castro<sup>n</sup>

CAMPINAS

1991

M478L

15331/BC

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

*Dedico este trabalho aos meus dois amores:*

*João Augusto*

*e*

*João Henrique*

Gostaria de deixar registrado em forma de homenagem todo o apoio e dedicação de meus pais, Maria Cecília e Alvaro, à minha formação, sem os quais não teria sido possível atingir este estágio de especialização e desenvolvimento profissional.

## AGRADECIMENTOS

Entre as várias pessoas que participaram direta ou indiretamente deste trabalho, gostaria de agradecer em especial a algumas delas:

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Marília de Moraes Castro, do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia, UNICAMP, pelo incentivo, estímulo, apoio e dedicação em todas as fases da elaboração deste trabalho. Ela foi responsável pela minha orientação, no sentido mais abrangente possível da palavra, e também por toda minha formação técnica e científica em Anatomia Vegetal.

Aos professores do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia, UNICAMP, Prof. Dr. Antônio Carlos Gabrielli, Prof. Dr. George John Shepherd e Prof. Dr. Hermórgenes de Freitas Leitão Filho, pelo empenho na leitura do manuscrito, durante a fase de pré-banca, pelas sugestões e críticas muito valiosas e pertinentes, as quais contribuíram para a elaboração da estrutura final deste trabalho.

A Comissão do Curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal pela concessão da bolsa de mestrado CAPES (demanda social) no período de março de 1989 a agosto de 1991.

Aos professores e funcionários do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia, UNICAMP, pela acolhida e pelo convívio agradável.

Aos técnicos do Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia, UNICAMP, Maria Odeti Fontana Pedrossantti e Sebastião Henrique Militão Junior, pelo apoio técnico sempre muito eficiente e, também, pelas dicas da rotina de um laboratório.

À fotógrafa Mary Ester Simões Silva pela obtenção das ampliações e das pranchas finais das fotomicrografias; à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Marília de Moraes Castro pela montagem das pranchas referentes às fotomicrografias; ao Prof. Jorge I. Tamashiro pelo perfilamento

das referidas pranchas e à Esmeralda Z. Borgli pelos retoques nos diagramas.

A Bióloga Marina Vasconcelos, curadora do Herbário da UNICAMP (UEC), pela autorização na utilização de parte do material coletado na Reserva Municipal da Grota Funda, Atibaia (SP), que se encontra depositado no referido Herbário, para estudos anatômicos.

Ao Ms. João Augusto Alves Meira Neto, pela coleta e identificação dos materiais fixados, pela digitação de parte do manuscrito, pela paciência, estímulo e dedicação nos momentos mais críticos destes anos de trabalho.

Aos colegas Carmen Sílvia Zickel e Luciano Paganucci de Queiroz, pela orientação inicial no uso do computador.

Aos colegas Augusto João Piratelli e Fátima Pinã-Rodriguez pelo auxílio na obtenção das figuras no programa "Harvard Grafics".

As colegas Sílvia e Amélia, companheiras de pós-graduação em Anatomia Vegetal, pelo convívio agradável e muito produtivo.

A todos aqueles que mostraram-se atenciosos com o João Henrique nos momentos em que eu e João Augusto não podíamos estar presentes, em especial à: Maria Cecília e Álvaro (meus pais), Cidinha e Meira (meus sogros), Therê, Roberta e Arnaldo, Ana Lúcia, Vovó Maria, Magda e Marinho, Mílvia e Dênis, e Shirley.

A todos os amigos e colegas, que desde a nossa chegada à UNICAMP, mostraram-se prestativos, atenciosos e, principalmente, companheiros, em especial à: Cármen, Eneida, Héliida, Lígia, Luciano, Suzana, Júlio, Rita, Augusto João e Fátima, Marco, July, João, Tamashiro, Joly, Estela, Sandro e Márcia, Alexandre, Patrícia e, Pira e Andréa.

INTRODUÇÃO .....	01
1. Estruturas secretoras: classificação, caracterização e importância .....	03
2. Possível papel de algumas das estruturas secretoras .....	07
3. Objetivo do presente trabalho .....	10
4. Área estudada .....	11
REVISÃO DE LITERATURA .....	12
1. Estruturas secretoras em Asteraceae .....	12
2. Considerações taxonômicas sobre as Asteraceae .....	28
MATERIAL E MÉTODOS .....	33
RESULTADOS .....	37
1. Tricomas .....	37
2. Ductos .....	39
3. Idioblastos .....	40
4. Hidatódios .....	41
Tabela e ilustrações .....	43
DISCUSSÃO E CONCLUSÕES .....	54
1. Tricomas .....	54
2. Ductos e idioblastos .....	56
3. Hidatódios .....	59
4. Considerações sobre a importância taxonômica das estruturas secretoras para os gêneros e tribos estudados de Asteraceae .....	63
Tabelas e ilustrações .....	70
RESUMO .....	81
SUMMARY .....	82
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	83

## INTRODUÇÃO

O termo secreção em plantas pode ser definido como complexos processos de separação ou isolamento de determinadas substâncias do protoplasto da célula secretora, podendo-se incluir nestes processos a síntese da substância, o acúmulo em compartimentos celulares internos e, até, a eliminação tanto para espaços intercelulares entre células vizinhas quanto para a superfície externa do corpo do vegetal (SCHNEPF 1974; ESAU 1977; CUTTER 1978; FAHN 1979, 1982, 1988; MONTEIRO 1986). Nesta definição não se distingue, como na fisiologia animal, a excreção (eliminação de substâncias em excesso e/ou produtos finais do metabolismo, que são nocivos ao organismo) da secreção (eliminação de substâncias que fazem parte de processos metabólicos) pois a função de muitos produtos secretados é ainda desconhecida, tornando difícil a determinação da utilidade ou não desses produtos para a planta, como acontece, por exemplo, com látices, resinas, terpenos e alcalóides. Por essa razão, o termo secreção é adotado num sentido amplo (SCHNEPF 1974; ESAU 1977; CUTTER 1978; FAHN 1979, 1982, 1988).

No estudo das estruturas denominadas secretoras não são consideradas as atividades secretoras que ocorrem em todas as células vegetais vivas. Estas atividades secretoras envolvem tanto a formação de substâncias que participam do metabolismo normal da célula (como, por exemplo, formação da parede celular; os processos de cutinização, cuticularização e suberização; deposição

de ceras; e outros processos de deposição na parede) quanto a migração de substâncias específicas do citoplasma para os vacúolos (SCHNEPF 1974; ESAU 1977; FAHN 1979, 1982).

Estruturas secretoras são células individualizadas ou agrupamentos celulares que podem apresentar formatos variados e eliminam substâncias específicas (SCHNEPF 1974; ESAU 1977; FAHN 1979, 1982, 1988). Estas estruturas diferem na forma, posição e no material secretado. A investigação da composição química do material secretado pelas estruturas secretoras tem despertado interesse de diversas áreas de pesquisa. O estudo da sua anatomia, associado ao conhecimento da sua função, pode contribuir com informações para melhor se compreender o exato papel desempenhado e a função do produto secretado no corpo do vegetal que as possui (LÜTTGE 1971, SCHNEPF 1974, ESAU 1977, FAHN 1979).

São muitas as funções atribuídas aos materiais eliminados pelas estruturas secretoras e, continuamente, são reveladas novas funções (LÜTTGE & PITMAN 1976). O que se tem observado é que os produtos eliminados por muitas glândulas são uma mistura de várias substâncias de diferentes naturezas químicas (METCALFE & CHALK 1983), porém há, freqüentemente, uma alta especificidade no composto ou grupo de compostos que prevalecem na eliminação e isso sugere que a sua atividade é específica (LÜTTGE 1971).

A complexidade morfológica apresentada pelas estruturas é acompanhada por peculiaridades citológicas e fisiológicas, o que implica em um citoplasma altamente especializado (LÜTTGE 1971, SCHNEPF 1974). As células secretoras são caracterizadas por apresentarem núcleo relativamente grande, pequenos e numerosos vacúolos e citoplasma denso que contém numerosas mitocôndrias. A



frequência de outros compartimentos celulares e organelas varia conforme o composto secretado pela estrutura (FAHN 1979, 1988). Estas peculiaridades representam um desafio e estudos detalhados de ontogênese, estrutura, histoquímica e ultra-estrutura podem constituir importantes contribuições para o entendimento das várias transformações bioquímicas e morfo-estruturais das estruturas secretoras (FAHN 1979, MONTEIRO 1986).

#### 1. ESTRUTURAS SECRETORAS : CLASSIFICAÇÃO, CARACTERIZAÇÃO E IMPORTÂNCIA

Várias tentativas de classificação das estruturas secretoras foram realizadas. ESAU (1965, 1977), baseada na posição e em características morfológicas das estruturas, faz distinção entre estruturas secretoras externas, ou seja, aquelas que se encontram na superfície da planta (tricomos glandulares, emergências, glândulas, nectários, osmóforos e hidatódios) e estruturas secretoras internas, ou seja, aquelas que se encontram incluídas nos vários tecidos do corpo do vegetal (células secretoras individualizadas, cavidades, canais e laticíferos). O termo glândula, nesta classificação, significa uma estrutura secretora diferenciada que consiste de muitas células e cujo conjunto tem origem mista (células epidérmicas e outras localizadas mais profundamente). Com base na natureza química do material secretado, SCHNEPF (1974) e FAHN (1979) propuseram duas classificações diferentes. SCHNEPF (1974) distinguiu as células de

glândulas que secretam principalmente substâncias hidrofílicas (hidatódios, glândulas digestivas, de mucilagem, de sal e nectários) de outros tipos cujas células secretam principalmente substâncias lipofílicas (glândulas merócrinas exotrópicas, merócrinas endotrópicas e holócrinas). FAHN (1979) propõe distinção entre as estruturas que secretam substâncias não ou pouco modificadas, supridas direta ou indiretamente pelo sistema vascular (hidatódios, glândulas de sal e nectários) e os tecidos secretores nos quais as células sintetizam as substâncias secretadas (tecidos secretores de mucilagem, glândulas de plantas carnívoras, células secretoras de mirosina, tricomas urticantes, tecidos secretores de substâncias lipofílicas e laticíferos).

Apesar de todas estas tentativas, nenhuma mostrou-se plenamente satisfatória devido a grande diversidade de forma e de função destas estruturas. As classificações baseadas em morfologia são dificultadas pela presença de estruturas intermediárias entre tipos bem definidos. Existem formas intermediárias entre: tricomas e emergências, e entre estas e glândulas (ESAU 1965); entre nectários extraflorais e hidatódios em folhas de *Impatiens* (ELIAS & GELBAND 1977); entre ductos e idioblastos em folhas de espécies de *Vernonia* (CASTRO 1987). Quanto às classificações baseadas nos tipos de materiais secretados, a margem de dificuldade é dada pelo fato de que cada categoria é definida em função apenas do material ou materiais mais característicos e há casos onde a estrutura tem capacidade de secretar mais de um tipo de composto químico como, por exemplo, os ductos gomosos-resiníferos do fruto de *Mangifera indica* L. (JOEL & FAHN 1980), os ductos oleo-resiníferos de *Artemisia campestris* L. ssp. *maritima* Arcangeli (ASCENSÃO & PAIS

1988), os ductos de *Parthenium argentatum* A. Gray que sintetizam resina e borracha (JOSEPH et al. 1988), os tricomas glandulares oleo-resiníferos de *Artemisia campestris* ssp. *maritima* (ASCENSÃO & PAIS 1987), ou ainda tricomas que podem secretar lipídios, polissacarídeos e proteínas em fases diversas em espécies de *Inula* (WERKER & FAHN 1981).

Existem diversos tipos anatômicos de estruturas secretoras: aquelas restritas à epiderme sob a forma de tricomas (geralmente capitados), superfícies epidérmicas uni ou pluriestratificadas, emergências e glândulas propriamente ditas; outras que podem ser encontradas sob a forma de células individualizadas (idioblastos), pequenos grupos de células que podem formar cavidades e ductos ou então tecidos inteiros.

Os idioblastos são classificados de acordo com seu conteúdo (ESAU 1977); já as cavidades têm um espaço mais ou menos isodiamétrico e nos ductos o espaço é consideravelmente mais alongado em um dos planos (CUTTER 1978, FAHN 1979, METCALFE 1983).

Para FAHN (1979), hidatódios são estruturas que possuem um epitema que estabelece conexão entre as terminações vasculares e os poros aquíferos. Estas estruturas podem, em certos casos, ser desprovidas de um epitema típico (FAHN 1982).

Os laticíferos são células ou séries de células conectadas que secretam o látex, que é uma suspensão ou emulsão de pequenas partículas dispersas num líquido com diferentes índices de refração. Tipos incomuns de laticíferos e estruturas anatomicamente semelhantes a eles foram relatados por SOLEREDER (1908), METCALFE & CHALK (1950), MAUSETH (1978) e WITTLER &

MAUSETH (1984  $\alpha$ ,  $\beta$ ) . O látex também pode ser encontrado em células não diferenciadas em laticíferos como, por exemplo, em *Parthenium argentatum* onde é sintetizado em células não especializadas do parênquima e em *Solidago* sp. (BONNER & GALSTON 1947, FAHN 1979, METCALFE 1983).

Vários são os motivos que despertam o interesse dos pesquisadores em estudar as estruturas secretoras. A seguir serão ressaltados alguns destes.

Muitos produtos secretados pelas estruturas secretoras são de importância econômica como, por exemplo, a borracha, a guta-percha e o ópio (CUTTER 1978). Assim, o estudo da composição química do material secretado pode fornecer conhecimento de novas fontes de compostos químicos de valor econômico como, por exemplo: os terpenos, a borracha, as resinas etc. (FAHN 1979). Os óleos essenciais são muito importantes para a indústria, sendo utilizados na perfumaria, nos cosméticos e nos produtos alimentícios e farmacêuticos (MARGARIS *et al.* 1982). Segundo WAGNER (1977), existem mais de 25 espécies da família Asteraceae que possuem aplicação terapêutica (antiflogística, espasmolítica, colerética, hepatoprotetora, antibiótica, anti-helmíntica e anticarcinogênica).

O potencial científico e médico da família Asteraceae se constitui um importante material a ser investigado; existe uma conexão direta entre as propriedades físico-químicas dos compostos predominantemente lipofílicos e as atividades biológica e farmacológica encontradas nessa família (WAGNER 1977).

SOLEREDER, já em 1908, alertava para a utilidade das estruturas secretoras na taxonomia, através da análise dos tipos anatômicos (células secretoras, fusão de células, cavidades ou canais secretores), da composição química do conteúdo que secretam e da posição que ocupam dentro do corpo do vegetal, para distinguir ordens inteiras, tribos, gêneros ou, até mesmo, espécies. Isto é possível porque diferentes estruturas secretoras podem ser encontradas em diferentes partes de uma mesma planta ou então estar confinadas a um de seus órgãos (ESAU 1977, FAHN 1979). Além disso, a grande variação existente na morfologia e anatomia de tais estruturas associada ao aspecto da posição podem constituir-se num bom caráter taxonômico pois, quando ocorrem, estas características são, freqüentemente, constantes na entidade analisada (SOLEREDER 1908, METCALFE & CHALK 1950, PYYKKO 1966, ESAU 1977, FAHN 1979).

## 2. POSSÍVEL PAPEL DE ALGUMAS DAS ESTRUTURAS SECRETORAS

Um aspecto que ainda precisa ser elucidado é o exato papel desempenhado por algumas estruturas secretoras. FAHN (1979) sugere que estas estruturas estão adaptadas a funções que conferem às plantas que as possuem capacidade de sobrevivência no seu ambiente, podendo estar relacionadas com as condições edáficas e climáticas (hidatódios e glândulas de sal) ou promovendo interação com a população circunvizinha (a maioria dos tecidos secretores).

Hidatódios são considerados como estruturas responsáveis pela gutação, ou seja, a eliminação de água na forma líquida, em plantas que vivem em condições de baixa taxa transpiratória e alta umidade no solo (FAHN 1979). Outras importantes funções foram atribuídas aos hidatódios, além da gutação, como: auxiliar na nutrição mineral de folhas quando a transpiração é muito baixa (Hohn 1950 *apud* FAHN 1979), a remoção de sais do xilema (KEPPLER & KAUFMANN 1966), absorção de líquidos, incluindo a água (CURTIS 1943, WOOD 1970) e absorção de água atmosférica do orvalho (Voronin *et al.* 1976 *apud* FAHN 1979).

É interessante ressaltar o estudo realizado por WOOD (1970) onde são feitas especulações sobre as relações entre a presença de hidatódios, morfologia da folha e hábito da planta. Este pesquisador verificou, a partir de listagens de espécies presentes em vegetação de clima temperado e em florestas tropicais, a presença de hidatódios. Concluiu, então, que talvez fosse possível generalizar que a presença destas estruturas é característica de plantas herbáceas ou decíduas cujas folhas possuem margens denteadas, enquanto que a sua ausência caracteriza árvores perenes com folhas inteiras e coriáceas.

Ductos secretores de substâncias lipofílicas e tricomas que secretam óleos essenciais ocorrem nas Asteraceae (FAHN 1979). Trabalhos detalhados de histoquímica revelam que a natureza aproximada das substâncias secretadas por estas estruturas, incluindo-se as cavidades, consiste de lipídios, taninos, polissacarídeos diversos e proteínas (VERMEER & PETERSON 1979; WERKER & FAHN 1981, 1982; MONTEIRO 1986; ASCENSÃO & PAIS 1987, 1988; CASTRO 1987; JOSEPH *et al.* 1988).

Idioblastos oleíferos também podem ser encontrados nas Asteraceae (ACHUTTI 1978, BAAS & GREGORY 1985), os mucilaginosos estão ausentes nesta família (GREGORY & BAAS 1989).

Várias sugestões têm sido propostas sobre as possíveis funções das substâncias lipofílicas, especialmente os terpenos. Estas substâncias parecem desempenhar várias funções e atuam de uma forma bastante complexa, o que tem dificultado uma conclusão mais abrangente sobre o seu exato papel fisiológico e ecológico, ou mesmo sobre o seu significado evolutivo.

FAHN (1979) sugere que substâncias lipofílicas (em especial os terpenos) provavelmente atuem na atração de agentes polinizadores e dispersores de sementes, além de promover mecanismos de defesa contra herbívoros ou patógenos.

Dados de literatura comprovando experimentalmente as correlações entre tricomas e defesa do vegetal parecem ainda insuficientes (LEVIN 1973). Algumas propostas interessantes têm surgido como tentativa de entendimento sobre a possível função das substâncias secretadas pelos tricomas em termos gerais, não havendo referência específica para os representantes das Asteraceae; algumas delas serão ressaltadas a seguir.

Em tricomas, comumente são encontrados terpenóides voláteis que poderiam ter habilidade de influenciar outros organismos que estariam a alguma distância da planta. A complexidade da composição e da estrutura dos seus constituintes permitiriam a capacidade de transmitir uma mensagem biológica. Desta forma, tricomas que secretam terpenóides poderiam repelir herbívoros durante o crescimento vegetativo e, numa fase posterior, os atrair como tática para a dispersão das sementes (CROTEAU & JOHNSON

1984). Para KELSEY *et al.* (1984), os terpenóides têm várias funções biológicas estando, entre elas, as ações: inseticida, repelente, dissuasiva alimentar de insetos, antifúngica, antimicrobiana e citostática. Além de atuar na anti-herbivoria, outra provável função atribuída a tricomas foliares é a de auxiliar na economia de água (EHLERINGER 1984).

Apesar de todas estas tentativas de esclarecer qual(is) a(s) função(ões) destas substâncias, os dados existentes ainda são insuficientes para se determinar qual(ais) o(s) exato(s) papel(éis) e o(s) da estrutura que as secreta.

### 3. OBJETIVO DO PRESENTE TRABALHO

O presente trabalho vem contribuir com dados sobre estruturas secretoras na família Asteraceae. Para tanto, um levantamento de tipos de tais estruturas é efetuado em espécies de Asteraceae presentes numa vegetação de predomínio florestal. Os dados obtidos são comparados com os disponíveis em literatura, especialmente os registrados para outras formações vegetacionais. Esta comparação permite uma avaliação do possível significado taxonômico das estruturas secretoras para os gêneros e tribos estudados da família em questão.



#### 4. ÁREA ESTUDADA

O material estudado foi coletado numa floresta mesófila semidecídua de altitude, localizada na reserva municipal da Grotta Funda, no município de Atibaia (SP), nas coordenadas 45°45' W e 23°10' S. A área total da reserva é de 245 ha. e a fisionomia predominante da vegetação é florestal, existindo numerosos afloramentos e matacões graníticos onde a fisionomia florestal dá lugar às fisionomias campestres. As espécies estudadas foram coletadas na borda e no interior da floresta, sendo raras as Asteraceae encontradas em situações diferentes. Este local foi escolhido por já terem sido realizados estudos florísticos (MEIRA NETO *et al.* 1989) e fitossociológicos (GROMBONE *et al.* 1990), além da facilidade de acesso pela sua proximidade à Campinas.

## REVISÃO DE LITERATURA

### 1. ESTRUTURAS SECRETORAS EM ASTERACEAE

O estudo das estruturas secretoras tem recebido especial atenção por parte dos pesquisadores nas últimas décadas. Considerando-se, porém, o elevado número de espécies pertencentes à família Asteraceae, os trabalhos desenvolvidos nesta linha de pesquisa ainda são poucos. Dentre aqueles consultados, a partir do levantamento bibliográfico efetuado, serão ressaltados os que mencionam dados sobre estruturas secretoras em folhas. Os aspectos destacados em cada um deles são: o tipo de estrutura secretora, a sua ausência ou presença e a posição por ela ocupada.

Existe grande diversidade de tipos de estruturas secretoras na referida família; há citações de tricomas secretores (também designados pelos autores: tricomas glandulares, pêlos secretores, pêlos glandulares), ductos ou canais secretores (também designados: ductos ou canais resiníferos, canais "resiníferos", canais pécticos, canais com conteúdo quimicamente diverso, espaços secretores internos tubulares, reservatórios secretores tubulares, reservatórios de poliacetileno, reservatórios oleíferos), cavidades ou bolsas secretoras (também designadas: cavidades tubulares, cavidades esféricas, cavidades bicelulares, cavidades oleíferas, cavidades não mucilaginosas, espaços secretores internos, reservatórios secretores internos, reservatórios

oleíferos), laticíferos (também designados: canais ou vasos laticíferos, tubos laticíferos, células laticíferas), idioblastos secretores (também designados: células secretoras alongadas com conteúdo resinoso ou leitoso) e hidatódios. Em alguns trabalhos, o pesquisador apenas registra a presença da estrutura secretora ou glândula (externa ou epidérmica, interna), não se comprometendo com a classificação do tipo.

Primeiramente, serão consideradas as revisões amplas nas quais há compilação de dados de diversos autores.

SOLEREDER (1908) relatou a presença de pêlos glandulares, canais resiníferos, cavidades secretoras, canais ou vasos laticíferos e células secretoras alongadas em espécies de alguns gêneros da Ordem Compositae. Tricomas secretores polimorfos são amplamente encontrados na ordem, sendo o tipo mais comum caracterizado por uma cabeça bisseriada elipsoidal e por um pedúnculo curto. Eles foram citados para *Ageratum conyzoides* L., *Mikania scandens* Willd. e para espécies dos gêneros *Baccharis*, *Brachylaena*, *Eupatorium*, *Gochnatia*, *Haplopappus*, *Helianthus*, *Olearia* e *Symphyopappus*. Canais resiníferos ocorrem em *Ainsliaea acerifolia*, *Hyalis spartioides*, *Lycoseris mexicana*, *Mutisia retusa*, *Nassauvia digitata* e *Polyachyrus villosus* e estão ausentes em espécies de *Barnadesia*, *Calopappus*, *Chaetanthera*, *Chaptalia*, *Chuquiraga*, *Dicoma*, *Flotovia*, *Fulcaldea*, *Gerbera*, *Gochnatia*, *Leria*, *Lucilia*, *Moquinia*, *Onoseris*, *Proustia*, *Schlechtendahlia*, *Stifftia* e *Triptilion*. As cavidades são observadas em espécies dos gêneros *Bigelowia*, *Pectis*, *Porophyllum* e *Tagetes*. As Cichoriaceae

são caracterizadas pela presença de canais ou vasos laticíferos que geralmente seguem os feixes vasculares das nervuras. Laticíferos também são encontrados nas nervuras ou livres no mesofilo em *Gundelia Tournefortii* L. Células secretoras alongadas com conteúdo resinoso ou leitoso, ocupando posição semelhante a dos laticíferos, ocorrem em espécies dos gêneros *Carduus*, *Carlina*, *Cirsium*, *Lappa*, *Silybum* e *Vernonia*.

A presença de tricomas secretores, canais "resiníferos", cavidades secretoras, canais ou vasos laticíferos, células que possuem conteúdo resinoso ou leitoso e hidatódios foi descrita por METCALFE & CHALK (1950) para espécies de alguns gêneros de Compositae. Tricomas secretores estão amplamente distribuídos por toda a família, podendo ter uma cabeça uni a multicelular e um pedúnculo uni ou multisseriado. Eles foram citados para espécies dos gêneros *Baccharis*, *Brachylaena*, *Eupatorium*, *Gochnatia*, *Haplopappus*, *Helianthus*, *Olearia* e *Symphypappus*. Neste trabalho é ressaltado que a presença de um tipo particular de tricoma pode, freqüentemente, delimitar espécies, gêneros ou, até mesmo, famílias inteiras. A presença de canais "resiníferos" está registrada para espécies dos gêneros *Ainsliaea*, *Espeletia*, *Hyalis*, *Lycoseris*, *Mutisia*, *Nassauvia* e *Polyachyrus* e a ausência para espécies de *Actinolepis*, *Ammobium*, *Anaphalis*, *Antennaria*, *Arctotis*, *Baeria*, *Calendula*, *Calocephalus*, *Cardopatum*, *Cephalophora*, *Chaetanthera*, *Chaptalia*, *Chuquiraga*, *Cryptostemma*, *Dicoma*, *Dimorphotheca*, *Echinops*, *Elephantopus*, *Ethulia*, *Evax*, *Filago*, *Gerbera*, *Gnaphalium*, *Gochnatia*, *Helenium*, *Helichrysum*, *Helipterum*, *Humea*, *Inula*, *Jasione*, *Leontopodium*, *Leria*, *Leysera*,

*Lucilia*, *Micropus*, *Moquinia*, *Odontospermum*, *Olearia*, *Onoseris*, *Pallenis*, *Phagnalon*, *Podolepis*, *Podotheca*, *Proustia*, *Schlechtendahlia*, *Stiffia*, *Tarchonanthus*, *Tripteris*, *Triptilion*, *Ursinia*, *Venidium*, *Vernonia* e *Xeranthemum*. Cavidades secretoras são observadas em espécies de *Athanasia*, *Baccharis*, *Liatris*, *Pectis*, *Porophyllum*, *Pulicaria* e *Tagetes*. Canais ou vasos laticíferos são característicos das Cichorieae, ocorrendo também em espécies de *Atractylis*, *Carlina*, *Gazania* e *Gundelia*. Eventualmente, estas estruturas são substituídas por células que possuem conteúdo resinoso ou leitoso em espécies de *Arctium*, *Atractylis*, *Carduus*, *Carlina*, *Chardinia*, *Cirsium*, *Cousinia*, *Galactites*, *Gazania*, *Jurinea*, *Onopordum*, *Silybum*, *Staehelina*, *Vernonia* e *Warionia*. Hidatódios ocorrem nas terminações das nervuras em *Senecio saxifragoides* Hook. f. e *S. lagopus* Raoul, sendo considerado um caráter raro ou infreqüente na família. Em 1979, estes mesmos pesquisadores apresentaram dados sobre estruturas secretoras nas listas de famílias nas quais certos caracteres diagnósticos ocorrem. Para as Asteraceae, tricomas glandulares dos mais variados tipos são considerados comuns e hidatódios são raros ou infreqüentes. METCALFE & CHALK (1983), em listagens semelhantes à anteriormente citada, relataram a presença de canais com conteúdo quimicamente diverso, cavidades não mucilaginosas e laticíferos. METCALFE (1983) referiu, ainda, a presença de laticíferos do tipo articulado principalmente nos membros da tribo Cichorieae e em alguns representantes das tribos Arctoteae, Cynareae, Mutisieae e Vernonieae; células laticíferas são observadas em *Duidaea pinifolia*, *Gongylolepis fruticosa*, *G. huachamacari* subsp. *neblinensis* e *Quelchia cardonae*.

A seguir, os tipos de estruturas secretoras foram registrados para diferentes espécies por autores diversos em estudos com enfoques dos mais variados. Aqui, a revisão de literatura não se restringiu a investigações específicas sobre tais estruturas, mas incluiu estudos morfológicos e anatômicos de partes vegetativas em desenvolvimento, trabalhos sobre anatomia foliar e, até mesmo, aqueles que focalizavam estudos bioquímicos, fisiológicos e ecofisiológicos nos quais dados anatômicos relacionados com estruturas secretoras eram mencionados.

Tricomas secretores foram relatados para *Calea pinnatifida* Banks (HOEHNE *et al.* 1952); *Argyroxiphium sandwichense* DC., *Wilkesia gymnoxiphium* Gray (CARLQUIST 1957); *Adenothamnus validus*, *Blepharizonia plumosa*, *Hemizonia fitchii*, *H. minthornii*, *Holozonia filipes*, *Madia sativa* (CARLQUIST 1958 b); *Calycadenia ciliosa* Greene, *C. hispida* Greene, *C. mollis* Gray, *C. multiglandulosa* DC. var. *cephalotes* (Greene) Jepson, *C. oppositifolia* Greene, *C. pauciflora* Gray, *C. spicata* Greene, *C. tenella* (Nutt.) T. & G., *C. truncata* DC., *C. truncata* subsp. *scabrella* (Drew) Keck, *C. villosa* DC., *Holocarpha heermannii*, *H. macradenia*, *H. obconica*, *H. virgata* (CARLQUIST 1959 a, b); *Achyrocline satureoides* DC. (GROTTA 1960); *Mikania trinervis* Hook. & Arn. (COUTINHO 1962); *Brasilia sickii* G. M. Barroso (PAVIANI 1972); *Vernonia oppositifolia* Less. (ALENCASTRO 1973); *V. bardanoides* Less., *V. brevifolia* Less., *V. ligulaefolia* Mart. (ROCHA 1975); *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker (ACHUTTI 1978); *Artemisia nova* Nelson (KELSEY & SHAFIZADEH 1980); *Inula crithmoides* L., *I. graveolens* (L.) Desf., *I. viscosa* (L.) Ait. (WERKER & FAHN 1981,1982); *Vernonia lineares* Spreng., *V.*

*psilophylla* DC., *V. sessifolia* Less. (SAJO 1982); *V. polyanthes* Less. (SCATENA 1983); *Parthenium fruticosum* Less., *P. rollinsianum* Rzedowski, *P. Schottii* Green. ex Millspaugh, *P. tomentosum* DC. (HEALEY et al. 1986); *Artemisia campestris* ssp. *maritima* (ASCENSÃO & PAIS 1987); *Heterothalamus alienus* (Spreng.) O. K. (MARQUES, comunicação pessoal).

Ductos secretores foram observados em *Spilanthes acmella* L. (GROTTA 1945); espécies de *Solidago* (BONNER & GALSTON 1947); *Calea pinnatifida* (HOEHNE et al. 1952); *Argyroxiphium caliginii* Forbes, *A. grayanum* (Hillebr.) Degener, *A. sandwichense*, *A. virescens* Hillebr (CARLQUIST 1957); *Calycadenia cilicosa*, *C. multiglandulosa* var. *cephalotes*, *C. truncata* (CARLQUIST 1959 a, b); *Solidago microglossa* DC. (PANIZZA & GROTTA 1965); *Solidago canadensis* L. (SCHNEPF 1969 ); *Baccharis retusa* DC. (SILVA & GROTTA 1971); *Brasilia sickii* (PAVIANI 1972); *Aster lutescens* T. & G., *A. ptarmicoides* (Ness) T. & G., *Brachychaeta sphacelata* (Raf.) Britt., *Brintonia discoidea* (Ell.) T. & G., *Chrysoma pauciflorescens* (Michx.) Greene, *Euthamia galetorum* Greene, *E. graminifolia* (L.) Nutt., *E. gymnospermoides* Greene, *E. hirtepes* (Fern.) Sieren, *E. leptcephala* (T. & G.) Greene, *E. occidentalis* Nutt., *E. pulverulenta* Greene, *E. remota* Greene, *E. tenuifolia* (Pursh) Nutt., *Gundlachia corymbosa* (Urb.) Britton, *Haplopappus parryi* Gray, *Oligoneuron nitidum* (T. & G.) Small, *O. ohioense* (Riddell) G. N. Jones, *O. riddellii* (Frank) Rydb., *O. rigidum* (L.) Small, *Petradoria pumila* (Nutt.) Greene, *Solidago alpestris* Waldst. & Kit., *S. altissima* L., *S. arguta* ssp. *caroliniana* (Gray) G. Morton, *S. arguta* ssp. *pseudoyadkinensis* G. Morton, *S. azorica* Hochst., *S. bigelovii* Gray, *S. caesia* L., *S. californica* Nurr., *S.*

*canadensis* L., *S. chapmanii* Gray, *S. delicatula* Small, *S. erecta* Pursh, *S. fistulosa* Mill., *S. flexicaulis* L., *S. gattingeri* Chapm., *S. gigantea* Ait., *S. harrissii* Small, *S. hispida* Muhl., *S. houghtonii* T. & G., *S. juncea* Ait., *S. macrophylla* Pursh, *S. microglossa* DC., *S. missouriensis* var. *fasciculata* Holtz, *S. mollis* Bartl., *S. multiradiata* Ait., *S. nemoralis* Ait., *S. odora* Ait., *S. petiolaris* Ait. var. *petiolaris*, *S. petiolaris* Ait. var. *wardii* (Britt.) Fern., *S. radula* Nutt., *S. rugosa* Ait., *S. sempervirens* L., *S. simplex* H.B.K., *S. sparsiflora* Gray, *S. spathulata* DC., *S. spectabilis* (D. C. Eat.) Gray, *S. spithmaea* M. A. Curtis, *S. stricta* Ait., *S. tortifolia* Ell., *S. verna* M. A. Curtis, *S. virgaurea* L., *S. x aspera* Desf. (ANDERSON & CREECH 1975); *Senecio rowleyanus* Jacob (HILLSON 1979); *Inula crithmoides* (WERKER & FAHN 1981, 1982); *Xanthium pennsylvanicum* (MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWYCH 1982, MAKSYMOWYCH & LEDBETTER 1987); *Chrysanthellum argentinum* Ariza et Cerana, *C. tuberculatum* (H. et A.) Cabrera (SANCHEZ et al. 1986); *Ambrosia trifida* L. (LERSTEN & CURTIS 1988); *Artemisia campestris* ssp. *maritima* (ASCENSÃO & PAIS 1988); *Parthenium argentatum* (JOSEPH et al. 1988); *Heterothalamus alienus* (MARQUES, comunicação pessoal).

Quanto à posição ocupada pelos ductos, as citações são as seguintes: *Spilanthus acmella* - acompanhando os feixes vasculares, localizados na parte interna do xilema e na região externa do floema da nervura principal, e sobre o feixe vascular das nervuras secundárias (GROTTA 1945); *Calea pinnatifida* - distribuição muito variável nos feixes laterais, no feixe vascular central há dois com posição lateral e um para o lado do protoxilema (HOEHNE et al. 1952); *Argyroxiphium caliginii* - flanqueando os feixes



vasculares das nervuras e nos espaços intercelulares do clorênquima; *A. grayanum*, *A. sandwichense*, *A. virescens* - nos espaços intercelulares do clorênquima (CARLQUIST 1957); *Calycadenia multiglandulosa* var. *cephalotes* - adjacentes à nervura principal e nos espaços intercelulares do clorênquima (CARLQUIST 1959 a, b); *Solidago microglossa* - acompanhando os feixes vasculares, associados ou próximos ao floema nas nervuras principal e secundárias (PANIZZA & GROTTA 1965); *Baccharis retusa* - acompanhando os feixes vasculares, associados ou próximos ao floema exclusivamente (SILVA & GROTTA 1971); *Brasília sickii* - acompanhando os feixes vasculares, ao lado do protoxilema nas nervuras principal e secundárias (PAVIANI 1972); em todas as espécies estudadas dos gêneros: *Aster* L., *Brachychaeta* Britt., *Brintonia* Greene, *Chrysoma* Nutt., *Euthamia* Nutt., *Gundlachia* Gray, *Haplopappus* Cass., *Oligoneuron* Small, *Petradoria* Greene, *Solidago* L. - posição abaxial a algumas ou a todas as nervuras (ANDERSON & CREECH 1975); *Senecio rowleyanus* - são abaxiais em relação aos feixes vasculares (HILLSON 1979); *Inula crithmoides* - no lado externo do floema (WERKER & FAHN 1981, 1982); *Xanthium pennsylvanicum* - ocorrem no pecíolo e na nervura principal da lâmina foliar (MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWYCH 1982, MAKSYMOWYCH & LEDBETTER 1987); *Chrysanthellum argentinum*, *C. tuberculatum* - acompanhando os feixes vasculares das nervuras principal e secundárias (SANCHEZ et al. 1986); *Ambrosia trifida* - reservatórios de poliacetileno: no feixe vascular central do lado de fora do floema; reservatórios oleíferos: associados ao floema e adjacentes ao xilema (LERSTEN & CURTIS 1988); *Artemisia campestris* ssp. *maritima* - distribuídos no parênquima cortical, nas

proximidades dos feixes vasculares (ASCENSÃO & PAIS 1988); *Parthenium argentatum* - associados aos feixes vasculares (JOSEPH et al. 1988); *Heterothalamus alienus* - acompanhando os feixes vasculares, associados ou próximos ao floema exclusivamente, nas nervuras principal e secundárias (MARQUES, comunicação pessoal).

Cavidades secretoras foram registradas em *Euthamia galetorum*, *E. graminifolia*, *E. gymnospermoides*, *E. hirtepes*, *E. leptcephala*, *E. pulverulenta*, *E. remota*, *E. tenuifolia*, *Gundlachia corymbosa*, *Solidago altissima*, *S. arguta* ssp. *caroliniana*, *S. arguta* ssp. *pseudoyadkinensis*, *S. canadensis*, *S. chapmanii*, *S. fistulosa*, *S. gigantea*, *S. juncea*, *S. microglossa*, *S. missouriensis* var. *fasciculata*, *S. mollis*, *S. odora*, *S. radula*, *S. rugosa*, *S. sempervirens*, *S. simplex*, *S. sparsiflora*, *S. spathulata*, *S. stricta*, *S. tortifolia*, *S. verna* (ANDERSON & CREECH 1975); *Eupatorium rugosum* Houtt. (CURTIS & LERSTEN 1986, LERSTEN & CURTIS 1986); *Pectis odorata* Grisebach, *P. sessiliflora* (Less.) Sch. (SANCHEZ et al. 1986); *Porophyllum lanceolatum* DC. (MONTEIRO 1986); *Conyza canadensis* (L.) Cronq. (LERSTEN & CURTIS 1987); *Solidago canadensis* (LERSTEN & CURTIS 1989, CURTIS & LERSTEN 1990).

A posição ocupada pelas cavidades é descrita conforme se segue: nas espécies anteriormente citadas dos gêneros *Euthamia*, *Gundlachia*, *Solidago* - adaxial às nervuras, lateralmente adjacentes a estas ou, ainda, completamente dissociadas das mesmas (ANDERSON & CREECH 1975); *Eupatorium rugosum* - cavidades bicelulares: no mesofilo, próximas ao parênquima paliádico; cavidades tubulares: distribuídas acima, abaixo e nos flancos dos feixes vasculares (CURTIS & LERSTEN 1986, LERSTEN & CURTIS 1986); *Pectis odorata*, *P. sessiliflora* - no mesofilo, imersas no

parênquima lacunoso (SANCHEZ *et al.* 1986); *Porophyllum lanceolatum* - em áreas intensamente vascularizadas do mesofilo (MONTEIRO 1986); *Conyza canadensis* - abaxial às nervuras, próximas ao floema, adjacentes à bainha vascular das terminações vasculares ou livres no mesofilo (LERSTEN & CURTIS 1987); *Solidago canadensis* - abaixo da nervura principal, acima ou abaixo das várias ordens de nervuras ou isoladas no mesofilo (LERSTEN & CURTIS 1989, CURTIS & LERSTEN 1990).

Levantamentos bibliográficos sobre a ocorrência de espaços secretores internos, nos quais estão incluídos ductos e cavidades secretoras, foram efetuados para os representantes da família Asteraceae (CURTIS & LERSTEN 1986, LERSTEN & CURTIS 1987).

Laticíferos foram observados em *Chrysothamnus nauseosus* Britton, *Parthenium argentatum*, *Scorzonera tau saghyz* Lipsch. et Bosse, *Solidago* sp., *Taraxacum kok saghyz* Rodin (designados células envolvidas na formação de borracha; BONNER & GALSTON 1947); *Duidaea pinifolia*, *Gongylolepis huachamacari* subsp. *neblinensis*, *G. fruticosa*, *Quelchia cardonae* (designados células laticíferas; CARLQUIST 1958 a); alguns gêneros - *Cichorium*, *Lactuca*, *Scorzonera*, *Sonchus*, *Taraxacum*, *Tragopogon* - da tribo Lactuceae (designados laticíferos articulados anastomosados; FAHN 1979); *Vernonia polyanthes* (designados tubos laticíferos; SCATENA 1983).

Idioblastos secretores foram relatados por ACHUTTI (1978) para *Piptocarpha rotundifolia* (designados células secretoras alongadas ou não). Estas estruturas estão presentes no floema, no parênquima fundamental e no colênquima da nervura principal da lâmina foliar; elas também ocorrem no mesofilo.

Hidatódios foram citados para *Argyroxiphium caliginii* (CARLQUIST 1957); *Vernonia polyanthes* (SCATENA 1983); *Ambrosia trifida*, *Arctium minus* Schk., *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Eupatorium rugosum*, *Lactuca scariola* L., *Rudbeckia laciniata* L., *Silphium perfoliatum* L. (LERSTEN & CURTIS 1985). LERSTEN & CURTIS (1985) realizaram um levantamento bibliográfico sobre a ocorrência de hidatódios em Asteraceae e relataram sua presença em cerca de 80 gêneros demonstrando que estas estruturas são comuns para a referida família.

PERRIN (1970, 1971, 1972) mencionou a presença de células de transferência no epitema de hidatódios de *Cichorium intybus* L. e *Taraxacum officinale* Weber. Este pesquisador sugere que estas células promoveriam uma absorção seletiva de diversas substâncias do líquido que circula através dos espaços intercelulares do epitema. Foram observadas também inclusões cristalinas de natureza protéica rodeadas por uma matriz granular, estando circundadas por uma membrana única; é sugerido que o desenvolvimento destas inclusões estaria relacionado com a senescência das células que as possuem.

Estruturas glandulares em folhas de *Calycadenia* e *Holocarpha* foram descritas por CARLQUIST (1959 a, b). Estes gêneros pertencem à subtribo Madinae (tribo Heliantheae). Entre as estruturas observadas, as denominadas glândulas terminais e laterais ocorrem somente em *Calycadenia*, sendo características do gênero. Elas estão registradas para *C. ciliosa*, *C. hispida*, *C. mollis*, *C. multiglandulosa* var. *cephalotes*, *C. oppositifolia*, *C. pauciflora*, *C. spicata*, *C. truncata*, *C. truncata* subsp. *scabrella* e *C. villosa*. As 4 espécies de *Holocarpha* apresentavam glândulas

sésseis (*H. heermannii*, *H. macradenia*, *H. obconica* e *H. virgata*).

Glândulas foram relatadas para *Tagetes minuta* L. (RÊGO 1977, FUEYO 1986). Segundo RÊGO (1977), estas estruturas acompanham o feixe vascular da nervura principal nas proximidades do floema e estão imersas no mesofilo junto à borda da lâmina foliar.

Finalmente, serão considerados os trabalhos nos quais são enfatizadas as formações vegetacionais ocupadas pelas espécies investigadas.

No trabalho sobre a anatomia foliar de plantas xeromórficas do leste da Patagônia, PYYKKO (1966) apresentou dados sobre a presença e ausência de pêlos e canais secretores em várias espécies de diversas famílias, entre elas as Asteraceae com 61 representantes. Com base nas descrições é possível verificar a presença de tricomas secretores em 17 espécies: *Baccharis magellanica* (Lam.) Pers., *B. obovata* Hook. & Arn., *B. rhomboidalis* Remy var. *nemorosa* (Phil.) Heering, *Chiliotrichium diffusum* (Forst.) Reiche, *C. rosmarinifolium* Less., *Cotula acaenoides* (Hook. & Arn.) Alboff, *Grindelia chiloensis* (Corn.) Cabr., *Haplopappus pectinatus* Phil., *H. prunelloides* (Poepp.) DC., *Leuceria millefolium* Dus. & Skotts., *L. purpurea* (Vahl.) Hook. & Arn., *Nassauvia nivalis* Poepp. & Endl., *Perezia beckii* Hook. & Arn., *P. recurvata* (Vahl.) Less., *P. sessiliflora* Speg., *Pseudobaccharis spartioides* (Hook. & Arn.) Cabr. e *Senecio miser* Hook. fil.. Eles estão ausentes nos outros 44 representantes: *Antennaria magellanica* Sch. Bip., *Baccharis darwini* Hook. & Arn., *B. ulicina* Hook. & Arn., *Brachyclados caespitosus* (Phil.) Speg.,

*B. lyctoides* Gill. & Don., *B. megalanthus* Speg., *Chuquiraga argentea* Speg., *C. avellanadae* Lorentz, *C. straminea* Sandwith, *Chuquiraga* sp., *Cyclolepis genistoides* Don., *Doniophyton anomalum* (Don.) Kurtz, *Dusenilla patagonica* (O. Hoffm.) K. Schum., *Heterothalamus tenellus* (Hook. & Arn.) O. K., *Hyalis argentea* Don. ex Hook. & Arn., *Hypochoeris lanata* Dus., *Hysterionica jasionoides* Willd., *Lepidophyllum cupressiforme* (Pers.) Cass., *Leuceria achillaeifolia* Hook. & Arn., *L. hahnii* Franchet, *Mutisia decurrens* Cav., *M. retrorsa* Cav., *M. spinosa* Ruiz & Pav., *Nassauvia axillaris* (Lag.) Don., *N. darwinii* (Hook. & Arn.) Benth. & Hook., *N. fuegina* (Speg.) Cabr., *N. pentacaenoides* Speg., *N. spinosa* (Remy) Reiche, *Perezia linearis* Less., *Senecio bracteolatus* Hook. & Arn., *S. chilensis* Less. var. *argophyllus* (Phil.) Cabr., *S. chrysocomoides* Hook. & Arn., *S. danyausti* Hombr. & Jacq., *S. desideratus* DC., *S. filaginoides* DC., *S. goldsacki* Phil., *S. gymnocaulos* Phil., *S. magellanicus* Hook. & Arn., *S. neaei* DC., *S. poeppigii* Hook. & Arn., *S. subulatus* Don. var. *erectus* Hook. & Arn., *Thymophylla belenidium* (DC.) Cabr., *Triptilion achillae* DC. e *Troximon pumilum* (Gaud.) Wild.. Canais secretores acompanhando os feixes vasculares foram relatados para 24 espécies: *Baccharis darwinii*, *B. magellanica*, *B. obovata*, *B. rhomboidalis* var. *nemorosa*, *B. ulicina*, *Grindelia chiloënsis*, *Hysterionica jasionoides*, *Leuceria achillaeifolia*, *L. hahnii*, *L. millefolium*, *L. purpurea*, *Mutisia decurrens*, *M. spinosa*, *Pseudobaccharis spartioides*, *Senecio bracteolatus*, *S. chilensis* var. *argophyllus*, *S. chrysocomoides*, *S. danyausti*, *S. filaginoides*, *S. goldsacki*, *S. magellanicus*, *S. miser*, *S. neaei* e *S. subulatus* var. *erectus*. Para as demais espécies estudadas,

canais secretores estão ausentes. Para este autor, a presença de canais secretores em espécies de grupos anatômicos completamente diferentes e ocupando diversos ambientes (semideserto, "monte", "steppe" e floresta) parece estar mais limitada a certas famílias e gêneros do que a qualquer grupo ecológico tendo esta estrutura somente significado sistemático. Desta forma, secreções várias e tricomas são caracteres taxonômicos valiosos para Pyykko.

HANDRO et al. (1970) realizaram estudo sobre a anatomia foliar de 9 espécies de compostas dos campos rupestres. Glândulas externas (epidérmicas ou tricomas glandulares) são relatadas para *Eremanthus eriopus* Baker, *Lychnophora ericoides* Mart., *L. reticulata* Gardn., *L. rosmarinifolia* Less., *L. salicifolia* Mart. e *Symphyopappus reticulatus* Baker. Elas não estão registradas para *Haplostephium passerina* Mart., *Isostigma peucedanifolia* Less. e *Lychnophora uniflora* Sch. Bip.. Glândulas internas são observadas em *Isostigma peucedanifolia* e em *Symphyopappus reticulatus*. Tais estruturas estão localizadas na nervura principal de *I. peucedanifolia*; no parênquima clorofiliano e sempre sobre as nervuras em *S. reticulatus*. Nas demais espécies, estas estruturas não foram encontradas.

ROTH (1973, 1974), em estudos sobre a anatomia foliar de plantas dos "páramos" venezuelanos, descreveu a presença de pêlos glandulares em *Espeletia timotensis* e em *Hinterhubera imbricata* Cuatr. & Aristeguieta (designados glândulas nesta espécie). Canais secretores acompanhando os feixes vasculares, posicionados acima ou abaixo dos mesmos, foram observados nas duas espécies de *Espeletia* estudadas (*E. atropurpurea*, *E. timotensis*).

MORRETES (1980), no trabalho sobre anatomia ecológica de

plantas do cerrado de Emas (SP) e da caatinga amazônica (km 62, rodovia BR 174), mencionou a presença de estruturas secretoras em *Isostigma peucedanifolium* Less. acompanhando o sistema vascular junto ao floema.

Em um levantamento dos tipos de estruturas secretoras em folhas de espécies de Asteraceae que compõem parte de uma vegetação de cerrado (Mogi-Guaçu, SP), CASTRO (1987) registrou a presença e a ausência de tricomas, ductos, idioblastos e hidatódios. Foram relatados 10 diferentes tipos de tricomas secretores; estas estruturas não foram observadas apenas em *Inulopsis scaposa* (Baker) Hoffm., as demais espécies apresentaram de 1 a até 3 tipos de tricomas. Ductos ocorrem em 41 das 76 espécies estudadas. Eles estão associados ou próximos exclusivamente ao floema em *Baccharis camporum* DC., *B. dracunculifolia* DC., *B. pseudotenuifolia* Teodoro, *B. sessiliflora* Vahl, *B. tridentata* Vahl, *Inulopsis scaposa* e *Trixis verbasciformis* Less.. Ductos associados ou próximos frequentemente ao xilema e, esporadicamente, ao xilema e ao floema foram constatados em *Aspilia setosa* Griseb., *Bidens graveolens* Mart., *B. speciosa* Gardn., *Calea clausseniana* Baker, *C. cuneifolia* DC., *C. platylepis* Sch. Bip., *Eupatorium amigdalinum* Lam., *E. campestre* DC., *E. chlorolepis* Baker, *E. dictyophyllum* DC., *E. horminoides* (DC.) Baker, *E. intermedium* DC., *E. laevigatum* Lam., *E. lanigerum* Hook., *E. maximiliani* Schrad., *E. megacephalum* Mart., *E. molissimum* Baker, *E. oxylepis* DC., *E. purpurascens* Sch. Bip., *E. stachyophyllum* Spreng., *Mikania cordifolia* (L.) Willd., *M. officinalis* Mart., *M. sessilifolia* DC., *Riencourtia oblongifolia* Gardn., *Stevia cinerascens* Sch. Bip., *S. comixta* Rob., *S.*



*veronicae* DC., *Verbesina sardescens* DC., *Viguiera discolor* Baker, *V. robusta* Gardn., *Wedelia macrodonta* DC., *W. paludosa* DC., *W. subvelutina* DC. e *Wulffia stenoglossa* DC. [= *W. baccata* (Loef.) O. Kuntze]. Todas as espécies portadoras de ductos são representantes das tribos Astereae, Eupatorieae e Heliantheae. Apenas *Trixis verbasciformis* da tribo Mutisieae apresenta ductos, nas demais espécies desta tribo e nas de Inuleae e Vernonieae estas estruturas não foram encontradas, a saber: *Chaptalia integerrima* (Vell.) Burk., *Elephantopus biflora* Less., *E. elongatus* Gardn., *E. micropappus* Less., *E. mollis* H.B.K., *Eremanthus sphaerocephalus* Baker, *Gochnatia barrosii* Cabr., *G. pulchra* Cabr., *Orthopappus angustifolius* (Sw.) Gleason, *Piptocarpha rotundifolia*, *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC., *P. rugosum* (Vahl) Malme, *Trixis glutinosa* D. Don, *Vernonia apiculata* Mart., *V. bardanoides* Less., *V. brevifolia* Less., *V. brevipetiolata* Sch. Bip., *V. cognata* Less., *V. coriacea* Less., *V. ferruginea* Less., *V. glabrata* Less., *V. grandiflora* Less., *V. herbacea* (Vell.) Rusby, *V. holosericea* Mart., *V. ignobilis* Less., *V. laevigata* Mart., *V. lappoides* Baker, *V. megapotamica* Spreng., *V. mucronulata* Less., *V. obtusata* Less., *V. onopordioides* Baker, *V. rubriramea* Mart., *V. tragiaefolia* DC., *V. virgulata* Mart. e *V. zuccariniana* Mart.. Idioblastos foram observados em 24 espécies: *Elephantopus biflora*, *E. micropappus*, *E. mollis*, *Eremanthus sphaerocephalus*, *Eupatorium megacephalum*, *Gochnatia pulchra*, *Mikania sessilifolia*, *Piptocarpha rotundifolia*, *Stevia comixta*, *Trixis glutinosa*, *Vernonia apiculata*, *V. bardanoides*, *V. brevipetiolata*, *V. cognata*, *V. ferruginea*, *V. glabrata*, *V. holosericea*, *V. ignobilis*, *V. laevigata*, *V. mucronulata*, *V. obtusata*, *V. rubriramea*, *Viguiera discolor* e

*Wedelia subvelutina*. Hidatódios não foram relatados apenas para *Gochnatia barrosii*, *G. pulchra*, *Piptocarpha rotundifolia* e *Trixis verbasciformis*, o que indica que a presença de tais estruturas é um caráter comum entre as Asteraceae. CASTRO (1987) efetuou, ainda, um levantamento bibliográfico sobre a ocorrência de estruturas secretoras em folhas de espécies da referida família. Este trabalho permitiu a verificação do valor diagnóstico e do possível significado taxonômico das estruturas secretoras para as espécies levantadas nos diferentes níveis hierárquicos (ao nível de espécie, gênero e/ou tribo).

CLARO (1991) realizou um levantamento de tipos de estruturas secretoras em folhas de espécies de Asteraceae presentes em uma vegetação de restinga (Setiba, ES). Neste levantamento foram evidenciados tricomas, ductos, idioblastos e hidatódios. Tricomas e hidatódios ocorrem em espécies de *Baccharis*, *Symphyopappus*, *Trichogonia* e *Vernonia*. Ductos foram relatados para os representantes de *Baccharis* e *Symphyopappus*, e idioblastos para os de *Trichogonia* e *Vernonia*.

## 2. CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS SOBRE AS ASTERACEAE

As Asteraceae são uma das maiores e melhor sucedidas famílias de plantas superiores. Elas são cosmopolitas, sendo bem representadas em regiões tropicais, subtropicais e temperadas (BARROSO *et al.* 1986). Apesar de ser extensivamente estudada, ainda existem controvérsias quanto à sua taxonomia.

De acordo com CRONQUIST (1981), o sucesso desta família pode ser atribuído em parte ao desenvolvimento de um sistema de defesa química diverso (combinação de poliacetilenos e lactonas sesquiterpênicas).

As evidências fósseis (CRONQUIST 1977; MULLER 1981) e as considerações biogeográficas (RAVEN & AXELROD 1974) sugerem uma origem recente para a família (30 milhões de anos atrás). Desta forma, deve ter ocorrido uma explosão radiativa o que explicaria a dificuldade em se entender a sua evolução e as relações filogenéticas nos níveis superiores (JANSEN *et al.* 1991). Considerando que as características exibidas pelos dados fósseis são muito próximas das formas recentes, BARROSO *et al.* (1986) acredita que as Asteraceae tenham surgido em época antiga sem deixar, porém, registros fósseis. Para TURNER (1977), a família teria origem no Cretáceo e sua ocupação estaria mais ligada a um fenômeno de disjunção dos continentes do que a uma evolução explosiva.

As Asteraceae foram subdivididas em 13 tribos (Anthemideae, Arctotideae, Astereae, Calenduleae, Cichorieae, Cynareae, Eupatorieae, Helenieae, Heliantheae, Inuleae, Mutisieae, Senecioneae e Vernonieae) por BENTHAN (1873). Baseados nesta classificação inicial, os pesquisadores têm discutido exaustivamente as interrelações entre tribos e subfamílias. Entre as várias discordâncias, existe um consenso com respeito à divisão em duas subfamílias: as Lactucoideae ou Cichoroideae e as Asteroideae; não há, porém, acordo quanto à colocação das tribos nestas subfamílias, nem tampouco, quanto à delimitação das tribos propostas. Algumas posições estão resumidas a seguir:

----- JANSSEN et al. 1991  
 BREMER 1987  
 THORNE 1989  
 ROBINSON 1981,1983  
 JEFFREY 1978  
 WAGENITZ 1976  
 CARLQUIST 1976  
 -----

Lactuoidae	Arctotidae	Arctotidae	Arctotidae	Arctotidae	Arctotidae	Arctotidae
ou	Cardueae	Cardueae	Cardueae	Cardueae	Cardueae	Cardueae
Cichoroideae	Cichorieae	Cichorieae	incluŕda:	incluŕda:	Cardueae	Cardueae
	Eupatoriaceae	Eremothamneae	Cardineae	Cardineae	Echinopsidae	Echinopsidae
	Mutisieae	Lactuaceae	Echinopeae	Echinopeae	Eremothamneae	Eremothamneae
	Vernonieae	Liabeae	Echinopsidae	Echinopsidae	Lactuaceae	Lactuaceae
		Mutisieae	Eremothamneae	Eremothamneae	Liabeae	Liabeae
		Vernonieae	Grendeliaceae	Grendeliaceae	Mutisieae	Mutisieae
			Cichorieae	Cichorieae	Vernonieae	Vernonieae
			Liabeae	Liabeae		
			Mutisieae	Mutisieae		
			Vernonieae	Vernonieae		

Asteroideae	Anthemideae	GRUPO I:	Anthemideae	Anthemideae	Anthemideae	Anthemideae
	Astereae	Arctotidae	Astereae	Astereae	Astereae	Astereae
	Calenduleae	Cardueae	Calenduleae	Calenduleae	Calenduleae	Calenduleae
	Heliantheae	Echinopeae	Eupatoriaceae	Eupatoriaceae	Coreopsidae	Coreopsidae
	Inuleae	Liabeae	Heliantheae	Heliantheae	Eupatoriaceae	Eupatoriaceae
	Senecioneae	Mutisieae	incluŕda:	Inuleae	Gnaphakidae	Heliantheae
		Vernonieae	Ambrosiaceae	Senecioneae	Helenieae	Inuleae
		GRUPO II:	Coreopsidae	Tageteae	Heliantheae	Senecioneae
		?Anthemideae	Tageteae	Tageteae	Inuleae	Tageteae
		Astereae	Helenieae	Helenieae	Madieae	Madieae
		Calenduleae	Inuleae	Inuleae	Senecioneae	Senecioneae
		Eupatoriaceae	Senecioneae	Senecioneae	Tageteae	Tageteae
		Helenieae	Tageteae	Tageteae		
		Heliantheae	Ursinieae	Ursinieae		
		Inuleae				
		Senecioneae				

Obs: tribos em ordem alfabética

As relações entre as tribos é um assunto bastante controverso e que, ainda, permanece obscuro. Para HERZ (1977), a incidência de heliagolides (um composto químico) em Eupatorieae serve para distinguir esta tribo das demais, exceto de Heliantheae e Helenieae. Algumas das características apresentadas pelas Heliantheae são significativamente comuns às de Eupatorieae, o que indica afinidade entre as mesmas (ROBINSON & KING 1977).

Em uma análise cladística, BREMER (1987) estabelece interrelações entre representantes das Asteraceae, sugerindo que Eremothamneae, Lactuceae, Liabeae e Vernonieae poderiam ser agrupamentos próximos, assim como Arctoteae, Cardueae, Carlineae e Echinopsidae; além disso, é possível que exista alguma afinidade entre Eupatorieae e Heliantheae, e entre Astereae e Eupatorieae.

JANSEN *et al.* (1991) estabelece relações filogenéticas na família com base no DNA do cloroplasto e propõe afinidade entre as tribos Liabeae e Vernonieae e entre Coreopsidae, Eupatorieae, Heliantheae e Tageteae. As interrelações entre as demais tribos permanecem obscuras.

As afinidades das Asteraceae com as outras famílias têm sido vigorosa, mas inconclusivamente, debatidas. Entre as famílias freqüentemente postuladas como relacionadas com as Asteraceae estão: Rubiaceae, Caprifoliaceae, Dipsacaceae, Valerianaceae, Calyceraceae e Campanulaceae (JEFFREY 1978). A presença de poliacetilenos e de inulina, e a ausência de taninos e de compostos iridóicos aproxima as Asteraceae das Campanulaceae (STEBBINS 1977, JEFFREY 1978, DAHLGREN 1983, BREMER 1987). Por outro lado, muitas semelhanças bioquímicas ocorrem entre as Asteraceae e Umbeliferae, Araliaceae e Pittosporaceae (HARBORNE 1977, JEFFREY 1978, DAHLGREN

1983). Para CRONQUIST (1955, 1977, 1981), as Asteraceae estão próximas das Rubiaceae devido à similaridade no mecanismo de apresentação do pólen que ocorre nestas famílias.

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram escolhidas 12 espécies arbustivas ou arbóreas (MEIRA NETO *et al.* 1989) segundo listagem abaixo relacionada; as herbáceas, as trepadeiras e as consideradas invasoras foram excluídas.

Tribo :

espécie (hábito)

Astereae:

*Baccharis rufescens* Spreng. (arbustiva)

*B. tridentata* Vahl. (arbustiva)

Eupatorieae:

*Eupatorium conyzoides* Vahl. (arbustiva)

*E. glaziovii* Baker (arbustiva)

*Symphiopappus* aff. *decussatus* Turcz. (arbustiva)

Heliantheae:

*Wulffia baccata* (Loef.) O. Kuntze (arbustiva)

Mutisieae:

*Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (arbórea)

*Trixis antimenorrhoea* (Schr.) Mart. (arbustiva)

*T. divaricata* Spreng. (arbustiva)

Senecioneae:

*Senecio brasiliensis* Less. (arbustiva)

Vernonieae:

*Piptocarpha macropoda* Baker (arbórea)

*Vernonia muricata* DC. (arbustiva)

Os materiais herborizados estão depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC). As citações são as seguintes: Brasil. São Paulo. Atibaia, Reserva Municipal da Grotta Funda, *Baccharis rufescens* Spreng., 22/03/1988, Grombone *et al.* 21444 (UEC); *Baccharis tridentata* Vahl., 07/06/1988, Meira Neto *et al.* 21483 (UEC); *Eupatorium conyzoides* Vahl., 15/08/1987,

Bernacci et al. 21251 (UEC); *Eupatorium glaziovii* Baker, 25/01/1988, Bernacci et al. 21402 (UEC); *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera, 01/06/1987, Grombone et al. 21145 (UEC); *Piptocarpha macropoda* Baker, 21/07/1987, Meira Neto et al. 21233 (UEC); *Senecio brasiliensis* Less., 16/11/1987, Meira Neto et al. 21306 (UEC); *Symphiopappus* aff. *decussatus* Turcz., 15/08/1987, Bernacci et al. 21256 (UEC); *Trixis antimenorrhoea* (Schr.) Mart., 15/08/1987, Bernacci et al. 21260 (UEC); *Trixis divaricata* Spreng., 13/07/1987, Bernacci et al. 21219 (UEC); *Vernonia muricata* DC., 13/07/1987, Bernacci et al. 21214 (UEC); *Wulffia baccata* (Loef.) O. Kuntze, 25/01/1988, Bernacci et al. 21398 (UEC).

No presente trabalho foram utilizadas plantas herborizadas e fixadas. Entre as 12 espécies estudadas, ápices caulinares vegetativos e folhas em diferentes estádios de desenvolvimento de 8 espécies puderam ser fixadas em FAA 50 (JOHANSEN 1940) no local de coleta, a saber: *Baccharis rufescens*, *B. tridentata*, *Eupatorium conyzoides*, *E. glaziovii*, *Gochnatia polymorpha*, *Trixis antimenorrhoea*, *T. divaricata* e *Senecio brasiliensis*. Após a fixação, os materiais foram estocados em álcool etílico 70%.

Folhas, em bom estado de preservação, provenientes tanto dos materiais herborizados quanto dos fixados, foram selecionadas considerando-se o comprimento máximo citado em sua descrição taxonômica. Quando este dado estava ausente, foi considerado o comprimento máximo presente na exsicata. Foram então escolhidas folhas com metade a um terço do comprimento máximo. Este cuidado foi tomado, com o intuito de se manter um critério de padronização de desenvolvimento das estruturas secretoras.



O material herborizado foi fervido em água destilada, tratado com solução de hidróxido de potássio 2% à temperatura ambiente (SMITH & SMITH 1942) e desidratado em série etílica crescente até 70%, sendo aí estocado. Parte deste material permaneceu estocada e parte foi utilizada tanto para a obtenção de peças inteiras diafanizadas quanto de cortes transversais e/ou longitudinais.

Folhas inteiras foram diafanizadas através de tratamento com solução de hidróxido de sódio 5% e de hipoclorito de sódio 20%, intercalados por sucessivas lavagens em água destilada. Posteriormente, as peças foram desidratadas até o álcool etílico 100%, coradas com safranina (1% em solução álcool-xilólica 1:1) (Shobe & Lersten 1967 in Berlyn & Miksche 1976, modificado por MONTEIRO *et al.* 1979) e as lâminas foram montadas em resina sintética.

A região mediana das folhas das espécies herborizadas foi cortada a mão livre (cortes transversais). Parte destes cortes não foi corada e parte o foi com safranina (1% em solução aquosa) e azul de astra (GERLACH 1969), posteriormente estas lâminas foram montadas em gelatina glicerinada (BERLYN & MIKSCHÉ 1976). Seguindo este mesmo procedimento, a base do pecíolo de *Eupatorium glaziovii* foi cortada transversalmente. As lâminas montadas sem coloração permitem a verificação do conteúdo das células secretoras. As ornamentações das margens das folhas de *Symphycarpus* aff. *decussatus*, *Wulffia baccata*, *Piptocarpha macropoda* e *Vernonia muricata* foram cortadas longitudinalmente a mão livre, os cortes corados e as lâminas montadas de acordo com a metodologia descrita para os cortes transversais.

A região mediana e a margem portadora de ornamentações das folhas fixadas foram isoladas, desidratadas em série butílica

(álcool butílico terciário) e incluídas em parafina (JOHANSEN 1940). Depois de emblocados, estes materiais foram cortados em micrótomo rotativo, a região mediana transversal e a margem longitudinalmente à sua ornamentação (cortes seriados com 8 e 13 $\mu$ m de espessura respectivamente, exceto os transversais de *Senecio brasiliensis* que têm espessura de 13 $\mu$ m). Estes cortes foram distendidos, desparafinizados e corados com safranina (1% em solução alcoólica) e azul de astra (GERLACH 1969), sendo as lâminas montadas em resina sintética.

A natureza aproximada das substâncias secretadas não foi determinada, por não ser aconselhável a aplicação de testes histoquímicos nem nos materiais herborizados, nem nos fixados em fixadores não específicos considerando, em especial, lipídios e compostos fenólicos (JOHANSEN 1940, JENSEN 1962).

Os diagramas foram executados em um microscópio ZEISS, portador de uma câmara clara, e as fotomicrografias obtidas utilizando-se um fotomicroscópio ZEISS II. As ilustrações dos ductos, idioblastos e tricomas foram obtidas de cortes transversais da região mediana das folhas. As ornamentações foliares portadoras ou não de hidatódios e os seus cortes longitudinais foram ilustrados, principalmente, a partir do terço apical da lâmina foliar. As escalas foram obtidas projetando-se a escala micrométrica nas mesmas condições em que os diagramas e as fotomicrografias foram executadas.

A descrição dos tricomas foi baseada na terminologia sugerida por THEOBALD *et al.* (1979) e as espécies foram organizadas ao nível de tribo segundo HEYWOOD *et al.* (1977).

## RESULTADOS

O levantamento das estruturas secretoras evidenciou ductos, idioblastos, hidatódios e alguns tipos de tricomas. A presença ou ausência destas estruturas encontra-se relacionada na tabela 1, bem como a indicação de suas respectivas figuras ilustrativas.

### 1. TRICOMAS

Os tricomas são comumente encontrados nas espécies estudadas; somente *S. brasiliensis* (tribo Senecioneae) é destituído de apêndices epidérmicos secretores (Tabela 1). Estas estruturas são caracterizadas por apresentarem células que secretam substâncias de aspecto denso (Figs. 2 a 8) ou hialino (Fig. 1), podendo a secreção permanecer dentro das células secretoras (Fig. 8) ou ser liberada para o espaço subcuticular. Foi constatada a presença de 5 tipos de tricomas, sendo cada um identificado por letra maiúscula, conforme descrito a seguir.

O tricoma do tipo A é multicelular, unisseriado, com número variável de células, sendo 1 a 2 basais, 2 a várias no pedúnculo que pode ou não ser recurvado (Figs. 26, 7 respectivamente) e 1 apical. A célula distal tem aspecto hialino e sua forma varia entre globóide (Fig. 26) e espatulada (Figs. 1, 7). Ele ocorre tanto na epiderme dorsal quanto na ventral, em depressões epidérmicas ou não, solitário (Fig. 26) ou associado com o do tipo D (Fig. 7). As espécies portadoras deste tricoma são : *E. conyzoides* (Figs. 1, 7, 17), *E. glaziovii*, *S. aff. decussatus*

(tribo Eupatorieae) e *W. baccata* (Fig. 26, tribo Heliantheae).

O tipo B é multicelular, unisseriado, com número variável de células, sendo 2 a 4 basais, várias no pedúnculo que é ereto e 2 apicais. A célula distal é semiglobóide e tem aspecto denso (Figs. 2, 3). Existe variação no comprimento do pedúnculo, resultante do aumento do volume das células que também são encontradas em maior número; tricomas com estas características são mais raros (Fig. 3). Este tipo ocorre tanto na epiderme dorsal quanto na ventral, sendo comum em *T. antimenorrhoea* (Figs. 2, 3) e *T. divaricata* (tribo Mutisieae).

O tipo C é multicelular, multisseriado, com número variável de células, sendo 1 a 2 basais, 1 a 4 do pedúnculo unisseriado e 4 formando o ápice multisseriado. As células distais têm aspecto denso (Figs. 4, 5). Este tipo também apresenta variação no número de células do pedúnculo; os portadores de pedúnculo com 3 a 4 células são muito raros (Fig. 5). Somente *E. glaziovii* (tribo Eupatorieae) apresentou este tricoma tanto na epiderme dorsal quanto na ventral.

O tipo D é multicelular, bisseriado, com 8 a 12 células, sendo 2 basais, 2 colares e 6 a 10 formando o ápice. As células do ápice podem ou não apresentar aspecto denso (Figs. 6, 7, 17, 21, 45) e a secreção pode ser encontrada no espaço subcuticular. Ocupa posição semelhante à descrita para o tricoma do tipo A. Foram observados em *B. rufescens* e *B. tridentata* (tribo Astereae), *E. conyzoides* (Figs. 6, 7, 17, 21; tribo Eupatorieae), *P. macropoda* (Fig. 45) e *V. muricata* (tribo Vernonieae).

O tipo E é multicelular, bisseriado, com 10 a 16 células, sendo 2 basais e 8 a 14 compondo o ápice, em forma de bastão. As

células do ápice têm conteúdo de aspecto denso e as distais são, consideravelmente, mais alongadas que as demais (Fig. 8). Foi registrado somente em *G. polymorpha* (tribo Mutisieae), ocorrendo apenas na epiderme dorsal.

## 2. DUCTOS

Como pode ser observado na tabela 1, ductos estão presentes em 5 das 6 tribos estudadas, totalizando 9 das 12 espécies. Eles estão ausentes nos representantes da tribo Vernonieae (*P. macropoda*, Figs. 44, 45; *V. muricata*) e em *G. polymorpha* (Figs. 33, 34; tribo Mutisieae). A secreção não foi constatada nem nas células epiteliais que constituem um epitélio uniestratificado (Figs. 23, 37), nem no lume que é mais alongado em um único plano (Fig. 21).

Quanto à posição, os ductos são encontrados associados direta ou indiretamente aos feixes vasculares das nervuras foliares. O que se pôde perceber é que existe uma constância na posição e no número (quando presentes, geralmente 1) de ductos em nervuras secundárias de menor calibre. Neste trabalho, designam-se nervuras secundárias a todas as nervuras presentes na lâmina foliar, exceto a principal.

Os ductos próximos ou associados ao floema exclusivamente foram observados nas espécies das tribos Astereae (*B. rufescens*, Fig. 9; *B. tridentata*, Fig. 13), Mutisieae (*T. antimenorrhoea*, Figs. 37, 40; *T. divaricata*, Figs. 38, 41) e Senecioneae (*S. brasiliensis*, Figs. 29, 30). É interessante ressaltar que as

espécies do gênero *Baccharis* apresentam variação no diâmetro do lume; este é maior nos ductos das nervuras secundárias quando comparado ao da nervura principal (Figs. 9, 13).

Ductos associados ou próximos ao xilema exclusivamente foram registrados nas espécies da tribo Eupatorieae (*E. conyzoides*, Figs. 16, 17, 21; *E. glaziovii*; *S. aff. decussatus*, Figs. 23, 24). Convém ressaltar que, em *E. glaziovii*, os ductos foram encontrados somente nos feixes vasculares do pecíolo, estando ausentes na lâmina foliar (Fig. 19). Em *W. baccata* (tribo Heliantheae), eles foram observados associados ou próximos ao xilema nas nervuras secundárias (Fig. 27) e ao xilema e floema na nervura principal (Fig. 26).

### 3. IDIOBLASTOS

Os idioblastos foram evidenciados apenas em *G. polymorpha* (Fig. 34) e *P. macropoda* (Figs. 44, 45), tribos Mutisieae e Vernonieae respectivamente (Tabela 1). *G. polymorpha* os apresenta com conteúdo sob a forma de gotas translúcidas (Fig. 34) de cor amarela, que desaparece tanto nos materiais tratados pelas técnicas usuais de inclusão em parafina (Fig. 33) quanto naqueles cortados a mão livre que foram posteriormente corados. Além disso, mesmo nas lâminas semipermanentes nas quais os cortes não foram corados, o conteúdo desaparece após alguns meses. Estes idioblastos ocorrem no parênquima fundamental das nervuras foliares (Fig. 34).

O conteúdo dos idioblastos de *P. macropoda* possui aspecto

amorfo e/ou sob a forma de gotas, de cor castanha. Tais estruturas estão localizadas no parênquima fundamental e na bainha da nervura principal (Fig. 44); no clorênquima (Fig. 45), o conteúdo tem apenas aspecto amorfo.

#### 4. HIDATÓDIOS

A presença dos hidatódios foi avaliada através da análise das margens de folhas inteiras diafanizadas e confirmada estruturalmente por cortes longitudinais à sua vascularização, nas margens que apresentavam ornamentações. Eles foram observados em 11 das 12 espécies estudadas e estão ausentes somente em *P. macropoda* (tribo Vernonieae). Estes dados estão registrados na tabela 1.

Nas folhas diafanizadas foi possível identificar a epiderme portadora de poros aquíferos (Figs. 11, 18, 22, 36, 39), a região ocupada pelo epitema, as terminações vasculares proeminentes abrindo-se em elementos xilemáticos para o epitema (Figs. 11, 15, 18, 22, 32, 36, 39) e bainha vascular incompleta (Fig. 11). Em *B. rufescens* existem tanto ornamentações em que a bainha vascular é fechada, não havendo hidatódio (Fig. 12), quanto ornamentações portadoras de tais estruturas (Fig. 11). As outras espécies cujos hidatódios foram ilustrados através da clarificação das ornamentações são: *B. tridentata* (Fig. 15), *E. conyzoides* (Fig. 18), *E. glaziovii* (Fig. 22), *S. brasiliensis* (Fig. 36), *G. polymorpha* (Fig. 32) e *T. divaricata* (Fig. 39).

As ornamentações diafanizadas de *S. aff. decussatus*, W.

*baccata*, *T. antimenorrhoea* e *V. muricata* não foram ilustradas porque estas espécies apresentaram tais estruturas bastante danificadas por necrose; aliás, várias das espécies estudadas apresentaram os ápices das saliências da margem necrosados.

Os cortes longitudinais foram feitos no terço superior da lâmina foliar para se evitar, quando possível, estruturas necrosadas. Estes confirmaram a presença de hidatódios em *B. rufescens* (Fig. 10), *B. tridentata* (Fig. 14), *E. conyzoides* (Fig. 21), *E. glaziovii* (Fig. 20), *S. aff. decussatus* (Fig. 25), *W. baccata* (Fig. 28), *S. brasiliensis* (Fig. 35), *G. polymorpha* (Fig. 31), *T. antimenorrhoea* (Fig. 42), *T. divaricata* (Fig. 43) e *V. muricata* (Fig. 46). Todos estes hidatódios possuem bainha vascular incompleta (aberta) e poros aquíferos. Nas espécies que foram fixadas foi possível a verificação de cloroplastídios no epitema. Estes ocorrem em *B. tridentata* (Fig. 14), *E. glaziovii* (Fig. 20), *G. polymorpha* (Fig. 31), *S. brasiliensis* (Fig. 35), *T. antimenorrhoea* (Fig. 42) e *T. divaricata* (Fig. 43).

O hidatódio das duas espécies de *Baccharis* é reduzido quando comparado com o das demais espécies estudadas.

*G. polymorpha* tem a epiderme da margem foliar um pouco diferente das outras espécies, possuindo células mais altas que as demais (Figs. 31, 32) lembrando papilas (Fig. 31). Foram observados cortes seriados de 7 ornamentações foliares e todos apresentavam terminações vasculares exclusivamente xilemáticas, epitema com cloroplastídios, poros aquíferos e epiderme com células altas lembrando papilas. Além disso, estas ornamentações são salientes em direção à superfície ventral da folha, formando um ângulo quase que reto com a mesma (Fig. 31).



TABELA E ILUSTRAÇÕES

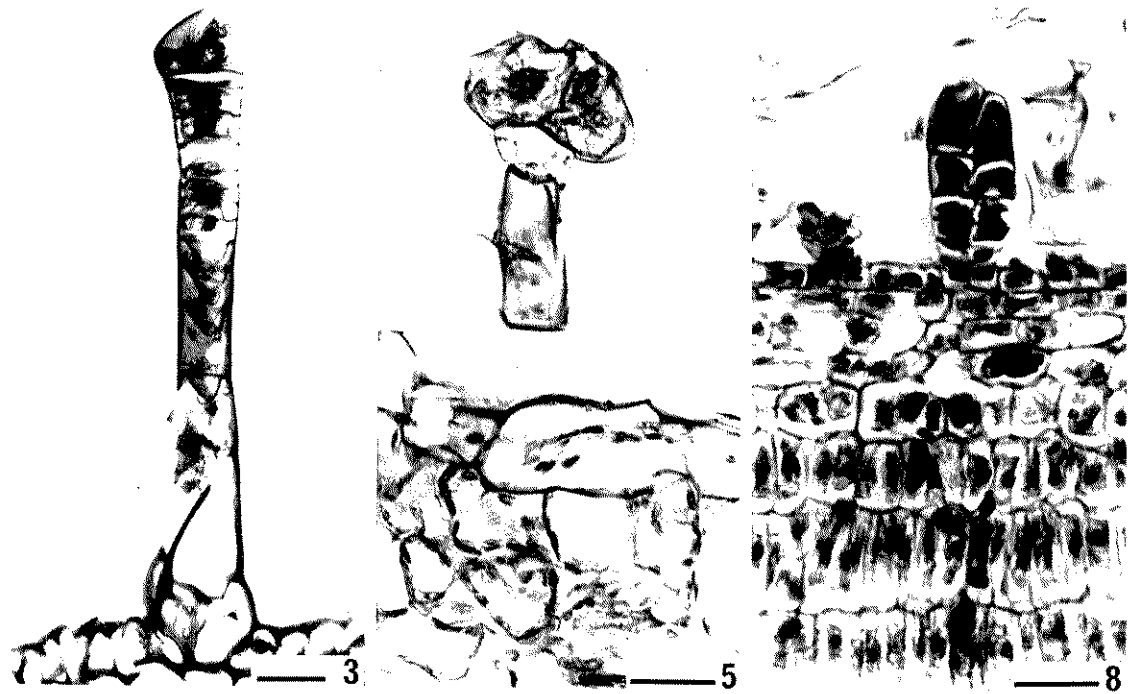
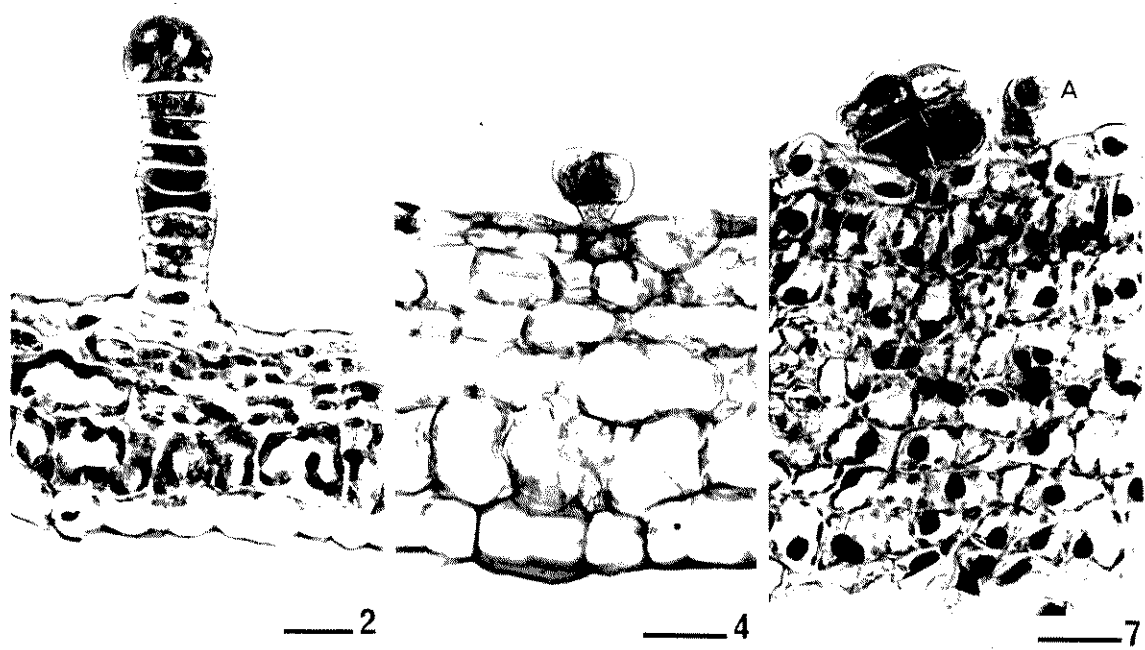
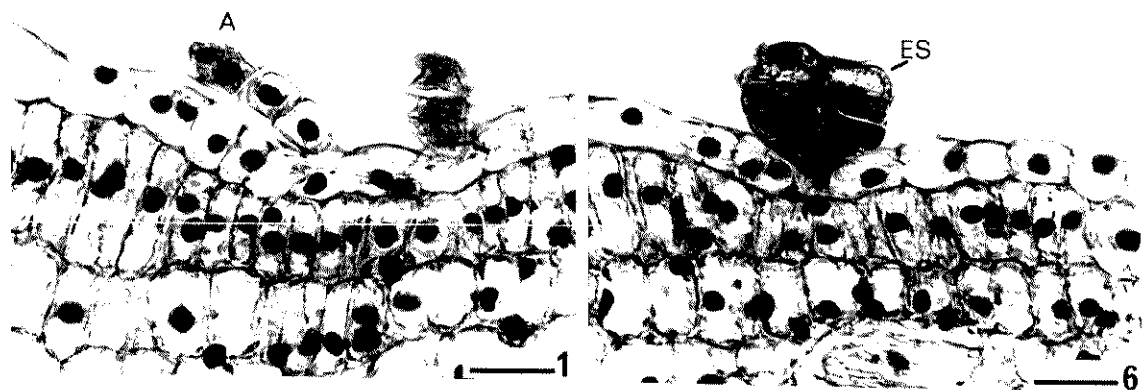
TABELA 1. TIPOS DE ESTRUTURAS SECRETORAS EM FOLHAS DE ALGUMAS ASTERACEAE EM VEGETAÇÃO DE FLORESTA ( RESERVA MUNICIPAL DA GROTA FUNDA, ATIBAIA - SP).

ESTRUTURAS SECRETORAS				
TRIBO	DUCTOS	IDIOBLASTOS	HIDATÓDIOS	TRICOMAS
ESPÉCIE	(Figuras)	(Figuras)	(Figuras)	(Figuras)
Astereae				
<i>Baccharis rufescens</i>	+ (9)	-	+ (10, 11)	+ D
<i>B. tridentata</i>	+ (13)	-	+ (14, 15)	+ D
Eupatorieae				
<i>Eupatorium conyzoides</i>	+ (16,17,21)	-	+ (18,21)	+ A, D (1,6,7,17,21)
<i>E. glaziovii</i>	-l (19) +p	-	+ (20,22)	+ A, C (4,5)
<i>Symphiopappus</i> aff. <i>decussatus</i>	+(23,24)	-	+ (25)	+ A
Heliantheae				
<i>Wulffia baccata</i>	+(26,27)	-	+ (28)	+ A (26)
Senecioneae				
<i>Senecio brasiliensis</i>	+(29,30)	-	+ (35,36)	-
Mutisieae				
<i>Gochnattia polymorpha</i>	-(33,34)	+ (34)	+ (31,32)	+ E (8)
<i>Trixis antimenorrhoea</i>	+(37,40)	-	+ (42)	+ B (2,3)
<i>T. divaricata</i>	+(38,41)	-	+ (39,43)	+ B
Vernonieae				
<i>Piptocarpha macropoda</i>	-(44,45)	+ (44,45)	-	+ D (45)
<i>Vernonia muricata</i>	-	-	+ (46)	+ D

Observação: tribos de acordo com HEYWOOD *et al.* (1977).

Abreviações: +: estrutura presente; -: estrutura não encontrada; as letras maiúsculas significam os tipos de tricomas; l: lâmina foliar; p: pecíolo.

Figuras 1 a 8. Tipos de tricomas secretores.  
1, 7. Tipo A. 2, 3. Tipo B. 4, 5. Tipo C. 6,  
7. Tipo D. 8. Tipo E. As fotomicrografias  
foram obtidas a partir dos materiais:  
*Eupatorium conyzoides* (Figs. 1, 6, 7), *E.*  
*glaziovii* (Figs. 4, 5), *Gochnatia polymorpha*  
(Fig. 8), *Trixis antimenorrhoea* (Figs. 2,3).  
Abreviações: A - tricoma do tipo A; ES -  
espaço subcuticular. Escalas : 20µm.

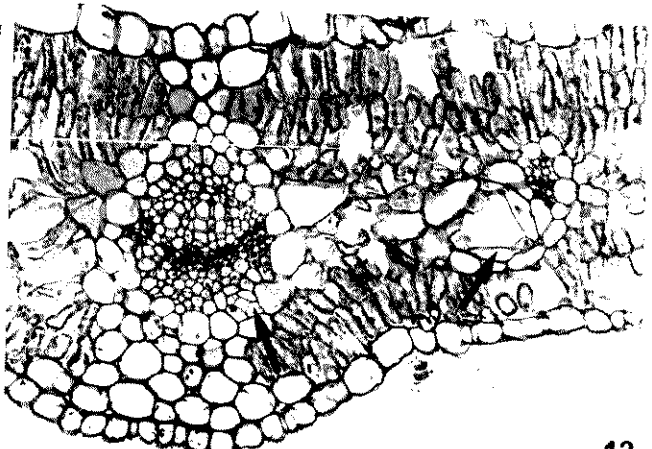


Figuras 9 a 15. Ductos e hidatódios em espécies da tribo Astereae. 9 a 12. *Baccharis rufescens*. 13 a 15. *B. tridentata*. 9 e 13. Corte transversal da região mediana da folha. 10 e 14. Corte longitudinal ao hidatódio. 11, 12, 15. Ornamentação diafanizada.

Abreviações: PA - poro aquífero; seta - célula epitelial. Escalas: 40 $\mu$ m.



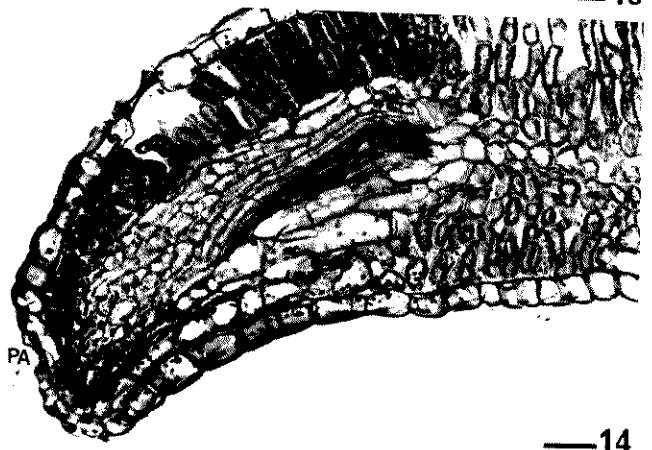
— 9



— 13



— 10



— 14



— 11

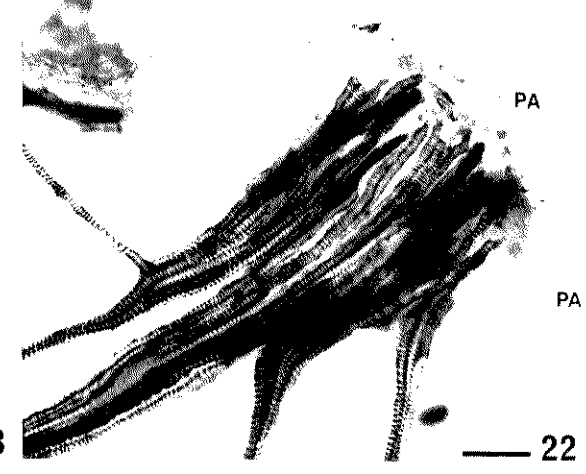
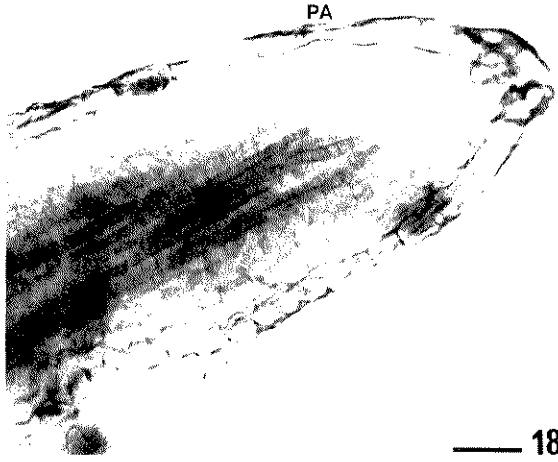
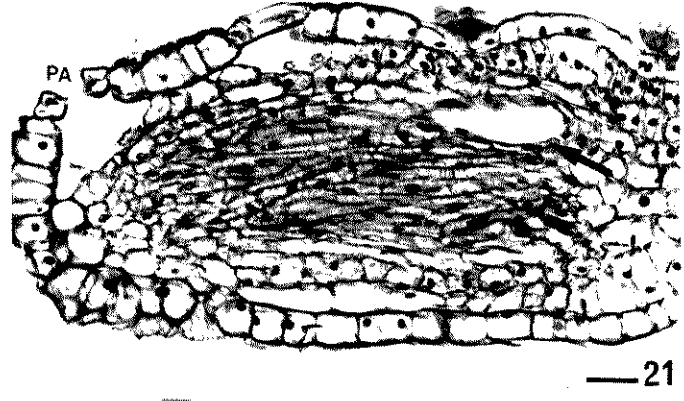
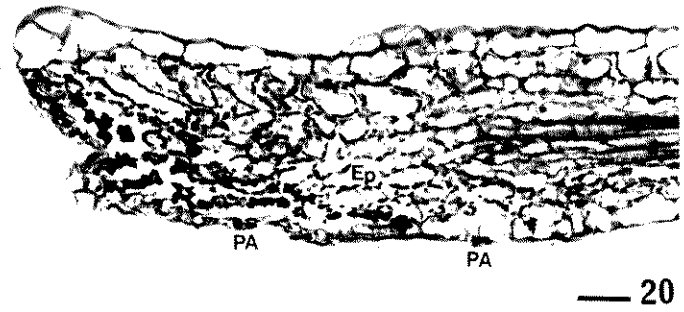
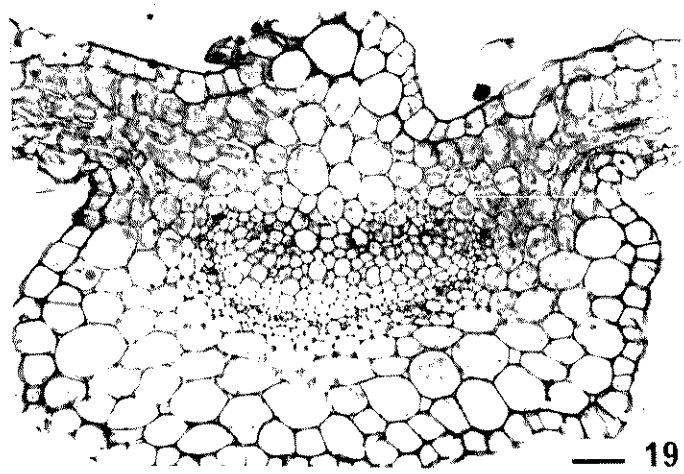
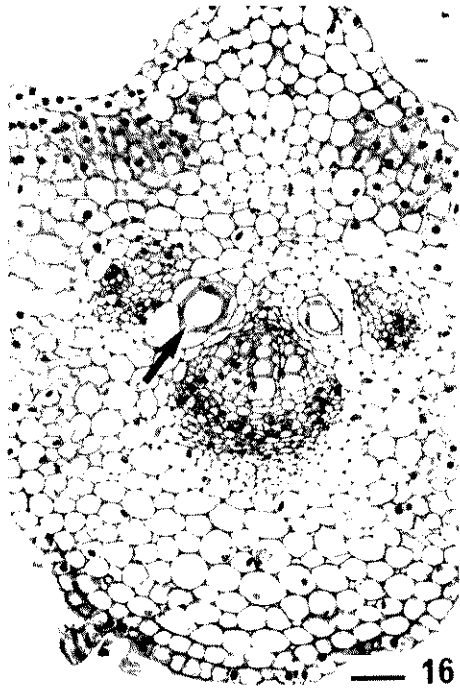


— 12



— 15

Figuras 16 a 22. Ductos, hidatódios e tricomas em espécies da tribo Eupatorieae. 16 a 18, 21. *Eupatorium conyzoides*. 19, 20, 22. *E. glaziovii*. 16, 17, 19. Corte transversal da região mediana da folha. 16, 19. Nervura principal; a figura 19 registra ausência de ducto na lâmina foliar. 17. Nervura secundária. 20, 21. Corte longitudinal ao hidatódio. 18, 22. Ornamentação diafanizada. Abreviações: PA - poro aquífero; seta - célula epitelial. Escalas: 40µm.

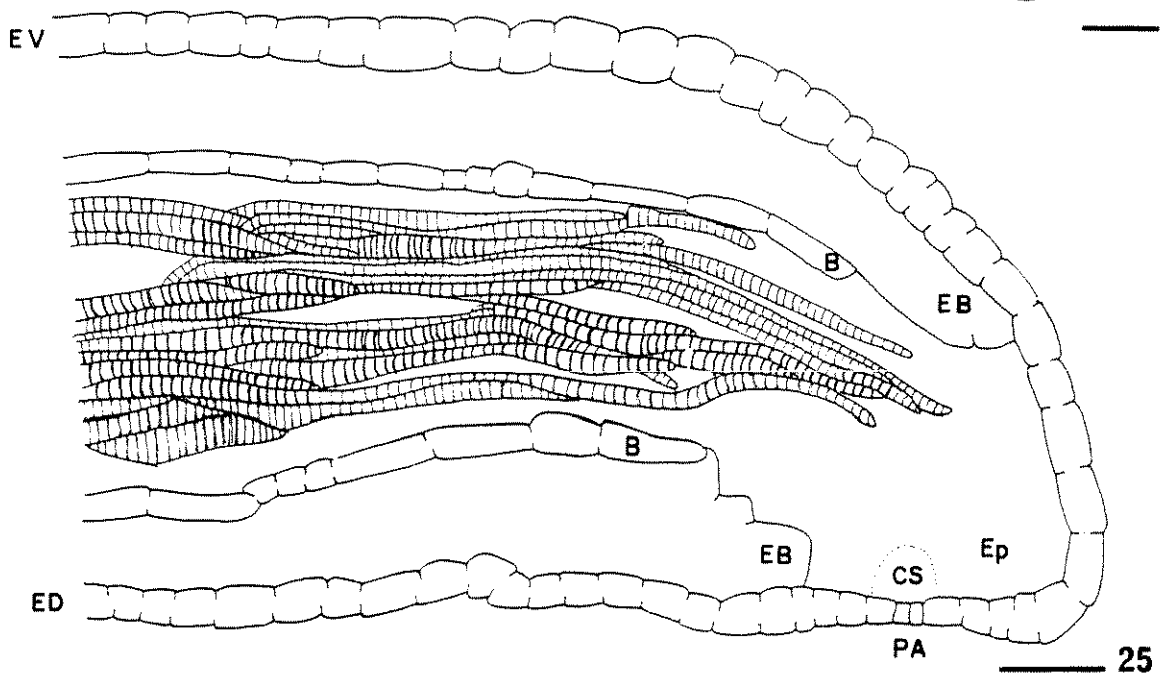
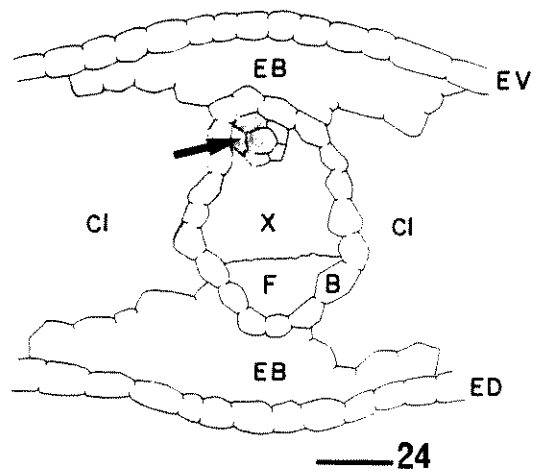
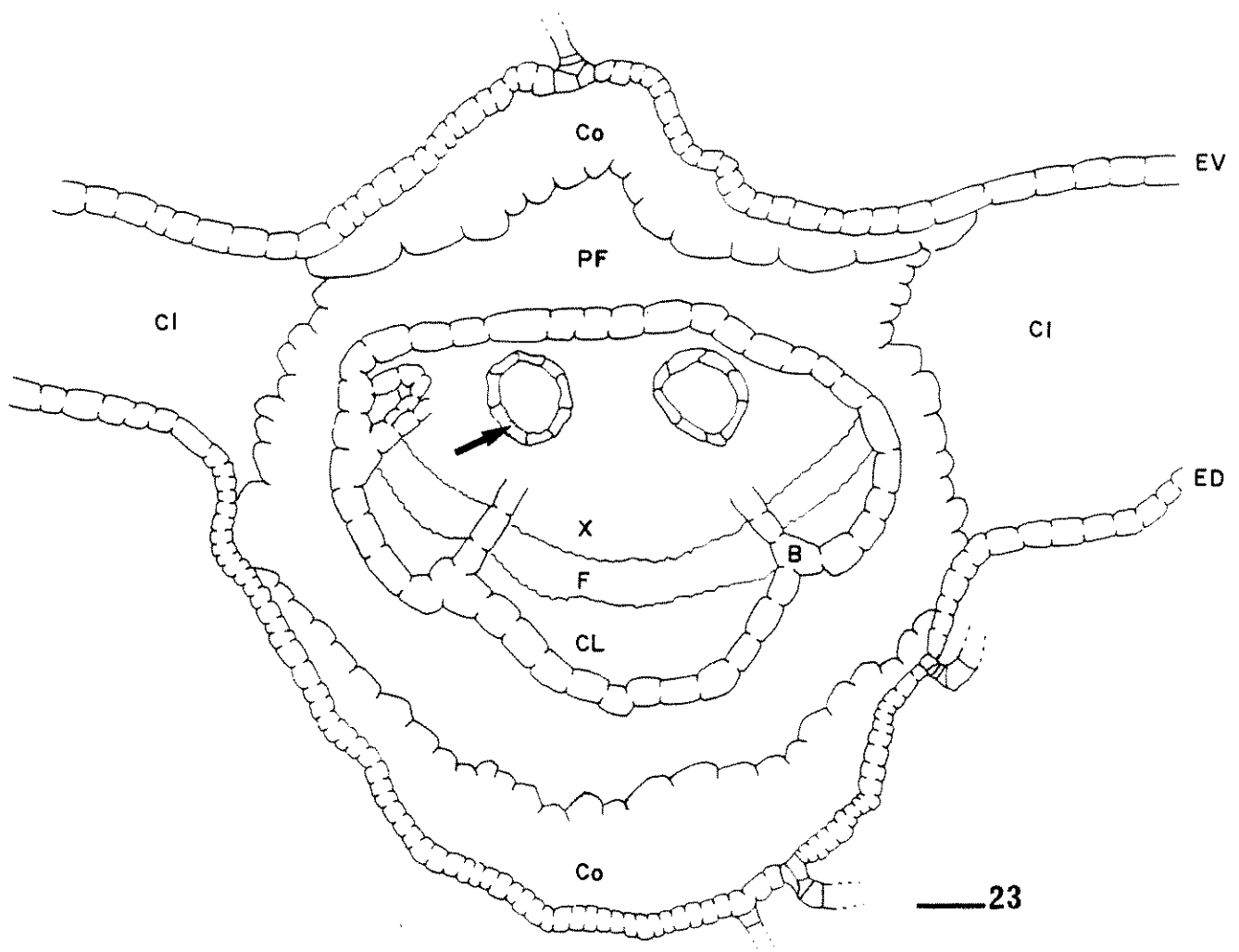




Figuras 23 a 25. Ductos e hidatódio em *Symphyopappus* aff. *decussatus*. 23, 24. Corte transversal da região mediana da folha. 23. Nervura principal. 24. Nervura secundária. 25. Corte longitudinal ao hidatódio.


Abreviações: B - bainha; CL - células com paredes lignificadas; Cl - clorênquima; Co - colênquima; CS - câmara subestomática; EB - extensão de bainha; ED - epiderme dorsal; Ep - epitema; EV - epiderme ventral; F - floema; PA - poro aquífero; PF - parênquima fundamental; X - xilema; seta - célula epitelial. Escalas: 50  $\mu$ m.

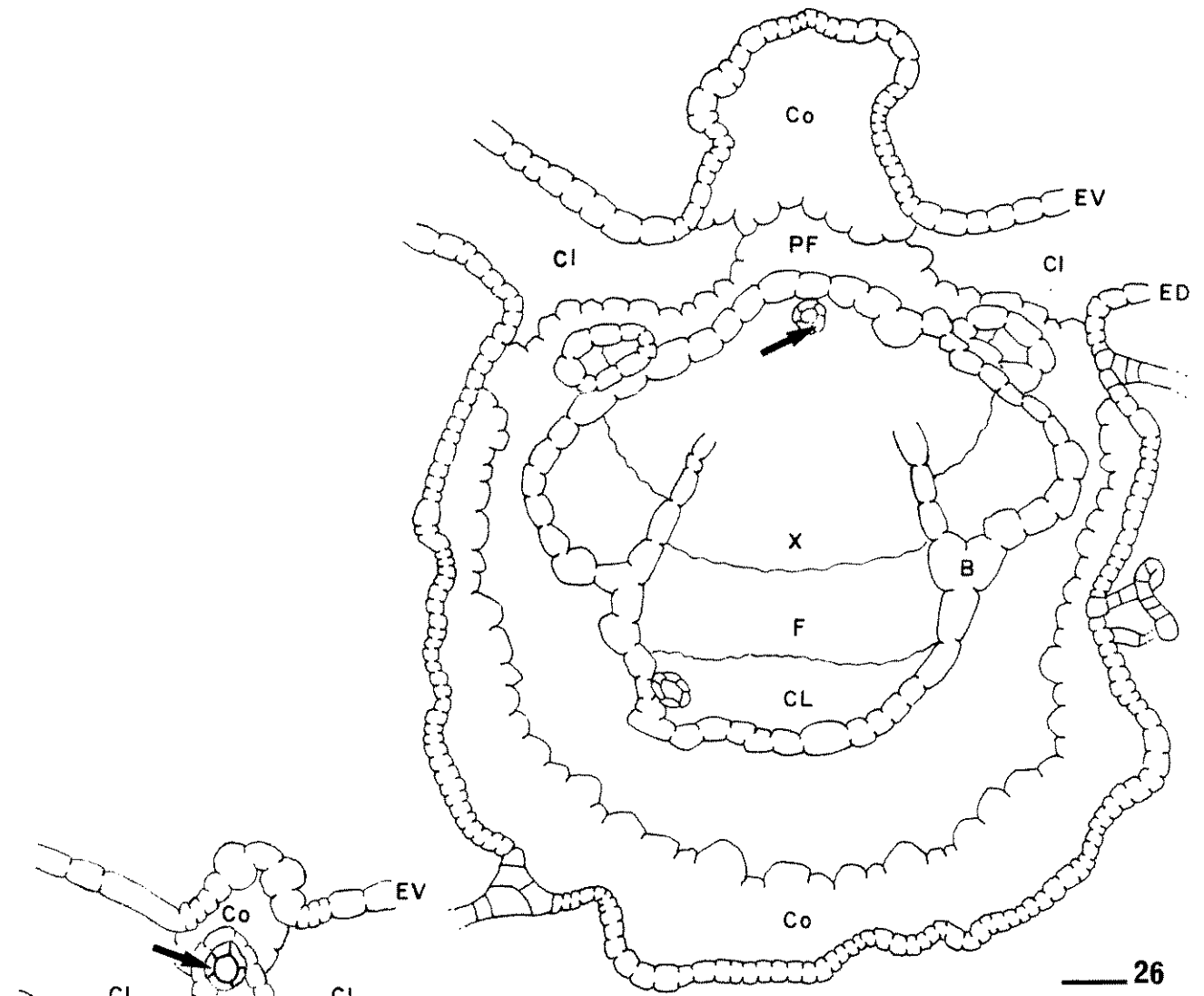
 - elementos de condução xilemáticos.



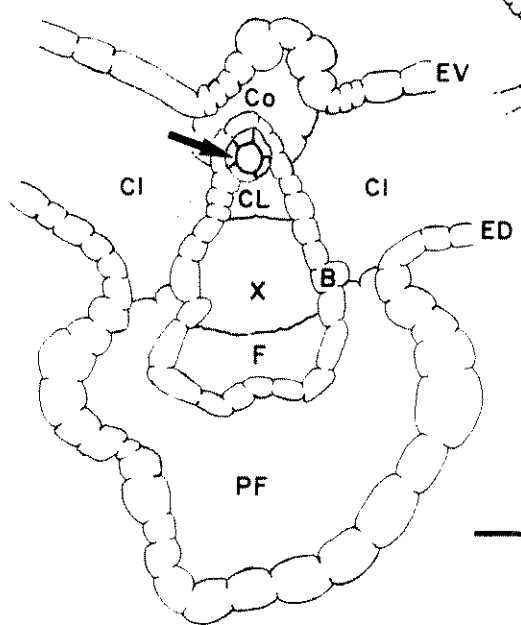
Figuras 26 a 28. Ductos, hidatódio e tricoma em *Wulffia baccata*. 26, 27. Corte transversal da região mediana da folha. 26. Nervura principal. 27. Nervura secundária. 28. Corte longitudinal ao hidatódio.

Abreviações: B - bainha; CL - células com paredes lignificadas; Cl - clorênquima; Co - colênquima; CS - câmara subestomática; EB - extensão de bainha; ED - epiderme dorsal; Ep - epitema; Es - estômato; EV - epiderme ventral; F - floema; PA - poro aquífero; PF - parênquima fundamental; X - xilema; seta - célula epitelial. Escalas: 50 $\mu$ m.

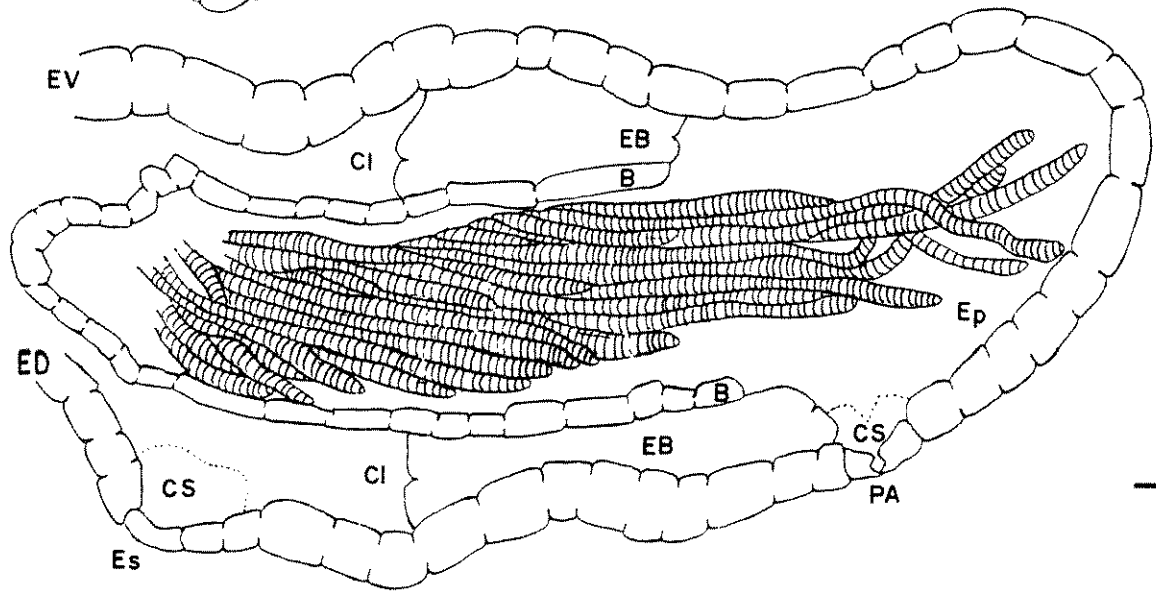
 - elementos de condução xilemáticos.



26



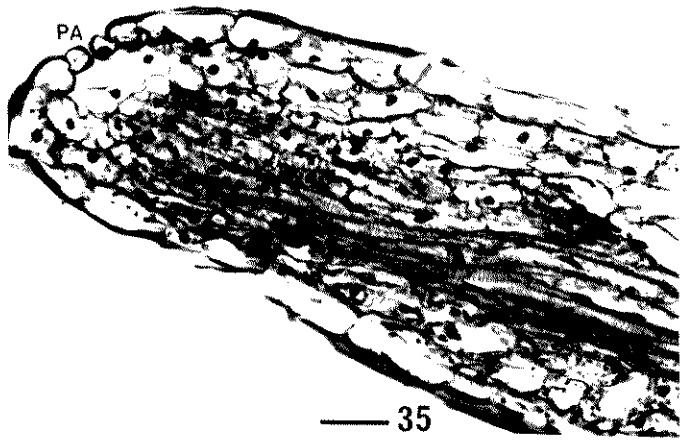
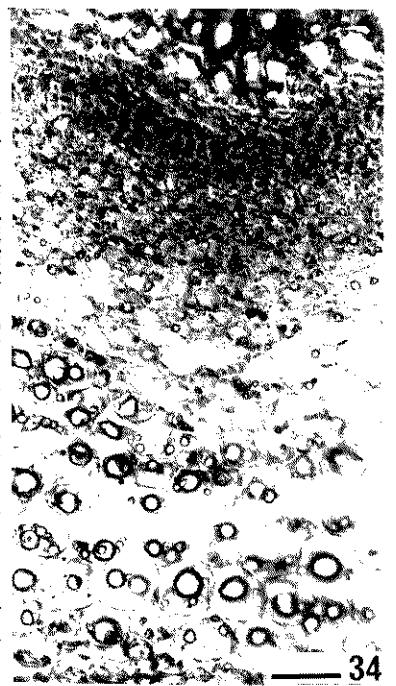
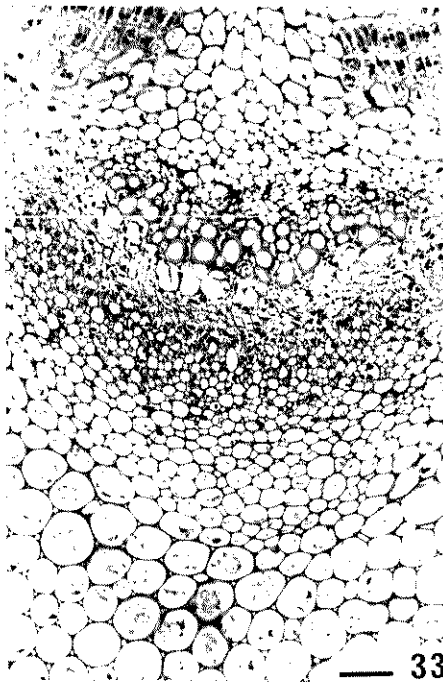
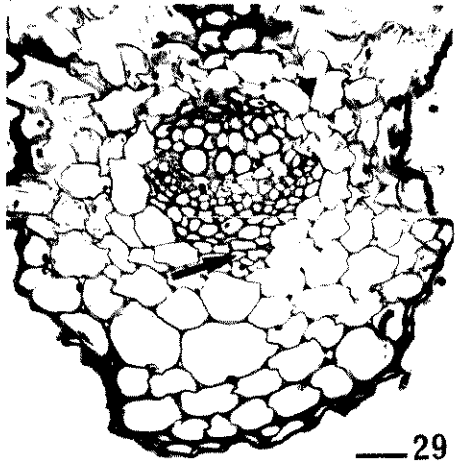
27



28

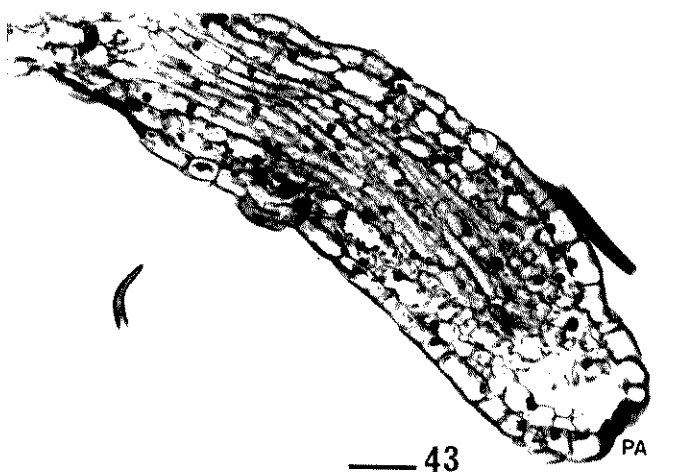
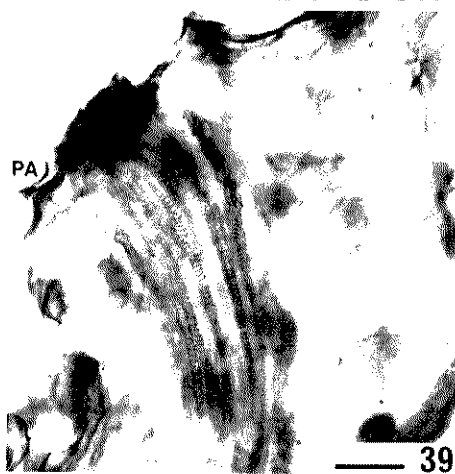
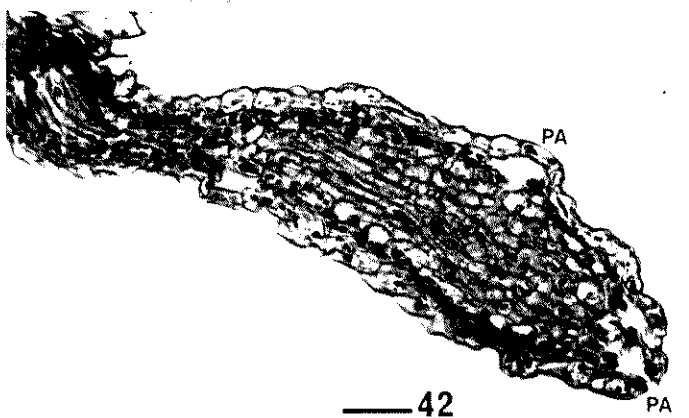
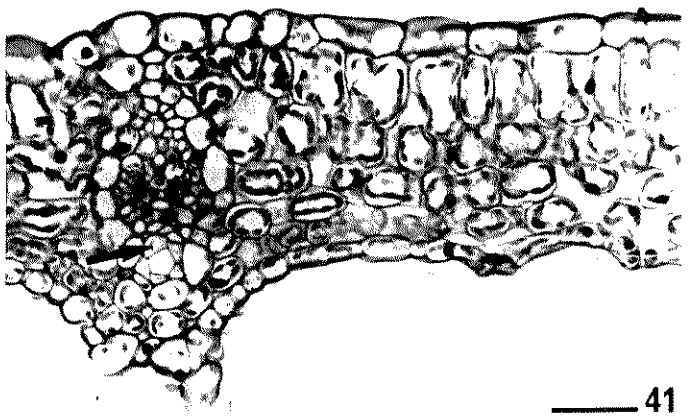
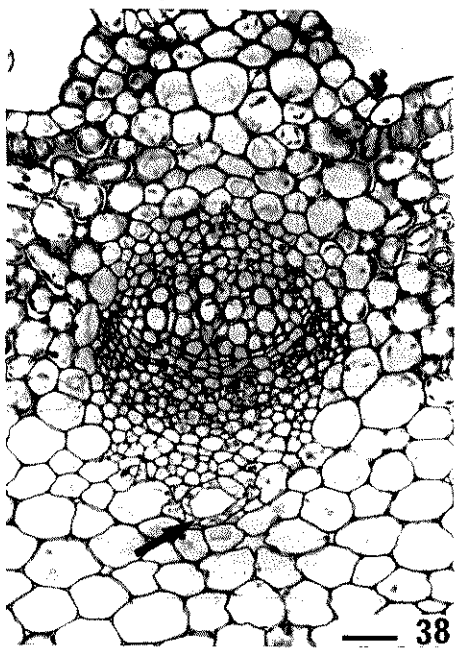
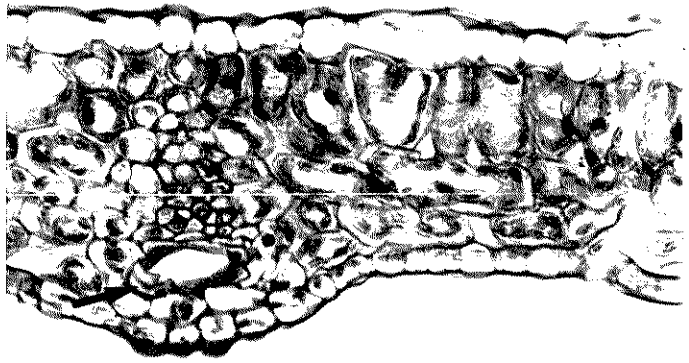
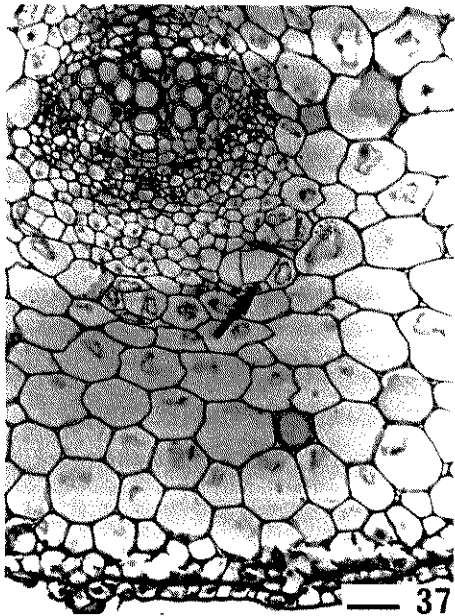
Figuras 29 a 36. Ductos, idioblastos e hidatódios. 29, 30, 35, 36. *Senecio brasiliensis*. 31 a 34. *Gochnatia polymorpha*. 29, 30, 33, 34. Corte transversal da região mediana da folha. 29, 33, 34. Nervura principal; a figura 34 registra o conteúdo dos idioblastos em cortes obtidos a mão livre, este desaparece nos materiais tratados pelas técnicas usuais de inclusão em parafina conforme representado na figura 33. 30. Nervura secundária. 31, 35. Corte longitudinal ao hidatódio. 32, 36. Ornamentação diafanizada.

Abreviações: PA - poro aquífero; seta - célula epitelial; cabeça de seta - célula epidérmica alongada. Escalas: 40 $\mu$ m.



Figuras 37 a 43. Ductos e hidatódios em espécies da tribo Mutisieae. 37, 40, 42. *Trixis antimenorrhoea*. 38, 39, 41, 43. *T. divaricata*. 37, 38, 40, 41. Corte transversal da região mediana da folha. 37, 38. Nervura principal. 40, 41. Nervura secundária. 42, 43. Corte longitudinal ao hidatódio. 39. Ornamentação diafanizada, com sinais de necrose.


Abreviações: PA - poro aquífero; seta - célula epitelial. Escalas: Fig.40 - 20 $\mu$ m, as demais 40 $\mu$ m.





Figuras 44, 45. Idioblastos e tricoma em *Piptocarpha macropoda*. 44, 45. Corte transversal da região mediana da folha. 44. Nervura principal. 45. Nervura secundária.

Abreviações: B - bainha; CD - cutícula distendida; CL - células com paredes lignificadas; Cl - clorênquima; Co - colênquima; CS - câmara subestomática; EB - extensão de bainha; ED - epiderme dorsal; Es - estômato; EV - epiderme ventral; F - floema; PF - parênquima fundamental; X - xilema. Escalas: 50 $\mu$ m.

 - secreção

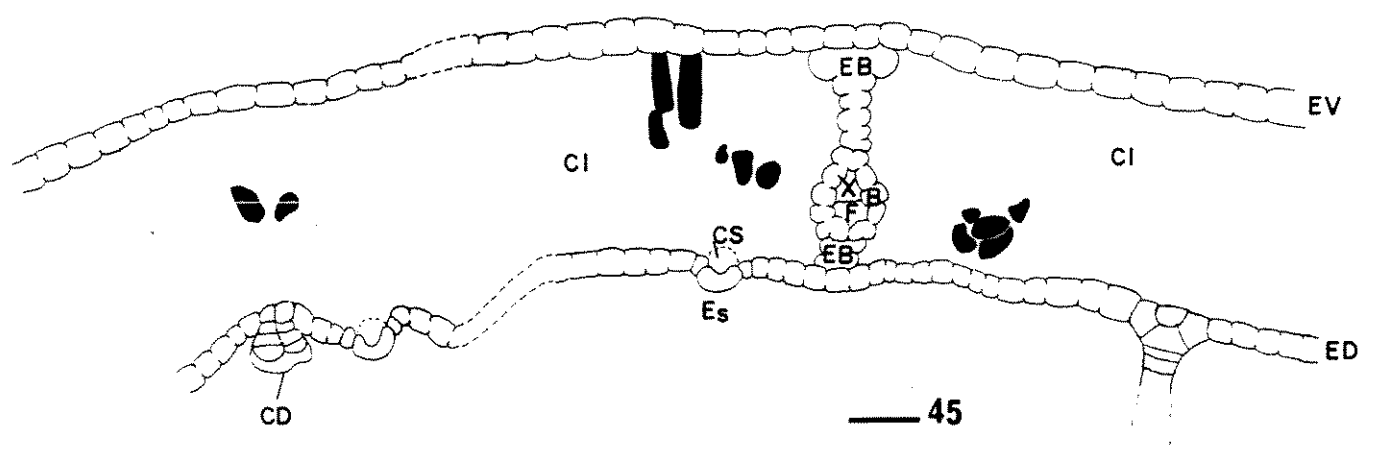
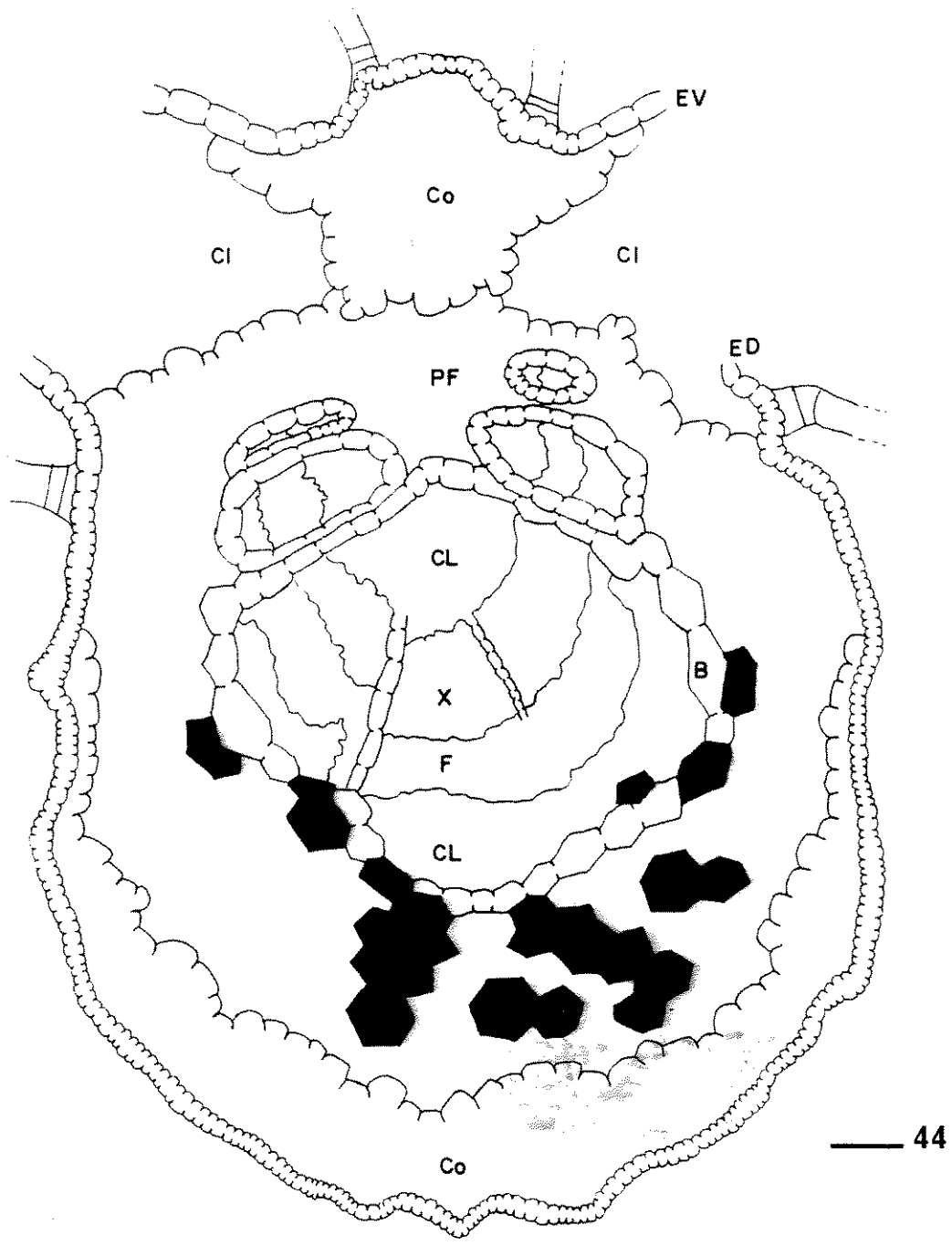

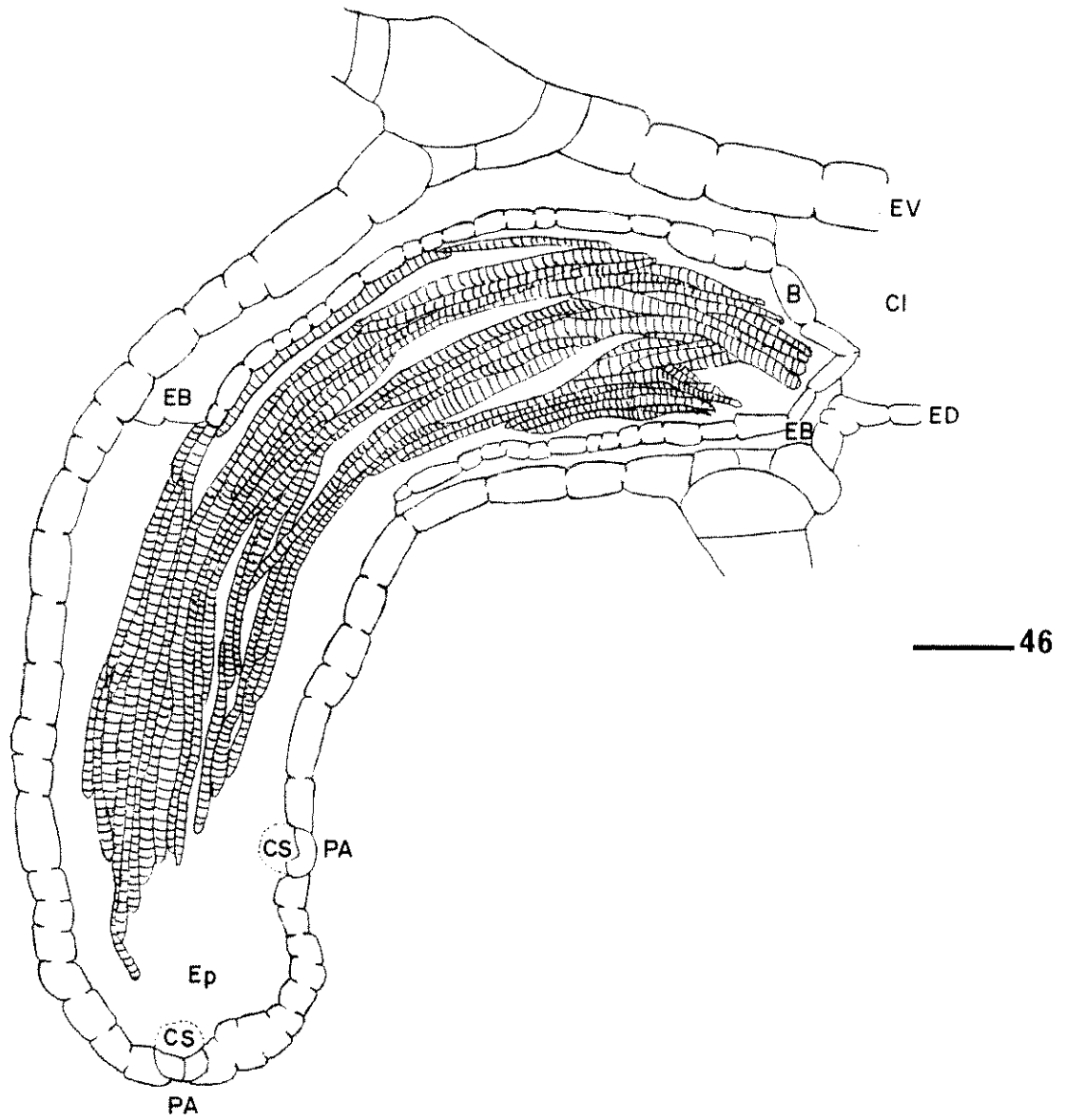


Figura 46 - Corte longitudinal ao hidatódio de *Vernonia muricata*.

Abreviações: B - bainha; Cl - clorênquima; CS - câmara subestomática; EB - extensão de bainha; ED - epiderme dorsal; Ep - epitema; EV - epiderme ventral; PA - poro aquífero.

Escala: 50 $\mu$ m

 - elementos de condução xilemáticos.



## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

As doze espécies estudadas no presente trabalho pertencem a 9 gêneros, agrupados em 5 tribos, e nelas foram observados tricomas, ductos, idioblastos e hidatódios. Serão discutidas a presença ou ausência destas estruturas e a posição ocupada pelos ductos considerando-se, principalmente, os trabalhos semelhantes efetuados em outras formações vegetacionais e os relatos isolados em gêneros e espécies aqui estudados.

### 1. TRICOMAS

Como era esperado, foram encontrados diferentes tipos de tricomas secretores distribuídos pelas espécies estudadas no presente trabalho. Apenas *S. brasiliensis* não os possui sendo, este dado, compatível com os apresentados por PYYKKO (1966), que não os observou em 12 espécies de *Senecio* estudadas.

Entre os cinco tipos mencionados, apenas o C registrado em *E. glaziovii* é inédito para o gênero. Todos estes tipos estão presentes em 11 das espécies estudadas, distribuídas por 5 tribos, sendo que cada espécie apresenta pelo menos um tipo de tricoma. Este dado concorda com as considerações de que as Asteraceae apresentam numerosos tipos de tricomas secretores amplamente distribuídos entre seus representantes (SOLEREDER 1908; METCALFE & CHALK 1950, 1979; CARLQUIST 1958b).

Entre as espécies estudadas, 5 apresentaram o tricoma do tipo D, sendo este considerado um tipo muito comum para esta família (SOLEREDER 1908, METCALFE & CHALK 1950, CARLQUIST 1958b). No presente trabalho, eles ocorrem nas tribos Astereae (*B. rufescens*, *B. tridentata*), Eupatorieae (*E. conyzoides*) e nos dois representantes da tribo Vernonieae (*P. macropoda*, *V. muricata*). A presença deste tipo de tricoma já foi registrada e/ou ilustrada para os gêneros *Baccharis*, *Eupatorium* (CASTRO 1987), *Piptocarpha* (ACHUTTI 1978, CASTRO 1987) e *Vernonia* (ALENCASTRO 1973, ROCHA 1975, SAJO 1982, SCATENA 1983, CASTRO 1987; Fig. 48 C).

O tricoma do tipo D não foi observado em *E. glaziovii*, *S. aff. decussatus*, *W. baccata*, *G. polymorpha*, *T. antimenorrhoea* e *T. divaricata*. Tais dados estão parcialmente de acordo com os de literatura. HANDRO *et al.* (1970) ilustraram um tricoma semelhante a esse para *Symphypappus reticulatus* (denominado glândula externa). Ele também é ilustrado e descrito para *W. stenoglossa* (= *W. baccata*) como raro; pode ocorrer ou não em *Eupatorium* e *Gochnatia* sendo, em *Eupatorium*, a presença mais comum que a ausência e não foi encontrado em *Trixis* (CASTRO 1987; Fig. 48 C).

Outro tipo de tricoma bastante observado é o tipo A. Ele ocorre nas tribos Eupatorieae (*E. conyzoides*, *E. glaziovii*, *S. aff. decussatus*) e Heliantheae (*W. baccata*). Até o presente, tricomas deste tipo foram registrados exclusivamente para gêneros destas tribos (CASTRO 1987; Figs. 47 A, 48 A).

Os tricomas do tipo E e B, encontrados em *G. polymorpha* e em *T. antimenorrhoea*, *T. divaricata* respectivamente, também foram descritos e ilustrados por CASTRO (1987) para outras 2 espécies de *Trixis* (tipo B) e de *Gochnatia* (tipo E). É interessante comentar

que este autor não observou o do tipo B em *T. verbasciformis*; porém, nas ilustrações dessa espécie é possível verificar a presença de um tricoma semelhante a esse. Já para *Gochnatia*, o do tipo E ocorre em *G. barrosii* e está ausente em *G. pulchra*. De acordo com o presente trabalho e com dados de literatura (CASTRO 1987), tricomas do tipo B foram descritos exclusivamente para as espécies estudadas de *Trixis* e do tipo E para os representantes analisados de *Gochnatia* (Fig. 48 B).

A presença de diferentes tipos de tricomas nas espécies estudadas permite a realização de futuros trabalhos com ênfase na ontogenia e histoquímica dos mesmos. Tais dados são interessantes para melhor compreensão da função destas estruturas, através do conhecimento da natureza aproximada das substâncias por elas secretadas.

## 2. DUCTOS E IDIOBLASTOS

No presente trabalho, foram observados ductos em 9 das 12 espécies estudadas. Estes ocorrem nos representantes das tribos Astereae (*B. rufescens*, *B. tridentata*), Eupatorieae (*E. conyzoides*, *E. glaziovii*, *S. aff. decussatus*), Heliantheae (*W. baccata*), Mutisieae (*T. antimenorrhoea*, *T. divaricata*) e Senecioneae (*S. brasiliensis*). Eles estão ausentes nos 2 representantes da tribo Vernonieae (*P. macropoda*, *V. muricata*) e em um único membro da tribo Mutisieae (*G. polymorpha*).

Comparando estes dados com os de literatura, nota-se que a presença de ductos já foi relatada para espécies de *Baccharis* (PYYKKO 1966, SILVA & GROTTA 1971, CASTRO 1987, CLARO 1991),

*Eupatorium* (CASTRO 1987), *Symphiopappus* (designados glândulas internas - HANDRO *et al.* 1970, CLARO 1991), *Wulffia*, *Trixis* (CASTRO 1987) e *Senecio* (PYYKKO 1966, HILLSON 1979; Fig. 47 B).

Além da presença, PYYKKO (1966) registrou sua ausência em 3 espécies de *Senecio* e CASTRO (1987) em 1 espécie de *Trixis* (Fig. 47 B).

Ao que parece, existe uma certa confusão quanto ao conceito adotado para ductos ao serem considerados os trabalhos sobre *Baccharis* onde METCALFE & CHALK (1950) citaram estas estruturas como cavidades secretoras, e sobre *E. rugosum* nos quais CURTIS & LERSTEN (1986) e LERSTEN & CURTIS (1986) os denominaram cavidades tubulares. No presente trabalho, estas espécies e gêneros são tratados na categoria de portadores de ductos.

É interessante notar a ausência de ductos apenas na lâmina foliar e a sua presença no pecíolo de *E. glaziovii* pois, até então, tais estruturas estavam presentes em todas as espécies estudadas deste gênero (LERSTEN & CURTIS 1986, CASTRO 1987).

A ausência de ductos em folhas de *Gochnatia* e *Vernonia* está de acordo com os trabalhos de SOLEREDER (1908), METCALFE & CHALK (1950) e CASTRO (1987). Na tribo Vernonieae, eles nunca foram observados podendo ser considerado um caráter muito comum para a referida tribo (Fig. 49 B).

A presença de idioblastos em espécies de *Gochnatia* e *Piptocarpha* mencionada neste trabalho está de acordo com os registros de ACHUTTI (1978) e CASTRO (1987; Fig. 47 D). Eles estão ausentes em todos representantes das tribos Astereae, Eupatorieae, Heliantheae e Senecioneae. Tais dados podem ser considerados relevantes quando comparados com os de PYYKKO (1966), onde os



idioblastos não são descritos para as espécies de *Baccharis* e *Senecio* por ela estudadas, e os de CASTRO (1987) que não os observou nos representantes das tribos Astereae, Eupatorieae e Heliantheae (Fig. 49 D).

Parece haver um padrão de distribuição entre ductos e idioblastos nos feixes vasculares pois, em geral, estas estruturas não ocorrem concomitantemente em uma mesma espécie, como verificado em *G. polymorpha* e *P. macropoda* (onde idioblastos estão presentes e ductos ausentes). O mesmo pôde ser verificado no trabalho de CASTRO (1987), pois nos casos em que a espécie apresentava ductos e idioblastos, os últimos não estavam presentes nos feixes vasculares e sim no clorênquima e/ou epiderme.

A posição dos ductos será considerada nas nervuras secundárias, pois variações podem ocorrer nas nervuras principais. Ductos associados ou próximos exclusivamente ao floema foram registrados nas tribos Astereae (*B. rufescens*, *B. tridentata*), Mutisieae (*T. antimenorrhoea*, *T. divaricata*) e Senecioneae (*S. brasiliensis*). Tais dados são compatíveis com as descrições ou ilustrações efetuadas para espécies dos gêneros *Baccharis* (PYYKKO 1966, SILVA & GROTTA 1971, CASTRO 1987), *Trixis* (CASTRO 1987) e *Senecio* (PYYKKO 1966, HILLSON 1979; Fig. 47 C).

Com relação à posição de ductos associados ou próximos freqüentemente ao xilema e, eventualmente, ao floema, são mencionadas as tribos Eupatorieae (*E. conyzoides*, *E. glaziovii*, *S. aff. decussatus*) e Heliantheae (*W. baccata*). Estas mesmas posições foram descritas ou ilustradas por outros pesquisadores para estes gêneros (HANDRO *et al.* 1970, LERSTEN & CURTIS 1986, CASTRO 1987; Fig. 47 C).

Em *G. polymorpha*, o conteúdo em forma de gotas dos seus idioblastos somente era mantido nas preparações histológicas sem coloração e, mesmo assim, após alguns meses este material desaparecia, provavelmente por evaporação. Isto talvez possa ser um indicador de que o conteúdo secretado por tais estruturas seja um óleo essencial. Porém, somente estudos detalhados de histoquímica permitirão uma afirmação mais precisa.

A presença de ductos e idioblastos nas espécies estudadas permite o desenvolvimento de futuros trabalhos de ontogenia e histoquímica, os quais poderão avaliar a provável natureza das substâncias secretadas por estas estruturas e, assim, verificar a possível função do exsudato e até da própria estrutura que o secreta.

### 3. HIDATÓDIOS

Hidatódios foram estruturalmente observados em 11 das 12 espécies estudadas, excetuando-se *P. macropoda*; a sua ausência nesta espécie é esperada, pois se trata de uma arbórea não decídua cujas folhas têm margens íntegras (WOOD 1970). Estas estruturas também não foram observadas em *P. rotundifolia* (CASTRO 1987), que apresenta as mesmas características descritas anteriormente. Há, porém, citações morfológicas de espécies deste gênero cujo bordo foliar é nitida ou distintamente serreado ou denteado (LEITÃO FILHO 1972). Este aspecto é relevante para estudos futuros sobre hidatódios no gênero em questão. Existem também casos de folhas cujas margens ornamentadas não apresentam hidatódio, o que pode ser constatado pela ocorrência de uma bainha

fechada que impede as terminações vasculares de se abrirem em direção ao bordo da lâmina foliar, como ocorre em *B. rufescens*.

A presença de hidatódios foi registrada para os representantes das tribos Astereae (*B. rufescens*, *B. tridentata*), Eupatorieae (*E. conyzoides*, *E. glaziovii*, *S.* aff. *decussatus*), Heliantheae (*W. baccata*), Senecioneae (*S. brasiliensis*), Mutisieae (*G. polymorpha*, *T. antimenorrhoea*, *T. divaricata*) e Vernonieae (*V. muricata*), podendo ser considerado um caráter comum para estas Asteraceae. É inédita a ocorrência destas estruturas em *S.* aff. *decussatus* e *G. polymorpha*. O fato da presença de hidatódios ser comum em Asteraceae já foi sugerido por LERSTEN & CURTIS (1985) para espécies de países de clima temperado e por CASTRO (1987) para espécies de cerrado. Estes trabalhos são muito importantes pois, até então, acreditava-se que tais estruturas fossem raras ou infreqüentes nas Asteraceae (METCALFE & CHALK 1979). A ocorrência de hidatódios foi registrada na literatura para espécies dos gêneros *Baccharis* (CASTRO 1987, CLARO 1991), *Eupatorium* (LERSTEN & CURTIS 1985, CASTRO 1987), *Wulffia*, *Trixis* (CASTRO 1987) e *Vernonia* (SCATENA 1983, CASTRO 1987, CLARO 1991). Além disso, relatos isolados para estas estruturas em Asteraceae concordam com os dados deste trabalho quanto ao gênero *Senecio* (Berkander 1773 *apud* LERSTEN & CURTIS 1985; Wall 1918 *apud* METCALFE & CHALK 1950; Frey-Wyssling 1941, Hare 1941 *apud* LERSTEN & CURTIS 1985).

*G. polymorpha* é uma espécie arbórea que possui folhas com margem denteada portadora de estruturas, aqui interpretadas como hidatódios devido à presença de poros aquíferos, epitema (com cloroplastídeos) e terminações vasculares exclusivamente xilemáticas. Anatomicamente, porém, eles são incomuns, pois

apresentam células epidérmicas alogadas, com porção distal papilosa. Estudos detalhados destas estruturas envolvendo tanto a ontogenia quanto a análise química do exsudato mostram-se necessários para avaliação desta variação. Duas outras espécies de *Gochnatia* estudadas por CASTRO (1987) possuíam folhas com margens íntegras e destituídas de hidatódios. Seria interessante verificar a ocorrência destas estruturas em espécies deste gênero, cujas folhas são portadoras de ornamentações - conforme mencionado por CABRERA (1971) - para a realização de estudos semelhantes aos sugeridos para *G. polymorpha*.

Estruturas anatomicamente semelhantes a hidatódios já foram descritas por ELIAS & GELBAND (1977) e interpretadas como intermediárias entre estes e nectários extraflorais em folhas de *Impatiens* (Balsaminaceae). Por outro lado, citações de nectários extraflorais em Asteraceae são raras, havendo somente um relato sobre sua presença em brácteas involucrais de *Helianthella quinquenervis* (INOUE & TAYLOR JR. 1979).

A estrutura anatômica dos hidatódios das Asteraceae é muito simples quando comparada com a dos descritos para outras famílias (FAHN 1979). O grau de expressão dos tecidos que constituem esta estrutura pode ser variado entre espécies (LERSTEN & CURTIS 1985) ou numa mesma espécie (CASTRO 1987). Assim, podemos encontrar variações na quantidade de poros aquíferos, na organização da bainha vascular (sempre incompleta), na área ocupada pelo epitema e na proliferação e alcance dos elementos vasculares xilemáticos.

A redução na estrutura dos hidatódios das espécies de *Baccharis* está de acordo com as observações de CASTRO (1987), considerando-se a ocorrência de epitema reduzido e a posição

restrita que ocupam na lâmina foliar.

É possível verificar a presença ou ausência de cloroplastídeos nas células do epitema das espécies estudadas que foram fixadas. Eles ocorrem em *B. tridentata*, *E. glaziovii*, *G. polymorpha*, *T. antimenorrhoea*, *T. divaricata* e estão ausentes nas demais espécies. LERSTEN & CURTIS (1985) observaram cloroplastos nas células do epitema de 6 entre 7 espécies de Asteraceae estudadas. Este caráter parece ser comum para este tecido nas Asteraceae e contraria a colocação de FAHN (1979, 1982) que considera a ausência de cloroplastídeos no epitema mais comum do que a presença.

Estudos sobre a ultra-estrutura do epitema, desenvolvidos por PERRIN (1970, 1971, 1972), revelaram a presença de células de transferência neste tecido em *Cichorium intybus* e *Taraxacum officinale* (PERRIN 1971). O autor sugeriu que estas células teriam capacidade de promover uma absorção seletiva de diversas substâncias do líquido que circula através dos espaços intercelulares do epitema.

Apesar dos hidatódios das Asteraceae serem considerados pouco especializados (FAHN 1979), eles são funcionais e experimentos comprovando gutação em 7 representantes de 5 tribos foram realizados por LERSTEN & CURTIS (1985).

Normalmente, hidatódios são interpretados como estruturas responsáveis pela gutação (FAHN 1979). Nem sempre, porém, sua presença estrutural implica em que os mesmos tenham a capacidade de gutar. Não se conseguiu observar e tampouco induzir gutação em hidatódios anatomicamente especializados de *Ficus diversifolia* (LERSTEN & PETERSON 1974) e de *Physocarpus opulifolius* (LERSTEN &

CURTIS 1982).

O fato de ter sido constatada a presença de necroses em vários ápices de hidatódios das espécies aqui estudadas pode ser um indício de que tais estruturas, apesar de simplificadas, sejam funcionais. CURTIS (1943) sugere que a necrose dos ápices foliares portadores de hidatódios ocorra devido ao acúmulo de sais provocado pelo processo contínuo de gutação e evaporação de água. É interessante mencionar que CASTRO (1987) não citou a ocorrência de necroses nos hidatódios estruturalmente observados nas espécies de Asteraceae presentes em cerrado.

Seria interessante efetuar experimentos de indução de gutação nas espécies em que os hidatódios foram estruturalmente registrados, assim como verificar se estes são capazes de absorver corantes vitais. Tais informações podem elucidar quanto à funcionalidade destas estruturas.

#### 4. CONSIDERAÇÕES SOBRE A IMPORTÂNCIA TAXONÔMICA DAS ESTRUTURAS SECRETORAS PARA OS GÊNEROS E TRIBOS ESTUDADOS DE ASTERACEAE

As estruturas secretoras têm utilidade para a taxonomia devido a variedade morfológica e anatômica de tipos, e a constância na posição em que ocupam no corpo do vegetal. Estas estruturas podem constituir-se num bom caráter taxonômico pois, quando tais características estão presentes, elas são freqüentemente constantes na entidade analisada, isto é, famílias,

gêneros, espécies e, até mesmo, variedades (SOLEREDER 1908, METCALFE & CHALK 1950, PYYKKO 1966, ESAU 1977, FAHN 1979).

Para discutir a importância taxonômica das estruturas secretoras nas Asteraceae serão considerados: ausência ou presença destas estruturas, variações anatômicas dos tipos encontrados e posição por eles ocupada. Os dados obtidos no presente trabalho serão, a seguir, comparados com os disponíveis em literatura, principalmente aqueles que enfatizam a formação vegetacional em que as espécies ocorrem (Tabelas 2 a 7; Figs. 47 a 50).

Os caracteres analisados podem demonstrar tanto valor diagnóstico quanto unificador nas entidades consideradas. Estes caracteres conservativos ou distintivos serão discutidos inicialmente ao nível de gênero.

As 29 espécies de *Vernonia* avaliadas pertencem a diferentes grupos infragenéricos (LEITÃO FILHO 1972) e, na sua maioria, estão presentes em vegetação de cerrado ou de floresta (Tabela 6). Nelas é marcante a ausência de ductos (Tabela 6, Fig. 47 B) e a presença de tricomas do tipo D (Tabela 6; Figs. 47 A, 48 C) que são caracteres de valor unificador para todas as espécies consideradas. Os idioblastos podem (12 espécies) ou não (11 espécies) estar presentes (Tabela 6, Fig. 47 D), o que os evidencia como caráter distintivo. Com base na ausência ou presença e na posição ocupada por estas estruturas em 22 espécies de *Vernonia*, CASTRO (1987) sugeriu a formação de 4 subgrupos, os quais não mostraram correspondência com as categorias infragenéricas propostas por LEITÃO FILHO (1972). Contudo, é

possível distinguir *V. bardonoides* de *V. lappoides* - espécies difíceis de serem separadas pelos caracteres comumente utilizados em taxonomia (LEITÃO FILHO 1972) - pela presença ou ausência de idioblastos (Tabela 6).

Foram analisados 17 representantes de *Eupatorium*, os quais pertencem a grupos infragenéricos distintos (BARROSO 1950) e podem ser encontrados em cerrado ou em floresta (Tabela 3). Ductos associados ou próximos preferencialmente ao xilema são observados em todas as espécies e, esporadicamente, ao floema em apenas 4 (Tabela 3; Fig. 47 B, C). Tais caracteres - presença e posição de ductos - são conservativos para estas espécies. Quanto aos tricomas, estes representantes podem apresentar vários tipos (Tabela 3; Figs. 47 A, 48 A, C, D), indicando que os tipos de tricomas podem ter valor diagnóstico. CASTRO (1987), considerando 14 espécies de *Eupatorium*, propôs a formação de 4 subgrupos com base nas diversas combinações dos tipos de tricomas encontrados. Estas subdivisões, porém, não demonstraram afinidade com os agrupamentos infragenéricos propostos por BARROSO (1950). Um dado inédito para o gênero é o tricoma do tipo C encontrado em *E. glaziovii* (Tabela 3), o que evidencia a diversidade de tipos existentes (Fig. 48 A, C, D), além de ressaltar a heterogeneidade do referido gênero.

Todas as 12 espécies de *Baccharis* avaliadas possuem ductos associados ou próximos exclusivamente ao floema (Fig. 47 B, C); elas estão presentes em diversas formações vegetacionais (Tabela 2). Tricomas estão presentes em 9 espécies, sendo que eles puderam ser classificados como do tipo D para 6 delas (Tabela 2; Figs. 47 A, 48 C). Considerando os estudos taxonômicos, algumas destas



espécies pertencem a diferentes grupos infragenéricos (BARROSO 1976). Os dados aqui apresentados demonstram que tais caracteres são conservativos e que estas espécies formam um grupo natural, reforçando a homogeneidade deste gênero.

Os representantes de *Senecio* (15 espécies) ocupam diversificadas formações vegetacionais; neles os ductos, quando presentes (12 espécies), encontram-se associados ou próximos ao floema exclusivamente (8 espécies) e os tricomas estão ausentes em quase todas espécies (Tabela 4; Fig. 47 A, B, C). Tais caracteres são unificadores nestas espécies. É interessante ressaltar a predominante ausência de tricomas verificada (Tabela 4, Fig. 47 A), pois o esperado para a família é a presença de numerosos tipos de tricomas (SOLEREDER 1908; METCALFE & CHALK 1950, 1979; CARLQUIST 1958b). Seria aconselhável incrementar a investigação deste tipo de dado para espécies brasileiras, já que a maior parte das avaliadas não ocorrem no Brasil.

Os demais gêneros considerados encontram-se pouco representados, o que restringe a avaliação dos caracteres a um pequeno número de espécies.

As 3 espécies de *Gochnatia* analisadas pertencem a uma mesma seção taxonômica (*Moquintiastrum*) proposta por CABRERA (1971) e ocorrem tanto em vegetação de floresta quanto de cerrado (Tabela 5). De acordo com os dados levantados, os ductos estão ausentes e os tricomas do tipo E foram registrados somente para este gênero (Tabela 5; Figs. 47 A, B, 48 B). Variações foram observadas quanto à ocorrência de idioblastos; sugere-se que tais caracteres tenham valor diagnóstico para estas espécies (Tabela 5).

Para *Trixis* - representado por 4 espécies que ocorrem em vegetação de floresta e de cerrado - os ductos, quando presentes, encontram-se associados ou próximos ao floema exclusivamente (Tabela 5; Fig. 47 B, C) e os tricomas do tipo B foram observados somente neste gênero (Tabela 5; Figs. 47 A, 48 B). Tais características são conservativas para estas espécies. Variações foram registradas considerando-se a presença ou ausência de ductos, idioblastos e hidatódios (Tabela 5).

Em *Piptocarpha*, há similaridade de dados quanto a todos os caracteres avaliados nas 2 espécies estudadas, isto é, ausência de ductos e de hidatódios, presença de idioblastos e de tricomas do tipo D (Tabela 6; Figs. 47 A, B, D, 48 C).

As 2 espécies de *Symphypappus* apresentam constância quanto à presença e posição ocupada pelos ductos e variação quanto ao tipo de tricoma secretor que possuem (Tabela 3; Figs. 47 A, B, C, 48 A, C).

*B. tridentata* e *W. baccata* são espécies que têm representantes ocupando formações vegetacionais distintas (Tabelas 2, 3). No caso de *B. tridentata*, os registros são totalmente compatíveis (Tabela 2). Quanto a *W. baccata*, só não se confirma a similaridade quanto à ocorrência de tricomas do tipo D (Tabela 3). Convém mencionar que este tricoma foi considerado raro na espécie que ocorre em vegetação de cerrado. Além disso, a ausência deste tipo de estrutura - nos representantes da vegetação de floresta - pode ser decorrente de sua perda durante as técnicas empregadas nos processos de herborização e/ou obtenção do laminário ou, ainda, por se tratar de uma estrutura efêmera.

Os dados aqui avaliados permitem verificar afinidades entre algumas das tribos de Asteraceae, considerando-se apenas os gêneros estudados.

A ausência de ductos (Tabelas 6, 7; Fig. 49 B) e a presença de tricomas do tipo D (Tabelas 6, 7; Figs. 49 A, 50 C) são caracteres conservativos para as Vernonieae. Esta tribo pode ser separada das demais pela ausência de ductos em todos os representantes analisados (Tabelas 6, 7; Fig. 49 B).

Quanto à tribo Mutisieae, existe diversidade de estruturas secretoras nas espécies dos gêneros estudados; elas podem ou não apresentar tanto ductos, associados ou próximos exclusivamente ao floema (Tabela 7; Fig. 49 B, C), quanto idioblastos (Tabela 7, Fig. 49 D); os tricomas são dos mais variados tipos sendo alguns deles restritos a gêneros desta tribo (Tabela 7; Figs. 49 A, 50 B, C, D). Estes aspectos demonstram heterogeneidade entre os seus representantes.

É interessante mencionar que Vernonieae e Mutisieae são colocadas na subfamília Lactucoideae e as demais tribos aqui estudadas em Asteroideae (ROBINSON 1981, 1983; THORNE 1983; BREMER 1987; JANSEN *et al.* 1991). Considerando-se a ausência de ductos e/ou a presença de idioblastos associados aos feixes, é possível separar as tribos Vernonieae e Mutisieae das demais estudadas (Tabela 7; Fig. 49 B, D).

Quando presentes (Fig. 49 B), os ductos ocupam posição constante; nas tribos Astereae, Senecioneae e Mutisieae eles estão associados ou próximos exclusivamente ao floema (Tabela 7, Fig. 49

C) e nas tribos Eupatorieae e Heliantheae eles estão associados ou próximos preferencialmente ao xilema e, esporadicamente, ao floema (Tabela 7, Fig. 49 C).

Um outro caráter que aproxima as tribos Eupatorieae e Heliantheae é a presença de tricomas do tipo A, observados exclusivamente nos representantes destas tribos (Tabela 7; Figs. 49 A, 50 A).

Afinidade entre Eupatorieae e Heliantheae já foi sugerida anteriormente (HERZ 1977, ROBINSON & KING 1977, BREMER 1987, JANSEN *et al.* 1991). Os dados aqui apresentados talvez possam corroborar esta afinidade e são conflitantes com a proposta taxonômica de CARLQUIST (1976) e de JEFFREY (1978), na qual estas duas tribos são colocadas em subfamílias distintas.

Todas as considerações taxonômicas aqui expostas permitem verificar que independentemente do ambiente em que as espécies consideradas ocorram, existe um padrão quanto à posição e tipos de estruturas secretoras nas entidades analisadas. Tais dados confirmam o valor diagnóstico e um possível significado taxonômico ao nível dos gêneros e tribos de Asteraceae avaliados. É necessário, porém, incrementar este tipo de estudo nesta família, pois, apesar dos vários trabalhos já realizados, o número de espécies estudadas ainda é pequeno, quando se considera as suas 20000 espécies aproximadamente (LEITÃO FILHO, comunicação pessoal).

Seria interessante também ampliar este tipo de levantamento para espécies de famílias relacionadas às Asteraceae. Tal estudo talvez possa contribuir com dados para uma melhor compreensão quanto às possíveis interrelações entre esta família e as

mencionadas como próximas destacando-se, entre elas, as Campanulaceae (STEBBINS 1977, JEFFREY 1978, DAHLGREN 1983, BREMER 1987), as Rubiaceae (CRONQUIST 1955, 1977, 1981; JEFFREY 1978) e as Araliaceae e Umbeliferae (HARBORNE 1977, JEFFREY 1978, DAHLGREN 1983).

TABELAS E ILUSTRAÇÕES

TABELA 2. DUCTOS E TRICOMAS EM ESPÉCIES DE *Baccharis* (TRIBO ASTEREA).

Espécies	Ductos	Tricomas	REFERÊNCIAS
			-formação vegetacional
			PYYKKO (1966)
<i>Baccharis darwinii</i>	+F	-	-semideserto
<i>B. magellanica</i>	+F	+	-floresta, "steppe"
<i>B. obovata</i>	+F	+	-floresta
<i>B. rhomboidalis</i> var. <i>nemorosa</i>	+F	+	-floresta
<i>B. ulicina</i>	+F	-	-"monte"
<i>B. retusa</i>	+F	...	SILVA & GROTTA (1971)
<i>B. camporum</i>	+F	+ D	CASTRO (1987)-cerrado
<i>B. dracunculifolia</i>	+F	+ D	
<i>B. pseudotenuifolia</i>	+F	+ D	
<i>B. sessiliflora</i>	+F	+ D	
<i>B. tridentata</i>	+F	+ D	
<i>B. rufescens</i>	+F	+ D	Este trabalho-floresta
<i>B. tridentata</i>	+F	+ D	

Abreviações: +: estrutura presente; -: estrutura ausente; ...: dado não mencionado; F- floema; D- tricoma do tipo D.

TABELA 3. CAVIDADES, DUCTOS, IDIOBLASTOS E TRICOMAS EM ESPÉCIES DE *Eupatorium* E *Symphypappus* (TRIBO EUPATORIEAE) E *Wulffia* (TRIBO HELIANTHEAE).

Tribo/Espécies	C/D	I	T	REFERÊNCIAS -formação vegetal
Eupatorieae				
<i>Eupatorium rugosum</i>	+/	...	...	CURTIS & LERSTEN (1986)
<i>E. rugosum</i>	+X,F/	...	...	LERSTEN & CURTIS (1986)
<i>E. amygdalinum</i>	/+X,F -		+A, Dr, *	CASTRO (1987)-cerrado
<i>E. campestre</i>	/+X,F -		+A	
<i>E. chlorolepsis</i>	/+X -		+A, D, *	
<i>E. dictyophyllum</i>	/+X -		+A, D, *	
<i>E. horminoides</i>	/+X -		+A, D	
<i>E. intermedium</i>	/+X -		+A, D	
<i>E. laevigatum</i>	/+X,F -		+A, D	
<i>E. lanigerum</i>	/+X -		+A, D, *	
<i>E. maximiliani</i>	/+X -		+A, D, *	
<i>E. megacephalum</i>	/+X -		+A, D, *	
<i>E. molissimum</i>	/+X -		+A, D	
<i>E. oxylepis</i>	/+X -		+A, D, *	
<i>E. purpurascens</i>	/+X -		+A?, *	
<i>E. stachyophyllum</i>	/+X -		+A, D	
<i>E. conyzoides</i>	/+X -		+A, D	Este trabalho-floresta
<i>E. glaziovii</i>	/+X -		+A, C	
Symphyopappus				
<i>Symphypappus reticulatus</i>	/+X	...	+D	HANDRO <i>et al.</i> (1970) -campo rupestre
<i>S. aff. decussatus</i>	/+X	-	+A	Este trabalho-floresta
Heliantheae				
<i>Wulffia stenoglossa</i> (= <i>W. baccata</i> )	/+X	-	+A, Dr	CASTRO (1987)-cerrado
<i>W. baccata</i>	/+X	-	+A	Este trabalho-floresta

Abreviações: +: estrutura presente; -: estrutura não encontrada; ?: estrutura de presença duvidosa; ...: dado não mencionado; r- raro; C- cavidades; D- ductos; I- idioblastos; T- tricomas; X- xilema; F- floema; A,C e D- tricomas dos tipos A, C e D respectivamente; \*- tricoma de tipo distinto dos anteriormente citados.

TABELA 4. DUCTOS E TRICOMAS EM ESPÉCIES DE *Senecio* (TRIBO SENECEONEAE).

Espécies	Ductos	Tricomas	REFERÊNCIAS-formação vegetal
<i>Senecio bracteolatus</i>	+F	-	PYYKKO (1966)-"steppe"
<i>S. chilensis</i>			
var. <i>argophyllus</i>	+F	-	-floresta
<i>S. chrysocomoides</i>	+	-	-semideserto, "steppe"
<i>S. danyausti</i>	+	-	-semideserto, "steppe"
<i>S. desideratus</i>	-	-	-monte, semideserto, "steppe"
<i>S. filaginoides</i>	+F	-	-monte, semideserto, "steppe"
<i>S. goldsacki</i>	+F	-	-monte, semideserto
<i>S. gymnocaulos</i>	-	-	-"steppe"
<i>S. magellanicus</i>	+	-	-"steppe"
<i>S. miser</i>	+F	+	-"dry parts"
<i>S. neaei</i>	+F	-	-"steppe"
<i>S. poeppigii</i>	-	-	-"steppe"
<i>S. subulatus</i>			
var. <i>erectus</i>	+	-	-monte, semideserto, "steppe"
<i>S. rowleyanus</i>	+F	...	HILLSON (1979)
<i>S. brasiliensis</i>	+F	-	Este trabalho-floresta

Abreviações: +: estrutura presente; -: estrutura não encontrada;  
F-floema.



TABELA 5. DUCTOS, IDIOBLASTOS, HIDATÓDIOS E TRICOMAS EM ESPÉCIES DE *Gochnatia* E *Trixis* (TRIBO MUTISIEAE).

Espécies	D I H T	REFERÊNCIAS
		-formação vegetacional
<i>Gochnatia barroscii</i>	- - - + E	CASTRO (1987)-cerrado
<i>G. pulchra</i>	- + - + D	
<i>G. polymorpha</i>	- + + + E	Este trabalho-floresta
<i>Trixis glutinosa</i>	- + + + B	CASTRO (1987)-cerrado
<i>T. verbasciformis</i>	+F - - + B, *	
<i>T. antimenorrhoea</i>	+F - + + B	Este trabalho-floresta
<i>T. divaricata</i>	+F - + + B	

Abreviações: +: estrutura presente; -: estrutura não encontrada; F - floema; B, D e E- tricomas dos tipos B, D e E respectivamente; \*: tricoma de tipo distinto dos anteriormente citados; D- ductos; I- idioblastos; H- hidatódios; T- tricomas.

TABELA 6. DUCTOS, IDIOBLASTOS, HIDATÓDIOS E TRICOMAS EM ESPÉCIES DE *Piptocarpha* E *Vernonia* (TRIBO VERNONIEAE ).

Espécies	D	I	H	T	REFERÊNCIAS -formação vegetal
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	-	+	-	+ D	ACHUTTI (1978)
<i>P. rotundifolia</i>	-	+	-	+ D	CASTRO (1987)-cerrado
<i>P. macropoda</i>	-	+	-	+ D	Este trabalho-floresta
<i>Vernonia oppositifolia</i>	...	...	...	+ D	ALENCASTRO (1973)
<i>V. bardanoides</i>	...	...	...	+ D	ROCHA (1975)
<i>V. brevifolia</i>	...	...	...	+ D	
<i>V. ligulaefolia</i>	...	...	...	+ D,*	
<i>V. linearis</i>	...	...	...	+ D	SAJO (1982)
<i>V. psilophylla</i>	...	...	...	+ D	
<i>V. sessifolia</i>	...	...	...	+ D,*	
<i>V. polyanthes</i>	...	...	...	+ D	SCATENA (1983)
<i>V. apiculata</i>	-	+	+	+ Dr	CASTRO (1987)-cerrado
<i>V. bardanoides</i>	-	+	+	+ D	
<i>V. brevifolia</i>	-	-	+?	+ D	
<i>V. brevipetiolata</i>	-	+	+	+ D	
<i>V. cognata</i>	-	+	+	+ Dr	
<i>V. coriacea</i>	-	-	+	+ D	
<i>V. ferruginea</i>	-	+	+	+ D	
<i>V. glabrata</i>	-	+	+	+ D	
<i>V. grandiflora</i>	-	-	+	+ Dr	
<i>V. herbacea</i>	-	-	+	+ Dr	
<i>V. holosericea</i>	-	+	+	+ D	
<i>V. ignobilis</i>	-	+	+	+ D	
<i>V. laevigata</i>	-	+	+	+ Dr	
<i>V. lappoides</i>	-	-	+	+ D	
<i>V. megapotamica</i>	-	-	+	+ Dr	
<i>V. mucronulata</i>	-	+	+	+ D	
<i>V. obtusata</i>	-	+	+	+ Dr	
<i>V. onopordioides</i>	-	-	+	+ D	
<i>V. rubriramea</i>	-	+	+	+ Dr,*	
<i>V. tragiaefolia</i>	-	-	+	+ Dr	
<i>V. virgulata</i>	-	-	+?	+ D	
<i>V. zuccariniana</i>	-	-	+	+ D	
<i>V. muricata</i>	-	-	+	+ D	Este trabalho-floresta

Abreviações: +: estrutura presente; -: estrutura não encontrada; ...: dado não mencionado; ?: estrutura de presença duvidosa; r-raro; D- ductos; I- idioblastos; H- hidatódios; T- tricomas; D- tricoma do tipo D; \*: tricoma de tipo distinto dos anteriormente citados.

TABELA 7. CAVIDADES, DUCTOS, IDIOBLASTOS E TRICOMAS EM FOLHAS - COM ÊNFASE NA POSIÇÃO DOS DUCTOS E NOS TIPOS DE TRICOMAS - NOS GÊNEROS ESTUDADOS DA FAMÍLIA ASTERACEAE.

Tribo:Gêneros	C/D	Idioblastos	Tricomas	REFERÊNCIAS
<b>Astereae:</b>				
<i>Baccharis</i>	...	...	+	SOLEREDER (1908)
<i>Baccharis</i>	+/	...	+	METCALFE & CHALK (1950)
<i>Baccharis</i>	/+F	-	+	PYYKKO (1966)
<i>Baccharis</i>	/+	...	...	SILVA & GROTTA (1971)
<i>Baccharis</i>	/+F	-	+ D	CASTRO (1987)
<i>Baccharis</i>	/+	-	+	CLARO (1991)
<i>Baccharis</i>	/+F	-	+ D	Este trabalho
<b>Eupatorieae:</b>				
<i>Eupatorium</i>	...	...	+	SOLEREDER (1908)
<i>Eupatorium</i>	...	...	+	METCALFE & CHALK (1950)
<i>Eupatorium</i>	+/	...	...	CURTIS & LERSTEN (1986)
<i>Eupatorium</i>	+X,F/	...	...	LERSTEN & CURTIS (1986)
<i>Eupatorium</i>	/+X,F	-	+ A,D,*	CASTRO (1987)
<i>Eupatorium</i>	/+X	-	+ A,C,D	Este trabalho
<i>Symphiopappus</i>	...	...	+	SOLEREDER (1908)
<i>Symphiopappus</i>	...	...	+	METCALFE & CHALK (1950)
<i>Symphiopappus</i>	/+X	...	+ D	HANDRO <i>et al.</i> (1970)
<i>Symphiopappus</i>	/+	-	+	CLARO (1991)
<i>Symphiopappus</i>	/+X	-	+ A	Este trabalho
<b>Heliantheae:</b>				
<i>Wulffia</i>	/+X,F	-	+ A,D	CASTRO (1987)
<i>Wulffia</i>	/+X,F	-	+ A	Este trabalho
<b>Senecioneae:</b>				
<i>Senecio</i>	/+F	-	+	PYYKKO (1966)
<i>Senecio</i>	/+F	...	...	HILLSON (1979)
<i>Senecio</i>	/+F	-	-	Este trabalho
<b>Mutisieae:</b>				
<i>Gochnatia</i>	-	...	+	SOLEREDER (1908)
<i>Gochnatia</i>	-	...	+	METCALFE & CHALK (1950)
<i>Gochnatia</i>	/-	+	+ E,D	CASTRO (1987)
<i>Gochnatia</i>	/-	+	+ E	Este trabalho
<i>Trixis</i>	/+F	+	+ B, *	CASTRO (1987)
<i>Trixis</i>	/+F	-	+ B	Este trabalho
<b>Vernonieae:</b>				
<i>Piptocarpha</i>	/-	+	+ D	ACHUTTI (1978)
<i>Piptocarpha</i>	/-	+	+ D	CASTRO (1987)
<i>Piptocarpha</i>	/-	+	+ D	Este trabalho
<i>Vernonia</i>	/...	+	..	SOLEREDER (1908)
<i>Vernonia</i>	/...	+	...	METCALFE & CHALK (1950)
<i>Vernonia</i>	/...	...	+ D	ALENCASTRO (1973)
<i>Vernonia</i>	/...	...	+ D, *	ROCHA (1975)
<i>Vernonia</i>	/...	...	+ D, *	SAJO (1982)
<i>Vernonia</i>	/...	...	+ D	SCATENA (1983)
<i>Vernonia</i>	/-	+	+ D, *	CASTRO (1987)
<i>Vernonia</i>	/-	+	+	CLARO (1991)
<i>Vernonia</i>	/-	+	+ D	Este trabalho

Abreviações: +:estrutura presente; -:estrutura não encontrada; ...:dado não mencionado; C-cavidades; D-ductos; F-floema; X-xilema; A,B,C,D,E-tricomas dos tipos A, B, C, D e E respectivamente; \*- tricoma de tipo distinto dos anteriormente citados.

Figuras 47 a 50. Presença ou ausência de tricomas, ductos e idioblastos; tipos de tricomas e posição dos ductos nos gêneros estudados e nas tribos às quais estes estão incluídos. 47 e 48. Dados referentes aos gêneros analisados. 47 A. Tricomas; B. Ductos; C. Posição ocupada pelos ductos; D. Idioblastos. 48 A. Tricomas do tipo A; B. Tricomas dos tipos B e E; C. Tricomas do tipo D; D. Outros tipos de tricomas, diferentes dos anteriormente citados. 49 e 50. Dados referentes às tribos avaliadas. 49 A. Tricomas; B. Ductos; C. Posição ocupada pelos ductos; D. Idioblastos. 50 A. Tricomas do tipo A; B. Tricomas dos tipos B e E; C. Tricomas do tipo D; D. Outros tipos de tricomas, diferentes dos anteriormente citados.

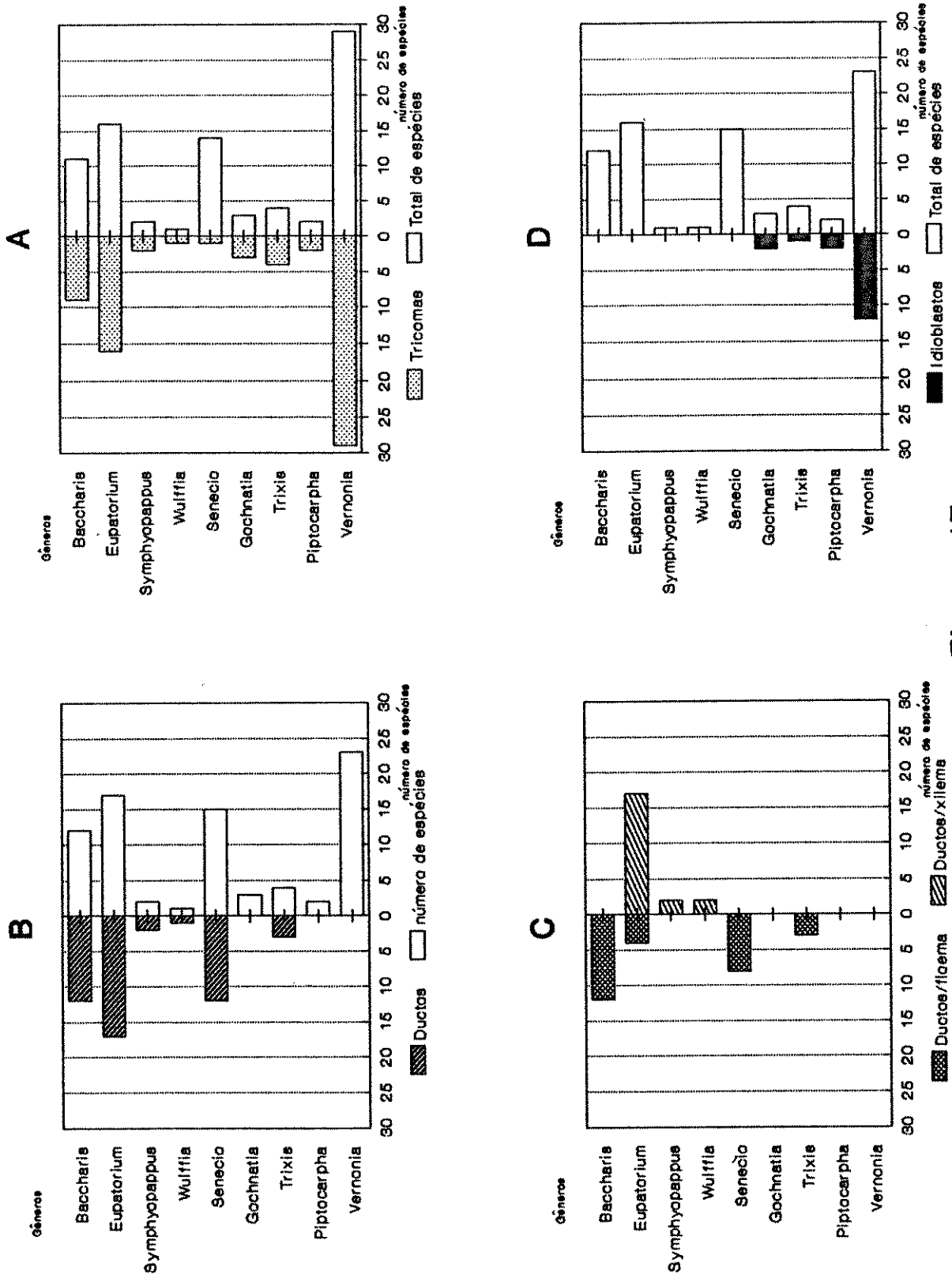


Figura 47

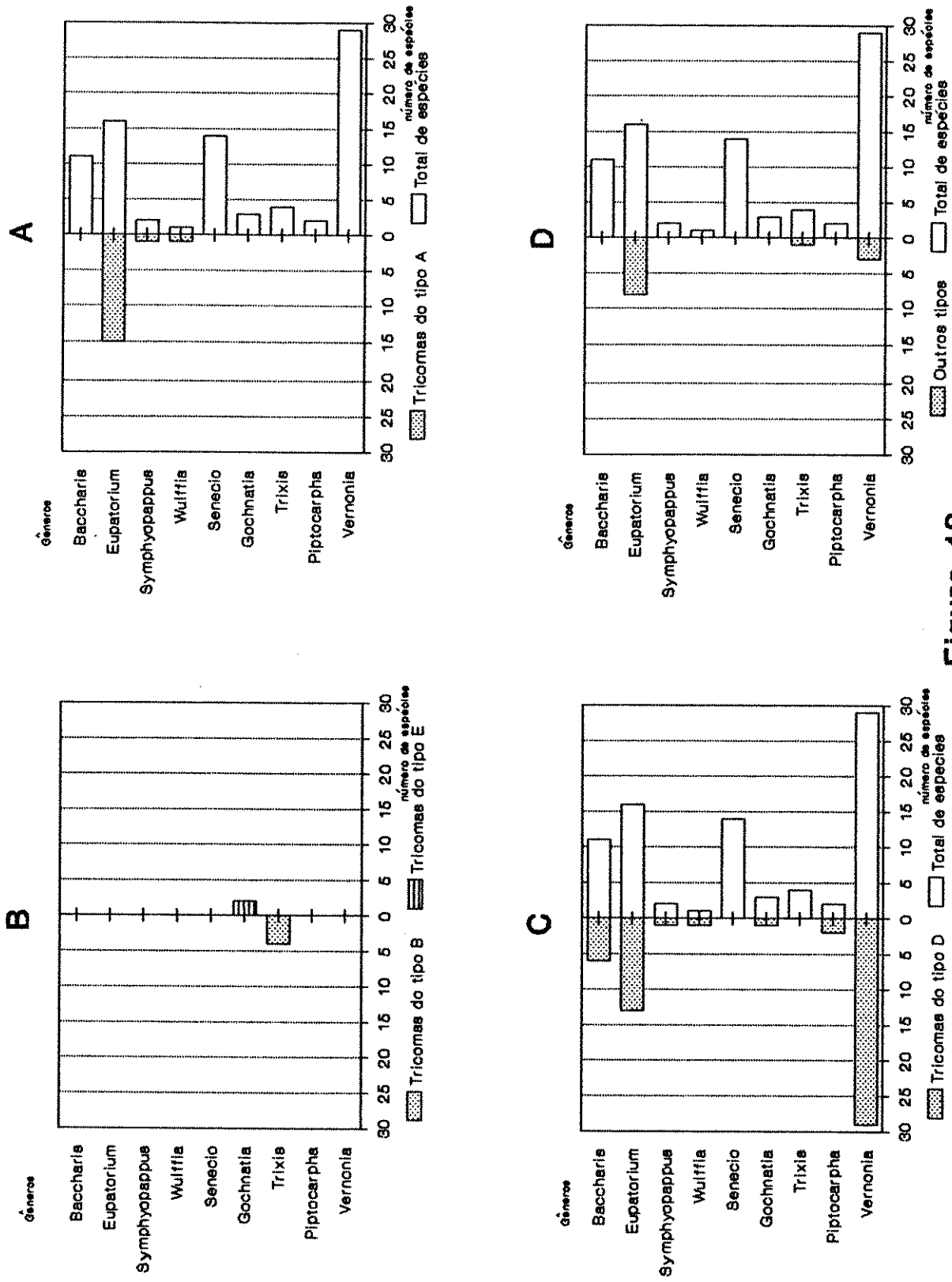


Figura 48

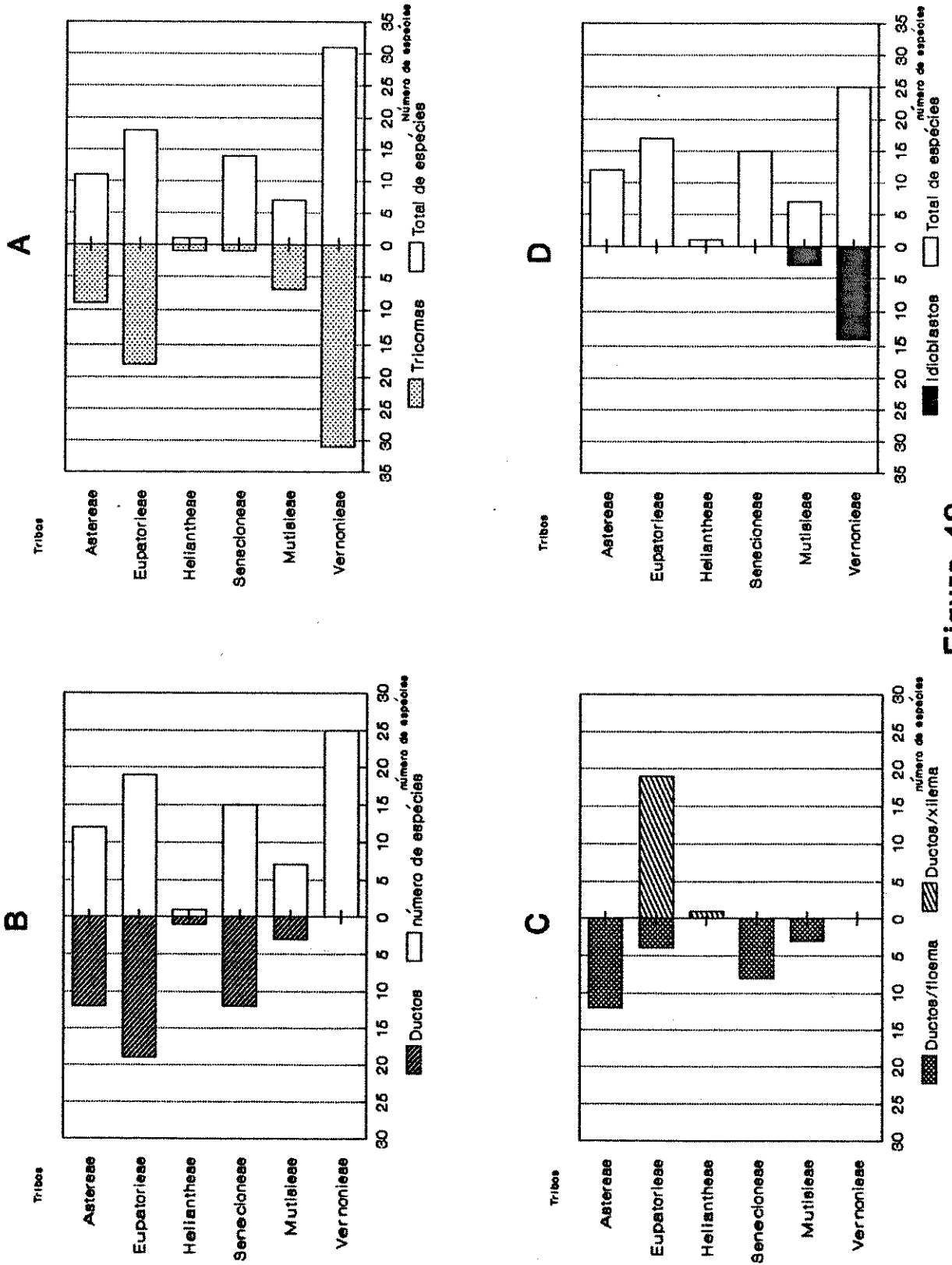
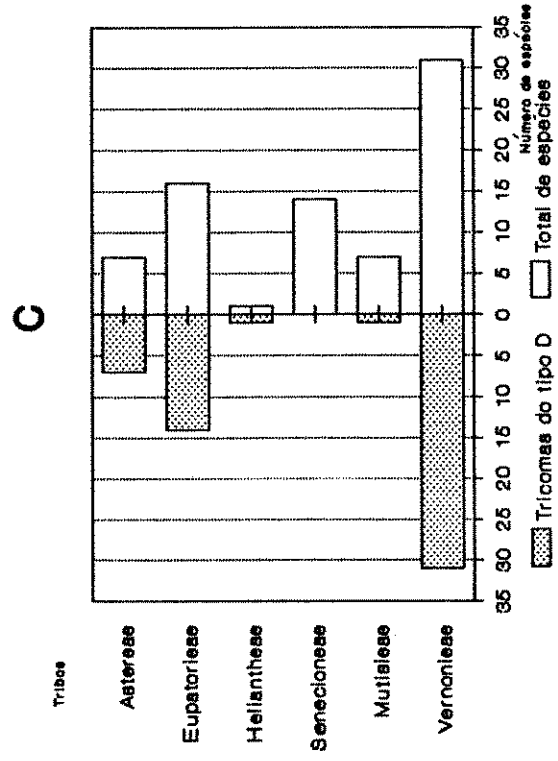
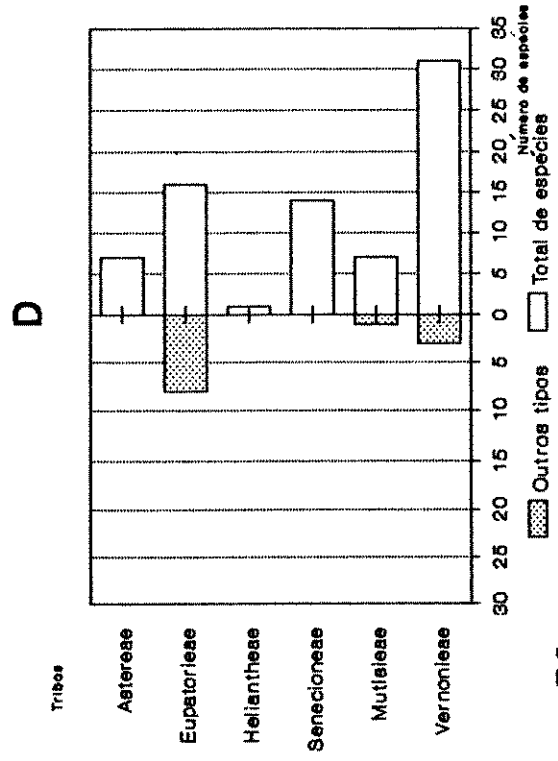
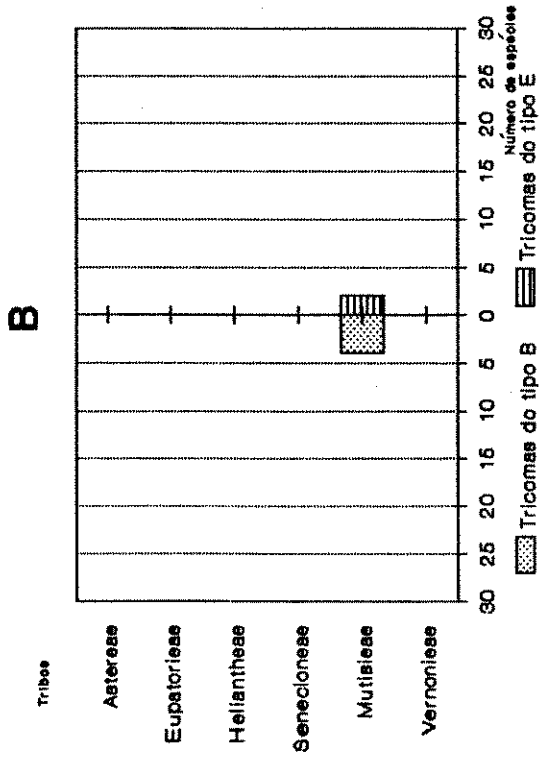
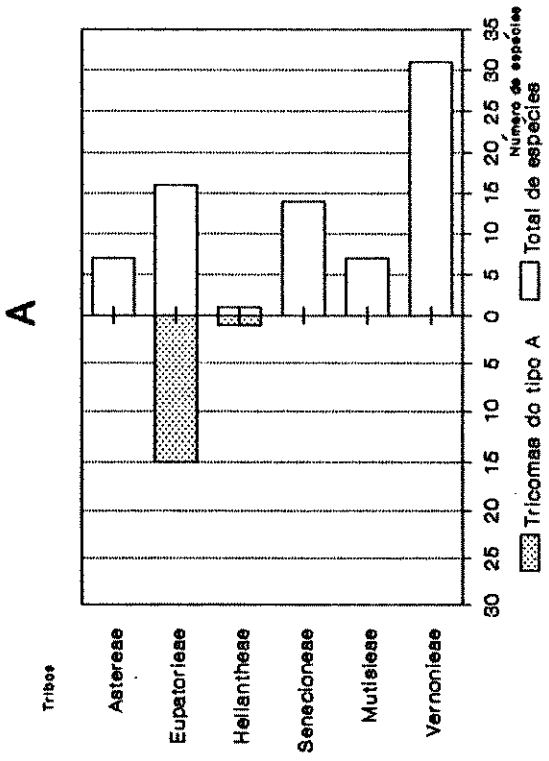


Figura 49



**Figura 50**



## RESUMO

Foi realizado um levantamento dos tipos de estruturas secretoras em folhas de 12 espécies de Asteraceae, que compõem uma vegetação de floresta no município de Atibaia (SP). Neste levantamento foram evidenciados ductos, idioblastos, hidatódios e diferentes tipos de tricomas. Ductos ocorrem nos representantes das tribos Astereae (*Baccharis rufescens*, *B. tridentata*), Eupatorieae (*Eupatorium conyzoides*, *E. glaziovii*, *Symphiopappus* aff. *decussatus*), Heliantheae (*Wulffia baccata*), Mutisieae (*Trixis antimenorrhoea*, *T. divaricata*) e Senecioneae (*Senecio brasiliensis*). Idioblastos são observados em *Gochnatia polymorpha* (tribo Mutisieae) e *Piptocarpha macropoda* (tribo Vernonieae). Os hidatódios estão ausentes somente em *P. macropoda* e presentes nas outras 11 espécies. Foram registrados 5 diferentes tipos de tricomas em 11 das 12 espécies estudadas. Apenas *S. brasiliensis* não apresenta tricomas. Este levantamento, acrescido dos dados de literatura, confirma o valor diagnóstico e um possível significado taxonômico destas estruturas para a família nos diferentes níveis hierárquicos estudados (ao nível de espécie, gênero e/ou tribo).

## SUMMARY

A survey of the secretory structures present in leaves was made for 12 forest species of Asteraceae from Atibaia (SP). In this survey, ducts, idioblasts, hydathodes and some types of trichomes were found. Ducts occur in species belonging to the tribes Astereae (*Baccharis rufescens*, *B. tridentata*), Eupatorieae (*Eupatorium conyzoides*, *E. glaziovii*, *Symphiopappus* aff. *decussatus*), Heliantheae (*Wulffia baccata*), Mutisieae (*Trixis antimenorrhoea*, *T. divaricata*) and Senecioneae (*Senecio brasiliensis*). Idioblasts are evident in *Gochnatia polymorpha* (tribe Mutisieae) and *Piptocarpha macropoda* (tribe Vernonieae). The hydathodes are only absent in *P. macropoda* and present in the 11 remaining species. Different types of trichomes were found in 11 of the 12 species studied. Only *S. brasiliensis* had no trichomes. The data from the present survey, added to that from the literature, confirm the diagnostic value of these structures and suggests their taxonomic significance for the Asteraceae at different hierarchic levels (species, genus and/or tribal levels).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHUTTI, M.H.C. 1978. Aspectos morfológicos e anatômicos dos sistemas aéreo e subterrâneo e o óleo essencial das folhas de *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker (Compositae). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ALENCASTRO, F.M.M. de 1973. Contribuição ao estudo da anatomia foliar das Vernônias do Brasil I- *Vernonia oppositifolia* Less.. Arch. jard. bot. Rio de J. 19:109-123.
- ANDERSON, L.C. & CREECH, J.B. 1975. Comparative leaf anatomy of *Solidago* and related Asteraceae. Amer. J. Bot. 62:486-493.
- ASCENSÃO, L. & PAIS, M. S. S. 1987. Glandular trichomes of *Artemisia campestris* (ssp. *maritima*) : ontogeny and histochemistry of the secretory product. Bot. Gaz. 148:221-227.
- ASCENSÃO, L. & PAIS, M. S. 1988. Ultrastructure and histochemistry of secretory ducts in *Artemisia campestris* ssp. *maritima* (Compositae). Nord. J. Bot. 8:283-292.
- BAAS, P. & GREGORY, M. 1985. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells. Isr. J. Bot. 34:167-186.

- BARROSO, G.M. 1950. Considerações sobre o gênero *Eupatorium* L..  
Arch. jard. bot. Rio de J. 10:13-116.
- BARROSO, G.M. 1976. Compositae - subtribo Baccharidinae Hoffmann -  
Estudo das espécies ocorrentes no Brasil. Rodriguesia XXVIII  
40:3-273.
- BARROSO, G.M.; PEIXOTO, A.L.; COSTA, C.G.; ICHASO, C.L.F.;  
GUIMARÃES, E.F. & LIMA, A.C. de 1986. Sistemática de  
Angiospermas do Brasil, v. 3., Impr. Univ. da Universidade  
Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- BENTHAM, G. 1873. Compositae. In: Genera Plantarum. (G. Bentham &  
J. D. Hooker, eds.), v. 2, L. Reeve & Co., London, p. 163-533.
- BERLYN, G. P. & MIKSCHE, J. P. 1976. Botanical microtechnique and  
cytochemistry. The Iowa State University Press, Ames.
- BONNER, J. & GALSTON, A.W. 1947. The physiology and biochemistry  
of rubber formation in plants. Bot. Rev. 13:543-596.
- BREMER, K. 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae.  
Cladistics 3:210-253.
- CABRERA, A.L. 1971. Revision del genero *Gochnatia* (Compositae).  
Extrato Rev. Mus. de La Plata .Secc. Bot. 12:1-160.

- CARLQUIST, S. 1957. Leaf anatomy and ontogeny in *Argyroxiphium* and *Wilkesia* (Compositae). Amer. J. Bot. 44:696-705.
- CARLQUIST, S. 1958a. Anatomy of Guayana Mutisieae. Part. II. Mem. N. Y. bot. Gdn. 10:157-184.
- CARLQUIST, S. 1958b. Structure and ontogeny of glandular trichomes of *Madinae* (Compositae). Amer. J. Bot. 45:675-682.
- CARLQUIST, S. 1959a. The leaf of *Calycadenia* and its glandular appendages. Amer. J. Bot. 46:70-80.
- CARLQUIST, S. 1959b. Glandular structure of *Holocarpha* and their ontogeny. Amer. J. Bot. 46:300-308.
- CARLQUIST, S. 1976. Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. Aliso 8:465-492.
- CASTRO, M. de M. 1987. Estruturas secretoras em folhas de espécies da família Asteraceae: aspectos estruturais e histoquímicos. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CLARO, S.M.C.A. 1991. Levantamento de tipos de estruturas secretoras em folhas de espécies da família Asteraceae de uma vegetação de restinga. Resumos XLII Congresso Nacional de Botânica, Goiânia, p. 68.

- COUTINHO, L. M. 1962. Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. Bot. Fac. Filos. Ciênc. S. Paulo, ser. Bot. 18:5-219.
- CRONQUIST, A. 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. Am. Midl. Nat. 53:478-511.
- CRONQUIST, A. 1977. The compositae revisited. Brittonia 29:137-153.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- CROTEAU, R. & JOHNSON, M.A. 1984. Biosynthesis of terpenoids in glandular trichomes. In: Biology and chemistry of plant trichomes, (E.Rodriguez, P.L. Healey & I. Mehta, eds.), Plenum Press, New York, p.133-185.
- CURTIS, J.D. & LERSTEN, N.R. 1986. Development of bicellular foliar secretory cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). Amer. J. Bot. 73:79-86.
- CURTIS, J.D. & LERSTEN, N. R. 1990. Oil reservoirs in stem, rhizome, and root of *Solidago canadensis* (Asteraceae, tribe Astereae). Nord. J. Bot. 10:443-449.
- CURTIS, L.R. 1943. Deleterious effects of guttated fluids on foliage. Amer. J. Bot. 30:778-781.

- CUTTER, E. G. 1978. Plant anatomy. Part I: Cells and tissues. 2<sup>nd</sup> ed., Edward Arnold, London.
- DAHLGREN, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. Nod. J. Bot. 3:119-149.
- EHLERINGER, J. 1984. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in desert plants. In: Biology and chemistry of plant trichomes. (E. Rodriguez, P.L. Healey & I. Mehta, eds.), Plenum Press, New York, p.113- 132.
- ELIAS, T. S. & GELBAND, H. 1977. Morphology, anatomy and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). Bot. Gaz. 138:206-212.
- ESAU, K. 1965. Plant anatomy. John Wiley & Sons Inc., New York.
- ESAU, K. 1977. Anatomy of seed plants. 2<sup>nd</sup> ed., John Wiley & Sons Inc., New York.
- FAHN, A. 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press Inc., London.
- FAHN, A. 1982. Plant anatomy. 3<sup>rd</sup> ed., Pergamon Press, Oxford.
- FAHN, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. New Phytol. 108:229-257.

- FUEYO, G.M. del 1986. Ontogenia de las glandulas foliares e involucrales de *Tagetes minuta* (Compositae). Bol. Soc. argent. Bot. 24:403-410.
- GERLACH, G. 1969. Botanische Mikrotechnik, eine Einfuhrung. Gorg Thieme, Stuttgart.
- GREGORY, M. & BAAS, P. 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. Isr. J. Bot. 38:125-174.
- GROMBONE, M.T.; BERNACCI, L.C.; MEIRA NETO, J.A.A.; TAMASHIRO, J.Y. & LEITÃO FILHO, H. de F. 1990. Estrutura fitossociológica da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grotta Funda (Atibaia - Estado de São Paulo). Acta Bot. Bras. 4(2), in press.
- GROTTA, A. de S. 1945. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Spilanthes acmella* L. Compositae. An. Fac. Farm. Odont. Univ. S. Paulo 4:130-164.
- GROTTA, A. de S. 1960. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Achyrocline satureoides* DC. Compositae. An. Fac. Farm. Odont. Univ. S. Paulo 17:1-16.
- HANDRO, W.; CAMPOS, J.F.B. de M. & OLIVEIRA, Z.M. de 1970. Sôbre a anatomia foliar de algumas Compostas dos campos rupestres. Ciênc. e Cult. 22:107-126.



- HARBORNE, J. B. 1977. Flavonoid profiles in the Compositae. In: The biology and chemistry of the Compositae. (V. H. Heywood, J. B. Harborne & B. L. Turner, eds.), vol.1, Academic Press Inc., London, p. 359-384.
- HEALEY, P.L.; MEHTA, I.J. & WESTERLING, K.E. 1986. Leaf trichomes of some *Parthenium* species. Amer. J. Bot. 73:1093-1099.
- HERZ, W. 1977. Sesquiterpene lactones in the Compositae. In: The biology and chemistry of the Compositae. (V. H. Heywood, J. B. Harborne & B. L. Turner, eds.), vol.1, Academic Press Inc., London, p. 337-357.
- HEYWOOD, V.H.; HARBORNE, J.B. & TURNER, B.L. 1977. The biology and chemistry of the Compositae. 2v., Academic Press Inc., London.
- HILLSON, C.J. 1979. Leaf development in *Senecio rowleyanus* (Compositae). Amer. J. Bot. 66:59-63.
- HOEHNE, W.; GROTTA, A.S. & SCAVONE, O. 1952. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Calea pinnatifida* Banks. An. Fac. Farm. Odont. Univ. S. Paulo 10:9-33.
- INOUYE, D. & TAYLOR JR., O.R. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Helianthella quinquenervis*. Ecology 60: 1-7.

- JANSEN, R.K.; MICHAELS, H.J. & PALMER, J.D. 1991. Phylogeny and character evolution in the Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site mapping. Syst. Bot. 16:98-115.
- JEFFREY, C. 1978. Asterales. Compositae. In: Flowering plants of the world. (V. H. Heywood ed.) Oxford University Press, Oxford, p. 263-268.
- JENSEN, W.A. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- JOEL, D. M. & FAHN, A. 1980. Ultrastructure of the resin ducts of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). 3. Secretion of the protein-polysaccharide mucilage in the fruit. Ann. Bot. 46:785-790.
- JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York.
- JOSEPH, J.P.; SHAH, J.J. & INAMDAR, J.A. 1988. Distribution, development and structure of resin ducts in guayule (*Parthenium argentatum* Gray). Ann. Bot. 61:377-387.
- KELSEY, R.G. & SHAFIZADEH, F. 1980. Glandular trichomes and sesquiterpene lactones of *Artemisia nova* (Asteraceae). Biochem. Syst. Ecol. 8:371-377.

- KELSEY, R.G.; REYNOLDS, G.W. & RODRIGUEZ, E. 1984. The chemistry of biologically active constituents secreted and stored in plant glandular trichomes. In: Biology and chemistry of plant trichomes, (E. Rodriguez, P.L. Healey & I. Mehta, eds), Plenum Press, New York, p. 133-241.
- KEPPLER, B. & KAUFMANN, M.R. 1966. Removal of salt from xylem sap by leaves and stems of guttating plants. Plant Physiol. 41:1743-1747.
- LEITÃO FILHO, H. de F. 1972. Contribuição ao conhecimento taxonômico da tribo Vernoniaceae no Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1982. Hydathodes in *Physocarpus* (Rosaceae: Spiraeoideae). Can. J. Bot. 60:850-855.
- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. Bot. Gaz. 146 :106-114.
- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1986. Tubular cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). Amer. J. Bot. 73:1016-1021.
- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1987. Internal secretory spaces in Asteraceae. A review and original observations on *Conyza canadensis* (Tribe Astereae). La Cellule. 74:179-196.

- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1988. Secretory reservoirs (ducts) of two kinds in giant ragweed (*Ambrosia trifida*; Asteraceae). Amer. J. Bot. 75:1313-1323.
- LERSTEN, N.R. & CURTIS, J.D. 1989 . Foliar oil reservoir anatomy and distribution in *Solidago canadensis* (Asteraceae, tribe Astereae). Nord. J. Bot. 9:281-287.
- LERSTEN, N.R. & PETERSON, W.H. 1974. Anatomy of hydathodes and pigment disks in leaves of *Ficus diversifolia* (Moraceae). Bot. J. Linn. Soc. 68:109-113.
- LEVIN, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. The Quarterly Review of Biology 48:3-15.
- LÜTTGE, U. 1971. Structure and function of plant glands. Annu. Rev. Pl. Physiol. 22:23-44.
- LÜTTGE, U. & PITMAN, M. G. 1976. Elimination processes by glands. 5.1. General introduction. In: Encyclopedia of Plant Physiology, N. S. vol. 2. Transport in plants II. Part. B. Tissues and Organs (U. Lüttge & M. G. Pitman, eds.), Springer-Verlag, Berlin, New York, p. 222-224.
- MAKSYMOWYCH, R. & LEDBETTER, M. C. 1987. Fine structure of epithelial canal cells in petioles of *Xanthium pennsylvanicum*. Amer. J. Bot. 74:65-73.

- MAKSYMOWYCH, R. & MAKSYMOWYCH, A.B. 1982. Petiole development and xylem differentiation in *Xanthium* represented by the plastochron index. Amer. J. Bot. 69:23-30.
- MARGARIS, N.; KOEDAM, A. & VOKOU, D. 1982. Aromatic plants: basic and applied aspects. World crops: production, utilization and description. v. 7, Martinus Nijhoff Publishers, The Hague.
- MAUSETH, J. D. 1978. The structure and development of an unusual type of articulated laticifer in *Mammillaria* (Cactaceae). Amer. J. Bot. 65:415-420.
- MEIRA NETO, J. A. A.; BERNACCI, L. C.; GROMBONE, M. T.; TAMASHIRO, J. Y. & LEITÃO FILHO, H. DE F. 1989. Composição florística da floresta semidecídua de altitude do Parque Municipal da Grota Funda (Atibaia-Estado de São Paulo). Acta bot. bras. 3:51-74.
- METCALFE, C. R. 1983. Secretory structures: cells, cavities and canals in leaves and stems. Laticifers and latex. In: Anatomy of the Dicotyledons. Wood, structure and conclusion of the general introduction, (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.), 2<sup>nd</sup> ed., v.2, Clarendon Press, Oxford, p. 64-97.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. 2v., Clarendon Press, Oxford.

- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1979. Anatomy of the Dicotyledons. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. 2<sup>nd</sup> ed., v.1, Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1983. Anatomy of the Dicotyledons. Wood, structure and conclusion of the general introduction. 2<sup>nd</sup> ed., v.2, Clarendon Press, Oxford.
- MONTEIRO, W. R. 1986. Estruturas secretoras da folha de *Porophyllum lanceolatum* DC. (Asteraceae): estudos morfológicos, histoquímicos e ultra-estruturais. Tese de Livre-docência. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MONTEIRO, W. R.; GIULIETTI, A. M.; MAZZONI, S. C. & CASTRO, M. DE M. 1979. Hairs on reproductive organs of some Eriocaulaceae and their taxonomic significance. Bol. Botânica, Univ. S. Paulo 7:43-59.
- MORRETES, B. L. de 1980. Contribuição ao conhecimento da anatomia ecológica de plantas do cerrado de Emas - SP e da caatinga Amazônica do km 62 da rodovia BR 174. Tese de Livre-docência. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MULLER, J. 1981. Fossil pollen record of extant angiosperms. Bot. Rev. 47:1-142.

- PANIZZA, S. & GROTTA, A. de S. 1965. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Solidago microglossa* DC. Compositae. Rev. Fac. Farm. Bioquím. S. Paulo 3:27-50.
- PAVIANI, T.I. 1972. Estudos morfológicos e anatômicos de *Brasilia sickii* G.M. Barroso: I. Rev. Brasil. Biol. 32:451-472.
- PERRIN, A. 1970. Diversité des formes d'accumulation de la phytoferritine dans les cellules constituant l'épithème des hydathodes de *Taraxacum officinale* Weber et *Saxifraga aizoon* Jacq.. Planta 93:71-91.
- PERRIN, A. 1971. Présence de "cellules de transfert" au sein de l'épithème de quelques hydathodes. Z. Pflanzenphysiol. 65:39-51.
- PERRIN, A. 1972. Organisation et nature de l'inclusion cristalline des organites du type "crystal-containing body" rencontrés dans les cellules de l'épithème des hydathodes de *Cichorium intybus* L.. Protoplasma 74:213-225.
- PYYKKO, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. Ann. Bot. Fenn. 3:453-622.
- RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Gard. 61:539-671.

- RÊGO, T. de J.A.S. 1977. Contribuição ao reconhecimento morfológico e anatômico de *Tagetes minuta* L. Tese de Livre-docência. Faculdade de Farmácia, Fundação Unversidade do Maranhão, São Luiz.
- ROBINSON, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). Smithsonian Contrib. Bot. 51:1-102.
- ROBINSON, H. 1983. A generic review of the Liabeae (Asteraceae). Smithsonian Contrib. Bot. 51:1-69.
- ROBINSON, H. & KING, R. M. 1977. Eupatorieae - systematic review. In: The biology and chemistry of the Compositae. (V. H. Heywood, J. B. Harborne & B. L. Turner, eds.), vol.1, Academic Press Inc., London, p. 437-485.
- ROCHA, S. 1975. Contribuição à anatomia foliar do gênero *Vernonia* - Compositae. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ROTH, I. 1973. Anatomia de las hojas de plantas de los páramos venezolanos 2. *Espeletia* (Compositae). Acta Bot. Venez. 8:281-310.
- ROTH, I. 1974. Anatomia de las hojas de plantas de los páramos venezolanos. 1. *Hinterhubera imbricata* (Compositae). Acta Bot. Venez. 9:381-398.



SAJO, M. das S. 1982. Estudo dos órgãos vegetativos de espécies de Vernonia Screb. (Compositae) da Serra do Cipó (MG). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

SANCHEZ, E.; ARRIAGA, M.O. & PANARELLO, H.O. 1986. El síndrome de "Kranz" en Asteraceae de la Flora Argentina. Bol. Soc. argent. Bot. 24:249-259.

SCATENA, V.L. 1983. Estudo morfo-anatômico de plântulas e de órgãos vegetativos aéreos e ensaio farmacológico de Vernonia polyanthes Less. (Compositae). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências de Rio Claro. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Rio Claro.

SCHNEPF, E. 1969. Über den feinaufbau von oldrüsen III. Die Otolgange von *Solidago canadensis* und die Exkretschlauche von *Arctium lappa*. Protoplasma 67:205-212.

SCHNEPF, E. 1974. Gland cells. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure, (A. W. Robards, ed.), McGraw-Hill Book Co. Ltd., Maidenhead, p. 331-357.

SILVA, J.B. da & GROTTA, A. de S. 1971. Anatomia da folha e óleo essencial de *Baccharis retusa* DC., Compositae. Rev. Farm. Bioquím. Univ. S. Paulo 9: 321-326.

- SMITH, F. H. & SMITH, E. C. 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. Amer. J. Bot. 29:464-471.
- SOLEREDER, H. 1908. Systematic anatomy of the Dicotyledons. A handbook for laboratories of pure and applied Botany. Translated by L. A. Boodle & F. G. Fritsch, 2v., Clarendon Press, Oxford.
- STEBBINS, G.L. 1977. Developmental and comparative anatomy of the Compositae. In: The biology and chemistry of the Compositae. (V.H. Heywood, J.B. Harborne & B.L. Turner, eds.), v. 1, Academic Press Inc., London, p. 92-109.
- THEOBALD, W.L.; KRAHULIK, J.L. & ROLLINS, R.C. 1979. Trichome description and classification. In: Anatomy of the Dicotyledons. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. (C.R. Metcalfe & L. Chalk, eds.), 2<sup>nd</sup> ed., v.1, Clarendon Press, Oxford, p. 40-53.
- THORNE, R. F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. Nord. J. Bot. 3:85-117.
- TURNER, B.L. 1977. Fossil history and geography. In: The biology and chemistry of the Compositae. (V.H. Heywood, J.B. Harborne & B.L. Turner, eds.), vol.1, Academic Press Inc., London, p. 21-39.

- VERMEER, J. & PETERSON, R. L. 1979. Glandular trichomes on the inflorescence of *Chrysanthemum morifolium* cv. Dramatic (Compositae). II Ultrastructure and histochemistry. Can. J. Bot. 57:714-729.
- WAGENITZ, G. 1976. Systematics and phylogeny of the Compositae (Asteraceae). Pl. Syst. Evol. 125:29-46.
- WAGNER, H. 1977. Pharmaceutical and economic uses of the Compositae. In: The biology and chemistry of the Compositae, (V. H. Heywood, J. B. Harborne & B. L. Turner, eds.), v.1, Academic Press Inc., London, p. 411-435.
- WERKER, E. & FAHN, A. 1981. Secretory hairs of *Inula viscosa* (L.) Ait.- development, ultrastructure and secretion. Bot. Gaz. 142:461-476.
- WERKER, E. & FAHN, A. 1982. *Inula* hairs - structure, ultrastructure and secretion. In: Aromatic plants: basic and applied aspects. World crops: production, utilization and description. (N. Margaris, A. Koedam & D. Vokou, eds.), v. 7, Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, p.25-37.
- WITTLER, G. H. & MAUSETH, J. D. 1984 a. The ultrastructure of developing latex ducts in *Mammillaria heyderi* (Cactaceae). Amer. J. Bot. 71:100-110.

- WITTLER, G. H. & MAUSETH, J. D. 1984 b. Schizogeny and ultrastructure of developing latex ducts in *Mammillaria guerrerensis* (Cactaceae). Amer. J. Bot. 71:1128-1138.
- WOOD, D. 1970. The role of marginal hydathodes in foliar water absorption. Trans. Bot. Soc. Edinb. 41:61-64.