

Halisson Rafael Kedrovski

**ANATOMIA RADICULAR DE ESPÉCIES DA SUBTRIBO
PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE)**

Dissertação submetida ao Programa de
Pós Graduação em Biologia Vegetal da
Universidade Federal de Santa
Catarina para a obtenção do Grau de
Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Profa. Dra. Ana Claudia
Rodrigues

Florianópolis
2014

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Kedrovski, Halisson Rafael
Anatomia radicular de espécies da subtribo
Pleurothallidinae (Orchidaceae) / Halisson Rafael
Kedrovski ; orientadora, Ana Claudia Rodrigues -
Florianópolis, SC, 2014.
113 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Biologia Vegetal.

Inclui referências

1. Biologia Vegetal. 2. Anatomia Vegetal. 3. Raiz. 4.
Orchidaceae. 5. Pleurothallidinae. I. Rodrigues, Ana
Claudia. II. Universidade Federal de Santa Catarina.
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. III. Título.

APROVAÇÃO DA BANCA

A Elisabete, Charleston, e Victor Kedrovski.
Dedico.

AGRADECIMENTOS

Esse trabalho só foi possível pelo aceite de orientação da Profa. Dra. Ana Claudia Rodrigues. Ótima profissional e grande colega.

Sou grato ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal e ao Laboratório de Anatomia Vegetal – LAVEG por me permitirem usar os espaços e a ótima infraestrutura técnico-científica; em especial a todo o exímio Corpo Docente que me capacitou para ser um profissional competente, a Chefe de Expediente Priscila Martinhago Machado pelo auxílio e esclarecimentos sobre as burocracias institucionais, e a técnica Ms. Elise Lara Galitzki pelos ensinamentos práticos.

Ao Laboratório Central de Microscopia Eletrônica – LCME, nas pessoas de Renata, Eliana e Adriano de Medeiros Oliveira que me auxiliaram na obtenção das imagens de MEV.

Ao Instituto de Pesquisa do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, e ao Laboratório de Biologia Estrutural, em especial a Professora Marta Moraes, Dra. Neusa Tamaio, e grande amiga Dra. Monique Neves por serem pessoas tão solícitas num momento de grande dificuldade.

Aos colegas de orientação: Jeovane Warmling, Robson Avi, Felipe Guimarães, Kátia Arenhart Hoss, Geniane Schneider, Camilla Reis, Marietou Gueye, Isabel Brandalise, e ao meu orientando Felipe Lopes Machado pela colaboração.

Aos colegas Tassi, Grazi, Marcelo, Leandro, Clau, LuzK, Alty, Salo, Gesi, Carlos, Val, Francis, Julinha, Helo, Márcia, Hellen, Thaysi, Cadu, dos quais muitos se tornaram amigos próximos e estiveram presente nos momentos felizes e de angústia.

A Profa. Dra. Marisa Santos que me aceitou como assistente técnico-pedagógico na disciplina de Anatomia Vegetal destinada à Graduação.

Ao Rodrigo Ardisson, grande músico, amigo, e inusitado parceiro científico.

Ao Seu Nivaldo, que me auxiliou na manutenção do Ripado.

A minha amiga Gaby Gaya por seu altruísmo e apoio ao me emprestar sua família durante minha chegada em Florianópolis, e a Tia Tânia e Seu Orlando pelo acolhimento e pelos muitos momentos de carinho e atenção recebidos.

A todos que acompanham minha jornada de forma mais próxima.

A todos que compreenderam minha ausência durante esse período de mudança, aprendizagem, e crescimento pessoal.

A realização deste projeto não seria possível sem o auxílio do Programa Nacional de Apoio e Desenvolvimento da Botânica – PNADB/CAPES, que me concedeu uma bolsa de Mestrado por dois anos.

Com gratidão
Rafael

"Great minds discuss ideas
average minds discuss events
small minds discuss people"
Eleanor Roosevelt

RESUMO

A morfologia geral da subtribo Pleurothallidinae tem sido bem descrita, porém a falta de trabalhos anatômicos atuais reflete a grande lacuna na interpretação das sinapomorfias, ainda mais evidente quando se trata de representantes da rica flora brasileira, com elevado grau de endemismo. Assim, dando continuidade aos trabalhos de cunho descritivo, este estudo examinou a anatomia radicular de 56 espécies distribuídas em 11 gêneros pertencentes à subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae), sob microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura, a fim de identificar caracteres diagnósticos que possam ser utilizados na distinção entre os gêneros e espécies, auxiliando futuros trabalhos de taxonomia e sistemática do grupo. Os gêneros distinguem-se principalmente pelas características do complexo velame/exoderme e do cilindro central. *Acianthera* apresenta velame biestratificado com espessamento em “U” no epivelame, exoderme espessada em “O” e em “U” invertido, e medula esclerificada ou parenquimática. *Anathallis* apresenta velame biestratificado com espessamento em “U” no epivelame ou velame pluriestratificado com até quatro camadas, com espessamento reticulado no epivelame e helicoidal no endovelame, tilossomo do tipo baculado e lamelar, exoderme com paredes finas e medula esclerificada. *Echinosepala* apresenta velame pluriestratificado com até quatro camadas com espessamento anastomosado, exoderme espessada em “O”, e medula parenquimática. *Masdevallia* apresenta velame pluriestratificado com até seis camadas com paredes perforadas, exoderme com paredes finas, e medula esclerificada. *Myoxanthus* apresenta velame biestratificado com espessamento em “U” no epivelame, velame com duas a três camadas, ou velame pluriestratificado com até quatro camadas, exoderme com paredes finas, e medula parenquimática. *Octomeria* apresenta velame com duas a três camadas com espessamento reticulado e anastomosado, exoderme espessada em “U” invertido, e medula esclerificada. *Pabstiella* apresenta velame biestratificado com epivelame espessado em “O”, tilossomos, exoderme com paredes finas e medula esclerificada. *Pleurothallis* apresenta velame biestratificado, ou velame com duas a três camadas com espessamento reticulado no epivelame e helicoidal no endovelame, tilossomos do tipo lamelar, exoderme com parede fina ou espessada em “O”, e medula esclerificada. *Specklinia* apresenta velame biestratificado com espessamento em “O” no epivelame, tilossomos, exoderme com paredes finas, e medula esclerificada. *Stelis* apresenta velame biestratificado com espessamento reticulado no epivelame e espessamento helicoidal no endovelame, tilossomo lamelar, exoderme

espassada em “O” ou não espessada, e medula esclerificada. *Zootrophion* apresenta velame biestratificado, com espessamento em “U” no epivelame e anastomosado no endovelame, tilossomo do tipo discoide, exoderme com paredes finas, e medula esclerificada. Nossos resultados sugerem que as características anatômicas radiculares são potencialmente úteis para esclarecer as diferenças taxonômicas, e que representam uma ferramenta adicional para distinguir os gêneros na subtribo Pleurothallidinae.

Palavras-chave: Distância euclidiana, Análise de componentes principais, Análise de agrupamento.

ABSTRACT

General Pleurothallidinae morphology has been well described, but the current lack of anatomical works reflects the wide gap in interpretation of the synapomorphies, even more evident when it comes to representatives of Brazilian rich flora, with high degree of endemism. Thus, continuing the work of descriptive, this study examined the root anatomy of 56 species in 11 genera of the subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae), under light microscopy and scanning electron microscopy, in order to identify diagnostic characters that could be used to distinguishing the genera and species, aiding future work of taxonomy and systematics of the group. The genera are distinguished primarily by the velamen/exodermis complex and central cilinder characteristics. *Acianthera* presents bistratified velamen with "U"-shaped thickening in epivelamen, "O" and inverted "U"-shaped thickening exodermis, and sclerified or parenchymatous pitch. *Anathallis* presents bistratified velamen with "U"-shaped thickening in epivelamen, or pluristratified velamen with up to four layers, with reticulate thickening in epivelamen and helicoidal thickening in endovelamen, with baculate and lamellate tilosome, thin walled exodermis, and sclerified pitch. *Echinosepala* presents pluristratified velamen with up to four layers with anastomosed thickening, "O"-shaped thickening exodermis, and parenchymatous pitch. *Masdevallia* presents pluristratified velamen with up to six layers with perforated walls, thin walled exodermis, and sclerified pitch. *Myoxanthus* presents bistratified velamen with "U"-shaped thickening in epivelamen, two to three layers velamen, or pluristratified velamen with up to four layers, thin walled exodermis, and parenchymatous pitch. *Octomeria* presents two to three layers velamen, with reticulate and anastomosed thickening, inverted "U" thickening exodermis, and sclerified pitch. *Pabstiella* presents bistratified velamen with "O"-shaped thickening in epivelamen, tilossomes, thin walled exodermis, and sclerified pitch. *Pleurothallis* presents bistratified velamen, or two to three layers velamen with reticulate thickening in epivelamen and helicoidal thickening in endovelamen, lamellate tilossomo, thin walled or "O"-shaped exodermis, and sclerified pitch. *Specklinia* presents bistratified velamen with "O"-shaped thickening in epivelamen, tilossomes, thin walled exodermis, and sclerified pitch. *Stelis* presents bistratified velamen with reticulate thickening in epivelamen and helicoidal thickening in endovelamen, lamellate tilossomo, thin walled or "O"-shaped exodermis, and sclerified pitch. *Zootrophion* presents bistratified velamen with "U"-shaped thickening in epivelamen and anastomosed

thickening in endovelamen, discoid tillosome, thin walled exodermis, and sclerified pitch. Our results suggest that the root anatomical features are potentially useful to clarify the taxonomic differences, and which represent an additional tool for distinguishing the genera in the subtribe Pleurothallidinae.

Keywords: Euclidean distance, Principal component analysis, Cluster analysis.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Secções transversais de raízes de *Acianthera* Scheidw: Espécies com velame biestratificado. A: *A. teres*. Epivelame achatado, exoderme espessa com lignina em “U” invertido, e idioblastos traqueoidais. B: *A. muscosae*. Epivelame alongado, exoderme com espessamento em “O”. C-D: *A. glanduligera*. Microscopia Eletrônica de Varredura. C: Vista geral. D: Detalhe do velame com hifas, epivelame achatado e espessado em “U”, endovelame anticlinalmente alongado, exoderme espessada em “O”. E-F: *A. limae*. E: Vista geral mostrando córtex com até oito camadas celulares. F: Detalhe do periciclo biestratificado. G-H: *A. saundersiana*. G: Detalhe do epivelame espessado em “U”, exoderme espessada em “O” presença de cloroplastos no córtex, córtex com até cinco camadas celulares. H: Vista geral do cilindro central com sete arcos de protoxilema e medula esclerificada. I: *A. saurocephala*. Vista geral do cilindro central poliarco e medula com células parenquimáticas. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: cloroplasto, seta: idioblastos traqueoidais. Barras: 50µm (A, C, E, I), 25µm (B, D, F, G, H). 50

Figura 2. Secções transversais de raízes de *Anathallis* Barb. Rodr. A: *A. liparanges*. Detalhe do velame biestratificado, epivelame fortemente espessado em “U”, endovelame não espessado com tilossomo, exoderme espessada com lamela de suberina em “U” invertido, córtex parenquimático com hifas e cloroplastos. B: *A. sclerophylla*. Detalhe do velame pluriestratificado, presença de tilossomo, exoderme com paredes finas, endoderme espessa com lignina em “O”. C: *A. nectarifera*. Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente alongado e espessado em “U”, endovelame com parede periclinal externa espessada, exoderme espessada com lamela de suberina em “U” invertido, córtex com quatro camadas, endoderme espessa com lignina em “O”, medula esclerificada. D: *A. rubens*. Detalhe do velame pluriestratificado, epivelame com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal, exoderme espessada com lamela de suberina em “U” invertido, córtex com quatro camadas, endoderme espessada com lignina em “O” e medula esclerificada. E: *A. sclerophylla*. Contraste de fase Ph3. Vista geral evidenciando a presença de tilossomos, endoderme com lamela de suberina, idioblastos com ráfides no parênquima cortical, endoderme espessada em “O”, e cilindro vascular poliarco com medula esclerificada. F: *A. microphyta*. Detalhe do cilindro vascular triarco evidenciando endoderme espessada em “O”, com medula esclerificada. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: cloroplasto, cabeça de seta: tilossomos. Barras: 100µm (E), 50µm (D), 25µm (A, B, C, F). 54

Figura 3. Micrografias eletrônicas de varredura de raízes de *Anathallis* Barb.Rodr mostrando tipos de tilossomos. A-B: Tilossomo tipo lamelar. A: *A. liparages*. Secção transversal mostrando tilossomo lamelar sobre a célula de passagem da exoderme. B: *A. rubens*. Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos lamelar. C-D: Tilossomo tipo baculado. C: *A. sclerophylla*. Secção transversal mostrando tilossomo baculado sobre a célula de passagem da exoderme D: *A. obovata*. Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos baculado. 10 µm (B, D) 5 µm (A, C).....55

Figura 4. Secção transversal de raiz de *Echinosepala aspicensis* (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase. A: Vista geral mostrando velame, córtex e medula. B: Detalhe do velame pluriestratificado com células poligonais, presença de hifas e espessamento anastomosado, exoderme espessada em “O” e célula de passagem. C: Contraste de fase Ph3. Vista geral exibindo ráfide por refringência e células de passagem na exoderme. D: Detalhe da endoderme espessada em “O”, periciclo uniestratificado, cilindro vascular poliarco, e medula parenquimática com presença de amiloplasto. co: córtex, e: endoderme, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: amiloplasto, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 50µm (A, C), 25µm (B, D).....59

Figura 5. Secções transversais de raízes *Masdevallia* Ruiz & Pav. A-B: *M. striatella*. A: Detalhe do velame pluriestratificado, espessamento perforado nas células do velame, exoderme com lamela de suberina em “U” invertido, e células de passagem com citoplasma denso. B: Detalhe da endoderme espessada em “O”, cilindro vascular poliarco com até seis arcos de protoxilema, e medula esclerificada. C: *M. infracta*. Contraste de fase Ph3. Vista geral mostrando o velame pluriestratificado, células corticais com até nove camadas, idioblastos com ráfides e cilindro vascular com células espessadas. co: córtex, e: endoderme, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 50µm (A, B), 100µm (C).....61

Figura 6. Secções transversais de raízes de *Myoxanthus* Poepp. & Endl. A-B-E-G: *M. parvilabius*. A: Visão geral mostrando velame, córtex com até dez camadas, cilindro vascular poliarco, e medula parenquimática. B: Detalhe do velame biestratificado, epivelame com espessamento anastomosado e em “U”, exoderme com lamela de suberina em “U” invertido e células de passagem. E: Contraste de fase Ph3. Vista geral evidenciando idioblastos com ráfides por refringência no parênquima cortical. G: Detalhe da medula não espessada contendo amiloplastos. C: *M. punctatus*. Detalhe do velame com até três camadas, epivelame uniestratificado fortemente espessado em “U”, endovelame biestratificado com espessamento nas paredes periclinais, e exoderme com lamela de suberina em “U” invertido com células de passagem. D-F: *M.*

exasperatus. D: Detalhe do velame pluriestratificado, epivelame uniestratificado com espessamento em “U”, endovelame estratificado com espessamento nas paredes periclinais, e exoderme com lamela de suberina em “U” invertido com células de passagem. F: Detalhe da exoderme anticlinalmente alongada, espessada em “O”, periciclo uniestratificado, cilindro vascular poliarco, e medula parenquimática. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: amiloplasto, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 100µm (A), 50µm (E, F), 25µm (B, C, D, G)..... 66

Figura 7. Secções transversais de raízes de *Octomeria* R. Br. A: *O. diaphana*. Epivelame com espessamento reticulado, endovelame anticlinalmente alongado, exoderme espessada com lignina em “U” invertido. B: *O. gracilis*. Velame com duas a três camadas, exoderme espessada com lignina em “U” invertido e em “O”, parênquima cortical com amiloplastos. C: *O. grandiflora*. Exoderme espessada em “U” invertido e “O”. D: *O. crassifolia*. Contraste de fase Ph3. Velame com duas a três camadas, exoderme espessada em “U” invertido, córtex com ráfide, endoderme espessada em “O”, medula esclerificada. E-G: *O. oxichela*. E: Velame com duas a três camadas, epivelame com paredes periclinais internas espessadas, exoderme espessada em “U” invertido, células de passagem com citoplasma denso, córtex com espessamentos anastomosados. F: Vista geral do cilindro vascular poliarco com medula parenquimática. G: Detalhe da endoderme espessada em “O” com células de passagem, e periciclo estratificado. H: *O. linearifolia*. Microscopia Eletrônica de Varredura. Detalhe do velame com duas a três camadas e exoderme espessada em “U” invertido. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: amiloplasto, contorno da cabeça de seta: ráfides, seta: idioblastos traqueoidais. Barras: 50µm (C, D, E.), 25µm (A, B, F, G, H). 70

Figura 8. Secções transversais e longitudinais tangenciais de raízes *Pabstiella* Brieger & Senghas. A-B: Microscopia de luz. A: *P. hypnicola*. Vista geral do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente achatado, endovelame alongado, tilossomo, exoderme com paredes finas, córtex parenquimático com até quatro camadas, endoderme e medula esclerificada. B: *P. lineolata*. Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente achatado, espessado em “O”, endovelame não espessado, presença de tilossomo, exoderme com paredes finas, córtex parenquimático com cloroplastos e amiloplastos. C-F: Microscopia Eletrônica de Varredura. *P. hypnicola*. C: Vista geral mostrando velame biestratificado, córtex parenquimático e medula esclerificada. D: Detalhe do epivelame, endovelame alongado, tilossomos, exoderme com paredes finas, parênquima cortical, endoderme espessada em “O”, xilema, floema e medula esclerificada. E: Detalhe da parede periclinal interna do endovelame com tilossomo. F: Secção longitudinal tangencial da parede periclinal interna do endovelame mostrando tilossomos. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame,

epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: cloroplastos, cabeça de seta: tilossomos. Barras: 50µm (A, C), 25µm (B, D), 10µm (F), 5µm (E).74

Figura 9. Secções transversais e longitudinais tangenciais de raízes *Pleurothallis* R. Br. A-B: *P. barthelemyi*. A: Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente achatado, endovelame anticlinalmente alongado, exoderme espessada em “O”, parênquima cortical com hifas e idioblastos traqueoidais. B: Detalhe mostrando endoderme espessada em “O”, cilindro vascular poliarco, periciclo uniestratificado não espessado em frente aos polos de protoxilema, floema, e medula esclerificada. C-D: *Pleurothallis* sp. C: Detalhe do velame pluriestratificado com quatro camadas, células do epivelame pluriestratificado com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal e tilossomos, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com ráfides e medula. D: Detalhe mostrando endoderme espessada em “O” com células de passagem, cilindro vascular poliarco, periciclo, floema, e medula esclerificada. E-F: Microscopia Eletrônica de Varredura. *Pleurothallis* sp.. E: Detalhe da célula de passagem com tilossomo tipo lamelar. F: Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos do tipo lamelar. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, contorno da cabeça de seta: ráfides, seta: idioblastos traqueoidais. Barras: 25µm (A,B,C,D), 10µm (F), 5µm (E).....76

Figura 10. Secções transversais e longitudinais tangenciais de raízes *Specklinia* Lindl. Espécies com velame bisestratificado A: *S. hypnicola*. Vista geral do epivelame espessado em “O”, endovelame rompido, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com três camadas, e medula esclerificada. B-C: *S. puntactifolia*. B: vista geral mostrando velame, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com hifa, e medula esclerificada. C: Detalhe do epivelame com espessamento anastomosado e parede periclinal interna espessa, endovelame rompido, tilossomo, exoderme com paredes finas, e célula de passagem. D-G: *S. grobyi*. D: Detalhe do epivelame anticlinalmente alongado com espessamento em “U”, endovelame rompido, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com até seis camadas, e endoderme espessada em “O”. E: Detalhe da endoderme espessada em “O”, do cilindro vascular poliarco, periciclo uniestratificado, e medula esclerificada. F-G: Microscopia eletrônica de varredura. F: Detalhe mostrando tilossomos acima das células de passagem da exoderme. G: Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, seta: tilossomos. Barras: 50µm (A, B) 25µm (C, D, E) 10µm (G) 5µm (F).80

Figura 11. Secções transversais e longitudinal tangencial de raízes de *Stelis* Sw. Espécies com velame biestratificado. A: *S. aprica*. Detalhe do epivelame com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com cloroplastos e amiloplastos. B: *S. meganta*. Detalhe endovelame com espessamento helicoidal, tilossomos, exoderme com paredes finas com células de passagem, parênquima cortical com hifas e endoderme espessada em “O”. C: *S. palmeiraensis*. Detalhe do endovelame com espessamento helicoidal, tilossomo, exoderme espessada em “O”, parênquima cortical com cloroplastos, e endoderme espessa em “O”. D: *S. peliochyla*. Contraste de fase Ph3. Vista geral do velame, exoderme espessada em “O”, córtex com três camadas, idioblastos com ráfides, endoderme espessada em “O”, cilindro vascular poliarco, e medula esclerificada. E-F: *S. pauciflora*. E: Epivelame com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal, tilossomo exoderme com paredes finas, e parênquima cortical com três camadas. F: Detalhe do cilindro vascular triarco, exoderme espessada em “O”, periciclo uniestratificado, células de passagem, xilema, floema, e medula esclerificada. G-H: *S. palmeiraensis*. Microscopia Eletrônica de Varredura. G: Detalhe da célula de passagem mostrando com tilossomo lamelar na parede periclinal interna do endovelame. H: Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos lamelar. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, asterisco: cloroplasto, cabeça de seta: tilossomos, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 50µm (D, F), 25µm (A, B, C, E), 10 µm (H), 5 µm (G). 82

Figura 12. Secções transversais e longitudinal tangencial de raízes de *Zootrophion atropurpureum* (Lindl.) Luer. A-D: Microscopia de luz. Secções transversais. A: Vista gera das células do velame, córtex e medula. B: Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente alongado com espessamentos anastomosados e em “U”, endovelame com espessamento na parede periclinal externa, tilossomos, exoderme com paredes finas, e parênquima cortical. C: Contraste de Fase Ph3. Vista geral das células do epivelame com espessamento em “U”, idioblastos com ráfides no parênquima cortical, e cilindro vascular poliarco com medula esclerificada. D: Detalhe da endoderme com espessamento em “O”, periciclo estratificado, protoxilema, floema e medula esclerificada. E-H: Microscopia Eletrônica de Varredura. E: Vista geral mostrando tilossomos F: Detalhe do epivelame anticlinalmente alongado, com espessamentos anastomosados, e perforações, endovelame com espessamento na parede periclinal externa, hifas, tilossomos, e exoderme com paredes finas. G: Detalhe da célula de passagem mostrando com tilossomo discoide na parede periclinal interna do endovelame. H: Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos discoides. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px:

protoxilema, cabeça de seta: tilossomos, contorno da cabeça de seta: ráfides.
Barras: 100µm (A), 50µm (C, E), 25µm (B, D, F), 10µm (H) 5µm (G)86

Figura 13. A: Diagrama das análises de componentes principais (PCA) incluindo todos os caracteres anatômicos da raiz (vetores 1-13). B: Felograma gerado pela hierarquização dos 11 gêneros utilizando agrupamento por dissimilaridade (distância euclidiana). Aci: *Acianthera*, Ana: *Anathallis*, Ech: *Echinosepala*, Mas: *Masdevallia*, Myo: *Myoxanthus*, Oct: *Octomeria*, Pab: *Pabstiella*, Ple: *Pleurothallis*, Spe: *Specklinia*, Ste: *Stelis*, Zoo: *Zootrophion*. Escala de vetores: 2,60 (A).....91

Figura 14. Diagrama das análises de componentes principais (PCA) das características do complexo velame/exoderme (vetores 1-7). B: Felograma gerado pela hierarquização dos 11 gêneros utilizando agrupamento por dissimilaridade (distância euclidiana). Aci: *Acianthera*, Ana: *Anathallis*, Ech: *Echinosepala*, Mas: *Masdevallia*, Myo: *Myoxanthus*, Oct: *Octomeria*, Pab: *Pabstiella*, Ple: *Pleurothallis*, Spe: *Specklinia*, Ste: *Stelis*, Zoo: *Zootrophion*.. Escala de vetores: 1,82 (A).....91

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista de espécies analisadas, número de depósito vivo, hábito, registro de material herborizado, e coletor.35

Tabela 2. Resumo da ocorrência dos caracteres taxonômicos intragenérico na subtribo Pleurothallidinae.41

Tabela 3. Caracteres anatômicos encontrados nas espécies da subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae). N: número de camadas, Thick: espessamento/estrições de parede no velame; Epy: epivelame, Env: endovelame, Tilo: tilossomos, Exo: exoderme, Cloro: cloroplastos, Traq: idioblastos traqueoidais, Endo: endoderme, anast: anastomosado, perfo: perforado, retic: reticulado, helic: helicoidal, O: paredes periclinais e anticlinais igualmente espessadas, U: paredes anticlinais e periclinal interna espessadas, \cap : paredes anticlinais e periclinal externa espessadas, l: tilossomo lamelar, b: tilossomo baculado, d: tilossomo discoide, e: medula esclerificada, p: medula parenquimática, +: presente, -: ausente.43

Tabela 4. Média aritmética da matriz de presença ou ausência de caracteres anatômicos específicos na subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae). Caracteres: (1) Velame biestratificado, (2) Velame com dois ou três estratos, (3) Velame com mais de três camadas, (4) Tilossomo, (5) Exoderme com paredes finas, (6) Exoderme espessada em “O”, (7) Exoderme espessada em “U” invertido, (8) Parênquima cortical com até cinco camadas, (9) Parênquima cortical com seis ou mais camadas, (10) Cilindro vascular com até dez arcos de protoxilema, (11) Cilindro vascular com 11 ou mais arcos de protoxilema, (12) Medula esclerificada, (13) Medula parenquimática com amido.89

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- (-) Ausência
- ("O") Paredes periclinais e anticlinais igualmente espessadas
- ("∩" / "U invertido") Paredes anticlinais e periclinal externa espessada
- ("U") Paredes anticlinais e periclinal interna espessada
- (+) Presença
- (°GL) Grau Gay Lussac, fração em volume(°GL= % V)
- (µm) Micrômetros
- (co) Córtex
- (CO₂) Dióxido de carbono
- (cp) Célula de passagem
- (e) Endoderme
- (edv) Endovelame
- (epv) Epivelame
- (exd) Exoderme
- (f) Floema
- (JBRJ) Jardim Botânico do Rio de Janeiro
- (LCME) Laboratório Central de Microscopia Eletrônica
- (me) Medula
- (MEV) Microscopia Eletrônica de Varredura
- (MVSP) Multi-Variate Statistical Package
- (nm) Nanômetros
- (PCA) Principal component analysis
- (pH) Potencial hidrogeniônico
- (px) Protoxilema
- (UFSC) Universidade Federal de Santa Catarina
- (UPGMA) Unweighted pair-group method using arithmetic averages
- (v) Velame

LISTA DE SÍMBOLOS

▶ Tilosomo

▷ Ráfide

→ Idioblasto traqueoidal

* Plastídios

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	29
2.	MATERIAL E MÉTODOS	33
3.	RESULTADOS.....	41
4.	DISCUSSÃO	93
5.	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	103
6.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	105
7.	APÊNDICES	111

1. INTRODUÇÃO

Pleurothallidinae Lindl. é uma das maiores subtribos dentro da família Orchidaceae, constitui um grupo monofilético (Pridgeon & Chase, 2001; Pridgeon *et al.*, 2001) compreendendo aproximadamente 4100 espécies em 36 gêneros (Pridgeon *et al.*, 2005), totalizando 15 a 20% das espécies da família. Seus representantes têm distribuição neotropical com maior diversidade de espécies registrada em florestas úmidas das regiões tropicais e subtropicais das Américas, ocorrendo desde o sul da Flórida e México, Caribe, região norte da América do Sul, incluindo Brasil e norte da Argentina (Pridgeon, 1982a, b; Neyland *et al.*, 1995; Pridgeon & Chase, 2003; Pridgeon *et al.*, 2005; Rodrigues, 2013), são predominantemente epífitas ou rupícolas, com hábito de crescimento simpodial, folhas principalmente coriáceas conduplicadas, caules aéreos unifoliados que surgem de rizomas, e com uma articulação entre o pedicelo e o ovário (Pridgeon & Chase, 2003).

O epifitismo, em geral, impõem severas restrições ao suprimento de água e nutrientes pelas plantas, levando os organismos a desenvolverem adaptações morfoanatômicas específicas (Benzing, 1990). As espécies de Pleurothallidinae destacam-se pela ausência de pseudobulbo, porém apresentam um parênquima aquífero bem desenvolvido no mesofilo, com espessamentos espiralados nas paredes das células, que evitam o colapso do tecido durante os períodos de dessecação (Pridgeon, 1982a; Scatena & Nunes, 1996; Silva *et al.*, 2006; Avi, 2012; Warmling, 2013), e velame nas raízes que permite uma mobilização temporária, mas altamente acessível de água e sais minerais, protege os tecidos subjacentes contra danos mecânicos, e evita a dessecação aumentando as camadas limítrofes (Engard, 1944; Esau, 1966; Cutter, 1969, 1971; Fahn, 1974; Pridgeon, 1983; Rudall, 1987; Benzing, 1990).

Um importante caractere para a distinção dos gêneros em Pleurothallidinae é o número de polínias, que teve uma redução gradual de oito para seis, posteriormente para quatro e finalmente para duas, caracterizando uma condição plesiomórfica (Dressler, 1981, 1993; Neyland *et al.*, 1995; Stenzel, 2000; Pridgeon *et al.*, 2001). Outras características florais usadas para distinguir os gêneros incluem número de lóbulos do estigma, ressupinação, conação das sépalas, similaridade das peças do perianto, osmóforos apicais, e labelo móvel (Luer, 1986).

Quando se examina os gêneros que compõem a subtribo Pleurothallidinae, sob um ponto de vista histórico, percebe-se que muitos deles já foram relacionados com o gênero *Pleurothallis* R. Br., o qual chegou a ser composto por mais de 2000 epítetos específicos (Luer,

1986b, Chiron *et al.*, 2012). Os estudos de Pridgeon & Chase, (2001); Pridgeon *et al.* (2001); Chiron *et al.* (2012), com base nas relações filogenéticas, resolveram grande parte dos problemas taxonômicos atribuídos ao megagênero *Pleurothallis* assim como as relações evolutivas dentro da subtribo, que levou ao abandono da abordagem original proposta por Luer (1986), reintegrando gêneros mais antigos e/ou muitas vezes até então desconsiderados como *Acianthera* Scheidw., *Anathallis* Barb.Rodr., *Pabstiella* Brieger & Senghas, e *Specklinia* Lindl. Um estudo filogenético recente realizado por Chiron *et al.* (2012), apenas com espécies brasileiras de *Pleurothallis* *s.l.* (*Acianthera*, *Anathallis*, *Pabstiella*, e *Specklinia*), mostrou que espécies recentemente transferidas para o gênero *Stelis* Sw. e grupos de espécies previamente considerados como gênero *Specklinia* na realidade, pertencem ao gênero *Pabstiella*, e que grupos infragenéricos considerados por Luer como *Pleurothallis* subgênero *Acianthera* estão fortemente suportadas dentro do mesmo clado, corroborando Pridgeon *et al.* (2001) ao reabilitar *Acianthera* como gênero.

Os estudos anatômicos de maior relevância para a subtribo foram publicados na década de 1980, iniciando com os trabalhos de Pridgeon sobre as tendências anatômicas (Pridgeon 1982a) e as análises fenéticas em *Pleurothallidinae* (Pridgeon, 1982b). No primeiro trabalho, Pridgeon (1982a) delimitou as características anatômicas encontradas na folha, ramicaule e raiz de 18 gêneros no grupo, incluindo dois subgêneros de *Pleurothallis* *sensu lato*. No segundo trabalho ele analisou a distância euclidiana formada por uma matriz com 45 variáveis discretas ou contínuas, representadas por caracteres anatômicos da raiz, caule, e folha provenientes de suas próprias observações (Pridgeon, 1982a), e características da morfologia floral descritas por Luer.

As análises do referido autor mostram uma síntese estatística da distância taxonômica, mas não a direção evolutiva. Independentemente disso, ele concluiu que a subtribo é um dos melhores grupos para ilustrar a tendência na especialização do perianto e na redução do número de polínias de oito – condição primitiva, para seis, quatro e dois – condição especializada. Ele ainda observa que alguns caracteres anatômicos, geralmente aqueles facilmente quantificáveis, apresentam valor apenas na delimitação intergenérica dos táxons. Exemplos desses caracteres incluem o número preciso de camadas hipodérmicas da folha e polos de protoxilemas da raiz. O último caractere, no entanto, assume valor adicional se for quantificado como "oito ou menos", ou "nove ou mais", sendo que a combinações dos caracteres, da folha, do caule secundário e

da raiz, são de valor diagnóstico para níveis genéricos (Pridgeon, 1982a, b).

Estudos de anatomia vegetal de folhas e raízes têm se mostrado eficientes para serem utilizados na diferenciação de espécies de Orchidaceae (Pridgeon, 1982a, b; Pridgeon, 1983; Pridgeon *et al.*, 1983; Porembski & Barthlott, 1988; Scatena & Nunes, 1996; Holtzmeier *et al.*, 1998; Stern & Judd, 2001; Pires *et al.*, 2003; Silva, 2005; Dettke *et al.*, 2007; Colleta & Silva, 2008; Silva *et al.*, 2010). De acordo com Pridgeon (1982a), folhas e raízes apresentam caracteres anatômicos importantes, e podem ser utilizados como subsídios para a taxonomia dos gêneros da subtribo Pleurothallidinae, destacando elementos foliares como tricomas, tipos de células epidérmicas, estômatos, hipoderme e mesofilo, e radiculares como número de camadas do velame e polos de protoxilema podem ser indicadores taxonômicos confiáveis, mas devem ser usados com limitação e precaução.

De acordo com Pridgeon (1982a) e Neyland *et al.* (1995), a identificação de sinapomorfias morfológicas e anatômicas na subtribo é complicada pela abundante homoplasia nas características vegetativas e florais, as quais podem ser respostas fenotípicas às pressões de seleção impostas pelos polinizadores com comportamentos semelhantes ou, no caso da anatomia, serem adaptações xeromórficas devido principalmente ao hábito epifítico da maioria dos seus representantes (Dycus & Knudson, 1957; Neyland *et al.*, 1995; Pridgeon & Chase, 2001; Pridgeon *et al.*, 2001; Pridgeon & Chase, 2003).

As características anatômicas das raízes, principalmente aquelas relativas ao complexo velame-exoderme, tem-se mostrado eficaz na distinção de gêneros de Pleurothallidinae (Pridgeon, 1982a, b; Pridgeon, 1983; Pridgeon *et al.*, 1983; Porembski & Barthlott, 1988). Segundo Porembski & Barthlott (1988) que realizaram estudo comparativo da micromorfologia do velame de espécies de Orchidaceae, as espécies de Pleurothallidinae podem ser classificadas com velame do tipo Pleurothallis com 1-3 (raramente quatro) camadas de células, sendo observado, em velame multisseriado, um pequeno epivelame unicelular, cujas células são alongadas em direção radial, na seção transversal, sem espessamentos helicoidais contradizendo os resultados de Pridgeon (1982), tilossomos são raros, exoderme altamente espessada, principalmente nas paredes periclinais externas em “U” invertido raramente em “O” e idioblastos traqueoidais, às vezes presentes no córtex.

O tilossomo consiste de excrescências lignificadas lamelares ou fibrilares da parede das células do velame, em contato com a fina parede

da célula de passagem da exoderme da raiz de muitas orquídeas epífitas (Pridgeon *et al.* 1983). Tal estrutura, quando constituída de ramificações entrelaçadas, podem atuar como válvulas admitindo facilmente a entrada de fluídos, mas bloqueando a perda de vapor quando seca e compactada, outros tipos de tilossomos mais grosseiros parecem menos propensos à permitir a troca de umidade desta forma, mas talvez eles impeçam a passagem de patógenos, já que eles se localizam no ponto mais frágil ao longo da exoderme (Benzing, 1990). Pridgeon *et al.*, (1983) estudaram a anatomia da raiz de 350 espécies em 175 gêneros da família Orchidaceae, destes 95 espécies em 35 gêneros apresentam tilossomos, concentrados nas subtribos Sobraliinae, Coelogyninae, Laeliinae, Pleurothallidinae, Bulbophyllinae, Lycastinae e Maxillariinae, sendo considerado pelos autores como um fenômeno neotropical. No mesmo trabalho foram reconhecidos sete tipos de tilossomos, os quais são classificados de acordo com a disposição e arranjo da estrutura, sendo a presença e o tipo de tilossomo importantes para caracterizar gêneros ou subtribos específicas em Orchidaceae.

Desta forma, o presente trabalho tem por objetivo descrever a anatomia radicular de espécies de Pleurothallidinae distribuídas em onze gêneros, incluindo representantes de Pleurothallis *s. l.* (*Acianthera*, *Anathallis*, *Pabstiella* e *Specklinia*) a fim de determinar se os caracteres morfoanatômicos das raízes podem ser úteis e contribuir para a taxonomia e filogenia dos gêneros em Pleurothallidinae.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Amostras: O material botânico foi coletado a partir de indivíduos crescendo na Casa de Vegetação do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina - UFSC e do Orquidário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro - JBRJ. Foram obtidas vinte e uma espécies do gênero *Acianthera*, sete espécies de *Anathallis*, uma espécie de *Echinosepala*, duas de *Masdevallia*, três de *Myoxanthus*, nove de *Octomeria*, duas de *Pabstiella*, duas de *Pleurothallis* sendo uma espécie indeterminada, três de *Specklinia*, cinco de *Stelis* e uma espécie de *Zootrophion*, totalizando 55 espécies e um indivíduo indeterminado distribuídos em 11 gêneros (Tabela 1).

Microscopia de luz: Amostras de raízes (com aproximadamente 1 a 2 cm do ápice) foram coletadas de pelo menos três indivíduos por espécie, as quais foram fixadas em glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por 24 horas (Feder & O'Brien, 1968) e posteriormente estocado em etanol 70°GL.

Foram confeccionadas lâminas permanentes com infiltração em parafina (Johansen, 1940). As secções foram realizadas no micrótomo de rotação Leica RM 2125 RT, com 20µm de espessura, coradas com azul de astra e safranina (Bukatsch, 1972) e com azul de toluidina (Feder & O'Brien 1968), e montadas em bálsamo-do-canadá. Testes histoquímicos, em material infiltrado com parafina, foram realizados utilizando-se azul de toluidina (Feder & O'Brien 1968) para detectar polissacarídeos ácidos e neutros, lugol (Johansen, 1962) para evidenciar grãos de amido, floroglucinol acidificado (Jensen, 1962) para lignina, sudan III e IV (Johansen, 1940) para substâncias lipídicas, e cloreto férrico (Johansen, 1940) para compostos fenólicos. A presença de ráfides foi observada pela sua refringência quando submetida a contraste de fase Ph3 acoplado ao microscópio óptico Leica, modelo DM2500. Amostras das raízes foram ainda submetidas à maceração (Franklin, 1945), seguida pela coloração de safranina e montadas em gelatina glicerínada (Kaiser, 1880 apud Kraus & Arduim, 1997) para observar as células do xilema e idioblastos traqueoidais. As imagens foram obtidas em microscópio óptico Leica, modelo DM2500 com câmera acoplada Leica DFC295 do Departamento de Botânica da UFSC.

Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV): Amostras previamente fixadas em glutaraldeído a 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2 e estocadas em etanol 70% foram desidratadas em série etílica. Posteriormente, foram secas em ponto crítico de CO₂ Leica, modelo EM CDP 300; aderidas ao suporte de alumínio com auxílio de fita de carbono dupla face; recobertas com 20 nm de ouro em

metalizador Leica, modelo EM SCD 500; e observadas em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), Jeol, modelo XL30 do Laboratório Central de Microscopia Eletrônica (LCME) da UFSC.

Análises fenéticas: Os gêneros foram comparados usando a média aritmética (Tabela 4) da matriz de presença/ausência de caracteres anatômicos específicos (Tabela 2). Para demonstrar graficamente os padrões de similaridade e dissimilaridade foram utilizados métodos multivariados, incluindo a análise de componentes principais (PCA), método da ligação média não ponderada (*unweighted pair-group method using arithmetic averages*, UPGMA), e hierarquização, avaliando dissimilaridades pela distância euclidiana em todas as características anatômicas avaliadas da raiz e do complexo velame/exoderme, utilizando o software *Multi-Variate Statistical Package 3.13m* (MVSP) (Kovach, 1999).

Tabela 1: Lista de espécies analisadas, voucher vivo, forma de vida, voucher herborizado e coletor. ¹ Planta endêmica do Brasil

Táxon	Voucher vivo	Forma de vida	Voucher herborizado	Coletor
Pleurothallidinae				
<i>Acianthera</i>				
<i>A. aphthosa</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-03367	Epífita		Saddi, E.
<i>A. auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-03179	Epífita	RB 399.093 - RUSU14496	Saddi, E.
	O-03865	Epífita		Bocayuva, M.
<i>A. bidentula</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-03182	Epífita	RUSU 14509	Saddi, E.
<i>A. binotii</i> (Regel) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-02560	Epífita	RB 401.065	Cattan, G.
<i>A. bragae</i> (Ruschi) F.Barros ¹	O-02912	Epífita		Saddi, E.
<i>A. glanduligera</i> (Lindl.) Luer ¹	500	Epífita		Avi, R.C.
<i>A. hamosa</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-01490	Epífita		Toscano, A.
<i>A. limae</i> (Porto & Brade) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-04123	Rupícola		Saddi, E.
<i>A. luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	56	Epífita		Siqueira, C.E
	O-03853	Epífita	RB 418.257	Bocayuva, M.
<i>A. macropoda</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	108	Epífita		Siqueira, C.E
	517	Epífita		Avi, R.C.
<i>A. muscosa</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	O-03365	Epífita	RB 405.281	Bocayuva, M.
<i>A. panduripetala</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	526	Epífita		

Táxon	Voucher vivo	Forma de vida	Voucher herborizado	Coletor
<i>A. pubescens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	O-01990	Epífita		Martinelli, G.
	302	Epífita		C.E. Siqueira
<i>A. recurva</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	O-02085	Epífita	RB 368.920	Toscano, A.
<i>A. saundersiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	O-02915	Epífita	RUSU 14520	Saddi, E.
	65	Epífita		Siqueira, C.E
<i>A. saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-02542	Epífita	RB 393.692	Cattan, G.
<i>A. serpentula</i> (Barb.Rodr.) F.Barros ¹	516	Epífita		Avi, R.C.
<i>A. sonderiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-04465	Epífita	RB 506.723	Braga, M.R.A
<i>A. teres</i> (Lindl.) Borba	O-04142	Rupícola		Fraga, C. N.
<i>A. tricarinata</i> (Poepp. & Endl.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-04069	Epífita		Menini, L.
<i>A. wagneriana</i> (Klotzsch) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-01252	Epífita		
<i>Anathallis</i>		Epífita		
<i>A. liparanges</i> (Rchb.f.) Luer ¹	O-02753	Epífita	RB 386.197	Moraes, M.
	O-03859	Epífita		Bocayuva, M.
<i>A. microphyta</i> (Barb.Rodr.) C.O.Azevedo & van den Berg	104	Epífita		Siqueira, C.E & Avi, R.C.
<i>A. nectarifera</i> Barb.Rodr. ¹	O-02168	Epífita	RB 368.938	Cattan, G.
<i>A. obovata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	O-04725	Epífita		Pinto, A. R

Táxon	Voucher vivo	Forma de vida	Voucher herborizado	Coletor
<i>A. petropolitana</i> (Hoehne) F.Barros & Barberena ¹	O-02729	Epífita	RB 418.251	Cattan, G.
<i>A. rubens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	O-04566	Epífita	RB 562.083	Leitman, P.
<i>A. sclerophylla</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase ¹	O-04623	Epífita		Martinelli, G.
<i>Echinosepala</i>		Epífita		
<i>E. aspasicensis</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	O-04617	Epífita		
<i>Masdevallia</i>		Epífita		
<i>M. infracta</i> Lindl. ¹	O-04752	Epífita		Pinto, A. R
<i>M. striatella</i> Rchb.f.	O-04692	Epífita	RB 562743	Martinelli, G.
	O-04693	Epífita	RB 557601	Martinelli, G.
<i>Myoxanthus</i>		Epífita		
<i>M. exasperatus</i> (Lindl.) Luer	O-0961	Epífita		
<i>M. parvilabius</i> (C.Schweinf.) Luer	O-04634	Epífita		Forzza, R.
<i>M. punctatus</i> (Barb.Rodr.) Luer	O-04437	Epífita		Braga, M.R.A
<i>Octomeria</i>		Epífita		
<i>O. crassifolia</i> Lindl.	O-02774	Epífita		Moares, M.
	O-04404	Epífita		Braga, M.R.A
	35	Epífita		
<i>O. diaphana</i> Lindl. ¹	O-03855	Epífita		Bocayuva, M.

Táxon	Voucher vivo	Forma de vida	Voucher herborizado	Coletor
	52	Epífita		
<i>O. geraensis</i> Barb.Rodr. ¹	O-04558	Epífita	RB	Leitman, P.
<i>O. gracilis</i> Lodd. ex Lindl. ¹	O-02717	Epífita	RB 369.351	Cattan, G.
	O-04115	Epífita	RB 516.596	Lima, H.C.
	222	Epífita		
<i>O. grandiflora</i> Lindl.	O-04552	Epífita	RB 526.984	Leitman, P.
	201	Epífita		
<i>O. juncifolia</i> Barb.Rodr. ¹	O-03200	Epífita		Saddi, E.
<i>O. linearifolia</i> Barb.Rodr. ¹	O-02518	Epífita	RB 361.127	Moraes, M.
<i>O. oxichela</i> Barb.Rodr.	O-03441	Epífita		Nadruz, M.
<i>O. tricolor</i> Rchb.f. ¹	O-02462	Epífita	RB 375.042	Cattan, G.
	O-02722	Epífita	RB 371.034	Cattan, G.
	O-03713	Epífita		João Luiz
<i>Pabstiella</i>		Epífita		
<i>P. hypnicola</i> (Lindl.) Luer ¹	O-02564	Epífita	RB 361.124	Moraes, M.
<i>P. lineolata</i> (Barb.Rodr.) Luer ¹	O-03184	Epífita		Saddi, E.
<i>Pleurothallis</i>		Epífita		
<i>P. barthelemyi</i> Luer	O-04228	Epífita	RB 505.544	Dias-Melo, R.

Táxon	Voucher vivo	Forma de vida	Voucher herborizado	Coletor
<i>Pleurothallis</i> sp.	O-04676	Epífita		
<i>Specklinia</i>		Epífita		
<i>S. grobyi</i> (Batem. ex Lindl.) F.Barros	O-02911	Epífita	RUSU 14483	Saddi, E.
	O-03525	Epífita		Saddi, E.
	43	Epífita		
<i>S. hypnicola</i> (Lindl.) F. Barros	518	Epífita		Avi, R.C.
<i>S. punctatifolia</i> (Barb.Rodr.) Luer	246	Epífita		
<i>Stelis</i>		Epífita		
<i>S.aprica</i> Lindl. ¹	O-02617	Epífita		Cattan, G.
<i>S. megantha</i> Barb.Rodr. ¹	O-02720	Epífita	RB 386.195 - 371.033	Cattan, G.
<i>S. palmeiraensis</i> Barb.Rodr. ¹	O-04483	Epífita	RB 506.035	Braga, M.R.A
<i>S. pauciflora</i> Lindl. ¹	O-03996	Epífita	RB 506.738	Moraes, M.
<i>S. peliochyla</i> Barb.Rodr. ¹	O-00438	Epífita	RB 342.683	Martinelli, G.
<i>Zootrophion</i>		Epífita		
<i>Z. atropurpureum</i> (Lindl.) Luer ¹	O-02779	Epífita		

¹ Planta endêmica do Brasil

3. RESULTADOS

Características estruturais: O resumo da ocorrência dos caracteres anatômicos encontrados nos gêneros analisados está indicado na Tabela 2. Os caracteres anatômicos gerais da raiz incluindo: número de camadas e espessamento secundário do velame, tilossomos, características da exoderme, cloroplastos, amido, hifas, ráfides, espessamentos anastomosados, características da endoderme, periciclo, arcos de protoxilema e medula, estão sumarizados por espécie na Tabela 3.

Tabela 2. Resumo da ocorrência dos caracteres taxonômicos intragenérico na subtribo Pleurothallidinae.

Táxon ^a	Velame		Tilossomo ^c	Exoderme ^d	Medula ^e
	Camadas	Característica ^b			
<i>Octomeria</i>	2 e 3	retic, anast, perfo	-	∩	par&esc
<i>Myoxanthus</i>	2, 2 e 3, 4	U	-	-	par
<i>Echinosepala</i>	4	anast, anast	-	O	par
<i>Acianthera</i>	2	U	-	O, ∩	par&esc
<i>Specklinia</i>	2	U	+	-	esc
<i>Pabstiella</i>	2	O	+	-	esc
<i>Pleurothallis</i>	2, 2 e 3	retic, helic	+l	-, O	esc
<i>Stelis</i>	2	retic, helic, O	+l	-, O	esc
<i>Masdevallia</i>	6	perfo	-	-	esc
<i>Anathallis</i>	2, 4	retic, helic, U	+b,l	-	esc
<i>Zootrophion</i>	2	U, anast	+d	-	esc

^a Táxons organizados por ordem evolutiva segundo Pridgeon & Chase (2001) e Chiron, Guiard & van den Berg (2012)

^b Características do velame: Todas as paredes igualmente espessadas (O), paredes periclinal interna e anticlinal espessadas (U), anastomosado (anast), helicoidal (helic), perforado (perfo), reticulado (retic)

^c Presente (+), ausente (-), lamelar(l), baculado(b), discoide(d).

^d Todas as paredes igualmente espessadas com lignina (O), paredes periclinal externa e anticlinal espessadas com lignina (∩), paredes finas com lamela de suberina (-)

^e Medula esclerificada (esc), medula parenquimática (par)

Tabela 3. Caracteres anatômicos encontrados nas espécies da subtribo Pleurothallidinae (*Orchidaceae*). Arcos: números de arcos de protoxilema, Caract: tipo de espessamento/estrições de parede no velame; Cloro: cloroplastos, Endo: endoderme, Env: endovelame, Epv: epivelame, Exo: exoderme, N: número de camadas do velame, Parêñq: número de camadas do parênquima cortical, Pericic: número de camadas do periciclo, Tilo: tilossomos, Traq: idioblastos traqueoidais, anast: anastomosado, helic: helicoidal, perfo: perforado, retic: reticulado, \cap : paredes anticlinais e periclinal externa espessadas, O: paredes periclinais e anticlinais igualmente espessadas, U: paredes anticlinais e periclinal interna espessadas, b: tilossomo baculado, d: tilossomo discoide, l: tilossomo lamelar, esc: medula esclerificada, par: medula parenquimática, -: ausente.+: presente,

Voucher	Táxon	Velame			Córtex								Cilindro Central			
		N	Caract		Tilo	Exo	Parêñq	Cloro	Amido	Hifa	Ráfide	Traq	Endo	Pericic.	Arcos	Medula
			Epy	Env												
3367	<i>Acianthera aphthosa</i>	2	U	-	-	O	>5	+	-	+	+	-	O	2	>10	par
3179	<i>A. auriculata</i>	2	U	-	-	O	>5	+	-	+	+	-	O	1	≤10	esc
3865	<i>A. auriculata</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	-	O	2	≤10	esc
3182	<i>A. bidentula</i>	2	U	-	-	O	>5	+	-	-	+	-	O	1	≤10	esc
2560	<i>A. binotii</i>	2	U	-	-	O	>5	+	-	+	-	-	O	2	>10	par
2912	<i>A. bragae</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	-	-	+	O	2	≤10	esc
500	<i>A. glanduligera</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
1490	<i>A. hamosa</i>	2	U	-	-	O	>5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4123	<i>A. limae</i>	2	U	-	-	O	>5	+	-	-	+	+	O	2	≤10	esc
56	<i>A. luteola</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
3853	<i>A. luteola</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	-	+	-	O	1	≤10	esc
108	<i>A. macropoda</i>	2	U	-	-	O	>5	+	+	+	+	+	O	1	>10	par
517	<i>A. macropoda</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
3365	<i>A. muscosa</i>	2	U	-	-	O	>5	+	+	+	-	-	O	1	≤10	esc
526	<i>A. panduripetala</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
302	<i>A. pubescens</i>	2	U	-	-	O	>5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc

Voucher	Táxon	Velame			Córtex									Cilindro Central		
		N	Caract		Tilo	Exo	Parenq	Cloro	Amido	Hifa	Ráfide	Traq	Endo	Pericic.	Arcos	Medula
			Epy	Env												
1990	<i>A. pubescens</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	-	-	-	-	O	2	≤10	par
2085	<i>A. recurva</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	-	+	+	+	O	1	>10	par
65	<i>A. saundersiana</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
2915	<i>A. saundersiana</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
2542	<i>A. saurocephala</i>	2	U	-	-	O	>5	+	-	+	-	+	O	2	>10	par
516	<i>A. serpentula</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4465	<i>A. sonderiana</i>	2	U	-	-	O	≤5	+	+	-	-	-	O	2	≤10	esc
4142	<i>A. teres</i>	2	U	-	-	∩	>5	+	-	+	-	+	O	1	>10	esc
4069	<i>A. tricarinata</i>	2	U	-	-	O	>5	+	+	+	-	-	O	2	>10	esc
1252	<i>A. wagneriana</i>	2	U	-	-	O	>5	+	+	+	-	+	O	1	>10	par
11	<i>Anathallis dryadum</i>	2	U	-	+	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
2753	<i>A. liparanges</i>	2	U	-	+1	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
3859	<i>A. liparanges</i>	2	U	-	+1	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
104	<i>A. microphyta</i>	2	U	-	+	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
2168	<i>A. nectarifera</i>	2	U	-	+	-	≤5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
4725	<i>A. obovata</i>	4	retic	helic	+b	-	≤5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
2729	<i>A. petropolitana</i>	2	U	-	+	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4566	<i>A. rubens</i>	4	retic	helic	+1	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4623	<i>A. sclerophylla</i>	4	retic	helic	+b	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4617	<i>Echinosepala aspasicensis</i>	4	anast	-	-	O	>5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	par
4752	<i>Masdevallia infracta</i>	6	perfo	perfo	-	-	>5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4692	<i>M. striatella</i>	6	perfo	perfo	-	-	>5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4693	<i>M. striatella</i>	6	perfo	perfo	-	-	>5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc

Voucher	Táxon	Velame			Córtex									Cilindro Central		
		N	Caract		Tilo	Exo	Parenq	Cloro	Amido	Hifa	Ráfide	Traq	Endo	Pericic.	Arcos	Medula
			Epv	Env												
961	<i>Myoxanthus exasperatus</i>	4	U	-	-	-	>5	+	+	-	-	-	O	2	>10	par
4634	<i>M. parvilabius</i>	2	U	-	-	-	>5	+	+	+	-	-	O	1	>10	par
4437	<i>M. punctatus</i>	2 e 3	U	-	-	-	>5	+	-	+	+	+	O	2	>10	par
35	<i>Octomeria crassifolia</i>	2 e 3	-	-	-	∩	>5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
2774	<i>O. crassifolia</i>	2 e 3	retic	retic	-	∩	>5	+	+	-	-	-	O	2	≤10	esc
4404	<i>O. crassifolia</i>	2 e 3	retic	-	-	∩	>5	+	-	+	+	+	O	1	>10	esc
52	<i>O. diaphana</i>	2 e 3	anast	anast	-	∩	≤5	+	+	-	+	+	O	1	≤10	esc
3855	<i>O. diaphana</i>	2 e 3	retic	retic	-	∩	≤5	+	+	+	+	+	O	2	>10	esc
4558	<i>O. geraensis</i>	2 e 3	retic	retic	-	∩	≤5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
222	<i>O. gracilis</i>	2 e 3	anast	-	-	∩	≤5	+	+	-	+	+	O	1	≤10	esc
2717	<i>O. gracilis</i>	2 e 3	-	-	-	∩	≤5	-	-	+	+	-	O	1	≤10	esc
4115	<i>O. gracilis</i>	2 e 3	retic	-	-	∩	≤5	+	-	-	+	+	O	1	≤10	esc
4552	<i>O. grandiflora</i>	2 e 3	retic	retic	-	∩	>5	-	-	+	+	+	O	1	>10	esc
201	<i>O. grandiflora</i>	2 e 3	retic	-	-	∩	>5	+	+	-	+	+	O	1	≤10	esc
3200	<i>O. juncifolia</i>	2 e 3	retic	helic	-	∩	>5	-	-	-	-	+	O	1	>10	esc
2518	<i>O. linearifolia</i>	2 e 3	-	-	-	∩	≤5	+	+	+	+	-	O	2	>10	esc
3441	<i>O. oxichela</i>	2 e 3	retic	retic	-	∩	>5	+	+	+	+	-	O	2	>10	par
2462	<i>O. tricolor</i>	2 e 3	anast	-	-	∩	≤5	-	-	-	+	-	O	1	≤10	esc
2722	<i>O. tricolor</i>	2 e 3	anast	retic	-	∩	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
3713	<i>O. tricolor</i>	2 e 3	-	-	-	∩	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
2564	<i>Pabstiella hypnicola</i>	2	O	-	+	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
3184	<i>P. lineolata</i>	2	O	-	+	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4676	<i>Pleurothallis sp.</i>	4	retic	helic	+l	-	≤5	+	+	-	+	-	O	1	≤10	esc

Voucher	Táxon	Velame			Córtex									Cilindro Central		
		Caract			Tilo	Exo	Parenq	Cloro	Amido	Hifa	Ráfide	Traç	Endo	Pericic.	Arcos	Medula
		N	Epv	Env												
4228	<i>P. barthelemyi</i>	2 e 3	-	-	-	O	>5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
2911	<i>Specklinia grobyi</i>	2	U	-	+	-	>5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
43	<i>S. grobyi</i>	2	U	-	+	-	>5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
518	<i>S. hypnicola</i>	2	U	-	+	-	≤5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
246	<i>S. puntactifolia</i>	2	U	-	+	-	>5	+	+	+	+	+	O	1	≤10	esc
2617	<i>Stelis aprica</i>	2	retic	helic	+1	-	≤5	+	-	+	-	-	O	1	≤10	esc
2720	<i>S. megantha</i>	2	helic	helic	+1	-	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
4483	<i>S. palmeiraensis</i>	2	retic	helic	+1	O	≤5	+	-	+	-	-	O	1	≤10	esc
3996	<i>S. pauciflora</i>	2	helic	helic	+1	-	≤5	+	-	+	+	-	O	1	≤10	esc
438	<i>S. peliochyla</i>	2	retic	helic	+1	O	≤5	+	+	+	+	-	O	1	≤10	esc
2779	<i>Zootrophion atropurpureum</i>	2	retic	retic	+d	-	>5	-	-	+	+	-	O	1	≤10	esc

Acianthera Scheidw. (Fig. 1A-I)

Nas espécies de *Acianthera* analisadas, o velame é biestratificado, com epivelame espessado em “U” (Fig. 1A-D, G), com células frequentemente anticlinalmente achatadas (Fig. 1A, C, D, G), e raramente alongadas (Fig. 1B). No endovelame, as células tendem a ser anticlinalmente alongadas, com parede periclinal interna e externa espessada, e paredes anticlinais não espessadas de fácil rompimento (Fig. 1B-D, G). Não ocorrem tilossomos.

A exoderme apresenta células com paredes espessadas em “O”, com lignina (Fig. 1B-D, G), exceto em *A. teres* que apresenta espessamento em “U” invertido (Fig. 1A). O número de camadas celulares do parênquima cortical pode variar de três a cinco (Fig. 1C, G), e de seis a nove, como observado em *A. limae* (Fig. 1E). Cloroplastos ocorrem no parênquima cortical de todas as espécies analisadas, entretanto, amiloplastos, idioblastos com ráfides, hifas e idioblastos traqueoidais ocorrem de forma diferenciada nas espécies (Fig. 1A-B, E, G, Tab. 3). A endoderme é espessada em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 1C, E-F, H-I).

No cilindro central observa-se o periciclo uniestratificado com células de parede espessadas na maioria das espécies (Fig. 1H, Tab. 3), e biestratificado em *A. aphthosa*, *A. auriculata*, *A. binotii*, *A. bragae*, *A. limae*, *A. pubescens*, *A. saurocephala*, *A. sonderiana*, *A. tricarinata* (Fig. 1F). O sistema vascular é comumente poliarco com até dez polos de protoxilema (Fig. 1H), e com mais de dez em *A. aphthosa*, *A. binotii*, *A. macropoda*, *A. saurocephala*, *A. teres*, *A. tricarinata*, *A. wagneriana* (Fig. 1I). A medula é geralmente esclerificada com lignina (Fig. 1C, H), podendo ser parenquimática com amiloplastos nas espécies com mais de dez arcos de protoxilema (Fig. 1I).

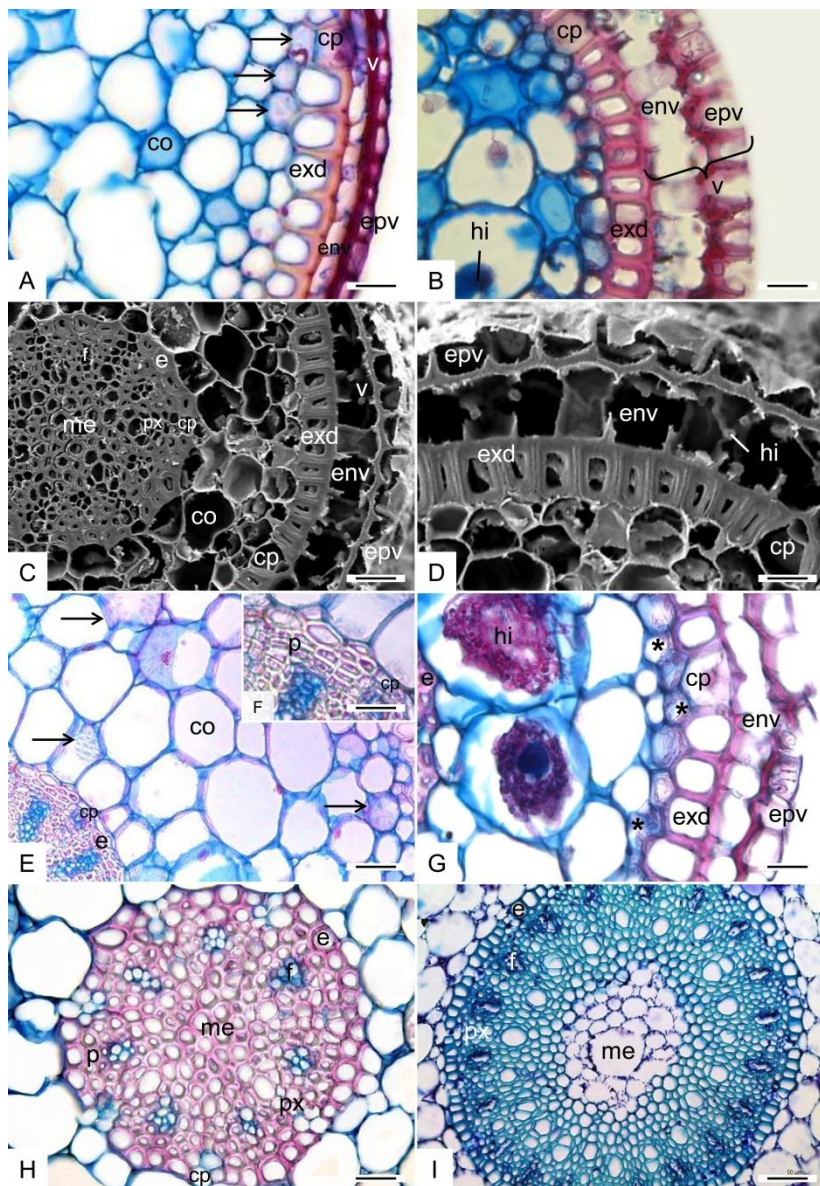


Figura 1. Secções transversais de raízes de *Acianthera* Scheidw: Espécies com velame biestratificado. **A:** *A. teres*. Epivelame achatado, exoderme espessa com lignina em “U” invertido, e idioblastos traqueoidais. **B:** *A. muscosae*. Epivelame alongado, exoderme com espessamento em “O”. **C-D:** *A. glanduligera*. Microscopia Eletrônica de Varredura. **C:** Vista geral. **D:** Detalhe do velame com hifas, epivelame achatado e espessado em “U”, endovelame anticlinalmente alongado, exoderme espessada em “O”. **E-F:** *A. limae*. **E:** Vista geral mostrando córtex com até oito camadas celulares. **F:** Detalhe do periciclo biestratificado. **G-H:** *A. saundersiana*. **G:** Detalhe do epivelame espessado em “U”, exoderme espessada em “O” presença de cloroplastos no córtex, córtex com até cinco camadas celulares. **H:** Vista geral do cilindro central com sete arcos de protoxilema e medula esclerificada. **I:** *A. saurocephala*. Vista geral do cilindro central poliarco e medula com células parenquimáticas. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: cloroplasto, seta: idioblastos traqueoidais. Barras: 50µm (A, C, E, I), 25µm (B, D, F, G, H).

Anathallis Barb.Rodr. (Fig. 2A-F, 3A-D)

Nas espécies de *Anathallis* analisadas, o velame pode ser biestratificado, como observado em *A. dryadum*, *A. liparanges* (Fig. 2A), *A. microphyta*, *A. nectarífera* (Fig. 2C), e *A. petropolitana*, ou pluriestratificado com três a quatro camadas em *A. obovata*, *A. rubens* (Fig. 2D), e *A. sclerophylla* (Fig. 2B). Nas espécies com velames biestratificado, o epivelame é anticlinalmente alongado e fortemente espessado em “U”, e o endovelame anticlinalmente achatado com espessamento na parede periclinal externa (Fig. 2A, C). Nas espécies com velame pluriestratificado, tanto as células do epi quanto do endovelame são anticlinalmente alongadas. O epivelame é estratificado com espessamento reticulado, e o endovelame é uniestratificado com espessamento helicoidal (Fig. 2B, D). São observados tilossomos (Fig. 2B) em todas as espécies, sendo do tipo lamelar em *A. liparanges* e *A. rubens* (Fig. 3A-B), e baculado em *A. obovata* e *A. sclerophylla* (Fig. 3C-D).

A exoderme apresenta células com paredes finas (Fig. 2A-E, Fig. 3A, C), com lamela de suberina em “U” invertido (Fig. 2A), e células de passagem com citoplasma denso (Fig. 2A-B). Em todas as espécies analisadas, o parênquima cortical apresenta de três a quatro camadas de células, sendo a camada mediana com maior diâmetro (Fig. 2A-E). Observa-se ainda neste tecido cloroplastos, amiloplastos, hifas, idioblastos com ráfides (Fig. 2A-B, E, Tab.3), e idioblastos traqueoidais ocorrem apenas em *A. nectarífera* e *A. obovata*. As células da endoderme são anticlinalmente achatadas e espessadas em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 2B-F).

No cilindro central observa-se o periciclo uniestratificado com células de paredes espessadas em todas as espécies (Fig. 2F), o sistema vascular muito reduzido, variando de três a cinco arcos em *A. dryadum*, *A. liparanges*, *A. microphyta*, *A. nectarífera*, e *A. petropolitana*, com mais de cinco em *A. obovata*, *A. rubens*, não ultrapassando nove arcos como observado em *A. sclerophylla* (Fig. 2E), e medula esclerificada com lignina em todas as espécies (Fig. 2E-F).

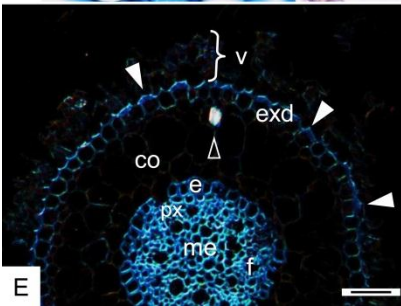
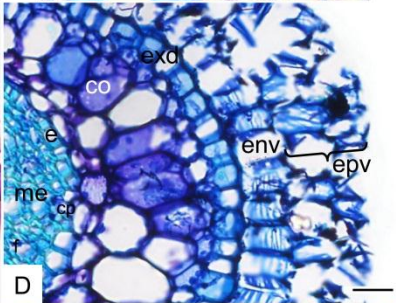
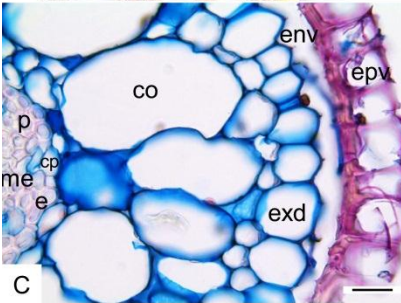
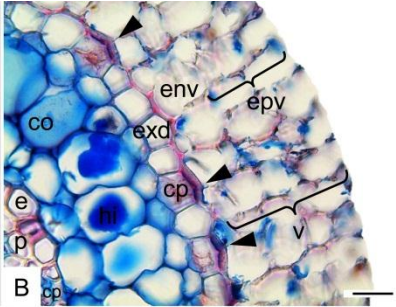
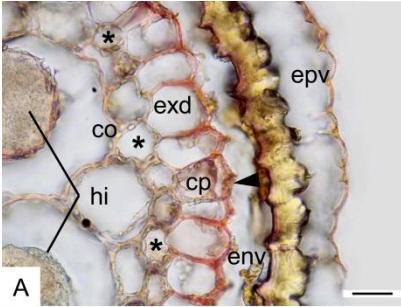


Figura 2. Secções transversais de raízes de *Anathallis* Barb. Rodr. **A:** *A. liparanges*. Detalhe do velame biestratificado, epivelame fortemente espessado em “U”, endovelame não espessado com tilossomo, exoderme espessada com lamela de suberina em “U” invertido, córtex parenquimático com hifas e cloroplastos. **B:** *A. sclerophylla*. Detalhe do velame pluriestratificado, presença de tilossomo, exoderme com paredes finas, endoderme espessa com lignina em “O”. **C:** *A. nectarifera*. Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente alongado e espessado em “U”, endovelame com parede periclinal externa espessada, exoderme espessada com lamela de suberina em “U” invertido, córtex com quatro camadas, endoderme espessa com lignina em “O”, medula esclerificada. **D:** *A. rubens*. Detalhe do velame pluriestratificado, epivelame com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal, exoderme espessada com lamela de suberina em “U” invertido, córtex com quatro camadas, endoderme espessada com lignina em “O” e medula esclerificada. **E:** *A. sclerophylla*. Contraste de fase Ph3. Vista geral evidenciando a presença de tilossomos, endoderme com lamela de suberina, idioblastos com ráfides no parênquima cortical, endoderme espessada em “O”, e cilindro vascular poliarco com medula esclerificada. **F:** *A. microphyta*. Detalhe do cilindro vascular triarco evidenciando endoderme espessada em “O”, com medula esclerificada. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: cloroplasto, cabeça de seta: tilossomos. Barras: 100µm (E), 50µm (D), 25µm (A, B, C, F).

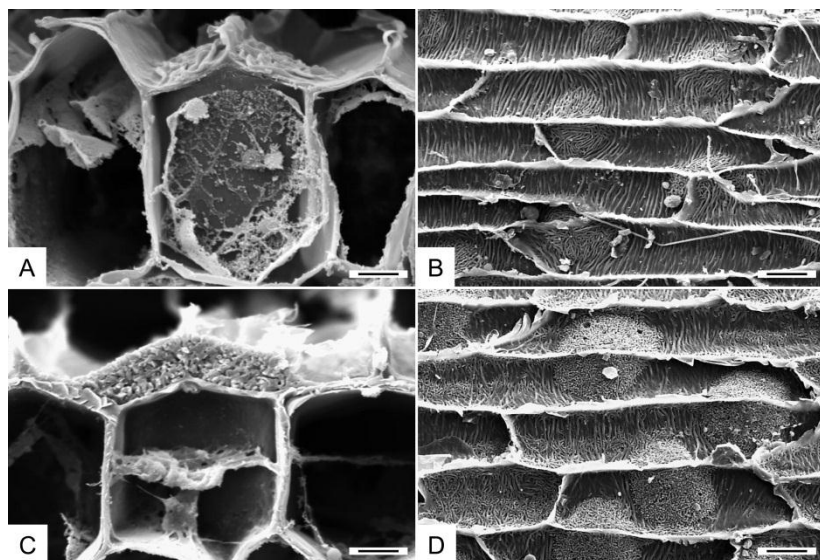


Figura 3. Micrografias eletrônicas de varredura de raízes de *Anathallis* Barb.Rodr mostrando tipos de tilossomos. **A-B:** Tilossomo tipo lamelar. **A:** *A. liparages*. Secção transversal mostrando tilossomo lamelar sobre a célula de passagem da exoderme. **B:** *A. rubens*. Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos lamelar. **C-D:** Tilossomo tipo baculado. **C:** *A. sclerophylla*. Secção transversal mostrando tilossomo baculado sobre a célula de passagem da exoderme **D:** *A. obovata*. Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos baculado. 10 μm (B, D) 5 μm (A, C).

Echinosepala Pridgeon & M.W.Chase (Fig. 4A-D)

Em *Echinosepala aspasicensis*, o velame é pluriestratificado com até quatro camadas de células poligonais, anticlinalmente e periclinalmente achatadas, sem diferenciação entre epivelame e endovelame (Fig. 4B). São observados espessamentos anastomosados em todas as células do velame (Fig. 4B). Não são observados tilossomos.

A exoderme apresenta células com paredes espessada em “O”, com lignina, anticlinalmente alongada, com paredes periclinais externas retas (Fig. 4A-C), e células de passagem (Fig. 4B-C) com citoplasma denso (Fig. 4B). O parênquima cortical apresenta de cinco a sete camadas de células, com cloroplastos, amiloplastos, hifas e idioblastos com ráfides (Fig. 4A, C). Não são observados idioblastos traqueoidais. A endoderme apresenta células com paredes espessadas em “O”, periclinalmente alongadas, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 4D).

No cilindro central observa-se periciclo uniestratificado e espessado, o sistema vascular poliarco com sete a oito arcos de protoxilema, medula parenquimática com amiloplastos (Fig. 4D).

Masdevallia Ruiz & Pav. (Fig. 5A-C)

Nas espécies de *Masdevallia* analisadas, o velame é pluriestratificado com até seis camadas de células poligonais, com paredes anticlinalmente perforadas, sem distinção de epi e endovelame (Fig. 5A, C). Não ocorrem tilossomos.

A exoderme apresenta células com paredes finas (Fig. 5A, C), com lamela de suberina em “U” invertido, e células de passagem com citoplasma denso. O parênquima cortical é constituído por quatro a nove camadas de células em *M. striatella* e sete a nove em *M. infracta* (Fig. 5C). Todas as espécies apresentam cloroplasto, amiloplasto, idioblastos com ráfides e hifas. Não são observados idioblastos traqueoidais. A endoderme apresenta células com paredes espessadas em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 5B).

No cilindro central observa-se o periciclo uniestratificado e espessado, o sistema vascular poliarco variando entre cinco a seis arcos em *M. striatella* (Fig. 5B), e sete a oito arcos em *M. infracta* (Fig. 5C), e a medula esclerificada e com lignina em todas as espécies (Fig. 5B-C).

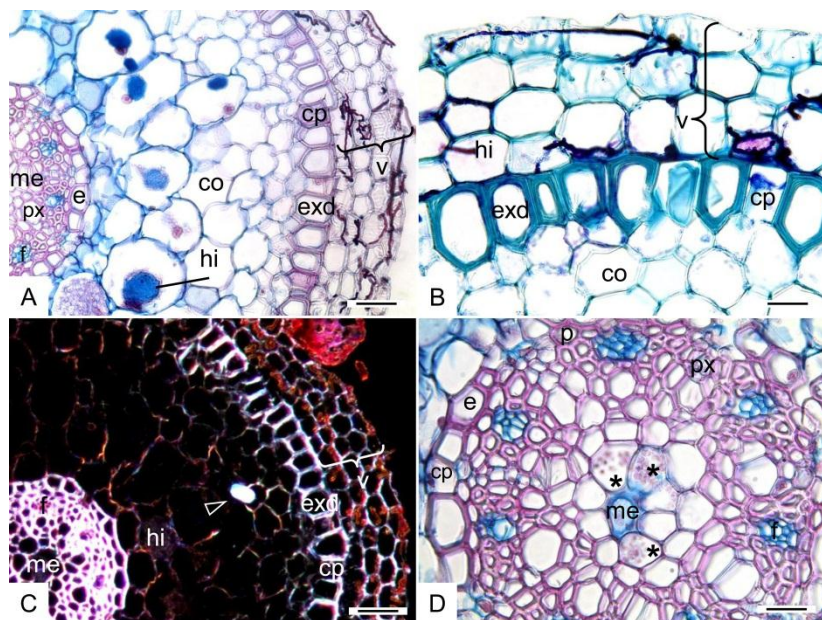


Figura 4. Secção transversal de raiz de *Echinosepala aspasicensis* (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase. **A:** Vista geral mostrando velame, córtex e medula. **B:** Detalhe do velame pluriestratificado com células poligonais, presença de hifas e espessamento anastomosado, exoderme espessada em “O” e célula de passagem. **C:** Contraste de fase Ph3. Vista geral exibindo ráfide por refringência e células de passagem na exoderme. **D:** Detalhe da endoderme espessada em “O”, periciclo uniestratificado, cilindro vascular poliarco, e medula parenquimática com presença de amiloplasto. co: córtex, e: endoderme, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: amiloplasto, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 50µm (A, C), 25µm (B, D).

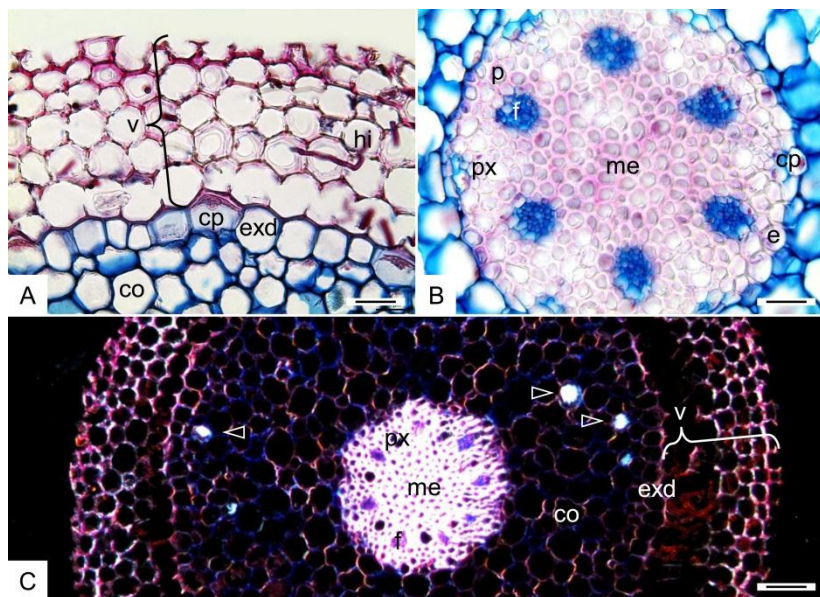


Figura 5. Seções transversais de raízes *Masdevallia* Ruiz & Pav. **A-B:** *M. striatella*. **A:** Detalhe do velame pluriestratificado, espessamento perforado nas células do velame, exoderme com lamela de suberina em “U” invertido, e células de passagem com citoplasma denso. **B:** Detalhe da endoderme espessada em “O”, cilindro vascular poliarco com até seis arcos de protoxilema, e medula esclerificada. **C:** *M. infracta*. Contraste de fase Ph3. Vista geral mostrando o velame pluriestratificado, células corticais com até nove camadas, idioblastos com ráfides e cilindro vascular com células espessadas. co: córtex, e: endoderme, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 50 μ m (A, B), 100 μ m (C).

Myoxanthus Poepp. & Endl. (Fig. 6A-G)

Este gênero apresenta variações intragenéricas nas características anatômicas do velame.

Em *M. parvilabius*, o velame é biestratificado, com epi e endovelame anticlinalmente achatado e periclinalmente alongado. No epivelame ocorrem espessamento anastomosado e em “U”, e o endovelame é pouco espessado com paredes anticlinais de fácil rompimento (Fig. 6A-B, E).

Em *M. punctatus*, o velame pode variar entre duas e três camadas de células. O epivelame é uniestratificado, anticlinalmente e periclinalmente achatado, e fortemente espessado em “U”. O endovelame pode ser uniestratificado ou biestratificado, com espessamento nas paredes periclinais externas (Fig. 6C).

Em *M. exasperatus* o velame é pluriestratificado com até quatro camadas. O epivelame é uniestratificado, com espessamento em “U”, anticlinalmente alongado e periclinalmente achatado. O endovelame pode apresentar até três estratos, com paredes periclinais espessadas e paredes anticlinais de fácil rompimento (Fig. 6D).

A exoderme apresenta células com paredes finas, com lamela de suberina em “U” invertido, e com células de passagem com citoplasma denso (Fig. 6A-E) em todas as espécies. O parênquima cortical é formado por seis a sete camadas de células em *M. exasperatus* e de sete a dez em *M. parvilabius* e *M. punctatus*. São observadas a presença de cloroplastos, amiloplastos, hifas e idioblastos com ráfides (Fig. 6A, E). A endoderme é anticlinalmente alongada com espessamento em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 6A, F).

No cilindro central observa-se o periciclo espessado e uniestratificado, o sistema vascular poliarco com 13 a 20 arcos de protoxilema em *M. exasperatus*, 11 a 12 em *M. parvilabius* e 12 a 16 em *M. punctatus* (Fig. 6F), e a medula parenquimática com amiloplastos em todas as espécies (Fig. 6G).

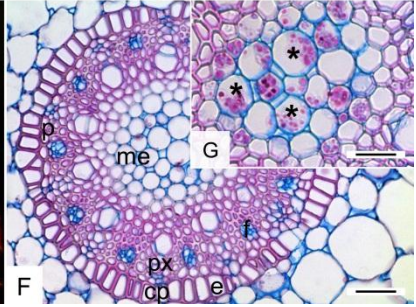
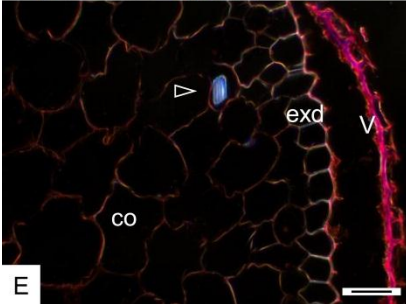
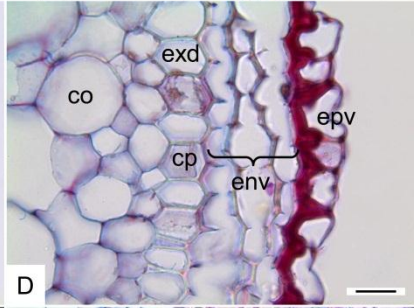
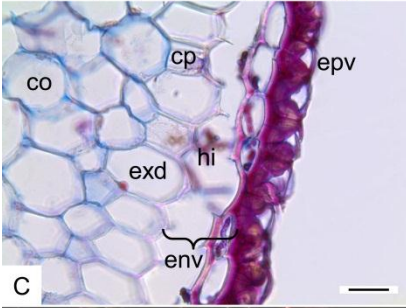
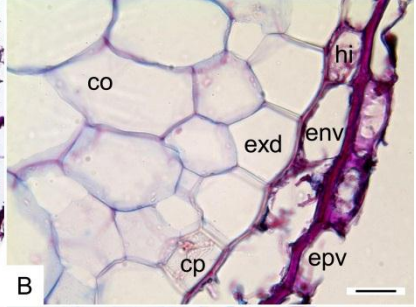
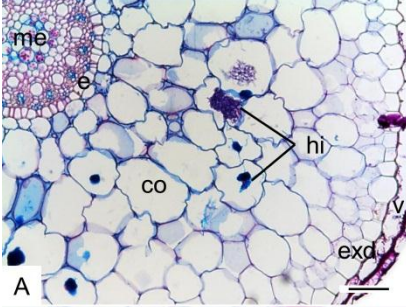


Figura 6. Secções transversais de raízes de *Myoxanthus* Poepp. & Endl. **A-B-E-G:** *M. parvilabius*. **A:** Visão geral mostrando velame, córtex com até dez camadas, cilindro vascular poliarco, e medula parenquimática. **B:** Detalhe do velame biestratificado, epivelame com espessamento anastomosado e em “U”, exoderme com lamela de suberina em “U” invertido e células de passagem. **E:** Contraste de fase Ph3. Vista geral evidenciando idioblastos com ráfides por refringência no parênquima cortical. **G:** Detalhe da medula não espessada contendo amiloplastos. **C:** *M. punctatus*. Detalhe do velame com até três camadas, epivelame uniestratificado fortemente espessado em “U”, endovelame biestratificado com espessamento nas paredes periclinais, e exoderme com lamela de suberina em “U” invertido com células de passagem. **D-F:** *M. exasperatus*. **D:** Detalhe do velame pluriestratificado, epivelame uniestratificado com espessamento em “U”, endovelame estratificado com espessamento nas paredes periclinais, e exoderme com lamela de suberina em “U” invertido com células de passagem. **F:** Detalhe da exoderme anticlinalmente alongada, espessada em “O”, periciclo uniestratificado, cilindro vascular poliarco, e medula parenquimática. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: amiloplasto, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 100µm (A), 50µm (E, F), 25µm (B, C, D, G).

Octomeria R.Br. (Fig. 7A-H)

O velame das espécies de *Octomeria* analisadas varia entre duas (Fig. 7A-C) a três camadas (Fig. 7D-E, H). O epivelame é anticlinalmente achatado, com espessamento na parede periclinal interna (Fig. 7B-E), e o endovelame é anticlinalmente alongado. (Fig. 7A-E, H). O epivelame ou o endovelame pode sofrer uma estratificação ao longo de toda extensão do tecido (Fig. 7B, D-E, H), não ocorrendo estratificação em ambas as camadas simultaneamente (Fig. 7D-E, H). Espessamentos reticulados, anastomosados e perforações ocorrem aos pares em ambos os estratos do velame (Fig. 7A-E, H).

As células da exoderme são predominantemente espessadas com lignina em “U” invertido (Fig. 7A, D, H), podendo ocorrer espessamento em “O” concomitantemente em inferior número na mesma espécie (Fig. 7B-C, E), com células de passagem com citoplasma denso (Fig. 7A-C, E, H). O parênquima cortical pode apresentar entre quatro a seis camadas de células com maior diâmetro no terço médio (Fig. 7B-E), ocorrendo até no máximo oito camadas em *O. oxichela* (Fig. 7E). Cloroplastos, amiloplastos, hifas, idioblastos com ráfides e idioblastos traqueoidais ocorrem no parênquima cortical (Fig. 7B, D, E). A endoderme é espessada em “O”, anticlinalmente achatada, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 7B-G).

No cilindro central observa-se o periciclo uniestratificado e espessado na maioria das espécies, com exceção de *O. crassifolia*, *O. diaphana*, *O. linearifolia* e *O. oxichela* (Fig. 7G), o sistema vascular poliarco com mais de dez arcos de protoxilema (Fig. 7C-D, F), e a medula esclerificada com lignina (Fig. 7C-D), com exceção de *O. oxichela* (Fig. 7F-G).

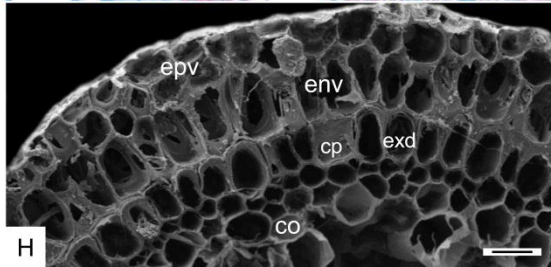
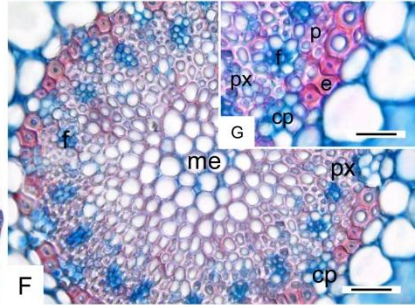
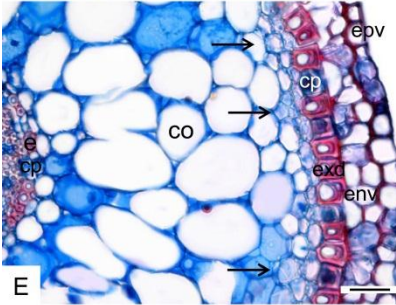
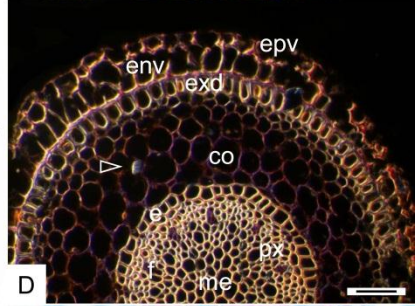
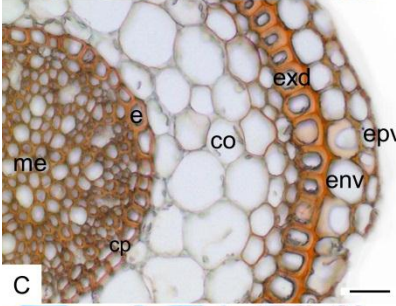
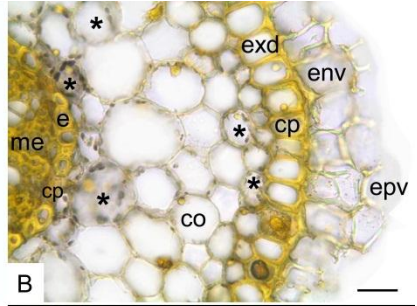
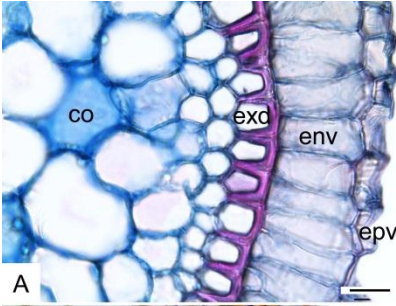


Figura 7. Secções transversais de raízes de *Octomeria* R. Br. **A:** *O. diaphana*. Epivelame com espessamento reticulado, endovelame anticlinalmente alongado, exoderme espessada com lignina em “U” invertido. **B:** *O. gracilis*. Velame com duas a três camadas, exoderme espessada com lignina em “U” invertido e em “O”, parênquima cortical com amiloplastos. **C:** *O. grandiflora*. Exoderme espessada em “U” invertido e “O”. **D:** *O. crassifolia*. Contraste de fase Ph3. Velame com duas a três camadas, exoderme espessada em “U” invertido, córtex com ráfide, endoderme espessada em “O”, medula esclerificada. **E-G:** *O. oxichela*. **E:** Velame com duas a três camadas, epivelame com paredes periclinais internas espessadas, exoderme espessada em “U” invertido, células de passagem com citoplasma denso, córtex com espessamentos anastomosados. **F:** Vista geral do cilindro vascular poliarco com medula parenquimática. **G:** Detalhe da endoderme espessada em “O” com células de passagem, e periciclo estratificado. **H:** *O. linearifolia*. Microscopia Eletrônica de Varredura. Detalhe do velame com duas a três camadas e exoderme espessada em “U” invertido. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: amiloplasto, contorno da cabeça de seta: ráfides, seta: idioblastos traqueoidais. Barras: 50µm (C, D, E,), 25µm (A, B, F, G, H).

Pabstiella Brieger & Senghas. (Fig. 8A-F)

O velame é biestratificado nas espécies de *Pabstiella* analisadas. O epivelame é anticlinalmente e periclinalmente achatado, espessado em “O” (Fig. 8A-B). O endovelame é anticlinalmente alongado, não espessado (Fig.8A-D). Ocorrem tilossomos na parede periclinal interna de todas as espécies (Fig. 8A-B, D-F).

A exoderme apresenta células com paredes finas, anticlinalmente achatada e periclinalmente alongada, com lamela de suberina em “U” invertido, não é possível identificar células de passagem com citoplasma denso (Fig. 8A-E). O parênquima cortical apresenta três a quatro camadas de células com um aumento de volume no terço médio do tecido. Apresentam cloroplastos, amido, hifas e idioblastos com ráfides, e idioblastos traqueoidais não foram observados (Fig. 8A-D). A endoderme é anticlinalmente achatada espessada em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 8D).

No cilindro central observa-se o periciclo uniestratificado e espessado, o sistema vascular poliarco com até cinco arcos de protoxilema, e a medula esclerificada com lignina (Fig. 8A, C-D).

Pleurothallis R. Br. (Fig. 9A-F)

Em *P. barthelemyi* (Fig. 9A), o velame varia entre duas a três camadas de células. O epivelame é uniestratificado, anticlinalmente achatado e periclinalmente alongado, com espessamento em “O”, e o endovelame uniestratificado ou biestratificado, anticlinalmente alongado com espessamento reticulado. Em *Pleurothallis* sp., o velame é pluriestratificado com até quatro camadas e anticlinalmente alongado. O epivelame pode apresentar até três camadas de células, com espessamento reticulado, e o endovelame uniestratificado com espessamento helicoidal (Fig. 9C). Tilossomos do tipo lamelar são observados apenas de *Pleurothallis* sp (Fig. 9E-F).

A exoderme apresenta células com paredes espessadas em “O” em *P. barthelemyi*, e de parede fina com lamela de suberina em “U” invertido em *Pleurothallis* sp. (Fig. 9A, C, E), com células de passagem de citoplasma denso. O parênquima cortical possui de quatro a sete camadas de células em *P. barthelemyi*, com cloroplastos, hifas, idioblastos com ráfides e idioblastos traqueoidais com espessamentos anastomosados (Fig. 9A), e de três a cinco camadas em *Pleurothallis* sp., com cloroplastos e idioblastos com ráfides (Fig. 9C). A endoderme é espessada em “O” nas duas espécies, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema.

No cilindro vascular observa-se o periciclo uniestratificado e espessado, o sistema vascular poliarco com sete arcos de protoxilema em *Pleurothallis* sp., oito arcos em *P. barthelemyi*, e medula esclerificada com lignina nas duas espécies (Fig. 9B, D).

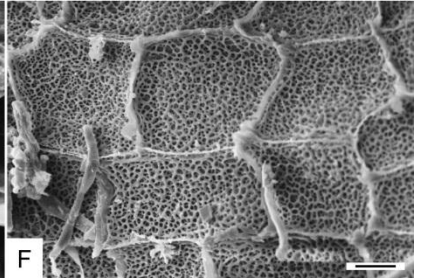
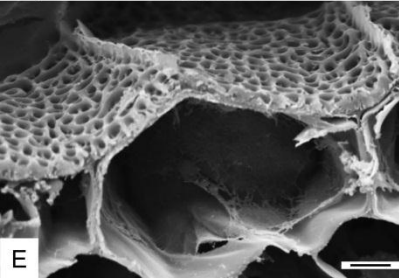
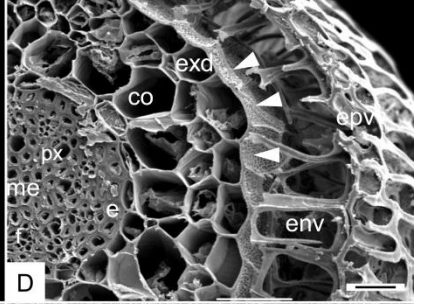
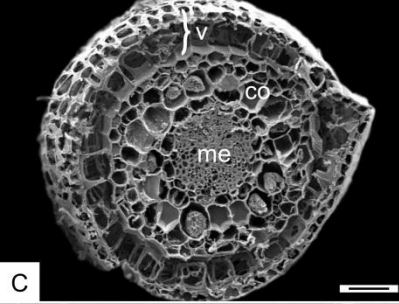
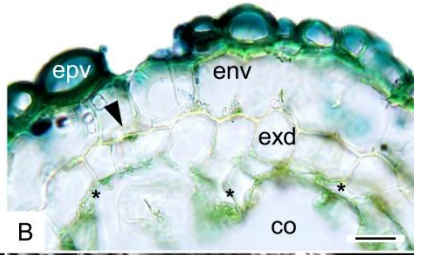
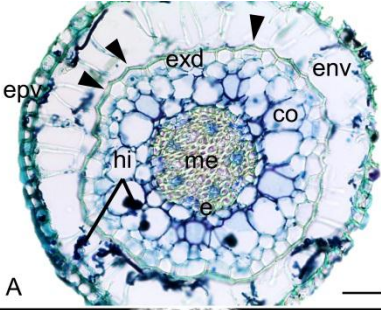


Figura 8. Secções transversais e longitudinais tangenciais de raízes *Pabstiella* Brieger & Senghas. **A-B:** Microscopia de luz. **A:** *P. hypnicola*. Vista geral do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente achatado, endovelame alongado, tilossomo, exoderme com paredes finas, córtex parenquimático com até quatro camadas, endoderme e medula esclerificada. **B:** *P. lineolata*. Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente achatado, espessado em “O”, endovelame não espessado, presença de tilossomo, exoderme com paredes finas, córtex parenquimático com cloroplastos e amiloplastos. **C-F:** Microscopia Eletrônica de Varredura. *P. hypnicola*. **C:** Vista geral mostrando velame biestratificado, córtex parenquimático e medula esclerificada. **D:** Detalhe do epivelame, endovelame alongado, tilossomos, exoderme com paredes finas, parênquima cortical, endoderme espessada em “O”, xilema, floema e medula esclerificada. **E:** Detalhe da parede periclinal interna do endovelame com tilossomo. **F:** Secção longitudinal tangencial da parede periclinal interna do endovelame mostrando tilossomos. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, v: velame, asterisco: cloroplastos, cabeça de seta: tilossomos. Barras: 50µm (A, C), 25µm (B, D), 10µm (F), 5µm (E).

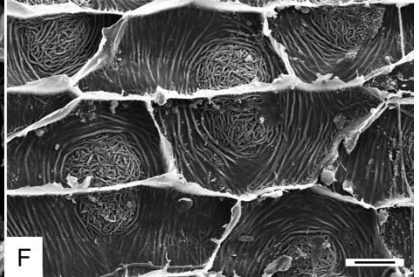
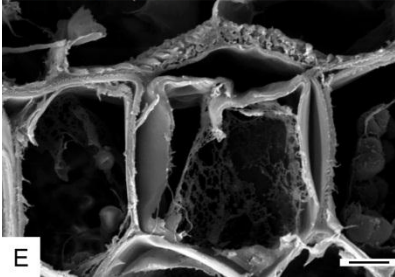
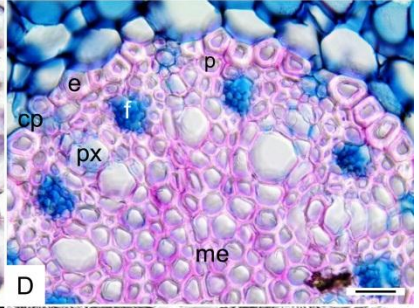
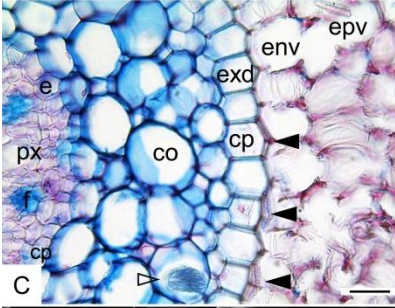
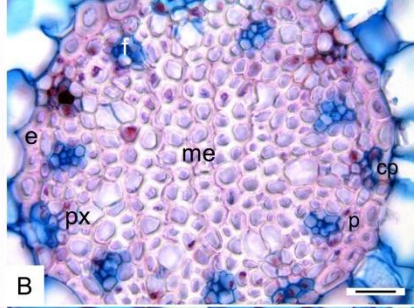
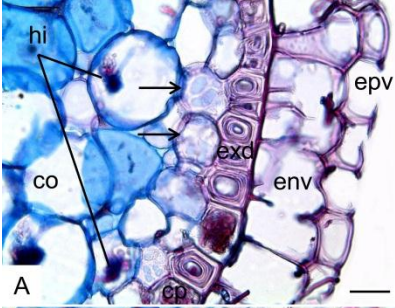


Figura 9. Secções transversais e longitudinais tangenciais de raízes *Pleurothallis* R. Br. **A-B:** *P. barthelemyi*. **A:** Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente achatado, endovelame anticlinalmente alongado, exoderme espessada em “O”, parênquima cortical com hifas e idioblastos traqueoidais. **B:** Detalhe mostrando endoderme espessada em “O”, cilindro vascular poliarco, periciclo uniestratificado não espessado em frente aos polos de protoxilema, floema, e medula esclerificada. **C-D:** *Pleurothallis* sp. **C:** Detalhe do velame pluriestratificado com quatro camadas, células do epivelame pluriestratificado com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal e tilossomos, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com ráfides e medula. **D:** Detalhe mostrando endoderme espessada em “O” com células de passagem, cilindro vascular poliarco, periciclo, floema, e medula esclerificada. **E-F:** Microscopia Eletrônica de Varredura. *Pleurothallis* sp.. **E:** Detalhe da célula de passagem com tilossomo tipo lamelar. **F:** Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos do tipo lamelar. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, contorno da cabeça de seta: ráfides, seta: idioblastos traqueoidais. Barras: 25µm (A,B,C,D), 10µm (F), 5µm (E).

Specklinia Lindl. (Fig. 10A-G)

Nas espécies de *Specklinia* analisadas, o velame é biestratificado. O epivelame é anticlinalmente achatado e espessado em “O” em *S. hypnicola* (Fig. 10A), anticlinalmente achatado, com parede periclinal interna espessada e espessamento anastomosado em *S. puntactifolia* (Fig. 10B-C) e anticlinalmente alongado com espessamento em “U” em *S. grobyi* (Fig. 10D). O endovelame em todas as espécies é anticlinalmente e periclinalmente alongado sem espessamento e de fácil rompimento (Fig. 10A-D). Tilossomos ocorrem em todas as espécies (Fig. 10C, F, G).

A exoderme apresenta células de paredes finas, com lamela de suberina em “U” invertido e células de passagens (Fig. 10A-D, F). O parênquima cortical é muito reduzido podendo variar de três a seis camadas (Fig. 10A-B, D). São encontrados cloroplastos, amiloplastos, hifas, ráfides e idioblastos traqueoidais. A endoderme é espessada em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 10E).

No cilindro vascular observa-se o periciclo uniestratificado e espessado, o sistema vascular poliarco variando entre três e seis arcos, e a medula esclerificada com lignina (Fig. 10E).

Stelis Sw. (Fig. 11A-H)

Nas espécies de *Stelis* analisadas, o velame é biestratificado com células anticlinalmente alongadas (Fig. 11A-E). O epivelame pode apresentar espessamento anastomosado, helicoidal, e mais frequentemente reticulado (Fig. 11A-C, E). O endovelame apresenta espessamento helicoidal em todas as espécies (Fig. 11A-C, E). Ocorre tilossomos do tipo lamelar em todas as espécies (Fig. 11B-C, E, G-H).

A exoderme apresenta células com paredes finas (Fig. 11A-B, E), com lamela de suberina em “U” invertido exceto em *S. palmeiraensis* e *S. peliochyla* (Fig. 11C-D), a qual é espessada em “O”, e com células de passagem com citoplasma denso.

O parênquima cortical é reduzido, variando entre três a cinco camadas com considerável aumento de volume nas células do terço médio. É notada a presença de cloroplasto, amiloplasto, hifas e idioblastos com ráfides (Fig. 11A-E). A endoderme é espessada em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 11B-C, E-F).

No cilindro vascular observa-se o periciclo espessado e uniestratificado (Fig. 11E-F), o cilindro vascular de três a cinco arcos de protoxilema em

S. pauciflora, de cinco a onze em *S. peliochyla*, e a medula esclerificada com lignina.

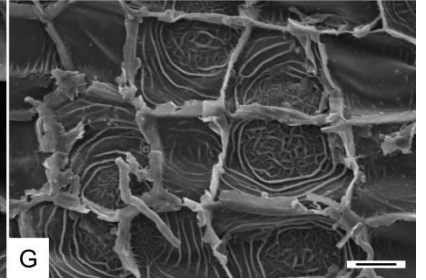
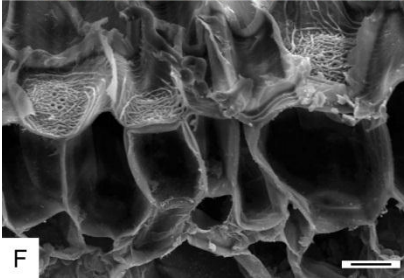
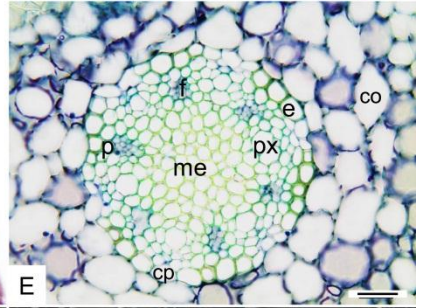
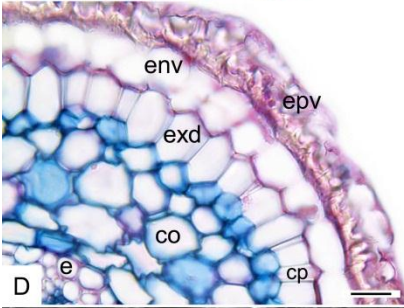
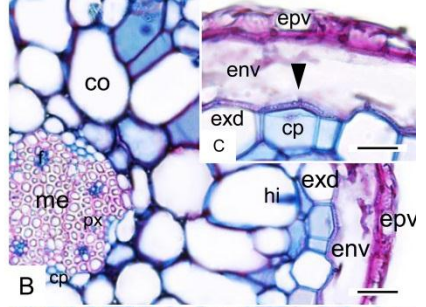
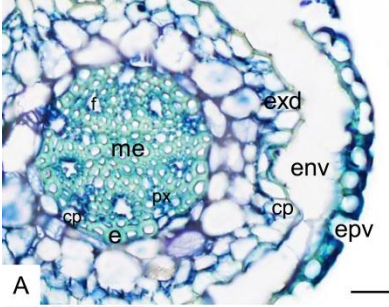


Figura 10. Secções transversais e longitudinais tangenciais de raízes *Specklinia* Lindl. Espécies com velame bissestratificado **A:** *S. hypnicola*. Vista geral do epivelame espessado em “O”, endovelame rompido, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com três camadas, e medula esclerificada. **B-C:** *S. puntactifolia*. **B:** vista geral mostrando velame, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com hifa, e medula esclerificada. **C:** Detalhe do epivelame com espessamento anastomosado e parede periclinal interna espessa, endovelame rompido, tilossomo, exoderme com paredes finas, e célula de passagem. **D-G:** *S. grobyi*. **D:** Detalhe do epivelame anticlinalmente alongado com espessamento em “U”, endovelame rompido, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com até seis camadas, e endoderme espessada em “O”. **E:** Detalhe da endoderme espessada em “O”, do cilindro vascular poliarco, periciclo uniestratificado, e medula esclerificada. **F-G:** Microscopia eletrônica de varredura. **F:** Detalhe mostrando tilossomos acima das células de passagem da exoderme. **G:** Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, seta: tilossomos. Barras: 50µm (A, B) 25µm (C, D, E) 10µm (G) 5µm (F).

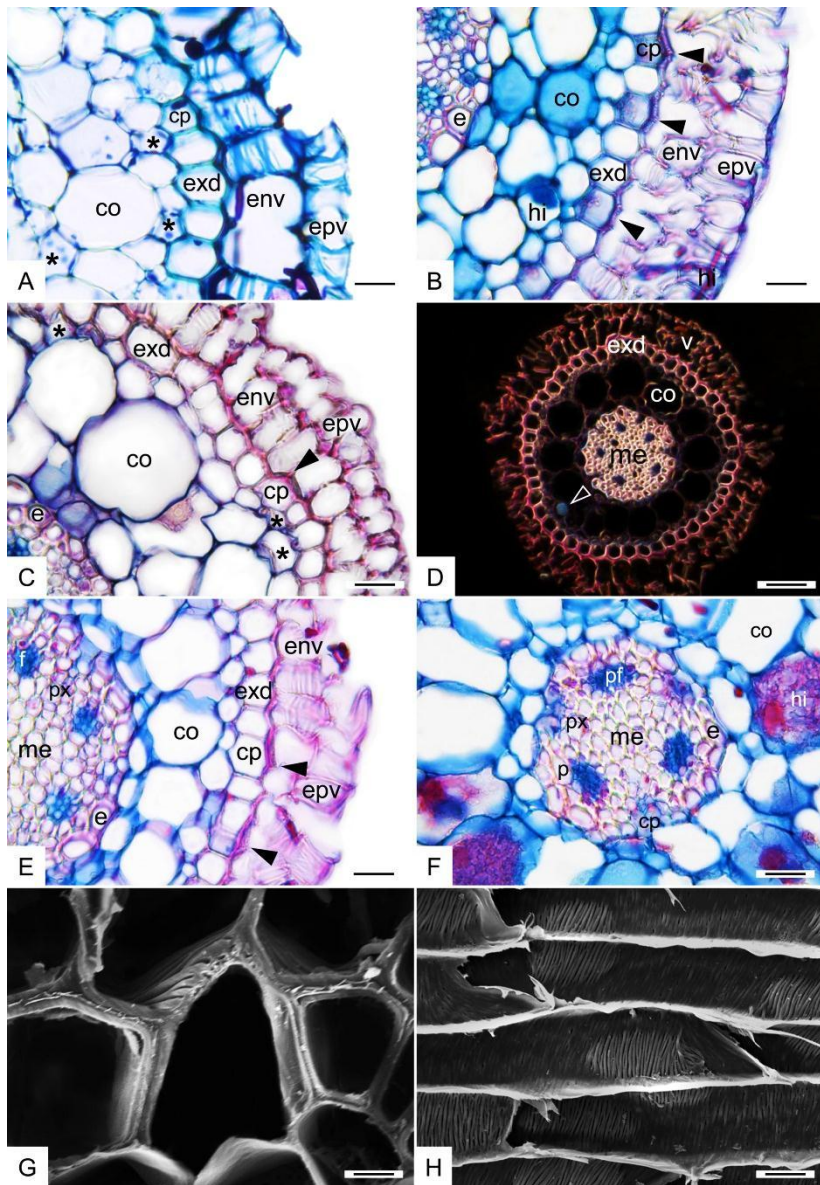


Figura 11. Secções transversais e longitudinal tangencial de raízes de *Stelis* Sw. Espécies com velame biestratificado. **A:** *S. aprica*. Detalhe do epivelame com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com cloroplastos e amiloplastos. **B:** *S. meganta*. Detalhe endovelame com espessamento helicoidal, tilossomos, exoderme com paredes finas com células de passagem, parênquima cortical com hifas e endoderme espessada em “O”. **C:** *S. palmeiraensis*. Detalhe do endovelame com espessamento helicoidal, tilossomo, exoderme espessada em “O”, parênquima cortical com cloroplastos, e endoderme espessa em “O”. **D:** *S. peliochyla*. Contraste de fase Ph3. Vista geral do velame, exoderme espessada em “O”, córtex com três camadas, idioblastos com ráfides, endoderme espessada em “O”, cilindro vascular poliarco, e medula esclerificada. **E-F:** *S. pauciflora*. **E:** Epivelame com espessamento reticulado, endovelame com espessamento helicoidal, tilossomo exoderme com paredes finas, e parênquima cortical com três camadas. **F:** Detalhe do cilindro vascular triarco, exoderme espessada em “O”, periciclo uniestratificado, células de passagem, xilema, floema, e medula esclerificada. G-H: *S. palmeiraensis*. Microscopia Eletrônica de Varredura. **G:** Detalhe da célula de passagem mostrando com tilossomo lamelar na parede periclinal interna do endovelame. **H:** Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos lamelar. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, asterisco: cloroplasto, cabeça de seta: tilossomos, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 50µm (D, F), 25µm (A, B, C, E), 10 µm (H), 5 µm (G).

Zootrophion Luer. (Fig. 12A-H)

Em *Z. atropurpureum*, o velame é biestratificado (Fig. 12A-C, E, F). O epivelame é muito anticlinalmente alongado, com espessamentos anastomosados, em “U” e perforações. (Fig. 12B, E, F). O endovelame apresenta espessamento apenas na parede periclinal externa (Fig. 12B, F). Ocorre tilossomos do tipo discoide (Fig. 12B, E-H).

A exoderme apresenta células com paredes finas, com lamela de suberina em “U” invertido e com células de passagem com citoplasma denso (Fig. 12B, E-G). O parênquima cortical é constituído por quatro a seis camadas de células contendo apenas hifas e idioblastos com ráfides (Fig. 12C, F). Há um aumento no volume das células do terço médio (Fig. 12A, C, E). A endoderme é espessada em “O”, e células de passagem podem ser observadas em frente aos polos de protoxilema (Fig. 12D, E).

No cilindro vascular observa-se o periciclo estratificado com até duas camadas e espessado (Fig. 12D), o sistema vascular poliarco com sete a oito arcos de protoxilema, e a medula esclerificada com lignina (Fig. 12A, C-D).

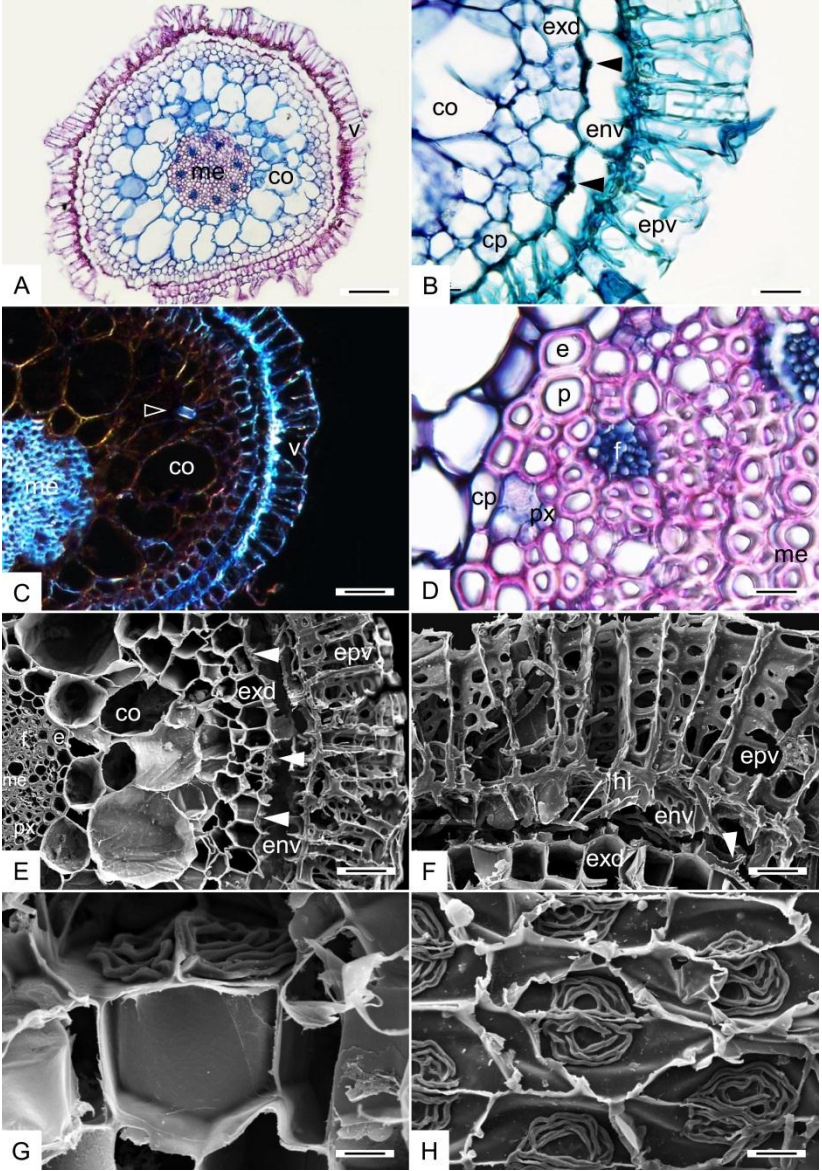


Figura 12. Secções transversais e longitudinal tangencial de raízes de *Zootrophion atropurpureum* (Lindl.) Luer. **A-D:** Microscopia de luz. Secções transversais. **A:** Vista geral das células do velame, córtex e medula. **B:** Detalhe do velame biestratificado, epivelame anticlinalmente alongado com espessamentos anastomosados e em “U”, endovelame com espessamento na parede periclinal externa, tilossomos, exoderme com paredes finas, e parênquima cortical. **C:** Contraste de Fase Ph3. Vista geral das células do epivelame com espessamento em “U”, idioblastos com ráfides no parênquima cortical, e cilindro vascular poliarco com medula esclerificada. **D:** Detalhe da endoderme com espessamento em “O”, periciclo estratificado, protoxilema, floema e medula esclerificada. **E-H:** Microscopia Eletrônica de Varredura. **E:** Vista geral mostrando tilossomos **F:** Detalhe do epivelame anticlinalmente alongado, com espessamentos anastomosados, e perfurações, endovelame com espessamento na parede periclinal externa, hifas, tilossomos, e exoderme com paredes finas. **G:** Detalhe da célula de passagem mostrando com tilossomo discoide na parede periclinal interna do endovelame. **H:** Secção longitudinal tangencial do velame mostrando parede periclinal interna do endovelame com tilossomos discoides. co: córtex, e: endoderme, env: endovelame, epv: epivelame, exd: exoderme, f: floema, hi: hifas, me: medula, p: periciclo, px: protoxilema, cabeça de seta: tilossomos, contorno da cabeça de seta: ráfides. Barras: 100µm (A), 50µm (C, E), 25µm (B, D, F), 10µm (H) 5µm (G)

Análise de componentes principais (PCA) e dissimilaridade pela distância euclidiana: Utilizando a média aritmética (Tabela 4) da matriz de presença ou ausência (Anexo 1), a análise de PCA aplicada nas 13 características anatômicas da raiz, elencadas na epiderme, córtex e cilindro central (Tab. 2-3); confere 77,08% de suporte para explicar as variações nos três primeiros eixos (39,99% da variação explicada pelo primeiro, 20,85% pelo segundo e 16,24% pelo terceiro eixo) (Fig. 13A).

Quando é empregada a distância euclidiana para avaliar a dissimilaridade na formação dos clusters, nota-se a separação de cinco grupos (Fig. 14A): *Myoxanthus* e *Echinosepala* sendo fortemente influenciados pela presença exclusiva de medula parenquimática com amido (13), e parênquima cortical com seis ou mais camadas (9); ainda diferindo entre si pelo espessamento lignificado ou suberificado na exoderme e o número de arcos de protoxilema (10, 11).

Octomeria pelo velame com duas a três camadas, e exoderme lignificada em “U” invertido (7), e cilindro vascular com 11 ou mais arcos de protoxilema (11), e presença de espécies com medula parenquimática ou esclerificada.

Apesar de *Acianthera* também apresentar espécies com medula esclerificada (12) ou parenquimática com amido (13), é fortemente distinta dos outros gêneros por apresentar velame biestratificado (2), exoderme lignificada exclusivamente em “O” (com exceção de *A. teres*), ausência de tilossomo (4), e variar quanto ao número de camadas do parênquima cortical e arcos de protoxilema.

Todos os outros gêneros são distintos dos quatro primeiros por apresentarem medula exclusivamente esclerificada (12): *Pleurothallis* e *Masdevallia* diferem dos gêneros restantes por possuírem espécies com cilindro vascular com até dez arcos de protoxilema (10), e entre si pelo número de camadas do velame (1 e 3), camadas do parênquima cortical (8 e 9) e presença ou ausência de tilossomos(4).

Zootrophion, *Specklinia*, *Stelis*, *Pabstiella* e *Anathallis* estão colocados no mesmo clado por possuírem, cilindro vascular com até dez arcos de protoxilema (10), velame biestratificado (2), e apresentarem tilossomos (4). *Zootrophion* e *Specklinia* diferem de *Stelis*, *Pabstiella* e *Anathallis* por apresentarem exoderme exclusivamente não espessada (5) e parênquima cortical com até cinco camadas (8). *Stelis* é o único gênero deste clado que possui espécies com exoderme espessada em “O” (6), e difere de *Pabstiella* que possui um parênquima cortical exclusivamente com até cinco camadas, e de *Anathallis* que apresenta espécies com velame pluriestratificado (3).

A análise de PCA, com sete características do complexo velame/exoderme, o resultado confere 93,48% de suporte nos três primeiros eixos (45,97% da variação explicado pelo primeiro, 27,81% pelo segundo e 19,69% pelo terceiro eixo) (Fig. 13B).

Quando é empregada a distância euclidiana, com as mesmas sete características, para avaliar a dissimilaridade na formação dos clusters, é notada a separação de quatro grupos (Fig. 14B): *Octomeria* pode ser considerado um grupo irmão dos outros gêneros por apresentar velame com duas a três camadas (2) e exoderme espessada em “U” invertido (7) em todas as espécies.

Pleurothallis, *Myoxanthus*, *Masdevallia* e *Echinosepala* diferem dos outros gêneros por apresentarem espécies com velame biestratificado (1), com duas e três camadas (2) e pluriestratificado (3), com ou sem tilossomos e exoderme com células de parede espessada em “O” (6) ou de parede fina (6). *Echinosepala* difere de *Pleurothallis*, *Myoxanthus* e *Masdevallia* por possuir exclusivamente raízes com exoderme espessada em “O” (6) e ausência de tilossomo (4).

Myoxanthus e *Masdevallia* são semelhantes e diferem de *Pleurothallis* por apresentarem exoderme exclusivamente com células de parede finas (5), sem tilossomos (4). *Myoxanthus* possui ainda espécies de velame com duas (1) e/ou três camadas (2), diferindo de *Masdevallia* com velame exclusivamente pluriestratificado (3)

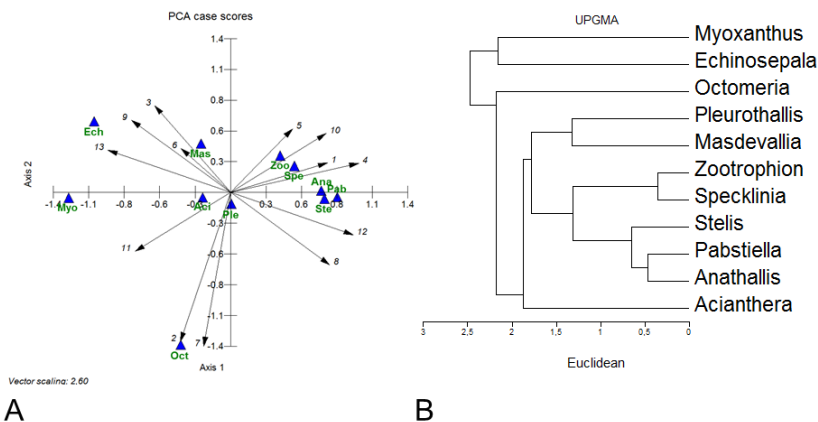
Stelis, *Zootrophion*, *Specklinia*, *Pabstiella* e *Anathallis* possuem tilossomos (4), só apresentam a exoderme não espessada (5) com exceção de *Stelis*, que possui espécies com exoderme espessada em “O”(6). *Anathallis* é o único gênero do clado que possui espécies com velame pluriestratificado. *Zootrophion*, *Specklinia* e *Pabstiella* possuem exclusivamente raízes com velame biestratificado, presença de tilossomo (4) e exoderme não espessada (5).

Acianthera distingue-se dos outros gêneros por só apresentar espécies com velame biestratificado (1), ausência de tilossomos (4) e exoderme espessada em “O” (6) com exceção de *A. teres*.

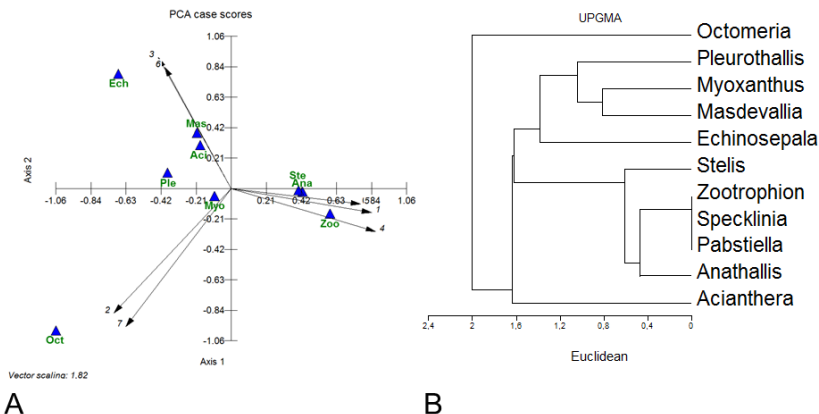
Tabela 4. Média aritmética da matriz de presença ou ausência de caracteres anatômicos específicos na subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae). Caracteres: (1) Velame biestratificado, (2) Velame com dois ou três estratos, (3) Velame com mais de três camadas, (4) Tilossomo, (5) Exoderme com paredes finas, (6) Exoderme espessada em “O”, (7) Exoderme espessada em “U” invertido, (8) Parênquima cortical com até cinco camadas, (9) Parênquima cortical com seis ou mais camadas, (10) Cilindro vascular com até dez arcos de protoxilema, (11) Cilindro vascular com 11 ou mais arcos de protoxilema, (12) Medula esclerificada, (13) Medula parenquimática com amido.

Táxon^a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Octomeria</i>	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,588	0,412	0,647	0,353	0,941	0,059
<i>Myoxanthus</i>	0,333	0,333	0,333	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	1,000
<i>Echinosepala</i>	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	0,000	1,000
<i>Acianthera</i>	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,962	0,038	0,500	0,500	0,692	0,308	0,731	0,269
<i>Specklinia</i>	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	0,000	0,250	0,750	1,000	0,000	1,000	0,000
<i>Pabstiella</i>	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000
<i>Pleurothallis</i>	0,000	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,000	0,500	0,500	1,000	0,000	1,000	0,000
<i>Stelis</i>	1,000	0,000	0,000	1,000	0,600	0,400	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000
<i>Masdevallia</i>	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	1,000	0,000
<i>Anathallis</i>	0,667	0,000	0,333	1,000	1,000	0,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000
<i>Zootrophion</i>	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	1,000	0,000

^a Táxons organizados por ordem evolutiva segundo Pridgeon & Chase (2001) e Chiron, Guiard & van den Berg (2012)



A **B**
Figura 13. A: Diagrama das análises de componentes principais (PCA) incluindo todos os caracteres anatómicos da raiz (vetores 1-13). **B:** Felograma gerado pela hierarquização dos 11 gêneros utilizando agrupamento por dissimilaridade (distância euclidiana). Aci: *Acianthera*, Ana: *Anathallis*, Ech: *Echinosepala*, Mas: *Masdevallia*, Myo: *Myoxanthus*, Oct: *Octomeria*, Pab: *Pabstiella*, Ple: *Pleurothallis*, Spe: *Specklinia*, Ste: *Stelis*, Zoo: *Zootrophion*. Escala de vetores: 2,60 (A).



A **B**
Figura 14. Diagrama das análises de componentes principais (PCA) das características do complexo velame/exoderme (vetores 1-7). **B:** Felograma gerado pela hierarquização dos 11 gêneros utilizando agrupamento por dissimilaridade (distância euclidiana). Aci: *Acianthera*, Ana: *Anathallis*, Ech: *Echinosepala*, Mas: *Masdevallia*, Myo: *Myoxanthus*, Oct: *Octomeria*, Pab: *Pabstiella*, Ple: *Pleurothallis*, Spe: *Specklinia*, Ste: *Stelis*, Zoo: *Zootrophion*.. Escala de vetores: 1,82 (A)

4. DISCUSSÃO

Todas as espécies de *Pabstiella*, *Stelis* e *Zootrophion* analisadas no presente trabalho são endêmicas do Brasil. Nos outros gêneros, foram analisados 75% de espécies endêmicas em *Acianthera*, 66% de *Octomeria*, 57% de *Anathallis* e 50% de *Masdevallia*. *Echinosepala*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis* e *Specklinia* não tiveram representantes endêmicos analisados.

Segundo Barros *et al.*, (2014), no Brasil ocorrem cerca de 121 spp. de *Acianthera*, 83 spp. de *Octomeria*, 82 spp. de *Anathallis*, 71 spp. de *Pabstiella* e 49 spp. de *Stelis*, distribuídas em todo o país e são os gêneros mais representativos, totalizando 244 espécies. *Specklinia* (18 spp.), *Masdevallia* (16 spp.) e *Myoxanthus* (8 spp.) são geograficamente mais restritos e ocorrem na Mata Atlântica, Cerrado e Amazônia. *Echinosepala* e *Zootrophion* são gêneros monoespecíficos para o Brasil, sendo que *Echinosepala aspasicensis* não é endêmico ocorrendo na Amazônia, e *Zootrophion atropurpureum* é endêmico da Mata Atlântica e ocorre apenas no Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina. (Barros *et al.*, 2014).

A anatomia radicular dos 54 exemplares epifíticos investigados, assim como nos dois exemplares rupícolas, pode ser generalizada pela estruturação primária de raiz, com epiderme, córtex e cilindro central.

A epiderme é a camada mais periférica do órgão, com células mortas na maturidade, especializada para proteção e retenção de umidade, estratificada com duas ou mais camadas celulares, conhecida como velame.

Internamente ao velame encontra-se o córtex como porção mediana da raiz, sendo a exoderme a camada uniestratificada mais externa com a maioria das células mortas, de paredes secundárias suberificadas e/ou lignificadas e células de passagem vivas em menor quantidade, com paredes primárias, seguido pelo parênquima cortical estratificado, constituído por células vivas, volumosas, com paredes primárias, contendo cloroplastos, amiloplastos, hifas, ráfides, e idioblastos traqueoidais, tendo como limite interno a endoderme uniestratificada, com células mortas espessadas em “O” com lignina e células de passagem com parede primária em frente aos polos de protoxilema.

Na região central do órgão, encontra-se o cilindro central, composto pelo periciclo espessado, interrompido, uni ou biestratificado, seguido pelo tecido vascular exarco, organizado em feixes, predominantemente poliarco e com presença de medula.

De acordo com Pridgeon (1983), o velame tem origem na protoderme radicular, consiste de células mortas na maturidade, pode ser unisseriado como nos gêneros de orquídeas *Vanilla* e *Bulbophyllum*, bisseriado, como em *Isochilus* ou multisseriado. Segundo Porembski & Barthlott (1988), o número de camadas de células do velame não são absolutamente constantes dentro de uma espécie em particular, mas pode ser usado como caractere taxonômico.

As células do velame ainda apresentam frequentemente espessamentos de parede secundária, mas sua presença não é essencial para a definição do termo. Prioritariamente o velame era interpretado como tecido de absorção (Esau, 1974), mas pesquisas fisiológicas indicam como principal função a proteção mecânica e redução de perda de água do córtex, evitando a dessecação (Dycus & Knudson, 1957, Benzing, 1990).

Todas as espécies analisadas no presente estudo apresentam velame em suas raízes, o qual é bisseriado em *Acianthera*, *Pabstiella*, *Specklinia*, *Stelis* e *Zootrophion*, com duas e três camadas em *Octomeria*, quatro camadas em *Echinosepala* e seis camadas em *Masdevallia*, ou variando de duas a quatro camadas em *Anathallis*, *Myoxanthus* e *Pleurothallis*.

Nossos resultados mostram que o número de camadas do velame pode ser constante para todas as espécies de alguns gêneros, contrapondo o observado por Porembski & Barthlott (1988), mas também pode haver uma variação intragenérica, assim como também observado por Pridgeon (1982a, 1983).

Dycus & Knudson (1957), ao analisarem a fisiologia do velame em espécies de orquídeas, constataram que o número de camadas do velame não é afetado pela umidade relativa, mas esta pode afetar o tempo de maturação, o crescimento e espessura total do velame.

A camada mais externa do velame pode mostrar grande uniformidade em tamanho e forma (Sanford & Adanlawo, 1973) consistindo normalmente, de células pequenas e menos lignificadas do que as demais do velame, apresentando-se, em secção transversal, anticlinalmente achatada, enquanto que as camadas subjacentes são anticlinalmente alongadas (Pridgeon 1983).

Sanford & Adanlawo (1973) designaram a camada mais externa como "epi-velame", mas de acordo com Pridgeon (1983) a necessidade desse termo é questionável, segundo ele, essa camada não difere significativamente das demais camadas e todas são derivadas da protoderme e mortas na maturidade, possuindo ocasionalmente um

padrão único de ornamentação e que o uso do termo "epi-velame" pode ser enganoso, implicando que esta camada é algo diferente do velame.

No presente estudo o termo "epi-velame", para a camada mais externa e conseqüentemente "endovelame" para as demais camadas do velame, foram adotados em algumas espécies para facilitar a descrição anatômica, já que nessas espécies existem características distintas entre as camadas, com relação à forma, tamanho e tipo de espessamentos de parede, podendo tais características serem utilizadas na distinção de espécies, conforme também utilizado por Porembski & Barthlott (1988).

De acordo com Pridgeon (1982a, 1983), a forma das células do velame pode variar entre as espécies e entre as camadas de uma mesma raiz, normalmente a camada mais externa é menor e as demais vão se alongando, em direção à exoderme, características também observadas no presente estudo, com exceção de *Anathallis obovata*, *A. rubens*, *A. sclerophylla*, *Echinosepala aspicensis*, *Masdevallia striatella*, *M. infracta*, e espécies de *Stelis* as quais apresentam células de mesmo tamanho no velame, sem distinção entre epi e endovelame, chama-se atenção ainda para *Zootrophion atropurpureum* a qual apresenta velame bisseriado, e diferentemente do que mostra a bibliografia, as células do epivelame são muito anticlinalmente alongadas e a do endovelame achatada. Podem ocorrer ainda papilas, pelos radiculares unicelulares isolados ou em tufos na camada mais externa do velame de espécies de orquídeas (Pridgeon 1983), que não foram observados nas espécies aqui estudadas.

As células do velame frequentemente possuem espessamento secundário de parede e quanto mais distante do ápice radicular, os espessamentos secundários se tornam mais aparentes devido ao aumento do tamanho das células (Pridgeon, 1983; Kauff *et al.*, 2000). Stanford & Adanlawo (1973) observaram esses espessamentos e usaram o termo "estrias de parede", podendo não ocorrerem em algumas espécies, e quando presentes, mostram considerável consistência de design. Os espessamentos de parede das células do velame podem aumentar a área de superfície para condensação do vapor de água (Mualy & Panikkar, 1956) ou suportar e prevenir o colapso celular (Noel, 1974), o que seria mais plausível, segundo Pridgeon (1983). De acordo com Porembski & Barthlott (1988) a presença ou ausência desses espessamentos muitas vezes permitem a delimitação de tribos, assim como a densidade e disposição dos espessamentos são específicos para determinados táxons.

No presente estudo, alguns gêneros apresentam constância no tipo de espessamento das células do velame. As espécies de *Masdevallia* apresentam perforações em todas as células do velame. Nas células do

epivelame observamos espessamentos em “U” nas espécies de *Acianthera*, *Myoxanthus* e *Specklinia* e espessamentos em “O” nas espécies de *Pabistiella*. No endovelame destacamos espessamentos helicoidais em todas as espécies de *Stelis* analisadas. Nos demais gêneros estudados percebemos variação dos tipos de espessamentos tanto nas células do epivelame como do endovelame, como no caso no gênero *Anathallis* cujas espécies apresentam espessamento em “U” ou reticulado nas células do epivelame e helicoidal ou não apresentam espessamento no endovelame. E as espécies de *Octomeria* as quais podem apresentar espessamentos reticulados ou anastomosados, ou não apresentar espessamentos.

Nossas observações sugerem que há grande uniformidade nas camadas do velame e que o termo epivelame define a camada mais externa do velame quando as células apresentam tamanho e espessamento de paredes únicos, diferente das camadas mais internas denominado endovelame.

Imediatamente abaixo do velame ocorre uma camada de células especializadas, a exoderme. Assim como a endoderme, essa camada se caracteriza por apresenta estrias de Caspary nos estágios iniciais de desenvolvimento (Schreiber & Frank, 2011). Essas duas camadas funcionam como uma barreira apoplástica influenciando a seletividade da absorção de água e íons, e constituem os extratos mais periféricos, externo e interno do córtex respectivamente, diferindo em tamanho, formato e espessamentos de parede (Engard, 1944; Esau, 1974; Pridgeon *et al.*, 1983; Benzing, 1990; Fahn, 1990 e Dressler, 1993).

A exoderme é formada por células tangencialmente longas e curtas alternadamente (Pridgeon 1983). As células longas podem apresentar paredes espessadas com lignina e suberina, e são mortas na maturidade. As células curtas, também denominadas de células de passagem, apresentam paredes não espessadas e protoplasto persistente na maturidade (Engard, 1944; Sanford & Adanlawo, 1973 e Pridgeon, 1983).

De acordo com Pridgeon *et al.* (1983), intimamente associada às células de passagem da exoderme são encontrados excrescências lignificadas conhecidas como tilossomos. Essas estruturas estão distribuídas em vários táxons de orquídeas não terrestres e sua função tem sido amplamente discutida.

Talvez essas estruturas aumentem a superfície de contato com a atmosfera e com a parte interna do velame, aprimorando a absorção de água, ou ainda possam funcionar como uma barreira para agentes patogênicos ou servir analogamente às estrias de Caspary da endoderme,

uma vez que sua composição é basicamente lignina, composto fenólico altamente hidrofóbico (Benzing *et al.*, 1982; Benzing, 1990). No presente estudo, tilossomos foram observados em todas as espécies de *Anathallis*, *Pabistiella*, *Specklinia*, *Stelis*, *Zootrophion* e em *Pleurothallis* sp. e com exceção de *Stelis palmeiraensis* e *S. peliochyla*, as demais espécies que apresentam tilossomos, possuem exoderme e paredes periclinais internas do endovelame finas.

Com exceção de *Pleurothallis*, a presença de tilossomo parece ser uma característica constante para os gêneros, entretanto, o tipo de tilossomo pode variar dentro do mesmo gênero conforme observamos em *Anathallis*, que apresenta espécies com tilossomo baculado ou lamelar, tipos iguais podem ocorrer em gêneros distintos, como por exemplo, tilossomo lamelar observado em *Stelis*, *Specklinia* e *Pleurothallis* sp., ou ainda ser específico para o gênero como o tipo discóide em *Zootrophion*. As espécies de *Pabstiella* apresentam toda a parede periclinal interna do endovelame revestida por tilossomos, sendo que não foi possível classifica-los de acordo com as descrições propostas, assim como os tilossomos ocorrentes em *Specklinia*.

Os tipos descritos aqui foram baseados em Pridgeon *et al.* (1983). Os mesmos autores ao investigarem a morfologia dos tilossomos reconheceram sete tipos os quais podem caracterizam gêneros ou subtribos em Orchidaceae. Para a subtribo Pleurothallidinae foi reconhecido o tipo esponjoso, e na verdade essa classificação foi constatada em partes no presente estudo, pois outros tipos foram observados, talvez porque os referidos autores tenham analisado poucas espécies de Pleurothallidinae, as quais em sua maioria pertenciam apenas ao gênero *Pleurothallis*.

Ainda que vários trabalhos já tenham sido realizados, notamos que não fica claro na literatura a origem específica do tilossomo: se são excrescências da parede periclinal externa das células de passagem que formam uma tilose na parede periclinal interna do endovelame, ou se são eminências da parede periclinal interna do endovelame em contato com as células de passagem. Essa dúvida sugere que estudos mais aprofundados sobre a ontogenia da estrutura possam ser realizados para elucidar tal relação.

Presença de lignina e suberina nas células longas da exoderme varia entre os gêneros e espécies de Orchidaceae (Pridgeon 1983). No presente estudo pôde ser notado que o tipo de composto depositado na parede e o padrão de deposição foi constante em alguns gêneros. Em *Echinosepala aspasicensis* e todas as espécies de *Acianthera* apresentam espessamento lignificado em "O", com exceção de *A. teres* que

apresenta espessamento lignificado em “U” invertido. Todas as espécies de *Octomeria* observados apresentaram espessamento lignificados em “U” invertido e em “O” simultaneamente. Em *Anathallis*, *Madesvallia*, *Myoxanthus*, *Pabistiella*, *Specklinia* e *Zootrophion* ocorre apenas lamela de suberina em “U” invertido. Nos gêneros *Pleurothallis* e *Stelis* houve variação entre ausência de espessamento lignificado e espessamento lignificado em “O”.

Grande importância é dada ao conjunto de características encontradas no velame e na exoderme por apresentarem uma grande variação morfológica e padrões de ocorrência conservados a níveis genéricos e específicos (Engard, 1844; Stanford & Adanlawo, 1973 e Dycus & Knudson, 1957). Sua importância é tal, que se admite a utilização do termo complexo velame-exoderme, aglutinando as características encontradas em ambos os tecidos e restringindo ainda mais as possíveis combinações ocorrente nos grupos. A exoderme espessada com lignina em “U” invertido, velame com duas a três camadas e ausência de tilossomo, observadas em todas as espécies de *Octomeria* no presente estudo, distingue esse gênero dos demais gêneros examinados, corroborando com os estudos filogenéticos que propõe *Octomeria* como grupo irmão dos outros táxons da subtribo *Pleurothallidinae* (Chiron *et al.*, 2012). Tais características anatômicas da raiz também foram observadas por Porembski & Barthlott (1988) e Pridgeon *et al.* (1983) ao examinarem outras espécies de *Octomeria*.

O parênquima cortical, nas espécies analisadas é composto por células volumosas, clorofiladas e não espessadas. A ocorrência de cloroplastos, hifas, idioblastos com ráfides e idioblastos traqueoidais, nesse tecido estão diretamente correlacionados com ao hábito epifítico desses vegetais (Dycus & Knudson, 1957; Pridgeon, 1983; Benzing, 1990; Leroux, 2011) . A exposição à radiação solar estimula os proplastídeos, presentes nas células corticais, a se diferenciarem em cloroplasto. Com o início da fotossíntese, os compostos orgânicos sintetizados são usados para manter as condições vitais do órgão, ou são polimerizados e estocados no córtex e/ou medula para reserva energética na forma de amiloplastos (Kauf. *et al.*, 2000 e Moreira & Isaias, 2008). A ocorrência de idioblastos com ráfides e idioblastos traqueoidais também é comum nas espécies analisadas não apresentando valor taxonômico. Como o epifitismo restringe o aporte de água, tais idioblastos auxiliam durante os períodos de dessecação evitando o colapso celular (Moreira & Isaias, 2008 e Leroux, 2011).

A simbiose obrigatória das orquídeas com as hifas endofíticas, comum também nas espécies do presente estudo, tanto no córtex

parenquimático como nas células do velame, pode auxiliar na translocação de água do substrato para a planta, porém estão mais associadas ao aporte de compostos nitrogenados e no desenvolvimento dos protocormos (Arditti & Ghani, 2000 e Pylro, 2013). O número de camadas do córtex é tratado na literatura como um caractere pouco significativo na diferenciação taxonômica, porém pôde ser observado, no presente estudo, que há um aumento de diâmetro nas células do terço médio nas espécies que apresentam o parênquima cortical com menos de seis camadas de células em espécies de *Acianthera*, *Anathallis*, *Pabstiella*, *Stelis* e *Zootrophion*, tal característica também foi observada por Pridgeon (1982a) em espécies de *Pleurothallis*.

A endoderme, como referida acima é caracterizada por ser a camada mais interna do córtex (Engard, 1944), assim como a exoderme, é uma camada unisseriada, com ausência de protoplasto na maturidade e com espessamento lignificado de parede principalmente em “O” ou “U” na maioria das células, interpostas por células de passagem vivas (Esau, 1974). De acordo com Pridgeon (1982a) muitas taxa de Orchidaceae podem apresentar exoderme com espessamento em “U” e endoderme com espessamento em “O”, podendo até ocorrer os dois tipos na mesma camada, no mesmo trabalho a grande maioria das espécies analisadas de Pleurothallidinae apresenta endoderme com espessamento em “O”. Da mesma forma, no presente trabalho todas as espécies analisadas independente do gênero e do tipo de espessamento da exoderme apresentaram espessamento em “O”, sendo este um carácter de pouco valor taxonômico nesta subtribo.

O cilindro vascular é composto externamente pelo periciclo unisseriado e internamente pelo tecido vascular e medula (Benzing, 1990; Dressler, 1993; Pridgeon, 1982a; Pridgeon, 1983; Pridgeon *et al.*, 1983; Porembski & Barthlott, 1988 e Kauff *et al.*, 2000). Pridgeon (1982a) e Porembski & Barthlott (1988), observaram que o periciclo é um tecido não vascular e que ocorre como uma única camada de células. Nas nossas observações, encontramos espécies com o periciclo estratificado, com no máximo duas camadas, em *Acianthera*, *Masdevallia*, *Myoxanthus* e *Octomeria*.

Dois caracteres do cilindro vascular exibem certa tendência e importância taxonômica: o número de polos de protoxilema e a variação da presença ou ausência de medula parequimática (Pridgeon, 1982a). Embora Rosso (1966 *appud* Pridgeon, 1982a) tenha afirmado que o número de polos do protoxilema possa variar em diferentes regiões da mesma raiz, padronizar a região a ser seccionada na raiz ajuda a minimizar essa variação (Pridgeon, 1982a). No presente estudo, a região

da raiz a qual foi seccionada foi padronizada a 2 cm do ápice radicular tomando-se o cuidado de sempre estar analisando regiões das raízes com mesmo grau de maturação, os resultados com relação ao número de polos de protoxilema foram variáveis dentro dos gêneros, entretanto, utilizando-se os tributos binários como “menos que oito polos” e “mais que nove polos” conforme Lavarack (1972 appud Pridgeon 1982a) alguns gêneros mostram certa regularidade, como *Anathallis*, *Masdevallia*, *Pabstiella*, *Pleurothallis*, *Specklinia*, *Stelis* (com exceção de *S. peliochyla*), e *Zootrophion*, cujas espécies apresentam menos que oito polos. As espécies de *Myoxanthus* apresentam mais que nove polos, assim como a maioria das espécies de *Octomeria*, sendo variável apenas no gênero *Acianthera* cujas espécies podem apresentar as duas opções.

Nas espécies analisadas, também pôde ser notado que aquelas que apresentam sistema vascular poliarco com mais de dez arcos de protoxilema. Assim como em todas as espécies de *Myoxanthus*, principalmente em *Acianthera* e *Octomeria* é comum ocorrer medula parenquimática com amiloplastos; exceção foi observada em de *Echinosepala* único gênero que apresentou sistema vascular com menos de dez arcos de protoxilema e medula parenquimática. As demais espécies dos demais gêneros apresentam medula esclerificada. De acordo com Metcalfe (1971) a lignificação da medula é significativa em espécies de monocotiledôneas e visto em conjunto com outras características pode ser útil em estudos taxonômicos (Pridgeon 1982a).

Nossos resultados apontam que, de modo geral, a presença de medula parenquimática ocorre apenas em gêneros mais basais (Pridgeon *et al.*, 2001; Pridgeon & Chase, 2003 e Chiron *et al.*, 2012) como *Octomeria*, *Myoxanthus*, *Echinosepala* e *Acianthera*, e esta característica está diretamente relacionada ao número de arcos de protoxilema: quanto maior o número de arcos de protoxilema, maior é a probabilidade de ocorrência de medula parenquimática. Os maiores números de camadas do parênquima cortical também ocorrem nesses quatro gêneros, assim como a presença de espessamento lignificado na exoderme e ausência de tilossomos.

Anteriormente, o grupo *Pleurothallis s. l.* incluía uma grande quantidade de espécies, e sempre era relatado na literatura como o grupo com maior variação morfoanatômica dentro da subtribo Pleurothallidinae, o que dificultavam a interpretação e a delimitação de caracteres diagnósticos neste táxon, podendo ser notada pela grande heterogeneidade de caracteres ocorrentes. Exemplo disso pode ser encontrado nos trabalhos de Pridgeon (1982a, 1983) Porembski & Barthlott (1988) e Pridgeon *et al.*, (1983) os quais relatam a ocorrência

de velame biestratificado, estratificado com duas ou três, três, quatro, ou cinco camadas; exoderme espessada em “O”, em “U” invertido, ou não espessada; tilossomo esponjoso, lamelar ou em malha.

De acordo com os recentes estudos de análises filogenéticas propostos por Pridgeon & Chase (2001); Pridgeon *et al.* (2001); Pridgeon & Chase (2003) e Chiron *et al.* (2012) muitas espécies de *Pleurothallis s. l.* foram reintegradas aos gêneros *Acianthera*, *Anathallis*, *Pabstiella* e *Specklinia*, todas as características anatômicas radiculares levantados de representantes desses gêneros, no presente estudo, comprovam a distinção entre eles indicando que tais características possuem valor diagnóstico intergenérico e corroboram com a nova circunscrição do gênero *Pleurothallis*, mostrado estatisticamente pelo forte suporte fenético, graficamente pelo agrupamento de caracteres principais (PCA), e hierarquicamente pela distância euclidiana (dissimilaridade).

Mesmo não sendo elencados nas análises estatísticas, os espessamentos anastomosados em todas as camadas do velame em *Echinosepala* e perforações nas paredes do velame de *Masdevallia* são características úteis na distinção destes gêneros, e não foram relatados na literatura até o momento.

Stelis, *Zootrophion*, *Specklinia*, *Pabstiella* e *Anathallis* estão hierarquicamente muito relacionados, suportados pela distância euclidiana devido ao velame biestratificado, presença de tilossomo, exoderme com paredes finas, parênquima cortical com até cinco camadas, até 10 arcos de protoxilema, e medula esclerificada. Quando são analisadas apenas as características do complexo velame/exoderme, não é possível distinguir *Zootrophion* de *Specklinia* e *Pabstiella*, demonstrando que as características do parênquima cortical e cilindro vascular são caracteres com grande importância na separação desses gêneros.

Mesmo quando o complexo velame-exoderme apresenta características anatômicas muito semelhantes (número de camadas e características da exoderme) nos gêneros, como observado no clado que inclui *Pleurothallis*, *Myoxanthus*, *Masdevallia*, *Echinosepala* e no clado que inclui *Stelis*, *Zootrophion*, *Specklinia*, *Pabstiella*, e *Anathallis*, há uma heterogeneidade intergenérica e intraespecífica nas características da parede celular, especialmente nos padrão de deposição de parede secundária e ocorrência das ornamentações/estriações no velame.

Apesar de apresentar velame biestratificado em todas as espécies, *Acianthera* não foi inserido no mesmo ramo que *Stelis*, *Zootrophion*, *Specklinia*, *Pabstiella*, e *Anathallis*, pela ausência de tilossomo e a

ocorrência de exoderme espessada em “U” invertido em *A. teres*. Scatena & Nunes (1996), Oliveira & Sajo (1999) e Silva *et al.* (2010) também encontraram velame biestratificado em *Pleurothallis smithiana* (= *Acianthera pubescens*), *Pleurothallis montana* (= *Acianthera montana*), e *Acianthera rupestris* (= *Acianthera teres*), com epivelame espessado em “U” e endovelame com paredes anticlinais primária de fácil rompimento, assim como a exoderme espessada em “U” invertido em *A. teres*.

Correlacionando as características anatômicas encontradas nesse trabalho e as análises filogenéticas, pode-se notar que é difícil indicar sinapomorfias na anatomia radicular em Pleurothallidinae, contudo, as características do complexo velame-exoderme, assim como as características do córtex, sistema vascular e medula possuem grande valor taxonômico, e os gêneros são claramente distintos entre si por essas características, e a separação de *Pleurothallis s. l.* pode ser suportado também pela consistência nas diferenças anatômicas encontradas na raiz.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desse estudo mostram que a subtribo Pleurothallidinae é um grupo diverso em sua anatomia radicular. De modo geral, as características anatômicas encontradas em *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Pleurothallis*, *Stelis*, e *Zootrophion*, concordam com os resultados obtidos por Oliveira & Sajo (1999), Porembski & Barthlott (1988), Pridgeon (1982a), Pridgeon (1983), Pridgeon *et al.* (1983), Scatena & Nunes (1996), Silva *et al.* (2000), no entanto, grande quantidade de informação anatômica inédita foi proposta para os gêneros *Acianthera*, *Anathallis*, *Echinosepala*, *Pabstiella*, e *Specklinia*, sendo que as características anatômicas encontradas na raiz podem ser usadas para separar os gêneros, comprovadamente pelas análises de componentes principais (PCA) e forte suporte fenético.

O espessamento anastomosado em todas as camadas do velame em *Echinosepala* e perforações nas paredes do velame de *Masdevallia* não foram relatados na bibliografia até o momento, assim como o tipo e a presença de tilossomo em *Pabstiella* e *Stelis*.

Notou-se grande constância na morfologia dos espessamentos de parede no velame, assim como a distinção ou não entre epi e endovelame, então, sugerimos que em trabalhos futuros essas características também possam ser adotadas na matriz de presença ou ausência.

As análises dos caracteres anatômicos radiculares do complexo velame-exoderme confirma a separação de *Octomeria* como grupo irmão dos outros gêneros de Pleurothallidinae, corroborando as análises filogenéticas propostas por Pridgeon *et al.* (2001) e Chiron *et al.* (2012).

Diferenças intragenéricas no complexo velame/exoderme em *Pleurothallis*, *Anathallis*, e principalmente *Myoxanthus*, sugerem frequente evolução paralela. É necessário cautela em avaliar as relações entre os gêneros *Pleurothallis* e *Myoxanthus*, devido ao estado parafilético e a morfologia variável destes dois gêneros. Os dados moleculares são de interesse especial por causa de sua potencialidade para determinar autapomorfias paralelas.

Quando são analisadas apenas as características do complexo velame/exoderme, apesar do forte suporte fenético, não é possível distinguir *Zootrophion* de *Specklinia*, e *Pabstiella*, demonstrando que as características do parênquima cortical e cilindro vascular são caracteres com grande importância na separação desses gêneros.

Pesquisas de anatomia radicular futuras fazem se necessárias a fim de incluir outros gêneros com grande representatividade não abordados nesse estudo e nem nas principais referências.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARDITTI, J. & GHANI, A.K.A. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytol.* 145: 367–421.
- AVI, R. C. 2012. Anatomia comparativa da folha e do ramicaule de espécies de *Acianthera* Scheidw., *Anathallis* Barb. Rodr. e *Specklinia* Lindl. (Pleurothallidinae - Orchidaceae): subsídios para estudos taxonômicos. Tese de Mestrado pela Universidade Federal de Santa Catarina. 105p.
- BENZING, D.H. & PRIDGEON, A.M. 1983. Foliar trichomes of Pleurothallidinae (Orchidaceae): functional significance. *Amer. J. Bot.* 70 (2): 173–180.
- BENZING, D.H. 1990. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge University. Press. 343 p.
- BENZING, D.H.; OTT, D.W.; FRIEDMAN, W.E. 1982. Roots of *Sobralia macrantha* (Orchidaceae): structure and function of the velamen-exodermis complex. *Am. J. Bot.*, 69(4): 608-14.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur Dopelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61:255.
- CHIRON, G.R.; GUIARD, J. & van den BERG, C. 2012. Phylogenetic relationships in Brazilian *Pleurothallis sensu lato* (Pleurothallidinae, Orchidaceae): evidence from nuclear ITS rDNA sequences, *Phytotaxa* 46: 34–58.
- COLLETA, R. C. L. D.; SILVA, I. V. 2008. Morfoanatomia foliar de microorquídeas de *Ornithocephalus* Hook. e *Psygmorchis* Dodson & Dressler *Acta Bot. Bras.*, 22(4): 1068-1076
- CUTTER, E.G. 1969. *Plant anatomy: experiment and interpretation.* Part I. Edward Arnold, London.
- CUTTER, E.G. 1971. *Plant anatomy: experiment and interpretation.* Part II. Edward Arnold, London.

- DETTKE, G. A; SANCHES-MARQUES, A. M. M.; MILANEZE-GUTIERRE, M. A. 2007. Anatomia vegetativa de três espécies de *Maxillaria* Ruiz et Pavón (Orchidaceae). Rev. Bras. Biociênc. 5: 531-533.
- DRESSLER, R.L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Oregon. 314p.
- DYCUS, A.M. & KNUDSON, L. 1957. The role of the velamen of the aerial roots of orchids. Bot. Gaz. 119:7887.
- ENGARD, C.J. 1944. Morphological identity of the velamen and exodermis in orchids. Bot. Gaz 105:457-462.
- ESAU, K. 1974. Anatomia das plantas com sementes. São Paulo: Edgard Blücher. 293 p.
- FAHN, A. 1990. Plant anatomy. 4^a ed. Oxford: Pergamon Press.
- FEDER, N. & O'BRIEN, T.P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. . Amer. J. Bot. 55:123-42.
- FRANKLIN, G. 1945. Preparations of thin sections of synthetic resins and wood - resin composites and a new macerating method for wood. Nature. 155: 51.
- HOLTZMEIER, M. A. STERN, W. L; JUDD, W. S. 1998. Comparative anatomy and systematics of Senghas's cushion species of *Maxillaria* (Orchidaceae). Bot. J. Linn. Soc., London, v. 127, p. 43-82.
- JENSEN, W.A. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. San Francisco: W.H. Freeman, 408p.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. New York: McGraw Hill Book. 523p.
- KAUFF, F.; RUDALL, P.J.; CONRAN, J.G. 2000. Systematic root anatomy of Asparagales and other monocotyledons. Pl. Syst. Evol.. 223(3): 139-154.

- KOVACH, W. L. 1999. MVSP-A multivariate statistical Package for Windows, ver. 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK, 137.
- KRAUS, J. E. & ARDUIN, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica: Ed. Universidade Rural. Rio de Janeiro. 198p.
- LEROUX, O.; BAGNIEWSKA-ZADWORNA, A.; RAMBE, S.K.; KNOX, J.P.; MARCUS, S.E.; BELLEFROID, E.; STUBBE, D.; CHABBERT, B.; HABRANT, A.; CLAEYS, M. & VIANE, R. L. L. 2011. Non-lignified helical cell wall thickenings in root cortical cells of Aspleniaceae (Polypodiales): histology and taxonomical significance. *Ann. Bot.* 107:195–207.
- LUER, C.A. 1986. Icones Pleurothallidarum I. Systematics of the Pleurothallidinae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 15: 29–34.
- METCALFE, C.R. 1971. Anatomy of the monocotyledons Cyperaceae. Clarendon Press, Oxford, v.5.
- MOREIRA, A.S.F.P. & ISAIAS, R.M.S. 2008. Comparative anatomy of the absorption roots of terrestrial and epiphytic orchids. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 5: 83–93.
- MULAY, B.N. & PANIKKAR, T.K.B. 1956 Origin, development, and structure of velamen in the roots of some species of terrestrial orchids. *Proceedings of the Rajasthan Academy of Sciences* 6: 31-48.
- NEYLAND, R.; URBATSCH, L.E. & PRIDGEON, A.M.; 1995. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae Orchidaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 117(1): 13–28.
- NOEL, A. R. A. 1974 Aspects of cell wall structure and development of the velamen in *Ansellia gigantea* Reichb.F. *Ann. Bot.* 38 : 495-504
- OLIVEIRA, V. C. & SAJO, M. G. 1999. Root anatomy of nine Orchidaceae species. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 42(4): 405–413.

- PEDROSO-DE-MORAES, C.; SOUZA-LEAL, T.; BRESCANSIN, R. L.; PETTINI-BENELLI, A.; SAJO, M. G. 2012. Radicular anatomy of twelve representatives of the Catasetinae subtribe (Orchidaceae: Cymbidieae) An. Acad. Bras. Ciênc. v 84(2) p.455-467
- PIRES, M. F. O.; 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 Bot. J. Linn. Soc., London, v. 143, p. 293–303.
- POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. Nordic J. Bot. 8:117–137.
- PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W. 2001. A phylogenetic reclassification of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). Lindleyana 16: 235–271.
- PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W. 2003. Phylogenetics of the subtribe Pleurothallidinae (Epidendreae: Orchidaceae) based on combined evidence from DNA sequences. Lankesteriana, 7: 49–50.
- PRIDGEON, A.M. 1982a. Numerical analysis in the classification of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). Bot. J. Linn. Soc. 85: 103–131.
- PRIDGEON, A.M. 1982b. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). Am. J. Bot. 69 (6): 921–938.
- PRIDGEON, A.M. 1983. The velamen and exodermis of orchid roots. In: Arditti K. ed. Orchid biology. Reviews and perspectives IV. Ithaca, NY: Cornell University Press, 139–192.
- PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE M.W.; RASMUSSEN F.N.; eds. 2005. Genera Orchidacearum. Volume 4. Epidendroideae (Part 1). Oxford: Oxford University Press. 696p.
- PRIDGEON, A.M.; SOLANO, R. & CHASE, M.W. 2001. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. Am. J. Bot. 88(12): 2286–2308.

- PRIDGEON, A.M.; STERN, W.L.; BENZING, D.H. 1983. Tilosomes in roots of Orchidaceae: morphology and systematic occurrence. *Amer. J. Bot.* 70(9): 1365–77.
- PYLRO, V.S.; NOGUEIRA, R.E.; LANNA, M.C.S. 2013. Anatomical characterisation of mycorrhizal fungi in neotropical orchids. *Advanced Studies in Biology*, 5(5):215–221.
- RODRIGUES, V. T. 2013. Sinopse, filogenia e citotaxonomia de *Acianthera* sect. *Pleurobotryae* (Barb. Rodr.) Chiron & van den Berg (Orchidaceae). Tese de Doutorado pelo Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente. 81p.
- ROSSO, S.W. 1966. The vegetative anatomy of the Cyripedioideae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.*, 59: 309-41.
- SANDFORD, W.W. & ADANLAWO, I. 1973. Velamen and exodermis characters of West African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 307-321.
- SCATENA, V. L. & NUNES, A. C. 1996. Anatomia de *Pleurothallis rupestris*. Lindl. (Orchidaceae) dos campos rupestres. *Bol. Bot. Univ. São Paulo.* 15: 35–43.
- SCHREIBER, L. & FRANK, R.B. 2011. Endodermis and Exodermis in Roots. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0002086.pub2
- SILVA, I. V. S 2005 Anatomia foliar e radicular de espécies de Orchidaceae de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro (MG). Tese de Doutorado pela Universidade de Viçosa. 143p.
- SILVA, I.V.; MEIRA, R.M.S.A. & AZEVEDO, A.A. 2010. Anatomia de raízes de espécies de Orchidaceae do Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais. *Hoehnea*, 37(1): 147–161.
- STENZEL, H. 2000. Pollen morphology of the subtribe *Pleurothallidinae* Lindl. (Orchidaceae). *Grana* 39: 108– 125.

STERN, W. L.; PRIDGEON, A. M. & LUER, C. A. 1985. Stem structure and its bearing on the systematics of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 457–471.

7. APÊNDICES

Apêndice 1. Matriz de presença ou ausência. Caracteres: (1) Velame biestratificado, (2) Velame com dois ou três estratos, (3) Velame com mais de três camadas, (4) Tilossomo, (5) Exoderme com paredes finas, (6) Exoderme espessada em “O”, (7) Exoderme espessada em “U” invertido, (8) Parênquima cortical com até cinco camadas, (9) Parênquima cortical com seis ou mais camadas, (10) Cilindro vascular com até dez arcos de protoxilema, (11) Cilindro vascular com 11 ou mais arcos de protoxilema, (12) Medula esclerificada, (13) Medula parenquimática com amido. Status: (1) Presente, (0) Ausente.

V.	Táxon															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	1	1	1	
3367	<i>Acianthera aphthosa</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
3179	<i>A. auriculata</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
3865	<i>A. auriculata</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
3182	<i>A. bidentula</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
2560	<i>A. binotii</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2912	<i>A. bragae</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
500	<i>A. glanduligera</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
1490	<i>A. hamosa</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
4123	<i>A. limae</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
56	<i>A. luteola</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
3853	<i>A. luteola</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
108	<i>A. macropoda</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1
517	<i>A. macropoda</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
3365	<i>A. muscosa</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
526	<i>A. panduripetala</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
302	<i>A. pubescens</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0
1990	<i>A. pubescens</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0
2085	<i>A. recurva</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
65	<i>A. saundersiana</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
2915	<i>A. saundersiana</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
2542	<i>A. saurocephala</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1

V.	Táxon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1
516	<i>A. serpentula</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
4465	<i>A. sonderiana</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0
4142	<i>A. teres</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
4069	<i>A. tricarinata</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
1252	<i>A. wagneriana</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
11	<i>Anathallis dryadum</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
2753	<i>A. liparanges</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
3859	<i>A. liparanges</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
104	<i>A. microphyta</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
2168	<i>A. nectarifera</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
4725	<i>A. obovata</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
2729	<i>A. petropolitana</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
4566	<i>A. rubens</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
4623	<i>A. sclerophylla</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
4617	<i>Echinosepala aspasicensis</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1
4752	<i>Masdevallia infracta</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
4692	<i>M. striatella</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
4693	<i>M. striatella</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
961	<i>Myoxanthus exasperatus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
4634	<i>M. parvilabius</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
4437	<i>M. punctatus</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1
35	<i>Octomeria crassifolia</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
2774	<i>O. crassifolia</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
4404	<i>O. crassifolia</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
52	<i>O. diaphana</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
3855	<i>O. diaphana</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
4558	<i>O. geraensis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
222	<i>O. gracilis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
2717	<i>O. gracilis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
4115	<i>O. gracilis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
4552	<i>O. grandiflora</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0

V.	Táxon	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
201	<i>O. grandiflora</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
3200	<i>O. juncifolia</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
2518	<i>O. linearifolia</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
3441	<i>O. oxichela</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
2462	<i>O. tricolor</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
2722	<i>O. tricolor</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
3713	<i>O. tricolor</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
2564	<i>Pabstiella hypnicola</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
3184	<i>P. lineolata</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
4676	<i>Pleurothallis</i> sp.	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
4228	<i>P. barthelemyi</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
2911	<i>Specklinia grobyi</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
43	<i>S. grobyi</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
518	<i>S. hypnicola</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
246	<i>S. puntactifolia</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
2617	<i>Stelis aprica</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
2720	<i>S. megantha</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
4483	<i>S. palmeiraensis</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
3996	<i>S. pauciflora</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
438	<i>S. peliochyla</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
2779	<i>Zootrophion atropurpureum</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0