

Morfoanatomia foliar de *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis* (Chrysobalanaceae)

Leaf morphoanatomy of *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis* (Chrysobalanaceae)

Marcos M Corrêa^{1*}, Maria Gracimar P Araújo², Veridiana V Scudeller², Manoel Roberto S Viana³.

1. Curso de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Manaus, AM, Brasil; 2. Departamento de Biologia – ICB, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Manaus, AM, Brasil; 3. Laboratório de Botânica Agroflorestal (LABAF), Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Manaus, AM, Brasil.

*Autor para correspondência: marcos.melo.correa@outlook.com

Resumo *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*, conhecida como uchirana, é uma árvore perenifólia facilmente encontrada em áreas periodicamente inundadas na Amazônia. Este estudo caracteriza a morfologia e anatomia foliar de *C. paraensis* subsp. *paraensis*, coletada na floresta de igapó da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus – AM, informando caracteres para a diagnose da espécie. Foram utilizadas técnicas usuais para estudos morfológicos e anatômicos, como análise de cortes transversais e dissociados do terço médio do limbo foliar. A espécie possui folhas simples, inteiras, alternas, ovadas a oblongas, com duas glândulas na base do limbo, estípulas apenas nos ramos mais jovens. O pecíolo é côncavo na face adaxial e convexo na face abaxial. O mesofilo é dorsiventral, com epiderme uniestratificada, parênquima paliádico e esponjoso definidos. A estrutura foliar apresenta características escleromorfas, como extensões de bainha dos feixes vasculares, que conferem resistência e cutícula espessa, que atua como barreira física. Os caracteres foliares se mostraram eficientes para a devida determinação da espécie, mesmo na ausência de caracteres florais

Palavras-chaves: Amazônia, anatomia foliar, morfologia foliar, uchirana.

Abstract *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*, known locally as uchirana, is an evergreen tree easily found in seasonally flooded areas in the Amazon region. This study characterizes the morphology and leaf anatomy of *C. paraensis* subsp. *paraensis*, collected in the igapó forest in Tupé Sustainable Development Reserve, Manaus – AM, providing diagnostic characters for the species. Usual techniques for morphological and anatomical studies were used, such as analysis of leaf cross sections and dissociated cuts from the middle third of the leaf blade. The species has simple, entire, alternate, ovate to oblong

leaves, with two glands at the base of the blade, stipules only in the younger branches. The petiole is concave on the adaxial face and convex on the abaxial surface. The mesophyll is dorsiventral, with uniseriate epidermis, palisade and spongy parenchyma defined. The leaf structure presents scleromorphic features like sheath extensions of the vascular bundles, which provide strength and a thick cuticle, which acts as a physical barrier. Leaf characters are effective for recognition in the absence of floral characters.

Keywords: Amazon, leaf anatomy, leaf morphology, uchirana.

Introdução

Chrysobalanaceae se distribui nas regiões tropicais e subtropicais, sendo constituída por 18 gêneros e cerca de 530 espécies, com sete gêneros neotropicais (Hemsling e Romero 2010). A arquitetura da família é relativamente uniforme (Yakandawala *et. al* 2010), apresentando o hábito arbóreo, arborescente, arbustivo ou lianas (Souza e Lorenzi 2012). As folhas são simples, alternas, inteiras, geralmente coriáceas, glabras ou com indumento na face abaxial. Apresentam duas glândulas (Prance, 1972) ou nectários extraflorais (Machado *et al.* 2008) na base da lâmina ou no pecíolo; duas estípulas, variando de minúsculas e caducas a grandes e permanentes, de formas variadas, e domácias podem estar presentes (Kerrigan e Dixon 2011).

O gênero *Couepia* Aubl. possui cerca de 60 espécies com distribuição que abrange a América Latina (Prance 1972, Sothers 2010). *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis* é uma árvore que pode atingir até 20 m de altura, sendo normalmente mais baixa. Três subespécies existem, sendo que

duas ocorrem na região amazônica: *Couepia paraensis* subsp. *paraensis* e *C. paraensis* subsp. *glaucescens*, que se diferenciam morfológicamente apenas por caracteres florais (Prance 1972). Conhecida popularmente como uichirana, oitirana ou uchirana, é encontrada na Amazônia oriental, ocidental e no cerrado (Prance 1972, Fonseca *et al.* 2005). Na região Amazônica ocorre em áreas de igapó, inundado periodicamente, com registro da espécie na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé (RDS Tupé) (Scudeller *et al.* 2009a). Os frutos possuem sabor agradável, lembrando o uxi (*Endopleura uchi* (Huber) Cuatrec., Humiriaceae), e apesar de não explorado comercialmente é consumido pela população que mora próximo às florestas onde ocorrem (Janick e Paull 2008). A madeira é usada para carpintaria em pequena escala (Duke e Vasquez 1994). O estudo de Sanduja *et al.* (1983) aborda componentes químicos encontrados em *C. paraensis*, como terpenóides e flavonóides considerados efetivos no tratamento de leucemia em ratos, apontando necessidade de maior investigação de sua estrutura.

Estudos morfoanatômicos relacionados à Chrysobalanaceae são escassos e/ou antigos e de difícil acesso, como o desenvolvido por Bonne (1926) sobre o gineceu das flores. Entre os mais recentes destaca-se o trabalho relativo à anatomia foliar de *Licania cariae* e *L. pittieri*, realizado por Jáuregui e Cardozo (2000), que forneceram caracteres para a identificação das espécies. Estudos com outras famílias indicam a anatomia foliar como um importante parâmetro de diferenciação (Ribeiro 1999, Hefler 2010) e ao longo da história estudos apontam a anatomia como ferramenta útil para a taxonomia e identificação de espécies (Metcalf e Chalk 1979, Dickinson 2000). Os trabalhos de Espinosa-Osornio *et al.* (2002) e Leroy *et al.* (2008) trazem contribuições para o conhecimento da estrutura foliar de *Chrysobalanus icaco* e *Hirtella physophora*, respectivamente, assim como de domácias da última.

Este estudo tem como objetivo caracterizar a morfologia e anatomia de folhas de *Couepia paraensis* subsp. *paraensis*, a fim de fornecer caracteres que auxiliem no reconhecimento da espécie.

Métodos

As amostras foram coletadas no Lago Tupé, coordenadas 60°19'08''W – 03°04'22''S e 60°13'46''W – 02°57'50''S), localizado na RDS Tupé nos meses de outubro de 2011 e março de 2012, em épocas de vazante e cheia da região, respectivamente. A reserva localiza-se na margem esquerda do rio Negro, 25 km a oeste de Manaus. O clima é classificado como Am no sistema Köppen: clima tropical úmido de monção, com precipitação excessiva durante alguns meses o que compensa a ocorrência de 1-2 meses de precipitações inferiores a 60 mm (Scudeller *et al.* 2009b). Indivíduos coletados estão depositados no herbário da Universidade Federal do Amazonas sob os números de registro HUAM9987 e HUAM9988.

Foram utilizadas 60 folhas para as análises morfológicas (quinze de cada quatro indivíduos) e 20 para as observações anatômicas (cinco de cada quatro indivíduos), completamente expandidas e coletadas do terceiro nó, cujas análises foram realizadas no Laboratório de Botânica Agroflorestal (LABAF), da Faculdade de Ciências Agrárias (FCA) na Universidade Federal do Amazonas (UFAM).

Na análise da morfologia verificou-se: filotaxia, presença ou ausência de estípulas, forma da estípula, comprimento e largura do limbo, comprimento e diâmetro do pecíolo, contorno do pecíolo, forma do limbo (margem, base e ápice), padrão de venação, coloração, glândulas (presença ou ausência e posição), consistência e tipo de superfície (glabra ou pilosa) (Radford *et al.* 1974). Para observações a respeito do padrão de venação foi usado o método de diafanização com hidróxido de sódio 5%, com a coloração feita com safranina alcoólica 50% (Arnott 1959 modificado por Lersten 1967, disponível em Kraus e Arduin 1997) e observações realizadas com auxílio de lupa. Os padrões para descrição seguem a classificação proposta por Hickey (1974) e Ellis *et al.* (2009).

No estudo micromorfológico da epiderme utilizou-se o método de dissociação, com peróxido de hidrogênio 30% + ácido acético P.A. (1:1), coloração com safranina 1% em etanol 50% (Franklin 1945, disponível em Kraus e Arduin 1997) e montagem com glicerina ou gelatina glicerinada. Na análise do tecido epidérmico, caracterizou-se o contorno e forma das células, tipo de estômatos, presença e tipo de tricomas. Cortes transversais do pecíolo e do limbo foram obtidos da região mediana, utilizando micrótomo manual. Os cortes foram submetidos aos processos de diafanização em hipoclorito de sódio 50%, coloração com azul de astra 1% e safranina 1% (safrablau 9:1) (Bukatsch, 1972) e montagem em gelatina glicerinada. Foram analisados o padrão de distribuição dos tecidos de revestimento, sustentação e preenchimento e arranjo do sistema vascular do pecíolo e da nervura central. Cortes frescos também foram realizados exclusivamente na região dos nectários extraflorais para realização de testes histoquímicos em secções transversais para detecção de proteínas (Xylidine Ponceau – O'Brien e McCully 1981), amidos (Lugol – Johansen 1940), lipídios totais (Sudan III – Gerlach 1984) e pectinas (vermelho de Rutênio – Langeron 1949).

Fotomicrografias foram obtidas com máquina digital Canon PC1252 acoplada a um fotomicroscópio Zeiss Primo Star MicroImaging 37081, no qual as observações foram realizadas. Os resultados também foram registrados com fotografias obtidas com câmera digital Panasonic Lumix DMC-LS80 e desenhos feitos à mão com auxílio de lupa estereoscópica Zeiss Stemi SV11 com câmara clara.

Resultados

Couepia paraensis (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis* possui folhas simples, alternas, dísticas, pecioladas, ovadas a oblongas, com um par de nectários extraflorais de difícil visualização presentes no ponto de inserção do pecíolo na base do limbo, e estípulas presentes apenas nos pecíolos de ramos



Figura 1 Vista geral de um ramo frutífero e detalhe da posição do par de nectários extraflorais em *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*. ne: nectário extrafloral. Escala = 1 cm

mais jovens (Figura 1). Os ramos normalmente apresentam cor marrom a marrom acinzentada com lenticelas de coloração esbranquiçada dispostas em linhas longitudinais (Figuras 1, 2a). O pecíolo em corte transversal apresenta-se plano na face adaxial e convexo na abaxial, com 6,38-11,97 mm de comprimento e 1,43-3,89 mm de diâmetro. Limbo com 81,57-177,80 mm comprimento e 34,19-96,85 mm de largura, verde-amarelado com brilho semi-metálico, cartáceo, superfície adaxial glabra e abaxial pilosa com indumento aracnóide (Figura 2b), base arredondada a cordada, margem inteira, ápice curto a acentuadamente acuminado.

A venação é do tipo camptódroma-eucamptódroma (Figura 3a), com nervura primária saliente na base do limbo tomando-se aplanada em direção ao ápice e as nervuras secundárias interconectadas por ramificações de ordens superiores. Ocorrem 17-19 pares de nervuras secundárias formando ângulos agudos com a nervura primária, com espaçamento menor próximo à base, cursos curvados abruptamente próximos a margem. Nervuras



Figura 2 a. Detalhe da posição das glândulas, b. tricomas na face adaxial do limbo foliar de *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*. le: lenticelas, ne: nectário, tr: tricomas. Escala: a = 1 cm, b = 1mm.

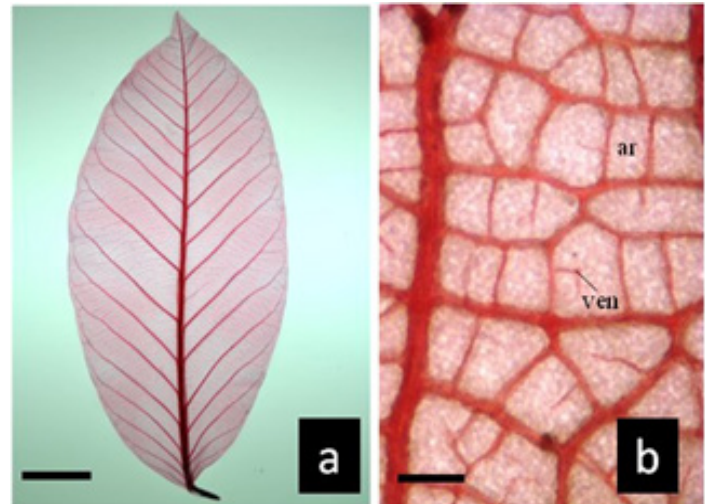


Figura 3 Padrão de venação eucamptódroma de *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*. a. Visão geral. b. Aréolas completas com vênulas simples. ar = aréola, ven = vênula. Escala: a = 2 cm, b = 200 µm.

intersecundárias simples são presentes e nervuras terciárias seguem o modelo ramificado transversal, orientado através da área intercostal formando ângulos quase retos em relação à nervura central. Ordens superiores de venação formam um retículo de trajetória ortogonal no qual não é possível distinguir ordens. A venação é imersa na face adaxial e saliente na face abaxial. As aréolas são completas com vênulas simples, lineares e sem ramificações, de formato e tamanho variável (Figura 3b).

Em corte transversal o pecíolo apresenta células epidérmicas cúbicas e recobertas por cutícula espessa (Figura 4a, b). No

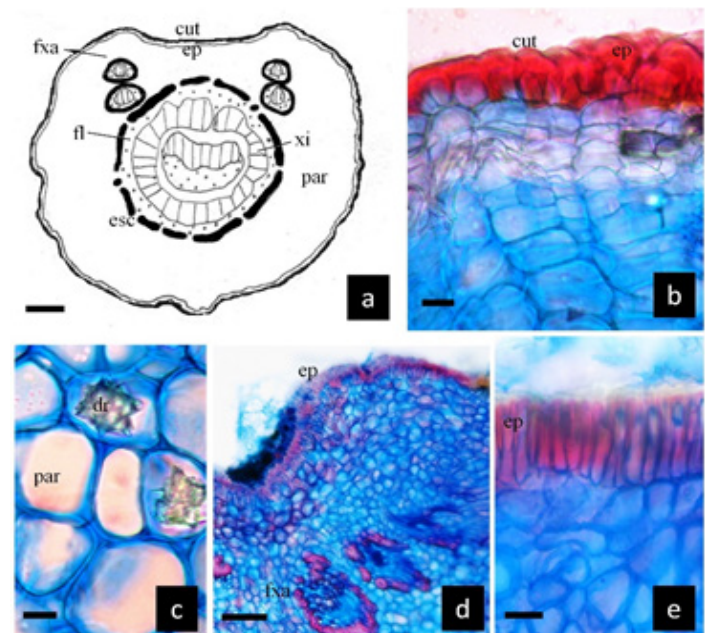


Figura 4 Anatomia do pecíolo de *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*. a. Esquema diagramático evidenciando o contorno e disposição dos tecidos vasculares. b. Detalhe da cutícula e epiderme. c. Drusas no parênquima cortical. d. Feixes vasculares acessórios anficrivais na região da glândula no início da base do limbo. e. Detalhe da epiderme do nectário extrafloral. cut = cutícula, dr = drusa, ep = epiderme, esc = esclerênquima, fl = floema, fxa = feixe acessório, par = parênquima, xi = xilema. Áreas pontilhadas: floema, listras: xilema, áreas em preto espesso: fibras de esclerênquima. Escala: a, d = 200 µm, b, c, e = 20 µm.

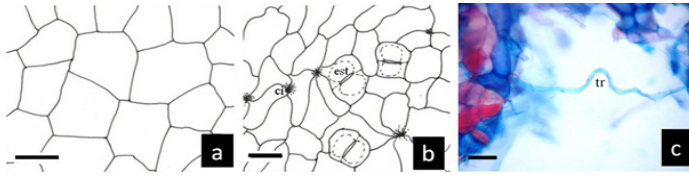


Figura 5 Esquema diagramático da vista frontal da epiderme de *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*. a. Face adaxial. b. Face abaxial. c. Corte paradérmico da face adaxial evidenciando tricoma. ci: cicatriz, est = estômato, tr = tricoma. Escala = 20 μ m.

parênquima cortical há presença de drusas (Figura 4c) e esclereídes são observadas na região do córtex ao redor dos feixes vasculares centrais. As unidades vasculares encontram-se distribuídas em forma de um feixe colateral circundado por fibras, com um feixe colateral na medula. Dois pares de feixes vasculares acessórios anficrivais ocorrem próximos à região adaxial (Figura 4a). Na porção terminal do pecíolo e transição para o limbo, feixes acessórios ocorrem próximos aos nectários extraflorais (Figura 4d). Os nectários apresentam uma epiderme com células papilosas (Figura 4e).

Em vista frontal a epiderme foliar apresenta células com paredes anticlinais retas na face adaxial e sinuosas na face abaxial (Figura 5a). Cicatrizes deixadas por tricomas perdidos no processo de dissociação são visíveis (Figura 5b). Em corte paradérmico é possível visualizar tricomas simples, filiformes e flexuosos (Figura 5c).

A folha é hipostomática, com estômatos do tipo paracítico (Figura 6b), e em corte transversal se observa os estômatos localizados abaixo do nível das células epidérmicas (Figura 6d). Tricomas são observados formando emaranhados na face abaxial da epiderme (Figuras 2b, 6a, b, d), ocorrendo com maior frequência nas folhas jovens, classificados como aracnóides, por serem longos e formarem um tipo de “teia”, característico em espécies de *Chrysobalanaceae*. O mesofilo é dorsiventral com epiderme uniestratificada revestida por

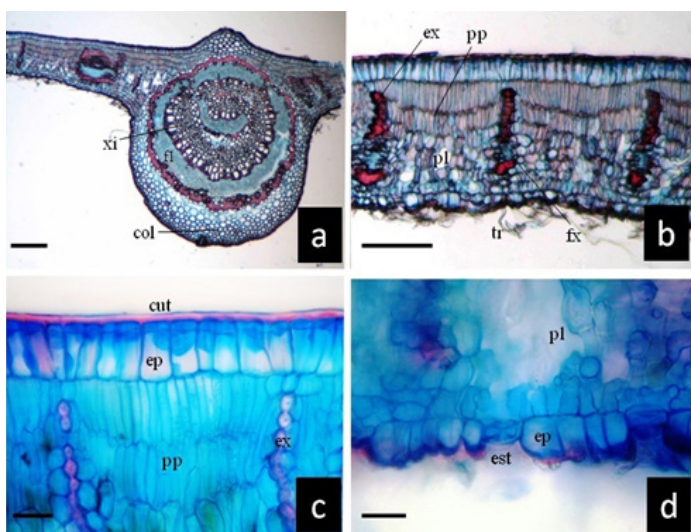


Figura 6 Corte transversal da folha de *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*. a. Aspecto geral do mesofilo e nervura central. b. Detalhe do mesofilo. c. Epiderme – face adaxial. d. Epiderme – face abaxial. col = colênquima, cut = cutícula, ep = epiderme, est = estômato, ext = extensão de bainha, fl = floema, fx = feixe vascular, pl = parênquima lacunoso, pp = parênquima paliádico, tr = tricoma, xi = xilema. Escala: a = 200 μ m, b = 100 μ m, c e d = 20 μ m.

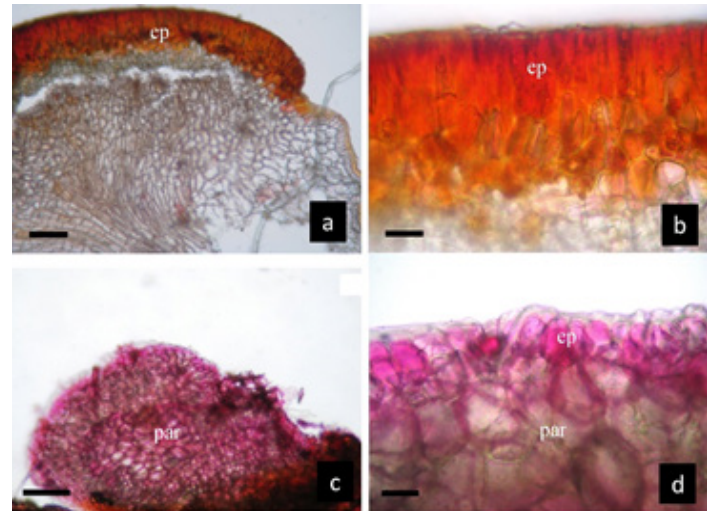


Figura 7 Resultados dos testes histoquímicos dos nectários extraflorais de *Couepia paraensis* (Mart. & Zucc.) Benth. subsp. *paraensis*. a,b. Lipídios. c,d. Pectinas. ep = epiderme, pp = parênquima. Escala: a,c = 100 μ m, b,d = 20 μ m.

cutícula espessa (Figura 6a, b). As células epidérmicas da face adaxial são alongadas e maiores em relação às células da face abaxial (Figura 6c). O parênquima paliádico é constituído por duas a três camadas de células alongadas e justapostas, enquanto no parênquima esponjoso ocorrem células de formato irregular. Colênquima angular ocorre nas faces adaxial e abaxial, abaixo das células epidérmicas da nervura central (Figura 6a). Fibras de esclerênquima são encontradas associadas aos feixes vasculares de menor calibre do limbo, formando extensões das bainhas na face adaxial e calotas no xilema, constituindo um cilindro contínuo em torno do sistema vascular da nervura central.

Os testes histoquímicos na região dos nectários extraflorais detectaram apenas a presença de lipídios e pectinas (Figura 7). Os lipídios se concentraram na região da epiderme (Figura 7a, b), enquanto as pectinas se concentraram na epiderme e no parênquima fundamental (Figura 7c, d). Os testes para detecção de amido e proteínas não apresentaram reação positiva.

Discussão

Poucos estudos abordam em conjunto aspectos da morfologia e anatomia de espécies *Chrysobalanaceae*. Grande parte das informações morfológicas para a família consta nas descrições para as espécies em trabalhos taxonômicos com o grupo (Prance 1972, 1989; Prance e Sothers 1999). Os resultados encontrados para *C. paraensis* subsp. *paraensis* são similares em vários aspectos ao conhecimento existente para *Chrysobalanaceae*, corroborando parte da informação disponível para a espécie, e características como as folhas ovadas a oblongas, comprimento e largura do limbo, face superior glabra e indumento na face inferior são similares ao estudo de Prance (1972).

No presente estudo observou-se tricomas extensamente enrolados formando emaranhados. Yakandawala *et al.* (2010) afirmam que em *Couepia*, *Exellodendron*, e *Maranthes*, essas estruturas são longas, de paredes pouco espessas, flexuosas, aracnóides e formando uma estrutura

como uma teia cobrindo as folhas. Solereder (1908) havia registrado tricomas aracnóides para *Couepia*, *Licania* e *Parinari*. Monteiro (2011) observou que a lanugem na folha de *Licania tomentosa* é formada por enrolamentos extensos dos tricomas. Em *C. paraensis* subsp. *paraensis* essa lanugem é facilmente observada nas folhas jovens.

A venação eucamptódroma com nervuras intersecundárias corroboram o padrão descrito para *C. paraensis* em Ellis *et al.* (2009). Prance (1972) detectou que as nervuras são salientes na face abaxial do limbo.

O formato alongado das células epidérmicas e disposição do parênquima paliádico foram descritos por Solereder (1908) para a família, referida naquele estudo como tribo Chrysobalanaceae, família Rosaceae, de acordo com a classificação da época. O autor descreveu ainda células epidérmicas com contorno poligonal em ambas as faces e paredes celulares espessas de maneira variada. Waldhoff e Parolin (2010) relatam ornamentações cuticulares, além de tricomas tectores na face abaxial da epiderme. Estômatos paracíticos foram descritos por Metcalfe e Chalk (1979) como característicos em Chrysobalanaceae, o que foi confirmado neste estudo. Entretanto, os estômatos não foram observadas ao mesmo nível das células da epiderme, assim como relatado para *Chrysobalanus icaco* por Espinosa-Osornio *et al.* (2002). Diferindo do padrão, foram descritos complexos estomáticos do tipo anomocítico para *Couepia impressa* ocorrente em uma área de restinga por Silva *et al.* (2007).

No presente estudo foi observado parênquima esponjoso pouco diferenciado do parênquima paliádico e apresentando espaços intercelulares reduzidos, diferindo do observado por Waldhoff (2003), que ao analisar aspectos da anatomia foliar de 23 espécies amazônicas de ambientes periodicamente inundados descreve a completa ausência de parênquima esponjoso em *C. paraensis*. Metcalfe e Chalk (1979) caracterizam o mesófilo homogêneo como comum na família, embora outras espécies de Chrysobalanaceae como *Licania cariae*, *L. pittieri* e *Chrysobalanus icaco* já tenham sido descritas como possuindo mesófilo dorsiventral (Jáuregui e Cardozo 2003, Espinosa-Osornio *et al.* 2002). Waldhoff e Parolin (2010) descrevem células epidérmicas grandes e médias para a face adaxial e abaxial, respectivamente; cutícula muito espessa e de mediana espessura para a face adaxial e abaxial, respectivamente. Os autores afirmam ainda que a estrutura dos tratos foliares de árvores de florestas sujeitas à inundação tem influência da fenologia e do período de enchente, e que essas estruturas se mantêm funcionais, embora estejam submersas por até sete meses e em escuridão completa por longos períodos.

As extensões de bainhas de feixes vasculares espessas, células epidérmicas alongadas, cutícula espessa, são características escleromórficas (Esau 1976). Conforme Waldhoff e Parolin (2010), a significância de características xeromórficas como uma adaptação às inundações ou falta de nutrientes ainda é uma incógnita para ambientes alagáveis da Amazônia Central. Essas características atuam como um mecanismo de compensação em casos de plantas de solos pobres, como as de terra firme da floresta ombrófila densa, embora certamente não seja o caso de plantas de terras alagáveis da Amazônia Central, nas quais as águas carregam nutrientes como parte da dinâmica fluvial.

Solereder (1908) e diversos outros autores (Prance 1972, Prance 1989, Ribeiro *et al.* 1999) tem denominado de glândulas as estruturas normalmente encontradas na base do limbo foliar de Chrysobalanaceae). A localização destas estruturas no limbo de *C. paraensis* subsp. *paraensis* corrobora o disponível na literatura. Entretanto, estudos mais recentes referem-se a estas estruturas como nectários extraflorais. Machado *et al.* (2008) apresentam padrões morfológicos de espécies do cerrado, dentre elas *Licania humilis*, que possui nectários morfológicamente planos, com células irregulares parenquimatosas formado por formando um tecido subglandular. Oliveira e Oliveira-Filho (1991) e Oliveira e Pie (1998) relatam nectários extraflorais em espécies de *Hirtella* e *Licania*. Boudouris e Queenborough (2013) relatam nectários extraflorais em seis espécies de Chrysobalanaceae. Todos estes estudos abordam espécies de cerrado e mata de galeria, e ainda são necessários estudos mais detalhados contendo maior número de táxons.

A epiderme da região dos nectários extraflorais apresenta células alongadas dispostas em paliçada, como observado por Machado *et al.* (2008) em *Licania humilis*. Os autores descrevem ainda para a espécie uma epiderme com uma ou duas camadas, seguida de tecido subglandular. Os testes histoquímicos realizados nesta área apresentaram reação positiva apenas para lipídios e pectinas. A presença de lipídios em secreções de nectários extraflorais é comum e citada para várias espécies (Baker *et al.* 1978, Fahn 1988, 2000, Stpiczynska *et al.* 2005). Polissacarídeos como pectinas foram relatadas em estruturas secretoras em espécies de Anacardiaceae e Fabaceae por Sant'Anna-Santos *et al.* (2006) e Paiva e Machado (2006), respectivamente.

Neste trabalho foram descritos caracteres anatômicos foliares para *Couepia paraensis* subsp. *paraensis*, para um reconhecimento mais eficaz sem a necessidade da observação de caracteres florais que são utilizados na distinção das subespécies, destacando a aplicabilidade de estudos similares para auxiliar a taxonomia na falta de material fértil. Existe ainda a necessidade de mais estudos, inclusive ontogenéticos, revisando a nomenclatura das estruturas secretoras foliares, características da família.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Amazonas (FAPEAM), à equipe do Laboratório de Botânica Agroflorestal (LABAF), pelo apoio infraestrutural para a realização deste estudo e ao Sir Ghilleen T. Prance pela confirmação taxonômica da espécie analisada neste trabalho.

Referências

Baker DA, Hall JL, Thorpe JR (1978) A study of the extrafloral nectaries of *Ricinus communis*. *New Phytologist* 81: 129-137.

- Bonne G (1926) Sur la constitution du gynécée chez les Chrysobalanées. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences** 182: 1404-1406.
- Boudouris J, Queenborough SA (2013) Diversity and distribution of extrafloral nectaries in the cerrado savanna vegetation of Brazil. **PeerJ** 1: e219.
- Bukatsch F (1972) Bemerkungen zur Doppelfärbung Austrablau Safranin. **Mikrokosmos** 61: 255.
- Dickinson WC (2000) **Integrative Plant Anatomy**. San Diego, Academic press.
- Duke JA, Martinez RV (1994) **Amazonian Ethnobotanical Glossary**. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Ellis B, Daly DC, Hickey LJ, Johnson KR, Mitchell JD, Wilf P, Wing SL (2009) **Manual of Leaf Architecture**. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Esau K (1976) **Anatomia das plantas com sementes**. S. Paulo, Edgard Blucher Ltda.
- Espinosa-Osorio G, Vargas-Simón G, Engleman M (2002) Contribución al Estudio de la Anatomía Foliar del Icaço (*Chrysobalanus icaco* L.). **Bioagro** 14: 29-36.
- Fahn A (1988) Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist** 108: 229-257.
- Fahn A (2000) Structure and function of secretory cells. **Advances in Botanical Research** 31: 37-75.
- Fonseca CN, Lisboa PLB, Urbinati CV (2005) A Xiloteca (Coleção Walter A. Egler) do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências Naturais** 1: 65-140.
- Gerlach D (1984) **Botanische Mikrotechnik**. Stuttgart, Georg Thieme Verlag.
- Hefler SM, Longhi-Wagner HM (2010) A contribuição da anatomia foliar para a taxonomia das espécies de *Cyperus* L. subg. *Cyperus* (Cyperaceae) ocorrentes no sul do Brasil. **Acta botanica brasílica** 24(3): 708-717.
- Hemsing PKB, Romero R (2010) Chrysobalanaceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia** 61: 281-288.
- Hickey LJ (1974) Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica** 16: 1-26.
- Janick J, Paull RE (2008) **Encyclopedia of fruits and nuts**. CABI Publishing, Wallingford.
- Jáuregui D, Cardozo A (2000) Anatomía foliar de dos especies de Chrysobalanaceae presentes en el Parque Nacional Henri Pittier. **Acta Botánica Venezolana** 23: 9-18.
- Johansen DA (1940) **Plant microtechnique**. New York, MacGraw-Hill Book Co. Inc.
- Kerrigan RA, Dixon DJ (2011) Chrysobalanaceae. In: Short PS, Cowie ID (ed) **Flora of the Darwin Region**. Palmerston N.T., Department of Natural Resources, Environment, the Arts and Sport.
- Kraus JE, Arduin M (1997) **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica, Rio de Janeiro, Edur.
- Langeron M (1949) **Précis de microscopie**. Paris, Masson et Cie. Editeurs.
- Leroy C, Jauneau A, Quilichini A, Dejean A, Orivel J (2008) Comparison between the anatomical and morphological structure of leaf blades and foliar domatia in the ant-plant *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae). **Annals of Botany** 101: 501-507.
- Machado SR, Morellato LPC, Sajo MG, Oliveira PS (2008) Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. **Plant Biology** 10: 660-673.
- Metcalf CF, Chalk L (1979) **Anatomy of the dicotyledons: Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject**. 2.ed. Oxford, Clarendon Press.
- Monteiro KL, Oliveira C, Silva BMS, Mouro FV, Carvalho DA (2011) Caracterização morfológica de frutos, de sementes e do desenvolvimento pós-seminal de *Licania tomentosa* (Benth.) Fritsch. **Ciência Rural** 42: 90-97.
- O'Brien TP, McCully ME (1981) **The study of plants structure principles and selected methods**. Melbourne, Tarmacarphi Pty.
- Oliveira PS, Oliveira-Filho AT (1991) Distribution of extrafloral nectaries in the Woody flora of tropical communities in Western Brazil. In Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW. **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York, John Wiley & Sons, pp 163-173.
- Oliveira PS, Pie MR (1998) Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in Cerrado vegetation. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 27: 161-176.
- Paiva EAS, Machado, SR (2006) Ontogênese, anatomia e ultra-estrutura dos nectários extraflorais de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Fabaceae – Caesalpinioideae). **Acta Botanica Brasílica** 20: 471-482.
- Prance GT (1972) Chrysobalanaceae. **Flora Neotropica** 9: 1-409.
- Prance GT (1989) Chrysobalanaceae (Supplement) **Flora Neotropica** 9: 1-267.
- Prance GT, Sothers CA (1999) Chrysobalanaceae. In Ribeiro JELS, Hopkins MJG, Vicentini A, Sothers CA, Costa MAS, Brito JM, Souza MAD, Martins LHP, Lohmann LG, Assunção PACL, Pereira EC, Silva CF, Mesquita MR, Procópio LC. **Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**. Manaus, INPA, pp 345-359.
- Radford AE, Dickison WC, Massey JR, Bell CR (1974) **Vascular Plant Systematics**. Harper & Row Publishers, New York.
- Ribeiro JELS, Hopkins MJG, Vicentini A, Sothers CA, Costa MAS, Brito JM, Souza MAD, Martins LHP, Lohmann LG, Assunção PACL, Pereira EC, Silva CF, Mesquita MR, Procópio LC (1999) **Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central**. Manaus, INPA.
- Sanduja R, Alam M, Euler KL (1983) Constituents of *Couepia paraensis*. **Journal of Natural Products** 46:149.
- Sant'Anna-Santos BF, Thadeo M, Meira RMSA, Ascensão L (2006) Anatomia e histoquímica das estruturas secretoras do caule de *Spondias dulcis* Forst. F. (Anacardiaceae). **Revista Árvore** 30(3): 481-489.
- Scudeller VV, Ramos RA, Cruz MEG (2009b) Flora fanerogâmica da floresta de terra firme na RDS Tupé. In, Santos-Silva EM, Scudeller VV (Org) **Biotupé: Meio Físico, Diversidade Biológica e Sociocultural do Baixo Rio Negro, Amazônia Central**. vol.2. Manaus, UEA Edições.
- Scudeller VV, Souza AMG (2009a) Florística da mata de igapó na Amazônia Central. In, Santos-Silva EM, Scudeller VV (Org) **Biotupé: Meio Físico, Diversidade Biológica e Sociocultural do Baixo Rio Negro, Amazônia Central**. vol.2. Manaus, UEA Edições.
- Silva MD, Chagas MGS, Pimentel RMM (2007) Anatomia Foliar de Espécies Lenhosas Dominantes numa Área de Restinga. **Revista Brasileira de Biociências** 5: 543-545.
- Solereder H (1908) **Systematic anatomy of the dicotyledons: A handbook for laboratories of pure and applied Botany**. Oxford, Clarendon Press.
- Sothers C (2010) *Couepia* in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB016761>.
- Souza VC, Lorenzi H (2012) **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APGIII**. 3.ed. São Paulo, Instituto Plantarum.
- Stpiczynska M, Davies KL, Gregg A (2005) Comparative account of nectary structure in *Hexisea imbricate* (lindl.) Rehb.f. (Orchidaceae). **Annals of Botany** 95: 749-756.
- Waldhoff D (2003) Leaf structure in trees of Central Amazonian floodplain forests (Brazil). **Amazoniana** 17: 451-469.
- Waldhoff D, Parolin P (2011) Morphology and anatomy of leaves. **Ecological Studies** 210: 179-222.
- Yakandawala D, Morton CM, Prance GT (2010) Phylogenetic Relationships of the Chrysobalanaceae Inferred from Chloroplast, Nuclear, and Morphological Data. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 97: 259-281.