

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LÍVIA MARA DE ABREU

ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS DE *ANATHALLIS* BARB. RODR.  
(PLEUROTHALLIDINAE, ORCHIDACEAE).

CURITIBA  
2021

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LÍVIA MARA DE ABREU

ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS DE *ANATHALLIS* BARB. RODR.  
(PLEUROTHALLIDINAE, ORCHIDACEAE)

Dissertação apresentada como requisito parcial  
para a conclusão do curso de graduação em  
Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas  
da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Profª Drª Érika Amano  
Co-orientador: Profº Drº Eric Smidt

CURITIBA  
2021

## Anatomia dos órgãos vegetativos de *Anathallis* Barb. Rodr. (Pleurothallidinae, Orchidaceae).

Lívia Mara de Abreu

### RESUMO

O gênero *Anathallis* é um dos 44 gêneros que compõem a subtribo Pleurothallidinae, a maior dentro da família Orchidaceae. O gênero é atualmente representado por 150 espécies, que são distribuídas do México ao nordeste da Argentina. É dividido através de características morfológicas nos grupos: *Acuminatae*, *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia*. Há discussões sobre a origem polifilética do gênero, como o posicionamento do grupo *Acuminatae* atualmente pertencendo ao gênero *Stelis*, e a realocação de algumas espécies que antes pertenciam ao grupo *Panmorphia*, agora pertencerem ao gênero *Lankesteriana*. Estudos anatômicos dos órgãos vegetativos vem se mostrando importantes para o auxílio na classificação das espécies da subtribo. Buscando investigar os grupos que compõem *Anathallis*, o presente estudo procurou encontrar caracteres anatômicos a partir de seus órgãos vegetativos que pudessem ser significativos na separação dos grupos e também investigar caracteres com potencial taxonômico para o gênero. Foram analisadas 24 espécies de *Anathallis*, englobando os quatro grupos e uma espécie de *Lankesteriana* e quatro de *Stelis*. Duas espécies do gênero *Octomeria* foram utilizadas para compor o grupo externo. O número e heterogeneidade das camadas do velame foram capazes de diferenciar *Acuminatae* dos outros grupos de *Anathallis* e também de *Stelis*. A dispersão dos feixes vasculares no córtex do ramicaule agrupou *Acuminatae* e *Stelis* e a união destes em anéis concêntricos é comum a *Alatae*, *Margaritifera*, *Panmorphia* e *Lankesteriana*. A folha mostrou maior variação nos caracteres e semelhança entre os grupos, sendo assim, não apresentou significância na caracterização dos agrupamentos. Os resultados obtidos neste estudo reforçam indícios de que o grupo *Acuminatae* não pertence ao gênero *Anathallis* e está mais proximamente relacionado a *Stelis*.

Palavras-chave: Folha, raiz, ramicaule, velame.

## ABSTRACT

The genus *Anathallis* is one of the 44 genera that compose the subtribe Pleurothallidinae, the largest within the Orchidaceae family. The genus is currently represented by 150 species, which are distributed from Mexico to northeastern Argentina. It is divided through morphological data into groups: *Acuminatae*, *Alatae*, *Margaritifera* and *Panmorphia*. The polyphyly of *Anathallis* is well discussed in the literature, such as the phylogenetic positioning of *Acuminatae* within the genus *Stelis* and the proposal of the genus *Lankesteriana* from some *Panmorphia* species. Anatomical studies of vegetative organs have been shown to be important in species classification in Pleurothallidinae. With this in view, the present study sought to find anatomical characters from the vegetative organs of *Anathallis* that could be significant in the separation of its groups and also to investigate characters with taxonomic potential for the genus. Twenty-four species of *Anathallis* were analyzed, encompassing the four groups, one species of *Lankesteriana* and four of *Stelis*. Two species of *Octomeria* were used to compose the outgroup. The number of layers of the velamen and their heterogeneity, were able to differentiate *Acuminatae* from other groups of *Anathallis* and also from *Stelis*. The dispersion of vascular bundles in the cortex of the rhizome grouped *Acuminatae* and *Stelis* and their union in the concentric rings is common to *Alatae*, *Margaritifera*, *Panmorphia* and *Lankesteriana*. The leaf showed greater variation in the characters and similarity between groups, therefore, it didn't present significance in the characterization of the groups. The results obtained in this study increase the evidence that the *Acuminatae* do not belong to *Anathallis*, being more closely related to *Stelis*.

Keywords: Leaf, rhizome, root, velamen.

## 1 INTRODUÇÃO

Pleurothallidinae é a maior subtribo da família Orchidaceae, sendo dividida em nove afinidades, 44 gêneros e possui de 5.100 espécies (sensu Karremans, 2016). Podem ser encontradas do sul da Flórida ao sul do Brasil e sua maior diversidade ocorre desde as florestas de alta montanha do Panamá, Costa Rica e nos Andes na Colômbia, Peru e Equador (Stern, 2014; Luer, 1986;

Pridgeon, 1982). A subtribo é principalmente caracterizada por não apresentar pseudobulbo e ser constituída por um caule secundário, delgado não ramificado denominado de ramicaule (Luer, 1986).

A afinidade *Lephanthes* constitui ca. de 22% da subtribo, sendo a maior em números de espécies (Karremans, 2016). É constituída pelos gêneros: *Anathallis* Barb. Rodr., *Draconanthes* (Luer) Luer, *Fronitaria* Schltr., *Lankesteriana* Karremans, *Lepanthes* Sw., *Lepanthopsis* (Cogn.) Ames, *Trichosalpinx* Luer e *Zootrophion* Luer. O gênero *Anathallis* é composto atualmente por ca de 150 espécies distribuídas do México ao nordeste da Argentina, com a ocorrência de 95 espécies no Brasil, sendo 79 endêmicas do país (BFG - The Brazil Flora Group, 2018, 2015; POWO, 2021).

O gênero *Anathallis* foi descrito por Barbosa Rodrigues (1877), mas as espécies descritas e a espécie tipo já estavam incluídas no gênero *Pleurothallis* R. Br. Por similaridade morfológica com espécies de *Pleurothallis* subgênero *Acuminatia* (Cogniaux, 1986). Este subgênero, por sua vez, foi separado morfológicamente por Luer (1999) em duas seções: *Acuminatae* característica por apresentar pétalas obtusas e arredondadas no ápice e coluna delgada e estreitamente alada, e *Alatae* por possuir pétalas agudas a acuminadas e a coluna ser amplamente alada.

Com o primeiro estudo molecular sobre os gêneros de Pleurothallidinae (Pridgeon et al., 2001), alguns membros de *Pleurothallis* subg. *Acuminatia* sect. *Alatae* e de *Pleurothallis* subg. *Specklinia* sect. *Muscosae* foram agrupados em um clado com alto suporte, com os gêneros: *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Zootrophion* e *Trichosalpinx* sendo os grupos irmãos. Com estas evidências, o gênero *Anathallis* foi reestabelecido, compreendendo as espécies de *Pleurothallis* subg. *Acuminatia* e *Pleurothallis* subg. *Specklinia* sect. *Muscosae* (Pridgeon & Chase, 2001). Com este primeiro estudo, muito se foi contestado sobre os resultados, devido a falta de amostragem entre as espécies e agrupamentos que morfológicamente, não eram suportados. Então para acomodar as espécies da sect. *Muscosae*, Luer (2006) criou o gênero *Panmorphia*, porém as espécies do gênero foram sinonimizadas a *Anathallis* quando o mesmo analisou as semelhanças existentes entre os gêneros (Luer, 2009).

Com base nessas mudanças taxonômicas, atualmente, o gênero é dividido em quatro grupos informais, baseados em sua morfologia floral: grupo

*Acuminatae* composto pelas espécies que constituíam *Pleurothallis* subg. *Acuminatia* sect. *Acuminatae*; grupo *Alatae*, de *Pleurothallis* subg. *Acuminatia* sect. *Alatae*; grupo *Margaritifera*, identificado a partir das espécies de *Pleurothallis* sect. *Margaritifera* e o grupo *Panmorphia*, das espécies do gênero de mesmo nome que foi sinonimizado a *Anathallis* (Santos et al., 2019). O que gera grande incerteza na constituição do gênero é a sua polifilia, como visto através de dados moleculares, como o posicionamento do grupo *Acuminatae* dentro do gênero *Stelis* (Karremans et al., 2013); e a formação do novo gênero *Lankesteriana* a partir de algumas espécies que antes representavam o grupo *Panmorphia* (Karremans, 2014).

Caracteres anatômicos dos órgãos vegetativos têm se mostrado eficientes para serem utilizados na diferenciação de espécies de Orchidaceae (Almeida et al., 2019; Imig et al., 2020; Avi e Rodrigues, 2019; Rodrigues et al., 2021; Piazza et al., 2015; Smidt et al., 2013; Borba, et al., 2002; Pridgeon, 1982; Stern, 2014). Caracteres como: camadas no velame, espessamento da exoderme e endoderme na raiz; dispersão dos feixes vasculares e camadas esclerificadas no ramicaule; tricomas, estômatos, hipoderme e mesofilo das folhas, já demonstraram potencial taxonômico para a separação de gêneros da subtribo Pleurothallidinae (Almeida et al., 2019; Avi e Rodrigues, 2019; Rodrigues et al., 2021; Pridgeon, 1982; Stern, 2014).

Tomando do ponto de que o gênero *Anathallis* é dividido informalmente pela morfologia floral nos grupos: *Acuminatae*, *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia*, foi realizada uma análise comparativa dos órgãos vegetativos dos representantes destes grupos e de gêneros relacionados a fim de verificar a existência de caracteres diagnósticos e sua importância na taxonomia do gênero.

## **2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

### **2.1 *Anathallis* Barb. Rodr.**

O gênero *Anathallis* é um dos que compõe a afinidade *Lepanthes* (sensu Karremans, 2016) que constitui ca. de 22% da subtribo Pleurothallidinae e que inclui os gêneros *Draconanthes* (Luer) Luer, *Fronitaria* Schltr., *Lankesteriana*

Karremans, *Lepanthes* Sw., *Lepanthopsis* (Cogn.) Ames, *Trichosalpinx* Luer e *Zootrophion* Luer. Atualmente são aceitas ca. 150 espécies distribuídas do México ao nordeste da Argentina (BFG - The Brazil Flora Group, 2018, 2015; POWO, 2021). Das 95 espécies que ocorrem no Brasil, 79 são endêmicas e 76 espécies são encontradas na Mata Atlântica (BFG - The Brazil Flora Group, 2018, 2015).

O gênero foi descrito por Barbosa Rodrigues (1877), porém a maioria das espécies e a espécie-tipo acabaram sendo sinonimizadas a *Pleurothallis* subg. *Acuminatia* (Cogniaux, 1986). No trabalho de revisão feito por Luer (1999), utilizando dados morfológicos, as espécies pertencentes a *Pleurothallis* subgênero *Acuminatia*, foram separadas em dois subgrupos: *Acuminatae* e *Alatae*.

A morfologia do subgênero *Acuminatia* (Luer, 1999) é caracterizada por apresentar ramicaule longo, de folha peciolada não sésbil. A inflorescência é disposta em racemos, que se projeta no ápice do ramicaule. As flores são compostas por sépalas morfológicamente semelhantes e livres, as pétalas são pequenas, o labelo oblongo ou elíptico, com uma área concava no centro, entre calos ou margens eretas. A coluna é delgada, podendo ser alada, com antera e estigma ventral. Na sect. *Acuminatae*, as pétalas são obtusas a arredondadas no ápice a coluna é delgada e estreitamente alada. Já na sect. *Alatae*, as pétalas são de agudas a acuminadas e a coluna é amplamente alada.

Através de estudos moleculares feitos por Pridgeon et al. (2001), a subtribo Pleurothallidinae foi dividida em clados de A a H, e neles o gênero *Pleurothallis* foi dividido pelos seus subgêneros. O clado D agrupou *Pleurothallis* subg. *Acuminatia* sect. *Alatae* com espécies do subg. *Specklinia* sect. *Muscosae*, sendo altamente sustentados e tendo como grupos irmãos os gêneros: *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Zootrophion* e *Trichosalpinxs*

. Com base nestas evidências, o gênero *Anathallis* foi reestabelecido. Luer (2006) criou o gênero *Panmorphia* para acomodar as espécies do subgênero *Specklinia* sect. *Muscosae* agrupados com *Acuminatia*. Posteriormente Luer (2009) ao analisar as espécies de *Panmorphia* e *Anathallis*, sinonimizou o primeiro ao segundo.

Baseado em dados micromorfológicos florais, o gênero é dividido informalmente em quatro grupos: grupo *Acuminatae* tratado antes como *Pleurothallis* subg. *Acuminatia* sect. *Acuminatae*; grupo *Alatae* antes como

*Pleurothallis* subg. *Acuminatia* sect. *Alatae*; grupo *Margaritifera*, a partir do de *Pleurothallis* sect. *Margaritifera* e o grupo *Panmorphia*, gênero que posteriormente foi sinonimizado a *Anathallis* (Santos et al., 2019).

## 2.2 Anatomia em Pleurothallidinae

A subtribo Pleurothallidinae é reconhecida por representar em sua maioria as orquídeas mais diminutas do Novo Mundo, podendo apresentar o hábito epífita tanto o rupícola (Stern, 2014). Suas plantas são caracterizadas por não apresentarem pseudobulbo e sim caule delgado e não ramificado denominado de ramicaule (Luer, 1986). A maioria das plantas da subtribo possuem folhas com parênquima aquífero compostas por idioblastos traqueoidais, que ajudam na sustentação do mesofilo em tempos de estresse hídrico (Scatena e Nunes, 1996).

Nas folhas das espécies da subtribo, seus estômatos podem variar de duas a sete células subsidiárias; podem apresentar hipoderme adaxial e abaxial; idioblastos traqueoidais com espessamento helicoidal compondo o parênquima aquífero e feixes vasculares envolvidos por uma bainha de fibras (Stern, 2014; Avi e Rodrigues, 2019). O ramicaule pode apresentar uma camada esclerificada na porção mais externa do córtex; seus feixes vasculares podem estar dispostos em um ou mais anéis concêntricos, associados a fibras que dividem o córtex da medula. A raiz pode variar no número de camadas no velame, geralmente o espessamento da exoderme é em “U” e da endoderme em “O” (Stern, 2014; Rodrigues et al., 2021).

Através de caracteres anatômicos como os citados acima atrelados a dados moleculares, gêneros podem ser caracterizados e diferenciados, como visto em *Acianthera* pela caracterização da sect. *Pleurobotryae* (Almeida et al., 2019) e no gênero *Bulbophyllum* sect. *Michantae* (Smidt et al., 2013).

## 3 MATERIAIS E MÉTODOS

Foram analisadas 24 espécies de *Anathallis*, sendo 22 ocorrentes no Brasil e 10 endêmicas do país (Tabela 2 – Material suplementar), abrangendo os



quatro grupos do gênero: *Acuminatae*, *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia*. Também foram analisadas quatro espécies de *Stelis*, representando a afinidade *Pleurothallis* e proximamente relacionado ao grupo *Acuminatae*, e *Lankesteriana caudatipetala* que pertence à afinidade *Lepanthes* assim como *Anathallis*, que pertencia ao grupo *Panmorphia*. O grupo externo foi representado por duas espécies do gênero *Octomeria* que pertence a afinidade *Octomeria*. As espécies estavam aclimatadas na casa de vegetação no Departamento de Botânica da Universidade Federal do Paraná ou foram obtidas amostras da coleção do Núcleo de Pesquisa do Orquidário do Instituto de Botânica de São Paulo.

As amostras foram fixadas em FAA 50 (Johansen, 1940), seccionadas à mão livre na porção mediana do ramicaule e folha e da raiz na porção distal. Foram coradas em azul de astra e safranina (Bukatsch, 1972), e montadas em gelatina glicerizada (Kaiser, 1880). As lâminas foram observadas e analisadas em microscópio de luz Olympus BX41 e fotografadas com auxílio de programa de captura de imagem.

A partir das lâminas montadas, a microscopia de fluorescência (Liu et al., 1994), foi feita para a análise dos idioblastos traqueoidais e espessamentos presentes no velame. Foram utilizados os filtros Texas Red, e RFP no microscópio Olympus BX52 acoplado com câmera fotográfica Olympus DP72 e para a visualização de imagens foi utilizado o programa Cell<sup>^</sup>F (2008, Olympus Soft Imaging Solutions GmbH).

A partir das análises de microscopia de luz das lâminas de raiz, ramicaule e folha, esses foram categorizados em 57 caracteres, com 22 neomórficos e 25 transformacionais, que foram codificados segundo Sereno (2007) para a construção de uma matriz de caracteres (Tabela 3 – Material suplementar) no software Mesquite (Maddison e Maddison, 2019).

Com base nessa matriz, foi realizada análise de coordenadas principais (PCoA) no software R versão 4.1.1 (R Core Team, 2021) por meio da interface do RStudio. Com a PCoA, agrupamos as espécies com base nos caracteres, podendo identificar também quais foram as variáveis mais importantes para a separação dos grupos. Também foi construída uma árvore filogenética utilizando máxima verossimilhança (ML) no software IQTree2 (Minh et al., 2020). Por fim. Foi feita a análise da evolução dos caracteres na filogenia a partir do programa

Winclada (Nixon, 2002) com a otimização (ACCTRAN), para ilustrar os caracteres que foram significativos para a construção da filogenia, bem como identificar as sinapomorfias.

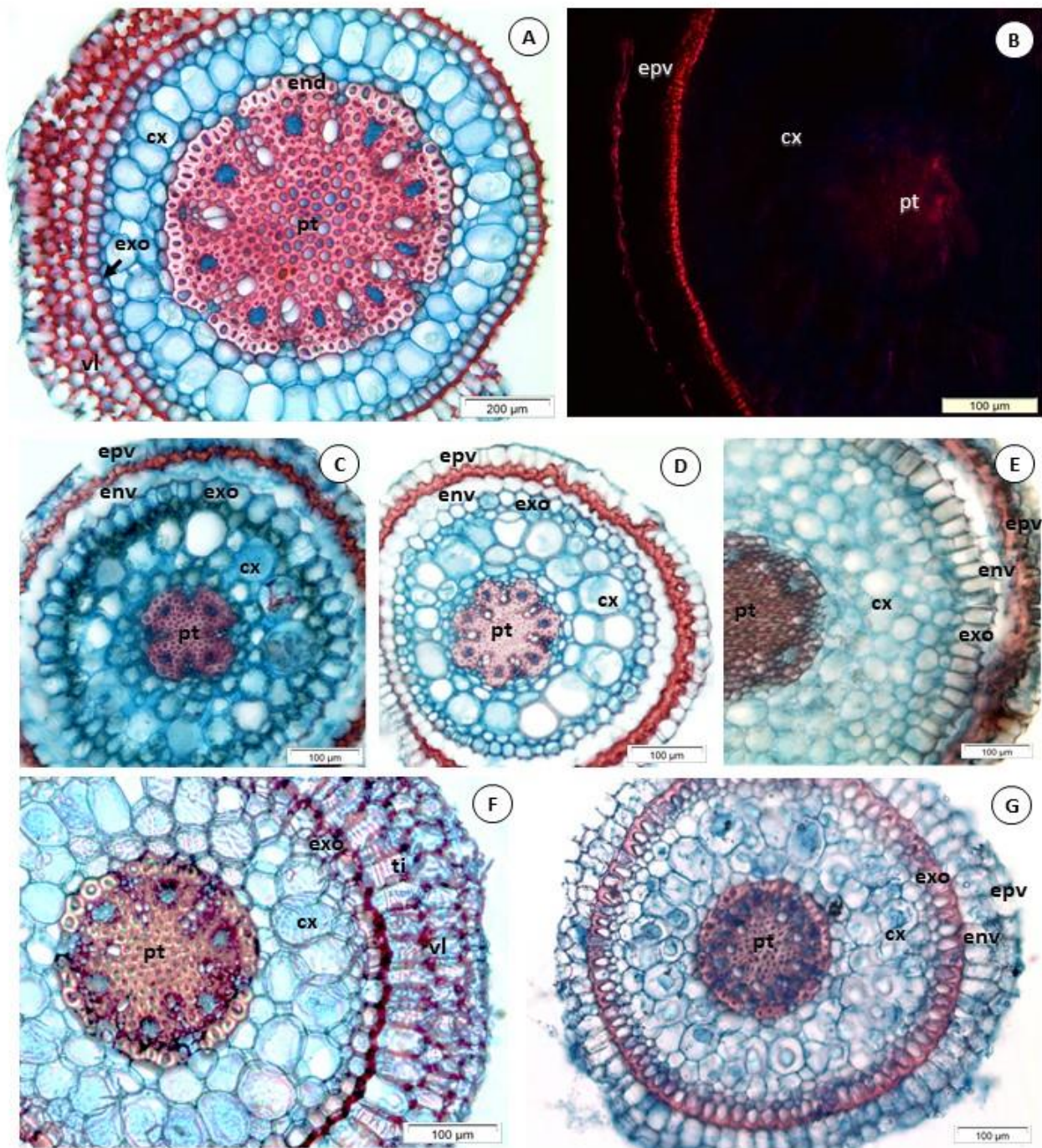
### 3 RESULTADOS

#### 3.1. Anatomia

As espécies de *Anathallis*, *Lankesteriana*, *Stelis* e *Octomeria*, apresentam endoderme com espessamento em “O” e as células da medula com parede secundária (Figura 1 A - G). As espécies do grupo *Acuminatae* apresentam em sua raiz, velame com quatro ou mais camadas, com células iguais entre si, córtex com três camadas de células e oito polos de protoxilema (Figura 1A). Já para os grupos *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia* e o gênero *Lankesteriana*, o velame possui duas camadas diferentes entre si, com epivelame com espessamento em “U” (Figura 1B, D) e de quatro a sete polos de protoxilema (Figura 1C, D) com número variado de camadas no córtex (Figura 1D, E). Essas podendo ter o mesmo tamanho até seis camadas ou três camadas, com as próximas a exoderme e endoderme menores que a do meio, sendo evidentemente maior (Figura 1D, E). As espécies de *Stelis* apresentaram camadas diferentes entre si no velame, com a primeira sendo mais alongada do que as subsequentes com presença de idioblastos traqueoidais (Figura 1F). As espécies de *Octomeria* apresentaram duas camadas diferentes entre si no velame, com o epivelame com células maiores radialmente que as subsequentes (Figura 1G).

Nas espécies de *Acuminatae* e do gênero *Stelis*, o ramicaule apresenta regiões subepidérmicas com duas a três camadas de células, esclerificadas e feixes vasculares dispersos pelo órgão com fibras perivasculares (Figura 2A). Dentro dos grupos *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia* e do gênero *Lankesteriana*, o ramicaule em secção transversal varia de semi-circular a circular (Figura 2B, C). Os feixes podem ser alinhados (Figura 2B) e dispostos em um anel concêntrico com a presença de uma camada esclerificada interfascicular (Figura 2C) e algumas espécies apresentaram dois anéis concêntricos de feixes vasculares (Figura 2D). Grãos de amido (Figura 2E) foram encontrados assim como

parênquima aerífero (Figura 2F).



**Figura 1.** Cortes transversais da raiz de *Anathallis*, *Lankesteriana*, *Stelis* e *Octomeria*. **A** Seção de *Anathallis acuminatae*, evidenciando endoderme em “O” e medula de células com parede secundária. **B** Detalhe epivelame com espessamento em fluorescência (texas red) de *A. bleyensis*. **C** Quatro polos de protoxilema em *A. brevipes*. **D** Sete polos de protoxilema e camadas de células com tamanhos diferentes em *A. flammea*. **E** CórTEX com camadas de células de mesmo tamanho em *A. gerthatsbachii*. **F** Velame com três camadas diferentes entre si em *Stelis. chorantha*. **G** Detalhe da exoderme com espessamento em “U” invertido e velame de *Octomeria crassifolia*. Legenda: (vl) velame, (epv) epivelame, (env) endovelame, (exo) exoderme, (cx) córtex, (end) endoderme, (pt) medula e (ti) idioblastos traqueoidais.

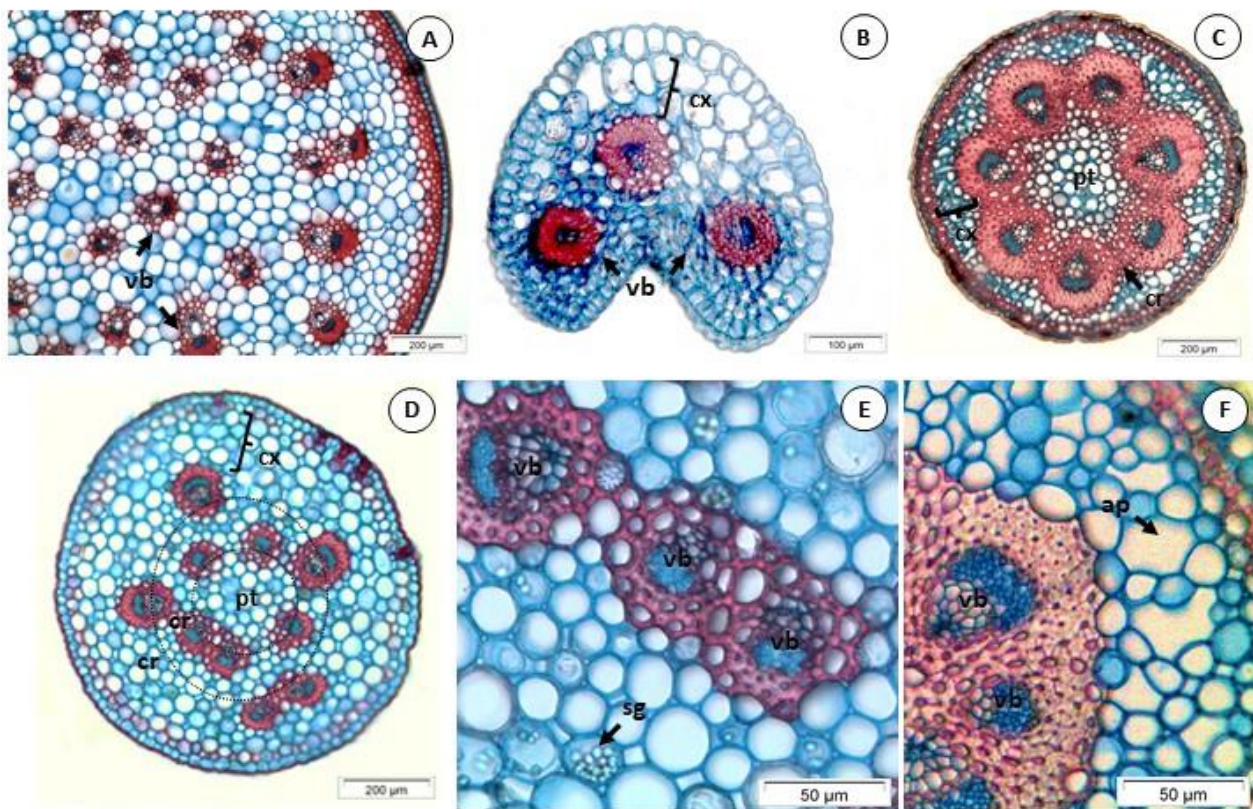
As folhas de *Anathallis*, *Lankesteriana* e *Stelis* apresentaram células epidérmicas achatadas nos cortes transversais, cicatrizes indicando tricomas e estômatos hipostomáticos (Figura 3A). Além disso, apresentam feixes vasculares alinhados centralmente e parênquima aquífero (Figura 3B). Em vista frontal, as espécies dos três gêneros variaram de quatro a seis células subsidiárias compondo seus estômatos (Figura 3C - E). O mesofilo das folhas também apresentou espessamento helicoidal, com o formato das células variando entre globoso e elipsoidal (Figura 3F). Os feixes vasculares variam de posição, sendo dispostos na porção central ou abaxial; variou no tamanho, sendo de mesmo tamanho ou diferentes diâmetros e no número, de três a 30. A borda pode ser arredondada e aguda, e apresentar feixes de fibras ou feixes vasculares (Figura 3H - J).

### 3.2 Análises estatísticas

No gráfico da PCoA foi possível visualizar 4 agrupamentos: (1) o grupo *Acuminatae* (Figura 4, círculos em rosa), (2) o gênero *Stelis* (Figura 4, círculos em vermelho), (3) o gênero *Octomeria* (Figura 4, círculos em ciano) e (4) o gênero *Anathallis* constituído apenas pelos grupos: *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia*, com a adição do gênero *Lankesteriana* (Figura 4, círculos em azul, verde, laranja e roxo, respectivamente). Ao analisar a significância dos caracteres para os agrupamentos vistos no gráfico da PCoA, levando em conta  $p < 0.05$ , dos 57 caracteres analisados, 24 foram considerados significativos, sendo oito de raiz, oito de ramicaule e seis de folha (Tabela 1).

Dos caracteres de raiz: camadas diferenciadas entre si no velame (RT03), espessamento no epivelame (RT04), presença de idioblastos no córtex (RT08), espessamento na endoderme (RT10) e número de polos do protoxilema (RT13), número de camadas no velame (RT02), formato das células da exoderme (RT03) e presença de aerênquima (RT17) (Tabela 1).

Dos caracteres do ramicaule: número de camadas externas do córtex esclerificadas (RM05), número de feixes vasculares (RM11), organização dos feixes vasculares (RM12) e a localização (RM13), presença de camadas externas do córtex esclerificadas (RM04), presença de aerênquima (RM07), presença de



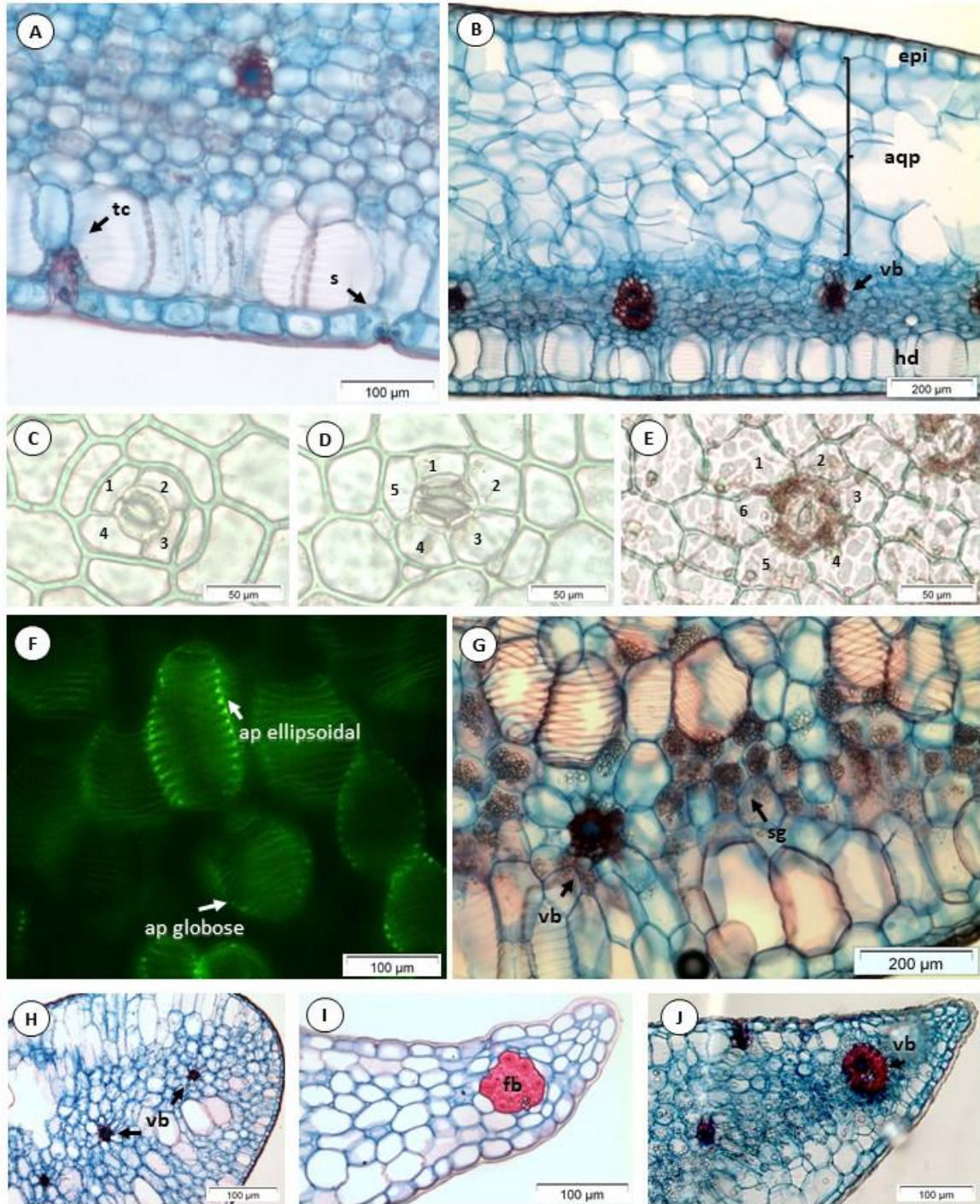
**Figura 2.** Cortes transversais do ramicaule de *Anathallis*, *Lankesteriana*, *Stelis* e *Octomeria*. **A** Feixes vasculares dispersos em *Stelis aprica*. **B** Feixes vasculares alinhados em *Lankesteriana caudatipetala*. **C** Anel concêntrico de feixes vasculares em *Anathallis heterophylla*. **D** Dois anéis concêntricos de feixes de vasculares em *A. linearifolia*. **E** Detalhe dos feixes vasculares e grãos de amido em *A. linearifolia*. **F** Detalhe de parênquima aerífero em *A. modesta*. Legenda: (vb) feixe vascular, (cx) córtex, (cr) anel concêntrico, (sg) grãos de amido e (ap) parênquima aerífero.

amido (RM08) e presença de camada esclerificada interfascicular (RM10) (Tabela 1).

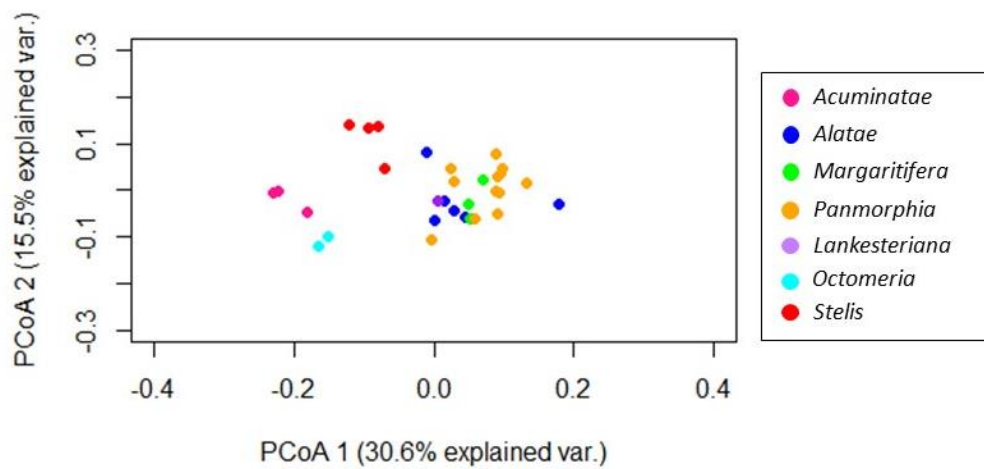
Dos caracteres da folha: localização dos feixes vasculares (LF20), células alongadas irradiando os feixes vasculares (LF23), mesofilo com presença de idioblastos traqueoidais com espessamento helicoidal (LF17), borda com presença de feixes vasculares ou feixe de fibras (LF26), configuração da folha (LF03) e formato dos idioblastos traqueoidais com espessamento helicoidal (LF18) (Tabela 1).

### 3.3 Análises filogenéticas

A árvore filogenética de ML (Figura 5), tendo *Octomeria* como grupo externo, separou as espécies em dois clados: um com o grupo *Acuminatae* e outro



**Figura 3.** Cortes transversais das folhas de *Anathallis*, *Lankesteriana*, *Stelis* e *Octomeria*. **A** Detalhe de cicatriz de tricoma e estômato em *Anathallis rubens*. **B** Detalhe de parênquima aquífero homogêneo sobre feixe vasculares alinhados e hipoderme em *A. sclerophylla*. **C** Estômato com quatro células subsidiárias em *A. gerthatsbachii*. **D** Estômato com cinco células subsidiárias em *A. sclerophylla*. **E** Estômato com seis células subsidiárias de *Stelis chorantha*. **F** Detalhe dos idioblastos traqueoidais globosos e elipsoidais de *A. modesta* em fluorescência (wg). **G** Detalhe dos idioblastos traqueoidais e grãos de amido de *A. rabei*. **H** Detalhe da borda arredondada em *A. aristulata*. **I** Detalhe da borda aguda com feixe de fibras em *A. brevipes*. **J** Detalhe da borda aguda com feixe vascular em *Lankesteriana caudatipetala*. Legenda: (tc) cicatriz de tricoma, (s) estômato, (epi) epiderme, (aqp) parênquima aquífero, (vb) feixe vascular, (hd) hipoderme, (ap ellipsoidal) parênquima aquífero elipsoidal, (ap globose) parênquima aquífero globoso, (sg) grãos de amido e (fb) feixe de fibra.



**Figura 4.** Gráfico PCoA representando os agrupamentos formados a partir dos caracteres anatômicos. Espécies amostradas de *Acuminatae* em rosa, *Stelis* em vermelho, *Octomeria* em ciano, *Alatae* em azul, *Margaritifera* em verde, *Panmorphia* em laranja e *Lankesteriana* em roxo.

caracteres feita no Winclada, 13 estados de caráter foram sinapomórficos e 5 autapomórficos (Figura 6).

Os gêneros *Anathallis*, *Stelis* e *Lankesteriana*, apresentaram idioblastos traqueoidais com espessamento helicoidal (49) de formato elipsoidal e globoso (50) e de possuírem de três a mais camadas compondo o mesofilo (46) como sinapomorfias em relação ao gênero *Octomeria* (Figura 6).

O grupo *Acuminatae* foi posicionado como grupo irmão do clado formado por *Stelis*, *Anathallis* e *Lankesteriana*, e tem como sinapomorfias: apresentar três a quatro camadas no velame (1), sendo essas iguais entre si (3) e de duas a três camadas externas esclerificadas no córtex do ramicaule (23). A presença de cristais é uma autapomorfia de *A. sclerophylla*, e as 29 camadas de células no ramicaule foi para *A. acuminata* (Figura 6).

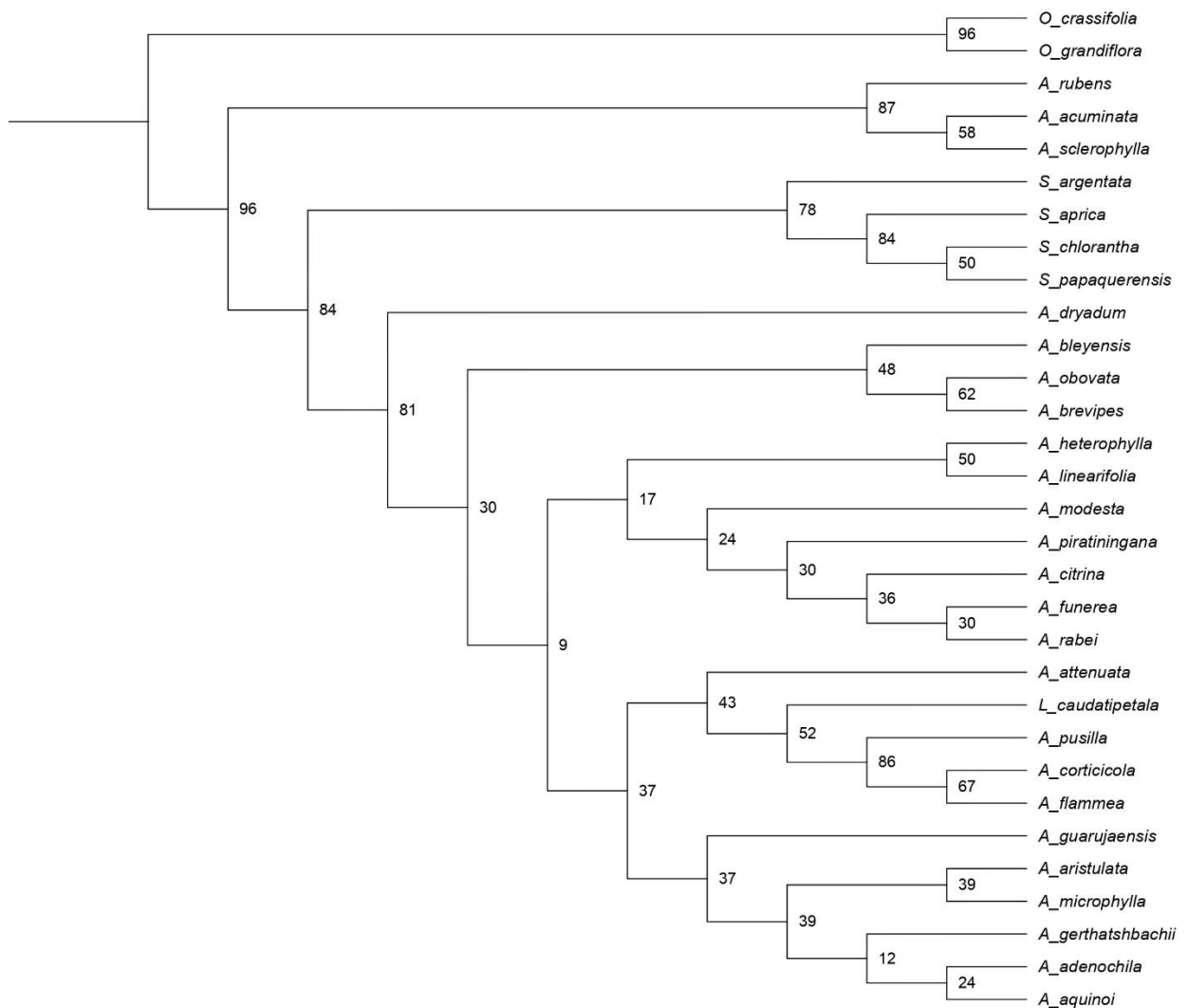
**Tabela 1.** Caracteres significativos na separação dos clusters.

Raiz		Ramicaule		Folha	
RT01	**	RM04	**	LF03	*
RT03	***	RM05	***	LF17	**

RT04	***	RM07	**	LF18	*
RT06	**	RM08	**	LF20	***
RT08	***	RM10	**	LF23	***
RT10	***	RM11	***	LF26	**
RT13	***	RM12	***		
RT17	**	RM13	***		

Atributo significativo para  $p < 0.05$ : 0 '\*\*\*'; 0.001 '\*\*'; 0.01 '\*'

- A figura de PCoA mostrando os caracteres que foram significativos para os agrupamentos se encontra no material suplementar (Figura 7).



**Figura 5.** Árvore filogenética de Máxima Verossimulhança construída no software IQTree 2 a partir da matriz de caracteres, com o gênero *Octomeria* como grupo externo. Os números nos nós se referem ao suporte de bootstrap.



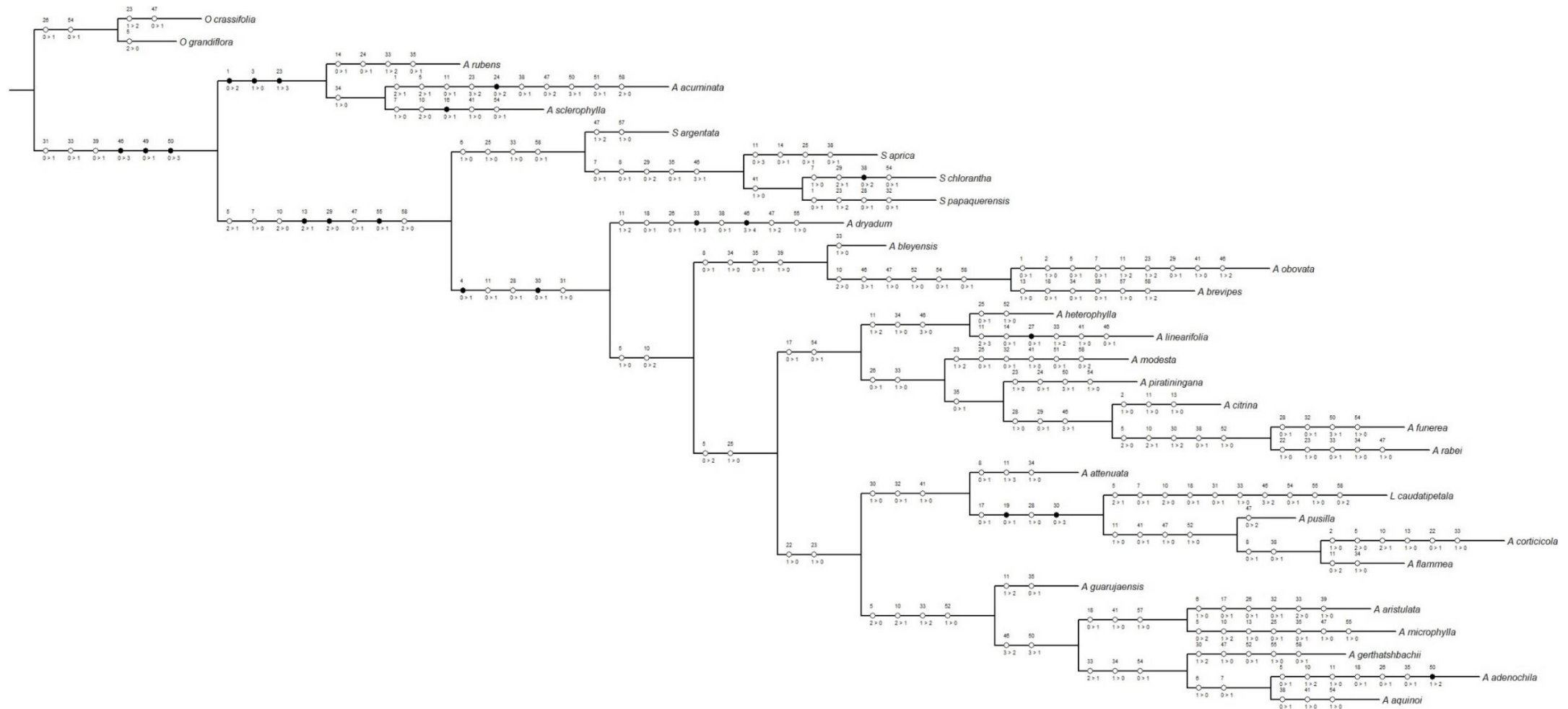
As sinapomorfias que uniram *Stelis*, *Anathallis* e *Lankesteriana* foram a presença de três a quatro polos de protoxilema (13), até 20 feixes vasculares no ramicaule (29) e a presença de células alongadas irradiando os feixes vasculares no mesofilo (55). A presença de estômatos com seis células subsidiárias foi autapomorfico para *S. chlorantha* (Figura 6).

O gênero *Stelis* ficou como grupo irmão de *Anathallis* e *Lankesteriana*, e estes apresentam espessamento do epivelame (4) e feixes vasculares dispostos em anéis concêntricos ou alinhados (30) como sinapomorfias. Dentro de *Anathallis*, foi formado um clado representado por *L. caudatipetala*, *A. pusilla*, *A. corticícola* e *A. flammea* com as seguintes sinapomorfias: ramicaule semi-circular (19) e feixes vasculares alinhados no ramicaule (30). Os demais clados dentro do gênero não apresentaram sinapomorfias. As autapomorfias encontradas em *Anathallis* foram: o formato semi-circular (33) e quatro camadas no mesofilo (46) em *A. dryadum*; a presença de cristais (27) em *A. piratiningana* e o formato elipsoidal no idioblasto traqueoidal em *A. adenochila* (50) (Figura 6).

## 5. DISCUSSÃO

Com base nos dados anatômicos obtidos a partir dos órgãos vegetativos, em conjunto com as análises estatísticas e filogenéticas, foi possível separar o grupo *Acuminatae* de *Anathallis*, como já visto através de dados moleculares, porém o mesmo também é distinto do gênero *Stelis*, diferente do que as análises moleculares sugeriram (Karremans et al., 2013). Como visto através de dados moleculares (Mauad, 2016), os grupos infragenéticos: *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia* também se agruparam em um clado, baseando-se nos caracteres anatômicos analisados.

O gênero *Lankesteriana* foi proposto por Karremans a partir de espécies que antes pertenciam ao grupo *Panmorphia* com base em dados moleculares e de morfologia floral (Karremans, 2014). Nas análises estatísticas e filogenéticas, o gênero foi alocado dentro de *Anathallis* por apresentar várias características anatômicas semelhantes, como a quantidade (1) e formato das camadas do



**Figura 6.** Filogenia construída no Winclada com otimização ACCTRAN. Círculos em preto representam as sinapomorfias, e os círculos brancos as homoplasias, a partir dos caracteres anatômicos descritos na Tabela 3.

velame (2). Essas características compartilhadas entre *Lankesteriana* e *Anathallis* podem ser diagnósticas da afinidade *Lepanthes*, já que não foi possível separá-los nas análises estatísticas e filogenéticas, porém, elas se separaram de *Stelis* representante da afinidade *Pleurothallis* e de *Octomeria* representante da afinidade *Octomeria*. Estudos anatômicos. Estudos anatômicos englobando os demais gêneros da afinidade *Lepanthes* e as demais afinidades, precisam ser feitos para a confirmação da atribuição e importância dessas características encontradas.

Através da anatomia do velame, como o número de camadas, igualdade no formato das células e presença de espessamento no epivelame (Rodrigues e al., 2021; Pridgeon, 1982), conseguimos separar os gêneros e também o grupo *Acuminatae*. Os caracteres anatômicos analisados possuem potencial taxonômico dentro dos gêneros analisados, como por exemplo, as duas camadas distintas no velame, com epivelame de formato achatado e as células do endovelame alongadas radialmente dentro do gênero *Octomeria*. Diferente do que visto em *Stelis* no velame, que apresenta de duas a três camadas diferentes entre si, com a presença de espessamento helicoidal, com o endovelame sendo composto por células mais alongadas do que as subsequentes. Já o grupo *Acuminatae* apresenta de três a quatro camadas de células iguais entre si e sem espessamento no velame. A anatomia do velame em *Lankesteriana* foi a mesma compartilhada nos grupos *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia*, apresentando duas camadas, com exceção de *A. obovata* com três, de epivelame com espessamento em “U”.

A anatomia dos feixes vasculares no ramicaule também é decisiva na classificação entre os gêneros. Em *Octomeria* os feixes vasculares são dispersos e concentrados na região da medula. Diferente do que foi visto em *Stelis* e no grupo *Acuminatae*, com feixes vasculares dispersos sem padrão no córtex e em maior número quando comparado aos feixes de *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia* dispostos em um ou dois anéis concêntricos. A quantidade de feixes vasculares variou desde *A. rubens* com 34 feixes a três feixes em *L. caudatipetala*, *A. pusilla* e *A. flammea*, esta variação está associada ao diâmetro da planta, sendo auxiliares a sustentação (Stern et al., 1985).

Em todas as características analisadas nas folhas, não houve padrões estritamente encontrados. Essas folhas são hipostomáticas, com quatro a seis

células subsidiárias, e em vista frontal suas células têm paredes retas e podem ser observadas cicatrizes de tricomas (Almeida et al. 2019; Avi e Rodrigues, 2019).

Quando os feixes vasculares estão dispostos próximos da face abaxial, o parênquima aquífero forma uma camada homogênea sobre eles. Também foi visto que quando estão alinhados centralmente no mesofilo, células parenquimatosas simples se misturam com o parênquima aquífero. A hipoderme em sua maioria apresentou células de parede celular com espessamento helicoidal, assim como o parênquima aquífero. A variação da posição dos feixes vasculares não interferiu na presença de hipoderme na face abaxial, diferente do que já foi visto em outros estudos (Avi e Rodrigues, 2019).

A ausência em *Octomeria* de idioblastos traqueoidais com espessamento helicoidal no mesofilo das folhas foi o caráter que o separou dos demais gêneros. A presença de parênquima aquífero e o tipo de espessamento pode ser variável dentro das espécies da subtribo (Almeida et al., 2019; Avi e Rodrigues, 2019; Pridgeon, 1982; Stern, 2014). A presença de idioblastos traqueoidais e de fibras vasculares trazem suporte mecânico para as folhas, evitando que as células se colapsem em períodos de seca (Holtzmeier et al., 1998). Por meio da microscopia de fluorescência, assim como visto por Almeida et al. (2019), com espécies de *Acianthera*, identificamos a composição dos idioblastos traqueoidais sendo a lignina o principal componente.

Em comparação com a quantidade de caracteres analisados, a folha foi o órgão que obteve menos dados significativos para os agrupamentos (Tabela 3), o que pode ser devido ao fato de que é o órgão, entre os estruturais, que pode sofrer maior pressão ambiental (Silva et al., 2006; Oliveira e Sajo, 1999), assim apresentando maior variação em sua anatomia. Já o ramicaule e raiz tiveram maior quantidade de caracteres significativos com potencial filogenético, sendo os órgãos que melhor separaram os grupos.

A anatomia dos órgãos vegetativos é mais decisiva para classificar espécies em filogenias do que a anatomia floral, já que esta sofre pressão do polinizador (Borba et al., 2002). O número de homoplasias encontrados nos órgãos vegetativos é menor, quando comparado ao floral dentro do gênero, sendo assim mais um indício de que os órgãos vegetativos são mais conservativos para serem usados como indicadores taxonômicos (Almeida et al., 2019).

Os agrupamentos vistos neste estudo foram similares ao que foi encontrado em análises moleculares, em que o grupo *Acuminatae* foi alocado para fora do gênero *Anathallis* e incluído em *Stelis* (Karremans et al., 2013; Mauad, 2016). Atualmente, todas as espécies do grupo *Acuminatae* estão sinonimizadas em *Stelis* (Karremans et al., 2013; POWO), porém avaliando o número de camadas no velame e a diferenciação entre elas, conseguimos separar *Acuminatae* de *Anathallis* e de *Stelis*.

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através da anatomia dos órgãos vegetativos do gênero *Anathallis* e dos gêneros *Octomeria*, *Stelis* e *Lankesteriana*, conseguimos diferenciar o grupo *Acuminatae* dos demais dos demais grupos informais. A dispersão dos feixes vasculares no ramicaule agrupou *Acuminatae* e *Stelis*, porém o número de camadas no velame e essas sendo ou não diferenciadas entre si, distinguiu *Acuminatae* de *Anathallis* e de *Stelis*.

Não encontramos caracteres exclusivos para o gênero *Anathallis*, porém as semelhanças e variações podem ser importantes na classificação a nível de afinidade. Somando ao fato de que os grupos dentro de *Anathallis* não se separaram totalmente nas análises moleculares já feitas, o que encontramos aqui pode ser uma nova evidência de que através da anatomia se corrobora a junção entre *Alatae*, *Margaritifera* e *Panmorphia* e a separação de *Acuminatae*. Sendo este último, mais próximo ao gênero *Stelis*, como os dados moleculares mostraram.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida, A. B. R.; Smidt, E. C.; Amano, E. Evolution of anatomical characters in *Acianthera* section *Pleurobotryae* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). **PLOS ONE** v.14, p. 1-21. 2019.

Avi, R. C.; Rodrigues, A. C. Comparative anatomy of the leaf and ramicaule in Pleurothallidinae (Orchidaceae) species. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 146 n. 3, p. 198-212. 2019.

Barbosa-Rodrigues, J. Genera et Species Orchidearum Novarum I. **Sebastianopolis**, p. 23. 1877.

BFG – The Brazil Flora Group. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, p. 1085-1113. 2015.

BFG – The Brazil Flora Group. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). **Rodriguésia** v. 69 n.4, p. 1513-1527. 2018.

Bukatsch, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos**, v.61, p. 255. 1972.

Borba, et al. Floral and Vegetative Morphometrics of five Pleurothallis (Orchidaceae) Species: Correlation with taxonomy, phylogeny, genetic variability and pollination systems. **Annals of Botany**, v. 90, p. 219-230. 2002.

Cogniaux, C. A. *Pleurothallis*. In: von Martius, C. F. P.; Eichler, A. W.; Urban, I. **Flora Brasiliensis**, v. 3, p. 377–593, 1896. Disponível em: <[http://florabrasiliensis.cria.org.br/search?taxon\\_id=13868](http://florabrasiliensis.cria.org.br/search?taxon_id=13868)>. Available from: 20 nov. 2021.

Holtzmeier, M. A.; Stern, W.L.; Judd, W. S. Comparative anatomy and systematics of Senghas's cushion species of *Maxillaria* (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.127, p.43-82. 1998.

Imig, et al. Vegetative anatomy and its systematic significance in the *Dryadella* Luer (Orchidaceae: Pleurothallidinae). **Feddes Repertorium**, v. 131, p. 175-187. 2020.

Johansen, D. A. Plant microtechnique. **New York: McGraw Hill Book**. 1940.

Kaiser, E. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. **Botanisch Zentralb** v. 180, p. 25-26. 1880.

Karremans, A. P et al. Phylogenetics of *Stelis* e closely related genera (Orchidaceae: Pleurothallidinae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 299, p. 151-176. 2013.

Karremans, A. P. *Lankesteriana*, a new genus in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Lankesteriana**, v. 13, n.3, p. 319-332. 2014.

Karremans, A. P. Genera Pleurothallidarum: an updated phylogenetic overview of Pleurothallidinae. **Lankesteriana**, v. 16, p. 219-241. 2016.

Liu, et al. A laccase-like phenoloxidaseis correlated with lignin biosynthesis in *Zinnia elegans*stem tissues. **The Plant Journal**, v.6 n.2, p. 213-224. 1994.

Luer, C. A. Icones Pleurothallidarum I - Systematics of the Pleurothallidinae

(Orchidaceae). **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v.15. 1986.

Luer, C. A. Icones Pleurothallidarum XVIII: Systematics of *Pleurothallis*: subgen. *Pleurothallis* sect. *Pleurothallis* subsect. *Antenniferae*, subsect. *Longiracemosae*, subsect. *Macrophyllae-Racemosae*, subsect. *Perplexae*. Subgen. *Pseudostelis*. Subgen. *Acuminatia* (Orchidaceae). **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v. 76. 1999.

Luer, C. A. Icones Pleurothallidarum XXVIII: Reconsideration of *Masdevallia*, and the systematic of *Specklinia* e vegetatively similar genera (Orchidaceae). **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v.105. 2006.

Luer, C. A. Icones Pleurothallidarum XXX: *Lepanthes* of Jamaica, systematics of *Stelis*, *Stelis* of Ecuador, part four. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v.115. 2009.

Maddison, W. P.; Maddison, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10. 2016. Available at: <http://mesquiteproject.org>.

Mauad, A. V. S. R. Estudos filogenéticos e genômicos no gênero *Anathallis* (Orchidaceae). Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil. 2016.

Minh, et al. IQ-Tree 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. **Molecular Biology and Evolution**, v. 37 n.5, p. 1530–1534. 2020.

Nixon, K. C. WinClada versão 1.00. 08. Published by the author, Ithaca, NY. 2002.

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

Piazza, L. D.; Smidt, E. C.; Bona, C. Anatomia comparada dos órgãos vegetativos de espécies de *Bulbophyllum* seção *Didactyle* (Lindl.) Cogn. e *Bulbophyllum* seção *Xiphizusa* Rchb.f. (Orchidaceae). **Hoehnea**, v. 42 n.1, p. 171-183. 2015.

POWO. **Plants of the World Online**. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. P. 2020. Available from: <<http://www.plantsoftheworldonline.org>> Acesso em: 12 nov. 2021.

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

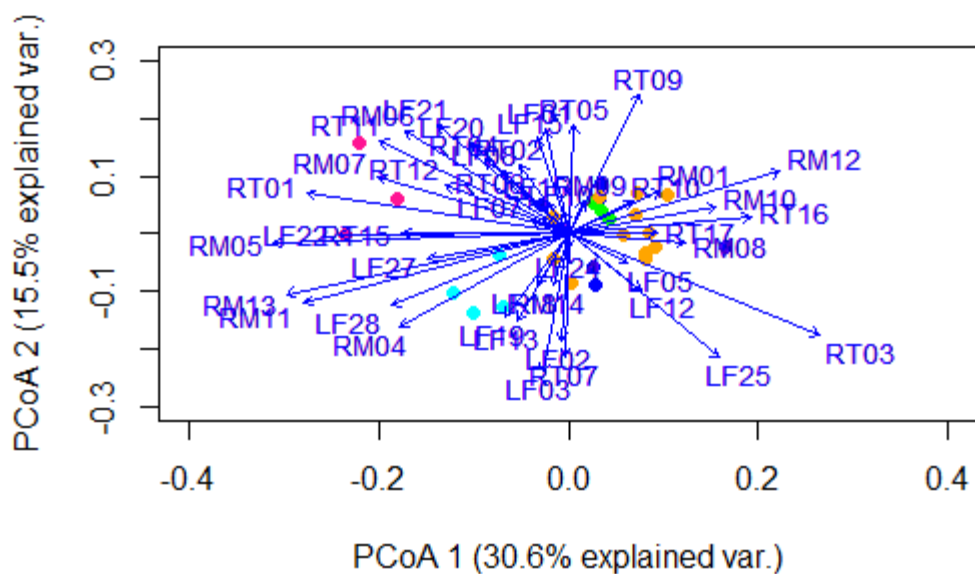
Pridgeon, A. M.; Solano, R.; Chase, M. W. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear e plastid DNA sequences. **American Journal of Botany**, v. 88 n.12, p. 2286-2308. 2001.

Rodrigues, A. C.; Oliveira, F. M. C.; Kedrovki, H. R.; Cruz, R. Within the roots of

- Pleurothallidinae (Orchidaceae): An evolutionary analysis. **Flora**, v. 282. 2021.
- Santos, M. C.; Brito, A. L. V. T.; Smidt, E. C. *Anathallis* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) in Paraná state, Brazil. **Rodriguésia** v. 70, p. 1-36. 2019.
- Scatena, V.L.; Nunes, A. C. Anatomia de *Pleurothallis rupestris* Lindl. (Orchidaceae) dos campos rupestres do Brasil. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 15, p. 35-43. 1996.
- Sereno, P. C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, v. 23, p. 565–587. 2007.
- Silva, et al. 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 Brasilica**, v.20 n.3, p. 741–750. 2006.
- Smidt, E. C.; Gallo, L. W.; Scatena, V. L. Leaf anatomical and molecular studies in *Bulbophyllum* section *Micranthae* (Orchidaceae) and their implications for systematics. **Brazilian Journal of Botany**, v. 35. 2013.
- Stern, W. L.; Pridgeon, A. M.; Luer, C.A. Stem structure and its bearing on the systematics of Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 91, p. 457–471. 1985.
- Stern, W. L. Anatomy of the Monocotyledons. Oxford. 2014.



## 8. MATERIAL SUPLEMENTAR



**Figura 7.** Gráfico PCoA com os caracteres significativos em azul proporcional ao comprimento das flechas.

**Tabela 2.** Espécimes de *Anathallis* utilizados na análise anatômica dos órgãos vegetativos.

Táxon	Grupo	Voucher ou número de acesso
<i>Anathallis acuminata</i> (Kunth) Pridgeon & M.W.Chase	<i>Acuminatae</i>	IBot nº de 13015/ A.V. Mauad, 4
<i>A.adenochila</i> (Loefgr.) F. Barros	<i>Panmorphia</i>	A.L.V. Toscano de Brito 2876
<i>A.aquinoi</i> (Schltr.) Pridgeon & M.W.Chase	<i>Panmorphia</i>	A.L.V. Toscano de Brito, 3334
<i>A.aristulata</i> (Lindl.) Luer	<i>Alatae</i>	IBot nº de P6692
<i>A.attenuata</i> (Rolfe) Pridgeon & M.W. Chase	<i>Margaritifera</i>	A.L.V. Toscano de Brito, 3627/ M. Bolson 642
<i>A.bleyensis</i> (Pabst) F.Barros	<i>Panmorphia</i>	M. Bolson, 642/ A.L.V Toscano de Brito 3662
<i>A.brevipes</i> (H. Focke) Pridgeon & M.W. Chase	<i>Panmorphia</i>	IBot nº sn
<i>A.citrina</i> (Schltr) Pridgeon & M.W. Chase	<i>Alatae</i>	M.C. Santos, 12/ D. Imig 411
<i>A.corticicola</i> (Schltr. ex Hoehne) Pridgeon & M.W. Chase	<i>Panmorphia</i>	C.A. Royer, 91
<i>A.dryadum</i> (Schltr.) F.Barros	<i>Alatae</i>	IBot nº P4996
<i>A.flammea</i> (Barb.Rodr.) F. Barros	<i>Panmorphia</i>	A.L.V. Toscano de Brito, 3627
<i>A.funerea</i> (Barb.Rodr.) Luer	<i>Panmorphia</i>	A.L.V. Toscano de Brito 3455

<i>A.gerthatshbachii</i> (Hoehne) Pridgeon & M.W. Chase	<i>Alatae</i>	M.C. Santos, 136
<i>A.guarujaensis</i> (Hoehne) F.Barros	<i>Panmorphia</i>	A.L.V. Toscano de Brito, 3665
<i>A.heterophylla</i> Barb. Rodr.	<i>Alatae</i>	A.L.V. Toscano de Brito, 3538/ M. Klingelfus, 217, 218
<i>A.linearifolia</i> (Cogn.) Pridgeon & M.W.Chase	<i>Margaritifera</i>	IBot nº P4746/ A.L.V Toscano de Brito 3446/ IBot nº 6822
<i>A.microphylla</i> (Barb.Rodr.) C.O.Azevedo & van den Berg	<i>Panmorphia</i>	A.V.S.R. Mauad, 8
<i>A.modesta</i> (Barb. Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	<i>Panmorphia</i>	IBot nº 12994
<i>A.obovata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	<i>Alatae</i>	Romanini, RP 286/ IBot nº 12423
<i>A.piratiningana</i> (Hoehne) F. Barros	<i>Margaritifera</i>	A.L.V Toscano de Brito 3399
<i>A.pusilla</i> (Barb.Rodr.) F.Barros	<i>Panmorphia</i>	A.L.V. Toscano de Brito, 3529
<i>A.rabei</i> (Foldats) Luer	<i>Panmorphia</i>	A.V.S.R. Mauad, 1
<i>A.rubens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase.	<i>Acuminatae</i>	D.C. Imig, 410/ IBot nº 11795
<i>A.sclerophylla</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	<i>Acuminatae</i>	IBot nº 14997
<i>Lankesteriana caudatipetala</i> (C.Schweinf) Karremans	Afinidade Lepanthes	Toscano de Brito, A.L.V. 3277
<i>Stelis aprica</i> Lindl.	Afinidade Pleurothallis	IBot nº de acesso 13015/ 12834
<i>S. argentata</i> Lindl.	Afinidade Pleurothallis	M.C. Santos 11/ H. Ignowski, 027/ H. Ignowski 005
<i>S.chlorantha</i> Barb. Rodr.	Afinidade Pleurothallis	Kersten, R. 726/ H. Ignowski 010
<i>S. papaquerensis</i> Rchb.f	Afinidade Pleurothallis	H. Ignowski 07
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	Afinidade Octomeria	T.F Santos 137, T.F Santos 141
<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	Afinidade Octomeria	M, Bolson 602, Engles 3677

**Tabela 3.** Caracteres anatômicos usados nas análises estatística e filogenética.

Número do caráter	Código dos caracteres	Estados dos caracteres
1	RT01	Root, bi-stratified velamen, number: (0) 2 layers, (1) 3 layers, (2) 4 layers
2	RT02	Root, velamen, form outer cells: (0) rounded, (1) polygonal
3	RT03	Root, velamen, layers differentiated from each other: (0) equal layers, (1) different layers

4	RT04	Root, thickening in the epivelamen: (0) absence, (1) presence
5	RT05	Root, exodermis, cell wall thickening: (0) very thin, (1) thin to thick, (2) very thick
6	RT06	Root, exoderm, cell shape: (0) rounded, (1) polygonal
7	RT07	Root, cortex, number of layer: (0) tree, (1) four, (2) more than five
8	RT08	Root, cortex, presence of reticulate idioblasts: (0) absence, (1) presence
9	RT09	Root, endodermis, type of wall thickening: (0) U-shape, (1) O-shape
10	RT10	Root, endodermis, wall thickness: (0) fine to thick, (1) very thin, (2) very thick
11	RT11	Root, endodermis, number of passage cells: (0) 1-9, (1) 10-15, (2) 16-20, (3) 21-25
12	RT12	Root, endodermis, cell shape: (0) rounded, (1) polygonal
13	RT13	Root, number of protoxylem poles: (0) 3-4, (1) 5-7, (2) 8-9
14	RT14	Root, presence of raphides: (0) absence, (1) presence
15	RT15	Root, medulla, type of wall: (0) primary, (1) secondary
16	RT16	Root, presence of crystals: (0) absence, (1) presence
17	RT17	Root, presence air parenchyma: (0) absence, (1) presence
18	RT18	Root, presence of starch: (0) absence, (1) presence
19	RM01	Ramical, shape in cross section: (0) circular, (1) semi-circular
20	RM02	Ramical, unistratified epidermis: (0) unistratified, (1) bistratified
21	RM03	Ramical, shape of epidermal cells: (0) rounded, (1) polygonal
22	RM04	Ramical, presence of external sclerified cortex: (0) absence, (1) presence
23	RM05	Ramical, number of sclerified cortical layers: (0) absence, (1) 1, (2) 2, (3) 3
24	RM06	Ramical, total number of cell layers in cortex: (0) 1-9, (1) 10-19, (2) 20-29
25	RM07	Ramical, presence of aerenchyma: (0) absence, (1) presence
26	RM08	Ramical, presence of starch: (0) absence, (1) presence
27	RM09	Ramical, presence of crystals: (0) absence, (1) presence
28	RM10	Ramical, presence of sclerified interfascicular fundamental tissue: (0) absence, (1) presence
29	RM11	Ramical, number of vascular bundles: (0) 1-10, (1) 11-20, (2) 21-32
30	RM12	Ramical, organization of vascular bundles: (0) scattered, (1) 1 concentric ring, (2) 2 concentric rings, (3) aligned
31	RM13	Ramical, location of vascular bundles: (0) central, (1) scattered
32	RM14	Ramical, pith, type of cell walls: (0) absence, (1) primary, (2) secondary
33	LF01	Leaf, leaf blade shape in cross section: (0) semi linear, (1) linear, (2) triangular, (3) semi circular
34	LF02	Leaf, adaxial face with a groove in the middle: (0) absence, (1) presence
35	LF03	Leaf, configuration: (0) elliptical, (1) obovate
36	LF04	Leaf, stomata distribution: (0) hypostomatic, (1) amphistomatic
37	LF05	Leaf, shape of epidermal cell wall in frontal view: (0) straight, (1) irregular
38	LF06	Leaf, number of subsidiary cells in stomatal complex, number: (0) 4, (1) 5, (2) 6
39	LF07	Leaf, presence of trichome scars: (0) absence, (1) presence
40	LF08	Leaf, shape of epidermal cells in cross section: (0) flattened, (1) rounded
41	LF09	Leaf, presence of adaxial hypodermis: (0) absence, (1) presence
42	LF10	Leaf, presence of abaxial hypodermis: (0) absence, (1) presence

43	LF11	Leaf, abaxial hypodermis, number of layers: (0) 0, (1) 1, (2) 2, (3) 3
44	LF12	Leaf, abaxial hypodermis, cells with thickened walls: (0) absence, (1) presence
45	LF13	Leaf, presence of heterogeneous chlorophyll parenchyma: (0) absence, (1) presence
46	LF14	Leaf, number of layers in mesophyll: (0) 2, (1) 3, (2) 4, (3) 5, (4) 6
47	LF15	Leaf, number of cells in the mesophyll: (0) 9-11, (1) 12-14, (2) 15-19
48	LF16	Leaf, aquiferous parenchyma cell organization: (0) absence, (1) presence
49	LF17	Leaf, mesophyll, presence of traqueoidal idioblasts with helicoidal thickening: (0) absence, (1) presence
50	LF18	Leaf, shape of traqueoidal idioblasts with helicoidal thickening: (0) without thickening, (1) globose, (2) ellipsoidal, (3) both
51	LF19	Leaf, presence of idioblasts with prismatic crystals: (0) absence, (1) presence
52	LF20	Leaf, location of vascular bundles: (0) central, (1) abaxial
53	LF21	Leaf, vascular bundles organization: (0) aligned, (1) scattered
54	LF22	Leaf, size of vascular bundles: (0) same size, (1) diferent size
55	LF23	Leaf, elongated cells radiating vascular bundle sheath: (0) absence, (1) presence
56	LF24	Leaf, sheath of bundles around the vascular system: (0) absence, (1) presence
57	LF25	Leaf, edge format: (0) rounded, (1) tapered
58	LF26	Leaf, edge with vascular bundle or fiber bundle: (0) none, (1) vascular bundle, (2) fiber bundle

---