



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS BIOLOGIA VEGETAL

Anatomia dos órgãos vegetativos de representantes da tribo Cranichideae (Orchidoideae: Orchidaceae)

Rita de Cássia Andreota

Rio Claro Abril - 2013





PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS BIOLOGIA VEGETAL

Anatomia dos órgãos vegetativos de representantes da tribo Cranichideae (Orchidoideae: Orchidaceae)

Rita de Cássia Andreota

Orientadora: Profa. Dra. Maria das Graças Sajo

Coorientador: Prof. Dr. Fábio de Barros

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Rio Claro Abril - 2013

584.15	Andreota, Rita de Cássia
A559a	Anatomia dos órgãos vegetativos de representantes da
	mbo Cranichideae (Orchidoideae: Orchidaceae) / Rita de
	62 f. : il., tabs., fots.
	Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
	Orientador: Maria das Gracas Sajo
	Coorientador: Fábio de Barros
	1. Orquidea. 2. Cranichidinae. 3. Goodyerinae. 4.
	Spiranthinae. 5. Orquideas terricolas. L. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP Campus de Rio Claro/SP "A felícidade aparece para aqueles que reconhecem a importância das pessoas que passam em nossa vida."

Clarice Lispector

Dedico aos meus país, José e Doraci, por sempre se esforçarem para ver meus sonhos realizados.

Agradecimentos

À minha orientadora, Profa. Dra. Maria das Graças Sajo, por me receber como sua aluna e compreender as dificuldades que enfrentei no início do mestrado, sobretudo pela confiança e amizade demonstradas. Obrigada pela oportunidade de crescimento profissional.

Ao Prof. Dr. Fábio de Barros pelo fornecimento do material de estudo e também por transmitir valiosos conhecimentos sobre as orquídeas.

À Fundação de Apoio a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa concedida (Processo: 2011/04474-1), tornando possível o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Departamento de Botânica do Instituto de Biociências, UNESP/Rio Claro, pela infraestrutura disponibilizada para o desenvolvimento dessa pesquisa.

Agradeço aos professores do Departamento de Botânica da UNESP/Rio Claro pelo enorme aprendizado durante as disciplinas e por toda a convivência diária.

A todos os funcionários da UNESP que de alguma forma contribuíram para a concretização deste trabalho, em especial as funcionárias da Seção de Pós-Graduação Vanessa e Rose, da biblioteca e do Departamento de Botânica, pela ajuda e atenção, especialmente a secretária Célia Hebling, que com muito carinho sempre me ajudou em todas as dúvidas e ao técnico Ari Pesce, por todo auxílio no laboratório e pela amizade criada.

Aos funcionários do Laboratório de Microscopia Eletrônica da ESALQ/USP e UNESP/Rio Claro, pela atenção e ajuda no processamento das amostras.

Aos amigos do Curso de pós-graduação, por dividirem momentos alegres na salinha e pela troca de conhecimentos durante as disciplinas, adorei dividir esse período com vocês!

A todos os integrantes do Laboratório de Morfologia e Anatomia Vegetal pela troca de experiências, pela ajuda com as técnicas e pelos momentos de descontração.

Aos amigos: Blanca, Kaire, Elaine, Paula, Shirley, Mayra, Thales, Luis Felipe e Milene, por todas as longas conversas, risadas e bons momentos que passamos juntos, fazendo de vocês grandes amigos.

Ao professor e amigo, Cristiano Pedroso de Moraes, por todo o incentivo, amizade e apoio durante os momentos difíceis, além de todo conhecimento dividido sobre o belo mundo das orquídeas.

Ao amigo Sérgio Adachi, que contribuiu muito com o fornecimento de novos espécimes, além da troca de idéias e amizade, mesmo que por e-mails.

Não posso esquecer-me de minhas grandes amigas, Cristiana, Juliana, Thaís, Liliane e Denise, que me acompanharam por mais essa etapa, a amizade de vocês sempre é reconfortante e traz consigo momentos muito felizes.

Agradeço aos meus pais, José e Doraci, e ao meu irmão Laerte: por compreenderem, mesmo sem entender direito o que estava acontecendo. Ao meu pai por me ensinar a ver alegria em tudo e a minha mãe por sempre estar ao meu lado.

Ao meu namorado e maior incentivador, Renato. Pelo apoio constante, por me incentivar a ir mais longe e correr atrás dos meus sonhos, mesmo quando não tenho certeza deles. Sobretudo pelo amor e companheirismo, obrigada por fazer parte da minha vida. Sem você não teria conseguido chegar aqui!

E agradeço a DEUS, por todas as dádivas que recebi em minha vida, pelas boas realizações desse período e pelas pessoas que fizeram parte dele.

Enfim, a todos que me auxiliaram de diferentes maneiras a vencer mais um desafio em minha vida, muito obrigada!!

"Tudo tem seu apogeu e seu declínio... É natural que seja assim, todavia, quando tudo parece convergir para o que supomos o nada, eis que a vida ressurge, triunfante e bela!! Novas folhas, novas flores, na infinita benção do recomeço! " **Chico Xavier**

RESUMO

A família Orchidaceae compreende cerca de 25.000 espécies distribuídas em cinco subfamílias. Os representantes terrícolas constituem cerca de 20% das orquídeas e encontramse incluídos principalmente na subfamília Orchidoideae, dentro da qual se encontra a tribo Cranichideae. No Brasil a tribo Cranichideae possui representantes das subtribos Cranichidinae, Goodyerinae e Spiranthinae. No presente estudo foram analisados os órgãos vegetativos das seguintes espécies: Cranichis candida e Prescottia oligantha (Cranichidinae), Microchilus arietinus e Zeuxine strateumatica (Goodyerinae), Cyclopogon apricus, C. congestus, C. variegatus, Mesadenella cuspidata, Pteroglossa roseoalba e Sauroglossum *nitidum* (Spiranthinae), visando apontar caracteres estruturais relacionados ao hábito terrestre e potencialmente úteis na delimitação taxonômica do grupo. As raízes estudadas constituem, proporcionalmente, o órgão mais desenvolvido da planta e apresentam características que podem auxiliar na absorção/retenção de água, como a ocorrência de um sistema velame/exoderme, bem como a presença de tilossomos nas Cranichidinae e Spiranthinae. As folhas são portadoras de mesofilos estreitos e homogêneos, recobertas por epiderme unisseriada e revestidas por cutículas finas. Os feixes condutores da nervura central são envolvidos por células parenquimáticas e as células do xilema se dispõem ao pares ou em forma de V invertido, como nas demais orquídeas da tribo Cranichideae.

Palavras-chaves: Cranichidinae, Goodyerinae, Spiranthinae.

ABSTRACT

Orchidaceae comprises ca. 25.000 species currently divided in five subfamilies. Terrestrial species constitute almost 20% of the family and are included mainly in the subfamily Orchidoideae, to which belong the tribe Cranichideae. In Brazil Cranichideae is represented by species of subtribes Cranichidinae, Goodyerinae and Spiranthinae. In this study, vegetative organs of the following species were analised: Cranichis candida and Prescottia oligantha (Cranichidinae), Microchilus arietinus and Zeuxine strateumatica (Goodyerinae), Cyclopogon apricus, C. congestus, C. variegatus, Mesadenella cuspidata, Pteroglossa roseoalba and Sauroglossum nitidum (Spiranthinae). The aims were to find structural features related to the terrestrial habit and potentially useful in the taxonomic delimitation of the group. The roots are, proportionally, the most developed organ of the plant, showing characteristics that might help in absorbing or retaining water, such as: velamen/exoderm system, in all species, and tilossomes, in the Cranichidinae and Spiranthinae representatives. Leaves possess an one-layered epidermis covered by a thin cuticle and a narrow and homogeneous mesophyll. Vascular bundles of the midrib are enclosed by parenchymatic cells and the xylem conducting cells are organised in pairs or "inverted V", as in other Cranichideae.

Key words: Cranichidinae, Goodyerinae, Spiranthinae.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO E OBJETIVOS	9
2 MATERIAL E MÉTODOS	13
3 RESULTADOS	15
3.1 Aspectos morfológicos	15
3.2 Anatomia radicular	16
3.3 Anatomia caulinar	18
3.4 Anatomia foliar	19
4 DISCUSSÃO	21
4.1 Raiz	21
4.2 Caule	25
4.3 Folha	26
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	29
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30
ANEXOS	36

1 INTRODUÇÃO E OBJETIVOS

A família Orchidaceae, uma das maiores e mais diversificadas dentro das angiospermas, abriga cerca de 25.000 espécies distribuídas em 850 gêneros e muitos híbridos (Chase et al.2003; Souza & Lorenzi 2012), com distribuição cosmopolita, porém mais representada em ambientes tropicais e subtropicais (Hoehne 1949; Pabst& Dungs 1975; Barros 1990; Dressler 1993). No Brasil são encontrados cerca de 2.500 espécies e aproximadamente 235 gêneros (Barros et al. 2012; Souza & Lorenzi 2012) distribuídos em todos os tipos de formação vegetal (Hoehne 1949), principalmente em florestas úmidas, em especial na Floresta Atlântica, que é considerada um dos centros de diversidade da família (Pabst & Dungs 1975).

É um grupo facilmente reconhecível por suas flores zigomorfas, com os estames adnatos ao estilete formando a coluna ou ginostêmio e com o elemento mediano do verticilo interno altamente transformado, constituindo o labelo. Em geral, as flores possuem apenas uma antera funcional que transporta grãos de pólen aglutinados, as polínias. O ovário é ínfero e o fruto, uma cápsula, se abre através de fendas laterais liberando as numerosas e diminutas sementes (Dressler 1981, 1993; Arditti 1992; Souza & Lorenzi 2012).

Durante a história evolutiva da família, seus diferentes representantes adaptaram-se a ambientes distintos, ocorrendo na atualidade como epífitas (hábito predominante), terrícolas, saprófitas e litófitas (Dressler 1993; Pridgeon et al. 2003). Seu hábito de crescimento pode ser simpodial ou monopodial, sendo que as plantas monopodiais se desenvolvem a partir de uma única gema apical e exibem crescimento indeterminado, enquanto as simpodiais crescem a partir de gemas laterais que se desenvolvem durante um período determinado, originando um simpódio. Quando a atividade de uma gema lateral cessa ou diminui, outra gema lateral se desenvolve e, normalmente, cada simpódio corresponde a uma estação de crescimento. Nas plantas com crescimento simpodial, usualmente o caule apresenta uma porção rizomatosa e outra mais ou menos ereta, formada por mais de um internó, ramo homoblástico, ou por apenas um único internó, ramo heteroblástico. Estes ramos podem apresentar-se intumescidos formando pseudobulbos, que acumulam água e nutrientes (Braga 1987; Dressler 1981, 1993; Arditti 1992).

O sistema radicular das orquídeas é formado por raízes fasciculadas, geralmente dotadas de velame, epiderme especializada constituída por células mortas com as funções principais de absorver água e nutrientes e de prevenir a perda dos mesmos para o meio externo (Dycus & Knudson 1957; Sanford & Adalanwo 1973; Benzing et al. 1982, 1983; Pridgeon 1987). Em muitas espécies terrícolas as raízes podem ser bastante intumescidas, assumindo a função de armazenamento de água e nutrientes (Dressler 1993; Figueroa et al. 2008; Moreira & Isaias 2008). As folhas são simples, com ou sem distinção entre lâmina e bainha, e se dispõem de forma alterna, espiralada ou dística no caule. Variam de membranáceas a coriáceas e possuem formas variadas (Hoehne 1949; Dressler 1981, 1993; Souza & Lorenzi 2012). A ocorrência de diversos hábitos de crescimento contribuiu de forma decisiva para que os órgãos vegetativos das orquídeas apresentassem modificações estruturais no sentido de permitir uma melhor sobrevivência ao ambiente em que as plantas vivem (Pridgeon 1982; Arditti1992; Figueroa et al. 2008).

As Orchidaceae encontram-se incluídas na ordem Asparagales (Chase et al. 2000) e, segundo análises moleculares recentes (Cameron et. al. 1999; Givnish et al. 2006), constituem o grupo irmão das demais famílias do clado. A família representa um dos maiores grupos de angiospermas cujo relacionamento intrafamiliar ainda está sendo investigado (Dressler 1993; Koreset al. 1997; Cameron et al. 1999; Salazar et al. 2003, 2009). Alguns autores (por exemplo, Dahlgren et al. 1985) reconhecem três famílias de orquídeas com base na morfologia do androceu: Apostasiaceae (duas ou três anteras parcialmente adnatas ao gineceu), Cypripidiaceae (duas anteras completamente adnatas ao gineceu) e Orchidaceae (com somente uma antera adnata ao gineceu). Entretanto, todos os resultados moleculares (sumarizados em Chase et al. 2003) mostram que as Orchidaceae sensu Dahlgren et al. (1985) são monofiléticas. Segundo essas análises, a família compreende um grande grupo dividido em cinco subfamílias: Apostasioideae, Vanilloideae, Cypripidioideae, Orchidoideae e Epidendroideae, indicando que a redução de três para uma única antera ocorreu pelo menos duas vezes durante a história evolutiva da família (Pridgeon et al. 1999; Freudenstein & Rasmussen 1999; Chase et al.2003).

Os representantes terrícolas constituem cerca de 20% das orquídeas e encontram-se agrupados, principalmente, na subfamília Orchidoideae, dentro da qual se encontra a tribo Cranichideae (Dressler 1993; Pridgeon et al. 1999). Orchidoideae compreende sete tribos e cerca de 3630 espécies, que anteriormente eram subdivididas em duas subfamílias (Orchidoideae e Spiranthoideae), separadas por diferenças na formação das células subsidiárias (Rasmussen 1987), presença ou ausência de raízes tuberosas e por possuírem uma antera basal ou terminal (acrotônica), respectivamente (Dressler 1993). Por meio do levantamento morfológico realizado por Freudenstein e Rasmussen (1999) e estudos moleculares (Kores et al. 1997; Cameron et al. 1999; Chase et al. 2003), todas as espécies

foram rearranjadas em Orchidoideae, levando-se em consideração algumas sinapomorfias encontradas para as espécies como: tipo de espessamento do endotécio, padrão de desenvolvimento das polínias, ausência de esclerênquima em suas folhas de filotaxia espiralada, células epidérmicas poligonais e espaços intercelulares na testa da semente (Freudenstein & Rasmussen 1999).

A tribo Cranichideae compreende cerca de 90 gêneros e 1.600 espécies, distribuídas em seis subtribos: Cranichidinae, Galleotiellinae, Goodyerinae, Manniellinae, Pterostylidinae e Spiranthinae, e se encontra representada, no Brasil pelas subtribos Cranichidinae, Goodyerinae e Spiranthinae (Pridgeon et al. 2003). Não foram reconhecidas até o momento sinapomorfias morfológicas para todas as subtribos de Cranichideae, porém algumas características as separam uma das outras: em Cranichidinae a coluna é pontiaguda, e, algumas vezes, unida com o labelo ou com as pétalas, e as polínias são frágeis e clavadas; Goodyerinae usualmente tem um rizoma herbáceo, coluna curva e polínias sécteis com viscídio mais ou menos evidente; em Spiranthinae, as margens do labelo unem-se com a base da coluna formando um nectário profundo, e as polínias são macias e granulosas (Dressler1993; Pridgeon et al. 2003).

Um dos problemas relacionados com a taxonomia da subtribo Cranichidinae é a definição das subtribos Cranichidinae e/ou Prescottiinae. Em 1993, Dressler segregou os gêneros Aa Rchb.f., Altensteinia Kunth, Gomphichis Lindl., Myrosmodes Rchb.f., Porphyrostachys Rchb.f., Prescottia Lindl. ex Hook. e Stenoptera C.Presl. em Prescottiinae que, segundo o autor, difere de Cranichidinae pelo tipo de velame, pela estrutura das polínias e pelo formato do rostelo. Entretanto as características que separam Prescottiinae de Cranichidinae são compartilhadas por representantes de outras subtribos, como as Spiranthinae, e, provavelmente, representam simplesiomorfías para o grupo (Salazar et al. 2003). Além disso, dentro da tribo Cranichideae, somente Cranichidinae e Prescottiinae apresentam flores não ressupinadas, razão pela qual formavam um único grupo na classificação de Dressler de 1981. Estudos filogenéticos (Salazar et al. 2003, 2009; Álvarez-Molina & Cameron 2009) concluíram que a subtribo Prescottiinae não é monofilética e apresenta duas linhagens evolutivas distintas, sendo necessária uma reclassificação para a mesma, assim como para a subtribo Spiranthinae. O estudo de Chase et al. (2003) alterou a posição taxonômica de Prescottiinae incluindo seus representantes dentro da subtribo Cranichidinae, concordando, deste modo, com a proposta de Dressler (1981).

Em relação à subtribo Spiranthinae, o estudo filogenético realizado por Salazar et al. (2003), dividiu o grupo em quatro clados principais: clado *Stenorrynchos*, clado *Pelexia*,

clado *Eurystyles/Lankesterella* e clado *Spiranthes*. O gênero *Mesadenella* está inserido no clado *Stenorrynchos* e os gêneros *Cyclopogon* e *Sauroglossum* estão incluídos no clado *Pelexia*. Os autores confirmaram a monofilia da subtribo e destacaram a necessidade de re-examinar os caracteres morfológicos das espécies, especialmente os atributos relacionados ao rostelo e viscídio, para uma melhor classificação das mesmas.

Os órgãos vegetativos de representantes epifíticos de Orchidaceae vêm merecendo a atenção de diferentes estudos como, por exemplo, Pridgeon (1982), Pridgeon et al. (1983), Bonates (1993), Cameron e Dickison (1998), Oliveira e Sajo (1999a, b, 2001), Stern e Judd (2001, 2002), Zanenga-Godoy e Costa (2003), Stern e Carlsward (2006, 2009) e Pedroso de Moraes et al. (2012). Entretanto, as orquídeas terrícolas não são muito estudadas, sob esse ponto de vista, destacando-se apenas os estudos de Stern et al. (1993a, b), Stern (1997a, b), Moreira e Isaias (2008) e Dugarte Corredor e Luque Arias (2012).

Dessa forma, o presente trabalho analisou os órgãos vegetativos de representantes da tribo Cranichideae, com o objetivo de apontar caracteres estruturais relacionados ao hábito terrestre e potencialmente úteis na delimitação taxonômica do grupo, já que a circunscrição das subtribos dentro de Cranichideae tem sido discutida até o momento por diversos autores (Dressler 1993; Chase et al. 2003; Salazar et al. 2003, 2009; Figueroa et al. 2008; Álvarez-Molina & Cameron 2009).

2 MATERIAL E MÉTODOS

O material foi obtido a partir da coleção de plantas cultivadas na Seção do Orquidário do Estado, do Instituto de Botânica de São Paulo, no Orquidário do Jardim Botânico do IBB-UNESP Câmpus de Botucatu e no Viveiro de mudas da Fundação Hermínio Ometto, situado em Araras, e encontra-se especificado como mostra a tabela 1.Todo o material foi identificado pelo Prof. Dr. Fábio de Barros do Instituto de Botânica de São Paulo, especialista na taxonomia da família. As exsicatas encontram-se depositadas no herbário do Instituto de Botânica de São Paulo (SP) e no Herbário "Irina Delanova Gemtchujnicov" da UNESP Câmpus de Botucatu (BOTU).

Subtribos	Espécies	Nº Registro
Cranichidinae	Cranichis candida (Barb.Rodr.) Cogn.	18297
Goodyerinae	Microchilus arietinus (Rchb.f. & Warm.) Ormerod Zeuxine strateumatica (L.) Schltr.	BOTU 028404 907
Spiranthinae	Cyclopogon apricus (Lindl.) Schltr. Cyclopogon congestus (Vell.) Hoehne Cyclopogon variegatus Barb.Rodr. Mesadenella cuspidata (Lindl.) Garay Pteroglossa roseoalba (Rchb.f.) Salazar & M.W.Chase Sauroglossum nitidum (Vell.) Schltr	BOTU 028450 VFHO 138 BOTU 028380 BOTU 028401, 17258 IBB-UNESP 0653 P3653 P3658

Para a análise anatômica, órgãos vegetativos plenamente desenvolvidos foram fixados em FAA 50 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50%) e estocados em álcool 50% (Johansen 1940). Para a análise anatômica, tais estruturas foram seccionadas transversalmente à mão livre, na região mediana, utilizando-se lâminas de barbear. Em seguida, os cortes foram corados com Safra-Blaw 0,05% (Bukatsh 1972) e montados entre lâmina e lamínula, em glicerina.

A identificação histoquímica dos componentes celulares foi feita em cortes de material fresco submetidos ao Sudan IV (Gerlach 1984) para evidenciar a existência de suberina, cutina e outros compostos lipídicos, ao floroglucinol em meio ácido (Sass 1951) para evidenciar a presença de lignina e ao Lugol (Johansen 1940) para confirmar a presença de amido ou compostos fenólicos.

Lâminas permanentes foram obtidas, desidratando-se amostras dos órgãos fixados, em série alcoólica. Em seguida, essas amostras foram mergulhadas em histoclear, incluídas em paraplast e seccionadas transversalmente, usando um micrótomo rotativo (12-14 µm de espessura). Os cortes foram corados com safranina e azul de Astra, desidratados em série etílica, transferidos para histoclear e montados em resina. Algumas amostras também foram incluídas em historresina (*Leica*®), coradas com ácido periódico, reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien 1968); em seguida, as amostras foram seccionadas transversalmente usando um micrótomo rotativo (12-14 µm de espessura) e montadas em resina Permount.

Os principais resultados foram documentados usando um Sistema de Captura de Imagens Leica DFC450, acoplado ao microscópio Leica DM4000B.

Para análise ao microscópio eletrônico de varredura (MEV), raízes e folhas fixadas foram desidratadas em série alcoólica, submetidas à secagem em ponto crítico, metalizadas com ouro e analisadas ao microscópio eletrônico de varredura da marca Zeiss modelo LEO 435VP no Laboratório de Microscopia Eletrônica da ESALQ/USP (NAP/MEPA), Piracicaba/SP e ao microscópio eletrônico de varredura da marca Hitashi modelo TM3000 do Laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP Câmpus Rio Claro.

3 RESULTADOS

3.1 Aspectos morfológicos

Todas as espécies estudadas são terrícolas e de crescimento simpodial e, em geral, acaulescentes com as numerosas raízes adventícias originando-se na base das folhas.

Cranichis candida, incluída na subtribo Cranichidinae possui raízes finas, longas (2-3 mm de espessura por 5-10 cm de comprimento) e esbranquiçadas revestidas por pelos. As 2-6 folhas, membranáceas e brilhantes, dispõem-se em roseta e possuem nervura mediana sulcada na face adaxial e proeminente na abaxial. A lâmina, elíptico-ovalada, possui ápice agudo e base atenuada num pseudo-pecíolo e mede 3,0-12,0 cm de comprimento por 1,0-5,0 de largura (Figura 1).

Prescottia oligantha (Cranichidinae) possui raízes longas com 2-7 mm de espessura por 1,5-10 cm de comprimento e revestidas por pelos. As 2-4 folhas, dispostas numa roseta, são de consistência membranácea e apresentam quatro nervuras longitudinais evidentes. As lâminas são elíptico-ovaladas com ápice agudo e base atenuada formando um pseudo-pecíolo e medem 2,0-5,5 cm de comprimento por 1,0-2,5 cm de largura (Figura 2).

Nos representantes da subtribo Goodyerinae, como *Microchilus arietinus*, observa-se um eixo caulinar prostrado em cujos nós desenvolvem- se raízes cilíndricas curtas (1-2 mm de espessura por 3,0-5,0 cm de comprimento) e pubescentes. Além da região prostrada, ocorre um eixo caulinar ascendente portador de folhas na sua porção terminal. As folhas são glabras e apresentam pequenas pontuações esbranquiçadas, suas lâminas são ovalado-elípticas, com ápice agudo e base atenuada em pseudo-pecíolo e medem 6,5-10,0 cm de comprimento e 2,5-3,0 cm de largura (Figura 3).

Em *Zeuxine strateumatica*, outro representante da subtribo Goodyerinae, as raízes são curtas (com 2,5 mm de espessura por 1,5-2,5 cm de comprimento) e concentram-se nos nós da porção subterrânea do caule. As folhas, de 5-12, dispõem-se em espiral no eixo aéreo do caule e são membranáceas, sésseis e lanceoladas, suas lâminas medem 1,0-9,0 cm de comprimento por 0,3-0,8 cm de largura (Figura 5).

As espécies de *Cyclopogon* (subtribo Spiranthinae) possuem raízes suculentas (3,0-7,0 mm de espessura em *C. apricus*, 8,0-15,0 mm em *C. Congestus* e 3,0-5,0 mm em *C. variegatus*) portadoras de pelos, e folhas membranáceas com um pseudo-pecíolo dispostas em roseta. O tamanho das lâminas varia de acordo com a espécie (4,0-4,5 cm de comprimento por

2,0 cm de largura, em *C. apricus*, 7,0-20,0 cm de comprimento por 2,0-4,5 cm de largura, em *C. congestus* e 5,0-6,5 cm de comprimento por 2,5-3,0 cm de largura em *C. variegatus*; Figuras 4, 6 e 8).

Mesadenella cuspidata (Spiranthinae) possui raízes suculentas (5,0-11,0 mm de espessura) e pubescentes. As folhas, dispostas em roseta, são membranáceas a cartáceas e de coloração verde com pequenas manchas brancas esparsas. A lâmina, elíptica e com ápice agudo e base atenuada em um curto pseudo-pecíolo, mede 11,0-15,0 cm de comprimento por 2,5-4,5 cm de largura (Figura 9).

Em *Pteroglossa roseoalba*, outro representante da subtribo Spiranthinae, as raízes também são suculentas (4,0-7,5 mm de espessura) e as 4-5 folhas membranáceas apresentam um pseudo-pecíolo e dispõem-se em roseta. As lâminas, verde-escuras com pequenas manchas brancas, são elíptico-oblongas com ápice agudo e base atenuada e medem 15,0-18,5 cm de comprimento por 7,0-12 cm de largura (Figura 7).

Em *Sauroglossum nitidum*, outra Spiranthinae, as raízes também são suculentas (6,0-10,0 mm de espessura) e pubescentes, as numerosas folhas são cartáceas, dispostas em roseta, verde-escuras brilhantes e possuem nervura central proeminente. As lâminas são oblongo-lanceoladas, com ápice agudo e base atenuada em pseudo-pecíolo, e medem 23,0-40,0 cm de comprimento por 6,0-8,0 cm de largura (Figura 10).

3.2 Anatomia radicular

Todas as raízes são cilíndricas, de diâmetro desenvolvido nos representantes da subtribo Spiranthinae (Figuras 24, 26, 29, 32, 35 e 40) e em *Prescottia oligantha* (Figura 14) e reduzido em *Cranichis candida* (Figura 11) e nos representantes de Goodyerinae (Figuras 18 e 20). Apresentam semelhança estrutural no que se refere à ocorrência de epiderme especializada (velame), de córtex diferenciado em exoderme, córtex propriamente dito e endoderme, e de cilindro vascular poliarco.

Exceto pela raiz de *Sauroglossum nitidum* que possui velame pluriestratificado (5-8 camadas; Figuras 43 e 44), esse tecido é formado por 1-2 camadas nos outros representantes de Spiranthinae (Figuras 30, 33 e 36) e em *Prescottia oligantha* (Figura 15), por uma camada em *Cranichis candida* (Figura 12) e nos representantes da subtribo Goodyerinae (Figuras 18 e 20; Tabela 2). As células do velame possuem formato poligonal ou retangular, em seção transversal, embora na raiz de *Sauroglossum nitidum* elas sejam radialmente alongadas (Figuras 43 e 44). Apresentam paredes periclinais externas espessadas observando-se,

ocasionalmente, em *Cranichis candida* e *Prescottia oligantha*, *Cyclopogon apricus*, *C. congestus*, *C. variegatus*, *Mesadenella cuspidata*, *Pteroglossa roseoalba* e *Sauroglossum nitidum* espessamentos parietais lineares nas células desse tecido (Figuras 12, 16, 27, 33, 36, 39, 43 e 44). Em algumas raízes, como nas de *Prescottia oligantha* e *Sauroglossum nitidum* nota-se a presença de um epivelame formado por células periclinalmente achatadas (Figura 15). Pelos radiculares, como observado na figura 11, são evidentes em *Cranichis candida*, *Cyclopogon congestus* e *Mesadenella cuspidata*, embora também apareçam nas demais raízes estudadas.

A exoderme é unisseriada em todas as raízes e formada, em *Microchilus arietinus* e nas espécies em Cranichidinae e Spiranthinae, por células poligonais ou retangulares cujas paredes apresentam espessamento na face periclinal externa (Figuras 12, 18 e 44). Em *Zeuxine strateumatica*, a exoderme pode ser identificada apenas pela posição (Figura 20). Tilossomos, espessamentos especializados presentes nas células do velame adjacentes às células de passagem da exoderme, foram encontrados nas raízes de *Prescottia oligantha*, e nos representantes de Spiranthinae (Figuras 15, 30, 33, 36 e 44).

Em *Prescottia oligantha*, *Cyclopogon apricus*, *C. congestus*, *Mesadenella cuspidata* e *Pteroglossa roseoalba*, as células da exoderme são levemente achatadas e apresentam paredes anticlinais sinuosas. Tais paredes recebem um reforço com espessamentos escalariformes em todas as espécies, exceto na subtribo Goodyerinae (Figuras 12, 16, 27, 43 e 44).

O córtex propriamente dito é formado por células parenquimáticas cujo número de camadas varia de 9 a 10 em *Cranichis candida*, 12 a 15 em *Prescottia oligantha*, 6 a 8 em *Microchilus arietinus*, 6 a 7 em *Zeuxine strateumatica*, 13 a 15 em *Cyclopogon apricus*, 20 a 23 em *Cyclopogon congestus*, 15 a 17 em *Cyclopogon variegatus*, 17 a 24 em *Mesadenella cuspidata*, 24 a 26 em *Pteroglossa roseoalbae*, 19 a 23 em *Sauroglossum nitidum* (Figuras 11, 14, 18, 20, 24, 26, 29, 32, 35 e 40; Tabela 2). Tais camadas são constituídas por células arredondadas, de tamanhos variados e paredes finas, que apresentam pequenos espaços intercelulares. Nota-se em todas as raízes, que as células corticais mais próximas à exoderme e à endoderme são menores que as da região central. Em *Sauroglossum nitidum* e *Cyclopogon congestus* as células corticais possuem paredes sinuosas, enquanto que nas demais espécies essa sinuosidade é observada apenas nas camadas da porção periférica do córtex.

Aglomerados de endomicorrizas são observados nas células do córtex de *Cranichis* cândida, Prescottia oligantha, Microchilus arietinus, Zeuxine strateumatica e Cyclopogon apricus. Em geral, esses aglomerados ocorrem em pequeno número e na região periférica da raiz (Figura 11), mas em Microchilus arietinus e Zeuxine strateumatica, as endomicorrizas se distribuem por todo o córtex (Figuras 18, 20 e 22). Nessa mesma região é comum também a presença de idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio (Figuras 23, 28, 34 e 36) em todas as espécies, e grãos de amido em *Cranichis candida*, *Prescottia oligantha* e nos representantes da subtribo Spiranthinae (Figuras 11, 14, 17, 24, 29, 32, 35, 37 e 42).

Nas raízes dos representantes de Spiranthinae são observadas células com espessamentos parietais secundários, dispersos por todo o córtex e em maior número próximo à região interna (Figura 38).

A endoderme, unisseriada, é formada por células isodiamétricas de paredes delgadas e com estrias de Caspary evidentes, em todas as espécies (Figuras 13, 17, 21, 25, 28, 31, 34 e 41).

Delimitando o cilindro vascular observa-se o periciclo unisseriado e formado por células de paredes finas (Figuras 13, 17, 19, 21, 25, 28 e 31). Todas as raízes são poliarcas e o número de pólos de protoxilema varia em número de 5-6 em *Cranichis candida*, 6 a 7 em *Prescottia oligantha*, 8 a 10 em *Microchilus arietinus*, 8 a 9 em *Zeuxine strateumatica*, 6 em *Cyclopogon apricus*, 8 a 10 em *Cyclopogon congestus*, 6 em *Cyclopogon variegatus*, 11 em *Mesadenella cuspidata*, 12 em *Pteroglossa roseoalba* e 13 a 15 em *Sauroglossum nitidum* (Tabela 2). A medula é preenchida por células parenquimáticas de paredes delgadas (Figuras 13, 17, 20, 34, 37 e 41), e nela também podem ser encontrados idioblastos contendo ráfides e grãos de amido (Figuras 34 e 37).

3.3 Anatomia caulinar

Os caules presentes nos representantes de Goodyerinae, rizoma em *Microchilus arietinus* e eixo aéreo em *Zeuxine strateumatica*, são revestidos pela epiderme unisseriada cujas células possuem paredes pouco espessadas e recobertas por cutícula (Figuras 45 e 47). No rizoma de *Microchilus arietinus*, as células epidérmicas são periclinalmente alongadas e no caule aéreo de *Zeuxine strateumatica* elas são isodiamétricas. Nas duas estruturas, observam-se de uma a duas camadas subepidérmicas cujas células apresentam paredes suberizadas (Figuras 45 e 47).

Tanto no rizoma como no caule aéreo, o córtex é formado por células parenquimáticas isodiamétricas de paredes finas com pequenos espaços intercelulares. Grãos de amido são comuns nessa região (Figura 45 e 46). O córtex do rizoma de *Microchilus arietinus* é delimitado internamente por uma endoderme portadora de estrias de Caspary, mas no caule

aéreo de *Zeuxine strateumatica* não se observa uma delimitação nítida entre o córtex e o cilindro vascular (Figuras 46 e 48).

Nos dois casos, o cilindro central é percorrido por vários feixes vasculares colaterais e possui medula parenquimática interna reduzida (Figuras 46 e 48).

3.4 Anatomia foliar

Todas as folhas são recobertas por uma epiderme unisseriada de células poligonais, retangulares ou arredondadas, revestidas por fina cutícula em ambas as faces (Figuras 49, 50, 54, 59, 63, 68, 71,72, 75, 80, 86, 90 e 93). Cera epicuticular na forma de grãos ocorre na superfície das folhas de *Cyclopogon congestus* e *Sauroglossum nitidum* (Figuras 73, 74 e 92) e estrias nas folhas de *Microchilus arietinus* e *Zeuxine strateumatica* (Figuras 61 e 65). Nos representantes da subtribo Goodyerinae as células epidérmicas têm aspecto papiloso, nas duas faces, em *Microchilus arietinus* (Figura 58 e 59) e, na face adaxial, em *Zeuxine strateumatica* (Figuras 62 e 63). Células epidérmicas papilosas também estão presentes na face adaxial das folhas de *Cyclopogon variegatus* e *Pteroglossa roseoalba* (Figuras 75, 77, 79, 80 e 83; Tabela 3). Em *Prescottia oligantha* (Figuras 53 e 54), *Zeuxine strateumatica* (Figuras 62 e 63), *Cyclopogon apricus, C. variegatus* e *Pteroglossa roseoalba* (Figuras 67, 68, 75, 76, 82), as células da face adaxial são mais desenvolvidas que as da face abaxial.

Em vista frontal, as células da epiderme apresentam paredes retas ou levemente sinuosas, de formato poligonal em todas as espécies (Figuras 51, 52, 55, 56, 60, 61, 64, 69, 70, 73, 74, 77, 78, 83, 84, 87, 88, 91 e 92). Exceto por *Cyclopogon apricus*, com estômatos nas duas superfícies (Figuras 69 e 70), todas as folhas são hipoestomáticas e os estômatos são anomocíticos, anisocíticos, tetracíticos e diacíticos (Figuras 52, 56, 61, 65, 74, 78, 84, 88 e 92). Em secção transversal, os estômatos localizam-se no mesmo nível das demais células epidérmicas, ou levemente acima delas, e exibem projeções cuticulares salientes que formam cristas sobre o poro estomático, originando deste modo uma câmara supraestomática (Figuras 81 e 93). As paredes periclinais externas e internas das células-guarda são espessas e as câmaras subestomáticas volumosas (Figuras 50, 59, 79, 81 e 93).

Em todas as folhas o mesofilo é homogêneo e formado por células predominantemente arredondadas de paredes delgadas, que deixam espaços entre si. Ele apresenta 3-4 camadas nas folhas de *Cranichis candida*, 5-6 em *Prescottia oligantha* (Figuras 50 e 53), 6-7 em *Microchilus arietinus*, 5-6 em *Zeuxine strateumatica* (Figuras 58 e 62), 6-7 em *Cyclopogon apricus*, 8-9 em *Cyclopogon congestus* e *Sauroglossum nitidum*, 5 em *Cyclopogon variegatus*

e 7-8 em *Pteroglossa roseoalba* e *Mesadenella cuspidata* (Figuras 68, 71, 76, 82, 85 e 89; Tabela 3). Os feixes vasculares são colaterais, apresentam dimensões variadas e se dispõem na região mediana, ao longo do mesofilo (Figuras 59, 62, 63 e 89). A nervura central é formada por um único feixe colateral, não se observando nessa região a presença de colênquima, em todas as folhas estudadas. As células do xilema se dispõem num V invertido (Figura 57) ou formam pares separados por parênquima (Figura 66). Os feixes vasculares são envolvidos pela endoderme unisseriada formada por células de paredes delgadas e de aspecto semelhante às adjacentes. Para todas as espécies observaram-se idioblastos contendo ráfides distribuídos de forma aleatória pelo mesofilo (Figuras 49, 50, 59, 63, 67, 68, 79, 81, 82 e 90).

4 DISCUSSÃO

4.1 Raiz

A maioria dos exemplares aqui estudados possui raízes de diâmetro desenvolvido, como descrito para outras orquídeas terrícolas (Stern et al. 1993b; Figueroa et al. 2008; Moreira & Isaias 2008; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012). Essa característica, segundo Zotz (1999), pode estar associada a uma maior capacidade de armazenar água e substâncias (Dressler 1993), principalmente quando as plantas não possuem órgãos especializados (pseudobulbos ou folhas suculentas) para esse fim, como é o caso das espécies aqui estudadas. Nos representantes da subtribo Goodyerinae, as raízes são mais finas, fato que pode ser explicado pela ocorrência de um eixo caulinar, ausente nas demais espécies estudadas, que poderia auxiliar na função de armazenamento.

Em todas as raízes observa-se uma epiderme especializada, o velame, que segundo Engard (1944), tem origem na protoderme e, por meio de divisões periclinais, pode apresentar múltiplas camadas. Esse tecido é formado por células mortas, com espessamento secundário em suas paredes e preenchidas por ar, quando não hidratadas (Pridgeon 1987). Essas características conferem ao velame a capacidade de ampliar a absorção de água e nutrientes e reduzir a perda de água por transpiração oferecendo também proteção mecânica ao órgão (Dycus & Knudson 1957; Sanford & Adalanwo 1973; Benzing et al. 1982, 1983; Pridgeon 1987).

Segundo Pridgeon (1987), as paredes das células do velame são de natureza celulósica, e dependendo da espécie apresentam impregnação de lignina e suberina em diferentes graus, conferindo suporte mecânico e evitando o colapso celular durante a dessecação da raiz (Noel 1974). Nas raízes aqui estudadas, as células do velame possuem espessamento nas paredes periclinais externas, sendo que nas Cranichidinae e Spiranthinae também se observam espessamentos parietais lineares, características que coincidem com o descrito para outras espécies terrícolas da tribo Cranichideae (Stern et al. 1993b; Figueroa et al. 2008; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012).

Sanford e Adanlawo (1973) descrevem diferentes tipos de estrias nas paredes celulares do velame das orquídeas, dividindo-as em três categorias, de acordo com a largura e disposição das faixas, se paralelas ou entrecruzadas. Segundo essa classificação, o velame de *Cranichis candida* corresponde ao tipo I, por apresentar células com faixas largas e quase paralelas nas suas paredes, enquanto que o de *Prescottia oligantha* e o dos representantes de Spiranthinae correspondem ao tipo III, com linhas finas e entrecruzadas nas suas paredes. Espessamentos variáveis, nas células do velame, também foram descritos por Figueroa et al. (2008) para outras espécies da tribo Cranichideae. Segundo esse estudo, somente o velame de *Goodyera brachycera* não apresenta espessamentos diferenciados, conforme aqui observado para as espécies da mesma subtribo (Goodyerinae).

Ainda de acordo com Sanford e Adanlawo (1973), a camada mais externa do velame, ou epivelame, pode apresentar diferenças em relação às outras camadas, como células menores e menos lignificadas. Tais características foram observadas em *Prescottia oligantha* e *Sauroglossum nitidum* que possuem células achatadas periclinalmente formando a camada externa do velame.

Com base em aspectos morfológicos do velame, como número de camadas, presença/ausência de epivelame evidente, estriações nas paredes e diferenciações na exoderme e córtex, Porembski e Barthlott (1988) classificaram o velame das orquídeas em diferentes tipos. No caso da maioria das espécies aqui estudadas, os velames, geralmente estreitos (uni ou biestratificados) e sem diferenciação entre epi e endovelame, correspondem ao tipo *Spiranthes*, corroborando outros trabalhos com orquídeas terrícolas (Stern et al. 1993b; Stern1997a,b; Figueroa et al. 2008; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012). Já o velame de *Sauroglossum nitidum* assemelha-se ao tipo *Coelogyne*, por ser pluriestratificado, apresentar espessamentos parietais lineares e exibir tilossomos. Tal situação não é facilmente explicável já que *Coelogyne* é um gênero pertencente à subfamília Epidendroideae, com predominância de espécies epifíticas. O velame dos representantes de Goodyerinae não se enquadra em nenhum tipo específico, aproximando-se da descrição de "simples rizoderme" de Porembski e Barthlott (1988), embora sem uma exoderme nítida.

A presença do velame desenvolvido em *Sauroglossum nitidum* talvez possa ser explicada pelo fato dessa espécie crescer em ambientes mais abertos e, consequentemente, mais secos e propícios ao aumento na transpiração. Segundo Sanford e Adanlawo (1973), a água e a temperatura são fatores ambientais que podem interferir na espessura e na característica das células do velame e, por essa razão, espécies de ambientes secos ou de lugares expostos tendem a exibir velames com várias camadas de células espessadas enquanto que aquelas de lugares mais úmidos apresentam velames mais estreitos ou uniestratificados (Engard 1944; Pridgeon 1987).

Todas as espécies aqui estudadas apresentam raízes com pelos, como observado em outras orquídeas terrícolas (Stern et al. 1993b; Stern 1997a, b; Figueroa et al. 2008; Moreira

& Isaias 2008), bem como em espécies epífitas quando estas apresentam raízes em contato com o substrato (Oliveira & Sajo 1999a; Stern & Judd 1999).

Internamente ao velame, a região cortical da raiz é delimitada externamente pela exoderme que, no caso das orquídeas, pode ser constituída por grupos de células curtas e longas alternadas. As primeiras possuem paredes delgadas, constituindo as células de passagem que facilitam a absorção de água e nutrientes, enquanto que as células longas podem apresentar espessamento parietal secundário (Engard 1944; Benzing et al. 1983; Pridgeon 1987). Todas as espécies, aqui estudadas, possuem raízes com exoderme unisseriada formada por células de paredes finas, com espessamento nas paredes periclinais externas. Em Cranichidinae e Spiranthinae, as células da exoderme também possuem espessamentos parietais escalariformes, conforme descrito para as raízes de outros representantes da tribo Cranichideae (Stern et al. 1993b; Figueroa et al. 2008; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012). Esses espessamentos funcionam como uma estrutura rígida que pode prevenir o colapso das células exodérmicas e reduzir a perda de água por evaporação (Stern et al. 1993b; Figueroa et al. 2008), e não são encontrados em células da exoderme que apresentam espessamento do tipo "O" (Stern et al. 1993b).

Estruturas especializadas presentes na parede periclinal interna do velame adjacente às células de passagem da exoderme, os tilossomos, aparecem nas raízes de *Prescottia oligantha* e nos representantes da subtribo Spiranthinae, conforme relatado para outras Cranichidinae por Figueroa et al. (2008). Embora descrita para vários representantes terrícolas (Benzing et al. 1982; Figueroa et al. 2008 e o presente estudo), a presença de tilossomos tem sido interpretada como adaptação ao hábito epifítico (Pridgeon et al. 1983; Porembski & Barthlott 1988). Tais estruturas, também chamadas células de cobertura, têm a função de proteger e auxiliar na condensação de vapor de água e outros gases (Engard 1944; Benzing et al. 1982; Pridgeon et al. 1983; Pridgeon 1987). Estruturalmente, os tilossomos possuem inúmeros canais que, quando hidratados, se expandem permitindo a entrada de água e, quando em situações de deficiência hídrica, entram em colapso dificultando a sua saída e reduzindo sua perda por transpiração (Benzing et al. 1982; Pridgeon et al. 1983).

Em todas as raízes, o córtex é parenquimático e apresenta espaços intercelulares. Endomicorrizas, comumente encontradas nas raízes de Orchidaceae (Hadley 1982; Zotz 1999), aparecem no córtex radicular dos representantes de Cranichidinae, Goodyerinae e em *Cyclopogon apricus*, conforme descrito para outros representantes terrícolas (Stern et al.1993b; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012). Esses aglomerados de hifas aumentam a absorção de nutrientes pelo vegetal e podem funcionar como fonte de nutrientes, quando digeridos pelas células hospedeiras (Arditti 1967; Dressler 1981; Hadley 1982; Benzing et al.1983). Algumas orquídeas, em condições naturais, germinam somente após o estabelecimento da associação com os fungos, podendo essa interação ser mantida por toda a vida da planta (Dalhgren 1985; Arditti 1967, 1992).

Idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio estão presentes no córtex radicular de todas as espécies e segundo Esau (1974), estes são formados por divisões celulares desiguais no meristema fundamental. Desempenham diversas funções como reserva de cálcio, balanço iônico, osmorregulação, regulação dos níveis de cálcio nos elementos crivados e defesa da planta contra herbivoria (Bonates 1993; Franceschi & Nakata 2005).

Foram encontrados nos representantes de Cranichidinae e Spiranthinae amiloplastos especializados, os espirantossomos, que segundo Stern et al. (1993a) são uma sinapomorfia para a tribo Cranichideae. Os espirantossomos são corpos esféricos delimitados por duas membranas que guardam em seu interior diminutos grãos de amido, certamente associados à produção e armazenamento de reservas. No estudo de Stern et al. (1993a) não foi registrada a presença de espirantossomos em espécies com elevada presença de hifas de fungos, o que justificaria a ausência nos representantes de Goodyerinae do presente estudo. A ausência desses grãos não significa necessariamente que a espécie seja incapaz de produzir e armazenar amido, mas pode refletir uma variação no desenvolvimento ou na sazonalidade da planta (Sternet al. 1993a).

No córtex dos representantes de Spiranthinae foram observadas células com espessamentos parietais secundários que, além de aumentar a capacidade de armazenamento de água, também podem oferecer suporte mecânico e prevenir um colapso intracelular durante os períodos de dessecação (Olatunji & Nengim 1980; Pridgeon 1982; Benzinget al. 1983; Sinclair 1990). Essas células têm recebido denominações diversas, como idioblastos traqueoidais (Olatunji & Nengim 1980; Benzing et al. 1983), idioblastos com espessamento espiralado (Pridgeon 1982) e barras de espessamento (Bonates 1993).

Em todas as raízes das espécies aqui estudadas a endoderme é unisseriada e apresenta estrias de Caspary evidentes, que parece ser uma característica bastante comum entre as orquídeas terrícolas. As estrias de Caspary são fortemente influenciadas por fatores ambientais como luz, temperatura e nutrição (Van Fleet 1961) e constituem uma barreira apoplástica ao fluxo da água e íons (Esau 1974; Mauseth 1988).

O cilindro vascular é poliarco com número de pólos de protoxilema variando de acordo com a espécie. Em geral, um maior número de pólos corresponde à necessidade de um

transporte de água e nutrientes mais eficiente para o xilema e sua rápida condução (Luque 2004).

A medula é formada por células parenquimáticas de paredes delgadas, característica descrita para outros representantes da família (Stern et al. 1993b; Figueroa et al. 2008; Moreira & Isaias 2008; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012).

4.2 Caule

Como em outras monocotiledôneas, o rizoma de *Microchilus arietinus* é o órgão responsável pelo crescimento contínuo da planta, formando periodicamente novos ramos caulinares e raízes. Segundo Holttum (1955), somente plantas com crescimento simpodial apresentam rizomas e nesses casos, uma única planta pode cobrir uma considerável área de substrato crescendo e se espalhando de forma indefinida para atingir novas fontes de água e substâncias nutritivas.

O caule aéreo de *Zeuxine strateumatica* é herbáceo e anatomicamente semelhante ao rizoma de *Microchilus arietinus*. Ambos são revestidos por epiderme unisseriada e cuticularizada, apresentam córtex parenquimático e vários feixes colaterais distribuídos no cilindro central, características comuns para as orquídeas epífitas e terrícolas (Arditti 1992; Stern et al. 1993b; Stern 1997a, b; Oliveira & Sajo 2001).

Nos dois casos a cutícula é delgada e observam-se duas camadas de células em posição subepidérmica com paredes suberizadas, que podem exercer função mecânica, dando resistência ao órgão.

O córtex é parenquimático e pode atuar como reservatório de água e solutos (Esau 1974), uma vez que apresenta várias camadas e espaços intercelulares. No córtex do rizoma de *Microchilus arietinus*, como observado para outras orquídeas (Stern et al. 1993b; Oliveira & Sajo 2001), observa-se grande quantidade de grãos-de-amido que pode ser usado para novos crescimentos do rizoma (Holttum 1955). Encontram-se também muitos idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio, tanto no parênquima cortical como no da medula, que podem desempenhar diversas funções como reserva de cálcio, balanço iônico, osmorregulação e defesa da planta contra herbivoria (Bonates 1993; Franceschi & Nakata2005).

A região vascular do rizoma de *Microchilus arietinus* é delimitada por um anel de células parenquimáticas não lignificadas e os feixes vasculares, colaterais, se dispõem em dois anéis concêntricos na região central. No caule aéreo de *Zeuxine strateumatica*, os feixes

também se concentram na região central embora não se observe um limite nítido entre a região vascular e a cortical.

A organização do rizoma de *Microchilus arietinus* e do caule aéreo de *Zeuxine strateumatica* corresponde ao descrito para outras orquídeas terrícolas (Stern et al. 1993b; Stern 1997a, b) e epífitas, embora neste último caso alguns representantes apresentem anéis esclerenquimáticos delimitando a região cortical caulinar (Kurzweil et al. 1995; Oliveira & Sajo 2001).

4.3 Folha

As folhas estudadas são recobertas por cutícula delgada, embora nas espécies da subtribo Spiranthinae a cutícula se apresente pouco mais espessada, como em outros representantes terrícolas da família (Silva et al. 2006; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012). De modo geral, o grau de espessamento da cutícula é determinado pela exposição da folha ao sol, fazendo com que as mais expostas tendam a exibir cutícula mais espessa (Bonates 1993; Oliveira & Sajo 1999b; Zanenga-Godoy & Costa 2003; Silva et al. 2006). Variações na espessura da cutícula também podem estar relacionadas à disponibilidade hídrica e às condições de luz do ambiente (Mauseth 1988), sendo que espécies de lugares sombreados apresentam, em geral, cutículas delgadas e aquelas de ambientes ensolarados, cutículas mais espessas (Oliveira & Sajo 1999b; Silva et al. 2006).

A cutícula e seus anexos podem exibir ornamentações, em geral, de valor taxonômico, como as estrias observadas nas folhas de *Microchilus arietinus* e *Zeuxine strateumatica* e as ceras epicuticulares na forma de grânulos, presentes em *Cyclopogon congestus* e *Sauroglossum nitidum* (Wilkinson 1979).

Em todas as folhas a epiderme é unisseriada, e em *Prescottia oligantha*, *Zeuxine strateumatica*, *Cyclopogon apricus*, *C. variegatus* e *Pteroglossa roseoalba* as células da superfície adaxial são maiores do que as da abaxial, conforme descrito para *Habenaria* (Stern 1997b; Silva et al. 2006), gênero também terrícola e pertencente à mesma subfamília, assim como para outras Orchidaceae (Stern et al.1993b; Oliveira & Sajo 1999b). Células epidérmicas desenvolvidas podem estar relacionadas com mecanismos de reserva de água, especialmente em condições de estresse (Kurzweilet al. 1995; Oliveira & Sajo 1999b). Nas folhas de *Zeuxine strateumatica*, *Cyclopogon variegatus* e *Pteroglossa roseoalba* as células da face adaxial têm aspecto papiloso e, nas de *Microchilus arietinus*, observam-se células papilosas nas duas superfícies. Células epidérmicas papilosas podem funcionar como lentes

concentrando a luz incidente e direcionando-a às células do mesofilo assimilador subjacente (Wilkinson 1979).

Exceto *Cyclopogon apricus*, que possui folhas anfiestomáticas, em todos os outros materiais estudados os estômatos ocorrem apenas na face inferior, como descrito para outras Orchidaceae (Rasmussen 1987; Oliveira & Sajo 1999b; Zanenga-Godoy & Costa 2003; Silva et al. 2006). A presença de estômatos nas duas superfícies é um aspecto relacionado à economia de água, sendo mais comum em folhas suculentas e expostas à luminosidade intensa (Parkhurst 1978). Entretanto, esse não parece ser o caso de *Cyclopogon apricus*, que possui folhas com mesofilo estreito.

Os estômatos localizam-se no mesmo nível das demais células epidérmicas ou levemente acima delas, e apresentam projeções cuticulares formando uma câmara supraestomática. Tais projeções, também descritas para outras Orchidaceae (Stern et al. 1993b; Oliveira & Sajo 1999b; Silva et al. 2006; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012), formam um compartimento de ar úmido que reduz a transpiração (Rasmussen 1987) e podem estar relacionadas à perenidade das folhas, conferindo a essas plantas características semelhantes às das espécies epífitas e xerófitas (Oliveira & Sajo 2001; Silva et al. 2006). Para as folhas estudadas foram encontrados estômatos anomocíticos, anisocíticos, tetracíticos e diacíticos, confirmando as observações de Rasmussen (1987), Stern e Judd (2002) e Silva e Milaneze-Gutierre (2004), que consideram comum a ocorrência de mais de um tipo de estômato nas folhas de Orchidaceae.

O mesofilo é homogêneo e formado por poucas camadas, à semelhança do observado por Stern et al. (1993b) para outros representantes da tribo Cranichideae e diferindo do descrito por Dugarte Corredor e Luque Arias (2012) que encontraram mesofilo diferenciado em *Aa paleacea, Myrosmodes paludosa* e *Pterychis multiflora* (subtribo Cranichidinae).

Como em outros representantes da família (Pridgeon 1982; Bonates 1993; Stern et al. 1993b; Pridgeon 1994; Oliveira & Sajo 1999b; Zanenga-Godoy & Costa 2003; Stern & Carlsward 2004; Silva et al. 2006; Dugarte Corredor & Luque Arias 2012), a maioria das folhas estudadas apresenta idioblastos com cristais de oxalato de cálcio em forma de ráfides no mesofilo. Esses cristais, que podem estar relacionados com o balanço iônico e a osmoregulação da planta (Bonates 1993), contribuem para tornar as plantas menos palatáveis aos animais evitando sua predação (Mauseth 1988; Franceschi & Nakata 2005).

A nervura central é formada por um único feixe circundado por células parenquimáticas, concordando com as observações de Stern et al. (1993b) para alguns representantes de Cranichideae, com Silva et al. (2006) para três espécies do gênero

Habenaria e para *Prescottia montana* e com Dugarte Corredor e Luque Arias (2012) para *Aa paleacea, Myrosmodes paludosa* e para *Pterychis multiflora* (subtribo Cranichidinae). As células do xilema dispõem-se num V invertido ou formam pares separados por parênquima, características consideradas por Stern et al. (1993b), peculiares da tribo Cranichideae.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como em outros representantes terrícolas da família (Stern et al. 1993b, Figueroa et al. 2008, Moreira & Isaias 2008, Dugarte Corredor & Luque Arias 2012), as raízes das espécies aqui estudadas constituem, proporcionalmente, o órgão mais desenvolvido da planta. Nessas raízes, a presença de determinadas características parece ser particular de um determinado grupo taxonômico. Por exemplo, embora todas apresentem velame estreito, nas espécies da subtribo Goodyerinae o velame é uniestratificado e se assemelha ao tecido epidérmico das raízes de outros grupos de plantas. Já a presença de espessamentos parietais lineares nas células do velame, de tilossomos adjacentes às células de passagem da exoderme, de espessamentos escalariformes nas paredes anticlinais da exoderme e de espirantossomos na região cortical, caracterizam os representantes das subtribos Cranichidinae e Spiranthinae (Tabela 2). Entretanto, somente um estudo mais abrangente e envolvendo um número maior de espécies pode confirmar ou não essas suposições. De uma maneira geral, as espécies aqui estudadas possuem raízes com características que podem auxiliar na absorção/retenção de água, mesmo não sendo epífitas. Tais características incluem a ocorrência de um sistema velame/exoderme em todas as espécies estudadas, bem como a presença de tilossomos nas raízes de Cranichidinae e Spiranthinae. Como esses caracteres são comuns nas raízes das Orchidaceae como um todo, pode-se pensar que eles tenham sido selecionados precocemente, durante a história evolutiva da família.

Ao contrário dos representantes epifíticos que, em geral, exibem caracteres foliares interpretados como relacionados à retenção de água e como proteção à desidratação (ver, por exemplo, Oliveira & Sajo 1999b, Silva et al. 2006), as espécies aqui estudadas carecem dessas estruturas, sugerindo que elas não se encontram sujeitas a um estresse hídrico constante. Dessa forma, parece que folhas portadoras de mesofilos estreitos e homogêneos, recobertas por epiderme unisseriada e revestidas por cutículas pouco desenvolvidas caracterizam as orquídeas terrícolas (Stern et al. 1993b), assim como a ausência de células esclerenquimáticas no mesofilo e ao redor dos vasos condutores, e a disposição das células do xilema em V invertido ou separados por parênquima são característicos da tribo Cranichideae (Stern et al. 1993b; Tabela 3).

Apesar dessa uniformidade, é possível reconhecer semelhanças quando se comparam espécies relacionadas, como é o caso daquelas incluídas nas subtribos Goodyerinae e Spiranthinae (Tabelas 2 e 3), indicando a existência de possíveis sinapomorfias para os grupos, embora estudos mais abrangentes sejam necessários.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ÁLVAREZ-MOLINA, A.; CAMERON, K. M. Molecular phylogenetics of Prescottiinae s.l. and their close allies (Orchidaceae, Cranichideae) inferred from plastid and nuclear ribosomal DNA sequences. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 5, p. 1020-1040. 2009.

ARDITTI, J. Factors affecting the germination of orchid seeds. **The Botanical Review**, v. 33, n. 1, p. 1-97.1967.

ARDITTI, J. Fundamentals of orchid biology. New York: John Wiley, 1992. 898 p.

BARROS, F. Diversidade taxonômica e distribuição geográfica das Orchidaceae brasileiras. **Acta Botanica Brasilica**, v. 4, n. 1, p. 177-187. 1990.

BARROS, F.; VINHOS, F.; RODRIGUES, V. T.; BARBERENA, F. F. V. A.; FRAGA, C. N.; PESSOA, E. M. 2012. **Orchidaceae**. Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000179>. Acesso em: 11 fev. 2013.

BENZING, D. H.;OTT, D. W.; FRIEDMAN, W. E. Roots of *Sobralia macrantha* (Orchidaceae): structure and function of the velamen-exodermis complex. **American Journal of Botany**, v.69, n. 4, p. 608- 614. 1982.

BENZING, D. H.; FRIEDMAN, W. E.; PETERSON, G.; RENFROW, A. Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of Orchidaceae in the epiphytic biotope. **American Journal of Botany**, v. 70, n. 1, p. 121-133. 1983.

BONATES, L. C. M. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia II: anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 23, n. 4, p. 315-348. 1993.

BRAGA, P. I. S. Orquídeas: biologia floral. Ciência Hoje, v. 5, n. 28, p. 53-5. 1987.

BUKATSCH,F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos**,v. 61, p. 255-256.1972.

CAMERON,K. M.; DICKISON, W. C. Foliar architecture of Vanilloid orchids: insights into the evolution of reticulate leaf venation in monocotyledons. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 128, p. 45-70, 1998.

CAMERON, K. M.; CHASE, M. W.; WHITTEN, W. M.; KORES, P. J.; JARREL, D. C.; ALBERT, V. A.; YUKAWA, T.; HILLS, H. G.; GOLDMAN, D. H. A phylogenetic analysis of the orchidaceae: evidence from rbcL nucleotide sequences. **American Journal of Botany**. v. 86, n. 2, p. 208-224. 1999.

CHASE, M. W.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; RUDALL, P. J.; FAY, M. F.;HAHN, H. W.; SULLIVAN, S.; JOSEPH, J.; GIVINISH, T. J.; SYSTMA, K. J.; PIRES, J. C.Higher-level systematic of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In: WILSON, K. L.; MORRISON, D. A.**Monocots: systematics and evolution**.Collingwood: Csiro Publishing,2000. p. 3-16.

CHASE, M. W.; CAMERON, K. M.; BARRET, R. L.; FREUDENSTEIN, J. V. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In: DIXON, K. W.; KELL, S. P.; BARRET, R. L.; CRIBB, P. J.**Orchid conservation**. Kota Kinabalu:Natural History Publications, 2003. p. 69-89.

DAHLGREN, R. M. T.; CLIFFORD, H. T.; YEO, P. F. **The families of the monocotyledons**. Berlin: Springer, 1985.520 p.

DRESSLER, R. L. **The orchids: natural history and classification**. Cambridge: Harvard University, 1981.352 p.

DRESSLER, R. L.**Phylogeny and classification of the Orchid family**.Oregon: Dioscorides Press, 1993.330 p.

DUGARTE CORREDOR, B. A.; LUQUE ARIAS, R. Morfoanatomía en Cranichideae (Orchidaceae) de la Estación Loma Redonda del Parque Nacional "Sierra Nevada", Mérida, Venezuela. Lankesteriana. v. 12, n. 1, p. 61-75, 2012.

DYCUS, A. M.; KNUDSON, L. The role of the velamen of the aerial roots of orchids. **Botanical Gazette**. v.119, p.78-87. 1957.

ENGARD, C. J. Morphological identity of the velamen and exodermis in orchids.**Botanical Gazette**. v.105, n. 4, p. 457-462. 1944.

ESAU, K. Anatomia das plantas com sementes. São Paulo: Edgard Blücher Ltda, 1974. 293p.

FEDER, N.; O'BRIEN, T.P. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**. v. 55, p. 123-142. 1968.

FIGUEROA, C.; SALAZAR, G. A.; ZAVALETA, H. A.; ENGLEMAN, E. M. Root character evolution and systematics in Cranichidinae, Prescottiinae and Spiranthinae (Orchidaceae, Cranichideae). **Annals of Botany**. v. 101, p. 509-520. 2008.

FRANCESCHI, V. R.; NAKATA, P. A. Calcium oxalate in plants: formation and function. **Annual Review of Plant Biology**. v. 56, p. 41-71. 2005.

FREUDENSTEIN, J. V.; RASMUSSEN, F. N.What does morphology tell us about orchid relationships? a cladistic analysis. **American Journal of Botany**. v.86, n. 2, p. 225-248. 1999.

GERLACH, D. Botanische Mikrotechnik.Stuttgart :Georg. Thieme Verlag, 1984.

GIVNISH, T. J.; PIRES, J. C.; GRAHAM, S. W.; MCPHERSON, M. A.; PRINCE, L. M.; PATTERSON, T. B.; RAI, H. S.; ROALSON, E. H.; EVANS, T. M.; HAHN, W. J.; MILLAN, K. C.; MEEROW, A. W.; MOLVRAY, M.; KORES, P. J.; O'BRIEN, H. E.; HALL, L. C.; KRESS, W. J.; SYSTMA, K. J. Phylogenetic relationships of monocots based the highly informative plastid gene ndhF: evidence for widespread concerted convergence. In: COLUMBUS, J. T.; FRIAR, E. A.; HAMILTON, C. W.; PORTER, J. M.; PRINCE, L. M.; SIMPSON, M. G. **Monocots, comparative biology and evolution (excluding Poales)**. Claremont: Rancho Santa Ana Botanic Garden, 2006. 735 p.

HADLEY, G. Orchid Mycorrhiza. In: ARDITTI, J. **Orchid biology: reviews and perspectives II**. Ithaca: CornellUniversity Press, 1982. p. 84-118.

HOEHNE, F. C. **Iconografia das Orchidáceas do Brasil**. São Paulo: Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio, 1949.

HOLTTUM, R. Growth habitats of monocotyledons: variations on a theme. **Phytomorphology**. v. 5, p. 399-413. 1955.

JOHANSEN, D. A.**Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book Company, 1940.523 p.

KORES, P. J.; CAMERON, K. M.; MOLVRAY, M.; CHASE, W. W. The phylogenetic relationships of Orchidoideae and Spiranthoideae (Orchidaceae) as inferred from rbcL plastid sequences. **Lindleyana**. v.12, p. 1-11. 1997.

KURZWEIL, H.; LINDER, H. P.; STERN, W. L.; PRIDGEON, A. M. Comparative vegetative anatomy and classification of Diseae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. v.117, p. 171-220. 1995.

LUQUE, R. A. Estructura primaria del sistema radical de *Coespeletia cuatrec*. Interciência. v. 29, n. 1, p. 13-18. 2004.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**.California: Benjamin/Cummings Publishing Company, 1988.560p.

MOREIRA, A. S. F. P.; ISAIAS, R. M. S. Comparative anatomy of the absorption roots of terrestrial and epiphytic orchids. **Brazilian Archives of Biology and Technology**. v. 51, n. 1, p. 83-93. 2008.

NOEL, A. R. A. Aspects of cell wall structure and development of the velamen in *Ansellia* gigantea Reichb.f. **Annals of Botany**. v. 38, p. 495-504. 1974.

OLATUNJI, O. A.; NENGIM, R. O. Occurrence and distribuition of tracheoidal elements in the Orchidaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 80, p. 357-370. 1980.

OLIVEIRA, V. C.; SAJO, M. G. Root anatomy of nine Orchidaceae species. **Brazilian** Archives of Biology and Technology.v.42, p. 405-413. 1999a.

OLIVEIRA, V. C.; SAJO, M. G. Anatomia foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. **Revista Brasileira de Botânica**. v.22, n. 3, p. 365-374. 1999b.

OLIVEIRA, V. C.; SAJO, M. G. S. Morfo-anatomia caulinar de nove espécies de Orchidaceae. Acta Botanica Brasilica. v.15, n. 2, p. 177-188. 2001.

PABST, G. F. J.; DUNGS, F. **Orchidaceae brasilienses**. Hildesheim: Kurt Schmersow. v.1. 408 p.

PARKHURST, D. F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **Journal of Ecology**. v. 66, n. 2, p. 367-383. 1978.

PEDROSO-DE-MORAES, C.; SOUZA-LEAL, T.; BRESCANSIN, R. L.; PETTINI-BENELLI, A.; SAJO, M. G. Radicular anatomy of twelve representatives of the Catasetinae subtribe (Orchidaceae: Cymbidieae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v.84, n. 2, p. 455-468. 2012.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. **Nordic Journal of Botany**. v. 8, n. 2, p. 117-137. 1988.

PRIDGEON, A. M. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). American Journal of Botany. v. 69, n. 6, p. 921-938. 1982.

PRIDGEON, A. M. The velamen and exodermis of orchid roots. In: ARDITTI, J. Orchid biology: reviews and perspectives IV. Ithaca: CornellUniversity Press, 1987. p. 139-192.

PRIDGEON, A. M. Systematic leaf anatomy of Caladeniinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 114, p. 31-48. 1994

PRIDGEON, A. M.; STERN, W. L.; BENZING, D. H. Tilosomes in roots of Orchidaceae: morphology and systematic occurrence. **American Journal of Botany**. v.70, n. 9, p. 1365-1377. 1983.

PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M. W.; RASMUSSEN, F.**Genera** orchidacearum.general introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae. Oxford: Oxford University Press, v. 1, 1999.240 p.

PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M. W.; RASMUSSEN, F. N.**Genera** orchidacearum. Orchidoideae (part 2), Vanilloideae. Oxford: Oxford University Press, v. 3, 2003. 400 p.

RASMUSSEN, H. Orchid stomata-structure, differentiation, function and phylogeny. In: ARDITTI, J. **Orchid Biology: reviews and perspectives, IV**. Ithaca: Cornell University Press, 1987. p. 104-138.

SALAZAR, G. A.; CHASE, M. W.; SOTO ARENAS, M. A.; INGROUILLE, M. Phylogenetics of Cranichideae with emphasis on Spiranthinae (Orchidaceae: Orchidoideae): evidence from plastid and nuclear DNA sequences. **American Journal of Botany**. v. 90, n. 5, p. 777-795. 2003.

SALAZAR, G. A.; CABRERA, L. I.; MADRIÑÁN, S.; CHASE, M. W. Phylogenetic relationships of Cranichidinae and Prescottiinae (Orchidaceae, Cranichideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences. **Annals of Botany**. v.104, p. 403-416. 2009.

SANFORD, W. W.; ADANLAWO, I. Velamen and exodermis characters of West African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 66, p. 307-321. 1973.

SASS, J. E. Botanical microtechnique. 3. ed. Ames: Ioawa State College Press, 1958.

SILVA, I. V.; MEIRA, R. M. S. A.; AZEVEDO, A. A.; EUCLYDES, R. M. A. Estratégias anatômicas foliares de treze espécies de Orchidaceae ocorrentes em um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro (PESB) - MG, Brasil. Acta botanica brasílica. v.20, n. 3, p. 741-750. 2006.

SILVA, C. I.; MILANEZE-GUTIERRE, M. A.Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de *Cattleya walkeriana* Gardner (Orchidaceae). Acta Scientiarum. v.26, n. 1, p. 91-100. 2004.

SINCLAIR, R. Water relation in orchids. In: ARDITTI, J. Orchid Biology: reviews and perspectives, V. Oregon: Timber Press, 1990. p. 63-119.

SOUZA, C. V.; LORENZI, H. **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III**. 3. ed.Nova Odessa: Plantarum, 2012.768 p.

STERN, W. L. Vegetative anatomy of subtribe Orchidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal** of the Linnean Society. v. 124, p. 121-136. 1997a.

STERN, W. L. Vegetative anatomy of subtribe Habenariinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 125, p. 211-227. 1997b.

STERN, W. L.; ALDRICH, H. C.; MCDOWELL, L. M.; MORRIS, M. W.; PRIDGEON, A. M. Amyloplasts from cortical root cells of Spiranthoideae (Orchidaceae). **Protoplasma**. v. 172, p. 49-55. 1993a.

STERN, W. L.; MORRIS, M. W.; JUDD, W. S. Comparative vegetative anatomy and systematics of Spiranthoideae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**.v. 113, p. 161-197. 1993b.

STERN, W. L.; JUDD, W. S. Comparative vegetative anatomy and systematics of *Vanilla* (Orchidaceae) **.Botanical Journal of the Linnean Society**.v.131, p. 353-382. 1999.

STERN, W. L.; JUDD, W. S. Comparative anatomy and systematics of Catasetinae (Orchidaceae).**Botanical Journal of the Linnean Society**. v.136, p. 153-178. 2001.

STERN, W. L.; JUDD, W. S. Systematic and comparative anatomy of Cymbidieae (Orchidaceae). **Botanical Journal of Linnean Society**. v.139, p. 1-27. 2002.

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

STERN, W. L.; CARLSWARD, B. S. Comparative vegetative anatomy and systematics of the Oncidiinae (Maxillarieae, Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. v.152, p. 91–107. 2006.

STERN, W. L.; CARLSWARD, B. S. Comparative vegetative anatomy and systematics of Laeliinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 160, p. 21-41. 2009.

VAN FLEET, D. S. Histochemistry and function of the endodermis. **Botanical Review**. v. 27, n. 2, p. 165-219. 1961.

WILKINSON, H. P. The plant surface (mainly leaf). In: METCALFE, C. R.; CHALK, L.Anatomy of the dicotyledons. 2. ed. Oxford: Clarendon Press, v. 1, 1979.P. 97-165.

ZANENGA-GODOY, R.; COSTA, C. G. Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do planalto central brasileiro. **Acta Botanica Brasilica**. v.17, n. 1, p. 101-118.2003.

ZOTZ, G. What are backshoots good for? seasonal changes in mineral, carbohydrate and water content of different organs of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. **Annals of Botany**. v.84, p. 791-798. 1999.

ANEXOS

+ = presença; - = au	ısência.									
	Subtribo C	ranichidinae	Subtribo (foodyerinae			Subtribo S	Spiranthinae		
Características	Cranichis candida	Prescottia oligantha	Microchilus arietinus	Zeuxine strateumatica	Cyclopogon apricus	Cyclopogon congestus	Cyclopogon variegatus	Mesadenella cuspidata	Pteroglossa roseoalba	Sauroglossum nitidum
N° de camadas do velame	1	2	1	1		1-2	1	1-2	1	5-8
Espessamento do velame	Linear	Linear	ı	ı	Linear	Linear	Linear	Linear	Linear	Linear
Tilossomos	·	+	ı	ı	+	+	+	+	+	+
Espessamento escalariforme da exoderme	+	+	·	·	+	+	+	+	+	+
N° de camadas do córtex	9-10	12-15	6-8	2-9	13-15	20-23	15-17	17-24	24-26	19-23
Espessamentos parietais secundários no córtex	·	·	ŗ	ŀ	+	+	+	+	+	+
Hifas	+	+	+	+	+			I		ı
Ráfides	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Espirantossomos	+	+	ı	ı	+	ı	+	+	+	+
Pólos de protoxilema	5-6	6-7	8-10	8-9	9	8-10	9	11	12	13-15

Tabela 2: Características anatômicas das raízes das espécies estudadas.

37

Tabela 3: Caracte $+=$ presença; $-=$ au	erísticas anatô usência; A = fo	omicas das foll olha anfiestom	has das espéci lática; H = folh	es estudadas. a hipoestomátic	.a.					
	Subtribo Cr.	anichidinae	Subtribo G	foodyerinae			Subtribo S	piranthinae		
Características	Cranichis candida	Prescottia oligantha	Microchilus arietinus	Zeuxine strateumatica	Cyclopogon apricus	Cyclopogon congestus	Cyclopogon variegatus	Mesadenella cuspidata	Pteroglossa roseoalba	Sauroglossum nitidum
Localização dos estômatos	Н	Н	Н	Н	V	Н	Н	Н	Н	Н
Papilas na epiderme		ı	Adaxial e abaxial	Adaxial		ı	Adaxial	ı	Adaxial	ı
Ornamentações na cutícula		ı	Estrias	Estrias		Cera epicuticular em grânulos	I	I	I	Cera epicuticular em grânulos
Face adaxial maior que abaxial	·	+	·	+	+	,	+	·	+	
N° de camadas do mesofilo	3-4	5-6	6-7	5-6	6-7	8-9	Ś	7-8	7-8	8-9
Ráfides	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Feixes vasculares da nervura central	V invertido	V invertido	V invertido	Pares	V invertido	Pares	Pares	Pares	V invertido	Pares

Figuras 1-10: Aspectos morfológicos de representantes das subtribos Cranichidinae, Goodyerinae e Spiranthinae. Fig. 1, 2. Cranichidinae. Fig. 3, 5. Goodyerinae. Fig. 4, 6-10. Spiranthinae. Fig. 1. Cranichis candida; Fig. 2. Prescottia oligantha; Fig. 3. Microchilus arietinus; Fig. 4. Cyclopogon apricus; Fig. 5. Zeuxine strateumatica; Fig. 6. Cyclopogon congestus; Fig. 7. Pteroglossa roseoalba; Fig. 8. Cyclopogon variegatus; Fig. 9. Mesadenella cuspidata; Fig. 10. Sauroglossum nitidum.



Figuras 11-17: Cortes transversais de raízes de representantes da subtribo Cranichidinae. Fig. 11, 12, 13. *Cranichis candida*. Fig. 14-17. *Prescottia oligantha*. Fig. 11-15, 17. Fotomicrografias. Fig. 16. Eletromicrografia de varredura. Fig. 11, 14. Aspecto geral; Fig. 12, 15, 16. Detalhes da região do velame; Fig. 13, 17. Cilindro vascular. Am=grãos de amido; Co=córtex; Cv=cilindro vascular; En=endoderme; Ep=epivelame; Ex=exoderme; Fl=floema; Hi=hifas de fungos; Me=medula; Pe=pelo radicular; Ti=tilossomos; Ve=velame; Xi=xilema; *=células do velame com espessamento linear. As setas indicam estrias de Caspary e as pontas de seta espessamento escalariforme. Barras: 11=200 μm; 12, 13=50 μm; 14=400 μm; 15, 17=100 μm; 16=40 μm.



Figuras 18-23: Cortes transversais de raízes de representantes da subtribo Goodyerinae. Fig. 18, 19. *Microchilus arietinus*. Fig. 20-23. *Zeuxine strateumatica*. Fig. 18-21, 23. Fotomicrografias. Fig. 22. Eletromicrografia de varredura. Fig. 18, 20. Aspecto geral; Fig. 19, 21. Cilindro vascular; Fig. 22, 23. Detalhes do córtex. Am=grãos de amido; Co=córtex; Cv=cilindro vascular; En=endoderme; Ex=exoderme; Hi=hifas de fungos; Me=medula; Rf=ráfides. As setas indicam estrias de Caspary. Barras: 18, 20=100 μm; 19, 21, 23=50 μm; 22=150 μm.



Figuras 24-31: Cortes transversais de raízes de representantes do gênero *Cyclopogon* (Spiranthinae). Fig. 24, 25. *Cyclopogon apricus*. Fig. 26-28. *Cyclopogon congestus*. Fig. 29-31. *Cyclopogon variegatus*. Fig. 24-26, 28-31. Fotomicrografias. Fig. 27. Eletromicrografia de varredura. Fig. 24, 26, 29. Aspecto geral; Fig. 25, 28, 31. Cilindro vascular; Fig. 27, 30. Detalhes da região do velame. Am=grãos de amido; Co=córtex; Cp=células de passagem; Cv=cilindro vascular; Rf=ráfide; Ti=tilossomo; *=células do velame com espessamento linear. As setas indicam estrias de Caspary e as pontas de seta espessamento escalariforme. Barras: 24=200 µm; 25, 27, 28, 30, 31=50 µm; 26, 29=300 µm.



Figuras 32-39: Cortes transversais de raízes de representantes de Spiranthinae. Fig. 32-34. *Mesadenella cuspidata*. Fig. 35-39. *Pteroglossa roseoalba*. Fig. 32-38. Fotomicrografias. Fig. 39. Eletromicrografia de varredura. Fig. 32, 35. Aspecto geral; Fig. 33, 36, 39. Detalhes da região do velame; Fig. 34, 37, 38. Detalhes do córtex e cilindro vascular. Am=grãos de amido; En=endoderme; Me=medula; Pe=pelo radicular; Rf=ráfides; Ti=tilossomo;*=células do velame com espessamento linear. A seta indica célula com espessamento parietal secundário. Barras: 32, 35=300 μm; 33, 36, 38, 39=50 μm; 34, 37=100 μm.



Figuras 40-44: Cortes transversais de raízes de *Sauroglossum nitidum* (Spiranthinae). Fig. 40, 41, 44. Fotomicrografias. Fig. 42, 43. Eletromicrografias de varredura. Fig. 40. Aspecto geral; Fig. 41. Cilindro vascular; Fig. 42. Grãos de amido na região cortical; Fig. 43, 44. Detalhes da região do velame. Cp=célula de passagem; Co=córtex; En=endoderme; Ex=exoderme; Me=medula; Pe=pelo radicular; Ti=tilossomo; Ve=velame; *=células do velame com espessamento linear. Pontas de seta indicam espessamentos escalariformes. Barras: 40=300 μ m; 41-43=100 μ m; 44=50 μ m.



Figuras 45-48: Cortes transversais do caule de representantes da subtribo Goodyerinae. 45-46. Rizoma de *Microchilus arietinus*; 47-48. Caule aéreo de *Zeuxine strateumatica*. Am=grãos de amido; Co=córtex; Ct=cutícula; Cv=cilindro vascular; Ep=epiderme; Fl=floema; Fv=feixes vasculares; Me=medula; Rf=ráfides; Xi=xilema. Barras: 46, 47=300 µm; 45, 48=200 µm.



Figuras 49-57: Vista frontal da epiderme foliar e cortes transversais da folha de representantes da subtribo Cranichidinae. Fig. 49-52. *Cranichis candida*. Fig. 53-57. *Prescottia oligantha*. Fig. 49, 50, 53, 54, 57. Fotomicrografias. Fig. 51, 52, 55, 56. Eletromicrografias de varredura. Fig. 49, 54. Região lateral e bordo; Fig. 50, 53. Região da nervura central; Fig. 51, 55. Face adaxial da epiderme; Fig. 52, 56. Face abaxial da epiderme; Fig. 57. Detalhe do feixe vascular da nervura central. Ab=epiderme abaxial; Ad=epiderme adaxial; Ct=cutícula; Es=estômato; Id=idioblasto; Pp=papilas; Rf=ráfides. Barras: 49, 50, 54, 55=100 μm; 51, 52=150μm; 53=200 μm; 56, 57=50μm.



Figuras 58-66: Vista frontal da epiderme foliar e cortes transversais da folha de representantes da subtribo Goodyerinae. Fig. 58-61. *Microchilus arietinus*. Fig.62-66. *Zeuxine strateumatica*. Fig. 58, 59, 62, 63, 66. Fotomicrografias. Fig. 60, 61, 64, 65. Eletromicrografias de varredura. Fig. 58, 62. Região da nervura central; Fig. 59, 63. Região lateral e bordo; Fig. 60, 64. Face adaxial da epiderme; Fig.61, 65. Face abaxial da epiderme; Fig. 66. Detalhe do feixe vascular da nervura central. Ct=cutícula; Pp=papilas; Rf=ráfides. Barras: 58, 59, 63, 64=100μm; 60, 61, 65, 66=50 μm; 62=200 μm.



Figuras 67-74: Vista frontal da epiderme foliar e cortes transversais da folha de representantes da subtribo Spiranthinae. Fig. 67-70. *Cyclopogon apricus*. Fig. 71-74. *C. congestus*. Fig. 67, 68, 71, 72. Fotomicrografias. Fig. 69, 70, 73, 74. Eletromicrografias de varredura. Fig. 67, 72. Região lateral e bordo; Fig. 68, 71. Região da nervura central; Fig. 69,73. Face adaxial da epiderme; Fig. 70, 74. Face abaxial da epiderme. Es=estômato; Id=idioblasto; Rf=ráfides. Setas indicam cera epicuticular. Barras: 67, 68, 72=100 μ m; 69, 70=150 μ m; 71=200 μ m; 73=50 μ m; 74=20 μ m.



Figuras 75-84: Vista frontal da epiderme foliar e cortes transversais da folha de representantes da subtribo Spiranthinae. Fig. 75-79. *Cyclopogon variegatus*. Fig 80-84. *Pteroglossa roseoalba*. Fig. 75, 76, 79-82. Fotomicrografias. Fig. 77, 78, 83, 84. Eletromicrografias de varredura. Fig. 75, 80. Região lateral e bordo; Fig. 76, 82. Região da nervura central; Fig. 77, 83. Face adaxial da epiderme; Fig.78, 84. Face abaxial da epiderme; Fig. 79, 81. Detalhe do mesofilo. Ab=epiderme abaxial; Ad=epiderme adaxial; Cs=câmara subestomática; Es=estômato; Id=idioblasto; Pp=papilas; Rf=ráfides; CS=cristas formando câmara supraestomática. Barras: 75,80 =100 μm; 76, 82 =200 μm; 77, 78, 83, 84=150 μm; 79, 81=50μm.



Figuras 85-93: Vista frontal da epiderme foliar e cortes transversais da folha de representantes da subtribo Spiranthinae. Fig. 85-88. *Mesadenella cuspidata*. Fig. 89-93. *Sauroglossum nitidum*. Fig. 85, 86, 89, 90, 93. Fotomicrografias. Fig. 87, 88, 91, 92. Eletromicrografias de varredura. Fig. 85, 89. Região da nervura central; Fig. 86 e 90. Região lateral e bordo; Fig. 87, 91. Face adaxial da epiderme; Fig. 88, 92. Face abaxial da epiderme; Fig. 93. Detalhe do mesofilo. Ad = epiderme adaxial; Cs = câmara subestomática; Ct = cutícula; Id = idioblasto; Rf = ráfides; CS=cristas formando câmara supraestomática. Seta indica cera epicuticular. Barras: 85, 89, 90= 200 µm; 86, 88,92 = 100 µm; 87 = 150 µm; 91, 93 = 50 µm.

