

Anatomia, histoquímica e estruturas secretoras de dois acessos de *Lippia Alba*

¹ Zuleide Silva de Carvalho, ¹ Erivaldo de Jesus da Silva, ² Leonardo Araújo Oliveira, ² Bruno Tavares da Silva, ² Genaina Aparecida de Souza, ³ José Alberto Pereira, ¹ Franceli da Silva

¹ Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Centro de Ciências Agrárias Ambientais e Biológicas, Rua Rui Barbosa, 710, Centro, CEP 44380.000, Cruz das Almas, BA, Brasil. E-mails: zuleidescarvalho@gmail.com, eryfaley@gmail.com, franceli@ufbr.edu.br

² Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia de Plantas, Avenida. P H Rolfs, s/n, *Campus* Universitário, CEP 36570-900, Viçosa, MG, Brasil. E-mails: leonardo.a.oliveira@gmail.com, bruno.silva@emater.mg.gov.br, genaina.souza@ufv.br

³ Instituto Politécnico de Bragança, Centro de Investigação de Montanha, *Campus* de Santa Apolónia, CEP 5300-253, Bragança, Portugal. E-mail: jpereira@ipb.pt

Resumo: Este estudo descreve a anatomia de folhas e pecíolos de dois acessos de *Lippia alba* ao mesmo tempo em que busca relacionar essas estruturas a prováveis estratégias adaptativas. As análises foram conduzidas em microscopia de luz, complementadas por testes histoquímicos, permitindo detalhar tecidos e estruturas secretoras. No acesso L001, a epiderme adaxial e abaxial, bem como os parênquimas paliádico e lacunoso, apresentaram maior espessura em comparação ao L002. Em ambos os acessos, verificou-se cutícula espessa, folhas anfiestomáticas, mesófilo dorsiventral e parênquima paliádico formado por duas camadas de células alongadas. Tricomas tectores e glandulares ocorreram nas duas faces foliares. Foram identificados seis tipos de tricomas glandulares: globoso unicelular, bicelular, bicelular em forma de bulbo, unicelular de pequena cabeça, triclular e tetracelular. O sistema de venação mostrou padrão semelhante nos dois acessos. O pecíolo do L001 apresentou contorno convexo com duas projeções laterais, vasos de menor diâmetro médio e área transversal, além de maior densidade vascular. No L002, o pecíolo foi elíptico, com vasos mais largos e de maior área, mas em menor densidade. Os testes histoquímicos indicaram compostos fenólicos, óleos essenciais, oleorresinas e lipídios, ressaltando diferenças anatômicas e químicas entre os acessos que podem refletir adaptações ao ambiente.

Palavras chave: Morfologia foliar, Tricomas glandulares, *Erva cidreira*.

Anatomy, histochemistry and secretory structures of two accessions of *Lippia alba*

Abstract: This study describes the leaf and petiole anatomy of two accessions of *Lippia alba* and aims to relate these structures to possible adaptive strategies. The analyses were carried out using light microscopy and complemented by histochemical tests, which allowed a detailed characterization of tissues and secretory structures. In accession L001, both the adaxial and abaxial epidermis, as well as the palisade and spongy parenchyma, were thicker compared with accession L002. In both accessions, a thick cuticle, amphistomatic leaves, dorsiventral mesophyll, and palisade parenchyma composed of two layers of elongated cells were observed. Both leaf surfaces exhibited tector and glandular trichomes. Six types of glandular trichomes were identified: unicellular globose, bicellular, bulbiform bicellular, small-headed unicellular, triclular, and tetracelular. The venation pattern was similar in both accessions. The petiole of L001 displayed a convex outline with two lateral projections, vessels with smaller average diameter and cross-sectional area, and higher vascular density. In L002, the petiole was elliptical, with larger vessels and greater cross-sectional area but lower density. Histochemical tests revealed the presence of phenolic compounds, essential oils, oleoresins, and lipids, highlighting anatomical and chemical differences between accessions that may reflect adaptations to their environment.

Keywords: Leaf anatomy, Trichomes, *Erva cidreira*.

Introdução

O gênero *Lippia* (Verbenaceae) compreende mais de uma centena de espécies distribuídas pela América Latina e África, reconhecidas pela ampla adaptação a diferentes ambientes. Entre elas, a *Lippia alba* destaca-se pela importância social e econômica e medicinal, sendo amplamente conhecida no Brasil como erva-cidreira (Almeida et al., 2018). Essa espécie apresenta expressiva variabilidade genética e química entre genótipos, refletida na formação de distintos quimiotipos de óleo essencial (Hennebelle et al., 2008, Reis et al., 2014, Moreno et al., 2018 & Carvalho et al. 2023a).

A ampla variação na composição química do óleo essencial de *Lippia alba* tem despertado crescente interesse científico, impulsionando estudos que buscam avaliar o seu potencial biológico sob diferentes condições ambientais e genéticas. O óleo essencial de *L. alba* apresenta amplo espectro de bioatividades, com efeitos antimicrobianos, anti-inflamatórios, digestivos, calmantes e carminativos (Penido et al., 2016, Carvalho et al., 2023b, Nonato et al., 2023, Froz et al., 2024 & Silva et al., 2025).

A composição e a concentração dos constituintes do óleo essencial variam em resposta a múltiplos fatores bióticos e abióticos. Aspectos como a interação da planta com o ambiente, a disponibilidade nutricional, a localização geográfica, as variações sazonais e os estresses durante o desenvolvimento influenciam diretamente o perfil químico, assim como as etapas de secagem, pós-colheita e armazenamento (Raut & Karuppayil, 2014). Estudos recentes reforçam que essa variabilidade também está associada à estrutura genética das populações, como demonstrado por Tarazona-Pulido et al. (2024), que evidenciaram diferenças químicas entre genótipos de *L. alba* a partir de análises de diversidade genética por RADseq.

Embora a distinção entre quimiotipos de *L. alba* seja tradicionalmente fundamentada na identificação dos compostos majoritários do óleo essencial, abordagens anatômicas e histoquímicas têm se mostrado complementares e estratégicas. Essas técnicas permitem correlacionar estruturas secretoras, tecidos especializados e padrões de secreção com a síntese e o acúmulo de metabólitos, oferecendo subsídios valiosos para o controle de qualidade da matéria-prima vegetal e para a compreensão funcional dos mecanismos de adaptação e defesa

da espécie (Batista et al. 2016, Sá et al. 2016, Jacomassi et al., 2007, Rodrigues et al., 2009 & Thadeo et al., 2009).

Diante desse contexto, o presente estudo teve como objetivo caracterizar a anatomia, a histoquímica e as estruturas secretoras de dois acessos de *L. alba* cultivados no município de Cruz das Almas, Bahia, Brasil, buscando integrar informações morfoanatômicas e químicas que contribuam para o entendimento da variabilidade intraespecífica e de suas possíveis implicações adaptativas.

Material e método

Os acessos de *Lippia alba* (Mill.) N. E. Brown utilizados no presente estudo foram amostrados no campo experimental do Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas [CCAAB] da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia [UFRB], no município de Cruz das Almas, Bahia, Brasil. Foi realizada a poda das plantas-matrizes dos acessos L001 e L002 a 20 cm do solo, a fim de estimular a brotação de novas folhas. Após 60 dias, foram coletadas folhas completamente expandidas a partir do quinto nó, do ápice para a base. Duas folhas de cada repetição foram coletadas, com seis repetições por acesso, totalizando 12 amostras por acesso. Exsicatas desses acessos foram depositadas no Herbário da UFRB, sob os números de registro HURB 8793 (Acesso L001) e HURB 8794 (Acesso L002).

As amostras de folhas e pecíolos coletadas foram imediatamente fixadas em FAA50 (formaldeído, ácido acético e álcool etílico 50%, nas proporções 5:5:90, v:v:v), por aproximadamente 48 horas. Em seguida, foram armazenadas em álcool etílico a 70% (Johansen, 1940). Para as análises anatômicas, fragmentos de 0,5 x 0,5 cm retirados da região central das folhas e 0,5 cm do pecíolo de cada amostra foram desidratados em série etílica crescente e incluídos em resina de metacrilato (Historesin-Leica), de acordo com as recomendações do fabricante. Posteriormente, cortes de 5 µm de espessura foram obtidos em micrótomo rotativo. As seções foram montadas em lâminas histológicas e coradas com azul de toluidina (O'Brien et al., 1964), durante 10 minutos, visando a coloração metacromática das estruturas celulares. Para a montagem das

lâminas permanentes utilizou-se resina sintética (Permout®).

Após a preparação, utilizou-se fotomicroscópio (Olympus AX70) com sistema UPhoto acoplado a um computador para obtenção das imagens digitais. As imagens foram analisadas no software Image Pro-Plus 4.0. Foram mensuradas a espessura total da seção transversal, o parênquima paliçádico, o parênquima lacunoso, a epiderme abaxial e a epiderme adaxial, na região intervacular da lâmina foliar. As mensurações foram realizadas nas 12 repetições de cada acesso, sendo tomadas dez medidas por repetição, para posterior análise estatística. Para fotodocumentação dos tricomas e determinação dos padrões de venação, fragmentos de aproximadamente 1 cm² foram submetidos ao processo de diafanização, de acordo com o protocolo de Strittmatter (1973), e imediatamente fotografados. Para descrição e classificação dos padrões de venação, utilizou-se o *Leaf Architecture Manual* do Smithsonian Institute (Ash et al., 1999).

Para as análises histoquímicas, o processamento das amostras seguiu o mesmo procedimento utilizado para o teste com azul de toluidina. Entretanto, foram aplicados corantes específicos para cada componente testado, exceto no teste para óleos essenciais, em que se utilizou material fresco. Nesse caso, cortes transversais foram realizados no terço médio das folhas em micrótomo de mesa. Os testes histoquímicos empregados foram: Sudan IV (Pearse, 1972), para lipídios totais; cloreto férrico (Johansen 1940), para compostos fenólicos; azul de toluidina (O'Brien & McCully 1981), para fenóis estruturais e não estruturais; vermelho de rutênio (Johansen 1940), para pectinas; reagente NADI (David & Carde, 1964), para óleos essenciais;

ponceau xilidina (Vidal 1970), para proteínas; reagente de Wagner (Furr & Mahlberg 1981) e reagente de Dittmar (Furr & Mahlberg 1981), para alcaloides; e reagente de Schiff (PAS) (O'Brien & McCully 1981), para polissacarídeos totais. As amostras foram montadas em lâminas permanentes com Permout, para aquelas incluídas em resina, e em lâminas semipermanentes com glicerina 30%, para as não incluídas em resina.

Os dados obtidos a partir das medições anatômicas das folhas e dos pecíolos dos acessos de *L. alba* foram submetidos à análise de variância (ANOVA) em delineamento inteiramente casualizado, considerando os dois acessos como tratamentos. Para as variáveis que apresentaram diferenças significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade. As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do software R (R Core Team, 2023).

Resultados e discussão

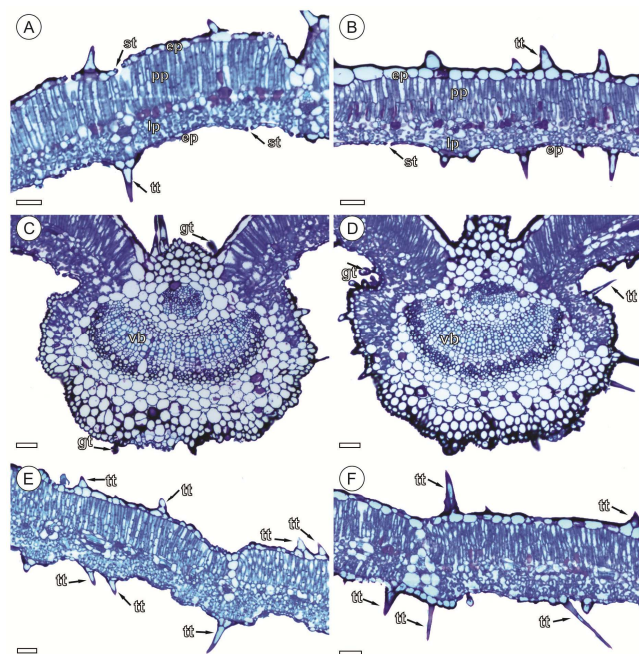
A análise micromorfométrica revelou diferenças estruturais entre os acessos de *Lippia alba*. O acesso L001 apresentou maior espessura do mesofilo, da epiderme em ambas as faces, do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso em comparação ao acesso L002 (Tabela 1). Em ambos os acessos, verificamos cutícula espessa recobrimdo a epiderme unisseriada, folhas anfiestomáticas e mesófilo dorsiventral, com parênquima paliçádico formado por duas camadas de células alongadas (Figura 1A e B). Na nervura central, observamos colênquima em ambas as faces, sendo mais espesso em direção à epiderme abaxial (Figura 1C e D).

Tabela 1 - Medidas anatômicas foliares em dois acessos de *Lippia Alba*

Parâmetros	Acessos	
	L001	L002
Mesofilo (mm)	0.371 ± 0.09a	0.187 ± 0.09b
Epiderme adaxial (mm)	0.043 ± 0.01a	0.025 ± 0.02b
Parênquima paliçádico (mm)	0.172 ± 0.05a	0.096 ± 0.03b
Parênquima lacunoso (mm)	0.135 ± 0.03a	0.063 ± 0.04b
Abaxial epidermis (mm)	0.023 ± 0.00a	0.013 ± 0.01b

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey (P<0,05)

Figura 1 - Seção transversal da folha de *Lippia alba*, as setas evidenciam presença de compostos do metabolismo secundário. A e C: Acesso L001; B, D e F: Acesso L002. st: estômatos, ep: epiderme, pp: parênquima paliçádico, lp: parênquima lacunoso, tt: tricoma tector, gt: tricoma glandular, vb: feixes vasculares. Barras= 50 µm



. **Fonte:** Dados da pesquisa.

Esses resultados corroboram descrições anteriores sobre a anatomia de *L. alba*, que caracterizam a espécie como anfiestomática, com epiderme recoberta por cutícula e mesófilo dorsiventral, e variação na disposição do parênquima paliçádico, que pode ser unisseriado ou bisseriado de acordo com o morfotipo ou quimiotipo (Santos, Inneco, Soares, 2004 & Jezler et al., 2013). Pesquisas posteriores confirmaram esses padrões estruturais e acrescentaram informações sobre a ocorrência de tricomas tectores e glandulares, além de diferenças na espessura cuticular e na densidade estomática entre genótipos de distintos quimiotipos (Peixoto et al., 2017, Rebouças & Ferreira, 2024).

O maior espessamento do mesófilo e das camadas paliçádicas no acesso L001 provavelmente reflete adaptação à alta irradiância, protegendo os fotossistemas da foto-oxidação (Kim et al, 2005, Carriquí, Nadal & Flexas, 2021). Esse padrão também foi observado em *Schinus terebinthifolius* e *Vitis vinifera*, em que o aumento do parênquima paliçádico ou epidérmico atua como barreira contra o estresse térmico e alta radiação (Sabbi, Ângelo, Boeger, 2010 & Salem-Fnayou et al., 2011). Além disso, cutículas mais espessas contribuem para reduzir a perda de água,

aumentando a tolerância a condições ambientais extremas (Li & Xin'e et al., 2025).

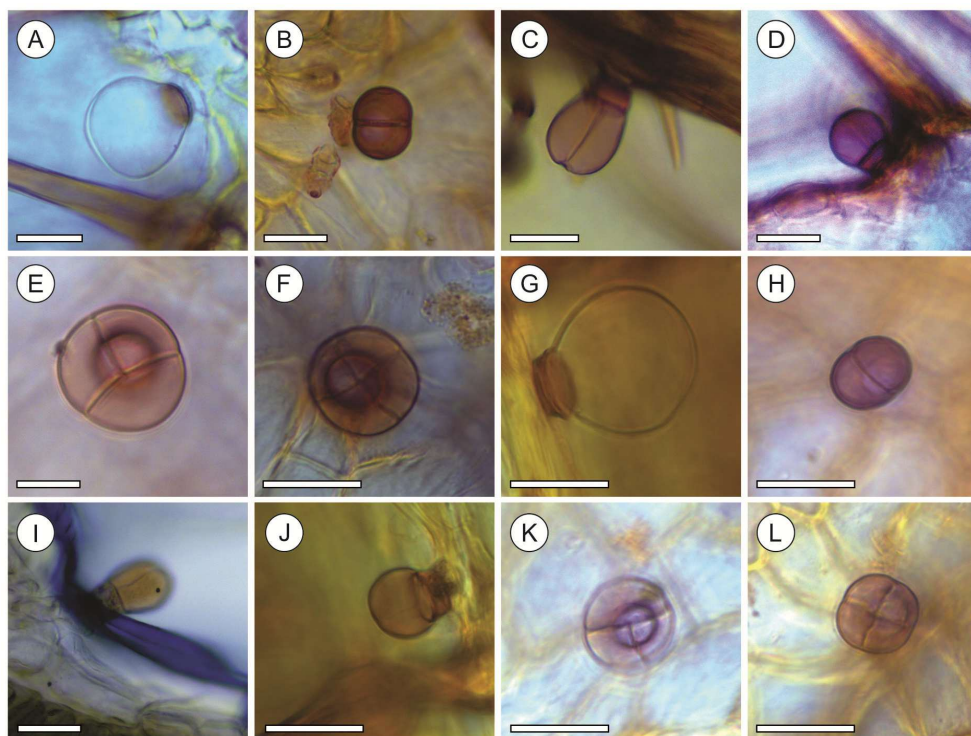
Tricomas tectores e glandulares foram observados em ambas as faces foliares dos acessos avaliados (Figura 1). Os tricomas tectores eram unicelulares, de tamanhos variados, com ápice agudamente curvado, e dispostos densamente na superfície das folhas (Figura 1E e F). Estruturas desse tipo, quando presentes em alta densidade, podem atuar como barreira mecânica contra temperaturas extremas, excesso de radiação luminosa e perda de água (Chen et al., 2022). Já os tricomas glandulares, além de refletirem luz, inclusive radiação ultravioleta, desempenham funções relacionadas à regulação térmica, defesa contra herbívoros e insetos, orientação de polinizadores e redução da transpiração (Zhang et al., 2021).

Em ambos os acessos de *L. alba* identificaram-se seis tipos de tricomas glandulares: tipo I, cabeça globosa unicelular (Figura 2A, G); tipo II, cabeça bicelular (Figura 2B, H); tipo III, cabeça bicelular em bulbo (Figura 2C, I); tipo IV, pequena cabeça unicelular (Figura 2D, J); tipo V, cabeça tricelular (Figura 2E, K); e tipo VI, cabeça tetracelular (Figura 2F, L). Estudos anteriores confirmam essa diversidade: Jezler et al. (2013) descreveram seis tipos ao

comparar os morfotipos “cidreira” e “melissa”, enquanto Santos, Inneco e Soares (2004), ao analisar o quimiotipo limoneno-carvona, identificaram três tipos, sendo dois coincidentes

com este estudo (tipos I e II). Essas variações indicam que diferentes genótipos de *L. alba* apresentam elevada plasticidade anatômica nos tricomas glandulares.

Figura 2 - Fotomicrografias de *Lippia alba*. Folha diafanizada. (A, B, C, D e F): Acesso L001; (G, H, I, J, K, e L): Acesso L02. Barras = 50 µm.



Fonte: Dados da pesquisa.

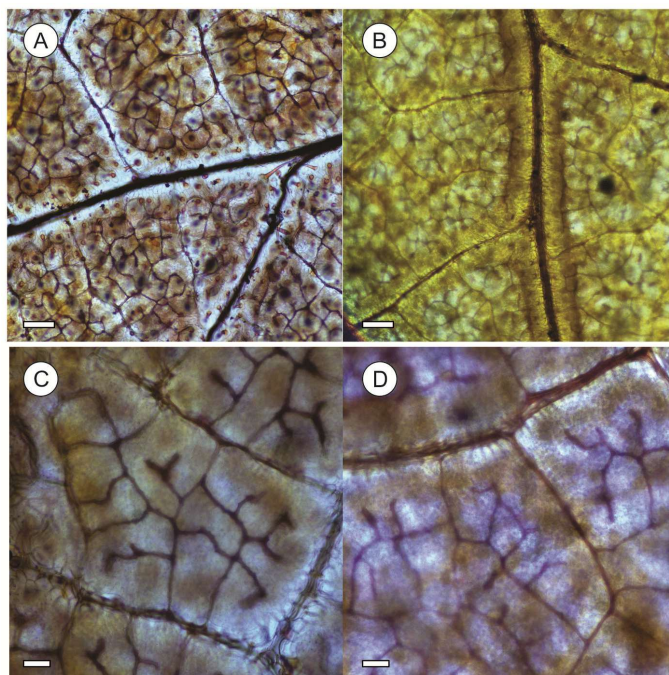
Os tricomas constituem adaptações a ambientes xéricos e de alta radiação, criando uma atmosfera saturada de vapor d'água ao redor das folhas e reduzindo transpiração e perda hídrica (Garcia-Tejera, Ritter & Regalado, 2024). Essa camada protetora aumenta a resistência à troca gasosa e hídrica (Zahedi et al., 2025) e permite maior abertura estomática, mantendo a fotossíntese mesmo sob déficit hídrico (Hernandez & Park, 2022). Tricomas tectores diminuem a perda de umidade na face estomática (Gasparini et al., 2021), enquanto tricomas glandulares, ao secretarem compostos lipofílicos, criam microambiente hidrofóbico, mitigando o estresse hídrico e térmico (Xie et al., 2023).

O sistema de venação foliar, responsável pelo transporte de água e nutrientes e pelo suporte mecânico das lâminas, também é útil em estudos taxonômicos (Kaplan & Specht, 2022). Nos acessos de *L. alba* observamos venação

pinada e eucamptodrômica, com veios de até quinta ordem, veios intersecundários, terciários reticulados sinuosos e quaternários e quinternários formando polígonos regulares. As areóles apresentaram três a quatro lados bem desenvolvidos, e os venúleos foram predominantemente não ramificados (Figura 3A e D).

O acesso L002 apresentou maior densidade de venação (19,58 mm de veios/mm²) em comparação ao L001 (15,19 mm de veios/mm²), característica associada a maior eficiência no transporte hídrico e nutricional, conferindo vantagens adaptativas em ambientes de restrição hídrica (Kaplan & Specht, 2022). Além disso, maior densidade de venação pode favorecer o crescimento, a produção e o transporte de metabólitos secundários, como óleos essenciais, ao facilitar a distribuição de fotoassimilados e otimizar a relação fonte-dreno.

Figura 3 - Densidade de venação da folha de dois acessos de *Lippia alba*. (A e C): Acesso L001; (B e D): Acesso L002. Barras (A e B) = 300 μm ; Barras (C e D) = 100 μm

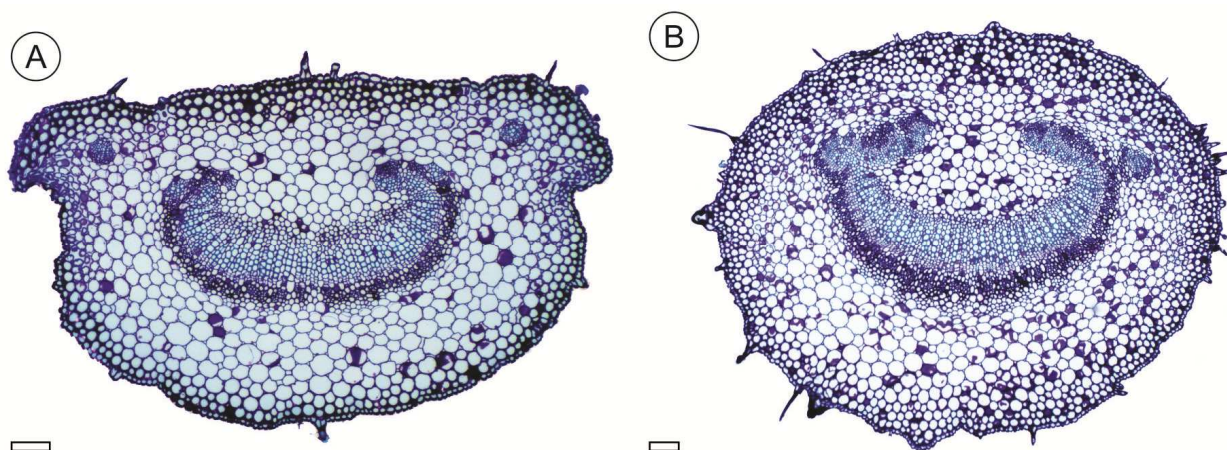


Fonte: Dados da pesquisa.

A análise dos pecíolos evidenciou diferenças entre os acessos: L001 que apresentou contorno convexo com duas projeções abaxiais contendo polos adicionais de tecido condutor (Figura 4A), enquanto L002 exibiu contorno elíptico com dois polos próximos ao sistema vascular (Figura 4B). Ambos apresentaram epiderme unisseriada com cutícula

delgada, sistema vascular em arco e tricomas tectores e glandulares. Tais características peciolares possuem valor diagnóstico em espécies medicinais e são relevantes para estudos taxonômicos e farmacognósticos (Reis et al., 2004, Braga et al., 2009 & Marques et al., 2009).

Figura 4 - Seção transversal do pecíolo de *Lippia alba*. (A): Acesso L001; (B): Acesso L002. Barras= 100 μm .



Fonte: Dados da pesquisa.

O pecíolo do acesso L002 apresentou maior área de seção transversal e de tecido vascular, sugerindo maior capacidade de transporte de água, sais minerais e fotoassimilados (Tabela 2), porém com vasos de maior diâmetro, o que pode aumentar a suscetibilidade à cavitação em condições de

déficit hídrico (Vasellat et al., 2001). Em contraste, o acesso L001, com maior densidade de vasos e menor área transversal, tende a ser menos vulnerável a esse processo, indicando maior resiliência fisiológica em ambientes de baixa disponibilidade hídrica

Tabela 2 - Medidas anatômicas do pecíolo de dois acessos de *Lippia alba*

Parâmetros	Acessos	
	L001	L002
Área da seção transversal (mm ²)	0.830 ± 0.11b	1.668 ± 0.15a
Área de tecido vascular (mm ²)	0.153 ± 0.03b	0.303 ± 0.02a
Área do parênquima (mm ²)	0.677 ± 0.09b	1.365 ± 0.15a
Diâmetro médio dos feixes (mm)	0.0161 ± 0.01a	0.0173 ± 0.00a
Área média dos feixes (mm ²)	0.000223 ± 0.00a	0.000241 ± 0.00a
Densidade de feixes (nº de feixes/mm ²)	2197.26 ± 418.82a	1187.26 ± 121.62b
Área de xilema (mm ²)	0.091 ± 0.01b	0.198 ± 0.01a
Área floema (mm ²)	0.062 ± 0.02b	0.105 ± 0.02a

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey (P<0,05)

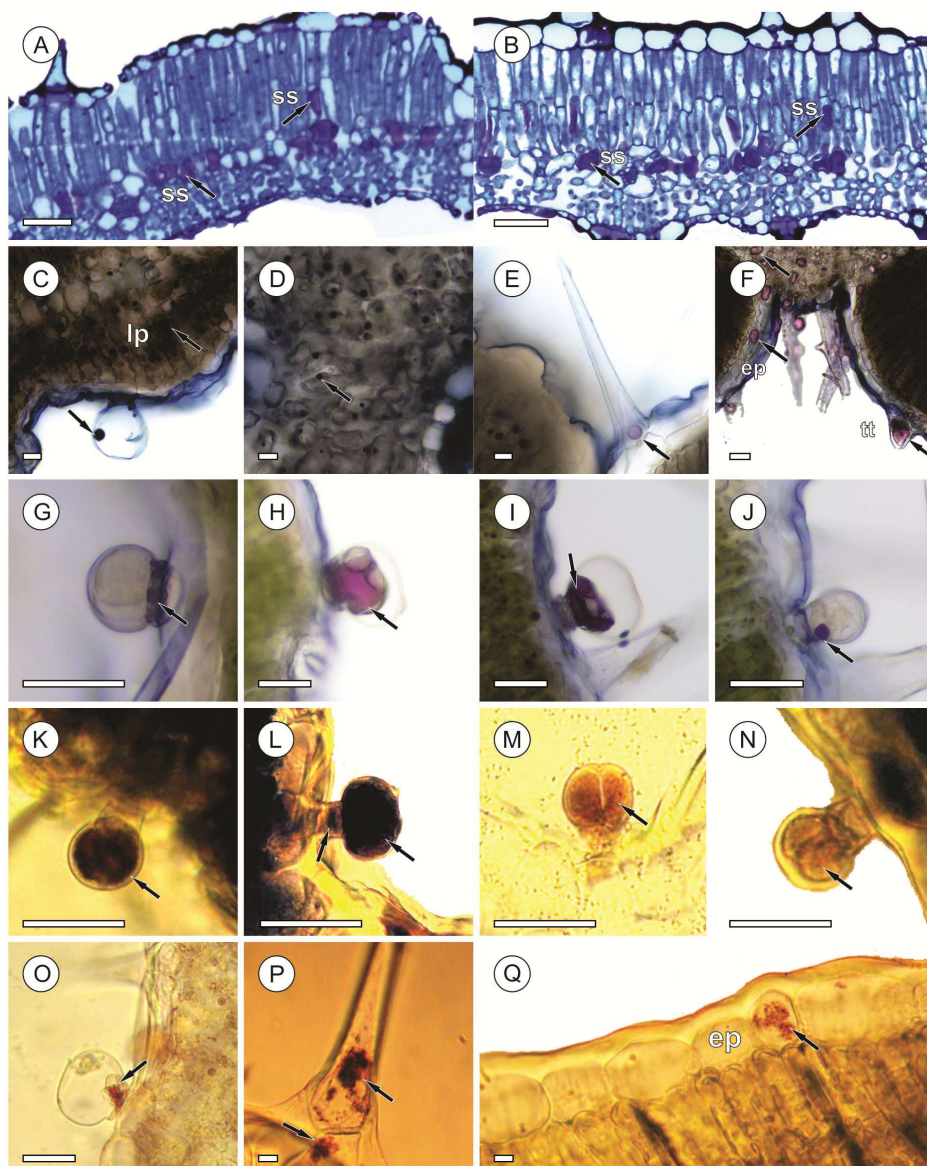
Nos acessos L001 e L002 de *L. alba*, os produtos secretados apresentaram reações histoquímicas semelhantes, com estruturas dispersas ao longo das lâminas foliares. Não foram detectados polissacarídeos, alcaloides, proteínas ou pectinas nos tricomas, enquanto o azul de toluidina evidenciou compostos fenólicos entre o parênquima paliçádico e o lacunoso (Figura 5A–B). Óleos essenciais foram identificados em tricomas glandulares e células da nervura central (Figura 5C, D, J), e oleorresinas em tricomas glandulares e tectores, além de células da nervura central e da epiderme (Figura 5E–I). Esses compostos estão associados à defesa antibacteriana, antifúngica, inseticida e anti-herbívora, bem como ao favorecimento da polinização e dispersão de sementes (Olivero-Verbel et al., 2014 & Tomazoni et al., 2016).

A presença de compostos fenólicos em grande quantidade foi detectada nas células do mesófilo e nos tricomas glandulares de ambos os acessos, evidenciada pela coloração marrom ou preta com o uso de cloreto férrico a 10% (Figura 5K, L, M e N). Estes compostos apresentam propriedades antioxidantes, já demonstradas em estudos *in vitro* (Tohidi, Rahimmalek & Arzani, 2017).

A reação com Sudan IV demonstrou lipídios em tricomas glandulares, tectores e células epidérmicas (Figura 5O, P e Q). Esses compostos conferem atividade antimicrobiana aos óleos essenciais, principalmente pela desestabilização da membrana plasmática, que compromete sua integridade e permite a ação biológica (Inouye, 2003, Ahmad et al., 2011, Tian et al., 2012 & Chen et al., 2013).

A análise histoquímica evidenciou oleorresinas em tricomas glandulares (Figura 5G, H e I), tectores (Figura 5F) e células epidérmicas e da nervura central (Figura 5E e F), associadas à proteção hídrica, regulação térmica e defesa química. Tricomas tectores são recorrentes no gênero *Lippia* e em Verbenaceae (Argyropoulou et al., 2010, Batista et al., 2016, Silva, Tozin & Rodrigues, 2016), e oleorresinas de função semelhante já foram descritas em outras espécies, como *Dysphania ambrosioides* (Rodrigues-Corrêa & Fett-Neto, 2013, Meira et al., 2014 & Sá et al., 2016). Tais achados reforçam que a produção de compostos fenólicos, óleos essenciais e oleorresinas é característica conservada em *L. alba*, favorecendo sua adaptabilidade a ambientes xéricos.

Figura 5 - Detalhe do limbo de *Lippia alba*. (A e B): mesofilo, estruturas de armazenamento de compostos fenólicos corados de roxo com azul de toluidina, dos acessos L001 e L002, respectivamente; (C, D, G, I e J): óleos essenciais, corados em azul-violeta com reagente NADI (E, F, G, H e I): oleoresina corada em púrpura com reagente NADI; (K, L, M e N): compostos fenólicos corados em castanho ou negro com Cloreto férrico 10%; (O, P e Q): lipídios totais corados de vermelho com Sudan IV. ep: epiderme, lp: parênquima lacunoso, tt: tricoma tector, ss: estrutura de armazenamento de compostos fenólicos. Barras= 50 µm



. Fonte: Dados da pesquisa.

Conclusão

Os acessos de *Lippia alba* avaliados neste estudo revelam diferenças anatômicas que refletem estratégias adaptativas a condições de déficit hídrico e altas temperaturas. O acesso L001 apresenta maior espessura das epidermes adaxial e abaxial, do parênquima paliçádico e do lacunoso, além de maior densidade de vasos e venação, embora com menor área de secção

transversal do pecíolo, o que sugere maior proteção fisiológica contra cavitação e perda de água. O acesso L002, por sua vez, destaca-se pela maior densidade de venação, potencialmente favorecendo a condução de água e nutrientes. Adicionalmente, os produtos secretados pelos tricomas reforçam a resistência a herbívoros e patógenos, bem como a proteção frente a fatores abióticos, evidenciando a

integração entre mecanismos anatômicos e químicos na adaptabilidade da espécie.

Referências

- Ahmad, A., et al. (2011). Antifungal activity of *Coriaria nepalensis* essential oil by disrupting ergosterol biosynthesis and membrane integrity against *Candida*. *Yeast*, 28 (8), 611-617. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/yea.1890>
- Almeida, M. C., et al. (2018). Genetic diversity and chemical variability of *Lippia* spp. (Verbenaceae). *BMC Research Notes*, 11, 725. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13104-018-3839-y>
- Argyropoulou, C., et al. (2010). Leaf anatomy and histochemistry of *Lippia citriodora* (Verbenaceae). *Australian Journal Botany*, 58 (5), 398-409. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/BT10072>
- Ash, A., et al. (1999). *Manual of leaf Architecture*: Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Washington, DC: Leaf Architecture Working Group. DOI:10.13140/2.1.3674.5282
- Batista, D. S., et al. (2016). Elevated CO₂ improves growth, modifies anatomy, and modulates essential oil qualitative production and gene expression in *Lippia alba* (Verbenaceae). *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 128, 357-368. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11240-016-1115-1>
- Braga, J. M. F., et al. (2009). Morfoanatomia, histoquímica e perfil fitoquímico de *Priva lappulacea* (L.) Pers. (Verbenaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 19 (2b), 516-523. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-695X2009000400002>
- Carriquí, M., Nadal, M. & Flexas, J. (2021). Acclimation of mesophyll conductance and anatomy to light during leaf aging in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, 172 (4), 1894–1907. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ppl.13398>
- Carvalho, A. S., et al. (2023a). Genetic diversity of accessions of *Lippia alba* cultivated in Cruz das Almas, Bahia. *Magistra*, 33. Recuperado de: <https://periodicos.ufrb.edu.br/index.php/magistra/article/view/4430/2263>
- Carvalho, A. S., et al. (2023b). Atividade antifúngica do óleo essencial de *Lippia alba* em *Aspergillus welwitschiae*. *Magistra*, 33. Recuperado de: <https://periodicos.ufrb.edu.br/index.php/magistra/article/view/4436>
- Chen, Ji-Jhong, et al. (2022). Effects of water availability on leaf trichome density and plant growth and development of *Shepherdia x utahensis*. *Frontiers in Plant Science*, 13, 855858. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.855858>
- Chen, Y., et al. (2013). Antifungal mechanism of essential oil from *Anethum graveolens* seeds against *Candida albicans*. *Journal of Medical Microbiology*, 62 (8), 1175-1183. DOI: <http://dx.doi.org/10.1099/jmm.0.055467-0>
- David, R. & Carde, J. P. (1964). Coloration différentielle des inclusions lipidique et terpeniques des pseudophylles du Pin maritime au moyen du reactif Nadi. *Compte-Rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, 258, 1338–1340.
- Froz, M. J. L., et al. (2024). *Lippia alba* essential oil: a powerful and valuable antinociceptive and anti-inflammatory medicinal plant from Brazil. *Journal of Ethnopharmacology*, 333, 118459. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jep.2024.118459>
- Foundation for Statistical Computing. (2025). *R Core Team: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Furr, M. & Mahlberg P. G. (1981). Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. *Journal of Natural Products*, 44 (2), 153-159. DOI: <http://dx.doi.org/10.1021/np50014a002>
- Garcia-Tejera, O., Ritter, A., & Regalado, C. M. (2024). The combined effect of diffuse radiation and leaf wetness on functional traits and transpiration efficiency on a cloud forest species. *Tree Physiology* 44(6), tpae050. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpae050>
- Gasparini, K., et al. (2021). The Lanata trichome mutation increases stomatal conductance and reduces leaf temperature in tomato. *Journal of*

Plant Physiology, 260, 153413. DOI:
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153413>

Hennebelle, T., et al. (2008). Ethnopharmacology of *Lippia alba*. *Journal Ethnopharmacology*, 116 (2), 211-222. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jep.2007.11.044>

Hernandez, J. O. & Park, B. B. (2022). The leaf trichome, venation, and mesophyll structural traits play important roles in the physiological responses of oak seedlings to water-deficit stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 23 (15), 8640. DOI:
<https://doi.org/10.3390/ijms23158640>

Inouye, S. (2003). Laboratory evaluation of gaseous essential oils (part 1). *International Journal of Aromatherapy*, 13 (2/3) 95-107. DOI:
[http://dx.doi.org/10.1016/S0962-4562\(03\)00081-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0962-4562(03)00081-X)

Jacomassi, E., Moscheta, I. S. & Machado, S. R. (2007). Morfoanatomia e histoquímica de *Brosimum gaudichaudii* Trécul (Moraceae). *Acta Botanica Brasílica*, 21 (3), 575-597. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062007000300006>

Jezler, C. N., et al. (2013). *Lippia alba* morphotypes cidreira and melissa exhibit significant differences in leaf characteristics and essential oil profile. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 23 (2), 217-223. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1590/S0102-695X2013005000008>

Johansen. D. A. (1940). *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Company Inc.

Kaplan, D. & Specht, C. D. (2022). *Kaplan's principles of plant morphology*. Boca Raton: CRC Press.

Kim, G. T., et al. (2005). Photomorphogenesis of leaves: shade avoidance and differentiation on sun and shade leaves. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 4, 770-774. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1039/b418440h>

Li, Xin'e, et al. (2025). A thinner jacket for frosty and windy climates? Global patterns in leaf cuticle thickness and its environmental associations. *New*

Phytologist, 248 (1), 107-124. DOI:
<https://doi.org/10.1111/nph.70397>

Machado, T. F., Pereira, R. C. A. & Batista, V. C. V. (2014). Seasonal variability of the antimicrobial activity of the essential oil of *Lippia alba*. *Revista Ciência Agronômica*, 45 (3), 515-519. DOI:
<https://doi.org/10.1590/S1806-66902014000300011>

Marques, C. A., et al. (2009). Anatomia e análise de óleo essencial das folhas de *Hennecartia omphalandra* J. Poisson (Monimiaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 19 (1a), 95-105. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1590/S0102-695X2009000100019>

Meira, R. M. S. A., Francino D. M. T. & Ascensão, L. (2014). Oleoresin trichomes of *Chamaecrista dentata* (leguminosae): structure, function, and secretory products. *International Journal of Plant Sciences*, 175 (3), 336-345. 2014. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1086/673538>

Moreno, É. M., et al. (2018). Induction of programmed cell death in *Trypanosoma cruzi* by *Lippia alba* enriched fraction and their major and synergistic terpenes (citral, limonene and caryophyllene oxide). *BMC Complementary and Alternative Medicine*, 18 (225). DOI:
<https://doi.org/10.1186/s12906-018-2293-7>

Nonato, C. F. A., et al. (2023). Antibacterial activity and anxiolytic effect in adult zebrafish of genus *Lippia* L. species. *Plants*, 12 (8), 1675. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12081675>

O'Brien, T. P., Feder, N. & McCully, M. E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, 59, 367-373. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1007/BF01248568>

O'Brien T. P. & McCully, M. E. (1981). *The study of plant structure: principles and selected methods*. : Melbourne: Termarcaphi PTY. LTD.

Olivero-Verbel, J., et al. (2014). Composition, anti-quorum sensing and antimicrobial activity of essential oils from *Lippia alba*. *Brazilian Journal of Microbiology*, 45 (3), 759-767. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1590/S1517-83822014000300001>

- Pearse, A. G. E. (1972). *Histochemistry: theoretical and applied* (V. 2, 3. ed.). Baltimore: The Williams & Wilkins Company.
- Peixoto, M. G., et al. (2017). *In vitro* conservation and leaf anatomy of different chemotypes of *Lippia alba* (Mill.) N. E. Br. *Bioscience Journal*, 33 (1), 41-51. DOI: <https://doi.org/10.14393/BJ-v33n1a2017-35757>
- Penido, A. B., et al. (2016). Ethnobotanical study of medicinal plants in Imperatriz, State of Maranhão, Northeastern Brazil. *Acta Amazonica*, 46 (4), 345-354. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-439220160058>
- Raut, J. S. & Karuppayil, S. M. (2014). A status review on the medicinal properties of essential oils. *Industrial Crops and Products*, 62, 250-264. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2014.05.055>
- Rebouças, N. P. B. & Ferreira, D. L. (2024). Estudo da anatomia foliar de *Lippia alba* (Mill.) N. E. Br. (Verbenaceae) no município de Itacoatiara, Amazonas. *Revista Biodiversidade*, 23 (3), 92-102. Recuperado de: https://periodicoscientificos.ufmt.br/ojs/index.php/biodiversidade/article/view/18437?utm_source=chatgpt.com
- Reis, A. C., et al. (2014). *Lippia alba* (Mill.) NE Br. (Verbenaceae): a new tropical autopolyploid complex? *American Journal of Botany*, 101 (6), 1002-1012. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400149>
- Reis, C., Proença, S. L. & Sajo, M. G. (2004). Vascularização foliar e anatomia do pecíolo de Melastomataceae do cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 18 (4), 987-999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062004000400029>
- Rodrigues-Corrêa, K. C. S. & Fett-Neto, A. G. (2013). Seasonality and chemical elicitation of defense oleoresin production in field-grown slash pine under subtropical climate. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 25 (1), 56-61. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S2197-00252013000100007>
- Rodrigues, I. M. C., et al. (2009). Anatomia e histoquímica das folhas de *Senna alata*. *Planta Daninha*, 27 (3), 515-526. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-83582009000300012>
- Sá, R. D., et al. (2016). Anatomical and histochemical analysis of *Dysphania ambrosioides* supported by light and electron microscopy. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 26 (5), 533-543. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.bjp.2016.05.010>
- Sabbi, L. B. C., Ângelo, A. C. & Boeger, M. R. (2010). Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 65 (2), 171-181. Recuperado de: <https://isb.emnuvens.com.br/iheringia/article/view/71/78>
- Salem-Fnayou, A. B., et al. (2011). Investigations on the leaf anatomy and ultrastructure of grapevine (*Vitis vinifera*) under heat stress. *Microscopy Research & Technique*. 74 (8), 756-762. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/jemt.20955>
- Santos, M. R. A., Innecco, R. & Soares, A. A. (2004). Caracterização anatômica das estruturas secretoras e produção de óleo essencial de *Lippia alba* (Mill.) N.E. Br. em função do horário de colheita nas estações seca e chuvosa. *Revista Ciência Agronômica*, 35 (2), 377- 383. Recuperado de: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/908575/1/13rca352.pdf>
- Silva, P. I. C., et al. (2025). Unraveling the neuropharmacological properties of *Lippia alba*: a scientometric approach. *Pharmaceuticals*, 18(3), 420. DOI: <https://doi.org/10.3390/ph18030420>
- Silva, S. C. M., Tozin, L. R. S. & Rodrigues, T. M. (2016). Morphological and histochemical characterization of the secretory sites of bioactive compounds in leaves of *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Botany*, 94 (4), 321-336. DOI: <http://dx.doi.org/10.1139/cjb-2015-0247>
- Strittmatter, C. G. D. (1973). *Nueva tecnica de diafanizacion*. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 15, 126-129. Recuperado de:

<https://botanicaargentina.org.ar/wp-content/uploads/2018/09/126-129013.pdf>

Tarazona-Pulido, L., et al. (2024). Approach of genetic diversity of *Lippia alba* (Mill.) and *Petiveria alliacea* L.: medicinal plants of Colombia. *Plant Molecular Biology Reporter*, 43, 602-616. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11105-024-01484-z>

Thadeo, M., et al. (2009). Anatomia e histoquímica das estruturas secretoras da folha de *Casearia decandra* Jacq. (Salicaceae). *Revista Brasileira de Botânica: Brazilian Journal of Botany*, 32 (2), 329-338. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000200012>

Tian, J., et al. (2012). The mechanism of antifungal action of essential oil from dill (*Anethum graveolens* L.) on *Aspergillus flavus*. *PLoS ONE*, 7 (1), e30147. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030147>

Tohidi, B., Rahimmalek, M. & Arzani, A. (2017). Essential oil composition, total phenolic, flavonoid contents, and antioxidant activity of *Thymus* species collected from different regions of Iran. *Food Chemistry*, 220, 153-161. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.09.203>

Tomazoni, E. Z., et al. (2016). *In vitro* antifungal activity of four chemotypes of *Lippia alba* (Verbenaceae) essential oils against *Alternaria solani* (Pleosporaceae) isolates. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88 (2), 999-1010. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201620150019>

Vasellat, V., et al. (2001). Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. *Annals Botany*, 88 (3), 355-360. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1469>

Vidal, B. C. (1970). Dichroism in collagen bundles stained with xyloidine-Ponceau 2R. *Annales d'histochemie*, 15 (4), 289-296.

Xie, Z., et al. (2023). *Cannabis sativa*: origem e história, desenvolvimento glandular do trichome e biossíntese canabinóide. *Horticulture Research*, 10(9), uhad150. DOI: <https://doi.org/10.1093/hr/uhad150>

Zahedi, S. M., et al. (2025). Plant adaptation to drought stress: The role of anatomical and morphological characteristics in maintaining the water status. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 25, 409-427. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42729-024-02141-w>

Zhang, H., et al. (2021). The roles of trichome development genes in stress resistance. *Plant Growth Regulation*, 95, 137-148. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-021-00733-5>

Aceito em: 28 /10/2025
Publicado em: 05/11/2025