

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 18/02/2021.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



Distribuição, morfologia e aspectos funcionais dos canais secretores em
Protium ovatum Engl. (Burseraceae) sob o ponto de vista do
desenvolvimento e possíveis implicações na exploração da secreção

JUAN DE NICOLAI

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, Câmpus de Botucatu, UNESP, para
obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas (Botânica). AC: Morfologia e
Diversidade Vegetal

BOTUCATU - SP

- 2019 -

Distribuição, morfologia e aspectos funcionais dos canais secretores
em *Protium ovatum* Engl. (Burseraceae) sob o ponto de vista do
desenvolvimento e possíveis implicações na exploração da secreção

JUAN DE NICOLAI

PROF^a DR^a TATIANE MARIA RODRIGUES

ORIENTADORA

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, Câmpus de Botucatu, UNESP, para
obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas (Botânica). AC: Morfologia e
Diversidade Vegetal

BOTUCATU – SP

- 2019 –

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Nicolai, Juan de.

Distribuição, morfologia e aspectos funcionais dos canais secretores em *Protium ovatum* Engl. (Burseraceae) sob o ponto de vista do desenvolvimento e possíveis implicações na exploração da secreção / Juan de Nicolai. - Botucatu, 2019

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Tatiane Maria Rodrigues

Capes: 20300000

1. Anatomia vegetal. 2. Burserácea. 3. Óleos vegetais. 4. Ultraestrutura (Biologia). 5. Secreção.

Palavras-chave: anatomia; breu-do-cerrado; canais secretores; óleo; ultraestrutura.

Dedicatória

Àqueles que estão sempre comigo, me apoiando e inspirando:

Minha mãe, Fernanda;

Meus avós, Isilda e Hildo;

Meus tios, Rodrigo e Hildo.

Amo vocês!!

Agradecimentos

Ao **Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq)** pela bolsa de mestrado concedida.

Ao **Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq)** pela Bolsa de Produtividade concedida á Prof. Dr. Tatiane Maria Rodrigues, processo número 303981/2018-0.

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001**, pelo apoio financeiro.

À **Profa. Dra. Tatiane Maria Rodrigues**, pela orientação, confiança depositada em mim, auxílio constante e por todo conhecimento compartilhado.

Às minhas amigas **Francielle Mosele, Bruna Zanella, Jéssica Silvino e Marina Machado** companheiras de formação e de luta diária.

Aos **Técnicos e Funcionários do Departamento de Botânica**, pelo convívio e por sempre estarem dispostos a auxiliar.

Aos meus colegas de laboratório, **Prof. Dr. Luiz Ricardo Tozin, Fernanda Palermo, Diana Pacheco, Katiane Reis, Stefany Silva, Wanderleia Vargas, Tayeme Piva, Daiane Maia, Prof. Dr. Sérgio Akira (Thunder)**, agradeço pelo convívio, risadas, ensinamentos, por me auxiliarem quando precisei e por me encorajar.

Aos colegas do **Departamento de Botânica** pelas risadas, experiências, momentos.

À **Profa. Dra. Carmem Marcati** e os alunos do **Laboratório de Anatomia da Madeira** por disponibilizar e ajudar com o material.

À equipe do **Centro de Microscopia Eletrônica, IBB, UNESP** pela assistência e processamento do material.

À equipe do **Laboratório de Microscopia Eletrônica, USP, Ribeirão Preto**, em especial à **Prof. Dr. Simone Teixeira de Pádua** e a **Dr. Flávia Leme** pela assistência na fotodocumentação do material.

E a todos que de alguma forma colaboraram com a realização deste trabalho

Obrigado!

Sumário

Resumo	6
Abstract	8
Introdução Geral	10
Capítulo 1	17
Resumo	17
Introdução	18
Material e Métodos	19
Resultados	21
Discussão	23
Referências Bibliográficas	29
Ilustrações	36
Capítulo 2	53
Resumo	53
Introdução	54
Material e Métodos	55
Resultados	57
Discussão	58
Referências Bibliográficas	60
Ilustrações	65

DE NICOLAI, J. **Distribuição, morfologia e aspectos funcionais dos canais secretores em *Protium ovatum* Engl. (Burseraceae) sob o ponto de vista do desenvolvimento e possíveis implicações na exploração da secreção.** 2018. 70pp. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, UNESP – Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

Resumo – Espécies de Burseraceae são conhecidas pela produção de resinas e óleos utilizados pelas indústrias farmacêutica, cosmética, civil, náutica e na produção de incensos. Tais substâncias são produzidas por espaços secretores, i.e. cavidades e/ou canais secretores, associadas ao floema primário e secundário de órgãos aéreos e subterrâneos. Entretanto, poucas espécies foram estudadas quanto aos aspectos ontogenéticos, estruturais e funcionais do sistema secretor, principalmente no que diz respeito às espécies nativas. *Protium ovatum* Engl. é uma espécie arbustiva endêmica do cerrado e representa uma das espécies exploradas por agroextrativistas na comercialização de produtos não-madeireiros. A secreção produzida por essa espécie apresenta atividade no combate a fungos, bactérias e protozoários, além de ser utilizada no controle biológico de pragas prejudiciais à agricultura. Nosso objetivo foi estudar a distribuição, morfologia e ultraestrutura dos espaços secretores no eixo vegetativo de *P. ovatum* sob o ponto de vista do desenvolvimento. Amostras de raiz, caule e folhas foram processadas para estudos em microscopia de luz e eletrônica de transmissão. Canais secretores constituídos por epitélio unisseriado e lume ocorrem associados ao floema em todos os órgãos estudados. Os canais secretores se originam por lisogenia e se desenvolvem por esquizo-lisogenia; alongamento, fusão e ramificação de canais foram observados no caule. Canais ativos em secreção apresentaram células epiteliais com paredes pecto-celulósicas com espessamentos nas regiões anticlinais e radiais. O citoplasma dessas células é caracterizado pela presença de mitocôndrias, plastídios com tilacóides pouco desenvolvidos contendo inclusões lipídicas, dictiossomos, retículo endoplasmático rugoso, polirribossomos, gotas de óleo, vesículas e pequenos vacúolos com inclusões floculadas e membranosas. Nas mitocôndrias foram observadas estruturas semelhantes à figura de mielina. Uma bainha parenquimática com potencial meristemático e crescimento intrusivo envolve externamente o epitélio secretor, garantindo a substituição de células epiteliais que sofreram lise. No caule em crescimento secundário, os canais secretores nas porções intacta e parcialmente dilatada do floema são constituídos por células epiteliais volumosas com paredes pecto-

celulósicas e citoplasma abundante. Conforme ocorre distanciamento da região cambial, as células epiteliais vão se tornando volumosas e se projetam para o interior do lume; em seguida, suas paredes tornam-se espessas e lignificadas. Na porção altamente dilatada do floema, o lume dos canais é obliterado por células semelhantes à esclereídes. Nossos resultados preenchem a lacuna existente quanto a informações sobre estrutura e funcionamento dos espaços secretores em espécies arbustivas nativas de Burseraceae e poderão fornecer subsídios para o desenvolvimento de técnicas de exploração sustentável da secreção produzida por essa espécie.

Palavras-chave: anatomia, breu-do-cerrado, ontogenia, óleo, ultraestrutura.

DE NICOLAI, J. **Distribution, morphology and functional aspects of the secretory canals in *Protium ovatum* Engl. (Burseraceae) under a developmental view and possible implications on the secretion exploration.** 2018. 70pp. MSc. Thesis – Instituto de Biociências, UNESP – Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

ABSTRACT – Burseraceae species are known by the production of oil and resin used by the pharmaceutical, cosmetic, civil, and nautical industries and in the incense production. These substances are produced by secretory spaces, i.e. secretory cavities and canals, immersed in the primary and secondary phloem in aerial and underground organs. However, few species were studied on the ontogenetic, structural and functional features of the secretory system, mainly concerning the native species. *Protium ovatum* Engl. is a shrub species endemic from the Cerrado and represents one of exploited species by agroextractivists in the commercialization of non-wood products. The secretion produced by this species display activity against fungi, bacteria and protozoa, in addition to being used in the biological control of pests that are harmful to agriculture. We aimed to study the distribution, morphology and ultrastructure of the secretory spaces in the vegetative axis of *P. ovatum* under a developmental view. Root, stem and leaf samples were processed for studies on light microscopy and transmission electron microscopy. Secretory canals constituted by uniseriate epithelium and lumen occurred associated to the phloem in all the studied organs. The secretory canals originate from lysigenesis and develop by schyzo-lysigenesis; elongation, fusion and branching of canals were observed in the stem. Active canals showed epithelial cells with pectin-cellulosic walls with thickenings in the anticlinal and radial walls. The cytoplasm of these cells is characterized by the presence of mitochondria, plastids with poorly developed thylakoids containing lipid inclusions, dictyosomes, rough endoplasmic reticulum, oil drops, vesicles and small vacuoles with flocculate and membranous inclusions. Myelin-like figures were observed inside the mitochondria. A parenchyma sheath with meristematic potential and intrusive growth surrounds the epithelium, guarantying the substitution of lysed cells. In the secondary growth stems, the secretory canals in the intact and partially dilated zone of the phloem are constituted by epithelial cells with pectin-cellulosic walls and abundant cytoplasm. As distancing from the cambial zone, the epithelial cells become voluminous and project toward the lumen; next, their walls become lignified. In the highly dilated zone of the phloem, the lumen of secretory canals is obliterated by cells similar to sclereids. Our results fill a

gap in the existent information on the structure and functioning of the secretory spaces in native shrubby Burseraceae species and can give subsidies to establish techniques of sustainable exploitation of the secretion produced by this species.

Keywords: anatomy, breu-do-cerrado, oils, ontogeny, ultrastructure.

Introdução geral

Espaços secretores são estruturas localizadas internamente no corpo das plantas, sendo constituídos por um epitélio de células especializadas organizadas ao redor de um lume no qual a secreção produzida é armazenada (Fahn, 1979). De acordo com sua aparência em secção longitudinal, os espaços secretores podem ser classificados como cavidades ou canais secretores (Col 1903; Fahn, 1979). Col (1903) foi o primeiro pesquisador a definir os aspectos morfológicos para diferenciação de canais e cavidades secretores; segundo o autor, cavidades secretoras são caracterizadas pela presença de lume arredondando em secções transversais e longitudinais, enquanto que canais secretores apresentam lume alongado em secções longitudinais. Substâncias pertencentes a diferentes categorias químicas podem ser produzidas pelos espaços secretores, tais como terpenos (óleos essenciais, resinas), flavonoides, compostos fenólicos, proteínas e carboidratos (gomas, mucilagens) (Fahn, 1979; Evert, 2006) e seu papel ecológico e econômico tem sido evidenciado em estudos com diversas espécies de plantas (Langenheim, 2003).

As células especializadas em secreção são caracterizadas pelo pequeno tamanho, presença de paredes delgadas, núcleo relativamente grande, citoplasma denso e abundante, vacúolos ausentes ou diminutos, espaço periplasmático desenvolvido e mitocôndrias abundantes (Fahn, 1979; Castro & Machado, 2006; Evert, 2006). De acordo com a composição da secreção produzida, peculiaridades nas populações de organelas e inclusões citoplasmáticas podem ser observadas nas células epiteliais. Assim, células secretoras de substâncias lipofílicas apresentam abundância de retículo endoplasmático liso e plastídios polimórficos e/ou ameboides com tilacoides pouco desenvolvidos; nas células secretoras de substâncias hidrofílicas existe a abundância de dictiosomos; já as células produtoras de material proteico mostram abundância de ribossomos e retículo endoplasmático rugoso (Fahn, 1979; Castro & Machado, 2006; Evert, 2006).

A secreção produzida pelas células epiteliais de cavidades e canais secretores pode ser liberada para o lume através de dois mecanismos: holócrino, quando a liberação da secreção é resultado da desintegração da célula secretora; e merócrino, quando o citoplasma permanece intacto após a liberação da secreção. Ainda, o mecanismo de secreção merócrino envolve dois subtipos: écrino (quando a substância secretada atravessa a membrana plasmática como resultado de um gradiente de concentração); e granulócrino (quando a substância secretada é envolvida por vesículas

membranosas que se fundem com a membrana plasmática e liberam o conteúdo para fora do protoplasto) (Fahn, 1979).

Quanto à sua origem, espaços secretores podem se formar a partir de meristemas primários ou secundários por meio de processos que envolvem a separação de células vizinhas devido à dissolução da lamela média (esquizogênese), a desintegração de células (lisogênese), ou a combinação entre afastamento e morte celular (esquizo-lisogênese) (Fahn, 1979).

Dentre as substâncias produzidas pelos espaços secretores, óleos e resinas são considerados os produtos mais versáteis como matéria-prima para a indústria em todo o mundo (Langenheim, 2003). Diversas famílias de gimnospermas e angiospermas são caracterizadas pela presença de espaços secretores de óleos e resinas com valor ecológico, econômico e medicinal (Fahn, 1979).

Burseraceae, pertencente à ordem Sapindales, é constituída por 19 gêneros e 750 espécies das quais 100 ocorrem no Brasil (Daly *et al.*, 2012; Souza & Lorenzi, 2012). A secreção produzida por espécies da família é fortemente aromática (Bowers *et al.*, 2001; Langenheim, 2003) e seu valor histórico vem desde o início da era cristã, quando os reis magos ofereceram mirra (*Commiphora mirrha*) como presente ao menino Jesus (Mateus 2:11). As substâncias produzidas por espécies de Burseraceae atuam na proteção das plantas contra herbívoros e patógenos (Bowers *et al.*, 2001; Langenheim, 2003) e em algumas espécies, estão presentes desde a fase embrionária (Kumar & Ramawat, 2004) garantindo a proteção dos indivíduos desde as fases iniciais do desenvolvimento vegetal. Comercialmente, os óleos e resinas de Burseraceae apresentam grande importância, sendo utilizados na fabricação de incensos, repelentes, perfumes, fármacos, na calafetagem de embarcações, dentre outros (Revilla, 2001; Bandeira *et al.*, 2003; Langenheim, 2003; Tolera *et al.*, 2013). Entretanto, apesar da grande importância das espécies de Burseraceae na produção de substâncias com alto potencial econômico, medicinal e ecológico, estudos estruturais sobre os sítios de produção da secreção são escassos.

Estudos recentes têm demonstrado que o sistema secretor de óleos e resinas forma uma rede complexa anastomosada na casca caulinar de algumas espécies arbóreas de Burseraceae (Tolera *et al.*, 2013; Palermo *et al.*, 2018). Além disso, evidências estruturais sugerem a diminuição da atividade secretora dos canais em direção centrífuga na casca de *Boswellia papyrifera*, uma espécie arbórea, evidenciada pela maior proporção de canais com células lignificadas na porção mais externa do floema

(Tolera *et al.*, 2013). Se esse é um padrão de desenvolvimento que ocorre também em espécies arbustivas, permanece desconhecido. Conhecer a arquitetura do sistema secretor e seu padrão de desenvolvimento nas espécies produtoras de substâncias com valor econômico e medicinal pode ter implicações no estabelecimento de novas técnicas de extração do exsudato visando à produção sustentável dos produtos de valor comercial.

Os primeiros estudos ultraestruturais dos canais secretores em Burseraceae foram realizados nas décadas finais do século XX. Em *Commiphora mukul* Engl., Setia *et al.* (1977) mostraram a presença de canais de goma-resina de origem esquizógena associados ao floema do caule em crescimento primário e secundário. Ultraestruturalmente, as células epiteliais dos canais secretores foram caracterizadas pela presença de ribossomos, retículo endoplasmático, mitocôndrias, plastídios e vacúolos com conteúdo osmiofílico. Segundo Nair *et al.* (1981), a secreção produzida no epitélio dos canais secretores nessa espécie é liberada para o lume atravessando a parede tangencial interna das células epiteliais. Em microscopia de transmissão do caule jovem de *Commiphora wighii* Engl., Bhatt (1987) notou que o início de um espaço secretor é sinalizado pela formação de um espaço entre grupo de células procambiais mais eletrondensas, e que os plastídios sem sistema de membranas internas bem definido representam o sítio intracelular de produção de componentes de resina. Em 2018, Palermo *et al.* observaram a presença de enzimas líticas como pectinase e celulase atuando no alongamento, fusão e ramificação dos canais secretores em *P. heptaphyllum*, bem como a presença de uma bainha parenquimática com sinais de crescimento intrusivo em direção ao lume, promovendo a renovação do epitélio secretor.

Dentre as Burseraceae, o gênero *Protium* Burm. f. é o de maior representatividade, contando com cerca de 150 espécies (Melo *et al.*, 2007; Marques *et al.*, 2010), das quais 35 ocorrem no Brasil (Daly, 2011). Estudos recentes têm investigado as principais classes de compostos químicos dos óleos essenciais produzidos por espécies do gênero e demonstrado sua eficiência no tratamento contra enfermidades venéreas, esquistossomose, doenças do sono, diarreia, úlcera gangrenosa, inflamações em geral, enteralgia, afecções dos olhos, hérnia e cefaléia (Revilla, 2001). Segundo Souza *et al.* (2016), o óxido de cariofileno é o componente majoritário nos óleos essenciais de espécies de *Protium*, podendo ser considerado uma característica com potencial taxonômico em nível de delimitação genérica.

Para espécies de *Protium*, além da ocorrência de canais secretores associados ao floema de órgãos vegetativos (Souza *et al.*, 2016), estudos mencionam a presença de cavidades secretoras em folhas e caule (Bieras & Sajo, 2009; Rodrigues, 2017; Palermo *et al.*, 2018). Em *P. heptaphyllum*, uma espécie arbórea nativa, Palermo *et al.* (2018) observaram a anastomose e a fusão de espaços secretores na casca caulinar. Nesse trabalho, os autores observaram que a formação dos espaços secretores se dá por esquizogenia, porém, sua expansão se dá por processo esquizo-lisógeno, sugerindo que o contato dessas glândulas com as células vizinhas possa induzir modificações estruturais e funcionais que as levem a se tornar parte do epitélio secretor. Ainda nesse estudo, Palermo *et al.* (2018), observaram que espaços secretores localizados na porção mais externa da casca do caule em estrutura secundária podem apresentar células epiteliais lignificadas, o que foi atribuído ao processo de dilatação das porções mais externas do floema secundário.

Protium ovatum Engl. é uma espécie arbustiva endêmica do Brasil. Apresenta ampla distribuição no Cerrado, sendo popularmente conhecida como breu-do-cerrado (Lima & Pirani, 2005; Daly, 2015; Flora do Brasil). Apresenta folhas compostas pinadas, caule glabro com poucas lenticelas e sistema subterrâneo espessado, havendo relatos de rebrotamento após queimadas ou cortes da parte aérea (Lima & Pirani, 2005). Rosalem *et al.* (2017) observam que folíolos de *P. ovatum* apresentam cavidades secretoras na nervura principal.

O óleo produzido por *P. ovatum* apresenta atividade tripanocida contra as formas tripomastigota (Estevam, 2017) e epimastigotas de *Trypanosoma cruzi* (Rangel, 2010). Estudos demonstram a importância dos extratos de seus caules no controle de fungos como *Candida albicans* (Assis, 2013), *Candida parapsilosis* e *Cryptococcus neoformans* e de protozoários como *Leishmania chagasi* (Rangel, 2010). Além disso, as substâncias encontradas em suas folhas e caule podem atuar no controle biológico de pragas, com a inibição da enzima α -amilase de insetos-praga na cultura do feijão (Fagundes, 2008). Na medicina popular, a secreção produzida em seu caule é utilizada no tratamento de doenças como úlcera gangrenosa (Coelho *et al.*, 2009). Trata-se de uma espécie bastante utilizada pelos agroextrativistas na comercialização de produtos não-madeireiros relacionados à produção de medicamentos e incensos (Souza, 2016). Apesar da importância econômica, medicinal e ecológica da secreção produzida por *P. ovatum*, não foram encontrados estudos detalhados sobre a distribuição, morfologia e desenvolvimento dos sítios de produção das substâncias bioativas. Os resultados dessa

pesquisa preenchem uma lacuna existente quanto a informações sobre estrutura e funcionamento dos espaços secretores em espécies nativas de Burseraceae. A compreensão da distribuição, estrutura e desenvolvimento do sistema secretor em *P. ovatum* pode fornecer subsídios para o desenvolvimento de técnicas de exploração sustentável da secreção produzida por essa espécie.

Objetivo

Nosso objetivo foi estudar a distribuição, morfologia e ultraestrutura dos espaços secretores no eixo vegetativo de *P. ovatum* sob o ponto de vista do desenvolvimento.

Referências Bibliográficas

- Assis, P.A. 2013. **Atividade antifúngica de extratos depositados no banco de extratos de plantas do bioma cerrado e de substâncias isoladas de *Matayba guianensis***. Dissertação de Mestrado – UNB – Brasília/DF
- Bandeira, P.N. 2003. **Contribuição ao estudo químico de plantas *Protium heptaphyllum* March**. Tese de doutorado. Universidade Federal do Ceará. Departamento de Química Orgânica e Inorgânica, Fortaleza.
- Bhatt, J.R. 1987. Development and structure of primary secretory ducts in the stem of *Commiphora wightii* (Burseraceae). **Annals of Botany**, **60**: 405-416.
- Bieras, A.C.; Sajo, M.G. 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees**, **23**: 451-471.
- Bowers, W.S.; Evans, P.H.; Venable, D.L.; Becerra, J.X. 2001. Interactions between chemical and mechanical defenses in the plant genus *Bursera* and their implications for herbivores. **American Zoologist**, **41**: 865-876.
- Burseraceae* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB6593>>.
- Castro, M.M.; Machado, S.R. 2006. **Células e tecidos secretores**. In: Appezzato-da-Glória, Carmello-Guereiro, S.M. (Eds). Anatomia Vegetal. Viçosa: UFV. Bras. Bot. 18, 95-103.
- Col, M. 1903. Recherches sur l'appareil sécréteur interne des Composées. **Le Journal Botany** **17**: 288-318.
- Coelho, A.A.M.; Paula, J.E.; Espíndola, L. S. 2009. Efeito de extratos de plantas do Cerrado em *Dipetalogaster máxima* (Uhler) (Hemiptera, Reduviidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, **53**: 444-451

- Daly, D.C.; Fine, W.A. 2011. A new Amazonian section of *Protium* (Burseraceae) including Both Edaphic Specialist and Generalista Taxa. *Studies in Neotropical Burseraceae XVI. Systematic Botany*, **36**: 939-949
- Daly, D.C.; Fine, P.V.A.; Martínez-Habibe, M.C. 2012. Burseraceae: A model for studying the Amazon flora. *Rodriguesia*. **63**: 21-30.
- Daly, D.C. 2015. **Burseraceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.** Disponível em:<<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB6599>>.
- Estevam, E.B.B. 2017. **Composição química e atividades biológicas do óleo essencial das folhas de *Citrus limonia* e *Citrus latifolia* e dos frutos verdes e folhas de *Protium ovatum*.** Dissertação de Mestrado – Instituto Federal Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, Rio Verde/Goiás
- Evert, R.F. 2006. **Esau's Plant Anatomy. Meristems, Cells and Tissues of the Plant Body Their structure, function and development.** 3rd ed. John Wiley and Sons: New Jersey.
- Fagundes, A.F. 2008. **Atividade inibitória de extratos vegetais do Cerrado sobre α -amilase.** Dissertação de Mestrado. Brasília: Universidade de Brasília.
- Fahn, A. 1979. **Secretory tissues in plants.** London: Academic Press. 302p.
- Kumar, S.; Sonie, K.C.; Ramawat, K.G. 2004. Development of resin canals during somatic embryogenesis in callus cultures of *Commiphora wightii*. *Indian Journal of Biotechnology*, **3**: 267-270
- Langenheim, J. H. 1990. Plant Resins. *American Scientist*, **78**: 1-24
- Langenheim, J.H. 2003. **Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany.** Timber Press, Portland, Cambridge.
- Lima, L.R.; Pirani, J.R. 2005. **Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo.** Instituto de Botânica, São Paulo, vol. 4, 163-168.
- Marques, D.D.; Sartori, R.A.; Lemos, T.L.A.; Machado, L.L.; Souza, J.S.N.; Monte, F.J.Q. 2010. Chemical composition of the essential oils from two subspecies of *Protium heptaphyllum*. *Acta Amazônica*, **40**: 227-230.
- Melo, M.F.F.; Macedo, S.T.; Daly, D.C. 2007. Morfologia de frutos, sementes e plântulas de nove espécies de *Protium* Burm. f. (Burseraceae) da Amazônia Central, Brasil. *Acta Botânica Brasileira*, **21**: 503-520.

- Nair, G.M.; Patel, K.R.; Subrahmanyam, S.V.; Shah, J.J. 1981. Secretion of resin across the wall of the epithelial cell in the gum-resin canal of *Commiphora mukul* Engl. **Annals of Botany**, **47**: 419-421
- Palermo, F.H.; Rodrigues, M.I.A.; de Nicolai, J.; Machado, S.R.; Rodrigues, T.M. 2018. Resin secretory canals in *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae): a tridimensional branched and anastomosed system. **Protoplasma**, **255**: 899-910.
- Rangel, E.T. 2010. **Atividade antiprotozoária, antifúngica e citotóxica de extratos de plantas do bioma Cerrado, com ênfase em *Leishmania (Leishmania) chagasi***. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília – Brasília/DF.
- Revilla, J. 2001. **Plantas da Amazônia: oportunidades econômicas e sustentáveis**. SEBRAE-AM/INSPA, Manaus.
- Revilla, J. 2002. **Apontamentos para a cosmética amazônica**. SEBRAE-AM/INPA, Manaus. 532pp.
- Rodrigues, M.I.A. 2017. **Anatomia do eixo vegetativo aéreo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae) com ênfase no sistema secretor em ambiente com influência das marés**. Tese de Doutorado – UNESP, Botucatu/SP
- Rosalem, P.F.; Picão, T.B.; Rodrigues-Lisoni, F.C.; Martins, A.R. 2017. Leaf anatomy of *Protium ovatum* and its antiproliferative potential in cervical cells. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, **27**: 673-678.
- Setia, R.C.; Parthasarathy, M.V.; Shah, J.J. 1977. Development, histochemistry and ultrastructure of gum-resin ducts in *Commiphora mukul* Engl. **Annals of Botany**, **41**: 999-1004.
- Souza, V. C.; Lorenzi, H. 2012. **Botânica Sistemática**. 3º ed. Editora Plantarum. 768p.
- Souza, L.R.; Trindade, F.G.; Oliveira, R.A.; Costa, L.C.B.; Gomes, V.M.; Cunha, M. 2016. Histochemical characterization of secretory ducts and essential oil analysis of *Protium* species (Burseraceae). **Journal of Essential Oil Research**, **28**: Issue 2
- Souza, F.M. 2016. **A contemporaneidade dos valores sociais, econômicos e culturais de produtos florestais não madeiros para os produtores de Pirenópolis – GO**. Tese de Doutorado. Unb – Brasília/DF.
- Tolera, M.; Menger, D.; Sass-Klaassen, U.; Sterck, F.J.; Copini, P.; Bongers, F. 2013. Resin secretory structures of *Boswellia papyrifera* and implications for frankincense yield. **Annals of Botany**, **111**: 1-8.