

ANATOMIA E HISTOQUÍMICA DAS ESTRUTURAS SECRETORAS DO CAULE DE *Spondias dulcis* Forst. F. (ANACARDIACEAE)¹

Bruno Francisco Sant'Anna-Santos², Marcela Thadeo², Renata Maria Strozi Alves Meira² e Lia Ascensão³

RESUMO – *Spondias dulcis* Forst. F. vem recebendo atenção especial por secretar uma goma que possui ação medicinal. Em outras espécies de Anacardiaceae, a maioria dos estudos sobre as estruturas secretoras refere-se à ultra-estrutura e desenvolvimento dos ductos, existindo poucas informações quanto à natureza química do secretado. O objetivo do presente trabalho foi caracterizar estrutural e histoquimicamente o sistema secretor do caule de *S. dulcis*. Amostras do caule jovem de plantas com 45 dias de idade foram submetidas às técnicas usuais em anatomia vegetal e a testes histoquímicos. O sistema secretor de *S. dulcis* apresenta ductos e idioblastos. Os ductos, muito longos, encontram-se associados ao floema e na medula, enquanto os idioblastos ocorrem no córtex e, também, associados ao floema. Os ductos apresentam um epitélio secretor unisseriado, formado por células cuneiformes a tabulares, de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleo volumoso com nucléolo proeminente. Nos ductos associados ao floema, observam-se, externamente ao epitélio, duas a três camadas de células parenquimáticas, achatadas e dispostas radialmente, formando uma bainha. Os testes histoquímicos evidenciaram a presença de taninos nos idioblastos corticais. A secreção dos ductos é constituída, em sua maioria, por óleos essenciais, polissacarídeos e compostos fenólicos (provavelmente agliconas flavonóicas), o que permite caracterizá-la como uma gomorresina.

Palavras-chave: Anacardiaceae, *Spondias dulcis*, anatomia caulinar, ductos secretores, idioblastos secretores e histoquímica.

ANATOMY AND HISTOCHEMISTRY OF STEM SECRETORY STRUCTURES OF *Spondias dulcis* Forst. F. (ANACARDIACEAE)

ABSTRACT – Special attention is given to *Spondias dulcis* Forst. F. for its ability to secrete a gum with medicinal properties. In other species of Anacardiaceae, most of the studies report the ultrastructure and development of the ducts, being scarce data about the chemical composition of secretory products. The aim of this work is to study the anatomy of the secretory system of *S. dulcis* and characterize by histochemistry the secretion produced. Stems of plants with 45 days old were study by conventional plant anatomy methods. The main classes of secretion chemical compounds were characterized in situ by histochemical tests. The secretory system of *S. dulcis* consists in very elongate ducts and idioblasts. The ducts are associated to the phloem and in the pith, and the idioblasts occur near the phloem and in the cortex. Ducts are formed by a secretory epithelium of cuneiform to flattened cells, with thin walls, dense cytoplasm and large nuclei with prominent nucleoli. The ducts associated with phloem have, in addition to epithelium, two to three layers of flattened parenchyma cells arranged in a circle forming a sheath. The histochemical tests reveal the presence of tannins in the cortical idioblasts. The secretion of the ducts is mainly constituted by essential oils, polysaccharides and phenolic compounds (probably flavonoid aglycones), which led us to say that is a gum-resin.

Keywords: Anacardiaceae, *Spondias dulcis*, stem anatomy, secretory ducts, secretory idioblasts and histochemistry.

¹ Recebido em 18.10.2005 e aceito para publicação em 05.04.2006.

² Departamento de Biologia Vegetal da UFV, 36570-000 Viçosa-MG.

³ Departamento de Biologia Vegetal, Centro de Biotecnologia Vegetal C2 da Universidade de Lisboa, Campo Grande, 1749-016 Lisboa, Portugal.

1. INTRODUÇÃO

A família Anacardiaceae é representada por cerca de 80 gêneros e 600 espécies, que são conhecidas por produzirem frutos saborosos, excelente madeira, compostos utilizáveis na indústria e na medicina (BARROSO et al., 2002).

A presença de ductos secretores de terpenos e polissacarídeos (ductos de gomorresina), característica marcante para a família Anacardiaceae (ENGLER, 1896), já foi relatada tanto no corpo primário quanto no floema secundário (VENNING, 1948; METCALFE e CHALK, 1950; FAHN, 1979; CARMELLO et al., 1995; MACHADO e CARMELLO-GUERREIRO, 2001).

Spondias dulcis é uma espécie tropical que vem recebendo atenção especial dos pesquisadores por secretar uma goma que possui ação medicinal (BASU, 1980). Estudos químicos sobre a composição desse exsudado em *Spondias* (BASU, 1980; BASU e RAO, 1981; MARTÍNEZ et al., 2003; GUTIÉRREZ et al., 2005) permitiram o isolamento de polissacarídeos. A análise das suas propriedades físico-químicas (alta solubilidade em água, cor clara e ausência de taninos) sugere uma potencial aplicação dessa goma na indústria alimentícia (LEÓN de PINTO et al., 2000). Apesar disso, não foram encontradas na literatura qualquer referência quanto aos locais de síntese e acúmulo dessa secreção.

Embora o sistema secretor em representantes de Anacardiaceae tenha sido investigado por diversos autores (FAHN e EVERT, 1974; FAHN, 1979; JOEL e FAHN, 1980abc; NAIR et al., 1983; VENKAIAH e SHAH, 1984; VENKAIAH, 1992; CARMELLO et al., 1995), na maioria das vezes foram enfatizados a sua ontogenia, anatomia, ultra-estrutura e o processo de secreção, sendo escassas as informações quanto à natureza química dos seus exsudados e quanto à caracterização dos idioblastos.

Nesse contexto, o objetivo do presente trabalho foi caracterizar estrutural e histoquimicamente o sistema secretor do caule de *S. dulcis*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

As amostras foram coletadas em 10 indivíduos de *Spondias dulcis* Forst. F. (Anacardiaceae) com 45 dias de idade, obtidos por propagação semínifera e mantidos em cultivo no viveiro do Parque Estadual do Rio Doce, em Minas Gerais. Utilizaram-se segmentos

de entrenós da porção apical (3^o a 5^o nó a partir da gema apical) do caule de *S. dulcis*, seguindo a mesma padronização utilizada por Venkaiah e Shah (1984) para *Lannea coromandelica* (Anacardiaceae). O material testemunho foi depositado no Herbário da Universidade Federal de Viçosa (VIC 29607).

Amostras caulinares (n=5) fixadas em FAA₅₀ (JOHANSEN, 1940), desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato (Historesin, Leica Instruments, Heidelberg, Alemanha), foram utilizadas para a confecção de lâminas permanentes. Cortes transversais, com 8 µm de espessura, foram obtidos em micrótomo rotativo de avanço automático (modelo RM2155, Leica Microsystems Inc., Deerfield, USA) e corados com azul-de-toluidina pH 4,0 (O'BRIEN e McCULLY, 1981) para caracterização estrutural; Xilidine Pounceau (XP) para proteínas totais (O'BRIEN e McCULLY, 1981) e PAS (Ácido Periódico/Reagente de Schiff), para polissacarídeos neutros (McMANUS, 1948). As lâminas foram posteriormente montadas em resina sintética (Permount).

Na preparação de lâminas semipermanentes foram utilizadas amostras caulinares frescas (n=5) seccionadas transversalmente num micrótomo de mesa (modelo LPC, Rolemberg e Bhering Comércio e Importação LTDA., Belo Horizonte, Brasil) e montadas em água glicerinada. As principais classes de metabólitos presentes no material foram investigadas usando os testes histoquímicos referidos na Tabela 1. Secções-controle foram realizadas simultaneamente, de acordo com as recomendações dos respectivos autores (Tabela 1).

As observações e a documentação fotográfica foram realizadas em microscópio de luz (modelo AX70TRF, Olympus Optical, Tóquio, Japão) equipado com sistema U-Photo.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O sistema secretor do caule de *S. dulcis* é composto por numerosos ductos próximos ou em associação com o floema, por ductos dispersos na medula e por idioblastos, que ocorrem tanto na região cortical quanto no floema (Figura 1). Ductos associados ao tecido vascular já foram descritos no caule (VENNING, 1948) e na folha de *S. dulcis* (SILVA et al., 2000) e no caule de outras espécies de Anacardiaceae, como *Anacardium spruceanum* (PAULA e ALVES, 1973), *Lithraea molleoides* (CARMELLO et al., 1995), *Schinus*

terebinthifolius (VENNING, 1948), *Protorhus namaquensis* (Von TEICHMAN e Van WYK, 1994) e *Mangifera indica* (VENNING, 1948).

Os ductos secretores possuem, em secção transversal, lume circular na região medular (Figura 2) e oval, quando associados ao floema (Figura 3), sendo, em ambos os casos, longitudinalmente alongados (Figuras 6 e 7). Em caules jovens de *Anacardium occidentale* o lume dos ductos situados no floema é também oval em secção transversal (NAIR et al., 1983).

O lume dos ductos é delimitado por um epitélio secretor constituído por células polarizadas, de pequena dimensão e forma variável, de tabular (Figura 2) a cuneiforme (Figura 3). Essas células apresentam na base um vacúolo bem desenvolvido e no pólo oposto um núcleo esférico, volumoso com nucléolo proeminente (Figura 4). A forma cuneiforme, apresentada pelas células epiteliais, deve-se à disposição convexa das paredes tangenciais internas de alguns ductos, semelhantemente ao observado em *A. occidentale* (NAIR et al., 1983).

Nos ductos medulares, externamente ao epitélio secretor, ocorre uma camada de células parenquimáticas (Figura 2), enquanto nos ductos

associados ao floema uma bainha formada por duas ou três camadas de células achatadas, dispostas radialmente (Figuras 3 e 4). Segundo Machado e Carmello-Guerreiro (2001), a presença de uma bainha multiestratificada ao redor dos ductos secretores, produzindo novas células epiteliais, possibilita a renovação celular e a manutenção da atividade secretora durante o desenvolvimento do órgão.

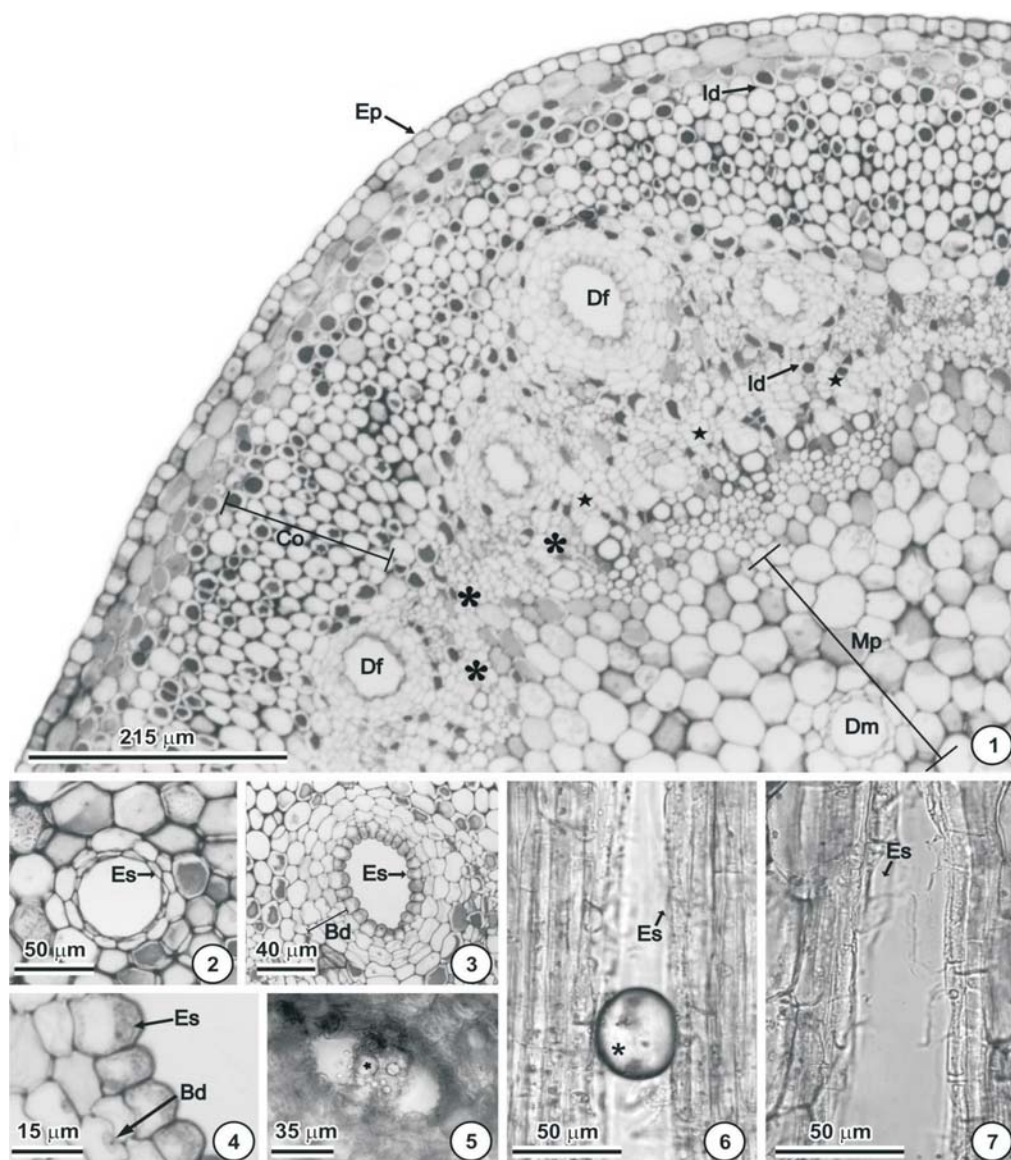
No lume dos ductos, em material fresco, observou-se uma secreção translúcida que se condensava na forma de gotas (Figuras 5 e 6). No entanto, Martínez et al. (2003) se referem, na mesma espécie, a uma goma de coloração marrom-clara.

Na caracterização histoquímica do secretado (Tabela 2), verificou-se reação positiva para substâncias lipofílicas e hidrofílicas (Figuras 8 e 22, respectivamente) no lume dos ductos e reação negativa para alcalóides, taninos e proteínas totais. Os testes com o Sudan Escarlate e Sudan Black B evidenciaram gotículas lipídicas nas células do epitélio do ducto e nas células da bainha (Figuras 9 e 11). A presença de material lipídico, tanto no lume (Figura 8) como nas células do epitélio e da bainha (Figura 9), foi igualmente registrada em *Lithraea molleoides* (CARMELLO et al., 1995).

Tabela 1 – Testes histoquímicos utilizados na caracterização do sistema secretor do caule de *Spondias dulcis*
Table 1 – Histochemical tests used to characterize the secretory system of *Spondias dulcis* stem

Grupos de Metabólitos		Em Luz Visível
Lipídios	Lipídios totais	Sudan Black B (Pearse, 1980) Sudan Vermelho Escarlate (Pearse, 1980)
	Lipídios ácidos e neutros	Sulfato Azul do Nilo (Cain, 1947)
	Lipídios insaturados	Tetróxido de Ósmio (Ganter e Jollés, 1969; 1970)
	Ácidos graxos	Acetato de Cobre/Ácido Rubiânico (Ganter e Jollés, 1969)
Terpenóides	Óleos essenciais e óleo-resinas	Reagente de Nadi (David e Carde, 1964)
	Esteróides	Tricloreto de Antimônio (Hardman e Sofowora, 1972; Mace et al., 1974)
	Lactonas sesquiterpénicas	Ácido Sulfúrico (Geissman e Griffin, 1971)
	Terpenóides com grupo carbonilo	2,4-Dinitrofenilhidrazina (Ganter e Jollés, 1969)
Compostos fenólicos	Compostos fenólicos gerais	Dicromato de Potássio (Gabe, 1968)
	Taninos	Vanilina Clorídrica (Mace e Howell, 1974)
	Lignina	Floroglucinol (Johansen, 1940)
	Flavonóides*	Cloreto de Alumínio (Charrière-Ladreix, 1976)
	Agliconas flavonólicas*	Reagente de Wilson (Charrière-Ladreix, 1976)
Alcalóides		Reagente de Wagner (Furr e Mahlberg, 1981)
Glicídios	Amido	Lugol (Jensen, 1962)
	Pectinas	Vermelho de Rutênio (Johansen, 1940)
	Mucilagens	Ácido Tânico/Cloreto de Ferro III (Pizzolato e Lillie, 1973)

* Indução de fluorescência. * *Induction of fluorescence*



Figuras 1-7 – Caule de *Spondias dulcis*. 1-5. Cortes transversais. 6 e 7. Cortes longitudinais. 1. Ductos localizados na medula e associados ao floema no caule em início de crescimento secundário: câmbio fascicular (estrela) e interfascicular (*). 2. Ducto medular com lume circular. 3. Ducto associado ao floema com lume oval. 4. Células da bainha parenquimática e do epitélio secretor. 5. Secreção translúcida no lume do ducto (*). 6. Lume do ducto associado ao floema contendo secreção translúcida (*). 7. Lume alongado do ducto medular. Abreviaturas: Bd (bainha do ducto); Co (colênquima); Df (ducto associado ao floema); Dm (ducto medular); Ep (epiderme); Es (epitélio secretor); Id (idioblasto); e Mp (medula parenquimática).

Figures 1-7 – Stem of *Spondias dulcis*. 1-5. Cross sections. 6 and 7. Longitudinal sections. 1. Ducts associated or near to the phloem and in the pith of the stem on the start of its secondary growth: fascicular (star) and interfascicular cambium (*). 2. Pith duct with a rounded lumen. 3. Phloem duct with an oval lumen. 4. Parenchyma sheath and secretory epithelium cells. 5. Translucent secretion in the lumen of the duct (*). 6. Lumen of a phloem duct with translucent secretion (*). 7. Elongated lumen of a pith duct. Abbreviations: Bd (duct sheath); Co (collenchyma); Ep (epidermis); Es (secretory epithelium); Df (duct associated to the phloem); Dm (Pith duct); Id (idioblast); Mp (parenchyma pith).

Tabela 2 – Caracterização histoquímica do secretado dos ductos e idioblastos do caule de *Spondias dulcis*
Table 2 – Histochemical characterization of the ducts and idioblasts secretory products on *Spondias dulcis* stem

Grupo de compostos	Teste	Ductos		Idioblastos
		Lume	Epitélio	
Lipídios	Sudan Escarlata	+	+	-
	Sudan Black B	+	+	-
	Azul-do-Nilo	+	+	-
	Tetróxido de Ósmio	+	-	+
	Acetato de Cobre/Ácido Rubeânico	-	-	+
Terpenóides	Reagente de Nadi	+	+	-
	Tricloreto de Antimônio	-	-	-
	Ácido Sulfúrico	-	-	-
	2,4-Dinitrofenilhidrazina	-	-	-
Compostos Fenólicos	Dicromato de Potássio	-	-	+
	Cloreto de Alumínio	+	+	-
	Reagente de Wilson	+	+	-
	Vanilina Clorídrica	-	-	+
	Floroglucinol	-	-	-
Alcalóides	Reagente de Wagner	-	-	-
Glicídios	PAS	F	+	-
	Lugol	-	-	-
	Vermelho de Rutênio	+	+	-
	Ácido Tânico/Cloreto de Ferro III	-	-	-
Proteínas Totais	Xilidine Ponceau	-	-	-

+ = reação positiva; - = reação negativa; F = não foi observada a presença de secretado dentro da estrutura.
 + = positive reaction; - = negative reaction; F = there was not observed secretion within the structure.

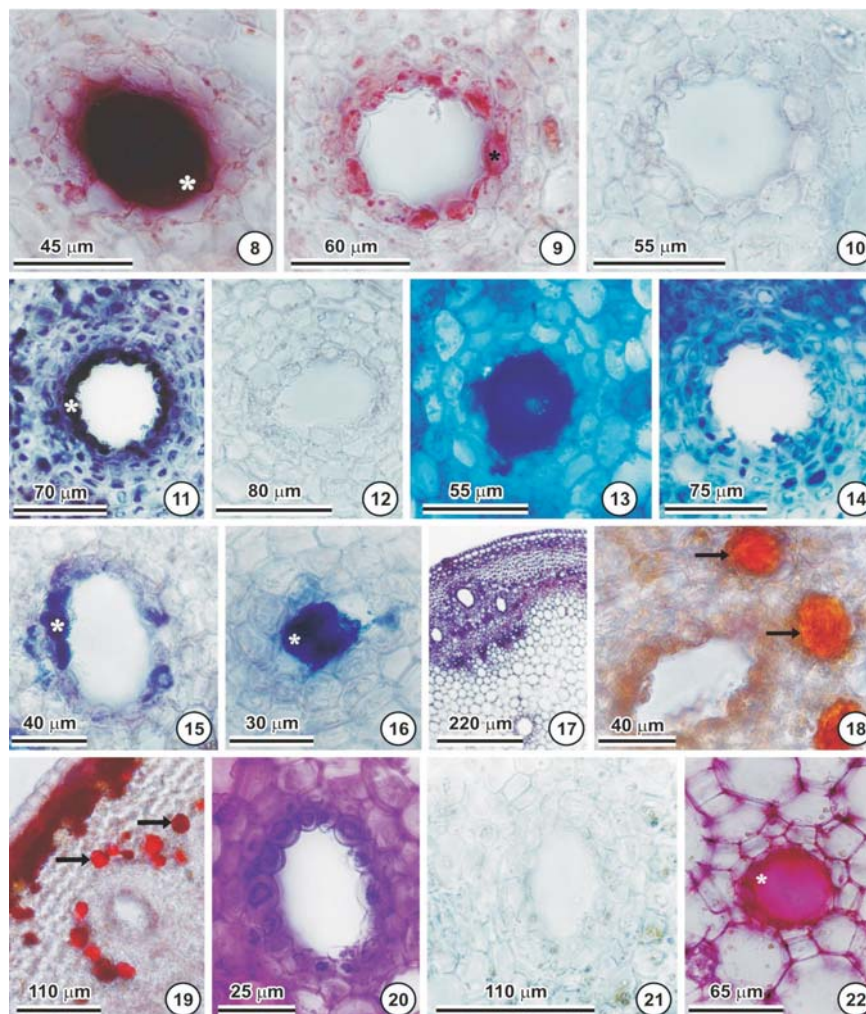
A reação com azul-do-nilo descartou a hipótese da ocorrência de lipídios neutros tanto na secreção do lume quanto nas células epiteliais do ducto (Figuras 13 e 14), uma vez que a coloração azul obtida pode indicar a presença de lipídios ácidos ou de compostos basófilos. Dos reagentes usados para detectar terpenóides, apenas com o Reagente de Nadi obteve-se resultado positivo, desenvolvendo no lume e no epitélio do ducto uma coloração azul-intensa característica de óleos essenciais (Figuras 15 e 16). A natureza lipofílica dessa secreção foi confirmada pela ausência de coloração, após tratamento das secções por uma mistura de clorofórmio-metanol (Figuras 10, 12 e 17).

A presença de óleos essenciais na goma de espécies de Anacardiaceae já foi relatada, com ênfase em suas propriedades antimicrobianas (ALMA et al., 2004).

Em relação aos compostos hidrofílicos, foram detectados polissacarídeos apenas nas células do epitélio do ducto (Figura 20), enquanto no lume se verificou reação positiva com o vermelho de rutênio (Figura 22), indicando a presença de pectinas. É interessante mencionar que o ácido tânico/cloreto de ferro III, utilizado

para detecção de mucilagem, não confirmou a sua presença, provavelmente devido à falta de especificidade desse teste para as mucilagens vegetais, pobres em proteínas, uma vez que o ácido tânico reage com os grupos amina das proteínas que constituem as mucilagens (PIZZOLATO e LILLIE, 1973).

A secreção nos ductos reagiu negativamente aos testes para compostos fenólicos em luz visível, inclusive para taninos (Tabela 2). Contudo, em luz ultravioleta (UV), a secreção apresenta autofluorescência azulada, que indica a presença de compostos fenólicos. A utilização de cloreto de alumínio induziu o aparecimento de uma fluorescência amarela, evidenciando a presença de flavonóides, provavelmente de agliconas (não documentado). Embora os testes para a detecção de fenóis em luz visível tenham dado resultados negativos, não se pode concluir, de modo absoluto, que esses compostos não existem no secretado. Os testes para compostos fenólicos são, de um modo geral, pouco específicos, havendo compostos como os flavonóides que, devido à sua grande labilidade, não são, na maioria das vezes, detectáveis senão em microscopia de fluorescência em luz ultravioleta.



Figuras 8-22 – Caracterização histoquímica do secretado do caule de *Spondias dulcis* (secções transversais). 8-10. Detecção de lipídios totais com Sudan Escarlata. 8. Reação positiva do secretado do ducto (*). 9. Presença de gotículas lipídicas no epitélio secretor (*). 10. Controle. 11 e 12. Detecção de lipídios totais com Sudan Black B. 11. Reação nas células epiteliais do ducto secretor (*). 12. Controle. 13 e 14. Detecção de lipídios ácidos e neutros com azul-do-nilo. A coloração azul intensa no lume (13) e no epitélio do ducto (14) evidencia provavelmente lipídios ácidos. 15-17. Detecção de terpenóides com Reagente de Nadi. 15. Reação positiva para óleo essencial no epitélio secretor (*). 16. Presença de óleo essencial no secretado (*). 17. Controle. 18. Idioblastos (setas) contendo compostos fenólicos após a reação com dicromato de potássio. 19. Idioblastos contendo taninos (setas) após a reação com vanilina clorídrica. 20 e 21. Detecção de polissacarídeos com PAS. 20. Reação positiva nas células do epitélio secretor. 21. Controle. 22. Reação positiva do secretado do ducto ao vermelho de rutênio (*), indicando a ocorrência de pectinas.

Figures 8-22 – Histochemical characterization of secretory products on *Spondias dulcis* stem (cross sections). 8-10. Lipid detection with Sudan Red. 8. Positive reaction in the duct secretion (*). 9. Lipid droplets on the glandular epithelium (*). 10. Control. 11 and 12. Detection of total lipids with Sudan Black B. 11. Positive reaction on the epithelial cells. (*). 12. Control. 13 and 14. Detection of neutral and acidic lipids with Nile Blue. Positive reaction in the lumen (13) and in the epithelium of the duct (14) reveal the presence of acidic lipids. 15-17. Detection of terpenoids with Nadi Reagent. 15. Positive reaction for essential oil in the epithelial cells (*). 16. Presence of essential oil in the secretion (*). 17. Control. 18. Idioblasts (arrows) with phenolic compounds after reaction with Potassium Dichromate. 19. Tannin idioblasts (arrows) after reaction with Vanillin-hydrochloric Acid. 20 and 21. Detection of polysaccharides with PAS. 20. Positive reaction in the epithelial cells. 21. Control. 22. Positive reaction of secretion duct to Ruthenium Red (*) showing the presence of pectins.

A ausência de taninos na goma de espécies do gênero *Spondias* é um dos caracteres importantes para a sua aplicação na indústria alimentícia (LEÓN de PINTO et al., 2000). Dessa forma, *Spondias dulcis* parece confirmar o potencial econômico do gênero.

A detecção de secretados exclusivamente no epitélio ou no lume, bem como a sua ocorrência em menor proporção nesses sítios, pode ser indicativo de eventos cíclicos de secreção, especialmente nos casos de ductos esquizógenos maduros. Venkaiah e Shah (1984) sugeriram que em ductos esquizógenos com uma camada de células epiteliais densamente coradas, de formato convexo e, ou, com paredes tangenciais internas frouxas, ocorram nova síntese e acúmulo do secretado, posterior a uma prévia liberação. O reaparecimento de compostos lipofílicos após a sua eliminação tem sido relatado (SCHWAB et al., 1969), sugerindo que a liberação de exsudados segue uma seqüência cíclica e complexa. Nair et al. (1983) observaram, na ultra-estrutura caulinar de *Anacardium occidentale*, que a ocorrência de um grande número de vesículas no citoplasma das células do epitélio secretor, em alguns ductos, e a sua menor ocorrência em outros seria um indício da existência de fases distintas de secreção.

Nos idioblastos, observou-se reação ao dicromato de potássio (Figura 18) e ao acetato de cobre/ácido rubeânico, evidenciando a presença de compostos fenólicos e ácidos graxos, respectivamente. A vanilina clorídrica, ao reagir positivamente com o secretado (Figura 19), revelou a ocorrência de taninos, resultado que confirma as observações de Venning (1948) em *S. dulcis*, no que refere à presença de idioblastos taníferos.

A caracterização histoquímica do secretado mostrou, pela primeira vez, que os ductos e idioblastos de *S. dulcis* produzem uma secreção complexa, constituída nos primeiros por lipídios (principalmente óleos essenciais), polissacarídeos (provavelmente mucilagens) e compostos fenólicos (agliconas flavonóidicas), o que permite classificá-los como ductos gomoresiníferos. Os idioblastos, apesar de serem taníferos, contêm também ácidos graxos.

As gomoresinas e os taninos desempenham, nas espécies que os produzem, um papel importante de defesa contra a herbivoria (HARBONE, 1993; Von TEICHMAN e WYK, 1994), contra a invasão de microrganismos patogênicos (SCALBERT, 1991) e de vírus, em particular contra os vírus *Coxsackie B₂* e *Herpes simplex* (CORTHOUT et al., 1991; 1992).

4. AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Estadual de Florestas (IEF), pelo fornecimento das mudas; e a Crislene V. Silva, Luzimar C. Silva e, especialmente, Vânia M. M. Valente, pelo auxílio no preparo de parte dos reagentes e secções histológicas.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMA, M. H. et al. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils from the gum of Turkish Pistachio (*Pistacia x vera* L.). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 52, p. 3911-3914, 2004.
- BARROSO, G. M. et al. **Sistemática das Angiospermas do Brasil**. 2. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 2002. v. 1, 309p.
- BASU, S. Some structural studies on degraded *Spondias dulcis* gum. **Carbohydrate Research**, v. 81, p. 200-201, 1980.
- BASU, S.; RAO, C.V.N. Structural investigation on degraded *Spondias dulcis* gum. **Carbohydrate Research**, v. 94, p. 215-224, 1981.
- CAIN, A. J. The use of Nile blue in the examination of lipids. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, v. 88, p. 383-392, 1947.
- CARMELLO, S. M.; MACHADO, S. R.; GREGÓRIO, E. A. Ultrastructural aspects of the secretory duct development in *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 18, p. 95-103, 1995.
- CHARRIÈRE-LADREIX, Y. Répartition intracellulaire du secrétat flavonique de *Populus nigra* L. **Planta**, v. 129, p. 167-174, 1976.
- CORTHOUT, J. et al. Antiviral ellagitannins from *Spondias mombin*. **Phytochemistry**, v. 30, p. 1129-1130, 1991.
- DAVID, R.; CARDE, J. P. Coloration différentielle des inclusions lipidique et terpeniques des pseudophylles du *Pin maritime* au moyen du reactif Nadi. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences Paris, Série D**, v. 258, p. 1338-1340, 1964.

- ENGLER, A. **Anacardiaceae**: Anatomisches Verhalten. Leipzig: Die Natürlichen Pflanzenfamilien Bd, 1896. p. 139-140. Tomo 3.
- FAHN, A. **Secretory tissues in plants**. London: Academic Press, 1979. 302p.
- FAHN, A. **Plant anatomy**. 4. ed. Oxford: Pergamon Press, 1990. 588p.
- FAHN, A.; EVERT, R. F. Ultrastructure of the secretory ducts of *Rhus glabra* L. **American Journal of Botany**, v. 61, p. 1-14, 1974.
- FURR, M.; MAHLBERG, P. G. Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. **Journal of Natural Products**, v. 44, p. 153-159, 1981.
- GABE, M. **Techniques histologiques**. Paris: Masson & Cie, 1968. 1113p.
- GANTER, P.; JOLLÉS, G. **Histochimie normale et pathologique**. Paris: Gauthier – Villars, 1969. v. 1. 1904p.
- GEISSMAN, T. A.; GRIFFIN, T. S. Sesquiterpene lactones: acid-catalyzed color reactions as an aid in structure determination. **Phytochemistry**, v. 10, p. 2475-2485, 1971.
- GUTIÉRREZ G. O. et al. 1D- and 2D-NMR spectroscopy studies of the polysaccharide gum from *Spondias purpurea* var. *Lutea*. **Food Hydrocolloids**, v. 19, p. 37-43, 2005.
- HARBONE, J. B. **Ecological biochemistry**. 4. ed. London: Academic Press, 1993. 318p.
- HARDMAN, R.; SOFOWORA, E. A. Antimony trichloride as test reagents for steroids, especially diosgenin and yamogenin, in plant tissues. **Stain Technology**, v. 47, p. 205-208, 1972.
- JENSEN, W. A. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco: WH Freeman, 1962. 408p.
- JOEL, D. M.; FAHN, A. Ultrastructure of resin ducts of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). 1. Differentiation and senescence of the shoot ducts. **Annals of Botany**, v. 46, p. 225-233, 1980a.
- JOEL, D. M.; FAHN, A. Ultrastructure of resin ducts of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). 2. Resin secretion in the primary stem ducts. **Annals of Botany**, v. 46, p. 779-783, 1980b.
- JOEL, D. M.; FAHN, A. Ultrastructure of resin ducts of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). 3. Secretion of the protein-polysaccharide mucilage in the fruit. **Annals of Botany**, v. 46, p. 785-790, 1980c.
- JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill, 1940. 523p.
- LEÓN DE PINTO, G. et al. The composition of two *Spondias* gum exudates. **Food Hydrocolloids**, v. 14, p. 259-263, 2000.
- MACE, M. E.; BELL, A. A.; STIPANOVIC, R. D. Histochemistry and isolation of gossypol and related terpenoids in roots of cotton seedlings. **Phytopathology**, v. 64, p. 1297-1302, 1974.
- MACE, M. E.; HOWELL, C. R. Histochemistry and identification of condensed tannin precursor in roots of cotton seedlings. **Phytopathology**, v. 64, p. 1297-1302, 1974.
- MACHADO, S. R.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. Estrutura e desenvolvimento de canais secretores em frutos de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). **Acta Botanica Brasileira**, v. 15, p. 189-195, 2001.
- MARTÍNEZ, M. et al. Structural features of an arabinogalactan gum exudates from *Spondias dulcis* (Anacardiaceae). **Carbohydrate Research**, v. 338, p. 619-624, 2003.
- McMANUS, J. F. A. Histological and histochemical uses of periodic acid. **Stain Technology**, v. 23, p. 99-108, 1948.
- METCALFE, C. F.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons: Leaves, Stem and Wood in Relation to Taxonomy with Notes on Economic Uses**. Oxford: Clarendon Press, 1950. v. 1. 724p.
- NAIR, G. M.; VENKAIK, K.; SHAH, J. J. Ultrastructure of gum-resin ducts in Cashew (*Anacardium occidentale*). **Annals of Botany**, v. 51, p. 297-305, 1983.

O'BRIEN, T. P.; McCULLY, M. E. **The study of plant structure principles and select methods**. Melbourne: Termarcarphi Pty, 1981. 45p.

PAULA, J. E.; ALVES, J. L. H. Anatomia de *Anacardium spruceanum* Bth, Ex Engl. (Anacardiaceae da Amazônia). **Acta Amazônica**, v. 3, p. 39-53, 1973.

PEARSE, A. G. E. **Histochemistry theoretical and applied: preparative and optical technology**. 4.ed. Edinburgh: Churchill Livingstone, 1980. 439 p.

PIZZOLATO, T. D.; LILLIE, R. D. Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. **The Journal of Histochemistry and Cytochemistry**, v. 21, p. 56-64, 1973.

SCALBERT, A. Antimicrobial properties of tannins. **Phytochemistry**, v. 30, p. 3875-3883, 1991.

SCHWAB, D. W.; SIMMONS, E.; SCALA, J. Fine structure changes during function of the digestive gland of Venus's-flytrap. **American Journal of Botany**, v. 56, p. 88-100, 1969.

SILVA, L. C. et al. Flúor em chuva simulada: sintomatologia e efeitos sobre a estrutura foliar e o crescimento de plantas arbóreas. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, p. 385-393, 2000.

VENKAIAH, K. Development, ultrastructure and secretion gum ducts in *Lannea coromandelica* (Houtt.) Merrill (Anacardiaceae). **Annals of Botany**, v. 69, p. 449-457, 1992.

VENKAIAH, K.; SHAH, J. J. Distribution, development and structure of gum ducts in *Lannea coromandelica* (Houtt.) Merrill (Anacardiaceae). **Annals of Botany**, v. 54, p. 175-186, 1984.

VENNING, F. D. The ontogeny of the laticiferous canals in the Anacardiaceae. **American Journal of Botany**, v. 35, p. 637-644, 1948.

VON TEICHMAN, I.; Van WYK, A. E. The generic position of *Protorhus namaquensis* Sprague (Anacardiaceae): evidence from fruit structure. **Annals of Botany**, v. 73, p. 175-184, 1994.