

CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DE *Passiflora alata*, Passifloraceae

MORPHO-ANATOMICAL CHARACTERIZATION OF EXTRAFLORAL NECTARIES IN *Passiflora alata*, Passifloraceae

KARINY CARI NASCIMENTO^{1*}, JOSÉ FELINTO BARBOSA²

1. Aluna de Graduação em Biologia da Faculdade Ingá- Uningá. Maringá-PARANÁ; 2. Professor da Faculdade Ingá – Uningá Maringá – PARANÁ;

* Rodovia PR 317, Saída para Astorga, Maringá, Paraná, Brasil. CEP: 87035-510. karinycari@hotmail.com

Recebido em 18/08/2014. Aceito para publicação em 08/09/2014

RESUMO

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas produtoras de néctar externas a flor, podendo estar distribuídos sobre várias partes da planta. O néctar é atrativo a diversos artrópodes, principalmente formigas, os quais protegem a planta contra ação de herbívoros. Os NEFs são encontrados em representantes de mais de 90 famílias de plantas, entre essas a Passifloraceae. Esse estudo trata da descrição morfoanatômica dos NEFs de *Passiflora alata* (maracujá doce), incluindo sua macroscopia e composição tecidual. Para o estudo foram coletadas 20 amostras de NEFs peciolares de *P. alata*, sendo fixados em solução de FAA e encaminhados ao processamento histotécnico para cortes na espessura de 14 µm e coloração com safranina, fast green e PAS. Também foram realizados cortes e colorações a fresco para a detecção do amido pelo lugol. Microscopicamente constatou-se uma epiderme multisseriada recobrimdo o fundo dos NEFs, seguida por várias camadas celulares do parênquima nectarífero responsável pela secreção de néctar, além do tecido vascular que apresenta abundância de células do floema, sendo que o tecido xilemático perdura somente até o parênquima subnectarífero, ou seja, não adentra a área principal de produção do néctar.

PALAVRAS-CHAVE: Estrutura secretora, floema, néctar, maracujá.

ABSTRACT

Extrafloral nectaries (EFN) are nectar glands external to flower, which may be distributed over various plant parts. The nectar is attractive to many arthropods, especially ants, which protect the plant against herbivores. The EFN are found in representatives of more than 90 families of plants, among these is the Passifloraceae. This study deals with the morphological and anatomical description of *Passiflora alata* EFN, including its macroscopic and tissue composition. For this study 20 samples of EFN were collected in petiole of *P. alata*, and were fixed in FAA solution and forwarded to histotechnical processing for cuts in thickness of 14 µm and stained with safranin, fast green and PAS. It was also performed cuts and staining with unfixed materials testing for the presence of

starch, using Lugol. Histologically it was observed a multiseriate epidermis covering the bottom of EFN, it was followed by several cell layers of nectariferous parenchyma which is responsible for secretion of nectar, further is the vascular tissue which has plenty of phloem cells, and the xylem tissue lasts only until the subnectary parenchyma, in other words, no enters the main area of production of nectar.

KEYWORDS: Secretory structure, phloem, nectar, passion fruit.

1. INTRODUÇÃO

Plantas, devido a sua natureza sésil, apresentam diversas estratégias de reprodução e defesa que as permitem sobreviver no ambiente, sendo muitas dessas adquiridas por meio da coevolução. A defesa contra herbivoria, que pode ser considerada um fator limitante para abundância e mesmo para a distribuição das plantas¹, é de grande importância, especialmente em regiões tropicais, onde ocorre maior herbivoria, e em consequência maior número de plantas com defesas e relações coevolutivas². Dentre a grande variedade de estratégias defensivas contra herbívoros podem ser identificados os métodos de defesa indiretos, nos quais as plantas podem recrutar inimigos naturais de seus herbívoros, como predadores e parasitoides, oferecendo-lhes alguma recompensa^{3,4,5,6,7}.

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas produtoras de néctar externas as flores e podem estar dispostos sobre várias partes da planta^{8,9}, e apresentar diferentes formatos e colorações^{10,11}. O néctar produzido é atrativo para diversos artrópodes predadores, usualmente formigas^{5,12,13,14}, que protegem a planta contra ação de herbívoros^{4,15,16,17}. Essa proteção decorre do ataque e/ou remoção dos ovos e jovens larvas do herbívoro^{18,19,20}, sendo esse comportamento agressivo resultado de um hábito

territorialista das formigas desencadeado pela presença de outro inseto perto do seu local de forrageamento¹⁰.

A interação entre plantas e formigas é denominada mirmecofilia^{21,22,23}, sendo que plantas mirmecófitas podem oferecer além de alimento, abrigo ou locais para nidificação de seu exército protetor^{24,25}. Plantas com NEFs predominam em locais onde formigas são abundantes²⁶, sendo que as condições tropicais são muito favoráveis ao desenvolvimento de formigas, as quais são um dos grupos de maior sucesso, sobretudo devido ao seu comportamento social e seus incríveis sistemas de comunicação que as permitem recrutar companheiras e defender recursos com eficiência²³.

Entretanto, essa defesa gera custos, o que causa um grande impasse para a planta, já que as formigas são atraídas pela grande abundância de néctar extrafloral e para aumentar essa proteção é necessário aumentar a taxa de secreção. Os custos desse mecanismo incluem localização dos nectários, atração de insetos, recompensa, e ainda despesas com espécies exploracionistas que não exercem nenhum efeito protetor²¹. A secreção de néctar requer energia metabólica, sendo o néctar uma substância com muitos compostos, principalmente glicose, frutose, sacarose e traços de aminoácidos^{27,28}, sendo as hexoses as moléculas predominantes^{29,30,31}. O período de secreção de néctar é afetado por diversos fatores, tanto externos quanto internos³², além da existência de variações espécie-específicas^{26,29,33}. Essa secreção pode ser induzida por herbivoria, ferimento mecânico ou mesmo coincidir com a oviposição do herbívoro e a presença de larvas jovens^{18,34}.

O néctar extrafloral é produzido em mais de 90 famílias de plantas em todo mundo³⁵. Uma dessas é a família Passifloraceae, a qual compreende 19 gêneros, totalizando aproximadamente 530 espécies, sendo que apenas alguns desses gêneros apresentam plantas com NEFs^{36,37}. Plantas dessa família são facilmente reconhecidas pelo hábito escandente, caule robusto de aspecto quadrangular e ângulos alados; folhas alternas com gavinhas axilares, pecíolo geralmente com glândulas e flores características^{38,39}. *Passiflora alata*, o maracujá doce, é uma espécie que possui ampla distribuição no Brasil, sendo comum na Mata atlântica, sobretudo na periferia de matas úmidas em altitudes baixas, e em fragmentos florestais perto da costa^{3,40}. Diferentes espécies de *Passiflora* são empregadas na produção de fitoterápicos⁴¹, sendo que *P. alata* é a mais empregada no Brasil³⁷. Essas plantas não só possuem grande importância econômica devido à apreciação do seu fruto, como também ecológica exibindo intrincadas relações coevolutivas, como sua defesa mediada pelos NEFs.

Diante do exposto, o objetivo desse trabalho é caracterizar morfoanatômica a estrutura de NEFs ocorrentes no pecíolo de *P. alata*, onde se espera encontrar maior abundância de células do floema próximo ao te-

cido secretor, corroborando com os trabalhos que mostram o alto valor nutritivo do néctar produzido e a consideração desses nectários como importantes drenos de fotoassimilados.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Foram coletadas 20 amostras de NEFs ocorrentes nos pecíolos de cinco indivíduos de *P. alata*. Macroscopicamente, os NEFs foram documentados e caracterizados quanto a sua forma e tamanho. Para análise microscópica os pecíolos foram encaminhados ao processamento histotécnico que consistiu na fixação com solução de FAA (solução de formaldeído, ácido acético glacial e álcool) e nas várias etapas até a inclusão do material em blocos de parafina histológica. Após solidificados, os blocos de parafina contendo os pecíolos e NEFs foram cortados longitudinalmente em micrótomo na espessura de 14 µm. Para a coloração foram utilizados: safranina, fastgreen, PAS e lugol. A safranina reage com lignina produzindo tons avermelhados, sendo empregada no estudo de paredes secundárias lignificadas. O fastgreen identifica as paredes celulósicas. O PAS reage positivamente com todos os polissacarídeos complexos, e o lugol possui afinidade limitada a amiloplastos.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

MACROSCOPIA

Morfologia

Os NEFs de *P. alata* consistem macroscopicamente em uma estrutura notável, de coloração esverdeada, bastante adornada com forma semelhante a uma taça de fundo crateriforme circundado por bordas salientes, este contorno possibilita maior acúmulo de néctar e proteção contra a evaporação (figura 1). Os NEFs podem ser divididos em cinco tipos morfológicos: NEFs em forma de botão, NEFs em forma de talo, NEFs em forma de cova, NEFs em forma de poro embutido e NEFs em forma de copo³⁶. No entanto, outras classificações agrupam estas estruturas em classes diferentes, sendo essas: NEFs achatados, NEFs como escala, NEFs disformes, NEFs em cova e NEFs elevados. O último das duas classificações corresponde aos NEFs observados na espécie estudada, sendo que as duas podem ser consideradas corretas⁴². Estes NEFs são considerados os mais especializados, e consistem anatomicamente em arcabouços formados por uma protuberância de parênquima glandular que eleva a epiderme de revestimento ocorrendo a formação de uma concavidade⁴³. Glândulas maiores, com formas mais complexas secretam mais néctar; exibindo maior velocidade no fluxo do mesmo^{28, 44}. Isso pode denotar que plantas com essas estruturas demandam maiores investimentos para sua manutenção.

Disposição

A disposição dos NEFs é bastante característica, estes se apresentam em dois pares, dois a cada lado do pecíolo, geralmente com tamanhos distintos que variaram de 0,5 a 0,8 cm (figura 1.). Verificou-se NEFs não bem diferenciados principalmente nas partes jovens da planta, indicando relação de proteção a esses locais, como já observado em outros trabalhos^{34,36}. Considerando que os herbívoros preferem folhas jovens^{10,45}, a estratégia é bem eficiente e a presença de NEFs nessas regiões deve contribuir na diminuição da taxa de herbivoria.

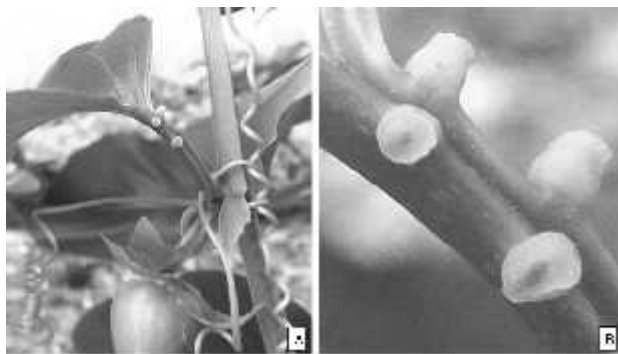


Figura 1. Nectários extraflorais de *P. alata*. A. Padrão de disposição no pecíolo. B. Nectários em detalhe, onde se observa a elevação da borda e a cavidade formada, evidenciando seu formato de taça.

MICROSCOPIA

Epiderme

A análise microscópica dos NEFs revelou tecidos distintos com características particulares. Observou-se uma epiderme estratificada, constituída por duas camadas de células colunares sobrepostas (figura 2). Devido à semelhança com a conformação do parênquima paliçádico constituinte do mesófilo é comum o uso do termo epiderme em paliçada para designar esse arranjo estrutural incomum^{27,46}.



Figura 2. Cortes microscópicos do nectário extrafloral de *P. alata*. A. Visão geral, no aumento de 40x, da estrutura microscópica do nectário extrafloral. B. detalhe, no aumento de 100x, da epiderme estratificada. C. Detalhe (seta) de célula do floema que adentra o parênquima nectarífero e chega próximo a epiderme secretora.

A estratificação da epiderme se restringe ao fundo da

taça, sendo que nas bordas a mesma apresenta-se unisseriada, característica de um tecido comum de revestimento, que é contínua com a epiderme do pecíolo. A estratificação da epiderme neste local é resultado de divisões periclinais; sendo que esta representa a epiderme secretora^{27,42,47}. Tal denominação decorre da participação desta epiderme em uma das muitas hipóteses de liberação do néctar, que pode envolver ruptura da cutícula, onde o néctar se acumula abaixo da mesma ou ação estomática, na qual o néctar flui através de estômatos modificados entre outras⁴⁶.

Parênquima

O tecido parenquimático também exibiu variações. Quando verificado sob as áreas de epiderme comum de revestimento, esse tecido mantém seu aspecto usual, no entanto, o parênquima subjacente à epiderme secretora é bastante singular sendo constituído por células com paredes delgadas, tamanho diminuto, disformes, compactamente arranjadas e com o citoplasma intensamente corado em tom rosado, sendo este um tecido especializado na secreção de néctar extrafloral (figura 3). O tecido em que o néctar é produzido é denominado de nectarífero⁴⁸. Como o parênquima assume tal função diz-se parênquima nectarífero^{49,50}. As células disformes características desse tecido são resultado das divisões em diferentes planos das células do meristema fundamental⁴⁶. O parênquima nectarífero possui seis a dez camadas de células localizadas imediatamente abaixo da epiderme secretora até próximo à zona vascular (figura 3)^{50,51}. Também pode se observar duas zonas nítidas nesse tecido, uma localizada sob a epiderme e uma região interna constituída por células maiores, caracterizadas pela presença de grandes idioblastos⁴⁶, além de outros autores proporem a mesma classificação, incluindo ainda uma terceira zona, a vascular composta por xilema e floema⁵⁰.

As células do parênquima nectarífero aumentam de tamanho à medida que se aproximam das terminações vasculares do xilema, caracterizando o início da segunda zona, sendo esta constituída pelo parênquima subnectarífero, diferenciado por suas células com citoplasma tênue, núcleo relativamente menor, sendo o espaço citoplasmático muitas vezes ocupado por cristais de oxalato de cálcio e drusas, que são típicos da família Passifloraceae (figura 4). Observa-se, ainda no parênquima subnectarífero, a presença de células grandes com extremidades acuminadas e intensa coloração avermelhada quando coradas com safranina e fast green, caracterizando idioblastos com mucilagem⁴⁶, enquanto aquelas células que apresentam as drusas são idioblastos cristíferos⁵². Os idioblastos parecem estar relacionados com o aumento da capacidade secretora do NEF melhorando assim sua longevidade⁴⁶, ou, segundo outros autores, estão associados com a eliminação do excesso de cálcio

citossólico, comum no floema e adjacências de tecidos secretores⁵³. Os idioblastos mucilaginosos possuem o citoplasma dotado de grânulos semelhantes à amiloplastos, sendo que a coloração com PAS comprova a presença dos mesmos (figura 4), no entanto, este resultado pode ser acarretado por polissacarídeos diferentes do amido, pois o teste com lugol, identificador de amido, apresentou reação negativa. A mucilagem dos idioblastos é composta principalmente de polissacarídeos ácidos e neutros, além de substâncias fenólicas^{52,54}. Contudo, a presença de substâncias no protoplasto das células constituintes do nectário não implica necessariamente que estas façam parte do exudato, mas sim que desempenhem diferentes funções ecofisiológicas.

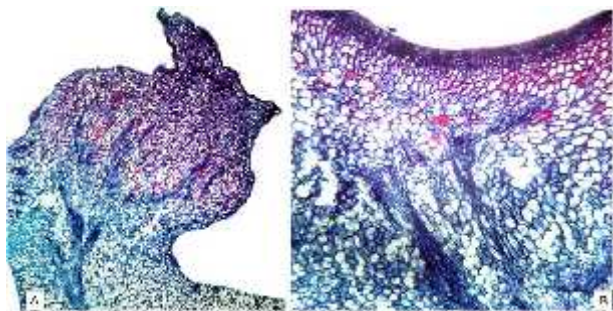


Figura 3. Distribuição dos elementos vasculares no nectário extrafloral de *P. alata*. A. ramificação e distribuição dos vasos condutores do pecíolo até o parênquima nectarífero (40x). B. Detalhe, no aumento de 100x, da terminação dos vasos do xilema que coincide com o início do parênquima nectarífero.

Tecidos vasculares

A vascularização dos NEFs se dá por abundantes feixes vasculares que partem do pecíolo e são compostos por floema e xilema que se ramificam em toda extensão do tecido secretor (figura 3). No entanto, somente as células características do floema são observadas penetrando o parênquima nectarífero (figura 2), isso pode indicar altas quantidades de açúcares encontradas na secreção dos NEFs dessa espécie. Essa prevalência decorre das grandes exigências de açúcares para produção de néctar²⁸. Verificou-se que em *P. alata* os vasos xilemáticos perduram até o parênquima subnectarífero, estando ausentes no tecido secretor propriamente dito, tais características podem ser de grande importância na diferenciação de nectários e hidatódios os quais são morfológicamente similares, mas fisiologicamente distintos. A principal diferença entre nectários e hidatódios está na prevalência vascular, isto porque a maioria dos nectários são vascularizados unicamente por floema, enquanto que os hidatódios apresentam riqueza de células do xilema, consequentemente, hidatódios secretam água e não néctar⁵⁵. Outro padrão condizente com as informações supracitadas foi que os vasos do floema não foram avistados estabelecendo contato direto com as células da epiderme, mas terminaram próximos a estas (figura 2), nesse sentido a abundância de células do floema indica a

possibilidade de grandes custos energéticos na manutenção desta estrutura secretora de defesa.

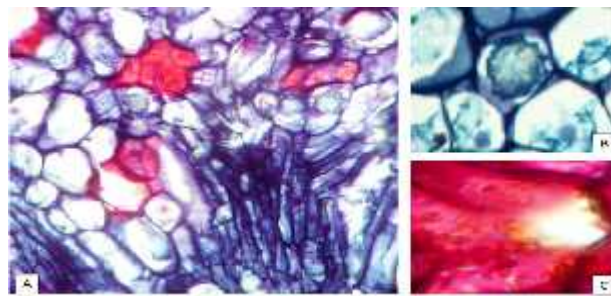


Figura 4. Idioblastos com mucilagem e cristais. A. terminação vascular do xilema que coincide com o tecido secretor, notar presença de idioblastos. B. Detalhe, no aumento de 400x de idioblastos cristalíferos com drusas. C. Idioblastos com mucilagem corados com PAS para identificação de açúcares complexos (400x).

4. CONCLUSÃO

Os NEFs de *P. alata* possuem morfologia e composição tecidual particulares para a produção do néctar extrafloral. A grande prevalência de células do floema e a ausência de células do xilema próximo à região secretora indicam o investimento energético de uma estrutura bem elaborada de defesa.

REFERÊNCIAS

- [01] Maron JL, Crone E. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proc R Soc B*. 2006; 273:1601.
- [02] Coley PD. Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forests. *Climatic Change*. 1998; 39:455-72.
- [03] Smiley JT. Heliconius Caterpillar Mortality during Establishment on Plants With and Without Attending Ants. *Ecology*. 1985; 66(3):845-49.
- [04] Val ED, Dirzo R. Mirmecofilia: las plantas con ejército próprio. *Interciencia*. 2004; 29(12).
- [05] Kost C, Heil M. Increased availability of extrafloral nectar reduces herbivory in Lima bean plants (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae). *Basic and Applied Ecology*. 2005; 6(3):237-48.
- [06] Röse USR, Lewis J, Tumlinson JH. Extrafloral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasps. *Functional Ecology*. 2006; 20(1):67-74.
- [07] Wooley *et al.* Extrafloral nectaries in Aspen (*Populus tremuloides*): heritable genetic variation and herbivore-induced expression. *Annals of Botany*. 2007; 100(7):1337-46.
- [08] Esau K. Anatomia das plantas com sementes. São Paulo: Edgard Blucher. 1974.
- [09] Cutter EG. Anatomia vegetal. Parte I. Células e tecidos. 2.ed. São Paulo: Roca. 1987.
- [10] Bentley BL. Extrafloral nectaries and protection by pug-nacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1977; 8:407-27.

- [11] Melo Y, Cordula E, Machado S, Alves M. Morfologia de nectários em Leguminosae senso lato em áreas de caatinga no Brasil. *Acta Bot Bras.* 2010; 24(4):1034-45.
- [12] Guimarães Jr PR. Extrafloral nectaries as a deterrent mechanism against seed predators in the chemically protected weed *Crotalaria pallida* (Leguminosae). *Austral Ecology.* 2006; 31(6):776-82.
- [13] Savage AM, Rudgers JA, Whitney KD. Elevated dominance of extrafloral nectary-bearing plants is associated with increased abundances of an invasive ant and reduced native ant richness. *Diversity and Distributions.* 2009; 15(5):751-61.
- [14] Vilhena-Potiguara RC. Estruturas secretoras em Cipó-d'alho (*Mansoa standleyi* (Steerm.) A. H. Gentry, Bignoniaceae): ocorrência e morfologia. *Acta Amazonica.* 2012; 42(3):322-28.
- [15] Bronstein JL, Alarcón R, Geber M. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist.* 2006; 172(3):412-28.
- [16] Ingrouille M, Eddie B. *Plants: Diversity and Evolution.* New York: Cambridge University Press. 2006.
- [17] Izzo TJ, Petini-Benelli A. Relação entre diferentes espécies de formigas e a mirmecófita *Cordia nodosa* Lamarck (Boraginaceae) em áreas de mata ripária na Amazônia mato-grossense. *Acta Amazonica.* 2011; 41(3):355-60.
- [18] Stephenson AG. The Role of the Extrafloral Nectaries of *Catalpa Speciosa* in Limiting Herbivory and Increasing Fruit Production. *Ecology.* 1982; 63(3):663-9.
- [19] Barton AM. Spatial Variation in the Effect of Ants on Extrafloral Nectary Plant. *Ecology.* 1986; 67(2):495-504.
- [20] Mathews CR, Bottrell DG, Brown MW. Interactions between extrafloral nectaries, ants (Hymenoptera: Formicidae), and other natural enemies affect biological control of *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) on peach (Rosales: Rosaceae). *Environmental Entomology.* 2011; 40(1):42-51.
- [21] Bronstein JL. The Contribution of Ant-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualism. *Biotropica.* 1998; 30(2):150-61.
- [22] Cuautle M, Rico-Gray V, Diaz-Castelazo C. Effects of ant behaviour and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal of the Neotropical myrmecochore *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). *Biol J of the Linnean Society.* 2005; 86:67-77.
- [23] Kaminski LA, Sendoya SF, Freitas AVL, Oliveira PS. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros. *Oecol Bras.* 2009; 13(1):27-44.
- [24] Gonzalez AM. Domacios y nectarios extraflorales em Bignoniáceas: componentes vegetales de una interacción mutualística. *Bol Soc Argent Bot.* 2011; 46(3-4):271-88.
- [25] Nahas L, Gonzaga MO, Del-Claro K. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. *Biotropica.* 2012; 44(4):498-505.
- [26] Bentley BL. Plants Bearing Extrafloral Nectaries and the Associated Ant Community: Interhabitat Differences in the Reduction of Herbivore Damage. *Ecology.* 1976; 57(4): 815-20.
- [27] Thadeo M. *et al.* Anatomical and histochemical characterization of extrafloral nectaries of *Prockia crucis* (Salicaceae). *Am J of Bot.* 2008; 95(12) 1515-22.
- [28] Escalante-Pérez, M. *et al.* Poplar Extrafloral Nectaries: Two Types, Two Strategies of Indirect Defenses against Herbivores. *Plant Physiology.* 2012; 159(3):1176-91.
- [29] Koptur S. Facultative Mutualism Between Weedy Vetches Bearing Extrafloral Nectaries and Weedy Ants in California. *Amn J of Bot.* 1979; 66(9):1016-20.
- [30] Wist TJ, Davis A. Floral Nectar production and nectary anatomy and ultrastructure of *Echinacea purpurea* (Asteraceae). *Annals of Botany.* 2006; 97(2):177-93.
- [31] Brandenburg A, Dell'olivo A, Bshary R, Kuhlmeier C. The sweetest thing: advances in nectar research. *Current Opinion in Plant Biology.* v.12, n.4, p.486-90, 2009.
- [32] Heil M. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science.* 2011; 16(4):191-200.
- [33] Oliveira PS, Rico-Gray V, Diaz-Castelazo C, Castillo-Guevara C. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology.* 1999; 13(5):623-31.
- [34] Schoonhoven LM, Loon JAV, Dicke M. *Insect-Plant Biology.* 2ª. ed. New York: Oxford University Press, 2005.
- [35] Koptur S. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. *Insect-Plant Interactions.* 1992; 4:81-111.
- [36] So ML. The occurrence of extrafloral nectaries in Hong Kong plants. *Botanical Bulletin of Academia Sinica.* 2004; 45(3):237-45.
- [37] Beraldo J, Kato ETM. Morfoanatomia de folhas e caules de *Passiflora edulis* Sims, Passifloraceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia.* 2010;20(2):233-39.
- [38] Cervi AC. Passifloraceae do Brasil. Estudo do gênero *Passiflora* L., subgênero *Passiflora*. *Fontqueria.* 1997; 45:1-92.
- [39] Milward AMA, Valente MC. Passifloraceae da mata de encosta do jardim botânico do Rio de Janeiro e arredores, Rio de Janeiro, RJ. *Arq do Museu Nacional, Rio de Janeiro.* 2004; 62(4):367-74.
- [40] Koehler-Santos P, Lorens-Lemke AP, Salzano FM, Freitas LB. Ecological-evolutionary relationships in *Passiflora alata* from Rio Grande do Sul, Brazil. *Braz J Biol.* 2006; 66(3):809-16.
- [41] Kurtz SMTF. Morfo-anatomia de folhas de maracujá: *Passiflora actinia* Hooker, Passifloraceae. *Acta Farm. Bonaerense.* 2003; 22(2):105-12.
- [42] Blüthgen N, Reifenhath K. Extrafloral nectaries in an Australian rainforest: structure and distribution. *Australian Journal of Botany.* 2003; 51(5):515-27.
- [43] Gonzalez AM, Ocantos MN. Nectarios Extraflorales en *Piriqueta* y *Turnera* (Turneraceae). *Bol Soc Argent Bot.* 2006; 41(3-4):269-84.
- [44] Diaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Ortega F, Angeles G. Morphological and Secretory Characterization of Extrafloral Nectaries in Plants of Coastal Veracruz, Mexico. *Annals of Botany.* 2005; 96(7):1175-89.
- [45] Ricklefs RE. *A Economia da Natureza.* 6ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A. 2010.
- [46] Rocha JF, Machado SR. Anatomy, ultrastructure and secretion of *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae) extrafloral nectary. *Rev Bras Bot.* 2009; 32(3):489-98.

- [47] Falcão PF, Melo-De-Pinna GF, Leal IR, Almeida-Cortez JS. Morphology and anatomy of extrafloral nectaries in *Solanum stramonifolium* (Solanaceae). Canadian J of Bot. 2003; 81(8):859-64.
- [48] Nepi M, Ciampolini F, Pacini E. Development and Ultrastructure of *Cucurbita pepo* Nectaries of Male Flowers. Annals of Botany. 1996; 78(1):95-104.
- [49] Leitão CAE, Meira RMSA, Azevedo AA, Araujo JM. Ontogenia dos Nectários Extraflorais de *Triumfetta semitriloba* (TILIACEAE). Planta Daninha, Viçosa-MG. 2002; 20(3):343-51.
- [50] Francino DMT, Sant'anna-Santos BF, Silva KLF, Thadeo M, Meira RMSA, Azevedo AA. Anatomia foliar e caulinar de *Chamaecrista trichopoda* (Caesalpinioideae) e histoquímica do nectário extrafloral. Planta Daninha, Viçosa-MG. 2006; 24(4):695-705.
- [51] Cardoso PR. Estruturas secretoras em órgãos vegetativos aéreos de *Passiflora alata* Curtis e *P. edulis* Sims (Passifloraceae) com ênfase na localização *in situ* de compostos bioativos. Campinas, 2010. C179e. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.
- [52] Pimentel RR, Machado SR, Rocha JF. Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. Rodriguésia. 2011; 62(2):253-62.
- [53] Paiva EAS, Machado SR Role of intermediary cells in *Peltodon radicans* (Lamiaceae) in the transfer of calcium and formation of calcium oxalate crystals. Braz Arch of Biol and Tech. 2005; 48(1):147-53.
- [54] Rocha JF, Pimentel RR, Machado SR. Estruturas secretoras de mucilagem em *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae): distribuição, caracterização morfoanatômica e histoquímica. Acta Botanica Brasilica. 2011; 25(4):751-63.
- [55] Evert RF. Esau's plants anatomy: meristems, cells and tissues of the plant body: their structure, function and development. 3ª ed. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. 2006.

