



**CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DO NECTÁRIO FLORAL DE VANILLA PALMARUM**

**ANATOMICAL AND HISTOCHEMICAL CHARACTERIZATION OF THE FLORAL NECTARY OF VANILLA PALMARUM**

**CARACTERIZACIÓN ANATÓMICA E HISTOQUÍMICA DEL NECTARIO FLORAL DE VANILLA PALMARUM**

Yuri da Silva Costa<sup>1</sup>, Bruno Mendes da Silva<sup>1</sup>, Henrique Goes Salvioni<sup>1</sup>

e4104232

<https://doi.org/10.47820/recima21.v4i10.4232>

PUBLICADO: 10/2023

**RESUMO**

A polinização de diversas flores é possível graças às recompensas existentes nas flores, as quais permitem uma interação trófica mutualística entre plantas e animais. No entanto, algumas flores são conhecidas pelo engodo alimentar, onde só existe a sinalização do recurso e não a disponibilidade dele, por muito tempo se acreditou que as flores do gênero *Vanilla* compartilhavam dessa característica, no entanto, essa associação está sendo cada vez mais desmascarada através de pesquisas sobre espécies do gênero, e mais estudos são necessários para entender melhor a morfologia, anatomia e histoquímica referente aos tecidos nectaríferos e suas secreções.

**PALAVRAS-CHAVE:** Nectário. *Vanilla*. Interação.

**ABSTRACT**

*The pollination of various flowers is made possible by the rewards present in flowers, which enable a mutualistic trophic interaction between plants and animals. However, some flowers are known for their deceptive feeding, where only the resource signaling exists without its actual availability. For a long time, it was believed that flowers of the genus Vanilla exhibited this characteristic. Nevertheless, this association is increasingly being debunked through research on species within the genus, and further studies are needed to better understand the morphology, anatomy, and histochemistry of nectariferous tissues and their secretions.*

**KEYWORDS:** Nectary. *Vanilla*. Interaction.

**RESUMEN**

*La polinización de diversas flores es posible gracias a las recompensas presentes en las flores, lo que permite una interacción trófica mutualista entre las plantas y los animales. Sin embargo, algunas flores son conocidas por su engaño alimentario, donde solo existe la señalización del recurso sin su disponibilidad real. Durante mucho tiempo, se creyó que las flores del género Vanilla exhibían esta característica. No obstante, esta asociación se está desacreditando cada vez más a través de investigaciones sobre especies dentro del género, y se necesitan más estudios para comprender mejor la morfología, anatomía e histoquímica de los tejidos nectaríferos y sus secreciones.*

**PALABRAS CLAVE:** Nectario. *Vanilla*. Interacción.

**INTRODUÇÃO**

A polinização é o processo pelo qual os grãos de pólen são transferidos das anteras das flores para o estigma da mesma ou de outra flor do mesmo ou de um indivíduo diferente (OLIVEIRA; MARUYAMA, 2014; REAL, 2012). Este processo é um serviço ambiental básico que garante outros

<sup>1</sup> Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT.



## RECIMA21 - REVISTA CIENTÍFICA MULTIDISCIPLINAR ISSN 2675-6218

CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DO NECTÁRIO FLORAL DE *VANILLA PALMARUM*  
Yuri da Silva Costa, Bruno Mendes da Silva, Henrique Goes Salvioni

serviços ecossistêmicos como o aumento da produção agrícola, o controle biológico, a manutenção da biodiversidade, entre outros (RECH *et al.*, 2014). A polinização pode ser realizada por agentes abióticos (vento ou água), mas ocorre principalmente através dos animais, já que mais de 85% das plantas são beneficiadas pelos animais, ou seja, pela polinização biótica (OLLERTON *et al.* 2011; RECH; BERGAMO; FIGUEIREDO, 2014). Praticamente todas as espécies da terra estão envolvidas em relações mutualísticas, onde a interação entre duas espécies é mutuamente benéfica, e realizada pela necessidade de recursos que são ofertados a fim de compensar os parceiros mutualistas pelo serviço prestado (BOUCHER; JAMES; KEELER, 2018). A polinização geralmente é considerada uma interação mutualística interespecífica, ou seja, envolvendo organismos de espécies diferentes (MARTINS, 2013). a interação planta-animal mais comum é a relação planta-polinizador, relação fundamental para o fluxo gênico entre populações e equilíbrio de ecossistemas (ANDERSEN; BRAITHWAITE, 1996).

Nas interações planta-polinizador, a sinalização é um processo importante, que permite que o polinizador localize a flor e a associe a um recurso específico, atraindo-o, os atrativos florais são tamanhos, simetria, cores e odores (VARASSIN; AMARAL-NETO, 2014). Por outro lado, vale ressaltar que há independência entre sinalização e recurso, visto que existem sinais que levam o polinizador à flor sem a existência de recurso (NICOLSON; MASSIMO; ETTORE, 2007; WASER, 1983). Em alguns casos o recurso pode ser também um agente sinalizador ao polinizador, como néctar que reflete a luz violeta e flores com grãos de pólen visíveis com a coloração chamativa (DAFNI, 1992).

A disponibilidade, quantidade e qualidade do recurso floral vai influenciar diretamente no comportamento do polinizador. O néctar, é considerado o principal e mais importante recurso nas relações planta-animal, não só na polinização, mas em relações mutualísticas imprescindíveis para sobrevivência de algumas espécies, como por exemplo, no recrutamento de formigas para a defesa da planta (BARÔNIO, 2018). O néctar é predominantemente formado por água, açúcares como sacarose, glicose e frutose, e aminoácidos (PERCIVAL 1961; BAKER & BAKER 1973). Sua secreção é realizada por tecidos nectaríferos que podem existir em diferentes regiões da planta, como em flores, folhas e caules.

Os tecidos nectaríferos, ou nectários, podem ser classificados de acordo com sua posição espacial (nectário floral e extrafloral), estrutura morfológica (nectário estruturado e não-estruturado), e função (nupcial e extranupcial) (FAHN, 1988). A posição dos nectários geralmente coincide com sua função. Os nectários nupciais têm envolvimento direto na polinização e geralmente são florais, pois estão localizados nas flores (GALETTO, 2004). Por outro lado, os nectários extranupciais são aqueles que não estão envolvidos na recompensa de polinizadores, mas sim de defensores (KOPTUR, 1992). Comumente são extraflorais, pois estão localizados em órgãos vegetativos, como na lâmina foliar, raque, pecíolo e caule (BENTLEY, 1977). No entanto, nectários extraflorais podem ser nupciais (KNOX *et al.*, 1985), embora incomum. Também infreqüentemente, nectários florais podem ser extranupciais (MESQUITA-NETO, 2020).



## RECIMA21 - REVISTA CIENTÍFICA MULTIDISCIPLINAR ISSN 2675-6218

CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DO NECTÁRIO FLORAL DE *VANILLA PALMARUM*  
Yuri da Silva Costa, Bruno Mendes da Silva, Henrique Goes Salvioni

Além da função, a estrutura dos nectários também pode variar, ocorrendo nectários estruturados, onde os tecidos nectaríferos se destacam por estruturas anatômicas pontuais, ou não-estruturados, quando apenas o néctar é detectado, mas não é possível diferenciar anatomicamente nenhuma estrutura específica no tecido secretor (ZIMMERMANN, 1932; CASTRO; MACHADO, 1992).

Apesar da importância do néctar na forma de recompensa aos polinizadores (HEIL, 2011), algumas espécies de plantas são conhecidas por serem polinizadas através de mecanismos enganosos (PINHEIRO, 2015). Estas plantas, embora sinalizem a presença de um recurso floral, como néctar, pólen, óleo, parceiro sexual e local de desova, não oferecem nenhuma recompensa aos seus polinizadores (PINHEIRO, 2015). Essa estratégia de polinização, conhecida como polinização por engodo, surgiu independentemente em diferentes grupos de angiospermas, mas é bastante difundida em Orchidaceae (JERSÁKOVÁ *et al.*, 2006). Entretanto, orquídeas que utilizam essa estratégia de polinização possuem baixa frutificação, devido a deficiência na polinização (PANSARIN; AMARAL, 2008).

Entre as orquídeas, o gênero *Vanilla* é amplamente conhecido por seu valor comercial devido ao uso dos frutos aromáticos de *V. planifolia* Jacks. *ex Andrews* como especiaria (BORY *et al.*, 2008). A polinização por engodo alimentar já foi considerada o principal modo de polinização no gênero (PANSARIN & PANSARIN, 2014; CHAIPANICH *et al.*, 2020). Entretanto, estudos recentes vêm demonstrando que a oferta de recursos, especialmente néctar, é comum no gênero (PANSARIN *et al.*, 2014; PANSARIN *et al.*, 2021; WATTEYN *et al.* 2023). *V. palmarum*, por exemplo, produz néctar e é polinizada por beijas flores (PANSARIN & FERREIRA 2021). Embora a produção de néctar seja relatada, informações estruturais do nectário são em *Vanilla* são desconhecidas. Neste sentido, o presente estudo objetivou descrever anatomicamente o nectário floral em *Vanilla*, esclarecendo como essa glândula se estrutura no gênero.

Assim, devido à escassez de pesquisas sobre a espécie *V. palmarum* (Figura 1), foram realizadas análises anatômicas e histoquímicas desta espécie, a fim de verificar a existência de nectários nupciais, suas estruturas anatômicas e propriedades histoquímicas.

### MATERIAL E MÉTODOS

#### Material vegetal

O estudo foi feito com flores de *V. palmarum* (Figura 1), a amostragem foi realizada no estado de Mato Grosso, município de Cuiabá, Brasil, mais precisamente no campus da Universidade Federal de Mato Grosso, nas coordenadas 15°36'S, 56°3'W.

As plantas de *V. palmarum* possuem hábito epífita, e se desenvolvem principalmente em árvores da família *Arecaceae*, suas flores possuem coloração amarela e de 6 a 7 centímetros, são compostas por uma coluna três sépalas radiais a três pétalas, uma das pétalas é fusionada a coluna o que denomina o labelo (Figura 2). A fusão que dá origem ao labelo forma um canal formado em sua



## RECIMA21 - REVISTA CIENTÍFICA MULTIDISCIPLINAR ISSN 2675-6218

CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DO NECTÁRIO FLORAL DE *VANILLA PALMARUM*  
Yuri da Silva Costa, Bruno Mendes da Silva, Henrique Goes Salvioni

base até a porção medial, denominado tubo nectarífero, devido a existência de tecidos nectaríferos e secreção na região (PANSARIN, 2022).

A flor possui as três sépalas radiais que se alternam e não sobrepõe as pétalas, e seu labelo possui estruturas lineares localizadas apenas no início da cavidade (Figura 1A), visando a flor longitudinalmente, pode-se perceber que a estrutura denominada coluna – fusão entre estame e pistilo – possui uma coloração branca marmorizada (Figura 1B). A coluna possui estruturas papilares em sua porção medial e superior, que diminuem gradualmente até a porção basal que fica em contato com o néctar, que ao olho nu parece uma superfície lisa. No que se refere às linhas longitudinais no labelo estão presentes na porção inicial e medial onde se encontra o tecido secretor. Estas estruturas longitudinais são responsáveis por guiar polinizadores até o nectário (PANSARIN, 2022).

### **Anatomia e histoquímica**

Foram realizados testes com flores frescas e fixadas, a fixação foi feita em FAA50 (JOHANSEN, 1940). Para o estudo anatômico o material foi seccionado na região medial e da base do labelo, onde estão os tubos nectaríferos e foram feitos cortes transversais no material, a inclusão foi realizada em Histoiresina (etileno-glicol-metacrilato, Histoiresin, Leica), as secções de 5 µm de espessura foram obtidas através de micrótomo manual Micron modelo HM 315 R. Para determinar a atividade metabólica em flores frescas foi utilizado o vermelho neutro (KIRK JUNIOR, 1970); Para facilitar a observação das estruturas celulares e anatômicas os cortes foram submetidos ao azul de toluidina 0,05% por 3 minutos (GAHAN, 1984).

Para a histoquímica secções do material fresco e embocado foram submetidos a Lugol (JOHANSEN, 1940), para determinação de grãos de amido; Sudan IV (PEARSE, 1985), para determinação e óleos voláteis; Ácido periódico de Schiff (MCMANUS, 1948), para a detecção de polissacarídeos. As imagens digitais foram capturadas por um microscópio de luz usando uma câmera de vídeo acoplada a um computador. As pranchas foram preparadas usando Adobe Photoshop.

Figura 1 – Flor de *V. palmarum*. A) Visão frontal da flor de *V. palmarum*, note a cavidade do labelo que dá acesso aos nectários (círculo pontilhado). B) Visão longitudinal da flor de *V. palmarum*, note as flechas que indicam onde está o tubo nectarífero (flechas). Barras de escala: A = 1 cm; B = 1 cm



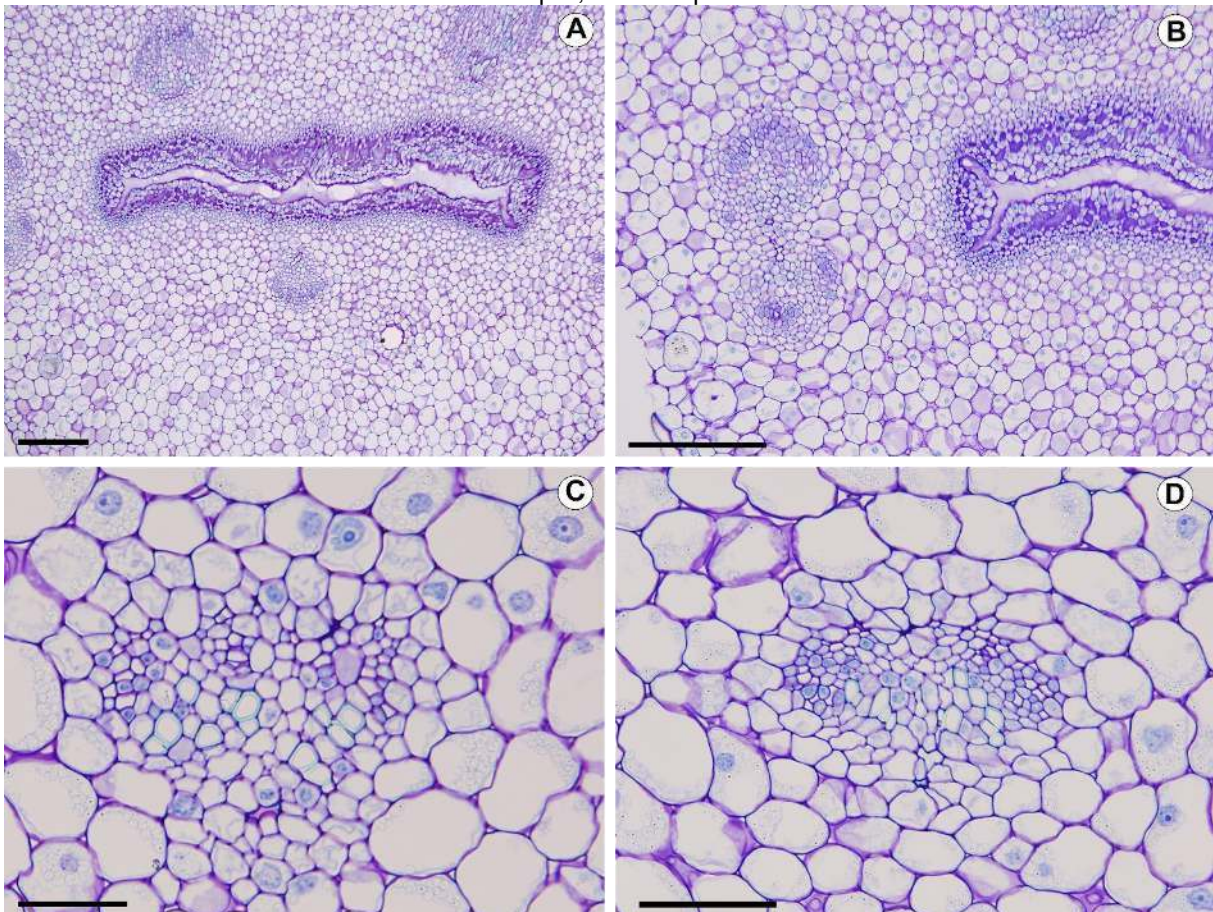
## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Estrutura do nectário

A flor de *V. palmarum* é composta de três sépalas radiais e três pétalas que se dispõem de forma oposta, uma das pétalas é o labelo, a qual se funde a coluna da flor, tomando uma forma tubular (Figura 1, B), o segmento basal e medial dessa estrutura formam internamento do nectário, onde estão localizados os tecidos secretores e o néctar.

As análises com azul de toluidina conseguiram evidenciar uma epiderme fina levemente estriada, um parênquima nectarífero delimitado pela epiderme e pelos feixes vasculares, os quais estão dispostos radialmente em toda a estrutura, a presença de estômatos não foi detectada, no entanto, a de tricomas filiformes sim.

Figura 2 – A, corte transversal da coluna de um botão floral de *V. palmarum* corado com azul de toluidina, demarcando as paredes celulares e destacando atividade celular próximo ao tubo nectarífero. B, imagem ampliada do corte dando enfoque nos tecidos vasculares e parte do tubo nectarífero. C, imagem ampliada dando enfoque aos tecidos vasculares, xilema com as paredes celulares coradas em verde-azulado e floema em azul escuro e roxo. D, imagem ampliada demonstrando as paredes do xilema em verde-azulado e o floema em azul escuro e roxo, é possível perceber núcleos celulares coradas em azul escuro. Barras de escala: A = 100  $\mu$ m; B = 200  $\mu$ m; C = 100  $\mu$ m; D = 200  $\mu$ m



### Histoquímica do nectário

Ao realizar a imersão da flor de *V. palmarum* no corante vermelho neutro, foi observada uma notável facilidade na identificação dos tecidos metabolicamente ativos, especificamente no labelo e na coluna da flor (Figura 5). Cortes transversais frescos da coluna foram submetidos à coloração utilizando o Sudan IV, essa coloração revelou a presença de tecido metabolicamente ativo na região analisada, bem como a detecção de açúcares ácidos nesses tecidos (Figura 5).



## RECIMA21 - REVISTA CIENTÍFICA MULTIDISCIPLINAR ISSN 2675-6218

CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DO NECTÁRIO FLORAL DE *VANILLA PALMARUM*  
Yuri da Silva Costa, Bruno Mendes da Silva, Henrique Goes Salvioni

Dentro do labelo foi possível notar tecido metabolicamente ativo, e na base do labelo é formado um pequeno tubo nectarífero, onde se encontram os tecidos secretores e o exsudato açucarado.

Na fase de botão floral a atividade metabólica dos tecidos secretores é relativamente baixa, mas não nula, é possível perceber a presença de feixes vasculares já formados e uma atividade metabólica significativa próxima ao tubo nectarífero (Figura 2), a qual se refere a síntese de polissacarídeos que foram revelados pela reação com o Ácido Periódico de Schiff (Figura 3). Existe também uma pequena quantidade de amido que se encontra na região em torno das células radiais ao tubo nectarífero (Figura 4).

Figura 3 – A, corte transversal da secção da coluna de um botão floral de *V. Palmarum* corado com Ácido Periódico de Schiff. B, imagem ampliada do corte, enfatizando a quantidade de polissacarídeos revelados pelo reagente. C, imagem ampliada do corte dando enfoque na quantidade de polissacarídeos dentro do tubo nectarífero e nas células em volta. Barras de escala: A = 200  $\mu$ m; B = 100  $\mu$ m; C = 100  $\mu$ m

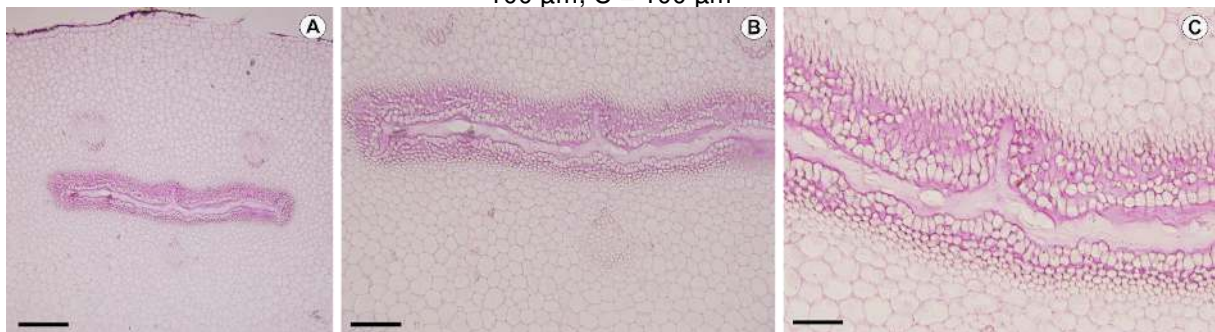


Figura 4 – A, corte transversal da secção da coluna de um botão floral de *V. palmarum* corado com Lugol. B, imagem ampliada do corte transversal, demonstrando a baixa quantidade de amido revelado pelo reagente. Barras de escala: A = 200  $\mu\text{m}$ ; B = 100  $\mu\text{m}$

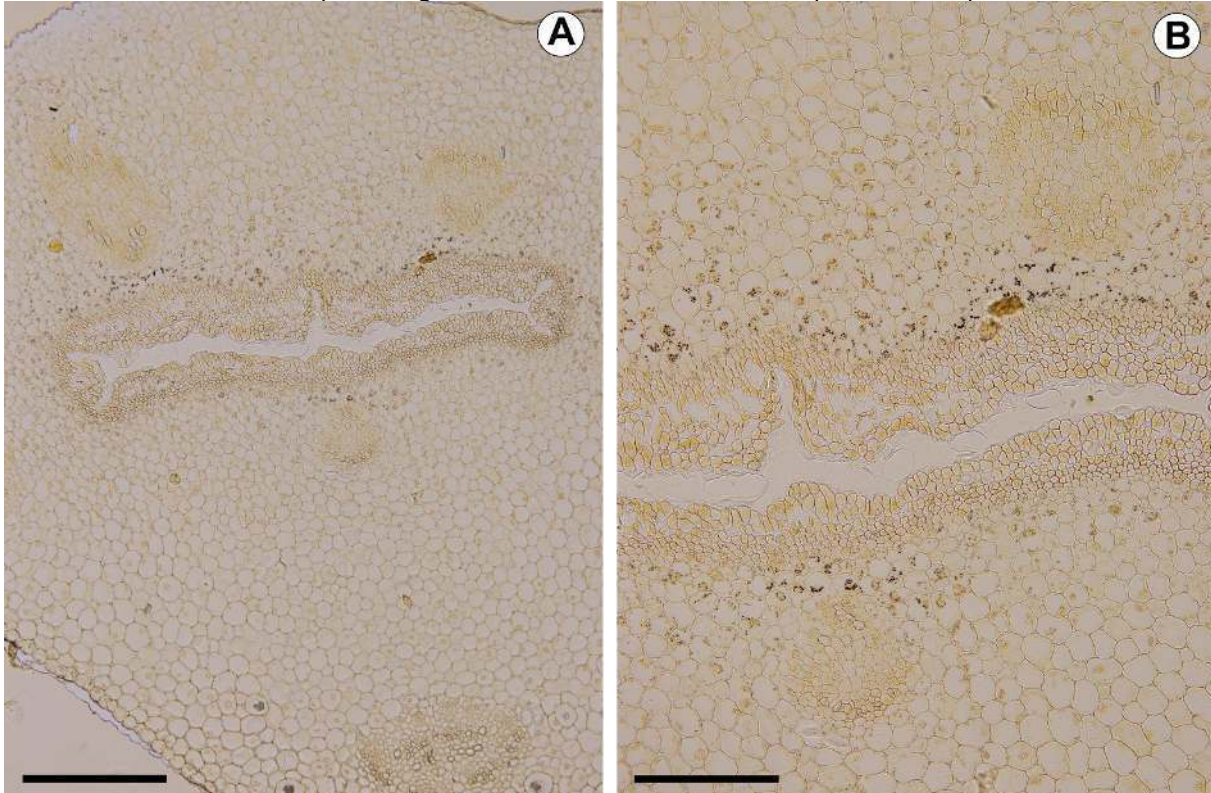
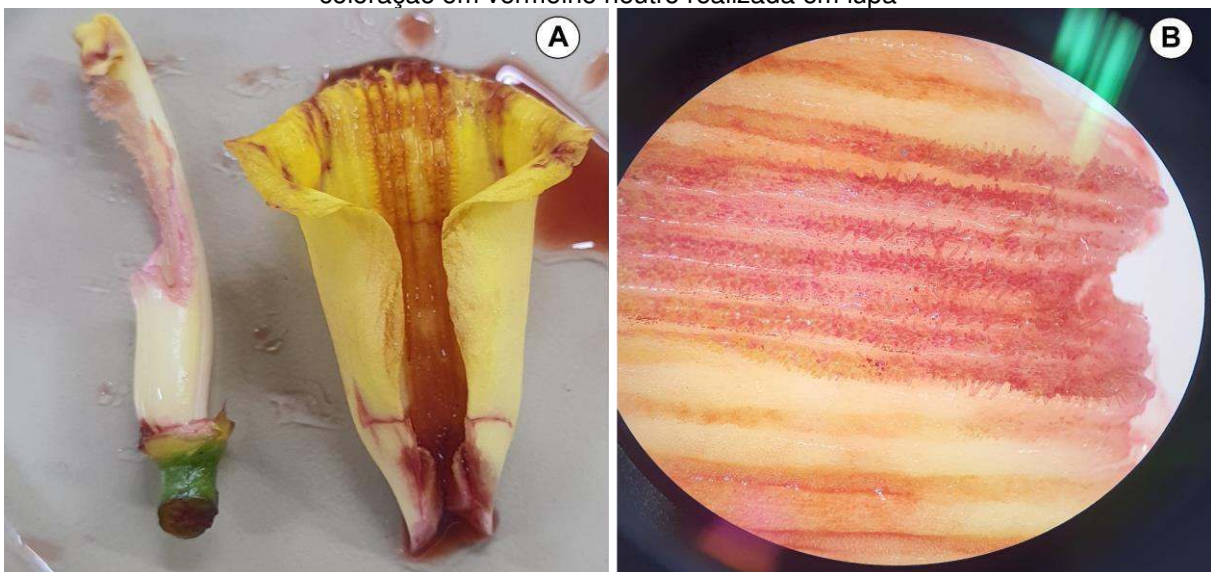


Figura 5 – A, vista frontal da flor de *V. palmarum* após a coloração em vermelho neutro. É possível observar a coloração na coluna e no labelo da flor. B, aproximação do labelo de *V. Palmarum* após coloração em vermelho neutro realizada em lupa



Ao analisar os cortes anatômicos da flor aberta de *V. palmarum*, observou-se grande quantidade de amido (Figura 6), quantidade bem maior em relação à quantidade analisada em

botões florais (Tabela 1). Foi notada a presença de vários tricomas nas faces de revestimento abaxial e adaxial em relação ao tubo nectarífero, a face adaxial continha uma maior concentração desses tricomas (Figura 7). A aplicação do reagente Lugol evidenciou a presença de amido no interior dos tricomas, enquanto o Sudan IV permitiu a identificação de lipídios secretados por essas estruturas (Figura 8).

Figura 6 – A, corte transversal da seção da coluna de *V. Palmarum* corado com lugol. B, imagem ampliada do corte transversal corado com lugol, com enfoque na quantidade de amido próximo ao tubo nectarífero revelado pelo reagente. C, corte transversal ampliado, corado com lugol, dando enfoque ao feixe vascular onde é possível ver grãos de amido nas células em volta. D, corte transversal da seção da coluna de *V. Palmarum* corado com PAS. E, imagem ampliada do corte transversal corado com PAS, dando enfoque na quantidade de polissacarídeos próximo ao tubo nectarífero revelado pelo reagente. F, imagem ampliada do corte transversal corado com PAS, notam-se feixes vasculares em volta das células coradas pelo reagente

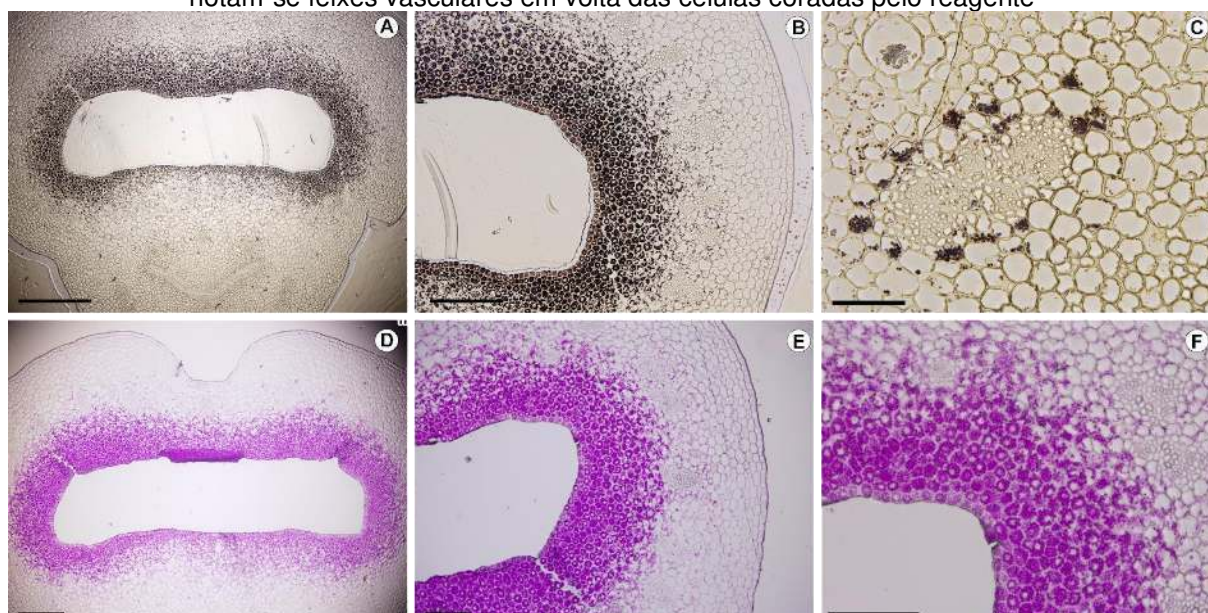


Tabela 1 – Concentração de polissacarídeos e amido revelados pelo reagente em flores abertas e botões florais

Reagente	Botão floral	Flor aberta
Ácido Periódico de Schiff	+	++++
Lugol	+	++++

Figura 7 – A, Corte transversal da coluna de flor aberta de *V. Palmarum*, corado com Lugol, enfoque na parte abaxial próximo ao tubo nectarífero, alguns tricomas com presença de amido. B, imagem ampliada do corte transversal em uma região sem a presença de tricomas. C, imagem ampliada do corte transversal onde existem alguns pequenos tricomas com presença de amido. D, imagem ampliada da face adaxial próximo ao tubo nectarífero, onde existe uma presença maior de tricomas com maior quantidade de amido em relação a outra face. Barras de escala: A = 400  $\mu\text{m}$ ; B = 200  $\mu\text{m}$ ; C = 200  $\mu\text{m}$ ; D = 100  $\mu\text{m}$ .

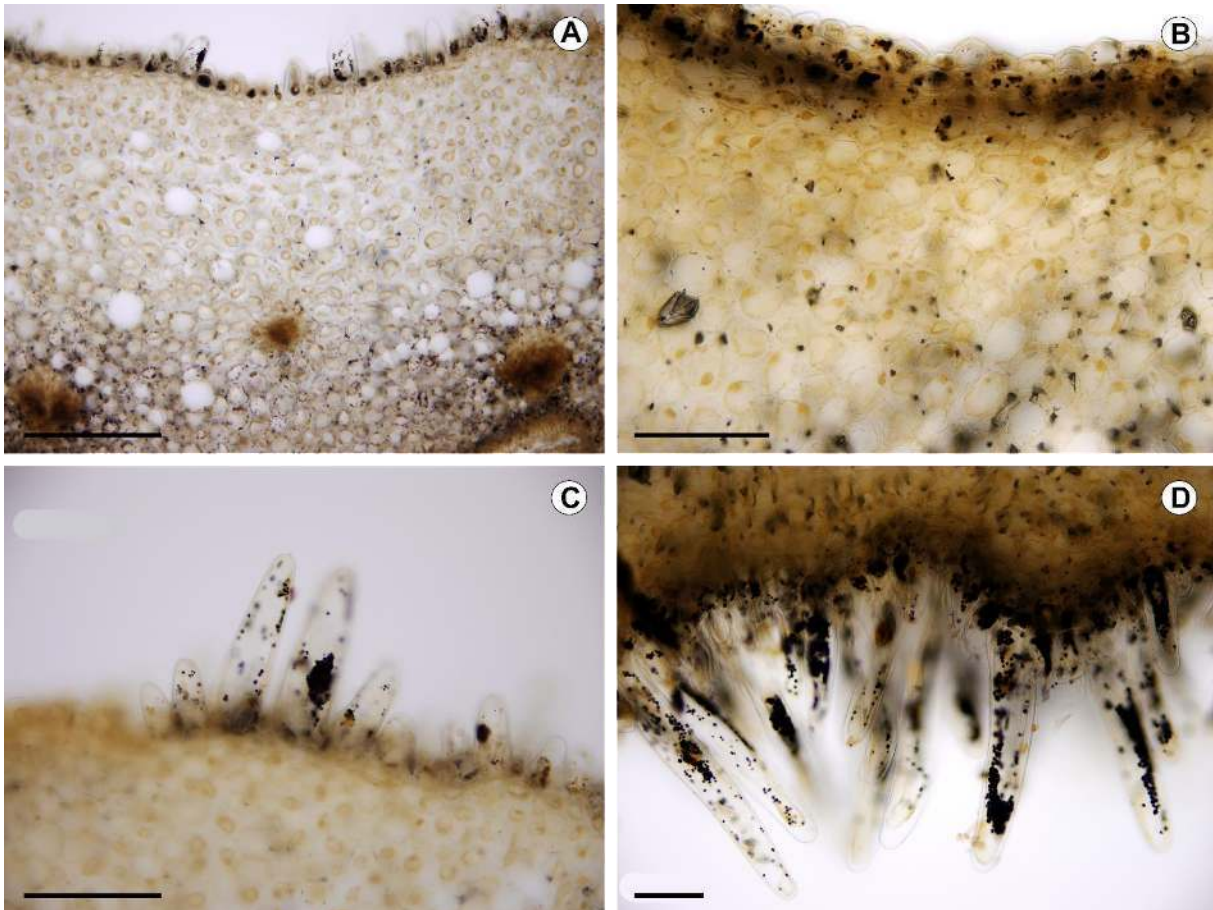
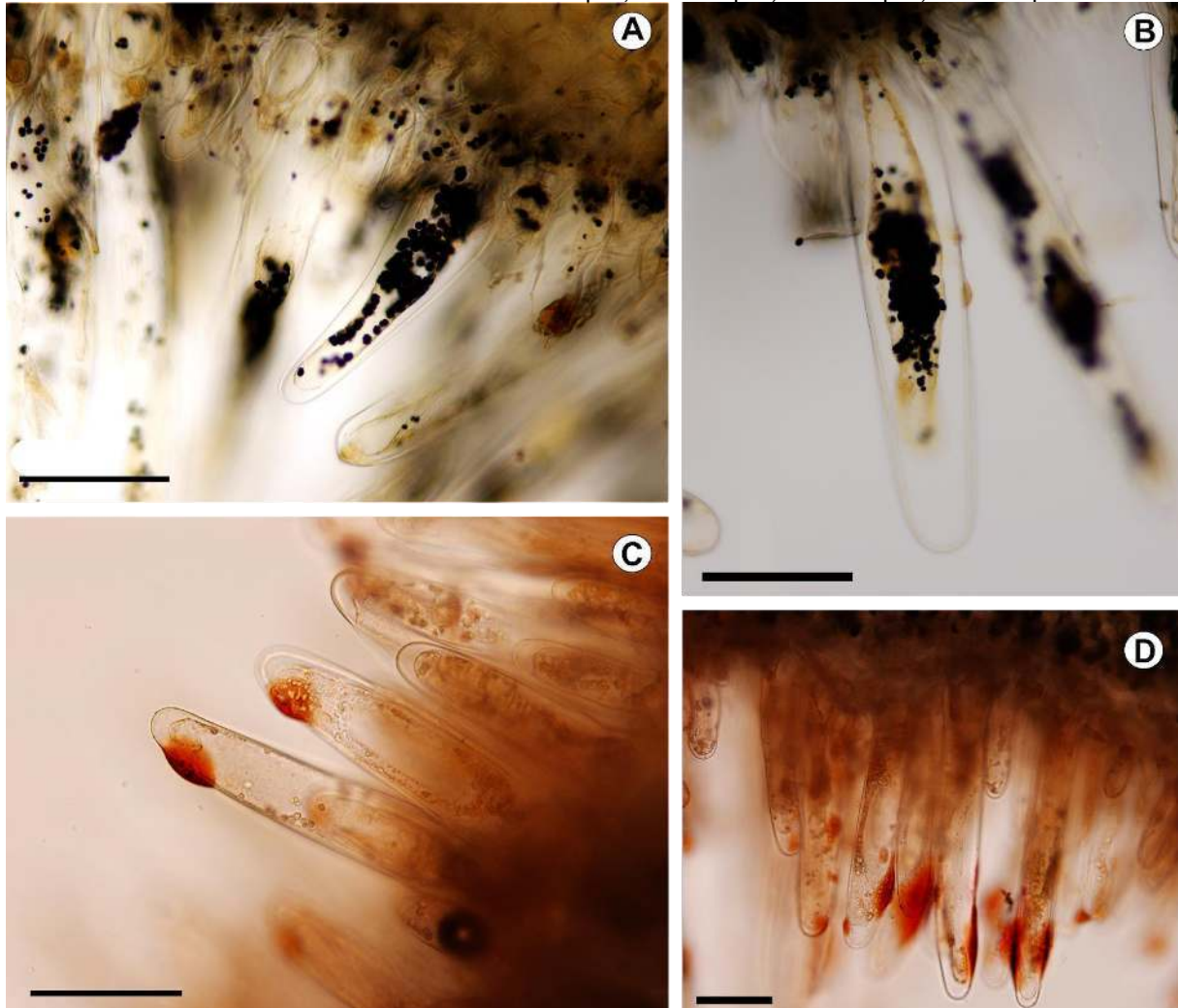


Figura 8 – A, corte transversal do revestimento adaxial referente ao tubo nectarífero, corado com o lugol, é possível perceber a presença de amido dentro dos tricomas. B, Imagem ampliada de um tricoma com amido localizado no revestimento adaxial em relação ao tubo nectarífero do corte. C, tricoma localizado na face adaxial em relação ao tubo nectarífero, corado com Sudan IV. D, mais tricomas corados com Sudan IV. A = 100  $\mu$ m; B = 100  $\mu$ m; C = 100  $\mu$ m; D = 100  $\mu$ m.





## RECIMA21 - REVISTA CIENTÍFICA MULTIDISCIPLINAR ISSN 2675-6218

CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DO NECTÁRIO FLORAL DE *VANILLA PALMARUM*  
Yuri da Silva Costa, Bruno Mendes da Silva, Henrique Goes Salvioni

### CONCLUSÃO

O tecido secretor referente ao nectário, localizado no labelo estende-se somente da região basal até a medial da flor, a concentração de polissacarídeos, como por exemplo o amido, na região nectarífera é menor na fase de botão floral em relação a fase de flor aberta. As análises anatômicas realizadas nos nectários de *V. palmarum* não revelaram estruturas características ao tecido nectarífero, sendo assim, a princípio, um nectário não-estruturado, a presença de óleos voláteis encontrada nos indivíduos pode ser característica da população encontrada, ou de origem vestigial de ancestrais.

### REFERÊNCIAS

- ANDERSEN, Alan N.; BRAITHWAITE, Richard W. Plant-animal interactions. In: Landscape and vegetation ecology of the Kakadu Region, northern Australia. Dordrecht: Springer Netherlands, 1996. p. 137-154.
- Baker, H. G., and Baker, I. (1973). Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature* 241:543.
- BARÔNIO, Gudryan Jackson et al. Entre flores e visitantes: estratégias de disponibilização e coleta de recursos florais. *Oecologia Australis*, v. 22, n. 4, 2018.
- BEUTLER, Ruth. *Nectar. Bee World*, v. 34, n. 6, p. 106-116, 1953.
- Bory, S., Grisoni, M., Duval, MF. et al. Biodiversity and preservation of vanilla: present state of knowledge. *Genet Resour Crop Evol* 55, 551–571 (2008).
- BOUCHER, Douglas H.; JAMES, Sam; KEELER, Kathleen H. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 13, n. 1, p. 315-347, 1982.
- DA GLÓRIA, Beatriz Appezzato; GUERREIRO, CSM. *Anatomia vegetal*. Universidade de São Paulo. ESALQ, 1992.
- DAFNI, Amots et al. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, 1992.
- FAHN, Abraham. Secretory tissues in vascular plants. *New phytologist*, v. 108, n. 3, p. 229-257, 1988.
- GAHN PB 1984. *Plant histochemistry and cytochemistry: an introduction*. Academic Press, London.
- GALETTO, Leonardo; BERNARDELLO, Gabriel. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six Ipomoea species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of botany*, v. 94, n. 2, p. 269-280, 2004.
- GOLDAR, Xosé López; NÚÑEZ, Francisco Alejandro López. La evolución en la polinización: orígenes e hipótesis actuales. *Dep. Legal: C*, p. 26-2014, 2014.
- Jersáková, J.; Johnson, S.D. & Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81, 219-235.
- JOHANSEN, Donald Alexander. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc: London; 530p, 1940.



## RECIMA21 - REVISTA CIENTÍFICA MULTIDISCIPLINAR ISSN 2675-6218

CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DO NECTÁRIO FLORAL DE *VANILLA PALMARUM*  
Yuri da Silva Costa, Bruno Mendes da Silva, Henrique Goes Salvioni

- KIRK JUNIOR, P.W. Neutral red as a lipid fluorochrome. *Stain Technology*, v. 45, n. 1,
- Knox, R. B., Kenrick, J., Bernhardt, P., Marginson, R., Beresford, G., Baker, I., & Baker, H. G. (1985). Extrafloral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis*. *American Journal of Botany*, 72(8), 1185-1196.
- KOPTUR, Suzanne. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: *Insect-Plant Interactions* (1992). CRC press, 2017. p. 89-138.
- MARTINS, Aline Cristina. Abordagens históricas no estudo das interações planta-polinizador. *Oecologia Australis*, v. 7, n. 7 (2), p. 229-242, 2013.
- MCMANUS, J. F. A. Histological and histochemical uses of periodic acid. *Stain technology*, v. 23, n. 3, p. 99-108, 1948.
- MESQUITA-NETO, José Neiva et al. Nectar secretion of floral buds of *Tococa guianensis* mediates interactions with generalist ants that reduce florivory. *Frontiers in Plant Science*, v. 11, p. 627, 2020.
- NICOLSON, Susan W. et al. (Ed.). *Nectaries and nectar*. Dordrecht: Springer, 2007. p. 1-4, 1970.
- OLLERTON, Jeff; WINFREE, Rachael; TARRANT, Sam. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, v. 120, n. 3, p. 321-326, 2011.
- PACINI, ENMVJ; NEPI, M.; VESPRINI, J. L. Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution*, v. 238, n. 1-4, p. 7-21, 2003.
- PANSARIN, Emerson R. Vanilla flowers: much more than food-deception. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 198, n. 1, p. 57-73, 2022.
- PANSARIN, Emerson Ricardo; AMARAL, Maria do Carmo Estanislau do. Reproductive biology and pollination mechanisms of *Epidendrum secundum* (Orchidaceae). *Floral variation: a consequence of natural hybridization?* *Plant Biology*, v. 10, n. 2, p. 211-219, 2008.
- PANSARIN, L. M. et al. So small and so rich: diversity of floral resources in miniature *Oncidiinae* (Orchidaceae) and their relation to pollinators. *Plant Biology*, v. 23, n. 2, p. 259-266, 2021.
- PEARSE A. G. E., 1985 - *Histochemistry: theoretical and applied*. Vol.2, 4th ed., Churchill Livingstone, Edinburgh, 1055 pp.
- PEARSE, AG Everson. *Carbohydrates and mucosubstances*. *Histochemistry, theoretical and applied*, 1985.
- PERCIVAL, Mary S. Types of nectar in angiosperms. *New Phytologist*, p. 235-281, 1961.
- REAL, Leslie (Ed.). *Pollination biology*. Elsevier, 2012.
- RECH, André Rodrigo et al. (Ed.). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: Projeto Cultural, 2014.
- SILVA<sup>1</sup>, Ary G.; LUTZ, Leonardo V. Sinalização ou atração floral? Uma abordagem química para a polinização. 2004.
- WASER, Nickolas M. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. *Pollination biology*, v. 1, p. 241-285, 1983.
- ZIMMERMANN, J. Uber die extrafloralen Nektarien der Angiosperm. *Bot. Centralb.*, v. 49, p. 99-196, 1932.