

DIANA RASQUINHA YAMAGUTI



**Estudos foliares em doze espécies de Orchidaceae  
(Subtribo Pleurothallidinae – Gêneros  
*Brachionidium* Lindl., *Echinosepala* Pridgeon &  
M.W. Chase, *Myoxanthus* Poepp. & Endl.,  
*Octomeria* R. Br., *Pleurothallopsis* Porto &  
Brade)**

Wellington Foster

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais

São Paulo

2008

DIANA RASQUINHA YAMAGUTI

**Estudos foliares em doze espécies de Orchidaceae  
(Subtribo Pleurothallidinae – Gêneros  
*Brachionidium* Lindl., *Echinosepala* Pridgeon &  
M.W. Chase, *Myoxanthus* Poepp. & Endl.,  
*Octomeria* R. Br., *Pleurothallopsis* Porto &  
Brade)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais

**ORIENTADORA: Dra. SOLANGE CRISTINA MAZZONI-VIVEIROS**

Ficha Catalográfica elaborada pela Seção de Biblioteca do Instituto de Botânica

Yamaguti, Diana Rasquinha  
Y19c Estudos foliares em doze espécies de Orchidaceae (Subtribo Pleurothallidinae –  
Gêneros *Brachionidium* Lindl., *Echinosepala* Pridgeon & M.W. Chase, *Myoxanthus*  
Poepp. & Endl., *Octomeria* R. Br., *Pleurothallopsis* Porto & Brade) / Diana Rasquinha  
Yamaguti -- São Paulo, 2008.  
076 p.il.15

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio  
Ambiente, 2008

Bibliografia.

1. Orchidaceae. 2. Taxonomia. 3. Anatomia. I. Título

CDU : 582.594.2

**Dedico esta tese a minha avó e meus pais  
que me ensinaram a viver e lutar por  
aquilo que se deseja.**

## Agradecimentos

À Dra. Solange Cristina Mazzoni-Viveiros, pela amizade e orientação, mas principalmente paciência durante a realização deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento e Pesquisa (CNPq), pela bolsa concedida.

Ao Instituto de Botânica, pela utilização de suas instalações e equipamentos.

Ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente do Instituto de Botânica, em especial à secretária Márcia, que sempre esteve disposta a ajudar.

À Seção do Orquidário do Estado, pela doação da maioria das plantas.

À Escola Superior de Agricultura Luiz de Queirós, pela doação do espécime de *Octomeria brevifolia*.

À Seção de Anatomia e Morfologia, que possibilitou a realização deste trabalho, cedendo material e equipamento, em especial a Maria Manoel que, sem sua ajuda diária no laboratório, a parte prática não teria sido tão bem realizada.

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (USP), pelo empréstimo do microscópio eletrônico de varredura, em especial ao técnico I rwandro Roberto Pires pelo auxílio.

Ao Dr. Fábio de Barros, pela co-orientação, auxílio nas bibliografias, coletas e nas dúvidas taxonômicas.

À Dra. Agnes Elisete Luchi, pelas trocas de idéias e sugestões do trabalho, assim como pelo apoio nos momentos difíceis tanto científicos como pessoal, muito obrigada.

À Dra. Edenise Segala Alves, pelas sugestões e idéias durante o trabalho.

À Dra. Maria Amélia V. Cruz-Barros, pela ajuda na preparação do material para microscopia eletônica de varredura.

À Dra. Catarina C. Nievola, pela colaboração nos estudos fisiológicos.

A Daniela, que me ajudou a fazer a titulação do ácido vacuolar.

Ao Dr. Wellington Foster, por ceder a imagem de *Octomeria tricolor*.

A Rubens Custódio da Mota, por ceder as imagens de *Brachionidium*.

Ao Johnny Hamamura e à Dra Sonia C. M. Dietrich, por me ajudarem no abstract.

A Sabrina Nacamura por me ensinar a mexer no Photoshop e Corel Draw, valeu Sapo.

Ao povo da Anatomia: Elisa, Cynthia, Andréa, Fernanda, Bárbara, Jéssica, Marcos, Aline, Thiago, Beleta, Mariana; do Herbário: Cintia e Vinícius, pela amizade, companhia, auxílio no laboratório, equipamentos, enfim por tudo, obrigada.

Ao povo da I MeL , principalmente a Dindin, Joelma, Miho, Miyuki Mário, Rê e Kendy e família Maeda, que sempre estiveram ao meu lado nas horas que precisava desabafar ou me distrair, e desde que decidi fazer o mestrado estiveram orando por mim. Adoro vocês todos.

Aos meus amigos virtuais e reais, Giacomo e Flávio, pelas horas a fio na internet, lendo eu reclamar, por me dar forças, pelas broncas por orar por mim e principalmente sem reclamar se estava sendo chata ou repetitiva (rs...).

A Adriana, Marcelo e Agnes, pelas caronas e companhia na hora do almoço.

A Elisa, que mesmo no mestrado não deixou de me orientar e conseguiu morar comigo esses dois anos, e a Késia e Carol, por tudo o que passamos juntas nestes últimos anos e todos os anos anteriores de amizade.

A Andréa, uma das primeiras pessoas que conheci quando entrei no Instituto e que me fez companhia no laboratório, no Habbib's e sempre esteve disposta a ajudar no que fosse possível.

Aos meus pais e irmão, por todo amor e carinho, por estarem ao meu lado em todos os momentos, mesmo à distância, por acreditarem ser possível a realização desse trabalho, pois sem eles com certeza não estaria hoje aqui. Amo muito vocês.

Acima de tudo agradeço a Deus, meu amigo e conselheiro, por me orientar e me proteger em todos os momentos da minha vida.

Enfim, agradeço a todos que ajudaram indiretamente ou diretamente na realização deste trabalho ou na minha vida durante esse tempo.

A todos vocês, Muito Obrigada!!!

## Resumo

O objetivo do presente trabalho foi caracterizar estruturalmente as folhas de espécies epífitas de duas seções do gênero *Octomeria* R. Br. (seções *Octomeria* e *Teretifoliae*) e dos gêneros próximos (*Brachionidium* Lindl., *Echinosepala* Pridgeon & Chase, *Myoxanthus* Poepp. & Endl. e *Pleurothallopsis* Porto & Brade), visando fornecer dados de cunho taxonômico e detectar possíveis adaptações anatômicas e fisiológicas ao hábito epifítico. Os dados foram obtidos através de técnicas histológicas usuais e de avaliação da acidez vacuolar.

A análise histológica demonstrou que é possível separar as espécies estudadas e que os dados obtidos nesta análise podem contribuir com aqueles referentes à morfologia externa das folhas na delimitação de táxons em diferentes níveis, como já sugere a literatura. Como caracteres de importância taxonômica, utilizados na chave de identificação apresentada, podem ser citados para *Brachionidium*, cutícula fina, tricoma glandular com duas a três células e parênquima homogêneo; para *Echinosepala*, uma única série de feixes vasculares na porção mediana foliar, feixe vascular da borda foliar com calota de fibras lignificadas nos dois pólos, cristais prismáticos, parênquima heterogêneo e tricoma papiloso; para *Pleurothallopsis*, uma única série de feixes vasculares na porção mediana e ausência de tricoma papiloso; para *Myoxanthus*, ráfides coralóides. O gênero *Octomeria* difere de *Brachionidium* por apresentar cutícula grossa e parênquima heterogêneo, de *Echinosepala* pela ausência dos cristais prismáticos, de *Pleurothallopsis* pela posição dos feixes vasculares no terço inferior do mesofilo e de *Myoxanthus* pela ausência de ráfides coralóides. Entre as espécies de *Octomeria*, destacam-se como características importantes para a separação das espécies: -presença de parênquima radiado; - o número de séries de feixes vasculares (uma a três); - a dimensão e a disposição dos feixes nas séries; - a presença de feixe vascular diferenciado na borda foliar; - os tipos de idioblastos presentes (ráfides de disposição paralela e/ou drusas). Nesse gênero foi possível separar as espécies estudadas da seção *Octomeria* daquelas da seção *Teretifoliae* pela ausência,

nas últimas, de uma nervura central bem delimitada, de feixe diferenciado na borda foliar e de células plicadas no mesofilo.

Com relação às características que conferem adaptação ao ambiente epifítico, foram descritas: - tricomas em depressões, semelhantes a escamas e que podem estar envolvidos na absorção de água e nutrientes; - cutícula espessa e ráfides coralóides nas células epidérmicas e subepidérmicas, que protegem a folha da intensa radiação solar; - estômatos restritos à face abaxial; - parênquima aquífero com idioblastos de paredes plicadas e feixes vasculares envoltos por fibras lignificadas e distribuídos no terço inferior da folha, que conferem reserva e/ou economia de água; - presença de camada subepidérmica com paredes espessadas (“hipoderme”), que pode proteger os tecidos mecanicamente e também do superaquecimento; - parênquima clorofiliano no terço inferior foliar, como estratégia para evitar aquecimento excessivo e conseqüentes alterações metabólicas ou estruturais.

A presença de parênquima radiado e de suculência, sugerindo a ocorrência, respectivamente, de metabolismos dos tipos C<sub>4</sub> ou CAM, foram analisadas anatomicamente e através da acidez vacuolar, em três espécies, reforçando a possibilidade de algumas espécies da família possuírem tecido Kranz e não confirmando a possibilidade da presença do tipo CAM. Novas análises, utilizando diferentes técnicas específicas, são necessárias para melhor caracterização dos metabolismos presentes na família.

## Abstract

The objective of this work was to characterize structurally the leaves of the epiphytic species of the two sections of genus *Octomeria* R. Br. (sections *Octomeria* and *Teretifoliae*) and the related genera (*Brachionidium* Lindl., *Echinosepala* Pridgeon & Chase, *Myoxanthus* Poepp. & Endl. and *Pleurothallopsis* Porto & Brade), to provide taxonomic data and to detect possible anatomical and physiological adjustments to epiphytic habit. The data were obtained through the usual histological techniques and through the vacuolar acidity evaluation.

The histological analysis demonstrated that it is possible to separate the studied species and the data can contribute with those referring to the external leaf morphology in delimitation of this taxa in different levels, as already suggests the literature. Data of taxonomic importance observed, that were used in the identification key, for *Brachionidium*, were fine cuticle, glandular trichome with two or three cells, and homogeneous parenchyma; for *Echinosepala*, one single serie of vascular bundles in the median portion of leaf, vascular bundle involved with calotte of lignified fibre in the two poles, crystals prismatic, heterogeneous parenchyma and papillae trichome; for *Pleurothallopsis*, one single serie of vascular bundles in the leaf median portion and absence of papillae trichome; for *Myoxanthus*, coralloid raphydes. The genus *Octomeria* differs from *Brachionidium* by the presence of thick cuticle and heterogeneous parenchyma, from *Echinosepala* by the absence of prismatic crystals, from *Pleurothallopsis* by the position of the vascular bundles in the lower third part of the mesophyll, and from *Myoxanthus* by the absence of coralloid raphydes. Within the species of *Octomeria* the important features to separate the species were presence of radiated parenchyma, the number of series (from one to three), the size and arrangement of the vascular bundle series, the presence of differentiated vascular bundle in the leaf edge, and types of idioblasts (parallel raphydes and / or druses). In this genera it was possible to separate the studied species of the section *Octomeria* of

those of the section *Teretifoliae* for the absence, in the last one, of a well delimited central vein, vascular bundle differentiated in the foliar edge and plicated walls in mesophyll cells.

The characteristics that confer environmental adaptation to the epiphyte were: - trichomes in depressions, similar to the scales which may be involved in the absorption of water and nutrients; - thick cuticle, and coralloid raphydes in the epidermal and subepidermal cells that protect the leaf from intense solar radiation; - stomata restricted to the abaxial surface, aquiferous parenchyma with plicated walls idioblasts and vascular bundles wrapped in lignified fibres and distributed in the lower third part of the leaf, that confer reserve and/or economy of water; - presence of subepidermal layer with thickened walls (“hypodermis”), that can protect mechanically the tissues from overheating - clorenchyma in the lower third part of leaf, as a strategy to avoid excessive heat and can possibly confer metabolic or structural changes.

The presence of radiated parenchyma and succulence, respectively suggest the occurrence of types of metabolisms C4 or CAM, were analyzed anatomically and by the vacuolar acidity in three species. The results enhance the possibility that some species of the family posses Kranz tissue and not confirm the possibility of the presence of CAM. New analyses using different and more specific techniques are needed to better characterize the types of metabolisms in the family.

# Índice

	Pág.
<b>Resumo</b>	
<b>Abstract</b>	
<b>1. Introdução</b> .....	01
1.1. A família Orchidaceae .....	01
1.2. Sistemática da família Orchidaceae e da subtribo Pleurothallidinae ....	02
1.3. Estudos anatômicos como subsídio à taxonomia .....	05
1.4. Adaptação das epífitas ao ambiente .....	07
<b>2. Objetivo</b> .....	11
<b>3. Material e métodos</b> .....	12
<b>4. Resultados e discussão</b> .....	15
<i>Brachionidium restrepioides</i> (Hoehne) Pabst	15
<i>Echinosepala aspasicensis</i> (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase	16
<i>Myoxanthus exasperatus</i> (Lindl.) Luer	17
<i>Myoxanthus lonchophyllus</i> (Barb. Rodr.) Luer	18
<i>Octomeria brevifolia</i> Cogn	20
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	21
<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	22
<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	23
<i>Octomeria juncifolia</i> Barb. Rodr.	24
<i>Octomeria linearifolia</i> Barb. Rodr.	25
<i>Octomeria tricolor</i> Rchb. f.	26
<i>Pleurothallopsis nemorosa</i> (Barb. Rodr.) Porto & Brade	27
Chave de identificação das espécies estudadas	36
<b>5. Figuras</b> .....	37
<b>6. Artigo:</b> “Acidez vacuolar e anatomia foliar em espécies epífitas da família Orchidaceae .....	51
<b>7. Discussão geral</b> .....	65
<b>8. Referências bibliográficas</b> .....	68

# 1. Introdução

## 1.1. A família Orchidaceae

A família Orchidaceae, uma das maiores famílias das Monocotiledôneas, pertence à Ordem Asparagales, e engloba aproximadamente 25.000 espécies, divididas em 850 gêneros e muitos híbridos (Judd *et al.* 1999, Chase *et al.* 2003). No Brasil ocorrem cerca de 200 gêneros e 2.500 espécies (Dressler 1993, Souza & Lorenzi 2005). As orquídeas distribuem-se por todos os continentes, com predomínio, nos trópicos, das espécies epífitas e, fora deles, das terrestres (Joly 1998, Barros 1990) e são encontradas desde o nível do mar até acima de 4.500 m de altitude (Ruschi 1997).

As orquídeas são plantas herbáceas perenes, terrestres, rupícolas ou epífitas, raramente saprófitas, com hábito simpodial ou monopodial (Dressler & Chase 1995, Ruschi 1997, Souza & Lorenzi 2005).

As espécies podem ser acaules com folhas reduzidas, apresentar caule subterrâneo ou, como na maioria, caule aéreo, constituído de uma porção paralela ao substrato (rizoma) e outra mais ou menos ereta (geralmente tratada por caule secundário), a qual pode apresentar-se espessada, formando um pseudobulbo, geralmente presente em espécies epífitas de hábito simpodial (Schultz 1968, Souza & Lorenzi 2005). Em Pleurothallidinae a parte ereta do caule não é espessada e tem recebido o nome de “ramicaule” (Stern & Pridgeon 1984) em contraposição ao termo “caule secundário”, de uso mais tradicional, mas tecnicamente incorreto. Embora o termo ramicaule seja, ele próprio, passível de críticas (ver Rasmussen 1985 e Soto-Arenas & Greenwood 1989), seu uso, quando aplicado aos membros da subtribo Pleurothallidinae, não chega a causar confusão, por isso foi adotado no presente estudo.

As formas epifíticas possuem raízes aéreas, geralmente esbranquiçadas, com epiderme pluriestratificada denominada velame, com função de captação de água (Gemtchújnicov 1976, Mauseth 1995, Souza & Lorenzi 2005).

As folhas das orquídeas são simples, de margem lisa, com ou sem distinção entre lâmina e bainha, com forma e consistência variáveis. Podem apresentar lâmina elíptica, ovóide ou linear, com disposição alterna, espiralada ou dística com uma ou mais folhas no ápice do caule (Schultz 1968, Souza & Lorenzi 2005).

Por serem altamente especializadas quanto aos polinizadores, as orquídeas estão entre as plantas mais especializadas do reino vegetal. As flores podem ser isoladas ou aparecerem em inflorescências, geralmente panículas, racemos ou espigas. São zigomorfas, normalmente ressupinadas, com ovário ínfero geralmente unilocular, com três sépalas e três pétalas, uma das quais é diferenciada em labelo; os órgãos reprodutivos são parcialmente coalescentes formando o ginostêmio ou coluna, normalmente com apenas uma antera fértil; os grãos de pólen quase sempre são agrupados em polínias; o fruto é do tipo cápsula e as sementes são diminutas (Dressler & Chase 1995, Ruschi 1997, Pinheiro *et al.* 2004, Souza & Lorenzi 2005).

## **1.2. Sistemática da família Orchidaceae e da subtribo Pleurothallidinae**

De acordo com o sistema de Pridgeon *et al.* (1999) a família Orchidaceae é subdividida em cinco subfamílias: Apostasioideae, Cyripedioideae, Vanilloideae, Orchidoideae e Epidendroideae. Epidendroideae é a maior das subfamílias, ocorrendo principalmente nos trópicos e subtropicais, mas também é encontrada em clima temperado até o Círculo Ártico sendo dividida em 16 tribos, dentre as quais a tribo Epidendreae. (Cribb & Chase 2005)

A tribo Epidendreae ocorre exclusivamente no Novo Mundo e está dividida em seis subtribos: Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Laeliinae, Ponerinae e Pleurothallidinae (van den Berg 2005). A subtribo Pleurothallidinae possui cerca de 4.100 espécies, distribuídas do Sul da Flórida até o Sul do Brasil e Argentina, incluindo espécies terrestres, rupícolas ou epífitas, com hábito simpodial, caules aéreos e sem pseudobulbo (Pridgeon *et al.* 2005). Estão presentes nesta subtribo os gêneros *Brachionidium*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Pleurothallis* “sensu lato” e *Pleurothallopsis*, entre outros (Gomes 2005). As espécies do gênero *Octomeria*, embora de

difícil cultivo, despertam interesse por parte de colecionadores, em especial espécies com flores de maiores dimensões, como *Octomeria crassifolia* Lindl., *O. grandiflora* var. *grandiflora* Lindl. e *O. juncifolia* Barb. Rodr. (Forster 2007).

Estudos filogenéticos têm sido realizados para ajudar a compreender a filogenia da subtribo como, por exemplo, o trabalho em que Neyland *et al.* (1995) que utilizaram as características anatômicas e morfológicas para analisar as relações filogenéticas da subtribo Pleurothallidinae e consideraram o gênero *Octomeria* próximo de *Pleurothallis*. Já Pridgeon *et al.* (2001) estudaram a filogenia desta subtribo com o auxílio de seqüências de DNA nuclear e de plastídio, usando os marcadores ITS, trnL-F e matK, e considerara, *Octomeria* e *Brachionidium* gêneros irmãos, e os gêneros *Pleurothallopsis*, *Myoxanthus* e *Echinosepala*, posicionados em outro clado, próximo ao clado *Octomeria-Brachionidium*, juntamente com os gêneros *Barbosella*, *Restrepiella*, *Restrepia* e *Dresslerella*.

O gênero *Brachionidium* Lindl. possui cerca de 65 espécies e está distribuído pelas Antilhas, Guatemala, Costa Rica, Venezuela, Guiana, Brasil e Bolívia (Pridgeon *et al.* 2005). De acordo com a filogenia da subtribo apresentada por Pridgeon & Chase (2001), *Brachionidium* é o gênero mais relacionado com *Octomeria*, e ambos formam um dos cladogramas basais, irmão de todas as demais Pleurothallidinae (exceto *Dilomilis* e *Neocogniauxia*, cuja inclusão na subtribo é discutível).

O gênero *Echinosepala* Pridgeon & Chase, anteriormente tratado como subgêneros *Silenia* Luer e *Satyria* Luer do gênero *Myoxanthus* Poepp. & Endl. (Luer, 1992), tem como espécie tipo *Pleurothallis aspasicensis* Rchb.f. [= *Echinosepala aspasicensis* (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase]. Pridgeon & Chase (2001), com base em dados de filogenia molecular, trataram esses subgêneros, em conjunto, como um gênero autônomo denominado *Echinella* Pridgeon & M.W. Chase. Posteriormente, Pridgeon & Chase (2002) propuseram o novo nome *Echinosepala* Pridgeon & Chase, ao perceber que *Echinella* Pridgeon & M.W. Chase é um homônimo posterior de *Echinella* Acharius (1810), um gênero de algas verdes. Pertencem a *Echinosepala*

nove espécies e o táxon caracteriza-se, entre os gêneros afins, por possuir inflorescência com uma única flor no ápice do ramicaule, flores carnosas, externamente pubescentes, ápice da pétala não cilíndrico e antera com ápice ciliado (Luer 1992).

O gênero *Myoxanthus* Poepp. & Endl. possui cerca de 40 espécies, distribuídas na América Central e América do Sul. São plantas de tamanhos variáveis, normalmente epífitas, com folhas eretas e ramicaules que geralmente crescem a partir de um curto rizoma coberto por bainhas ornamentadas por tricomas unicelulares. Possui flores solitárias ou reunidas em fascículos, com duas polínias, assim como o gênero *Echinosepala*, o ápice das pétalas é, em geral, cilíndrico e a antera tem ápice ciliado (Luer 1992, Pridgeon *et al.* 2005).

O gênero *Octomeria* R. Br. possui cerca de 150 espécies que ocorrem nas Américas Central e do Sul, com grande diversidade no Sul e no Sudeste do Brasil, onde os estados de maior ocorrência são Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais e Espírito Santo (Pridgeon 1992, Pridgeon *et al.* 2005). Abrange plantas com tamanhos variados, desde pequenas, com 5-6 mm como *O. pygmaea* C. Schweinf., até grandes, com 70-80 cm de altura como *O. grandiflora* var. *hirtzii* (Luer) W. Forst. (Forster 2007). O gênero possui oito polínias, o que lhe dá o nome, embora haja uma única espécie conhecida com seis polínias (*Octomeria splendida* Garay & Dunsterv.), e as flores são isoladas ou em fascículos e surgem sobre pedúnculos curtos, na base da folha (Pridgeon 1992, Miller *et al.* 1996, Forster 2007). Luer (1986), ao estudar a subdivisão infra-genérica, reconheceu como válidas as duas seções aceitas por Cogniaux (1896): seção *Octomeria sensu* Luer (tratada por Cogniaux 1896 como seção *Planifoliae* Barb. Rodr.), que possui folhas planas a conduplicadas, como as espécies *Octomeria diaphana* Lindl., *Octomeria crassifolia* Lindl., *Octomeria grandiflora* Lindl. e *Octomeria linearifolia* Barb. Rodr.; e seção *Teretifoliae* Barb. Rodr., que possui folhas cilíndricas a subcilíndricas, como as espécies *Octomeria juncifolia* Barb. Rodr. e *Octomeria brevifolia* Cogn. Segundo Forster (2007), o gênero *Octomeria* é monofilético, enquanto suas seções são polifiléticas. Seus resultados, porém, não permitiram esclarecer o posicionamento das espécies

de *Octomeria*, embora tenham deixado claro que o tipo de folha (cilíndrica, plana ou conduplicada) não deve ser mais utilizado na delimitação dos táxons infra-genéricos.

O gênero *Pleurothallopsis* Porto & Brade possui cerca de 16 espécies que ocorrem da Guatemala a Bolívia e Venezuela, com uma espécie alcançando o Sul do Brasil (Pridgeon *et al.* 2005). Suas espécies apresentam ramicaule rodeado por uma série de bainhas e flores solitárias, e, embora *Pleurothallopsis nemorosa* possua oito polínias, as demais espécies do gênero possuem apenas quatro (Luer 1986). Luer (1991) propôs tratar o gênero *Pleurothallopsis* como subgênero de *Octomeria*, mas, essa posição, foi refutada pela análise filogenética realizada por Pridgeon *et al.* (2001) e Pridgeon & Chase (2001) que indicou que os dois não estão diretamente relacionados, além de considerar *Octomeria* como um grupo irmão de *Brachionidium* formando um clado basal em Pleurothallidinae. Forster (2007), por sua vez, mostrou, por dados filogenéticos baseados no marcador ITS, a formação de três clados para *Atopoglossum*, *Brachionidium* e *Octomeria*, sem esclarecer a relação entre eles.

### **1.3. Estudos anatômicos como subsídios à Taxonomia**

O estudo da anatomia vegetal pode ser utilizado como subsídio para a taxonomia vegetal. Um exemplo disso pode ser visto no trabalho de Olatunji & Nengim (1980), que mostra como o espessamento da parede das células do mesofilo pode ser usado na taxonomia de Orchidaceae pois, aparentemente, varia dentro da família.

Pridgeon (1982) estudou a subtribo Pleurothallidinae e observou que características anatômicas como tricomas, estômatos, tipo do mesofilo e presença ou ausência de hipoderme, podem ser utilizados para diferenciar os gêneros da subtribo, sendo comum encontrar nas folhas tricomas glandulares em depressão, cutícula lisa, epiderme uniestratificada com células retangulares, quadradas, elípticas ou papilosas, idioblastos contendo ráfides coralóides ou drusas e mesofilo heterogêneo. Segundo o mesmo autor, o gênero *Brachionidium* pode ser diferenciado

anatomicamente dos demais da subtribo pelo mesofilo homogêneo, ausência de hipoderme e restrição dos tricomas glandulares na face adaxial nas folhas.

Pridgeon & Stern (1982) apontaram características anatômicas que permitem diferenciar *Myoxanthus* dos demais gêneros da subtribo, incluindo mesofilo heterogêneo, presença de idioblastos contendo ráfides, número de séries de feixes vasculares e número de fibras que envolvem o xilema. Segundo Ferreira *et al.* (1994), o gênero *Octomeria* pode ser caracterizado anatomicamente por possuir hipoderme, mesofilo com clara distinção entre parênquima aquíífero e clorênquima, tipo de distribuição dos feixes vasculares ao longo da folha, presença de idioblastos de paredes plicadas, idioblastos contendo ráfides e forma da cutícula.

Já Scatena & Nunes (1996) estudaram a anatomia de *Pleurothallis rupestris* Lindl. e *Pleurothallis teres* Lindl. e constataram que, devido à ausência de diferenças anatômicas entre as duas espécies, poder-se-ia sugerir que elas são, na verdade, uma única espécie.

No gênero *Cattleya*, pertencente à subfamília Epidendroideae, a presença ou ausência de estegmatas (corpos silicosos) de forma elipsóide nas células epidérmicas e a proporção de barras de espessamento das células paliçádicas podem ser utilizados como características distintivas entre as espécies (Zanenga-Godoy & Costa 2003).

Dentre os trabalhos que estudaram a anatomia das folhas de orquídeas pode ser destacado o de Yukawa *et al.* (1992), em que as características estomáticas, como a ontogenia dos estômatos, foram utilizadas na taxonomia do gênero *Dendrobium*, pertencente à subfamília Epidendroideae.

Pridgeon (1994) encontrou estrias na superfície da cutícula das folhas na subtribo *Caladeniinae* (subfamília Orchidoideae) característica, esta, que demonstrou ser importante para a taxonomia do grupo.

Oliveira-Pires *et al.* (2003) estudaram anatomicamente os gêneros *Prosthechea* e *Encyclia*, ambos pertencem à subfamília Epidendroideae, e consideraram que a ocorrência de

hipoderme e cristais prismáticos não é suficiente para separar os gêneros entre si, mas sim a presença de cristais de flavonóides em *Prosthechea*, não encontrados no gênero *Encyclia*.

#### **1.4. Adaptação das epífitas ao ambiente**

Plantas epífitas são componentes característicos de florestas tropicais úmidas (Gravendeel *et al.* 2004); crescem sobre troncos e ramos de outras plantas, sendo que algumas vezes uma simples árvore pode abrigar dezenas de espécies epífitas (Benzing 1990).

Dentre as espécies de epífitas encontradas em uma floresta, 70% pertencem à família Orchidaceae (Benzing 1990) e, dentro dessa família, são estimados cerca de 880 gêneros e 20.000 espécies epífitas (Arditti 1992). Outros grupos de monocotiledôneas, que inclui grande número de epífitas, estão nas famílias Araceae e Bromeliaceae. As eudicotiledôneas também têm seus representantes epifíticos, principalmente nas famílias Cactaceae, Gesneriaceae e Piperaceae, entre outras. No total são 84 famílias que contêm, pelo menos, um membro epifítico (Benzing 1990, APG 2003).

Segundo Gravendeel *et al.* (2004), a conquista do ambiente epifítico pelas plantas é dificultada pela baixa estabilidade do substrato, pois a fixação das mesmas à árvore ou outro tipo de suporte é complexa, bem como os suprimentos de nutrientes e água são limitados. Outro fator limitante é a luz, pois se a planta se fixa às árvores do sub-bosque recebe bem menos luz do que as que se fixam no dossel, deste modo as plantas apresentam metabolismos adaptativos de acordo com o local em que estão fixadas (Lüttge 1989).

As epífitas dependem de chuvas esporádicas para o suprimento hídrico em seu hábitat natural. Em períodos secos, portanto, estão sujeitas à dessecação eventual. Para sobreviverem a esse estresse, as plantas desenvolveram mecanismos para absorver e armazenar a água da chuva ou a água que escorre sobre a planta suporte, como folhas em forma de funil e escamas de absorção em bromélias (Arditti 1992, Larcher 2000), bem como folhas suculentas com parênquima aquífero em orquídeas (Abraham & Vatsala 1981).

Orquídeas e aráceas possuem raízes aéreas com velame para a captação de água, o qual atua tanto como uma esponja para absorver a água e armazená-la, quanto como um isolamento que impede a perda de água pelas raízes, nos períodos secos. Essas raízes possuem, ainda, a capacidade de penetrar e adaptar-se às pequenas reentrâncias das cascas das árvores fixando, assim, a planta ao forófito (Mauseth 1995, Larcher 2000, Pinheiro *et al.* 2004, Souza & Lorenzi 2005). Além disso, plantas dessas famílias possuem tecidos capazes de armazenar água em órgãos axiais, cormos, pecíolos ou folhas, como o parênquima aquífero (Larcher 2000).

Vários estudos anatômicos demonstraram que a estrutura dos órgãos vegetativos das orquídeas está intimamente associada às adaptações ao ambiente. Singh (1981) e Stancato *et al.* (1998), por exemplo, afirmaram que a distribuição dos estômatos na superfície foliar varia de acordo com o ambiente em que a planta cresce.

Bonates (1993) afirmou que características anatômicas, como as fibras que envolvem os tecidos de condução e células relacionadas com a armazenagem de água, auxiliam a planta a colonizar ambientes xéricos.

Ferreira *et al.* (1994) indicaram como adaptações ao epifitismo mecanismos de armazenamento de água, disposição abaxial dos feixes vasculares, presença de idioblastos com paredes plicadas e ráfides.

Oliveira & Sajo (1999) apontaram que características anatômicas foliares de nove espécies epífitas de Orchidaceae, como por exemplo, presença de hipoderme, células esclerificadas no mesofilo e posição dos estômatos, podem estar ligadas à economia de água, constituindo, portanto, adaptações ao ambiente em que ocorrem.

Zanenga-Godoy & Costa (2003), que estudaram a anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl., apontaram como características relacionadas à adaptação de plantas xeromórficas à economia de água: a ocorrência de estômatos na face abaxial, o tipo de deposição da cutícula, a presença de hipoderme, as células paliçádicas com barras de espessamento, a

posição dos feixes vasculares colaterais, acompanhados por bainha de fibras, cordões fibrosos e a presença de ráfides.

Outra adaptação presente em algumas orquidáceas e bromeliáceas é o metabolismo CAM que, associado com o mecanismo de fechamento dos estômatos durante o dia, diminui a perda de água pela transpiração, evitando o ressecamento (Arditti 1992, Larcher 2000).

São conhecidos três tipos de fixação do carbono –  $C_3$ ,  $C_4$  e CAM (metabolismo ácido das crassuláceas). As plantas do tipo  $C_3$  fixam o carbono através da ribulose-1,5-bifosfato (Rubisco), com cloroplasto granal em que os tilacóides são empilhados (Larcher 2000). Nestas plantas, secções transversais da folha mostram que os cloroplastos estão contidos principalmente nas células do mesofilo (Taiz & Zeiger 2004). As plantas do tipo  $C_4$  fixam o carbono através da fosfoenolpirúvico carboxilase (PEP-case) com cloroplasto granal no mesofilo e granal ou agranal em células do parênquima concentrado ao redor do feixe vascular. Estas plantas possuem, portanto, dois tipos distintos de células que contêm cloroplastos, as do mesofilo e as do parênquima denominado radiado, por se posicionarem ao redor dos feixes vasculares, cujo conjunto é conhecido por “anatomia Kranz” ou “síndrome de Kranz” (Larcher 2000, Taiz & Zeiger 2004). Por ocorrer, normalmente, em locais com alta intensidade de luz, as plantas  $C_4$  apresentam gasto energético maior do que as  $C_3$  e a PEP-case atua na regulação da abertura estomática evitando, assim, a perda excessiva de água pela transpiração (Taiz & Zeiger 2004). Já as plantas do tipo CAM fixam o carbono durante o dia pela Rubisco e, à noite, pela PEP-case, e possuem cloroplasto granal e células com vacúolos grandes (Larcher 2000).

O mecanismo CAM permite que as plantas fechem os estômatos, total ou parcialmente, durante o dia, evitando a perda de água pela transpiração, sem que haja prejuízo na captação do  $CO_2$  atmosférico necessário à fotossíntese. Dessa forma o mecanismo CAM constitui uma importante adaptação fisiológica das plantas que ocupam ambientes onde há carência temporária ou prolongada de água, como ocorre com as epífitas (Widholzer & Oliveira 1994).

Existem, ainda, plantas que podem não se encaixar perfeitamente em nenhum dos casos, como as plantas ditas  $C_3$ - $C_4$ , cujo metabolismo é intermediário entre estes, podendo possuir a anatomia Kranz, mas não a enzima PEP-case típica do metabolismo  $C_4$  (Pimentel 1998). Já as CAM podem ser CAM obrigatórias, ou seja, não mudam a sua fisiologia, ou CAM facultativas, que sob condições de estresse - como falta de água, alterações na salinidade, fotoperíodo ou temperatura - passam a utilizar o mecanismo do tipo  $C_3$ , em que o gasto de energia é menor (Pimentel 1998).

A anatomia Kranz tem sido encontrada em famílias como Cyperaceae, Poaceae e Asteraceae (Smith & Turner 1975, Estelita-Teixeira & Handro 1987, Silva & Alquini 2003, Alvares *et al.* 2005). Segundo Brown (1975), a origem do tecido Kranz, responsável pela fotossíntese  $C_4$  suplementar, pode se dar a partir do procâmbio ou do parênquima fundamental dando, assim, origem a variações tanto nas vias metabólicas como nas posições, homologias e associações do tecido Kranz. Esse mesmo autor ressalta que o tecido Kranz pode ser encontrado no caule e nas folhas, seja na bainha parenquimática, no mestoma (endoderme), no mesofilo periféricamente em folhas espessas ou até mesmo no interior das nervuras.

Em orquidáceas já foi comprovada, até o momento, a presença de metabolismos dos tipos  $C_3$  e CAM (Neales & Hew 1975, Arditti 1992, Silveira *et al.* 2005), não havendo qualquer citação para o metabolismo  $C_4$  ou ocorrência de tecido Kranz.

## 2. Objetivo

Uma vez que aspectos anatômicos dos órgãos vegetativos fornecem importantes informações para entender a Taxonomia e a Ecologia das espécies de Orchidaceae, o presente trabalho tem por objetivo a caracterização da anatomia foliar de espécies das duas seções do gênero *Octomeria* (seções *Octomeria* e *Teretifoliae*) e dos gêneros próximos *Brachionidium*, *Echinosepala*, *Pleurothallopsis* e *Myoxanthus*, visando fornecer dados que possam auxiliar na caracterização das referidas espécies e de seus gêneros, bem como detectar possíveis adaptações anatômicas às condições impostas pelo hábito epifítico, ou que possam sugerir metabolismos alternativos para a fixação de carbono nessas condições.

### 3. Material e métodos

O material utilizado foi obtido na Seção de Orquidário do Estado, do Instituto de Botânica de São Paulo (IBt), exceto *Octomeria brevifolia* Cogn. que foi coletada na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ), e todo ele identificado pelo Dr. Fábio de Barros.

Foram coletadas amostras de 33 espécimes pertencentes a 12 espécies da subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae), todas de hábito epifítico (tabela 1; figuras 1 - 12).

**Tabela 1:** Lista dos espécimes utilizados para a coleta de folhas.

<b>Espécie</b>	<b>Número de coleção</b>	<b>Hábito da folha</b>	<b>Dados de coleta</b>
<i>Brachionidium restrepioides</i> (Hoehne) Pabst	Sem número	Prostrada a subereta	R.C. Mota 2007
<i>Brachionidium restrepioides</i> (Hoehne) Pabst	Sem número	Prostrada a subereta	R.C. Mota 2007
<i>Brachionidium restrepioides</i> (Hoehne) Pabst	Sem número	Prostrada a subereta	R.C. Mota 2007
<i>Echinosepala aspasicensis</i> (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase	16306	Ereta	J.B.F. Silva. Serra da Neblina, Parima - Roraima.
<i>Echinosepala aspasicensis</i> (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase	16308	Ereta	J.B.F. Silva. Serra da Neblina, Parima - Roraima.
<i>Myoxanthus exasperatus</i> (Lindl.) Luer	771	Ereta	H.D. Bicalho 01/10/1961. Perto do ferry-boat, Cananéia - SP.
<i>Myoxanthus exasperatus</i> (Lindl.) Luer	8327	Ereta	Doação de Souza Grota em 24/04/1970
<i>Myoxanthus exasperatus</i> (Lindl.) Luer	16881	Ereta	Sem dados
<i>Myoxanthus lonchophyllus</i> (Barb.Rodr.) Luer	16988	Ereta	E.L.M. Catharino & W. Ribeiro 06/08/1998. Mata Porangaba -SP.
<i>Myoxanthus lonchophyllus</i> (Barb.Rodr.) Luer	16989	Ereta	E.L.M. Catharino & W. Ribeiro 06/08/1998. Mata Porangaba -SP.

<i>Myoxanthus lonchophyllus</i> (Barb.Rodr.) Luer	10563	Ereta	L.M. Barbosa, P. Brólio & G. Neto 20/07/1977. Porangaba – SP.
<i>Myoxanthus lonchophyllus</i> (Barb.Rodr.) Luer	10566	Ereta	L.M. Barbosa, P. Brólio & G. Neto 20/07/1977. Porangaba – SP.
<i>Myoxanthus lonchophyllus</i> (Barb.Rodr.) Luer	10670	Ereta	G. Neto 26/01/1977. Porangaba – SP
<i>Octomeria brevifolia</i> Cogn.	Esalq	Ereta	Dados não fornecidos
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	9244	Ereta	M. Bento & P. Brólio 07/08/1971. 18 km de Itajaí Mirim – BA
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	10619	Ereta	L.M. Barbosa 27-29/07/1977. Cananéia – SP
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	12843	Ereta	F. Barros. Ilha do Cardoso, Cananéia – SP.
<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	12571	Ereta	R.K. Grantsau. Sem localidade
<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	13192	Ereta	R.K. Grantsau. SP
<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	13193	Ereta	R.K. Grantsau. SP
<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	17351	Ereta	F. Pinheiro <i>et al.</i> 10/08/2000. Trilha da Mococa, Caraguatatuba - SP.
<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	5938	Ereta	P. Brólio 25/08/1966. Nova Friburgo – RJ
<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	12696	Ereta	E.L.M. Catharino 01/03/1990. Bertioga – SP
<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	16060	Ereta	F. Barros. Ilha do Cardoso, Cananéia – SP.
<i>Octomeria juncifolia</i> Barb.Rodr.	3213	Pendente	H.J. Targa 03/07/1967. Estrada Cunha-Parati – RJ
<i>Octomeria juncifolia</i> Barb.Rodr.	11797	Pendente	F. Manoel & P. Brólio 25-27/08/1980. São Sebastião – SP.
<i>Octomeria juncifolia</i> Barb.Rodr.	13637	Pendente	V.L. Gil, G. Neto & M.B. Silva 20- 21/09/1984. São Sebastião – SP.
<i>Octomeria linearifolia</i> Barb.Rodr.	12980	Pendente	R.M. Tinoco & G.M. Tinoco 21/07/1982. Estrada Mogi das Cruzes - Bertioga – SP.
<i>Octomeria linearifolia</i> Barb.Rodr.	15715	Pendente	F. Barros 06/09/1988. Ilha do Cardoso, Cananéia – SP.
<i>Octomeria linearifolia</i> Barb.Rodr.	17285	Pendente	Sem dados
<i>Octomeria tricolor</i> Rchb. f.	17305	Ereta	P. Fiaschi 07/03/2000. Núcleo Curucutú, São Paulo – SP
<i>Pleurothallopsis nemorosa</i> (Barb.Rodr.) Porto & Brade	17354	Ereta	F. Pinheiro <i>et al.</i> 10/08/2000. Trilha da Mococa, Caraguatatuba – SP
<i>Pleurothallopsis nemorosa</i> (Barb.Rodr.) Porto & Brade	14688	Ereta	J.B.F. Silva 03/1986. AM

Dentre essas espécies selecionadas, as folhas de *O. linearifolia* e *O. juncifolia* são pendentes e as das demais, eretas.

As plantas da coleção do Instituto de Botânica foram cultivadas em vaso de cerâmica com substrato de xaxim desfriado, ou em placas de xaxim, sob sombrite com 70% de sombreamento, permanecendo nessas condições há pelo menos sete anos. As plantas de *Octomeria brevifolia* e *Brachionidium restrepioides* não passaram por essas condições de aclimatação.

De cada planta foram retiradas três folhas adultas do antepenúltimo nó, nas quais foram realizadas secções transversais à mão, com auxílio de lâmina de barbear, de seu terço mediano. As secções foram diafanizadas com hipoclorito de sódio (5%), coradas com azul de astra (1% aquoso) e fucsina básica alcoólica (0,5%) (Kraus *et al.* 1998), posteriormente submetidas à série etanólica e montados entre lâmina e lamínula com resina Permout (Johansen 1940).

A epiderme foliar foi dissociada pelo método de Jeffrey (Johansen 1940), sendo a coloração e montagem de lâminas igual àquela usada nas secções transversais.

As lâminas foram observadas em microscópio fotônico e as fotomicrografias, com escala micrométrica, obtidas através de fotomicroscópio.

Para microscopia eletrônica de varredura (MEV) folhas do terceiro nó, foram herborizadas e desidratadas em estufa a 40 °C (figura 13). Porções da região mediana da folha foram fixadas com auxílio de fita adesiva dupla face em “stubs” e posteriormente metalizadas com ouro para a observação em microscópio eletrônico de varredura, marca Zeiss modelo DSM 940.

## 4. Resultados e discussão

### ***Brachionidium restrepioides* (Hoehne) Pabst** (figuras 1, 13A, 14 – 28; tabela 2)

Em *Brachionidium restrepioides* a folha é plana, membranácea, elíptica a oblonga (figura 1, 13A).

Em vista frontal, ao MEV, a epiderme apresenta cutícula com elevações delimitando suas células (figuras 14, 16, 17), elevações que formam um emaranhado nas depressões onde se encontram os tricomas (figura 16), além de cera epicuticular em partículas globosas distribuídas por toda a superfície (figuras 14, 16, 17); suas células são hexagonais, pentagonais ou quadradas na face adaxial (figuras 14, 15), hexagonais, pentagonais ou retangulares na face abaxial (figuras 16-20) e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco a seis células subsidiárias (figuras 17-20).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células arredondadas a levemente papilosas na superfície adaxial e arredondadas na abaxial (Figura 21), recoberta em sua totalidade por cutícula fina. A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no mesmo nível da epiderme ou levemente acima, possuem câmara subestomática que se prolonga até a primeira camada de células do mesofilo (figura 23). Tricomas capitados bi ou tricelulares, com uma ou duas células basais formando o pé e uma superior formando a cabeça, ocorrem em depressões de ambas as superfícies foliares (figuras 14-16, 22).

O mesofilo é do tipo homogêneo (figura 21), apresenta células braciformes junto aos estômatos (figura 23) e idioblastos, contendo ráfides de distribuição paralela<sup>1</sup>, estão distribuídos por toda sua extensão (figura 24, 25).

O feixe vascular é do tipo colateral, com calota de fibras lignificadas no pólo do floema nos feixes de maior calibre (figura 26, 27) e ausente no de feixes menor calibre (figura 28). Os feixes vasculares distribuem-se em uma única série na porção mediana da lâmina foliar (figura 21), alternando entre feixes de maior e menor calibre.

---

<sup>1</sup> Segundo descrição de Ferreira *et al.* (1994).

***Echinosepala aspasicensis* (Rchb. f) Pridgeon & M. W. Chase** (figuras 2, 13B, 29 – 41; tabela 2)

Em *Echinosepala aspasicensis* a folha é plana, ereta, crassamente coriácea, estreitamente ovada, com ápice agudo e base atenuada em pseudopecíolo (figuras 2, 13B).

Em vista frontal, ao MEV, a epiderme se apresenta coberta por cutícula que forma cordões ao longo da folha (figura 31), região periestomática elevada formando uma aréola ao redor das células estomáticas (figura 31), além de cera epicuticular em forma de partículas alongadas na superfície adaxial (figura 29) e globosas na superfície abaxial (figura 31); suas células são hexagonais, pentagonais ou quadradas na face adaxial (figura 30), hexagonais, pentagonais ou trapezoidais na face abaxial e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco a sete células subsidiárias (figuras 31, 32).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células retangulares na face adaxial (figura 33) e arredondadas na abaxial (figuras 34, 35), recoberta por cutícula espessa (figuras 33-35, 40). Entre a epiderme e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada (figuras 33). A folha é hipoestomática e os estômatos se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a terceira camada de células do mesofilo (figura 35). Tricomas papilosos unicelulares ocorrem em depressões em ambas as superfícies foliares (figura 34).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquífero composto por células arredondadas, grandes e plicadas (figura 33), e o parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 37). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre, enquanto o parcialmente radiado pode estar presente nos de menor calibre. Células braciformes estão presentes junto aos estômatos (figura 35) e idioblastos, contendo cristais prismáticos ou drusas, estão distribuídos por todo o mesofilo (figura 41).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe nos de maior calibre (figura 36), e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema, tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figura 38). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 39) e outro ocorre na borda da folha, com calotas de fibras lignificadas nos pólos do xilema e do floema (figura 40). Os feixes vasculares se distribuem em uma única série na porção mediana da lâmina foliar, alternando entre feixes de maior e menor calibre (figura 37).

### ***Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer** (figuras 3, 13C, 42 – 57; tabela 2)

Em *Myoxanthus exasperatus* a folha é plana, ereta, crassamente coriácea, estreitamente elíptica, séssil, com ápice subagudo e base atenuada, conduplicada (figuras 3, 13C).

Em vista frontal, ao MEV, epiderme é coberta por cutícula lisa com partículas de cera epicuticular de globosas a alongadas e região periestomática elevada em forma de losango ao redor das células estomáticas (figuras 42, 44-45); suas células são hexagonais, pentagonais e triangulares na face adaxial (figura 43), hexagonais, pentagonais ou trapezoidais na face abaxial e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco a seis células subsidiárias (figuras 45 - 47).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células retangulares contendo ráfides coralóides<sup>2</sup> (figura 57), recoberta, em toda a sua extensão, por cutícula espessa em ambas as superfícies (figuras 48-50). Entre a epiderme e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada (figuras 51, 54, 55). A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a terceira camada de células do mesofilo (figura 50). Tricomas papilosos unicelulares ocorrem em depressões em ambas as superfícies foliares (figuras 42, 44, 46, 49).

---

<sup>2</sup> Segundo descrição de Pridgeon (1982).

O mesofilo é do tipo heterogêneo (figura 51), apresenta parênquima aquífero, composto por células retangulares grandes e plicadas, e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figuras 50-51). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre, enquanto o parcialmente radiado pode estar presente nos de menor calibre (figuras 52-55). Células braciiformes estão presentes junto aos estômatos (figura 50) idioblastos, contendo ráfides coralóides e ráfides de distribuição paralela, estão distribuídos no parênquima lacunoso (figura 57), ou drusas somente no parênquima paliçádico (figura 56).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe nos de maior calibre (figuras 52, 54) e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema, tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figura 53). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 54), e outro ocorre na borda da folha, envolvido em sua totalidade por fibras fortemente lignificadas (figura 55). Os feixes vasculares se distribuem em duas séries, no terço inferior da lâmina foliar, uma série mais interna contendo feixes intercalados de maior e de menor calibre e outra mais externa contendo somente feixes de menor calibre (Figura 51).

***Myoxanthus lonchophyllus* (Barb. Rodr.) Luer** (figuras 4, 13D, 58 – 72; tabela 2)

Em *Myoxanthus lonchophyllus* a folha é plana, ereta, crassamente coriácea, estreitamente elíptico-ovada, com ápice agudo e base atenuada em pseudopecíolo (figuras 4, 13D).

Em vista frontal, ao MEV, a epiderme apresenta cutícula com cera epicuticular em forma de partículas globosas a irregulares, sem formação de cutícula periestomática diferenciada (figuras 58, 60); suas células são hexagonais, pentagonais ou retangulares (figuras 59, 61) e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico, com cinco ou seis células subsidiárias (figuras 60-61).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células retangulares na face adaxial (figura 62) e arredondadas na face abaxial (figura 63), com ráfides coralóides (figura 70), sendo recoberta por cutícula espessa e ornamentada com estrias em ambas as faces (figura 62-63, 69-70). Entre a epiderme adaxial e o mesofilo há uma a duas camadas subepidérmicas diferenciadas (figuras 62). A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a terceira camada de células do mesofilo (figura 63).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquífero, composto por células retangulares grandes e plicadas, e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 64). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre enquanto o parcialmente radiado pode estar presente nos de menor calibre (figuras 65, 66, 68). Células braciiformes estão presentes junto aos estômatos (figura 63) e idioblastos ocorrem por todo o parênquima podendo conter ráfides coralóides, especialmente nas células epidérmicas e subepidérmicas adaxiais, ou ráfides de distribuição paralela (figuras 70, 71). Somente o parênquima aquífero apresenta idioblastos contendo drusas (figura 72).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem o feixe vascular de maior calibre (figuras 65, 66) e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema, tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figura 67). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 68) e outro ocorre na borda da folha, envolvido em sua totalidade por fibras fortemente lignificadas (figura 69). Os feixes vasculares se distribuem em duas séries no terço inferior da lâmina foliar, uma série mais interna contendo feixes intercalados de maior e de menor calibre e outra mais externa contendo somente feixes de maior calibre (figura 64).

***Octomeria brevifolia* Cogn.** (figuras 5, 13E, 73 – 80; tabela 2)

Em *Octomeria brevifolia* a folha é sub-cilíndrica, carnosa, séssil, ápice acuminato, e base atenuada, sulcada (figuras 5, 13E).

Em vista frontal a epiderme possui células quadradas, retangulares ou trapezoidais (figura 73) e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco células subsidiárias (figuras 74-75).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células arredondadas a papilosas (figuras 76, 77, 79-80), com espessamento mais acentuado nas paredes anticlinais e periclinais internas, e recoberta por cutícula espessa em ambas as faces (figuras 76, 77, 79-80). Entre a epiderme adaxial e o mesofilo há uma camada subepidérmica com espessamento acentuado nas paredes anticlinais (figura 76). A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática até a primeira camada de células do mesofilo (figuras 78, 80).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresentando parênquima aquífero composto por células retangulares grandes e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 77). Não foi observada a presença de células braciiformes, idioblastos ou parênquima radiado.

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figura 79), e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figuras 79, 80). Os feixes vasculares se distribuem em uma única série no terço inferior da lâmina foliar, alternando entre feixes de maior e menor calibre (figura 77).

***Octomeria crassifolia* Lindl.** (figuras 6, 13F, 81 – 91; tabela 2)

Em *Octomeria crassifolia* Lindl. a folha é plana, ereta, coriácea a carnosamente espessada, fortemente conduplicada, elíptica a elíptico-oblonga, séssil, com ápice agudo ou emarginado, base cuneada, e nervura mediana sulcada (figuras 6, 13F).

Em vista frontal a epiderme possui células hexagonais ou pentagonais (figura 81) e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco ou seis células subsidiárias (figura 82).

Em secção transversal a epiderme é uniestratificada, com células retangulares na face adaxial (figura 83) e arredondadas a papilosas na face abaxial (figura 84), recoberta por cutícula espessa em ambas as faces (figuras 83-86, 90). Entre a epiderme e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada (figuras 83, 84, 86) com espessamento acentuado nas paredes anticlinais e periclinais (figuras 83, 84). A folha é hipostomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a segunda camada de células do mesofilo (figura 85).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquífero, composto por células arredondadas grandes e plicadas (figura 83), e o parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 86). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre enquanto o parcialmente radiado pode estar presente nos de menor calibre (figuras 87-90). Células braciformes estão presentes junto aos estômatos (figura 85) e idioblastos contendo ráfides de distribuição paralela estão distribuídos por todo o mesofilo (figura 91).

O feixe vascular é do tipo colateral em todas as espécies, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figura 89), e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema, tanto nos feixes de maior, como nos de menor calibre (figuras 87-88). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 89) e outro ocorre na borda da folha, envolvido praticamente em sua totalidade (exceto na região do xilema) por fibras fortemente lignificadas (figura 90). Os feixes vasculares se distribuem em duas séries no terço

inferior da lâmina foliar, a primeira série formada por feixes de menor calibre e a segunda, mais próxima à epiderme abaxial, por feixes intercalados de maior e de menor calibre (figura 86).

***Octomeria diaphana Lindl.*** (figuras 7, 13G, 92 – 103; tabela 2)

Em *Octomeria diaphana* a folha é plana, ereta a levemente encurvada e horizontal, coriácea, lanceolada a oval-lanceolada, peciolada, com ápice emarginado-apiculado, nervura mediana sulcada na face adaxial e canaliculada na face abaxial, prolongando-se em apículo no ápice, e base atenuada em um pecíolo torcido (figuras 7, 13G).

Em vista frontal a epiderme possui células hexagonais, quadradas ou pentagonais na face adaxial (figura 92) e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco células subsidiárias (figura 93, 94).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células retangulares, recoberta por cutícula espessa (figuras 95-97, 102). Entre a epiderme adaxial e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada (figuras 95, 97, 98). A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a segunda camada de células do mesofilo (figura 96).

O mesofilo é do tipo heterogêneo (figura 98), apresenta parênquima aquífero, composto por células retangulares grandes e plicadas (figura 97), e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 98). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre enquanto o parcialmente radiado pode estar presente ao redor dos feixes de menor calibre (figuras 99-102). Idioblastos contendo ráfides de distribuição paralela estão distribuídos por toda a lâmina foliar (figura 103).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figura 101) e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figura 99-100). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figuras 98, 101) e outro ocorre na borda da folha

envolvido, praticamente em sua totalidade (exceto na região do xilema) por fibras fortemente lignificadas (figura 102). Os feixes vasculares se distribuem em uma única série no terço inferior da lâmina foliar, alternando entre feixes de maior e de menor calibre (figura 98).

***Octomeria grandiflora* Lindl.** (figuras 8, 13H, 104 – 116; tabela 2)

Em *Octomeria grandiflora* a folha é plana, ereta a inclinada, comumente matizada em ambas as faces com tons arroxeados, coriácea a carnosamente espessada, elíptica, elíptico-oblonga, elíptico-lanceolada ou linear, peciolada, com ápice emarginado-apiculado, nervura mediana sulcada na face adaxial e canaliculada na face abaxial, prolongando-se em apículo no ápice, e base atenuada (figuras 8, 13H).

Em vista frontal a epiderme possui células hexagonais, pentagonais retangulares ou trapezoidais na face adaxial (figura 104), pentagonais, quadradas ou retangulares na face abaxial e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco a seis células subsidiárias (figuras 105-107).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células quadradas ou retangulares na face adaxial (figura 108), arredondadas a papilosas na abaxial (figura 109, 113-114), com espessamento mais acentuado nas paredes anticlinais e periclinais internas (figuras 108, 111), e recoberta por cutícula espessa em ambas as faces (figuras 108-109, 113). Entre a epiderme adaxial e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada, com paredes mais espessadas (figuras 108, 111). A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a segunda camada de células do mesofilo (figura 109).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquífero, composto por células retangulares grandes e plicadas (figura 108) e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 111). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre, enquanto o parcialmente radiado pode estar presente ao redor dos feixes de

menor calibre (figuras 110-114). Células braciiformes estão presentes junto aos estômatos (figura 109) e idioblastos contendo ráfides de distribuição paralela ocorrem por toda a lâmina foliar (figura 116). No parênquima aquíífero, próximo aos feixes vasculares, ocorrem idioblastos contendo drusas (figura 115).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figuras 110, 112, 114), e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figura 112-113). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 114) e outro ocorre na borda da folha, envolvido, praticamente em sua totalidade (exceto na região do xilema) por fibras fortemente lignificadas (figura 113). Os feixes vasculares se distribuem em uma única série no terço inferior da lâmina foliar, alternando entre feixes de maior e de menor calibre (figura 111).

### ***Octomeria juncifolia* Barb. Rodr.** (figuras 9, 13I, 117 – 128; tabela 2)

Em *Octomeria juncifolia* a folha é sub-cilíndrica, canaliculada, fortemente carnosa (figuras 9, 13I).

Em vista frontal a epiderme possui células pentagonais ou retangulares na face adaxial (figura 117), hexagonais, pentagonais ou quadradas na face abaxial, e os estômatos são do tipo tetracítico ou policítico com cinco células subsidiárias (figuras 118-120).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células quadradas ou retangulares na face adaxial (figura 121), com células papilosas na abaxial (figuras 122, 124), com espessamento mais acentuado na parede periclinal externa (figuras 121, 122), e recoberta por cutícula espessa em ambas as faces (figuras, 121-124). Entre a epiderme e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada com paredes anticlinais e periclinais espessas (figura 121). A folha é hipostomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a segunda camada de células do mesofilo (figura 122).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquífero, composto por células arredondadas grandes, e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 123). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre, enquanto o parcialmente radiado pode estar presente nos de menor calibre. Células braciformes estão presentes junto aos estômatos (figura 122) e idioblastos contendo ráfides de distribuição paralela estão distribuídos por toda a lâmina foliar (figura 127). No parênquima aquífero próximo aos feixes vasculares ocorrem idioblastos contendo drusas (figura 128).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figura 123-125) e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figuras 124, 126). Os feixes vasculares se distribuem em três séries no terço inferior da lâmina foliar, sendo a série mais interna e a externa formadas por feixes de menor calibre, enquanto a série intermediária por feixes de maior calibre (figura 123).

***Octomeria linearifolia* Barb. Rodr.** (figuras 10, 13J, 129 – 138; tabela 2)

Em *Octomeria linearifolia* a folha é ereta, tenuemente conduplicada, subcoriácea, linear, séssil, com ápice agudo a acuminado, nervura mediana sulcada na face adaxial e canaliculada na face abaxial, e base aguda (figuras 10, 13J).

Em vista frontal a epiderme possui células hexagonais, pentagonais ou quadradas na face adaxial (figura 129), pentagonais, quadradas, retangulares ou trapezoidais na face abaxial, e os estômatos são do tipo tetracítico (figura 130).

Em secção transversal a epiderme se apresenta uniestratificada, com células retangulares na face adaxial (figura 131) e arredondadas a levemente papilosas na face abaxial (figuras 134-136), recoberta por cutícula espessa em ambas as faces (figuras 131, 134, 136-137). Entre a epiderme adaxial e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada (figuras 131, 133). A

folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática até a primeira camada de células do mesofilo (figura 132).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquífero, composto por células arredondadas grandes e plicadas (figura 131), e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 133). Idioblastos contendo ráfides de distribuição paralela estão distribuídos por toda a lâmina foliar (figura 138). Não foram observados células braciiformes e parênquima radiado.

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figuras 133, 136), e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figuras 133-135, 137). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 136) e outro ocorre na borda da folha envolvido, praticamente em sua totalidade (exceto na região do xilema) por fibras fortemente lignificadas (figura 137). Os feixes vasculares se distribuem em uma única série no terço inferior da lâmina foliar, alternando entre feixes de maior e de menor calibres (figura 133).

### ***Octomeria tricolor* Rchb. f.** (figuras 11, 13K, 139 – 148; Tabela 2)

Em *Octomeria tricolor* a folha é plana, ereta a ligeiramente inclinada, às vezes matizada de púrpura-avermelhado em ambas as faces, coriácea, estreitamente elíptica a elíptico-lanceolada, peciolada, com ápice emarginado-apiculado, nervura mediana ligeiramente sulcada na face adaxial e fortemente canaliculada na face abaxial, prolongando-se em apículo no ápice, base atenuada, e pecíolo torcido (figuras 11, 13K).

Em vista frontal a epiderme possui células hexagonais, pentagonais ou retangulares (figura 139-141) e os estômatos são do tipo tetracítico ou raramente, policítico com cinco células subsidiárias (figuras 140 - 141).

Em secção transversal a epiderme é uniestratificada, com células retangulares a quadrangulares (figura 142-144), recoberta por cutícula espessa em ambas as faces (figuras 143-

144, 147-148). Entre a epiderme adaxial e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada (figuras 142, 143). A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a segunda camada de células do mesofilo (figura 144).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquíífero, composto por células retangulares grandes e plicadas (figuras 142-143), e parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas menores (figura 142, 146). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre enquanto o parcialmente radiado pode estar presente ao redor dos feixes de menor calibre (figuras 145-148). Células braciformes estão presentes junto aos estômatos (figura 144).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figuras 142, 145, 147), e fibras fortemente lignificadas formando calota no pólo do floema, tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figura 146). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 147) e outro ocorre na borda da folha envolvido em sua totalidade por fibras fortemente lignificadas (figura 148). Os feixes vasculares se distribuem em uma única série na região mediana da lâmina foliar, alternando entre feixes de maior e menor calibre (figura 142).

***Pleurothallopsis nemorosa* (Barb. Rodr.) Porto & Brade** (figuras 12, 13L, 149 – 163; tabela 2)

Em *Pleurothallopsis nemorosa* a folha é plana, ereta, rígida e nervura mediana bem definida (figuras 12, 13L).

Em vista frontal ao MEV a epiderme apresenta cutícula lisa com cera epicuticular em partículas de globosas a alongadas (figuras 149, 151); as células são hexagonais, pentagonais ou retangulares na face adaxial (figura 150), hexagonais, pentagonais, quadradas ou retangulares na face abaxial, e os estômatos podem possuir de três a seis células subsidiárias (figuras 152- 155).

Em secção transversal a epiderme é uniestratificada, formada por células retangulares ou quadradas (figuras 156-158, 163), com espessamento mais acentuado nas paredes anticlinais e periclinais internas (figura 156); recoberta por cutícula espessa em ambas a faces (figuras 156-157). Entre a epiderme adaxial e o mesofilo há uma camada subepidérmica diferenciada (figuras 156, 158). A folha é hipoestomática e os estômatos, que se encontram no nível da epiderme, possuem câmara subestomática que se prolonga até a segunda camada do mesofilo (figura 157).

O mesofilo é do tipo heterogêneo, apresenta parênquima aquíífero composto por células grandes e plicadas (figuras 156, 158) e parênquima clorofiliano, formado por células menores (figura 158). O parênquima radiado ocorre ao redor dos feixes vasculares de maior calibre enquanto o parcialmente radiado pode estar presente ao redor dos feixes de menor calibre (figuras 156-163). Células braciiformes estão presentes junto aos estômatos (figura 157).

O feixe vascular é do tipo colateral, apresentando fibras lignificadas, que envolvem todo o feixe de maior calibre (figuras 159, 160) e fibras fortemente lignificadas que formam uma calota no pólo do floema tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre (figura 161). Um único feixe vascular delimita a nervura central (figura 162) e outro ocorre na borda da folha envolvido em sua totalidade por fibras fortemente lignificadas (figura 163). Os feixes vasculares distribuem-se em uma única série na porção mediana da lâmina foliar, alternando entre feixes de maior e menor calibre (figura 158).



Espécie	Mesofilo	Idioblastos	Feixes vasculares
	<p>Heterogêneo Homogêneo Células bractiformes Camada subepidérmica diferenciada em ambas as faces Camada subepidérmica diferenciada na face adaxial Parênquima aquífero Parênquima radiado</p>	<p>Células plicadas Cristais prismáticos Drusas Ráfides de distribuição paralela Ráfides coralóides</p>	<p>Distribuídos em uma série, com alternância de feixes dos dois calibres Distribuídos em duas séries, 1ª série com alternância de feixes dos dois calibres, 2ª série com feixes de menor calibre Distribuídos em duas séries, 1ª série com feixes de menor calibre, 2ª série com alternância de feixes dos dois calibres Distribuídos em três séries, a intermediária com feixes de maior calibre e as demais com alternância dos dois calibres Região mediana do mesofilo Terço inferior do mesofilo Nervura central delimitada Feixe borda foliar com calota de fibra nos dois pólos Feixe borda foliar envolvido totalmente por fibras lignificadas Feixe borda foliar envolvido por fibras lignificadas exceto no pólo do xilemas</p>
<i>Brachionidium</i>			
<i>B. restrepioides</i>	■	■	■
<i>Echinosepala</i>			
<i>E. aspascensis</i>	■	■	■
<i>Myoxanthus</i>			
<i>M. exasperatus</i>	■	■	■
<i>M. lonchophyllus</i>	■	■	■
<i>Octomeria</i>			
<i>O. brevifolia</i>	■	■	■
<i>O. crassifolia</i>	■	■	■
<i>O. diaphana</i>	■	■	■
<i>O. grandiflora</i>	■	■	■
<i>O. juncifolia</i>	■	■	■
<i>O. linearifolia</i>	■	■	■
<i>O. tricolor</i>	■	■	■
<i>Pleurothallopsis</i>			
<i>P. nemorosa</i>	■	■	■

A forma da folha, sub-cilíndrica em *Octomeria juncifolia* e *O. brevifolia* e plana a conduplicada nas demais espécies, foi característica usada por Cogniaux (1896) para dividir o gênero em duas seções: seção *Octomeria* com folhas planas e conduplicadas e seção *Teretifoliae* com folhas cilíndricas a sub-cilíndricas.

Nas espécies estudadas de *Octomeria* pode-se constatar que as seções foliares se apresentam lineares em *O. crassifolia*, *O. diaphana*, *O. grandiflora* e *O. tricolor*, confirmando sua morfologia plana, e sub-cilíndrica em forma de V mais fechado na superfície adaxial (*O. brevifolia* e *O. juncifolia*) ou mais aberto (*O. linearifolia*), dado que discorda da morfológica já que *O. linearifolia* está inserida na seção *Octomeria* de folhas planas a conduplicadas.

Em vista frontal a epiderme apresentou células, na maioria dos casos, de forma hexagonal, pentagonal, retangular e quadrada, característica comum na família segundo Baruah (1998) e Stern & Carlsward (2006).

Os estômatos encontrados são, na sua maioria, dos tipos tetracítico ou policítico com cinco ou seis células subsidiárias, podendo ser encontrado estômatos com três ou sete células subsidiárias. Tais resultados confirmam aqueles encontrados por Stern & Judd (2002) e por Silva & Milaneze-Gutierre (2004), que consideram ser comum encontrar em orquídeas mais de uma forma de estômato na mesma folha. Todas as espécies são hipoestomáticas, diferentemente de espécies da tribo Cymbidieae em que as folhas podem ser anfiestomáticas (Stern & Judd, 2002). Zanenga-Godoy & Costa (2003) apontam que a presença de estômatos na face abaxial estaria relacionado à economia de água, portanto uma adaptação ao hábito epifítico. Os estômatos possuem câmara subestomática que pode se prolongar desde a primeira até a terceira camada de células do mesofilo. Ao MEV os estômatos de *E. aspasicensis* e *M. exasperatus*, diferentemente das demais espécies avaliadas, apresentaram a cutícula periestomática elevada, formando uma proteção ao redor da abertura estomática que pode estar contribuindo para a redução de perda de água pela transpiração.

Em ambas as faces foliares ocorrem depressões com tricomas glandulares em *B. restrepioides* e com tricomas papilosos em *E. aspicensis* e em *M. exasperatus*. Segundo Pridgeon (1981), tricomas em depressão podem ter a função de absorção de água e nutrientes, semelhante às escamas de bromélias. Pridgeon (1982) encontrou o mesmo tipo de tricoma, estudando a subtribo Pleurothallidinae mas, segundo ele, no gênero *Brachionidium* estes tricomas estariam restritos à face adaxial, diferentemente do encontrado na espécie analisada neste trabalho. Já no gênero *Myoxanthus* Pridgeon & Stern (1982) citam esses tipos de tricomas como raros ou ausentes.

Em todas as espécies a epiderme é uniestratificada. Em *O. brevifolia*, *O. crassifolia*, *O. grandiflora*, *O. juncifolia* e *O. tricolor* as células epidérmicas são papilosas na face abaxial, sendo que em *O. brevifolia* estas células também ocorrem na face adaxial, enquanto nas demais espécies possuem forma quadrangular, retangular ou arredondada. As mesmas formas foram observadas para a subtribo por Pridgeon (1982) e Pridgeon & Stern (1982).

Uma cutícula espessa reveste ambas as faces em todas os táxons, exceto em *B. restrepioides* que possui cutícula fina. Cutícula espessa foi encontrada em vários trabalhos, como o de Khasim & Rao (1990), que encontraram, em espécies da subfamília Epidendroideae, cutícula contínua na face adaxial e descontínua na face abaxial. Withner *et al.* (1974) apontam que a cutícula espessa está relacionada à exposição ao sol, ou seja, quanto mais exposta ao sol estiver a planta, mais espessa será a cutícula. Em *E. aspicensis* e *M. lonchophyllus* a cutícula apresenta estrias, como já observado por Pridgeon (1994) em espécies da subtribo Caladeniinae (Orchidaceae); que considerou essa característica com cunho taxonômico.

O mesofilo é do tipo heterogêneo em todas as espécies estudadas, exceto em *B. restrepioides*. Segundo Widholzer & Oliveira (1994), a epífita *Sophronitis coccinea* (Lindl.) Rchb. f. (subtribo Laeliinae) também apresenta parênquima heterogêneo, enquanto Stern (1997), estudando espécies terrícolas da subtribo Orchidinae, encontrou parênquima tendendo a homogêneo. O mesofilo na sua maioria é composto de parênquima aquífero com células

retangulares ou arredondadas grandes e parênquima clorofiliano formado por células arredondadas menores. Segundo Ferreira *et al.* (1994) a presença de parênquima aquífero confere à planta uma adaptação ao ambiente em que ocorre, servindo como reserva de água.

Parênquima radiado ou parcialmente radiado ocorre envolvendo os feixes vasculares, podendo indicar metabolismo do tipo C<sub>4</sub>, tipo de metabolismo que não foi descrito até o momento para a família Orchidaceae, segundo Arditti (1992).

Células braciiformes próximas aos estômatos, como as encontradas no presente trabalho em praticamente todas as espécies, exceto *O. brevifolia* e *O. linearifolia*, também foram observadas por Carlswald *et al.* (2006) em 142 espécies da tribo Vandeeae onde se mostraram importantes na identificação das mesmas.

Idioblastos com paredes plicadas e com ráfides foram detectados na maioria das espécies, conforme tabela 2, características consideradas adaptativas ao hábito epifítico segundo Ferreira *et al.* (1994) e Zanenga-Godoy & Costa (2003).

Cristais de ráfides coralóides ocorrem nas células epidérmicas de *M. exasperatus* e *M. lonchophyllus*. Essa mesma característica foi descrita para outras espécies do mesmo gênero por Pridgeon & Stern (1982).

Na maioria das espécies estudadas no presente trabalho foram observados idioblastos contendo ráfides de disposição paralela, exceto em *E. aspasicensis*, *O. brevifolia*, *O. tricolor* e *P. nemorosa* sendo que nas três últimas não foi observado nenhum idioblasto contendo cristais. Em *M. exasperatus* e *M. lonchophyllus* ocorrem ráfides coralóides, enquanto em *O. grandiflora*, *O. juncifolia*, *M. exasperatus* e *E. aspasicensis* ocorrem também drusas. Somente em *E. aspasicensis* foi observada a presença de cristais prismáticos. Segundo Mauseth (1995), os cristais têm a função de tornar a planta menos palatável a prováveis herbívoros; já Bonates (1993) aponta que a presença de cristais pode estar relacionada com à osmoregulação e, assim, com as condições ambientais.

Em algumas espécies de monocotiledôneas o tecido vascular em conjunto com periciclo, endoderme (mestoma) e bainha parenquimática recebe a denominação de “unidade vascular” (Menezes *et al.* 2006, Prata *et al.* 2007). Nas espécies estudadas, embora seja possível constatar a presença desses tecidos em muitas das nervuras, optou-se por utilizar a terminologia “feixes vasculares”.

O feixe vascular é do tipo colateral em todas as espécies estudadas, com fibras lignificadas que envolvem todo o feixe de maior calibre e fibras fortemente lignificadas formando calota no pólo do floema, tanto nos feixes de maior como nos de menor calibre, com calota de fibras lignificadas no pólo do floema. Essas características estão de acordo com as descritas para a família (Stern & Morris 1992, Morris *et al.* 1996, Stern & Judd 2002, Oliveira-Pires *et al.* 2003). Bonates (1993) apontou esse conjunto de características como adaptativo ao ambiente epifítico. Já Stern & Carlswald (2006) observaram, na maioria das espécies da subtribo Oncidiinae, que no feixe de menor calibre a calota de fibra ocorre somente no pólo do xilema, diferentemente do observado nas espécies estudadas no presente trabalho.

Um único feixe vascular delimita a nervura central de quase todas as espécies estudadas, exceto *O. juncifolia* e *O. brevifolia* que possuem folhas sub-cilíndricas, como também foi ressaltado em *Cuitlauzina pendula* (subtribo Oncidiinae) por Sandoval Z. (1993).

Um feixe diferenciado ocorre na borda da folha dos tipos plana e conduplicada, exceto *B. restrepioides*, podendo apresentar calota de fibras lignificadas nos dois pólos ou fibras lignificadas envolvendo total ou parcialmente os feixes, confirmando o anteriormente descrito por Ferreira *et al.* (1994) para o gênero *Octomeria*.

Em *O. juncifolia* os feixes vasculares são distribuídos em três séries ao longo da folha, enquanto em *O. brevifolia*, *O. grandiflora*, *O. crassifolia*, *M. exasperatus* e *M. lonchophyllus* em duas séries e nas demais espécies em uma única série. Situação idêntica foi encontrada em espécies da subtribo Oncidiinae, em que a maioria das espécies possui uma única série de feixe vascular e duas espécies possuem duas a três séries (Stern & Carlswald 2006).

As séries de feixes vasculares se encontram na porção mediana ou no terço inferior da lâmina foliar, de maneira semelhante ao que foi observado por Pridgeon & Stern (1982) para o gênero *Myoxanthus*. Esses autores apontaram, ainda, que a referida característica pode ser utilizada na taxonomia do gênero, enquanto Ferreira *et al.* (1994) consideraram a disposição dos feixes vasculares como adaptação ao epifitismo.

As características descritas (tabela 2) podem ser utilizadas para separar as espécies estudadas conforme chave a seguir, demonstrando, assim, que é possível separá-las utilizando exclusivamente a anatomia foliar, conforme a chave a seguir.

## Chave para identificação das espécies estudadas, com base em características anatômicas

1. Feixes vasculares distribuídos em uma série
  2. Série de feixes vasculares na porção mediana
    3. Parênquima homogêneo ..... *Brachionidium restrepioides*
    3. Parênquima heterogêneo
      4. Presença de tricoma papiloso ..... *Echinosepala aspasicensis*
      4. Ausência de tricoma papiloso ..... *Pleurothallopsis nemorosa*
  2. Série de feixes vasculares no terço inferior
    5. Ausência de parênquima radiado
      6. Presença de idioblasto com ráfide de distribuição paralela ..... *Octomeria linearifolia*
      6. Ausência de idioblasto com ráfide de distribuição paralela ..... *O. brevifolia*
    5. Presença de parênquima radiado
      7. Ausência de idioblasto com ráfide de distribuição paralela ..... *O. tricolor*
      7. Presença de idioblasto com ráfide de distribuição paralela
        8. Presença de idioblasto contendo drusa ..... *O. grandiflora*
        8. Ausência de idioblasto contendo drusa ..... *O. diaphana*
1. Feixes vasculares distribuídos em mais de uma série
  9. Feixes vasculares distribuídos em três séries ..... *O. juncifolia*
  9. Feixes vasculares distribuídos em duas séries
    10. Ausência de idioblasto contendo ráfides coralóides ..... *O. crassifolia*
    10. Presença de idioblasto contendo ráfides coralóides
      11. Presença de tricoma papiloso ..... *Myoxanthus exasperatus*
      11. Ausência de tricoma papiloso ..... *M. lonchophyllus*

## **5. Figuras**



**Figuras 1-12.** Aspecto das espécies estudadas.

**Figura 1.** *Brachionidium restrepioides* (Hoehne) Pabst

**Figura 2.** *Echinosepala aspasicensis* (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase

**Figura 3.** *Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer

**Figura 4.** *Myoxanthus lonchophyllus* (Barb. Rodr.) Luer

**Figura 5.** *Octomeria brevifolia* Cogn.

**Figura 6.** *Octomeria crassifolia* Lindl.

**Figura 7.** *Octomeria diaphana* Lindl.

**Figura 8.** *Octomeria grandiflora* Lindl.

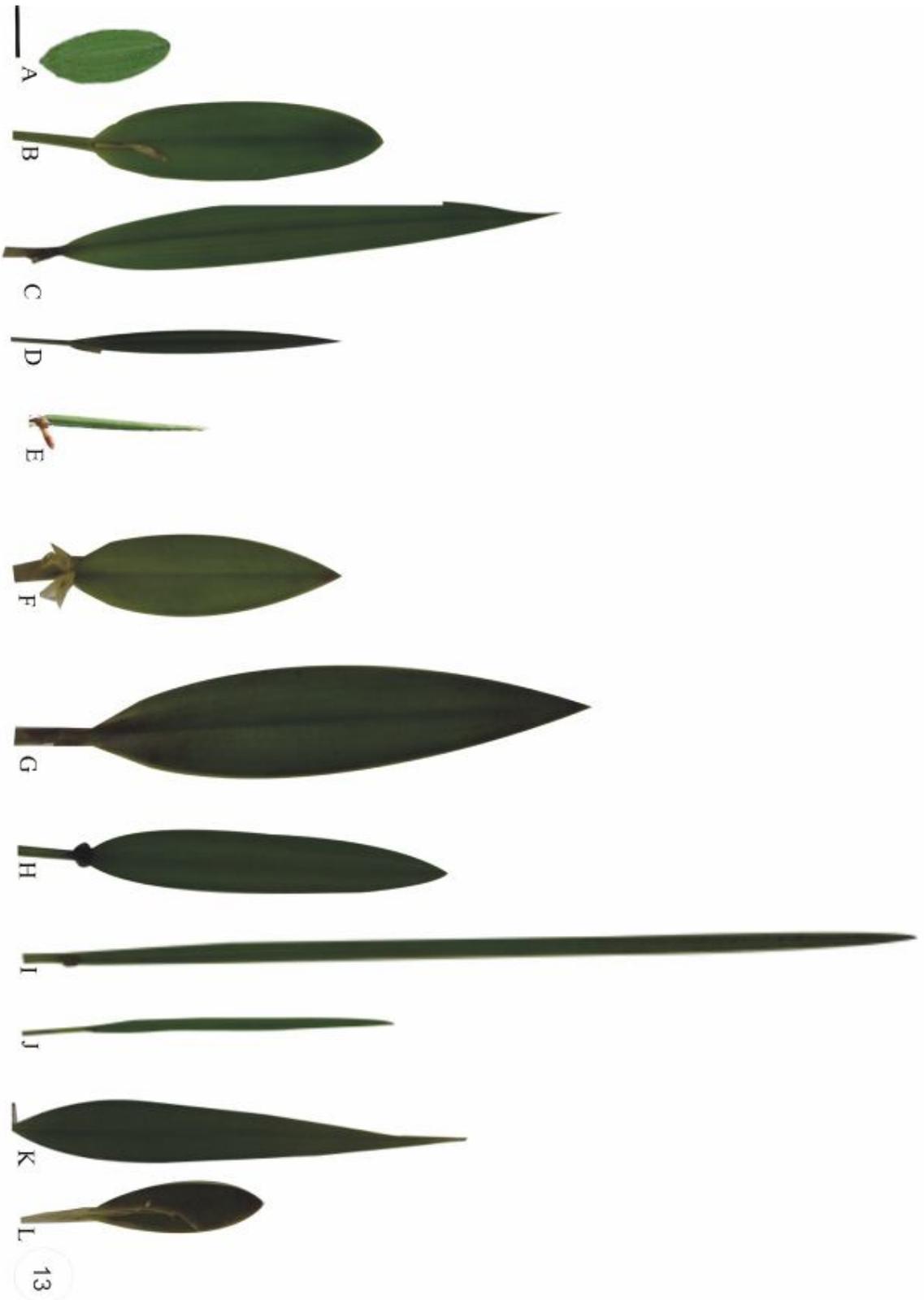
**Figura 9.** *Octomeria juncifolia* Barb. Rodr.

**Figura 10.** *Octomeria linearifolia* Barb. Rodr.

**Figura 11.** *Octomeria tricolor* Rchb. f.

**Figura 12.** *Pleurothallopsis nemorosa* (Barb. Rodr.) Porto & Brade

Barra = 6 cm (1, 7, 8, 11), 8 cm (2, 4, 10) 20 cm (3), 3 cm (5, 12), 4 cm (6, 9)



**Figuras 13.** Morfologia foliar das espécies estudadas.

**Figura 13A.** *Brachionidium restrepioides* (Hoehne) Pabst

**Figura 13B.** *Echinosepala aspasicensis* (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase

**Figura 13C.** *Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer

**Figura 13D.** *Myoxanthus lonchophyllus* (Barb. Rodr.) Luer

**Figura 13E.** *Octomeria brevifolia* Cogn.

**Figura 13F.** *Octomeria crassifolia* Lindl.

**Figura 13G.** *Octomeria diaphana* Lindl.

**Figura 13H.** *Octomeria grandiflora* Lindl.

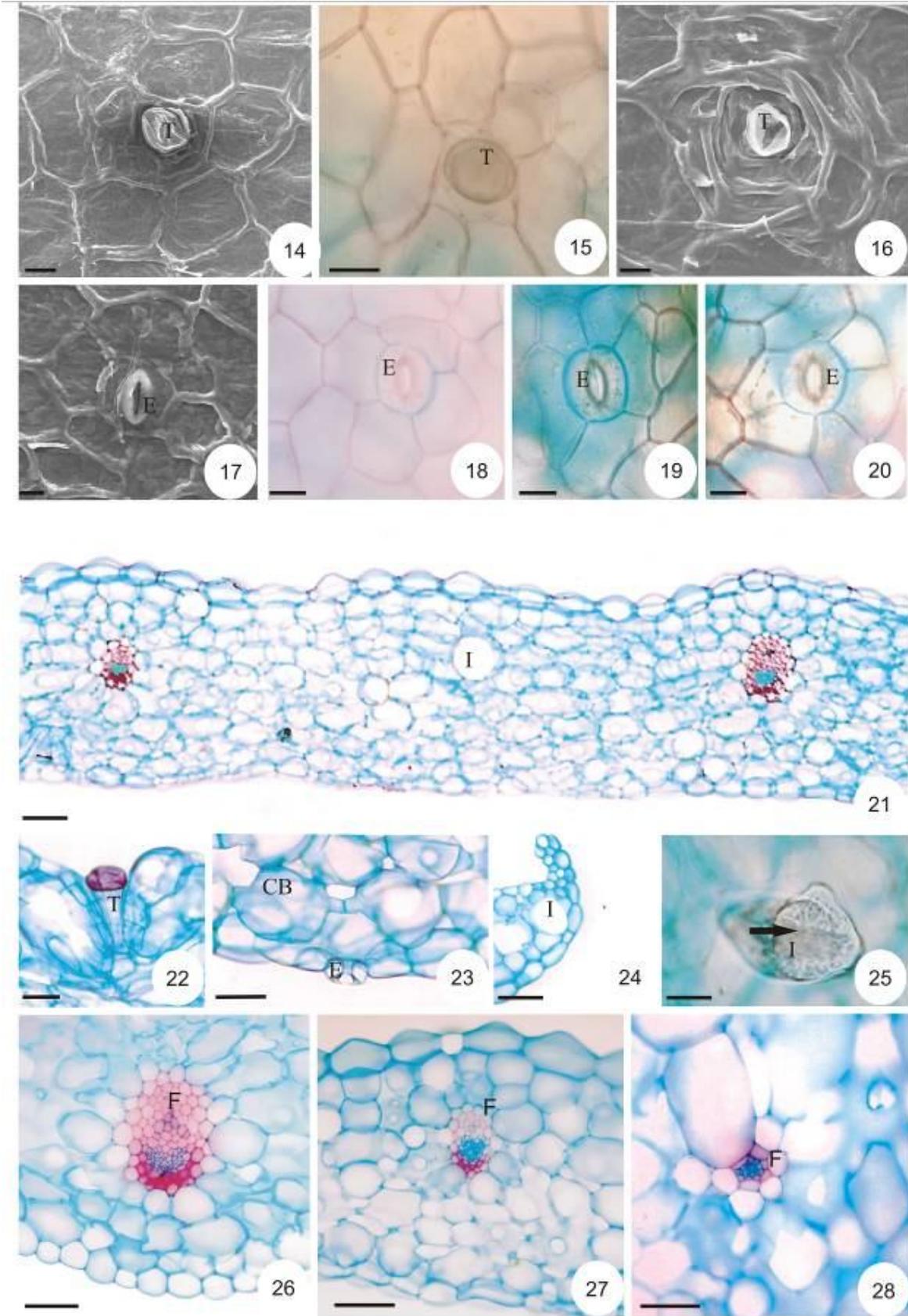
**Figura 13I.** *Octomeria juncifolia* Barb. Rodr.

**Figura 13J.** *Octomeria linearifolia* Barb. Rodr.

**Figura 13K.** *Octomeria tricolor* Rchb. f.

**Figura 13L.** *Pleurothallopsis nemorosa* (Barb. Rodr.) Porto & Brade

Barra = 2 cm

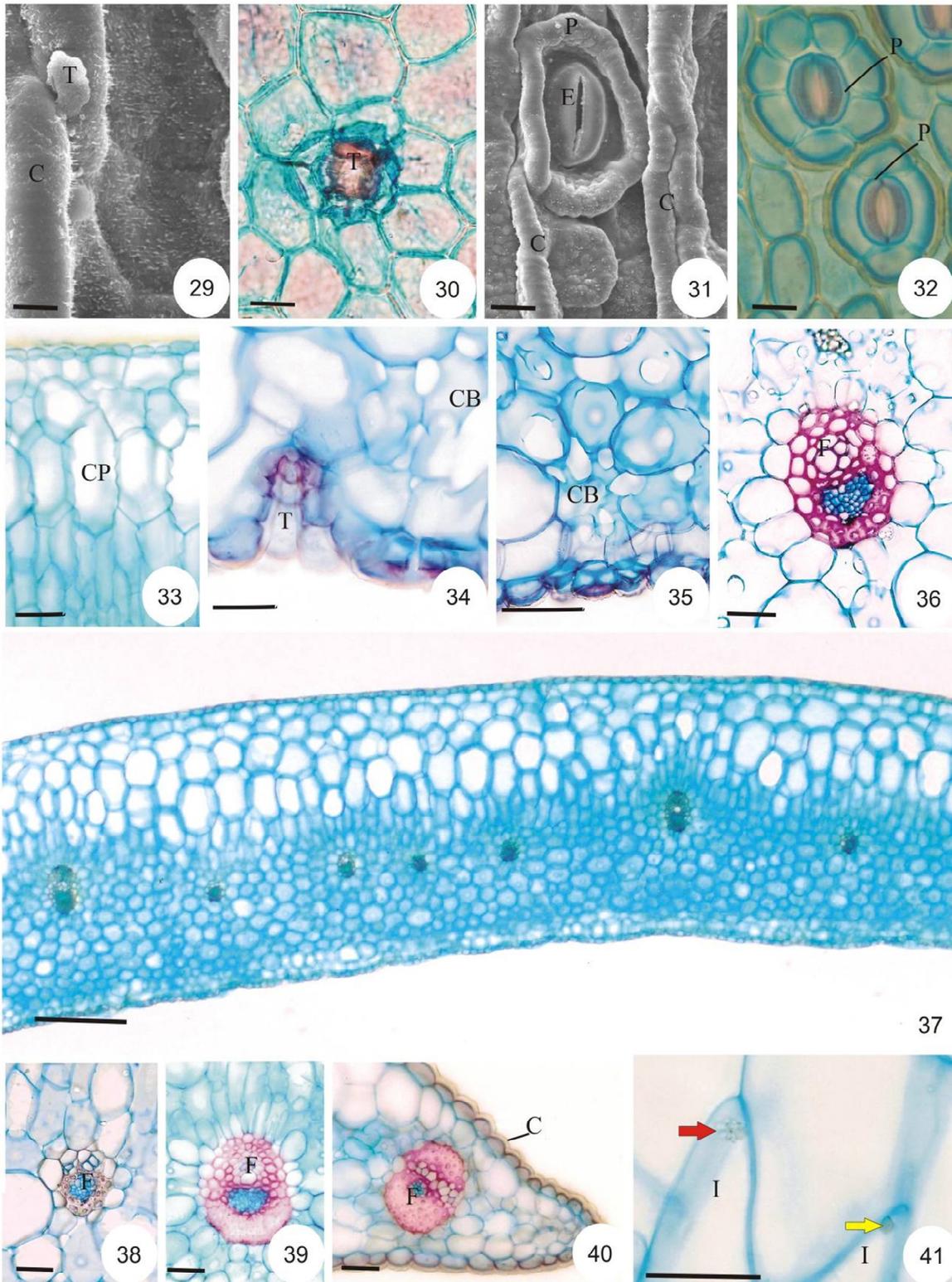


**Figuras 14 - 28.** Folha de *Brachionidium restrepioides* (Hoehne) Pabst

**Figuras 14, 16, 17.** Eletromicrografias de varredura. **Figuras 15, 18-28.** Fotomicrografias.

**Figuras 14-20.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 21-28.** Secção transversal.

14-15. Superfície adaxial. 16-20. Superfície abaxial. 21. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 22. Tricoma. 23. Estômato e células braciiformes. 24. Borda foliar. 25. Idioblasto com ráfide paralela (seta preta). 26-27. Feixe vascular de maior calibre; 28. Feixe vascular de menor calibre (E = estômato; F = feixe vascular, I = idioblasto, T = tricoma). Barra das figuras 14 = 500  $\mu\text{m}$ ; 15, 18-20, 22, 23, 25 = 25  $\mu\text{m}$ ; 16, 17 = 700  $\mu\text{m}$ ; 21 = 250  $\mu\text{m}$ ; 23, 25-28 = 50  $\mu\text{m}$ .



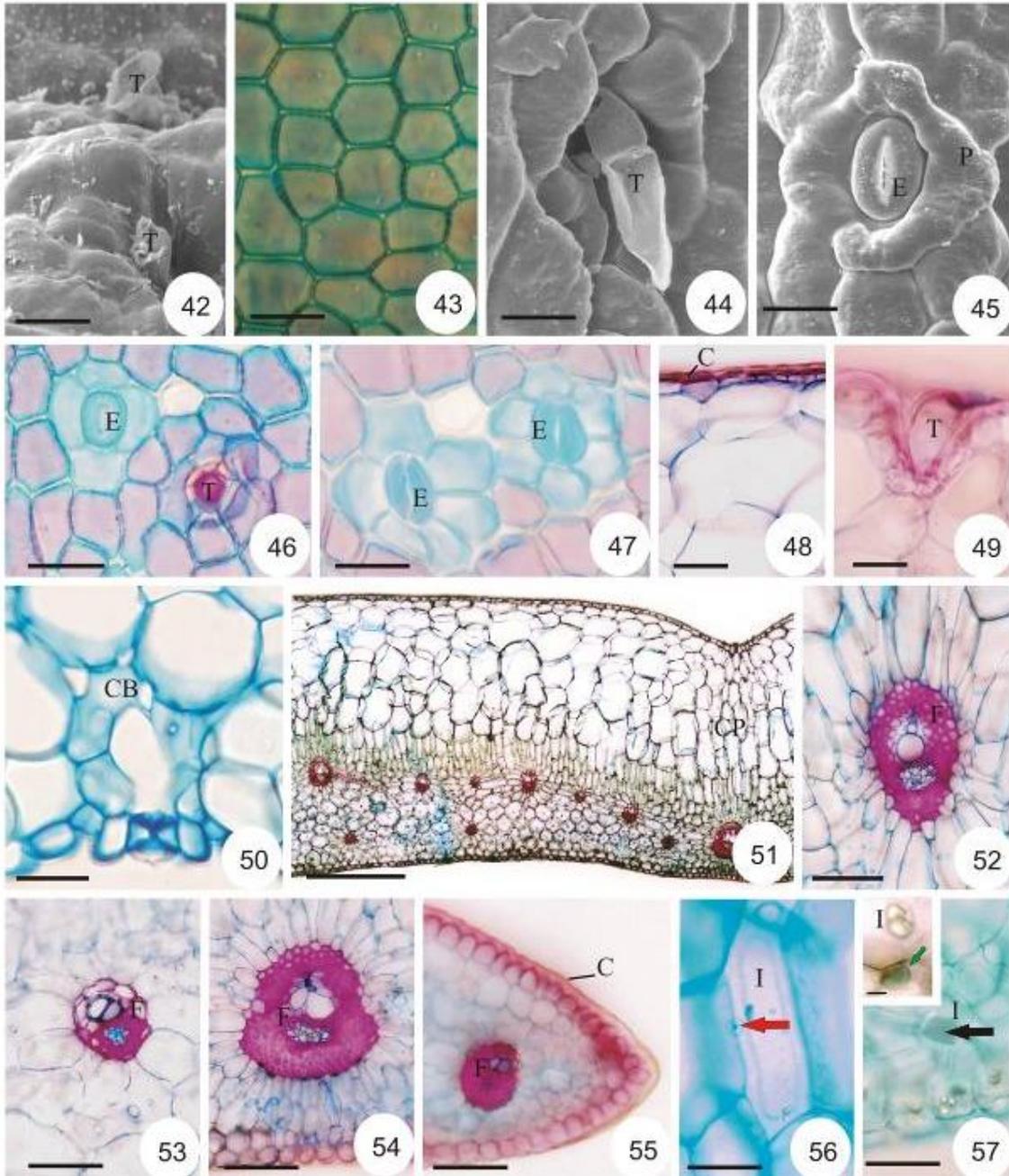
**Figuras 29 – 41.** Folha de *Echinosepala aspasicensis* (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase

**Figuras 29, 31.** Eletromicrografias de varredura. **Figuras 30, 32-41.** Fotomicrografias.

**Figuras 29-32.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 33-41.** Secção transversal.

29-30. Superfície adaxial. 32-32. Superfície abaxial. 33. Epiderme adaxial com cutícula espessa e mesofilo com células plicadas. 34. Tricoma do tipo papiloso e células braciformes. 35. Estômato e células braciformes. 36. Feixe vascular de maior calibre. 37. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 38. Feixe vascular de menor calibre. 39. Feixe vascular da nervura central. 40. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. 41. Idioblasto com drusa (seta vermelha) ou cristal prismático (seta amarela). (C = cutícula, CB = célula braciforme, CP = célula plicada, E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto, P = cutícula periestomática, T = tricoma).

Barra das figuras 29,31 = 500 µm; 30, 32, 24, 35, 41 = 25 µm; 37 = 250 µm; 36, 38-40 = 50 µm.



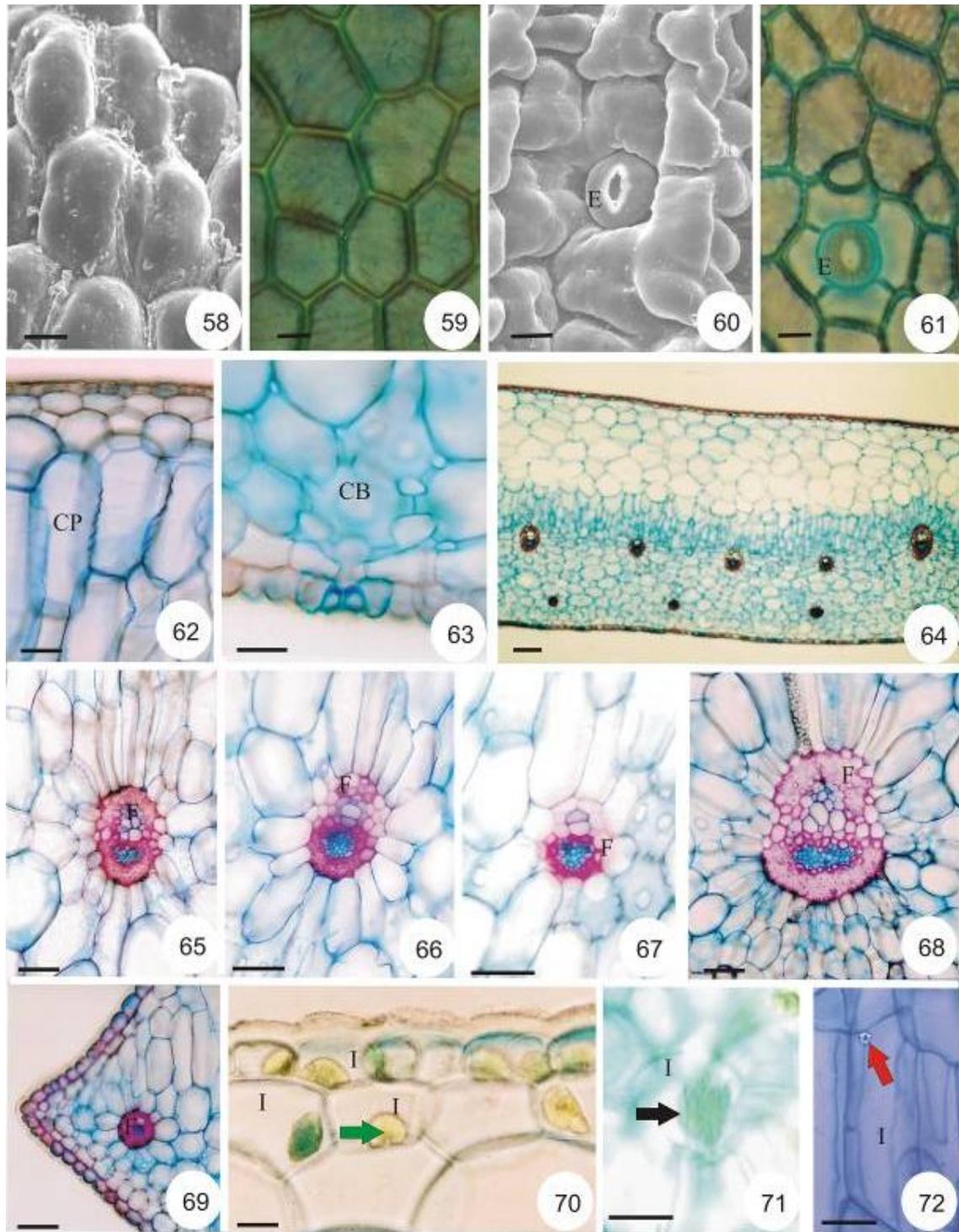
**Figuras 42 - 57.** Folha de *Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer

**Figuras 42, 44, 45.** Eletromicrografias de varredura. **Figuras 43, 46-57.** Fotomicrografias.

**Figuras 42-45.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 46-57.** Secção transversal.

42-43. Superfície adaxial. 44-47. Superfície abaxial. 48. Epiderme adaxial com cutícula espessa e mesofilo com células plicadas. 49. Tricoma do tipo papiloso. 50. Estômato e células braciiformes. 51. Aspecto geral do terço mediano foliar com duas séries de feixes vasculares. 52. Feixe vascular de maior calibre. 53. Feixe vascular de menor calibre. 54. Feixe vascular da nervura central. 55. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. 56-57. Idioblasto com ráfide paralela (seta preta), com drusa (seta vermelha) ou ráfide coralóide (seta verde). (C = cutícula, CB = célula braciiforme, CP = célula plicada; E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto, P = cutícula periestomática, T = tricoma).

Barra das figuras 42, 44, 45 = 700 µm; 43, 46-50, 56, 57 = 25 µm; 51 = 250 µm; 52-55 = 50 µm.



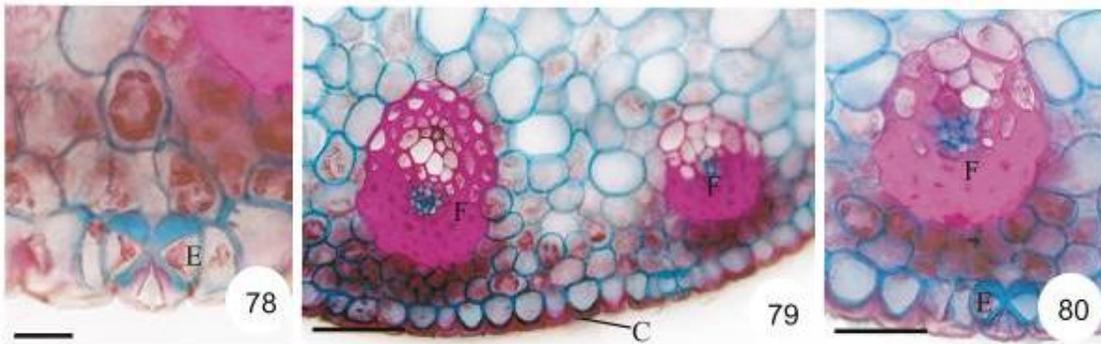
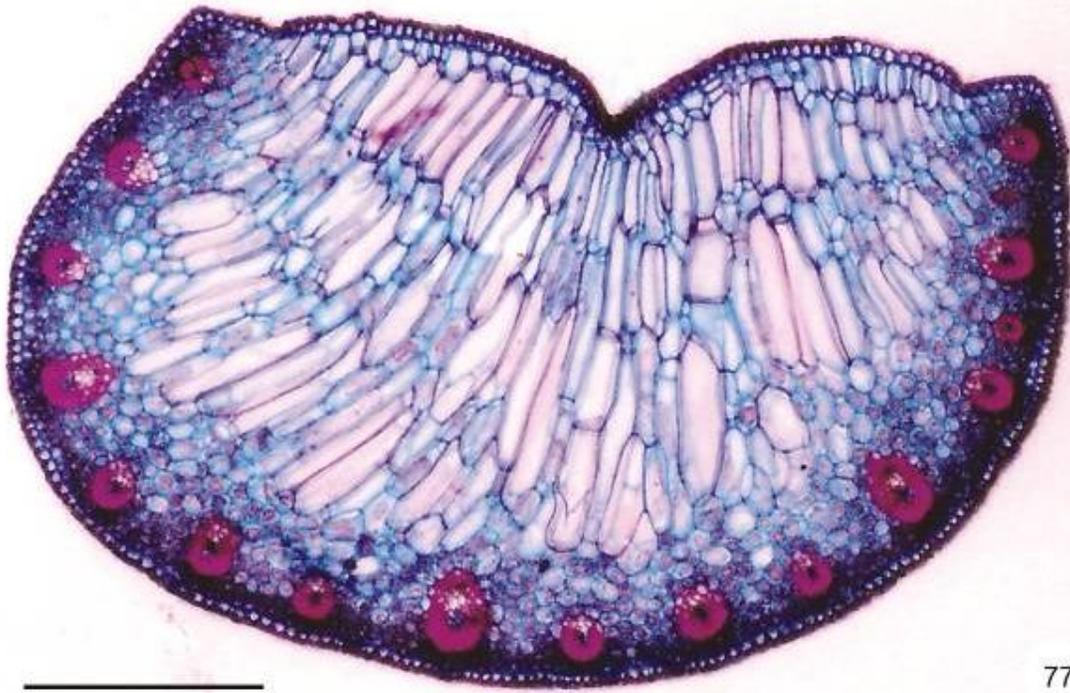
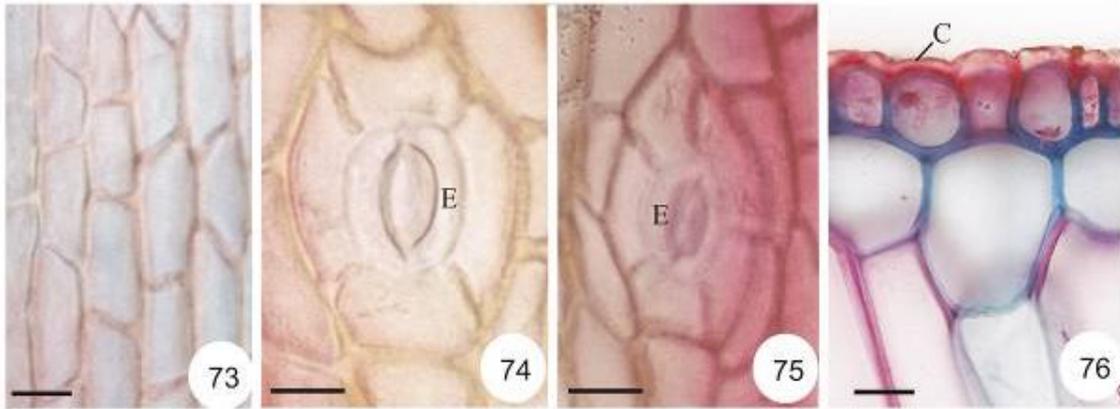
**Figuras 58 - 72.** Folha de *Myoxanthus lonchophyllus* (Barb. Rodr.) Luer

**Figuras 58, 60.** Eletromicrografias de varredura. **Figuras 59, 61-72.** Fotomicrografias.

**Figuras 58-61.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 62-72.** Secção transversal.

58-59. Superfície adaxial. 60-61. Superfície abaxial. 62. Epiderme adaxial com cutícula espessa, camada subepidérmica e mesofilo com células plicadas. 63. Estômato e células braciformes. 64. Aspecto geral do terço mediano foliar com duas séries de feixes vasculares. 65-66. Feixe vascular de maior calibre. 67. Feixe vascular de menor calibre. 68. Feixe vascular da nervura central. 69. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. 70-72. Idioblasto com ráfide paralela (seta preta), drusa (seta vermelha) ou ráfide coralóide (seta verde). (CB = célula braciforme, CP = célula plicada; E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto, T = tricoma).

Barra das figuras 58, 60 = 700  $\mu\text{m}$ ; 59, 61-63, 70-72 = 25  $\mu\text{m}$ ; 64 = 250  $\mu\text{m}$ ; 65-69 = 50  $\mu\text{m}$ .

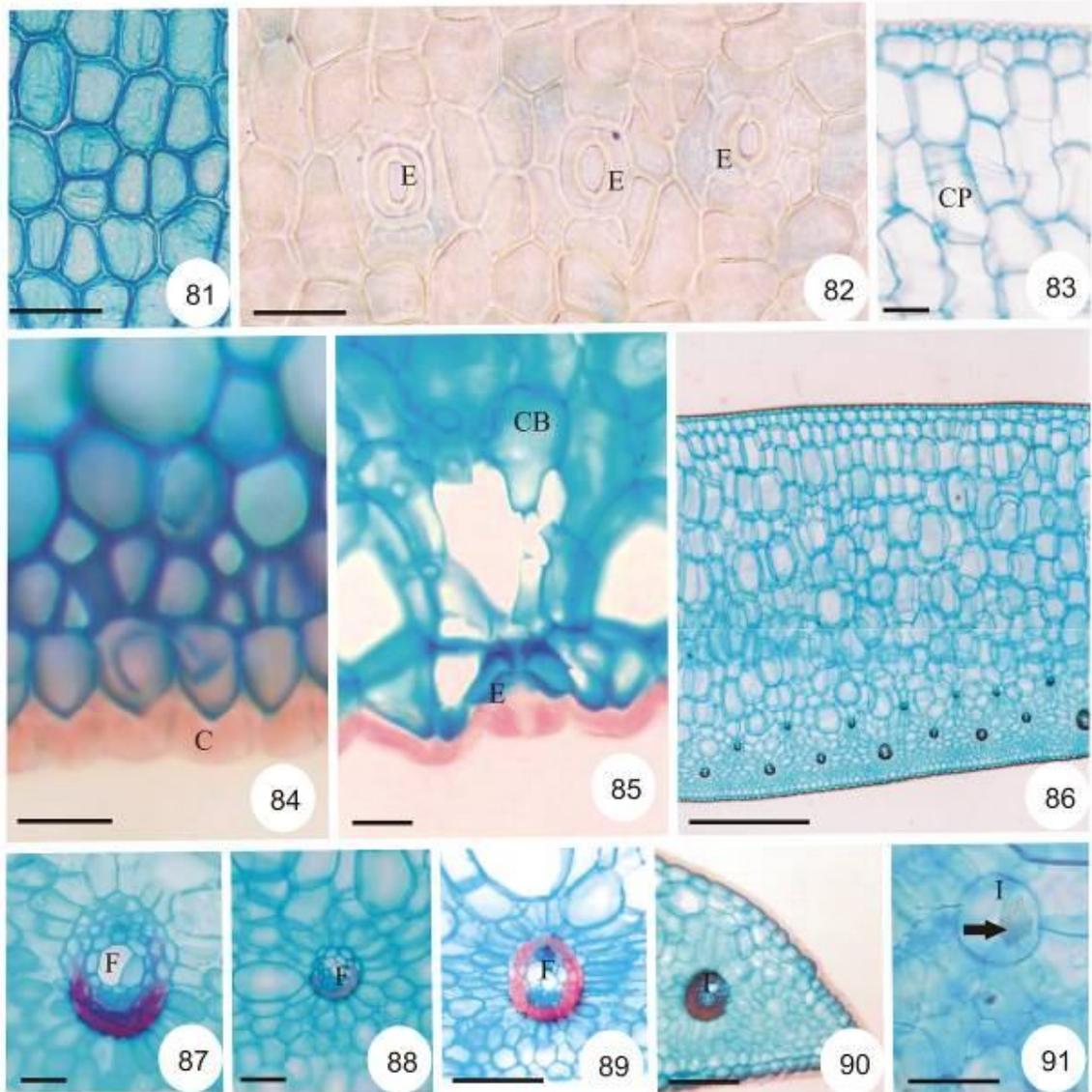


**Figuras 73 - 80.** Folha de *Octomeria brevifolia* Cogn.

**Figuras 73-75.** Fotomicrografias da epiderme em vista frontal. **Figuras 76-80.** Secção transversal.

73. Superfície adaxial. 74-75. Superfície abaxial. 76. Epiderme adaxial com cutícula espessa e camada subepidérmica com espessamento de parede. 77. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 78. Estômato. 79. Feixes vasculares com fibras envolvendo o feixe de maior calibre e menor calibre com calota fibras no pólo do floema. 80. Feixe vascular de menor calibre com calota fibras no pólo do floema. (C = cutícula, E = estômato; F = feixe vascular).

Barra das figuras 73-76, 78 = 25  $\mu\text{m}$ ; 77 = 250  $\mu\text{m}$ ; 79-80 = 50  $\mu\text{m}$ .

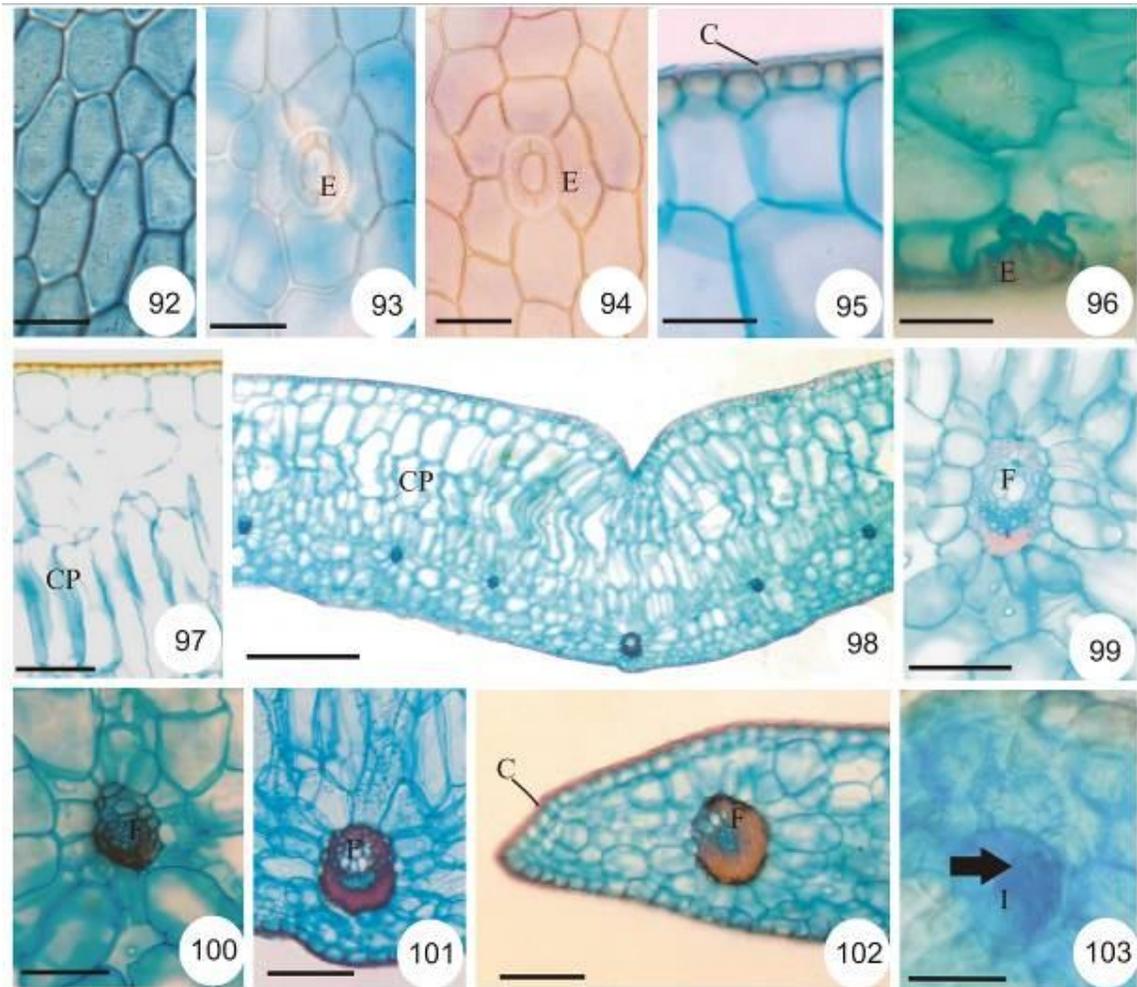


**Figuras 81 - 91.** Fotomicrografias da folha de *Octomeria crassifolia* Lindl.

**Figuras 81-82.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 83-91.** Secção transversal.

81. Superfície adaxial. 82. Superfície abaxial. 83. Epiderme adaxial, camada subepidérmica e mesofilo com células plicadas. 84. Epiderme adaxial com células papilosas e cutícula espessa, camada subepidérmica com espessamento de parede. 85. Estômato e células braciformes. 86. Aspecto geral do terço mediano foliar com duas séries de feixes vasculares. 87. Feixe vascular de maior calibre. 88. Feixe vascular de menor calibre. 89. Feixe vascular da nervura central. 90. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. 91. Idioblasto com ráfide paralela (seta preta). (C = cutícula, CB = célula braciforme, CP = célula plicada; E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto).

Barra das figuras 81-85, 91 = 25 µm; 86 = 250 µm; 87-90 = 50 µm.

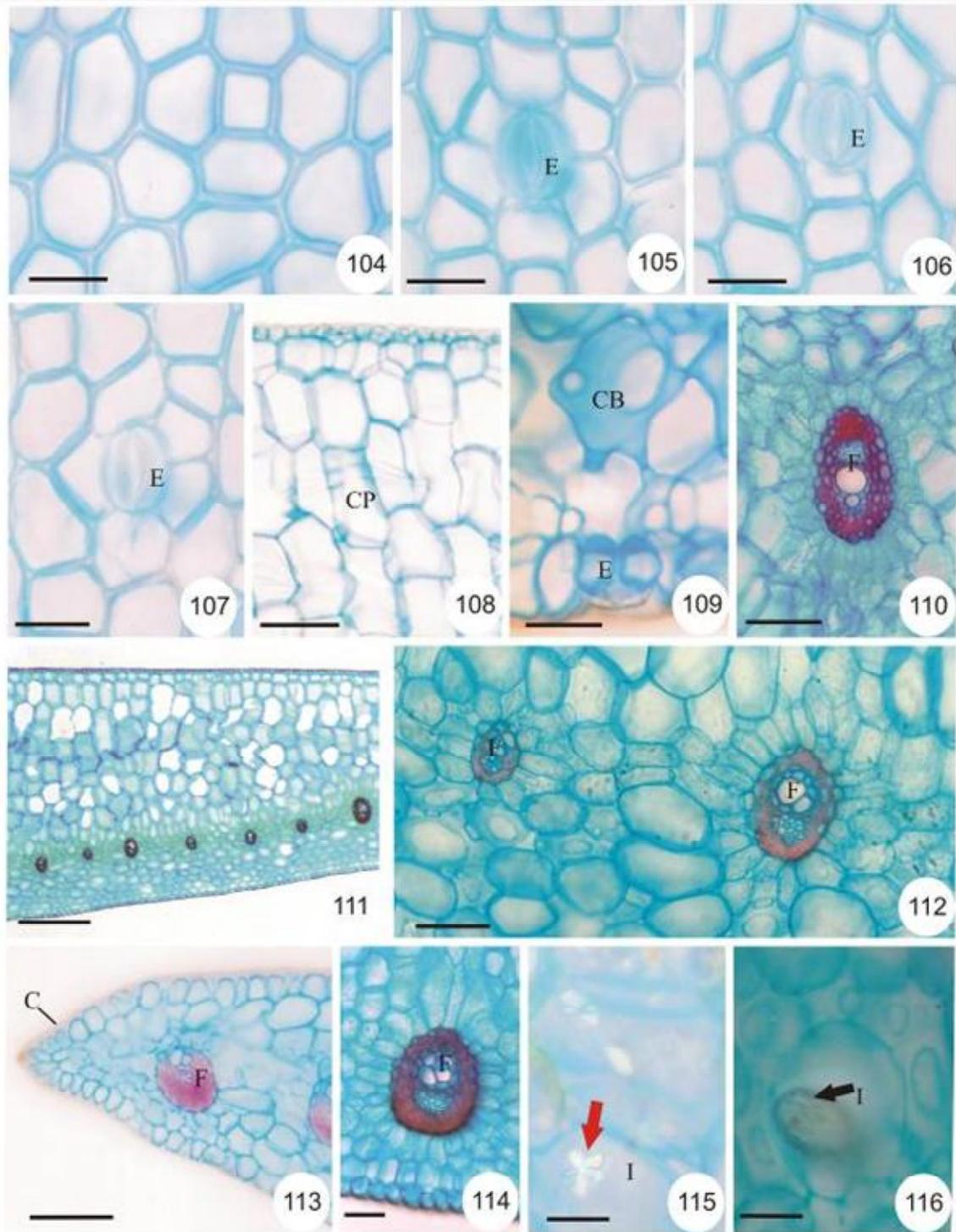


**Figuras 92 - 103.** Fotomicrografias da folha de *Octomeria diaphana* Lindl.

**Figuras 92-94.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 95-103.** Secção transversal.

92. Superfície adaxial. 93-94. Superfície abaxial. 95. Epiderme adaxial com cutícula espessa e mesofilo com camada subepidérmica. 96. Estômato. 97. Células plicadas. 98. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 99. Feixe vascular de maior calibre. 100. Feixe vascular de menor calibre. 101. Feixe vascular da nervura central. 102. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. 103. Idioblasto com ráfide paralela (seta preta). (C = cutícula CP = célula plicada; E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto).

Barra das figuras 92-96, 103 = 25  $\mu\text{m}$ ; 97 = 90 $\mu\text{m}$ ; 98 = 250  $\mu\text{m}$ ; 99-102 = 50  $\mu\text{m}$ .

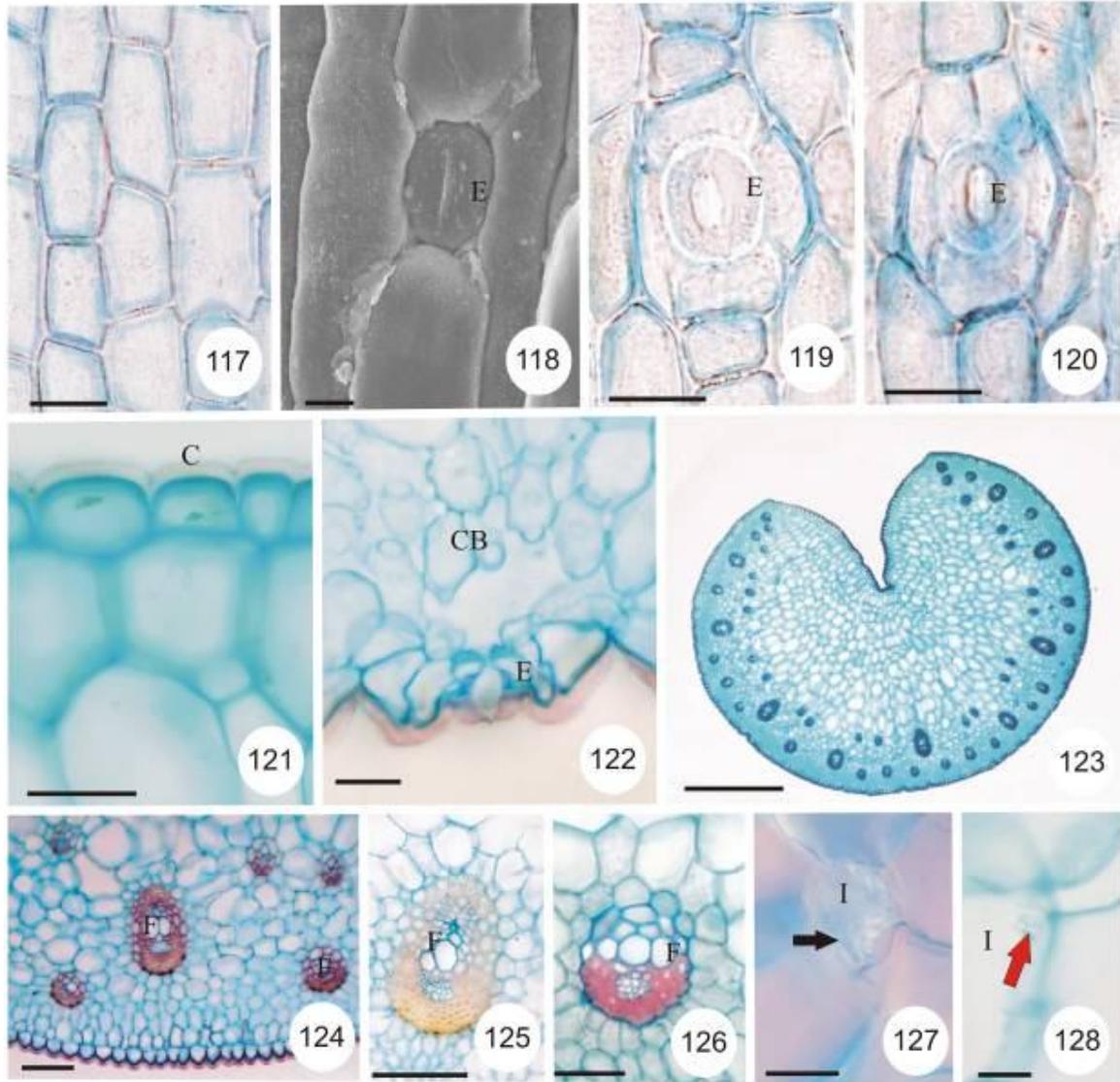


**Figuras 104-116.** Fotomicrografias da folha de *Octomeria grandiflora* Lindl.

**Figuras 104-107.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 108-116.** Secção transversal.

104. Superfície adaxial. 105-107. Superfície abaxial. 108. Epiderme adaxial com cutícula espessa, camada subepidérmica e mesofilo com células plicadas. 109. Estômato e células braciformes. 110, 112. Feixes vasculares de maior calibre. 111. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 112. Feixes vasculares de maior e menor calibre. 113. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. 114. Feixe vascular da nervura central. 115-116. Idioblasto com ráfide paralela (seta preta) ou drusa (seta vermelha). (C = cutícula, CB = célula braciforme, CP = célula plicada; E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto).

Barra das figuras 104-109, 115, 116 = 25  $\mu\text{m}$ ; 111 = 250  $\mu\text{m}$ ; 112-114 = 50  $\mu\text{m}$ .



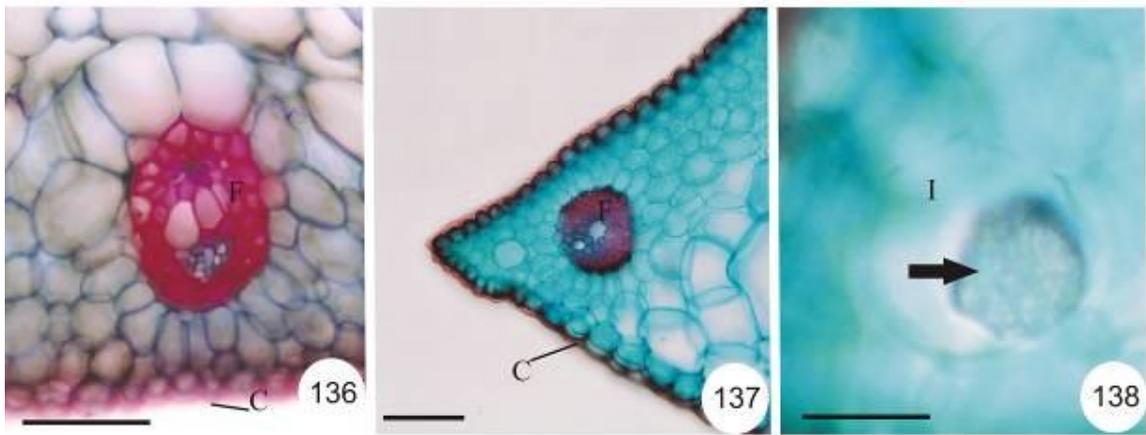
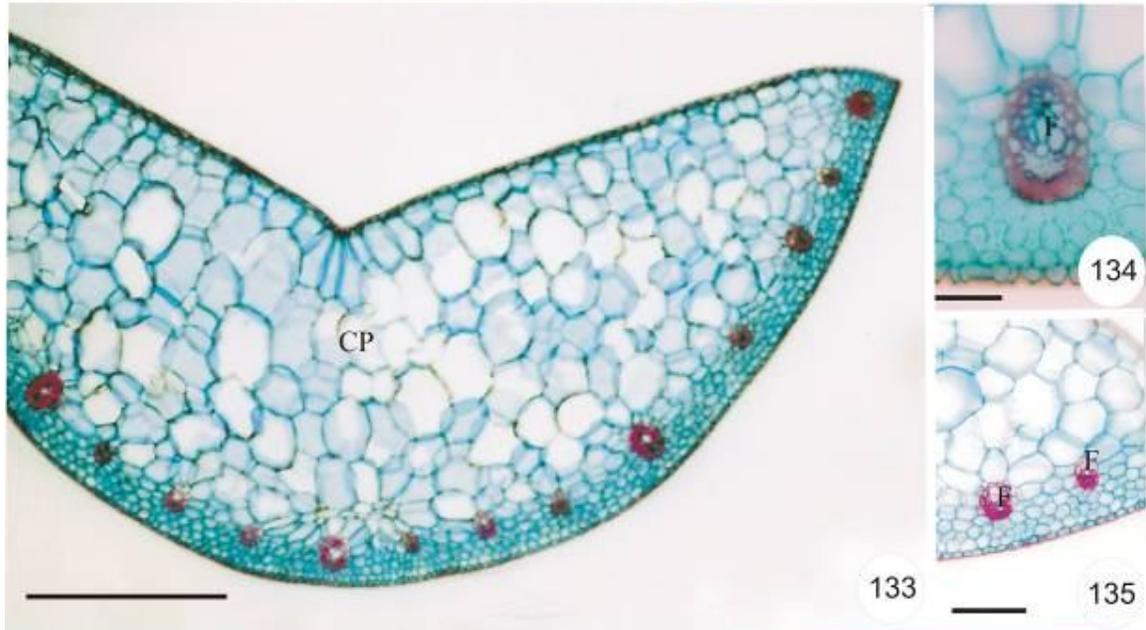
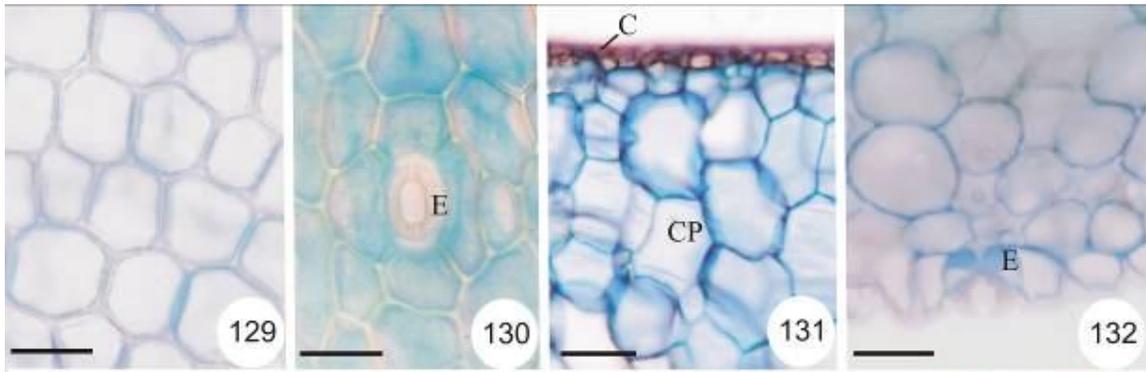
**Figuras 117-128.** Folha de *Octomeria juncifolia* Barb. Rodr.

**Figuras 118.** Eletromicrografia de varredura. **Figuras 117, 119-128.** Fotomicrografias

**Figuras 117-120.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 121-128.** Secção transversal.

117-118. Superfície adaxial. 119-120. Superfície abaxial. 121. Epiderme adaxial com cutícula espessa e camada subepidérmica com espessamento de parede. 122. Estômato e células braciiformes. 123. Aspecto geral do terço mediano foliar com três séries de feixes vasculares. 124-125. Feixe vascular de maior calibre. 126. Feixe vascular de menor calibre. 126-128. Idioblasto ráfide com paralela (seta preta) ou drusa (seta vermelha). (C = cutícula, CB = célula braciiforme, E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto).

Barra das figuras 117, 119-121, 127-128 = 25  $\mu\text{m}$ ; 118 = 700  $\mu\text{m}$ ; 123 = 250  $\mu\text{m}$ ; 122, 124-125 = 50  $\mu\text{m}$ .

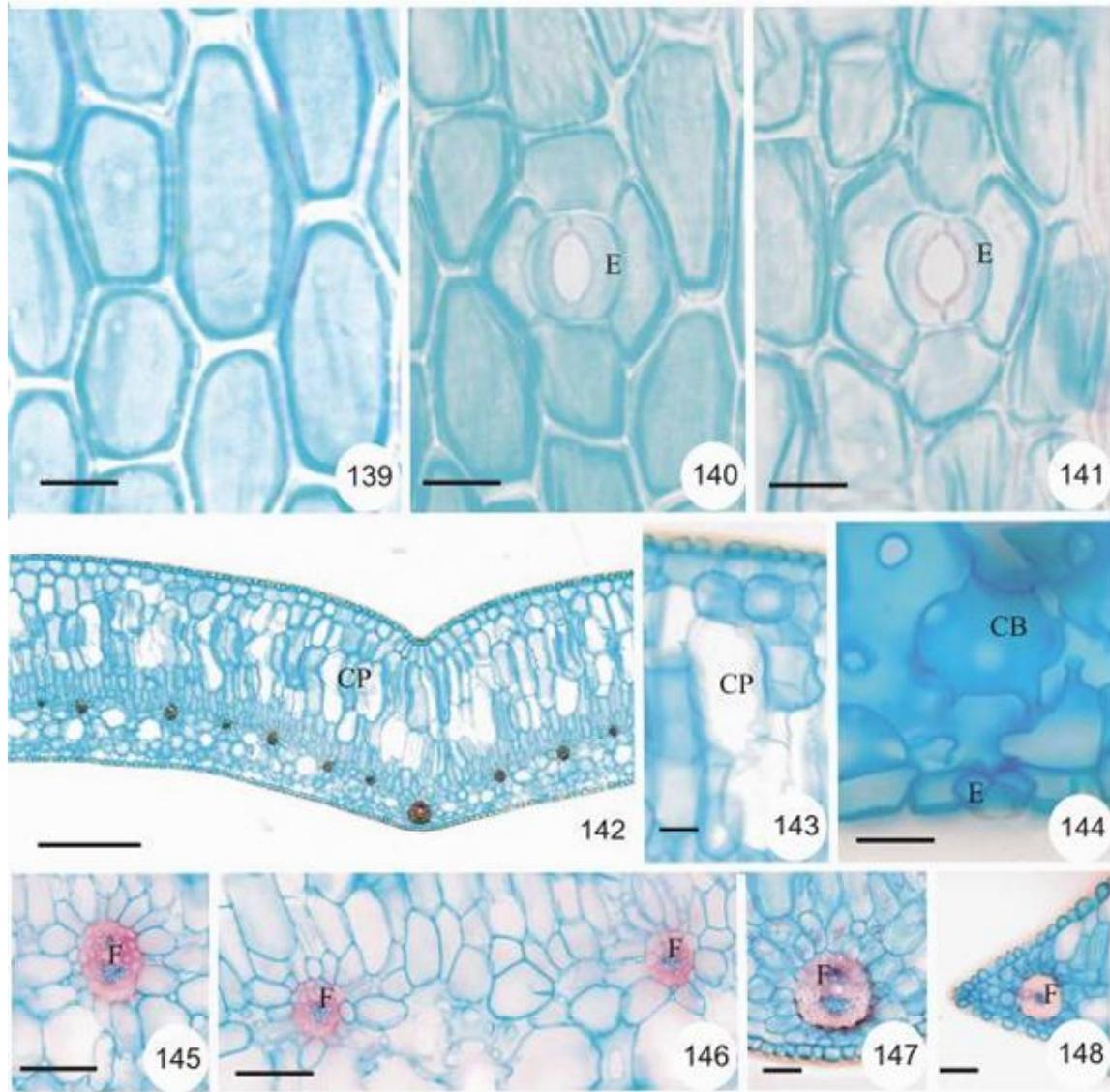


**Figuras 129-138.** Fotomicrografias da folha de *Octomeria linearifolia* Barb. Rodr.

**Figuras 129-133.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 131-138.** Secção transversal.

129. Superfície adaxial. 130. Superfície abaxial. 131. Epiderme adaxial com cutícula espessa, camada subepidérmica e mesofilo com células plicadas. 132. Estômato. 133. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 134. Feixe vascular de maior calibre. 135. Feixes vasculares de menor calibre. 136. Feixe vascular da nervura central. 137. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. 138. Idioblasto com ráfide paralela (seta preta). (C = cutícula, E = estômato, F = feixe vascular, I = idioblasto).

Barra das figuras 129-132, 138 = .25  $\mu\text{m}$ ; 133 = 250  $\mu\text{m}$ ; 134-137 = 50  $\mu\text{m}$ .

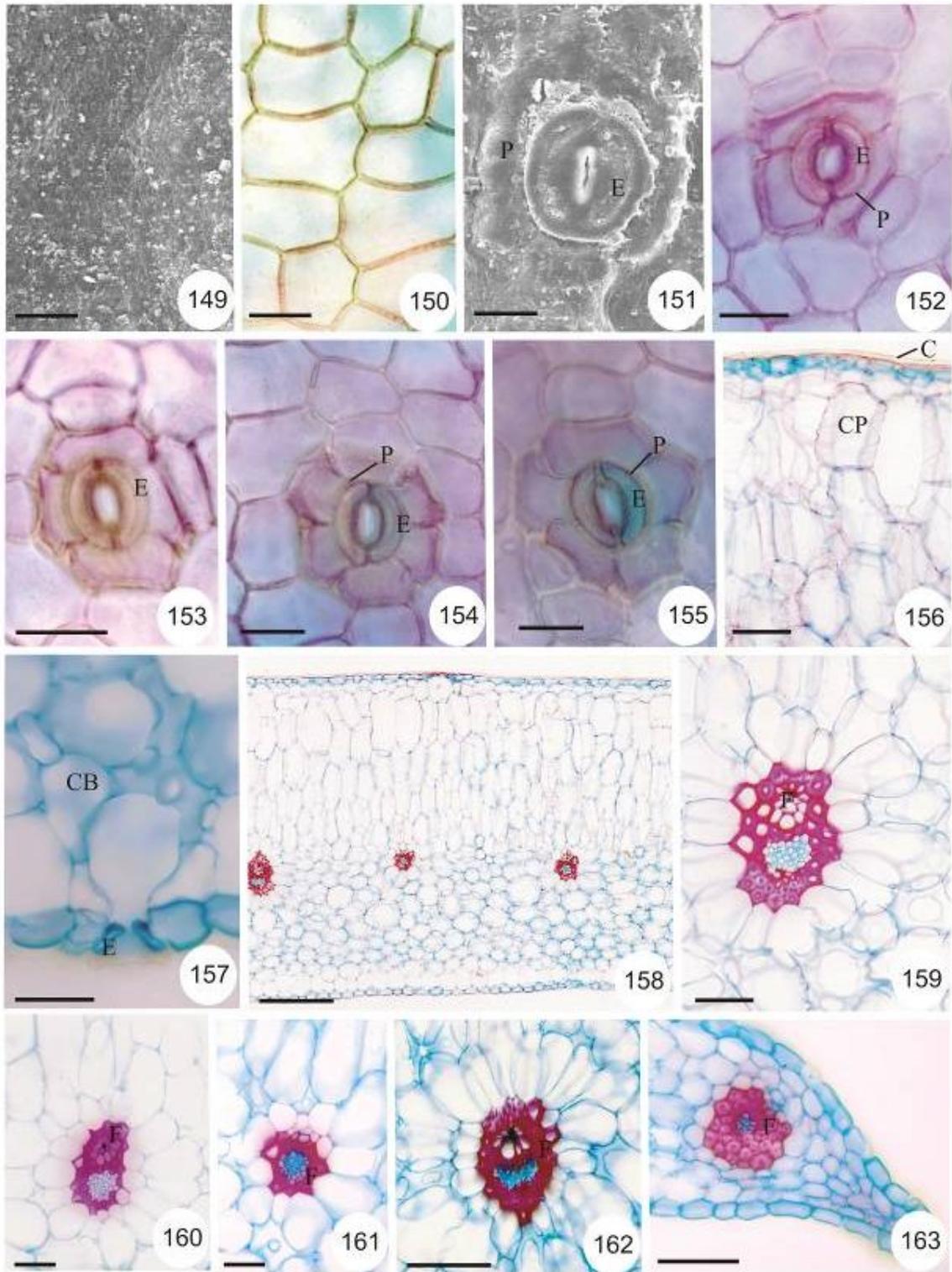


**Figuras 139-148.** Fotomicrografias da folha de *Octomeria tricolor* Rchb. f.

**Figuras 139-141.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 142-148.** Secção transversal.

139. Superfície adaxial. 140-141. Superfície abaxial. 142. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 143. Epiderme adaxial com cutícula espessa, camada subepidérmica e mesofilo com células plicadas. 144. Estômato e células braciiformes. 145. Feixe vascular de maior calibre. 146. Feixes vasculares de menor calibre. 147. Feixe vascular da nervura central. 148. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. (C = cutícula, CB = célula braciiforme, CP = célula plicada; E = estômato, F = feixe vascular).

Barra das figuras 139- 141, 144 = 25 µm; 143 = 90 µm; 141 = 250 µm; 145-148 = 50 µm.



**Figuras 149-163.** Folha de *Pleurothallopsis nemorosa* (Barb. Rodr.) Porto & Brade

**Figuras 149, 151.** Eletromicrografias de varredura. **Figuras 150, 152-163.** Fotomicrografias

**Figuras 149-155.** Epiderme em vista frontal. **Figuras 156-163.** Secção transversal.

149-150. Superfície adaxial. 151-155. Superfície abaxial. 156. Epiderme adaxial com cutícula espessa, camada subepidérmica espessamento de parede e mesofilo com células plicadas. 157. Estômato e células braciiformes. 158. Aspecto geral do terço mediano foliar com uma série de feixes vasculares. 159-160. Feixes vasculares de maior calibre. 161. Feixe vascular de menor calibre. 162. Feixe vascular da nervura central. 163. Borda foliar com cutícula espessa e feixe vascular diferenciado. (C = cutícula, CB = célula braciiforme, CP = célula plicada; E = estômato, F = feixe vascular, P = cutícula periestomática).

Barra das figuras 149, 151 = 700  $\mu\text{m}$ ; 150, 152-155, 157 = 25  $\mu\text{m}$ ; 156 = 90  $\mu\text{m}$ ; 158 = 250  $\mu\text{m}$ ; 159-163 = 50  $\mu\text{m}$ .

## **6. Acidez vacuolar e anatomia foliar em espécies epífitas da família Orchidaceae.**

Diana Rasquinha Yamaguti, Catarina C. Nievola e Solange Cristina Mazzoni-Viveiros

**(Artigo elaborado segundo normas da Hoehnea)**

## Acidez vacuolar e anatomia foliar em espécies epífitas da família Orchidaceae

Diana Rasquinha Yamaguti<sup>3,4</sup>, Catarina C. Nievola<sup>4</sup> e Solange Cristina Mazzoni-Viveiros<sup>5</sup>

**ABSTRACT** – Epiphytes need structure and metabolic adaptations to water capitation and saving. The objective of this assay is to analyze three species from family Orchidaceae regarding the anatomy characteristics of the leaf and the degree of acidity vacuolar that can indicates respectively presence of metabolism C<sub>4</sub> or CAM. The leaf anatomy features demonstrated the presence of radiated and aquiferous parenchymas, as well as the tendency from the chloroplast agranal to get around of the vascular bundles, suggesting the probable occurrence of Kranz tissue. Regarding the acidity vacuolar, there was no difference in the dark and clear period in *Octomeira grandiflora* and a minor difference in *O. crassifolia* and *Myoxanthus exasperatus*, only confirming that all species analyzed have metabolism C<sub>3</sub>. More studies are necessary in order to clarify the occurrence of the metabolism C<sub>4</sub> and CAM on these species and others belong Orchidaceae family.

**RESUMO** - Plantas epífitas necessitam de adaptações estruturais e metabólicas para a captação e economia de água. O presente trabalho teve por objetivo analisar três espécies da família Orchidaceae quanto aos aspectos anatômicos foliares e grau de acidez vacuolar que pudessem indicar a presença de metabolismo C<sub>4</sub> ou CAM. A anatomia foliar demonstrou a presença de parênquima radiado e parênquima aquífero, bem como a tendência dos cloroplastos agranais se concentrarem ao redor dos feixes vasculares, sugerindo a provável presença de tecido Kranz. Com relação à acidez vacuolar, constatou-se que não houve diferença entre o amanhecer e o crepúsculo em *Octomeria grandiflora* e uma diferença não significativa em *O. crassifolia* e *Myoxanthus exasperatus*, confirmando apenas que as espécies analisadas estão com metabolismo C<sub>3</sub>. Mais estudos torna-se, assim, necessários para um melhor esclarecimento quanto à ocorrência dos metabolismos C<sub>4</sub> e CAM nestas espécies e outras da família Orchidaceae.

**Palavras chave:** C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, CAM, *Octomeria*, *Myoxanthus*.

### Introdução

As epífitas dependem de chuvas esporádicas para o suprimento hídrico em seu hábitat. Portanto, em períodos secos, estão sujeitas à dessecação eventual. Para sobreviverem a esse estresse, as plantas desenvolveram mecanismos de absorção e armazenamento de água da chuva, da água que escorre sobre a planta suporte ou vapor d'água, como o velame nas raízes de aráceas e orquidáceas, bem como tecidos que são capazes de armazenar água em órgãos axiais, bulbos, pecíolos ou folhas (Abrahan & Vatsala 1981, Arditti 1992, Larcher 2000). Podem apresentar, também, adaptações para a aquisição de água e nutrientes, como escamas que ocorrem em

---

1. Instituto de Botânica, Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente, Caixa Postal 3005, 01061-970 São Paulo, SP, Brasil.

2. Instituto de Botânica, Seção de Ornamentais, Caixa Postal 3005, 01061-970 São Paulo, SP, Brasil.

3. Instituto de Botânica, Seção de Anatomia, Caixa Postal 3005, 01061-970 São Paulo, SP, Brasil.

4. Autor para correspondência : di\_yamaguti@yahoo.com.br

bromélias, bem como para evitar a perda excessiva de água por transpiração, como cutícula espessa e fibras envolvendo o feixe vascular (Withner *et al.* 1974, Bonates 1993, Oliveira 1997).

A fotossíntese pode se relacionar à economia de água ou ao uso eficiente deste. Existem duas vias metabólicas de assimilação do CO<sub>2</sub> atmosférico, que são as vias fotossintéticas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>, porém a via C<sub>3</sub> ou ciclo de Benson-Calvin é a única via metabólica para produção de carboidratos, tanto para as plantas C<sub>3</sub> quanto para as plantas C<sub>4</sub>. O metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) é uma variante da via C<sub>4</sub>, com separação temporal entre os eventos de assimilação, pela via C<sub>4</sub> à noite e pela via C<sub>3</sub> ao dia, assim os estômatos são mantidos fechados durante o dia e abrem à noite, diminuindo a transpiração durante as horas do dia e evitando a perda excessiva de água (Widholzer & Oliveira 1994, Pimentel 1998, Kluge 2008). O metabolismo CAM, presente em algumas orquídeas e bromeliáceas associado ao mecanismo de fechamento dos estômatos, diminui a perda de água pela transpiração, evitando assim o ressecamento (Oliveira 1997, Larcher 2000, Gravendeel *et al.* 2004, Scatena & Segecin 2005). A eficiência do uso da água é uma característica importante nas plantas de metabolismo C<sub>4</sub> devido a melhor eficiência no suprimento de CO<sub>2</sub> (Lüttge 1989). Além disso, o ponto de compensação do CO<sub>2</sub> em plantas C<sub>4</sub> é muito baixo em relação aos demais tipos fotossintéticos, pois o CO<sub>2</sub> ao ser encaminhado para a bainha do feixe é rapidamente fixado pela fosfoenolpiruvato carboxilase (PEP-case). Essa enzima é regulada, como outras específicas ao metabolismo C<sub>4</sub>, pela variação na intensidade luminosa e sua alta atividade permite às plantas C<sub>4</sub> a redução da abertura estomática com maior eficiência no uso da água (Lüttge 1989, Taiz & Zeiger 2004).

No tipo C<sub>3</sub> o primeiro produto estável da cadeia bioquímica da fotossíntese o ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA), uma molécula com três carbonos, sendo sua enzima catalizadora a Rubisco (ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase-oxigenase). No tipo C<sub>4</sub> o primeiro produto da fotossíntese é o ácido oxalacético com quatro carbonos e a enzima catalizadora é a PEP-case, que ocorre nas células do mesófilo. Outra diferença encontrada entre as plantas tipo C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> é a presença nestas últimas de uma camada de células clorofiladas que envolvem os feixes

vasculares da folha, que conferem a denominada “anatomia Kranz” ou “síndrome de Kranz” (Pimentel 1998, Press 1999, Taiz & Zeiger 2004, Kluge 2008). Segundo Johnson & Brown (1973 *apud* Alvares *et al.* 2005) a anatomia Kranz é uma característica encontrada em mais da metade das Panicoideae (Poaceae) e podem ser reconhecidas pela disposição radial do clorênquima em torno dos feixes vasculares, cujas células possuem paredes delgadas e os cloroplastos são granais desprovidos de amido, enquanto que os cloroplastos presentes na bainha parenquimática são agranais de disposição centrífuga com ou sem grãos-de-amido.

Somente dezesseis famílias das Angiospermas, com somente três dentre as Monocotiledôneas (Cyperaceae, Hydrocharitaceae e Poaceae), são descritas na literatura como apresentando anatomia Kranz (Brown 1975, Sage 2004, Martins *et al.* 2007). Press (1999) e Voznesenskaya *et al.* (2001) ressaltam, no entanto, que a anatomia Kranz não é indispensável à ocorrência do metabolismo  $C_4$ . Segundo Brown (1975), a origem do tecido Kranz, responsável pela fotossíntese  $C_4$  suplementar, pode se dar a partir do procâmbio ou do parênquima fundamental dando, assim, origem a variações tanto nas vias metabólicas como nas posições, homologias e associações do tecido Kranz. Esse mesmo autor resalta que o tecido Kranz pode ser encontrado no caule e nas folhas, seja na bainha parenquimática, no mestoma, no mesofilo, ou até mesmo no interior das nervuras entre o tecido vascular e o mestoma. A presença de tecido Kranz também, sem a denominada síndrome Kranz, confere à planta o metabolismo  $C_4$ , mecanismo importante como estratégia para plantas de ambientes quentes, secos e/ou salinos (Voznesenskaya *et al.* 2001).

As plantas, porém, podem não se encaixar perfeitamente em nenhum dos casos, como as ditas  $C_3$ - $C_4$  e podem apresentar um metabolismo intermediário entre eles, como visto para *Moricandia arvensis* (L.) DC. da família Brassicaceae, que apesar de possuir anatomia Kranz não possui o efeito inibidor do  $O_2$  e a atividade da PEP-case é maior do que nas plantas  $C_3$  (Pimentel 1998). As plantas do tipo CAM podem ser CAM obrigatórias, sem alteração em sua fisiologia, ou CAM facultativas, quem em condições favoráveis apresentam metabolismo  $C_3$  e

passam a utilizar o mecanismo do tipo CAM sob condições de estresse, como falta de água, alterações na salinidade, fotoperíodo ou temperatura (Pimentel 1998).

Plantas  $C_4$  fotossintetizam, assim, mais eficientemente em altas temperaturas do que as  $C_3$ , sendo mais abundantes em ambientes secos e quentes. As plantas CAM, da mesma forma, são comuns em locais sob estresse térmico, hídrico ou salino, em que é necessário melhorar a eficiência no uso da água como as  $C_4$  (Taiz & Zeiger 2004, Martins *et al.* 2007).

O parênquima aquífero e células com vacúolos grandes estão relacionados ao metabolismo do tipo CAM, uma vez as plantas com este metabolismo necessitam de um local específico para armazenar o ácido que é produzido durante a noite, sem alterar o balanço osmótico das células (Winter *et al.* 1983, Widholzer & Oliveira 1994, Lüttge 2004).

Testes bioquímicos e anatômicos podem ser realizados para se determinar o tipo fotossintético de uma planta, como análise de succulência, isotopia do carbono 13, acidez vacuolar, testes hormonais, assimilação do carbono, entre outros (Neales & Hew 1975, Tamaki & Mercier 1997, Silveira *et al.* 2005). Em *Tillandsia pohliana* Mez (Bromeliaceae) cultivada *in vitro*, por meio da análise da acidez vacuolar, obteve-se um aumento de  $63 \mu\text{moles NaOH gMF}^{-1}$  para o período escuro em relação ao claro, o que a caracteriza como tendo o metabolismo CAM (Tamaki & Mercier 1997).

Em Orchidaceae são realmente comprovados como presentes os metabolismos dos tipos  $C_3$  e CAM, não havendo até o momento nenhuma comprovação do metabolismo  $C_4$  (Neales & Hew 1975, Arditti 1992, Silveira *et al.* 2005). Dados de Yamaguti (2008) demonstram ocorrência de parênquima radiado ao redor dos feixes vasculares de algumas espécies da família Orchidaceae, bem como parênquima aquífero.

Por serem altamente especializadas, principalmente quanto aos polinizadores, as orquídeas estão entre as plantas com maior sucesso evolutivo do reino vegetal (Barros 1990, Brune 1992). Quanto ao metabolismo, as plantas  $C_4$  ou CAM são consideradas mais derivadas do que as  $C_3$ , pois apresentam adaptações que provavelmente ocorreram no Oligoceno, para a

ocupação de ambientes com alta intensidade luminosa, seca e salinidade (Sage 2004, Edwards & Still 2008).

Uma vez que foi constatada a presença de parênquima radiado e suculência nas folhas das orquídeas epífitas *Octomeria grandiflora* Lindl., *Octomeria crassifolia* Lindl. e *Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer, características estas relacionadas, respectivamente, a plantas do tipo fotossintético C<sub>4</sub> ou CAM, o objetivo deste trabalho foi analisar a capacidade para o metabolismo CAM através da variação no grau de acidez vacuolar, bem como constatar se o parênquima radiado detectado confere às mesmas a anatomia Kranz ou se de outros tipos de tecido Kranz podem estar presentes.

## **Material e métodos**

### **Material**

O material utilizado foi obtido no Orquidário do Instituto de Botânica de São Paulo (IBt) e identificado pelo Dr. Fábio de Barros. As espécies selecionadas foram *Myoxanthus exasperatus* (Lindl.) Luer e *Octomeria grandiflora* Lindl. que ocorrem somente em locais sombreados e *Octomeria crassifolia* Lindl. que pode ocorrer tanto em locais sombreados como em locais com maior intensidade luminosa. As plantas foram cultivadas em vaso de cerâmica com substrato de xaxim desfibrado, sob sombrite com 70% de sombreamento, e estão em cultivo nestas condições por mais de 17 anos. Todas são epífitas e possuem características anatômicas que sugerem a presença de metabolismo C<sub>4</sub> (parênquima radiado) ou CAM (suculência).

### **Identificação para capacidade de metabolismo C<sub>4</sub>**

De cada planta foram retiradas três folhas adultas do terceiro nó, nas quais foram realizadas secções transversais à mão com auxílio de lâmina de barbear, de seu terço mediano. Parte das secções foi diafanizada com hipoclorito de sódio (5%), corada com azul de astra (1% aquoso) e fucsina básica alcoólica (0,5%) (Kraus *et al.* 1998), posteriormente submetida à série

etanólica e montada entre lâmina e lamínula com resina Permount (Johansen 1940). Outra parte foi submetida à reação com Lugol, visando detectar a presença de grãos de amido e, conseqüentemente, de cloroplastos agranais (Johansen 1940).

As lâminas foram observadas em microscópio fotônico e as fotomicrografias, com escala micrométrica, obtidas através de fotomicroscópio.

### **Identificação para capacidade de metabolismo CAM**

Foram realizadas duas coletas, uma à meia hora antes do amanhecer (fim do período escuro) e a segunda à meia hora antes do crepúsculo (fim do período claro). Para cada coleta obteve-se uma folha do antepenúltimo nó de três diferentes espécimes de cada uma das três espécies. As folhas foram fragmentadas aleatoriamente, obtendo-se 1g para a titulação do ácido, realizada através da metodologia descrita por Tamaki & Mercier (1997), conforme descrito a seguir.

Um grama do material foi fervido em frasco tipo Becker com 30ml de água destilada por 10 minutos, em seguida o material foi macerado por 5 minutos com a água restante dos frascos. O macerado foi filtrado em papel de filtro com mais 20ml de água destilada previamente fervida. O filtrado teve o seu volume medido, sendo adicionado a ele duas gotas de fenolftaleína, para titulação utilizando-se hidróxido de sódio a 0.02N. O volume de NaOH gasto em cada titulação foi utilizado para o cálculo da acidez. Uma vez que as plantas CAM acumulam ácido durante a noite, quanto maior a diferença entre os dois períodos, maior a tendência da planta ao metabolismo CAM.

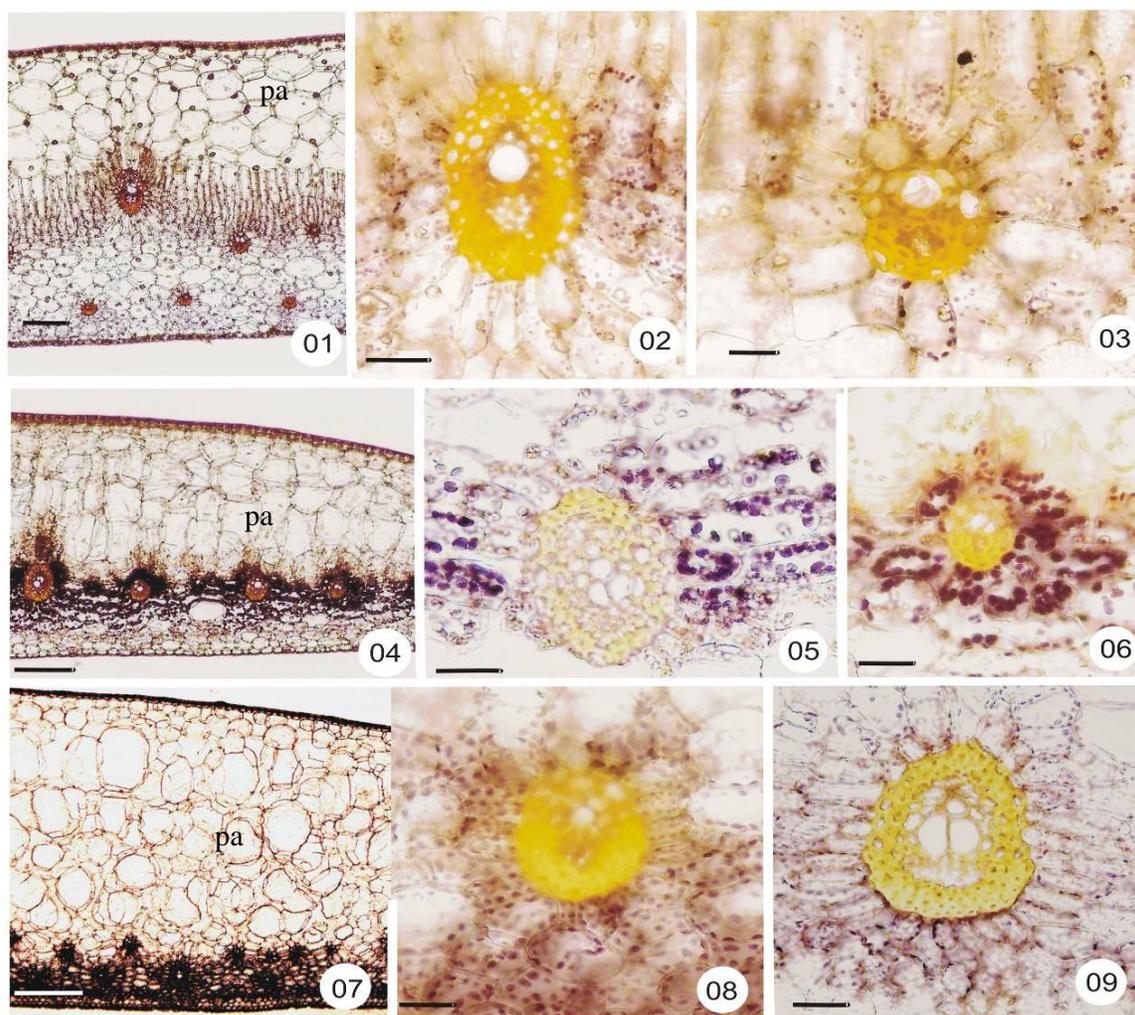
## **Resultados e discussão**

Na secção transversal, segundo Yamaguti (2008), as espécies estudadas apresentam cutícula espessa, epiderme uniestratificada, parênquima heterogêneo, composto por células

grandes e arredondadas em *Octomeria crassifolia* e *Myoxanthus exasperatus*, ou alongadas e plicadas em *O. grandiflora*, formando um parênquima aquífero de células com grandes vacúolos, bem como células arredondadas menores formando o parênquima clorofiliano (figuras 1, 4, 7). Essas características foram observadas em *Sophronitis coccinea* (Lindl.) Rhcb. f. por Widholzer & Oliveira (1994), que a consideraram uma orquídea do tipo CAM, assim como Oliveira (1982 *apud* Widholzer & Oliveira 1994) relacionou a cutícula espessa com este tipo de metabolismo, observada em espécies estudadas por Yamaguti (2008).

Pode-se observar que o parênquima clorofiliano tende a se concentrar próximo aos feixes vasculares ocupando a região mediana foliar em *M. exasperatus* (figura 1) e o terço inferior foliar em *O. grandiflora* (figura 4) e *O. crassifolia* (figura 7). Em *M. exasperatus*, que apresenta duas séries de feixes, há uma menor concentração de cloroplastos na série de disposição abaxial (figura 1). Embora Alves *et al.* (2002) ressalte que em algumas monocotiledôneas, como em *Hypolytrum* da família Cyperaceae, o parênquima radiado ocorra somente envolvendo os feixes de menor calibre, nas espécies estudadas foram observados em feixes de diferentes calibres (figuras 2-3, 5-6, 8-9).

Nas espécies estudadas observou-se a presença de amido especialmente em todo o terço inferior do mesofilo em *O. grandiflora* (figuras 4-6), com maior concentração junto aos feixes, e apenas ao redor dos feixes nas demais (figuras 1-3, 7-9), com especial destaque para a maior dimensão e forma arredondada dos cloroplastos na primeira (figuras 5-6). Segundo Johnson & Brown (1973 *apud* Alvares *et al.* 2005), o amido ocorre somente nos cloroplastos do tipo agranal, podendo-se inferir que os mesmos estão distribuídos da mesma forma que a reação positiva de Lugol. Os resultados demonstram, portanto, maior concentração dos cloroplastos agranais junto aos feixes, sugerindo provável presença nessa região de tecido Kranz nas espécies, como os resultados descritos por Sousa *et al.* (2005) em *Aechmea leucolepis* L.B. Sm. e *A. perforata* L.B. Sm., família Bromeliaceae, e por Martins *et al.* (2007) em *Cyperus maritimus* Poir., família Cyperaceae.



**Figuras 1-9.** Fotomicrografias da secção transversal de *Myoxanthus exasperatus* (figuras 1-3), *Octomeria grandiflora* (figuras 4-6) e *Octomeria crassifolia* (figuras 7-9) (pa = parênquima aquífero). Barras = 25  $\mu\text{m}$  (2, 4, 5, 6, 8, 9), 250  $\mu\text{m}$  (1, 3, 7).

A tabela 1 apresenta os dados obtidos na análise de acidez vacuolar, com pouca diferença entre os dados relativos ao crepúsculo e ao amanhecer. Diferentemente de Tamaki & Mercier (1997), que obteve em *Tillandsia pohliana* (Bromeliaceae) valor para o escuro superior ao dobro do período claro caracterizando-a como CAM. Já em *Kalanchoe blossfeldiana* Poelln da família Crassulaceae, segundo Ota & Yamamoto (1991), ocorreu apenas um aumento de 15  $\mu\text{moles NaOH gMF}^{-1}$  para o período noturno, que foi considerado suficiente para caracterizá-la como CAM. Para *O. grandiflora* não houve diferença entre os dois períodos luminosos, embora tenha sido a espécie que apresentou a maior acidez vacuolar, tanto no amanhecer como no crepúsculo. *Myoxanthus exasperatus* foi a espécie que apresentou maior diferença entre os dois períodos com

valor mais elevado de acidez no amanhecer, sendo a espécie com maior tendência a apresentar o metabolismo do tipo CAM. Tais dados, no entanto confirmam apenas que as plantas estudadas estão apresentando o metabolismo do tipo  $C_3$ .

**Tabela 1:** Média dos dados obtidos na titulação do ácido vacuolar ( $n = 3$ ) no final do período claro (crepúsculo) e no final do período claro (amanhecer), expressos em  $\mu\text{moles NaOH/gMF}^{-1}$

$\mu\text{moles NaOH gMF}^{-1}$		<i>Myoxanthus.</i>			<i>Octomeria</i>			<i>Octomeria</i>		
		<i>exasperatus</i>			<i>grandiflora</i>			<i>crassifolia</i>		
Crepúsculo	$x$	16	20	18	28	24	30	22	24	22
	$\bar{x}$	18,00			27,33			22,66		
Amanhecer	$x$	20	26	22	24	30	28	24	28	26
	$\bar{x}$	22,66			27,33			26,00		

Com os dados obtidos pode-se afirmar que, embora as espécies apresentem aspectos anatômicos que sugerem tanto a possibilidade de haver metabolismo CAM como  $C_4$ , não é possível ainda afirmar a ocorrência desses metabolismos nas espécies estudadas, sem que sejam realizados outros estudos com espécimes não aclimatados, como isotopia do carbono 13, análise dos hormônios, assimilação do carbono e horário de abertura e fechamento dos estômatos, ultra-estrutura, dentre outros.

## Referências

- Abrahan A. & Vatsala P.** 1981. Introduction to orchids with illustrations and descriptions of 150 south Indian orchids. The Saint Joseph's Press, Trivandrum.
- Alves, M.V., Estelita, M.E.M., Wanderley, M.G. & Thomas, W.W.** 2002. Aplicações taxonômicas das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). Revista Brasileira de Botânica 25:1-9.

- Alvarez, J.M., Rocha, J.F. & Machado, S.R.** 2005. Estrutura foliar de *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert e *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae). Revista Brasileira de Botânica 28: 23-37.
- Arditti, J.** 1992. Fundamentals of orchid biology. John Wiley & sons, New York.
- Barros, F.** 1990. Diversidade taxonômica e distribuição geográfica das Orchidaceae brasileiras. Acta Botanica Brasilica 4: 177-187.
- Bonates, L.C.M.** 1993. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia. II – Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia central. Acta Amazonica 23: 315-348.
- Brown, W.V.** 1975. Variations in anatomy, associations and origins of Kranz tissue. American Journal of Botany 62: 395-402.
- Brune, A.** 1992. Cual es el papel que desempeña la orquídea em el bosque? Revista Florestal 8: 12-13.
- Edwards, E.J. & Still, C.J.** 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C<sub>4</sub> grasses. Ecology Letters 11: 266-276.
- Gravendeel, B., Smithson, A., Slik, F.J.W. & Schuiteman, A.** 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences 359: 1523-1535.
- Johansen, D.A.** 1940. Plant microtechnique. MacGraw-Hill, New York.
- Kluge, R.A.** 2007. Fotossíntese [http://www.sbfv.org.br/materialdidatico/download/Fotossintese Kluge.pdf](http://www.sbfv.org.br/materialdidatico/download/Fotossintese%20Kluge.pdf) (acesso em 05/01/2008).
- Kraus, J.E., Sousa, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C. & Luque, R.** 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. Biotechnic & Histochemistry 73: 235-243.
- Larcher, W.** 2000. Ecofisiologia vegetal. Ed. RiMa, São Carlos.

- Lüttge, U.** 1989. Vascular plants as epiphytes: Evolution and ecophysiology. Springer –Velag Berlin.
- Lüttge, U.** 2004. Ecophysiology of crassulaceam acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629-652.
- Martins, S., Machado, S.R. & Alves M.** 2007. Adaptações foliares de *Cyperus maritimus* Poir (Cyperaceae) ao ambiente de dunas litorâneas: anatomia e ultra-estrutura: anatomia e ultra-estrutura. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 30-32.
- Neales, T.F. & Hew, C.S.** 1975. Two types of carbon fixation in tropical orchids. *Planta* 123: 303-306.
- Oliveira, V. C.** 1997. Aspectos morfo-anatômicos dos órgãos vegetativos de nove espécies de Orchidaceae. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Ota, K. & Yamamoto, Y.** 1991. Effects of different nitrogen sources and concentrations on CAM photosynthesis in *Kalanchoë blosfeldiana*. *Journal of Experimental Botany* 42: 1271-1277.
- Pimentel C.** 1998. Metabolismo de carbono na agricultura tropical. Seropédica, Rio de Janeiro.
- Press, M.C.** 1999. The functional significance of leaf structure: a search for generalization. *New Phytologist* 143: 213-219.
- Sage, R.F.** 2004. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *New Phytologist* 161: 341-370.
- Scatena, V.L. & Segecin, S.** 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28:635-649.
- Silveira, K., Santiago, L.S. & Winter, K.** 2005. Distribution of crassulaceam acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection for weak and strong modes. *Functional Plant Biology* 32: 397-407.
- Sousa, G.M., Estelita, M.E.M. & Wanderley, M.G.L.** 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 603-613.

- Taiz, L. & Zeiger, E.** 2004 Fisiologia vegetal. Artmed, Porto Alegre.
- Tamaki, V. & Mercier, H.** 1997. Variações diurnas na acidez vacuolar e na atividade da PEP-carboxilase em *Tillandsia pohliana* Mez (Bromeliaceae) cultivada *in vitro*. *Bromélia* 4:16-23
- Voznesenskaya, E.V., Franceschi, V.R., Kiirats, O., Freitag, H. & Edwards, G.E.** 2001. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C<sub>4</sub> plant photosynthesis. *Nature* 414; 543-546.
- Widholzer, C.F.N. & Oliveira P.L.** 1994. Tipo fotossintético e anatomia foliar de *Sophranitis coccinea* (Orchidaceae). *Napaea* 10: 23-29.
- Winter, K.; Wallace, B.J.; Stoker, G. & Rokandic, Z.** 1983. Crassulaceam acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. *Oecologia* 57:129-141.
- Withner, C.L., Nelson, P.K. & Wejksnora, P.J.** 1974. The anatomy of orchids. *In*: C.L. Withner (ed.) *The Orchids: scientific studies*. John Wiley, New York. pp. 267-334.
- Yamaguti, D.R.** 2008. Estudos foliares em doze espécies de Orchidaceae (Subtribo Pleurothallidinae – Gêneros *Brachionidium* Lindl., *Echinosepala*, *Myoxanthus* Poepp. & Endl. *Octomeria* R. Br. *Pleurothallops* Porto & Brade. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.

## 7. Discussão geral

Analisando os resultados anatômicos das folhas dos diferentes gêneros estudados pode-se observar que *Brachionidium restrepioides* é a espécie com maior diferença anatômica em relação às demais, pois apresenta cutícula fina, parênquima homogêneo e tricomas glandulares, não possuindo hipoderme, parênquima radiado, células plicadas, nervura central delimitada por um feixe vascular diferenciado e feixe diferenciado na borda foliar.

*Echinosepala aspasicensis* diferencia-se das demais por possuir feixe da borda foliar com calota de fibras lignificadas nos dois pólos, enquanto os demais gêneros apresentam calota apenas do pólo do floema, e cristais prismáticos. Assemelha-se ao gênero *Myoxanthus* por apresentar cutícula com superfície irregular na microscopia fotônica, estômatos com câmara subestomática que se prolonga até a terceira camada do mesofilo e tricoma papiloso, como em *Myoxanthus exasperatus*.

O gênero *Myoxanthus* é diferente dos demais por ser o único a apresentar ráfides coralóides e células epidérmicas triangulares na superfície adaxial. As duas espécies estudadas podem ser separadas pela presença de tricoma papiloso em *M. exasperatus*.

No gênero *Octomeria* é possível separar as espécies estudadas da seção *Octomeria* daquelas da seção *Teretifoliae* pela ausência, nas últimas, de uma nervura central bem delimitada, de feixe diferenciado na borda foliar e de células plicadas no mesofilo. Dentre as espécies estudadas desse gênero, a distribuição dos feixes vasculares em uma ou mais séries, bem como a presença de ráfides paralelas e drusas, são características importantes na identificação de cada uma delas.

*Pleurothallopsis nemorosa* diferencia-se das demais por ser a única espécie a apresentar estômatos com três células subsidiárias; aproxima-se do gênero *Octomeria* pela câmara subestomática que se prolonga até a segunda camada do mesofilo e, como em *O. tricolor*, não

possui qualquer tipo de cristal. Esta espécie diferencia-se das demais por possuir feixes vasculares na porção mediana distribuídos em uma única série, parênquima heterogêneo e ausência de tricoma papiloso.

A análise histológica demonstrou que é possível separar as espécies estudadas, de acordo com a chave de identificação apresentada, bem como que esses dados podem contribuir com aqueles referentes à morfologia externa das folhas na delimitação de táxons em diferentes níveis, como já sugere a literatura disponível. Dados de MEV mostraram-se promissores e devem ser incrementados.

Com relação aos dados anatômicos, pode-se afirmar que as espécies estudadas apresentam várias características que podem conferir adaptação às condições do ambiente epifítico, como: - tricomas em depressões semelhantes a escamas, que podem estar envolvidos na absorção de água e nutrientes; - cutícula espessa e ráfides coralóides nas células epidérmicas e subepidérmicas, que protegem a folha da intensa radiação solar; - estômatos restritos à face abaxial, parênquima aquífero e feixes vasculares envoltos por fibras lignificadas e distribuídos no terço inferior da folha, que conferem reserva e/ou economia de água; - presença de camada subepidérmica com paredes espessadas (“hipoderme”), que pode proteger os tecidos mecanicamente e, também, do superaquecimento; - parênquima clorofiliano no terço inferior foliar, como estratégia para evitar aquecimento excessivo e conseqüentes alterações metabólicas ou estruturais. Dentre as espécies estudadas, observou-se maior grau de adaptação ao hábito epifítico no gênero *Myoxanthus* e menor no gênero *Brachionidium*.

Quanto aos diferentes tipos de metabolismos para fixação de carbono, pode-se afirmar que a maioria das espécies analisadas apresenta características que sugerem a presença do metabolismo C<sub>4</sub>, como presença de tecido Kranz, e do metabolismo CAM, com ocorrência de parênquima aquífero e cutícula espessa. A análise da acidez vacuolar de algumas espécies com tais características, no entanto, não confirmou a presença do metabolismo CAM, mas seriam necessárias novas repetições e aplicação de outras técnicas para confirmar ou não a presença de

tal metabolismo. Análises histológicas demonstram, porém, que tecido Kranz parece ocorrer nas três espécies analisadas necessitando para sua confirmação de análises estruturais e fisiológicas mais aprofundadas.

## 8. Referências bibliográficas

- Abrahan A. & Vatsala P.** 1981. Introduction to orchids with illustrations and descriptions of 150 south Indian orchids. The Saint Joseph's Press, Trivandrum.
- Alves, M.V., Estelita, M.E.M., Wanderley, M.G. & Thomas, W.W.** 2002. Aplicações taxonômicas das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). Revista Brasileira de Botânica 25:1-9.
- Alvarez, J.M., Rocha, J.F. & Machado, S.R.** 2005. Estrutura foliar de *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert e *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae). Revista Brasileira de Botânica 28: 23-37.
- APG.** 2008. Angiosperm phylogeny website. <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html> (acesso em 9/1/2008).
- Arditti, J.** 1992. Fundamentals of orchid biology. John Wiley & sons, New York.
- Barros, F.** 1990. Diversidade taxonômica e distribuição geográfica das Orchidaceae brasileiras. Acta Botanica Brasilica 4: 177-187.
- Baruah, A.** 1998. Vegetative anatomy of the endemic orchid *Vanilla pilifera* Holt. Phytomorphology 48: 101-105.
- Benzing, D.H.** 1990. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bonates, L.C.M.** 1993. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia. II – Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia central. Acta Amazonica 23: 315-348.
- Brown, W.V.** 1975. Variations in anatomy, associations and origins of Kranz tissue. American Journal of Botany 62: 395-402.
- Brune, A.** 1992. Cual es el papel que desempeña la orquidea em el bosque? Revista Florestal 8: 12-13.

- Carlswald, B.S; Stern, W.L. & Bytebier, B.** 2006. Comparative vegetative anatomy and systematics of the angraecoids (Vandaeae, Orchidaceae) with an emphasis on the leafless habit. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 165–218.
- Chase, M.C., Cameron, K.M., Barret, R.L. & Freudenstein, J.V.** 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. *In*: K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barret & P.J. Cribb (eds.). *Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah*, pp.69-89.
- Cogniaux, A.C.** 1896. Orchidaceae, Tribus VI: Pleurothallidinae. *In*: C.F.P. Martius, A.W. Eichler & I. Urban (eds.). *Flora Brasiliensis. F.Fleischer, Monarchii*, 3(4): 320-646.
- Cribb, P.J. & Chase, M.C.** 2005. Epidendroideae (part one). *In*: A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase, & F.N. Rasmussen (eds.). *Genera Orchidacearum. v. 4.* Oxford University Press, New York, pp 3-7.
- Dressler, R.** 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family.* Discorides Press, Portland.
- Dressler, R.L. & Chase, M.K.** 1995. Whence the orchids? *In*: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds) *Monocotyledons: systematics and evolution.* Royal Botanical Gardens, Kew, pp.217-226.
- Edwards, E.J. & Still, C.J.** 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C<sub>4</sub> grasses. *Ecology Letters* 11: 266-276.
- Estelita-Teixeira, M.E. & Handro, W.** 1987. Kranz pattern in leaf, scape and bract of *Cyperus* and *Fibristilis* species. *Revista Brasileira de Botânica* 10: 105-111.
- Ferreira, J.L.B., Oliveira, P.L. & Mariath, J.E.A.** 1994. Anatomia foliar de espécies do gênero *Octomeria* (Orchidaceae). *Napaea* 10: 7-14.
- Forster, W.** 2007. Estudo taxonômico das espécies com folhas planas a conduplicadas do gênero *Octomeria* R. Br. (Orchidaceae). Tese se Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Gemtchújnicov, I.D.** 1976. Manual de taxonomia vegetal. Plantas de interesse econômico, agrícolas, ornamentais e medicinais. Ed. Agronômica Ceres, São Paulo.

- Gomes, R.S.** 2005. Artificial key to the genera of Pleurothallidinae. *In*: A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase, & F.N. Rasmussen (eds.) *Genera Orchidacearum*. v. 4. Oxford University Press, New York. 325-328pp.
- Gravendeel, B., Smithson, A., Slik, F.J.W. & Schuiteman, A.** 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences* 359: 1523-1535.
- Joly, A.B.** 1998. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. 10ed. Editora Nacional, São Paulo.
- Johansen, D.A.** 1940. *Plant microtechnique*. MacGraw-Hill, New York.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A. & Stevens, P.F.** 1999. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Khasin, S.M. & Rao, P.R.M.** 1990. Anatomy in relation to taxonomy in some members of Epidendroideae (Orchidaceae). *Phytomorphology*. 40: 243-250.
- Kluge, R.A.** 2007. Fotossíntese [http://www.sbfv.org.br/materialdidatico/download/Fotossintese Kluge.pdf](http://www.sbfv.org.br/materialdidatico/download/Fotossintese%20Kluge.pdf) (acesso em 05/01/2008).
- Kraus, J.E., Sousa, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C. & Luque, R.** 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. *Biotechnic & Histochemistry* 73: 235-243.
- Larcher, W.** 2000. *Ecofisiologia vegetal*. Editora RiMa, São Carlos.
- Luer, C.A.** 1986. *Icones Pleurothallidarum I - Systematics of the Pleurothallidinae (Orchidaceae)*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 15: 1-81.
- Luer, C.A.** 1991. *Icones Pleurothallidarum VIII - Systematics of the *Lepanthopsis*, *Octomeria* subgenus *Pleurothallopsis*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis*, *Salpistele* and *Teagueia**. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 39:1-161.

- Luer, C.A.** 1992. Icones Pleurothallidarum IX - Systematics of *Myoxanthus* addenda to *Platystelethe*, *Pleurothallus* subgenus *Scopula* and *Scaphosepalum*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 44: 1-128.
- Lüttge, U.** 1989. Vascular plants as epiphytes: Evolution and ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin.
- Lüttge, U.** 2004. Ecophysiology of crassulaceam acid metabolism (CAM). Annals of Botany 93: 629-652.
- Martins, S. Machado, S.R. & Alves M.** 2007. Adaptações foliares de *Cyperus maritimus* Poir. (Cyperaceae) ao ambiente de dunas litorâneas: anatomia e ultra-estrutura: anatomia e ultra-estrutura. Revista Brasileira de Biociências 5: 30-32.
- Mauseth, J.D.** 1995. Botany introduction to plant biology. 2 ed. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Menezes, N.L., Silva, D.C. & Pina, G.F.A.M.** 2006. Folha. In: B. Apezato-da-Glória & S.M. Carmello-Guerreiro. Anatomia Vegetal. Ed. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, pp. 303-325.
- Miller, D., Warren, R. & Miller, I.** 1996. Orquídeas do alto da serra: da Mata Atlântica pluvial do sudeste do Brasil. 2 ed. Salamandra, Rio de Janeiro.
- Morris, M.W., Stern, W.L. & Judd, W.** 1996. Vegetative anatomy and systematics of subtribe dendrobiinae (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 120: 89-144.
- Neales, T.F & Hew, C.S.** 1975. Two types of carbon fixation in tropical orchids. Planta 123: 303-306.
- Neyland, R., Urbastch, L.E. & Pridgeon, A.M.** 1995. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 117: 13-28.
- Olatunji, O.A. & Nengim, R.O.** 1980. Occurrence and distribution of tracheiodal elements in the Orchidaceae. Botanical Journal of the Linnean Society 80: 357-370.

- Oliveira, V. C.** 1997. Aspectos morfo-anatômicos dos órgãos vegetativos de nove espécies de Orchidaceae. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Oliveira, V.C. & Sajo, M.G.** 1999. Anatomia foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 365-374.
- Oliveira-Pires, M.F., Semir, J., Pinna G.F.A.M. & Felix, L.P.** 2003. Taxonomic separation of the genera *Prosthechea* and *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) using leaf and root anatomical features. *Botanical Journal of the Linnean Society* 143: 293-303.
- Ota, K. & Yamamoto, Y.** 1991. Effects of different nitrogen sources and concentrations on CAM photosynthesis in *Kalanchöe blosfeldiana*. *Journal of Experimental Botany* 42: 1271-1277.
- Pimentel C.** 1998. Metabolismo de carbono na agricultura tropical. Seropédica, Rio de Janeiro.
- Pinheiro, F., Barros, F. & Lourenço, E.A.** 2004. O que é uma orquídea? *In*: F. Barros & G.B. Kerbauy (eds). *Orquidologia sul-americana: uma compilação científica*. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, pp. 11- 28.
- Prata, A.P., Menezes, N.L., Mazzoni-Viveiros, S.C., Wanderley, M.G.L. & Thomas, W.W.** 2007. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 30: 245-256.
- Press, M.C.** 1999. The functional significance of leaf structure: a search for generalization. *New Phytologist* 143: 213-219.
- Pridgeon, A.M.** 1981. Absorbing trichomes in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 68: 64-71.
- Pridgeon, A.M.** 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurotallidinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 69: 921-938.
- Pridgeon, A.M.** 1992. *The illustrated encyclopaedia of orchids*. Timber Press, Portland.
- Pridgeon, A.M.** 1994. Systematic leaf of Caladeniinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 31-48.

- Pridgeon, A.M.; Blanco, M.; Gomes, R.S.; Grayer, R.; Hermans, J.; Stenzel, H. & Veith, N.C.** 2005. Subtribe Pleurothallidinae. *In*: A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase & F.N. Rasmussen (eds.). *Genera Orchidacearum*. v 4. Oxford University Press, New York, pp 319-422.
- Pridgeon, A.M. & Chase, M.W.** 2001. A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana* 16: 235-271.
- Pridgeon, A.M. & Chase, M.W.** 2002. Nomenclatural notes on Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana* 17: 98-101.
- Pridgeon, A.M. & Stern, W.L.** 1982. Vegetative anatomy of *Myoxanthus* (Orchidaceae). *Selbyana* 7: 55-63.
- Pridgeon, A.M., Cribb, P., Chase, M. & Rasmussen, F.N.** 1999 *Genera Orchidacearum*. vol. 1. General Introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae. Oxford University Press, New York.
- Pridgeon, A.M., Solano, R. & Chase, M.W.** 2001. Phylogenetic relationship in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. *American Journal of Botany* 88: 2286-2308.
- Rasmussen, H.** 1985. Ramicaul, an improvement within monocotyledon terminology? *Taxon* 34: 654-658.
- Ruschi, A.** 1997. Orquídeas do estado do Espírito Santo. *Expressão e Cultura*, Rio de Janeiro.
- Sage, R.F.** 2004. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *New Phytologist* 161: 341-370.
- Sandoval Z., E.** 1993. Anatomia foliar de *Cuitlauzina pendula*. *Orquídea (México)* 13: 181-190.
- Scatena, V.L. & Nunes, A.C.** 1996. Anatomia foliar de *Pleurothallis rupestris* Lindl. (Orchidaceae) dos campos rupestres do Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 15: 35-43.
- Scatena, V.L. & Segecin, S.** 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 635-649.

- Schultz, A.R.** 1968. Introdução ao estudo da botânica sistemática. 10 ed. Globo, Porto Alegre.
- Silva, C.I. & Milaneze-Gutierrez, M.A.** 2004. Caracterização anatômica dos órgãos vegetativos de *Cattleya walkeriana* Gardner (Orchidaceae). *Acta Scientiarum* 26: 91-100.
- Silva, L.M. & Alquini, Y.** 2003. Anatomia comparativa de folhas e caules de *Axonopus scoparius* (Flügge) Kuhl. e *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. (Poaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26: 185-192.
- Silveira, K., Santiago, L.S. & Winter, K.** 2005. Distribution of crassulaceam acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection for weak and strong modes. *Functional Plant Biology* 32: 397-407.
- Smith, B.N. & Tutner, B.L.** 1975. Distribution of Kranz syndrome among Asteraceae. *American Journal of Botany* 62: 541-545.
- Singh, H.** 1981. Development and organization of stomata in Orchidaceae. *Acta Botanica Indica* 9: 94-100.
- Soto-Arenas, M.A. & Greenwood, E.W.** 1989. Undesirable technical terminology - a current example. *Orchid Research Newsletter* 13: 8-9.
- Sousa, G.M., Estelita, M.E.M. & Wanderley, M.G.L.** 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 603-613.
- Souza, C.V. & Lorenzi, H.** 2005. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II.* Plantarum, Nova Odessa.
- Stancato, G.C., Mazzoni-Viveiros, S.C. & Luchi, A.E.** 1998. Stomatal characteristics in different habitat forms of Brazilian species of *Epidendrum* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany* 19: 271-275.
- Stern, W.L.** 1997. Vegetative anatomy of subtribe Orchidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 124: 121-136.

- Stern, W.S. & Carlswald, B.S.** 2006. Comparative vegetative anatomy and systematics of the Oncidiinae (Maxillarieae, Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 152: 91-107.
- Stern, W.L. & Judd, W.** 2002. Comparative vegetative anatomy and systematic of *Cymbidium* (Cymbidieae: Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 138: 383-419.
- Stern, W.L. & Morris, M.W.** 1992. Vegetative anatomy of *Stanhopea* (Orchidaceae) with special reference to pseudobulb water-storage cells. *Lindleyana* 7: 34-53.
- Stern, W.L. & Pridgeon, A.M.** 1984. Ramicaul, a better term for the pleurothallid “secondary stem”. *American Orchid Society Bulletin* 53: 397-401.
- Taiz, L. & Zeiger, E.** 2004 *Fisiologia vegetal*. Artmed, Porto Alegre.
- Tamaki, V. & Mercier, H.** 1997. Variações diurnas na acidez vacuolar e na atividade da PEP-carboxilase em *Tillandsia pohliana* Mez (Bromeliaceae) cultivada *in vitro*. *Bromélia* 4: 16-23
- van den Berg, C.** 2005. Tribe Epidendroideae. *In*: A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase, & F.N. Rasmussen (eds.). *Genera Orchidacearum*. v. 4. Oxford University Press, New York, pp.162-164.
- Voznesenskaya, E.V., Franceschi, V.R., Kiirats, O., Freitag, H. & Edwards, G.E.** 2001. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C<sub>4</sub> plant photosynthesis. *Nature* 414: 543-546.
- Widholzer, C.F.N. & Oliveira, P.L.** 1994. Tipo fotossintético e anatomia foliar de *Sophronitis coccinea* (Orchidaceae). *Napaea* 10: 23-29.
- Winter, K., Wallace, B.J., Stoker, G. & Rokandic, Z.** 1983. Crassulaceam acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. *Oecologia* 57: 129-141.
- Withner, C.L., Nelson, P.K. & Wejksnora, P.J.** 1974. The anatomy of orchids. *In*: C.L. Withner (ed.). *The Orchids: scientific studies*. John Wiley, New York, pp. 267-334.

**Yukawa, T., Ando, T., Karasawa, K. & Hashimoto, K.** 1992. Existence of two stomatal shapes in the genus *Dendrobium* (Orchidaceae) and its systematic significance. *American Journal of Botany* 79: 946-952.

**Zanenga-Godoy, R. & Costa, C.G.** 2003. Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do planalto central brasileiro. *Acta Botanica Brasilica* 17: 101-118.