



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS –
BOTÂNICA TROPICAL**

JORGEANE VALÉRIA CASIQUE TAVARES

**ESTRUTURAS SECRETORAS FLORAIS E EXTRAFLORAIS EM ESPÉCIES DE
Gongora Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook. e *Coryanthes* Hook.
(ORCHIDACEAE: STANHOPEINAE) OCORRENTES NA REGIÃO AMAZÔNICA**

BELÉM

2015



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – BOTÂNICA
TROPICAL

JORGEANE VALÉRIA CASIQUE TAVARES

ESTRUTURAS SECRETORAS FLORAIS E EXTRAFLORAIS EM ESPÉCIES DE
***Gongora* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook. e *Coryanthes* Hook.**
(ORCHIDACEAE: STANHOPEINAE) OCORRENTES NA REGIÃO AMAZÔNICA

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Ciências Biológicas: Área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de Mestre. Orientador: Prof.^a Dr.^a Ana Cristina Andrade de Aguiar-Dias.
Co-Orientador: Dr. Pedro Lage Viana.

BELÉM

2015



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – BOTÂNICA
TROPICAL**

JORGEANE VALÉRIA CASIQUE TAVARES

**ESTRUTURAS SECRETORAS FLORAIS E EXTRAFLORAIS EM ESPÉCIES DE
Gongora Ruiz & Pav., *Stanhopea Frost ex Hook.* e *Coryanthes Hook.*
(ORCHIDACEAE: STANHOPEINAE) OCORRENTES NA REGIÃO AMAZÔNICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de Mestre.

Aprovado em: / / 2015

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dr.^a Ana Cristina Andrade de Aguiar-Dias - Orientador
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

Prof. Dr. Pedro Lage Viana - Co-orientador
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

Prof. Dr.^a Fernanda Ilkiu Borges de Souza – 1º Examinador
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

Prof. Dr.^a Alba Lúcia Ferreira de Almeida Lins – 2º Examinador
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, EMBRAPA Amazônia Oriental

Prof. Dr. André Olmos Simões – 3º Examinador
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Dedico

À Deus, meu guardador, minha sabedoria, meu direcionador e meu melhor amigo. À minha família que está sempre ao meu lado e me dá forças para alcançar meus sonhos.

Agradecimentos

A Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA) e ao Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) pela formação;

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida e apoio a pesquisa;

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi pela estrutura concedida e por disponibilizar o Laboratório de Anatomia Vegetal (LAVEG) para realização de meu trabalho.

A coordenação da Pós-graduação, o secretário, Anderson, que sempre foi muito solícito, com as nossas necessidades acadêmicas, e os professores do curso de Pós-graduação e associados, pelas disciplinas ministradas, pelas discussões e ensinamentos;

A Prof. Dr.^a Ana Cristina por todos os ensinamentos durante estes dois anos, por ter aceitado me orientar, pela confiança, paciência e por todo tempo dispensado nas correções de textos, pelo todo suporte dado em minha formação e na realização de minha pesquisa;

A Dra. Alba pelo incentivo e oportunidade de alcançar e aperfeiçoar o meu sonho com a Botânica em especial com a anatomia vegetal.

A MSc. Tatiani Kikuchi, pela sua imensa paciência e apoio. Obrigada por cada direcionamento, incentivo, cada ideia. Obrigada por me acompanhar no laboratório, por cada lâmina analisada e cada parágrafo lido. Por todo ensinamento e amizade;

Ao MSc. Rolf Júnior, por sua imensa paciência e generosidade de me ajudar, pelo aprendizado, auxílio na parte experimental e escrita deste trabalho;

A MSc. Edilson Freitas por realizar o MEV de minhas amostras, pelos momentos de descontração e amizade;

Ao Dr. Fernando Carvalho, do departamento de entomologia do Museu Paraense Emílio Goeldi, por auxiliar na identificação das abelhas e formigas.

Aos parceiros da Faculdade de Biologia UFPA, pelo companheirismo e amizade;

Ao orquidófilo e parceiro Luiz Otávio Adão Teixeira por fornecer o material botânico, provindos de sua coleção particular;

A Ana Kelly e ao André Cardoso que desde o começo me incentivaram a realizar este trabalho, forneceram informações de campo a cerca das espécies e me ajudaram com as fotos;

Aos colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal, Jaqueline Helen, Breno Serrão, Gleyce Marina, Suzane Brígida, Edilson Freitas, Joana Filgueira, Dâmaris Busman, Suelen Mata, obrigada pela convivência e por todo apoio;

Aos meu colegas de turma, Jaqueline Helen, Andreza Pereira, Marcos Vinícius, Rodolfo Raiol, Gabriela Cerqueira e a Jéssica Juliane e ao agregado, Wanderson Luis, pelo companheirismo, troca de conhecimentos e amizade;

Aos meus pais, Esther e Joaquim, pelo apoio contínuo, conselhos, incentivo e confiança, pelo exemplo de vida e pelo sacrifício financeiro de manter meus estudos. Aos meus irmãos, José Luís e Ramón, por serem especiais pra mim;

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

Meus sinceros agradecimentos!

SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	9
1. CONTEXTUALIZAÇÃO.....	10
1.1. REVISÃO DE LITERATURA.....	12
1.1.1. Orchidaceae Juss.	12
1.1.2. Stanhopeinae Benth.	13
1.1.3. Estruturas Secretoras.....	14
1.2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	16

Capítulo 1: ESTRUTURAS SECRETORAS EM ESPÉCIES DE STANHOPEINAE BENTH. (ORCHIDACEAE), OCORRENTES NA REGIÃO AMAZÔNICA.....	24
Resumo.....	25
Abstract	26
Introdução.....	27
Material e métodos	28
Resultados.....	29
Discussão.....	51
Considerações finais	54
Referências bibliográficas.....	54

Lista de Figuras

CAPÍTULO 1

Figura 1: Forrageamento dos visitantes em <i>Stanhopea grandiflora</i> Lindl.....	31
Figura 2: Forrageamento dos visitantes nas espécies de <i>Gongora</i> Ruiz & Pavon.....	32
Figura 3: Forrageamento dos visitantes em <i>Coryanthes macrantha</i> (Hook.) Hook.....	34
Figura 4: <i>Stanhopea grandiflora</i> (Lodd.) Lindl. (Morfologia).....	35
Figura 5: <i>Gongora pleiochroma</i> , <i>Gongora jauariensis</i> e <i>Gongora minax</i> (Morfologia).....	36
Figura 6: <i>Coryanthes macrantha</i> (Morfologia).....	37
Figura 7: <i>Stanhopea grandiflora</i> (Anatomia).....	39
Figura 8: <i>Stanhopea grandiflora</i> (Anatomia).....	40
Figura 9: <i>Stanhopea grandiflora</i> (Histoquímica).....	41
Figura 10: <i>Gongora pleiochroma</i> Rchb.f., <i>Gongora jauariensis</i> Campacci & J.B.F.Silva e <i>Gongora minax</i> Rchb.f. (Anatomia).....	43
Figura 11: <i>Gongora pleiochroma</i> Rchb.f., <i>Gongora jauariensis</i> Campacci & J.B.F.Silva e <i>Gongora minax</i> Rchb.f. (Anatomia).....	44
Figura 12: <i>Gongora pleiochroma</i> Rchb.f., <i>Gongora jauariensis</i> Campacci & J.B.F.Silva e <i>Gongora minax</i> Rchb.f. (Histoquímica).....	45
Figura 13: <i>Gongora pleiochroma</i> Rchb.f., <i>Gongora jauariensis</i> Campacci & J.B.F.Silva e <i>Gongora minax</i> Rchb.f. (Histoquímica).....	46
Figura 14: <i>Gongora pleiochroma</i> Rchb.f., <i>Gongora jauariensis</i> Campacci & J.B.F.Silva e <i>Gongora minax</i> Rchb.f. (Histoquímica).....	47
Figura 15: <i>Coryanthes macrantha</i> (Anatomia).....	49
Figura 16: <i>Coryanthes macrantha</i> (Histoquímica).....	50

RESUMO

Orchidaceae, é uma das maiores famílias dentre as angiospermas, são amplamente conhecidas pela diversidade de formas e cores de suas flores. Características que atraem potenciais polinizadores e confere a elas uma relação, muitas vezes, específica com os insetos. Os respectivos gêneros em estudo, *Gongora* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook. e *Coryanthes* Hook., são pertencentes a subtribo Stanhopeinae Benth., que consiste de aproximadamente 257 espécies, distribuídas em 20 gêneros, são orquídeas de distribuição neotropical e exclusivamente polinizadas por abelhas *Euglossini* masculinas. Até o presente momento os estudos anatômicos envolvendo estruturas secretoras em Stanhopeinae, descreveram as estruturas produtoras de lipídios, elaióforos e osmóforos. E com o intuito de expandir e contribuir para o conhecimento anatômico do grupo Stanhopeinae, este trabalho visou investigar as estruturas secretoras em espécies de *Gongora* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook. e *Coryanthes* Hook., orquídeas, ocorrentes na Região Amazônica. As flores foram coletadas para seguir as análises anatômicas usuais e amostras reservadas para posterior incorporação ao herbário MG. As Stanhopeinae analisadas, oferecem recompensas produzidas pelos osmóforos e elaióforos aos seus polinizadores, as abelhas *Euglossini* machos, enquanto os nectários florais e extraflorais produzem o néctar para as formigas, que auxiliam na proteção das plantas e flores contra possíveis plantas invasoras e herbívoros iminentes.

Palavras chaves: Osmóforos, elaióforos, nectários, Orquídeas, Polinização.

ABSTRACT

Orchidaceae, is one of the largest families of angiosperms, are widely known for the diversity of shapes and colors of their flowers. Features that attract pollinators potentials and gives them a relationship, often specific with the insects. The respective genus under study, *Gongora* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook. and *Coryanthes* Hook., belong the subtribe Stanhopeinae Benth., which consists of approximately 257 species belonging to 20 genera, are neotropical distribution orchid and exclusively pollinated by bees Euglossini male. At the present moment, the anatomical studies of secretory structures in Stanhopeinae, described the structures that produce lipids, as elaiophores and osmophores. And in order to expand and contribute to the anatomical knowledge of Stanhopeinae group, this study aimed to investigate the secretory structures in species of *Gongora* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook., and *Coryanthes* Hook., orchids, that occurring in the Amazon region. The flowers were collected for the analysis usual anatômics and reserved samples for subsequent incorporation into the herbarium MG. The Stanhopeinae analyzed, offer rewards produced by osmophores elaiophores and their pollinators, bees Euglossini males, while floral and extrafloral Nectarios produce nectar for the ants, which help protect the plants and flowers from potential invasive plants and herbivores imminent.

Keywords: Osmophores, elaiophores, nectaries, Orchids, Pollination.

1. CONTEXTUALIZAÇÃO

Orchidaceae A. Juss, é uma das maiores famílias de plantas floríferas e pertencem a ordem Asparagales (Dressler, 2005). Exibem características como, flores de diversas formas e cores altamente especializadas que servem para atrair insetos e propiciar a polinização cruzada (Dressler 1993).

As flores de Orchidaceae apresentam uma estrutura relativamente uniforme, e consta de dois verticilos trímeros (3 sépalas e 3 pétalas), sendo que a pétala mediana denominada labelo, geralmente é maior e pode possuir ornamentações (calos) ou glândulas descritas como nectários, elaióforos, osmóforos, etc., com funções relacionadas ao processo de polinização (Dressler, 1993; Singer, 2004).

Ao longo dos últimos 20 anos, uma série de estudos investigou a anatomia das glândulas florais em orquídeas e sua relevância para a polinização. Entre as glândulas descritas até agora estão: **elaióforos e osmóforos** (Stpiczyńska et al., 2007; Stpiczyńska & Davies, 2008; Wiemer et al., 2008; Aliscioni et al., 2009; Davies & Stpiczyńska, 2009; Pansarin & Amaral, 2008; Pansarin, et al., 2009; Pansarin & Pansarin, 2011; Antón et al., 2012; Davies & Stpiczyńska, 2012; Blanco et al., 2013; Francisco & Ascensão, 2013); **tricomas secretores** (Davies & Stpiczyńska, 2006); **nectários florais e extraflorais** (Figueiredo & Pais, 1992; Galetto et al., 1997; Stpiczyńska & Matusiewicz, 2001; Stpiczyńska et al., 2003; Stpiczyńska et al., 2005; Leitão, 2007; Moreira et al., 2008; Aguiar et al., 2012; Pansarin et al., 2012; Nunes et al., 2013); **e outras estruturas** (van der Pijl & Dobson, 1966; Davies et al., 2005; Mayer et al., 2011; Cardoso-Gustavson et al., 2014).

Em Orchidaceae, osmóforos, elaióforos e nectários são comumente encontradas (van der Pijl & Dobson, 1966; Dressler, 1993; Pridgeon et al., 1999). Entretanto, para as flores de Stanhopeinae, somente os osmóforos foram registrados, os quais encontram-se localizados na superfície adaxial de sépalas, pétalas ou no labelo (Whitten, 1985; Dressler, 1993). Essas glândulas foram descritas anatomicamente como células epidérmicas papilosas ou não, além de tricomas unicelulares (Curry et al., 1991; Stpiczyńska, 1993; Ascensão et al., 2005; Melo et al., 2010).

Sabe-se que todas as espécies de Stanhopeinae possuem glândulas que secretam recompensas florais, como as fragrâncias (Dressler, 1968; Pansarin et al., 2006; Pansarin & Amaral, 2009). No entanto, a estrutura e distribuição das glândulas secretoras nas flores da subtribo têm sido pouco estudadas.

Os estudos anatômicos realizados até o momento com espécies de Stanhopeinae são com: **órgãos vegetativos** (Solereder & Meyer, 1930; Williams, 1979; Møller & Rasmussen, 1984; Pridgeon, 1987; Dressler, 1993; Stern & Morris, 1992), e **órgãos reprodutivos**, envolvendo especialmente osmóforos e elaióforos (Solereder & Meyer, 1930; Vogel, 1962; Pridgeon & Stern, 1983; Williams, 1983; Stern et al., 1987; Curry et al., 1991; Silva, 1992; Williams & Whitten, 1999; Antón et al., 2012; Pansarin et al., 2009; Pansarin et al., 2014).

As flores das espécies dessa subtribo são as que têm uma grande plasticidade morfológica e pertencem as mais fascinantes e curiosas de todas as orquídeas, devido aos seus engenhosos mecanismos de polinização, realizados exclusivamente por abelhas *Euglossini* machos (Dressler, 1968; Dressler, 1993; Gerlach, 2003; Gerlach & Dressler, 2003; Singer, 2004).

As Stanhopeinae assim como uma ampla variedade de orquídeas compõem a biodiversidade florífera da Amazônia, com cerca de 37 espécies distribuídas em 20 gêneros (Bonates, 2007; Barros et al., 2015)

Para a Região Amazônica, até o presente momento, estudos anatômicos com Orchidaceae ainda são escassos e com pouca literatura especializada, cita-se os trabalhos de anatomia ecológica foliar de *Epidendrum huebneri* Schltr (Braga & Vilhena, 1981), ecofisiologia e anatomia ecológica foliar espécies de campina na Amazônia central (Bonates, 1993), e do complexo estomático de espécies nativas do gênero *Catasetum* (Lira et al., 1997). Bonates (2007) foi um dos poucos autores que atentaram para as possíveis estruturas secretoras em espécies de orquídeas ocorrentes na Amazônia, em especial tricomas e idioblastos. Até o presente momento, não foram encontradas pesquisas com estruturas secretoras em espécies de Stanhopeinae da Região Amazônica.

E com intuito de contribuir para o conhecimento morfológico e anatômico de espécies da subtribo Stanhopeinae, este trabalho visa investigar as estruturas secretoras em indivíduos dos gêneros *Coryanthes* Hook., *Gongora* Ruiz & Pav., e *Stanhopea* Frost ex Hook., ocorrentes na Região Amazônica.

1.1. REVISÃO DE LITERATURA

1.1.1. A família Orchidaceae A. Juss.

Orchidaceae é o grupo mais basal da ordem Asparagales, está entre as mais numerosas famílias das Angiospermas e constitui aproximadamente 40% das Monocotiledôneas (Dahlgren et al., 1985; Braga, 1987a; Dressler, 2005). Possui cerca de 24.500 espécies distribuídas em 800 gêneros (Dressler, 2005). Representantes da família podem ser encontrados em todos os continentes, exceto na Antártica (Fay & Chase, 2009). No Brasil, estão registradas por volta de 2.524 espécies e 236 gêneros, sendo listadas para a Região Norte 831 espécies e 156 gêneros (Barros et al., 2014), ocorrendo em todas as formações vegetacionais brasileiras (Hoehne, 1949).

Em Orchidaceae, a maioria dos membros são ervas perenes, epífitas, terrestres, rupículas, hemiepífitas ou saprófitas, as raízes com micorrizas, tuberosas ou não, em geral com velame, o caule podendo ser simpodial ou monopodial, formando ou não pseudobulbos, as folhas são alternas, raramente opostas, dísticas ou espiraladas, simples, inteiras, com nervação usualmente paralelinérvia, as inflorescências são racemosas ou paniculadas, algumas vezes reduzidas a uma única flor, terminais ou laterais, as flores são usualmente monoclinas, zigomorfas, ressupinadas ou não, com perianto tepalóide, em geral vistoso, 3 sépalas, livres ou conatas, 3 pétalas, livres, a mediana diferenciada em labelo e as laterais geralmente semelhantes às sépalas, estames 1 ou 2 (raramente 3), adnatos ao estilete e ao estigma formando a coluna, e o pólen em geral agrupado em polínias (Dahlgren et al., 1985; Dressler, 1993).

A organização dos órgãos vegetativos é notavelmente diversa, o que contribui para aumentar a variedade de formas de crescimento (Pabst & Dungs, 1975;) e confere à família um alto poder de adaptação morfológica e funcional a diferentes ambientes, particularmente ao aéreo, como a maioria das Stanhopeinae (Pabst & Dungs, 1975; Benzing et al., 1982). Uma dessas adaptações é a presença da epiderme multisseriada nas raízes (velame), capaz de absorver água e sais minerais, reduz a transpiração e oferece proteção mecânica (Pridgeon, 1986; Benzing, 1987).

Embora as primeiras revisões sobre anatomia de Orchidaceae sejam de cunho descritivo (Solereder & Meyer 1930), os caracteres anatômicos presentes na família têm sido analisados sob o ponto de vista ecológico/evolutivo, com o intuito de reconhecer o poder adaptativo de seus representantes (Withner et al., 1974, Dressler 1981).

As flores de Orchidaceae apresentam uma estrutura relativamente uniforme e são historicamente apreciadas pela espetacular beleza, devido a ampla variedade de formas, cores e sua facilidade de hibridização. Exibem estratégias como as recompensas florais e extraflorais, altamente especializadas para atrair polinizadores, conferindo uma relação muitas vezes específica com insetos, viabilizando assim a polinização cruzada e despertando mais estudos a cerca de sua biologia floral (Knuth, 1906; Dressler, 1993; Singer, 2004).

A principal recompensa ofertada aos polinizadores nesta família é o néctar, produzido em nectários florais (Dressler, 1993). Em muitas orquídeas há também os chamados nectários extraflorais que estão associados com inflorescências e flores, mas não diretamente envolvidos no processo de polinização (van der Pijl & Dodson, 1966; Davies et al., 2003; De Vries & Stiles, 1990; Flach et al., 2004; Singer & Koehler, 2004). Estas glândulas estão presentes na superfície de brácteas florais como em *Cymbidium* Sw., *Vanda* Jones ex R. Br., *Oncidium* Sw., e muitos outros (Stpiczyńska, 1997).

1.1.2. Stanhopeinae Benth.

Stanhopeinae (Epidendroideae, Cymbidieae) possui cerca de 257 espécies compreendidas em 20 gêneros com distribuição neotropical (Dressler, 1993; Chase et al., 2003; Pridgeon et al., 2009). As espécies da subtribo podem ser caracterizadas como ervas epífitas ou terrestres, com pseudobulbos uninodais; as folhas são terminais, articuladas, geralmente pecioladas; a inflorescência é lateral, com uma ou várias flores em espiral; as flores tem tamanho variado, muitas vezes pendentes e hermafroditas; com coluna alada ou não; as anteras são terminais ou ventrais; labelo dividido em hipoquílio, mesoquílio e epiquílio; o estigma inteiro; possuem duas polínias achatadas, com viscidíolos triangulares, um estipe proeminente (Rasmussen, 1987; Dressler, 1993; Whitten et al., 2000).

As Stanhopeinae, assim como as Catasetinae, são exclusivamente polinizadas por abelhas *Euglossini* machos, que à procura de compostos aromáticos, são atraídos por fragrâncias específicas (perfumes e aromas) em abundância que as flores oferecem (Williams & Whitten, 1983; Dressler, 1993; Gerlach, 2003; Singer, 2004).

As substâncias voláteis presentes nas fragrâncias são coletadas através da raspagem das glândulas produtoras de óleos (osmóforos e elaióforos) geralmente presentes no labelo. A coleta é realizada com os tarsos das pernas anteriores e tíbias posteriores, onde esses compostos presumivelmente são utilizados como precursores na síntese de um feromônio sexual (Dressler, 1967; Dressler, 1982; Stern et al., 1987; Vogel, 1962; van der Cingel, 2001; Bembé, 2004).

Porém, a verdadeira utilidade desses compostos nas atividades reprodutivas ainda são desconhecidas (Dodson et al., 1969; Dressler 1982; Pansarin & Amaral, 2008).

As flores de Stanhopeinae possuem uma plasticidade morfológica muito grande que auxiliam no processo de polinização, já que o labelo da maioria dos gêneros é muito complexo (Gerlach, 2003). *Coryanthes* tem o epiquílio do labelo semelhante a um balde e o polinizador é temporariamente retido nesta estrutura, para posteriormente sair por uma cavidade menor da lateral do epiquílio, deslocando assim o polinário. Em *Stanhopea*, o hipoquílio do labelo é escavado e a abelha ao sair encosta no ápice da coluna localizado sobre ela, carregando o polinário. Já em *Gongora* o mesoquílio (labelo) é invertido e a abelha forrageia pendurada de cabeça para baixo, deslizando posteriormente até o ápice da coluna, localizado abaixo dela, deslocando o polinário (Whitten et al., 2000).

1.1.3. Estruturas secretoras

Em grande parte das Angiospermas, as estruturas secretoras estão presentes, fato que tem despertado cada vez mais estudos a cerca de sua anatomia, ultraestruturas e químicos, de grande importância taxonômica, e que contribuem para o conhecimento das principais vias de síntese dos metabólitos produzidos, como também para o esclarecimento das suas funções fisiológicas e ecológicas (Fahn, 1988).

As estruturas secretoras podem ser divididas em duas categorias: externas e internas. Nas primeiras, o exsudato é liberado para fora das células, enquanto nas últimas o exsudato fica contido, mas pode ser liberado, quando a célula é injuriada (Castro & Machado, 2006).

As secreções vegetais são sintetizadas ou simplesmente acumuladas e eliminadas em células especializadas, que ocorrem isoladas (idioblastos secretores) ou que constituem estruturas glandulares altamente diferenciadas (tricomatos, emergências, bolsas, canais e laticíferos), uma diversidade de estruturas, que geralmente não há nenhum tipo de relação entre a morfologia e a secreção produzida (Fahn, 1979, 1990; Metcalfe & Chalk, 1983; Dickison, 2000).

Os exsudatos ou metabólitos secundários das plantas, de acordo com a sua rota biossintética, podem se dividir em três classes: compostos fenólicos, terpenos e esteróides e os alcaloides (Harborne, 1999). Os flavonóides atuam no crescimento, desenvolvimento e defesa dos vegetais contra o ataque de patógenos (Dixon & Harrison, 1990), e são importantes na dieta humana, atuando principalmente como anti-oxidantes (Pieta, 2000). Os alcaloides podem ser

definidos como compostos farmacologicamente ativos (Cordell, 1981). E os terpenos são considerados tóxicos e eficazes contra insetos e mamíferos herbívoros (Taiz & Zeiger, 2009).

As soluções aquosas são ricas em sais, aminoácidos e açúcares, outras são misturas mais ou menos complexas, constituídas essencialmente por metabólitos primários (proteínas, polissacáridos e pectinas) ou por metabólitos primários e secundários (terpenóides, fenilpropanóides e alcalóides) (Evert, 2006).

Em Orchidaceae, as estruturas secretoras comumente encontradas são os osmóforos, elaióforos e nectários (van der Pijl & Dobson, 1966; Dressler, 1993; Pridgeon et al., 1999; Singer, 2004).

Os osmóforos, ou glândulas odoríferas, são elementos importantes para manter a relação planta-polinizador, caracterizam-se como os principais responsáveis pela produção e liberação da fragrância das flores de algumas plantas (Dudareva, 2006; Wiemer et al., 2008). A fragrância é comumente produzida por substâncias voláteis, principalmente terpenóides e compostos aromáticos distribuídos na epiderme de partes do perianto. Além desses compostos voláteis, osmóforos podem secretar também aminas e amônia (Vogel, 1962; Williams & Whitten, 1983; Vainstein et al., 2001).

Os osmóforos consistem de tecido glandular compacto ou permeado por espaços intercelulares, geralmente com diversas camadas celulares em profundidade. A camada mais externa é formada pela epiderme ou por papilas secretoras, cobertas por uma fina cutícula. A densidade de duas a cinco camadas subepidérmicas pode diferir consideravelmente do tecido fundamental subjacente ou pode ocorrer variação gradual imperceptível entre elas (Curry et al., 1991).

Os elaióforos são estruturas secretoras de óleos no estado líquido, e podem ser de dois tipos diferentes: os tricomais e os epiteliais (Vogel, 1974). Os tricomais são compostos de tricomas glandulares ou excrescências unicelulares ou multicelulares da epiderme, onde o óleo pode ser secretado e/ou acumulado, ou ele pode ser armazenado abaixo da cutícula até ser removido pelas patas dianteiras de abelhas. Os epiteliais são células epiteliais glandulares ou epidérmicas, com uma ou duas camadas de epitélio colunar (Buchmann, 1987; Endress, 1994).

Os nectários são glândulas especializadas do tecido vegetal que secretam uma substância denominada néctar, a qual é composta por aminoácidos, monossacarídeos, dissacarídeos, água, proteínas e outros compostos (Fahn, 1979; Elias, 1983). Os nectários geralmente consistem de três componentes: uma epiderme com ou sem tricomas e estômatos,

um parênquima especializado que produz ou armazena o néctar e, um feixe vascular composto majoritariamente por floema (Fahn, 1979; Pacini et al., 2003; Nepi, 2007).

Os nectários podem ser classificados de acordo com a posição que se encontram no vegetal. Os nectários florais (NF), localizados dentro do órgão reprodutor, e extraflorais (NEFs), quando observados em qualquer parte aérea da planta, como no caule, nas folhas (pecíolo, estípulas e lâmina foliar, inclusive as cotiledonares), nos pedicelos das flores e frutos, no eixo das inflorescências, brácteas e bractéolas (Nicolson & Pacini, 2007). Quanto à função, as glândulas nectaríferas são divididas em nupciais (NN), associadas diretamente com a polinização e/ou extranupciais (NEN), quando não apresentam qualquer relação com esse processo, mesmo quando localizadas próximo às partes reprodutivas dos vegetais (Nicolson & Pacini, 2007).

1.2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR J. M. R. B. V., PASARIN L. M., ACKERMAN J. D., PASARIN E. R. 2012. Biotic vs. abiotic pollination in *Oeceoclades maculate* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae: Epidendroideae). **Plant Species Biology**. 27: 86-95.

ALISCIONI S. S., TORRETTA J. P., BELLO M. E., GALATI B. G. 2009. Elaiophores in *Gomesa bifolia* (Sims) M.W. Chase & N.H. Williams (Oncidiinae: Cymbidieae: Orchidaceae): structure and oil secretion. **Annals of Botany**. 104: 1141–1149.

ANTÓN S., KAMIŃSKA, M., STPICZYŃSKA, M. 2012. Comparative structure of the osmophores in the flower of *Stanhopea graveolens* Lindley and *Cynoches chlorochilon* Klotzsch (ORCHIDACEAE). **Acta agrobotanica**, Vol. 65 (2): 11–22.

ASCENSÃO L., FRANCISCO A., COTRIM H., PAIS M. S. 2005. Comparative structure of the labellum in *Ophrys fusca* and *O. lutea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**. 92:1059–1067.

BARROS F., VINHOS F., RODRIGUES V.T., BARBERENA F. F.V. A., FRAGA C.N. PESSOA E.M. 2012. **Orchidaceae na Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Versão 2014. Disponível em:<<http://floradobrasil>>. Acesso em: 07/12/14. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

BEMBÉ B. 2004. Functional morphology in male euglossine bees their ability to spray fragrances (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). **Apidologie**. 35: 283-291.

BENZING D. H., OTT D. W., FRIEDMAN W. E. 1982. Roots of *Sobralia macrantha* (Orchidaceae): structure and function of the velamen-exodermis complex. **American Journal of Botany**. 69: 608-614.

BENZING D. H. 1987. Vascular epiphytism: taxonomy participation and adaptative diversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 74:183-204.

BLANCO M. A., DAVIES K. L., STIPCZYN'SKA N., CARLSWARD B. S., IONTA G. M., GERLACH G. 2013. Floral elaiophores in *Lockhartia* Hook. (Orchidaceae: Oncidiinae): Their distribution, diversity and anatomy. **Annals of Botany**. 112: 1775-1791.

BONATES L. C. M. 1993. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia II. Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia central. **Acta Amazonica**. 23(4): 315-348.

BONATES, L. C. M. **Anatomia ecológica da folha e da raiz e aspectos ecofisiológicos de Orchidaceae epífitas de uma campina da Amazônia Central**. 2007. 130f. Dissertação (Mestrado em Biologia Tropical Recursos Naturais). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2007.

BRAGA P.I.S., VILHENA, R. 1981. Estudos sobre a vegetação de campinas amazônicas VII.- Anatomia ecológica de *Epidendrum huebneri* Schltr. e *Phthirusa micrantha* Eichl. In: **Anais do I Encontro de Orquidófilos e Orquidólogos do Brasil**. Rio de Janeiro, Expressão e Cultura. p. 86-106.

BRAGA, P. I. S. 1987(a). Orquídeas. Biologia floral. **Ciência Hoje**. 5: 53-55.

BUCHMANN S. L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 18: 343-369.

CARDOSO-GUSTAVSON P., CAMPBELL L. M., MAZZONI-VIVEIROS S. C., BARROS F. 2014. Floral colletes in *Pleurothallidinae* (Epidendroideae: Orchidaceae). **American Journal of Botany** 101(4): 000–000.

CASTRO M. M., MACHADO S. R. 2006. Células e tecidos secretores. In Appenzato da-Glória, B. e Carmello Guerreiro, S. M. (eds.) **Anatomia vegetal**. 2ed. Ed. UFV, Viçosa.

CHASE M. W., CAMERON K. M., BARRETT R. L., FREUDENSTEIN J. V. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In: Dixon, K.W.; Kell, S.P.; Barrett, R.L. & Cribb, P.J. (eds.). **Orchid conservation**. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah. pp. 69-89.

CORDELL G. A. 1981. **Introduction to Alkaloids: a biogenetic approach**. New York: John Wiley & Sons.

CURRY K. J., MCDOWELL L. M., JUDD W. S., STERN W. L., 1991. Osmophores, floral features, and systematics of *Stanhopea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**. 78: 610–623.

DAHLGREN R. M. T., CLIFFORD H. T., YEO H. T. 1985. **The Families of the monocotyledons structure evolution and taxonomy**. Berlin: Springer-Verlag.

DAVIES K. L., TURNER M. P., GREGG A. 2003. Lipoidal labellar secretions in *Maxillaria Ruiz & Pav.* (Orchidaceae). **Annals of Botany**. 91: 439±446.

- DAVIES K. L., STPICZYNSKA M., GREGG A. 2005. Nectar-secreting floral stomata in *Maxillaria anceps* Ames & C. Schweinf. (Orchidaceae). **Annals of Botany**. 96: 217–227.
- DAVIES K. L., STPICZYNSKA M. 2006. Labellar micromorphology of Bifrenariinae Dressler (Orchidaceae). **Annals of Botany**. 98: 1215–1231.
- DAVIES K. L., STPICZYNSKA M. 2009. Comparative histology of floral elaiophores in the orchids *Rudolfiella picta* (Schltr.) Hoehne (Maxillariinae sensu lato) and *Oncidium ornithorhynchum* H.B.K. (Oncidiinae sensu lato). **Annals of Botany** **104**: 221–234.
- DAVIES K. L., STPICZYNSKA M. 2012. Comparative labellar anatomy of resin-secreting and putative resin-mimic species of *Maxillaria* s.l. (Orchidaceae: Maxillariinae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 170:405–435
- DE VRIES P. J., STILES F. G. 1990. Attractions of pyrrolizidine alkaloid seeking Lepidoptera to *Epidendrum paniculatum* orchids. **Biotropica**. 22: 290-297.
- DICKISON W. C. 2000. **Integrative Plant Anatomy**. San Diego, Harcourt Academic Press.
- DIXON R. A., HARRISON M. J. **Activation, structure, and organization of genes involved in microbial defense in plants**. *Adv Genet* 1990. 28:165-234.
- DODSON C. H., DRESSLER R. L., HILLS H. G., ADAMS R. M., WILLIAMS N. H. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science**. 164: 1243-1249.
- DRESSLER R. L. 1967. Why do euglossine bees visit orchid flowers?. **Biota Amazônica**. 5: 171-180.
- DRESSLER R. L. 1968. Pollination by Euglossine bees. **Evolution** 22: 202-210.
- DRESSLER R. L. 1981. **The orchids: natural history and classification**. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- DRESSLER R. L. 1982. Biology of the orchid bees (*Euglossini*). **Annual Review of Ecology and Systematics**. 13: 373-94.
- DRESSLER R. L. 1993. **Phylogeny and classification of the orchid family**. Dioscorides press. Oregon
- DRESSLER R. L. 2005. How many orchid species?. **Selbyana**, vol. 26: 155-158.
- DUDAREVA N., PICHERSKY E. 2006. **Biology of floral scent**. Taylor & Francis, Boca Raton.
- ENDRESS P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge, Cambridge University Press.

- EVERT R. F. 2006. **Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: Their structure, function, and development**. Ray F. Evert. 3rd ed. Rev. ed. of: Plant anatomy / Katherine Esau. 2ed.
- FAHN A. 1979. Ultraestrutura of nectaries in relation to néctar secretion. **American Journal of Botany**. 57: 977-985.
- FAHN A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**. 108: 229–257.
- FAHN A. 1990. **Plant anatomy**. 4th ed. Pergamon Press, Oxford.
- FAY M. F., CHASE M. W. 2009. Orchid biology: from Linnaeus via Darwin to the 21 st century. **Annals of Botany** 104: 359-364.
- FIGUEIREDO A. C., PAIS M. S., 1992. Ultrastructural aspecto f the nectary spur of *Limodorum abortivum* (L.) Sw. *Orchidaceae*. **Annals of Botany**. 70: 325-331.
- FLACH A., DONDON R. C., SINGER R. B., KOEHLER S., AMARAL M. C. E., MARSAIOLI A. J. 2004. The chemistry of pollination in selected Brazilian Maxillariinae orchids: floral rewards and fragrance. **Journal of Chemical Ecology**. 30: 1045–1056.
- FRANCISCO A., ASCENSÃO L. 2013. Structure of the osmophore and labellum micromorphology in the sexually deceptive orchids *Ophrys bombyliflora* and *Ophrys tenthredinifera* (ORCHIDACEAE). **International Journal of Plant Sciences**. 174 (4): 619-636.
- GALETTO L., BERNARDELLO L. M., RIVERA G. L. 1997. Nectar, nectaries, flower visitors, and breeding system in five terrestrial Orchidaceae from Central Argentina. **Journal of Plant Research**. 110: 393–403.
- GERLACH G. 2003. La subtribu stanhopeinae: sus notables mecanismos de polinización, la química de sus aromas florales e implicaciones en sistemática y taxonomía. **Lankesteriana**. 7: 104-106.
- GERLACH G., DRESSLER R. L. 2003. Stanhopeinae Mesoamericanae I. **Lankesteriana**. 8: 23-30.
- HARBORNE J. B. 1999. **Plant Chemical Ecology**, p. 137-196. In: S.D. Barton & K. Nakanishi (Eds.). Comprehensive natural products. University of Reading, Reading.
- HOEHNE F. C. 1949. **Iconografia das Orchidáceas do Brasil**. São Paulo: Secretaria da Agricultura.
- KNUTH P. 1906. **Handbook of flower pollination**. Vol. 1. Translated by J. R. Ainsworth Davis. Oxford.
- LEITÃO, C. A. E. 2007. **Anatomia dos nectários, do coléter e do stigma de *Rodriguezia vennusta* (Lindl.) Rchb. F. (ORCHIDACEAE)**. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. São Paulo. Tese de Doutorado, 111p.

- LIRA M. P. S., BONATES, L. C. M.; BRAGA, P. I. S. 1997. Variação na densidade e no complexo estomático em epidermes de folhas de espécies nativas da Amazônia do gênero *Catasetum* (Orchidaceae). **Anais da VI Jorn. Inic. Cien. do INPA**. 65–68.
- MAYER, J. L. S., CARDOSO-GUSTAVSON P., APPEZZATO-DA-GLORIA B. 2011. Colleters in monocots: New record for Orchidaceae. **Flora**. 206: 185–190.
- MELO M. C., BORBA E. L., PAIVA E. A. S. 2010. Morphological and histological characterization of the osmophores and nectaries of four species of *Acianthera* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). **Plant Systematics and Evolution**. 286: 141-151.
- METCALFE C., CHALK L. 1950. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press.
- MØLLER J. D., RASMUSSEN H. 1984. Stegmata in Orchidales character state distribution and polarity. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 89: 53-76.
- MOREIRA B. M. T., TOMBA E. C., ZONETTI P. da C. 2008. Crescimento in vitro de plântulas de orquídea (*Laelia purpurata* Lindl var *venosa* X *Cattleya Warneri* T. Moore Alba) sob diferentes concentrações de sacarose e frutose. **SaBios: Saúde e Biologia**, Campo Mourão, v. 2, n. 2, p. 16-21, jul./dez.
- NEPI M. 2007. Nectary structure and ultrastructure. In: Nicolson S, Nepi M, Pacini E, editors. **Nectaries and nectar**. Dordrecht: Springer. pp. 129–166.
- NICOLSON S., PACINI E. 2007. Introduction. In: Nicolson S, Nepi M, Pacini E, editors. **Nectaries and nectar**. Dordrecht: Springer. pp. 1-18.
- NUNES C. E. P., CASTRO M. D., GALETTO L., SAZIMA M. 2013. Anatomy of the floral nectary of ornithophilous *Elleanthus brasiliensis* (Orchidaceae: Sobralieae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 171: 764-772.
- PABST G. F. J., DUNGS F. 1975. **Orchidaceae Brasiliensis** I. Kurt Schmersow, Hildesheim.
- PACINI E., NEPI M., VESPRINI J. L. 2003. Nectar biodiversity: a short review. **Plant Systematics and Evolution**. 238:7-22
- PANSARIN E. R.; BITTRICH V., AMARAL M.C.E. 2006. At daybreak – reproductive biology and isolating mechanisms of *Cirrhaea dependens* (Orchidaceae). **Plant Biology**. 8: 494-502.
- PANSARIN E. R., AMARAL M. C. E. 2008. Reproductive biology and pollination of southeastern Brazilian *Stanhopea* Frost ex Hook. (Orchidaceae). **Flora**. 204: 238–249.
- PANSARIN L. M., CASTRO M., SAZIMA M. 2009. Osmophore and elaiophores of *Grobys amherstiae* (Catasetinae, Orchidaceae) and their relation to pollination. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 159: 408-415.
- PANSARIN E. R., & PASARIN L. M. 2011. Reproductive biology of *Trichocentrum pumilum*: an orchid pollinated by oil-collecting bees. **Plant Biology**. 13: 576-581.

- PANSARIN E. R., SALATINO A., PANSARIN L. M., SAZIMA M. 2012. Pollination systems in Pogonieae (Orchidaceae: Vanilloideae): A hypothesis of evolution among reward and rewardless flowers. **Flora**. 12: 849-861.
- PANSARIN L. M., PANSARIN E. R., SAZIMA M. 2014. Osmophore structure and phylogeny of *Cirrhaea* (Orchidaceae, Stanhopeinae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 176: 369-383.
- PRIDGEON A. M., STERN W. L. 1983. Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**. 70(8): 1233-1243.
- PRIDGEON A. M. 1987. The velamen and exodermis of orchid roots. In: Arditti J (ed). **Orchid biology: reviews and perspectives**. Ithaca: Cornell University Press.
- PRIDGEON A. M., P. J. CRIBB M., CHASE W., RASMUSSEN F. N. 1999. **Genera Orchidacearum**. Oxford University Press, Oxford. v. 1.
- PRIDGEON A. M., CRIBB, P.; CHASE, M.W. & RASMUSSEN, F.N. (eds.) 2009. **Genera Orchidacearum**. v. 5, Oxford University Press: New York.
- RASMUSSEN H. 1987. Orchid stomata - structure, differentiation, function, and phylogeny. In **Orchid biology: reviews and perspectives**, IV (J. Arditti, ed.). Cornell University Press, New York, p.105-138.
- SILVA A. G. 1992. Osmóforos: retrospectiva dos últimos 20 anos de pesquisa. **Rodriguésia**. V.42/44, p. 7-20.
- SINGER. R. B. 2004. Orquídeas brasileiras e abelhas. Disponível em: < www.webbee.org.br >. Acesso em: 12/12/2014.
- SINGER, R. B. & S. KOEHLER. 2004. Pollinarium morphology and floral rewards in Brazilian Maxillariinae (Orchidaceae). **Annals of Botany**. 93: 39-51.
- SOLEREDER H., MEYER, F. 1930. Systematische anatomie der Monokotyledonen. Verlag von Gebruder Borntraeger, Berlin.
- STERN W. L., CURRY K. J., PRIDGEON A. M. 1987. Osmophores of Stanhopea (Orchidaceae). **American Journal of Botany**. 74: 1323–1331.
- STERN W. L., CURRY K. J., PRIDGEON A. M. 1987. Osmophores of *Stanhopea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**. 74:1323–1331.
- STERN W. L., MORRIS M. W. 1992. Vegetative anatomy of Stanhopea (Orchidaceae) with special reference to pseudobulb water-storage cells. **Lindleyana**. 7(1): 34-53.
- STPICZYŃSKA M. 1993. Anatomy and ultrastructure of osmophores of *Cymbidium tracyanum* Rolfe (Orchidaceae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae** Vol. 62, No. 1-2.

STPICZYŃSKA M. 1997. Structure of nectary of *Platanthera bifolia* L. (Orchidaceae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**. 66: 5-11.

STPICZYŃSKA M., MATUSIEWICZ J. 2001. Anatomy and ultrastructure of the spur nectary of *Gymnadenia conopsea* L. (Orchidaceae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**. 70: 267-272.

STPICZYŃSKA M., DAVIES K. L., GREGG A. 2003. Nectary structure and nectar secretion in *Maxillaria coccinea* (Jacq.) L.O. Williams ex Hodge (Orchidaceae). **Annals of Botany**. 93: 87-95.

STPICZYŃSKA M., DAVIES K. L., & GREGG, A. 2005. Comparative account of nectary structure in *Hexisea imbricata* (Lindl.) Rchb.f. (Orchidaceae). **Annals of Botany**. 95: 749-756.

STPICZYŃSKA M., DAVIES KL, GREGG A. 2007. Elaiophore diversity in three contrasting members of the Oncidiinae Benth. (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 155: 135-148.

STPICZYŃSKA M., DAVIES K. L. 2008. Elaiophore structure and oil secretion in flowers of *Oncidium trulliferum* Lindl. And *Ornithophora radicans* (Rchb.f.) Garay & Pabst (Oncidiinae: Orchidaceae). **Annals of Botany**. 101: 375-384.

TAIZ L., ZEIGER E. 2009. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed. 819p.

VAINSTEIN A., LEWINSOHN E., PICHERSKY E., WEISS D. 2001. Floral fragrance: new inroads into an old commodity. **Plant Physiology**. 127: 1383-1389.

VAN DER CINGEL N. A. 2001. **An atlas of orchid pollination: America, Africa, Asia and Australia**. Rotterdam: A. A. Balkema.

VAN DER PIJL L., DODSON C. H. 1966. **Orchid flowers: their pollination and evolution**. Coral Gables, Florida: University of Miami Press.

VOGEL S. 1962. Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasetinen und Stanhopeen-Blieten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. **Österreichische Botanische Zeitschrift**. 110: 308-337.

VOGEL S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. **Tropische und subtropische Pflanzenwelt**. 7: 12-67.

WHITTEN W. M. 1985. **Variation in floral fragrances and pollinators in the *Gongora quinguenervis* complex (Orchidaceae) in central Panama**. A Dissertation Presented to the Graduate School of the University of Florida.

WHITTEN W. M., WILLIAMS N. H., CHASE M. W. 2000. Subtribal and generic relationship of Maxillarieae (Orchidaceae) with emphasis on Stanhopeinae: combined molecular evidence. **American Journal of Botany**. 87: 1842-185.

WIEMER A. P., MORÉ M., BENITEZ-VIEYRA., COCUCI A. A., RAGUSO R. A., SÉRSIC A. N., 2008. A simple floral fragrance and unusual osmophore structure in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae). **Plant Biology**. 11: 506-514.

WILLIAMS N. H. 1979. Subsidiary Cells in the Orchidaceae: Their General Distribution with Special Reference to Development in the Oncidieae. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 78: 41-66.

WILLIAMS N. H. 1983. Floral fragrances as cues in animal behavior. Pp. 50-71, in G. E Jones and R. J. Little eds. "Handbook of Experimental Pollination Biology". Scientific and Academic Editors, N. Y.

WILLIAMS N. H., WHITTEN W. M. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: Methods and advances in the last sesquidecade. **The Biological Bulletin**. 164: 355-395.

WILLIAMS N. H., WHITTEN M. 1999. Molecular phylogeny and floral fragrances of male euglossine bee-pollinated orchids: A study of *Stanhopea* (Orchidaceae). **Plant Species Biology**. 14: 129-136.

WITHNER, C. L., P. K. NELSON, AND P. J. WEJKS-NORA. 1974. The anatomy of orchids. In C. L. With-ner [ed.], **The orchids, Scientific Studies**, 1974 edition, p. 267-347. John Wiley and Sons, New York.

CAPÍTULO 1: Estruturas Secretoras em Espécies de Stanhopeinae Benth.
(Orchidaceae), Ocorrentes na Região Amazônica

Jorgeane Valéria Casique Tavares^{*, 1, 2}, *Ana Cristina Andrade de Aguiar Dias*^{*2, 3}.

¹*Universidade Federal Rural da Amazônia, Pará, Brasil,*

²*Coordenação de Botânica, Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil,*

³*Universidade Federal do Pará.*

* Manuscrito a ser submetido para publicação na Revista Acta Amazônica.

(*) Autores para correspondência: valerytvares@hotmail.com e acaaguiar@yahoo.com.br.

RESUMO

As estruturas secretoras produtoras de fragrâncias em Stanhopeinae, são os osmóforos e os elaióforos. As flores dos membros de Stanhopeinae oferecem as substâncias voláteis como recompensa aos seus polinizadores, as abelhas *Euglossini* masculinas. Na Região Amazônica espécies de Stanhopeinae tem ampla distribuição. O estudo visou investigar as estruturas secretoras em espécies de *Gongora* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook., e *Coryanthes* Hook., com o intuito de ampliar o conhecimento morfoanatômico dessas espécies. As flores foram coletadas para as análises anatômicas usuais e amostras foram reservadas para posterior incorporação ao herbário MG. As estruturas secretoras observadas nas espécies estudadas foram os osmóforos, elaióforos, os nectários florais e extraflorais, coléteres e idioblastos. As abelhas *Euglossini* machos foram observadas nos osmóforos e nos elaióforos. Os osmóforos são os responsáveis pela produção das fragrâncias voláteis nas espécies de *Gongora* (*Gongora pleiochroma*, *Gongora jauariensis* e *Gongora minax*) e em *Stanhopea grandiflora*, e os elaióforos pelas fragrâncias não voláteis em *Coryanthes macrantha*. Já os outros visitantes observados foram as formigas, na região dos nectários florais e extraflorais das flores das espécies em estudo, que oferecem o néctar como recompensa para as formigas, enquanto estas protegem as plantas e flores.

Palavras chaves: osmóforos, elaióforos, nectários, Orquídeas, glândulas secretoras.

ABSTRACT

The secretory structures producing of fragrances, as volatile and non-volatile lipids in Stanhopeinae are the osmophores and elaiophores. The Stanhopeinae flowers offer the fragrance as a reward to their pollinators, the bees *Euglossini* male. In the Amazon region Stanhopeinae species are widely distributed. The study aimed to investigate the secretory structures in species of *Gongora* Ruiz & Pav., *Stanhopea* Frost ex Hook., and *Coryanthes* Hook., in order to enlarge the morfoanatômico knowledge of these species. The flowers were collected for the analysis usual anatomics and reserved samples for subsequent incorporation into the herbarium MG. Secretory structures observed in the studied species were osmophores, elaiophores, floral and extrafloral nectaries, colleters and idioblasts. The bees *Euglossini* male were observed in osmophores and elaiophores. The osmophores are responsible for the production of volatile fragrances in species of *Gongora* (*Gongora pleiochroma*, *Gongora jauariensis* and *Gongora minax*) and *Stanhopea grandiflora*, and elaiophores the non-volatile fragrances in *Coryanthes macrantha*. Have others observed visitors were ants in the region of floral and extrafloral nectaries of flowers of the species studied, which provide nectar as a reward for the ants while they protect the plants and flowers.

Keywords: osmophores, elaiophores, nectaries, Orchids, secreting glands.

INTRODUÇÃO

As flores de Stanhopeinae oferecem as substâncias voláteis presentes nas fragrâncias como recompensa aos seus polinizadores (Vogel 1962; Williams 1983; Vogel 1990; Whitten *et al.* 2000; Gerlach 2003). As substâncias voláteis são coletadas unicamente por abelhas *Euglossini* macho, através da raspagem das glândulas produtoras de óleos com os tarsos das pernas anteriores e tíbias posteriores, esses compostos presumivelmente são utilizados como precursores na síntese de um feromônio sexual (Dressler 1967; Dressler 1982; Stern *et al.* 1987; Vogel 1962; van der Cingel 2001; Bembé 2004). Porém a verdadeira função desses compostos nas atividades reprodutivas ainda são desconhecidas (Dodson *et al.* 1969; Dressler 1982; Pansarin e Amaral 2008).

Stanhopeinae (Epidendroideae: Cymbidieae) é composta por cerca de 257 espécies compreendidas em 20 gêneros, dentre eles *Coryanthes* Hook., com aproximadamente 38 espécies, *Gongora* Ruiz & Pav., com 58 e *Stanhopea* Frost ex Hook., com 55 (Dressler 1993; Chase *et al.* 2003; Pridgeon *et al.* 2009). A subtribo pode ser caracterizada como ervas epífitas ou terrestres, com pseudobulbos uninodais; as folhas são terminais, articuladas, geralmente pecioladas; a inflorescência é lateral, com uma ou várias flores em espiral; as flores tem tamanho variado, muitas vezes pendentes e hermafroditas; com coluna alada ou não; as anteras são terminais ou ventrais; labelo dividido em hipoquílio, mesoquílio e epiquílio; o estigma inteiro; possuem duas polínias achatadas, com viscidíolos triangulares (Rasmussen 1985; Dressler 1993; Whitten *et al.* 2000).

As Stanhopeinae assim como uma ampla variedade de orquídeas compõem a biodiversidade florífera da Amazônia, com cerca de 37 espécies distribuídas em 20 gêneros (Bonates 2007; Barros *et al.* 2015)

Para a Região Amazônica, até o presente momento, estudos anatômicos com Orchidaceae ainda são escassos e com pouca literatura especializada, cita-se os trabalhos de anatomia ecológica foliar de *Epidendrum huebneri* Schltr (Braga e Vilhena 1981), ecofisiologia e anatomia ecológica foliar espécies de campina na Amazônia central (Bonates 1993), e do complexo estomático de espécies nativas do gênero *Catasetum* (Lira *et al.* 1997). Bonates (2007) foi um dos poucos autores que atentaram para as possíveis estruturas secretoras em espécies de orquídeas ocorrentes na Amazônia, em especial tricomas e idioblastos. Até o presente momento, não foram encontradas pesquisas com estruturas secretoras em espécies de Stanhopeinae da Região Amazônica.

Visto que os estudos anatômicos das estruturas secretoras em Stanhopeinae ainda são incipientes, o objetivo deste estudo foi analisar a anatomia e histoquímica a estrutura com ênfase na localização *in situ* do exsudato produzido pelas glândulas presentes em *Stanhopea grandiflora* (Lodd.) Lindl., *Gongora pleiochroma* Rchb.f., *Gongora jauariensis* Campacci & J.B.F.Silva e *Gongora minax* Rchb.f., e *Coryanthes macrantha* (Hook.) Hook.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram coletadas seis flores em antese, de três indivíduos diferentes de *Stanhopea grandiflora* Lindl., *Coryanthes macrantha* (Hook.) Hook., e *Gongora* (*Gongora pleiochroma* Rchb.f., *Gongora jauariensis* Campacci & J.B.F.Silva e *Gongora minax* Rchb.f.), nos meses de Janeiro – Julho de 2014. Procedentes de localidades do estado do Pará, sendo: Belém, Ananindeua, Proximidades do Rio Jari, Santa Izabel, Santarém Santa Maria do Pará, São Félix do Xingu, Castanhal e Carutapera. Todas as flores utilizadas neste estudo são provenientes de cultivo. Após o florescimento, as espécies foram devidamente identificadas e amostras férteis das mesmas foram destinadas à confecção de exsicatas, as quais encontram-se incorporadas ao acervo do herbário João Murça Pires (MG) do Museu Paraense Emílio Goeldi.

As formigas e as abelhas observadas foram coletadas, armazenadas em álcool comercial e enviadas para a identificação por especialista.

Os indivíduos foram observados desde a fase de botão até o início da floração, quanto à possível presença de forrageadores (abelhas e formigas) e em quais regiões da flor.

A ocorrência de glicose nos exsudatos foi verificada através do teste com glicofita Plus (Accu-chek active – Roche).

Para as análises anatômicas, o material coletado foi fixado em FAA 70% (Johansen 1940) e FNT (Lillie 1948 apud Clark 1973), posterior conservado em álcool etílico diluído (70%). Passado o processo de fixação e estocagem/conservação, parte das amostras foi desidratada em série butílica (álcool butílico terciário) e etílica (álcool etílico) (Johansen 1940) e incluídas em parafina histológica *Paraplast Plus*® (Sigma) e hidroxietilmetacrilato (historesin *Leica*®; Gerrits e Smid 1983). Cortes seriados transversais das regiões medianas (7-12 µm de espessura) foram realizados em micrótomo rotativo (*Leica*® RM 2245) e corados em safranina e azul de astra (Gerlach 1969) e azul de toluidina (O' Brien *et al.* 1965). As lâminas permanentes foram montadas em resina sintética *Permout*® (Fisher Chemical) e as semi-permanentes em gelatina glicerinada (Kaiser 1880).

Para a realização dos testes histoquímicos foram utilizados: o reagente de lugol para a detecção de amido (Johansen 1940); reagente de Fehling para açúcares redutores (Sass 1951); reagente de Schiff (PAS - Periodic Acid Schiff) para carboidratos insolúveis (Jensen 1962); Sudan IV para lipídeos (Johansen 1940); e vermelho de rutênio para substâncias pécticas (Jensen 1962); Vermelho neutro para detectar lipídeos em luz UV (Kirk 1970); Reagente de NADI para óleos essenciais e resinas (David e Carde 1964); Xylidine Ponceau para proteínas (Vidal 1970); Sulfato azul do Nilo para lipídeos neutros e ácidos (Cain 1947); Acetato de cobre e ácido rubeânico, para ácidos graxos; Ácido tânico e cloreto férrico 3%, para mucilagem; Vanilina clorídrica (Mace e Howell 1974) e Azul de Comassie para proteínas (Fischer 1968).

As fotomicrografias foram obtidas em câmera digital Cannon modelo A65015, acoplada em microscópio Zeiss modelo 426126. E as nomenclaturas estruturais foram baseadas em Metcalfe & Chalk (1950), Whitten (1974); Fanh (1979) e Curry *et al.* (1991).

Para a análise em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), amostras florais desidratadas foram processadas em secador de ponto crítico de CO₂, montadas em suportes metálicos (stubs) e metalizadas em ouro com 20 nm de espessura por 150 segundos por corrente de 25 mA. As eletromicrografias foram obtidas em microscópio eletrônico de varredura Leo modelo 1450 VP, com escalas micrométricas projetadas nas mesmas condições ópticas. As imagens foram obtidas no laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura do Museu Paraense Emílio Goeldi.

As terminologias descritivas morfológicas foram baseadas em Dahlgren *et al.* (1985) e Dressler (1993). E as anatômicas foram baseadas em Metcalfe & Chalk (1950), Fanh (1979) e Withner (1974).

RESULTADOS

- Aspectos morfológicos

Stanhopea grandiflora Lindl. Gen. Sp. Orchid. Pl. 158, 1832.

A inflorescência é pendente e nasce na base do pseudobulbo, porta 3-7 flores com até 17 cm de diâmetro. As flores são brancas com estrias avermelhadas ou amareladas e máculas castanhas. As sépalas são quase totalmente livres entre si, sendo a dorsal ereta, e as laterais unidas próximo à base e patentes ao labelo. As pétalas são igualmente brancas, com margens revolutas e glabras. O labelo é a parte marcante dessa flor, podendo ser altamente colorido ou totalmente branco, com máculas ou pequenas estrias vináceas e dividido em três segmentos: o hipocúlio geralmente escavado, onde se liga à base da coluna; o mesocúlio com duas

projeções em forma de chifres, geralmente paralelas ao terço superior do labelo, mas às vezes dobrados em torno dele; e o epiquílio de forma oblonga. A coluna é branca e se estende quase até o ápice do labelo formando um arco, é alargada próximo ao ápice onde há extensões semelhantes a alas. Cada flor contém duas polínias elípticas e amareladas ligadas a um único estipe.

O forrageamento de formigas (*Dolichoderus* sp.) ocorreu nos tricomas digitiformes presentes na região das sépalas e brácteas, somente em fase de botão (Fig. 1A; Fig. 4A–D). A antese ocorreu no período entre seis e sete da manhã na primeira semana de Abril, com a simultânea emissão das fragrâncias. Notou-se após alguns minutos da antese, a aproximação da abelha *Euglossini* macho (*Eulaema* sp.) (Fig. 1B–C - passo 1; Fig. 4E–H), que pousou sobre o mesoquílio, e entrou no hipoquílio escavado (Fig. 1C - passo 2; Fig. 4F–G), onde está localizado os osmóforos, e os roçou com as suas pernas anteriores. Sendo a superfície do labelo cerosa e lisa, a abelha escorregou levemente até os chifres do mesoquílio que a impediram de cair, e durante esse processo a abelha foi direcionada para baixo passando pelo ápice do epiquílio e final da coluna, onde se encontra o viscidio que projetou o polinário no escutelo da abelha (Fig. 1C - passo 3; Fig. 4H).

Gongora Ruiz & Pavon. Flora Peruviana et Chilensis Prodrum 1794:117 & t.25.

A inflorescência é pendente e nasce na base do pseudobulbo, portando 10-20 flores, com até 7 cm de diâmetro. As flores são geralmente perfumadas e de coloração variando principalmente em tonalidades de marrom, às vezes lisas ou às vezes com máculas. As sépalas são livres entre si e possuem margem revoluta; a dorsal é ereta em relação à coluna; as laterais patentes ao labelo ou reflexas; As pétalas são patentes, menores que as sépalas. O labelo é geralmente de cor mais clara do que as sépalas e ornamentados com cornos, divide-se em três segmentos: hipoquílio muitas vezes com chifres; o mesoquílio sempre com cerdas; e o epiquílio

com uma protuberância e uma extremidade triangular. A coluna é longa, estreita e ligeiramente curvada. As polínias são duas, amarelas e estão ligadas a um estipe em forma de escudo.

As espécies apresentam algumas características morfológicas diferentes, como o formato do labelo e disposição de seus cornos, variação nas tonalidades de marrom, e o tamanho de suas flores, *Gongora pleiochroma* e *Gongora jauariensis* com flores de aproximadamente 1 cm e *Gongora minax* com 2 cm.

O forrageamento de formigas (*Dolichoderus* sp.) ocorreu na região das brácteas – nectário –, e a análise da secreção com glicofita Plus foi positiva para as três espécies (Fig. 2A, C; Fig. 5C–F). Durante a antese (Fig. 2B; Fig. 5G) que ocorreu no período entre seis e oito da manhã, a presença das abelhas *Euglossini* macho (*Eulaema* sp. e *Euglossa* sp.) nas espécies em estudo foi diferente, quanto a preferência das fragrâncias, exsudadas pelas sépalas e labelo. Em *G. pleiochroma* e *G. jauariensis* somente as abelhas do gênero *Euglossa* sp., forragearam as flores, enquanto que em *G. minax* ambas as abelhas, *Eulaema* e *Euglossa*, a forragearam (Fig. 2C - passos 2 e 3; Fig 5H, J).

Quanto ao forrageamento das abelhas, foi semelhante em todas as espécies: as abelhas pousavam especificamente no labelo (mesoquílio) tanto na região adaxial quanto abaxial, onde se localizam os osmóforos. Quando posicionavam-se de “cabeça para baixo” para explorar a região abaxial do labelo, as abelhas encostaram levemente no ápice da coluna onde encontra-se o viscidio, que projetou o polinário no escutelo das específicas abelhas (Fig. Fig. 2C - passos 2 e 3; Fig. 5H–J).

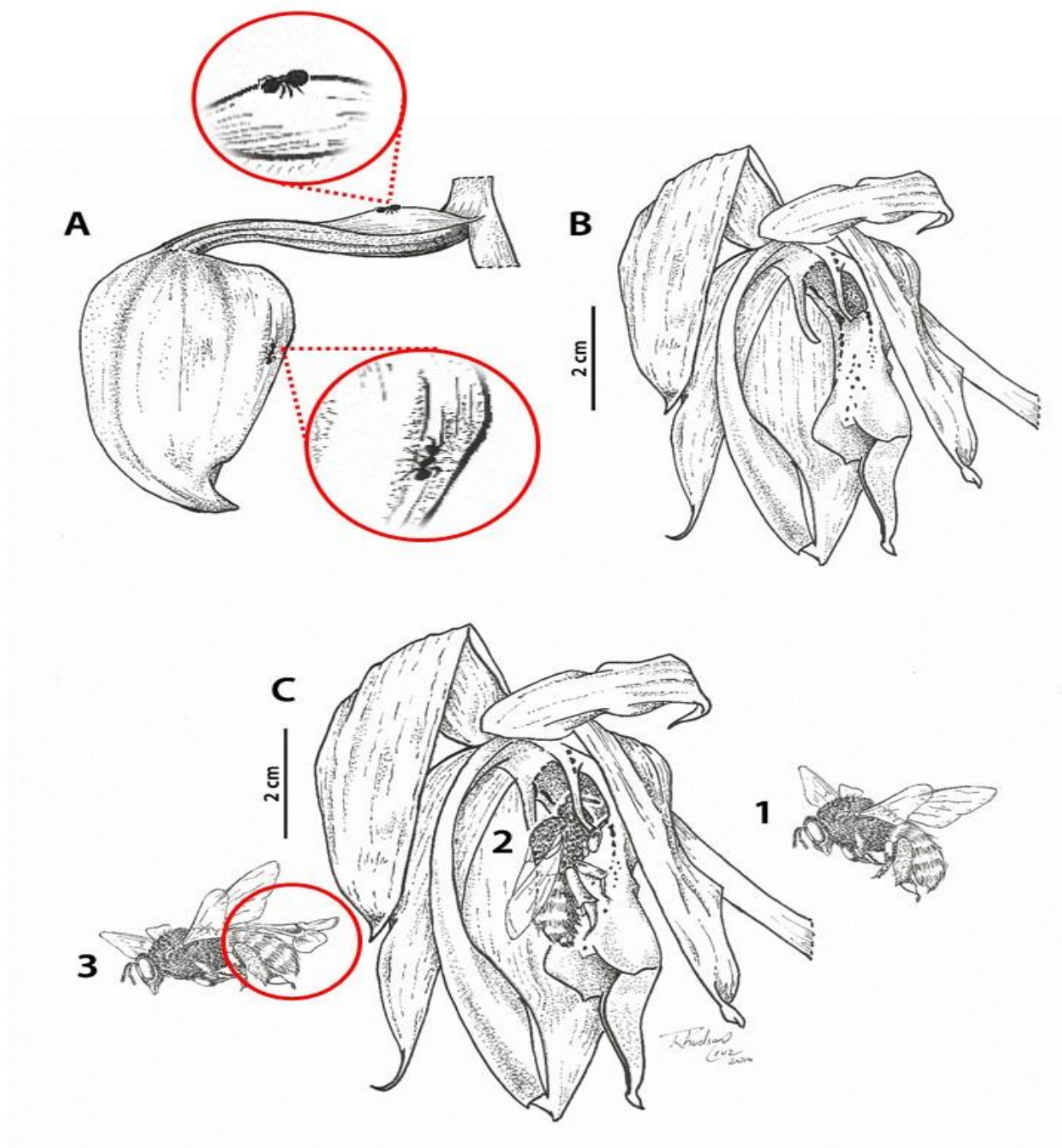


Figura 1. Forrageamento dos visitantes em *Stanhopea grandiflora* Lindl. (A) Formiga *Dolichoderus* sp. (B) Flor em antese (C – passos 1, 2 e 3): 1 e 2 – Desembarque da abelha *Eulaema* sp., no labelo ou coluna. Detalhe mostra a abelha entrando no hipoquílio escavado e recolhendo a fragrância na base do hipoquílio; 3 – Polinário sendo levado sobre o escutelo da abelha. Escala 2 cm.

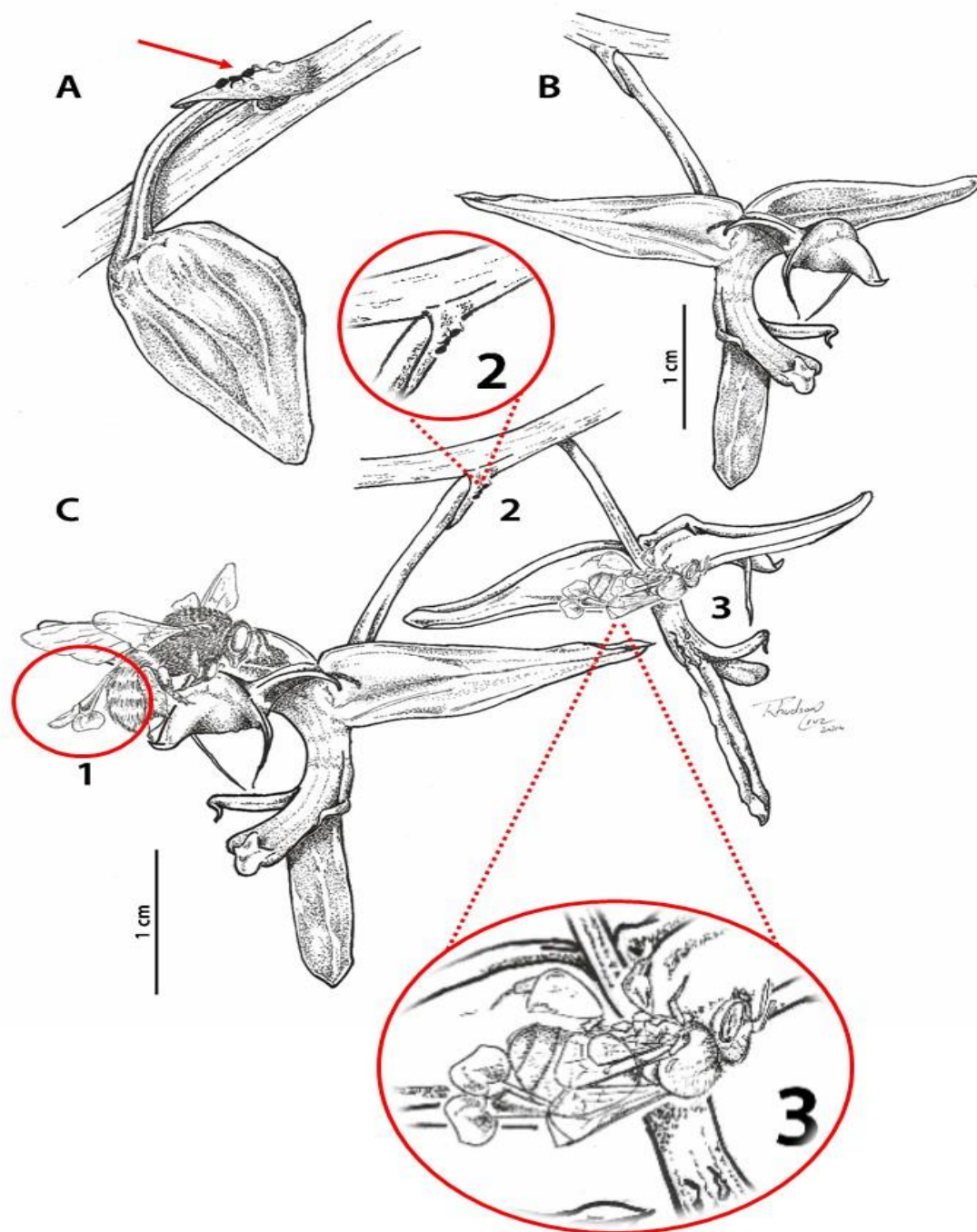


Figura 2. Forrageamento dos visitantes nas espécies de *Gongora*. (A) Formiga *Dolichoderus* sp. (B) Flor em antese (C – passos 1, 2 e 3): 1 e 3 – Desembarque das abelhas *Eulaema* sp. ou *Euglossa* sp. no labelo e/ou nas sépalas. Detalhe mostra a abelha no labelo ou nas sépalas, recolhendo a fragrância; 1 e 3 – Polinário sendo levado sobre o escutelo da abelha. Escala 1 cm.

Coryanthes macrantha (Hook.) Hook. Botanical Magazine 58: sub t. 3102. 1831.

A inflorescência é pendente e lateral, nascendo na base do pseudobulbo, carrega de 1-3 flores com até 17 cm de diâmetro. As flores são levemente amareladas, muito perfumadas com máculas avermelhadas, durante a antese são difíceis de descrever devido o complexo posicionamento dos verticilos florais. As sépalas são livres entre si; a dorsal é posicionada paralelamente à coluna, com ápice totalmente reflexo, as laterais são patentes à coluna com margens fortemente revolutas. As pétalas são mais estreitas que as sépalas, têm margens onduladas, quase sempre pendentes em relação ao ovário. O labelo é a estrutura mais proeminente da flor, este é dividido em três segmentos: o epiquílio subquadrado, com cavidade profunda em vista lateral, armazena uma solução aquosa secretada pelos cornos; o mesoquílio que é semitubular, externo e internamente vináceo, carnoso, externamente pubescente na região central; e o hipoquílio que é vermelho-alaranjado, levemente piloso. A coluna é subtubular com ápice alargado com duas alas e base atenuada com dois apêndices corniformes, uma de cada lado, os quais secretam um exsudato fluido que é acumulado no epiquílio. As polínias são duas, amarelas com estipe curto e robusto, com viscidio arqueado.

O forrageamento de formigas (*Dolichoderus* sp.), ocorreu na região das sépalas e brácteas (Fig. 3A, C; Fig. 6C). A antese ocorreu no período entre seis e sete da manhã, com a simultânea emissão das fragrâncias, e notou-se após alguns minutos a presença da abelha *Euglossini* macho (*Eulaema* sp.), na região adaxial do hipoquílio, em seguida na região abaxial (elaióforos) (Fig. 3B–C - passos 1 e 2; Fig. 6E, G). Observou-se que a abelha aparentemente atordoada, caiu no epiquílio, em uma estrutura semelhante a um “balde”, que acumula uma substância aquosa (mucilagem) secretada pelos cornos, impedindo de voar, a abelha encontra uma saída localizada na região inferior do epiquílio com o final da coluna, onde o viscidio está localizado, este projetou o polinário em seu escutelo (Fig. 3C - passos 3, 4 e 5; Fig. 6F–I).

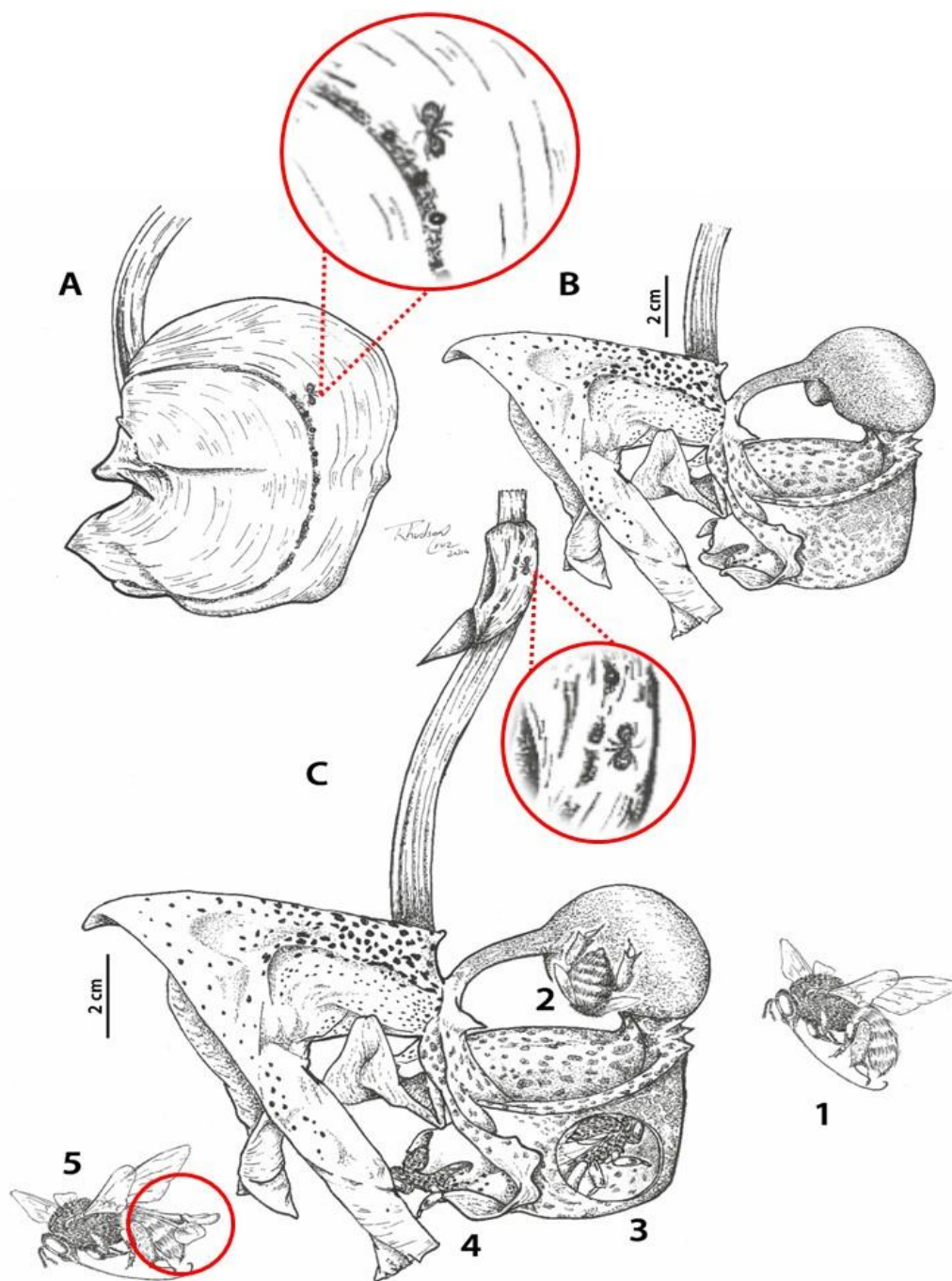


Figura 3. Forrageamento dos visitantes em *Coryanthes macrantha* (Hook.) Hook. (A–C) Formiga *Azteca* sp., nas sépalas e brácteas antes e pós antese (B) Flor em antese (C – passos 1-5): 1 e 2 – Desembarque da abelha Euglossini *Eulaema* sp., no labelo (hipoquílio). Detalhe mostra a abelha entrando no hipoquílio escavado e recolhendo o óleo; 3 e 4 – A abelha dentro do epiquílio e sua saída pela lateral; 5 – Polinário sendo levado sobre o escutelo da abelha. Escala 2 cm.

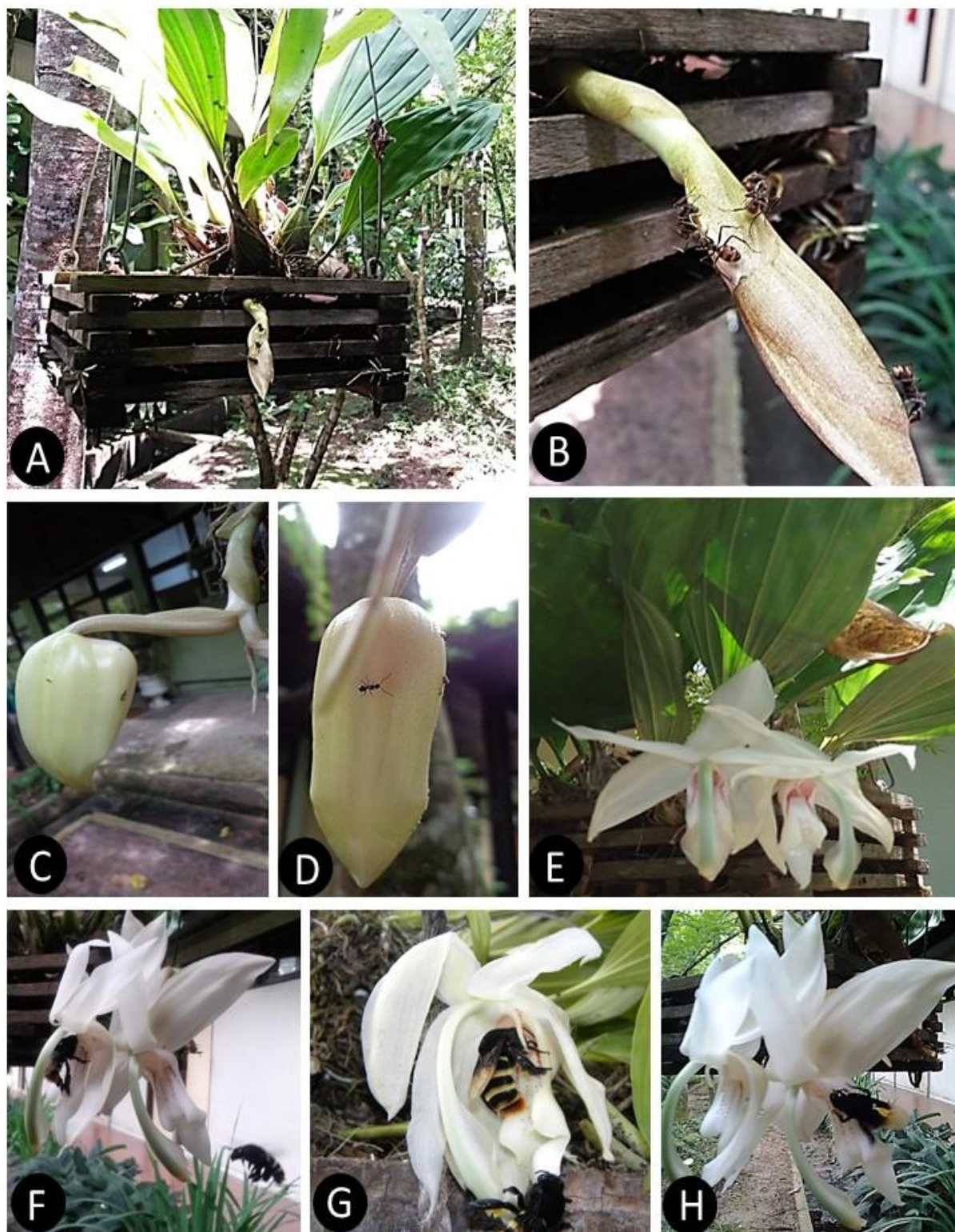


Figura 4 – *Stanhopea grandiflora*. (A) Hábito. (B–D) Inflorescência pendente e o forrageamento das formigas *Dolichoderus* sp., nos botões florais. (E–H) Antese e aproximação das abelhas *Eulaema* sp., nas flores. Fotos: Ana Kelly, André Cardoso, Luiz Otávio, Wanderson Silva, Edilson Freitas e Jaqueline Helen.



Figura 5 – *Gongora pleiochroma* (J), *Gongora jauariensis* (G-H) e *Gongora minax* (I). (A) Hábito. (B) Disposição pendente da inflorescência. (C) Teste com a glicofita na bráctea. (D–F) Aproximação das formigas *Dolichoderus* sp., nas brácteas. (G–J) Antese e aproximação das abelhas *Eulaema* sp. ou *Euglossa* sp., nas flores. Fotos: Ana Kelly, André Cardoso, Luiz Otávio, Wanderson Silva, Edilson Freitas e Jaqueline Helen.



Figura 6 – *Coryanthes macrantha*. (A–C) Desenvolvimento dos botões florais e a aproximação das formigas *Azteca* sp., nas sépalas. (D) Teste com a glicofita nas sépalas. (E) Hábito e antese floral. (F) Cornos apicais secretando mucilagem. (G–I) Aproximação das abelhas *Eulaema* sp., nas flores. Fotos: Ana Kelly, André Cardoso, Luiz Otávio, Wanderson Silva, Edilson Freitas e Jaqueline Helen.

- Aspectos anatômicos e histoquímica

Stanhopea grandiflora, apresentou tricomas digitiformes abundantes ao longo das superfícies epidérmicas das brácteas, sépalas e ovários (Fig. 7D, F). Brácteas e sépalas em vista transversal, têm as epidermes das faces abaxial e adaxial semelhantes, são uniestratificadas, anisodiamétricas, e com cutícula delgada, as células têm paredes periclinais externas sinuosas a levemente papilosas, e as internas retas a suavemente curvas, no parênquima subjacente os feixes vasculares colaterais são envoltos por células esclerenquimáticas (Fig. 7A, B, E). Nas sépalas os estômatos e os tricomas digitiformes longos são observados somente na face adaxial (Fig. 7A, C).

A coluna é de formato elíptico e alongada. Em seção transversal apresenta uma superfície epidérmica uniestratificada, anisodiamétrica e de cutícula delgada, células com paredes anticlinais externas e internas levemente curvas, e a superfície externa levemente papilosa e com tricomas digitiformes ocasionais na superfície (Fig. 7G–J). A região cortical tem aproximadamente 12 camadas de parênquima com feixes vasculares colaterais e feixes de fibras ditribuídos aleatoriamente, o lóculo central com células secretoras e conteúdo denso, evidenciado como mucilagem (Fig. 7K–L).

No labelo (hipoquílio) encontram-se os osmóforos, formado por papilas epidérmicas multicelulares, com a face adaxial levemente enrugada e células secretoras, subjacente aproximadamente duas camadas de células subepidérmicas vacuoladas. A epiderme da face abaxial é papilosa e o parênquima subjacente apresenta feixes vasculares colaterais dispersos (Fig. 7 M–O).

O ovário é de formato cilíndrico e alongado. Em seção transversal sua superfície epidérmica é uniestratificada, anisodiamétrica, de cutícula estriada e espessa, as suas células têm paredes anticlinais externas e internas levemente curvas, a externa sendo mais espessa que

a interna, e o parênquima cortical tem feixes vasculares colaterais e feixes de fibras ditribuídos aleatoriamente, aproximadamente duas camadas de células esclerenquimáticas nas invaginações (Fig. 8A–B, E, H, K). Estômatos e tricomas digitiformes foram observados na superfície do ovário (Fig. 8D, F), e nas terminações das invaginações, somente os tricomas digitiformes foram observados (Fig. 8I). No lóculo central notou-se a presença de emergências multicelulares da epiderme (coléteres) (Fig. 8C, G, J, L).

A análise histoquímica das estruturas secretoras descritas revelaram compostos heterogêneos como: polissacarídeos, nas brácteas, no labelo (Fig. 9D – F), coluna (Fig. 9J) e ovário (Fig. 9 J); lipídeos, no labelo (hipoquílio) e sépalas (Fig. 9G–I, P); proteínas, nas brácteas, ovário e sépalas (Fig. 9C–D, K, N); monossacarídeos (açúcares redutores), nas brácteas e sépalas (Fig. 9A, O); e mucilagem na coluna e ovário (Fig. 9L, M).

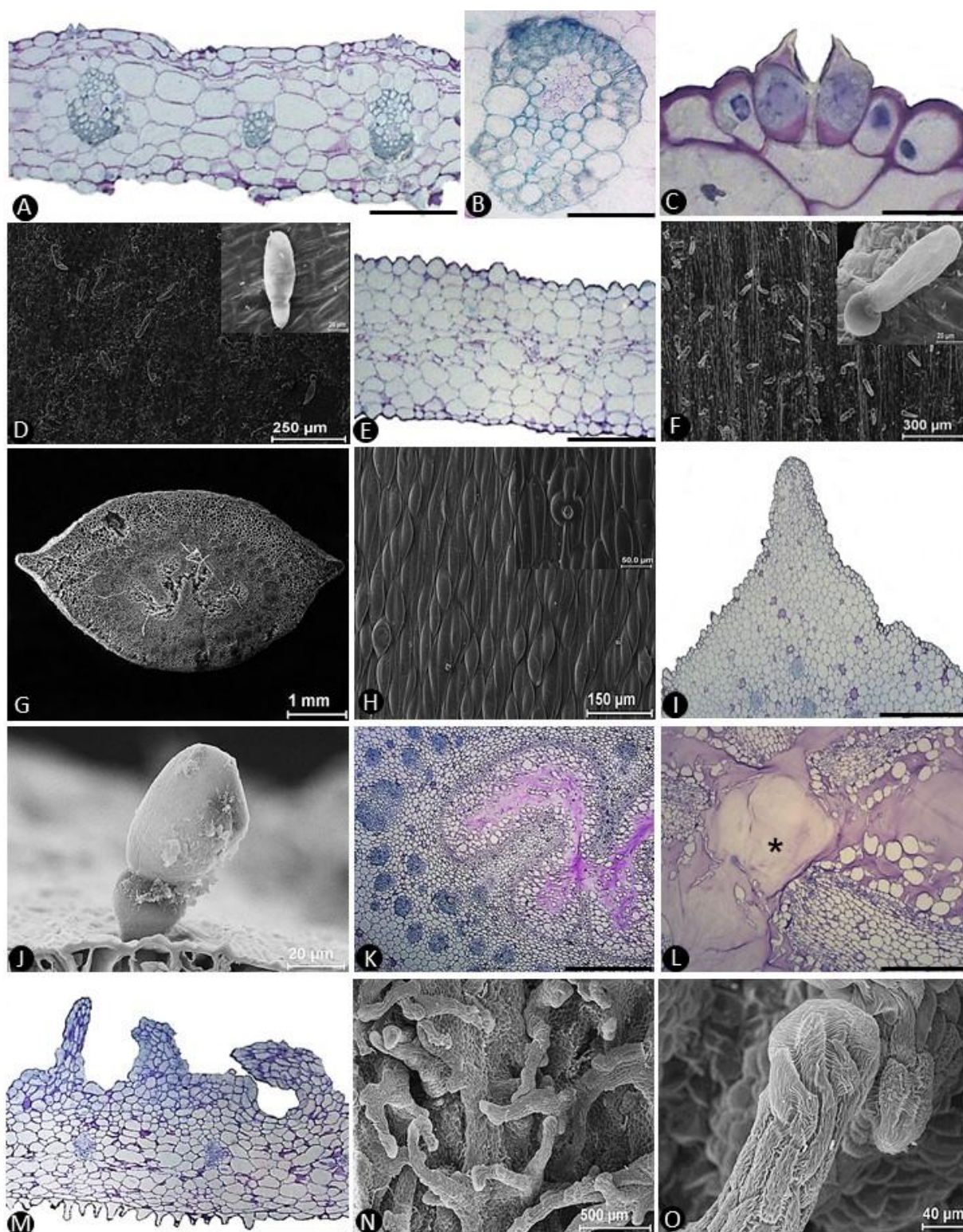


Figura 7 – *Stanhopea grandiflora*. (A) Bráctea. (B) Feixe vascular colateral. (C) Estômatos. (D) Superfície Bráctea e tricoma digitiforme. (MEV). (E) Sépala. (F) Superfície da sépala e tricoma digitiforme (MEV). (G) Coluna. (H) Superfície levemente papilosa e estômatos. (I) Superfície epidérmica da coluna (J) Tricoma digitiforme da Coluna (MEV). (K) Lóculo Central da Coluna. (L) Detalhe do exsudato. (M) Labelo. (N) Papilas multicelulares do Osmóforos. (O) Detalhe das Papilas levemente enrugadas. Escalas 1mm, 500µm, 300µm, 250µm, 150µm, 100µm e 20µm.

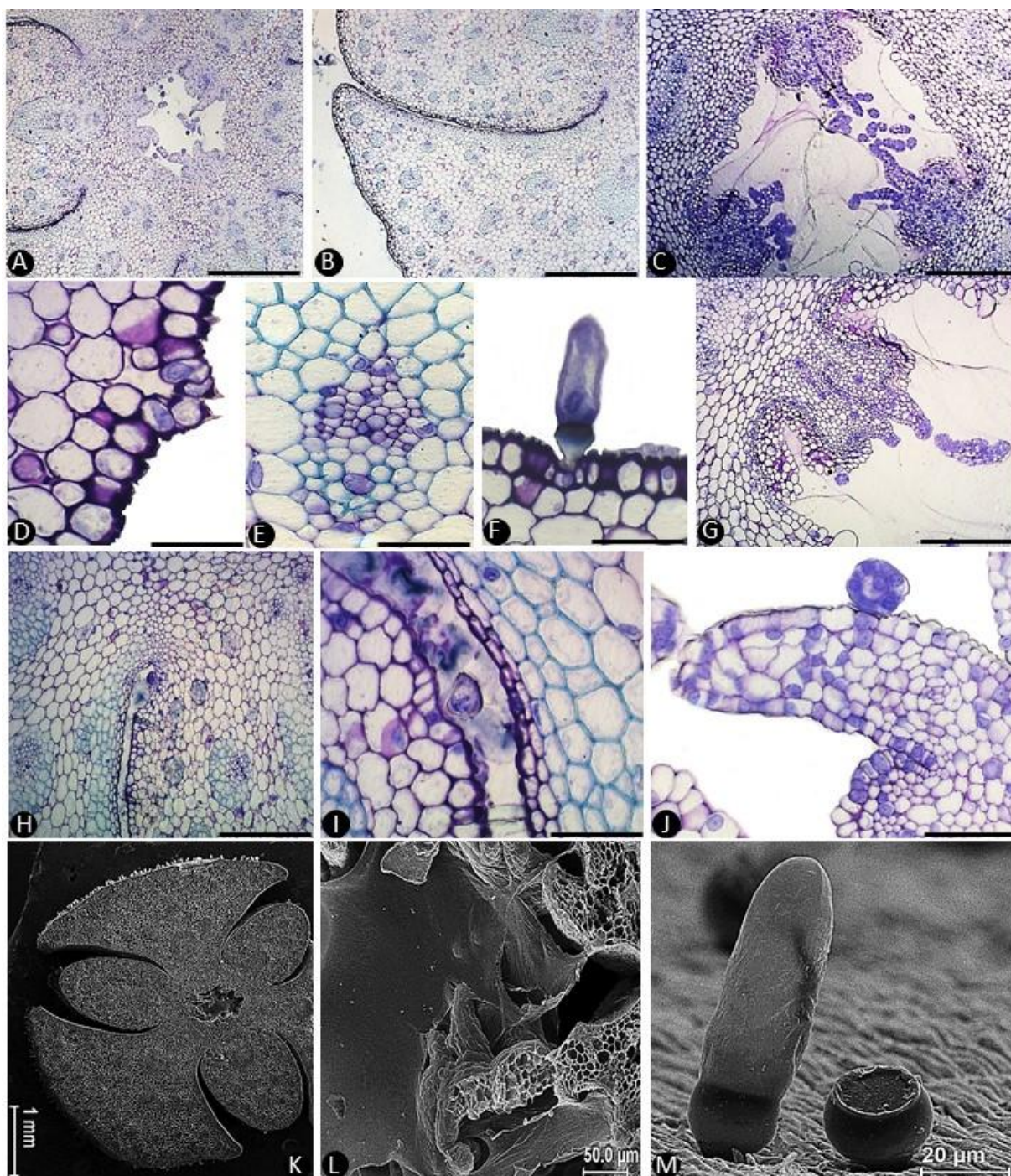


Figura 8 – *Stanhopea grandiflora*. (A) Ovário (lóculo central). (B) Ovário (invaginação). (C) Detalhe do lóculo central, evidente conteúdo. (D) Estômatos. (E) Detalhe do feixe vascular. (F) Tricoma digitiforme na superfície do ovário. (G) Coléteres no lóculo central. (H) Detalhe da invaginação. (I) Coléteres na invaginação. (J) Detalhe do coléter no lóculo central. (K) Ovário (MEV). (L) Lóculo central (MEV). (M) Tricomas digitiformes (MEV). Escalas 1mm, 500μm, 100μm, 50μm e 20μm.

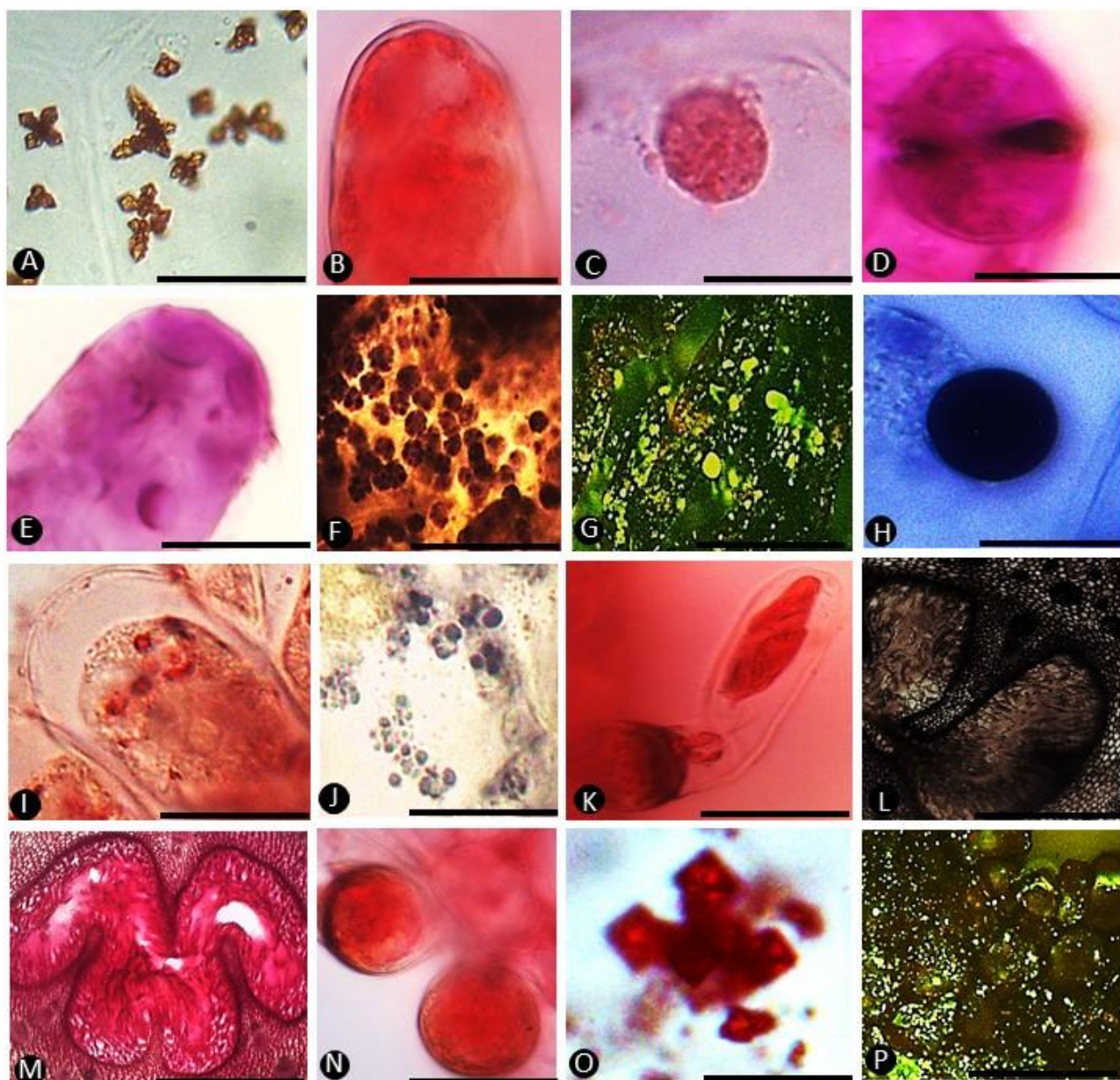


Figura 9 – Análise Histoquímica das estruturas secretoras florais e extraflorais de *Stanhopea grandiflora*. (A,O) Fehling. (B–C, K–N) Xylidine. (D–E) Reação PAS. (F, J) Lugol. (G, P) Vermelho neutro. (H) Nadi. (I) Sudan IV. (L) Ácido Tânico/Cloreto Férrico 3% (M) Vermelho de rutênio. (A–E) Bráctea. (F– I) Labelo. (J–N) Coluna e Ovário. (O–P) Sépala. Escalas 5µm e 20µm.

As três espécies de *Gongora* estudadas (*Gongora pleiochroma*, *Gongora jauariense* e *Gongora minax*), são semelhantes estruturalmente, com tricomas digitiformes ao longo da epiderme das brácteas e sépalas, e cristais (ráfides) de oxalato de cálcio distribuídos na região parenquimática das brácteas e ovários.

A epiderme (faces abaxial e adaxial) das brácteas e sépalas em vista transversal são uniestratificadas, anisodiamétricas, e cutículas delgadas, com células de paredes periclinais externas com papilas unicelulares (osmóforos), e as internas retas delgadas a suavemente curvas (Fig. 10A, G–H, J). Os estômatos nectaríferos foram observados na face adaxial das brácteas (Fig. 10F), aproximadamente 1-2 camadas de células secretoras subepidérmicas, 1-5 camadas de parênquima subsecretor, com células heterodimensionais de parede delgada, feixes vasculares colaterais envoltos de células esclerenquimáticas distribuídos (Fig. 10A–B), idioblastos cristalíferos (Fig. 10C), e tricomas digitiformes observados em ambas as faces das brácteas (Fig. 10D–E, I).

A coluna é de formato triangular e alongada. Em seção transversal, sua superfície epidérmica é uniestratificada, anisodiamétrica e de cutícula espessa, as células têm paredes anticlinais externas e internas levemente curvas, a externa mais espessa que a interna, levemente papilosa, região cortical com aproximadamente 12 camadas de parênquima com feixes vasculares colaterais ditribuídos aleatoriamente (Fig. 11A–C), estômatos e tricomas digitiformes ocasionais na superfície, e um lóculo central com conteúdo denso, evidenciado como mucilagem (Fig. 11B).

O ovário é de formato cilíndrico e alongado, em vista transversal a superfície epidérmica é uniestratificada, anisodiamétrica, cutícula estriada, levemente invaginada e espessa, as suas células têm paredes anticlinais externas e internas, levemente curvas, a externa mais espessa e papilosa que a interna, o parênquima cortical tem feixes vasculares colaterais, idioblastos

cristalíferos, estômatos e tricomas digitiformes ocasionais na superfície, e no lóculo central notou-se a presença de emergências multicelulares da epiderme (coléteres) (Fig. 11D–I).

Na região do labelo (hipoquílio) encontra-se os osmóforos com as superfícies epidérmicas, da face adaxial e abaxial com papilas unicelulares com núcleos evidentes e citoplasma denso, subjacente, aproximadamente 4 camadas de células secretoras fortemente vacuoladas e o parênquima com células heterodimensionais delgadas com feixes vasculares colaterais dispersos (Fig. 11J–O).

A análise histoquímica das estruturas secretoras descritas, revelaram compostos heterogêneos como: polissacarídeos, nas brácteas (Fig. 12B–C; 13B–D; 14C–D), labelos (Fig. 12M; 13L; 14L), colunas (Fig. 12F; 13G; 14F) e ovários (Fig. 12N; 13Q; 14M), lipídeos, no labelo (hipoquílio) (Fig. 12I–L; 13J–K, M–N; 14H–K) e sépalas (Fig. 12P–R; 13R–T; 14N–O), proteínas, em brácteas (Fig. 12D–E; 13E–F; 14E), ovários (Fig. 12O; 13O–P), e colunas (Fig. 12G; 13H; 14F); monossacarídeos (açúcares redutores), nas brácteas (Fig. 12A; 13A; 14B); e mucilagem nas colunas e ovários (Fig. 12H; 13I; 14G).

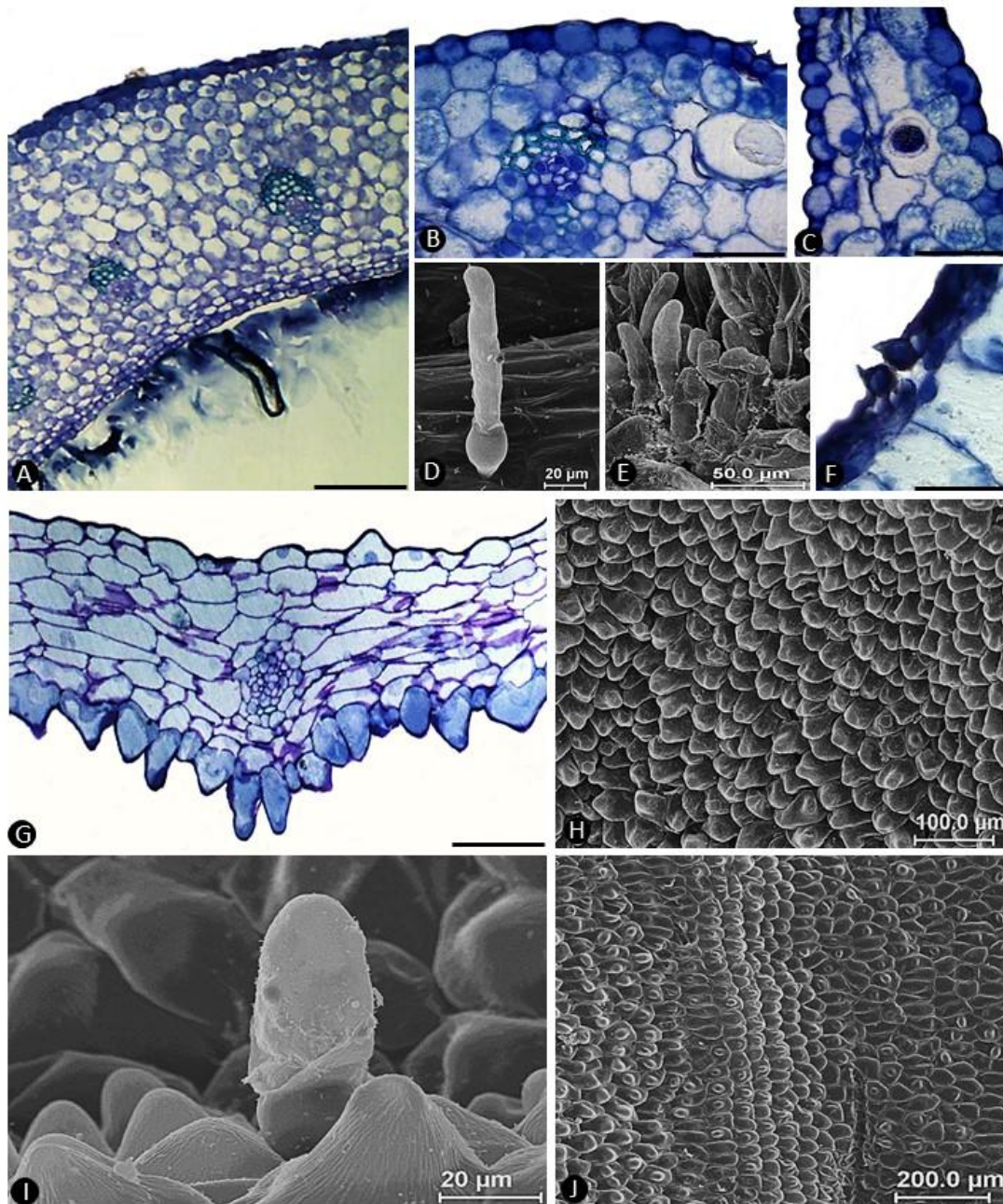


Figura 10 – *Gongora pleiochroma*, *Gongora minax* e *Gongora jauariensis*. (A) Brácteas. (B) Epiderme secretora das brácteas. (C) Idioblastos cristalíferos (D) Tricoma digitiforme (MEV). (E) Superfície abaxial das brácteas (MEV). (F) Estômato da superfície bracteal. (G) Sépalas (osmóforos). (H) Superfície abaxial das sépalas (MEV). (I) Tricoma digitiforme da face adaxial da sépala (MEV). (J) Superfície adaxial das sépalas (MEV). Escalas 200µm, 100µm, 50µm e 20µm.

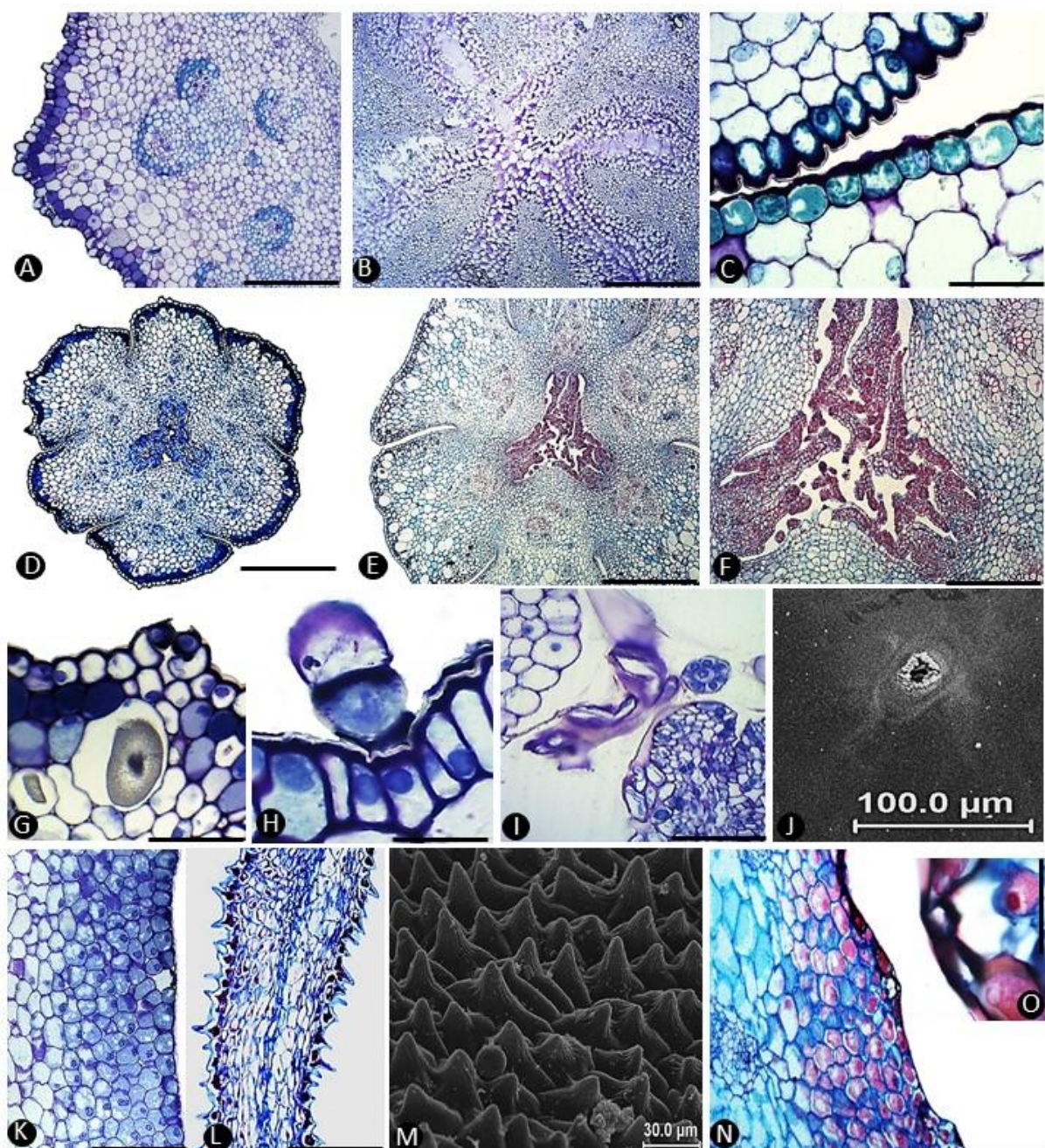


Figura 11 – *Gongora pleiochroma*, *Gongora minax* e *Gongora jauariensis*. (A) Coluna. (B) Lóculo central da coluna, evidente conteúdo. (C) Detalhe da invaginação. (D) Ovário *Gongora pleiochroma* e *Gongora jauariensis*. (E) Ovário *Gongora minax*. (F) Lóculo central do ovário. (G) Estômatos. (H) Tricoma digitiforme. (I) Coléteres no lóculo central do ovário. (J) Estômatos do labelo (MEV). (K) Labelo. (L) Superfície papilosa do labelo (osmóforos). (M) Labelo (MEV). (N) Epiderme secretora do osmóforo e detalhe dos estômatos. Escalas 100μm, 50μm e 30μm.

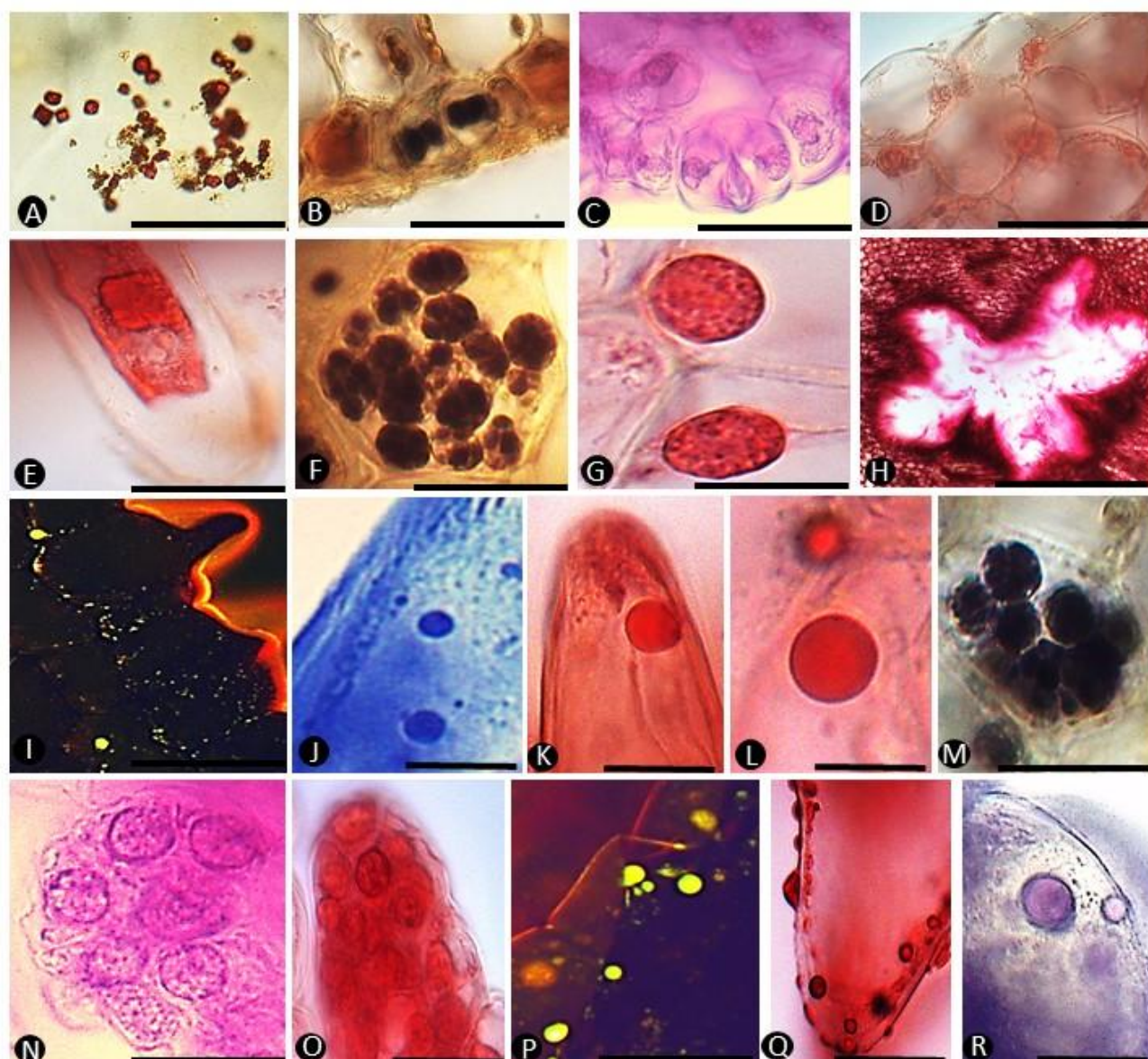


Figura 12 – Análise Histoquímica das estruturas secretoras florais e extraflorais de *Gongora jauariensis*. (A) Fehling. (D–E, G, O) Xylidine. (C, N) Reação PAS. (B, F, M) Lugol. (I, Q) Vermelho neutro. (J, R) Nadi. (K–L, P) Sudan IV. (A–E) Bráctea. (F–H) Coluna. (I–M) Labelo. (N–O) Ovário. (P–R) Sépala. Escalas 5µm e 20µm.

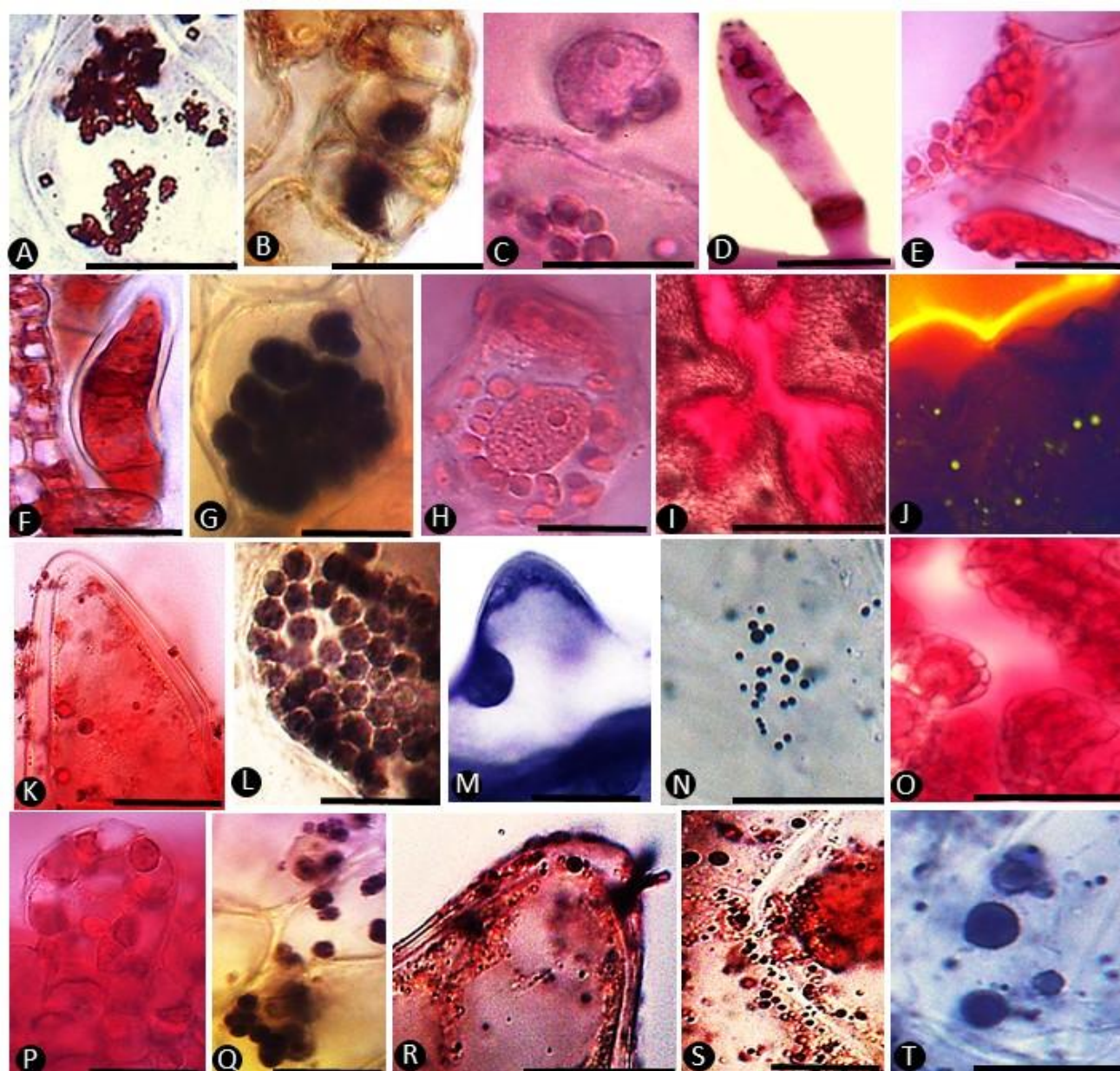


Figura 13 – Análise Histoquímica das estruturas secretoras florais e extraflorais de *Gongora pleiochroma*. (A) Fehling. (E–F, H, P) Xylidine. (C–D) Reação PAS. (B, G, L, Q) Lugol. (J) Vermelho neutro. (M–N, T) Nadi. (K, R–S) Sudan IV. (I–O) Vermelho de rutênio. (A–F) Bráctea. (G–I) Coluna. (J–N) Labelo. (O–Q) Ovário. (R–T) Sépala. Escalas 5µm e 20µm.

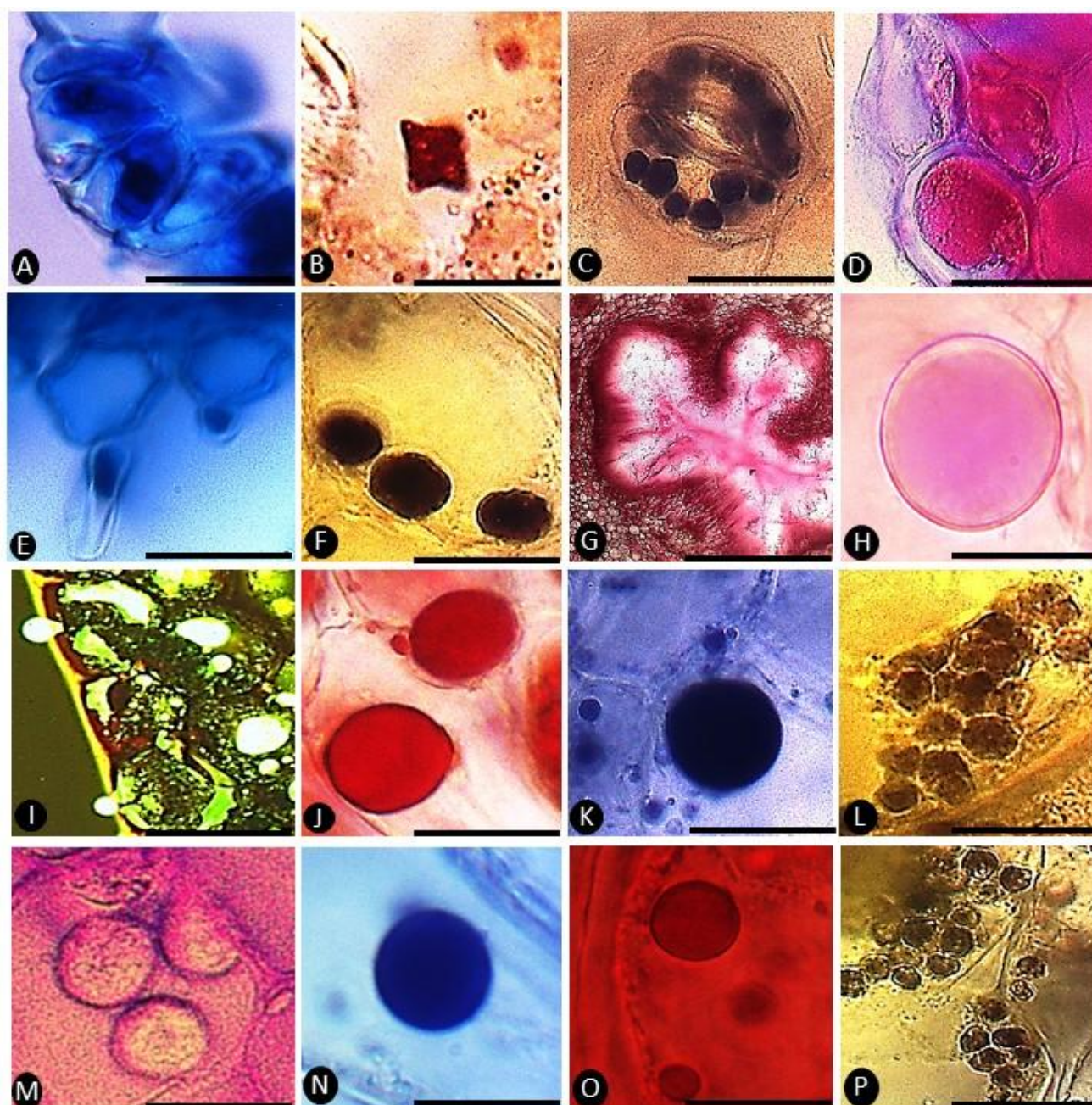


Figura 14 – Análise Histoquímica das estruturas secretoras florais e extraflorais de *Gongora minax*. (A–E) Azul brilhante de Comassie. (B) Fehling. (D–M) Reação PAS. (C, F, L, P) Lugol. (I) Vermelho neutro. (K–N) Nadi. (J, O) Sudan IV. (G) Vermelho de rutênio. (H) Sulfato azul do Nilo. (A–D) Bráctea. (E–G) Coluna. (H–L) Labelo. (M) Ovário. (N–P) Sépala. Escalas 5µm e 20µm.

Coryanthes macrantha, apresentou tricomas digitiformes abundantes ao longo das superfícies epidérmicas das brácteas, sépalas e ovários. E cristais (ráfides) de oxalato de cálcio distribuídos na região parenquimática das brácteas, sépalas e ovários.

Brácteas e sépalas em vista transversal, têm as epidermes das faces abaxial e adaxial semelhantes, uniestratificadas, anisodiamétricas, e com cutícula delgada (Fig. 15A). As células em paliçadas (nectário) da face adaxial têm paredes anticlinais externas sinuosas, e as internas retas a suavemente curvas, as células da face abaxial têm paredes periclinais externas e internas retas a suavemente curvas, 1-2 camadas de células secretoras subepidérmicas, aproximadamente 9 camadas de parênquima subsecretor, com células heterodimensionais de parede delgada, idioblastos cristalíferos e feixes vasculares colaterais envoltos de células esclerenquimáticas distribuídos (Fig. 15B–D).

O ovário é de formato cilíndrico e alongado, em vista transversal sua superfície epidérmica é uniestratificada, anisodiamétrica, de cutícula estriada e espessa, as suas células têm paredes anticlinais externas e internas levemente curvas, a externa mais espessa que a interna, o parênquima cortical tem feixes vasculares colaterais ditribuídos aleatoriamente e proximas as invaginações, os estômatos são observados na superfície e os tricomas digitiformes tanto na superfície quanto nas terminações das invaginações, no lóculo central notou-se a presença de emergências multicelulares da epiderme (coléteres) (Fig. 15H–O).

A coluna é de formato elíptico e alongada, em vista transversal tem uma superfície epidérmica uniestratificada, anisodiamétrica e de cutícula delgada, células com paredes anticlinais externas e internas levemente curvas, sendo a externa levemente papilosa, a região cortical tem aproximadamente 12 camadas de parênquima com feixes vasculares colaterais ditribuídos, o lóculo central com células secretoras e conteúdo denso, evidenciado como mucilagem e apicalmente dois cornos (coléteres) secretores dessa mucilagem (Fig. 15F–G; I–K).

Na face abaxial do labelo (hipoquílio), encontram-se os elaióforos, papilas unicelulares, levemente enrugadas, com células subepidérmicas secretoras e o parênquima subjacente com feixes vasculares colaterais dispersos (Fig. 15P–Q).

A análise histoquímica das estruturas secretoras descritas, revelaram compostos heterogêneos como: polissacarídeos, nas brácteas (Fig. 16B, D), coluna (Fig. 16E–F), sépalas (Fig. 16S) e ovário (Fig. 16P); lipídeos, no labelo (hipoquílio) (Fig. 16I–K, M) e especificamente ácidos graxos (Fig. 16L); proteínas, nas brácteas (Fig. 16C), coluna (Fig. 16G), ovário (Fig. 16Q) e sépalas (Fig. 16T); compostos fenólicos (Tanino), no labelo (hipoquílio) (Fig. 16N); e monossacarídeos (açúcares redutores), nas brácteas (Fig. 16A), coluna (Fig. 16H) e sépalas (Fig. 16R).

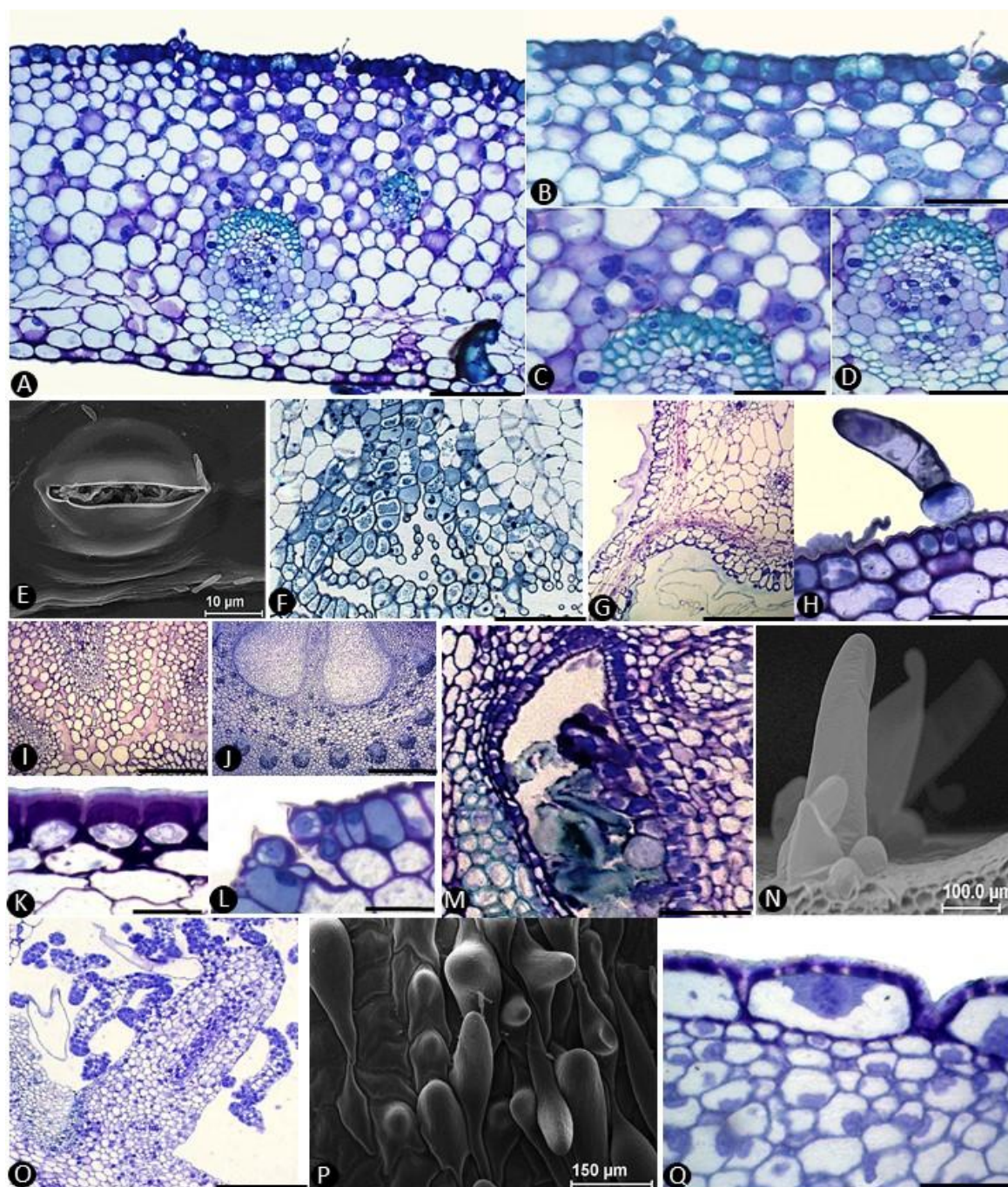


Figura 15 – *Coryanthes macrantha*. (A) Sépala. (B–C) Epiderme secretora do nectário. (D) Feixe vascular. (E) Estômatos (MEV). (F–G) Coluna (Cornos apicais, secretores de mucilagem). (H) Tricomas digitiformes do ovário. (I–J) Lóculo central, conteúdo denso. (K) Epiderme espessa da coluna e do ovário. (L) Estômatos nas superfícies da e do ovário. (M) Tricomas digitiformes nas invaginações. (N) Lóculo central do ovário e presença dos coléteres (MEV). (O) Coléteres no lóculo central (MEV). (P) Superfície papilar do elaióforo (MEV). (Q) Epiderme secretora do elaióforo. Escalas 1mm, 500µm, 100µm, 50µm e 20µm.

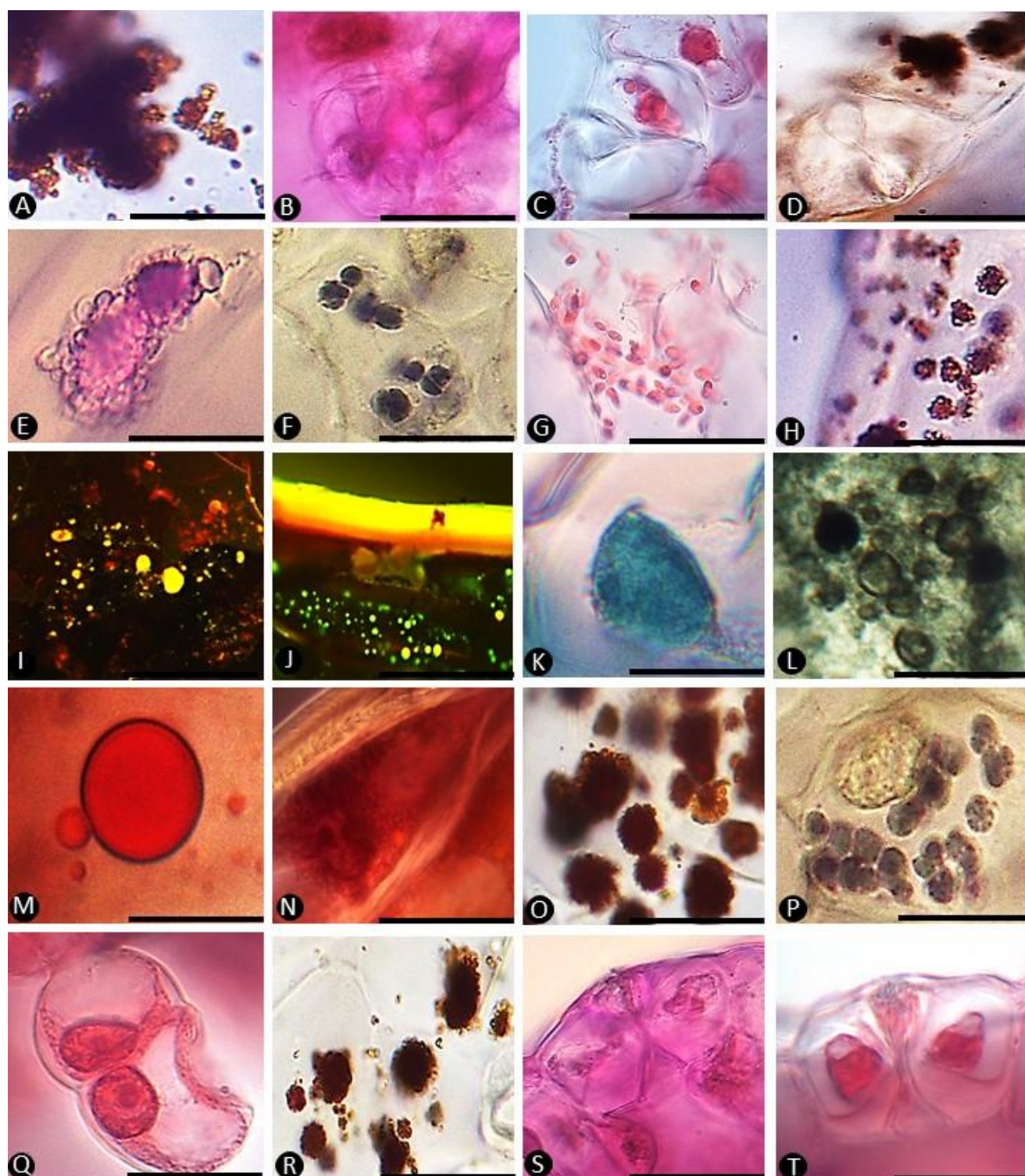


Figura 16 – Análise Histoquímica das estruturas secretoras florais e extraflorais de *Coryanthes macrantha*. (A,H, O, R) Fehling. (C, G, Q, T) Xylidine. (B, E, S) Reação PAS. (F, P) Lugol. (I, J) Vermelho neutro. (K) Sulfato azul do Nilo. (L) Acetato de cobre/Ácido rubeânico. (M) Sudan IV. (N) Vanilina Clorídrica. (A–D) Bráctea. (E–H) Coluna. (I–N) Labelo. (O–Q) Ovário. (R–T) Sépala. Escalas 5µm e 20µm.

DISCUSSÃO

Os osmóforos e os elaióforos foram localizados no labelo (hipoquílio/mesoquílio) e nas sépalas das espécies estudadas, após a emissão das fragrancias como recompensa, a presença das abelhas *Euglossini* nessas regiões, facilitaram as suas localizações. Em algumas outras orquídeas, a fonte da fragrância floral situa-se nas pontas das pétalas e nos ovários (Esaú 1965; Swanson 1980; Silveira 2002; Kowalkowska *et al.* 2014).

Os elaióforos podem ser encontrados na base do labelo ou em cima dos calos, em outras espécies de orquídeas (Pacek e Stpizynska, 2007; Stpizynska *et al.* 2007; Pacek *et al.* 2012). E em *C. macranta* eles estão localizados no labelo (especificamente no hipoquílio) e são os responsáveis pelas emissões das fragrâncias, e não os osmóforos como havia sido descrito por Gerlach e Dressler (2003), Gerlach e Romero-González (2008) e Gerlach (2011).

A interação das abelhas *Euglossini* masculinas com as flores de *S. grandiflora*, *G. pleiochroma*, *G. jauariensis*, *G. minax* e *C. macrantha* foram semelhantes aos relatos sobre os mecanismos de polinização realizados por estas abelhas em outras espécies de Stanhopeinae (van der Pijl e Dodson, 1966; Dressler 1968; Williams 1983; Stern 1987; Jenny 1993; Whitten *et al.* 2000; Singer 2004; Pansarin e Amaral 2008; Pansarin e Pansarin 2011; Gerlach 2011).

Os osmóforos foram caracterizados como papilas epidérmicas uni ou multicelulares, semelhantes as descrições realizadas para outras espécies de orquídeas e outras Stanhopeinae (Stern *et al.* 1987; Curry *et al.* 1988; Curry *et al.* 1991; Davies e Turner, 2004; Ascensão *et al.* 2005). E os elaióforos de *C. macrantha* foram descritos como epidermes secretoras de óleo, tipo mais comum em muitas outras famílias, dentre elas Orchidaceae segundo Vogel (1974) e Buchmann (1987).

As formigas *Dolichoderus* sp., e *Azteca* sp foram os outros visitantes observados, na região das brácteas e sépalas, de todas as espécies estudadas (*S. grandiflora*, *G. pleiochroma*,

G. jauariensis, e *G. minax* e *Coryanthes macrantha*), e após as análises estruturais dessas regiões associadas com a ocorrência de açúcares, nos permitiu reconhecê-los como nectários. Sendo este o primeiro registro para a subtribo Stanhopeinae.

Nas espécies de *Coryanthes* as parcerias mutualísticas entre formigas e as plantas são conhecidas, as formigas alimentam-se do néctar oferecido pelos nectários extraflorais em troca oferece proteção às plantas contra possíveis invasores (outras plantas ou herbívoros) (Gerlach 2011). A interação das formigas com as espécies em estudo, foi semelhante a já descrita para *Epidendrum denticulatum* Barb. Rodr., as formigas forrageam os nectários extraflorais (pecíolos de botões florais e frutos) sem interferir no comportamento dos polinizadores, protegem as estruturas reprodutivas e auxiliam no aumento da probabilidade de sucesso de polinização (Almeida e Figueiredo 2003). Entretanto até o presente momento não há dados na literatura sobre a interação de espécies de *Stanhopea* e *Gongora* com as formigas.

O néctar e a fragrância floral são freqüentemente associados com a manutenção dos sistemas de polinização especializados em Orchidaceae (Melo *et al.* 2010). Para a subtribo Stanhopeinae não há variação de recurso floral oferecido aos seus polinizadores (Pansarin 2011). No entanto suas flores altamente perfumadas podem também, oferecer outro tipo de recurso a fim de atrair outros visitantes, como foi observado neste estudo.

As estruturas dos nectários florais e extraflorais encontrados nas espécies de *Gongora* e em *Coryanthes macrantha*, apresentaram as características dos nectários que consistem de uma epiderme secretora em paliçada com algumas camadas de células subepidérmicas, um parênquima especializado, com o envolvimento direto do floema e estômatos permanentemente abertos, denominados estômato modificados (Davis e Gunning 1992, 1993; Fahn 2000; Pacini *et al.* 2003). Os nectários aqui descritos assemelham-se aos registrados em outras espécies de Orchidaceae (Stpiczynska 2001; Stpiczynska *et al.* 2003; Hobbhahn *et al.* 2013).

Os idioblastos foram observados nas espécies estudadas, com exceção de *Stanhopea grandiflora*, nas regiões das brácteas, sépalas e ovários. Estes idioblastos contendo cristais sob a forma de ráfides, de oxalato de cálcio são bastante documentados para as Orchidaceae em estruturas vegetativas, e acredita-se que a função do oxalato de cálcio é contribuir para tornar as plantas menos palatáveis aos animais (Pridgeon 1982; Pridgeon e Stern 1983; Bonates 1993; Mauseth 1995; Oliveira e Sajo 1999; Zanenga-Godoy e Costa, 2003; Stern e Carlsward 2004),

Os idioblastos com ráfides podem estar relacionados também com o aumento da capacidade secretora dos nectários extraflorais, garantindo assim sua longevidade, com a eliminação do excesso de cálcio citossólico, comum no floema e imediações de tecidos secretores ou relacionados ao balanço iônico e osmoregulação da planta (Bonates 1993; Paiva e Machado 2005; Rocha e Machado 2009).

Os feixes vasculares colaterais com células esclerificadas na região adjacente ao floema, são comumente observados em outras monocotiledôneas (Castro e Menezes 1995, Sajo 1992). E os feixes de fibras e células esclerenquimáticas cuja função é fornecer resistência mecânica em casos de desidratação são observados também para outras espécies de Orchidaceae (Bonates 1993; Pridgeon 1994; Oliveira e Sajo 1999; Stern e Carlsward 2004).

As emergências epidérmicas observadas no ovário já foram descritas como tecido placentário (Clifford e Owens 1990), e tecido transmissor (Leitão 2007). E os tricomas digitiformes localizados nas invaginações, são semelhantes ao descritos para a subtribo Pleurothallidinae (Cardoso-Gustavson *et al.* 2014), onde os autores acreditam que a função da mucilagem nesta região é de facilitar a simbiose com fungos necessários para a germinação das sementes. A presença de células secretoras articuladas, observadas na região da coluna (estigma), são semelhantes as descritas por Clifford e Owens (1990) e Leitão e Cortelazzo (2007).

As análises histoquímicas das estruturas secretoras florais e extraflorais das espécies (*S. grandiflora*, *G. pleiochroma*, *G. jauariensis*, *G. minax*, e *C. macrantha*), contribuíram para uma melhor compreensão da composição dos exsudatos e suas funcionalidades.

As fragrâncias liberadas pelos osmóforos são uma combinação de terpenos e compostos aromáticos (Williams e Whitten 1983). E os componentes relacionados aos exsudatos dos elaióforos, podem ser, ácidos graxos saturados, diglicéridos, aminoácidos, gliceróis, carotenóides, fenólicos, glicosídeos, isoprenóides não voláteis, e saponinas (Buchmann e Buchmann 1981; Neff e Simpson 1981; Buchmann 1987; Roubik 1989). Os exsudatos presentes nas colunas, os coletados no epiquílio em *C. macrantha*, e nos ovários, é uma mucilagem composta de proteínas e polissacarídeos (Gerlach e Schill 1989; Clifford e Owens 1990).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante dos resultados alcançados através das análises anatômicas e histoquímicas notou-se que as flores das espécies de Stanhopeinae podem ter tanto os osmóforos quanto os elaióforos, diretamente envolvidos na produção dos óleos voláteis e não voláteis, utilizados como formas de atrair e recompensar os seus polinizadores, as abelhas *Euglossini* masculinas. Observou-se também que outras estruturas secretoras podem ser encontradas na subtribo. Como os nectários extraflorais e florais, que oferecem as formigas o néctar como recompensa, concretizando com o referido inseto uma relação mutualística de proteção, contra possíveis herbívoros. E os coléteres que de acordo com recentes pesquisas foram descritos para outras espécies de orquídea, foram também observados neste estudo. As incipientes pesquisas sobre as estruturas secretoras em espécies da subtribo Stanhopeinae salientam a necessidade de futuros estudos anatômicos, histoquímicos e fitoquímicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, A. M., FIGUEIREDO, R. A. 2003. Ants visit nectaries of *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae) in a brazilian rainforest: effects on herbivory and pollination. **Brazilian Journal of Biology**, 63(4): 551-558.
- ASCENSÃO L., FRANCISCO A., COTRIM H., PAIS M. S. 2005. Comparative structure of the labellum in *Ophrys fusca* and *O. lutea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 92:1059–1067.
- BEMBÉ B. 2004. Functional morphology in male euglossine bees their ability to spray fragrances (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). **Apidologie**, 35: 283-291.
- BONATES L. C. M. 1993. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia II. Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia central. **Acta Amazonica**, 23(4): 315-348.
- BRAGA P. I. S. 1976. Atração de abelhas polinizadoras de Orchidaceae com auxílio de iscas-odores na campina, campinarana e floresta tropical úmida da Região de Manaus. **Ciência & Cultura**, 28(7):767-773.
- BUCHMANN S. L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 18: 343-369.
- BUCHMANN S. L., BUCHMANN M. D. 1981. Anthecology of *Mouriri myrtilloides* (melastomataceae: Memecyleae), na oil flower in Panama. **Biotropica**, 13: 7-24.
- CAIN A. J. 1947. The use of Nile blue in the examination of lipids. **Quarternary Journal of Microscopy Science**, 88: 383-392.
- CARDOSO-GUSTAVSON P., CAMPBELL L. M., MAZZONI-VIVEIROS S. C., DE BARROS F. 2014. Floral collectors in Pleurothallidinae (Epidendroideae: Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 101:587–597.
- CASTRO N. M., MENEZES N. L. 1995. Aspectos da anatomia foliar de algumas espécies de *Paepalanthus* Kunth. Eriocaulaceae da Serra do Cipó (Minas Gerais). **Acta Botanica Brasilica**, 9:213-229.
- CHASE M. W., CAMERON K. M., BARRETT R. L., FREUDENSTEIN J. V. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In: Dixon, K.W.; Kell, S.P.; Barrett, R.L. & Cribb, P.J. (eds.). **Orchid conservation**. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah. pp. 69-89.
- CLARK, G. 1973. **Staining procedures**. The Williams & Wilkins Co., Baltimore.
- CLIFFORD S. C., OWENS S. J. 1990. The stigma, style and ovarian transmitting tract in the Oncidinae (Orchidaceae): morphology, developmental anatomy and histochemistry. **Botanical Gazette**, 151: 440–451.

- CURRY K. J., STERN W. L., McDOWELL L. M. 1988. Osmophore development in *Stanhopea anfracta* and *S. pulla* (Orchidaceae). **Lindleyana**, 3: 212-220.
- CURRY K. J., MCDOWELL L. M., JUDD W. S., STERN W. L. 1991. Osmophores, floral features, and systematics of *Stanhopea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 78: 610–623.
- DAVID R., CARDE J. P. 1964. Coloration différentielle des inclusions lipidique et terpeniques des pseudophylles du Pin maritime au moyen du reactif Nadi. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l' Academie des Sciences Paris**. Série D 258: 1338–1340.
- DAVIS A. R., GUNNING B. E. S. 1992. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. I. Development, anatomy and ultrastructure. **Protoplasma**, 166: 134-152.
- DAVIES K. L., TURNER M. P. 2004. Morphology of Floral Papillae in *Maxillaria Ruiz & Pav.* (Orchidaceae). **Annals of Botany**, 93: 75-86.
- DODSON C. H., DRESSLER R. L., HILLS H. G., ADAMS R. M., WILLIAMS N. H. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science**, 164: 1243-1249.
- DRESSLER R. L. 1967. Why do euglossine bees visit orchid flowers?. **Biota Amazônica**. 5: 171-180.
- DRESSLER R. L. 1968. Pollination by Euglossine bees. **Evolution**, 22: 202-210.
- DRESSLER R. L. 1982. Biology of the orchid bees (*Euglossini*). **Annual Review of Ecology and Systematics**, 13: 373-94.
- DRESSLER R. L. 1993. **Phylogeny and classification of the orchid family**. Dioscorides press. Oregon.
- ELIAS T., 1983. The **extrafloral nectaries**. In : **The biology of nectaries**. Bentley and Elias Ed. Columbia University Press. New York.
- ESAU K. 1965. **Plant Anatomy (2nd ed)**. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- FAHN A. 1979. Ultraestructura of nectaries in relation to néctar secretion. **American Journal of Botany**, 57: 977-985.
- FAHN A. 2000. Structure and function of secretory cells. **Advances in Botanical Research**, 31: 37-75.
- FISHER D. B. 1968. Protein staining of ribboned epon sections for light microscopy. **Histochemie**. 16: 92-96.
- GERLACH D. 1969. **Botanische Mikrotechnik: eine Einführung**. Stuttgart: Georg Thieme.
- GERLACH G., SCHILL R. 1989. Fragrance analyses, an aid to taxonomic relationships of the genus *Coryanthes* (Orchidaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 168: 159-165.

- GERLACH G. 2003. La subtribu stanhopeinae: sus notables mecanismos de polinización, la química de sus aromas florales e implicaciones en sistemática y taxonomía. **Lankesteriana**, 7: 104-106.
- GERLACH G., ROMERO-GONZÁLEZ A. 2008. Stanhopeinae Mesoamericanae IV: Las *Coryanthes* de Charles W. Powell. **Lankesteriana**, 8(2): 33-42.
- GERLACH G. 2011. The genus *Coryanthes*: a paradigm in ecology. **Lankesteriana**, 11(3): 253—264.
- GERLACH G., DRESSLER R. L. 2003. Stanhopeinae Mesoamericanae I. **Lankesteriana**, 8: 23-30.
- GERRITS P. O., SMID L. 1983. A new less toxic polymerization system for the embedding of soft tissues in glycol methacrylate and subsequent preparing of serial sections. **Journal of Microscopy**, 132(1): 81-85.
- HOBBAHN N., JOHNSON S. D., BYTEBIER B., YEUNG E. C., HARDER L. D. 2013. The evolution of floral nectaries in *Disa* (Orchidaceae: Disinae): recapitulation or diversifying innovation?. **Annals of Botany**, 112: 1303-1319.
- JENSEN W. A. 1962. **Botanical histochemistry: principle and practice**. San Francisco, CA: W.H. Freeman.
- JENNY R. A. 1993. Monograph of the Genus *Gongora* Ruiz and Pavon. Champaign, Illinois: Koeltz Scientific Books, p. 136.
- JOHANSEN D. A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw-Hill.
- KAISER E. 1880. Verfahren zur herstellung einer tadellosen glycerin-gelatine. **Botanisch Zentralb**, 180: 25-26.
- KIRK JR P. W. 1970. Neutral red as a lipid fluorochrome. **Stain Technology**, 45: 1-4.
- KOWALKOWSKA A. K., KOZIERADZKA-KISZKURNO M., TURZYN´SKI S. 2014. Morphological, histological and ultrastructural features of osmophores and nectary of *Bulbophyllum wendlandianum* (Kraenzl.) Dammer (B. section *Cirrhopetalum* Lindl., *Bulbophyllinae* Schltr., *Orchidaceae*). **Plant Systematics and Evolution**, 59: 80-308.
- LEITÃO, C. A. E. 2007. **Anatomia dos nectários, do coléter e do stigma de *Rodriguezia venusta* (Lindl.) Rchb. F. (ORCHIDACEAE)**. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. São Paulo. Tese de Doutorado, 111p.
- LEITÃO C. A. E., CORTELAZZO A. L. 2007. Structure and histochemistry of the stigmatic and transmitting tissues of *Rodriguezia venusta* (Orchidaceae) during flower development. **Australian Journal of Botany**, 58: 233–240.
- MACE M. E., HOWELL C. R. 1974. Histochemistry and identification of condensed tannin precursor in roots of cotton seedlings. **Canadian Journal of Botany**, 52: 2423-2426.

- MAUSETH J. D. 1995. **Botany - An introduction to plant Biology. 2nd ed.** Menlo Park, Sanders College Publishing.
- MELO M. C., BORBA E. L., PAIVA E. A. S. 2010. Morphological and histological characterization of the osmophores and nectaries of four species of *Acianthera* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). **Plant Systematics and Evolution**, 286: 141-151.
- METCALFE C., CHALK L. 1950. **Anatomy of the dicotyledons.** Oxford: Clarendon Press.
- NEFF J. L., SIMPSON B. B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae: Morphology, function and use in systematics. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 54: 95-123.
- O'BRIEN T. P., FEDER N., MCCULLY M. E. 1965. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma**, 59: 368-373.
- OLIVEIRA V. C., SAJO M. G. 1999. Anatomia foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, 22(3): 365-374.
- PACEK A., STPICZYŃSKA M. 2004. The structure of elaiophores in *Oncidium cheirophorum* RCHB.F. and *Ornithocephalus kruegeri* RCHB.F. (Orchidaceae). **Acta Agrobotânica**, 60 (2): 9-14.
- PACEK A., STPICZYŃSKA M., DAVIES K. L., SZYM CZAK G. 2012. Floral elaiophore structure in four representatives of the *Ornithocephalus* clade (Orchidaceae: Oncidiinae). **Annals of Botany**, 110: 809-820.
- PACINI E., NEPI M., VESPRINI J. L. 2003. Nectar biodiversity: a short review. **Plant Systematics and Evolution**, 238:7-22.
- PAIVA E. A. S., MACHADO S. R. 2005. Role of intermediary cells in *Peltodon radicans* (Lamiaceae) in the transfer of calcium and formation of calcium oxalate crystals. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 48(1): 147-153.
- PANSARIN E. R., AMARAL M. C. E. 2008. Reproductive biology and pollination of southeastern Brazilian *Stanhopea* Frost ex Hook. (Orchidaceae). **Flora**, 204: 238-249.
- PANSARIN E. R., & PASARIN L. M. 2011. Reproductive biology of *Trichocentrum pumilum*: an orchid pollinated by oil-collecting bees. **Plant Biology**, 13: 576-581.
- PRIDGEON A.M. 1982. Numerical analyses in the classification of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 85: 103-131.
- PRIDGEON A. M. 1994. Systematic leaf anatomy of Caladeniinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 114: 31-48.
- PRIDGEON A. M., CRIBB, P.; CHASE, M.W. & RASMUSSEN, F.N. (eds.) 2009. **Genera Orchidacearum. v. 5**, Oxford University Press: New York.
- RASMUSSEN F. N. 1985. Orchids. In: The Families of the Monocotyledons. (Eds R. M. Dalgren, H. T. Clifford and P. F. Yeo.) (Springer-Verlag: Berlin), pp. 249-274.

ROCHA J. F., MACHADO S. R. 2009. Anatomy, ultrastructure and secretion of *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae) extrafloral nectary. **Revista Brasileira de Botânica**, 32: 489-498.

ROUBIK, D.W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees**. University Press, Cambridge.

SAJO M. G. 1992. Estudos morfoanatômicos em órgãos foliares de *Xyris* L. (Xyridaceae). **Bol. Botânica, Univ. São Paulo**, 13: 67-86.

SASS J. E. 1951. **Botanical microtechnique**. The Iowa State College Press, Ames.

SILVEIRA K. 2002. **Adaptive radiation of oil-reward compounds among neotropical orchid species (Oncidiinae)**. A thesis presented to the graduate school of the university of florida in partial fulfillment of the requirements for the degree of master of science University of Florida.

SINGER, R. B. 2004. **Orquídeas brasileiras e abelhas**. Disponível em: < www.webbee.org.br >. Acesso em: 12/12/2014.

STERN W. L., CURRY K. J., PRIDGEON A. M. 1987. Osmophores of *Stanhopea* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 74:1323–1331.

STERN W.L.; JUDD W.S., CARLSWARD B. S. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 144: 251-274.

STERN W. L., JUDD W.S., CARLSWARD B. S. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 144: 251-274.

STPICZYŃSKA M. 1993. Anatomy and ultrastructure of osmophores of *Cymbidium tracyanum* Rolfe (Orchidaceae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae** Vol. 62, No. 1-2.

STPICZYŃSKA M. 2001. Osmophores of the fragrant orchid *Gymnadenia conopsea* L. (Orchidaceae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**. Vol. 70 N° 2: 91-96.

STPICZYŃSKA M., DAVIES K. L., GREGG A. 2003. Nectary structure and nectar secretion in *Maxillaria coccinea* (Jacq.) L.O. Williams ex Hodge (Orchidaceae). **Annals of Botany**, 93: 87–95.

STPICZYŃSKA M., DAVIES K. L., GREGG A. 2007. Elaiophore diversity in three contrasting members of Oncidiinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 155: 135-148.

SWANSON E. S.; CUNNINGHAM W. P.; HOLMAN R. T. 1980. Ultrastructure of glandular ovarian trichomes of *Cypripedium calceolus* and *C. reginae* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, 67: 784-789.

VAN DER CINGEL N. A. 2001. **An atlas of orchid pollination: America, Africa, Asia and Australia.** Rotterdam: A. A. Balkema.

VAN DER PIJL L., DODSON C. H. 1966. **Orchid flowers: their pollination and evolution.** Coral Gables, Florida: University of Miami Press.

VOGEL S. 1962. Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasetinen und Stanhopeen-Bliiten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. **Österreichische Botanische Zeitschrift**, 110: 308-337.

VOGEL S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. **Tropische und subtropische Pflanzenwelt**, 7: 12-67.

VOGEL S. 1990. History of the Malpighiaceae in the Light of Pollination Ecology. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, 55: 130-142.

WHITTEN W. M. 1985. **Variation in floral fragrances and pollinators in the *Gonqora quinguenervis* complex (Orchidaceae) in central Panama.** A Dissertation Presented to the Graduate School of the University of Florida.

WHITTEN W. M., WILLIAMS N. H., CHASE M. W. 2000. Subtribal and generic relationship of Maxillarieae (Orchidaceae) with emphasis on Stanhopeinae: combined molecular evidence. **American Journal of Botany**. 87: 1842-185.

WILLIAMS N. H. 1983. **Floral fragrances as cues in animal behavior.** In G. E Jones and R. J. Little eds. "Handbook of Experimental Pollination Biology". Scientific and Academic Editors, N. Y, pp. 50-71.

WILLIAMS N. H., WHITTEN W. M. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: Methods and advances in the last sesquidecade. **The Biological Bulletin**, 164: 355-395.

WITHNER, C. L., P. K. NELSON, AND P. J. WEJKS-NORA. 1974. The anatomy of orchids. In C. L. With-ner [ed.], **The orchids, Scientific Studies**, 1974 edition, John Wiley and Sons, New York, p. 267-347.

ZANENGA-GODOY, R. & COSTA, C.G. 2003. Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do Planalto Central Brasileiro. **Acta Botanica Brasilica**. 17(1): 101-118.