

Estado da publicação: O preprint não foi publicado em outro meio.

# Anatomia floral de espécies de Bromeliaceae ocorrentes na restinga de Florianópolis, Estado de Santa Catarina, Brasil

Sacha Arielle Branco, Raoni Lorizolla Cordeiro, Ana Claudia Rodrigues, Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira

<https://doi.org/10.1590/2236-8906e992023>

Submetido em: 2026-03-30

Postado em: 2026-04-14 (versão 1)


(AAAA-MM-DD)

# Anatomia floral de espécies de Bromeliaceae ocorrentes na restinga de Florianópolis, Estado de Santa Catarina, Brasil<sup>1</sup>

 Sacha Arielle Branco<sup>2</sup> (<https://orcid.org/0009-0004-6045-9451>),

 Raoni Lorizolla Cordeiro<sup>2</sup> (<https://orcid.org/0009-0002-7121-8069>),

 Ana Claudia Rodrigues<sup>2</sup> (<https://orcid.org/0000-0002-2907-1203>) e

 Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira<sup>2,3</sup> (<https://orcid.org/0000-0002-3884-9769>)

**Como citar:** Branco, J.M. *et. al.* 2026. Anatomia floral de espécies de Bromeliaceae ocorrentes na restinga de Florianópolis, Estado de Santa Catarina, Brasil. Hoehnea 53: e992023, 2026. <https://doi.org/10.1590/2236-8906e992023>.

**ABSTRACT** – (Floral anatomy of Bromeliaceae species occurring in the coastal restinga of Florianópolis, Santa Catarina State, Brazil). Bromeliaceae Juss., predominantly found in the Neotropics, exhibits trimerous and pentacyclic flowers, characterized by the presence of septal nectaries. These nectaries, along with other secretory structures, are essential for reproduction, pollinator attraction, and floral protection. This study aimed to characterize the floral anatomy and histochemistry of *Aechmea comata*, *Dyckia encholirioides*, and *Vriesea friburgensis*. Pre-anthesis flowers were collected, fixed in FAA 50 and FNT, and subjected to standard plant anatomy techniques. Histological sections were stained with Astra Blue and Safranin, while histochemical tests detected compounds such as proteins (Xylidine Ponceau), polysaccharides (PAS), and lipids (Sudan IV). The transmitting tract was identified in stigma and style, with secretions rich in proteins, mucilage, and lipids. Septal nectaries (*A. comata*) and infralocular nectaries (*D. encholirioides* and *V. friburgensis*) displayed similar secretions. Secretory canals in the sepals of *V. friburgensis* were described for the first time, containing mucilage and proteins. This study contributes to the anatomical and functional understanding of secretory structures in Bromeliaceae, emphasizing their ecological and phylogenetic significance. The findings highlight the role of secretory tissues in pollinator interactions and floral protection, paving the way for future investigations into their evolutionary relevance.

**Keywords:** infralocular nectary, mucilage channels, septal nectary, transmitting tract

**RESUMO** – (Anatomia floral de espécies de Bromeliaceae ocorrentes na restinga de Florianópolis, Estado de Santa Catarina, Brasil). A família Bromeliaceae Juss., predominante nos Neotrópicos, apresenta flores trímeras e pentacíclicas, destacando-se pela presença de nectários septais. Esses nectários, junto às demais estruturas secretoras florais, têm relevância para a reprodução, atração de polinizadores e proteção floral. Este estudo visou caracterizar a anatomia floral e a histoquímica de *Aechmea comata*, *Dyckia encholirioides* e *Vriesea friburgensis*. Flores em pré-antese foram coletadas, fixadas em FAA 50 e FNT, e submetidas a técnicas usuais de anatomia vegetal. Cortes histológicos foram corados com Astra Azul e Safranina, enquanto testes histoquímicos detectaram compostos como proteínas (Xylidine Ponceau), polissacarídeos (PAS) e lipídios (Sudan IV). O tecido transmissor foi identificado no estigma e estilete, com secreções ricas em proteínas, mucilagem e lipídios. Nectários septais (*A. comata*) e infraloculares (*D. encholirioides* e *V. friburgensis*) apresentaram secreções similares. Canais secretores nas sépalas de *V. friburgensis* cujo conteúdo é composto por mucilagem e proteínas foram descritos. O estudo contribui para o conhecimento anatômico e funcional das flores em Bromeliaceae, reforçando sua importância ecológica e filogenética. Os achados destacam o papel dos tecidos secretores na interação com polinizadores e na proteção floral, abrindo caminho para investigações futuras sobre sua relevância evolutiva.

**Palavras-chave:** canais de mucilagem, nectário infralocular, nectário septal, trato transmissor

<sup>1</sup> Parte da Dissertação de Mestrado da primeira Autora e do Trabalho de Conclusão de Curso do segundo Autor

<sup>2</sup> Universidade Federal de Santa Catarina, Departamento de Botânica, Rua Engenheiro Agrônomo Andrei Cristian Ferreira, s/n, Trindade, 88040-900 Florianópolis, SC, Brasil

<sup>3</sup> Autor para correspondência: [fernanda.m.oliveira@ufsc.br](mailto:fernanda.m.oliveira@ufsc.br)

## Introdução

Bromeliaceae Juss. é quase exclusiva das Américas, com exceção de uma única espécie do gênero *Pitcairnia* L'Hér., encontrada no continente Africano (Jaques-Félix 2000). Apresenta plantas de hábitos terrestre, rupícola e, principalmente, epífita (Benzing 2000). Possui cerca de 3.700 espécies descritas, distribuídas em 82 gêneros (Goulda & Butcher 2022) e compõe, junto com Rapataceae e Typhaceae o grupo basal da ordem das Poales (Bouchenak-Khelladi *et al.* 2014, APG IV 2016)

A família destaca-se em ecossistemas de restinga, adaptando-se a diversos ambientes, do litoral às formações arbóreas. Suas características morfológicas, como as folhas em roseta e bainhas alargadas, permitem a formação de fitotelmata (tanques). Esses reservatórios de água são cruciais para a sobrevivência durante períodos de estresse hídrico e para a formação de micro-habitats que suportam vasta biodiversidade, incluindo a germinação de sementes e o abrigo de fauna (Fialho & Furtado 1993, Scarano 2002). A relevância ecológica das bromélias, destacada por Da Rocha e colaboradores (2004), reside no seu efeito facilitador para a inclusão de novas espécies. Além dos tanques, a produção de néctar pelas suas flores é um recurso energético vital para polinizadores, ressaltando a contribuição da família para a manutenção da biodiversidade (Bernadello *et al.* 1991).

As flores de Bromeliaceae são trímeras e pentacíclicas, sendo uma das características que mais chamam a atenção a presença de nectários septais (Sajo *et al.* 2004). Estes nectários também são conhecidos como nectários ginopleurais (Remizowa *et al.* 2010). São encontrados apenas nas flores das Monocotiledôneas e foram perdidos diversas vezes ao longo da evolução deste grupo (Fahn 1952, Rao 1975, Rudall 2002, Bernadello 2007). Na ordem Poales há registro dessas estruturas apenas em Bromeliaceae e Rapateaceae (Sajo *et al.* 2004) - sustentando seu posicionamento basal nesta ordem (Linder & Rudall 2005). Nas demais linhagens de Poales esta estrutura foi perdida, e isto provavelmente tem relação com a polinização do grupo que ocorre pelo vento (Rudall 2002). Nesse sentido, a polinização por animais que são atraídos pelo néctar produzido pelas flores, provavelmente é uma condição pleisiomórfica em Poales (Givnish *et al.* 2010).

Além da presença de nectários septais, as flores de Bromeliaceae possuem outras estruturas secretoras, envolvidas com o direcionamento do tubo polínico até a micrópila dos óvulos: o tecido transmissor e o obturador (Sajo *et al.* 2004, Nogueira *et al.* 2015, Oliveira *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2020). Em Bromeliaceae, o

tecido transmissor é formado pela epiderme interna do estilete, que delimita o canal estilar (Oliveira *et al.* 2020). O estilete, neste caso é classificado como “oco”. Este tecido é responsável por estimular o crescimento e promover o direcionamento do tubo polínico através de sua secreção em direção ao ovário (Endress 1994, McCormick & Yang 2005). Sabe-se muito pouco sobre a composição de sua secreção, apenas que ela estimula o crescimento do tubo polínico. Nas flores de Bromeliaceae, a ocorrência deste tecido foi descrita por Oliveira e colaboradores (2020), no entanto não existem informações sobre a composição de sua secreção.

O tecido obturador, localizado no ovário, completa o direcionamento do tubo polínico a micrópila do óvulo. Este tecido, que pode ter origem funicular e/ou placentária (Tilton & Horner Jr. 1989), em Bromeliaceae é caracterizado por ser papiloso com células secretoras, sendo que muitas vezes é possível observar a secreção nos lóculos dos ovários (Oliveira *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2020). Em relação a sua secreção, ainda poucos estudos mostram a caracterização histoquímica, indicando a presença de polissacarídeos, proteínas e lipídeos (Hudák, *et al.* 1993, Singh & Walles, Herrero 2000, 1992, Oliveira *et al.* 2016).

Recentemente, as flores de Bromeliaceae, especificamente da subfamília Tillandsioideae, tiveram adição de novas estruturas secretoras descritas, como ductos secretores e tecidos secretores de mucilagem (Silva *et al.* 2024, Pereira *et al.* 2025). Estas estruturas podem ocorrer nas brácteas, bem como no receptáculo e nas sépalas. Especula-se que tal secreção possa ter papel de proteção contra dessecação, patógenos e insetos, sendo bastante similar com as funções atribuídas aos coléteres. Também é sugerido que a secreção possa atuar como uma reserva de polissacarídeos para a flor em desenvolvimento. Além dos canais, os próprios tricomas peltados podem secretar mucilagem nas brácteas de espécies da subfamília Tillandsioideae (Ballego-Campos *et al.* 2023). Os autores também comentam que os possíveis papéis desta secreção se assemelham aos coléteres.

Tendo em vista o histórico apresentado, este trabalho tem como objetivo caracterizar a anatomia floral de *Aechmea comata* (Gaudich) Baker, *Dyckia encholirioides* (Gaudich) Mez. e *Vriesea friburgensis* Mez, espécies presentes na restinga de Florianópolis-SC.

## Material e métodos

As espécies estudadas (figura 1) ocorrem em vestígios de Mata Atlântica e os locais onde as

coletas foram realizadas estão representados na Tabela 1. Parte do material coletado foi herborizado e depositado no Herbário FLOR da Universidade Federal de Santa Catarina.

Para a análise anatômica e histoquímica, as amostras de flores em pré-antese foram fixadas em FAA 50 (Formaldeído, ácido acético e etanol 50) para a fixação de compostos hidrofílicos (Johansen 1940) e em FNT (Formalina Neutra Tamponada) para a fixação de compostos lipofílicos (Lillie 1965). Foram selecionadas três flores de três indivíduos em cada

fixador como amostragem. O material foi submetido a vácuo moderado, desidratado em série crescente etanólica/butanólica e posteriormente incluído em parafina (Ruzin 1999). Os cortes seriados transversais foram realizados com um micrótomo rotativo Leica com espessuras entre 10 e 12  $\mu\text{m}$ . As secções foram dispostas em lâminas de vidro, desparafinadas com acetato de butila e coradas utilizando Azul de Astra 1% aquoso e Safranina 1% em etanol 50 (Bukatsch 1972). As lâminas foram montadas com Bálsamo do Canadá.



Figura 1: Hábito das espécies estudadas, a: *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez, rupícola em costão rochoso. b: *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker, terrícola em substrato arenoso. c: *Vriesea friburgensis* Mez, terrícola em substrato arenoso. Inset: detalhe da inflorescência com mucilagem indicada por seta.

Figure 1: Habit of the studied species, a: *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez, rupicolous on a rocky outcrop. b: *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker, terricolous in sandy substrate. c: *Vriesea friburgensis* Mez, terricolous in sandy substrate. Inset: detail of the inflorescence with mucilage indicated by the arrow.

Tabela 1: Locais de ocorrência, habitat e número de voucher das espécies analisadas.

Table 1: Occurrence sites, habitat, and voucher number of the analyzed species.

Espécie	Ocorrência	Coordenadas	Habitat	Voucher
<i>Aechmea comata</i> (Gaudich.) Baker	Restinga da praia do Matadeiro, Florianópolis-SC (Brasil)	27°45'08"S, 48°30'00"W	Floresta ombrófila	FLOR 69309
<i>Dyckia encholirioides</i> (Gaudich.) Mez	Trilha do Gravatá, Florianópolis-SC (Brasil)	27° 6'29"S, 48°26'16"W	Costão rochoso	FLOR 69310
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	Restinga da Praia do Campeche, Florianópolis-SC (Brasil)	27°41'43.4"S, 48°27'57.8"W	Restinga arbustiva	FLOR 69311

Para os testes histoquímicos, os mesmos procedimentos de obtenção se secções foram realizados, as secções foram desparafinadas e então as reações histoquímicas foram conduzidas. Os reagentes utilizados foram os seguintes: vermelho de rutênio (Gregory & Baas 1989), Ácido tânico x

Cloreto Férrico (Pizzolato Lillie 1973) para a detecção de pectinas; Xylidine Ponceau para detecção de proteínas (Vidal 1970); Reação de PAS (MCMANUS, 1948) para detecção de polissacarídeos; Sudan IV (Pearse 1985) para detecção de lipídios totais; Lugol para detecção de amido (Johansen 1940) e Cloreto

Férrico (Johansen 1940) para a detecção de compostos fenólicos. Para todos os testes o devido controle foi aplicado para a comparação. O registo fotográfico foi realizado através do microscópio Leica DM 2500 com câmera acoplada com o software Leica Application Suit (LAS). Para a detecção de glicose presente na secreção dos nectários, os botões florais foram coletados, sendo as estruturas secretoras expostas e sua secreção foi então submetida ao teste de glicofita (fita para urinálise MedLevensohn).

## Resultados

A estrutura anatômica das espécies estudadas foi representada nas figuras 2-4.

**Verticilos estéreis-** As flores são trímeras sendo as sépalas e pétalas das espécies estudadas constituídas de epiderme, mesofilo e feixes vasculares (figuras 2a, 3a e 4a). A epiderme é unisseriada em ambas as faces (figura 2b-c, e-g; figura 3b-c; e-f; figura 4b-d, f-g), sendo que as paredes de suas células se apresentaram espessadas na face abaxial das sépalas de *A. comata* (figura 3b). Estômatos foram observados na face abaxial da epiderme das sépalas nas espécies estudadas. Tricomas peltados foram observados em ambas as faces epidérmicas das sépalas das espécies estudadas (figura 2b; figura 3b). Subjacente à epiderme abaxial das sépalas, 1-2 camadas de hipoderme com células espessadas e lignificadas estão presentes em *A. comata* (figura 3b). O mesofilo das sépalas e pétalas é homogêneo (figura 2i, figura 3h-i, figura 4i), preenchido por parênquima fundamental e abundantes idioblastos portando ráfides (figura 2d, h; figura 3d,g; figura 4e,h). No mesofilo, feixes vasculares colaterais de maior e menor calibres se intercalam (figura 2i, figura 3h-i, figura 4i). Nas sépalas de *Vriesea friburgensis* é possível observar ductos longitudinais repletos de secreção, sem epitélio definido, intercalando com os feixes vasculares de maior e menor calibres (figura 4a, i).

**Verticilos férteis- Androceu** - O androceu é composto de dois ciclos com três estames cada (figura 2a e 3a). Os filetes são levemente achatados (figura 2j; figura 3j; figura 4j). As células epidérmicas do filete apresentaram paredes primárias delgadas (figura 2j; figura 3j; figura 4j). O mesofilo é homogêneo e a vascularização pode ser composta por um feixe vascular em *Aechmea comata* e dois feixes vasculares em *Vriesea friburgensis* e *Dyckia encholirioides* (figura 2j; figura 3j; figura 4j). As anteras são bitecas e tetraesporangiadas (figura 2k; figura 3k; figura 4k). Na pré-antese, fase analisada neste trabalho, as anteras são constituídas de epiderme

unisseriada papilosa e um endotécio constituído de duas a três camadas de células com espessamento de parede anelar, sendo que idioblastos portando ráfides podem estar presentes (figura 2k; figura 3k-m; figura 4k-l). O lóculo das anteras é preenchido pelos grãos de pólen. A camada média não foi identificada neste estágio de desenvolvimento (figura 2k; figura 3k-m; figura 4k-l). **Verticilos férteis- Gineceu** - O gineceu das espécies estudadas é tricarpelar, trilocular e sincárpico (figura 2l; figura 3o, figura 4a, o). Em *Dyckia encholirioides* o ovário é súpero (figura 2l-p), em *Aechmea comata*, ínfero (figura 3n-o) e em *Vriesea friburgensis*, semi-ínfero (figura 4a, m, o).

**Dyckia encholirioides** - O ovário de *D. encholirioides* possui epiderme externa unisseriada, com células de paredes primárias e delgadas (figura 2l-m). O mesofilo é parenquimático (figura 2l), sendo comum a ocorrência de idioblastos com ráfides (figura 2o). A vascularização de cada folha carpelar é dada por três feixes vasculares colaterais (figura 2l), sendo dois feixes centrais e um dorsal. A placentação é parietal nas margens da placenta (figura 2l). Próximo à micrópila dos óvulos, ocorre o tecido obturador, cujas células possuem paredes delgadas, núcleo evidente e citoplasma densamente corados, indicando sua natureza secretora (figura 2l,n). Os óvulos são bitegmentados, com micrópila nítida e com presença de apêndice calazal (figura 2l). Abaixo da placentação, entre e região do receptáculo e região inferior do ovário, há a presença de tecido nectarífero (figura 1p) cujas células são densamente coradas (figura 2q). Este tecido forma labirintos e se encontra abaixo dos lóculos dos ovários, constituindo os nectários infraloculares (figura 2q). O nectário infralocular possui epiderme unisseriada secretora, com células alongadas e parede delgada primária (figura 2q). O estilete é do tipo oco, trilobado e unilocular (figura 2r). Ambas as faces epidérmicas são unisseriadas, sendo que a epiderme interna possui células de paredes delgadas, núcleo evidente e citoplasma densamente corado, indicando natureza secretora e constituindo assim o tecido transmissor (figura 2r). O mesofilo do estilete é parenquimático e uniforme, ocorrendo idioblastos com ráfides (figura 2r). A vascularização é dada por três feixes vasculares colaterais, dois ventrais e um dorsal (figura 2r). O estigma é do tipo espiral conduplicado (figura 2s). A face adaxial da epiderme constitui a porção apical do tecido transmissor, cujas células possuem citoplasma densamente corado (figura 2s). O mesofilo é homogêneo, com abundância de idioblastos com ráfides (figura 2s). A vascularização é dada por um feixe vascular colateral, dorsal (figura 2s).

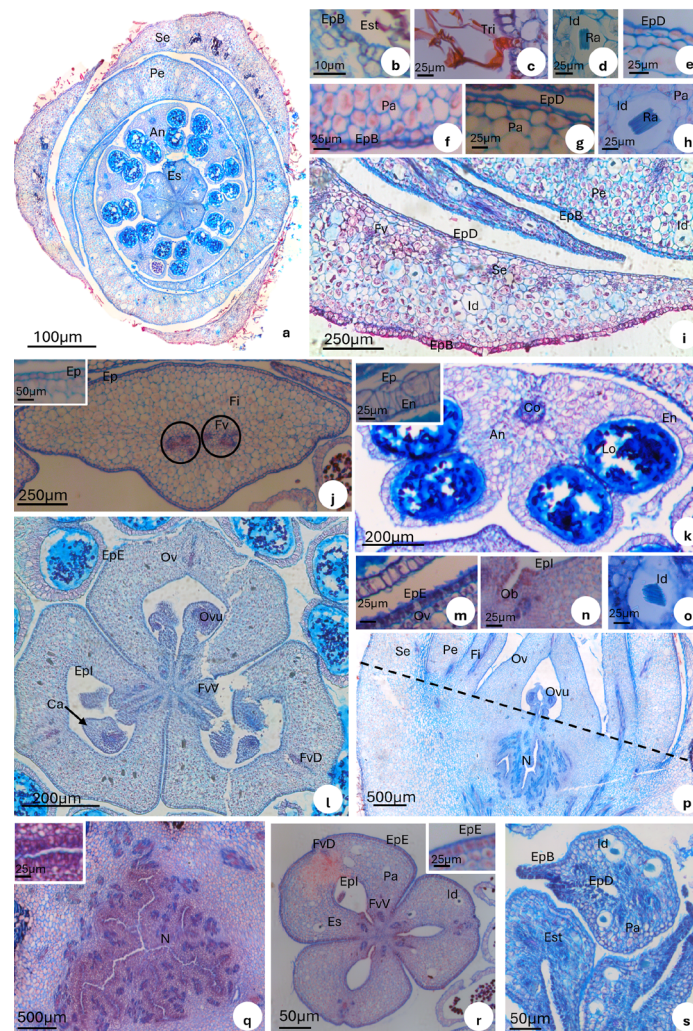


Figura 2: Secções transversais (a-o, q-s) e longitudinal (p) dos botões florais em pré-antese de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez. a: Visão geral do botão floral em sua porção mediana. b-c: Detalhe da epiderme abaxial da sépala evidenciando a presença de estômato (b) e tricoma peltado (c). d: Idioblastos contendo ráfides presentes no mesofilo das sépalas. e: Detalhe da epiderme adaxial da sépala. f: Detalhe da epiderme abaxial das pétalas. g: Detalhe da epiderme adaxial das pétalas. h: Detalhe de idioblastos portando ráfides no mesofilo das pétalas. i: Visão geral das sépalas e das pétalas. j: Visão geral do filete. O inset apresenta a epiderme do filete. k: Visão geral da antera. O inset apresenta em detalhe a epiderme e o endotécio da antera. l: Visão geral do ovário. m: Detalhe da epiderme externa do ovário. n: Detalhe do tecido obturador e da epiderme interna do ovário. o: Detalhe de idioblasto portando ráfides presentes no mesofilo ovariano. p: Ovário súpero, evidenciado pela sua posição em relação aos demais verticilos, acima da linha tracejada. Notar a presença do tecido nectarífero abaixo dos lóculos ovarianos. q: Detalhe do nectário. Inset destaca a epiderme secretora do nectário. R: Estilete. Inset destaca a epiderme externa. S: Detalhe do estigma espiral conduplicado. An: Antera. Ca: Apêndice calazal. Co: Conectivo. En: Endotécio. Ep: Epiderme. EpB: Epiderme Abaxial. EpD: Epiderme Adaxial. EpE: Epiderme Externa. EpI: Epiderme Interna. Es: Estilete. Est: Estigma. Fi: Filete. Fv: Feixe Vascular. FvD: Feixe Vascular Dorsal. FvV: Feixe Vascular Ventral. Id: Idioblasto. Lo: Lóculo. N: Nectário. Ob: Obturador. Ov: Ovário. Ovu: Óvulo. Pa: Parênquima. Pe: Pétala. Ra: Ráfides. Se: Sépala. Tri: Tricoma.

Figure 2: Cross-sections (a-o, q-s) and longitudinal section (p) of the floral buds in pre-anthesis of *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez. a: General view of the floral bud in its median portion. b-c: Detail of the abaxial epidermis of the sepal showing the presence of a stoma (b) and peltate trichome (c). d: Idioblasts containing raphides present in the sepal mesophyll. e: Detail of the adaxial epidermis of the sepal. f: Detail of the abaxial epidermis of the petals. g: Detail of the adaxial epidermis of the petals. h: Detail of idioblasts bearing raphides in the petal mesophyll. i: General view of the sepals and petals. j: General view of the filament. The inset shows the filament epidermis. k: General view of the anther. The inset shows in detail the epidermis and endothecium of the anther. l: General view of the ovary. m: Detail of the outer epidermis of the ovary. n: Detail of the obturator tissue and the inner epidermis of the ovary. o: Detail of an idioblast bearing raphides present in the ovarian mesophyll. p: Superior ovary, evidenced by its position in relation to the other whorls, above the dashed line. Note the presence of nectariferous tissue below the ovarian locules. q: Detail of the nectary. Inset highlights the secretory epidermis of the nectary. R: Style. Inset highlights the outer epidermis. S: Detail of the conduplicate spiral stigma. An: Anther. Ca: Chalazal appendage. Co: Conectivo. En: Endothecium. Ep: Epidermis. EpB: Abaxial Epidermis. EpD: Adaxial Epidermis. EpE: Outer Epidermis. EpI: Inner Epidermis. Es: Style. Est: Stigma. Fi: Filament. Fv: Vascular Bundle. FvD: Dorsal Vascular Bundle. FvV: Ventral Vascular Bundle. Id: Idioblast. Lo: Locule. N: Nectary. Ob: Obturator. Ov: Ovary. Ovu: Ovule. Pa: Parenchyma. Pe: Petal. Ra: Raphides. Se: Sepal. Tri: Trichome.

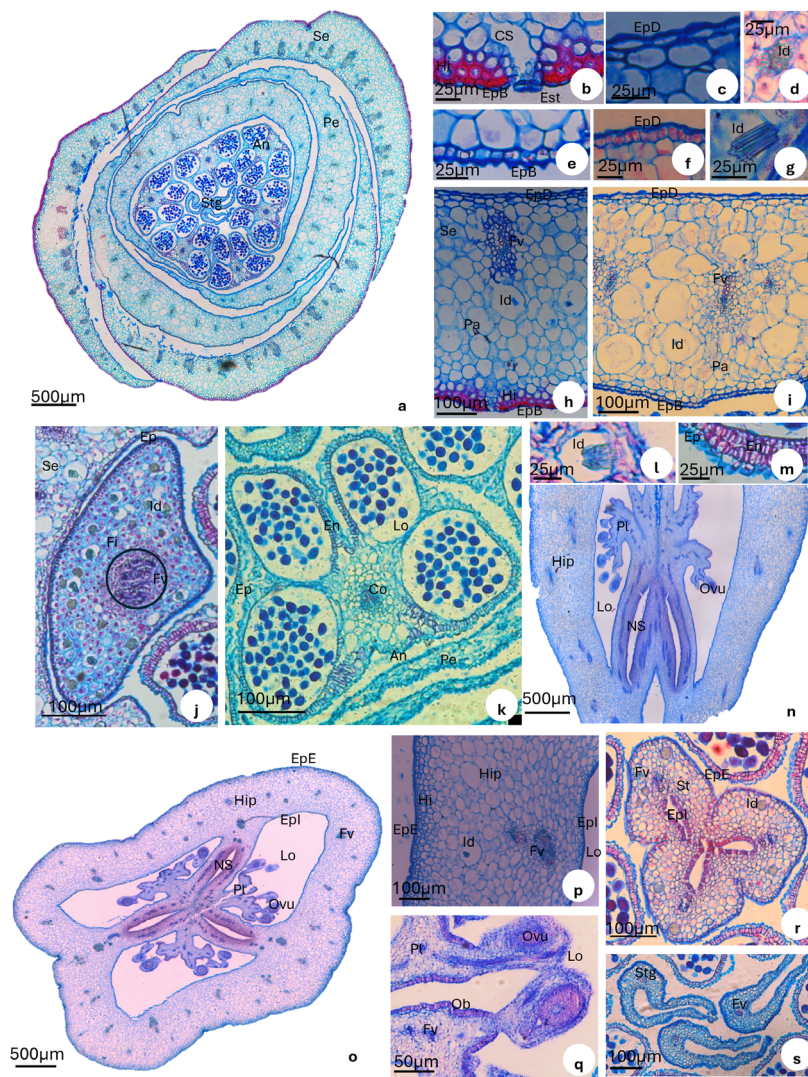


Figura 3: Secções transversais (a-m, o-s) e longitudinal (n) dos botões florais em pré-antese de *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker. a: Visão geral do botão floral em porção mediana-apical. b: Detalhe da epiderme abaxial da sépala evidenciando a presença de estômato. c: Detalhe da epiderme adaxial da sépala. d: Detalhe de um idioblasto portando ráfides no mesofilo da sépala. e: Detalhe da epiderme abaxial da pétala. f: Detalhe da epiderme adaxial da pétala. g: Detalhe de um idioblasto portando ráfides no mesofilo da pétala. h: Visão geral da sépala. i: Visão geral da pétala. j: Visão geral do filete. k: Visão geral da antera. l: Detalhe de um idioblasto portando ráfides na antera. m: Detalhe da epiderme da antera e do endotécio. n-o: Detalhe do hipanto. Notar a presença de tecido nectarífero na porção septal. p: Detalhe da parede do hipanto. q: Detalhe da placenta e dos óvulos. Notar a presença de tecido obturador nas margens da placenta. r: Detalhe do estilete. Notar células da epiderme interna com núcleo volumoso, constituindo o trato transmissor. s: Detalhe do estigma do tipo espiral conduplicado. An: Antera. Co: Conectivo. CS: Câmara Subestomática. En: Endotécio. EpB: Epiderme Abaxial. EpD: Epiderme Adaxial. EpE: Epiderme Externa. EpI: Epiderme Interna. Est: Estômato. Fi: Filete. FV: Feixe Vascular. Hi: Hipoderme. Hip: Hipanto. Id: Idioblasto. Lo: Lóculo. NS: Nectário septal. Ob: Obturador. Ovu: Óvulo. Pa: Parênquima. Pe: Pétala. Pl: Placenta. Se: Sépala. St: Estilete. Stg: Estigma.

Figure 3: Cross-sections (a-m, o-s) and longitudinal section (n) of the floral buds in pre-anthesis of *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker. a: General view of the floral bud in the median-apical portion. b: Detail of the abaxial epidermis of the sepal showing the presence of a stoma. c: Detail of the adaxial epidermis of the sepal. d: Detail of an idioblast bearing raphides in the sepal mesophyll. e: Detail of the abaxial epidermis of the petal. f: Detail of the adaxial epidermis of the petal. g: Detail of an idioblast bearing raphides in the petal mesophyll. h: General view of the sepal. i: General view of the petal. j: General view of the filament. k: General view of the anther. l: Detail of an idioblast bearing raphides in the anther. m: Detail of the anther epidermis and endothecium. n-o: Detail of the hypanthium. Note the presence of nectariferous tissue in the septal portion. p: Detail of the hypanthium wall. q: Detail of the placenta and ovules. Note the presence of obturator tissue on the placental margins. r: Detail of the style. Note the inner epidermis cells with voluminous nuclei, constituting the transmitting tract. s: Detail of the conduplicate spiral type stigma. An: Anther. Co: Connective. CS: Substomatal Chamber. En: Endothecium. EpB: Abaxial Epidermis. EpD: Adaxial Epidermis. EpE: Outer Epidermis. EpI: Inner Epidermis. Est: Stoma. Fi: Filament. FV: Vascular Bundle. Hi: Hypoderme. Hip: Hypanthium. Id: Idioblast. Lo: Locule. NS: Septal Nectary. Ob: Obturator. Ovu: Ovule. Pa: Parenchyma. Pe: Petal. Pl: Placenta. Se: Sepal. St: Style. Stg: Stigma.

*Aechmea comata*- A epiderme externa do hipanto é unisseriada, formada por células conspicuamente menores que as do mesofilo, de paredes primárias espessadas (figura 3o-p). O mesofilo do hipanto é composto por parênquima fundamental, onde as camadas mais próximas à epiderme externa, são menores e de paredes espessadas (figura 3o-p). As células parenquimáticas das camadas mais internas são maiores, de paredes primárias delgadas e dispostas de maneira mais frouxa (figura 3o-p). Idioblastos portadores de ráfides estão presentes (figura 3p). A vascularização do hipanto é dada por vários feixes colaterais (figura 3p). A epiderme interna é unisseriada, suas células são menores que as células do mesofilo (figura 3p). A placentação é axilar (figura 3o,q). Próximo à micrópila dos óvulos ocorre o tecido obturador, cujas células possuem paredes delgadas, núcleo evidente e citoplasma densamente corados, indicando natureza secretora (figura 3q). Os óvulos são bitegmentados, e não possuem apêndice calazal (figura 3q). Junto à placentação ocorre o tecido nectarífero cujas células possuem citoplasma densamente coradas e núcleo evidente (figura 3o). Este tecido forma lacunas e seus septos se encontram paralelos aos lóculos do ovário, sendo denominado como nectário septal (figura 3n-o). O nectário septal possui epiderme unisseriada secretora, cujas células são levemente alongadas no sentido periclinal, e suas paredes são delgadas. A porção mediana do gineceu é composto pelo estilete do tipo oco, trilobado e unilocular (figura 3r). A epiderme externa é unisseriada, cujas células possuem paredes delgadas e são recobertas por cutícula (figura 3r). A epiderme interna possui células de paredes delgadas, núcleo evidente e citoplasma densamente corado, indicando natureza secretora e constituindo assim o tecido transmissor (figura 3r). O mesofilo é parenquimático e uniforme, ocorrendo idioblastos com ráfides. A vascularização é dada por um feixe vascular colateral. O estigma é do tipo espiral conduplicado (figura 3s). As células epidérmicas abaxiais são papilosas e possuem cutícula ornamentadas. A face adaxial possui tecido transmissor evidente cujas células possuem citoplasma densamente corado. O mesofilo é homogêneo, composto por parênquima de preenchimento. A vascularização é dada por um feixe vascular colateral.

*Vriesea friburgensis*- A epiderme exterior do hipanto (porção adnata) e do ovário (porção livre) é unisseriada, cujas células possuem paredes primárias delgadas e são menores que as células parenquimáticas do mesofilo (figura 4p). A epiderme interna é unisseriada, e suas células são alongadas

anticlinalmente com núcleos densamente corados, com paredes celulares delgadas (figura 4p). O mesofilo do hipanto e da porção livre do ovário é composto por parênquima de preenchimento onde ocorrem alguns idioblastos com ráfides (figura 4p). A vascularização é realizada por feixes vasculares colaterais, a maioria localizada próximo a cicatriz que une as folhas carpelares, e um feixe vascular dorsal (figura 4p). A placentação é parietal (figura 4p). Próximo à micrópila dos óvulos ocorre o tecido obturador, cujas células possuem paredes delgadas, núcleo evidente com citoplasma densamente corado (figura 4p). Os óvulos são bitegmentados, e possuem apêndice calazal (figura 4m,p). Na porção abaixo à placentação ocorre o tecido nectarífero cujas células possuem citoplasma densamente coradas e núcleo evidente, sendo denominado nectário infralocular (figura 4m,n). A porção mediana do gineceu é composto pelo estilete do tipo oco, trilobado e unilocular (figura 4q). A epiderme interna é unisseriada, cujas células possuem paredes delgadas, núcleo evidente e citoplasma densamente corados, indicando natureza secretora, constituindo assim o tecido transmissor (figura 4q). O mesofilo parenquimático é homogêneo, ocorrendo idioblastos com ráfides (figura 4q). A vascularização ocorre através de um feixe ventral carpelar por folha carpelar. A epiderme externa é unisseriada, suas células são menores que as células parenquimáticas do mesofilo, além de possuírem um núcleo evidente e citoplasma densamente corado, sendo recobertas por cutícula (figura 4q-s).

*Histoquímica*- Os resultados dos testes histoquímicos das estruturas secretoras observadas estão sumarizados na Tabela 2 e na Figura 5. A secreção dos canais secretores longitudinais presentes nas sépalas de *Vriesea friburgensis* apresentaram resultados positivos para proteínas (figura 5a), para polissacarídeos (figura 5b) e para mucilagens ácidas (figura 5c). Os nectários septais e infraloculares apresentaram resultados histoquímicos semelhantes nas três espécies analisadas. Os testes indicaram presença de proteínas (figura 5d-e), polissacarídeos (figura 5f-g) e mucilagens ácidas (figura 4h), além de lipídeos nos nectários (figura 5I). Além disso, os nectários mostraram secreção com presença de glicose, evidenciado pelo teste de glicofita (figura 6). Em relação aos tecidos que compõem o trato transmissor, ou seja, o tecido obturador e a porção estigmática e estilar do tecido transmissor, das três espécies estudadas apresentaram histoquímica similar. O trato transmissor revelou ter secreção composta por proteínas (figura 5j), lipídeos (figura 5k), polissacarídeos (figura 5l) e mucilagens ácidas (figura 5m).

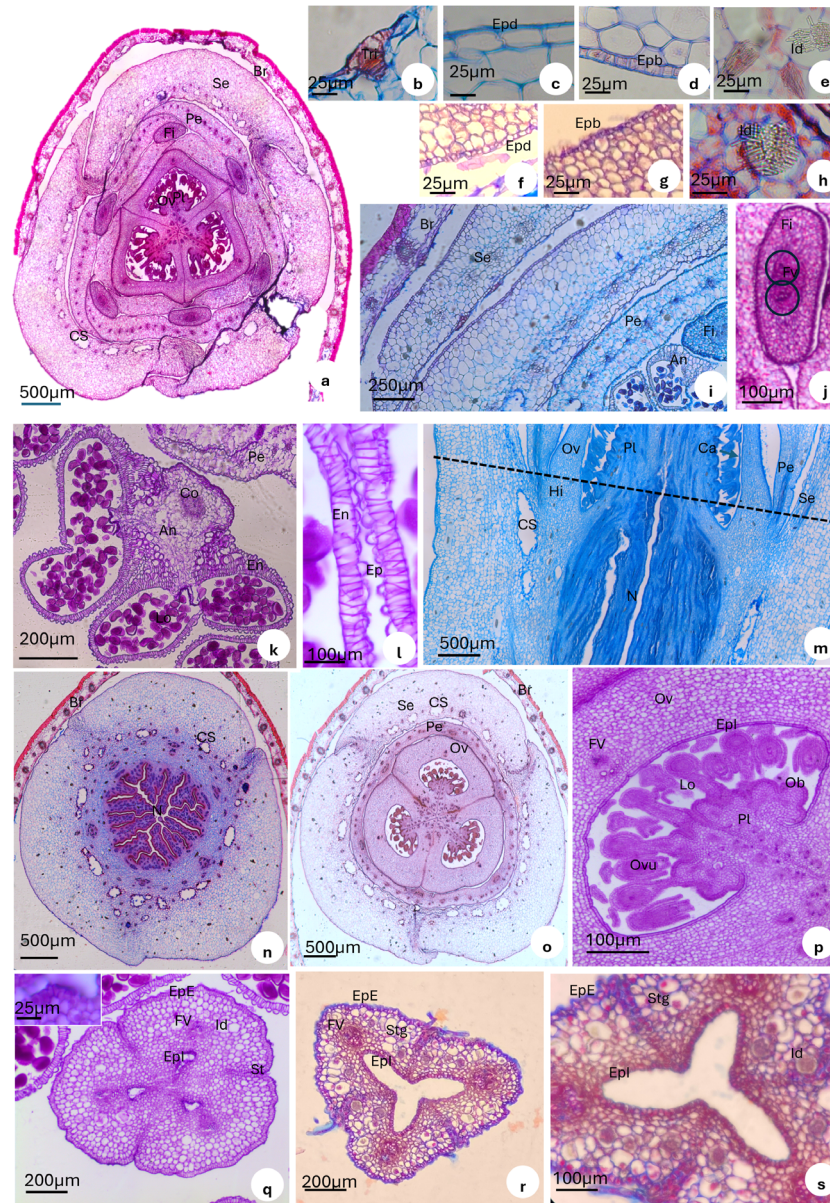


Figura 4: Secções transversais (a-l, n-s) e longitudinal (m) dos botões florais em pré-antese de *Vriesea friburgensis* Mez. a: Visão geral do botão floral. b-c: Detalhe da epiderme adaxial da sépala. d: Detalhe da epiderme abaxial da sépala. e: Detalhe de idioblasto portando ráfides a sépala. f: Detalhe da epiderme adaxial das pétalas. g: Detalhe da epiderme abaxial das pétalas. h: Detalhe de idioblasto portando ráfides nas pétalas. i: Visão geral das sépalas e pétalas. j: Visão geral dos filetes. k: Visão geral da antera. l: Detalhe da parede da antera, evidenciando epiderme e endotécio. m: Detalhe do ovário semi-íntero e do nectário infralocular. n: Visão geral do nectário. o: Visão geral do ovário. p: Detalhe da parede do ovário. q: Visão geral do estilete. Inset: detalhe da epiderme interna do estilete. R-S: Estigma. An: Antera. Co: Conectivo. CS: Câmara Subestomática. En: Endotécio. EpB: Epiderme Abaxial. EpD: Epiderme Adaxial. EpE: Epiderme Externa. Epl: Epiderme Interna. Est: Estômato. Fi: Filete. FV: Feixe Vascular. Hi: Hipantio. Id: Idioblasto. Lo: Lóculo. N: Nectário. Ob: Obturador. Ovu: Óvulo. Pe: Pétala. Pl: Placenta. Se: Sépala. St: Estilete. Stg: Estigma.

Figure 4: Cross-sections (a-l, n-s) and longitudinal section (m) of the floral buds in pre-anthesis of *Vriesea friburgensis* Mez. a: General view of the floral bud. b-c: Detail of the adaxial epidermis of the sepal. d: Detail of the abaxial epidermis of the sepal. e: Detail of an idioblast bearing raphides in the sepal. f: Detail of the adaxial epidermis of the petals. g: Detail of the abaxial epidermis of the petals. h: Detail of an idioblast bearing raphides in the petals. i: General view of the sepals and petals. j: General view of the filaments. k: General view of the anther. l: Detail of the anther wall, showing epidermis and endothecium. m: Detail of the semi-inferior ovary and the infralocular nectary. n: General view of the nectary. o: General view of the ovary. p: Detail of the ovary wall. q: General view of the style. Inset: detail of the inner epidermis of the style. R-S: Stigma. An: Anther. Co: Connective. CS: Substomatal Chamber. En: Endothecium. EpB: Abaxial Epidermis. EpD: Adaxial Epidermis. EpE: Outer Epidermis. Epl: Inner Epidermis. Est: Stoma. Fi: Filament. FV: Vascular Bundle. Hi: Hypanthium. Id: Idioblast. Lo: Locule. N: Nectary. Ob: Obturator. Ovu: Ovule. Pe: Petal. Pl: Placenta. Se: Sepal. St: Style. Stg: Stigma.

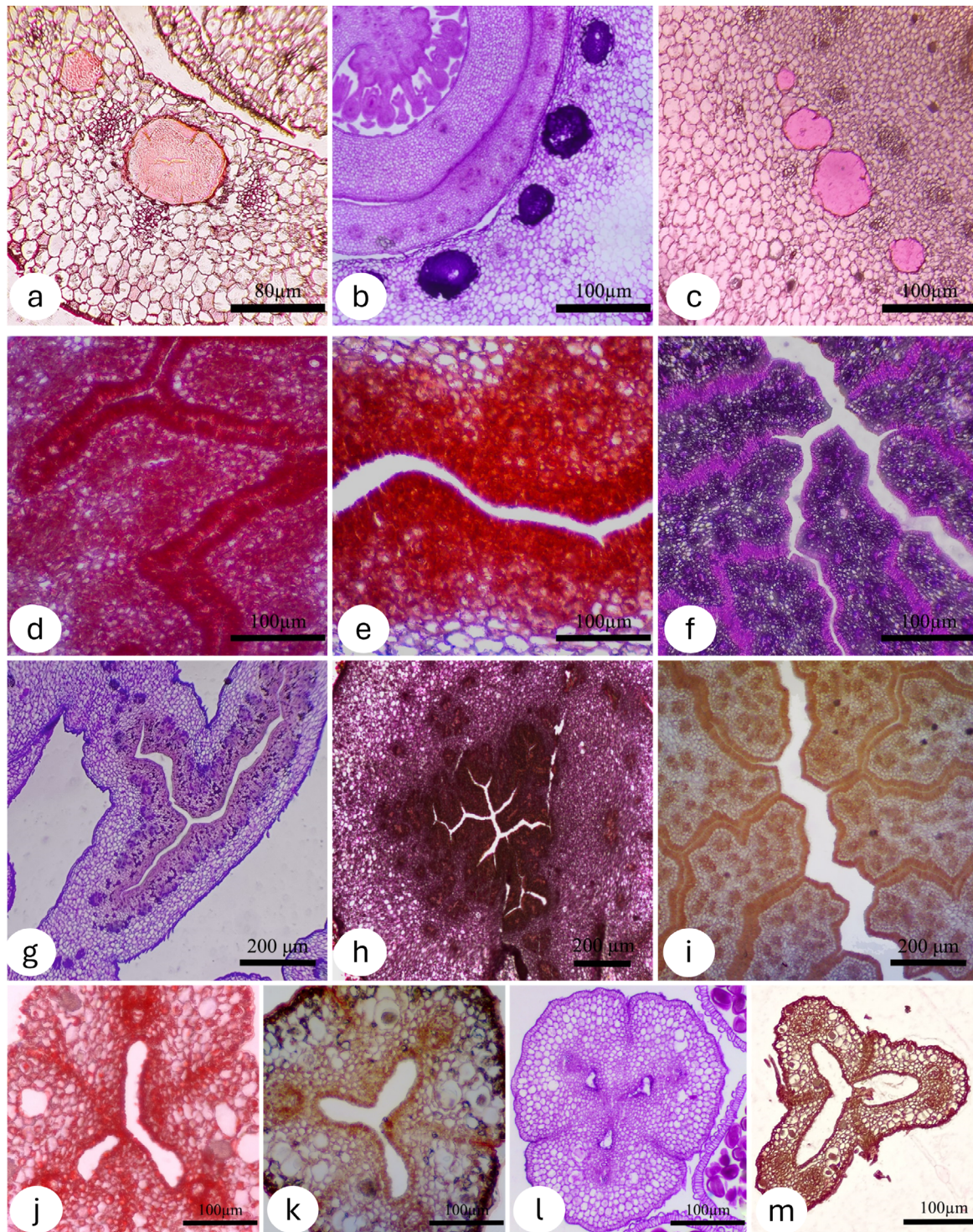


Figura 5: Testes histoquímicos em secções transversais dos botões florais em pré-antese de *Vriesea friburgensis* Mez (a-d, f, i-m), *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker (e, g) e *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez (h). Ductos secretores nas sépalas (a-c), nectários (d-i), e tecido transmissor no estilete (j-l) e estigma (m). Xylidíne ponceau evidenciando proteínas (a, d-e, j). Reação de PAS evidenciando polissacarídeos (b, f-g, k). Vermelho de rutênio evidenciando mucilagens ácidas (c, h, m). Sudan IV evidenciando lipídeos (i).

Figure 5: Histochemical tests in cross-sections of floral buds in pre-anthesis of *Vriesea friburgensis* Mez (a-d, f, i-m), *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker (e, g), and *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez (h). Secretory ducts in sepals (a-c), nectaries (d-i), and transmitting tissue in the style (j-l) and stigma (m). Xylidine ponceau highlighting proteins (a, d-e, j). PAS reaction highlighting polysaccharides (b, f-g, k). Ruthenium red highlighting acidic mucilage (c, h, m). Sudan IV highlighting lipids (i).

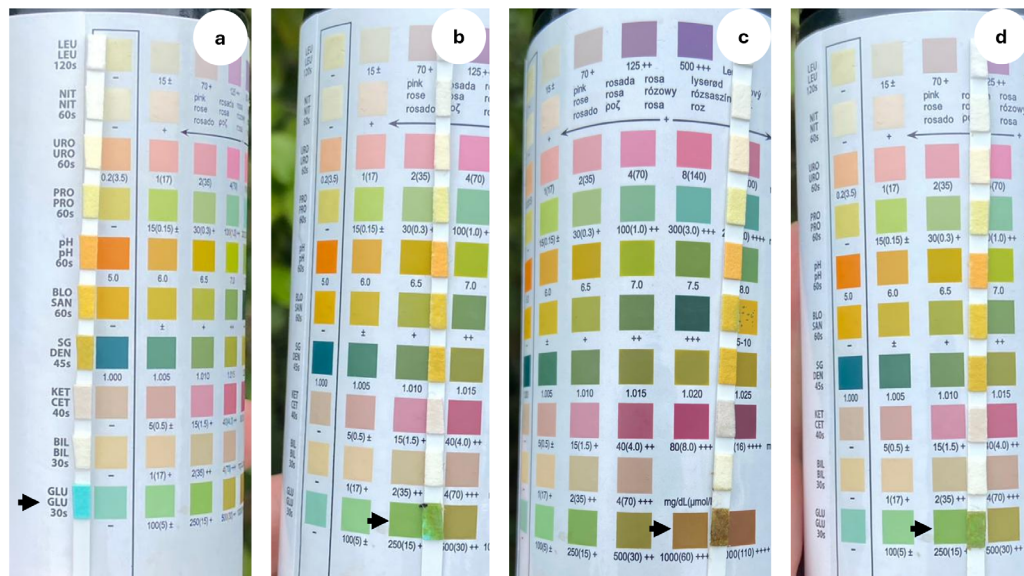


Figura 6: Testes de glicofita realizados nos nectários das espécies estudadas. a: Controle, indicando a posição do teste específico de glicose na glicofita. b: Teste realizado no nectário de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez. c: Teste realizado no nectário de *Vriesea friburgensis* Mez. d: Teste realizado no nectário de *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker. As setas indicam a porção da fita com a concentração de glicose. Figure 6: Glucose test strip tests performed on the nectaries of the studied species. a: Control, indicating the position of the specific glucose test on the test strip. b: Test performed on the nectary of *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez. c: Test performed on the nectary of *Vriesea friburgensis* Mez. d: Test performed on the nectary of *Aechmea comata* (Gaudich.) Baker. The arrows indicate the portion of the strip with the glucose concentration.

Tabela 2: Testes histoquímicos realizados nas flores das espécies de Bromeliaceae estudadas. (-) representa reação negativa ao teste aplicado. (+) representa reação positiva ao teste aplicado. Table 2: Histochemical tests performed on the flowers of the studied Bromeliaceae species. (-) represents a negative reaction to the applied test. (+) represents a positive reaction to the applied test.

Espécie	Tecidos/Testes histoquímicos	FeCl <sub>3</sub>	Xylidine Ponceau	PAS	Sudan IV	Verm. Rutênio	Lugol
<i>Aechmea comata</i> (Gaudich.) Baker	Transmissor	-	+	+	+	+	-
	Obturador	-	+	+	+	+	-
	Nectário	-	+	+	+	+	-
<i>Dyckia encholirioides</i> (Gaudich.) Mez	Transmissor	-	+	+	+	+	-
	Obturador	-	+	+	+	+	-
	Nectário	-	+	+	+	+	-
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	Transmissor	-	+	+	+	+	-
	Obturador	-	+	+	+	+	-
	Nectário	-	+	+	+	+	-
	Ducto mucilagem	-	+	+	-	+	-

## Discussão

### Características gerais

Em todas as flores das espécies analisadas foram encontrados idioblastos portando ráfides. Vários autores relataram, em Bromeliaceae, a presença de idioblastos contendo ráfides nos diferentes órgãos vegetativos (Tomlinson 1969, Prychid & Rudall 1999, Zanenga-Godoy & Costa 2003, Segecin &

Scatena 2004, Silva & Scatena 2011, Krahl *et al.* 2013) e florais (Sajo *et al.* 2004, Mickeliunas 2007, Oliveira *et al.* 2016, Santa Rosa *et al.* 2020, Oliveira *et al.* 2020). A ocorrência de idioblastos portando ráfides já foi relacionada a necessidade da planta de regular a quantidade de ácido oxálico em suas células (Sunell Healey 1979), além de possivelmente atuar na proteção contra herbivoria por insetos (Krauss 1949), e serem capazes de realizar balanço iônico e osmorregulação (Brighina *et al.* 1984, Bonates 1993).

Barabé e colaboradores (2004) descreveram a presença de cristais de oxalato de cálcio extracelulares em inflorescências de Araceae. Eles relacionaram essa característica a atração de polinizadores, já que esses cristais fornecem uma capacidade refletiva nas inflorescências. Posteriormente Oliveira e colaboradores (2020), sugeriram que em Bromeliaceae, a ocorrência de idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio nos verticilos florais, está relacionada à presença de polinizadores, devido à sua função de fornecer brilho e atrair esses agentes polinizadores. Sajo e Proença (2008) consideram a ocorrência de ráfides de oxalato de cálcio um caráter plesiomórfico para Poales, por isso não recomendam que a presença de idioblastos associados a ráfides de oxalato de cálcio, sejam considerados caráter para identificação taxonômica em Bromeliaceae, já que é de ocorrência muito comum.

Nas três espécies estudadas, o formato do filete não variou, todas possuem filete achatado. Entretanto, a vascularização do filete difere. *Dyckia encholirioides* possui quatro feixes vasculares que irrigam o filete, *Vriesea friburgensis* apresentou dois e *Aechmea comata* apenas um. Oliveira e colaboradores (2020), também encontraram diferenças na quantidade de feixes vasculares no filete em espécies de Bromeliaceae, entre elas *Dyckia tuberosa* e *Vriesea inflata* (Wawra) Wawra que possuem dois feixes vasculares em seus filetes e *Aechmea cylindrata* Lindm. com apenas um feixe vascular. Quando comparamos nossos resultados sobre a vascularização do filete com os de Oliveira e colaboradoras (2020), podemos inferir que a variação na vascularização acontece até mesmo dentro do mesmo gênero, vide *Aechmea comata* e *Aechmea cylindrata*. Schmid (1976) sugeriu que a composição dos feixes vasculares pode estar associada a necessidades nutricionais de desenvolver grãos de pólen da antera. Seguindo a linha de pensamento de Oliveira e colaboradores (2020), que sugere que a existência de mais de um feixe vascular em filetes não está associada a tamanho ou formato da flor, e complementando com Schmid (1976), acreditamos que a diferença na vascularização do filete ocorre devido à necessidade nutricional do grão de pólen.

Subjacente à epiderme da antera, entre os sacos polínicos e o conectivo, encontramos o endotécio. O endotécio é constituído por células com espessamento helicoidal nas três espécies analisadas, o que corrobora com os dados encontrados em trabalhos sobre anteras em Bromeliaceae (Manning 1991, Carvalho *et al.* 2017, Oliveira *et al.* 2020). Carvalho e colaboradores (2016), estudaram o androceu em espécies de

*Dyckia*, e encontraram na mesma antera diferentes tipos de espessamento em células do endotécio, com predominância do espessamento de tipo helicoidal. Alguns autores (Carvalho *et al.* 2017; Manning 1991) argumentam que o espessamento helicoidal é um dos mais importantes caracteres do ponto de vista filogenético em Poales. Entretanto, para usar o espessamento do endotécio como característica filogenética é necessário um estudo mais aprofundado, com maior número de espécies, descrevendo as características das células deste tecido. A única diferença que ocorreu entre as três espécies foi o número de camadas desse tecido. *Vriesea friburgensis* possui antera com 1-5 camadas de endotécio, uma camada a mais que nas outras duas espécies. Nesse caso, o tamanho da flor e das anteras, explicaria essa diferença, já que ela é significativamente maior que as demais.

Na maioria das flores, a região de deiscência na antera tem a forma de fendas longitudinais entre os dois sacos polínicos de cada teca, a qual é denominada estômio (Fahn 1979). Nem sempre é possível diferenciar anatomicamente as células dessa região. Entretanto, em *Aechmea comata*, diferente das demais, na região mais próxima ao estômio é possível identificar células mais alongadas, descrita como zona interlocular. A zona interlocular foi definida por Hufford e Endress (1989), como a região entre os sacos polínicos de uma das tecas, com células alongadas e que se rompe antes da deiscência. A zona interlocular encontrada na antera de *Aechmea comata* corrobora com o encontrado por Oliveira e colaboradores (2020) que descreveram pela primeira vez essa característica em espécies de Bromeliaceae para os gêneros *Aechmea* e *Quesnelia*. Assim como Oliveira e colaboradores (2020), também acreditamos que a zona interlocular tem potencial para ser característica chave na taxonomia de espécies desses gêneros.

#### *Gineceu e vascularização*

Brown e Gilmartin (1989, 1984) em seus estudos sobre estigma em Bromeliaceae afirmaram que esta região do gineceu possui extrema importância taxonômica, já que sua morfologia é muito variável. Segundo Brown e Gilmartin (1984), quatro tipos morfológicos de estigmas estão presentes em Bromeliaceae: ereto simples, espiral conduplicado, laminar convoluto e cupulado. Esses mesmos autores incluíram um quinto tipo em um estudo publicado em 1989, o coraliforme. Seguindo a classificação proposta pelos autores, as espécies estudadas nesse estudo possuem estigmas do tipo espiral conduplicado em *Aechmea comata* e em *Dyckia encholirioides*.

Estudos sobre a anatomia do gineceu indicam a presença de estigmas do tipo espiral conduplicado em representantes de Pitcairnoideae, Bromelioideae e Tillandsioideae (Dorneles *et al.* 2014, Oliveira *et al.* 2016, Souza *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2020, Santa-Rosa *et al.* 2020, Souza *et al.* 2020). Em especial, nas espécies pertencentes aos gêneros *Dyckia* Schult. & Schult. f. e *Aechmea* Ruiz & Pav., estigmas do tipo espiral conduplicado são predominantes (Dorneles *et al.* 2014, Oliveira *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2020). Assim, nossos dados corroboram os dados encontrados anteriormente para essas subfamílias de Bromeliaceae e, em especial, aos gêneros *Aechmea* e *Dyckia*.

A vascularização do estigma nas espécies estudadas também é muito semelhante, sendo que ambas apresentam um único feixe vascular. Estigmas vascularizados por um único feixe vascular aparenta ser o padrão para Bromeliaceae, visto que já foram descritos para as três maiores subfamílias de Bromeliaceae: Bromelioideae, Tillandsioideae e Pitcairnoideae (Souza *et al.* 2016; Oliveira *et al.* 2016; Souza *et al.* 2020; Oliveira *et al.* 2020). Também é sabido que em Angiospermas este é o padrão que prevalece (Eames 1931, Wilson 1942, Puri 1951). No entanto, Oliveira e colaboradores (2020) descrevem a presença de três feixes vasculares no estigma de *Dyckia tuberosa* e *Encholirium horridum* LB Sm., espécies pertencentes à Pitcairnoideae, sugerindo que estudos com maior número de espécies desta subfamília fossem conduzidos a fim de compreender melhor se esta característica poderia ser uma sinapomorfia para a subfamília. Nossos dados referentes à espécie *D. encholirioides*, que possui o estigma vascularizado por apenas um feixe vascular, destoam do encontrado por Oliveira e colaboradores (2020) e reforça que estudos com maior número de espécies são necessários para compreendermos o potencial filogenético deste caráter.

Já em relação a vascularização do estilete, encontramos variação nas três espécies estudadas. Em *A. comata* é dada por apenas um feixe vascular, e em *D. encholirioides* e em *V. friburgensis* são três feixes vasculares por folha carpelar. Oliveira e colaboradores (2020), ao realizarem estudos anatômicos de espécies pertencentes à Pitcairnoideae, Bromelioideae e Tillandsioideae, relataram a presença de um feixe vascular nos estiletos de Bromelioideae e Tillandsioideae e em *Pitcairnia flammae* Lindl., e três feixes vasculares em *Dyckia tuberosa* e *Encholirium horridum*. Assim, podemos concluir que estudos de vascularização floral que envolvam um maior número de espécies, principalmente das subfamílias que são subamostradas, como Pitcairnoideae, são necessários.

### *Ductos secretores*

Com relação às análises histoquímicas, observamos estruturas secretoras nos verticilos estéreis (sépalas), denominadas de ductos secretores, além das estruturas secretoras relacionadas com o processo de polinização, tais como o nectário septal e os tecidos que compõem o trato transmissor.

Canais, cavidades e ductos secretores são estruturas internas formadas por um lúmen circundado por células epidérmicas, que podem ser classificadas em esquizógenas, lisígenas ou esquizolisígenas. São consideradas esquizógenas as cavidades cujo conteúdo celular é secretado sem que haja a lise das células epiteliais, em oposição as cavidades lisígenas, nas quais o conteúdo celular é secretado através do processo de lise das células. As cavidades esquizolisígenas possuem ambas as formas de secreção (Newcombe 1894, Fahn 1988, 2002). Canais e cavidades secretoras são amplamente registrados em estruturas reprodutivas, porém há poucos registros quando se trata de monocotiledôneas (Versieux & Wendt 2006). Nas flores de *V. friburgensis* foram observadas estruturas que percorrem longitudinalmente às sépalas. O conteúdo do lume é composto por secreção de mucilagem, entretanto não há a presença de células secretoras conspicuas na epiderme de revestimento dos ductos, evidenciando assim as características de ducto secretor lisígeno. Recentemente, ductos secretores foram descritos nas brácteas, receptáculos e sépalas de espécies pertencentes à subfamília Tillandsioideae (Silva *et al.* 2024, Pereira *et al.* 2025). Pereira e colaboradores (2025), ao realizarem o desenvolvimento de ductos em Tillandsioideae, similares aos observados por nós em *V. friburgensis*, constataram que tais estruturas surgem através de um processo esquizógeno seguido de lise das células do epitélio, ampliando o lume. Estes processos resultam em ductos com estruturas contíguas, mais irregulares na base da flor e arredondados nas sépalas, em secções transversais, tal qual observamos neste estudo.

Morfológicamente, é interessante salientar que as flores observadas desta espécie possuem abundância de mucilagem em sua fase de pré-antese e em estágios consideravelmente jovem das flores, portanto é possível descartar que haja relação direta dessa secreção com a atração de polinizadores ou dispersão de frutos (Fahn 1988). Ballego-Campos & Paiva (2018) já haviam observado que tricomas peltados atuam como estruturas secretoras de mucilagem presentes no eixo reprodutivo em *Aechmea* (subfamília Bromelioideae). Estruturas secretoras formando ductos já haviam sido relatadas em *Mezobromelia*

*pleiosticha* (Griseb.) Utley & H.Luther e *Vriesea poenulata* (Baker) Mez por Ballego-Campos *et al.* (2023). Os autores relatam que tal tecido geralmente é conspicuo, se desenvolvendo entre a hipoderme e o clorênquima das brácteas florais das espécies. Em alguns casos o tecido pode estar ao redor dos feixes vasculares ou alternado a eles formando canais, como observado nas sépalas de *V. friburgensis*.

É comum associar a presença de mucilagem a proteção de estruturas em desenvolvimento (Benzing, 2000). Assim, a mucilagem produzida por ductos e canais presentes nas flores de Bromeliaceae já foram comparadas às secreções produzidas por coléteres em sua função (Silva *et al.* 2024, Pereira *et al.* 2025). Em relação à função da mucilagem produzida pelos canais secretores na espécie analisada, *Vriesea friburgensis*, é importante salientar que a espécie tem período de floração entre novembro e janeiro (Sazima, Buzato e Sazima 1996, 1999, Schmid *et al.* 2011). Períodos de estiagem são comuns durante estes meses de primavera e verão (Monteiro, 2001) e as flores em desenvolvimento estariam suscetíveis a dessecação. Há ainda um possível envolvimento da produção de mucilagem com a prevenção de “ladrões de néctar”, visto que em fase de antese a secreção seca e torna-se enrijecida, dificultando a perfuração do cálice e corola por insetos (Irwin, Adler e Brody 2004).

#### *Trato transmissor*

Em relação aos tecidos presentes no gineceu, o trato transmissor nas espécies observadas possui características secretoras, como observado em outros gêneros da família Bromeliaceae (Oliveira *et al.* 2016, 2020). Nas espécies estudadas, observamos que a secreção deste tecido, tanto em sua porção apical (situada no estigma) quanto na sua porção basal (no estilete) é composta de proteínas, lipídeos, mucilagens ácidas e polissacarídeos, conforme os testes histoquímicos evidenciaram. Esta composição está de acordo com o encontrado na literatura e condizente com sua função, visto que as proteínas e polissacarídeos são elementos atuantes no processo químico de guia do tubo polínico e sua indução de crescimento, assim como também na nutrição do microgametófito durante esse processo (Malhó 1988). O tecido transmissor também tem participação no processo de seleção dos grãos de pólen que atuarão no processo reprodutivo e na competição entre os tubos polínicos dentro do estilete (Erbar 2003).

Na porção basal do gineceu, observamos o tecido obturador, com atividade secretora, e resultados positivos nos testes histoquímicos para proteínas,

polissacarídeos, mucilagens ácidas e lipídeos. Segundo a literatura, o tecido obturador compreende a epiderme que recobre a superfície da placenta, no interior dos lóculos, se localizando próximo aos óvulos. É um tecido com diversas funções, desde atuação na fecundação dos óvulos até a formação dos frutos (Oliveira *et al.* 2020 Fagundes & Mariath 2010). Atribuímos a composição química do tecido obturador igual à do tecido transmissor, e podemos associar sua secreção apenas à indução do crescimento direcionamento do tubo polínico de forma química, e nutrição do microgametófito em *Aechmea*, *Dyckia* e *Vriesea* (Malhó 1988, Losada & Herrero 2017). Em Bromeliaceae, Silva e colaboradores (2010) atribuem ao tecido obturador a função de produzir frutos carnosos em Bromelioideae, entretanto em Tillandsioideae e Pitcairneoideae o tecido obturador também é presente, porém nessas subfamílias os frutos são secos.

#### *Nectários*

Além dos tecidos que atuam como guia para o tubo polínico no gineceu, em Bromeliaceae são encontrados nectários florais (Bernardello, Galetto e Juliani 1991, Oliveira *et al.* 2020). Ocorrem dois tipos de nectários, ditos septais, associados ao ovário. Os infraloculares ocorrem associados aos ovários súperos ou semi-ínteros e a maior parte do tecido nectarífero se localiza abaixo dos lóculos, sendo apenas uma pequena porção ocorrente na região dos septos. Os nectários verdadeiramente septais ocorrem nas regiões dos septos dos ovários, sendo característicos de espécies com ovários ínteros (Schmid 1985, Fahn 1979, Sajo *et al.* 2004, 2010, Bernardello 2007, Oliveira *et al.* 2020).

Em *A. comata* foi observado o padrão septal do nectário, classificado como possuindo uma cavidade comum não-labiríntica (Schmid 1985). Nesta espécie, o tecido nectarífero está presente nas regiões dos septos e a abertura do nectário se dá no assoalho ovariano. Esta observação já havia sido realizada em outras espécies do gênero *Aechmea* por Sajo *et al.* (2004), Oliveira *et al.* (2020), e Santa-Rosa *et al.*, (2021), provavelmente é predominante na subfamília Bromelioideae. Em *D. encholirioides* e *V. friburgensis* foi encontrada a maior parte do tecido nectarífero em posição abaixo dos lóculos do ovário, sendo denominado assim por nectário septal infralocular, e com cavidades comuns labirínticas (Schmid 1985). A posição e quantidade do tecido nectarífero é influenciada pela posição do ovário na flor (Sajo, Rudall e Prychid 2004). Em Bromelioideae as flores são epíginas e o nectário encontra-se apenas

nos septos do ovário, enquanto em Pitcairnoideae e Tillandsioideae as flores são períginas e possuem o nectário predominantemente abaixo dos lóculos do ovário (Sajo, Rudall e Prychid 2004).

Os nectários septais das espécies analisadas podem ser considerados nectários do tipo estruturado, isto é, são facilmente identificáveis através de sua morfologia. Possuem estrutura anatômica especializada com tecido nectarífero, além de serem altamente vascularizados, e exibirem células epidérmicas onde o néctar é excretado (Fahn 1979).

Smith e Till (1985), estabeleceram uma classificação se baseando na morfologia dos nectários septais em secções transversais. Os autores levaram em consideração para a classificação: posição do ovário; presença de confluências, extensão longitudinal em relação ao ovário, grau de distinção; formato em secções transversais e posição da abertura do nectário em relação ao gineceu. Se utilizando destes critérios, o autor descreveu cinco tipos distintos: Tipo I - Nectários septais não labirínticos; Tipo II - Nectários septais labirínticos; Tipo III - Nectários não labirínticos com uma única cavidade em comum; Tipo IV - Nectário labiríntico com cavidade nectarífera comum; Tipo V - Cavidade nectarífera comum labiríntica com proliferações convolutas das paredes do carpelo. Nesta classificação, em secções transversais, os nectários de *A. comata* se enquadra no tipo I e *D. encholirioides* e *V. friburgensis* se enquadram no tipo IV.

A composição da secreção produzida pelo tecido nectarífero é descrita como sendo formada por carboidratos, proteínas e lipídeos, em oposição ao que foi descrito por Bernardelo, Galletto e Juliani (1991) no qual é relatado a ausência de lipídeos e proteínas no néctar para a família Bromeliaceae. Néctar composto por carboidratos, lipídeos e proteínas seria importante para a formação de laços ecológicos com animais que possuem tais demandas alimentares e nutricionais (Sazima, Buzato e Sazima 1996, Sazima, Buzato e Sazima 1999).

Assim, este trabalho traz importantes contribuições para a família Bromeliaceae, sobretudo em relação às estruturas secretoras presentes nas flores. Em relação às estruturas relacionadas a guiar o grão de pólen até a micrópila do óvulo, ou seja, o trato transmissor, possui características anatômicas e histoquímicas semelhantes ao encontrado na literatura para as espécies estudadas. Além disso, um novo registro de canais produtores de mucilagem presentes nas sépalas de flores de *Vriesea* são descritas. Salientamos que observações mais profundas precisam ser feitas para maior compreensão das suas funções ecológicas e sistemáticas/filogenéticas,

visto que a secreção mucilaginosa é observada em outras espécies do gênero *Vriesea*.

### Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, com a concessão da Bolsa de Mestrado para Sacha Arielle Branco e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pela concessão da Bolsa de Iniciação Científica para Raoni Lorizolla Cordeiro.

### Conflito de interesses

Os autores declaram não haver conflito de interesses relacionado a este estudo.

### Contribuições dos autores

**Sacha Arielle Branco:** Concepção e do desenvolvimento do presente estudo. Estruturação e escrita do artigo científico.

**Raoni Lorizolla Cordeiro:** Concepção e do desenvolvimento do presente estudo. Estruturação e escrita do artigo científico.

**Ana Claudia Rodrigues:** Concepção e do desenvolvimento do presente estudo. Estruturação e escrita do artigo científico.

**Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira:** Concepção e do desenvolvimento do presente estudo. Estruturação e escrita do artigo científico. Revisão das sugestões dos assessores e submissão do manuscrito.

### Declaração de disponibilidade de dados

O conjunto de dados está contido no próprio manuscrito.

### Literatura citada

- APG (Angiosperm Phylogeny Group).** 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Ballego-Campos, I. & Paiva, E.A.S.** 2018. Mucilage secretion in the inflorescences of *Aechmea blanchetiana*: evidence of new functions of scales in *Bromeliaceae*. *Flora* 246: 1-9.

- Ballego-Campos, I., Forzza, R.C. & Paiva, E.A.** 2023. An overview of secretion in floral bracts of *Tillandsioideae* (Bromeliaceae), with emphasis on the secretory scales. *AoB Plants* 15: 1-20.
- Barabé, D., Lacroix, C., Chouteau, M. & Gibernau, M.** 2004. The presence of extracellular calcium oxalate crystals on the inflorescences of Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146 (2): 181-190.
- Benzing, D.H.** 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bernardello, G.** 2007. A systematic survey of floral nectaries. In: SW Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and nectar* (pp. 19-128). Dordrecht: Springer.
- Bernardello, M., Galetto, L. & Juliani, H.R.** 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67(5): 401-411.
- Bonates, LC. de 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.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Muasya, A.M. & Linder, H.P.** 2014. A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 175, n. 1, p. 4-16.
- Brighina, L., Fiordi, A.C.F. & Palandri, M R.** 1984. Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. *Phytomorphology* 34: 191-200.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J.** 1984. Stigma structure and variation in Bromeliaceae - neglected taxonomic characters. *Brittonia* 36: 364-374.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J.** 1989. Stigma types in Bromeliaceae - a systematic survey. *Systematic Botany*, 14 (1): 110-132.
- Bukatsch, F.** 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung: Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61: 255.
- Carvalho, J.D.T., Oliveira, J.M.S., Freitas, C.C. & Martins, M. S.** 2016. Stamen morphoanatomy of *Dyckia* Schult.f. (Bromeliaceae, Pitcairnoideae) species: new data for taxonomic use. *Acta Botanica Brasilica*. 30: 389-400.
- Carvalho, J.D. T., Essi, L. & Oliveira, J.M. S.** 2017. Flower and floral trichome morphology of species of *Dyckia* Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnoideae), and their importance to species characterization and genus taxonomy. *Acta Botanica Brasilica* 31: 29-41.
- Da Rocha, C.F.D., Cogliatti-Carvalho, L., Nunes-Freitas, A.F., Rocha-Pêsoa, T.C., Dos Santos Dias, A., Ariani, C.V. & Morgado, L.N.** 2004. Conservando uma larga porção da diversidade biológica através da conservação de Bromeliaceae. *Vidália*, 2 (1): 52-72.
- Dorneles, M.P., Oliveira, J.M.S. & Canto-Dorow, T.S.** 2014. *Dyckia racinae* L. B. SM. (Bromeliaceae): morphological description emphasizing the reproductive structures. *Iheringia* 69: 397-404.
- Eames, A.J.** 1931. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. *American Journal of Botany* 28: 147-188.
- Endress, P.K.** 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge University Press, Cambridge.
- Erbar, C.** 2003. Pollen tube transmitting tissue: place of competition of male gametophytes. *International Journal of Plant Sciences*, v. 164, n. S5, p. S265-S277.
- Fagundes, N.F. & Mariath, J.E. de A.** 2010. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. *Acta Botanica Brasilica*, v. 24, n. 3, p. 765-779.
- Fahn, A.** 1952. On the structure of floral nectaries. *Botanical Gazette*. 465-470.
- Fahn, A.** 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London.
- Fialho, R.F., Furtado, A.L.S.** 1993. Germination of *Erithroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) seeds within terrestrial bromelidas *Neoregelia cruenta*. *Biotropica*, v. 25, n. 3, p. 359-362.
- Givnish, T.J., Barfuss, M.H., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, J.A., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E. & Sytsma, K. J.** 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98: 872-895.
- Gouda, E.J. & Butcher, D.** (atualizado). A list of accepted *Bromeliaceae* names [<http://bromeliad.nl/bromNames/>]. University Botanic Gardens, Utrecht. Acesso em: 13 set. 2022.
- Gregory, M. & Baas, P.** 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *Israel Journal of Botany* 38: 125-174.
- Herrero, M.** 2000. Changes in the ovary related to pollen tube guidance. *Annals of Botany* 85: 79-85.
- Hudák, J., Walles, B. & Venningerholz, F.** 1993. The transmitting tissue in *Brugmansia suaveolens* L.: ultrastructure of the stylar transmitting tissue. *Annals of Botany* 71: 177-186.
- Irwin, R.E., Adler, L.S. & Brody, A.K.** 2004. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology*, 85 (6): 1503-1511.
- Jacques-Félix, H.** 2000. The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. *Selbyana*, 21(1/2): 118-124.
- Johansen, D.A.** 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc., London.

- Krahl, A.H., Holanda, A.S.S., Krahl, D.R.P., Corrêa, M.M., Oliveira, R.L.C & Valsko, J.J.** 2013. Anatomia foliar de *Ananas lucidus* Mill. (Bromeliaceae). *Natureza Online* 11 (4): 161-165.
- Krauss, B.H.** 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. (Continued) II. The Leaf. *Botanical Gazette* 110(3): 333-404.
- Lillie, R.D.** 1965. Histopathologic technic and practical histopathology. 3. ed. McGraw Hill, New York.
- Linder, H.P. & Rudall, P.J.** 2005. Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 107-124.
- Losada, J.M. & Herrero, M.** 2017. Pollen tube access to the ovule is mediated by glycoprotein secretion on the obturator of apple (*Malus × domestica*, Borkh). *Annals of Botany* 119(6) 989-1000.
- Malhó, R.** 1998. Pollen tube guidance-the long and winding road. *Sexual Plant Reproduction* 11(5) 242-244.
- Manning, J.C.** 1996. Diversity of endothelial patterns in the angiosperms. In: D'Arcy, W. G. & Keating, R. C. (Eds.), *The anther: form, function and phylogeny* (p. 136-158). Cambridge University Press, Cambridge.
- McCormik, S. & Yang, H.** 2005. Is there more than one way to attract a pollen tube? *Trends in Plant Science* 10: 260-261.
- McManus, J.F.A.** 1948. Histological and histochemical uses of periodic acid. *Stain Technology* 23: 99-108.
- Mickeliunas, L.** 2007. Biologia floral e reprodutiva e anatomia do labelo de *Cyrtopodium polyphyllum* Vell. (Orchidaceae, Cyrtopodiinae). Tese, p. 75.
- Monteiro, M.A.** 2001. Caracterização climática do estado de Santa Catarina: uma abordagem dos principais sistemas atmosféricos que atuam durante o ano. *Geosul* 16 (31) 69-78.
- Newcombe, F.C.** 1894. The cause and conditions of lysisogenous cavity-formation. *Annals of Botany*, 8 (32) 403-421.
- Nogueira, F.M., Fagundes, N.F., Kuhn, S.A., Fregonezi, J.N. & Mariath, J.E.A.** 2015. Ovary and ovule anatomy in the nidularioid complex and its taxonomic utility (Bromelioideae: Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177: 66-77.
- Oliveira, F.M.C., Souza, A.M., Corrêa, B.B.R., Maeda, T.M. & Melo-de-Pinna, G.F.** 2016. Anatomia floral de *Aechmea distichantha* Lem. e *Canistropsis billbergioides* (Schult. & Schult. f.) Leme (Bromeliaceae). *Hoehnea* 43: 183-193.
- Oliveira, F.M.C., Rodrigues, A.C., Lusa, M.G. & Melo-de-Pinna, G.F.** 2020. Androecium and gynoecium anatomy of Bromeliaceae species. *Flora* 263.
- Pearse, A.G.E.** 1985. Histochemistry: theoretical and applied. Little, Brown & Company, Boston.
- Pereira, T.A.R., Louback, E., Harthman, V. C., Araújo, H.H., Meira, R.M.S.A. & Silva, L.C.** 2025. Morphoanatomy, ontogeny and histochemistry of internal mucilage-secreting structures in the bracts and flowers of three genera of Bromeliaceae, *Flora* 324 (152679).
- Pizzolato, P. & Lillie, R.D.** 1973. Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*, 21 (1): 56-64.
- Prychid, C.J. & Rudall, P.J.** 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: A review of their structure and systematics. *Annals of Botany*, 84 (6): 725-739.
- Puri, V.** 1951. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *Botanical Review* 22: 471-553.
- Rao, V.S.** 1975. Septal glands: Their form, structure and function. In: Ram, H. Y. M., Shah, J. J. & Shah, C. K. (Eds.), *Form, structure and function in plants*. Sarita Prakashan, Nauchandi Meerut, India.
- Remizowa, M.V., Sokoloff, D.D. & Rudall, P.** 2006. Evolution of the monocot gynoecium: Evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirium*, *Petrosavia*, and *Nartheceum*. *Plant Systematics and Evolution* 258: 183-209.
- Remizowa, M.V., Sokoloff, D.D. & Kondo, K.** 2010. Early flower and inflorescence development in *Dioscorea tokoro* (Dioscoreales): Shoot chirality, handedness of cincinni, and common tepal-stamen primordia. *Wulfenia* 17: 77-97.
- Rudall, P.** 2002. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. *International Journal of Plant Science* 163: 261-276.
- Ruzin, S.E.** 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. New York: Oxford University Press.
- Sajo, M.G., Furness, C.A., Prychid, C.J. & Rudall, P.J.** 2004. Microsporogenesis and anther development in Bromeliaceae. *Grana*, v. 44, n. 2, pp. 65-74.
- Santa-Rosa, S., Versieux, L.M., Rossi, M.L. & Martinelli, A.P.** 2020. Floral development and anatomy of two species of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 194 (2): 1-18.
- Sazima, I., Buzato, S. & Sazima, M.** 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Acta Botanica* 109 (2): 149-160.
- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima, I.** 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany*, v. 83, n. 6, p. 705-712.
- Scarano, F.R.** 2002. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, v. 90, p. 517-524.

- Schmid, S., Schmid, V.S., Zilikens, A. & Steiner, J.** 2011. Diversity of flower visitors and their role for pollination in the ornithophilous bromeliad *Vriesea friburgensis* in two different habitats in southern Brazil. *Ecotropica*, v. 17, n. 1, pp. 91-102.
- Segecin, S. & Scatena, V.L.** 2004. Morfoanatomia de rizoma e raízes de *Tillandsia* L. (*Bromeliaceae*) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 18 (2): 253-260.
- Silva, I.V. da & Scatena, V. L.** 2011. Anatomia de escapos de espécies de *Bromeliaceae* da Amazônia, Mato Grosso, Brasil. *Hoehnea*, 38 (1): 51-59.
- Singh, S. & Walles, B.** 1992. The ovarian transmitting tissue. *International Journal of Plant Sciences*, 153: 205-211.
- Smith, L.B. & Till, W.** 1998. Bromeliaceae. In: Kubitzki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants*, 4: 74-99. Berlin: Springer.
- Souza, E.H., Carmello-Guerreiro, S.M., Souza, F.V.D., Rossi, M.L. & Martinelli, A.P.** 2016. Stigma structure and receptivity in Bromeliaceae. *Scientia Horticulturae* 203: 118-125.
- Sunell, L.A. & Healey, P.L.** 1979. Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in corms of taro (*Colocasia esculenta*). *American Journal of Botany* 66: 1029-1032.
- Tilton, V.R. & Horner, J.R.H.T.** 1980. Stigma, style, and obturator of *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and their function in the reproductive process. *American Journal of Botany* 67: 1113-1131.
- Tomlinson, P.** 1969. Commelinales-Zingiberales. In: Metcalfe, C. R. (Ed.). *Anatomy of the Monocotyledons*: III, p. 193-294. Oxford: Clarendon Press.
- Versieux, L.M. & Wendt, T.** 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana* 27 (2): 107-146.
- Vidal, B.C.** 1970. Dichroism in collagen bundles stained with xylydine ponceau 2R. *Annales Histochemie* 15 (4): 289-296.
- Wilson, C.L.** 1942. The telome theory and the origin of the stamen. *American Journal of Botany*, 29: 759-764.
- Zanenga-Godoy, R. & Costa, C.G.** 2003. Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do planalto central Brasileiro. *Acta Botânica Brasilica* 17 (1): 101-118.

**Editor Associado:** Ana Paula Souza Caetano

**Submissão:** 06/11/2023

**Aceite:** 02/09/2025



## Este preprint foi submetido sob as seguintes condições:

- Os autores declaram que os necessários Termos de Consentimento Livre e Esclarecido de participantes ou pacientes na pesquisa foram obtidos e estão descritos no manuscrito, quando aplicável.
- Os autores declaram que a elaboração do manuscrito seguiu as normas éticas de comunicação científica.
- Os autores declaram que estão cientes que são os únicos responsáveis pelo conteúdo do preprint e que o depósito no SciELO Preprints não significa nenhum compromisso de parte do SciELO, exceto sua preservação e disseminação.
- Os autores declaram que os dados, aplicativos e outros conteúdos subjacentes ao manuscrito estão referenciados.
- O manuscrito depositado está no formato PDF.
- Os autores declaram que a pesquisa que deu origem ao manuscrito seguiu as boas práticas éticas e que as necessárias aprovações de comitês de ética de pesquisa, quando aplicável, estão descritas no manuscrito.
- Os autores declaram que uma vez que um manuscrito é postado no servidor SciELO Preprints, o mesmo só poderá ser retirado mediante pedido à Secretaria Editorial do SciELO Preprints, que afixará um aviso de retratação no seu lugar.
- Os autores concordam que o manuscrito aprovado será disponibilizado sob licença [Creative Commons CC-BY](#).
- O autor submissor declara que as contribuições de todos os autores e declaração de conflito de interesses estão incluídas de maneira explícita e em seções específicas do manuscrito.
- Os autores declaram que o manuscrito não foi depositado e/ou disponibilizado previamente em outro servidor de preprints ou publicado em um periódico.
- Caso o manuscrito esteja em processo de avaliação ou sendo preparado para publicação mas ainda não publicado por um periódico, os autores declaram que receberam autorização do periódico para realizar este depósito.
- O autor submissor declara que todos os autores do manuscrito concordam com a submissão ao SciELO Preprints.