

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CAMPUS TRINDADE
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Raoni Lorizolla Cordeiro

Anatomia e histoquímica de estruturas secretoras presentes em órgãos reprodutivos em Bromeliaceae: *Aechmea comata* (Gaudich) Baker, *Dyckia encholirioides* (Gaudich) Mez. e *Vriesea friburgensis* Mez.

Florianópolis

2022

Raoni Lorizolla Cordeiro

Anatomia e histoquímica de estruturas secretoras presentes em órgãos reprodutivos em Bromeliaceae: *Aechmea comata* (Gaudich) Baker, *Dyckia encholirioides* (Gaudich) Mez. e *Vriesea friburgensis* Mez.

Trabalho de Conclusão de Curso submetido ao curso de Ciências biológicas- Licenciatura do Centro de Ciências biológicas, Campus Trindade da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título de Licenciado em Ciências biológicas

Orientador(a): Prof.(a) Dr.(a) Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira

Florianópolis

2022

Cordeiro, Raoni Lorizolla

Anatomia e histoquímica de estruturas secretoras presentes em órgãos reprodutivos em Bromeliaceae: *Aechmea comata* (Gaudich) Baker, *Dyckia encholirioides* (Gaudich) Mez. e *Vriesea friburgensis* Mez. / Raoni Lorizolla Cordeiro; orientadora, Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira, 2022.

41 p.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Graduação em Ciências Biológicas, Florianópolis, 2022.

Inclui referências.

1. Ciências Biológicas. 2. anatomia floral. 3. estruturas secretoras. 4. polinização. I. Oliveira, Fernanda Maria Cordeiro de. II. Universidade Federal de Santa Catarina. Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

Raoni Lorizolla Cordeiro

Anatomia e histoquímica de estruturas secretoras presentes em órgãos reprodutivos em Bromeliaceae: *Aechmea comata* (Gaudich) Baker, *Dyckia encholirioides* (Gaudich) Mez. e *Vriesea friburgensis* Mez.

Este Trabalho de Conclusão de Curso foi julgado adequado para obtenção do título de Licenciado em Ciências Biológicas e aprovado em sua forma final pelo Curso de Ciências Biológicas.

Florianópolis, 01 de dezembro de 2022.

Prof. Daniela Cristina de Toni.
Coordenadora do Curso

Banca examinadora

Prof.^a Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira, Dra.
Orientadora

Prof.^a Ana Claudia Rodrigues, Dra.
UFSC

Josiane Wolff Coutinho, Me
UFSC

Florianópolis, 2022.

Este trabalho é dedicado à memória da minha avó, M^a Ignez de Oliveira
Lorizolla, a qual me ensinou a plantar, colher, e a ver a beleza das plantas.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal de Santa Catarina pelo ensino e experiência fornecidos, mesmo em situações de adversidade ao longo do período em que me graduei. Agradeço ao CNPq pelo financiamento de minha Iniciação Científica, que originou parte deste trabalho, e à Sacha Arielle Branco cujo trabalho forneceu parte do material utilizado neste estudo. Agradeço muito ao laboratório de Anatomia Vegetal e aos Lavegers pela oportunidade de poder aprender tanto e fazer parte desse ambiente incrível de compartilhamento de conhecimento que me acolheu por todo esse tempo.

Minha enorme gratidão à banca que aceitou com muita receptividade avaliar meu trabalho de prontidão, mesmo em condições atípicas: Prof^a Ana Claudia e Josiane como titulares e Prof^a Makeli como banca suplente, muito obrigado.

Gostaria de agradecer em especial à minha orientadora Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira por todo o suporte, paciência e empenho durante todo esse tempo, cuja orientação foi não só essencial para a realização desse trabalho como inspiradora a seguir na ciência.

Agradeço à minha família por me apoiar sempre e me motivar a seguir com meus interesses e sonhos.

Ademais, a própria natureza revelou-nos de uma maneira muito variada, por formações regulares e constantes, a fertilidade que repousa escondida em uma folha. (GOETHE, 1792)

RESUMO

Bromeliaceae é uma família botânica composta por plantas encontradas quase que exclusivamente no continente Americano e com ampla importância ecológica nos locais em que habitam. Este estudo teve como objetivo a caracterização histoquímica e morfológica de estruturas secretoras encontradas em inflorescências em *Aechmea comata*, *Dyckia encholirioides*, e *Vriesea friburgensis* (Bromeliaceae). Estruturas secretoras em monocotiledôneas ainda são pouco estudadas, e este estudo buscou elucidar e levantar informações adicionais sobre essas estruturas. Para isso, foram coletadas inflorescências com flores em fase de pré antese. Esse material coletado foi então fixado e embocado em parafina, para depois ser seccionado em espessuras de 10 a 12µm. Parte desse material foi corado com Safranina e Azul de Astra para as análises morfológicas e parte foi destinado aos testes histoquímicos. As análises morfológicas foram realizadas através do microscópio óptico. Foi possível descrever o tecido transmissor, na epiderme interna do estilete e estigma com características secretoras conspícuas e secreção composta por proteínas e polissacarídeos. Observamos também o tecido obturador na epiderme da placenta. É um tecido com células apresentando características secretoras, e cujos testes histoquímicos apontam para produção de secreção composta por proteínas e polissacarídeos. Foi descrito também o nectário septal entre os lóculos do ovário em *A. comata* e nectários com abundância de tecido nectarífero localizado abaixo dos lóculos em *D. encholirioides* e *V. friburgensis*. Pudemos registrar também uma estrutura inédita em Bromeliaceae: canais de mucilagem nas sépalas de *V. friburgensis*. São canais localizados desde a base do hipanto, até o ápice das sépalas.

Palavras-chave: anatomia floral, estruturas secretoras, polinização

ABSTRACT

Bromeliaceae is a botanical family composed by plants almost exclusive from the American continent which play very important ecological roles in the places where they live. This study aimed to characterize in a histochemical and anatomical perspective the secretory structures found in the inflorescences of *Aechmea comata*, *Dyckia encholirioides* and *Vriesea friburgensis* (Bromeliaceae). Secretory structures in monocotyledons are still poorly understood, and this study reached to elucidate and bring up additional information about this type of structures. For that, were collected inflorescences with pre-anthesis stage flowers. The material was fixed and embedded in paraffin, then sectioned in 10 to 12 μm thick. Part of this material was stained using Safranin and Astra Blue for further morphologic analysis and the other part was destined to the histochemical tests. It could be described the transmitting tissue, located on the inner epidermis of the style and stigma with conspicuous secretions composed by proteins and polysaccharides. It also could be seen the obturator tissue located on the placenta epidermis. This tissue has secretory type cells with the histochemical tests show a protein-polysaccharides secretion. It was also described the septal nectary located between the ovary locules in *A. comata* and nectaries with great portions of nectariferous tissue located below the locules in *D. encholirioides* and *V. friburgensis*. It was possible to make register of a new secretory structure in bromeliads: mucilage channels located in the sepals of *Vriesea friburgensis*. These channels are found reaching from the basal hypanthus to the sepal's apex.

Keywords: floral anatomy; secretory tissue; pollination

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas porções que compreendem o tecido transmissor. (A-C) coloração de Azul de Astra e Safranina; (A) início do estilete de *A. comata*; (B) Estigma de *D. encholirioides* em espiral conduplicada; (C) início do estilete de *V. friburgensis*; (D-F) reação positiva para lipídeos no tecido transmissor por reagente Sudan IV; (D) estilete de *A. comata*; (E) estigma de *D. encholirioides*; (F) estilete de *V. friburgensis*; (G-I) estilete de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, com reação positiva para proteínas com reagente Xylidine Ponceau. Setas grossas indicam a epiderme do tecido transmissor; c= carpelo.....19

Figura 2 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas e regiões que compreendem o tecido transmissor. (J-L) reação positiva para pectinas com o reagente Vermelho de Rutênio; (J) estilete de *A. comata*; (K) estigma de *D. encholirioides*; (L) zona de transição entre estigma e estilete de *V. friburgensis*; (M-O) reação positiva para polissacarídeos com reagente PAS; (M) estigma de *A. comata*; (N) estigma de *D. encholirioides*; (O) estigma de *V. friburgensis*; (P) estigma de *A. comata* indicando reação negativa para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico; (Q) estilete de *D. encholirioides* indicando reação negativa para amido com reagente Lugol; (R) estigma de *D. encholirioides* indicando reação negativa para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico. Setas grossas indicam epiderme do tecido transmissor; c= carpelo.....20

Figura 3 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas regiões que compreendem o tecido obturador. (A-C) coloração de Azul de Astra e Safranina; (A) óvulo e placenta de *A. comata*; (B) lóculo do ovário de *D. encholirioides* com óvulos e placenta; (C) lóculo do ovário de *V. friburgensis* com óvulos e placenta; (D-F) ovários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, indicando reação positiva para lipídeos no tecido obturador com o reagente Sudan IV; (G-I) ovários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, indicando reação positiva para proteínas no tecido transmissor com o reagente Xylidine Ponceau. Setas finas indicam a epiderme secretora do tecido obturador; p=placenta; f=funículo do óvulo; o=óvulo; c=carpelo.21

Figura 4 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas porções dos lóculos dos ovários. (J-L) ovário de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*,

respectivamente, com reação positiva para pectinas com reagente Vermelho de Rutênio; (M-O) ovário de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, com reação positiva para polissacarídeos com reagente PAS; (P) óvulos e placenta de *A. comata* indicando reação negativa a compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico; (Q) ovário e estames de *D. encholirioides* indicando reação negativa para amido no tecido obturador com Lugol; (R) ovário de *V. friburgensis* indicando reação negativa no tecido obturador para compostos fenólicos com Cloreto Férrico. Setas finas indicam a epiderme secretora do tecido obturador; (*) lúmen do nectário septal; p=placenta; c=carpelo; pe=pétala; o=óvulo; a=antera.23

Figura 5 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas porções do nectário.

(A) ovário de *A. comata* com nectário posicionado entre os septos dos carpelos corado com Azul de Astra e Safranina; (B-C) nectário de *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente localizados no hipanto e com projeções labirintiformes; (D-F) nectários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, indicando reação positiva para lipídeos com Sudan IV; (G-I) nectários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis* indicando reação positiva para proteínas com reagente Xylidine Ponceau. Cabeças de seta indicam a epiderme secretora do tecido nectarífero; (*) lúmen do nectário; l=lóculo, p=placenta, h=hipanto.25

Figura 6 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae na porção do nectário.

(J-L) nectários indicando reação positiva para pectinas com reagente Vermelho de Rutênio; (J) nectário de *A. comata*; (K) nectário de *D. encholirioides*; (L) nectário de *V. friburgensis*. (P) reação negativa para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico; (Q) nectário de *D. encholirioides* com reação negativa para amido no tecido nectarífero com Lugol; (R) reação negativa em nectário de *V. friburgensis* para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico. Cabeças de seta indicam a epiderme do tecido nectarífero; (*) lúmen do nectário; c=carpelo; h=hipanto; se=septo; l=lóculo do ovário.26

Figura 7 - Secções transversais das Flores de *V. friburgensis* indicando canais secretores.

(A) secção indicando cavidades na base do hipanto com coloração Azul de Astra e Safranina; (B) secção na altura do ovário indicando cavidades nas sépalas com conteúdo indicando presença de polissacarídeos com reação positiva ao reagente PAS; (C) seção do hipanto indicando conteúdo das cavidades com presença de pectinas em reação positiva a Vermelho de Rutênio; (D) secção de sépala indicando cavidades com conteúdo com reação positiva a Xylidine Ponceau indicando

a presença de proteínas. Cavidades indicadas por colchetes ({}); b=bráctea; h=hipanto;
p=placenta; c=carpelo; pe=pétala; se=sépala.....28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Locais de ocorrência e habitat das espécies analisadas.	17
Tabela 2 - Testes histoquímicos realizados nas flores de Bromeliaceae estudadas.	29

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	14
2	OBJETIVOS.....	16
2.1	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	16
3.1	OBTENÇÃO DO MATERIAL.....	16
3.2	MICROSCOPIA DE LUZ.....	17
4	RESULTADOS OBTIDOS.....	18
4.1	ESTIGMA.....	18
4.2	ESTILETE.....	18
4.3	TECIDO OBTURADOR.....	22
4.4	NECTÁRIO.....	24
4.5	CANAIS SECRETORES.....	27
5	DISCUSSÃO.....	30
5.1	CANAIS DE MUCILAGEM.....	30
5.2	TECIDO TRANSMISSOR.....	31
5.3	TECIDO OBTURADOR.....	32
5.4	NECTÁRIO.....	32
6	CONCLUSÃO.....	33
	REFERÊNCIAS.....	35

1 INTRODUÇÃO

Bromeliaceae é uma família botânica caracterizada morfológicamente por folhas dispostas em rosetas com bainha ampla, formando um tanque na base que é capaz de armazenar água da chuva. Devido a esta característica, possui diversos registros de estreitas e complexas relações de associação com outros seres vivos e demonstram importância em diversos ciclos de vida animais (ALBERTONI; STEINER; ZILLIKENS, 2016; GESING, 2008; MESTRE et al., 2001; PASAPERA, 2011; ZILLIKENS et al., 2005; ZAMBON et al., 2019), provendo também microambientes para plantas aquáticas (RAYNAL-ROQUES; JÉRÉMIE, 2005) e outros microrganismos (FERREIRA & CAVALCANTI, 2010), desempenhando assim papel essencial na estruturação da diversidade e manutenção da fauna em diversos ecossistemas (ARIANI et al., 2004; ROCHA et al., 2004), sendo de importância significativa para a conservação de diversos organismos dependentes desses ambientes.

Bromeliaceae possui 3.721 espécies descritas, distribuídas em 82 gêneros (GOUDA & BUTCHER, 2022) e compõe, junto com Rapataceae e Typhaceae o grupo basal da ordem das Poales (APG IV, 2016; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014).

É uma família quase exclusiva das Américas, com apenas uma espécie do gênero *Pitcairnia* como exceção, encontrada no continente Africano (JACQUES-FÉLIX, 2000). Apresenta plantas de hábitos terrestre, rupícola e, principalmente, epífita (BENZING & BENNET, 2000; BENZING, 1981). Na Ilha de Santa Catarina podemos encontrar três subfamílias de Bromeliaceae: Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae. Bromelioideae é caracterizada por possuir folhas de bordas serrilhadas, ovário ínfero e frutos carnosos (FAGUNDES & MARIATH, 2010; SMITH & DOWNS, 1977). Pitcairnioideae possui espécies com folhas suculentas e espinescentes, flores com ovário semi-ínfero e frutos secos indeiscentes alados (FAGUNDES & MARIATH, 2010; OLIVEIRA et al., 2020). Tillandsioideae apresenta como características folhas inteiras sem bordos serrilhados e/ou espinescentes, ovários semi-ínfero, frutos deiscentes tipo cápsula septicida, sementes com apêndices plumosos (COFFANI-NUNES et al., 2010; AZEREDO & CITADINI-ZANETTE, 2012; MAGALHÃES & MARIATH, 2012; KUHN et al., 2016). Esta subfamília é reconhecida por adaptações ao hábito epífita, rupícola e/ou atmosférico dos seus representantes,

sendo, completamente independentes do solo (BENZING, 1981; BENZING et al., 1978)

Aechmea comata é uma espécie da subfamília Bromelioideae endêmica do Brasil. Ocorre nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, de hábito epífita ou rupícola, encontrada em áreas de restinga, floresta ombrófila, e vegetações sobre afloramentos rochosos. (FARIA et al., 2022)

Dyckia encholirioides pertence à subfamília Pitcairnioideae e é endêmica do Brasil, onde ocorre na costa litorânea desde o estado de Santa Catarina até São Paulo. É uma espécie heliófila e habita regiões de restinga e costões rochosos, por isso possui hábito psamófilo ou rupícola (BÜNEKER et al., 2022).

Vriesea friburgensis é membro da subfamília Tillandsioideae, e é uma espécie endêmica da América do Sul. Ocupa uma área que envolve a Bolívia (KRÖMER et al., 1999), o Paraguai, a Argentina (DERWIDUEÉ & GONZALES, 2010) e o Brasil (ARIANI et al., 2004; COSTA et al., 2022; SCHMID et al., 2011). É encontrada em áreas de campos rupestres (VERSIEUX & WENDT, 2006; MACHADO & NETO, 2010; COFFANI-NUNES et al., 2010.) e áreas de restinga (SCHMID et al., 2011).

Nas angiospermas muitas flores contam com um atributo especial, tornando a polinização mais efetiva: o néctar. Néctar é uma secreção que contém açúcares, aminoácidos e outros nutrientes (FAHN, 1988, 1979) e é um excelente atrativo para animais. Alguns animais utilizam o néctar como um complemento alimentar para a obtenção dos nutrientes que necessitam (ZAMBON et al., 2019). Em Bromeliaceae, sabemos que o nectário é septal, localizando-se no septo entre as folhas carpelares podendo formar cavidades labirintiformes na região infralocular (OLIVEIRA et al., 2020; SAJO; RUDALL; PRYCHID, 2004; ZAMBON et al., 2019). Nas subfamílias Pitcairnioideae e Tillandsioideae as flores possuem ovários súperos ou semi-ínteros, o que confere nectários predominantemente infraloculares (KUHN et al., 2016; OLIVEIRA et al., 2020; SMITH; DOWNS, 1977).

Também nas flores encontramos o trato transmissor, que compreende o tecido transmissor e o tecido obturador. São tecidos secretores associados ao processo de guia do tubo polínico até a micrópila (MALHÓ, 1998) e sua secreção ainda é pouco conhecida (CHEUNG; WANG; WU, 1995; HILL; LORD, 1987; LOSADA; HERRERO, 2017). O tecido transmissor se localiza na epiderme interna do estigma e estilete, com células alongadas e fusiformes (KNOX, 1984). É o local de competição entre os tubos polínicos que crescem em sentido ao óvulo (ERBAR, 2003). Em

Bromeliaceae a epiderme interna do estilete e estigma tem características secretoras conspícuas (OLIVEIRA et al.,2020). O tecido obturador é localizado na epiderme da placenta. Em Bromeliaceae a placentação é axilar e os óvulos são anátropos, portanto, a região da micrópila se aproxima do tecido obturador. O tecido obturador em Bromeliaceae apresenta células com características secretoras conspícuas (OLIVEIRA *et al.*, 2020), e sua secreção também participa da formação dos frutos carnosos em Bromelioideae (SILVA; STÜTZEL; ORIANI, 2020).

2 OBJETIVOS

Objetiva-se com este trabalho a caracterização do ponto de vista morfoanatômico e histoquímico os tecidos secretores presentes em órgãos reprodutivos em *Aechmea comata*, *Dyckia encholirioides*, e *Vriesea friburgensis* a fim de melhor compreensão da morfologia dos mesmos e assim levantar informações com potencial importância no entendimento da história evolutiva da família, implicações ecológicas e possível interesse taxonômico.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Verificar a presença e, caso confirmada a presença, caracterizar anatomicamente a estrutura de tecidos secretores encontrados nas flores de *Aechmea comata*, *Dyckia encholirioides* e *Vriesea friburgensis* ocorrentes em Florianópolis- SC;
- b) Caracterizar a histoquímica dos tecidos secretores descritos nas flores de *Aechmea comata*, *Dyckia encholirioides* e *Vriesea friburgensis* e as secreções produzidas por estes.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 OBTENÇÃO DO MATERIAL

As espécies analisadas ocorrem em vestígios de Mata Atlântica e os locais onde as coletas foram realizadas estão representados na Tabela 1.

Tabela 1 – Locais de ocorrência e habitat das espécies analisadas.

Espécie	Ocorrência	Habitat
<i>Aechmea comata</i> (Gaudich.) Baker	Florianópolis-SC	Floresta ombrófila
<i>Dyckia encholirioides</i> (Gaudich.) Mez	Florianópolis-SC	Costão rochoso
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	Florianópolis-SC	Restinga arbustiva

Foram feitas exsiccatas a partir do material coletado e se encontram depositadas no herbário FLOR com os números de tombos FLOR 69309 – *Aechmea comata*; FLOR 69310 – *Dyckia encholirioides* e FLOR 69311 – *Vriesea friburgensis*.

3.2 MICROSCOPIA DE LUZ

As análises anatômicas com microscopia de luz foram realizadas utilizando a estrutura disponível no Laboratório de Anatomia Vegetal (LAVeg) no Departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC).

As amostras foram fixadas em FAA 50 (Formaldeído, ácido acético e etanol 50) para a fixação de compostos hidrofílicos (JOHANSEN, 1940) e em FNT (Formalina Neutra Tamponada) para a fixação de compostos lipofílicos (LILLIE, 1965). O material foi submetido a vácuo moderado por dez minutos para a retirada de ar do tecido e para que o fixador penetre por completo.

O material então foi submetido a desidratação etanólica/butanólica e posteriormente incluído em parafina (RUZIN, 1999). Os cortes seriados foram realizados com um micrótomo rotativo Leica com espessuras entre 10 a 12 µm. As flores foram cortadas em sentido transversal.

Para as análises anatômicas os cortes seriados foram dispostos em lâminas de vidro, desparafinados com acetato de butila e coradas utilizando Azul de Astra 1% aquoso e Safranina 1% em etanol 50 (BUKATSCH, 1972). As lâminas foram montadas com Bálsamo do Canadá.

A descrição das classes de compostos das secreções foi feita por meio de testes histoquímicos. As amostras foram seccionadas em micrótomo rotatório em espessuras entre 10 e 12 µm e dispostas em lâminas de vidro. Os reagentes utilizados foram os seguintes: vermelho de rutênio (GREGORY & BAAS, 1989), Ácido tânico x Cloreto Férrico (PIZZOLATO; LILLIE 1973) para a detecção de pectinas; Xylidine Ponceau para detecção de proteínas; Reação de PAS (MCMANUS, 1948) para

detecção de polissacarídeos; Sudão IV (PEARSE, 1985) para detecção de lipídios totais; Lugol para detecção de amido e Cloreto Férrico (JOHANSEN, 1940) para a detecção de compostos fenólicos.

O registo fotográfico do experimento foi feito através do microscópio Leica DM 2500 com câmara acoplada com o software Leica Application Suit (LAS) e/ou com câmara acoplada à ocular do microscópio para a análise posterior do material.

4 RESULTADOS OBTIDOS

4.1 ESTIGMA

As análises anatômicas de *A. comata* e de *D. encholirioides* mostram que as folhas carpelares em sua porção superior se dobram entre si, formando o estigma espiral conduplicado (Figura 1A-B). A epiderme interna do estigma de ambas as espécies apresenta células de citoplasma densamente corados (Figura 1A-B). Já a porção superior das folhas carpelares *V. friburgensis* não se dobram entre si, apresentando-se eretas, denominado simples-ereto, formando um tubo (Figura 1C). As células da epiderme interna apresentam aspecto papiloso e citoplasma denso, que ficam densamente coradas (Figura 1A-C). As células da epiderme interna das três espécies analisadas compõem o tecido transmissor, cujos testes histoquímicos revelam secreção composta por lipídeos (Figura 1D-F), proteínas (Figura 1G-I) e polissacarídeos (Figura 2J-M), uma vez que reagiram positivamente aos testes Sudan IV, Xylidine Ponceau, PAS e Vermelho de Rutênio (Tabela 2).

4.2 ESTILETE

O estilete das três espécies analisadas é do tipo oco, sendo que a epiderme interna, unisseriada, possui células de núcleo bastante proeminentes (Figura 1A-C) e citoplasma que se coram intensamente, sendo característico de células secretoras. Estas células epidérmicas são contínuas às células secretoras do estigma, compondo o tecido transmissor. Nos testes histoquímicos, o interior das células e secreção revelaram conteúdo de lipídeos (Figura 1D-F), proteínas (Figura 1G-I) e polissacarídeos (Figura 2J-O) (Tabela 2).

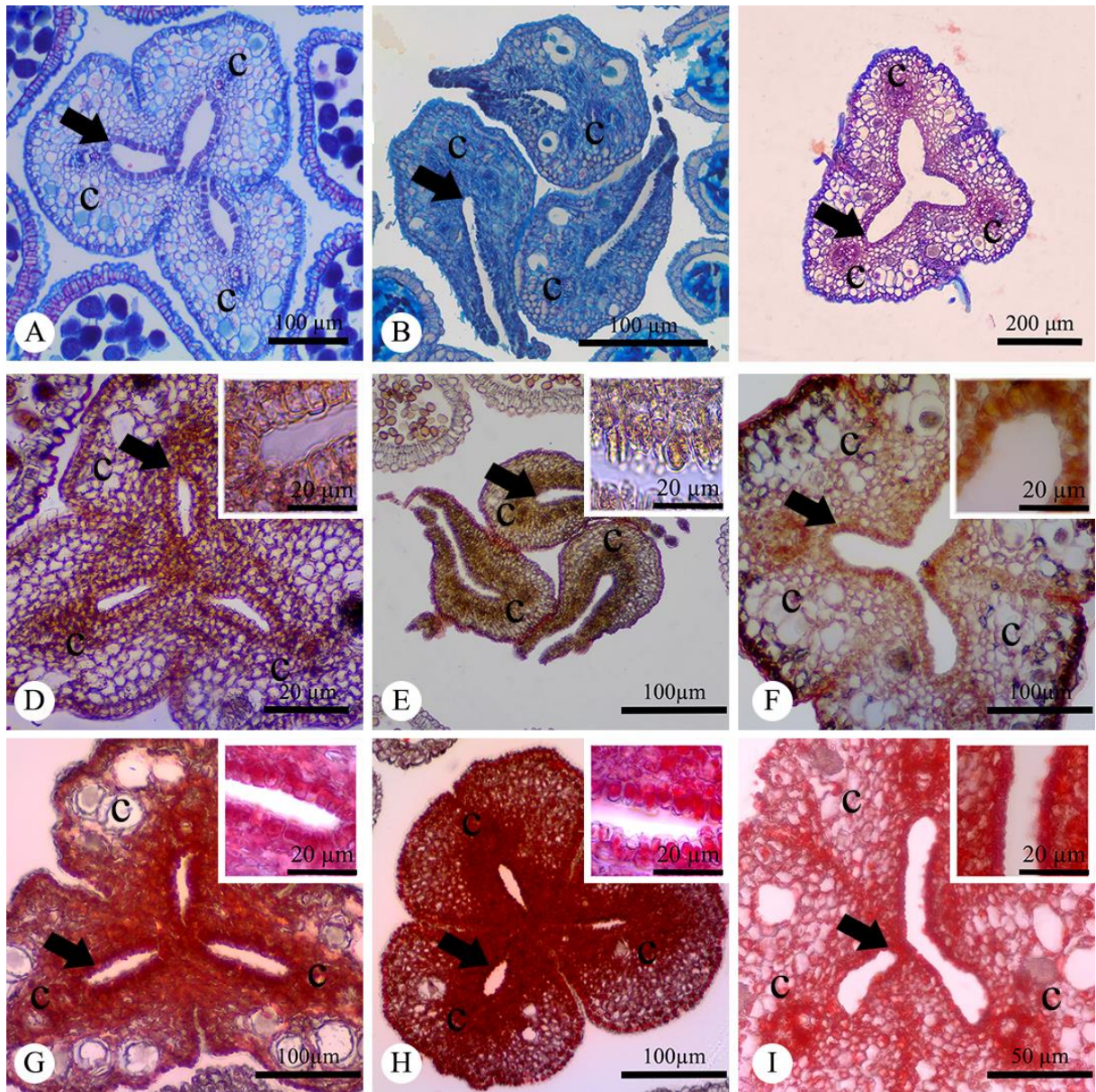


Figura 1 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas porções que compreendem o tecido transmissor. (A-C) coloração de Azul de Astra e Safranina; (A) início do estilete de *A. comata*; (B) Estigma de *D. encholirioides* em espiral conduplicada; (C) início do estilete de *V. friburgensis*; (D-F) reação positiva para lipídeos no tecido transmissor por reagente Sudan IV; (D) estilete de *A. comata*; (E) estigma de *D. encholirioides*; (F) estilete de *V. friburgensis*; (G-I) estilete de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, com reação positiva para proteínas com reagente Xylidine Ponceau. Setas grossas indicam a epiderme do tecido transmissor; c= carpelo.

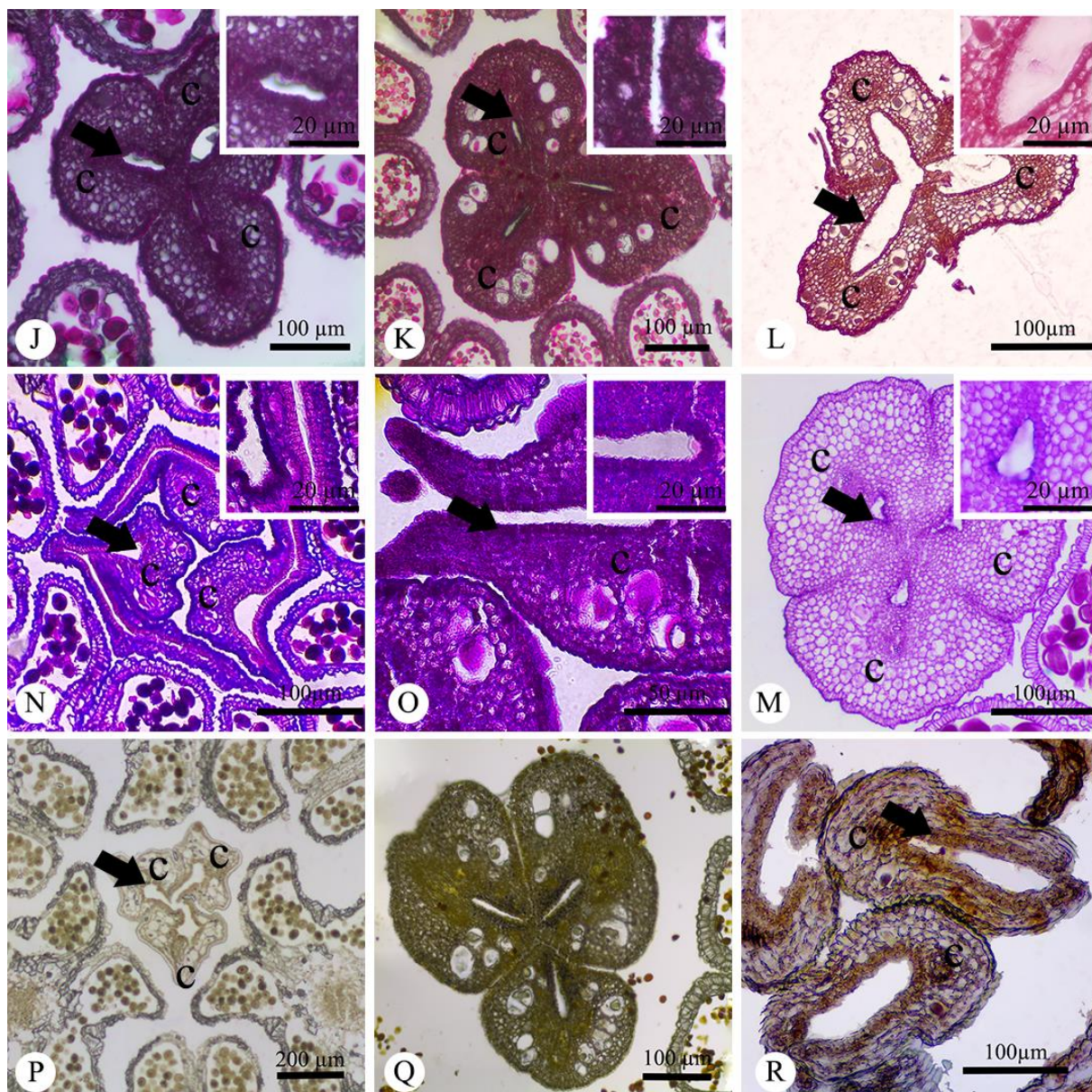


Figura 2 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas e regiões que compreendem o tecido transmissor. (J-L) reação positiva para pectinas com o reagente Vermelho de Rutênio; (J) estilete de *A. comata*; (K) estigma de *D. encholirioides*; (L) zona de transição entre estigma e estilete de *V. friburgensis*; (M-O) reação positiva para polissacarídeos com reagente PAS; (M) estigma de *A. comata*; (N) estigma de *D. encholirioides*; (O) estigma de *V. friburgensis*; (P) estigma de *A. comata* indicando reação negativa para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico; (Q) estilete de *D. encholirioides* indicando reação negativa para amido com reagente Lugol; (R) estigma de *D. encholirioides* indicando reação negativa para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico. Setas grossas indicam epiderme do tecido transmissor; c= carpelo.

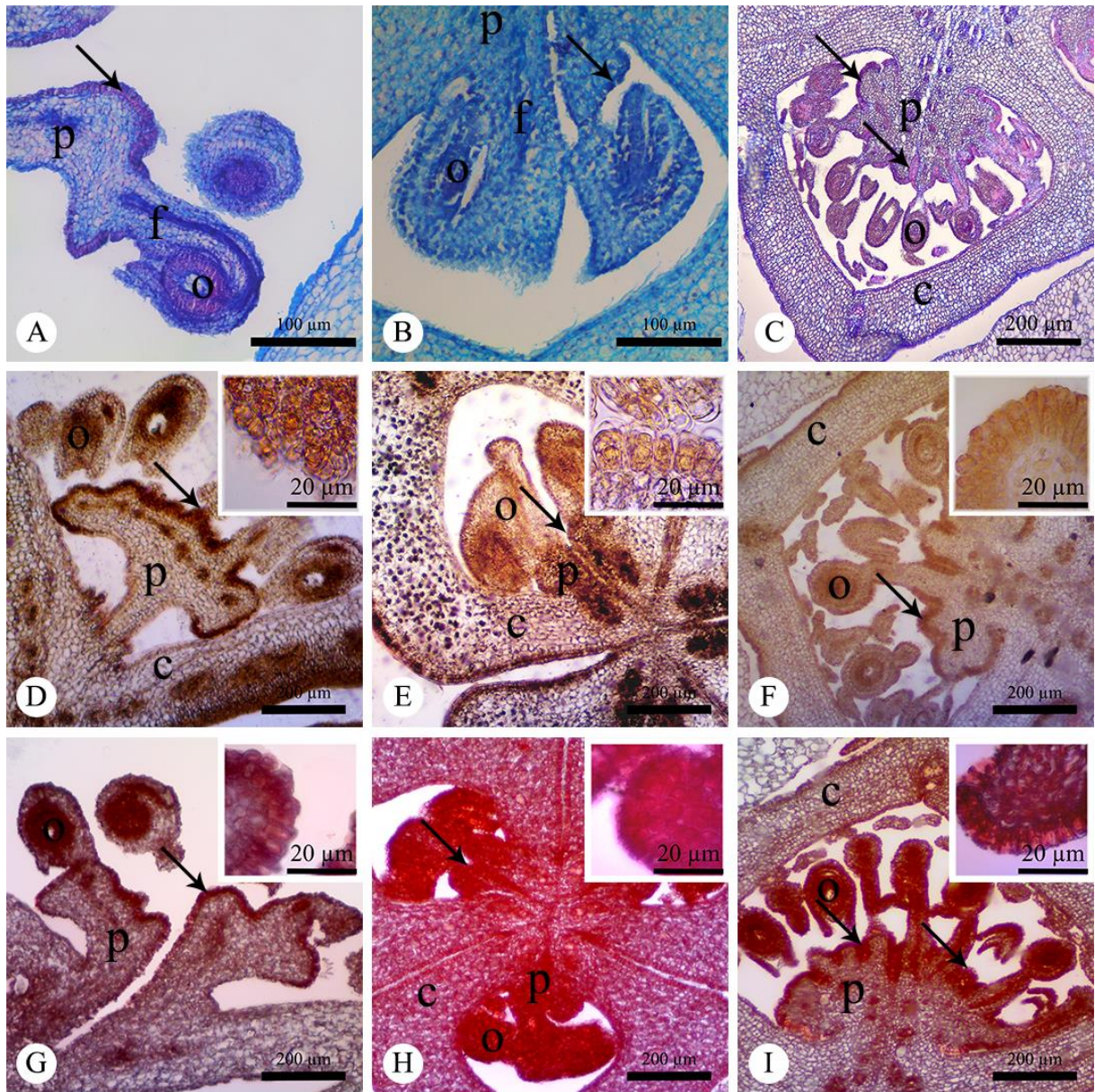


Figura 3 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas regiões que compreendem o tecido obturador. (A-C) coloração de Azul de Astra e Safranina; (A) óvulo e placenta de *A. comata*; (B) lóculo do ovário de *D. encholirioides* com óvulos e placenta; (C) lóculo do ovário de *V. friburgensis* com óvulos e placenta; (D-F) ovários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, indicando reação positiva para lipídeos no tecido obturador com o reagente Sudan IV; (G-I) ovários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, indicando reação positiva para proteínas no tecido transmissor com o reagente Xylidine Ponceau. Setas finas indicam a epiderme secretora do tecido obturador; p=placenta; f=funículo do óvulo; o=óvulo; c=carpel.

4.3 TECIDO OBTURADOR

No ovário em *A. comata* foram encontradas de quatro a seis fileiras de óvulos (Figura 4M) anátropos e placentação axilar em cada lóculo (Figura 3A). A placenta emerge em sentido radial em duas projeções, uma em cada margem das folhas carpelares, originando de duas a quatro fileiras de óvulos por projeção (Figura 4M). Foi observada a presença de células de formato alongado, papiloso, nas margens da placenta em regiões próximas à abertura da micrópila do óvulo. Tal tecido é denominado tecido obturador (Figura 3A). É possível verificar as regiões secretoras localizadas mais próximas aos óvulos e as porções não secretoras na epiderme mais distante aos óvulos (Figura 3A). A porção secretora da epiderme da placenta se distingue da porção não secretora por possuir células ligeiramente mais alongadas e núcleos evidentes que se coram fortemente (Figura 3A). Há também uma maior extensão do tecido obturador localizado na região que se estende da placenta à epiderme da base do funículo do óvulo na face voltada ao lado oposto da micrópila (Figura 3A). Tal tecido apresentou teste histoquímico positivo para lipídeos (Figura 3D), proteínas (Figura 3G) e polissacarídeos/carboidratos (Figura 4J, 4M), ao reagir com os reagentes Sudan IV, Xylidine Ponceau, PAS e vermelho de rutênio (Tabela 2).

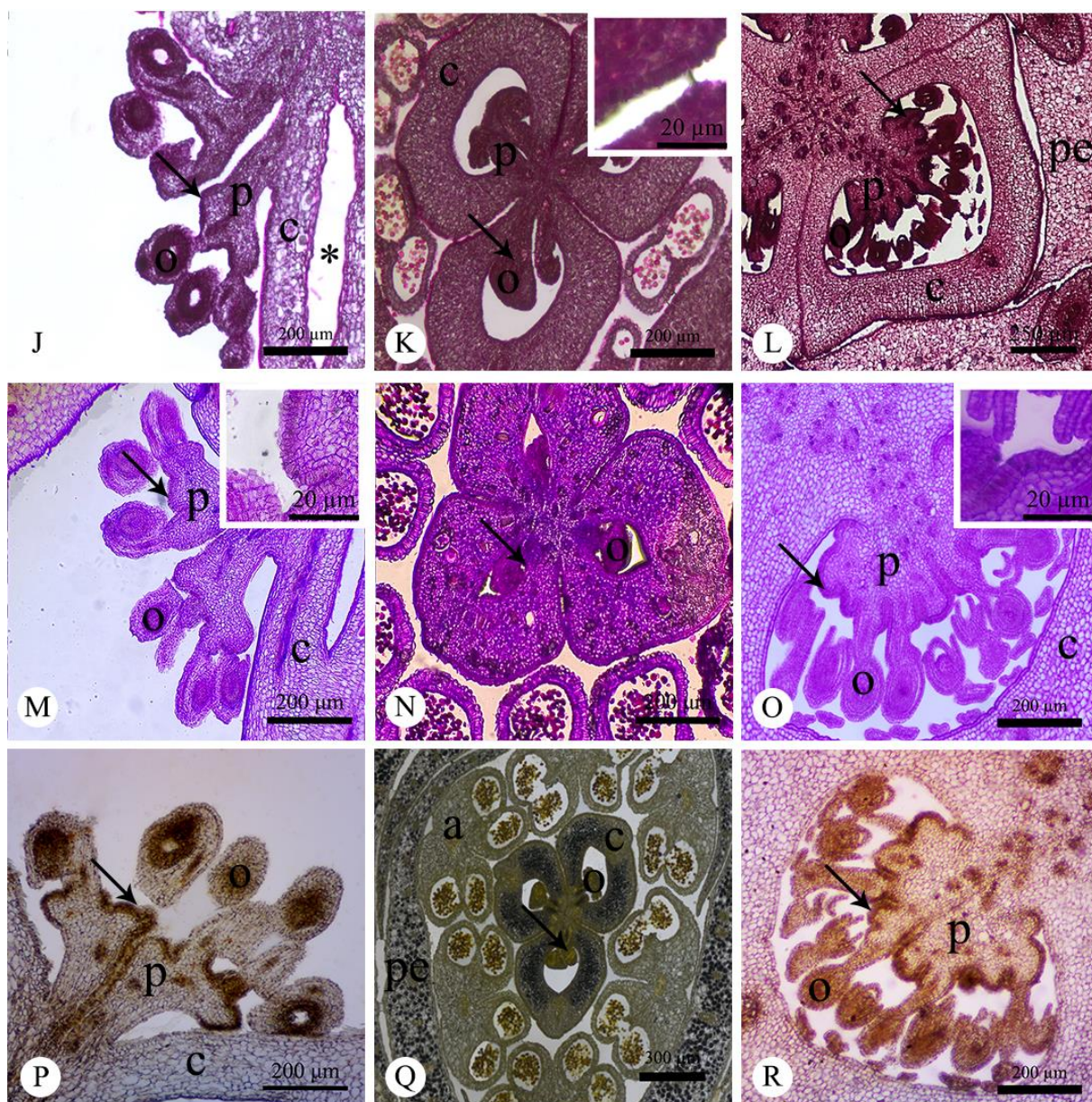


Figura 4 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas porções dos lóculos dos ovários. (J-L) ovário de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, com reação positiva para pectinas com reagente Vermelho de Rutênio; (M-O) ovário de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, com reação positiva para polissacarídeos com reagente PAS; (P) óvulos e placenta de *A. comata* indicando reação negativa a compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico; (Q) ovário e estames de *D. encholirioides* indicando reação negativa para amido no tecido obturador com Lugol; (R) ovário de *V. friburgensis* indicando reação negativa no tecido obturador para compostos fenólicos com Cloreto Férrico. Setas finas indicam a epiderme secretora do tecido obturador; (*) lúmen do nectário septal; p=placenta; c=carpelo; pe=pétala; o=óvulo; a=antera.

No ovário de *D. encholirioides* foi possível observar de duas a três fileiras de óvulos anátropos em cada lóculo, cuja placentação é axilar (Figura 3B). A epiderme da placenta se mostra com características secretoras junto à micrópila dos óvulos e também na face oposta da placenta em relação à micrópila (Figura 3B). Tais células

constituem o tecido obturador, apresentando forma cúbica e característica secretora conspícua devido aos núcleos corados intensamente (Figura 3B). Tal tecido apresentou secreção composta de lipídeos (Figura 3E), proteínas (Figura 3H) e polissacarídeos/carboidratos (Figura 4K, 4N) ao reagir positivamente aos testes de Sudan IV Xylidine Ponceau, PAS e vermelho de rutênio (Tabela 2).

Os óvulos em *V. friburgensis* são mais numerosos do que nas outras espécies observadas, seu número varia em torno de 12 fileiras de óvulos por lóculo ovariano (Figura 3C). São óvulos anátropos e a placentação é axilar (Figura 3C). As células que compreendem o tecido obturador estão nas margens da placenta e são ligeiramente alongadas, com conteúdo interno denso (Figura 3C). Em *V. friburgensis* há uma maior proporção da placenta em relação às outras espécies observadas, e por isso foi possível constatar uma maior extensão do tecido obturador. Assim como nas demais espécies, o tecido apresentou secreção composta de lipídeos (Figura 3F), proteínas (Figura 3I) e polissacarídeos/carboidratos (Figura 4L, 4O) (Tabela 2).

4.4 NECTÁRIO

A posição do nectário em *A.comata* é restrita à região septal, entre os lóculos do ovário (Figura 5A). Por esta razão, é denominada de nectário septal. É caracterizada por uma única cavidade central que se estende radialmente por três projeções, cada uma em um septo do ovário (Figura 5A). O nectário possui vários estratos de células, sendo a mais externa de citoplasma mais denso, indicando atividade secretora intensa (Figura 5D). O parênquima nectarífero adjacente apresenta rica vascularização.(Figura 5A) Os testes histoquímicos indicam a presença de lipídeos (Figura 5D), proteínas (Figura 5G), polissacarídeos/carboidratos (Figura 6J, 6M) (Tabela 2).

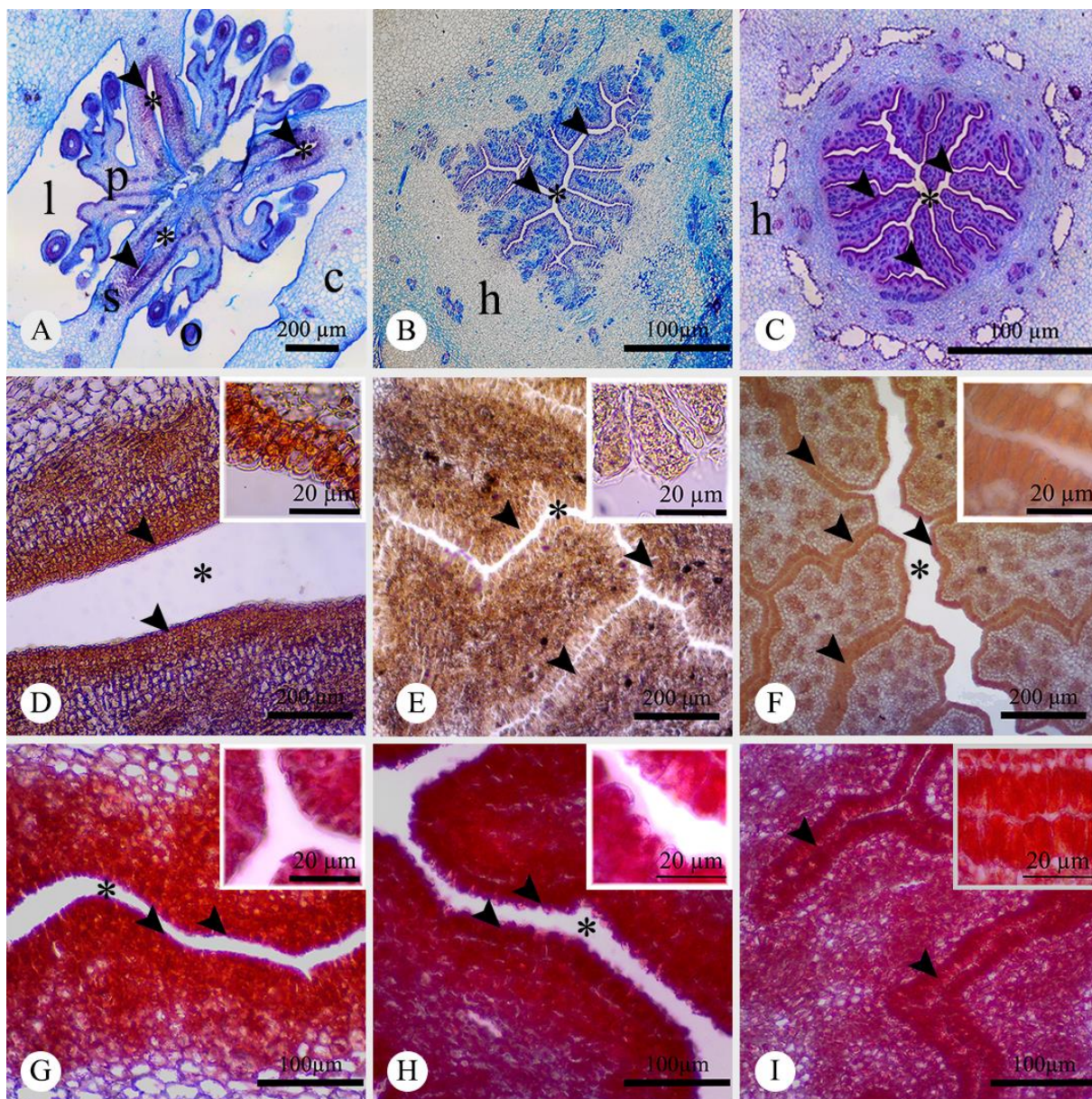


Figura 5 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae nas porções do nectário. (A) ovário de *A. comata* com nectário posicionado entre os septos dos carpelos corado com Azul de Astra e Safranina; (B-C) nectário de *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente localizados no hipanto e com projeções labirintiformes; (D-F) nectários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis*, respectivamente, indicando reação positiva para lipídeos com Sudan IV; (G-I) nectários de *A. comata*, *D. encholirioides* e *V. friburgensis* indicando reação positiva para proteínas com reagente Xylidine Ponceau. Cabeças de seta indicam a epiderme secretora do tecido nectarífero; (*) lúmen do nectário; l=lóculo, p=placenta, h=hipanto.

Em *D. encholirioides* o nectário ocupa a posição abaixo dos lóculos do ovário, sendo denominado infralocular, possuindo aspecto labirintiforme (Figura 5B). A epiderme secretora é unisseriada e possui células de formato alongado e com núcleo e citoplasma corados fortemente. É possível observar a numerosa presença de feixes vasculares no parênquima nectarífero (Figura 5B). Os testes histoquímicos indicam a

presença de lipídeos (Figura 5E), proteínas (Figura 5H) e polissacarídeos/carboidratos (Figura 6K, 6N) (Tabela 2).

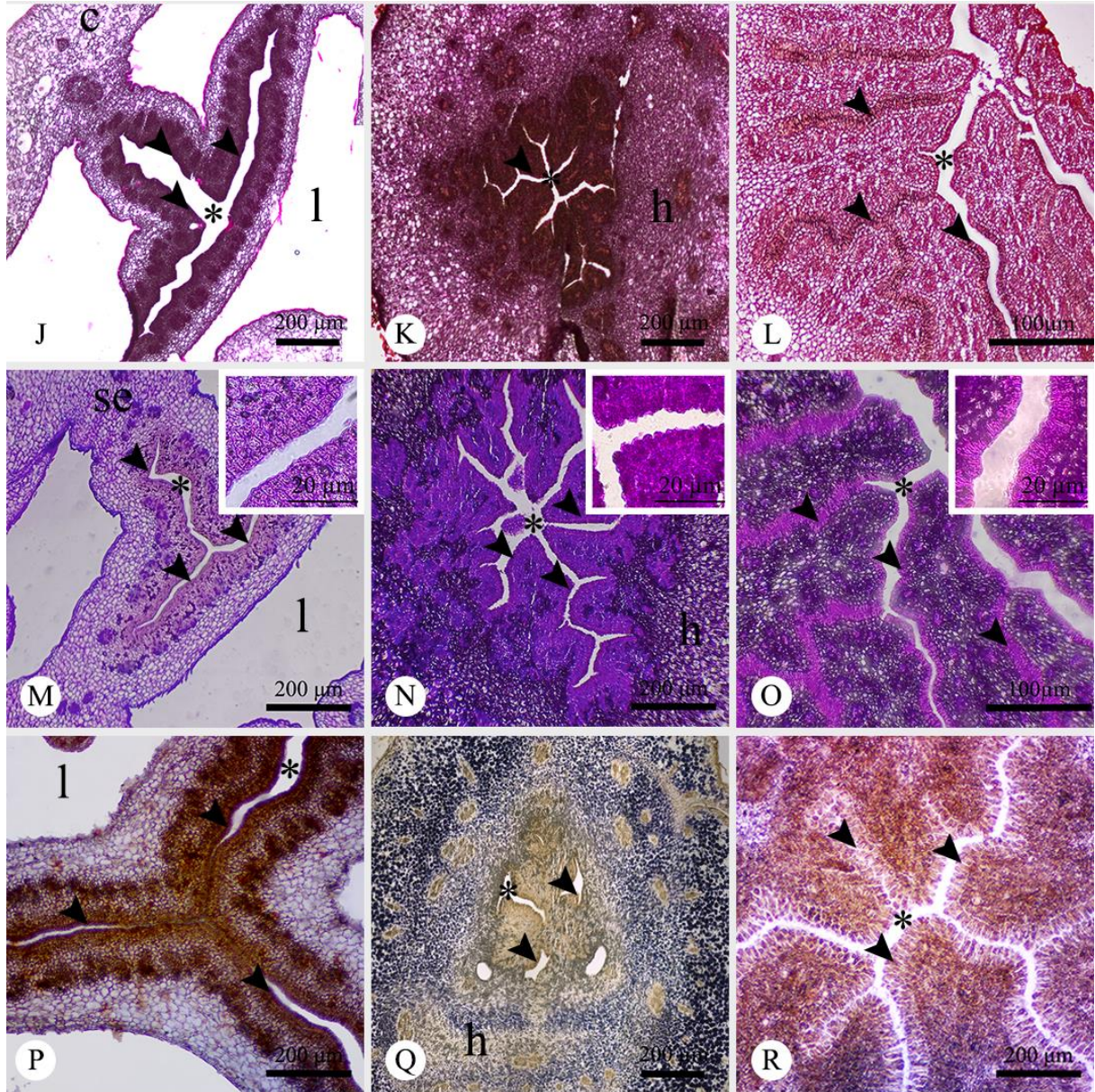


Figura 6 - Secções transversais das flores de Bromeliaceae na porção do nectário. (J-L) nectários indicando reação positiva para pectinas com reagente Vermelho de Rutênio; (J) nectário de *A. comata*; (K) nectário de *D. encholirioides*; (L) nectário de *V. friburgensis*. (M-O) reação positiva para pectinas com reagente Vermelho de Rutênio; (M) nectário de *A. comata*; (N) nectário de *D. encholirioides*; (O) nectário de *V. friburgensis*. (P) reação negativa para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico; (Q) nectário de *D. encholirioides* com reação negativa para amido no tecido nectarífero com Lugol; (R) reação negativa em nectário de *V. friburgensis* para compostos fenólicos com reagente Cloreto Férrico. Cabeças de seta indicam a epiderme do tecido nectarífero; (*) lúmen do nectário; c=carpel; h=hipanto; se=septo; l=lóculo do ovário.

O nectário de *V. friburgensis* ocupa a posição abaixo dos lóculos do ovário, sendo denominado infralocular, de aspecto labirintiforme (Figura 5C). Das espécies estudadas, é o que possui maior extensão de tecido secretor. Percorrem longitudinalmente da base do receptáculo até a base dos lóculos. A região que compreende o tecido nectarífero é amplamente vascularizada (Figura 5C). Os testes histoquímicos indicam a presença de lipídeos (Figura 5F), proteínas (Figura 5I) e carboidratos/polissacarídeos (Figura 5L, 6O) (Tabela 2).

4.5 CANAIS SECRETORES

Em *V. friburgensis*, além dos tecidos secretores associados ao gineceu, foi possível identificar a presença de canais localizados desde a base do hipanto seguindo longitudinalmente à porção apical das sépalas (Figura 7). Se localizam no mesofilo das sépalas em fileiras de sete a nove canais, mais próximos da face epidérmica adaxial do órgão (Figura 7A-B). As células que revestem as paredes internas dos canais não apresentam característica secretora ou epidérmica (Figura 7C-D). Tais canais apresentam secreção conspícua e abundante, sendo que os testes histoquímicos indicam a composição de polissacarídeos (Figura 7B-C) e proteínas (Figura 7D) (Tabela 2).

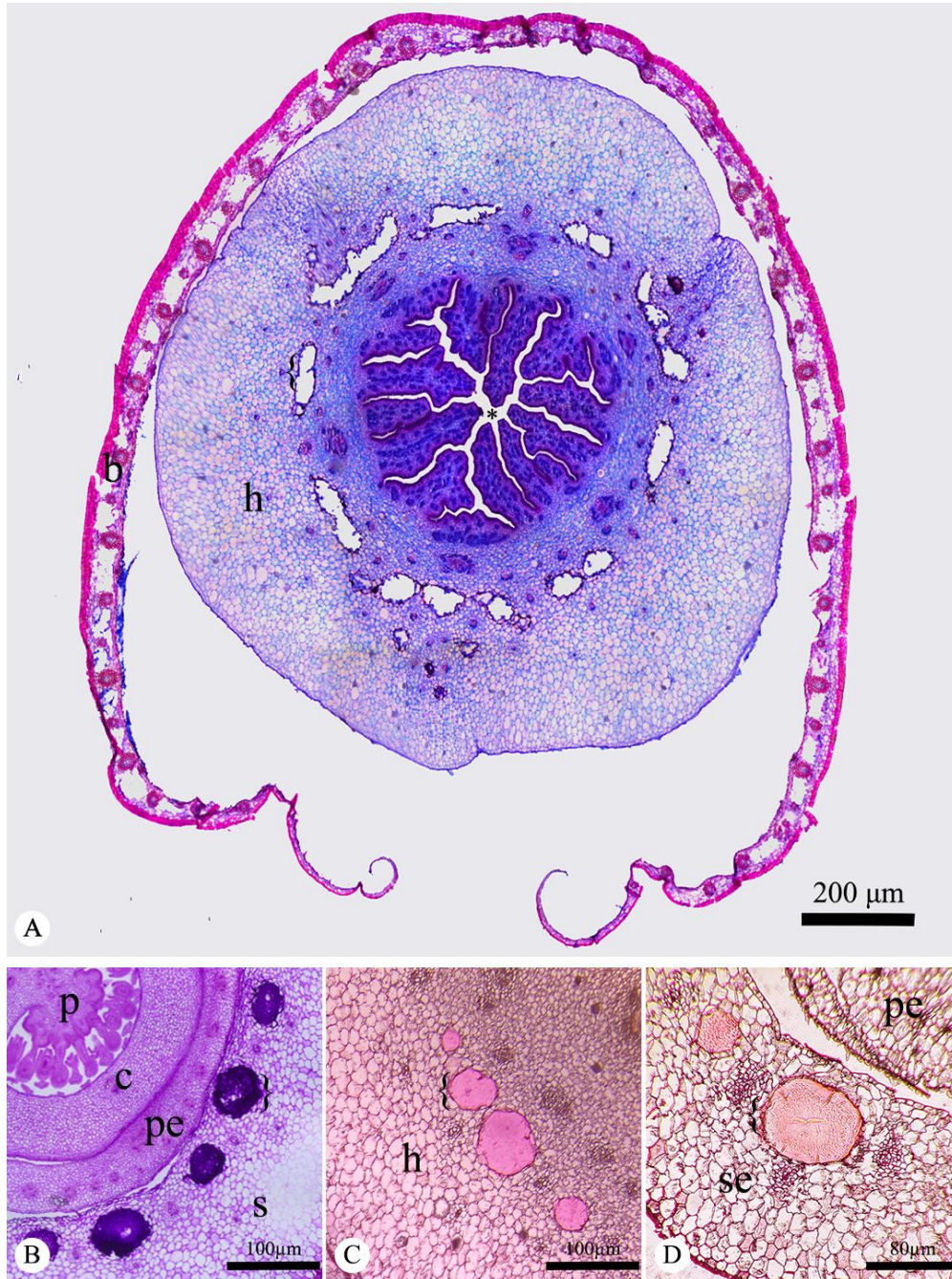


Figura 7 - Secções transversais das Flores de *V. friburgensis* indicando canais secretores. (A) secção indicando cavidades na base do hipanto com coloração Azul de Astra e Safranina; (B) secção na altura do ovário indicando cavidades nas sépalas com conteúdo indicando presença de polissacarídeos com reação positiva ao reagente PAS; (C) secção do hipanto indicando conteúdo das cavidades com presença de pectinas em reação positiva a Vermelho de Rutênio; (D) secção de sépala indicando cavidades com conteúdo com reação positiva a Xylidine Ponceau indicando a presença de proteínas. Cavidades indicadas por colchetes ({}); b=bráctea; h=hipanto; p=placenta; c=carpelo; pe=pétala; se=sépala.

Tabela 2 - Testes histoquímicos realizados nas flores de Bromeliaceae estudadas.

		FeCl ₃	Xylidine Ponceau	P.A.S	Sudan IV	Verm. Rutênio	Lugol
<i>A. comata</i>	Transmissor	-	+	+	+	+	-
	Obturador	-	+	+	+	+	-
	Nectário	-	+	+	+	+	-
<i>D. encholirioides</i>	Transmissor	-	+	+	+	+	-
	Obturador	-	+	+	+	+	-
	Nectário	-	+	+	+	+	-
<i>V. friburgensis</i>	Transmissor	-	+	+	+	+	-
	Obturador	-	+	+	+	+	-
	Nectário	-	+	+	+	+	-
	Can. mucilagem	-	+	+	-	+	-

5 DISCUSSÃO

5.1 CANAIS DE MUCILAGEM

Canais e cavidades secretoras são estruturas internas formadas por um lúmen circundado por células epidérmicas, que podem ser classificadas em esquizógenas, lisígenas ou esquizolisígenas. São consideradas esquizógenas as cavidades cujo conteúdo celular é secretado sem que haja a lise das células epiteliais, em oposição as cavidades lisígenas, nas quais o conteúdo celular é secretado através do processo de lise das células. As cavidades esquizolisígenas possuem ambas as formas de secreção (FAHN, 1988; 2002; NEWCOMBE, 1894).

Nas flores de *Vriesea friburgensis* foram observadas estruturas que percorrem longitudinalmente as sépalas, sendo assim classificadas como canais. O conteúdo do lúmen dos canais é composto por secreção de mucilagem, entretanto não há a presença de células secretoras conspícuas na epiderme de revestimento dos canais, evidenciando assim as características de cavidade secretora lisígena.

As flores de *Vriesea friburgensis* observadas possuem abundância de mucilagem em sua fase de pré-antese e em estágio consideravelmente jovem das flores, portanto é possível descartar que haja relação direta dessa secreção com a atração de polinizadores ou dispersão de frutos (FAHN, 1988). Canais e cavidades secretoras têm amplo registro em estruturas reprodutivas (BARROS et al., 2016) porém pouco registro quando se trata de monocotiledôneas (VERSIEUX & WENDT, 2006).

Ballego-Campos & Paiva (2018) já haviam observado que tricomas peltados atuam como estruturas secretoras de mucilagem presentes no eixo reprodutivo em *Aechmea* (subfamília Bromelioideae). No entanto, não se tinham registros da presença de canais secretores de mucilagem em órgãos reprodutivos da família Bromeliaceae, como observados neste estudo. É comum associar a presença de mucilagem a proteção de estruturas em desenvolvimento (BENZING; BENNET, 2000).

Em relação à função da mucilagem produzida pelos canais secretores, é importante salientar que a espécie tem período de floração entre novembro e janeiro (SAZIMA, M; BUZATO; SAZIMA, I., 1999; SAZIMA, M.; BUZATO; SAZIMA, I., 1996; SCHMID et al., 2011). Períodos de estiagem são comuns durante estes meses de

primavera e verão (MONTEIRO, 2001) e as flores em desenvolvimento estariam suscetíveis a dessecação. Há ainda um possível envolvimento da produção de mucilagem com a prevenção de “ladrões de néctar”, visto que em fase de antese a secreção seca e torna-se enrijecida, dificultando a perfuração do cálice e corola por insetos (IRWIN; ADLER; BRODY, 2004).

5.2 TECIDO TRANSMISSOR

No gineceu, observamos a maior variedade de estruturas secretoras. Na sua porção apical, que compreende o estigma e o estilete, observamos a presença de tecido transmissor.

É denominado tecido transmissor a epiderme interna do estigma e do estilete. Na porção encontrada no estigma, este tecido é responsável pela adesão dos grãos de pólen e pela indução da germinação do tubo polínico. É encontrado revestindo o interior do estigma e nesse caso tem como atividade a secreção de substâncias que fazem o direcionamento do tubo polínico sentido o ovário. O interior do estilete pode ser oco ou maciço e em ambos os casos o tecido transmissor é presente (ENDRESS, 1994; LABARCA & LOEWUS, 1973; LOSADA & HERRERO, 2017).

O tecido transmissor nas espécies observadas possui características secretoras, como observado em outros gêneros da família Bromeliaceae (OLIVEIRA *et al.*, 2016; 2020). Sua secreção é composta por proteínas e polissacarídeos, possíveis elementos atuantes no processo químico de guia do tubo polínico e sua indução de crescimento, assim como também na nutrição do gametófito durante esse processo (MALHÓ, 1988). A presença de glicoproteínas na secreção do tecido transmissor já foi verificada que é capaz de induzir o crescimento dos tubos polínicos em condições *in vitro* (CHEUNG; WANG; WU, 1995) e foi verificado o papel nutritivo dos carboidratos presentes no exudato do tecido transmissor por Labarca e Loewus (1973).

Também tem participação no processo de seleção dos grãos de pólen que atuarão no processo reprodutivo e na competição entre os tubos polínicos dentro do estilete (ERBAR, 2003).

5.3 TECIDO OBTURADOR

Na porção basal do gineceu, observamos o tecido obturador, com indícios de função secretora.

O tecido obturador compreende a epiderme que recobre a superfície da placenta, no interior dos lóculos, se localizando próximo aos óvulos. É um tecido com diversas funções, desde atuação na fecundação dos óvulos até a formação dos frutos (FAGUNDES & MARIATH, 2010; OLIVEIRA *et al.*, 2020).

Silva *et al.*, (2010) atribui ao tecido obturador a função de produzir frutos carnosos em Bromelioideae, entretanto em Tillandsioideae e Pitcairneoideae o tecido obturador também é presente, porém nessas subfamílias os frutos são secos. Atribuímos a característica histoquímica do tecido obturador igual à do tecido transmissor, e podemos associar sua secreção apenas à indução do crescimento direcionamento do tubo polínico de forma química, e nutrição do gametófito em *Aechmea*, *Dyckia* e *Vriesea* (LOSADA; HERRERO, 2017; MALHÓ, 1988) e adicional a isso, produção de frutos carnosos em *Aechmea* (SILVA *et al.*, 2010).

5.4 NECTÁRIO

Nectários são estruturas secretoras que produzem o néctar, substância conhecida por ser composta principalmente por açúcares, mas também por aminoácidos (FAHN, 1988; 2000). Dentre os açúcares encontrados no néctar podem se destacar a glicose, frutose e sacarose (FAHN, 2000). A presença de néctar atua como um atrativo a animais polinizadores ou que atuem com algum tipo de defesa para a planta.

Os nectários podem possuir diversas morfologias, sendo formados por uma epiderme secretora denominada tecido nectarífero (SCHMID, 1985). Podem ser classificados de acordo com sua localização, podendo ser chamados, assim, de nectário floral quando localizados no eixo reprodutivo, e nectário extra-floral quando localizado no eixo vegetativo. Os nectários septais também podem ser classificados de acordo com a forma e disposição das cavidades secretoras (SCHMID, 1985).

Em Bromeliaceae são encontrados nectários florais localizados entre os septos que unem as folhas carpelares do ovário, chamados então de nectários septais (BERNARDELLO; GALETTO; JULIANI, 1991; OLIVEIRA *et al.*, 2020).

Em *A. comata* foi observado o padrão septal do nectário, classificado como possuindo uma cavidade comum não-labiríntica segundo classificação de Schmid (1985). Enquanto em *D. encholirioides* e *V. friburgensis* foi encontrada a maior parte do tecido nectarífero em posição abaixo dos lóculos do ovário, sendo denominado assim por nectário septal infralocular, e com cavidades comuns labirínticas segundo classificação de Schmid (1985). A posição e quantidade do tecido nectarífero é influenciada pela posição do ovário na flor, como observado também por Sajo, Rudall e Prychid (2004). Em Bromelioideae as flores são epíginas e o nectário encontra-se apenas nos septos do ovário, enquanto em Pitcairnoideae e Tillandsioideae as flores são períginas e possuem o nectário predominantemente abaixo dos lóculos do ovário.

A composição da secreção produzida pelo tecido nectarífero é aqui descrita como sendo formada por carboidratos, proteínas e lipídeos, em oposição ao que foi descrito por Bernardelo, Galleto e Juliani (1991) no qual é relatado a ausência de lipídeos e proteínas no néctar para a família Bromeliaceae. Néctar composto por carboidratos, lipídeos e proteínas seria importante para a formação de laços ecológicos com animais que possuem tais demandas alimentares e nutricionais (SAZIMA I; BUZATO; SAZIMA M, 1996; SAZIMA M; BUZATO; SAZIMA I, 1999; ZAMBON *et al.*, 2019).

6 CONCLUSÃO

É possível afirmar que o trato transmissor das espécies observadas possui características anatômicas e histoquímicas semelhantes ao encontrado na literatura dentro das classificações conhecidas para essas estruturas.

No que diz respeito aos nectários septais, podemos dizer que maiores aprofundamentos na família Bromeliaceae precisam ser feitos para o entendimento de possíveis padrões para a família. Para que possamos compreender a dinâmica ecológica envolvendo o néctar e relação com a morfologia do nectário septal em Bromeliaceae são necessários mais estudos de observação em campo da relação entre flor e polinizadores.

Canais produtores de mucilagem nas sépalas de flores em Bromeliaceae são descritos pela primeira vez neste estudo, portanto observações mais profundas

precisam ser feitas para maior compreensão das suas funções ecológicas e sistemáticas/filogenéticas e sua possível exclusividade ao gênero *Vriesea* ou à subfamília Tillandsioideae.

REFERÊNCIAS

- ALBERTONI, F. F.; STEINER, J; ZILLIKENS, A. **The associated beetle fauna of *Hohenbergia augusta* and *Vriesea friburgensis* (Bromeliaceae) in southern Brazil.** Journal of Natural History, v. 50, n. 47-48, p. 2917-2939, 2016.
- ARIANI, C. V.; MENEZES, V. A.; VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C. F. D. **The negative effect of fire on populations of three bromeliad species of a restinga habitat in the southern state of Santa Catarina, Brazil.** Vidalia, v. 2, p. 44-49, 2004.
- AZEREDO, T. E. V; CITADINI-ZANETTE, V. **Aspectos florísticos, taxonômicos e ecológicos de bromélias da Mata Atlântica do sul de Santa Catarina, Brasil.** Revista de Estudos Ambientais, v. 14, n. 4, p. 20-43, 2012.
- BALLEGO-CAMPOS, I.; PAIVA, E. A. S. **Mucilage secretion in the inflorescences of *Aechmea blanchetiana*: evidence of new functions of scales in Bromeliaceae.** Flora, v. 246, p. 1-9, 2018.
- BENZING, D. H.; BENNETT, B. **Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation.** Cambridge University Press, 2000
- BENZING, D. H.. **Mineral nutrition of epiphytes: an appraisal of adaptive features.** Selbyana, v. 5, n. 3/4, p. 219-223, 1981
- BENZING, D. H.; SEEMANN, J.; RENFROW, A.. **The foliar epidermis in *Tillandsioideae* (Bromeliaceae) and its role in habitat selection.** American Journal of Botany, v. 65, n. 3, p. 359-365, 1978
- BERNARDELLO, M.; GALETTO, L.; JULIANI, H. R. **Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae.** Annals of Botany, v. 67, n. 5, p. 401-411, 1991.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MUASYA, A. M.; LINDER, H. P. **A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification.** Botanical Journal of the Linnean Society, v. 175, n. 1, p. 4-16, 2014.
- BUKATSCH, F. **Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin.** Mikrokosmos, v. 61, n. 8, p. 255, 1972.
- CHEUNG, A.Y.; WANG, H.; WU, H.. **A floral transmitting tissue-specific glycoprotein attracts pollen tubes and stimulates their growth.** Cell, v. 82, n. 3, p. 383-393, 1995.

COFFANI-NUNES, J. V.; VERSIEUX, L. M.; WANDERLEY, M. G. L.; PIRANI, J. R. **Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil: Bromeliaceae-Tillandsioideae.** Boletim de Botânica, v. 28, n. 1, p. 35-54, 2010.

COSTA, A.F.; M., R.L.; N., B.; MACHADO, T.M.; KESSOUS, I.M.; URIBBE, F.P.; COUTO, D.R.; GOMES-DA-SILVA, J. **Vriesea in Flora e Funga do Brasil.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB6468>>. Acesso em: 15 set. 2022.

DERWIDUEÉ, F. S.; GONZALEZ, Ana Maria. **Anatomía foliar en Bromeliaceae del Nordeste argentino y Paraguay.** Bonplandia, p. 153-173, 2010.

ERBAR, C. **Pollen tube transmitting tissue: place of competition of male gametophytes.** International Journal of Plant Sciences, v. 164, n. S5, p. S265-S277, 2003.

FAGUNDES, N. F.; MARIATH, Jorge Ernesto de Araujo. **Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species.** Acta Botanica Brasilica, v. 24, n. 3, p. 765-779, 2010.

FARIA, A.P.G.; ROMANINI, R.P.; KOCH, A.K.; SOUSA, G.M.; SOUSA, L.O.F.; Wanderley, M.G.L. **Aechmea in Flora e Funga do Brasil.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB5788>>. Acesso em: 15 set. 2022.

FERREIRA, Inaldo N; CAVALCANTI, Laise H. **Availability of microhabitats for Myxomycetes in the Atlantic Forest: Bromeliaceae.** Biotemas, v. 23, n. 3, p. 1-10, 2010.

GESING, J. P. A. **Macroinvertebrados associados à *Vriesea friburgensis* Mez (Bromeliaceae) em floresta ribeirinha, Santa Maria, RS, Brasil.** 2008.

HILL, J. P.; LORD, E. M. **Dynamics of pollen tube growth in the wild radish *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). II. Morphology, cytochemistry and ultrastructure of transmitting tissues, and path of pollen tube growth.** American Journal of Botany, v. 74, n. 7, p. 988-997, 1987.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique.** McGraw-Hill Book Company, Inc: London; 530p, 1940.

LABARCA, C.; LOEWUS, F. **The nutritional role of pistil exudate in pollen tube wall formation in *Lilium longiflorum*: II. Production and utilization of exudate from stigma and stylar canal.** Plant Physiology, v. 52, n. 2, p. 87-92, 1973.

LILLIE, R. D. **Histopathologic technic and practical histopathology**. 3^a Ed. McGraw Hill, New York. 1965.

LINDHOLZ, C. G.; BAPTISTA-SILVA, A.; MONDIN, C. A.; UTZ, L. R. P.; TRIPLETT, E. W.; EIZIRIK, E.. **Seasonal physiological parameters and phytotelmata bacterial diversity of two bromeliad species (*Aechmea gamosepala* and *Vriesea platynema*) from the Atlantic Forest of southern Brazil**. *Diversity*, v. 11, n. 7, p. 111, 2019.

LOSADA, J. M.; HERRERO. M.. **Pollen tube access to the ovule is mediated by glycoprotein secretion on the obturator of apple (*Malus domestica*, Borkh)**. *Annals of botany*, v. 119, n. 6, p. 989-1000, 2017.

IRWIN, Rebecca E.; ADLER, L. S.; BRODY, A. K. **The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense**. *Ecology*, v. 85, n. 6, p. 1503-1511, 2004.

JACQUES-FÉLIX, H. **The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana***. *Selbyana*, p. 118-124, 2000.

KUHN, S. A.; NOGUEIRA, F. M.; FAGUNDES, N. F.; MARIATH, J. E. A. **Morphoanatomy of the ovary and ovule in Bromeliaceae subfamily Tillandsioideae and its systematic relevance**. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 181, n. 3, p. 343-361, 2016.

MACHADO, T. M.; NETO, L. M. **Bromeliaceae de um campo de altitude no sul de Minas Gerais (Brasil)**. Fontqueria, 2010.

MAGALHÃES, R. I.; MARIATH, J. EA. **Seed morphoanatomy and its systematic relevance to Tillandsioideae (Bromeliaceae)**. *Plant Systematics and Evolution*, v. 298, n. 10, p. 1881-1895, 2012.

MALHÓ, R.. **Pollen tube guidance—the long and winding road**. *Sexual Plant Reproduction*, v. 11, n. 5, p. 242-244, 1998.

MESTRE, L. A. M.; ARANHA, J. M. R.; ESPER, M. L. P. **Macroinvertebrate fauna associated to the bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil)**. *Brazilian archives of biology and technology*, v. 44, n. 1, p. 89-94, 2001.

MONTEIRO, M. A. **Caracterização climática do estado de Santa Catarina: uma abordagem dos principais sistemas atmosféricos que atuam durante o ano**. *Geosul*, v. 16, n. 31, p. 69-78, 2001.

MONTEIRO, R. F.; MACEDO, M.V. **First report on the diversity of insects trapped by a sticky exudate of the inflorescences of *Vriesea bituminosa* Wawra (Bromeliaceae: Tillandsioideae).** *Arthropod-Plant Interactions*, v. 8, n. 6, p. 519-523, 2014.

NEWCOMBE, F. C. **The cause and conditions of lysigenous cavity-formation.** *Annals of Botany*, v. 8, n. 32, p. 403-421, 1894.

OLIVEIRA, F. M. C.; RODRIGUES, A. C.; LUSA, M. G.; MELO-DE-PINA, G. F. de A.. **Androecium and gynoecium anatomy of Bromeliaceae species.** *Flora*, v. 263, p. 151538, 2020.

PASAPERA, S. M.. **Habitat Utilization of the Endemic Poison Dart Frog *Excidobates mysteriosus* in North-western Peru.** 2011.

PEARSE, A.G.E. **Histochemistry: theoretical and applied.** Little, Brown & Company, Boston. 1985.

PIZZOLATO, P.; LILLIE, R. D. **Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins.** *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*, v. 21, n. 1, p. 56-64, 1973.

RAYNAL-ROQUES, A; JÉRÉMIE, J. **Biologie diversity in the genus *Utricularia* (Lentibulariaceae).** *Acta botanica gallica*, v. 152, n. 2, p. 177-186, 2005.

ROCHA, C. F. D; COGLIATTI-CARVALHO, L.; FREITAS, A. F. N.; ROCHA-PESSÔA, T. C.; DIAS, A. S.; ARIANI, C. V.; MORGADO, Leila Nunes.. **Conservando uma larga porção da diversidade biológica através da conservação de Bromeliaceae.** *Vidalia*, v. 2, n. 1, p. 52-68, 2004.

RUZIN, S. E. **Plant microtechnique and microscopy.** New York: Oxford University Press, 1999.

SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. **Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil.** *Annals of Botany*, v. 83, n. 6, p. 705-712, 1999.

SAZIMA, I.; BUZATO, S.; SAZIMA, M. **An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil.** *Botanica Acta*, v. 109, n. 2, p. 149-160, 1996.

SCHMID, S.; SCHMID, V. S. ; ZILIKENS, A. ; STEINER, J.. **Diversity of flower visitors and their role for pollination in the ornithophilous bromeliad *Vriesea friburgensis* in two different habitats in southern Brazil.** *Ecotropica*, v. 17, n. 1, p. 91-102, 2011.

SILVA, K. R.; STÜTZEL, T.; ORIANI, A.. **Seed development and its relationship to fruit structure in species of Bromelioideae (Bromeliaceae) with fleshy fruits.** Botanical Journal of the Linnean Society, v. 192, n. 4, p. 868-886, 2020.

SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Flora Neotropica, Monograph No. 14, Part 3, **Bromelioideae (Bromeliaceae)**. New York, The New York Botanical Garden, 1979.

VERSIEUX, L M.; WENDT, T. **Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism.** Selbyana, p. 107-146, 2006.

ZAMBON, V; AGOSTINI, K; NEPI, Ma; ROSSI, M. L.; MARTINELLI, A. P.; SAZIMA, M. **The role of nectar traits and nectary morphoanatomy in the plant-pollinator interaction between Billbergia distachia (Bromeliaceae) and the hermit Phaethornis eurynome (Trochilidae).** Botanical Journal of the Linnean Society, v. 192, n. 4, p. 816-827, 2019.

ZILLIKENS, A; GORAYEB, I. S.; STEINER, J.; MARCONDES, C. B.. **Aquatic larvae and pupae of Fidena (Laphriomyia) rufopilosa (Ricardo) (Diptera: Tabanidae) developing in bromeliad phytotelmata in the Atlantic forest of southern Brazil.** Journal of the Kansas Entomological Society, v. 78, n. 4, p. 381-386, 2005.