

Inst. Bot. de Coimbra  
A. Quintanilha  
Vol. 1 n.º 4

A. QUINTANILHA

Doutor em Ciências. Primeiro Assistente  
da Universidade de Coimbra

# O PROBLEMA DAS PLANTAS CARNÍVORAS

ESTUDO CITOFISIOLÓGICO  
DA DIGESTÃO NO «DROSO-  
PHYLLUM LUSITANICUM»

(Avec un résumé en français)



IMPRESA DA UNIVERSIDADE  
COIMBRA, 1926





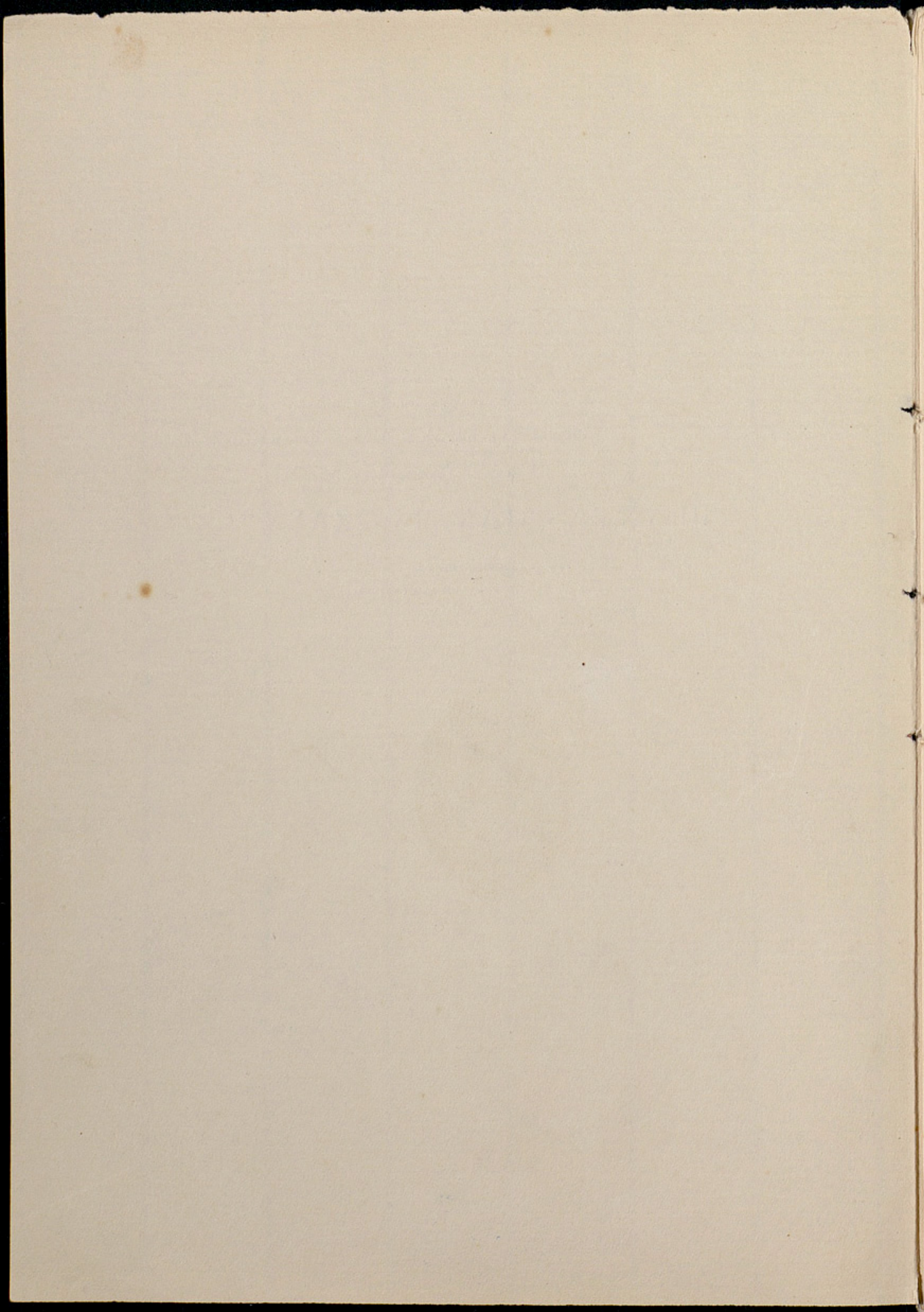


O PROBLEMA  
DAS  
PLANTAS CARNÍVORAS

ESTUDO CITOFISIOLÓGICO  
DA DIGESTÃO NO « DROSOPHYLLUM LUSITANICUM »









REFN=3518

O PROBLEMA  
DAS  
PLANTAS CARNÍVORAS

ESTUDO CITOFISIOLÓGICO  
DA DIGESTÃO NO «DROSOPHYLLUM LUSITANICUM»

POR

A. QUINTANILHA

Doutor em Ciências. Primeiro assistente da Universidade  
de Coimbra

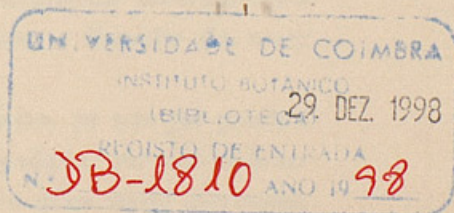
DISSERTAÇÃO PARA CONCURSO AO  
MAGISTÉRIO DA FACULDADE DE  
SCIÊNCIAS.



COIMBRA

IMPRESA DA UNIVERSIDADE

1926





O PROBLEMA

PLANTAS CARNIVORAS

ESBOÇO DE UMA MONOGRAFIA

DE J. B. DE ALMEIDA

---

SEPARATA

DO

*Boletim da Sociedade Broteriana*

Vol. IV, 2.<sup>a</sup> série

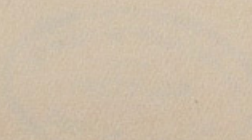
---



COIMBRA

IMPRESSA DA UNIVERSIDADE

1930





## À SAUDOSA MEMÓRIA

DE

# CARLOS FRANÇA

*Quasi pronto este trabalho, chega-nos a dolorosa noticia da morte do grande naturalista e nosso querido amigo sr. Dr. Carlos França. A sciência portugêsa está de luto, pois perdeu um dos seus mais notáveis cultores.*

*Foi Carlos França o primeiro e o único biólogo portugês que até hoje se occupou do problema das plantas carnívoras. Foram os seus trabalhos que chamaram a nossa atenção sobre o assunto, os seus conselhos e incitamentos que nos levaram a estudá-lo. Chegámos a conclusões diferentes. Repetidas vezes discutimos os resultados dos nossos trabalhos sem que um ao outro lográssemos convencer-nos.*

*Mas França, longe de considerar uma irreverência a nossa attitude, applaudia-a vivamente, como sintoma duma independência mental que foi dos traços mais salientes da sua personalidade bem vincada. Incitava-nos a que publicássemos as nossas conclusões, que elle immediatamente appareceria a discuti-las e combatê-las. E nunca as discordâncias doutrinaças e scientificas ensombraram da mais ligeira nuvem a limpidês da nossa amizade.*

*Nascido o trabalho neste ambiente de polémica, já não foi possível corrigi-lo completamente de certa viveza de linguagem, que não pode ser tomada à conta de falta de respeito pelo amigo a quem muito queríamos, nem pelo sábio a quem muito considerávamos. Tinhamos até a esperança de que a Faculdade, diante de quem vamos prestar as nossas provas, não*



deixaria de convidar Carlos França para fazer parte do júri do concurso, como a pessoa que em Portugal poderia discutir esta tese com mais conhecimento directo do assunto.

Uma morte ilógica e revoltante veio roubá-lo ao convívio dos numerosos amigos e admiradores, à vida fecunda dos laboratórios, em uma época em que tanto e tanto havia ainda a esperar da sua vivíssima inteligência, das excepcionais qualidades de trabalho e compreensão rápida, da vastíssima cultura que possuía, aliada ao conhecimento perfeito da técnica laboratorial moderna.

Com o desaparecimento de Carlos França se malograram em grande parte os projectos que com tamanho entusiasmo vínhamos acalentando.

À sua memória saudosa e respeitável dedicamos este trabalho, como derradeiro preito de amizade e admiração.



## ÍNDICE

	Pag.
DEDICATÓRIA . . . . .	v
INTRODUÇÃO. . . . .	1
CAPÍTULO I — O problema das plantas carnívoras. . . . .	3
Breve introdução histórica. . . . .	3
Distribuição geográfica e corográfica das carnívoras . . . . .	6
Classificação fisiológica das carnívoras. . . . .	10
A carnivoría como processo de nutrição. . . . .	15
CAPÍTULO II — Estudo citofisiológico da digestão no « <i>Drosophyllum lusitanicum</i> ». . . . .	21
Morfologia externa e anatomia interna das fôlhas. . . . .	21
Observações e experiências de fisiologia. . . . .	24
Observações citológicas . . . . .	32
a) Breve resumo histórico. . . . .	32
b) Técnica . . . . .	38
c) Observações <i>in vivo</i> . . . . .	40
d) Observações de peças fixadas . . . . .	46
Uma doença da nutrição?. . . . .	57
Conclusões. . . . .	59
Resumé . . . . .	63
Bibliografia . . . . .	65
Explicação das figuras. . . . .	85
Explication de la planche I . . . . .	87



1887

1887



## INTRODUÇÃO

Se há capítulos da biologia susceptíveis de interessar no mais alto grau os próprios profanos, entre êsses há necessariamente que colocar em um primeiro plano o das plantas carnívoras. Êste curioso grupo de vegetais, que se nutre parcialmente da carne dos animais aprisionados em engenhosos aparelhos de captura, continua sendo, para o grande público, aquele *miraculum naturae* dos botânicos do século XVIII.

Na verdade, para os que desconhecem os diferentes processos de nutrição dos variadíssimos tipos de seres do mundo vegetal, a carnivoría aparece como um facto perfeitamente isolado e anómalo no seio da biologia. Fenómeno tanto mais extraordinário quanto é certo que ao facto fisiológico, já de si notável, da existência de uma alimentação cárnea em plantas verdes, se vem sempre sobrepor diferenciações morfológicas de aparelhos de captura, por vezes de grande complexidade, de uma génese nebulosa e à primeira vista difíceis de relacionar com órgãos típicos de plantas de nutrição normal, ou com os que nessas se diferenciaram no sentido do desempenho de outras funções.

Assim as plantas carnívoras aparecem, morfológica e fisiológica-mente, aos olhos dos leigos, como verdadeiras aberrações da natureza. Havemos de mostrar que a carnivoría é um fenómeno que nada tem de extraordinário e resulta apenas da congregação de um conjunto de factores que se encontram todos na natureza, mas dispersos e adaptados a outras funções.

Foi especialmente um trabalho sobre o *Drosophyllum lusitanicum*, do sr. Dr. Carlos França (21) — o eminente naturalista português, nosso mestre e amigo — que nos chamou a atenção sobre alguns aspectos, para nós de grande interesse, do problema em questão.





Tendo feito, há mais de dez anos, a nossa aprendizagem em um laboratório de histologia animal, sob a sábia direcção do Prof. Celestino da Costa, em uma época em que o condrioma estava em moda e tôda a gente ali trabalhava sôbre um ou outro aspecto do magno problema, não podíamos, evidentemente, fugir ao contágio. Por lá nos inocularam o *virus filtrável* dessa espécie de *influenza* que então atacava o espírito de quási todos os histologistas; e, de então para cá, a maior parte dos nossos trabalhos têm sido delineados com o propósito de investigar questões relacionadas com o problema citofisiológico do condrioma.

As nossas investigações sôbre o *Drosophyllum*, começadas há quatro anos, tinham pois um objectivo principal — estudar, nas glândulas das carnívoras, o problema da digestão sob o seu aspecto citológico; procurar saber o papel desempenhado por cada um dos organitos da célula glandular nas diferentes fases do acto digestivo.

A influência que exerciam sôbre o nosso espírito as opiniões dos citologistas que atribuíam ao condrioma um papel eminentemente activo no metabolismo celular, e particularmente as conclusões do esplêndido trabalho de Champy (11), era manifesta.

Começámos, pois, as nossas investigações, convencidos de que íamos pôr em evidência, em um material que julgávamos eminentemente apto a tais pesquisas, o papel activo do condrioma na elaboração dos produtos de secreção. Por isso se nos afiguram de maior valor as nossas conclusões. É que ninguém nos pode acusar de nos termos deixado influenciar por ideias preconcebidas, pois que as nossas pesquisas nos levaram a resultados inteiramente inesperados.

Evidentemente, êste trabalho, tal como agora se publica, não nos agrada. Achamo-lo cheio de lacunas, precisado de retoque, de mais longo amadurecimento, de novas observações que o completassem e esclarecessem pontos ainda obscuros. É necessário entretanto não perder a noção das proporções. A publicação do trabalho tal como está, com as imperfeições que somos o primeiro a reconhecer-lhe, afigura-se-nos de interêsse, principalmente pelas observações inteiramente inéditas que contém e pela interpretação que lhes damos, em manifesta discordância com as conclusões de recentes e importantes trabalhos sôbre o mesmo assunto.



## CAPÍTULO I

### O problema das plantas carnívoras

#### Breve introdução histórica

Ainda que algumas plantas, hoje consideradas carnívoras, sejam de há muito conhecidas, o certo é que a carnivoría só começou a ser vagamente entrevista na segunda metade do século XVIII.

Em 1768 o naturalista inglês J. Ellis (68) enviava a Linneu alguns exemplares de *Dionaea muscipula*, acompanhados de uma carta em que descrevia o curioso processo de captura dos insectos e chamava, ao mesmo tempo, a atenção do mestre para o facto de que a natureza parecia ter dotado esta planta de um processo de nutrição especial.

Ellis suspeitava que os animais capturados fôsem depois, por qualquer forma, utilizados na alimentação da planta.

Linneu, porém, que se preocupou quasi exclusivamente com o aspecto morfológico dos problemas de biologia, nem ligou importância de maior ao facto, nem acreditou na hipótese de uma nutrição carnívora.

Em 1782 o médico alemão Roth (82), estudando a excitabilidade dos tentáculos e os processos de captura de duas espécies de *Drosera*, confessa a sua ignorância sobre «os intuitos do criador» ao dotar estas plantas de tão curiosa estrutura e tal excitabilidade; mas admite como perfeitamente lógica a hipótese de que a planta tire, de tais propriedades, proveito para a sua conservação e multiplicação.

Bartram (91), na descrição da sua viagem pelos estados meridionais da América do Norte, publicada em 1791, descreve as *Sarracénias* e o processo de captura dos insectos pelas fôlhas transformadas em ascídias. Aqueles, aprisionados em grande número, morrem dentro das fôlhas e a substância de que são formados dissolve-se no líquido das ascídias. Mas Bartram considera duvidosa a nutrição da planta à custa de tais produtos.



Diante da *Dionaea*, porém, tôdas as suas dúvidas se dissipam. E depois de descrever, maravilhado, as engenhosas armadilhas de suas fôlhas e o aprisionamento dos animais que sôbre elas poisam, afirma, peremptoriamente, que se trata de uma planta *carnívora* (1).

Em 1834, Curtis (34) constatou que os pequenos animais capturados pelas fôlhas da *Dionaea* se encontravam, passado pouco tempo, envolvidos por um líquido de consistência viscosa, segregado pela fôlha, que parecia dissolver os seus cadáveres.

Canby (68), em 1868, fez também curiosas observações sôbre a *Dionaea*.

O líquido que envolve as presas provém, diz Canby, da fôlha e não da decomposição cadavérica; possui propriedades análogas ao suco gástrico dos animais, pois que dissolve, não só os insectos capturados, mas ainda pequeninos pedaços de carne, colocando-os em estado de poderem ser absorvidos pela fôlha.

Até 1875, data em que Darwin publica a primeira edição das «*Insectivorous Plants*», nada mais aparece digno de menção especial. Os poucos trabalhos publicados são observações fragmentárias, sem pontos de vista de conjunto, e vêm a lume em pequenas revistas e jornais de reduzida tiragem; de modo que não conseguem chamar a atenção do grande público, nem mesmo a dos meios científicos.

Assim, a obra magistral de Darwin deve ser considerada como o ponto de partida do estudo metódico e científico da carnívoría. Concebida em largos moldes, por um altíssimo espírito, amplamente culto, fruto de pacientes e demoradas observações, a obra do grande naturalista inglês carrou tal número de conhecimentos novos e maravilhosos, teve tamanha repercussão nos meios cultos, que por êsse mundo fora tôdas as atenções convergem sôbre êste novo e inesperado aspecto do problema da nutrição, em que os papéis aparecem, como que por milagre, invertidos, e uma pléiade brilhante de investigadores se lança no caminho desvendado pelo Mestre.

Não é nossa intenção, nem caberia dentro dos moldes de um trabalho com a orientação dêste, fazer aqui um resumo de tôda a literatura que ao assunto se refere; mas apenas esquiçar, a muito

---

(1) É certo que Diderot, alguns anos antes, falando da *Dionaea*, tinha já afirmado tratar-se de uma planta *quasi carnívora*. Mas o grande filósofo francês nem era um naturalista, nem conhecia a *Dionaea* senão de referência.



largos traços, a evolução dos conhecimentos e das ideas acêrca do problema das plantas carnívoras.

Para Darwin, que estudou quasi tôdas as plantas hoje consideradas como insectívoras, a nutrição carnívora era um facto incontestável. Se não tôdas, pelo menos a maioria, segregavam fermentos digestivos do tipo da pepsina, que, em meio ácido, dissolviam as substâncias albuminóides, levando-as a um estado em que podiam ser absorvidas pela planta. Estudou muito pormenorizadamente a mobilidade dos aparelhos de captura de várias insectívoras, determinando com grande precisão o grau de extrema sensibilidade de alguns, tanto a excitações de ordem química como de ordem meramente mecânica. Ligou uma atenção muito particular aos fenómenos celulares que acompanham a digestão e a absorção pelas glândulas digestivas, tendo criado o termo « agregação » para designar o estado das células glandulares, ou do pedúnculo dos tentáculos, após determinadas excitações ou depois da absorção de certas substâncias.

Depois as opiniões dividem-se e aparecem os primeiros contraditores da doutrina da carnivoría.

Para Tischutkin (89, 92), Dubois (90, 98, 03, 17, 20), Morren (75, a, b, c, 77) (a princípio), Bonnier (08) e outros, não há plantas carnívoras nem fenómenos digestivos. O que há é plantas dotadas de órgãos que lhes permitem a captura de animais, os quais morrem e são depois atacados por microorganismos, que dissolvem os albuminoides, tal qual como na putrefacção. As plantas imprópriamente chamadas carnívoras, *quando muito*, aproveitariam os produtos dessa desintegração, absorvendo-os e utilizando-os no seu metabolismo. Mas o facto, a dar-se, nada teria de extraordinário, porquanto é sabido que as plantas, mesmo as de nutrição normal, são capazes de absorver da terra produtos mais ou menos avançados da decomposição de albuminas animais; e, por outro lado, sabe-se também que as raízes não são sempre a porta de entrada única da água e substâncias nutritivas nela dissolvidas, pois que há numerosos exemplos de fôlhas diferenciadas em órgãos de absorção.

Dos adversários da carnivoría merecem especial atenção os trabalhos de Tischutkin, que, tendo estudado várias carnívoras (Nepenthes, Pinguicula, Drosera e a própria Dionaea), concluiu pela ausência, em tôdas, de fermentos digestivos e pela existência de fenómenos de digestão bacteriana, quer nas experiências *in vitro*, quer *in vivo*.



Em 1891, Goebel (89-93) publica um trabalho de conjunto sobre as insectívoras, que é, sem sombra de dúvida, o que de melhor apareceu depois da obra de Darwin. De entre as plantas até então consideradas como carnívoras, Goebel distingue dois tipos fundamentais. Umas — *Dionaea*, *Drosera*, *Drosophyllum*, *Nepenthes*, *Pinguicula* e talvez a *Utricularia* — segregam fermentos digestivos, em maior ou menor abundância, e são por isso capazes de realizar sozinhas todo o trabalho da digestão. Enquanto que outras — *Cephalotus*, *Darlingtonia* e *Sarracenia* — incapazes de elaborar fermentos digestivos, aproveitam contudo os produtos de decomposição das presas capturadas nas suas ascídias e aí atacadas por microorganismos.

Há, por consequência, na carnivoría, uma sucessão de tipos cada vez mais bem adaptados a esse género particular de nutrição. As *Sarracénias* representariam o primeiro passo nesse sentido, pois se limitam a aproveitar os produtos da putrefacção animal. Já os *Cephalotus* segregam, com a água das suas ascídias, substâncias ligeiramente antissépticas, que impedem o desenvolvimento dos agentes da putrefacção, mas permitem a proliferação de outros microorganismos capazes de promoverem a dissolução das albuminas animais.

De entre as próprias insectívoras com fermentos digestivos, Goebel considera as *Pinguiculas* como muito fracamente carnívoras, pela insignificante quantidade de pepsina que segregam, em contração com o *Drosophyllum*, *Drosera* e *Dionaea*, onde a digestão se faz enérgica e rapidamente, sem colaboração de microorganismos peptonizantes.

O critério de Goebel tem sido, de então para cá, quasi unanimemente aceite. Os trabalhos publicados posteriormente visam quasi todos a esclarecer ou discutir um ou outro ponto de detalhe. Merecem entretanto citação especial as investigações de Huie (96, 98, 99), Nicolosi Roncati (12) e França (21, 22, 24, 25), que estudaram mais particularmente o aspecto citofisiológico do problema; o trabalho de Clautriaux (00) sobre os *Nepenthes* e o de Fenner (04) sobre a morfologia e biologia das fôlhas e glândulas de algumas insectívoras.

### Distribuição geográfica e corográfica das carnívoras

Até hoje têm sido acusadas, ou simplesmente suspeitadas de carnivoría, cerca de 400 espécies de plantas, pertencendo a 15 gé-



neros diferentes, susceptíveis de serem agrupados em 5 famílias, como rapidamente se pode ver pelo quadro seguinte (1).

Famílias	Gêneros	Espécies	Distribuição geográfica
Lentibulariaceae	Pinguicula . . . . .	30	Europa, América, Sibéria, Ásia menor e central.
	Byblis (2) . . . . .	2	Austrália.
	Utricularia . . . . .	mais de 200	Zona temperada e tropical.
	Polypompholyx . . . . .	3	Austrália, América do Sul.
	Genlisea . . . . .	10	América tropical e África.
Sarraceniaceae . .	Sarracenia . . . . .	6	Zona atlântica da América do Norte.
	Darlingtonia . . . . .	1	Califórnia.
	Heliamphora . . . . .	1	Guiana.
Nepenthaceae . . .	Nepenthes . . . . .	40	A maior parte na região indo-malaica; uma nas ilhas Sechelles, uma em Madagascar.
Cephalotaceae . . .	Cephalotus . . . . .	1	Austrália ocidental.
Droseraceae . . . . .	Drosera . . . . .	84	Por toda a Terra, com exclusão das zonas polares.
	Drosophyllum . . . . .	1	Portugal, sul de Espanha e Marrocos.
	Roridula . . . . .	2	Sul da África.
	Dionaea . . . . .	1	Norte da Carolina (U. S. A.).
	Aldrovandia . . . . .	1	Europa, Ásia.

A grande maioria destas espécies são exóticas. Em Portugal apenas se conhecem quatro gêneros: Utricularia, Pinguicula, Drosera e Drosophyllum, este último com uma só espécie e uma pequena área de distribuição. O quadro seguinte, organizado com os elementos de que pudemos dispor, mostra a distribuição corográfica das espécies portuguesas (3).

(1) De Wagner, «Die Fleischfressenden Pflanzen».

(2) A posição do género Byblis tem sido muito discutida. Considerada a princípio como uma Droserácea, foi colocada por Engler nas Lentibulariáceas. Wettstein, porém, aproxima-a das Saxifragáceas.

(3) Grande número das indicações aqui consignadas sobre a distribuição e *habitat* das carnívoras portuguesas, foram-nos fornecidas pelo nosso colega no Instituto Botânico, sr. Ascensão Mendonça, a quem queremos deixar aqui bem acentuado o nosso reconhecimento.



- Pinguicula vulgaris*, L. Lugares húmidos. Alto Minho. Serra do Gerez: margem esquerda do rio Homem, Ponte Feia.
- Pinguicula lusitanica*, L. Lugares húmidos, valas e paúis. Alto Minho. Região litoral, do Minho ao Alentejo. Serra de Sintra; entre Seixal e Arrentela; entre Poceirão e Pegões; Vila Nova de Ourem; arredores de Coimbra: Carregal, mata de Antanol; areias do litoral: Pinhal do Urso, Pinhal do Povo; Arredores do Pôrto: S. Gens, Santa Cruz do Bispo, entre Comporta e Melides, S. Pedro da Cova, Barcouço, alto de Santa Luzia, Ponte de Murcela; Serra do Gerez: Ponte Feia.
- Utricularia vulgaris*, L. Valas e paúis. Região litoral, do Minho ao Tejo. Ribeira do Paúl; Golegã; ilhas do Tejo; entre Vila Nova da Raíña e Samora Correia; Barroca de Alva (valas e arrozais); arredores do Pôrto (zona litoral): Gaia, Espozende; Ponte de Lima; Mira; arredores de Coimbra: S. Facundo, Paúl de Arzila; Margem do Tâmega; Pinhal de Leiria.
- Utricularia exoleta*, R. Br. Valas e paúis. Vale do Tejo e Beira litoral. Corroios, margem esquerda do Tejo; Vala de Alqueidão; Azambuja; Vila Nova de Ourém; Vale do Zebro; Pinhal do Urso.
- Drosera rotundifolia*, L. Lugares húmidos e paludosos. Regiões subalpinas do Norte e Centro. Serra do Suajo: Bouças; Insalde; Serra de S. Macário: Cova dos Rios; Serra da Pampilhosa; Póvoa de Lanhoso; Serra do Merouço; Serra do Gerez; Serra de Arga; Serra da Estrêla: Canariz, S. Romão, Lagoa Redonda; Montesinho: Castro Folgueirão.
- Drosera intermédia*, Hayne. Lugares húmidos, margens das valas e paúis. Região litoral do Minho ao Tejo. Ponte de Lima; Arredores do Pôrto; Arredores de Aveiro: Gafanha; Mira: Lagoa da Cana; Barcouço: alto de Santa Luzia; Pampilhosa; Entre Pampilhosa e Luso; Coimbra: Antanol; Montemor-o-Velho: Fôja; Serra da Pampilhosa; Pinhal do Urso: Juncal Gordo e Lagoa de Albergaria; Vila Nova de Ourém.
- Drosophyllum lusitanicum*, (L.), Lk. Lugares insolados, sêcos, de vegetação rasteira ou floresta muito aberta; solo silicioso. Do Douro ao Algarve. Valongo; S. Pedro da Cova; Entre Pampilhosa e Buçaco; Coimbra; Figueira da Foz; Leiria; Caxarias; Serra de Montejunto; Vila Velha do Rodam; Marvão; Península de Setúbal; Entre Melides e S. Tiago do Cacém;



Entre Vila Nova de Mil Fontes e Cercal; Odemira; Serra de S. Mamede; Serra de Monchique (Barranco dos Pisões); Cordilheiras do Algarve (Barranco do Velho e Cavalos).

As Pinguiculas, *P. lusitanica*, L. e *P. vulgaris*, L., têm o seu *habitat* nos lugares húmidos, bordas dos regatos e valas, margens dos lagoachos, sôbre areias pliocénicas, ou de medos fixados, ou solo granítico. Por consequência, substracto pobre de substâncias minerais e orgânicas.

A *P. lusitanica* encontra-se largamente espalhada no litoral, do Minho ao Alentejo, por vezes associada com a *Drosera intermedia* (Quiaios, Pinhal do Urso).

A *P. vulgaris*, até hoje, só é conhecida do Alto Minho (Gerez, Ponte Feia, alt. cêrca 700<sup>m</sup>).

As Droseras, *D. intermedia* e *D. rotundifolia*, têm estações idênticas. Margens dos regatos, das lagoas e das valas. Solos siliciosos, areias dos medos fixados, areias pliocénicas, granitos.

A *D. intermedia* é espécie do litoral, onde é freqüente encontrá-la associada com um esfagno (*Sphagnum sp.*).

A *D. rotundifolia* é espécie das altitudes elevadas das serras do Norte e Centro, onde, nos lugares insolados e húmidos, ao longo dos regatos, é muito freqüente, também associada com um esfagno (*Sphagnum sp.*).

As Utricularias, *U. vulgaris* e *U. exoleta*, vivem submersas, nas águas paradas ou de muito fraca corrente, nas valas e pântanos das regiões baixas do litoral, ou dos campos inundáveis do Tejo e do Mondego.

Na zona litoral é freqüente a *U. vulgaris* nos numerosos lagoachos entre os actuais medos e as Gândaras, ou entre os pinhais dos medos fixados desde há séculos. Nestes lagoachos as águas são por vezes de grande limpidez e provêm da toalha friática dos medos, pelo que se podem considerar quási isentas de sais de cálcio. Nos outros locais onde esta espécie tem sido encontrada, as águas onde vive são também pobres de sais, pois que os terrenos subjacentes são, em geral, areias do pliocénico, ou aluviões graníticas recentes. A espécie habita, pois, águas tranqüilas, mais ou menos límpidas e pobres de substâncias minerais e orgânicas.

A *U. exoleta*, menos freqüente, tem um *habitat* idêntico.

O *Drosophyllum lusitanicum*, de uma larga área de distribuição



corográfica, é quasi considerado planta rara. São numerosos os locais conhecidos onde a espécie habita, mas talvez mais numerosos os casos de insucesso de pesquisa em um local indicado. A razão disto é ter a planta uma área local consideravelmente restrita, muito poucas dezenas de metros quadrados, em regra. Habita os lugares secos, insolados, de encostas viradas aos quadrantes do nascente e sul; solo silicioso — xistos, arenitos, areias pliocénicas, areias quaternárias (Figueira da Foz); vegetação sub-arbustiva, esparsa ou floresta muito aberta (pinhais, montados).

### Classificação fisiológica das carnívoras

A classificação das carnívoras sob o ponto de vista da pura sistemática interessa-nos aqui mediocrementemente, porque os caracteres que servem para o agrupamento em famílias não são tiradas da morfologia dos aparelhos de captura, da porção vegetativa do corpo da planta, mas sim dos seus órgãos florais.

Assim, acontece que a *Dionaea* e a *Aldrovandia* estão colocadas na mesma família do *Drosophyllum* e da *Roridula*, sem que entre umas e outras haja qualquer espécie de afinidade pelo que diz respeito à morfologia das suas fôlhas e aos processos de captura das presas.

Se o que nos interessa no estudo destas plantas é a sua nutrição, o critério para o agrupamento não pode ser o dos floristas, mas sim um outro, meramente fisiológico, ou que, quando muito, tome em linha de conta aqueles caracteres morfológicos que mais de perto se relacionam com a alimentação especial destas plantas.

Goebel (91), tendo apenas em atenção a existência ou ausência de fermentos digestivos nas secreções da planta, dividia as carnívoras em dois grupos.

1.º No primeiro — insectívoras sem fermentos digestivos — collocava Goebel as *Sarracénias*, *Darlingtonias* e *Cephalotus*, distinguindo todavia este último género dos dois primeiros pela capacidade de secreção de substâncias ligeiramente antissépticas, susceptíveis de impedir o desenvolvimento dos agentes da putrefacção, mas não o de outros microorganismos proteolíticos.

2.º No segundo grupo — insectívoras com fermentos digestivos — ficavam os géneros *Pinguicula*, *Nepenthes*, *Drosophyllum*, *Drosera*, *Dionaea* e, talvez, a *Utricularia*. Esta última era collocada no grupo,



não porque tivesse sido até então demonstrada a elaboração, pelas suas ascídias, de um fermento digestivo, mas pelo seu estreito parentesco com a *Pinguicula*.

A-pesar-de os numerosos trabalhos publicados de então para cá sobre a fisiologia deste grupo de plantas, não se fizeram grandes progressos no sentido de determinar rigorosamente a posição dos restantes géneros em um ou outro destes dois grupos. Assim, só é possível ainda hoje decidir com relativa segurança sobre a posição da *Aldrovandia* e da *Heliamphora*, a primeira das quais deve ser incluída no grupo das insectívoras com fermentos digestivos, enquanto que a segunda tem naturalmente o seu lugar marcado junto das *Sarracénias* e *Darlingtonias*.

Quanto aos géneros *Byblis*, *Genlisea* e *Roridula*, havemos de confessar que o conhecimento que temos dos seus processos fisiológicos é manifestamente insuficiente para decidirmos da sua posição.

Outro processo de classificação, também indicado por Goebel (l. c., pág. 162), seria aquele em que se tomasse como critério para o agrupamento a morfologia dos aparelhos de captura. «*Was die Fangeinrichtungen anbelangt, diz Goebel, so haben wir oben drei Kategorieen derselben kennen gelernt: Leimstangen resp. Klebflächen (Droseraceen, Pinguicula), Klappfallen (Dionaea, Aldrovandia) und Schlauchfallen (Sarraceniaceen inkl. Cephalotus, Nepenthes, Utricularia, Genlisea)*».

- 1) No primeiro grupo — fôlhas transformadas em varetas ou superfícies viscosas — ficam os géneros *Drosera*, *Drosophyllum*, *Roridula* e *Byblis*, que Goebel considera como *Droseracea*, e mais a *Pinguicula*.
- 2) No segundo grupo — fôlhas transformadas em armadilhas de fechar — apenas os dois géneros *Dionaea* e *Aldrovandia*. Finalmente, ao terceiro grupo — fôlhas transformadas em ascídias — ficariam pertencendo os géneros restantes, *Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliamphora*, *Cephalotus*, *Nepenthes*, *Utricularia* (incl. *Polypompholyx*) e *Genlisea*.

A verdade, porém, é que estes grupos, tais como os definiu e delimitou Goebel, são pouco homogêneos.

Formas características do primeiro são só três, *Drosophyllum*, *Roridula* e *Byblis*. Nestas, as presas são capturadas, graças apenas à viscosidade das fôlhas, perfeitamente imóveis. As *Droseras* são já formas de transição do primeiro para o segundo grupo, pois que nelas já não é apenas a viscosidade que actua. Há, pelo menos como agente auxiliar de captura, mobilidade dos tentáculos, e muitas



vezes do próprio limbo das folhas, que chega a dobrar-se completamente sobre o insecto capturado. O mesmo se pode dizer das Pinguiculas, cujas folhas são também dotadas de sensibilidade e mobilidade, dobrando-se ao longo da linha média e enrolando-se em volta das suas presas.

Convém entretanto esclarecer que na *Dionaea* e na *Aldrovandia* a captura se faz, graças ao encerramento rápido do limbo da folha, que aprisiona a presa por um processo análogo ao de certas armadilhas de mola (costêlos), usadas para a caça de mamíferos e aves. Emquanto que na *Pinguicula* e *Drosera* o aprisionamento dos insectos é obra principalmente da viscosidade da folha ou dos seus tentáculos; a mobilidade daquela ou destes vem apenas facilitar a digestão ulterior da presa, colocando-a em contacto com um muito maior número de glândulas.

O segundo grupo é bastante homogêneo, ainda que constituído por uma planta terrestre, a *Dionaea*, e uma outra aquática, a *Aldrovandia*.

A analogia entre as duas plantas, e particularmente entre os aparelhos e processos de captura das presas, é tamanha, que se tem dito, com muita propriedade, que a *Aldrovandia* é uma *Dionaea* aquática.

Já o mesmo não acontece, porém, no terceiro grupo, onde vamos encontrar três subtipos de ascídias, diferentes na morfologia e no mecanismo do seu funcionamento. Os três subtipos em questão podem ser representados, respectivamente, pelas ascídias do *Nepenthes*, da *Utricularia* e da *Genlisea*. Com efeito, o *Nepenthes* é uma planta terrestre, com ascídias caliciformes, segregando um líquido adocicado que atrai grande número de insectos. A ascídia, quando nova, é fechada por uma pequena tampa, que se levanta na maturação e se conserva depois aberta e perfeitamente imóvel. Os insectos que lá tiverem entrado não podem voltar a sair, não porque encontrem a porta fechada, mas porque as paredes internas da ascídia, extremamente lisas e verticais, impedem a ascensão. Por isso os insectos acabam por cair no líquido segregado, onde se afogam.

A este subtipo pertencem os géneros *Sarracenia*, *Heliophora*, *Darlingtonia* e *Cephalotus*, cujas ascídias são semelhantes e funcionam por processos análogos.

Já a *Utricularia* é uma planta aquática, com ascídias fechadas por uma tampa móvel, que só pode abrir para o lado de dentro



A portinhola abre-se para dar passagem à presa (em geral, pequenos crustáceos de água doce, Copépodos, Cypris, etc.), fecha-se logo após a sua entrada e só volta a abrir-se para deixar passar novo hóspede, sem que aos reclusos seja possível aproveitar a ocasião para se libertarem.

Estes pequeninos utrículos, transparentes, que apanham as presas vivas, fazem lembrar aquelas ratoeiras de porta de alçapão, onde os ratos vão entrando, uns após outros, servindo os reclusos para chamar dos que andam em liberdade.

Pois as ascídias da Utricularia funcionam por um mecanismo semelhante e fazem também caçadas abundantes. Os reclusos, ao cabo de demorada prisão em espaço tão reduzido, acabam por morrer, provavelmente de neurastenia...

A Utricularia, com o género muito próximo Polypompholyx, representa assim um segundo subtipo do grupo de carnívoras com fôlhas transformadas em ascídias.

Finalmente a Genlisea é o representante único de um terceiro subtipo. As ascídias, neste género, formam-se por um processo muito particular. Certas fôlhas têm a extremidade do limbo dividida em duas porções delgadas e compridas, cada uma das quais se enrola sôbre si mesma em espiral apertada, formando um tubo estreito, internamente revestido de pêlos, cujas pontas se dirigem para o fundo dos respectivos tubos. Estes comunicam por uma das extremidades com o exterior e pela outra com uma câmara ou ascídia comum, também em forma de tubo e igualmente revestida de pêlos orientados de fora para dentro. A ascídia termina em dedo de luva, numa câmara ligeiramente mais ampla.

As fôlhas, assim transformadas em ascídias, mergulham no lôdo onde vivem as Genliseas e aí atraem, pelas suas secreções, pequenos insectos aquáticos, larvas várias, vermes, etc.

As presas entram na armadilha, até ao fundo, com a maior facilidade, pois caminham no sentido em que os pêlos estão inclinados; mas não podem retroceder, porque estes, empinando-se, lhes vedam inteiramente a passagem.

Tais ascídias lembram aquelas ratoeiras cujos orifícios de entrada são revestidos de pontas metálicas, dirigidas de fora para dentro, de modo a deixar entrar os ratos e a impedir-lhes depois a saída. Ou ainda as nassas, usadas nos nossos rios para a captura de peixes vivos, e que assentam no mesmo princípio.



As considerações que acabamos de fazer permitem-nos pôr em evidência dois factos que devem ter, necessariamente, um significado biológico importante e para os quais ninguém ainda chamou a atenção dos naturalistas.

Em primeiro lugar, plantas pertencentes à mesma família e com as mais estreitas afinidades, possuem aparelhos de captura conformados diferentemente e funcionando por processos os mais dissemelhantes. Assim, nas Droseráceas, a *Dionaea* e *Aldrovandia*, por um lado, o *Drosophyllum*, a *Roridula* e a *Drosera*, por outro; nas Lentibulariáceas, a *Pinguicula*, a *Byblis*, a *Utricularia* e a *Genlisea*, quatro tipos consideravelmente diferentes, quer morfológica, quer fisiologicamente.

Há por conseqüência uma grande heterogeneidade, dentro de cada família, pelo que respeita à configuração dos aparelhos destinados à captura de presas animais; emquanto que os géneros, êsses, são, sob o ponto de vista em questão, bem homogêneos.

Em segundo lugar, as famílias de plantas carnívoras não contêm senão plantas carnívoras. Não há, nessas famílias, um exemplo único de género ou espécie de plantas de nutrição normal.

Como interpretar estes factos?

Admite-se hoje que a nutrição animal representa uma compensação de uma deficiente alimentação azotada. As carnívoras seriam, assim, plantas que encontraram na carnivoría a solução de um regime alimentar deficitário em azote — solução que, como se sabe, as Leguminosas foram encontrar na simbiose com bactérias; as Orquidáceas e muitíssimas outras famílias, na simbiose com fungos filamentosos; as Orobancáceas, as Rafflesiáceas, Lorantáceas, etc., no parasitismo de plantas verdes.

É legítimo admitir que cada uma das famílias de carnívoras devia ter, como característica comum, além dos caracteres tirados da conformação dos órgãos florais, certas necessidades biológicas que trariam como conseqüência a escolha de um *habitat* pobre em substâncias azotadas. A hipótese da existência de tais necessidades biológicas harmoniza-se perfeitamente com o *facto* do *habitat* actual das carnívoras, tôdas elas vivendo em meios pobres de substâncias azotadas, e explica a coincidência de, nas famílias de carnívoras, não se encontrarem plantas de nutrição normal; coincidência que de resto tem o seu paralelo na maior parte das micotróficas, em grande número de famílias de parasitas e nas que vivem em simbiose com bactérias.



A carnivoría aparece pois com o aspecto de uma adaptação primitiva, anterior à diferenciação dos caracteres florais que determinaram a formação dos géneros. Nascida de uma necessidade comum a toda uma família, implantou-se aproveitando configurações as mais variadas do aparelho vegetativo, que se acentuaram depois, no decurso da evolução, em direcções diferentes *ab initio*.

### A carnivoría como processo de nutrição

Examinadas as coisas mais de perto, a carnivoría já não aparece aos nossos olhos como aquele *miraculum naturae* dos naturalistas do século XVIII.

Tôdas as disposições que, conjugadas, permitem a estas plantas atrair, capturar e digerir presas animais, não constituem exemplo único no reino vegetal, antes se encontram, no mundo das plantas, largamente espalhadas, ainda que dispersas e postas ao serviço de outras necessidades biológicas.

¿Como atraem as carnívoras os insectos de que se nutrem?

Por três processos fundamentalmente distintos: secreção de néctares, nas plantas terrestres, ou de mucilagens, nas aquáticas (*Nepenthes*, *Sarracenia*, *Utricularia*, etc.); exalação de perfumes (cheiro a mel de abelha, nas fôlhas do *Drosophyllum*; a violetas, nas ascídias da *Sarracenia*); exibição de colorações vivas (ascídias de várias espécies de *Nepenthes*, tentáculos do *Drosophyllum* e da *Drosera*, fôlhas da *Dionaea*).

Nada disto é novo. Nectários, glândulas aromáticas e côres vivas encontram-se, por exemplo e em larga escala, nas flores das plantas superiores, postas aqui ao serviço de uma outra necessidade da vida da planta — a fecundação cruzada por intermédio dos insectos.

¿Como capturam as carnívoras as presas assim atraídas?

Por processos vários, como vimos, mas baseados na existência de alguma das seguintes disposições: 1.º secreção de substâncias viscosas, às quais os insectos ficam colados (*Drosophyllum*, *Roridula*, *Byblis*, *Pinguicula*, *Drosera*); 2.º fôlhas, ou porções de fôlhas, transformadas em câmaras ou ascídias, onde as presas entram com facilidade mas de onde não podem sair, ou porque encontrem a porta fechada (*Utricularia*), ou porque haja paredes lisas e verticais a transpor, inacessíveis aos insectos (ascídias de *Nepenthes*), ou porque as paredes internas dessas câmaras sejam revestidas de pêlos orien-



tados de fora para dentro, como as nassas das trutas e certas ratoeiras (*Sarracenia*, *Genlisea*, etc.); 3.º uma sensibilidade e mobilidade particulares de certas porções da fôlha, transformada em aparelho de captura, que possibilitam o aprisionamento de pequenos animais que passam sôbre ela (*Dionaea*, *Aldrovandia* e, em parte, a *Drosera*).

Também estes dispositivos não são novos, nem se encontram exclusivamente nas carnívoras, ao serviço de um tipo muito especial de nutrição.

A secreção de substâncias viscosas é um facto corrente em biologia vegetal. Numerosíssimas plantas são, parcial ou totalmente, revestidas de glândulas secretoras de uma viscosidade a que ficam presos os insectos que sôbre elas caem, ou que por elas tentem trepar. A existência de tais glândulas tem aqui para a planta uma outra utilidade, a de a proteger contra as depredações de formigas, pulgões e outros inimigos.

Fôlhas transformadas em câmaras, que permitem a entrada dos insectos mas lhe impedem depois a saída, pelo menos temporariamente, também se encontram, fora das carnívoras, ao serviço da polinização cruzada. A *Aristolochia Siphon* tem um perianto gamotépalo, tubuloso, transformado em ascídia geniculada, com a parede interna muito lisa e escorregadia. Nesta espécie, quando amadurece o gineceu, ainda as anteras da mesma flor se encontram fechadas e o pedúnculo floral está disposto de tal forma, que a porção superior do perianto fica em posição vertical, com a abertura voltada para cima. A entrada dos insectos, que vão em busca do mel, é fácil; mas a saída é impossível, pela verticalidade e lisura das paredes. Ficam prisioneiros da ascídia, até à deiscência das anteras, logo seguida de um encurvamento do pedúnculo floral, que coloca horizontalmente a porção superior do perianto e permite a saída dos insectos. Estes, carregados de pólen, vão agora visitar uma outra flor, no estado de maturação do gineceu, fecundando-a e tendo que esperar, para poderem sair, pelo amadurecimento do androceu.

O mecanismo é perfeitamente análogo ao das ascídias de *Nepenthes*.

Em uma outra espécie de *Aristolochia*, a *A. Clematitis*, a fecundação faz-se por um processo muito semelhante. Mas o que impede a saída dos insectos é a existência, no tubo, sempre vertical, do perianto, de uma zona de pêlos, orientados de fora para dentro, que só murcham e caem após a deiscência das anteras. Estas ascídias em



nassa, reproduzem perfeitamente o tipo das que se encontram, por exemplo, na *Sarracenia*. As vantagens, que uma e outra destas plantas tiram da mesma disposição anatômica, é que são diferentes.

Finalmente, fenómenos de delicada sensibilidade e rápida mobilidade, como se encontram nas carnívoras, também não são, de nenhum modo, casos extraordinários. Não falando já das plantas inferiores, onde existem esporos — e até organismos adultos — dotados de movimentos muito rápidos, vamos encontrar, nas próprias fanerogâmicas, fenómenos da mesma natureza.

Assim, as fôlhas da *Mimosa* e do *Biophytum* são de uma grande sensibilidade a qualquer pressão ou choque; os seus movimentos são rápidos e seguem-se imediatamente à excitação. Os filetes estaminais do *Berberis*, da *Centaurea americana* e de muitas outras plantas, respondem sem demora a excitações mecânicas insignificantes, desde que as respectivas anteras estejam abertas, e levam estas ao contacto do estigma.

As gavinhas das plantas trepadoras chegam a reagir a uma pressão de 25 centésimas milésimas de miligrama, encurvando-se por forma que é possível seguir à vista desarmada o seu movimento (Pfeffer, 85).

Os dispositivos são ainda semelhantes; os resultados é que são diferentes.

¿ Como digerem as carnívoras as presas que capturam?

¡ Nem ao menos aqui encontramos processos novos! As glândulas digestivas das carnívoras mais altamente diferenciadas e adaptadas a este tipo particular de nutrição, são apenas um caso particular de um fenómeno banalíssimo em biologia vegetal. Com efeito, não há talvez um único exemplo de planta que não elabore, em qualquer época da vida, reservas proteicas. Ora a mobilização ulterior de tais reservas faz-se necessariamente à custa de fermentos proteolíticos, elaborados, umas vezes, pela própria célula onde a reserva se forma, outras vezes, por células especiais, isoladas ou agrupadas em glândulas.

Tal é o caso, por exemplo, da assentada secretora do *scutellum* das gramíneas, cujo estudo empreendemos já, de colaboração com o nosso colega e amigo sr. Gonçalves da Cunha, e cujas células, altas, têm o aspecto característico de muitos epitélios glandulares animais.

Finalmente, ¿ como absorvem as carnívoras os produtos da digestão das suas presas?

A absorção faz-se pelas fôlhas, ou melhor, por órgãos diferen-



ciados à superfície das fôlhas — tentáculos, glândulas ou pêlos absorventes.

O facto de encontrarmos aqui fôlhas transformadas em órgãos de absorção de substâncias úteis à vida da planta, não é de molde a causar estranheza a qualquer medianamente versado em assuntos de biologia vegetal. Sabe-se, com efeito, que as raízes não são os únicos órgãos absorventes das plantas. As plantas aquáticas, submersas, freqüentemente desprovidas de raízes, absorvem água e as substâncias minerais e orgânicas que nela se encontram dissolvidas, por intermédio das suas fôlhas. A *Salvinia natans*, que vive emersa, também não possui raízes. Em cada nó tem um verticílio de três fôlhas, duas aéreas, normais, e uma terceira submersa, radiforme, coberta de pêlos absorventes, com o aspecto e as funções de uma raiz.

Certas Bromeliáceas epífitas (*Tillandsia*, por ex.) absorvem a humidade atmosférica e a água das chuvas por intermédio dos pêlos escamiformes das suas fôlhas. A *Dischidia Rafflesiana*, também epífita, tem fôlhas transformadas em ascídias, muito semelhantes às do *Nepenthes*, que servem de reservatório da água das chuvas. Sobre estas fôlhas desenvolvem-se raízes adventícias, que penetram na ascídia e aí vão absorver a água com as substâncias minerais e orgânicas nela dissolvidas. Uma disposição análoga se encontra no *Polypodium bifrons*, outra epífita tropical, e no *Conchophyllum imbricatum*, de Java, cujas fôlhas-cisternas têm a forma de uma concha estreitamente adaptada pelas margens aos troncos que lhe servem de suporte (Neger, 13). E sabe-se, por outro lado (Darwin, 75), que certas espécies de *Saxifraga*, de *Primula* e de *Pelargonium*, são capazes de absorver água das chuvas, com os compostos azotados que ela traz normalmente em dissolução; sendo perfeitamente lógica a hipótese de Darwin (l. c.), de que tal propriedade deve representar um papel importante na nutrição dessas plantas.

Em resumo, se analisarmos uma a uma as disposições anatómicas que permitem às carnívoras atrair as suas presas, capturá-las, digerir-las e absorver os produtos da digestão, nada encontramos de extraordinário. Simplesmente, nas carnívoras, acham-se agrupadas e ao serviço de um processo particular de nutrição, um conjunto de factores e dispositivos, que, dispersos, são banais no mundo das plantas.

Se encararmos agora a questão sob o ponto de vista meramente



fisiológico, vemos que a carnívoria não é um processo novo, um tipo isolado de nutrição vegetal.

Ao lado das plantas absolutamente holofíticas — se é que as há na natureza, fora das condições artificiais das experiências de laboratório — encontramos uma série ininterrupta de tipos de nutrição, que nos conduz, de degrau em degrau, até à carnívoria.

Sabe-se que, nas condições naturais, senão a totalidade, pelo menos a grande maioria das plantas verdes não se alimenta exclusivamente de substâncias minerais, mas utilizam no seu metabolismo compostos orgânicos que encontram no húmus, se são terrestres, dissolvidos na água, se são aquáticas. As vantagens, para a economia da planta, deste suplemento de nutrição orgânica, são incontestáveis e de há muito conhecidas. O grau de necessidade de uma tal alimentação suplementar varia dentro de larguíssimos limites, chegando a tornar-se indispensável nas plantas humícolas.

Logo ao lado destas, que só se desenvolvem e prosperam em solos ricos de húmus, podemos colocar as semiparasitas, plantas verdes, capazes de realizar a síntese dos hidratos de carbono, mas que encontram no parasitismo uma nutrição orgânica suplementar. As micotróficas, igualmente verdes, que vão buscar êsse suplemento nutritivo à simbiose com fungos filamentosos (*Rhizoctonia*); e as leguminosas, simbioses de bactérias fixadoras de azoto (*Rhizobium*).

Tôdas estas plantas têm uma alimentação de tipo mixto, mineral pelo que respeita à elaboração dos hidratos de carbono, orgânica na parte relativa à síntese dos compostos azotados.

À medida, porém, que a possibilidade de uma nutrição orgânica se vai tornando maior, vai diminuindo, correlativamente, a capacidade de elaboração sintética dos próprios compostos de carbono à custa de elementos minerais. Vamos assim cair, insensivelmente, ou nas plantas inteiramente parasitas (fanerogâmicas, fungos, algas), ou nas exclusivamente saprófitas (fungos).

Ora já vimos que nas carnívoras se encontram dois tipos fisiologicamente distintos.

Em um primeiro grupo não há elaboração de fermentos proteolíticos. A planta limita-se a capturar as presas animais e a absorver os produtos de uma digestão que é obra de microorganismos. Há uma espécie de simbiose entre a planta verde, por um lado, e certas bactérias, por outro; simplesmente estas bactérias vivem fora dos tecidos da planta. Realiza-se assim um tipo de nutrição que pode



classificar-se de saprofitismo parcial, útil à economia da planta, mas não indispensável.

O segundo grupo contém as carnívoras que elaboram fermentos proteolíticos e realizam por isso, sòzinhas, todo o trabalho da digestão. Tal tipo de nutrição aproxima-se muito do das plantas verdes semiparasitas, de que falámos há pouco. Umás e outras realizam a síntese dos hidratos de carbono, mas vão buscar a organismos estranhos um suplemento de nutrição azotada.

Umás, as carnívoras integrais, do tipo do *Drosophyllum*, por exemplo, *parasitam* animais, que matam, digerem e absorvem. Enquanto que as outras *parasitam* plantas verdes, cuja vida conservam longamente.

Fundamentalmente o tipo de nutrição é o mesmo. Os organismos parasitados é que são diferentes e diversas por consequência as adaptações morfológicas do parasita.

Se quiséssemos estabelecer uma transição ainda mais suave, poderíamos falar largamente de um curioso grupo de plantas *acidentalmente carnívoras*.

Estas têm um tipo de nutrição holofítica, normal. Mas são susceptíveis de aproveitar alguns produtos da decomposição de pequenos animais que excepcionalmente aprisionem.

Estão neste caso várias plantas cujos órgãos aéreos se encontram cobertos de pêlos glandulosos, capazes, como demonstrou Darwin, de absorver água com certos sais em dissolução (sais amoniacais, por exemplo). Assim, certas *Saxifragas*, *Primulas* e *Pelargonios* (Darwin, 75); a *Martynia proboscídea* e o *Elaphoglossum glutinosum* (Drude, 81).

Outras possuem fôlhas transformadas em câmaras, de funções mal conhecidas, como as da *Lathraea Squamaria* (v. Kerner e v. Wettstein, 86); ou em cisternas, como as da *Dischidia Rafflesiana* e outras epífitas tropicais. A matéria orgânica, casualmente arrastada para o interior destas câmaras (poeiras orgânicas atmosféricas, cadáveres de pequenos animais), é aí atacada por microorganismos que promovem a sua desintegração em compostos mais simples e solúveis, que são depois absorvidos pela planta.

A lista destes vegetais, de uma carnivoría acidental, é muito considerável. Grande número deles possuem dispositivos anatómicos que lhes permite, a título excepcional, o aproveitamento, para a sua nutrição, de proteínas animais, à maneira das carnívoras sem fermentos digestivos.



Devemos, por isso, considerar a carnívoría acidental como uma primeira *étape* na adaptação das plantas holofíticas a este tipo particular de nutrição. A segunda *étape* seria representada pelas carnívoras sem fermentos digestivos. A terceira, pelas carnívoras que digerem sem intervenção de organismos estranhos, por meio de fermentos que elas próprias elaboram.

## CAPÍTULO II

### Estudo citofisiológico da digestão no «*Drosophyllum lusitanicum*»

#### Morfologia externa e anatomia interna das fôlhas

A morfologia externa do *Drosophyllum lusitanicum* é suficientemente conhecida dos botânicos para que valha a pena descrever e representar aqui mais uma vez a curiosa planta. Limitemo-nos por isso a chamar rapidamente a atenção para algumas particularidades que mais de perto se podem relacionar com o objectivo do nosso trabalho.

O *Drosophyllum* é planta vivaz, arbustiva, lenhosa na base, com um sistema radicular bem desenvolvido e profundo; fôlhas sésseis, alternas, as inferiores muito estreitas e compridas, marcescentes, de prêfolheação circinada com os vértices enrolados para fóra, deixando entrenós muito reduzidos; as superiores curtas, mais largas e bracteiformes. Inflorescência terminal. O novo eixo vegetativo forma-se na axila de uma das últimas fôlhas basilares, logo abaixo do ponto de inserção do eixo caduco da inflorescência do ano anterior.

Assim, o novo eixo é um ramo lateral, que dentro em pouco se terá colocado na direcção da porção basal do caule, como se fôsse o seu prolongamento.

Caules, ramos, pedicelos e cálices florais, fortemente glandulosos e viscosos. Sôbre as fôlhas basilares encontram-se os dois tipos de glândulas, sésseis e pediculadas, ordenada e simètricamente dispostas.

As glândulas sésseis pouco se levantam acima do nível da epiderme. São de contôrno elíptico e constituídas, de fora para dentro, por: uma assentada secretora externa, de origem epidérmica, cobrindo tôda a superfície glandular; uma assentada secretora interna, reves-



tindo interiormente a primeira, mas de origem parenquimatosa; uma terceira assentada, ou assentada mediana, formada por um reduzido número de células de maiores dimensões que as anteriores e, como a segunda, também de origem parenquimatosa; finalmente um núcleo de traqueídeos em conexão com um vaso espiralado.

Quanto às glândulas pediculadas, têm fundamentalmente a mesma estrutura das sésseis, mas levantam-se cêrca de 0,4 a 0,8 milímetros acima do nível da fôlha, na extremidade de pedículos delgados de secção circular. São sensivelmente hemisféricas, constituídas pelo mesmo número de assentadas, dispostas pela mesma ordem que nas glândulas sésseis. Simplesmente o glomérulo basal de traqueídeos é aqui muito mais desenvolvido, ocupando um espaço considerável no interior da glândula.

Os pedículos destas são constituídos, de fora para dentro, por: uma assentada epidérmica; uma a duas assentadas parenquimatosas; uma assentada de células muito estreitas e alongadas; finalmente, um a dois vasos espiralados.

As glândulas pediculadas não podem, como se sabe, ser consideradas como pêlos, pois que na sua formação são interessados os tecidos profundos da fôlha. Pertencem à categoria de «emergências» e têm sido designadas por «tentáculos» pela sua analogia com as formações homólogas da fôlha das Droseras. Mas, ao contrário do que sucede nestas, os tentáculos do *Drosophyllum* são perfeitamente imóveis.

As glândulas pediculadas têm uma coloração vermelho-rosada, proveniente da existência de um pigmento antociânico nas células das duas assentadas periféricas. As sésseis são normalmente descoradas. Encontrámos todavia, em alguns casos, glândulas sésseis coradas, como as pediculadas, pelo mesmo pigmento; mas, ainda nestes casos excepcionais, a coloração era sempre mais pálida, não só por interessar apenas a assentada periférica, mas ainda por nesta nem tôdas as células se apresentarem pigmentadas. Os pedículos dos tentáculos são corados de verde.

A distribuição das glândulas não é arbitrária; antes obedece a certas regras e está em relação estreita com a anatomia interna das fôlhas.

Estas são atravessadas em tôda a sua extensão por três nervuras, uma mediana e duas laterais. Em correspondência com esta estrutura, encontram-se, de um e outro lado do plano médio da fôlha,



três fiadas longitudinais de tentáculos. A primeira, bastante regular, fica muito próxima da linha média dorsal e é bordada, de um e outro lado, por duas fiadas de glândulas sésseis, mais numerosas que as pediculadas. A segunda e a terceira fiadas de tentáculos estão colocadas já sobre o bordo externo das fôlhas e apresentam muito menor regularidade que as fiadas dorsais medianas. Com efeito, os tentáculos das fiadas laterais encontram-se freqüentemente colocados fora do respectivo alinhamento, dando por vezes a impressão de que houve um desdobramento da fiada correspondente.

As glândulas sésseis bordam as fiadas de tentáculos laterais, tal qual como acontecia com as dos tentáculos dorsais; mas fazem-no também com grande irregularidade, encontrando-se muitas vezes colocadas fora do alinhamento que lhes competia, ou fundindo-se, em determinadas regiões, as glândulas de duas fiadas em uma só.

A página superior da fôlha, escavada em forma de goteira, não tem tentáculos e apenas possui, de longe em longe, uma ou outra glândula séssil, sem disposição regular.

Assim, se supuséssemos uma fôlha cortada ao longo da linha média ventral, desdobrada a sua superfície e projectada sobre um plano, obteríamos a seguinte figura esquemática, que representa a posição relativa das diferentes fiadas de glândulas, sésseis e pediculadas, em um caso de extrema regularidade.

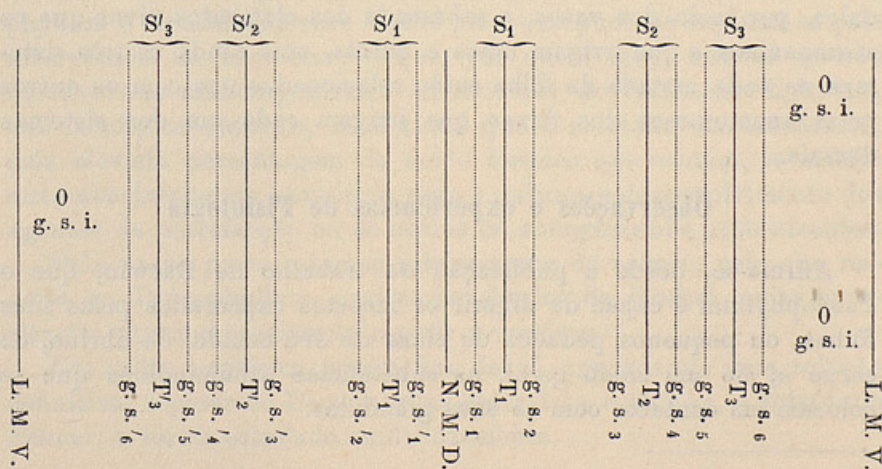


Fig. 1. N. M. D., nervura média dorsal; L. M. V., linha média ventral; T<sub>1</sub> e T'<sub>1</sub>, fiadas dorsais de tentáculos; T<sub>3</sub>, T<sub>2</sub>, T'<sub>2</sub> e T'<sub>3</sub>, fiadas laterais de tentáculos; g. s., fiadas de glândulas sésseis correspondentes; g. s. i., glândulas sésseis irregularmente dispostas sobre a página ventral.



Adoptando a terminologia de Fenner, chamaremos « sistema de glândulas » a cada fiada de tentáculos acompanhada das duas linhas de glândulas sésseis que a bordam de um e outro lado ( $S_1, S_2, S_3, S'_1, S'_2, S'_3$ ).

Ora, os dois sistemas dorsais  $S_1$  e  $S'_1$  estão colocados na região da nervura média e seria por isso natural que as respectivas glândulas fôsem irrigadas por vasos partindo apenas daquela nervura. Emquanto que os sistemas laterais, colocados sôbre a região das nervuras marginais, seriam alimentados exclusivamente pelos feixes destas. Tal porém não acontece, pelo menos no que respeita aos sistemas dorsais, pois cada um dêles é alimentado por um feixe proveniente da reunião de vasos, saídos, em parte, da nervura média e, em parte, da nervura marginal do lado correspondente (1).

As células que Fenner descreve com o nome de « Reizleitungszellen », que acompanham os vasos espiralados, penetrando com êles nos tentáculos, também nós as encontramos nas nossas preparações.

A sua função discuti-la-emos mais adiante. Não as consideramos porém elemento privativo das plantas capazes de receber e transmitir rapidamente excitações, pois temos encontrado células daquele mesmo tipo acompanhando os feixes vasculares das mais diversas plantas. São antes elementos normais do floema.

O que é incontestável, porém, é que, não só as fiadas de glândulas sésseis de cada sistema estão em conexão com os respectivos tentáculos, por meio dos vasos, e sobretudo dos elementos vivos que os acompanham e que irrigam umas e outras, mas ainda os três sistemas de cada metade da fôlha estão relacionados uns com os outros pelas anastomoses dos feixes que irrigam cada um dos sistemas dorsais.

### Observações e experiências de Fisiologia

Afirma-se, desde a publicação do trabalho de Darwin, que o *Drosophyllum* é capaz de digerir os insectos capturados pelas suas fôlhas, ou pequenos pedaços de clara de ovo cozido, de fibrina, de carne e, de um modo geral, as substâncias albuminóides que se colocam em contacto com as suas glândulas.

---

(1) Chamamos particularmente a atenção do leitor para êste facto, pois reputamo-lo de grande importância na interpretação de certas observações e experiências de fisiologia a que nos referiremos mais adiante.



O fenómeno é de fácil verificação. E, se se trata de plantas vigorosas e as observações se fazem em dias quentes, a dissolução e absorção dos albuminóides dá-se mesmo muito rapidamente (em menos de uma hora, por vezes).

De aqui a conclusão de Darwin, depois aceite por quasi todos que do assunto se tem occupado: As glândulas do *Drosophyllum* segregam um fermento digestivo, do tipo da pepsina, capaz de dissolver, em meio ácido, substâncias albuminóides, mesmo sólidas, levando-as a um estado em que podem ser absorvidas pela planta e utilizadas para a sua nutrição.

O facto porém de não ter sido possível repetir *in vitro*, de uma maneira bem nítida, estes fenómenos de digestão, com a secreção dos tentáculos (1) de *Drosophyllum*, levou alguns autores, adversários da doutrina da carnivoría, a afirmar que não havia, por parte da planta, elaboração de qualquer fermento digestivo. A dissolução dos albuminóides seria assim obra de microorganismos, limitando-se o *Drosophyllum* a fornecer, com a secreção das suas glândulas, o meio de cultura apropriado.

Se é difficil responder a este argumento, por forma irrepreensível, para o caso de algumas plantas consideradas carnívoras (*Pinguicula*, p. ex.), para o *Drosophyllum* a prova da sua inanidade é fácil e está feita de há muito em bases seguras. Já Goebel em 1891 tinha mostrado que a digestão dos albuminóides sobre fôlhas de *Drosophyllum* é demasiadamente rápida para que pudesse explicar-se pela intervenção de bactérias; e que, por outro lado, não só se não desenvolvem microorganismos no decorrer do fenómeno digestivo, nas condições naturais, mas ainda que a secreção dos tentáculos, pela elevada percentagem de ácido fórmico que contém, se mostra meio absolutamente impróprio para a cultura e desenvolvimento dos agentes da putrefacção ou de outros microorganismos peptonizantes.

Pela nossa parte estamos inteiramente de acôrdo, pelo que respeita ao *Drosophyllum*, com as conclusões de Goebel, cujas experiências tivemos occasião de repetir e verificar.

Um outro problema porém fica de pé, aguardando uma solução definitiva, a-pesar-de Darwin o ter entrevisto e Goebel, e sobretudo Fenner, o terem estudado cuidadosamente.

---

(1) Só dos tentáculos, porque as glândulas sésseis apenas segregam quando excitadas previamente.



Se o *Drosophyllum digere* os albuminóides e absorve os produtos da digestão, que papel representam neste fenómeno os seus dois tipos de glândulas?

Sabe-se que os tentáculos do *Drosophyllum* segregam continuamente um líquido viscoso, transparente e incolor, de reacção accentuadamente ácida, que se acumula sob a forma de gotículas esféricas e brilhantes em cima das cabeças glandulares, dando à planta o aspecto de orvalhada, de onde lhe veio o nome popular de «herva pinheira orvalhada». A secreção é tanto mais abundante, e as gotas consequentemente tanto maiores, quanto mais vigorosa é a planta e mais quente está o dia. Nunca porém as gotas dos tentáculos mais próximos chegam a coalescer ou a cair espontaneamente, pois que a evaporação as mantém dentro dos limites de certas dimensões. Dada a grande viscosidade desta secreção, torna-se até difficil arrancar as gotas líquidas das respectivas glândulas; as gotas aderem aos objectos que lhes tocam; ao retirarmos êstes, porém, o líquido estira em compridos filamentos capilares, que chegam a atingir mais de 20 cm. de extensão, mas que acabam por se romper na região mais afastada do tentáculo, voltando a formar-se a gota sobre a cabeça glandular. Para arrancar completamente as gotas de secreção, ou as absorvíamos com papel de filtro — que as embebe difficil e demoradamente, pela considerável viscosidade do líquido — ou, depois de as termos estirado em um comprido filamento, tocávamos com uma fina vareta na porção basal dêste, voltávamos a estirar e assim sucessivamente, até termos tirado a gota inteira.

Êste facto explica a facilidade com que os insectos ficam presos logo que poisem sobre a fôlha. Atraídos, certamente, pelo aspecto de frescura que a planta oferece em dias quentes e pelo perfume característico que exala a sua secreção, agradável, ainda que suave e por vezes difficilmente perceptível ao olfacto humano, grande número de insectos (Dípteros, sobretudo) vão poisar sobre as fôlhas do *Drosophyllum*. Uma vez em contacto com a terrível planta é-lhes geralmente impossível, mesmo aos mais vigorosos, recuperar a liberdade. Para desembaraçarem uma pata tem necessariamente de se apoiar sobre as outras; estas atascam-se mais no visco e aquela não consegue libertar-se, porque a gota distende, faz fio, mas não parte. Fora da fôlha não há ponto de apoio; e o impulso das asas não é bastante forte para os libertar do atoleiro em que se atascaram.

Os mais vigorosos lá vão conseguindo marinhar ao longo da



fôlha, arrastando atraz de si o visco de um número cada vez maior de glândulas. A sua situação agrava-se. Já não são só as pernas que se envolvem no visco; é o abdómen e o torax e depois as asas. Aquele líquido peganhento trepa-lhe pelo corpo, prende-lhe os movimentos como uma camisa de fôrças feita de borracha pastosa, empapa-lhe as asas e acaba por exgotá-lo. O insecto pára, já sem fôrças para ir mais longe; e o visco, sempre a subir, envolve-o agora todo, tapa-lhe os orifícios das traqueias e acaba por matá-lo por asfixia.

Dezenas de vezes assistimos, cheios da mesma comovida curiosidade, a esta lenta e dolorosa tragédia entre o animal e a planta, em que os papéis aparecem invertidos e é a planta que devora e o animal que sucumbe. E o nosso espírito recorda silenciosamente aquela página formidável de Hugo, nos «Homens do Mar», em que o autor nos faz assistir à tragédia empolgante da luta, debaixo de água, entre o homem e o polvo.

Nem sempre, porém, as coisas se passam assim. Algumas vezes o insecto, caído sôbre a fôlha, dirige-se para a base; se consegue marinhar até ao caule está salvo, em geral. Uma vez ali é-lhe fácil, com um pequeno esforço, atingir o solo ou as fôlhas sêcas da base. Vai deixando pelo caminho parte do visco; depois, em sítio enxuto, lá vai proceder à *toilette* demorada e laboriosa, esfregando-se todo com os pentes finos da extremidade de suas pernas.

Quanto às glândulas sêsseis, essas sabe-se que se encontram normalmente enxutas e só segregam quando excitadas em determinadas condições e por processos a que teremos ocasião de nos referir adiante mais minuciosamente. A sua secreção, como a dos tentáculos, é transparente, incolor e acentuadamente ácida; mas não é viscosa. Alastra com grande facilidade e embebe rapidamente o papel de filtro.

Após a captura e a morte do insecto começam, prôpriamente, os fenómenos da digestão. O corpo do animal, envolvido por todos os lados por uma secreção viscosa e abundante, está em contacto, ao mesmo tempo, com várias glândulas sêsseis e pediculadas; de modo que o líquido que o embebe deve ser segregado por umas e outras. O que se pode todavia observar é que algumas glândulas sêsseis, que não foram tocadas pelo insecto nem pela secreção de outras glândulas, mas se encontram nas proximidades daquelas



sobre as quais o insecto morreu e está sendo digerido, aparecem cobertas de gotículas de secreção. Há pois uma excitação indirecta das glândulas sésseis, que se comunica através os tecidos da fôlha.

Passadas poucas horas já o corpo do insecto apresenta um aspecto diferente; o revestimento quitinoso amoleceu, o abdómen dilatou-se e tornou-se menos opaco.

Assim se conservam as coisas durante um espaço de tempo que varia consideravelmente com o vigor da planta, as dimensões da presa, a época do ano e a temperatura ambiente. As temperaturas elevadas favorecem a digestão, provavelmente porque, aumentando a evaporação, provocam uma maior concentração do fermento digestivo. Por outro lado, a época do ano influi sobre a rapidez do fenómeno digestivo, independentemente da temperatura ambiente. A planta digere mais enérgicamente até à maturação das sementes; depois segue-se um período de depressão; os tentáculos segregam menos abundantemente e a sua coloração torna-se mais pálida.

Insectos pequenos (mosquitos, p. ex.) podem ser digeridos e absorvidos em 24 horas. Outros, maiores e em condições menos favoráveis, pode demorar mais de oito dias a sua completa absorção.

Nunca notámos, porém, em qualquer período da digestão e por maior que fôsse o número de insectos capturados, o mais leve cheiro a putrefação.

Por outro lado, as pesquisas de microorganismos proteolíticos, feitas no líquido que embebia os insectos, quer em gota pendente, quer em esfregaços corados, deram sempre resultados negativos.

Terminada a digestão e absorção, ficam os insectos reduzidos ao esqueleto externo, quitinoso e insolúvel, tornado agora uma delgada película, sêca e frágil, pelo desaparecimento completo do líquido que o embebia. Estes despojos, umas vezes, destacam-se e caem, outras, ficam aderentes à superfície da fôlha. Depois os tentáculos refazem as suas gotas e tudo volta ao aspecto primitivo. A não ser que a fôlha seja já velha e tenha terminado o ciclo da sua vida; nesse caso murcha, seca e fica pendente para a terra, formando com as outras uma curiosa e permanente cabeleira de fôlhas marcescentes que envolvem a base do caule.

Se durante a digestão do insecto o levantarmos com uma pinça e observarmos à lupa as glândulas subjacentes, poderemos constatar que nestas se passaram curiosas modificações. Assim, as cabeças glandulares dos tentáculos, anteriormente coradas de vermelho-



-rosado, tornam-se primeiro mais escuras, de um vermelho sanguíneo, que vai enegrecendo, até que chegam, em alguns casos, a ficar quasi negras. Observadas com maior ampliação, verifica-se que esta coloração negra se deve à formação de concreções pigmentares daquela côr na segunda assentada secretora. Êste estado de coisas conserva-se, em geral, até que tenha terminado a absorção; pode depois desaparecer (se se trata de uma fôlha nova) e então o tentáculo retoma inteiramente o seu aspecto primitivo.

Por sua parte as glândulas sésseis, incolores antes da digestão, aparecem agora pigmentadas de negro. É fácil verificar que esta coloração provém do aparecimento de concreções pigmentares negras na segunda assentada secretora, com o mesmo aspecto das que se formam na assentada homóloga dos tentáculos e podendo igualmente vir a desaparecer mais tarde.

Pela simples observação dos fenómenos tal como se passam na natureza não é possível adiantar grande coisa na solução do problema que nos propusemos, ou seja de saber qual o papel especial de cada um dos dois tipos de glândulas na digestão e absorção das presas. Tornam-se pois necessárias experiências, que realizámos em grande número e que vamos relatar, agrupando-as e sintetizando os resultados.

As glândulas do *Drosophyllum* são capazes de digerir e absorver clara de ovo cozida. Uma tira delgadita desta substância, colocada simultâneamente em contacto com glândulas sésseis e pediculadas, bem embebida na viscosidade destas, amolece, torna-se transparente, dissolve-se e acaba por ser inteiramente absorvida, ficando as glândulas sésseis subjacentes perfeitamente enxutas e refazendo os tentáculos as suas gotas líquidas. Até aqui tudo se passa como no caso da digestão de um insecto. ;E quanto às alterações glandulares?

Os tentáculos comportam-se como há pouco, mostrando grande número de concreções negras na segunda assentada secretora. As glândulas sésseis, porém, conservam-se sempre incolores, durante e após a digestão.

Parece poder deprender-se daqui que o aparecimento de um pigmento negro nas glândulas sésseis, durante a digestão, está dependente da existência desse pigmento nos alimentos fornecidos. Emquanto que nos tentáculos o aparecimento de um pigmento negro, na segunda assentada secretora, dá-se ainda mesmo que os alimentos fornecidos sejam desprovidos de substâncias coradas.



Quanto à excitação indirecta das glândulas sésseis, verificámos que é possível fazer-se e a extensão que pode ter. Assim, um pedacito de albumina cozida colocada sôbre a linha média dorsal e em contacto simultâneamente com tentáculos e glândulas sésseis dos sistemas  $S_1$  e  $S'_1$  (vid. fig. 1) excita, em cada um dêstes sistemas, umas três ou quatro glândulas sésseis para além do limite molhado pela secreção dos tentáculos; e, além destas, vai ainda excitar algumas glândulas sésseis dos sistemas laterais  $S_2$  e  $S'_2$ . A constatação dêste último facto parece-nos importante e a êle havemos de voltar quando tratarmos do processo de condução da excitação.

Para verificar a capacidade digestiva dos tentáculos, collocámos repetidas vezes sôbre a gotícula que cobre a respectiva cabeça glandular, pedacitos, de diferentes dimensões, de clara de ovo cozida, ou de carne de vaca crua. Os resultados foram bastante variáveis e parecem depender, entre outros factores, do tamanho do naco alimentar fornecido.

Se o pedacito de albumina ou carne é pequeno em relação à gota de secreção (menos de metade do seu volume) dá-se, em geral, a sua digestão completa, mas lenta. A gota líquida começa por ser em parte absorvida, ficando reduzida a  $\frac{2}{3}$ , às vezes a metade, do seu volume primitivo. Ao mesmo tempo que isto se dá a cabeça glandular começa a tornar-se mais escura, até apparecerem as concreções negras a que já nos referimos a propósito de outras experiências. Depois a albumina (ou a carne), começa a entumescer, a tornar-se transparente e acaba por se dissolver completamente. A gota líquida, cada vez mais reduzida, não chega a desaparecer por completo. Passados alguns dias o tentáculo e a respectiva gota glandular retomam o aspecto primitivo. Mesmo, porém, nos casos mais favoráveis a digestão é lenta, demorando, pelo menos, 24 horas.

Outras vezes — e principalmente nos casos em que o pedaço alimentar é mais volumoso — não chega a dar-se uma dissolução completa. A gota de secreção começa a ser absorvida, a glândula escurece e ennegrece como de costume, mas o pedaço de albumina acaba por ficar adherente à cabeça glandular completamente enxuta. Depois o tentáculo seca e morre.

Em qualquer dos casos, porém, as glândulas sésseis do sistema a que o tentáculo pertence são excitadas em uma extensão de 5 a 10 mm. para um e outro lado dêste, e põem-se a segregar abundantemente.



A secreção dos tentáculos tem pois fracas propriedades proteolíticas; deve conter uma quantidade insignificante de fermento — o que explica o insucesso das experiências *in vitro* — e por isso contribuir muito secundariamente para o fenómeno digestivo.

As experiências sôbre a capacidade digestiva das glândulas sésseis são de mais difficil realização, porquanto, encontrando-se disseminadas por entre os tentáculos, não é fácil atingi-las sem correr o risco de tocar nas gotas viscosas das glândulas pediculadas. A-pesar-de tudo conseguimos-lo algumas vezes.

Para operar mais desembaraçadamente, costumávamos absorver primeiro as gotas viscosas com papel de filtro; e por último fazíamos a amputação de todos os tentáculos, de uma determinada zona, com o auxilio de uma tesoura de pontas finíssimas e de um microscópio binocular de dissecção (fig. 20). Esta operação é porém delicada e requer certa destreza para poder ser levada a cabo sem tocar nas glândulas sésseis, nem conspurcá-las com a secreção dos tentáculos.

Fôsse, porém, qual fôsse a maneira de operar, os resultados foram sempre absolutamente concordantes. Desde que as glândulas sésseis não tenham sido previamente excitadas e se encontrem por consequência perfeitamente enxutas, pedacitos de clara de ovo cozida, embebidos em água distilada e colocados sôbre elas, não só não provocam a secreção glandular, mas secam ao cabo de pouco tempo, tornando-se córneos e acabando muitas vezes por se destacar e cair. Se, pelo contrario, as glândulas sésseis tiverem sofrido uma excitação anterior e se encontrarem por isso cobertas pelas suas gotas de secreção, os pedacitos de albumina cozida são rápida e enèrgicamente digeridos e absorvidos.

Repetidas experiências nos levaram até à conclusão, aparentemente paradoxal e contrária ao que afirma Fenner, de que as glândulas sésseis, por si sós, digerem mais rapidamente do que em colaboração com os tentáculos, conservadas, tanto quanto possível, idênticas as condições ambientes. O caso, porém, pode encontrar uma explicação no facto de ser muito fracamente proteolítica a secreção dos tentáculos e, misturada com a das glândulas sésseis, vir apenas diluí-la, diminuindo assim as suas propriedades digestivas.

A conclusão a tirar daqui é que as glândulas sésseis são capazes de digerir e absorver sòzinhas substâncias albuminóides, sendo-lhes absolutamente desnecessário o concurso dos tentáculos.

A absorção, pelas glândulas sésseis, dos productos da digestão de



albumina cozida ou de fibrilhas de carne, não provoca qualquer alteração aparente nessas glândulas, nem o aparecimento daquelas concreções negras que se observam no caso da digestão de insectos pigmentados (moscas, p. ex.).

Quanto à excitação das glândulas sésseis, de que temos falado, pode fazer-se por dois processos, directa e indirectamente.

A excitação directa é exclusivamente de ordem química; a pressão, ou a fricção com objectos sólidos, não dá quaisquer resultados. Se porém collocarmos sobre uma glândula séssil uma gotícula de um soluto diluído de peptona, a glândula tocada, e as vizinhas do mesmo sistema, põem-se a segregar ao cabo de pouco tempo.

A excitação indirecta pode ser de ordem química ou de ordem mecânica. Já nos referimos mais do que uma vez ao primeiro tipo; as glândulas sésseis podem ser excitadas indirectamente, por intermédio dos tentáculos, sempre que sobre êstes collocamos uma substância albuminóide. A pressão sobre os tentáculos ou a fricção das suas cabeças glândulares com corpos sólidos, não excita as glândulas sésseis. Mas a amputação dos tentáculos provoca, pelo contrário, uma secreção abundante das glândulas sésseis circunvizinhas. É por isso necessário ter muito cuidado ao fazer experiências sobre o poder digestivo das glândulas sésseis com amputação prévia dos tentáculos; é indispensável esperar que as glândulas, assim excitadas mecânicamente, tenham segregado e reabsorvido as suas gotas de secreção afim de que não apareçam falseadas as conclusões por imprevidência do operador.

### Observações citológicas

#### A) Breve resumo histórico

O estudo citológico das glândulas das plantas carnívoras tem sido abordado, a partir da publicação do trabalho de Darwin em 1875, por naturalistas da categoria de De Vries, Goebel, Huie e França, para não citar senão os mais eminentes.

E todavia o problema, atacado por diferentes processos, estudado em várias plantas e sob aspectos diferentes, está muito longe de se considerar esclarecido.

Trata-se, na verdade, de uma questão particularmente complexa, cujo estudo requer o emprêgo dos mais variados processos técnicos



pelo mesmo observador e o conhecimento de métodos de trabalho e de capítulos da biologia os mais díspares e desconexos. Por isso cada investigador tem atacado o problema por um só dos seus aspectos e empregado nesse estudo um reduzido número de processos.

Assim Ch. Darwin (75) limita-se a observar *in vivo* os fenómenos celulares que acompanham a excitação, de ordem química ou simplesmente mecânica, nas glândulas de várias carnívoras, fazendo porém incidir particularmente a sua atenção sôbre as células coradas dos pedículos dos tentáculos das Dróseras. Descobre aí o fenómeno da « agregação », tão fácil de observar nesse material que até à vista desarmada se pode perceber.

Descreve-o com as maiores minúcias, determina os factores que o podem originar, o sentido da sua transmissão ao longo dos pedículos, quer nas excitações directas quer nas indirectas, e considera as « massas agregadas » como fragmentos do protoplasma.

Os trabalhos de seu filho F. Darwin (76, 77, 78) e as investigações de Gardiner (83, 85) pouco adiantam para o conhecimento do fenómeno. Entretanto, êste último, a-pesar-de se servir de uma técnica muito rudimentar (1), consegue perceber que as « massas agregadas » de Darwin não são porções do plasma celular, mas sim vacúolos corados.

De Vries (86), para quem os vacúolos são organitos celulares envolvidos por parede própria, estuda cuidadosamente a agregação nas células pediculares dos tentáculos das Dróseras, com o objectivo de fundamentar a sua doutrina.

Para De Vries as « massas agregadas » de Darwin não são mais que produtos da fragmentação do vacúolo primitivo único, que, sob a acção de determinados agentes excitantes, perde água por exomose, concentra a substância pigmentar, tornando por isso mais carregada a sua coloração, e se fragmenta em pequenos vacúolos cuja forma varia constantemente.

Soluções diluídas de carbonato de amónio são susceptíveis de produzir, no interior dêstes vacúolos, a precipitação de granulações muito escuras, cujo número e dimensões aumentam, acabando por formar mórulas ou esferas que concentram tôda a substância pigmentar do vacúolo primitivo.

---

(1) Observações *in vivo* e após a fixação em álcool, ácido pícrico, ácido ósmico e ácido crómico, empregados separadamente e não em misturas fixadoras.



Estes precipitados, que F. Darwin tinha visto mas havia confundido com as massas agregadas, demonstra De Vries que são na verdade formações muito diferentes. As massas agregadas são vacúolos, cuja forma, dimensões e coloração podem variar consideravelmente, mas cujo conteúdo se conserva sempre fluido; enquanto que os precipitados se formam no interior dos vacúolos e são sólidos. De Vries considera-os de natureza albuminóide e afirma que não aparecem nos processos normais de agregação.

Muito interessantes e bem conduzidas as investigações de De Vries. Infelizmente o autor limita-se a observações *in vivo* e apenas nos tentáculos da *Drósera*.

Goebel (91) interessou-se mediocrementemente pelos fenómenos citológicos que acompanham a excitação e digestão nas carnívoras. Repetiu as observações dos investigadores que o precederam tomando como objecto de estudo principalmente os pedículos dos tentáculos da *Drósera*.

Distingue com o nome de « granulação » o fenómeno, observado por Gardiner e De Vries, do aparecimento de precipitados no interior dos vacúolos sob a acção de substâncias básicas. Tal fenómeno porém não é exclusivo das glândulas digestivas, nem mesmo das plantas carnívoras, pois o autor conseguiu reproduzi-lo pela acção da cafeína sobre cortes de órgãos vários de diferentes plantas.

Os primeiros trabalhos que aparecem propriamente sobre a célula glandular e as alterações que nela se produzem durante a digestão e a absorção dos alimentos são os de Huie e Mann (96, 98 e 99).

Huie (1) preocupa-se principalmente com o papel do núcleo na secreção e na transformação das substâncias absorvidas; e toma como material de estudo, as glândulas da *Drósera*.

Como técnica, fixa as suas peças em um dos seguintes fixadores: soluto aquoso de ácido crómico a 1 0/0; álcool absoluto; picro-sublimado-alcoólico ou picro-sublimado-aquoso, de Mann. E cora pela hematoxilina férrica — Bordeaux ou, de preferência, pelo azul de toluídina — eosina de Mann.

Não faz observações *in vivo*.

Com tais processos técnicos não podia, evidentemente, fazer-se um estudo minucioso das formações citoplásmicas (condrioma e vacuoma), que os fixadores usados não conservam. De modo que os

---

(1) Mann figura apenas como colaborador em um dos últimos trabalhos de Huie.



trabalhos de Huie são particularmente interessantes pelas conclusões que respeitam à função do núcleo — aspecto êste do problema que nos interessa secundariamente.

Huie verificou que o plasma da célula glandular, não excitado, é basófilo, corando-se intensa e homogêneamente pelo azul de toluidina. A excitação, pela clara de ovo cozida, provoca rápidas alterações de ordem morfológica e fisiológica.

O plasma vacuoliza-se e torna-se cada vez mais acentuadamente eosinófilo. No núcleo a quantidade de cromatina aumenta consideravelmente durante a absorpção e reúne-se em cromosomas, como se a célula fôsse entrar em divisão. Passados alguns dias a quantidade de cromatina começa de novo a diminuir e a dispersar-se pelo núcleo; ao mesmo tempo o plasma torna-se menos vacuoloso e vai readquirindo, pouco a pouco e a partir do núcleo, a sua basofilia.

Uma excitação meramente de ordem mecânica provoca vacuolização plasmática mas não acidofilia, nem aumento de quantidade de cromatina. Emquanto que outras substâncias nutritivas, como a peptona, por exemplo, produzem vacuolização e aumento de quantidade de cromatina, mas não alteram a reacção do plasma.

O autor conclui pela considerável importância do núcleo no metabolismo celular e particularmente nos fenómenos de regeneração do plasma.

O trabalho de Nicolosi-Roncati (12) incide sobre a citologia das glândulas sésses da *Pinguicula hirtiflora* Ten.; e, ainda que preocupando-se, como Huie, particularmente com os fenómenos nucleares que acompanham a digestão, o autor emprega como fixador o Fleming-Benda e como coloração o método de Galeotti (verde de metilo — fucsina ácida), técnica que lhe teria permitido um estudo minucioso do citoplasma e especialmente do condrioma.

As células em plena actividade secretora apresentam um citoplasma vacuoloso e rico de formações electivamente fucsinófilas, mitocôndrias à periferia, condriomitos muito abundantes na vizinhança do núcleo. Partindo dêste para fora, as formações granulares espalham-se ao longo das trabéculas citoplásmicas que delimitam os vacúolos e, à medida que se avizinham das paredes celulares, vão-se resolvendo em pequenos grânulos.

Por outro lado, o nucléolo, volumoso e intensamente fucsinófilo no comêço da secreção, diminui notavelmente de volume e de colorabilidade nas células em plena actividade secretora.



O autor conclui a sua pequena nota afirmando que o primeiro impulso para a secreção parte pròpriamente do nucléolo, sendo elaborados pela cromatina os primeiros grânulos de secreção. Estes, passando ao citoplasma, difundem pelo corpo celular, experimentando aí provàvelmente uma elaboração ulterior para se transformarem nos produtos definitivos de secreção.

Trata-se evidentemente de uma hipótese, engenhosa na verdade, mas que as breves investigações do autor não legitimam suficientemente.

Mais recentemente (21, 22 a, 22 b, 24, 25 a, 25 b), Carlos França publicou uma série muito interessante de investigações sôbre várias plantas carnívoras, entre elas o *Drosophyllum lusitanicum*, a que o distinto naturalista ligou particular atenção.

Discordando muito embora de grande parte das hipóteses e audaciosas conclusões de França, não queremos deixar de lhe testemunhar a nossa muita consideração e o interêsse que nos despertou a leitura dos seus trabalhos — interêsse tão grande que nos levou a tratar o mesmo assunto.

Até agora França estudou, além do *Drosophyllum*, a *Utricularia* e a *Aldrovanda*.

O interêsse particular que têm para nós os trabalhos de França provém, por um lado, do facto de ter estudado, como nós, o *Drosophyllum lusitanicum*, ligando uma importância muito especial aos fenómenos citofisiológicos; e, por outro lado, de ter empregado nas suas investigações vários e modernos processos técnicos — observações *in vivo*, colorações vitais, fixação e coloração por métodos que permitem o estudo das diferentes formações plásmicas, etc.

Excitando glândulas pediculadas de *Drosophyllum* por meio de substâncias albuminóides, assistiu França aos fenómenos da agregação e da granulação, que descreve minuciosamente nas duas assentadas periféricas da cabeça glandular. « *Cette agrégation du liquide cellulaire, dont parlait Darwin*, acrescenta França, *n'est que l'accumulation des produits de la digestion dans les cellules absorbantes* ».

Não explica o autor porque razão hão-de ser negros os produtos da digestão de albuminóides não pigmentados (como no caso da clara de ovo cozida), nem procura verificar se, como afirmaram anteriormente vários investigadores, é possível provocar o estado de agregação por processos meramente mecânicos ou por excitação química de substâncias não albuminóides.



A acção do vermelho neutro permitiu-lhe observar, no citoplasma das diferentes células das glândulas pediculadas, a existência de granulações rosadas de contornos regulares, que França considera como grânulos de secreção.

Mas verificou a existência de análogas granulações na glândula terminal, *ainda não diferenciada*, da extremidade de fôlhas muito novas e até nas células dos estomas.

Afirma que as glândulas sésseis e incolores não possuem a faculdade de absorção, faculdade que pertence *exclusivamente* às células das camadas profundas das glândulas pediculadas.

Tendo encontrado, em preparações fixadas pelo Flemming e coradas pela hematoxilina férrica, granulações de vários tamanhos fortemente siderófilas, distribuídas pelas duas assentadas periféricas dos tentáculos do *Drosophyllum*, França considera as mais pequenas arredondadas, como grânulos de secreção; outras, também pequenas mas em forma de vírgula ou de bastonetes, como condrioma; e, finalmente, umas terceiras, maiores e de contornos menos regulares, que se encontram nas células da segunda assentada, como provenientes da acumulação dos produtos da digestão.

A parte experimental do trabalho de França é bastante resumida. Por isso o autor não conseguiu distinguir clara e seguramente o papel dos dois tipos de glândulas, nem interpretar com rigor as suas observações citológicas.

A sua doutrina de que o *Drosophyllum* representaria, no mundo das plantas, o tipo de uma doença de nutrição, provocada por uma alimentação excessiva, incompatível com a falta de um aparelho excretor, afigura-se-nos inteiramente infundada. Com efeito, França considera a marcescência das fôlhas como um sintoma de intoxicação alimentar; e as granulações negras ou muito escuras que encontrou nas cabeças glandulares dos tentáculos, nos próprios pedículos e no parênquima da fôlha, como dejectos nutritivos que a planta seria incapaz de eliminar e, por consequência, viriam a intoxicá-la.

Veremos adiante as razões porque não são aceitáveis os argumentos de França.

Tendo assim exposto, a muito largos traços, o que se sabia da citofisiologia das glândulas digestivas das carnívoras à data em que começámos as nossas investigações, passamos agora a expor o modo como conduzimos o nosso trabalho, as observações que realizámos, a maneira como as interpretámos e as conclusões a que chegámos.



## B) Técnica

Muitos e variados foram os métodos que empregámos no estudo das glândulas digestivas, pois estávamos convencido de que a insuficiência dos resultados até agora obtidos e a discrepância entre os autores, provinham, em grande parte, da maneira unilateral como o problema tinha sido abordado por quantos dêle se haviam ocupado. Por outro lado, os notáveis resultados obtidos muito recentemente no campo da citologia vegetal e animal por uma pléiade brilhante de investigadores, entre os quais é de justiça citar Guilliermond e os seus discípulos, Dangeard (pai e filho), Parat, Painlevé, etc., devem atribuir-se, antes de mais nada, ao emprêgo de técnicas combinadas, em que o exame *in vivo*, com ou sem coloração, representou um papel importantíssimo.

Por isso partíamos sempre das observações *in vivo*, com grandes ampliações, a que demos primacial importância e de que usámos em larga escala. Essas observações eram depois seguidas de experiências, nas quais procurávamos ver como actuavam sôbre as células glandulares determinadas substâncias de composição conhecida. Para completar êste estudo no vivo fixávamos outras glândulas, pediculadas e sésseis, em misturas fixadoras com propriedades muito diferentes, de modo a poder comparar os resultados entre si e com os do exame *in vivo*. E, para cada caso, fixávamos sempre material, antes, durante e após a excitação.

Como fixadores empregámos:

Formol neutro a 10<sup>0</sup>/o;

Álcool absoluto;

Líquido de Schaudinn (1);

Líquido de Regaud (2);

Líquido de Flemming-Benda (3);

Líquido de Bensley (4).

---

(1) Soluta aquoso saturado de bicloreto de mercúrio — 1 vol.

Álcool a 95° — 2 vols.

(2) Bicromato de potássio a 3<sup>0</sup>/o — 4 vols.

Formol neutro — 1 vol.

(3) Ácido crômico a 1<sup>0</sup>/o — 16 cc.

Ácido ósmico a 2<sup>0</sup>/o — 4 cc.

Ácido acético — 2 gotas, ou sem ácido acético.

(4) Soluta aquoso de bicloreto de mercúrio a 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub><sup>0</sup>/o — 4 vols

Ácido ósmico a 2<sup>0</sup>/o — 1 vol.

... Juntando uma gota de ácido acético a cada 10 cc. do fixador.



As peças fixadas pelo formol passam directamente para a série dos álcoois, a começar por um álcool fraco (50°), atravessando-a lentamente (12 horas pelo menos em cada álcool).

As de Schaudinn, antes de seguirem para a série desidratante, permanecem em álcool iodado até terem perdido o excesso de bicloreto de mercúrio.

As de Regaud permanecem 4 dias no fixador, diariamente renovado; passam depois para um soluto de bicromato de potássio a 3% durante 8 dias (post-cromização); são lavadas durante 24 horas em água corrente; desidratadas, impregnadas pelo xilol e depois pela parafina, muito lentamente, e incluídas.

As de Flemming-Benda são fixadas durante 8 dias e lavadas uma hora em água corrente; conservam-se depois 24 horas na mistura, em partes iguais, de ácido pirolenhoso e ácido crómico a 1%, e outras 24 horas em bicromato de potássio a 3% (post-cromização); lavadas durante um dia em água corrente, desidratadas e impregnadas muito lentamente.

Finalmente as de Bensley são apenas lavadas 24 horas em água corrente e passam em seguida para a série dos álcoois. Mas os cortes, antes da coloração, devem ser tratados, sobre a lâmina, por um soluto iodado que vai eliminar os pequenos cristais de bicloreto que as peças contêm.

De um modo geral, uma desidratação e impregnação muito lentas são indispensáveis para se poderem conseguir cortes suficientemente finos (3 a 5  $\mu$ ), pois o tecido da fôlha, de uma consistência muito heterogênea, dificulta consideravelmente a execução de bons cortes.

Adoptámos como sistema a montagem definitiva de cortes, apenas colados e desparafinados, sem qualquer coloração prévia, para, comparando as imagens assim observadas com as das mesmas peças depois da coloração, podermos distinguir a acção do fixador da acção dos corantes. Chamamos insistentemente a atenção do leitor para este ponto, que reputamos fundamental em matéria de técnica citológica e que até hoje não vimos preconizado ou seguido por outros investigadores. Foi por não terem observado cortes antes da coloração, que França e outros citologistas, de incontestável mérito, cometeram erros de certa gravidade na interpretação da citofisiologia das carnívoras.

Como métodos de coloração empregámos de preferência, para a parte citológica do nosso estudo, o método de Benda (alizarina



férrica — cristal violeta) reduzindo o tempo de diferenciação no soluto acético, preconizado pelo autor, a 20 ou 30 segundos, em média.

A hematoxilina férrica de Heidenhain, com ou sem coloração de contraste (pelo Bordeaux, eosina, picrofucsina, verde-luz, castanho de Bismark, etc.) deu-nos igualmente excelentes resultados.

Pelo contrário, o método de Altmann e os seus numerosos derivados e sucedâneos (todos os que têm por objectivo a coloração do condrioma pela fucsina ácida), só nos deram insucessos. A-pesar-de numerosas tentativas e do emprêgo dos mais variados fixadores, nunca conseguimos obter boas diferenciações.

Para o estudo da histologia da fôlha e da vascularização empregamos mais particularmente a hematoxilina de Böhmer, que, de resto, nos auxiliou bastante na interpretação de certos factos citológicos.

As preparações coradas pela hematoxilina férrica, com contraste de verde luz ou castanho de Bismark, prestam-se igualmente bem para o estudo da estrutura histológica.

Finalmente, para podermos comparar a citologia das glândulas digestivas das carnívoras com a de outras células glandulares vegetais, empreendemos, de colaboração com o nosso discípulo sr. Aleixo Cunha, um trabalho sôbre os nectários extra-florais; e, mais tarde, conjuntamente com outro discípulo nosso, hoje assistente do Instituto Botânico, o sr. Gonçalves da Cunha, iniciámos o estudo citológico da assentada digestiva do *scutellum* das gramíneas. Um e outro dêstes trabalhos nos forneceram valiosos elementos para a interpretação dos factos observados nas glândulas das carnívoras.

#### C) Observações «in vivo»

Nas glândulas pediculadas que não sofreram qualquer excitação, as células das duas assentadas periféricas apresentam-se homogêneamente coradas de vermelho-rosado. Não se vêem vacúolos; e a impressão com que se fica após um primeiro exame é a de que o plasma enche tôda a célula e está impregnado pelo pigmento. Percebe-se o núcleo, com o aspecto de uma vesícula mais clara, e, com forte ampliação, umas pequenas granulações, mais refringentes que o plasma, que devem corresponder ao condrioma.

Se a glândula porém tiver sido prèviamente excitada, vamos encontrá-la no estado de agregação, essencialmente caracterizado pelo aparecimento, nas células da primeira assentada, de numerosos pequenos vacúolos, globosos, corados de um vermelho mais escuro do



que as células não excitadas e acumulados principalmente no polo apical da célula.

Os fenómenos visíveis no vivo podem limitar-se ao aparecimento desta vacuolização, que, tornando bastante opaca a assentada celular periférica, impede de ver nitidamente o que se passa na assentada subjacente.

Pode porém a agregação ir mais longe quando a excitação foi, ou mais intensa, ou, sobretudo, mais demorada. Tõda a glândula toma então uma coloração muito escura, por vezes quasi completamente negra. O exame microscópico revela a existência, no interior de vacúolos grandes das células da segunda assentada, de concreções pigmentares negras, com a forma de esferas ou de mórulas. Nos pequenos vacúolos das células da assentada periférica aparecem, menos freqüentemente, pequeníssimas granulações negras, regulares e animadas de movimentos brownianos (cf. com as figs. 3, 4 e 5).

Tais concreções não têm carácter definitivo. Aparecem nos tentáculos sôbre os quais se encontram insectos em via de digestão, ou mesmo pedacitos de clara de ovo cozida. Passados dias, desaparecem, dissolvem-se no líquido dos vacúolos; êstes mesmo deixam de se tornar perceptíveis e tudo volta a tomar o aspecto primitivo, anterior à excitação.

França viu estas concreções (principalmente as da segunda assentada), assistiu à sua formação, alimentando as glândulas pediculadas, sôbre a platina do microscópio, com uma emulsão de tecidos de um insecto, representou-as com grande nitidez na fig. 5 do seu trabalho (21) e considerou-as como produto de absorção de substâncias animais digeridas.

Se a hipótese de França parece aceitável, para o caso da digestão de insectos que contêm nos seus tecidos pigmentos melânicos, já o mesmo não acontece quando se trata da digestão de clara de ovo cozida, substância descorada, entre cujos produtos de desintegração se não conhece nenhum pigmento.

Mas há mais. Concreções negras, formadas no interior de vacúolos pigmentados e animadas de movimentos brownianos, viu já De Vries formarem-se, sob a acção de um soluto diluído de carbonato de amónio, nas células periféricas dos pedúnculos tentaculares da Drósera. E nós conseguimos reproduzir o fenómeno nas próprias células glandulares da cabeça dos tentáculos do *Drosophyllum* pela aplicação de um soluto diluído de soda cáustica.



Se tratarmos uma glândula pediculada de *Drosophyllum* por uma solução fraca de soda cáustica ( $N/20$  a  $N/40$ ), provocamos, por excitação química, o estado de agregação. Nas células periféricas, que antes de excitadas davam a impressão de estarem cheias de um plasma homogêneamente corado, começam agora a aparecer pequeníssimos vacúolos arredondados, intensamente pigmentados e que *parecem formar-se de novo* no seio do plasma; depois, estes pequenos vacúolos coalescem e formam outros maiores. Em determinada altura aparece, no interior de um dêles, uma granulação negra regular, animada de vivos movimentos brownianos; outras se lhe seguem, no mesmo vacúolo, de modo que dentro em pouco assiste-se a uma curiosa dança de grânulos movendo-se rapidamente, ou melhor, vibrando, sem se afastarem do ponto onde se formaram. As granulações em questão aumentam de volume e de número; e dos choques inevitáveis entre umas e outras resulta a sua sucessiva fusão em massas cada vez mais volumosas.

Se o soluto de soda é suficientemente concentrado ( $N/20$ ), as granulações negras, tendo atingido um certo volume, desaparecem súbitamente, como se fôsem gotas líquidas cuja parede se rompesse; o vacúolo toma então uma côr azul esverdeada; depois rompe-se a própria parede do vacúolo, a coloração esverdeada difunde, primeiro pela célula, atravessa depois a membrana e acaba por se espalhar pelo líquido ambiente, deixando o conteúdo celular incolor.

Neste caso o soluto alcalino era demasiadamente forte, matou a célula e provocou a viragem do pigmento antociânico do vermelho para o verde azulado.

Empregando, porém, solutos mais diluídos, é possível evitar êste desfecho e parar a experiência no estado de agregação desejado.

A hipótese de que as concreções negras que aparecem no interior das células pigmentadas, durante a digestão de albuminóides, corados ou incolores, e ainda sob a acção de excitantes químicos inorgânicos, seriam produtos de absorção de substâncias animais, deve ser posta de parte.

Vejamos agora o que se passa nas glândulas sésseis.

Estas apresentam-se normalmente destituídas de qualquer pigmento; raras vezes algumas células da sua assentada periférica contêm um pigmento vermelho rosado, com o mesmo aspecto e coloração — e provavelmente da mesma natureza — que o pigmento dos tentáculos.



Se durante a digestão de um insecto, poisado sôbre uma fôlha de *Drosophyllum*, o levantarmos com uma pinça e observarmos à lupa as glândulas sésseis que se encontravam por debaixo, imediatamente nos apercebemos de que estas, incolores antes da digestão, se encontram agora fortemente pigmentadas de negro. Destacadas da fôlha e observadas com maior ampliação, entre lâmina e lamela, é fácil constatar que esta coloração provém da existência, nos vacúolos das células da segunda assentada, de volumosas concreções negras de contôrno irregular e um aspecto muito semelhante ao das formações acima descritas para os tentáculos.

Êste facto, de resto de fácil observação, tem passado despercebido a todos os autores que do caso se têm ocupado, inclusive a França, que diz no seu trabalho (21, pág. 14): « *Les cellules des glandes sessiles, appartenant même à des feuilles ayant capturé et digéré des Insectes, ne contiennent jamais des masses pigmentaires ou d'autres résidus alimentaires, ce qui nous prouve qu'elles sont, en effet, exclusivement sécrétoires* ».

Ora, as nossas experiências de fisiologia sôbre o poder digestivo e absorvente das glândulas sésseis, actuando sem o concurso dos tentáculos, e as observações citológicas que acabamos de mencionar, provam, pelo contrário, que tais glândulas representam um papel importantíssimo no fenómeno da absorção.

Se, em vez de fornecermos insectos como alimento às glândulas sésseis, lhes ministrarmos substâncias albuminóides destituídas de pigmentos melânicos (clara de ovo cozida, por exemplo), já as coisas se passam por maneira muito diferente. Agora as glândulas conservam a mesma aparência, durante e após a digestão e absorção, não aparecendo nunca as concreções negras de há pouco.

Tratadas pela soda cáustica as glândulas sésseis não apresentam aqueles fenómenos de agregação e granulação que o mesmo reagente provoca nos tentáculos.

O que parece concluir-se daqui é que as concreções negras que aparecem, com aspectos muito semelhantes, nas glândulas sésseis e nas pediculadas, são na verdade coisas diferentes, na sua origem, composição e estrutura, pois que se formam em condições muito diversas. As concreções dos tentáculos só aparecem em células que contêm pigmento antociânico e a sua formação pode ser determinada pela acção de substâncias animais, incolores ou coradas, e ainda pela excitação de soluções inorgânicas ( $\text{NaOH } N/20-N/40$ ); enquanto



que nas glândulas sésseis as concreções negras aparecem em células desprovidas de antocianinas e apenas durante a digestão e absorção de substâncias animais melanizadas.

Perante os reagentes, umas e outras comportam-se também diferentemente.

O álcool absoluto conserva as concreções das glândulas sésseis, bem como as dos tentáculos.

A soda diluída ( $N/20-N/40$ ) dissolve, como vimos já, as concreções dos tentáculos, promovendo ao mesmo tempo a viragem para o verde azulado; enquanto que sobre as concreções das glândulas sésseis a sua acção é diferente. As massas negras começam por tomar uma côr acastanhada, que se vai tornando mais clara até ao amarelo torrado; os seus contornos fazem-se regulares e, a maior parte das vezes, estas vesículas acabam por se dissolver, comunicando ao plasma celular uma coloração amarelo-acastanhada mais ou menos intensa. Mais raramente estas concreções mudam apenas de côr, tornam-se arredondadas, mas não chegam a dissolver-se, mesmo quando se substitui a soda  $N/20$  por soda  $N/4$ .

O formol a 10 0/0 conserva a umas e outras a sua forma e coloração.

O bicromato de potássio a 3 0/0 não lhes altera a forma, mas sim a côr. As concreções dos tentáculos ficam com um tom amarelo-palha; as das glândulas sésseis, amarelo-castanho.

Como interpretar estes fenómenos?

A hipótese de França, vimos já, é inadmissível. Se as concreções negras que êle viu nos tentáculos fôsssem realmente produtos de absorpção de substâncias animais, ¿como explicar o seu aparecimento sob a acção da soda cáustica, nas células glandulares do *Drosophyllum*, ou do carbonato de amónio, nos pedículos da *Drósera*?

Para nós, a agregação e a granulação dos tentáculos do *Drosophyllum* são consequência de uma variação de tensão osmótica. A modificação das condições de equilíbrio entre o líquido que impregna o plasma e o conteúdo dos vacúolos, promove a fragmentação dêstes em outros mais pequenos, de contornos arredondados, contendo o pigmento antociânico e as restantes substâncias orgânicas nêle dissolvidas em estado de maior concentração. Desde que essa concentração tenha atingido um determinado limite, precipitariam no interior do vacúolo substâncias albuminóides intensamente cromófilas; o pigmento do vacúolo seria assim em grande parte absorvido pela gra-



nulação proteica, corando-a de negro, ou apenas pela sua excessiva concentração, ou por qualquer alteração de ordem química que acompanhe o fenómeno da precipitação.

Terminada que fôsse a digestão intracelular, as primitivas condições de equilíbrio entre o vacúolo e o plasma tenderiam a restabelecer-se pouco a pouco.

O vacúolo, por absorção de água, aumentaria de volume; a concentração das substâncias dissolvidas iria diminuindo gradualmente, acabando por se dissolverem também as concreções interiores, e retomando a célula o aspecto que tinha antes de excitada.

Quanto às concreções negras das glândulas sésseis, essas é que as consideramos como verdadeiros produtos de absorção de substâncias animais. Se as albuminas que a planta digere e absorve são destituídas de pigmento, os produtos de desintegração dessas albuminas, ao atravessarem as diferentes assentadas glandulares, não podem ser postos em evidência. E isso é natural, porque tais produtos devem ser da mesma natureza e ter reacções microquímicas análogas às de outras substâncias que se encontram normalmente na célula vegetal como consequência do seu metabolismo. Mas, desde que intervém um elemento novo, a melanina, que se não encontra na célula vegetal, que é capaz (ao que parece) de se deixar absorver, sem perder as suas qualidades de pigmento, e tem algumas reacções microquímicas características, então já é possível apanhar e pôr em evidência os produtos de desintegração das albuminas animais na sua marcha através do tecido da glândula digestiva vegetal; e não por eles, mas pelo pigmento que os acompanha.

Daí em diante não nos foi possível seguir o caminho dos produtos da digestão. As concreções negras da segunda assentada das glândulas sésseis são os seus derradeiros vestígios.

Porquê? Naturalmente porque o fenómeno digestivo se passa em duas fases. Na primeira, extracelular, os albuminóides são dissolvidos pela secreção glandular e levados até um estado em que a sua absorção é possível; na segunda, intracelular, a desintegração é levada mais longe, as moléculas absorvidas, em um estado ainda de grande complexidade, são fragmentadas em outras mais simples e preparadas para entrarem na circulação. Nesta segunda fase a própria melanina deve ser destruída e os seus produtos de desintegração não são mais distinguíveis dos restantes produtos do metabolismo normal das células vegetais.



Hipóteses? Certamente. Mas hipóteses que explicam os factos observados de uma maneira satisfatória. O desenvolvimento da microquímica biológica, que agora tenta os seus primeiros passos, há-de por certo permitir levar mais longe os nossos conhecimentos sôbre êste curioso problema da digestão nas plantas carnívoras e confirmar ou infirmar a doutrina que aqui sustentamos.

#### D) Observação de peças fixadas

Expostos os resultados das observações no vivo, vejamos qual a acção dos diferentes fixadores empregados.

Do álcool absoluto servimo-nos apenas para verificar que não dissolve as concreções pigmentares dos tentáculos e das glândulas sésseis. Pròpriamente como fixador citológico, é detestável, pelas suas propriedades plasmolizantes e dissolventes.

Do líquido de Schaudinn só nos aproveitámos para o estudo da anatomia interna da fôlha, ou para certos aspectos de conjunto em que era necessário fixar peças grandes. Fixa ràpidamente, penetra com extrema facilidade, mas é um dissolvente enérgico das formações citoplásmicas e por isso inadequado ao nosso objectivo.

Com o formol neutro a 10% obtivemos esplêndidos e inesperados resultados.

Menos enérgico e penetrante que o Schaudinn, fixa, todavia, com facilidade, mesmo peças relativamente grandes, e molha bem as paredes cutinosas das células epidérmicas, evitando assim que as peças sobrenadem, como acontece tão freqüentemente com fixadores em que não entra o álcool.

Fixa o condrioma, ainda que de uma maneira imperfeita quando comparada com a dos fixadores próprios desta formação. Os condriocentos aparecem como que contraídos, mais finos, mais curtos e com um aspecto flexuoso. As melhores fixações obtêm-se à periferia, na assentada celular primeiramente atingida pelo fixador; as assentadas subjacentes, mesmo a segunda e terceira, já apresentam um condrioma imperfeitamente fixado.

Por outro lado — e é essa uma das suas maiores vantagens — o formol fixa muitas vezes também o vacuoma, conservando, com a sua côr própria, as concreções pigmentares que êle porventura contenha.

Foi pois no estudo do vacuoma e das concreções pigmentares que o formol nos prestou relevantes serviços.



Nas glândulas sésseis, incolores portanto, o formol não permite pôr em evidência o vacuoma, nem antes nem depois da coloração. Só aparecem, como espaços claros, os grandes vacúolos da segunda e terceira assentadas de células. A assentada secretora externa apresenta um plasma homogêneo. O aspecto que a glândula oferece é sempre o mesmo, antes ou depois da excitação e ainda após a digestão e absorção de albuminóides incolores. Aumentam apenas, após a digestão, os precipitados fenólicos, amarelos, da terceira assentada celular (fig. 6).

Nas glândulas coradas dos tentáculos dá porém o formol resultados muito mais brilhantes.

Se a glândula foi fixada no estado de agregação, *qualquer que tenha sido a causa determinante dessa agregação*, os resultados são sempre os mesmos.

Na assentada secretora externa o vacuoma apresenta-se sob a forma de pequenos e numerosos vacúolos, arredondados, incolores, acumulados na região apical da célula, contendo cada um no interior um grânulo esférico negro. Estas granulações negras são por vezes tão pequenas que só se percebem com objectiva de imersão.

Na assentada secretora interna os vacúolos são muito maiores, pouco numerosos, e mostram, sem alteração de forma ou de côr, as mesmas concreções negras que já tínhamos observado no vivo.

Na terceira assentada de células aparece um único vacúolo, muito grande, no interior do qual se encontram apenas precipitados fenólicos mais ou menos abundantes e de coloração amarelo-pálida.

Comparando estes resultados com os que observámos no vivo, somos levados a concluir que o formol conservou admiravelmente a estrutura celular no estado de agregação, aumentando talvez apenas o volume, ou provocando mesmo a precipitação, das granulações pigmentares dos pequenos vacúolos da assentada secretora externa, pois que as vemos agora mais numerosas e maiores. As imagens vistas em cortes delgados e com grande ampliação, oferecem uma nitidez incomparavelmente maior do que nas observações no vivo. Mas a estrutura é fundamentalmente a mesma.

Se a glândula porém tiver sido fixada antes de excitada, no estado normal, de não agregação, o seu aspecto é muito outro.

As células da assentada secretora externa apresentam-se com uma coloração vinosa homogênea e um plasma finamente esponjoso, aonde não é possível distinguir vestígios de vacuoma. Outras vezes o plasma



aparece quasi descorado e um pigmento muito escuro impregna as malhas do retículo plasmático da região apical.

Na assentada secretora interna vêem-se os vacúolos com um aspecto semelhante ao que descrevemos para o estado de agregação, mas sem concreções negras interiores.

Na terceira assentada celular os mesmos grandes vacúolos, os mesmos precipitados fenólicos, menos abundantes que nas glândulas que digeriram e absorveram.

Para provar, de uma maneira ainda mais concludente, que as concreções pigmentares dos tentáculos do *Drosophyllum* são precipitados antociânicos e não, como pretende França, produtos de absorção de substâncias animais, fixámos pelo formol pêlos glandulares do pedúnculo floral de uma Rosa, que apenas tem de comum com as glândulas do *Drosophyllum* o facto de uns e outras serem pigmentados de vermelho.

Os resultados são o que há de mais demonstrativo, como se pode verificar confrontando as nossas figuras 1 e 2 com as 3, 4 e 5. Em umas e outras se vêem as mesmas concreções negras, quasi tôdas no interior de vacúolos. E ninguém, por certo, se lembraria de atribuir uma origem animal às concreções pigmentares dos pêlos da roseira.

A hematoxilina de Böhmer, em cortes fixados pelo formol, realça a coloração negra das concreções intravacuolares (fig. 5); mas deixa o condrioma descorado. Pelo contrário, a hematoxilina férrica cora bem o condrioma e descora, pela acção do alúmen de ferro, as concreções pigmentares (fig. 7) (1).

O líquido de Bensley, aconselhado como fixador do condrioma, não nos deu, como tal, resultados satisfatórios. As peças, depois de fixadas, ficam fortemente coradas de negro, pela elevada percentagem de ácido ósmico que a mistura de Bensley contém. As diferentes colorações que tentámos sobre cortes assim ennegrecidos — hematoxilina férrica, método de Benda, de Altmann, etc. — não nos deram boas diferenciações.

Por outro lado, o branqueamento dos cortes é difficil e demorado, mesmo quando se empregam processos enérgicos; e os resultados

---

(1) Às vezes não descoram completamente; mas é possível conduzir a diferenciação de modo a fazer desaparecer os vestígios das concreções, conservando o condrioma corado.



obtidos com a coloração depois do branqueamento não foram mais felizes.

Mas se o líquido de Bensley se revelou um mau fixador do condrioma, para o material que estudámos, as suas propriedades, como fixador do vacuoma, deixaram-nos perfeitamente maravilhados. Foi graças a êle que conseguimos achar a chave do enigma, pois que só êle mostra aspectos inteligíveis e verosímeis do vacuoma em glândulas não excitadas.

Recorda-se o leitor do que dissemos a respeito das glândulas pediculadas antes da excitação. As células da assentada secretora externa apresentavam-se homogêneamente coradas de um vermelho-rosado, como se o pigmento impregnasse o próprio plasma, pois que os vacúolos não se viam mesmo com as mais fortes ampliações. Excitando a glândula produziam-se os conhecidos fenómenos de agregação e os vacúolos começavam aparecendo, como que por encanto, no seio daquela massa homogênea, sem que fôsse possível perceber de onde vinham nem à custa de quê se formavam. A certa altura começava a perceber-se que o pigmento estava nos vacúolos e não no plasma.

O formol, que fixava bem o vacuoma nas células excitadas, mostrando aspectos análogos aos observados no vivo, não dava imagens compreensíveis quando aplicado a glândulas não excitadas. As células da assentada secretora externa dos tentáculos apresentavam um plasma mais ou menos vinoso, com aspecto reticulado ou esponjoso no polo apical, e por vezes com os retículos impregnados de um pigmento escuro. Na assentada homóloga das glândulas sésseis o plasma apresentava-se homogêneo, sem denotar quaisquer vestígios da existência de vacúolos (fig. 6).

Fixemos uma destas glândulas sésseis, não excitadas, pelo líquido de Bensley e observemos os cortes montados sem coloração (1).

No seio de um plasma amarelo-acastanhado, vê-se, nas células da assentada periférica, uma rêde de canaliculos delgados e anastomosados, envolvendo o núcleo, e destacando-se do fundo amarelo-

---

(1) Para obter boas fixações com esta mistura é necessário que as peças ofereçam uma grande superfície de penetração. Como as paredes cutinizadas oferecem grande resistência à entrada dos fixadores, convém cortar a fôlha no sentido longitudinal, de modo que as glândulas sejam acompanhadas pela parte de traz de uma delgada camada de parênquima atravez a qual a penetração se faz rapidamente.



-castanho em um tom muito mais escuro (fig. 19). Êste sistema de canaliculos, fixado e impregnado pelo ósmio, lembra imediatamente o aparelho de Golgi e os canais de Holmgren da célula animal; e, por outro lado, as curiosíssimas figuras que P. Dangeard encontrou nas células meristemáticas dos vértices vegetativos de algumas coníferas (23).

Que se trata do aparelho vacuolar destas células, no estado *de repouso*, não nos resta a menor dúvida.

A existência de um vacuoma com o aspecto filamentososo, ou mesmo de canaliculos anastomosados em rede, não é positivamente uma novidade em citologia vegetal, ainda que a sua descoberta tenha sido bastante recente. Sabe-se hoje, graças às investigações de Guilliermond, P. Dangeard, Corti, Parat, Painlevé e outros, que aquelas formações descritas nas células animais sob a designação de aparelho de Golgi e canaliculos de Holmgren não são outra coisa que o aparelho vacuolar dessas células; e que, por outro lado, se encontra na célula vegetal um vacuoma com aspecto análogo e idênticas afinidades para os corantes e fixadores (Guilliermond 26 a, 26 b, 26 c, Dangeard, P. 23 c, 23 d, Parat e Painlevé 24 a, 24 b, 25 a, 25 b, 25 c, 25 d, 26, Parat e Bourdin 25, Parat e Godin 25, Joyet-Lavergne 26).

A nossa fig. 19 mostra uma rede de canaliculos particularmente nítida e completa. Nem sempre porém o vacuoma se apresenta com êste aspecto naquelas células; é freqüente encontrar-se sob a forma de filamentos mais ou menos compridos e ramificados mas não anastomosados em uma rede completa.

Se a glândula séssil tivesse sido previamente excitada, a imagem obtida, por fixação no líquido de Bensley, seria inteiramente outra.

Em vez de uma rede de canaliculos, as células da assentada secretora externa apresentariam agora o seu polo apical completamente cheio de numerosos vacúolos, pequenos e esféricos, fortemente impregnados em castanho-escuro pelo ósmio, aspecto êste que, como veremos, é possível obter com outros fixadores.

Que se passou entretanto? Naturalmente a excitação trouxe como consequência uma variação de tensão osmótica, que, por sua vez, provocou a fragmentação da rede canalicular em um agregado de glóbulos.

A acumulação destes vacúolos no polo apical da célula, no momento de maior actividade secretora, à maneira do que acontece na



célula glandular animal com as gôtas de secreção, leva-nos a admitir a hipótese de que é no interior desses vacúolos que se encontram os fermentos proteolíticos que a glândula elabora e segrega.

Nas assentadas subjacentes das glândulas sésseis, o líquido de Bensley não revela imagens diferentes das obtidas já com o formol e que se repetem, mais ou menos nitidamente, com os restantes fixadores. É que aí o vacuoma, formado por unidades mais volumosas e de contornos mais regulares (quási sempre esféricas), se deixa fixar com muito maior facilidade que na assentada secretora externa.

No interior desses vacúolos precipitam freqüentemente granulações a que o ósmio dá uma coloração castanha mais ou menos intensa.

Nos tentáculos fixados antes da excitação, em estado de não agregação, o líquido de Bensley põe também em evidência uma nova estrutura do vacuoma. As células da assentada secretora externa apresentam duas zonas bem distintas: uma zona basal contendo o núcleo e um plasma denso, não vacuolizado, e uma zona apical caracterizada pela presença de um aparelho vacuolar formado por canaliculos anastomosados em rede e fortemente impregnados pelo ósmio. O aspecto é porém diferente do da assentada homóloga das glândulas sésseis, onde o vacuoma se não encontra localizado em uma determinada região da célula, mas mais ou menos homogênea-mente distribuído por toda ela.

Era esta estrutura canalicular delicada que o formol não conservava. A rede de canaliculos era destruída no acto da fixação e o pigmento, ou difundia pelo plasma impregnando-o de uma côr vinosa, ou precipitava sobre as trabéculas plásmicas que ficavam separando os alvéolos formados; em qualquer dos casos aquele aspecto de massa esponjosa, a que nos referimos, e que então não soubemos interpretar (1).

Por outro lado esta rede de canais, estreitamente anastomosados, sobrepondo-se em diferentes planos, na altura de metade da célula, e vista de tampo sobre o fundo corado da assentada secretora interna,

(1) O próprio líquido de Bensley dá às vezes imagens parecidas com estas das peças fixadas pelo formol; o plasma do polo apical das células da assentada secretora externa aparece como uma massa esponjosa, com os alvéolos claros e a rede das suas paredes fortemente corada de negro. Atribuimos estas imagens a uma fixação imperfeita, talvez demasiadamente lenta, em que a rede de canaliculos se partiu e o pigmento antociânico precipitou sobre o plasma impregnando-o.





dá às células o aspecto, quando observamos os tentáculos no vivo, de uma massa homogêneamente corada, como se o pigmento impregnasse o próprio plasma. Quando provocamos, sobre a platina do microscópio, a agregação experimental, a fragmentação da rede de canaliculos em pequenos vacúolos esféricos deixa ao observador a impressão de que estes se formam *de novo* no seio do plasma.

Na assentada secretora interna dos tentáculos, os vacúolos, grandes e pouco numerosos, aparecem como espaços claros, de contornos regulares.

No interior destes vacúolos encontram-se, em suspensão, precipitados granulares mais ou menos abundantes e de uma coloração que vai do castanho escuro ao negro brilhante. Já encontrámos estas mesmas concreções negras em tentáculos fixados pelo formol; a coloração não deve por isso atribuir-se ao ácido ósmico, mas sim ao pigmento antociânico, a princípio dissolvido no líquido vacuolar e depois precipitado, no acto da fixação, juntamente com outras substâncias também dissolvidas (lipoides, proteicos, compostos fenólicos, etc.). Das substâncias precipitadas algumas — os lipoides, por exemplo — devem ser susceptíveis de tomar, com o ácido ósmico, uma coloração castanha. A coloração do precipitado, que vai do castanho escuro ao negro brilhante, deve por isso depender das proporções relativas de lipoides e antocianina no líquido vacuolar.

Por outro lado, a maior ou menor abundância de precipitados parece depender essencialmente do fenómeno da digestão e absorção de alimentos, encontrando-se em maior quantidade nos tentáculos que estão digerindo. O facto afigura-se-nos perfeitamente lógico, pois que os produtos de desintegração das albuminas animais, depois de absorvidos, devem encontrar-se no interior dos vacúolos e precipitar, juntamente com as substâncias que já lá existiam, sob a acção do fixador.

Após a excitação, o aspecto da assentada secretora interna dos tentáculos conserva-se sensivelmente o mesmo, à parte a questão da maior ou menor abundância de precipitados a que já nos referimos. Já o mesmo não acontece com a assentada secretora externa, aonde a rede de canaliculos desaparece para dar lugar a um sistema de vacúolos numerosíssimos, esféricos, que vão diminuindo de número e de volume do vértice para a base da célula, tornando-se aí muito raros e pequeníssimos, com o aspecto de mitocôndrias. O aspecto é muito semelhante ao que oferecem estas células, em idêntico estado



fisiológico, quando fixadas pelo formol e montadas sem coloração. Simplesmente o formol deixa os vacúolos incolores, com granulações negras precipitadas no interior; enquanto que o Bensley impregna todo o vacúolo da mesma cor negra, não deixando ver qualquer precipitado. Assemelham-se imenso estas células às das glândulas animais (do pâncreas, por exemplo), quando fixadas e coradas de modo a pôr em evidência os seus grânulos de secreção.

Após a digestão os vacúolos tendem a tornar-se tubulosos e ramificados; mas em vez de se impregnarem homogêneamente pelo ósmio, aparecem como espaços claros, quasi cheios de massas de precipitados negros cujos contornos acompanham interiormente os do vacúolo. Estes estados consideramo-los como um primeiro passo para o restabelecimento da estrutura reticular primitiva do vacuoma.

Com o líquido de Flemming-Benda obtem-se excelentes fixações do condrioma; as estruturas delicadas do vacuoma, postas em evidência pelo Bensley, nem se fixam nem se impregnam. Por outro lado, os precipitados antociânicos intra-vacuolares dissolvem-se durante a fixação. Assim os cortes colados e observados antes de qualquer coloração não oferecem interesse algum, pois que se apresentam completamente descorados.

A hematoxilina férrica — e melhor ainda o método de Benda — dá colorações lindíssimas, que completam as observações anteriores e concordam inteiramente com elas.

As células da assentada secretora externa dos tentáculos (figs. 8, 9 e 10) apresentam um condrioma filamentososo, muito abundante na região basal, acumulando-se densamente à volta do núcleo. O tópo apical da célula apresenta um plasma esponjoso, pálido e corado, pobre de condrioma, onde não é possível distinguir vestígios de vacúolos, seja qual for o estado fisiológico da célula relativamente à excitação e digestão. A cromatina intranuclear apenas se percebe sob a forma de granulações irregulares, mal coradas; os nucléolos contraem-se no acto da fixação e aparecem por isso envolvidos de uma aréola clara.

Não notámos qualquer alteração no aspecto do condrioma, na distribuição, forma e dimensões dos elementos que o constituem, que pudesse relacionar-se com o estado funcional da célula.

Na assentada secretora interna (figs. 11, 12 e 13) imagens semelhantes às obtidas com os outros fixadores. Vacúolos grandes, pouco numerosos, mais ou menos homogêneamente distribuídos por toda



a célula, aparecendo como manchas claras, regulares, mas de contornos pouco nítidos e absolutamente desprovidos de precipitados interiores.

Em volta do núcleo, junto às paredes e pelas trabéculas que circundam os vacúolos, um condrioma abundante, onde predominam condriocentos compridos e flexuosos.

Nas glândulas sésseis (figs. 14 e 15) aspectos análogos ao das pediculadas.

O líquido de Flemming-Benda, bom fixador do condrioma, não se presta para o estudo do vacuoma.

Finalmente a mistura de Regaud deu-nos os melhores resultados. Como fixador do condrioma substitui, com vantagem, o líquido de Flemming-Benda, com apreciável economia de preço e trabalho. Desde que as peças sejam suficientemente pequenas e cortadas de modo a oferecer ao fixador uma larga superfície de penetração, através o parênquima laxo da fôlha, obtêm-se boas fixações.

Como fixador do vacuoma, sendo melhor que o Flemming-Benda, é todavia inferior ao Bensley e mesmo ao formol; não põe nunca em evidência a rede de canaliculos revelada pelo Bensley.

Permite esplêndidas colorações, quer pela hematoxilina férrica, quer pelo método de Benda. Para este último preferimos até a fixação de Regaud à de Benda.

Nas células da assentada secretora externa dos tentáculos o líquido de Regaud só fixa o vacuoma quando este se apresenta sob a forma de vacúolos pequenos, esféricos, muito numerosos, decrescendo de volume e de número do vértice para a base. Dá-lhes então uma coloração amarelo-palha, quasi sempre homogénea, às vezes com um hilo, muito pequeno e mais carregado, ao centro. Este vacuoma é perfeitamente visível antes da coloração e conserva-se depois com o mesmo aspecto.

Se a célula tiver sido fixada no estado em que o vacuoma se apresenta sob a forma de uma rede de canaliculos, esta é destruída pelo fixador, que dá ao plasma da região apical um aspecto esponjoso, já nosso conhecido, mas perfeitamente incolor.

O condrioma apresenta-se, nestas células, quando fixado pelo Regaud, com aspecto idêntico ao que vimos há pouco com o líquido de Flemming-Benda.

Na assentada secretora interna os mesmos vacúolos grandes, pouco numerosos, claros, mas contendo no interior precipitados, esféricos



ou morulares, que, pela forma e volume, devem corresponder às concreções negras das peças fixadas no formol. Tais formações aparecem aqui coradas de amarelo-palha e são mais abundantes nos tentáculos durante a digestão.

O bicromato de potássio, do líquido de Regaud, decompõe os precipitados antociânicos, tirando-lhes a sua cor característica, que o formol por si só conserva, mas não dissolve o esqueleto da concreção que a antocianina impregnava. É esse esqueleto, que deve conter abundantes compostos fenólicos, que o bicromato nos revela, com a sua coloração amarelo-palha.

As células da terceira assentada dos tentáculos apresentam aspecto idêntico ao já revelado com outros fixadores. Uma delgada película plasmática parietal, um grande vacúolo ao centro, no qual precipitaram granulações numerosas, irregularmente distribuídas, a que o bicromato deu uma coloração amarela.

Nas glândulas sésseis, como nas pediculadas, o Regaud não fixa o vacuoma no estado de rede de canaliculos. Se a célula se encontrava nesse estado, a rede é destruída no acto da fixação e o plasma oferece um aspecto esponjoso em que não é possível reconhecer a estrutura primitiva do vacuoma.

É o que mostra a nossa figura 17, que representa uma célula da assentada secretora externa de uma glândula sésseis, fixada antes da digestão.

O condrioma, muito abundante, principalmente na região perinuclear, parece formado por filamentos e granulações mais volumosas do que nas células fixadas pelo Flemming-Benda. Isto acontece sempre, o que nos leva a concluir que o líquido de Benda contrai ligeiramente o condrioma destas células; outra indicação de ordem técnica que nos leva a preferir o Regaud.

Se a célula fôr fixada no estado de actividade secretora, mas antes da digestão, o seu aspecto é muito outro (fig. 16). O vacuoma aparece agora sob a forma de vacúolos pequenos, numerosos, arredondados, maiores e mais abundantes na região apical. Nos cortes montados sem coloração estes vacúolos apresentam-se incolores; corados pelo método de Benda apresentam-se com um tom arroxado muito mais claro que o do condrioma. Imagens perfeitamente análogas nos forneceu, como vimos já, o líquido de Bensley. Simplesmente então, os vacúolos, impregnados pelo ósmio, apareciam corados de castanho escuro, em cortes montados sem coloração.



Quanto ao condrioma, é certo que, neste estado, parece menos abundante que no estado *de repouso*. O facto, porém, por si só, não justificaria a afirmativa de uma elaboração de fermentos à custa dos elementos do condrioma, como pretendem grande número de zoocitologistas. Por mais cuidadosamente que procurássemos fenómenos morfológicos comprovativos dessa transformação do condrioma em produtos de secreção, nada encontrámos em que pudesse fundamentar-se tal doutrina. Se o condrioma contribui para a elaboração dos fermentos digestivos — e estamos convencidos de que realmente contribui — tal contribuição é indirecta e da mesma natureza, por exemplo, da contribuição nuclear. O órgão celular onde se elaboram os fermentos digestivos deve ser o vacuoma; as alterações morfológicas que experimenta o aparelho vacuolar no decurso do fenómeno da secreção, parecem indicá-lo claramente.

Na assentada secretora interna o aspecto das células fixadas pelo Regaud é muito semelhante ao que oferecem os outros fixadores e confirma os resultados anteriormente expostos.

Após a digestão e absorção de albuminas animais, o líquido de Regaud fornece imagens um pouco diferentes das que obtivemos com as restantes misturas fixadoras.

Assim, os vacúolos das células da assentada externa são menos numerosos, mais pequenos e regularmente distribuídos, não se acumulando no polo apical, e continuam incolores mesmo depois da coloração pelo método de Benda. Às vezes contém no interior uma pequenina granulação castanha. Condrioma abundante, de elementos mais delicados, homogêneamente distribuídos pelo plasma.

Na assentada secretora interna, os vacúolos são mais numerosos que antes (fig. 18), e contém no interior uma massa de precipitado que tomou, com a coloração de Benda, um tom acinzentado; no seio dessa massa, granulações castanho-escuras, com um aspecto muito semelhante às concreções de melanina que encontrámos nas peças fixadas pelo álcool e pelo formol.

O condrioma destas células apresenta-se, umas vezes, com aspecto semelhante ao que tinha antes da digestão (fig. 18); outras, pelo contrário, mostra-se sob a forma de granulações pequeníssimas e filamentos curtos e muito finos.

Têm-se a impressão de que a célula atravessa uma fase de grande actividade digestiva intra-vacuolar, actividade de que o condrioma deve participar, ainda que de uma maneira indirecta.



Não nos detivemos na observação das células que constituem o pedúnculo dos tentáculos nem das modificações que experimentam após a excitação e no decorrer do fenómeno digestivo, que não era esse o objectivo especial do nosso trabalho. Tivemos entretanto ocasião de verificar que as únicas células do pedúnculo onde se encontram estados de agregação, quando excitadas as respectivas cabeças glandulares, são as epidérmicas e, mais raramente, as sub-epidérmicas. Os elementos do floema, a que Fenner chamou « Reizleitungszellen », apresentam um núcleo extremamente alongado e um condrioma abundante, formado por condriocentos compridos, volumosos e flexuosos. Nunca encontramos, porém, nestas células, fenómenos de agregação, ou modificações de ordem morfológica e de qualquer natureza, que pudessem relacionar-se com variações do estado funcional. O próprio Fenner também as não encontrou. De modo que a afirmativa de que a excitação é conduzida, dos tentáculos às glândulas sésseis, através destes elementos do floema, é uma mera hipótese, que nos não repugna aceitar, mas que não assenta em factos concretos e observações bem definidas.

Por outro lado, a hipótese da condução da excitação através as células epidérmicas, não é para se pôr de parte de ânimo leve. Se é certo que, por esta via, a marcha da excitação seria naturalmente mais lenta, atentas as reduzidas dimensões destes elementos no sentido do percurso da excitação, não é menos certo que só nessas células epidérmicas têm sido encontradas, pelo menos até à base dos tentáculos, alterações morfológicas do vacuoma que podem seguramente relacionar-se com a existência de uma excitação prévia.

Assim, o problema, cuja solução deixamos em aberto, carece de mais pormenorizadas investigações.

### Uma doença da nutrição ?

Finalmente, não queremos terminar o nosso trabalho sem nos referirmos àquilo a que França chamou (25 a) « uma doença da nutrição », a propósito das plantas carnívoras e mais particularmente do nosso *Drosophyllum*.

« *Mais do que analogia, conclui França (l. c., pág. 210), existe completa identidade entre as doenças dos animais e as dos vegetais causadas por excesso de alimentação cárnea. Simplesmente, como na planta não há órgãos de excreção, como os que possuem os animais, os resíduos*



*da digestão acumulam-se nas células dos órgãos que digeriram e determinam a sua morte».*

França procura fundamentar a sua doutrina na acumulação de granulações e dejectos alimentares nas células dos tentáculos e ao longo dos vasos; na existência de fôlhas marcescentes, que considera um sintoma patológico; na falta de órgãos de excreção, que determinaria fenómenos de intoxicação.

Acontece porém: que as granulações negras que aparecem nos tentáculos, durante a digestão, não são, como o autor supunha, esférulas alimentares, mas sim precipitados intra-vacuolares impregnados de compostos antociânicos, como já demonstrámos; que as concreções negras, ou castanho escuras, que o autor viu nos tecidos das fôlhas marcescentes, aparecem em numerosas outras fôlhas de plantas não carnívoras e não podem por isso ser consideradas como dejectos alimentares resultantes de uma superalimentação cárnea, mas sim como precipitados fenólicos, freqüentes de resto na célula vegetal; que a marcescência das fôlhas é um fenómeno banal no mundo das plantas e não tem, de qualquer modo, um significado patológico, antes depende da carência de um mecanismo próprio da queda da fôlha; que a falta de órgãos excretores e a conseqüente acumulação, no interior de certas células, de produtos de desintegração — fenómeno freqüente em biologia vegetal — ainda quando se desse, não traria para a planta quaisquer conseqüências mórbidas, facto que deve causar profunda estranheza aos médicos e zoólogos. Assim, o ácido oxálico, que é provavelmente, na economia da planta, o equivalente do ácido úrico, na economia animal, acumula-se, sob a forma de oxalato de cálcio, nas células de um grandíssimo número de plantas, sem que estas apresentem, por êsse facto, quaisquer sintomas de intoxicação (1).

Nestes termos afigura-se-nos destituída de fundamento a doutrina da existência de uma doença da nutrição no *Drosophyllum*.

---

(1) Mais ainda. Alexandrow e Timofeev (26) acabam de demonstrar que o ácido oxálico, precipitado no interior das células, sob a forma de cristais de oxalato de cálcio, pode ser de novo utilizado na economia da planta, como acontece nas *Stereulias*, onde os cristais se comportam como elementos de reserva, dissolvendo-se por ocasião da floração e fornecendo materiais para a elaboração de amido.



## Conclusões

Em resumo, estudado o problema da digestão sob o ponto de vista fisiológico e citológico no *Drosophyllum lusitanicum*, chegámos às seguintes conclusões:

1.º O *Drosophyllum* é uma planta carnívora, isto é, susceptível de aproveitar para a sua nutrição — e aproveitando de facto nas condições naturais — albuminas de proveniência animal.

2.º A hipótese de uma digestão microbiana não tem aqui o menor fundamento. É a própria planta que representa no fenómeno um papel activo, elaborando e segregando, por intermédio das suas glândulas, fermentos proteolíticos do tipo da pepsina animal que, em meio ácido, dissolvem as albuminas.

3.º Os dois tipos de glândulas do *Drosophyllum* têm aptidões e funções bem diferenciadas. As pediculadas são essencialmente *órgãos de captura e sinais de alarme*; são elas que prendem, com a sua secreção viscosa, os insectos, que impedem a sua fuga e transmitem a excitação às glândulas sésseis, provocando assim a sua actividade. Estas últimas, que só segregam quando excitadas, são exclusivamente *órgãos de digestão e absorção*.

4.º Experimentalmente e em condições favoráveis, os tentáculos são capazes de digerir e absorver pequenas porções de albumina, sem o concurso das glândulas sésseis. Mas as propriedades proteolíticas do líquido por elles segregado, são sempre insignificantes.

5.º Experimentalmente e desde que tenham sido previamente excitadas, as glândulas sésseis são capazes de digerir e absorver albuminas, sem o concurso dos tentáculos; e, nessas condições, fazem-no tão rapidamente ou mais do que em colaboração com estes. Na natureza o concurso dos tentáculos é apenas indispensável para a captura das presas e excitação das glândulas sésseis.

6.º Esta excitação das glândulas sésseis pode fazer-se *directamente* por processos de ordem química, mas não de ordem mecânica; e *indirectamente*, por intermédio dos tentáculos, por um e outro daqueles processos. Mas a simples pressão ou fricção das cabeças glandulares dos tentáculos não determina a excitação das glândulas



sésseis. Só a ablação das glândulas pediculadas é capaz de excitar, indirecta e mecânicamente, as sésseis.

7.º A transmissão da excitação faz-se dos tentáculos para as glândulas sésseis, no mesmo sistema ou de um sistema para outro, mas lentamente e dentro de uma área reduzida (menos de um centímetro para um e outro lado do tentáculo de onde partiu a excitação).

8.º Não conseguimos averiguar nem o mecanismo da transmissão das excitações, nem os elementos que lhe servem de veículo. Mas a existência de anastomoses entre os feixes que irrigam os diferentes sistemas de glândulas, por um lado, e, por outro, a possibilidade de transmissão das excitações de um sistema para outro, dão certa verosimilhança à doutrina de que os elementos condutores sejam células do floema (Fenner).

9.º A capacidade digestiva da planta diminui após a frutificação.

10.º O estado de agregação e granulação das cabeças glandulares dos tentáculos pode ser provocado independentemente de fenómenos digestivos.

11.º As concreções negras que aparecem nas glândulas pediculadas durante a digestão, não são esférulas alimentares, mas precipitados intravacuolares impregnados de compostos antociânicos.

12.º As concreções que aparecem nas glândulas sésseis, durante a digestão de insectos pigmentados, provêm da absorção de albuminas animais impregnadas de melanina.

13.º O condrioma das células glandulares não intervém *directamente* na elaboração dos fermentos proteolíticos, nem apresenta alterações que permitam atribuir-lhe um papel importante no fenómeno digestivo. Apenas na assentada secretora interna das glândulas sésseis os elementos do condrioma diminuem consideravelmente de volume durante a digestão intracelular, diminuindo também o número de condriocentos e aumentando, correspondentemente, o de mitocôndrias.

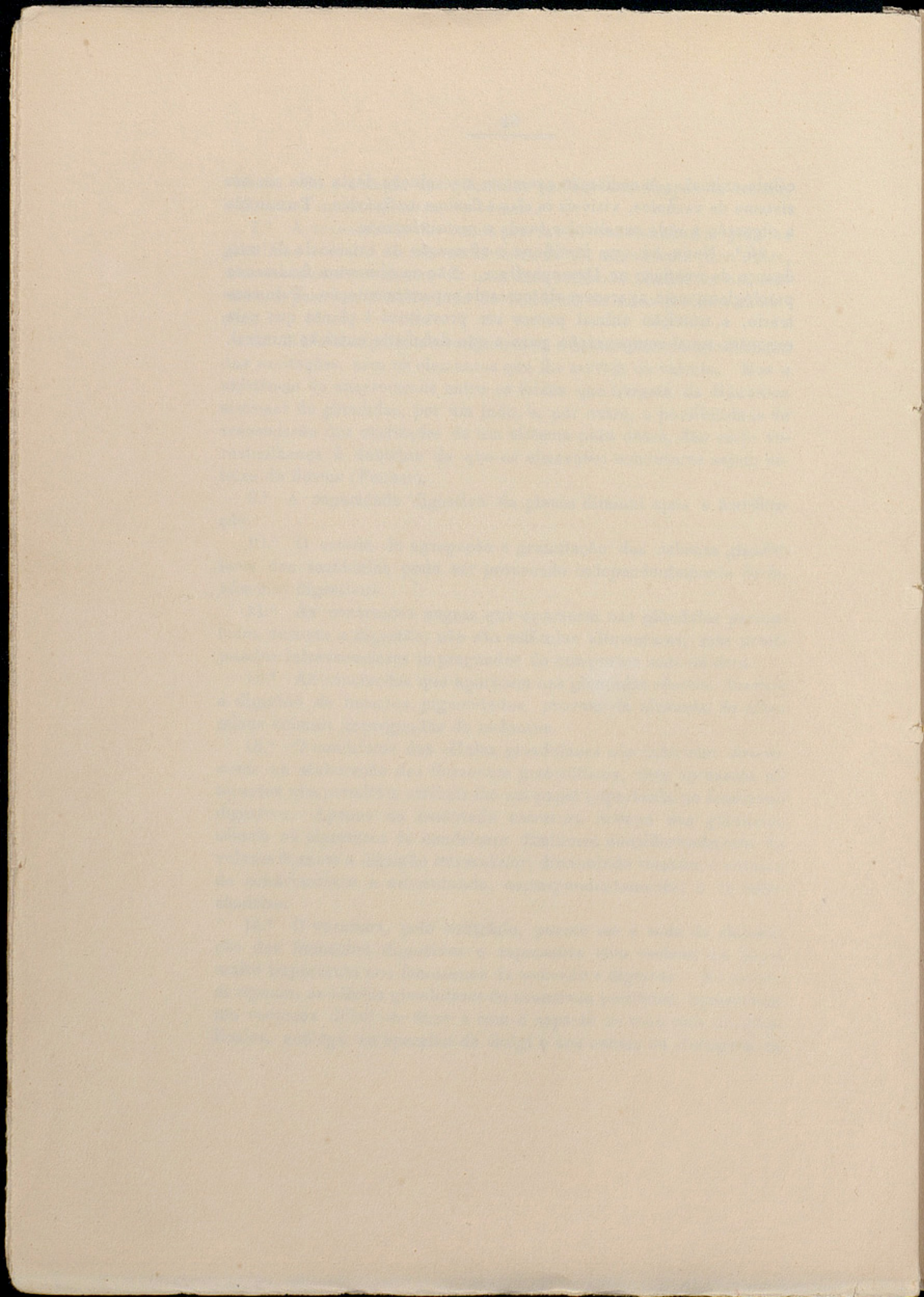
14.º O vacuoma, pelo contrário, parece ser a sede da elaboração dos fermentos digestivos e representa com certeza um papel muito importante nos fenómenos de secreção e digestão. No estado *de repouso*, as células glandulares da assentada periférica, apresentam um vacuoma difícil de fixar e com o aspecto de uma rede de canaliculos, análoga ao aparelho de Golgi e aos canais de Holmgren da



célula animal. A excitação promove a resolução desta rede em um sistema de vacúolos, visíveis *in vivo* e facilmente fixáveis. Terminada a digestão a rede canalicular tende a restabelecer-se.

15.º Nada há que justifique a afirmação da existência de uma doença da nutrição no *Drosophyllum*. Não se observam fenómenos patológicos, nem aparecem sintomas de superalimentação. Pelo contrário, a nutrição animal parece ser proveitosa à planta que nela encontra uma compensação para a sua deficiente nutrição mineral.







## RESUMÉ

En résumant: ayant étudié le problème de la digestion sous le point de vue physiologique et cytologique chez le *Drosophyllum lusitanicum*, nous sommes arrivés aux conclusions suivantes:

1° Le *Drosophyllum* est une plante carnivore, c'est-à-dire, susceptible d'utiliser pour se nourrir, les albumines de provenance animale, profitant en tout cas de ces éléments dans les conditions normales.

2° L'hypothèse d'une digestion microbienne n'est pas acceptable. C'est uniquement la plante qui représente dans le phénomène un rôle actif d'élaboration et de sécrétion, par l'intermédiaire de ses glandes, des ferments proteolytiques du type de la pepsine animale, lesquels, dans un milieu acide, dissolvent les albumines.

3° Les deux types de glandes du *Drosophyllum* présentent des aptitudes et des fonctions tout-à-fait définies et différentes. Les pédiculées sont essentiellement des organes préhenseurs ou de capture et en même temps des signaux d'alarme. Ce sont elles qui, au moyen de leur sécrétion particulière, visqueuse, attrapent les insectes, en les soutenant, en même temps qu'elles excitent les glandes sessiles en provoquant ainsi leur activité; ces dernières sont exclusivement des organes de digestion et d'absorption; il leur faut être excitées pour fonctionner en organes de sécrétion.

4° Expérimentalement et dans des conditions favorables, les tentacules peuvent aussi digérer et absorber de petites quantités d'albumine sans l'intervention des glandes sessiles, mais les propriétés proteolytiques du liquide qu'elles sécrètent sont toujours insignifiantes.

5° Expérimentalement aussi, et dès qu'elles soient excitées, les glandes sessiles peuvent digérer et absorber des albumines sans avoir même le concours des tentacules et, dans ces conditions, l'absorption se fait aussi vite ou plus vite que si elles étaient en collaboration avec les glandes pédiculées. A l'état normal les tentacules n'agissent que pour la capture des proies et l'excitation des glandes sessiles.

6° L'excitation des glandes sessiles peut se faire directement par des procédés d'ordre chimique, pas par des procédés d'ordre mécanique, et indirectement, par l'intermédiaire des tentacules, par ces deux moyens, mais la simple pression ou friction des têtes glandulaires des tentacules ne détermine pas l'excitation des glandes sessiles. Seule l'ablation des glandes pédiculées est capable d'exciter indirectement et mécaniquement les glandes sessiles.

7° La transmission de l'excitation se fait des tentacules pour les glandes sessiles, dans le même système ou d'un système à l'autre, mais lentement et dans une aire réduite, n'excédant pas un centimètre du tentacule excité.

8° Le mécanisme de la transmission des excitations et les éléments qui lui ser-



vent de véhicule, se maintient encore pour nous peu éclairci, mais, d'un côté les anastomoses des faisceaux chargés de l'irrigation des différents systèmes de glandes et de l'autre la possibilité de la transmission des excitations d'un système à l'autre, nous portent à croire que les éléments conducteurs soient des cellules du floema (Fenner).

9° La capacité digestive de la plante se réduit après la frutification.

10° L'état d'agrégation et de granulation des têtes glandulaires des tentacules, peut être provoqué indépendamment des phénomènes digestifs.

11° Les concrétions noires qui paraissent dans les glandes pédiculées pendant la digestion, ne sont pas des sphérules alimentaires mais des précipités intravacuolaires imprégnés de composés anthocyaniques.

12° Les concrétions qui paraissent dans les glandes sessiles pendant la digestion d'insectes pigmentés proviennent de l'absorption d'albumines animales imprégnées de melanine.

13° Le chondriome des cellules glandulaires n'agit pas directement dans l'élaboration des ferments protéolytiques et il ne présente pas des altérations qui permettent de lui attribuer un rôle important dans le phénomène de la digestion. Seulement dans la couche sécrétrice interne des glandes sessiles les éléments du chondriome se réduisent considérablement de volume pendant la digestion intracellulaire, le nombre des chondriocentes se réduisant aussi et augmentant proportionnellement celui des mitochondries.

14° Contrairement, le vacuome paraît être le siège de l'élaboration des ferments digestifs et représente certainement un rôle très important dans les phénomènes de sécrétion et de digestion.

A l'état de repos, les cellules glandulaires de la couche périphérique présentent un vacuome difficile à fixer, ayant l'aspect d'un réseau formé par des canalicules analogues à l'appareil de Golgi et aux canaux d'Holmgren de la cellule animale. L'excitation provoque la transformation de ce réseau dans un système de vacuoles visibles *in vivo* et facile à fixer. Ce réseau présente une certaine tendance à se rétablir lorsque la digestion est terminée.

15° Rien ne peut expliquer l'existence d'une maladie de la nutrition du *Drosophyllum*. Ou n'observe pas des phénomènes pathologiques ni des symptômes de suralimentation. Ou peut même dire que la plante profite, pour sa nutrition, de l'alimentation animale qui lui fournit une compensation pour la nutrition minérale insuffisante.



## BIBLIOGRAFIA

- Adowa, A. N.** 1924 a. «Zur Frage nach den Fermenten von *Utricularia vulgaris*, I,» *Biochem. Zeitschr.*, **150**, 101-107, res. in *Bot. Abst.*, **14**, 1444.
- 1924 b. «Zur Frage nach den Fermenten von *Utricularia vulgaris*, II. Der relativ Gehalt der Bläschen und Zweige von *Utricularia vulgaris* an proteoklastischen Fermenten,» *Biochem. Zeitschr.*, **153**, 506-509, res. in *Bot. Abst.*, **14**, 1444.
- Alexandrow, W. G. und Timofeev, A. S.** 1926. «Ueber die Lösung des Kristallischen Calciumoxalats in den Pflanzen,» *Bot. Arch.*, **15**, 279-293.
- Alvarado, S.** 1918 a. «El condrioma y el sistema vacuolar en las células vegetales,» *Bol. de la R. Soc. Esp. de Hist. Nat.*, 1918.
- 1918 b. «Plastosomas y leucoplastos en algunas Fanerogamas,» *Trab. del Lab. de Inv. Biológicas de la Univ. en Madrid*.
- 1918 c. «Sobre el estudio del condrioma de la célula vegetal con el método tano-argentico,» *Bol. de la R. Soc. Esp. de Hist. Nat.*, 1918.
- 1919. «Sobre el verdadero significado del sistema de fibrillas, conductor de las excitaciones en las plantas de Némec,» *Bol. de la R. Soc. Esp. de Hist. Nat.*, **19**, 147-152.
- 1923. «Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mnium cuspidatum*,» *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, **41**, 85-96, res. in *Bot. Abst.*, **13**, 610.
- Anitschkow, N.** 1923. «Ueber Quellungs- und Schrumpfungsercheinungen an Chondriosomen,» *Arch. mikrosk. Anat.*, **97**, 1-13, res. in *Bot. Abst.* **13**, 486.
- Arnold, G.** 1907. «Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriomiten und Netzfiguren,» *Anat. Anz.*, **31**.
- 1912. «The rôle of the chondriosomes in the cells of the guinea pig's pancreas,» *Arch. f. Zellf.*, **8**.
- Asa Gray, 1874.** «Insectivorous plants,» *Tribune, New York*, (transcr. in «*The Gardeners' Chronicle*» June, 27, 1874, 818-819).
- Aschmann, 1875-76.** «Les plantes insectivores,» *Extrait du Recueil des Mem. et des Trav. de la Soc. Bot. du Grand-Duché de Luxembourg*, n.ºº II et III.
- Athias, M.** 1906. «Sur les phénomènes de sécrétion des cellules des corps jaunes vrais,» xv. Congrès Int. de Méd., Lisbonne, 1906.
- 1910. «Sobre as divisões de maturação do óvulo dos Mamíferos,» Lisboa, 1910.
- 1911 a. «Observations cytologiques sur l'ovaire des Mammifères: I. Les cellules interstitielles de l'ovaire chez le Cobaye (foetus à terme et nouveau-né),» *Anat. Anz.*, **39**.



- Athias**, M. 1911 b. «Le chondriome des cellules interstitielles de l'ovaire de Chauve-Souris,» Bull. Soc. Port. Sci. Nat., 5.
- 1912. «L'appareil mitochondrial des cellules interstitielles de l'ovaire du Murin,» C. R. Soc. Biol., 73.
- Avel**, M. 1925 a. «Le mécanisme de la coloration des mitochondries par le bleu de méthylène dans le rein des Amphibiens,» C. R. Soc. Biol., 92, 870-871.
- 1925 b. «Quelques méthodes d'imprégnation de l'appareil de Golgi,» C. R. Soc. Biol., 92, 1500-1502.
- Babkin**, B. P., **Rubashkin**, V. J. und **Sswawitsch**, W. W. 1909 «Ueber die morphologischen Veränderungen des Pankreaszellen unter der Einwirkung verschiedenartiger Reize,» Arch. mikrosk. Anat., 74.
- Bache Wüg**, Sara, 1925. «Sur le vacuome d'Erisiphe graminis D. C.,» C. R. Ac. Sc. Paris, 180, 309-311.
- Bambacioni**, V. 1923. «Osservazioni sulla struttura del citoplasma in relazione con le fibrille del Némec,» Ann. di Bot., 16, 1-8.
- Bartram**, W. 1791. «Travels through North and South Carolina, etc.» Philadelphia, 1791 (cit. por Goebel).
- Batalin**, A. 1876. «Die Bewegungs-Mechanik der insectenfressenden Pflanzen,» St. Petersburg, 1876.
- 1880. «Ueber die Funktion der Epidermis in den Schläuchen von Sarracenia und Darlingtonia,» Acta Horti bot. Petropolitani, 7.
- Behrens**, W. 1881. «Caltha dioneaeifolia, eine neue insectivore Pflanze,» Kosmos, heft 4, res. in Bot. Centralb., 6, 4.
- Beauverie**, J. 1921. «La resistance plastidaire et mitochondriale et le parasitisme,» C. R. Ac. Sc. Paris, 172, 1195-1198.
- Benjamin**, 1848. «Ueber den Bau und die Physiologie der Utricularieae,» Bot. Zeit., 1848.
- Biedermann**, W. 1911. «Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung,» in Winterstein «Handbuch der Vergleichenden Physiologie,» Jena, 1911.
- Bensley**, B. R. 1903. «Concerning the glands of Brunner,» Anat. Anz., 23, 497.
- 1911. «Studies of the pancreas of the Guinea Pig,» Amer. Journ. Anat., 12, 297.
- Bentham**, 1908. «On the Heliamphora nutans a new pitcher plant from British Guaiana,» Trans. of the Linnean Soc., 18 (cit. por Goebel).
- Bezssonof**, N. 1920. «Erscheinungen beim Wachstum von Mikroorganism auf stark rohrzuckerhaltigen Nährboden und die Chondriomfrage,» Centralb. Bakt., II Abt., 50, 444-464.
- Bohn**, P. R. 1925. «Sur la présence de cristaux d'oxalate de calcium à la surface de certaines Caryophyllacées,» C. R. Ac. Sc. Paris, 181, 135.
- Bokorny**, Th. 1889. «Ueber Aggregation,» Jahrb. f. wiss. Bot., 20, res. in Bot. Centralb., 40, 324.
- 1900. «Empfindlichkeit der Fermente: Bemerkungen über die Beziehung derselben zu dem Protoplasma,» Chemiker-Zeitung, 1900.
- Bonaventura**, C. 1912. «Intorno ai mitocondri nelle cellule vegetali,» Bull. Soc. bot. Ital., 1912.
- Bonnet**, J. 1911. «L'ergastoplasme chez les végétaux,» Anat. Anz., 39.
- 1912. «Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes,» Arch. f. Zellf., 7.



- Bonnet, J. et Vigier, P. 1912. «A propos de l'ergastoplasme,» *Anat. Anz.*, 40.
- Bonnier, G. 1908. «La légende des plantes carnivores,» *La Nouvelle Revue*, 1908, 145-158.
- Bouché, J. 1884. «Die Insektenfressenden Pflanzen,» *Jahrb. f. Gartenkunde und Botanik*, I, 1883-84.
- Bouin, P. 1905 a. «Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondries. À propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*,» *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, 3.
- 1905 b. «Ergastoplasme et mitochondries dans les cellules glandulaires séreuses,» *C. R. Soc. Biol.*, 1905.
- Bouin, P. et Bouin, M. 1898. «Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées,» *Bibliogr. Anat.*, 6.
- 1899. «Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques,» *Arch. Anat. Micr.*, 2.
- Bower, 1891. «The pitcher of *Nepenthes*: a study in the morphology of the leaf,» *Ann. of Bot.*, 3.
- Brambell, F. W. R. 1925. «The part played by the Golgi apparatus in secretion, and its subsequent reformation in the cells of the oviducal glands of the fowl,» *Journ. Roy. Microsc. Soc. London*, 1925, 17-30, res. in *Bot. Abst.*, 45, 510.
- Brown and Escombe, 1888. «On the deflection of the endosperm of *Hordeum vulgare* during germination,» *Proc. Roy. Soc., London*, 63, 3.
- Brown and Morris, 1890. «On the germination of some of the Gramineae,» *Journ. Chem. Soc. Trans.*, 57, 458.
- Buchanan, 1865. «Morphologische Studien an deutschen *Lentibularieae*,» *Bot. Zeit.*, 1865.
- Burck, 1891. «Beiträge zur Kenntniss der myrmecophilen Pflanzen, nach der Bedeutung der extranuptialen Nektarien,» *Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg*, 10, 127.
- Burdon-Sanderson, J. 1881. «On the electromotive properties of the Leaf of *Dionaea* in the excited and unexcited states, I,» *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1881, 1-55.
- 1888. «On the electromotive properties of the leaf of *Dionaea* in the excited and unexcited states, II,» *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1888, 417-449.
- Burdon-Sanderson, J. and Page, F. J. M. 1876. «On the mechanical effects and on the electrical disturbance consequent on excitation of the leaf of *Dionaea muscipula*,» *Proc. Roy. Soc., London*, 477.
- Büsgen, M. 1883. «Die Bedeutungen des Insectenfanges für *Drosera rotundifolia*,» *Bot. Zeit.*, 44, 569.
- 1888. «Ueber die Art und Bedeutung des Tierfangs bei *Utricularia vulgaris* L.,» *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 55.
- Cade, 1901. «Étude de la constitution histologique normale et de quelques variations fonctionnelles et expérimentales des éléments sécréteurs des glandes gastriques du fond chez les Mammifères,» *Arch. Anat. Micr.*, 4, 1.
- Canby, 1868. «*Meehans, Gardeners monthly*,» 1868 (cit. par Goebel),



- Caspary, 1859. «Ueber Aldrovanda vesiculosa Monti,» Bot. Zeit., 1859.
- Cavara, Fr. 1896. «Intorno ad alcune strutture nucleari,» Atti. Ist. bot. Pavia, 5.
- Celestino da Costa, 1905. «Glândulas suprarenais e suas homólogas (estudo citológico),» Lisboa, 1905.
- 1909. «Sur l'existence de filaments ergastoplasmiques dans les cellules du lobe antérieur de l'hypophyse du Cobaye,» Bull. Soc. Port. Sc. Nat., 3.
- 1911 a. «Notes sur le chondriome des cellules de la capsule surrénale,» Bull. Soc. Port. Sc. Nat., 5.
- 1911 b. «Sôbre a histophisiologia das glândulas de secreção interna,» Lisboa, 1911.
- 1913. «Recherches sur l'histophysiologie des glandes surrénales,» Arch. Biol., 28.
- Chanberlain, C. J. 1919. «Chondriosomes in plantes,» Bot. Gaz., 67, 270-271.
- Champy, C. 1909 a. «À propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales,» C. R. Soc. Biol., 1909.
- 1909 b. «Sur la structure de la cellule absorbante de l'intestin. Les mitochondries de la cellule intestinale,» C. R. Soc. Biol., 1909, 629.
- 1909 c. «Les mitochondries de la cellule intestinale,» C. R. Soc. Biol., 1909.
- 1911. «Recherches sur l'absorption intestinale et rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion,» Arch. Anat. Micr., 13.
- 1913. «Granules et substances réduisant l'iodure d'osmium,» Journ. Anat. Physiol. Paris, 4, 9.
- Chaves, P. R. 1912. «Notes sur l'ergastoplasme,» Bull. Soc. Port. Sc. Nat., 6.
- 1915. «Sôbre a célula serosa pancreática (ergastoplasma, condrioma, paranúcleos),» Arch. Anat. e Anthrop., 4, 1-131.
- 1918. «Sur l'évolution du chondriome de la cellule pancreatique depuis la naissance jusqu'à l'âge adulte, chez de Lapin,» Bull. Soc. Port. Sc. Nat., 8.
- 1920. «Quelques observations sur la cellule hépatique du Herisson,» Bull. Soc. Port. Sc. Nat., 8.
- 1921. «Quelques observations sur l'évolution cytogénétique du pancreas du Herisson,» Bull. Soc. Port. Sc. Nat., 8.
- 1923. «L'évolution de la cellule hépatique chez le Chat,» C. R. Soc. Biol., 89, 597.
- Ciaccio, C. 1925. «Rilievo riguardante alcune ricerche del Prof. V. Diamare sui grassi e lipoidi,» Riv. di Biol., 7, 21-38, res. in Bot. Abst., 45, 696.
- Clautriaux, G. 1900. «La digestion dans les urnes de Nepenthes,» Mém. cour. Ac. Roy. Belgique, Bruxelles, 1900.
- Clement, H. 1915. «Népenthes et digestion,» Ann. Soc. Linn. de Lyon, 62, 11-14.
- Cohn, 1850. «Ueber Aldrovanda vesiculosa Monti,» Flora, 1850, 613.
- 1875. «Ueber die Funktion der Blasen von Aldrovanda und Utricularia,» Cohn's Beitr. zur Biologie der Pflanzen, I, 91.
- Correns, C. 1896. «Zur Physiologie von Drosera rotundifolia,» Bot. Zeit., 54, 21-26.
- Couvreur, 1900. «À propos des résultats contradictoires de M. R. Dubois et de M. Vines sur la prétendue digestion chez les Nepenthes,» C. R. Ac. Sc. Paris, 1900.
- 1901. «À propos des résultats contradictoires de M. R. Dubois et de M. Vines sur la prétendue digestion chez les urnes de Nepenthes,» Ann. Soc. Linn. de Lyon, 1901.
- Cowdry, N. H. 1920. «Experimental studies on mitochondria in plant cells,» Biol. Bull. 39, 188-200, res. in Bot. Abst., 8, 258.



- Cowdry, E. V., and Olitsky, P. K. 1922. «Differences between mitochondria and bacteria.» *Exp. Med.* **36**, 521-533.
- Crüger, 1921. «Untersuchungen über Mesekret und Autoplastensekret.» *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, **39**, 175-178.
- Curtis, 1834. «Enumeration of plants growing spontaneously around Wilmington, North Carolina.» *Boston Journ. Nat. Hist.*, **1**, (cit. por Goebel).
- Dangeard, P. 1920. «Sur l'évolution du système vacuolaire chez les Gymnospermes.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 474-477.
- 1921. «L'évolution des grains d'aleurone en vacuoles ordinaires et la formation des tannins.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **172**, 995-997.
- 1922 a. «Sur l'origine des vacuoles et de l'anthocyane dans les feuilles du Rosier.» *Bull. Soc. Bot. de France*, **69**, 112-118.
- 1922 b. «Sur l'origine des vacuoles aux dépens de l'aleurone pendant la germination des Graminées.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **174**, 319-321.
- 1923 a. «Le vacuome dans les grains de pollen des Gymnospermes.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **176**, 915-917.
- 1923 b. «Remarques sur l'état du cytoplasme observé *in vivo* dans l'albumen d'une graine de Ricin à l'état de vie ralentie.» *Bull. Soc. Bot. de France*, **70**, 895-898.
- 1923 c. «Recherches sur l'appareil vacuolaire dans les végétaux.» *Le Botaniste*, xv<sup>e</sup> Sér., I, 1-267.
- 1923 d. «Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les Péridiniens marins.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **177**, 978-980.
- 1925 a. «Plastes et cytosomes chez le *Fontinalis antipyretica*.» *Bull. Soc. Bot. de France*, **72**, 5-9.
- 1925 b. «Observations cytologiques sur les poils foliaires à forme de paraphyses des *Polytrics*.» *Bull. Soc. Bot. de France*, **72**, 125-130.
- Dangeard, P. A. 1916 a. «La métachromatine chez les Algues et les Champignons.» *Bull. Soc. Bot. de France*, **63**, 97-100.
- 1916 b. «La métachromatine chez les Mucorinées.» *Bull. Soc. Myc. France*, **32**.
- 1920 a. «Plastidome, vacuome et sphérome dans *Selaginella Kraussiana*.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 301-306.
- 1920 b. «La structure de la cellule végétale et son métabolisme.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 709-714.
- 1920 c. «Vacuome, plastidome et sphérome dans l'*Asparagus verticillatus*.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **171**, 69-74.
- 1920 d. «Sur la métachromatine et les composés tanniques des vacuoles.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **171**, 1016-1019.
- 1921 a. «Sur la nature du sphérome dans la cellule végétale.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **173**, 1038-1041.
- 1921 b. «La structure de la cellule végétale dans ses rapports avec la théorie du chondriome.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **173**, 120-123.
- 1922 a. «Sur la structure de la cellule chez les Iris.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **175**, 7-12.
- 1922 b. «Recherches sur la structure de la cellule dans les Iris.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **174**, 1653-1659.
- 1924. «Sur la reproduction sexuelle chez le *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire.» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **178**, 267-271.



- Dangeard, P. A. et Dangeard, P. 1924. «Recherches sur le vacuome des algues inférieures,» C. R. Ac. Sc. Paris, 478, 1038-1042.
- Dangeard, P. A. et Tsang, K. C. 1926. «Recherches sur les formations cellulaires contenues dans le cytoplasme des Péronosporées,» C. R. Ac. Sc. Paris, 482, 1256.
- Darwin, C. 1875. «Insectivorous plants,» London, 1875.
- Darwin, Fr. 1876. «The process of aggregation in the tentacles of *Drosera rotundifolia*,» Quart. Journ. Micr. Sc., 16, 309.
- 1877. «On the protrusion of protoplasmic filaments from glandular hairs on the leaves of the common teasel (*Dipsacus sylvestris*),» Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., 17, 169.
- 1878. «Experiments on the nutrition of *Drosera rotundifolia*,» Journ. Linn. Soc. Bot., 17.
- De Candolle, Aug. P. 1832. «Physiologie végétale,» T. II, 868, Paris, 1832.
- De Candolle, Cas. 1876. «Sur la structure et les mouvements des feuilles du *Dionaea muscipula*,» Arch. des Sc. Phys. et Nat., 55.
- Dehorne, A. 1925. «Indications sur le linome de quelques catégories cellulaires,» C. R. Ac. Sc. Paris, 481, 528-529.
- De Fries, 1886. «Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*,» Leipzig, 1886.
- Delpino, F. 1871. «Sulle piante à Bicchieri,» Nuovo Giornale Bot. Italiano, 3, 174.
- De Vries, H. 1886. «Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*,» Bot. Zeit., 44.
- Dewèvre, A. 1895. «Recherches physiologiques et anatomiques sur le *Drosophyllum lusitanicum*,» Ann. Sc. Nat. (Bot.), 8.° sér., 1, 19-66.
- Diamare, V. 1925. «Riposta all rilievo del Prof. Ciaccio in riguardo a mie ricerche sui grassi e lipoidi,» Riv. di Biol., 7, 158-166, res. in Bot. Abst., 45, 696.
- Diels, L. 1906. «Droseraceae,» in Engler, Pflanzenreich.
- Dieterle, H. 1922. «Ueber *Drosera binata*,» Arch. d. Pharmazie, 260, 45-48, res. in Bot. Centbl., 44, 14.
- Dikson, 1883 a. «On the structure of the pitcher in the seedling of *Nepenthes*, as compared with that in the adult plant,» Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 1883.
- 1883 b. «Morphology of the pitcher of *Cephalotus follicularis*,» Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 14, 172.
- Drew, A. H. 1920. «Preliminary tests on the homologue of the Golgi apparatus in plants,» Journ. Roy. Micr. Soc. London, 1920, 295-297.
- Drude, O. 1881. «Die insektenfressenden Pflanzen,» in Schenk, «Handbuch der Botanik,» 1881.
- Dubois, R. 1890. «Sur le prétendu pouvoir digestif du liquide de l'urne des *Nepenthes*,» C. R. Ac. Sc. Paris, 411.
- 1898. «Absence de zymase digestive des albinoïdes chez le *Drosera longifolia*,» Ann. Soc. Linn. de Lyon, 1898.
- 1903. «Sur l'absence de zymases peptiques dans les urnes des *Nepenthes*; réponse à M. Clautriaux,» C. R. Soc. Biol., 55, 232.
- 1917. «La légende des plantes carnivores et le mode d'alimentation des *Ti-landsia*,» Ann. Soc. Linn. de Lyon, 64.
- 1920. «La question des plantes carnivores et les *Fleurs de l'air*,» La Science et la Vie, Juillet, 1920, (cit. par França, 21).



- Dubreuil, G. 1911 a. «Les mitochondries des cellules adipeuses,» C. R. Soc. Biol., 1911.  
 — 1911 b. «Transformation directe des mitochondries et des chondriocontes en graisse dans les cellules adipeuses,» C. R. Soc. Biol., 1911.
- Duchartre, 1890. «Remarques sur les plantes dites carnivores,» Journ. Soc. nat. hortie. de France, 1890, 582.
- Duesberg, J. 1909. «Ueber Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo,» Verh. Anat. Ges. Giessen., (cit. por Chaves, 15).  
 — 1910 a. «Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires,» Anat. Anz., 35.  
 — 1910 b. «Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans l'oogenèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées,» Arch. f. Zellf., 4.  
 — 1912. «Plastosomen, Apparato reticolare interno, und Chromidialapparat,» Ergebn. Anat. Entwickl., 1912, (cit. por Chaves, 15).
- Duesberg, J. et Hoven, H. 1910. «Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales,» Anat. Anz., 36.
- Dufrenoy, J. 1926. «La cytologie du *Blepharospora cambivora* Petri,» C. R. Soc. Biol., 94, 997-999.
- Eichler, 1881. «Ueber die Schlauchblätter von *Cephalotus follicularis*,» Jahrb. d. bot. Gartens in Berlin, 4, 193-197.
- Ellis, J. 1768. «De *Dionaea muscipula*; epistola ad cl. Car. a Linné, (traduzido e publicado em alemão por Daniel Schreber, Erlangen, 1771).
- Emberger, L. 1920 a. «Évolution du chondriome chez les cryptogames vasculaires,» C. R. Ac. Sc. Paris, 170, 282-284.  
 — 1920 b. «Évolution du chondriome dans la formation du sporange chez les Fougères,» C. R. Ac. Sc. Paris, 170, 469-471.  
 — 1920 c. «Étude cytologique de la Sélaginelle,» C. R. Ac. Sc. Paris, 171, 263-266.  
 — 1920 d. «Étude cytologique des organes sexuels des Fougères,» C. R. Ac. Sc. Paris, 171, 735-737.  
 — 1923 a. «Sur le système vacuolaire des Sélaginelles,» C. R. Soc. Biol., 88, 218-219.  
 — 1923 b. «Remarque sur la cytologie des Sélaginelles,» C. R. Soc. Biol., 88, 225-226.  
 — 1925 a. «Le chondriome des végétaux,» C. R. Ac. Sc. Paris, 181, 226-228.  
 — 1925 b. «Sur la réversion des plastes chez les végétaux,» C. R. Ac. Sc. Paris, 181, 879-880.
- Faivre, 1876. «Recherches sur la structure, le mode de formation et sur quelques points relatifs aux fonctions des urnes chez le *Nepenthes distillatoria* (L.),» Mém. de l'Acad. des Sc. de Lyon, 22.
- Fano, C. da, 1925. «Méthodes pour la démonstration de l'appareil interne de Golgi,» Bull. d'Hist., 2, 216-228.
- Fauré-Fremier, 1910. «La continuité des mitochondries à travers les générations cellulaires et le rôle de ces éléments,» Anat. Anz., 36.
- Fauré-Fremier, Mayer et Schaeffer, 1909 a. «Sur les réactions chimiques des mitochondries,» C. R. Soc. Biol., 1909, 769.  
 — 1909 b. «Sur la constitution et le rôle des mitochondries,» C. R. Soc. Biol., 1909, 921.  
 — 1910. «Sur la microchimie des corps gras. Application à l'étude des mitochondries,» Arch. Anat. Micr., 12, 19.



- Fenner, C. A.**, 1904. «Beiträge zur Kenntniss der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblättern und Drüsen einiger Insektivoren,» *Flora*, **93**.
- Fischer, R. H.** 1903. «Ueber Enzymwirkung und Gärung,» *Sep. Apdr. a. d. Sitzungsber. d. Niederrheinischen Ges. für Natur- und Heilkunde*, Bonn, 1903.
- Forenbacher, A.** 1912. «Die Chondriosomen als Chromatophorenbildner,» *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, **29**, 640-660.
- França, C.** 1921. «Recherches sur le *Drosophyllum lusitanicum* Link. et remarques sur les plantes carnivores,» *Arch. port. Sc. Biol.*, **4**, 1-30.
- 1922 a. «Recherches sur les plantes carnivores. II. *Utricularia vulgaris*,» *Bol. Soc. Broteriana*, **1**, 11-37.
- 1922 b. «La question des plantes carnivores dans le passé et dans le présent. III,» *Bol. Soc. Broteriana*, **4**, 38-57.
- 1924. «Plantes carnivores,» *Riv. di Biol.*, **6**.
- 1925 a. «Relações entre a fitopatologia e a patologia humana,» *Bol. Soc. Broteriana*, **3**, 196-215.
- 1925 b. «Recherches sur les plantes carnivores. IV. *Aldrovandia vesiculosa*, L.,» *Bol. Soc. Broteriana*, **3**, 216-234.
- Fraustadt**, 1876. «Anatomie der vegetativen Organe von *Dionaea muscipula* Ell.,» *Cohn, Beitr. zur Biologie*, **2**, heft 1.
- Friedrichs, G.** 1922. «Die Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen bei *Elodea canadensis*,» *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **64**, 430-455, res. in *Bot. Centralb.*, **144**, 226.
- Fromann**, 1884. «Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reactionen thierischer und pflanzlicher Zellen,» *Jenaische Zeit.*, **17**, 1.
- Galeotti, G.** 1895. «Ueber die Granulationen in den Zellen,» *Intern. Monatsschr. Anat. Phys.*, **12**, 440.
- Gardiner**, 1883. «On the changes in the gland cells of *Dionaea muscipula* during secretion,» *Proc. Roy. Soc. London*, **36**, 180.
- 1885. «On the phenomena accompanying stimulation of the gland cells in the tentacles of *Drosera dichotoma*,» *Proc. Roy. Soc. London*, 1885, 225.
- Garnier, Ch.** 1899. «Les filaments basaux des cellules glandulaires,» *Bibliog. Anat.*, **5**.
- 1900. «Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses,» *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, **36**, 22.
- Gatenby, J. B.** 1919. «Identification of intracellular structures,» *Journ. Roy. Microsc. Soc. London*, **2**, 93-119.
- Gatenby, J. B. and Woodger, J. H.** 1920. «On the relation between the formation of yolk and the mitochondria and Golgi apparatus during oogenesis,» *Journ. Roy. Microsc. Soc. London*, 1920, 129-156.
- Geddes, Patrick**, 1893. «Chapters in Modern Botany,» London, 1893.
- Goebel, K.** 1889. «Ueber die Jugendformen der Pflanzen und den Aufbau von *Utricularia*,» *Flora*, 1789, (cit. per Kamienski, 97).
- 1890. «*Utricularia*, morphologische und biologische Studien,» *Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg*, **9**, 41.
- 1889-1893. «Pflanzenbiologische Schilderungen,» Marburg, 1889-1893.
- Gorup und Will, E.** 1876. «Fortgesetzte Beobachtungen über peptonbildende Fermente im Pflanzenreich,» *Ber. d. deutsch. chem. Ges.*, **9**, 673. (Goebel cita



- ête mesmo trabalho publicado no «Sitz-Ber. der physik.-med. Societät in Erlangen»).
- Grasse**, P. P. 1925. «Vacuome et appareil de Golgi des Euglènes,» C. R. Ac. Sc. Paris, 181, 482-484.
- Grüss**, 1893. «Ueber den Eintritt von Diastase in das Endosperm,» Ber. d. deutsch. bot. Ges., 11, 286.
- 1894. «Ueber die Einwirkung der Diastase auf Reservecellulose,» Ber. d. deutsch. bot. Ges., 12, 60.
- 1897. «Ueber die Secretion des Schildschens,» Jahrb. wiss. Bot., 30, 645.
- 1899. «Beiträge zur Enzymologie,» Festschrift für Schwendener, 1899.
- 1902. «Ueber den Umsatz der Kohlenhydrate bei der Keimung der Dattel,» Ber. d. deutsch. bot. Ges. 20, 36.
- Guilliermond**, A. 1911 a. «Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élaboration de l'amidon dans le tubercule de pomme de terre,» C. R. Ac. Sc. Paris, 153, 1492.
- 1911 b. «Sur les leucoplastes de *Phajus grandifolius* et leur identification avec les mitochondries,» C. R. Ac. Sc. Paris, 153, 290.
- 1912 a. «Mitochondries et plastes végétaux,» C. R. Soc. Biol., 73, 7.
- 1912 b. «Sur les mitochondries des organes sexuelles des végétaux,» C. R. Ac. Sc. Paris, 154, 888.
- 1912 c. Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes végétaux (leuco, chloro, et chromoplastes). Contribution à l'étude des mitochondries chez les végétaux,» Arch. Anat. Micr., 14.
- 1912 d. «Sur le mode de formation des chloroleucites dans les bourgeons des plantes adultes,» C. R. Soc. Biol., 72, 459.
- 1912 e. «Quelques remarques nouvelles sur le mode de formation de l'amidon dans la cellule végétale,» C. R. Soc. Biol., 72, 276.
- 1913 a. «Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des champignons,» C. R. Ac. Sc. Paris, 157, 63-65.
- 1913 b. «Nouvelles observations sur le chondriome des champignons,» C. R. Ac. Sc. Paris, 156, 1781-1784.
- 1913 c. «Sur les mitochondries des champignons,» C. R. Soc. Biol., 74, 618.
- 1913 d. «Sur l'étude vitale du chondriome de l'épiderme des pétales d'*Irís germanica* et de son évolution en leuco et chromoplastes,» C. R. Soc. Biol., 74, 1280.
- 1913 e. «Quelques remarques nouvelles sur la formation des pigments anthocyaniques au sein des mitochondries. (A propos d'une note récente de M. Pensa),» C. R. Soc. Biol., 75, 478.
- 1913 f. «Les progrès de la cytologie des champignons,» Progr. rei bot., 4, 389-542.
- 1914. «Bemerkungen über die mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plastiden. Eine Antwort auf einige Einwürfe,» Ber. d. deutsch. bot. Ges., 32, 282-301, res. in Bot. Centralb., 128, 82.
- 1919 a. «Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastes et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. Contribution à l'étude physiologique de la cellule,» Rev. Gen. Bot., 31, 372-413, 446-508, 532-603, 635-670.
- 1919 b. «Sur le chondriome et les formations ergastoplasmiques du sac embryonnaire des Liliacées,» C. R. Ac. Sc. Paris, 169, 300-303.



- Guillhermond, A.** 1920 *a.* « Observations cytologiques sur le cytoplasme d'un Saprolegnia, » *La Cellule*, 30, 357-378.
- 1920 *b.* « Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 170, 194-197.
- 1920 *c.* « Sur les éléments figurés du cytoplasme, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 170, 612-615.
- 1920 *d.* « Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 170, 1003-1006.
- 1920 *e.* « Sur la structure de la cellule végétale, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 170, 1515-1518.
- 1920 *f.* « Nouvelles observations cytologiques sur Saprolegnia, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 171, 266-268.
- 1920 *g.* « Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire dans les végétaux, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 171, 1071-1074.
- 1920 *h.* « Sur la métachromatine des champignons, » *C. R. Soc. Biol.*, 83, 259-263.
- 1920 *i.* « Observation vitale du chondriome des champignons, » *C. R. Soc. Biol.*, 83, 404-408.
- 1920 *j.* « Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries, » *C. R. Soc. Biol.*, 83, 408-411.
- 1920 *k.* « Sur l'origine des vacuoles dans les cellules de quelques racines, » *C. R. Soc. Biol.*, 83, 411-414.
- 1921 *a.* « Les constituants morphologiques du cytoplasme, » *Bull. Biol. France et Belgique*, 54, 465-512.
- 1921 *b.* « La constitution morphologique du cytoplasme dans la cellule végétale, » *Rev. Gén. Sc. Pures et Appl.*, 32, 133-140.
- 1921 *c.* « À propos de la constitution morphologique du cytoplasme, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 172, 121-124.
- 1921 *d.* « Sur les microsomes et les formations lipoïdes de la cellule végétale, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 172, 1676-1678.
- 1921 *e.* « Nouvelles observations sur l'origine des plastides dans les Phanérogames, » *Rev. Gen. Bot.*, 33, 401-419, 449-470.
- 1921 *f.* « Observations cytologiques sur le bourgeon d'*Elodea canadensis*, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 173, 331-333.
- 1921 *g.* « Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les végétaux : chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoïdes, » *Arch. de Biol.*, 31, 1-82.
- 1922 *a.* « Nouvelles observations cytologiques sur les Saprolegniacées, » *La Cellule*, 32, 429-454.
- 1922 *b.* « Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 174, 692-694.
- 1922 *c.* « Remarques sur la formation des chloroplastes dans le bourgeon de l'*Elodea canadensis*, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 175, 283-286.
- 1922 *d.* « Observation cytologique sur un *Leptomit* et en particulier sur le mode de formation et la germination des zoospores, » *C. R. Ac. Sc. Paris*, 175, 377-379.
- 1923 *a.* « Quelques remarques nouvelles sur la structure des Levures, » *C. R. Soc. Biol.*, 88, 517-520.
- 1923 *b.* « Sur la coloration vitale des chondriosomes, » *C. R. Soc. Biol.*, 89, 527-529



- Guilliermond, A.** 1923 c. «Nouvelles observations sur l'évolution du chondriome dans le sac embryonnaire des Liliacées,» C. R. Ac. Sc. Paris, 177, 1138-1140
- 1924. «Recherches sur l'évolution du chondriome pendant le développement du sac embryonnaire et des cellules mères des grains de pollen dans les Liliacées et sur la signification des formations ergastoplasmiques,» Ann. Sc. Nat. Bot. 10<sup>e</sup> Sér., 6, 1-52.
- 1925 a. «À propos de la structure des Cyanophycées,» C. R. Soc. Biol., 93, 1504.
- 1925 b. «Le vacuome dans la cellule végétale,» Bull. d'Hist., 2, 141-158.
- 1925 c. «Sur l'instabilité de formes et la permanence des mitochondries,» C. R. Ac. Sc. Paris, 180, 221-223.
- 1925 d. «Nouvelles observations sur la structure des Cyanophycées,» C. R. Ac. Sc. Paris, 180, 951.
- 1926 a. «Sur les relations du système vacuolaire avec l'appareil réticulaire de Golgi dans les végétaux,» C. R. Ac. Sc. Paris, 182, 485.
- 1926 b. «Sur l'action des méthodes à impregnation argentique sur les cellules végétales et sur les relations du vacuome et de l'appareil de Golgi,» C. R. Ac. Sc. Paris, 182, 714.
- 1926 c. «Appareil de Golgi et canalicules de Holmgren dans la plantule de Pois; leur assimilation aux grains d'aleurone et au vacuome,» C. R. Soc. Biol., 94, 993-996.
- 1926 d. «Sur l'action des méthodes à imprégnation osmique sur les cellules végétales. Nouvelle contribution à l'étude de l'appareil de Golgi,» C. R. Soc. Biol., 95, 442-445.
- Guilliermond, A. et Mangenot, G.** 1923. «Observations cytologiques sur le mode de formation des essences,» C. R. Ac. Sc. Paris, 177, 600-603.
- Guyon, L.** 1924. «Le chondriome des cellules adipeuses,» C. R. Soc. Biol., 90, 1324-1326.
- Haberlandt, G.** 1887. «Ueber die Beziehung zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen,» Jena, 1887.
- 1909. «Die Sinnesorgane der Pflanzen,» in «Physiologischen Pflanzenanatomie».
- Hansteen, 1894.** «Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen,» Flora, 79, 419.
- Harper, R. A.** 1919. «The structure of protoplasma,» Amer. Journ. Bot., 6, 273-300, res. in Bot. Abst., 3, 280.
- Hirschler, J.** 1924. «Sur une méthode de noircissement de l'appareil de Golgi,» C. R. Soc. Biol., 90, 893.
- Holmgren, E.** 1902. «Einige Worte über das *Trophospongium* verschiedener Zellarten,» Anat. Anz., 20.
- Hooker, H.** 1859. «On the origin and development of the pitcher of *Nepenthes*, with an account of some new Borean plants of the genus,» Trans. of the Linn. Soc. London, 22, 137.
- 1874. «Carnivorous plants,» Adress to the department of Zoology and Botany of the British Association, Belfast, August 21<sup>th</sup>.
- 1916. «Physiological observations on *Drosera rotundifolia*,» Bul. Torrey Bot. Club., 43, 14.



- Hosselet, C.** 1925. «Les oenocytes de *Culex annulatus* et l'étude de leur chondriome au cours de la sécrétion,» C. R. Ac. Sc. Paris, **180**, 399-401.
- Hovelacque**, 1888. «Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées et Utriculariées,» (cit. par Kamienski, 97).
- Hoven, H.** 1910. «Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriosome dans la sécrétion,» Anat. Anz., **37**.
- 1911. «Du rôle du chondriosome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire,» Anat. Anz., **39**.
- 1912. «Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires,» Arch. f., Zellf., **8**.
- Huie, L.** 1896. «Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by feeding with Eggalbumen,» Quart. Journ. Microsc. Sc., **39**, 387.
- 1898. «Changes in the gland-cells of *Drosera* produced by various food-materials,» Ann. of Bot., **12**.
- 1899. «Further study of cytological changes produced in *Drosera*,» Quart. Journ. Microsc. Sc., **42**, 203.
- Huie, L. und Mann, G.** 1898. «Veränderungen in *Drosera rotundifolia* nach Fütterung mit Hühner-Eiweiss,» Verh. Anat. Gess. Kiel, 1898.
- Jonesco, St.** 1922. «Recherches sur le rôle physiologique des anthocyanes,» Ann. Sc. Nat. Bot., 10 Ser.<sup>o</sup>, **4**, 301-404.
- Jost, L.** 1907. «Lectures on Plant Physiology,» London, 1907.
- Joyet-Lavergne, Ph.** 1925. «Sur l'appareil de Golgi des sporozoïtes de Grégarines,» C. R. Soc. Biol., **92**, 1185-1188.
- 1926. «Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de Golgi des Grégarines,» C. R. Soc. Biol., **94**, 830-832.
- Kamienski, F.** 1877. «Vergleichende Untersuchungen über Utriculariaceae,» Bot. Zeit., 1877.
- 1890. «Recherches sur la famille des Lentibulariées,» Odessaer Naturf. Gess., 1890.
- 1897. «Lentibulariaceae,» in Engler «Pflanzenfamilien».
- Karpova, L.** 1925. «Beobachtungen über den Apparat Golgi (Nebenkernel) in den Samenzellen von *Helix pomatia*,» Zeitschr. wiss. Biol., Abt. B, Zeitschr. Zellforsch. u. Mikrosk. Anat., **2**, 495-514, res. in Bot. Abst., **15**, 512.
- Kerner von Marilann, A.** 1890. «Pflanzenleben,» Leipzig, 1890, T. 1, 111.
- Kerner von Marilann, A. und Wettstein von Westersheim, R.** 1886. «Die Rhizopodoiden Verdauungsorgane thierfangender Pflanzen,» Sitzb. der kais. Akad. der Wissensch., **93**.
- Kholodnyi, N. G.** 1922. «Metamorphosis of the plastids in the hairs of submerged leaves,» Journ. Russian Bot. Soc., **7**, 153-160, res. in Bot. Abst., **15**, 54.
- King, S. D. and Gatenby, J. B.** 1923. «The Golgi bodies of a Coccidian,» Quart. Journ. Microsc. Sc., **67**, 381-389, res. in Bot. Abst., **13**, 1147.
- Klebs**, 1888. «Beiträge zur Physiologie des Pflanzenzelle,» Unters. a. d. Inst. zu Tübingen, **2**, 489.
- Klein, J.** 1887. «*Pinguicula alpina* als insektenfressende Pflanze und in anatomischer Beziehung,» Cohn, Beitr. zur Biologie, **3**, heft 2.
- Korthals**, 1839-1842. «*Nepenthes*,» Verhandelingen over de natuurlijke Geschiedenis der nederlandsche Bezittingen. Leiden.



- Kozłowski**, 1922. « Critique de l'hypothèse des chondriosomes, » *Rev. Gén. Bot.*, 34, 641-658.
- Krjatchenko**, D. 1925. « De l'activité des chondriosomes pendant le développement des grains de pollen et des cellules nourricières du pollen dans *Lilium croceum* Chaix, » *Rev. Gén. Bot.*, 37, 193-211.
- Kurtz**, F. 1876. « Anatomischen Untersuchung des *Dionaea-Blattes*, » Leipzig, 1876.  
— 1878. « Zur Kenntniss der *Darlingtonia californica*, » *Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg*, 20.
- Labbé**, 1904. « Du rôle des microorganismes dans les phénomènes de la digestion observés chez *Drosera rotundifolia* L. » (thèse de l'Univ. de Paris, Pharmacie).
- Laguesse**, E. 1911. « Ergastoplasme et chondriome, » *Bibl. Anat.*, 21.  
— 1912. « Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert Janus, » *C. R. Soc. Biol.*, 73.
- Laguesse**, E. et **Debeyre**, A. 1912. « Sur les formes des chondriosomes dans quelques glandes salivaires par le vert Janus, » *C. R. Soc. Biol.*, 73.  
— 1925. « A propos de chondriome et de grains de sécrétion, » *C. R. Soc. Biol.*, 92, 445-446.
- Lambling**, E. 1911. « Précis de Biochimie, » Paris, 1911.
- Lawson-Tait**, 1875. « Insectivorous plants, » *Nature*, 12, 251.
- Levi**, G. 1912. « I condriosomi nelle cellule secernenti, » *Anat. Anz.*, 42.  
— 1922. « Condriosomi e Simbionti, » *Monit. zool. ital.*, 33, 99-118, res. in *Bot. Centralb.*, 144, 385.
- Lewitzky**, G. 1910. « Ueber die Chondriosomen in Pflanzlichenzellen, » *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 38.  
— 1912 a. « Vergleichende Untersuchungen über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen, » *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 29, 685-696, res. in *Bot. Centralb.*, 120, 481.  
— 1912 b. « Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea canadensis* Rich., » *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 29, 697-703, res. in *Bot. Centralb.*, 120, 482.
- Ludford**, R. J. 1925. « Some modifications of the osmic acid methods in cytological technique, » *Journ. Roy. Microsc. Soc. London*, 1925, 31-36, res. in *Bot. Abst.*, 45, 513.
- Ludwig**, F. 1895. « Biologie der Pflanzen, » Stuttgart, 1895.
- Lundegardh**, 1910. « Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen: Ueber Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia faba*, » *Jahrb. wiss. Bot.*, 48, (cit. par Chaves, 15).
- Lützelburg**, Ph. von, 1910. « Beiträge zur Kenntnis der Utricularien, » *Flora*, 100, 145-212, res. in *Bot. Centralb.*, 113, 516.
- Macbride**, 1902. « On the power of *Sarracenia adunca* to entrap insects, » *Trans. Linn. Soc. London*, 42, (cit. par Goebel).
- Macfarlane**, J. M. 1885-1886. « Pitchered insectivorous plants, » *Pharmaceutical Journal*, 46.  
— 1892. « Contributions to the history of *Dionaea muscipula* Ellis, » *Contrib. from the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania*, 1, 7-44, res. in *Bot. Centralb.*, 54, 207.  
— 1901. « Current problems in plant cytology, » *Contrib. from the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania*, 2, n.º 2, 183.



- Macfarlane, J. M.** 1908. «Sarraceniaceae,» in Engler «Pflanzenreich».
- Mae Millan, C.** 1892. «A probable new category of carnivorous plants,» *Bot. Gaz.*, **17**, 381, res. in *Bot. Centralb.*, **53**, 322.
- Mammelli, E.** 1914. «Ricerche biologische fisiologiche et anatomiche sulla *Martinea proboscidea* Glox.,» *Atti della Soc. ital. per il progresso della Scienza*, **7**, 941-944.
- Mangenot, G.** 1920 *a.* «Sur le chondriome et les plastes dans l'anthéridie des *Fucacées*,» *C. R. Soc. Biol.*, **83**, 275-276.
- 1920 *b.* «Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les *Fucacées*,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 63-65.
- 1920 *c.* «Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les *Fucacées*,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 200-201.
- 1920 *d.* «À propos du chondriome des *Vaucheria*,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 1458-1459.
- 1920 *e.* «Sur l'évolution des chromatophores et le chondriome chez les *Floridées*,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **170**, 1595-1598.
- 1921. «Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues,» *Arch. Morph. Gén. et Expér.*, **9**, 1-340.
- 1923. «Notes sur la cytologie des *Laminaires*,» *C. R. Soc. Biol.*, **88**, 522-523.
- 1925. «Sur le mode de formation des grains d'amidon dans les lactificères des *Euphorbiacées*,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, **180**, 157-160.
- Mangenot, G. et Emberger, L.** 1920. «Sur les mitochondries dans les cellules animales et végétales,» *C. R. Soc. Biol.*, **83**, 418-420.
- Mascre, M.** 1922. «Sur les *cellules à ferment* des *Primula* et sur la formation des pigments anthocyaniques,» *Bull. Soc. Bot. France*, **69**, 325-330.
- Matheus,** 1899. «The changes in the structure of the pancreas cell,» *Journ. Morph.*, **15**, (Supplement), 171.
- Maury,** 1887. «Note sur l'ascidie du *Cephalotus follicularis* La. Bill.,» *Bull. Soc. Bot. France*, 1887.
- Maximow,** 1913. «Ueber Chondriosomen in lebenden Pflanzenzellen,» *Anat. Anz.*, **43**.
- Mayer, Rathery et Schaeffer,** 1910 *a.* «Sur l'aspect et les variations des granulations ou mitochondries de la cellule hépatique,» *C. R. Soc. Biol.*, 1910.
- 1910 *b.* «Sur les propriétés des granulations ou mitochondries de la cellule hépatique normale,» *C. R. Soc. Biol.*, 1910.
- 1910 *c.* «Réactions des cellules hépatiques à diverses substances organiques,» *C. R. Soc. Biol.*, 1910.
- 1912. «Sur le protoplasme de la cellule hépatique,» *C. R. Soc. Biol.*, 1912.
- 1913. «Valeur de quelques méthodes histologiques pour la fixation des corps gras,» *C. R. Soc. Biol.*, 1913.
- 1914. «Les granulations ou mitochondries de la cellule hépatique,» *Journ. Physiol. et Pathol. Gén.*, **16**.
- Mayer et Schaeffer,** 1913. «Une hypothèse de travail sur le rôle physiologique des mitochondries,» *C. R. Soc. Biol.*, 1913.
- Maziarski, S.** 1910. «Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires,» *Arch. f. Zellf.*, **4**.
- Merl, E. M.** 1922. «Biologische Studien über die *Utriculariablase*,» *Flora*, **115**, 59-74 res. in *Bot. Centralb.*, **1**, 294.



- Meves**, F. 1904. «Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen,» Ber. d. deutsch. bot. Ges., 22.
- Meyer**, A. und **Dewèvre**, A. 1894. «Ueber *Drosophyllum lusitanicum*,» Bot. Centralb., 60, 33-41.
- Mirande**, M. 1919. «Sur la formation cytologique de l'amidon et de l'huile dans l'oogone des Chara,» C. R. Ac. Sc. Paris, 168, 528-529.
- 1923 a. «Sur la nature de la sécrétion des stérinoplastes du lis blanc,» C. R. Ac. Sc. Paris, 176, 769-771.
- Mirande**, M. 1923 b. «Sur les organites élaborateurs particuliers (stérinoplastes) de l'épidermis des écailles de bulbes de lis blanc,» C. R. Ac. Sc. Paris, 176, 327-330.
- 1923 c. «Sur la nature protéolipoïdique des stérinoplastes du lis blanc,» C. R. Ac. Sc. Paris, 176, 596-598.
- Mohnike**, 1883. «Blicke auf das Pflanzen- und Thierleben in den niederländischen Malaienländern,» (cit. por Goebel, 91, 191).
- Morren**, E. 1875 a. «Note sur les procédés insecticides du *Drosera rotundifolia*,» 1875.
- 1875 b. «Observations sur les procédés insecticides des *Pinguicula*,» Bull. Acad. Roy. Belg., 1875.
- 1875 c. «La théorie des plantes carnivores et irritables,» Bull. Acad. Roy. Belg., 2.° Sér., 40.
- 1877. «Note sur le *Drosera binata*, sa structure et ses procédés insecticides,» Bull. Acad. Roy. Belg., 1877.
- Motte**, J. 1925 a. «Sur la cytologie des Mousses,» C. R. Ac. Sc. Paris, 181, 618-619.
- 1925 b. «Sur l'évolution cytologique de l'anthéridie des Mousses,» C. R. Ac. Sc. Paris, 181, 803-805.
- Mottier**, D. M. 1918. «Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts,» Ann. of Bot., 32, 191-214.
- Müller**, 1896. «Drüsenstudien, I,» Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat., 1896.
- 1898. «Drüsenstudien, II,» Zeitsch. f. wiss. Zool., 64.
- Munk**, H. 1876. «Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der *Dionaea muscipula*,» Leipzig, 1876.
- Nassonov**, D. 1918. «Recherches cytologiques sur les cellules végétales,» Arch. Russes Anat. Hist. et Embryol., 2, 95-127, res. in Bot. Abst., 14, 1158.
- 1923. «Das Golgische Binnennetz und seine Beziehungen zu der Sekretion. Untersuchungen über einige Amphibiendrüsen,» Arch. Mikrosk. Anat., 97, 136-180, res. in Bot. Abst., 43, 713.
- Neger**, F. W. 1913. «Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie),» Stuttgart, 1913.
- Nicolosi-Roneati**, F. 1910. «Formazioni mitocondriali negli elementi sessuali maschili dell'*Helleborus foetidus* L.,» Rend. Ac. Sc. fis. mat. Napoli, Ser. 3, 16, 109-119.
- 1911. «Mitocondri e Condriosomi nelle Cellule vegetali,» Bull. Soc. Bot. Ital., 1911, 94-96.
- 1912. «Contributo alla conoscenza cito-fisiologica delle glandule vegetali,» Bull. Soc. Bot. Ital., 1912, 186-193.
- Nieuwenhuis**, M. 1914. «Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien,» Recueil des Trav. Bot. Néerlandais, 41, 291-311.



- Nihoul, J. 1923. «Sur le chondriome du *Crinum capense*,» C. R. Soc. Biol., **88**, 295-297.
- Nitzschke, 1860 a. «Ueber die Reizbarkeit der Blätter von *Drosera rotundifolia*,» Bot. Zeit., 1860, 229.
- 1860 b. «Morphologie des Blattes von *Drosera rotundifolia*,» Bot. Zeit., 1861, n.° 21.
- 1861. «Anatomie der Sontentaubblätter,» Bot. Zeit., 1861, n.° 53.
- Noël, R. 1922. «Sur des phénomènes de condensation de corps gras à la surface des mitochondries,» C. R. Ac. Sc. Paris, **174**, 572-573.
- 1925. «À propos du rôle élaborateur du chondriome,» C. R. Soc. Biol., **92**, 1312-1314.
- Noël, R. et Manguenot, G. 1925. «Les fonctions élaboratrices du chondriome. Etat actuel de la question,» Bull. d'Hist., **2**, 302-316.
- Okuneff, N. 1923. «Studien über Zellveränderungen im Hungerzustande,» Arch. Mikrosk. Anat., **97**, 181-201, res. in Bot. Abst., **13**, 713.
- Orman, E. 1912. «Recherches sur les différenciations cytoplasmiques (Ergastoplasme et chondriosomes) dans les végétaux. Le sac embryonnaire des Liliacées,» La Cellule, 1912.
- Parat, M. et Painlevé, J. 1924 a. «Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de Golgi et de l'appareil de Holmgren,» C. R. Ac. Sc. Paris, **179**, 612-614.
- 1924 b. «Appareil réticulaire de Golgi, trophosponge de Holmgren et vacuome,» C. R. Ac. Sc. Paris, **179**, 844-846.
- 1925 a. «Rôle du vacuome (Appareil de Golgi) et du chondriome dans la formation des grains de sécrétion,» C. R. Soc. Biol., **92**, 65-67.
- 1925 b. «Observations vitales sur les «centrophormies» et certaines «centrakapseln». Polarisation du vacuome et du chondriome,» C. R. Soc. Biol., **92**, 250-251.
- 1925 c. «Vacuome, chondriome et grains de sécrétion,» C. R. Soc. Biol., **92**, 767-768.
- 1925 d. «Techniques relatives à la démonstration du vacuome et à sa comparaison avec l'appareil de Golgi,» C. R. Soc. Biol., **93**, 315-317.
- 1926. «L'appareil de Golgi des cellules génitales males d'*Helix* et des autres pulmonés,» C. R. Soc. Biol., **94**, 745-747.
- Parat, M. et Bergeot, P. 1925. «Sur le prétendu contenu lipoïdique de l'appareil de Golgi,» C. R. Soc. Biol., **92**, 868-870.
- Parat, M. et Bourdin, J. 1925. «Observations cytologiques sur l'épiderme d'embryons et d'alevins de Truite: vacuome et appareil de Golgi,» C. R. Soc. Biol., **93**, 317-319.
- Parat, M. et Gambier, E. 1926. «L'appareil de Golgi des cellules génitales males du Discoglosse et du Cobaye,» C. R. Soc. Biol., **94**, 748-749.
- Parat, M. et Godin, M. R. 1925. «Remarques cytologiques sur la constitution de la cellule cartilagineuse: chondriome, vacuome et appareil de Golgi,» C. R. Soc. Biol., **93**, 320-322.
- Partington, J. R. and Huntingford, D. B. 1921. «The reduction of osmic acid by lipoids,» Journ. Roy. Microsc. Soc. London, 1921, 15-19.
- Pensa, A. 1910. «Alcune formazione endocellulari dei vegetali,» Boll. Soc. Med-chir. di Pavia, 1910, 434-441, res. in Bot. Centralb., **120**, 246.



- Pensa, A.** 1914 *a.* «Condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali,» *Anat. Anz.*, 46.  
 — 1914 *b.* «Ancora a proposito di condriosomi e pigmento antocianico, etc.,» *Anat. Anz.*, 46.
- Penzig, O.** 1877. «Untersuchungen über *Drosophyllum lusitanicum*,» 1877.
- Perroncito, A.** 1910. «Contributo allo studio della biologia cellulare. — Mitochondri, cromidi e apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Il fenomeno della ditocinesi,» *Mem. R. Ac. Lincei, Ser. 4, 8*, 226-261, res. in *Bot. Centralb.*, 420, 246.
- Pfeffer, W.** 1877. «Ueber fleischfressende Pflanzen und die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt,» *Landwirtsch. Jahrbücher*, 1877.  
 — 1885. «Zur Kenntniss der Kontaktreize,» *Unters. a. d. Bot. Inst. z. Tübingen*, 1, 506, (cit. per Ricca, 10).
- Picado, 1912.** «Sur la nutrition chez les Bromeliacées epiphytes,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1912.
- Pirotta, R.** 1912. «Hanno le piante organi di senso?» *Att. Soc. ital. Progr. Sc.*, 5, 65-80.
- Pollicard, A.** 1909 *a.* «Sur la structure des mitochondries,» *C. R. Soc. Biol.*, 1909, 100.  
 — 1909 *b.* «I — Les formations filamenteuses de la cellule hépatique de la grenouille; modifications pendant la digestion,» *C. R. Soc. Biol.*, 1909, 352.  
 — 1909 *c.* «II — Sur certaines formations colorables par l'hématoxyline ferrique dans la cellule hépatique des mammifères,» *C. R. Soc. Biol.*, 1909, 465.
- Pollicard, A. et Mangenot, G.** 1922. «Action de la température sur le chondriome cellulaire,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 174, 645-647.
- Pollicard, A. et Mawas, J.** 1909. «Mitochondries et cils vibratiles,» *C. R. Soc. Biol.*, 1909, 35.
- Politis, J.** 1921 *a.* «Sur les corpuscules bruns de la brunissure de la vigne,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 172, 870-873.  
 — 1921 *b.* «Sur l'origine mitochondriale des pigments anthocyaniques dans les fruits,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 172, 1061-1063.  
 — 1921 *c.* «Du rôle du chondriome dans la formation des essences dans les plantes,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 173, 98-100.  
 — 1921 *d.* «Du rôle du chondriome dans la defense des organismes végétaux contre l'invasion du parasitisme,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 173, 421-423.  
 — 1923 *a.* «Sur l'origine mitochondriale des pigments anthocyaniques dans les fleurs et dans les feuilles,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 177, 137-138.  
 — 1923 *b.* «Sur la formation d'un glucoside (saponarine) au sein des mitochondries,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 177, 280-282.
- Popovici, H.** 1925. «Sur la formation des essences,» *C. R. Ac. Sc. Paris*, 181, 126-128.
- Prenant, 1910.** «Les mitochondries et l'ergastoplasme,» *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 46.  
 — 1913. «Sur l'origine mitochondriale des grains de pigment,» *C. R. Soc. Biol.*, 1913.
- Prenant, M.** 1923. «Études histologiques sur les peroxidases animales,» *Arch. Morph. Gén. et Exper.*, 21.
- Puriewitsch, 1898.** «Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter,» *Jahrb. wiss. Bot.*, 31.



- Rau, A. S. and Brambell, F. W. R. 1925. «Staining methods for the demonstration of the Golgi apparatus in fresh vertebrate and invertebrate material,» Journ. Roy. Microsc. Soc. London, 1925, 438-444, res. in Bot. Abst., 15, 697.
- Reed, H. S. 1904. «A study of the Enzymesecreting cells in the seedlings of Zea Mays and Phoenix dactylifera,» Ann. of Bot., 18.
- Rees und Will, 1875. «Einige Bemerkungen über fleischessende Pflanzen,» Bot. Zeit., 1875, 29.
- Regaud, 1902. «Sur les variations de chromaticité des noyaux dans les cellules à fonction sécrétoire,» C. R. Soc. Biol., 1902.
- 1908 a. «Sur les mitochondries des cellules ciliées du tube urinaire. Ont elles une relation avec la fonction motrice de ces cellules?,» C. R. Soc. Biol., 1908.
- 1908 b. «Variations des formations mitochondriales dans les tubes à cuticule striée du rein,» C. R. Soc. Biol., 1908.
- 1909 a. «Sur la signification physiologique du chondriome des cellules sexuelles et notamment des spermatozoïdes,» C. R. Soc. Biol., 1909.
- 1909 b. «Attribution aux formations mitochondriales de la fonction générale d'extraction et de fixation électives exercée par les cellules vivantes sur les substances dissoutes dans le milieu ambiant,» C. R. Soc. Biol., 1909, 919.
- 1909 c. «Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les Ophidiens et les Amphibiens),» C. R. Soc. Biol., 1909, 1034.
- 1911. «Les mitochondries organites du protoplasme considérées comme agents de la fonction éleclétique et pharmacopéique des cellules,» Rev. de Med., 1911.
- Regaud et Mawas, 1909 a. «Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les Mammifères,» C. R. Soc. Biol., 1909, 97.
- 1909 b. «Ergastoplasme et mitochondries dans les cellules de la glande sous-maxillaire de l'homme,» C. R. Soc. Biol., 1909, 461.
- Regaud et Policard, 1901. «Phénomènes sécrétoires, formations ergastoplasmiques, et participation du noyau à la sécrétion dans les cellules des corps jaunes chez le Hérisson,» C. R. Soc. Biol., 1901.
- 1913. «Sur la signification de la rétention du chrome par les tissus en technique histologique au point de vue des lipoïdes et des mitochondries: I—Fixation «morphologique» et fixation de «substances», II—Résultats et conclusions,» C. R. Soc. Biol., 1913.
- Regel, 1879. «Fütterungsversuche mit Drosera longifolia und Drosera rotundifolia L.,» (cit. por Goebel, 91, 207.) Gartenflora, 1879, 104.
- Ricca, U. 1910. «Movimenti d'irritazione delle piante,» Milano, 1910.
- Riker, A. J. 1921. «Chondriomes in Chara,» Bull. Torrey Bot. Club., 48, 141-148.
- Robinson, W. J. 1909. «Experiments upon Drosera rotundifolia as to its protein-digesting power,» Torreya, 9.
- Rosen, 1895. «Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen,» Cohn's Beiträge, 7, 225.
- Rosenberg, O. 1899. «Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia, L.,» Upsala, 1899.
- 1909. «Ueber den Bau des Ruhekerens,» Svensk. Bot. Tidskr., 3.
- Roth, 1782. «Von der Reizbarkeit des sog. Sonnentaus, Drosera rotundifolia und longifolia,» Beitr. zur Botanik. Teil I, n.° iv, 60-76, Bremen (cit. por Goebel, 91).



- Rudolph, K. 1912. «Das Chondriom der Pflanzenzelle,» Sitzunber. «Lotos», 60, 187-199. Res. in Bot. Centralb., 122, 274.
- Sablon, Leclerc du, 1911. «Traité de Physiologie végétale et agricole,» Paris, 1911.
- Sánchez y Sánchez, M. 1922. «Sur la nature et la fonction de l'appareil réticulaire de Golgi,» C. R. Ac. Sc. Paris, 175, 1439-1440.
- Schenk, 1881. «Handbuch der Botanik,» 1881.
- 1887. «Beiträge zur Kenntniss der Utriculariaceae,» Pringsheim's Jahrb., 1887.
- Schimper, A. J. W. 1882. «Notizen über Insektfressenden Pflanzen,» Bot. Zeit., 40.
- Schmid, G. 1912. «Beiträge zur Oekologie der insektivoren Pflanzen,» Flora, 104, 335-383.
- Schmidt, E. W. 1912 a. «Pflanzliche Mitochondrien,» Progr. rei bot., 4, 163-181.
- 1912 b. «Neuere Arbeiten über Pflanzliche Mitochondrien,» Ztschr. f. Bot., 4, 707-713, res. in Bot. Centralb., 122, 233.
- Schmorl, G. 1911. «I metodi di esame nelle ricerche isto-patologiche,» 1911.
- Schnetzler, J. B. 1880. «Quelques observations sur le rôle des insectes pendant la floraison de l'Arum crinitum Ait.,» C. R. Ac. Sc. Paris, 89, 508, res. in Bot. Centralb., 4, 1880.
- Schniewind-Thies, J. 1897. «Beiträge zur Kenntniss der Septalnectarien,» Jena, 1897.
- Seurti, F. 1912. «Sulla formazione del grasso nei frutti oleaginosi. Nota IV,» Rend. Soc. chimica ital., Serie II, 4, 300, res. in Bot. Centralb., 123, 138.
- Sokolska, J. 1923. «L'appareil de Golgi dans les cellules somatiques et sexuelles (spermatogenèse et oogenèse) de l'Araignée domestique (Tegenaria domestica). Division inégale ou manque de division pendant la mitose,» C. R. Soc. Biol., 89, 1395-1396.
- Soland, A. 1870. «Étude sur le Drosophyllum lusitanicum,» 1870.
- Spruce, 1876. «On Anomoclada a new genus of Hepaticae,» Journ. of Bot., 1876, 130.
- Stokard, Ch. R. 1905. «Cytological changes accompanying secretion in the nectar-glands of Vicia Faba,» Bull. Torrey Bot. Club, 33.
- Stoopoe, I. 1926. «L'appareil de Golgi dans la vitellogenèse chez la Nepa cinerea,» C. R. Soc. Biol., 95, 142-143.
- Tchang, L. K. 1923. «Sur quelques particularités de l'évolution des plastes pendant la germination des graines de Légumineuses,» C. R. Ac. Sc. Paris, 89, 530-533.
- Timberlake, 1901. «Starch formation in Hydrodictyon reticulatum,» Ann. of Bot., 15, 619.
- Tischutkin, N. 1889. «Die Rolle der Bakterien bei der Veränderung der Eiweissstoffe auf den Blättern von Pinguicula,» Ber. d. deutsch. bot. Ges., 7, 346-355.
- 1892. «Ueber die Rolle der Mikroorganismen bei der Ernährung insectenfressender Pflanzen,» Acta Horti Petropolitani, 12, 3-19.
- Torrey, 1853. «On the Darlingtonia californica a new pitcher plant,» Smithsonian contributions to Knowledge, Washington, 1853.
- Torrey, J. C. 1902. «Cytological changes accompanying the secretion of diastase,» Bull. Torrey Bot. Club, 29.
- Trecul, 1855. «Organisation des glandes pediculées des feuilles du Drosera rotundifolia,» Ann. Sc. Nat., 1855, 303.
- Traub, 1883. «Les urnes du Dischidia Rafflesiana,» Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1883.
- Tupa, A. 1926. «Rapports entre le vacuome, le chondriome et l'ergastoplasme, étudiés sur la glande sus-parotidienne du Rat,» C. R. Soc. Biol., 95, 480-482.



- Twiss, W. C.** 1919. «A study of plastids and mitochondria in *Preissia* and corn,» Amer. Journ. Bot., 6, 217-234, res. in Bot. Abst., 3, 281.
- Van Gehuchten,** 1890. «Le mecanisme de la sécrétion,» Anat. Anz., 6, 12.
- Verne, J.** 1923. «Essai histochimique sur les pigments tégumentaires des crustacés décapodes,» Arch. Morph. Gén. et Exper., 16.
- Vines, S. H.** 1876. «On the digestive ferment of *Nepenthes*,» Journ. of Anat. and Phys., 11.
- 1877. «On the digestive ferment of *Nepenthes*,» Journ. Linn. Soc. London, 15, 427.
- 1890. «The digestiv ferment of *Nepenthes*,» Ann. of Bot., 10.
- 1897 a. «The proteolytic enzyme of *Nepenthes*, I,» Ann. of Bot., 11.
- 1897 b. «The physiologie of Pitcher-Plantes,» Journ. Roy. Hort. Soc., 21.
- 1898. «The proteolytic enzyme of *Nepenthes*, II,» Ann. of Bot., 12.
- 1902. «Tryptophane in proteolysis,» Ann. of Bot., 16.
- 1903 a. «Proteolytic enzymes in plants, I,» Ann. of Bot., 17.
- 1903 b. «Proteolytic enzymes in plants, II,» Ann. of Bot., 17.
- 1904. «Proteases in plants, I,» Ann. of Bot., 18.
- 1905 a. «Proteases in plants, II,» Ann. of Bot., 19.
- 1905 b. «Proteases in plants, III,» Ann. of Bot., 19.
- 1906. «Proteases in plants, IV,» Ann. of Bot., 20.
- 1908. «Proteases in plants, V,» Ann. of Bot., 22.
- 1909. «Proteases in plants, VI,» Ann. of Bot., 23.
- 1910. «Proteases in plants, VII,» Ann. of Bot., 24.
- Völker,** 1849. «On the chemical composition of the fluid in che ascidia of *Nepenthes*,» Annals and magazine of Nat. Hist., 4, ser. II (cit. por Tischutkin).
- Wagner, A.** 1911. «Die fleischfressenden Pflanzen,» Leipzig, 1911.
- Wallin, I. E.** 1925. «On the nature of mitochondria,» The Am. Journ. of Anat., 36, 131-151.
- Warming, E.** 1874. «Bidrag til kundskaben om *Lentibulariaceae*,» Vidensk. Meddelser fra den Naturhist. Forening i Kjöbenhavn, 1874, 33-58. (com res. em francès).
- Weismann, A.** 1902. «Vorträge über Descendenztheorie,» Jena, 1902. (Fleischfressenden Pflanzen, 148).
- White, J.** 1910. «The proteolytic enzyme of *Drosera*,» Proc. Roy. Soc. London, 83, 134-139, res. in Bot. Centralb., 123, 269.
- Winterstein, H.** 1911. «Handbuch der Vergleichenden Physiologie,» 1911.
- Woycieki, Z.** 1912. «O utworach «mitochondrialnych» w gonotokontach i gonach pylku u *Malva sylvestris*, L.,» Sitzungsber. Warschauer Ges. Wissensch., 5, 167-182, res. in Bot. Centralb., 122, 276.
- Wunschmann,** 1872. «Die Gattung *Nepenthes*,» Berlin, 1872.



## EXPLICAÇÃO DAS FIGURAS

As figuras 1 a 7 foram desenhadas com a câmara clara de Abbe, objectiva de imersão 1/12 de Leitz, ocular compensadora 4, meza à altura da platina do microscópio. As figuras 8 a 19 foram desenhadas com a mesma objectiva e em idênticas circunstâncias, com ocular compensadora 12.

*Fig. 1.* — Pêlo glandular de roseira fixado em formol a 10% e montado sem coloração. Abundantes precipitados negros no interior dos vacúolos, com aspecto idêntico ao das concreções que se formam no interior das células glandulares pigmentadas do *Drosophyllum*. As células da assentada periférica apresentam granulações mais pequenas e menos coradas (confronte com a fig. 5).

*Fig. 2.* — Outro aspecto de pêlo glandular de roseira, tratado do mesmo modo, mas mostrando nas células da assentada periférica, granulações maiores e mais intensamente coradas de negro.

*Fig. 3.* — Corte longitudinal da cabeça glandular de um tentáculo de *Drosophyllum*, fixado, durante a digestão, em formol a 10% e montado sem coloração. As granulações das células da primeira e segunda assentadas são negras e estão incluídas dentro de vacúolos; as da terceira assentada são amareladas.

*Fig. 4.* — Corte longitudinal da cabeça glandular de um tentáculo de *Drosophyllum*, fixado, antes da digestão, em formol a 10% e montado sem coloração. Aspecto muito semelhante ao da figura anterior.

*Fig. 5.* — Corte longitudinal da cabeça glandular de um tentáculo de *Drosophyllum*, fixado, durante a digestão, em formol a 10% e corado pela hematoxilina de Böhmer. As concreções vacuolares da primeira e segunda assentadas, que já eram negras antes da coloração, tornaram-se ainda mais negras.

*Fig. 6.* — Corte longitudinal de uma glândula séssil de *Drosophyllum*, fixada em formol a 10%, durante a digestão de uma albumina incolor, e corado pela hematoxilina de Böhmer. Não aparecem concreções pigmentares.

*Fig. 7.* — Corte longitudinal da cabeça glandular de um tentáculo de *Drosophyllum*, fixado, durante a digestão, em formol a 10% e corado pela hematoxilina férrica. As concreções pigmentares intravacuolares, que se viam nas figuras 3, 4 e 5, também existiam neste corte, mas foram quasi completamente descoradas pela acção do alúmen. Por outro lado o condrioma, que não cora pela hematoxilina de Böhmer, aparece aqui corado pela hematoxilina férrica.

*Figs. 8, 9 e 10.* — Células da assentada periférica da cabeça glandular de um tentáculo de *Drosophyllum* fixado, durante a digestão, no líquido de Flemming-Benda e coradas pelo método de Benda. Na região apical da célula o plasma apresenta-se com um aspecto finamente esponjoso e quasi desprovido de condrioma; na região



basal o plasma é mais denso e o condrioma abundantíssimo, acumulando-se de preferência em volta do núcleo.

*Figs. 11, 12 e 13.* — Células da segunda assentada da cabeça glandular de um tentáculo de *Drosophyllum* fixado, durante a digestão, no líquido de Flemming-Benda e coradas pelo método de Benda. Vêm-se grandes vacúolos bem delimitados pelas trabéculas plásmicas, mas as concreções negras, que lá deviam existir, foram dissolvidas durante a fixação. Condrioma muito abundante, homogêneamente distribuído por tôda a célula.

*Fig. 14.* — Célula da assentada periférica de uma glândula séssil de *Drosophyllum* fixada, durante a digestão, em líquido de Flemming-Benda e corada pelo método de Benda. Plasma vacuoloso, sem concreções; condrioma acumulado à periferia do núcleo, menos abundante ao longo das trabéculas.

*Fig. 15.* — Célula da segunda assentada de uma glândula séssil de *Drosophyllum* fixada, durante a digestão, em líquido de Flemming-Benda e corada pelo método de Benda. Grandes vacúolos sem concreções; condrioma abundante, homogêneamente distribuído.

*Figs. 16 e 17.* — Células da assentada periférica de uma mesma glândula séssil de *Drosophyllum* fixada, antes da digestão, no líquido de Regaud e coradas pelo método de Benda. Uma e outra apresentam um condrioma visivelmente acumulado na região basal e em volta do núcleo. Mas, ao passo que a célula da fig. 17 apresenta um plasma com aspecto esponjoso, vacúolos irregulares e de contornos mal definidos, a da fig. 16 mostra, pelo contrário, um vacuoma acumulado na região apical, corado de violeta palido, constituído por vacúolos pequenos, esféricos, sem concreções interiores.

*Fig. 18.* — Célula da assentada secretora interna de uma glândula séssil, fixada, durante a digestão de um insecto, em Regaud e corada pelo método de Benda. Vacúolos grandes, de contornos mal definidos, com precipitados albuminóides e granações pigmentares.

*Fig. 19.* — Célula da assentada secretora externa de uma glândula séssil fixada, no estado de repouso, no líquido de Bensley e montada sem coloração. Vacuoma reticular.

*Fig. 20.* — Fotografia de uma fôlha cujos tentáculos foram cortados em determinada extensão, com excepção de um, que se deixou intacto, para excitar as glândulas sésseis.

*Fig. 21.* — Fotografia de uma fôlha, sôbre a qual se vê uma mosca aprisionada e a postura que ela fez antes de morrer.

*Fig. 22.* — «Uma caçada real». Três moscas, apanhadas sucessivamente pela mesma fôlha e que, na ânsia de fugir, cavalgaram umas sôbre as outras, sem conseguirem escapar-se.

*Fig. 23.* — Outro aspecto de uma fôlha com abundante provisão de mantimentos.



## EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

Les figures numero 1 à 7 ont été dessinées à la chambre claire d'Abbe, object. à imersion  $\frac{1}{12}$  Leitz, occ. comp. 4, la table à dessin à la même hauteur de la platine du microscope. Les figures 8 à 19 sont aussi dessinées avec le même objectif et en des circonstances identiques mais en employant l'oculaire comp. 12.

*Fig. 1.* — Poil glandulaire de rosier, fixé par le formol à 10%, monté sans coloration. Des précipités noirs abondants à l'intérieur de vacuoles, identiques dans leur aspect à ceux des concrétions qui se forment à l'intérieur des cellules glandulaires pigmentées du *Drosophyllum*. Les cellules de la couche périphérique présentent des granulations plus petites et moins colorées. (Comparer avec la fig. 5).

*Fig. 2.* — Un second aspect de poil glandulaire du rosier traité par la même méthode, mais où l'on distingue, dans les cellules de la couche périphérique, des granulations plus fortes et colorées plus intensivement de noir.

*Fig. 3.* — Coupe longitudinale de la tête glandulaire d'un tentacule de *Drosophyllum* fixé, au moment de la digestion, par le formol à 10% et montée sans coloration. Les granulations non colorées des cellules de la première et de la seconde couche, sont noires et incluses dans les vacuoles; celles de la troisième couche sont jaunâtres.

*Fig. 4.* — Coupe longitudinale de la tête glandulaire d'un tentacule de *Drosophyllum* fixé par le formol à 10% avant la digestion et montée sans coloration. Aspect très semblable à celui de la fig. 3.

*Fig. 5.* — Coupe longitudinale de la tête glandulaire d'un tentacule de *Drosophyllum*, fixé par le formol à 10%, au moment de la digestion, et colorée par l'hématoxiline de Böhmer. Les concrétions vacuolaires de la première et de la deuxième couche qui étaient noires avant la coloration, sont devenues plus foncées.

*Fig. 6.* — Coupe longitudinale d'une glande sessile de *Drosophyllum*, fixée par le formol à 10%, au moment de la digestion d'une albumine incolore et colorée par l'hématoxiline de Böhmer. Il n'y existe pas des concrétions pigmentaires.

*Fig. 7.* — Coupe longitudinale de la tête glandulaire d'un tentacule de *Drosophyllum*, fixé par le formol à 10%, au moment de la digestion, et colorée par l'hématoxiline ferrique. Les concrétions pigmentaires intravacuolaires, signalées dans les figs. 3, 4 et 5, existent aussi dans cette coupe mais elles ont été presque décolorées par l'action de l'alumen. En outre, le chondriome qui ne se colore pas par l'hématoxiline de Böhmer se montre ici coloré par l'hématoxiline ferrique.

*Figs. 8, 9 et 10.* — Cellules de la couche périphérique de la tête glandulaire d'un tentacule de *Drosophyllum* fixé, au moment de la digestion, par le liquide de Fleming-Benda et colorées par la méthode de Benda. Dans la région apicale de la cellule, le plasma se présente avec un aspect finement spongieux et presque dépourvu de



chondriome; dans la région basale, le plasma est plus dense et le chondriome très abondant, s'accumulant de préférence autour du noyau.

*Figs. 11, 12 et 13.* — Cellules de la deuxième couche de la tête glandulaire d'un tentacule de *Drosophyllum* fixé, au moment de la digestion, par le liquide de Flemming-Benda et colorées par la méthode de Benda. On y remarque de grands vacuoles nettement délimités par les trabécules plasmiques mais où les concrétions noires ont été dissoutes pendant la fixation. Chondriome très abondant et distribué partout dans la cellule d'une façon homogène.

*Fig. 14.* — Cellule de la couche périphérique d'une glande sessile de *Drosophyllum* fixée, au moment de la digestion, par le liquide de Flemming-Benda et colorée par la méthode de Benda. Plasma vacuoleux sans concrétions; chondriome accumulé dans la périphérie du noyau et moins abondant le long des trabécules.

*Fig. 15.* — Cellule de la seconde couche d'une glande sessile de *Drosophyllum* fixée, au moment de la digestion, par le liquide de Flemming-Benda et colorée par la méthode de Benda. De larges vacuoles sans concrétions, chondriome abondant et distribué d'une façon homogène.

*Figs. 16 et 17.* Cellules de la couche périphérique d'une glande sessile de *Drosophyllum* fixée, avant la digestion, par le liquide de Regaud et colorées par la méthode de Benda. Elles présentent un chondriome accumulé visiblement dans la région basale et autour du noyau, mais, tandis que la cellule représentée par la fig. 17 présente un plasma dont l'aspect est spongieux, les vacuoles irréguliers et mal définis, celle représentée par la fig. 16 montre contrairement un vacuome accumulé dans la région apicale, coloré de violette pâle et constitué par de petits vacuoles sphériques sans coloration interne.

*Fig. 18.* — Cellule de la couche sécrétoire interne d'une glande sessile fixée par le Regaud, au moment de la digestion d'un Insecte, et colorée par la méthode de Benda. De larges vacuoles à contours mal définis ayant des précipités albuminoïdes et des granulations pigmentaires.

*Fig. 19.* — Cellule de la couche sécrétoire externe d'une glande sessile, fixée à l'état de repos, dans le liquide de Bensley et montée sans coloration. Vacuome réticulaire.

*Fig. 20.* — Photographie d'une feuille dont les tentacules ont été coupés dans une certaine étendue, à l'exception d'un, laissé intact, pour l'excitation des glandes sessiles.

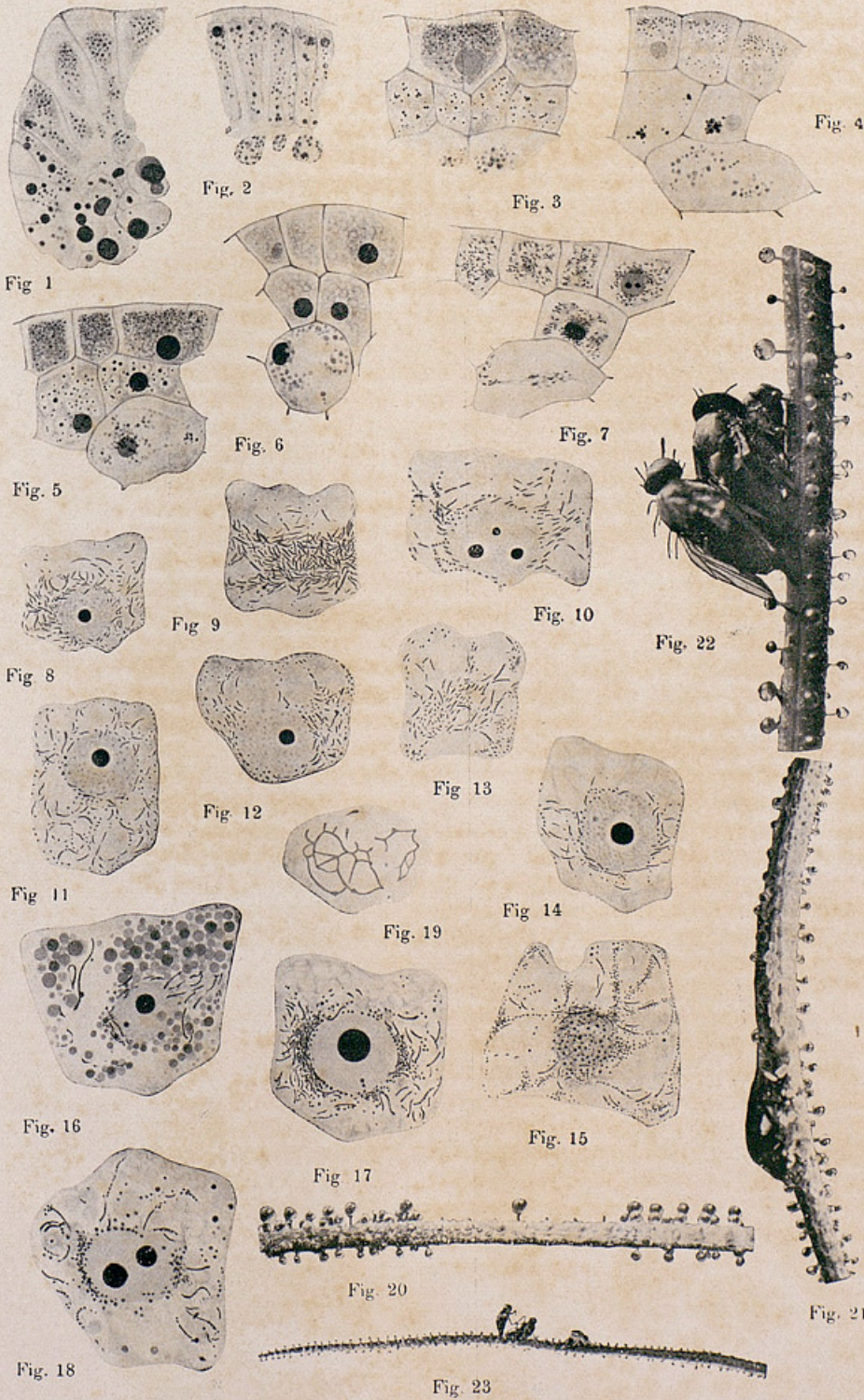
*Fig. 21.* — Photographie d'une feuille sur laquelle on voit une mouche attrapée ayant tout près sa dernière ponte.

*Fig. 22.* — Trois mouches attrapées successivement par la même feuille, lesquelles, cherchant à s'échapper, se sont surmontées les unes sur les autres.

*Fig. 23.* — Un autre aspect d'une feuille surchargée d'aliment.



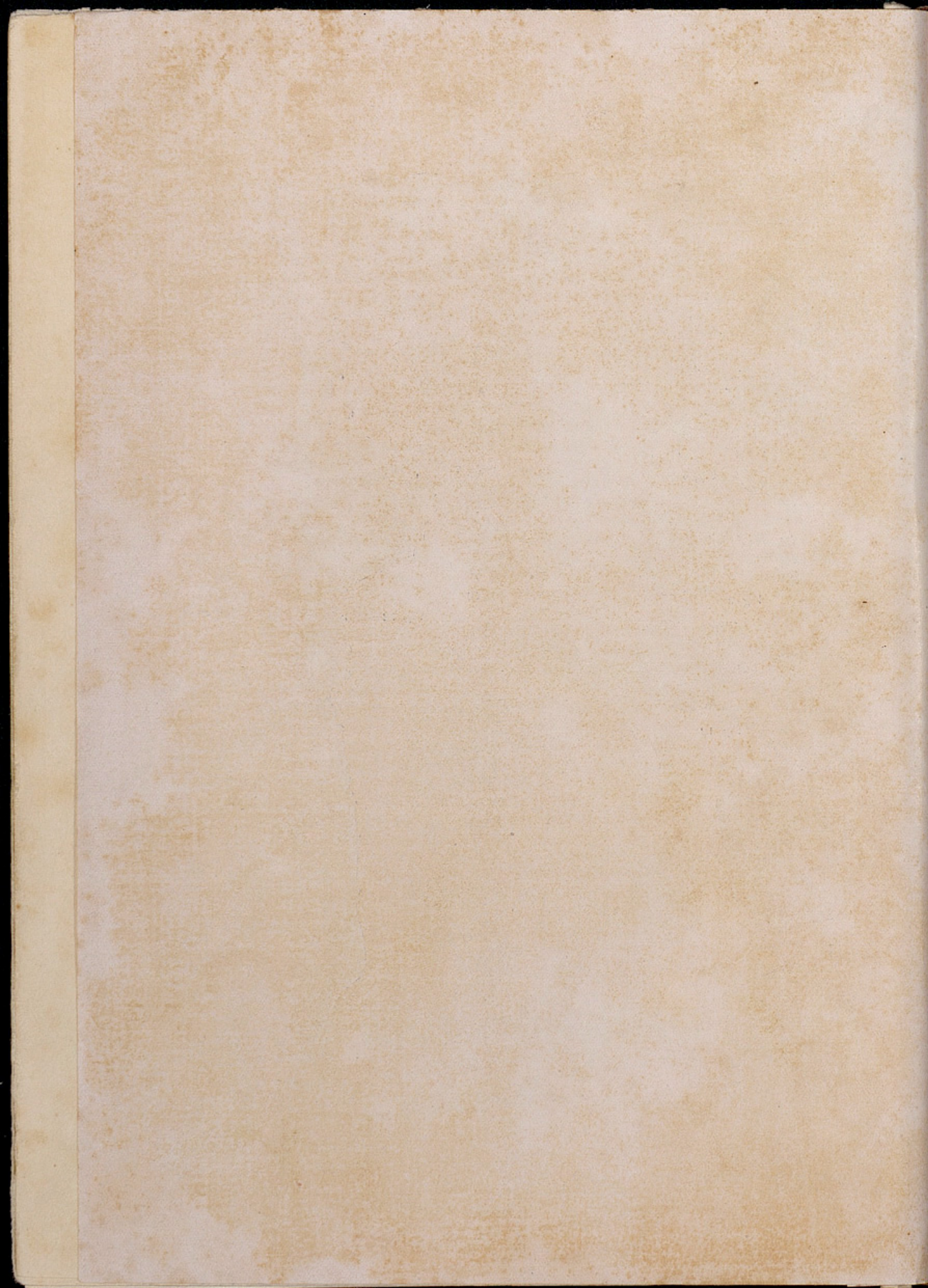




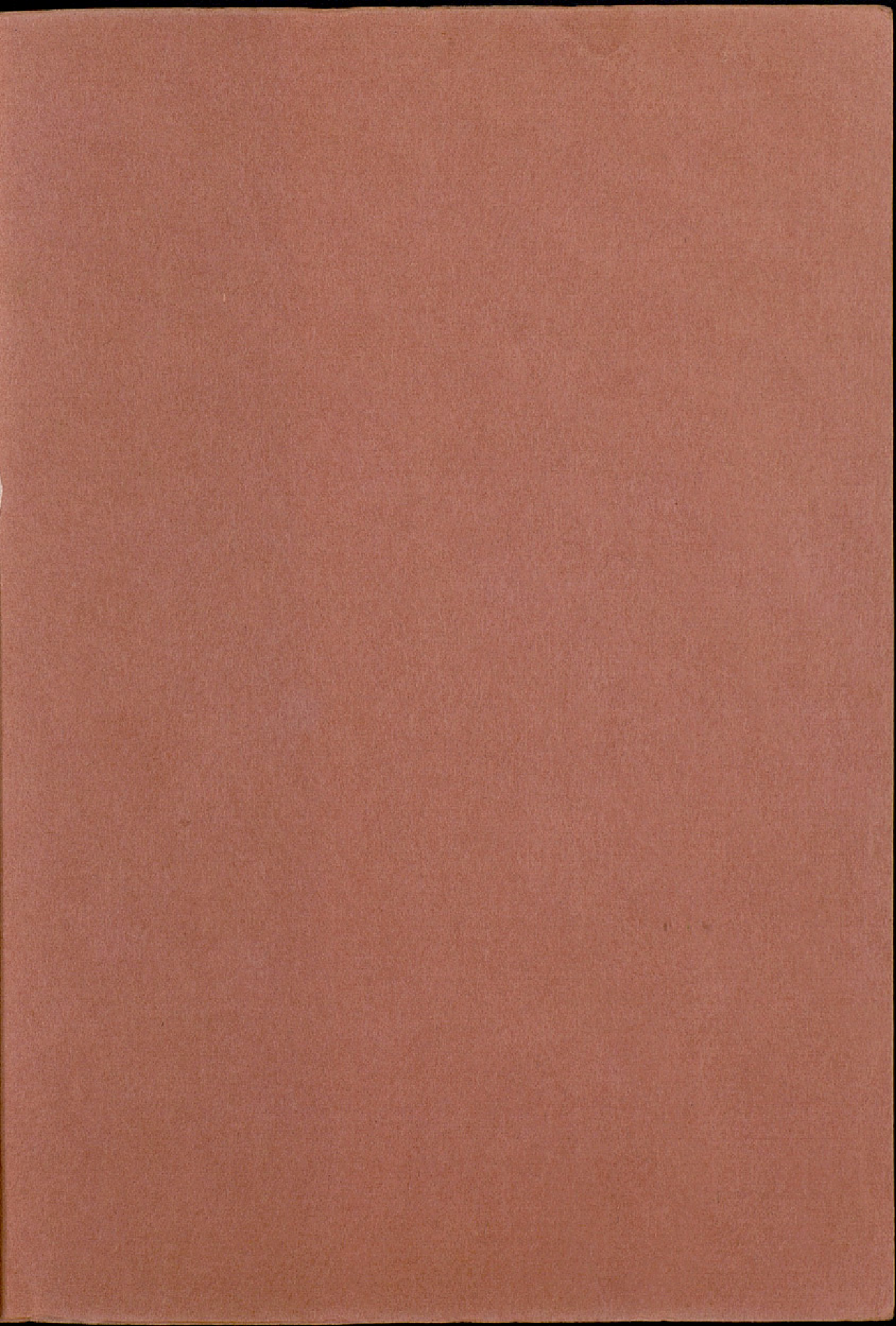
A. QUINTANILHA  
O problema das plantas carnívoras













5



UNIVERSIDADE DE COIMBRA  
Departamento de Botânica



1322536787