

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

NATÁLIA OLIVEIRA BONFANTE

EVOLUÇÃO DOS CARACTERES MORFOANATÔMICOS VEGETATIVOS NO
GÊNERO *PABSTIELLA*- PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE)

CURITIBA

2023

NATÁLIA OLIVEIRA BONFANTE

EVOLUÇÃO DOS CARACTERES MORFOANATÔMICOS VEGETATIVOS NO
GÊNERO *PABSTIELLA*- PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE)

Dissertação apresentada como requisito parcial à
obtenção do grau de Mestre em Botânica, no
Programa de Pós-Graduação em Botânica, Setor de
Ciências Biológicas, da Universidade Federal do
Paraná

Orientador: Prof. Dr. Eric Camargo Smidt
Co-orientadora: Profa. Dra. Cleusa Bona

CURITIBA

2023

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Bonfante, Natália Oliveira

Evolução dos caracteres morfoanatômicos vegetativos no gênero *Pabstiella*- Pleurothallidinae (Orchidaceae) / Natália Oliveira Bonfante. – Curitiba, 2023.

1 recurso on-line : PDF.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Eric Camargo Smidt.

Coorientadora: Profa. Dra. Cleusa Bona.

1. Orquídeas. 2. Plantas - Anatomia. 2. Filogenia. I. Smidt, Eric de Camargo, 1977-. II. Bona, Cleusa, 1966-. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica. IV. Título.

Bibliotecária: Giana Mara Seniski Silva CRB-9/1406



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO BOTÂNICA -
40001016004P9

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação BOTÂNICA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **NATALIA OLIVEIRA BONFANTE** intitulada: **Evolução Dos Caracteres Morfoanatômico Vegetativos No Gênero Pabstiella- (Pleurothallidinae - Orchidaceae)**, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa. A outorga do título de mestra está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 17 de Março de 2023.

Assinatura Eletrônica

20/03/2023 15:28:24.0

CLEUSA BONA

Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

20/03/2023 13:11:19.0

ERIKA AMANO

Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

20/03/2023 11:13:24.0

CARLA ADRIANE ROYER

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

CENTRO POLITECNICO - Curitiba - Paraná - Brasil

CEP 81531980 - Tel: (41) 3361-1625 - E-mail: pgbotanica.ufpr@gmail.com

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.

Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 264664

Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://www.prppg.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp>
e insira o código 264664

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, José e Roseli, em especial a minha mãe por todo apoio nestes dois anos longe de casa e por me ensinarem a nunca desistir por mais que o caminho seja longo.

Aos meus orixás/guias espirituais, que com sua grande sabedoria me auxiliaram a compreender e lidar com as mais diversas situações deste período.

Ao meu orientador, professor Eric de Camargo Smidt, pelo conhecimento compartilhado e paciência em ensinar algo totalmente novo para mim.

A minha co-orientadora, professora Cleusa Bona, pela dedicação, pelo apoio, pelos conselhos, pela confiança depositada, pela amizade, e por ser muitas vezes uma “mãezona” para mim.

Ao senhor Marcos Klingelfus, por cultivar e ceder as amostras destas micro-orquídeas, para a realização deste trabalho.

Aos professores do Curso da Pós-Graduação em Botânica da UFPR, pelos ensinamentos e pela contribuição no meu amadurecimento profissional.

Ao centro de microscopia eletrônica pelo uso dos laboratórios e equipamentos para análise em microscopia eletrônica de varredura. Em especial a doutoranda Paula Carolina Ferreira, pela receptividade e auxílio no preparo das amostras.

Ao herbário UPCB pela receptividade e acesso as amostras de *Pabstiella* essenciais para o término desta pesquisa.

Ao CNPq (conselho nacional de desenvolvimento científico e tecnológico) por financiar esta pesquisa.

Aos amigos e colegas do PPGBot, que me acompanharam durante este período tornando os dias mais leves, em especial a Eduarda Taufer e a Eduarda Bernardi, que mesmo distantes fisicamente se fazem presentes todos os dias em minha vida.

As minhas filhas felinas, Augusta e Bernarda, que me fizeram companhia e foram meus “potinhos de serotonina” nos dias difíceis

Agradeço a todas as pessoas que, de certa forma, colaboraram para realização deste trabalho.

RESUMO

A subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae) se caracteriza pelas espécies epífitas com crescimento simpodial, não pseudobulbosas, com caules secundários ou ‘ramicaules’, folhas conduplicadas e raízes velamentosas. Os gêneros de Pleurothallidinae apresentam grande variação nos estados de carácter, porém com poucas sinapomorfias reconhecidas. *Pabstiella* é um gênero fortemente suportado na filogenia recente, e é um exemplo desta variação. Esse gênero, após análises moleculares, foi dividido em dez seções: *Mentosae*, *Carinatae*, *Linguiformes*, *Pyramidales*, *Brevicaules*, *Brachystachyae*, *Ornithoides*, *Longicaules*, *Effusae* e *Pabstiella*. Apesar dos crescentes estudos nesta subtribo, os trabalhos com morfologia de *Pabstiella* são poucos, e mais raros ainda são os estudos que envolvem caracteres anatômicos. Levando isto em consideração, a presente pesquisa visa: levantar os principais caracteres morfoanatômicos vegetativos das espécies nas dez seções estabelecidas e avaliar a evolução dos caracteres através de análises de reconstrução de caracteres com base na filogenia do grupo. Para tal, amostras de raiz, caule e folha foram cortadas transversalmente à mão livre e analisadas como material fresco e/ou fixado em FAA 50 e processados de acordo com técnicas básicas para microscopia de luz e eletrônica de varredura. A raiz possui velame biestratificado com epivelame espessado em O ou U; endovelame com células achatadas a alongadas radialmente, com ou sem espessamento de paredes e tilossomos reticulados na maioria das espécies; córtex parenquimático com células isodiamétricas ou aquíferas arredondadas e grandes; exoderme de paredes delgadas ou ligeiramente espessadas nas regiões mais velhas; endoderme com espessamento em O; cilindro vascular esclerificado com 3-7 polos de protoxilema. Ramicaule com tricomas embutidos, cutícula espessa, paredes epidérmicas lignificadas ou não; hipoderme frequente, esclerificada, simples ou estratificada; córtex parenquimático ou esclerificado de 2-8 camadas; cilindro vascular com 4-22 feixes vasculares envoltos por esclerênquima. A folha possui epiderme simples com tricomas embutidos e estômatos na face abaxial no nível da epiderme; mesófilo constituído de hipoderme aquífera em ambas as faces, com uma camada na abaxial e várias na adaxial, intercalado com parênquima clorofiliano regular; feixes vasculares envoltos por fibras, em fileira única no centro do parênquima clorofiliano, variando em número de acordo com a espécie; bordos agudos ou arredondados com feixes vasculares fibrosos e mais proeminente que os demais feixes; esclereídes reticuladas comumente ao redor dos feixes e idioblastos traqueoidais dispersos no parênquima clorofiliano em algumas espécies. Essa análise evidenciou quatro sinapomorfias para o gênero sendo estas: a presença de células do epivelame mais altas que o endovelame, presença de células gigantes no córtex e o padrão de distribuição dos tilossomos, características da raiz, e 2-3 camadas de tecido aquífero na face adaxial da folha. Em relação as seções, a sinapomorfia parede da epiderme lignificada no caule sustenta a seção *Pabstiella*.

Palavras-chave: Anatomia vegetativa. Filogenia. Orchidaceae. Tilossomos.

ABSTRACT

The subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae) is characterized by epiphytic species with sympodial growth, without pseudobulbs, with secondary stems or "ramicaul", conduplicate leaves, and velamentous roots. The genera of Pleurothallidinae show great variation in character states, but with few recognized synapomorphies. *Pabstiella* is a strongly supported genus in recent phylogeny and is an example of this variation. This genus, after molecular analyses, was divided into ten sections: *Mentosae*, *Carinatae*, *Linguiforms*, *Pyramidales*, *Brevicaules*, *Brachystachyae*, *Ornithoides*, *Longicaules*, *Effusae*, and *Pabstiella*. Despite the growing number of studies in this subtribe, studies on the morphology of *Pabstiella* are few, and studies involving anatomical characters are even rarer. Taking this into account, the present research aims to: survey the main vegetative morphoanatomical characters of the species in the ten established sections and evaluate the evolution of the characters through analysis of character reconstruction based on the phylogeny of the group. For this purpose, root, stem, and leaf samples were cut transversely freehand and analyzed as fresh material and/or fixed in FAA 50 and processed according to basic techniques for light and scanning electron microscopy. The root has a bistratified velamen with an O- or U-shaped thickened epivelamen; endovelamen with flattened to radially elongated cells, with or without wall thickening and reticulated tilosomes in most species; parenchymal cortex with large rounded isodiametric or aquiferous cells; thin-walled or slightly thickened exoderm in older regions; endodermis with O-shaped thickening; sclerified vascular cylinder with 3-7 poles of protoxylem. Ramicaule with embedded trichomes, thick cuticle, lignified or not lignified epidermal walls; frequent, sclerified, simple or stratified hypodermis; parenchyma or sclerified cortex of 2-8 layers; vascular cylinder with 4-22 vascular bundles surrounded by sclerenchyma. The leaf has a simple epidermis with embedded trichomes and stomata on the abaxial surface at the level of the epidermis; mesophyll consisting of aquiferous hypoderm on both sides, with one layer on the abaxial and several on the adaxial, interspersed with regular chlorophyll parenchyma; vascular bundles surrounded by fibers, in a single row in the center of the chlorophyll parenchyma, varying in number according to the species; sharp or rounded edges with fibrous vascular bundles and more prominent than the other bundles; reticulate sclereids commonly around the bundles and tracheoidal idioblasts scattered in the chlorophyll parenchyma in some species. This analysis showed four synapomorphies for the genus, namely: the presence of epivelamen cells higher than the endovelamen, presence of giant cells in the cortex and the distribution pattern of tylososomes, root characteristics, and 2-3 layers of aquiferous tissue in the adaxial face of the leaf. Regarding the sections, the synapomorphy of the lignified epidermis wall in the stem supports the *Pabstiella* section.

Key-words: Vegetative anatomy. Phylogeny. Orchidaceae. Tilosome.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Variação anatômica na raiz de *Pabstiella*.

Figura 2. Tilossomos na raiz de *Pabstiella*.

Figura 3. Variação anatômica na raiz de *Pabstiella*.

Figura 4. Anatomia da raiz do grupo externo.

Figura 5. Variação anatômica no caule de *Pabstiella*.

Figura 6. Anatomia do caule do grupo externo.

Figura 7. Variação morfológica das folhas de *Pabstiella*.

Figura 8. Formas da folha de *Pabstiella* em corte transversal.

Figura 9. Variação anatômica na folha de *Pabstiella*.

Figura 10. Variação anatômica na folha de *Pabstiella*.

Figura 11. Anatomia da folha do grupo externo.

Figura 12. Árvore com a evolução dos caracteres morfoanatômicos.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista e voucher das espécies de *Pabstiella* analisadas.

Tabela 2. Lista de caracteres morfoanatômicos usados na reconstrução dos estados ancestrais.

Material suplementar

Anexo I

Figura S1. Ausência de tilossomo. Morfotipo rudimentar.

Figura S2. Distribuição dos tilossomos em *Pabstiella*.

Figura S3. Morfotipo reticulado frouxo.

Figura S4. Morfotipo reticulado frouxo.

Figura S5. Morfotipo reticulado denso.

Figura S6. Morfotipo reticulado discoidal.

Figura S7. Morfotipo reticulado enovelado.

Figura S8. Comparação dos tilossomos em vista frontal e transversal.

Tabela S1. Matriz com os códigos dos caracteres.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	9
2 REVISÃO TEÓRICA	12
2.1 RAIZ	12
2.2 CAULE	14
2.3 FOLHA	15
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	18
4 CAPÍTULO I.....	23
VARIAÇÃO E EVOLUÇÃO DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS EM <i>PABSTIELLA</i>	
(PLEUROTHALLIDINAE: ORCHIDACEAE)	23
4.1 INTRODUÇÃO	25
4.2 MATERIAL E MÉTODOS	27
4.2.1 Material vegetal e processamento.....	27
4.2.2 Microscopia Eletrônica de Varredura.....	28
4.2.3 Análise filogenética.....	28
RESULTADOS	30
4.2.4 Anatomia da raiz.....	30
4.2.5 Anatomia do caule (ramicaule).....	35
4.2.6 Morfologia da folha	38
4.2.7 Anatomia da folha	38
4.3 ANÁLISE FILOGENÉTICA	45
4.4 DISCUSSÃO	48
4.4.1 Raiz	48
4.4.2 Caule	51
4.4.3 Folha	53
4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	57
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	62
6 ANEXO I.....	63

1 INTRODUÇÃO GERAL

A família Orchidaceae Juss. é considerada uma das maiores dentro das angiospermas. Apresenta muita diversidade morfológica e adaptativa comportando mais de 26.000 espécies (POWO, 2023). As orquídeas divergiram do ancestral comum de todos os outros membros de Asparagales por volta de 112 milhões de anos, e as linhagens de orquídeas existentes começaram a divergir umas das outras em torno de 90 milhões de anos (GIVNISH et al., 2015). Na taxonomia, o grupo que inclui as orquídeas é classificado como monofilético e está dividido em cinco subfamílias: Apostasioideae, Vanilloideae, Cypridioideae, Orchidoideae e Epidendroideae, a última contendo a maior parte dos táxons (CHASE et al., 2003).

Epidendroideae é a maior das subfamílias de orquídeas, com uma estimativa de 18.000 espécies em 650 gêneros, compreende a maior subfamília de Orchidaceae; está particularmente bem representada nos trópicos e subtropicais do Velho e do Novo Mundo, mas também é encontrada em áreas temperadas, estendendo-se acima do Círculo Polar Ártico até a Argentina, Tasmânia e Nova Zelândia no sul. Os representantes ocorrem em todos os habitats, exceto nos desertos do norte e sudoeste da África, na Península Arábica, na Austrália e no extremo sul da América do Sul (PRIDGEON et al., 2005). Características derivadas como epifitismo, pseudobulbos ou cormos, folhas dísticas, folhas caducas, folhas carnudas, folhas conduplicadas (vernação duplicada), inflorescências laterais, polínias duras, anteras caducas caracterizam as orquídeas epidendróides mais avançadas (DRESSLER, 1993). Dentro dessa subfamília encontramos a tribo Epidendreae, com indivíduos exclusivamente do novo mundo; epífitas terrestres, litófitas e saprófitas aclorofiladas com raízes velamentosas. As folhas podem estar ausentes ou, quando presentes, são articuladas, estreitamente conduplicadas, membranosas ou carnudas, planas ou às vezes teretes. As hastes são semelhantes a juncos, delgadas ou expandidas em pseudobulbos. Epidendreae incluiu até 47 subtribos mas foi reduzida acentuadamente nos últimos anos (STERN, 2014).

A subtribo Pleurothallidinae, possui em torno de 10 milhões de anos e tem uma das maiores taxas de diversificação de espécies em Orchidaceae. A subtribo é cerca de um terço mais jovem que Laeliinae e Oncidiinae e tem mais que o dobro do número de espécies, em comparação isso significa que além de a especiação ser mais rápida em Pleurothallidinae, os gêneros pertencentes as outras subtribos tiveram mais tempo evolutivo para estabelecer e diferenciar (KARREMANS, 2016). As espécies desta subtribo são, em sua maioria, as plantas mais diminutas do Novo Mundo. São epífitas com crescimento simpodial, raízes

velamentosas, unifoliadas, não pseudobulbosas ou com ‘ramicaules’ (RASMUSSEN, 1985), folhas conduplicadas, flores com articulação entre o pedicelo e o ovário (PRIDGEON et al., 2001). Os integrantes da subtribo são substancialmente habitantes de florestas com alto dossel, úmidas, musgosas, sombreadas geralmente em elevações mais frias nos trópicos e subtropicais. Alguns, no entanto, habitam sazonalmente regiões mais secas. Há 37 gêneros e mais de 4000 espécies distribuídas do sul da Flórida as ilhas do Caribe México, sul do Brasil e Argentina, contudo, nos Andes da Colômbia, Equador e Peru e as florestas da Costa Rica e do Panamá são as regiões mais ricas em espécies (STERN, 2014).

Grande importância tem a anatomia vegetativa na taxonomia de Orchidaceae. As características anatômicas são utilizadas desde subfamílias, tribos, subtribos até níveis genéricos e específicos. Williams (1974) ressalta o valor dos caracteres vegetativos, em vista de que estes são mais estáveis que os reprodutivos, pois a morfologia reprodutiva pode ser modificada para atrair agentes polinizadores no decorrer da evolução, a exemplo de Oncidiinae. A anatomia vegetal é consideravelmente importante trabalhando em conjunto com outras áreas, tais como a fisiologia, ecologia e também taxonomia, visto que os caracteres encontrados em diferentes espécies, de um mesmo grupo, podem ser diagnósticos para a classificação. A anatomia comparativa tornou-se uma ferramenta integral na compreensão das relações filogenéticas, para esclarecer as complexidades sutis de "grupos problemáticos" como as subtribos Pleurothallidinae, Dendrobiinae, Oncidiinae e Bulbophyllinae, é essencial empregar não apenas caracteres morfológicos, mas também caracteres anatômicos, palinológicos, fitoquímicos e citológicos (PRIDGEON, 1984).

Dentro e entre os gêneros de Pleurothallidinae existe uma grande variação nos estados de caracteres. As orquídeas epífitas geralmente apresentam maior variação anatômica que as terrestres, pelo mesmo motivo que os órgãos aéreos são mais variáveis que os órgãos subterrâneos, devido as pressões de seleção relacionadas à insolação, temperatura, umidade relativa, chuva, entre outros (PRIDGEON et al., 2005). O uso de caracteres morfológicos e anatômicos são de grande importância, visto que ocorre homoplasia substancial entre os táxons de Pleurothallidinae estudados (NEYLAND et al., 1995). Em Pleurothallidinae, um dos órgãos vegetativos com importância anatômica para a sistemática é a raiz, nesta pode-se destacar indicadores taxonômicos confiáveis como o número de camadas de velame, estrutura da exoderme, número de polos de protoxilema, tipos de espessamento da parede celular, além dos tipos de tilossomos (PRIDGEON 1982; BENZING et al., 1982; PRIDGEON et al., 1983).

Entre os representantes de Pleurothallidinae, está o gênero *Pabstiella* Brieger e Senghas (1976) que possui atualmente 133 espécies com distribuição em Argentina, Bolívia,

Colômbia, Costa Rica, Equador, Guiana Francesa, Guiana, Panamá, Paraguai, Peru, Suriname, Venezuela, destas, 118 espécies ocorrem de Norte ao Sul no Brasil (BFG, 20232015). Não há um estudo anatômico que amostre um grande número de espécies de *Pabstiella*. Contudo, em pesquisas com representantes da subtribo Pleurothallidinae, algumas espécies do gênero são amostradas anatomicamente a exemplo de *Pabstiella hypnicola* (Lindl.) Luer e *P. lineolata* (Barb.Rodr.) Luer, onde é relatada a anatomia da raiz para estas espécies (RODRIGUES et al., 2021); na tese de Kedrovski (2019) é observada a raiz de *P. bacillaris* (Pabst) Luer, *P. carinifera* (Barb.Rodr.) Luer, *P. fusca* (Lindl.) Chiron & Xim.Bols. e *P. sordida* (Kraenzl.) Luer; e na dissertação de Warmling (2013) é realizada a anatomia do caule e da folha da espécie *P. fusca*.

Apesar dos avanços em compreensão da filogenética da subtribo Pleurothallidinae, a identificação de sinapomorfias morfológicas para alguns gêneros da subtribo é ainda problemática. Homoplasia em caracteres levaram à sistemática com arranjos artificiais. É o caso da *Pabstiella*, da qual muitas espécies já foram tratadas em *Pleurothallis* R.Br., *Lepanthes* Sw., *Specklinia* Lindl., *Acianthera* Sw., *Stelis* Sw. e *Restrepia* Kunth, no entanto o gênero foi amplamente aceito após as primeiras análises filogenéticas (KARREMANS, 2016). Estudos com filogenia molecular em *Pabstiella* relatam fortes evidências da monofilia do grupo (MORALES et al., 2020), contudo há ainda discussões sobre a evolução dos diferentes órgãos e sua importância no reconhecimento dos clados evidenciados através de dados moleculares. Assim sendo, temos como objetivos: caracterizar o gênero *Pabstiella* quanto a morfoanatomia de seus órgãos vegetativos e analisar a evolução dos caracteres anatômicos para testar a hipótese de que as espécies em *Pabstiella* têm caracteres diagnósticos para o gênero ou seções.

Tendo em vista, que há poucas pesquisas com espécies de *Pabstiella*, pois o foco maior está na subtribo, os resultados deste trabalho irão contribuir para o conhecimento sobre a anatomia dos órgãos vegetativos de *Pabstiella*, assim como pode colaborar na sistemática e evolução do grupo por meio de análise comparativa de caracteres diagnósticos anatômicos nas espécies. Para alcançar os resultados desejados serão estudadas espécies distribuídas em 10 seções (MORALES et al., 2020), sendo estas: Seção *Mentosae*, *Carinatae*, *Linguiformes*, *Pyramidales*, *Brevicaules*, *Brachystachyae*, *Ornithoides*, *Longicaules*, *Effusae* e *Pabstiella*.

2 REVISÃO TEÓRICA

2.1 Raiz

Na subfamília Epidendroideae, as raízes de espécies de *Bulbophyllum*, *Catasetum* e *Oeceoclades maculata*, se caracterizam pela ausência ou presença de poucos tricomas, velame variando de 7-14 camadas formado por células de formatos variáveis e com diferentes espessuras de paredes secundárias, seguido por uma exoderme de paredes finas ou com espessamento em U invertido, com presença de tilossomo. O córtex é parenquimático, com número de camadas variável, presença de amido, cloroplastos, ráfides, drusas e idioblastos com espessamento de parede espiralado. A endoderme é uniestratificada, com células espessadas em O e intercaladas por 1-3 células de passagem. O cilindro vascular é poliarco, variando entre 5-26 polos dependendo do diâmetro da raiz; a medula é esclerificada ou ausente (PEDROSO-DE-MORAES et al., 2012; PIAZZA et al., 2015; RIVERÓN-GIRÓ et al., 2017; MUTHUKUMAR E SHENBAGAM, 2018; SINGH et al., 2021).

Na tribo Epidendreae, orquídeas epífitas, como espécies de *Encyclia*, *Epidendrum saxatile*, *Epidendrum radicans*, *Polystachia estrellensis*, *Lanium avicula* e *Scaphyglottis modesta*, *Cattleya violacea*, possuem velame biestratificado ou variado entre 3-12 camadas, com espessamento de parede em estrias e hifas de fungos concentradas nas células de passagem da exoderme, esta última espessada em O ou U, com presença de tilossomos. O parênquima cortical é constituído de 8-16 camadas de células parenquimáticas, com endoderme espessada em O, e cilindro vascular com 10-18 polos de protoxilema, a medula geralmente é esclerificada, mas no centro podem ter paredes finas e pequenos espaços intercelulares. (MOREIRA E ISAIAS, 2008; MUTHUKUMAR E SHENBAGAM, 2017, SAONCELLA et al., 2017; SANTOS et al., 2021).

As raízes em Pleurothallidinae apresentam uma camada de velame em espécies de *Phloeophila*, *Dryadella*, *Platystele* e *Trisetella*, duas camadas em *Dresslerella* e *Octomeria* ou 2-5 camadas em outros táxons. As células do epivelame são pequenas, elípticas a poligonais e as do endovelame são elípticas a retangulares ou poligonais, alongadas anticlinalmente (STERN, 2014). Os tilossomos são crescimentos internos, como papilas celulósicas, na parede periclinal interna das células do endovelame que estão adjacentes às células de passagem da exoderme (POREMBSKI E BARTHLOTT, 1988; PRIDGEON et al., 1999). A síntese dessas papilas está associada à presença de mitocôndrias e RER, durante a diferenciação celular, os tilossomos sofrem impregnações de lignina para assumir a sua

estrutura final (KEDROVSKI E SAJO, 2018). Esses ocorrem nas raízes aéreas de orquídeas epífitas e é interpretado como adaptações desenvolvidas em associação com hábito epifítico em Orchidaceae (PRIDGEON et al., 1983). Acreditava-se que a função dos tilossomos estivesse diretamente associada ao balanço hídrico na planta, reduzindo a evapotranspiração ou promovendo a condensação da umidade atmosférica (BENZING et al., 1982). Contudo, em estudos recentes sobre sua ontogenia, observou-se que os tilossomos provavelmente têm duas fases funcionais: em tecidos jovens, aumentam a conexão simplasto, facilitando o transporte, já em tecidos maduros, eles protegem, direcionam solutos para as células de passagem, impondo uma barreira físico-química para patógenos e reconhecendo simbioses; (KEDROVSKI e SAJO, 2018).

Os tilossomos são classificados em sete amplos tipos morfológicos que ocorrem em Orchidaceae e podem servir para caracterizar gêneros ou subtribos específicas: esponjoso, lamelar, baculado, reticulado, em placa, em teia e discoide (PRIDGEON et al., 1983). Na subfamília Epidendroideae, em espécies de *Bulbophyllum* ocorrem tilossomos dos tipos baculados, lamelares e esponjosos (MUTHUKUMAR E SHENBAGAM, 2018, SINGH et al., 2021). Na tribo Epidendreae ocorre tilossomos do tipo esponjoso em *Epidendrum secundum*, *E. xanthinum* (SILVA et al., 2010). Na subtribo Pleurothallidinae, os tilossomos são do tipo lamelar em *Anathallis*, *Scaphosepalum* e *Stelis*, discoides em espécies de *Zootrofon*, em malha em *Stelis batillacea* e esponjoso em algumas espécies de *Pleurothallis*, *Stelis* e *Dryadella* (STERN, 2014; IMIG et al., 2020; RODRIGUES et al., 2021).

No córtex, a grande maioria das espécies de Pleurothallidinae, apresentam exoderme e endoderme com espessamento em U e em O respectivamente (STERN, 2014). O córtex de células parenquimáticas varia entre os gêneros da subtribo, com 3-4 camadas em espécies de *Anathallis*, 5-10 camadas em espécies de *Dryadella* e 7-9 camadas em *Acianthera* (ALMEIDA et al., 2019; IMIG et al., 2020). Cloroplastos, amiloplastos, pelotões fúngicos, idioblastos com ráfides e idioblastos traqueoidais são frequentemente encontrados na região cortical (RODRIGUES et al., 2021).

O sistema vascular em Pleurothallidinae é delimitado externamente pelo periciclo, normalmente com uma ou duas camadas espessadas em O, geralmente interrompidas por células de paredes finas em frente aos vários polos de protoxilema, (RODRIGUES et al., 2021). O número de polos de protoxilema varia entre os táxons, quatro em espécies de *Triostella*, 4-6 em *Dresslerella*, 12-16 em *Echinosepala*, 9-20 em *Myoxanthus* 10 -11 polos em *Pleurothallis prolifera*, 7-9 em *P. teres*, 7-9 em *Acianthera*. A medula é parenquimática em espécies de *Echinosepala*, *Cogniauxiana*, *Octomeria*, *Myoxanthus exasperatus* e

Restrepiella, ou esclerificada na maioria dos outros gêneros (SILVA et al., 2010; STERN, 2014; ALMEIDA et al., 2019).

Para o gênero *Pabstiella*, foram estudadas por Kedrovski (2019) e Rodrigues et al. (2021), as raízes de *Pabstiella*: *P. bacillaris*, *P. carinifera*, *P. fusca* e *P. sordida*, *P. hypnicola* e *P. lineolata*. As raízes destas espécies se caracterizam por velame biestratificado, com epivelame com células anticlinalmente achatadas e portadoras de espessamento parietal em “U” e “O” e endovelame com células de paredes finas alongadas radialmente, com tilossomos na parede periclinal interna. Exoderme com paredes finas e lamelas de suberina em U invertido. O parênquima cortical possui 3-4 camadas de células, e a camada mediana apresenta células grandes. A endoderme é composta por células com paredes espessadas em O e células de passagem; o cilindro vascular apresenta até oito polos de protoxilema e a medula é composta de células esclerificadas

2.2 Caule

Na subfamília Epidendroideae, espécies de *Bulbophyllum*, *Dendrobium*, *Cephalanthera epipactoides*, *Cephalanthera rubra*, *Oeceoclades maculata*, possuem o caule com ausência a presença de tricomas glandulares, cutícula lisa a espessa, epiderme uniestratificada muitas vezes apresentando espessamento de parede; hipoderme simples a esclerificada. O córtex possui número variável de camadas, constituído de parênquima aquífero e clorofiliano, com espessamento helicoidal na parede das células aquíferas; presença de amido, ráfides, drusas, stigmata com corpos de sílica e idioblastos com espessamento espiralado, com barras finas, ou reticulado. O sistema vascular é do tipo atactostelo com feixes vasculares colaterais, fibras de esclerênquima abundantes no polo do floema, muitas vezes sem limite nítido em relação ao córtex (MORRIS et al., 1996; PIAZZA et al., 2015; RIVERÓN-GIRÓ et al., 2017; MUTHUKUMAR E SHENBAGAM, 2018; SENEL et al., 2018).

Na tribo Epidendreae, o caule em espécies de *Cattleya* e *Encyclia* possui epiderme simples com cutícula espessada. No rizoma, a exoderme é constituída por células de paredes delgadas e, no pseudobulbo, por células de paredes esclerificadas. O córtex é formado por células parenquimáticas de 20-35 camadas, especializadas para o armazenamento de água com paredes finas e alongadas no sentido longitudinal do órgão. Há presença de células com cloroplastos, amiloplastos, ráfides e cristais, na região cortical e o cilindro vascular não é delimitado. Os feixes vasculares são colaterais, os de maior calibre apresentam calota de fibras em ambos os polos, enquanto que nos menores esse tecido esclerenquimático ocorre

apenas no polo floemático. (SILVA E MILANEZE, 2004; SAONCELLA et al., 2017; SANTOS et al., 2021).

Características do ramicaule, como a forma em seção transversal e tipo de célula do córtex externo, podem ser usadas para distinguir espécies em Pleurothallidinae (AVI E RODRIGUES, 2019). No ramicaule, a espessura da cutícula, a forma das células e espessura da parede da epiderme, a presença de camadas subepidérmicas esclerificadas são relevantes na sistemática de Pleurothallidinae, contudo o caule é o órgão menor variação no nível genérico (PRIDGEON, 1982). A cutícula deste órgão na subtribo é de variável espessura nas espécies. A epiderme é uniestratificada, lignificada em algumas espécies de Pleurothallidinae, com células de diferentes formatos; hipoderme distinta presente ou não, quando presente pode ser esclerificada e possuir de 1-2 camadas como em *Pabstiella tripterantha* (Rchb.f.) F.Barros (antes *Pleurothallis tripterantha* Rchb.f.), quando esclerificada oferece sustentação ao órgão, mantendo-o ereto (PRIDGEON, 1982; OLIVEIRA E SAJO, 2001; STERN, 2014).

O córtex na subtribo Pleurothallidinae se caracteriza por ter um tecido fundamental claramente delimitado em córtex e medula por uma bainha de fibras, em alguns táxons este anel esclerenquimático é interfascicular no anel mais externo dos feixes e pode se estender para feixes mais internos, em outros táxons a bainha fibrosa é descontínua, possui número de camadas variáveis entre as espécies, com presença de grãos de amido e cloroplastos. O cilindro vascular consiste em um anel de feixes colaterais ou mais de um anel em configuração concêntrica sempre associados a esclerênquima. O número de feixes vasculares no ramicaule varia em função do seu diâmetro, ramicaules finos, como os de *Dryadella elata*, *Pleurothallis brevipes* e *Platystele stenostachya*, possuem 3-5 feixes grandes e 4-5 feixes menores, enquanto nos ramicaules mais robustos de *Restrepiella ophiocephala* e *Pleurothallis pubescens* pode haver até 75 feixes no entrenó. A medula é parenquimática na maioria dos táxons, mas pode ser esclerificada como em *Specklinia hypnicola* (PRIDGEON, 1982; STERN et al., 1985; SCATENA E NUNES, 1996; OLIVEIRA E SAJO, 2001; STERN, 2014, ALMEIDA et al., 2019; AVI E RODRIGUES, 2019).

No gênero *Pabstiella*, Warmling (2013) descreveu a anatomia do ramicule para a espécie *P. fusca*, esta se caracteriza por apresentar formato circular em seção transversal; epiderme unisseriada, cutícula espessa e lisa, hipoderme bisseriada com células espessadas. A região cortical é constituída de células parenquimáticas isodiamétricas de paredes finas e poucos espaços intercelulares. O cilindro vascular se caracteriza por possuir feixes vasculares do tipo colateral, com distribuição aleatória na região central do ramicaule e presença de bainha plurisseriada de células.

2.3 Folha

A anatomia foliar de espécies da subfamília Epidendroideae, a exemplo de *Cephalanthera* (L.) Fritsch, *Ornithocephalus* Hook., *Catasetum* Rich. ex Kunth, *Dendrobium* Sw. e *Bulbophyllum* Thouars, se caracteriza por ser hipoestomática, com cutícula delgada e lisa a espessada e verrucosa na face abaxial; a epiderme é uniestratificada, as vezes com células epidérmicas adaxiais maiores que as abaxiais, podendo haver presença de células buliformes. Em algumas espécies há presença de hipoderme adaxial e abaxial, de paredes finas ou com espessamentos helicoidais. O mesofilo pode ser homogêneo a heterogêneo com parênquima clorofiliano e aquífero; possui em sua composição presença de cristais de ráfides, drusas e idioblastos. O sistema vascular é constituído por feixes colaterais em disposição alternada com esclerênquima circundando o feixe vascular de maior tamanho; em algumas espécies a folha é dividida bilateralmente por uma fileira de feixes vasculares em ambos os lados da linha média ou variam em apresentar 2-3 fileiras de feixes vasculares (STERN et al., 1994; MORRIS et al., 1996; CARLSWARD et al., 1997; DELLA COLLETA E SILVA, 2008; SENEL et al., 2018; OLIVEIRA et al., 2021). Algumas dessas características como epiderme unisseriada com cutícula espessa, estômatos tetracíticos com câmara supraestomática, tricomas e feixes vasculares colaterais, são caracteres freqüentemente compartilhados com outros táxons na família e são sinapomorfias importantes na maioria dos grupos dentro de Orchidaceae (SMIDT et al., 2013).

A anatomia foliar da tribo Epidendreae; a exemplo de espécies dos gêneros: *Brassavola* R.Br., *Caularthron* Raf., *Constantia* Barb.Rodr., *Rhyncholaelia* Schltr., *Scaphyglottis* Poepp. & Endl., *Cattleya* Lindl., *Encyclia* Hook., *Jacquinella* Schltr., *Leptotes* Lindl., *Homalopetalum* Rolfe, *Neocogniauxia* (Griseb.) Schltr., e *Meiracyllium* Rchb. f.; se caracteriza por possuir folhas hipoestomáticas, cutícula espessa na grande maioria; hipoderme geralmente ausente, quando presente, pode ser unisseriada a bisseriada. O mesofilo é homogêneo a heterogêneo, em algumas espécies o parênquima aquífero na face adaxial possui bandas espessadas nas células. Presença de idioblastos com ráfides é comum nas espécies. O sistema vascular é constituído por feixes vasculares colaterais que se dispõem paralelamente em relação ao eixo longitudinal da lâmina foliar e possuem calotas de fibras em ambos os polos de tecidos condutores, sendo o feixe da nervura central maior que os demais e deslocado abaxialmente. Stegmatas com corpos de sílica cônicos ocorrem tipicamente ao longo do esclerênquima vascular em algumas espécies (ZANENGA-GODOY E COSTA, 2003; SILVA E MILANEZE, 2004; STERN E CARLSWARD, 2009; SAONCELLA et al., 2017).

Na subtribo Pleurothallidinae, os caracteres morfoanatômicos foliares que são diagnósticos para espécies e gêneros são: espessura, ornamentações e papilas na cutícula, formato das células epidérmicas, presença ou ausência de tricomas glandulares, presença ou ausência de hipoderme, mesofilo homogêneo ou heterogêneo, barras de espessamento nas células do mesofilo, presença de idioblastos (PRIDGEON 1982; AVI E RODRIGUES, 2019). Essa subtribo tem sua anatomia foliar caracterizada por possuir folhas hipoestomáticas, estômatos normalmente tetracíticos ou anisocíticos muitas vezes com projeções cuticulares que formam uma câmara supra-estomática; cutícula fina a espessa; presença de tricomas glandulares que se distribuem em ambas as faces, bem como cicatrizes de tricomas; epiderme com espessura de parede variável entre os táxons; presença de hipoderme adaxial que varia em até 11 camadas, sendo comumente encontrada pelo menos duas camadas na maioria dos gêneros; possui espessamentos helicoidais birrefringentes que ocorrem nas células hipodérmicas da maioria dos táxons (SCATENA E NUNES 1996; SILVA et al., 2006; STERN, 2014; ALMEIDA et al., 2019; AVI E RODRIGUES, 2019; IMIG et al., 2020).

O mesofilo da subtribo Pleurothallidinae varia de homogêneo a heterogêneo diversificando entre os gêneros, observado geralmente com clorênquima voltado para a face abaxial e camadas de células com parênquima aquífero comumente encontrado na face adaxial ou disperso por todo o mesofilo. Usualmente ocorrem idioblastos traqueoidais com espessamento helicoidal lignificado nas paredes. O sistema vascular da subtribo possui, normalmente, feixes vasculares alinhados na junção do parênquima paliçádico com o esponjoso ou alinhados nas camadas superiores de clorênquima em mesofilo homogêneo; os feixes de maior calibre são tipicamente circundados com bainha de esclerênquima, ou com uma camada estreita de esclerênquima na face adaxial. A presença de estegmata com corpos silicosos cônicos associados ao esclerênquima vascular também foi registrada (SCATENA E NUNES, 1996; SILVA et al., 2006; STERN, 2014; ALMEIDA et al., 2019; IMIG et al., 2020).

A anatomia foliar de *Pabstiella mirabilis* foi investigada como *Pleurothallis* por Pridgeon (1982). A folha de *P. mirabilis* e *P. fusca* se caracteriza por possuir cutícula fina, mas papilosa, hipoestomática com tricomas glandulares afundados. Presença de hipoderme 1-8 camadas adaxialmente e uma camada abaxialmente, com espessamentos espirais. O mesofilo é heterogêneo com clorênquima homogêneo de até 12 camadas; o parênquima aquífero possui células de paredes finas e ausência de barras de espessamento. Idioblastos contendo drusas e cristais estão presentes no mesofilo. O sistema vascular possui feixes vasculares colaterais de tamanhos distintos, estão dispostos em uma única fileira no centro do

mesófilo, os feixes maiores possuem bainhas de esclerênquima de 1-2 camadas de fibras adaxialmente e até três abaxialmente; feixes menores sem fibras adaxialmente (PRIDGEON et al., 2005; WARMLING 2013).

3 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, n. 3, p. e0212677, 2019.

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

BARROS, F.; VINHOS, F.; RODRIGUES, V. T.; BARBERENA, F. F. V. A.; FRAGA, C. N.; PESSOA, E. M.; FORSTER, W.; MENINI NETO L.; FURTADO S. G.; NARDY C.; AZEVEDO C. O.; GUIMARÃES L. R. S. Orchidaceae in: Lista de Espécies da Flora do Brasil. 2015 Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB10986>. Acesso em 20/11/2022.

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.

BRIEGER, F. G.; SENGHAS, K. *Pabstiella*, eine neue Orchideengattung aus Brasilien. Die Orchidee, v. 27, p. 193-196, 1976.

CARLSWARD, B. S.; STERN, W. L.; JUDD W. S.; TERENCE W. L. Comparative leaf anatomy and systematics in *Dendrobium*, sections *Aporum* and *Rhizobium* (Orchidaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 158, n. 3, p. 332-342, 1997.

CHASE, M.W.; BARRET, R.L.; CAMERON, K. M.; FREUDSTEIN, J. V. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In: Dixon, k.m. (Ed): **Orchid conservation**, Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia. p. 69-89, 2003.

DELLA COLLETA, R. C. L.; SILVA, I. V. Morfoanatomia foliar de microorquídeas de *Ornithocephalus* Hook. e *Psychomorphis* Dodson & Dressler. **Acta Botanica Brasilica**, v.22, n. 4, p. 1068-1076, 2008.

DRESSLER, R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland: **Dioscorides**, 314p. 1993.

- GIVNISH, T. J.; SPALINK, D.; AMES, M.; LYON, S. P.; HUNTER, S. J.; ZULUAGA, A.; ILES, W. J. D.; CLEMENTS, M. A.; ARROYO, M. T. K.; LEEBENS-MACK, J. Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. **Proceedings Of The Royal Society B**, v. 282, n. 1814, p. 20151553, 2015.
- IMIG, D. C; JUSKI-JUNIOR, J. A; MAUAD, A. V. S. R.; AMANO, E.; SMIDT, E. C. Vegetative anatomy and its systematic significance in the *Dryadella* Luer (Orchidaceae: pleurothallidinae). **Feddes Repertorium**, v. 131, n. 3, p. 175-187, 2020.
- KARREMANS, A. P. Genera Pleurothallidarum: an updated phylogenetic overview of Pleurothallidinae. **Lankesteriana**, v. 16, n. 2, p. 219-241, 2016.
- KEDROVSKI, H. R. **Revisão da anatomia radicular e ontogenia de tilossomos em espécies de Pleurothallidinae (Orchidaceae)**. 132 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2019.
- KEDROVSKI, H. R.; SAJO, M. G. What are tilosomes? An update and new perspectives. **Acta Botanica Brasílica**, v. 33, n. 1, p. 106-115, 2018.
- MORALES, N. G.; BRITO, A. L. V. T.; MAUAD, A. V. S. R.; SMIDT, E. C. Molecular phylogeny and biogeography of Pabstiella (Pleurothallidinae: orchidaceae) highlight the importance of the atlantic rainforest for speciation in the genus. **Botanical Journal Of The Linnean Society**, v. 195, n. 4, p. 568-587, 2020.
- MOREIRA, A. S. F. P.; ISAIAS, R. M. S. Comparative anatomy of the absorption rootsof terrestrial and epiphytic orchids. **Brazilian Archives Of Biology And Technology**, v. 51, n. 1, p. 83-93, 2008.
- MORRIS, M.W.; STERN, W.L.; JUDD, W.S. Vegetative anatomy and systematic of subtribe Dendrobiinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 120, p. 89-114, 1996.
- MUTHUKUMAR, T; SHENBAGAM, M. Vegetative anatomical adaptations of *Epidendrum radicans* (Epidendroideae, Orchidaceae) to epiphytic conditions of growth. **Modern Phytomorphology**, v. 11, p. 117-130, 2017.
- MUTHUKUMAR, T.; SHENBAGAM, M. Vegetative anatomy of the orchid *Bulbophyllum sterile* (Orchidaceae: Epidendroideae). **Lankesteriana**, v. 18, n. 1, p. 13-22, 2018.
- NEYLAND, R.; URBATSCH, L.; PRIDGEON, A. M. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 117, p. 13–28, 1995.

- OLIVEIRA, M. S.; FERREIRA, A. W. C.; OLIVEIRA, H. C. Anatomia foliar e radicular comparativa de sete espécies de *Catasetum* Rich. ex Kunth (Orchidaceae: catasetinae). **Scientia Plena**, v. 17, n. 12, p. 121-134, 2021.
- OLIVEIRA, V. D. C.; SAJO, M.G. Morfo-anatomia caulinar de nove espécies de Orchidaceae. **Acta Botanica Brasilica**, v.15, n. 2, p. 177- 188, 2001.
- 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.
- 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.
- POREMBSKI, S.; BARTHLOTT. Velamen radicum micromorphology and classification of the Orchidaceae. **Nordic Journal of Botany**, n. 8, p. 117-137, 1988.
- POWO (2023) Plants of the World Online Facilitated by the Royal Botanic Gardens Kew. <http://www.plantsoftheworldonlineorg/>, Accessed 10 January 2023
- PRIDGEON, A.M. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). **American Journal Botany**, v. 69, n. 6, p. 921-938, 1982.
- 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. On the integrity of "Restrepiopsis" (orchidaceae). **Selbyana**, v. 7, n. 24, p. 312-314, 1984.
- PRIDGEON, A. M.; SOLANO, R.; CHASE, M. W. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. **American Journal of Botany**, v. 88, n. 12, p. 2286-2308, 2001.
- PRIDGEON, A.M, In: PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F. N. **Genera Orchidacearum**, v.1., Oxford University Press, Oxford, p. 13-32, 1999.
- PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M. W.; RASMUSSEN, F. N. (eds.). **Genera Orchidacearum**, v. 4. Oxford University Press, New York, 2005.
- RASMUSSEN, H. 'Ramicaul': An Improvement within Monocotyledon Terminology?. **Taxon**, p. 654-657, 1985.
- RIVERÓN-GIRÓ, F. B.; DAMON, A.; GARCÍA-GONZÁLEZ, A.; SOLÍS-MONTERO, L.; AGUILAR-ROMERO, O.; RAMÍREZ-MARCIAL, N.; NIETO, G. Anatomy of the invasive

- orchid *Oeceoclades maculata*: ecological implications. **Botanical Journal Of The Linnean Society**, v. 184, n. 1, p. 94-112, 2017.
- RODRIGUES, A. C.; OLIVEIRA, F. M. C.; KEDROVSKI, H. R.; CRUZ, R. Within the roots of Pleurothallidinae (Orchidaceae): an evolutionary analysis. **Flora**, v. 282, p. 151883, 2021.
- SANTOS, I. S.; ALONSO, A. A.; SILVA, M. J. Anatomia comparada dos órgãos do sistema vegetativo de três espécies de *Encyclia* (Orchidaceae: epidendroideae). **Iheringia**, Série Botânica, v. 76, p. e2021003, 2021.
- SAONCELLA, A. L.; MARTELINE, M. A.; PEDROSO-DE-MORAES, C. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Cattleya violacea* (Kunth) Rolfe (Orchidaceae). **Iheringia**, Série Botânica, v. 72, n. 1, p. 114-126, 2017.
- 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.
- ŞENEL, G.; AKBULUT, M. K.; ŞEKER, S. S. Comparative anatomical properties of some Epidendroideae and Orchidoideae species distributed in NE Turkey. **Protoplasma**, v. 256, n. 3, p. 655-668, 2018.
- 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.
- 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 Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 741-750, 2006.
- SILVA, I.V, MEIRA, R. M. S. A.; AZEVEDO, A. A. Anatomia de raízes de espécies de Ochidaceae do Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais. **Hoehnea**, v. 37, n. 1 p. 147-161, 2010.
- SINGH, M.; VIMALA, Y.; LAVANIA, S.; VERMA, D. Diversity in aerial root anatomy of *Bulbophyllum* (Orchidaceae) and its significance as source for subsidiary characters in species identification. **Rheedea**, v. 31, n. 4, p. 248-259, 2021.
- 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. 36, n. 1, p. 75-82, 2013.
- STERN, W. L. **Anatomy of the monocotyledons volume X: Orchidaceae**. OUP Oxford, p. 288, 2014.

- STERN, W. L.; CARLSWARD, B. S. Comparative vegetative anatomy and systematics of Laeliinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.160, n.1, p. 21–41, 2009.
- STERN, W. L.; MORRIS, M. W.; JUDD, W. S. Anatomy of the thick leaves in *Dendrobium* section *Rhizobium* (Orchidaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 155, n. 6, p. 716-729, 1994.
- 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, n. 4, p. 457-471, 1985.
- WARMLING, J. **Anatomia comparativa da folha e ramicaule de espécies da subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae)**. 63 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2013.
- WILLIAMS, N. H. The value of plant anatomy in orchid taxonomy. In M. Ospina [ed.], **Proc. 7th World Orchid Conf.**, Medellín, Colombia, p. 281-298, 1974.
- ZANEGA-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.

4 CAPÍTULO I

Variação e evolução dos órgãos vegetativos em *Pabstiella* (Pleurothallidinae: Orchidaceae)

Resumo

Os gêneros de Pleurothallidinae apresentam grande variação morfológica com poucas sinapomorfias reconhecidas. *Pabstiella* é um gênero fortemente suportado na filogenia molecular recente, mas com poucos caracteres reconhecidos morfológicamente. Para *Pabstiella* poucas são as espécies descritas anatomicamente, não havendo uma caracterização ampla no gênero. Nosso objetivo foi levantar os principais caracteres morfoanatômicos vegetativos em *Pabstiella* e avaliar a evolução destes com base na filogenia do gênero. Amostras de raiz, caule e folha de 57 espécies foram analisadas em microscopia de luz e eletrônica de varredura. As diferenças morfoanatômicas encontradas foram analisadas baseadas na filogenia do gênero. A anatomia foliar é homogênea, com hipoderme aquífera em ambas as faces, parênquima clorofiliano centralizado envolvendo os feixes vasculares dispostos em linha. O ramicaule possui epiderme com paredes primárias ou secundárias, hipoderme simples a estratificada, córtex com parênquima ou aerênquima, feixes vasculares com bainha de esclerênquima contínua ou descontínua. A raiz apresenta células gigantes no córtex, células do endovelame maiores que as do epivelame e tilossomos reticulados com diferentes morfotipos. Foram identificadas quatro sinapomorfias para o gênero sendo estas: a presença de células do epivelame mais altas que o endovelame, presença de células gigantes no córtex e o padrão de distribuição dos tilossomos, características da raiz, e 2-3 camadas de tecido aquífero na face adaxial da folha. Em relação as seções, a sinapomorfia parede da epiderme lignificada no caule sustenta a seção *Pabstiella*.

Palavras-chave: Anatomia · taxonomia · morfologia tilossomo · anatomia da folha, caule e raiz · monocotiledônea

Abstract

Pleurothallidinae genera show great morphological variation with few recognized synapomorphies. *Pabstiella* is a strongly supported genus in molecular phylogeny and an example of this variation. For *Pabstiella*, there are few species anatomically described, with no broad characterization of the genus. Our objective was to survey the main vegetative morphoanatomical characters in *Pabstiella* and evaluate their evolution based on the phylogeny of the genus. Root, stem, and leaf samples of 57 species were sectioned and processed for light and scanning electron microscopy. The variation found was coded and analyzed on the phylogeny of the genus. *Pabstiella* has homogeneous leaf anatomy with aquiferous hypodermis on both sides, and median chlorophyll parenchyma with aligned vascular bundles. *P. gracicaulis* showed anatomical divergences in relation to the group. The ramicaule presented characters that support sections, in the anatomy, it presents simple to the lignified epidermis, simple to the stratified hypodermis, the cortex can be fundamental or aerenchymatous, with a sheath of sclerenchyma in the vascular bundles, continuous or discontinuous. The presence of giant cells in the root cortex, endovelamen cells larger than those of the epivelamen, and reticulated tilosomes are characteristics that support the genus. The data obtained showed that *Pabstiella* has diagnostic characters both for the genus and sections, thus showing the importance of joining morphological and molecular characters in the phylogenetic study.

Key words: Anatomy · taxonomic · tilosome morphology · leaf, stem and root anatomy · Monocots

4.1 INTRODUÇÃO

Orchidaceae Juss. é considerada uma das maiores famílias dentro das angiospermas. Apresenta muita diversidade morfológica e adaptativa comportando 707 gêneros com mais de 26.000 espécies (POWO 2023), atualmente subdividida em cinco subfamílias: Apostasioideae, Vanilloideae, Cyripedioideae, Orchidoideae e Epidendroideae, a última contendo a maior parte dos táxons da família (Chase et al. 2003). Em Epidendroideae, a subtribo Pleurothallidinae possui as espécies epífitas mais diminutas do Novo Mundo, e comporta cerca de 37 gêneros com mais de 4000 espécies distribuídas do sul da Flórida as ilhas do Caribe, - México, sul do Brasil e Argentina (Stern 2014).

O gênero *Pabstiella* inclui 133 espécies, distribuídas na Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guiana Francesa, Guiana, Panamá, Paraguai, Peru, Suriname e Venezuela. No Brasil ocorre 118 espécies em todo o país, do Norte ao Sul. Estudos biogeográficos recentes apontam que o gênero se originou nos Andes e na Mata Atlântica brasileira no final do Mioceno (c. 7,93 Mya), em uma época em que esses biomas provavelmente estavam conectados. (Morales et al. 2020; POWO 2023)

Pesquisas em anatomia vegetal de Pleurothallidinae visam encontrar caracteres anatômicos úteis na interpretação das estratégias adaptativas bem como identificar caracteres de valor taxonômico (Scatena e Nunes 1996; Almeida et al. 2019; Imig et al. 2020). O uso de caracteres morfológicos e anatômicos são de grande importância, visto que ocorre homoplasia substancial entre os táxons de Pleurothallidinae que já foram estudados (Neyland et al. 1995). Buscando reconhecer caracteres vegetativos diagnósticos, Pridgeon (1982) realizou um levantamento de caracteres anatômicos em 200 espécies em 22 gêneros da subtribo Pleurothallidinae (não incluindo *Pabstiella*). Segundo o autor o velame pode apresentar características taxonômicas confiáveis, porém com certas limitações. A identificação de sinapomorfias morfológicas e anatômicas na subtribo parece complexa devido à homoplasia que prevalece em características vegetativas e florais (Pridgeon 1982).

Dentre os caracteres morfoanatômicos diagnósticos para espécies e gêneros de Pleurothallidinae pode-se destacar: espessura e ornamentações da cutícula, formato das células epidérmicas, presença ou ausência de tricomas glandulares, disposição do mesofilo, ausência de barras de espessamento nas células do mesofilo, organização dos feixes vasculares, presença ou ausência de feixes diferenciados no bordo foliar, presença ou ausência de cristais, compostos fenólicos e óleos, morfologia da folha e do ramicaule em secção transversal e presença ou ausência de esclerênquima subepidérmico nos ramicaules (Avi e Rodrigues 2019).

Pabstiella é um gênero que carece de uma ampla análise anatômica, tendo sido poucas espécies analisadas no conjunto da subtribo Pleurothallidinae. Nesses estudos a raiz de *Pabstiella hypnicola* e *P. lineolata* foram caracterizadas com velame biestratificado, tendo epi e endovelame distintos, e presença de tilossomos (Rodrigues et al. 2021). O ramicaule (i.e. *Pabstiella fusca*) se caracteriza pela epiderme simples, presença de hipoderme, córtex parenquimático e feixes vasculares envoltos em bainha de esclerênquima (Warling 2013, dados não publicados). A folha (i.e. *Pabstiella fusca*) é hipoestomática com mesófilo heterogêneo, parênquima aquífero sem barras de espessamento nas paredes, presença de cristais e feixes vasculares alinhados no terço inferior da lâmina foliar (Warmling 2013). Análises moleculares em *Pabstiella* relatam fortes evidências da monofilia do grupo (Morales et al. 2020), contudo, há ainda discussões sobre a evolução morfológica nos diferentes órgãos e sua importância no reconhecimento dos clados evidenciados através de dados moleculares.

Apesar do conhecimento acumulado acerca da filogenia e morfologia em *Pabstiella*, que apresenta um grande número de espécies, ainda não há trabalhos com foco anatômico que permitam investigar os processos evolutivos e a diversidade no grupo. Para compreender a estrutura morfoanatômica nas diferentes espécies de *Pabstiella*, bem como a evolução morfológica neste grupo, foi descrito a morfoanatomia, e investigado o padrão evolutivo através dos caracteres anatômicos combinados com os caracteres moleculares, para testar a hipótese de que as espécies em *Pabstiella* têm caracteres diagnósticos para o gênero ou seções.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Material vegetal e processamento

Foram coletadas e analisadas 57 espécies do gênero *Pabstiella*, com representantes em nove das 10 seções, propostas por Morales et al. (2020) e três espécies dos gêneros *Trichosalpinx* e *Specklinia* para grupo externo (Tabela 1). As amostras foram obtidas de espécimes cultivadas em casa de vegetação e material herborizado armazenado em meio líquido (etanol 70%). Foram coletadas raízes, ramicaules e folhas totalmente expandidas em indivíduos adultos. As amostras foram fixadas in loco em FAA 50 (formaldeído, ácido acético glacial e etanol 50% 5:5:90 v/v), mantidas por 48 horas sob vácuo e estocadas em etanol 70% (Johansen 1940). A preparação e análise do material foi feita no Laboratório de Botânica Estrutural do Setor de Ciência Biológicas da Universidade Federal do Paraná (UFPR).

Para as análises morfológicas foram definidos o comprimento total da folha e do ramicaule e a largura e forma do limbo. As mensurações foram feitas com paquímetro digital em uma a três folhas de cada espécime, quando assim disponíveis. A terminologia morfológica seguiu a definição de Stearn (2004).

Para a análise anatômica a raiz e o caule foram seccionados à mão livre, com auxílio de navalha descartável e isopor como suporte. Os cortes foram lavados em água de torneira, corados com safrablau (Kraus e Arduim 1997) e montados entre lâmina e lamínula em gelatina glicerinada (Kaiser 1880 in Kraus e Arduin 1997). Na preparação de lâminas das amostras foliares o material foi infiltrado em uma mistura de polietilenoglicol (PEG) 1500 e etanol 70% (1:1) por 4h em frasco fechado e cerca de 12 horas em frasco aberto, em estufa a 60 °C, seguida de uma troca total em PEG puro e mantidas em estufa por 12 horas. Após este período as amostras foram incluídas em PEG puro e solidificadas em refrigerador. Os blocos foram seccionados em micrótomo de rotação (Leica RM 2125 RT) lavadas em água de torneira, coradas com safrablau (Kraus e Arduim 1997), montadas em gelatina glicerinada e vedadas com esmalte incolor. As lâminas foram analisadas em microscópio de campo claro. A documentação dos resultados foi realizada com fotomicrografias obtidas em microscópio Olympus (BX41) com câmera digital CS30 Olympus e softwareanalySIS getIT Olympus.

4.2.2 Microscopia Eletrônica de Varredura

Para análise dos tilossomos em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) foram utilizadas raízes fixadas e armazenadas em etanol 70%. O velame foi removido manualmente com microagulhas, as amostras foram desidratadas em série etílica ascendente e secas via ponto crítico com CO₂ no aparelho Bal-Tec CPD 030. Em seguida, o material foi fixado com fita de cobre adesiva, em suporte metálico (stub) e metalizado com ouro no equipamento Balzers Union FL 9496 SCD 030. As análises e as eletromicrografias foram feitas em microscópio eletrônico de varredura Jeol e JSM – 6360LV (Jeol Ltd, Tokyo, Japan), no Centro de Microscopia Eletrônica (CME) da Universidade Federal do Paraná (UFPR).

4.2.3 Análise filogenética

Para reconstruir a evolução dos estados de caracter ancestral, 35 caracteres morfológicos foram categorizados e codificados segundo Sereno (2007) (Tabela 2). Esses caracteres foram gerados a partir da observação das estruturas anatômicas dos órgãos vegetativos. Os caracteres quantitativos foram codificados de acordo com Thiele (1991), a matriz de caracteres morfoanatômicos foi construída e analisada pelo método de máxima verossimilhança, juntamente com a árvore de dados moleculares de Morales et al. (2020) no programa Mesquite 3.1 (Maddison e Maddison, 2019). A evolução dos estados de caracter foi visualizada no programa Winclada v1.00.08 (Nixon 2002) utilizando otimização inequívoca.

Tabela 1. Lista e voucher das espécies de *Pabstiella* analisadas e organizadas por Seção,

Táxon	Seção	Voucher
<i>Pabstiella tripterantha</i> (Rchb.f.) F. Barros	<i>Mentosae</i>	A.L.V. Toscano de Brito 2897 (UPCB)
<i>P. determannii</i> (Luer) F. Barros		A.L.V. Toscano de Brito 3139 (SEL)
<i>P. alligatorifera</i> (Rchb.f.) Luer	<i>Carinatae</i>	A.L.V. Toscano de Brito 2742 (UPCB)
<i>P. bowmanii</i> (Rchb. F.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 3076 (UPCB)
<i>P. calcarata</i> (Cogn.) Luer		W.S. Mancinelli 1338 (UPCB)
<i>P. colorata</i> (Pabst) Luer & Toscano		M. Rodrigues 61 (UPCB)
<i>P. rubrolineata</i> (Hoehne) Luer	<i>Linguiformes</i>	A.L.V. Toscano de Brito 2896 (UPCB)
<i>P. pseudotrifida</i> L. Kollmann & D. R. Couto		A.L.V. Toscano de Brito 3663 (UPCB)
<i>P. trifida</i> (Lindl.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2878 (UPCB)
<i>P. fragae</i> (L. Kollmann & A.P. Fontana) L. Kollmann	<i>Pyramidales</i>	A.L.V. Toscano de Brito 3372 (UPCB)
<i>P. leucopyramis</i> (Rchb.f.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 3500 (UPCB)
<i>P. decurva</i> Luer & Toscano	<i>Brachystachyae</i>	A.L.V. Toscano de Brito 3072 (UPCB)
<i>P. concepcionensis</i> Chiron & N. Sanson		C. Van den Berg 2128 (HUEFS)/ C.R.M Silva 11 (UPCB)

<i>P. aff ramphastorhyncha</i> (Barb. Rodr.) L. Kollmann		N. Gutierrez 91 (UPCB)
<i>P. lineolata</i> (Barb. Rodr.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 3630 (UPCB) G. Chiron 11081 (HUEFS)/ A.L.V. Toscano de Brito 3778 (UPCB)
<i>P. rhombilabia</i> Chiron & Xim. Bols.		
<i>P. crassicaulis</i> (Barb.Rodr.) Luer	<i>Ornithoides</i>	S.L.X. Tobias 22 (UPCB)
<i>P. quasi</i> Luer & Toscano		A.L.V. Toscano de Brito 3074 (UPCB)
<i>P. ephemera</i> (Lindl.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2867 (UPCB)
<i>P. wacketii</i> (Handro & Pabst) Luer	<i>Longicaules</i>	F.J. de Jesus 10 (UPCB)
<i>P. piraquarensis</i> (Hoehne) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 3666 (UPCB)
<i>P. fusca</i> (Lindl.) Chiron & Xim. Bols	<i>Effusae</i>	E.C. Smidt 986 (UPBC)/ J. Klein. 157 (UPCB)
<i>P. arcuata</i> (Lindl.) Luer		E.C. Smidt 985 (UPCB)
<i>P. lueriana</i> Fraga & L. Kollmann		A.L.V. Toscano de Brito 3374 (UPCB)
<i>P. gracilicaulis</i> (Seehawer) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2901 (UPCB)
<i>P. nymphalis</i> Luer & Toscano		A.L.V. Toscano de Brito 2874 (UPCB)
<i>P. hians</i> (Lindl.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2868 (UPBC) / E.C. Smidt 935 (UPCB)
<i>P. eunapolitana</i> C.R.M.Silva & S.L.X.Tobias		C.R.M Silva 6 (UPCB)
<i>P. villosisepala</i> L. Kollmann & Fraga		A.L.V. Toscano de Brito 2860 (UPCB)
<i>P. carinifera</i> (Barb. Rodr.) Luer	<i>Pabstiella</i>	M. Bolson 600 (UPCB)
<i>P. sordida</i> (Kraenzl.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2630 (UPCB)
<i>P. versicolor</i> (Porsh) Luer		J. Klein 69 (UPCB)
<i>P. bicolor</i> (Barb. Rodr.) Luer & Toscano		A.L.V. Toscano de Brito 3099 (UPCB)/ A.L.V. Toscano de Brito 2900 (UPCB)
<i>P. miragliae</i> (Leite) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2908 (UPCB)
<i>P. purpurea</i> (Seehawer) Luer & Toscano		A.L.V. Toscano de Brito 3768 (UPCB)
<i>P. recurviloba</i> Luer & Toscano		A.L.V. Toscano de Brito 3567 (UPCB)
<i>P. ruschii</i> (Hoehne) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2872 (UPCB)
<i>P. bradei</i> (Schltr.) Luer		W.S. Mancinelli 1177 (UPCB)
<i>P. mirabilis</i> (Schltr.) Brieger & Senghas		E.C. Smidt 921 (UPCB)
<i>P. pristeoglossa</i> (Rchb.f. & Warm.) Luer		S.L.X. Tobias 17 (UPCB)
<i>P. verboonenii</i> (Luer & Toscano) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 3467 (UPCB)/ A.L.V. Toscano de Brito 3345 (UPCB)
<i>P. punctatifolia</i> (Barb. Rodr.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2894 (UPCB)
<i>P. matinhensis</i> (Hoehne) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2906 (UPCB)
<i>P. varellae</i> Toscano, Luer & J. Klein		J. Klein 172 (UPCB)
<i>P. catafaestae</i> Chiron & Xim.Bols.	*insertae sedis	M. Klingelfus Edmax jun/2019
<i>P. podoglossa</i> (Hoehne) Luer		Klein, J. 69 (UPCB)
<i>P. bofiae</i> Chiron & Tesch		M. Klingelfus 30 MG
<i>P. transparens</i> (Schltr.) Luer		Klingelfuss, M. 197 (UPCB)
<i>P. bacillaris</i> (Pabst) Luer		Santos, T.F; Machnicki-Reis, M. 158 (UPCB)/ Toscano de Brito, A.L.V. 3568 (UPCB)
<i>P. quadridentata</i> (Barb.Rodr.) Luer		Santos, T.F; Kersten, R. 142 (UPCB)
<i>P. ribeironensis</i> Chiron & Xim.Bols.		M. Klingelfus T 3576 (3527)
<i>P. trimeropetala</i> (Pabst) Luer.		Toscano de Brito, A.L.V. 3550 (UPCB)
<i>P. spilantha</i>		M. Klingelfus 4/10 PONTA GROSSA
<i>P. seriata</i> (Lindl.) Luer & Toscano		Royer, C.A. 86 (UPCB)
<i>P. lacerticeps</i> Luer & Toscano		M. Klingelfus 30 BA
<i>P. pterophora</i> (Cogn.) Chiron		Toscano de Brito, A.L.V. 3500 (UPCB)
<i>P. pleurothalloides</i> (Cogn.) Luer		M. Klingelfus 30 RJ
<i>Specklinia biglandulosa</i> (Schltr) Pridgeon & M.W. Chase	Grupo externo	N. Gutierrez 95 (UPCB)
<i>Specklinia grobyi</i> (Bateman ex Lindl.) Pridgeon & M.W. Chase		J. Klein 94 (UPCB)
<i>Trichosalpinx montana</i> (Barb. Rodr.) Luer		A.L.V. Toscano de Brito 2909 (UPCB)

*Insertae sedis: espécies que não se encontram dentro das 10 seções, pois ainda não possuem os dados moleculares para a taxonomia.

RESULTADOS

4.2.4 Anatomia da raiz

Pabstiella - A raiz, possui velame biestratificado com epivelame espessado em O ou U (Fig. 1a-b). Na parede periclinal interna do epivelame há presença de poros podendo ser pequenos e/ou pouco frequentes como em *P. podoglossa* a grandes e abundantes como em *P. transparentis* (Fig. 1c). Nas regiões sem ou com poucos poros são visíveis pontoações simples (Fig. 1d). O endovelame é formado de células achatadas a quadradas ou alongadas radialmente, variando na altura (Fig. 1e-h); com paredes finas a ligeiramente espessadas, as vezes com faixas helicoidais finas como em *P. alligatorifera* (Fig. 1i). Os tilossomos são predominantemente reticulados (Fig. 2a-b- Anexo I), podendo os retículos serem mais frouxos (Fig. 2a) ou adensados como em *P. concepcionenses* (Fig. 2b), organizados de forma discoidal (Fig. 2c) ou enovelados (Fig. 2d) e ausentes a rudimentares em *P. spilantha* e *P. gracilicaulis* (Fig. 2e-f). Os tilossomos podem estar contínuos em todas as células, a exemplo de *P. ephemera* e *P. determanni* (Fig. 2g) ou concentrados sobre a célula de passagem, como em *P. bofiaie* e *P. calcarata* (Fig. 2h). O Córtex é delimitado externamente pela exoderme de paredes delgadas ou ligeiramente espessadas nas regiões mais velhas; parênquima na região central, com células isodiamétricas (Fig. 3a) ou gigantes na maioria das espécies (Fig. 3b) e endoderme com células de paredes espessadas em O, alternadas com 1-5 células de passagem (Fig. 3c). As células parenquimáticas corticais apresentam paredes primárias finas nas raízes jovens e esclerificadas nas raízes mais velhas, formando idioblastos reticulados como em *P. piraquarensis* (Fig. 3d). O cilindro vascular possui de 3-8 polos de protoxilema e tecido fundamental esclerificado (Fig. 3e). Ráfides foram identificadas no parênquima clorofiliano de várias espécies (Fig. 3f).

Grupo externo - Em *Specklinia* (*S. biglandulosa*, *S. grobyi*) e *Trichosalpinx montana* o velame é biestratificado, com o epivelame espessado em U, e com células mais altas que o endovelame (Fig. 4a-b). A parede periclinal interna do epivelame possui poucos e pequenos poros na zona de adesão e pontoações simples na área livre da raiz de *S. biglandulosa*, *S. grobyi* (Fig. 4c) e grandes e abundantes poros em *T. montana* (Fig. 4d). O endovelame apresenta células achatadas a quadradas, sem espessamento de parede em *S. biglandulosa*, *S. grobyi* e com paredes espessadas em *T. montana* (Fig. 4b). Os tilossomos são discóides em *S. biglandulosa*, *S. grobyi* (Fig. 4e-f) e lamelado paralelo em *T. montana*, concentrados nas células de passagem (Fig. 4e-g). O córtex é delimitado externamente pela exoderme com paredes delgadas em *S. biglandulosa*, *S. grobyi* e *T. montana*, seguida de 4-5 camadas de parênquima com células isodiamétricas, frequentemente clorofiladas e presença de ráfides

(Fig. 4b, h). A endoderme possui células com paredes espessadas em O, alternadas com 1-3 as células de passagem (Fig. 4i). O cilindro vascular é esclerificado com 5-6 polos e protoxilema (Fig. 4i).

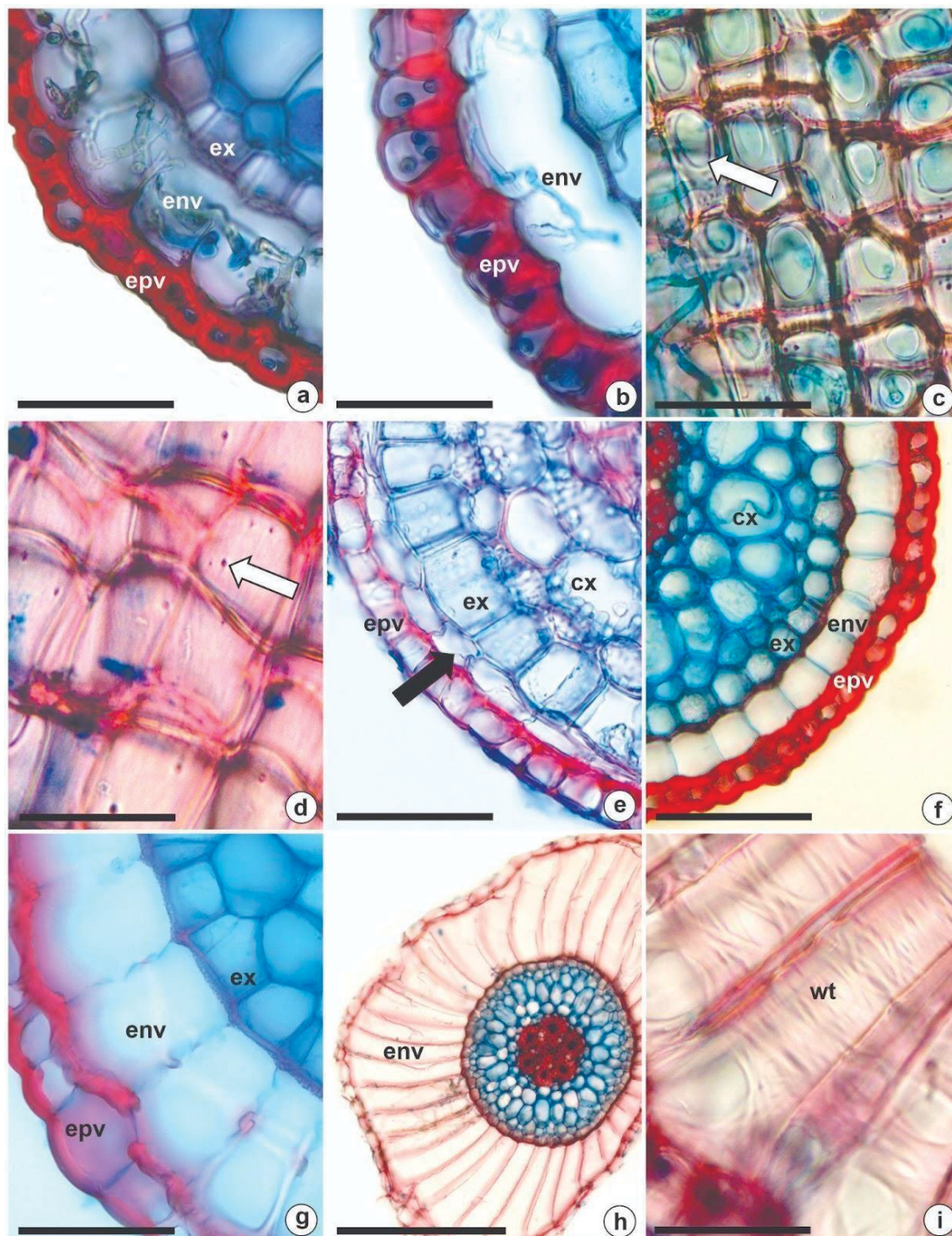


Fig. 1 Raiz de *Pabstiella* (Pleurothallidinae) em vista transversal (a, b, e-i) e paradérmica (c, d). (a) Epivelame (epv) com espessamento em O, *P. lueriana*. (b) Epivelame com espessamento em U, *P. rhombilabia*. (c) Poros evidentes na parede interna do epivelame (seta), *P. transparentis*. (d) Pontoações (seta) na parede interna do epivelame, *P. pterophora*. (e) Endovelame com células achatadas (seta), *P. ribeiroense*. (f) Endovelame com células quadradas (env), *P. piraquarensis*. (g) Endovelame (env) com células radiais curtas, *P. podoglossa*. (h) Endovelame (env) com células radiais longas, *P. pterophora*. (i) Espessamento em faixas helicoidais (wt) na parede do endovelame, *P. alligatorifera*. Escala: 50 μ m (a, b, c, d, e, g, i), 100 μ m (f), 200 μ m (h).

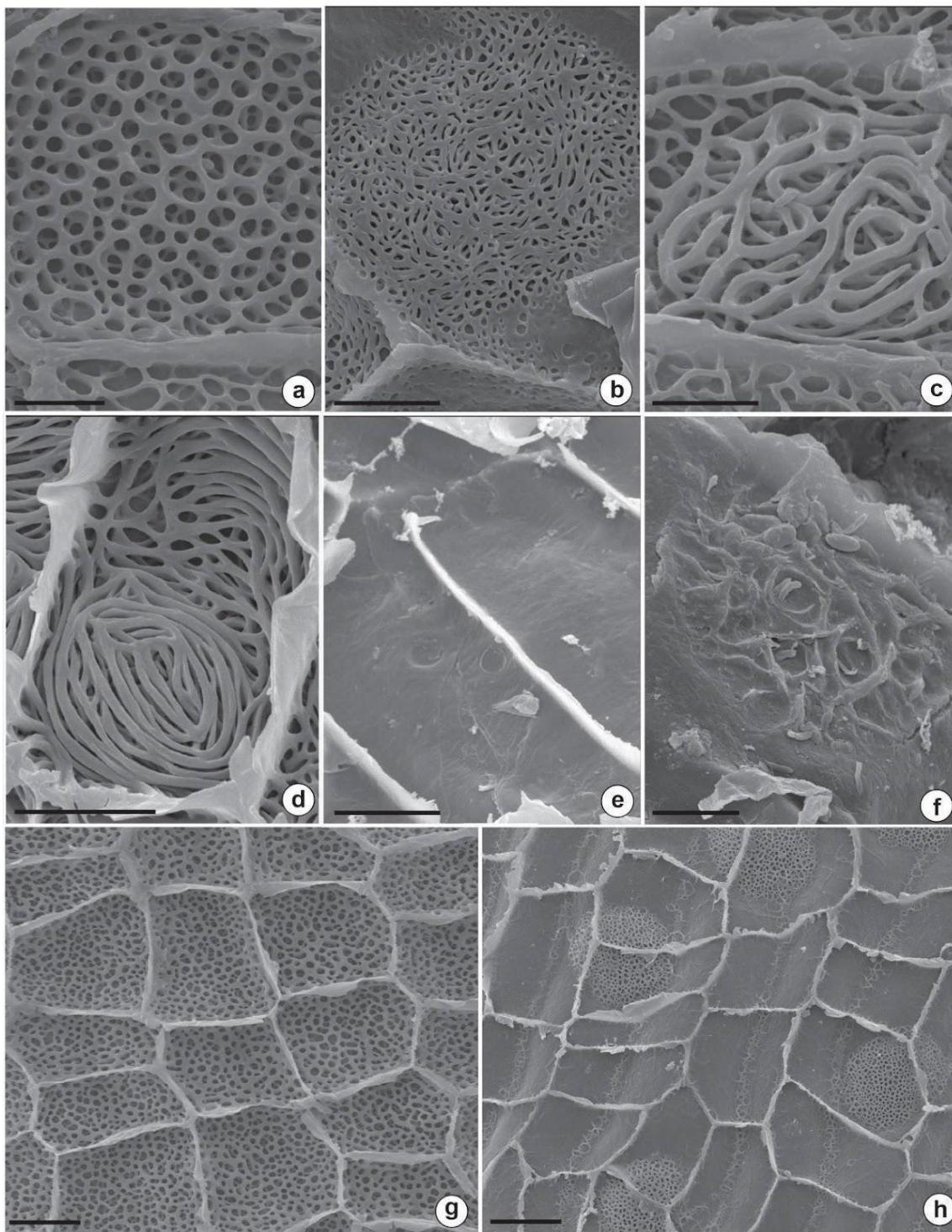


Fig. 2 Vista frontal dos morfotipos de tilossomos em *Pabstiella* (Pleurothallidinae), em microscopia eletrônica de varredura (MEV). **(a)** Reticulado frouxo, *P. trifida*. **(b)** Reticulado denso, *P. concepcionenses*. **(c)** Reticulado discóide, *P. carinifera*. **(d)** Reticulado enovelado, *P. transparens*. **(e)** Ausência de tilossomo, *P. spilantha*. **(f)** Rudimentar, *P. gracilicaulis*. **(g)** Tilossomo contínuo em todas as células, *P. determanii*. **(h)** Tilossomo concentrado nas células de passagem, *P. calcarata*. Escala: 5 μm (a, f), 10 μm (b,c,d,e), 20 μm (g,h).

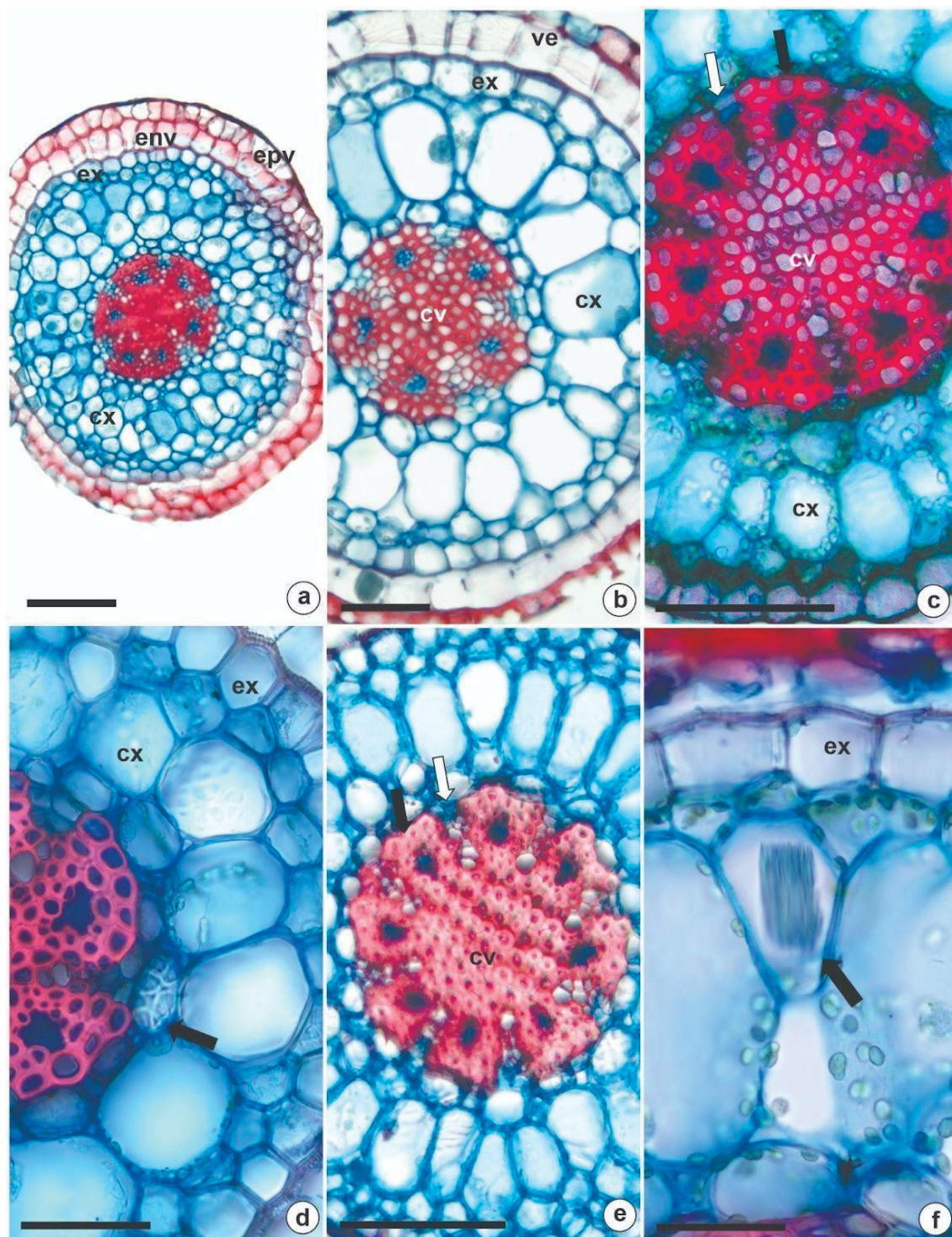


Fig. 3 Raiz de *Pabstiella* em vista transversal. (a) Raiz evidenciando epivelame (epv), endovelame (env), exoderme (ex) e córtex (cx) com células isodiamétricas *P. trimeropetala*. (b) Córtex com células gigantes em *P. bofia*. (c) Detalhe do cilindro vascular e endoderme espessada em O (seta preta) e células de passagem alternadas (seta branca) em *P. leucopyramis*. (d) Idioblastos reticulado (seta) no córtex, *P. piraquarensis*. (e) Cilindro vascular com oito pólos de protoxilema, endoderme (seta preta) e células de passagem (seta branca), *P. wacketii*. (f) Feixe de ráfides (seta) em *P. calcarata*. Velame (ve), cilindro vascular (cv). Escala: 50 μ m (f), 100 μ m (a, b, c, d, e).

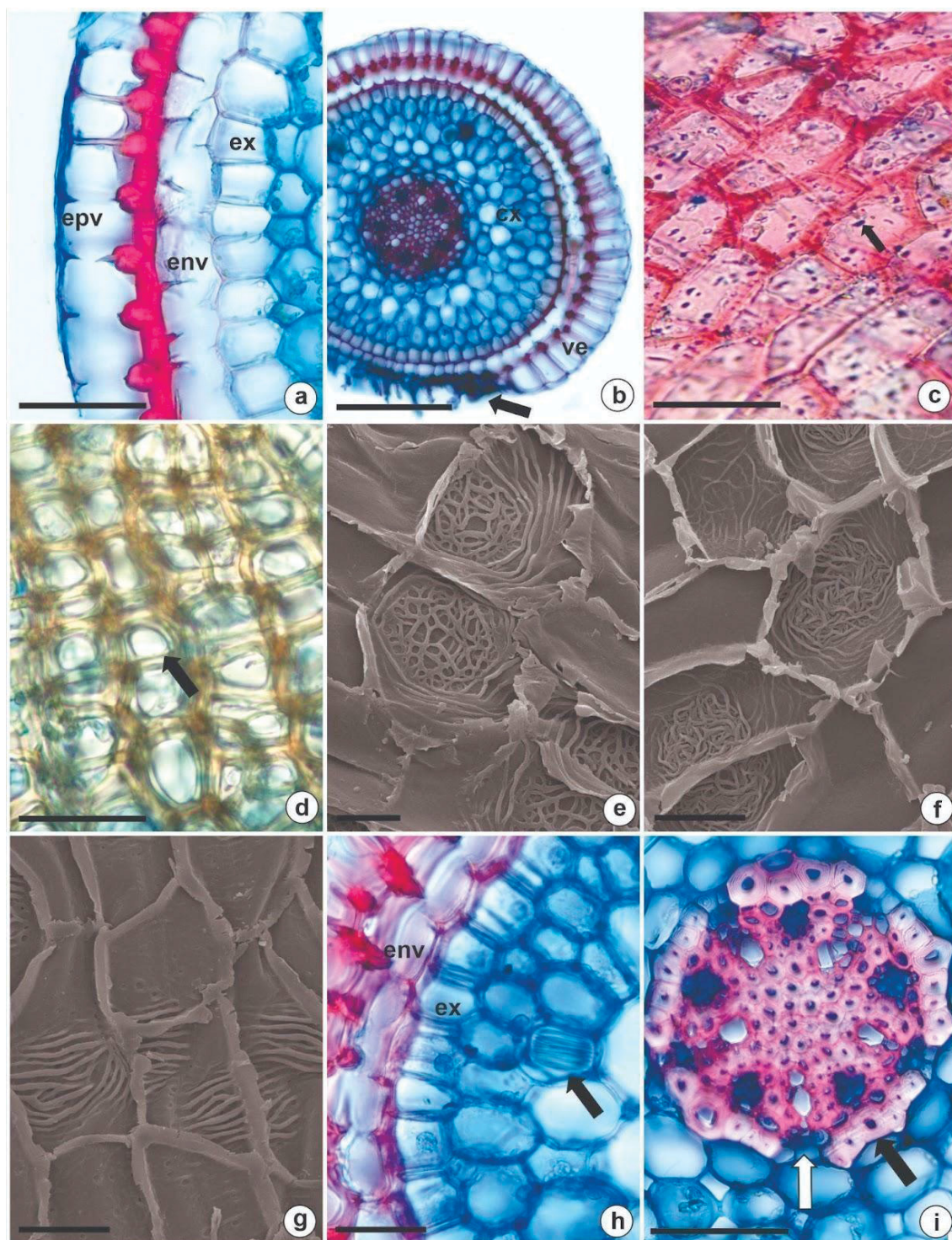


Fig. 4 Anatomia da raiz das espécies do grupo externo, em vista transversal (a, b, h, i) e paradérmico (c-g). (a) Epivélame com espessamento em U em *Specklinia grobyi*. (b) Vista geral da raiz e zona de adesão (seta) de *Trichosalpinx montana*. (c) Parede interna do endovélame com pontoações simples (seta), *Specklinia biglandulosa*. (d) Parede interna do endovélame com poros evidentes (seta), *T. montana*. (e) Tilossomos discóides, em microscopia eletrônica de varredura (MEV), *S. biglandulosa*. (f) Tilossomos discóides em *S. grobyi*. (g) Tilossomos lamelados paralelos em *T. montana*. (h) Ráfides (seta) nas células do córtex, *T. montana*. (i) Cilindro vascular circundado por endoderme espessada em O (seta preta) com células de passagem (seta branca), *T. montana*. Velame (ve), Epivélame (epv), endovélame (env), exoderme (ex). Escala: 10 µm (e), 20 µm (f, g), 50 µm (a, c, d, h, i), 200 µm (b).

4.2.5 Anatomia do caule (ramicaule)

Pabstiella - O ramicaule possui epiderme uniestratificada com cutícula e tricomas secretores embutidos (Fig. 5a). As paredes das células epidérmicas podem ser secundárias, espessas e lignificadas, como em *P. matinhensis* e *P. mirabilis* (Fig. 5b), ou primárias finas como em *P. ephemera* (Fig. 5c). Hipoderme esclerificada uniestratificada é comum na maioria das espécies, mas pode apresentar mais de uma camada como em *P. ephemera* (Fig. 5c) ou não evidente, como em *P. catafaestae* (Fig. 5d). O córtex, internamente à exoderme, é constituído de parênquima, com células arredondadas como em *P. catafaestae* (Fig. 5d), ou aerênquima na maioria das espécies (Fig. 5e). O tecido fundamental do córtex pode se apresentar ligeiramente esclerificado como em *P. carinifera* e *P. pristeoglossa* (Fig. 5f). O número de camadas do córtex, incluindo a hipoderme até a célula parenquimática vizinha a bainha de esclerênquima, varia de 2-10. O cilindro vascular possui de 4-47 feixes vasculares envoltos por bainha de esclerênquima em todas as espécies. Os feixes vasculares podem estar organizados em um único anel (Fig. 5f) ou difusos (Fig. 5d-e, g). As bainhas de esclerênquima dos feixes vasculares podem estar interconectadas formando um cilindro maciço (Fig. 5e, g) ou separadas, com os feixes dispersos no tecido fundamental (Fig. 5d). A medula é pouco delimitada, parenquimática com células de paredes primárias ou esclerificadas, formando idioblastos reticulados (Fig. 5h-i).

Grupo externo - Em *Specklinia grobyi* e *S. biglandulosa* e *Trichosalpinx montana* o ramicaule apresenta epiderme uniestratificada, com paredes primárias, delgadas e cutícula espessa (Fig. 6a), com tricomas embutidos registrados em *S. biglandulosa* (Fig. 6b). A hipoderme é composta por uma camada, com paredes primárias, delgadas, pouco evidentes nas espécies de *Specklinia* analisadas e esclerificada em *T. montana* (Fig. 6a-f). O córtex é composto de parênquima fundamental com presença de cloroplastos e grãos de amido cruciformes em *S. grobyi* e *S. biglandulosa* (Fig. 6d, f) e composto de aerênquima em *T. montana* (Fig. 6e). As camadas do córtex variam de 3-4 para *S. biglandulosa*, 5 -7 para *S. grobyi* e 2-4 em *T. montana*. O cilindro vascular possui de 7-9 feixes vasculares em *S. grobyi* e *S. biglandulosa* e 7 em *T. montana*, organizados em um único anel (Fig. 6f). A bainha de esclerênquima dos feixes vasculares é estreita em *Specklinia* e larga em *Trichosalpinx* (Fig. 6g-h), formando uma faixa contínua de esclerênquima. A medula é parenquimática com células arredondadas e com grãos de amido cruciformes (Fig. 6i).

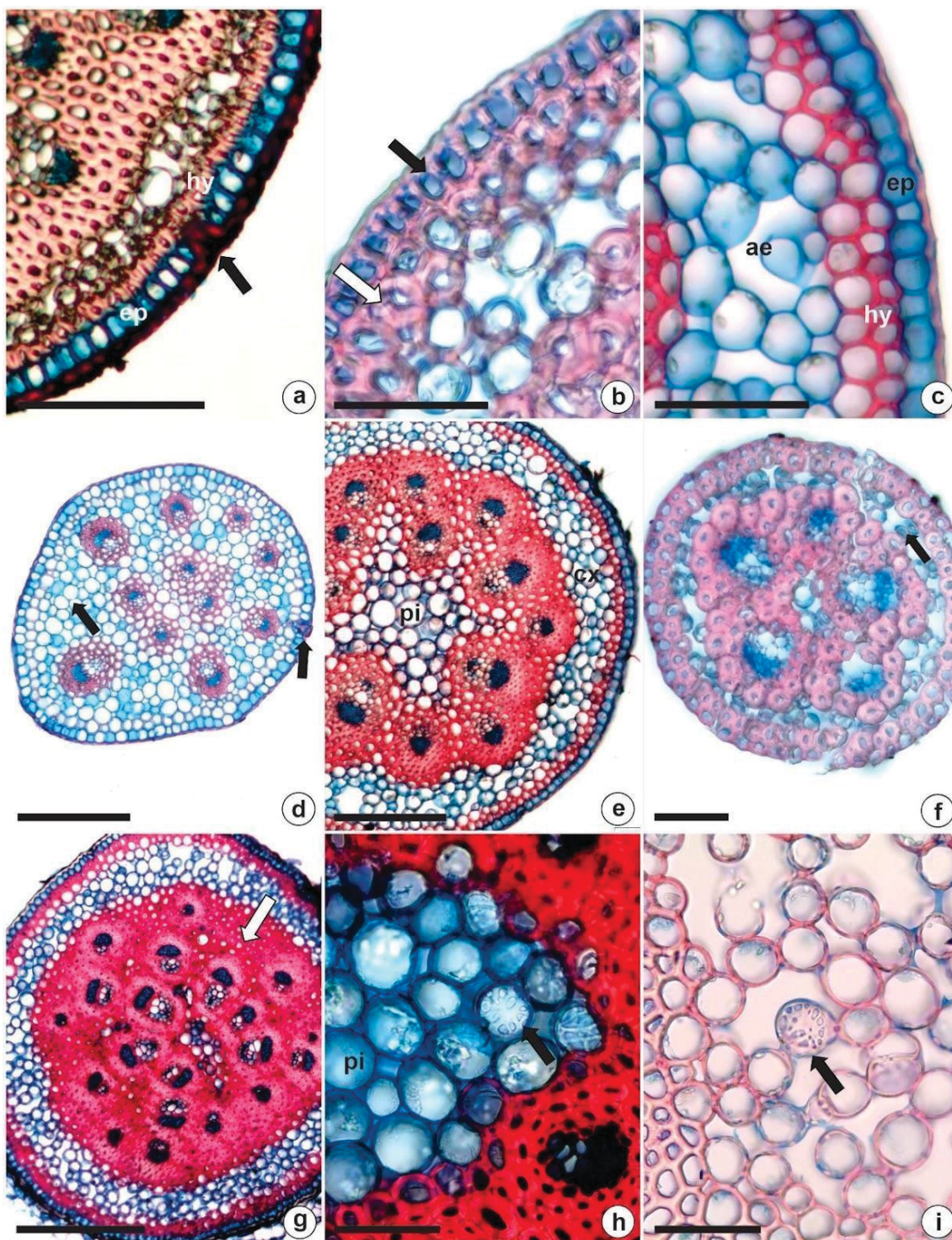


Fig. 5 Caule de *Pabstiella* em vista transversal. (a) Detalhe da região periférica com epiderme simples (ep) com tricoma embutido (seta) e hipoderme esclerificada (hy), *P. wacketii*. (b) Região periférica evidenciando a epiderme (seta preta) e hipoderme (seta branca) com paredes esclerificadas, *P. mirabilis*. (c) Região periférica evidenciando epiderme com parede primária e hipoderme (hy) estratificada e esclerificada, *P. ephemera*. (d) Vista geral evidenciando tricoma (seta) e tecido fundamental parenquimático (seta) com feixes vasculares dispersos, *P. catafaestae*. (e) Vista geral evidenciando córtex aerenquimático. (f) Caule com aerênquima ligeiramente esclerificado no córtex e feixes vasculares organizados em anel, *P. pristeoglossa*. (g) Vista geral evidenciando feixes vasculares difusos, com fusão das bainhas de esclerênquima dos feixes vasculares (seta); *P.*

spilantha. (h) Presença de idioblastos reticulado na medula parenquimática (pi); *P. gracilicaulis*. (i) Detalhe dos idioblastos reticulados (seta) na medula esclerificada, *P. pterophora*. Escala: 50 μm (b, f, h, i), 100 μm (c), 200 μm (a, d, e, g).

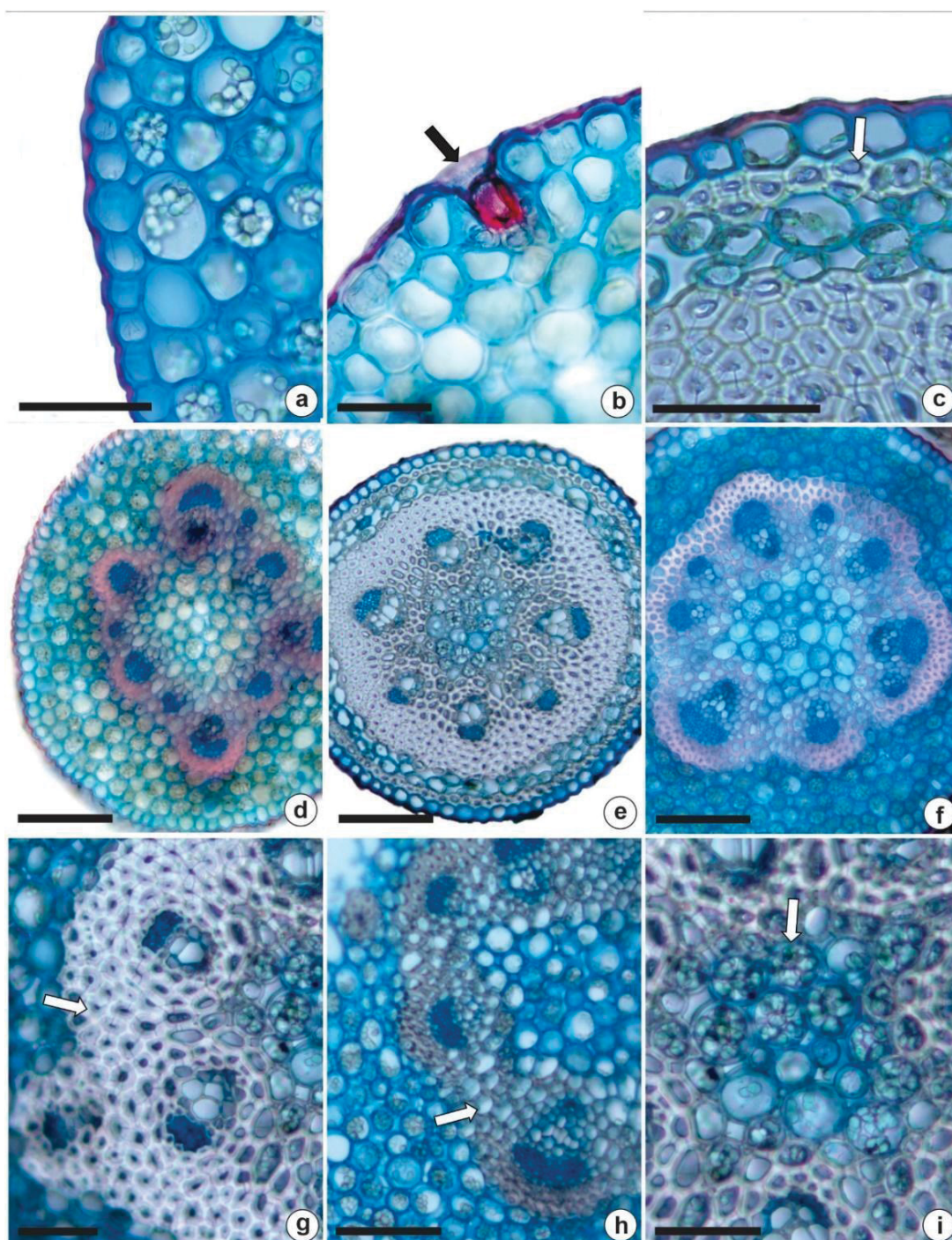


Fig. 6 Anatomia do caule das espécies do grupo externo, em vista transversal. (a) Epiderme com paredes primárias e córtex com amido e hipoderme não evidente, *Specklinia grobyi*. (b) Epiderme com tricoma imbutido (seta) em *S. biglandulosa*. (c) Epiderme e córtex com hipoderme esclerificada (seta) em *Trichosalpinx montana*. (d) Vista geral evidenciando cloroplastos e amido no córtex, *S. biglandulosa*. (e) Vista geral evidenciando aerênquima no córtex, cilindro vascular delimitado por bainha de fibra e feixes vasculares em anel, *T. montana*. (f) Detalhe do cilindro vascular em anel em *S. grobyi*. (g) Detalhe da bainha dos feixes vasculares formando camada larga e contínua (seta), *T. montana*. (h) Bainha dos feixes vasculares estreita (seta) em *S. grobyi*. (i) Detalhe da medula com grãos de amido cruciformes (seta); *T. montana*. Escala: 50 μm (b, f, h, i), 100 μm (c, d), 200 μm (a, e, g).

4.2.6 Morfologia da folha

As folhas de todas as espécies analisadas são de margem inteira, com nervura mediana saliente na face abaxial, glabras e suculentas. A grande maioria possui forma elíptica com variação a estreito-elíptica ou obovais, a exemplo de *P. deterrmannii* e *P. varellae*, e lineares como em *P. lineolata* e *P. rhombilabia*. A forma da base varia de aguda a cuneada. O ápice possui formas aguda, cuneada, retusa, e tridentada a exemplo de *P. transparens*, *P. bicolor* e *P. quadridentada* (Fig. 7a-m).

4.2.7 Anatomia da folha

Pabstiella - A forma da folha, em secção transversal, varia de V-sulcada como em *P. bofiaei* (Fig. 8a), a semissulcada (*P. pseudotrifida* Fig. 8b), elíptica (*P. purpurea* Fig. 8c), plano-convexa (*P. pterophora* Fig. 8d) e plana (*P. versicolor* Fig. 8e). A epiderme é uniestratificada, com tricomas embutidos e estômatos na face abaxial que apresentam crista externa proeminente (Fig. 9a-c). A cutícula pode ser espessa a fina, podendo ser verrucosa na grande maioria das espécies (Fig. 9d) a lisa (Fig. 9e). O mesofilo é constituído de parênquima aquífero em ambas as faces (hipoderme) (Fig. 9a), com várias camadas na face adaxial e uma camada na abaxial, intercalado com parênquima clorofiliano regular variando de 5-12 camadas (Fig. 9f) em todas as espécies, com exceção de *P. gracilicaulis* que apresenta o parênquima aquífero central e clorofiliano subepidérmico (sem hipoderme) (Fig. 9g). Idioblastos traqueoidais podem ocorrer dispersos no parênquima clorofiliano, bem como drusas, monocristais e ráfides (Fig. 9h-i, 10a). As células do parênquima aquífero se distribuem em 1-5 camadas e apresentam paredes com espessamentos descontínuos, em barras de espessura variável (Fig. 10b-c). Em algumas espécies ocorre camada regular de células isodiamétricas entre as células aquíferas como em *P. rhombilabia* (Fig. 10d). Os feixes vasculares estão envoltos por bainha de fibras, alinhados no centro do parênquima clorofiliano variando de 9-10 (ex. *P. bofiaei*) ou 43-45 feixes (ex. *P. arcuata*). Esclereídes reticuladas ocorrem ao redor dos feixes vasculares em todas as espécies (Fig. 10e). Os bordos da folha, em secção transversal, podem ser agudos (Fig. 10f), cuneados (Fig. 10g), ou arredondados (Fig. 10h) com feixes vasculares envoltos por bainha de fibras. O feixe vascular do bordo pode ser maior, menor ou de igual tamanho quando comparado ao feixe vascular mediano. *P. gracilicaulis* não apresentou feixe vascular no bordo (Fig. 10i).

Grupo externo - Em secção transversal, a folha de *Trichosalpinx montana* é V-sulcada e em *Specklinia grobyi* e *S. biglandulosa* é plano-convexa, com bordos cuneados (Fig. 11a-c).

A epiderme é uniestratificada, com paredes primárias, tricomas embutidos e estômatos na face abaxial no nível da epiderme (Fig. 11d-g). A cutícula é fina com a superfície verrucosa sobre o feixe central. O mesofilo é constituído de várias camadas de parênquima aquífero (hipoderme adaxial) com células alongadas na face adaxial, parênquima clorofiliano homogêneo na face abaxial em *S. grobyi* e *S. biglandulosa* e heterogêneo em *T. montana* (Fig. 11f-i). Na face abaxial há presença de hipoderme parenquimática simples nas espécies de *Specklinia* (Fig. 11g-h), e aquífera em *T. montana* (Fig. 11d, f, i). O parênquima clorofiliano varia de 6-7 camadas e não possui idioblastos, mas apresenta monocristais nas espécies de *Specklinia* aqui analisadas, enquanto em *T. montana* varia de 4-8 camadas com presença de idioblastos traqueoidais e parênquima paliçádico junto ao parênquima esponjoso. Ráfides foram identificadas somente em *T. montana* (Fig. 11k). O parênquima aquífero varia de 5-7 camadas em *Specklinia* e 4 camadas em *T. montana*, apresentando espessamentos de parede pouco evidentes. Os feixes vasculares estão alinhados no parênquima clorofiliano e variam de 16 (*S. biglandulosa* e *T. montana*) a 32 (*S. grobyi*) feixes. Esclereídes reticuladas ocorrem junto aos feixes vasculares, em todas as espécies (Fig. 11l).

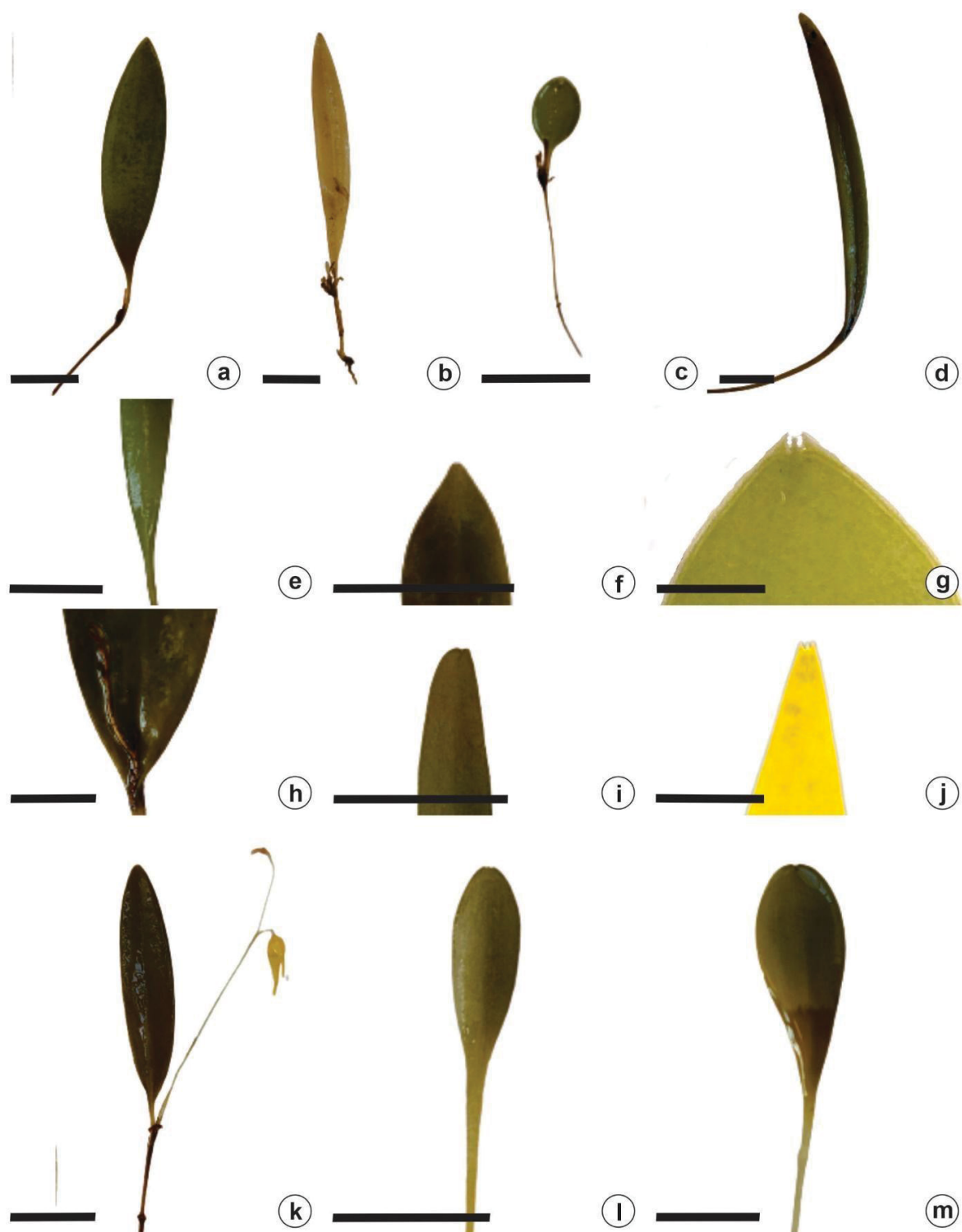


Fig. 7 Morfologia das folha de espécies de *Pabstiella*. (a) Folha elíptica; *P. mirabilis*. (b) Folha estreito-elíptica; *P. gracilicaulis*. (c) Folha obovada; *P. varellae*. (d) Folha linear; *P. rhombilabia*. (e) Base da folha aguda; *P. lineolata*. (f) Ápice cuneado; *P. catafaestae*. (g) Ápice tridentado; *P. bicolor* (h) Base cuneada; *P. leucopyramis* (i) Ápice retuso; *P. concepcionenses* (j) Ápice agudo e tridentado; *P. bofae* (k) *T. montana* (l) *S. biglandulosa* (m) *S. grobyi*. Escala: 1cm (a-m)

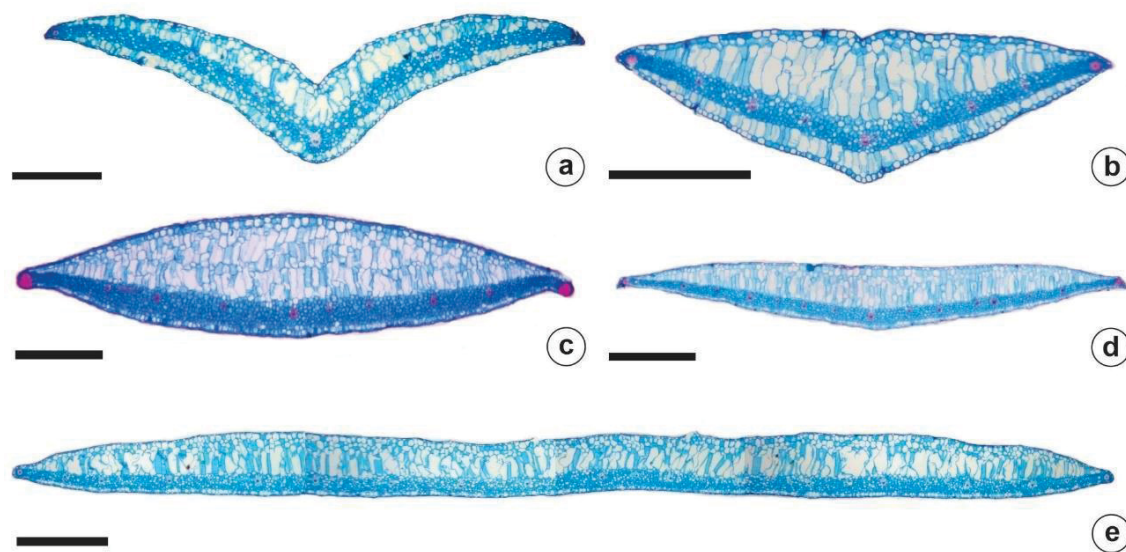


Fig. 8 Formas da folha e do bordo, em corte transversal, em *Pabstiella*. (a) V sulcada em *P. bofae*. (b) V semissulcada em *P. pseudotrifida*. (c) Elíptica em *P. purpurea*. (d) Plano-convexa em *P. pterophora*. (e) Plana em *P. versicolor*. Escala: 1 mm (a-e).

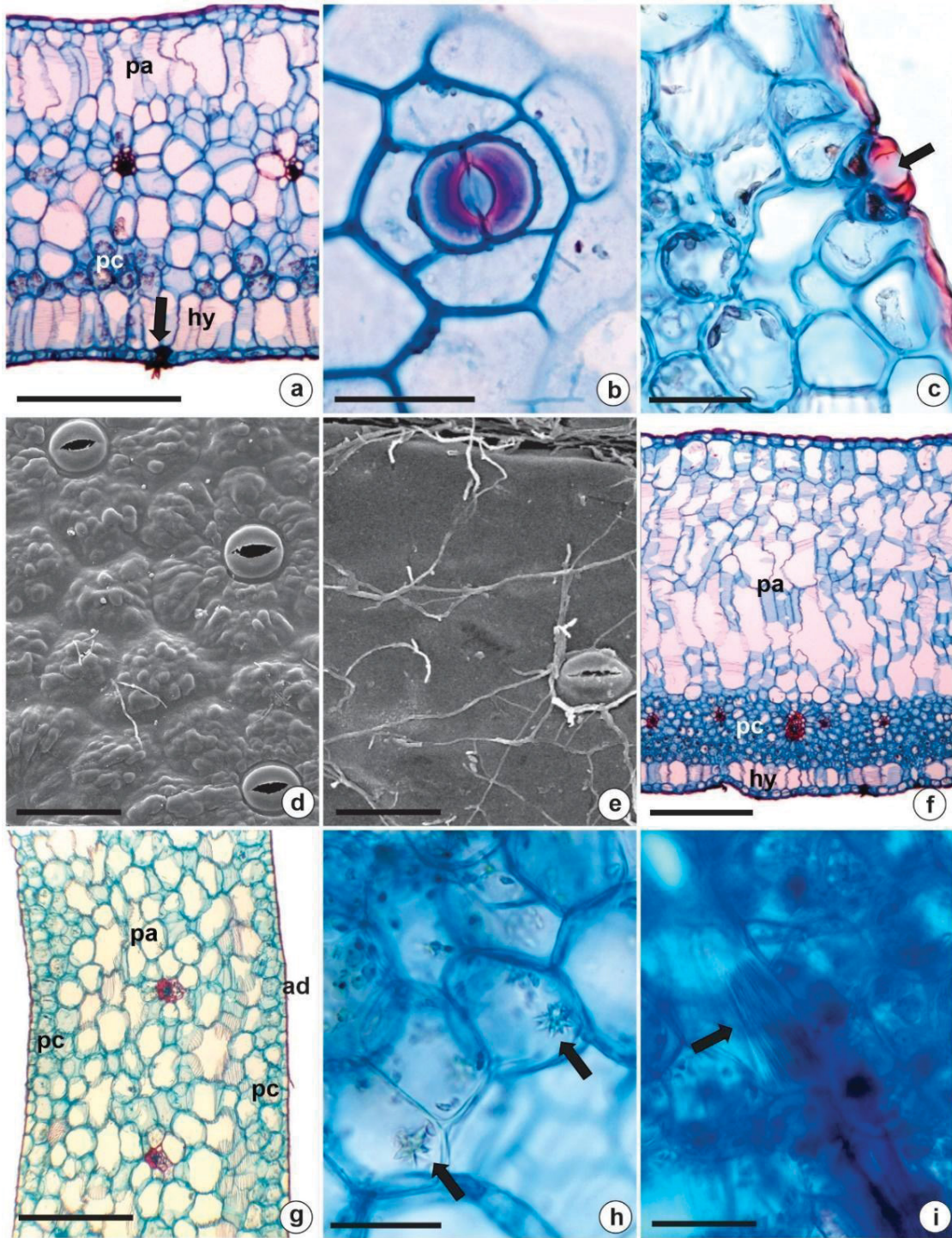


Fig. 9 Anatomia da folha de *Pabstiella* em secção transversal (a, c, f-i) e paradérmica (b, d, e). (a) Vista geral da folha com epiderme simples e tricoma embutido (seta), mesofilo com parênquima aquífero (pa), parênquima clorofiliano (pc) e hipoderme aquífera abaxial (hy), *P. lacerticifol*. (b) Estômato tetracítico, *P. determanii*. (c) Estômato com crista estomática (seta), *P. podoglossa*. (d) *P. bacillaris*, cutícula verrucosa na face abaxial (MEV). (e) Cutícula lisa com filamentos de fungo em MEV, *P. fusca*. (f) Vista geral do limbo com presença de parênquima aquífero, clorofiliano e feixe vascular, *P. pleurothalloides*. (g) *P. gracilicaulis* com parênquima clorofiliano (pc) nas extremidades e parênquima aquífero (pa) no centro. (h) Cristais formando pequenas drusas (setas), *P. pseudotrifida*. (i) ráfides (seta), *P. pseudotrifida*. Escala: 50 μm (b, c, d, e, g, i), 200 μm (f, g, h), 500 μm (a).

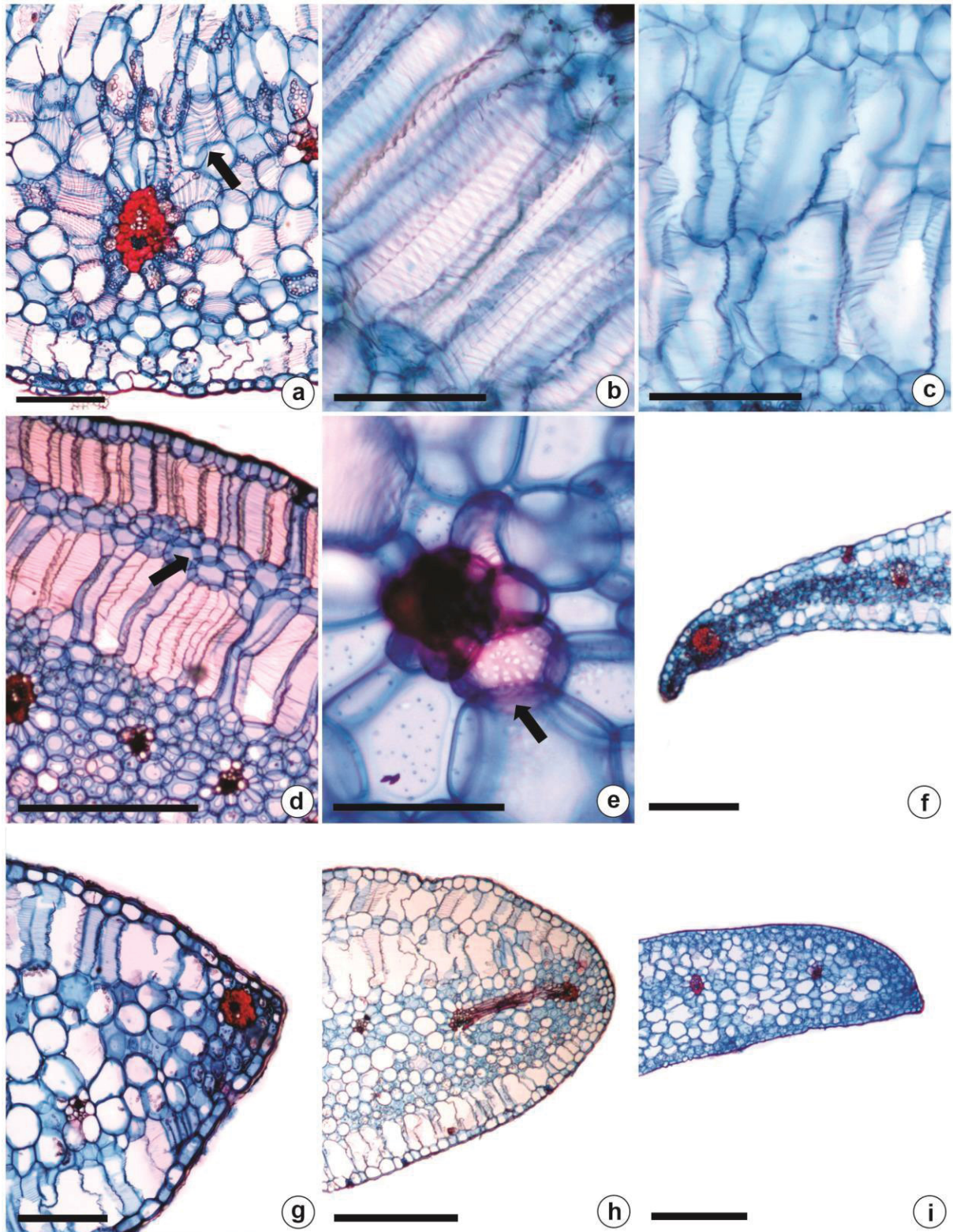


Fig. 10 Secções transversais da folha de espécies de *Pabstiella*. (a) Mesofilo contendo idioblastos traqueoidais no parênquima clorofiliano e feixe vascular com bainha esclerificada, *P. quasi*. (b) Células do parênquima aquífero com espessamento evidente na parede, *P. seriata*. (c) Células do parênquima aquífero com espessamento pouco evidente; *P. bicolor*. (d) Mesofilo com parênquima aquífero separado por camada de células isodiamétricas (seta), *P. rhombilabia*. (e) Detalhe de esclereides reticuladas junto ao feixe vascular em *P. ribeiroense*. (f) Bordo agudo com feixe vascular em *P. bofia*. (g) Bordo cuneado com feixe vascular em *P. bacillaris*. (h) Bordo arredondado com feixe vascular em *P. rhombilabia*. (i) Bordo cuneado sem feixe vascular em *P. gracilicaulis*. Escala: 100 µm (e), 200 µm (a,b,c,f,g), 500 µm (d,h,i).

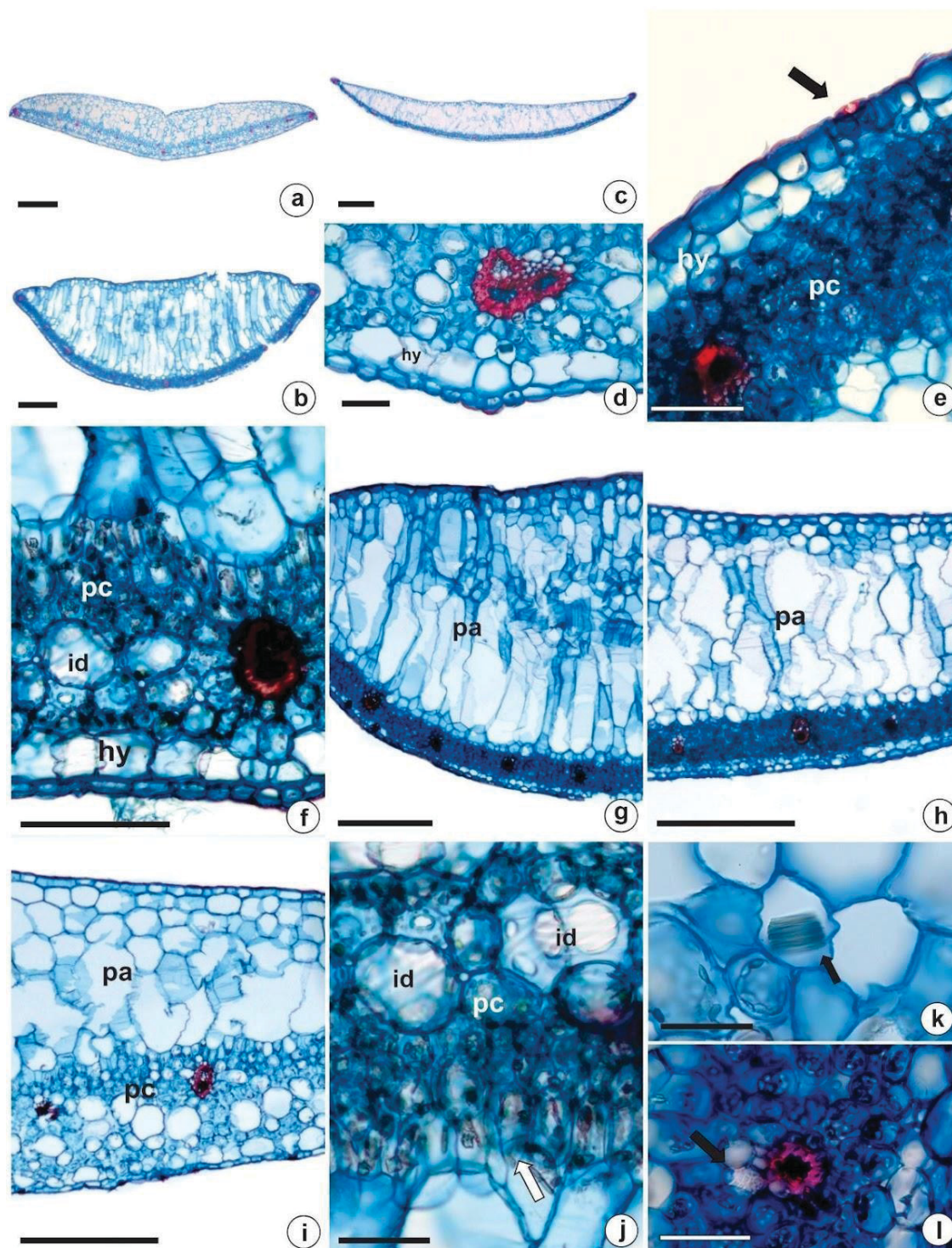


Fig. 11 Anatomia da folha das espécies do grupo externo, em secção transversal. (a) Forma V sulcada; *T. montana*. (b) Forma plano-convexa; *S. biglandulosa*. (c) Forma plano-convexa; *S. grobyi*. (d) Detalhe da folha com cutícula verrucosa, hipoderme (hy) e feixe vascular central com bainha esclerificada, *Trichosalpinx montana*. (e) Face abaxial evidenciando estômato na epiderme (seta), *S. biglandulosa*. (f) Detalhe da hipoderme aquífera (hy) na face abaxial e parênquima clorofiliano heterogêneo (pc), *T. montana*. (g) Vista geral do limbo com parênquima aquífero (pa) na face adaxial e parênquima clorofiliano (pc) na face abaxial, *S. biglandulosa*. (h) Vista geral da folha de *S. grobyi*. (i) Vista geral da folha de *T. montana*. (j) Presença de idioblastos traqueoidais (id) no parênquima esponjoso e monocristais no parênquima paliádico (seta) em *T. montana*. (k) Ráfides (seta) em *T. montana*. (l) Esclereíde reticulada (seta) junto ao feixe vascular; *S. biglandulosa*. Escala: 25 µm (i), 100 µm (b, c, h), 200 µm (d), 500 µm (a, e, f, g).

4.3 ANÁLISE FILOGENÉTICA

Foram identificados 35 caracteres, destes, 25 qualitativos e 11 quantitativos, sendo 16 binários e 21 multiestados (Tabela 2). Estes foram utilizados na construção da matriz morfológica. Dentre os caracteres selecionados, apenas alguns foram mais informativos para a discussão da evolução dos órgãos vegetativos no grupo.

Com base na filogenia proposta por Morales et al 2020, nossos resultados indicam algumas sinapomorfias que caracterizam o gênero *Pabstiella* (Fig. 12), como raiz com células do endovelame maiores que as do epivelame (carater 2), presença de células gigantes no córtex (carater 5) distribuição de tilossomo em todas as células (carater 7); e 2-3 camadas de tecido aquífero na face adaxial (carater 30). Além disso, apresenta como homoplasia, entre 4-5 de camadas do parênquima cortical na raiz, (carater 9), e no ramicaule o estelo com distribuição difusa dos feixes vasculares (carater 18), (Fig. 12). Para as seções, houve a ocorrência de sinapomorfia somente para a seção *Pabstiella* (caráter 16), onde as espécies deste clado apresentam lignificação na parede da epiderme, exceto para *P. carinifera*, que apresenta parede não lignificada. - Entre as nove seções amostradas, os caracteres se mostraram muito homoplásticos neste nível hierárquico, contudo observamos autopomorfias em algumas espécies e conjunto de homoplasias que podem caracterizam algumas seções.

Raiz- Houve a ocorrência de autopomorfias para algumas espécies nos caracteres: tipo de tilossomo (carater 6) para *P. fragae* na seção *Pyramidales* (reticulado enovelado), para *P. concepcionensis* (retic. Denso) na seção *Brachystachyae* e para *P. carinifera* (retic. discoidal) na seção *Pabstiella*. Na seção *Longicaules*, *P. wacketti* apresentou 8 polos de protoxilema (caracter 8) sendo uma autopomorfia para a espécie. A evolução de presença para ausência de espessamento na parede do endovelame (caracter 4) é uma homoplasia para espécies das seções *Brachystachyae* e *Ornithoides*. No caracter (7), a evolução de contínuo para concentrado na célula de passagem, na distribuição do tilossomo, é uma homoplasia para a seção *Linguiformes*.

Caule- Na seção *Pyramidales*, a evolução para o estado 7-8 no caracter (19), número de células da bainha externas ao floema, é uma autopomorfia para *P. leucopyramis* assim como para *P. quasi*, que evoluiu para 5-6 células neste caracter dentro da seção *Ornithoides*. No caracter (20), comprimento do ramicaule, ocorreu uma autopomorfia para *P. rhombilabia* que obteve maior comprimento. Há ocorrência de homoplasias que caracterizam seções, como no caractere 17 a evolução dos estados contínua para descontínua em relação a bainha de esclerênquima que circunda o cilindro vascular, caracteriza a seção *Brachystachyae* e

Ornithoides; a evolução do estado difuso para em anel no caracter (18), tipo de estelo, também é uma homoplasia para as seções *Linguiformes*, *Brachystachyae* e *Pabstiella*. No caracter (15), a evolução de 2-3 camadas para 4-5 camadas no córtex é uma homoplasia que caracteriza a seção *Effusae*. No caracter (20), comprimento do ramicaule, a transição do estado 0 para 1 é uma homoplasia que ocorre nas seções *Longicaules* e *Effusae*. A variação do estado 1 para 2 na espessura da parede do esclerênquima (caracter 21) é uma homoplasia para a seção *Longicaules*.

Folha- Dentro da seção *Linguiformes* houve uma autopomorfia para *P. rubrolineata* que apresentou ausência de barras de espessamento nas células aquíferas (caracter 29). Na seção *Ornithoides*, *P. crassilicaulis* apresentou duas autopomorfias, no caracter (32) evoluindo para 11-12 camadas de parênquima clorofiliano e no caracter (34) onde a folha obteve o maior comprimento na morfologia. Na seção *Brachystachyae* o caracter (23), formato do bordo, é uma autopomorfia para *P. rhombilabia*. Na seção *Effusae*, *P. gracilicaulis* apresentou duas autopomorfias, sendo estas: a ausência de feixe vascular no bordo da folha (caracter 24) e a ausência de tecido aquífero na face adaxial da folha (caracter 33). No caracter (31), a evolução de presença para ausência de idioblasto traqueoidal é uma homoplasia para as seções *Effusae* e *Pabstiella*. A variação de 2-3 camadas para 1 camada de tecido aquífero na face adaxial (caracter 30) é uma homoplasia que caracteriza a seção *Brachystachyae*.

Tabela 2 Caracteres morfoanatomicos usados na reconstrução dos estados ancestrais

Órgão, caracter: estados

-
- 1- Raiz, espessamento da parede do epivelame: (0) em O; (1) em U
- 2- Raiz, epivelame com células mais altas que o endovelame: (0) ausente; (1) presente
- 3- Raiz, endovelame: altura das células: (0) tangenciais ou quadradas; (1) radiais curtas; (2) radiais longas
- 4- Raiz espessamento da parede do endovelame: (0) ausente; (1) presente
- 5- Raiz, células gigantes no córtex: (0) ausente; (1) presente
- 6- Raiz, tipo de tilossomo: (0) rudimentar/ausente; (1) lamelado paralelo; (2) discóide; (3) reticulado frouxo; (4) ret. denso; (5) ret. discoidal; (6) ret. enovelado
- 7- Raiz, ocorrência do tilossomo: (0) contínuo com as demais células; (1) concentrado na célula de passagem
- 8- Raiz, número de polos do protoxilema: (0) 3; (1) 4 a 5; (2) 6 a 7; (3) 8
- 9- Raiz, número de camadas do parênquima cortical: (0) 2; (1) 3; (2) 4 a 5; (3) 6
- 10- Raiz, poros na parede periclinal interna do epivelame: (0) raros; (1) pequenos e/ou pouco frequentes; (2) grandes e/ou abundantes
- 11- Caule, hipoderme: (0) pouco evidente; (1) simples; (2) estratificada
- 12- Caule, parênquima do córtex: (0) fundamental; (1) aerênquima
- 13- Caule, tecido fundamental (córtex, medula e bainha): (0) predomínio de parênquima; (1) predomínio de esclerênquima
- 14- Caule, número de feixes vasculares: (0) 4 a 11; (1) 12 a 25; (2) 27 a 31; (3) 47
- 15- Caule, número de camadas no córtex: (0) 2 a 3; (1) 4 a 5; (2) 6 a 8; (3) 9 a 10
- 16- Caule, parede da epiderme: (0) não lignificada; (1) lignificada
- 17- Caule, bainha de esclerênquima: (0) descontínua; (1) contínua
- 18- Caule, tipo de Estelo: (0) em anel; (1) difuso
- 19- Caule, número de células da bainha externas ao floema: (0) 1 a 2; (1) 3 a 4; (2) 5 a 6; (3) 7 a 8
- 20- Caule, comprimento morfologia: (0) 1,46 a 10,75; (1) 11,15 a 27,81; (2) 29,71 a 42,31; (3) 48,38 a 57,63
- 21- Caule, espessamento da parede das fibras: (0) 2,81 a 3,51; (1) 3,59 a 4,88; (2) 5,06 a 6,05; (3) 6,48 a 7,12
- 22- Folha, forma corte transversal: (0) V-sulcada; (1) V semissulcada; (2) elíptica; (3) plana; (4) plano-convexa
- 23- Folha, formato do bordo: (0) agudo; (1) cuneado; (2) arredondado
- 24- Folha, feixe vascular no bordo: (0) ausente; (1) presente
- 25- Folha, tamanho do feixe do bordo em relação ao feixe central: (0) menor; (1) igual; (2) maior
- 26- Folha, número de feixes: (0) 9 a 15; (1) 16 a 28; (2) 30 a 43; (3) 45 a 50
- 27- Folha, células isodiamétricas no meio do parênquima aquífero: (0) ausente; (1) presente

- 28- Folha, hipoderme aquífera abaxial: (0) ausente; (1) presente
- 29- Folha, espessamento (barras) parede das células aquíferas: (0) inexistente; (1) pouco evidente; (2) evidente
- 30- Folha, tecido aquífero número total de camadas: (0) 1; (1) 2 a 3; (2) 4 a 5; (3) 6 a 7
- 31- Folha, idioblasto traqueoidal no parênquima clorofiliano: (0) ausente; (1) presente
- 32- Folha, número de camadas parênquima clorofiliano: (0) 5 a 6; (1) 7 a 8; (2) 9 a 10; (3) 11 a 12
- 33- Folha, tecido aquífero na face adaxial: (0) ausente; (1) presente
- 34- Folha, comprimento do limbo: (0) 10,45 a 23,51; (1) 23,53 a 52,52; (2) 57,28 a 84,41; (3) 85,78 a 99,67
- 35- Folha, largura limbo: (0) 3,04 a 6,32; (1) 6,55 a 13,07; (2) 13,31 a 19,43; (3) 21,07 a 23,27
-

4.4 DISCUSSÃO

Algumas características anatômicas são comuns a todas as espécies de *Pabstiella* aqui analisadas, tais como: raiz com velame biestratificado, exoderme de paredes finas, endoderme com espessamento em O e tilossomos; caule com feixes vasculares com bainha esclerificada e folhas hipostomáticas com hipoderme aquífera e feixes vasculares alinhados no centro do parênquima clorofiliano. Essas características são comuns em espécies de Pleurothallidinae (Pridgeon 1982, Scatena e Nunes 1996; Stern 2014; Avi e Rodrigues 2019; Imig et al. 2020)

4.4.1 Raiz

No velame biestratificado o epivelame e o endovelame são distintos pelas características morfológicas das camadas (Sandford e Adanlawo 1973). Essas diferem na forma, tamanho, composição da parede e padrões de espessamento nas espécies de Pleurothallidinae (Rodrigues et al. 2021). Epivelame com paredes espessadas em U ou O também foi registrado por Kedrovski (2019), e se apresenta como uma característica plesiomórfica em *Pabstiella*. A presença ou ausência, a densidade e distribuição de diferentes espessamentos de parede no epivelame, foram muitas vezes utilizados para delimitar tribos em vários táxons de Orchidaceae (Porembski e Barthlott 1988). *Specklinia* e *Trichosalpinx*, apresentam velame biestratificado com células do epivelame alongadas radialmente, enquanto que, em *Pabstiella* essas células se apresentam curtas e quadradas, pois o endovelame é alongado radialmente, revelando ser uma sinapomorfia que sustenta o gênero. Em Epidendroidae, o endovelame possui espessamento parietal formando finas estrias, com um arranjo variado entre as espécies, além de suberina e lignina em suas paredes (Pedroso-de-Moraes et al. 2012; Riverón-Giró et al. 2017). Segundo Rodrigues et al. (2021) algumas espécies de

Pleurothallidinae possuem espessamento helicoidal na parede do velame, a exemplo de *Acianthera*, *Masdevallia*, *Myoxanthus* e em *Pabstiella*. Embora esses espessamentos nem sempre são nítidos nas espécies de *Pabstiella*, são comuns, diferindo do velame do “tipo *Pleurothallis*” de Porembski e Barthlot (1988), uma vez que, além dos poros, os espessamentos helicoidais aparecem no endovelame, comumente numa disposição tangencial ou helicoidal. O espessamento da parede do endovelame (caracter 4) em *Pabstiella* é uma homoplasia característica de espécies das seções *Brachystachyae* e *Onithoides*. A presença de poros, bem definidos na parede do velame, às vezes pequenos e esparsos (*P. podoglossa*), até grandes e abundantes (*P. transparens*), que se organizam pela disposição e tamanho, é uma característica comum em orquídeas epífitas devido às células mortas (Hauber et al. 2020). Segundo o autor, essas células possuem suas paredes perfuradas de forma complexa e espécie-específica facilitando a entrada de água na raiz. Em *Pabstiella* o caracter (10), poros na parede periclinal interna do epivelame, não se mostrou útil na reconstrução de caracteres ancestrais, pois as espécies do grupo externo compartilham estes estados.

Os tilossomos, projeções de parede presentes no endovelame e adjacentes às células de passagem (Porembski e Barthlott 1988; Pridgeon et al. 1983; Stern 2014; Kedrovski e Sajo 2019), são comuns nas raízes de orquídeas epífitas (Pridgeon et al. 1983; Benzing 1990). Facilitam o transporte em tecidos jovens; protegem, direcionam solutos e dão suporte na maturidade, devido a estrutura inicialmente celulósica e posteriormente lignificada (Kedrovski e Sajo 2019). Muitos trabalhos citam a presença ou ausência de tilossomo em diferentes táxons de Orchidaceae, nem sempre identificando seu morfotipo (Porembski e Barthlott 1988; Stern e Carlswald 2004; Carlswald et al. 2006; Moreira e Isaias 2008; Figueroa et al. 2008; Silva et al. 2010; Oliveira et al. 2021). No entanto, a variação morfológica dos tilossomos (esponjoso, lamelar, baculado, em malha (meshed), em placa, em teia (webbed) e discóide) possui importância taxonômica a nível de gênero ou subtribo em Orchidaceae (Pridgeon et al. 1983). Na subfamília Epidendroidae foram identificados os tipos baculado, e pregueado (plaited) em espécies de *Maxillaria* e *Trigonidium* (Holtzmeier et al. 1998) e em teia para *Eulophia* (Stern e Judd 2001). Em Pleurothallidinae o morfotipo esponjoso é prevalecente (Pridgeon et al. 2005; Imig et al. 2020), porém o tipo discóide foi identificado em espécies de *Zootrophion* (Stern 2014) e *Specklinia* (Rodrigue et al. 2021) e o lamelado em algumas espécies de *Anathallis*, *Scaphosepalum* e *Stelis* (Stern 2014).

A presença ou ausência de tilossomos é uma característica estável nos gêneros de Pleurothallidinae, contudo o morfotipo pode ser variável no nível infragenérico (Rodrigues et al. 2021). Kedrovski (2019) relata a dificuldade em identificar os morfotipos de tilossomos

por considerar que existem formas intermediárias aos já descritos na literatura, característica essa confirmada em *Pabstiella*. É perceptível a variação na densidade e organização das projeções de parede dos tilossomos nas espécies de *Pabstiella* aqui analisadas. Uma vez que os padrões identificados em *Pabstiella* parecem diferir dos morfotipos identificados por Pridgeon et al. (1983), optamos por classificá-los de acordo com a morfologia em vista frontal, uma vez que são estruturas pouco proeminentes no corte transversal. Nesta visão, os tilossomos em *Pabstiella* se assemelham a um retículo na maioria das espécies, diferindo do padrão esponjoso de Pridgeon et al. (1983) e Holtzmeier et al. (1998). O mesmo padrão esponjoso foi referido por Imig et al. (2020) para *Dryadella*, que, nitidamente é semelhante à morfologia do padrão reticulado aqui exposto. Percebemos claramente a necessidade de uma reavaliação dos padrões de tilossomos em Orchidaceae (Anexo I). Em *Pabstiella*, os tilossomos foram classificados em cinco tipos: i) reticulado frouxo, com maior espessamento entre os filamentos; ii) reticulado denso, com pequenos interstícios entre os filamentos; iii) reticulado discóide, com filamentos que se organizam numa estrutura arredondada; e iv) reticulado enovelado, com filamentos organizados de forma concêntrica. Além dos padrões reticulados registramos a ausência de tilossomo e um tipo rudimentar, com pequenas cristas, que parece um início de formação das projeções da parede. O morfotipo denominado de reticulado frouxo, se distribui amplamente dentro de *Pabstiella*; já os morfotipos intermediários: enovelado, denso, discóide, ausente e rudimentar são autopomorfias, respectivamente, para as espécies *P. fragae*, *P. concepcionenses* e *P. carinifera*; *P. spilantha* e *P. gracilicaulis*. Kedroviski (2019), para *Pabstiella* (*P. bacillaris*, *P. carinifera*, *P. fusca* e *P. sordida*), bem como Pridgeon et al. (1983) referem a continuidade do tilossomo com o espessamento de parede das demais células do velame. Essa característica é muito evidente em *Pabstiella*, variando desde homogeneamente contínuo (*P. determanii*, *P. decurva*) até restrito a célula de passagem (*P. calcarata*, *P. pseudotrifida*). O estado “contínuo com as demais células” é uma sinapomorfia para *Pabstiella*, com reversões em três terminais.

A exoderme com paredes delgadas em *Pabstiella* e no grupo externo diferem de algumas espécies de Epidendreae que possuem espessamento em “O” (*Epidendrum secundum*, *E. xanthinum*) ou espessamento em U (*Pleurothallis teres*, *P. prolifera*) (Silva et al. 2010). Rodrigues et al. (2021) relata uma exoderme de paredes finas para *Pabstiella lineolata* e *P. hypnicola*, corroborando os nossos resultados, porém para *Specklinia grobyi*, *S. hypnicola* e *S. puntactifolia*, os mesmos autores relatam espessamento em “U invertido” na exoderme, divergindo dos nossos achados em *S. grobyi* e *S. biglandulosa*.

O córtex das raízes de *Pabstiella* analisadas assemelha-se aos já registrados para a

subtribo Pleurothallidinae (Scatena e Nunes 1996; Silva et al. 2010; Imig et al. 2020). As células parenquimáticas, aqui denominadas de células gigantes, reforçam os achados de Rodrigues et al. (2021) para espécies de *Anathallis*, *Pabstiella*, *Stelis* e *Zootrophion*. Essas células parecem ter função de armazenamento de água, visto que são células volumosas com grande vacúolo e paredes finas (Evert 2013). A presença destas células gigantes não foi registrada no grupo externo, sendo assim uma sinapomorfia para *Pabstiella*. A presença de idioblastos traqueoidais em algumas espécies de *Pabstiella*, assim como a presença de ráfides, tanto para *Pabstiella* quanto para o grupo externo, é uma característica comum para Pleurothallidinae (p.ex. *Anathallis*, *Masdevallia*, *Octomeria* e *Specklinia*, Rodrigues et al. 2021).

As células da endoderme com espessamento de parede em O, alternadas com 1-5 células de passagem em *Pabstiella* e alternadas com 1-3 células de passagem em *Specklinia biglandulosa*, *S. grobyi* e *Trichosalpinx montana* (grupo externo), é uma característica frequente em Pleurothallidinae a exemplo de espécies de *Pleurothallis* (Scatena e Nunes 1996; Silva et al. 2010; Stern 2014), *Oeceoclades maculata* (Riverón-Giró et al. 2017) e *Dryadella* (Imig et al. 2020). Contudo há relatos de espessamento em U na endoderme para a subfamília Epidendroideae como em *Oncidium blanchetii* e *Zygopetalum brachypetalum* (Silva et al. 2010).

Em *Pabstiella* e também no grupo externo, o cilindro vascular possui tecido fundamental esclerificado e o número de polos de protoxilema varia entre 3-7 para *Pabstiella* e 5-6 para o grupo externo. Scatena e Nunes (1996) relatam que em *Pleurothallis rupestris* o centro do cilindro vascular possui medula parenquimática de paredes não espessadas nas raízes jovens, contudo elas se tornam espessas em raízes maduras, como também registrado para espécies de *Dryadella* e *Masdevallia* por Imig et al. (2020). Segundo Stern (2014) a medula é parenquimática em *Echinosepala*, *Neocogniauxia*, *Octomeria*, *Myoxanthus exasperatus* e *Restrepiella* e esclerificada na maioria dos outros gêneros de Pleurothallidinae.

4.4.2 Caule

No caule ou ramicaule as células epidérmicas em *Pabstiella* podem ter paredes primárias ou secundárias. A parede primária foi registrada em espécies de *Dryadella* e *Masdevallia* (Imig et al. 2020), contudo ocorrem os dois tipos de parede em Orchidaceae (Morris et al. 1996). Na filogenia, a presença de paredes secundárias sustentou a seção *Pabstiella* (caracter 16), as demais espécies do gênero e também do grupo externo apresentaram paredes primárias. A presença de tricomas embutidos foi registrada na maioria das espécies de *Pabstiella* aqui

analisadas e é uma característica já registrada em espécies de *Dryadella* (Imig et al. 2020).

Camada subepidérmica esclerificada, definida como hipoderme, é uma característica comum em Pleurothallidinae (Pridgeon 1982; Pridgeon e Stern 1982; Stern e Pridgeon 1985) e tem a função de sustentação do órgão, mantendo-o ereto (Oliveira e Sajo 2001). Em *Pabstiella*, há presença de hipoderme simples, estratificada ou ainda pouco evidente. Na maioria das espécies essa camada é esclerificada (com exceção de *P. determannii*, *P. gracilicaulis*). A presença de hipoderme em *Pabstiella* é um caracter com muita variação infragenérica. No grupo externo a hipoderme foi pouco evidente para as espécies de *Specklinia* e simples em *T. montana*.

Em *Pabstiella* ocorrem nitidamente dois tipos de ramicaules, aqueles com predomínio de tecido fundamental esclerificado e os com predomínio de parênquima. O córtex caulinar, em *Pabstiella*, é composto de parênquima ou aerênquima, com ou sem células esclerificadas. Na filogenia, esta característica se apresentou como plesiomorfia para *Pabstiella*, visto que o grupo externo apresentou os dois estados, parênquima fundamental para as espécies de *Specklinia* e aerênquima para *T. montana*. Córtex parenquimático também foi registrado para Pleurothallidinae em espécies de *Acianthera* e *Anathallis* e totalmente esclerificado em *Specklinia seriata* (Avi e Rodrigues 2019). Almeida et al. (2019) relata que o maior número de camadas de células esclerificadas em *Acianthera crepiniana* pode estar associado a necessidade de suporte mecânico do ramicaule. O córtex parenquimático foi registrado também em Epidendroidae em *Bulbophyllum sterile* (Muthukumar e Shenbagam 2018) e *Maxillaria* (Dettke et al. 2007). O número de camadas do córtex foi bastante variável nas espécies analisadas, porém a variação de 2-3 para 4-5 camadas é uma homoplasia para a seção *Effusae*; esta característica bem como a presença de cloroplastos e grãos de amido em algumas espécies aqui observadas, é usual em espécies de Pleurothallidinae (Pridgeon e William 1979; Stern e Pridgeon 1985; Scatena e Nunes 1996; Stern 2014).

Todas as espécies aqui analisadas apresentaram tecido esclerificado ao redor dos feixes vasculares; este pode formar uma faixa contínua, devido à proximidade dos feixes vasculares ou, em alguns táxons, a bainha fibrosa é descontínua e envolve os feixes separadamente, como descrito por Pridgeon (1982). Feixes vasculares sempre associados ao esclerênquima, formando uma faixa contínua com feixes embutidos, ou feixes vasculares como bainhas individualizadas é amplamente reportado para Pleurothallidinae (Stern e Pridgeon 1985; Stern 2014; Imig et al. 2020) e, pode ser considerada uma característica xeromórfica, juntamente com a hipoderme esclerificada (Dickison 2000). A faixa de esclerênquima contínua é predominante em *Pabstiella*, bem como no grupo externo, contudo

a evolução para descontínua é uma homoplasia que caracteriza as seções *Brachystachyae* e *Ornithoides*.

O número de feixes vasculares no ramicaule de *Pabstiella* varia bastante espécie-específica, de 4-47 feixes, com isso se mostrou uma característica sem utilidade para evolução do grupo. Nota-se que as espécies com maior número de feixes vasculares são aquelas com ramicaule de maior diâmetro, como já relatado para espécies de Pleurothallidinae (Stern e Pridgeon 1985; Imig et al. 2020). O tecido fundamental dos ramicaules, seja parênquima ou esclerênquima, não parece estar relacionado ao número de feixes vasculares. A organização dos feixes vasculares em anel ou de forma difusa também foi relatada para espécies da tribo Epidendreae (Stern e Carlsward 2009) e filogeneticamente, o estado em anel é uma homoplasia que caracteriza as seções: *Linguiformes*, *Brachystachyae* e *Pabstiella*.

4.4.3 Folha

Na folha, características da cutícula podem ser utilizadas na delimitação de táxons (Dickinson 1975; Pridgeon 1982). Em Pleurothallidinae a cutícula é caracterizada como lisa ou papilosa como em espécies de *Masdevallia*, *Physosiphon*, *Porroglossum*, *Salpistele* (Pridgeon 1982). Nas *Pabstiella* analisadas, a cutícula de espessura variável é lisa a verrucosa, assim como no grupo externo. A característica verrucosa também foi relatada para *Acianthera saundersiana* e *A. luteola* (Almeida et al. 2019), *Dryadella ataleiensis* e *D. pusiola* (Imig et al. 2020). Como a variação da espessura e da morfologia, em geral se relacionam com características ambientais (Fahn 1990) e apresentam muita variação dentro do gênero, a cutícula não foi utilizada na avaliação filogenética para reconstrução de caracteres ancestrais em *Pabstiella*.

A parede periclinal externa plana, das células epidérmicas em *Pabstiella* e *Trichosalpinx*, corroboram com o registro de Warmling (2013). As formas plana e convexa, tanto na face abaxial quanto na adaxial, são comuns nos gêneros da subtribo (Pridgeon 1982; Pridgeon 1986). A presença de tricomas embutidos na epiderme foliar em *Pabstiella*, não foi considerada uma característica diagnóstica para o gênero uma vez que é comum na subfamília (Smidt et al. 2013; Riverón-Giró et al. 2017; Piazza et al. 2015; Imig et al. 2020). Da mesma forma, a folha hipostomática é usual em Orchidaceae (Bonates 1993; Oliveira e Sajo 1999; Zanenga-Godoy e Costa 2003; Stern et al. 2004; Silva et al 2006; Pridgeon et al 2009; Avi e Rodrigues 2019). Essas características não entraram para matriz filogenética por sua homogeneidade no gênero.

A forma do bordo foliar, em secção transversal, é variável em *Pabstiella*. Embora o formato do bordo não seja uma característica comumente citada na literatura, nota-se que o

estado agudo é amplamente distribuído dentro de *Pabstiella* (Fig. 10), divergindo do tipo cuneado presente no grupo externo. Também foi registrada uma autopomorfia para *P. rhombilabia*, com bordo arredondado (caracter 23), bem como na ausência de feixe vascular no bordo da folha de *P. gracilicaulis* (caracter 24).

A presença de hipoderme aquífera em ambas as faces, característica em *Pabstiella* (exceção *P. gracilicaulis*), é comum em outras espécies da subfamília (Pridgeon e William 1979; Pridgeon e Stern 1982; Pridgeon 1982; Smidt et al. 2013). No entanto, a presença da hipoderme aquífera na face abaxial é uma plesiomorfia para o gênero *Pabstiella*, já que compartilha este estado com *Trichosalpinx montana*; contudo nas *Specklinia* aqui analisadas a hipoderme abaxial aquífera não foi registrada. A ausência de hipoderme é considerada uma reversão para *P. gracilicaulis*. Espessamentos anulares ou helicoidais na parede das células da hipoderme aquífera, são comuns em Pleurothallidinae (Pridgeon 1982). Espessamentos semelhantes a estes também estão presentes nos idioblastos traqueoidais (Foster 1956) encontrados no mesofilo das folhas das espécies de *Pabstiella*. Esses espessamentos nos idioblastos, comumente encontrado em Pleurothallidinae, tem como principal componente, a celulose, tendo ausência de lignina e suberina nos testes histoquímicos (Pridgeon 1982). A ausência dos idioblastos traqueoidais no parênquima é uma homoplasia que caracteriza as seções *Effusae* e *Pabstiella*. Em espécies epífitas de Orchidaceae, características anatômicas como folha hipostomática com cutícula espessa, presença de hipoderme, tecido aquífero, células com barras de espessamento, posição dos feixes vasculares colaterais, acompanhados por bainha de fibras, presença de ráfides e idioblastos traqueoidais, como encontrados em *Pabstiella*, caracterizaram as espécies como xeromórficas (Oliveira e Sajo 1999; Zanenga-Godoy e Costa 2003; Silva e Milaneze 2004; Smidt et al. 2013; Piazza et al. 2015).

O mesofilo em todas as espécies de *Pabstiella* é heterogêneo, composto por parênquima clorofiliano e parênquima aquífero, sendo corriqueiro na subtribo (Pridgeon et al. 2005; Avi 2012 dados não publicados). A nítida distinção entre clorênquima e parênquima aquífero e a disposição dos feixes vasculares são caracteres diagnósticos para o gênero *Octomeria* (Ferreira 1994). A presença de mesofilo heterogêneo foi relatada em espécies de *Trichosalpinx*, *Specklinia* e *Pabstiella* (Avi 2012; Warmling 2013 dados não publicados). As células do parênquima aquífero das espécies analisadas possuem variação no espessamento da parede, porém este caracter se mostrou com muita variação infragenérica. Outra característica interessante encontrada para *Pabstiella* foi a presença de uma a duas camadas de células parenquimáticas isodiamétricas no meio do parênquima aquífero, ocorrendo nas espécies *P. mirabilis*, *P. rhombilabia*, *P. ruschii*, *P. pristeoglossa* e *P. verboonnenii*. A presença de

cristais em forma de drusa e ráfides dispersos no mesofilo é comum na tribo Epidendreae (Pridgeon e Stern 1982; Pires et al. 2003; Smidt et al. 2013; Senel et al. 2019).

Nossas análises evidenciaram uma anatomia foliar relativamente homogênea, com exceção de *Pabstiella gracilicaulis*, a qual divergiu até com as espécies do grupo externo por possuir parênquima clorofiliano nas extremidades das margens, parênquima aquífero mediano e ausência de feixe vascular no bordo foliar. Esta espécie na filogenia proposta para o gênero apresentou reversão no carácter pétalas sem ápice espessado, contudo ela possui suporte molecular e morfológico neste clado (Morales et al. 2020).

Em relação a filogenia, a folha foi o órgão com maior número de caracteres analisados (14/35 caracteres), porém dado o maior número de estados de carácter devido a alta variação, muitos se apresentaram homoplásticos e não foram os mais significativos para a análise de evolução em *Pabstiella* (Tabela 2), o que pode estar relacionado a maior pressão ambiental sobre este órgão (Oliveira e Sajo 1999; Silva et al. 2006).

O ramicaule e raiz tiveram um maior número de caracteres significativos com potencial filogenético de relevância para o grupo, como as sinapomorfias que suportam o gênero: como na raiz o tamanho das células do endovelame em relação ao epivelame (carácter 2), presença de células gigantes no córtex (carácter 5) e distribuição contínua do tilossomo nas células (carácter 7), e a sinapomorfia que sustenta a seção *Pabstiella*, presença de epiderme lignificada no caule (carácter 16) (Tabela 2, Figura 12). Nesse sentido, os dados aqui obtidos mostraram que *Pabstiella* possui caracteres diagnósticos tanto para o gênero quanto para as seções, evidenciando assim a importância da junção de caracteres morfológicos aos moleculares no estudo filogenético. Os achados desta pesquisa colaboram para um amplo conhecimento morfoanatômico do gênero *Pabstiella* e podem servir de base para futuros estudos com o grupo e com espécies relacionadas filogeneticamente.

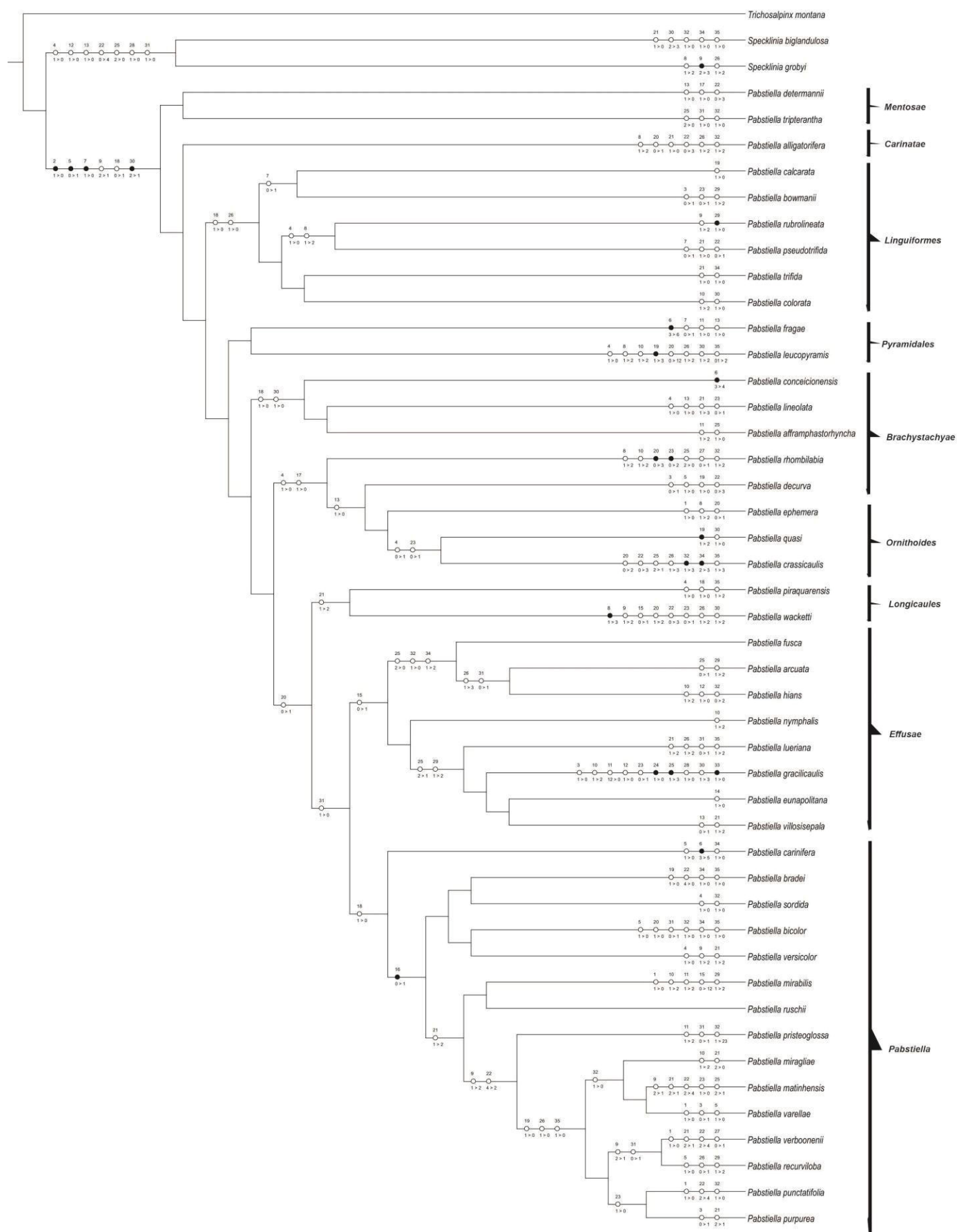


Fig. 12 Árvore com a evolução dos caracteres morfoanatômicos. Seções identificadas ao lado.

4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida ABR, Smidt EC; Amano E (2019) Evolution of anatomical characters in *Acianthera* section *Pleurobotryae* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). Plos One 14: e0212677
- Avi RC (2012) Anatomia comparativa da folha e do ramicaule de espécies de *Acianthera* Scheidw., *Anathallis* Barb.Rodr. e *Specklinia* Lindl. (Pleurothallidinae - Orchidaceae): subsídios para estudos taxonômicos. Dissertação, Universidade Federal de Santa Catarina pp 42
- Avi RC, Rodrigues AC (2019) Comparative anatomy of the leaf and ramicaule in Pleurothallidinae (Orchidaceae) species. The Journal of the Torrey Botanical Society 146:198–212
- Benzing, DH (1990) Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge, pp 354
- Bonates LCM (1993) Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia II: anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia Central. Acta Amaz 23:315–348
- Brieger FG, Senghas K (1976) *Pabstiella*, eine neue Orchideengattung aus Brasilien. Die Orchidee, 27:193–196
- Carlsward BS, Stern WL, Bytebier B (2006) Comparative vegetative anatomy and systematics of the Angraecoids (Vandae, Orchidaceae) with emphasis on the leafless habit. Botanical Journal of the Linnean Society 151: 165–218
- Chase MW, Cameron KM, Barret RL, Freudenstein JV (2003) DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In: Dixon KW, Kell SP, Barret RL, Cribb PJ (eds) Orchid conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu 69–89
- Dettke GA, Sanches-Marques AM, Milaneze-Gutierrez MA (2007) Anatomia vegetativa de três espécies de *Maxillaria* Ruiz et Pavón (Orchidaceae). Revista Brasileira de Biociências 5: 531–533
- Dickinson WC (1975) The bases of angiosperm phylogeny vegetative anatomy. Ann. Mo. Bot. Gard. 62: 590–620
- Dickison, WC (2000) Integrative plant anatomy. Harcourt Academic press, San Diego, pp 533
- Evert RF (2013) Esau's plant anatomy. Hoboken, Wiley, pp 208
- Fahn A (1990) Plant Anatomy. Butterworth Heinemann. Oxford, pp 588
- Ferreira JLB, Oliveira PL, Mariath JEA (1994) Anatomia foliar de espécies do gênero *Octomeria* (Orchidaceae). Napaea 10: 7-14

- Figuerola C, Salazar GA, Zavaleta HÁ, Engleman EM (2008) Root character evolution and systematics in Cranichidinae, Prescottiinae and Spiranthinae (Orchidaceae, Cranichideae). *Ann Bot* 101:509–520
- Foster AS (1956) Plant idioblasts: Remarkable example of cell specialization. *Protoplasma* 46: 184–193
- Hauber F, Konrad W, Roth-Nebelsick A (2020) Aerial roots of orchids: the velamen radicum as a porous material for efficient imbibition of water. *Applied Physics* 126: 1–17
- Holtzmeier MA, Stern WL, Judd WS (1998) Comparative anatomy and systematics of Senghas's cushion species of *Maxillaria* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 127:43–82
- Imig DC, Junior JAJ, Mauad RSA, Amano E, Smidt EC (2020) Vegetative anatomy and its systematic significance in the *Dryadella* Luer (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *Feddes Repert* 131:175–187
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw Hill, New York
- Kedrovski HR (2019) Revisão da anatomia radicular e ontogenia de tilossomos em Espécies de pleurothallidinae (orchidaceae). Tese, Universidade Estadual Paulista
- Kraus JE, Arduin M (1997) *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. EDUR, Seropédica, Rio De Janeiro, pp 198
- Maddison, WP, Maddison, DR (2019) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, version 3.61. Available at: <http://mesquiteproject.org>
- Morales NG, Brito A, Toscano LV, Mauad AVSR, Smidt EC (2020) Molecular phylogeny and biogeography of *Pabstiella* (Pleurothallidinae: orchidaceae) highlight the importance of the atlantic rainforest for speciation in the genus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 20:1-20
- Morris MW, Stern WL, Judd WS (1996) Vegetative anatomy and systematic of subtribe Dendrobiinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 120: 89-114
- Muthukumar T, Shenbagam M (2018) Vegetative anatomy of the orchid *Bulbophyllum sterile* (Orchidaceae: Epidendroideae) *Lankesteriana* 18: 13–22
- Moreira ASFP, Isaias RMS (2008) Comparative anatomy of the absorption roots of terrestrial and epiphytic orchids. *Braz Arch Biol Technol* 51:83–93
- Neyland R, Urbatsch L, Pridgeon AM (1995). A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 117:13-28
- Nixon KC (2002). *WinClada*, version 1.00. 08. Published by the author, Ithaca, New York 734:745

- Oliveira MS, Ferreira AWC, Oliveira HC (2021) Anatomia foliar e radicular comparativa de sete espécies de *Catasetum* Rich. ex Kunth (Orchidaceae: Catasetinae). *Scientia Plena* 17:121201 doi: 10.14808/sci.plena.2021.121201
- Oliveira VC, Sajo MG (1999) Anatomia foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. *Rev Bras Bot* 22:365–374
- Oliveira VDC, Sajo MG (2001) Morfo-anatomia caular de nove espécies de Orchidaceae. *Acta Botanica Brasilica* 15:177- 188
- Pedroso-de-Moraes C, Souza-Leal T, Brescansin RL, Pettini-Benelli A, Sajo MG (2012) Radicular anatomy of twelve representatives of the Catasetinae subtribe (Orchidaceae: Cymbidieae). *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 84:455–468
- Piazza LD, Smidt EC, Bona C (2015) Anatomia comparada dos órgãos vegetativos de espécies de *Bulbophyllum* seção *Didactyle* (Lindl.) Cogn. e *Bulbophyllum* seção *Xiphizusa* Rchb.f. (Orchidaceae). *Hoehnea* 42:171–183
- Pires MF, Semir J, Pinna AM, Felix LP (2003) Taxonomic separation of the genera *Prosthechea* and *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) using leaf and root anatomical features. *Bot. J. Linn.Soc.* 143: 293–303
- Pridgeon, A.M (1986) Anatomical adaptations in Orchidaceae. *Lindleyana* 1:90-101
- Pridgeon AM (1982) Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Am J Bot* 69:921–938
- Pridgeon AM, Stern WL (1982) Vegetative anatomy of *Myoxanthus* (Orchidaceae). *Selbyana* 7: 55–63.
- Pridgeon AM, Williams NH (1979) Anatomical aspects of *Dresslerella* (Orchidaceae). *Selbyana* 5: 120–134
- Pridgeon AM, Stern WL, Benzing DH (1983) Tilosomes in roots of Orchidaceae: morphology and systematic occurrence. *Am J Bot* 70:1365–1377
- Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase MW, Rasmussen FN (eds) (2005) *Genera Orchidacearum: Epidendroidae (parte one)*. Oxford University Press, Oxford, pp 405–412
- Porembski S, Barthlott W (1988) Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nord J Bot* 8:117–137
- POWO (2023) Plants of the World Online Facilitated by the Royal Botanic Gardens Kew. <http://www.plantsoftheworldonlineorg/>, Accessed 10 January 2023
- Riverón-Giró FB, Damon A, García-gonzález A, Montero LS, Aguilar-Romero O, Ramírez-Marcial N, Nieto G (2017) Anatomy of the invasive orchid *Oeceoclades maculata*: ecological implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 184:94–112

- Rodrigues AC, Oliveira FMC, Kedrovski HR, Cruz R (2021) Within the roots of Pleurothallidinae (Orchidaceae): An evolutionary analysis. *Flora* 282: 151883
- Sanford WW, Adanlawo I (1973) Velamen and exodermis characters of west African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. *Bot J Linn Soc* 66:307–321
- Scatena VL, Nunes AC (1996) Anatomia de *Pleurothallis rupestris* Lindl. (Orchidaceae) dos campos rupestres do Brasil. *Bol Bot (USP)* 15:35–43
- Senel G, Akbulut MK, Süngü Seker S (2019) Comparative anatomical properties of some Epidendroideae and Orchidoideae species distributed in NE Turkey. *Protoplasma* 18:13-22
- Sereno PC (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23:565–587
- Silva CI, Milaneze-Gutierrez MA (2004) Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de *Cattleya walkeriana* Gardner (Orchidaceae). *Acta Scientiarum* 26:91–100
- Silva IV, Meira RMSA, Azevedo AA, Euclides RMA (2006) 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 Bot Bras* 20:741–750
- Silva IV, Strozi RM, Azevedo AA (2010) Anatomia de raízes de espécies de Orchidaceae do Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais. *Hoehnea* 37: 147-161
- Smidt EC, Gallo LW, Scatena VL (2013) Leaf anatomical and molecular studies in *Bulbophyllum* section *Micranthae* (Orchidaceae) and their implications for systematics. *Brazilian Journal of Botany* 36:75–82
- Stern LW, Carlswald BS (2009) Comparative vegetative anatomy and systematics of Laeliinae (Orchidaceae) *Botanical Journal of the Linnean Society* 160:21–41
- Stearn WT (2004) *Botanical Latin*, 4th edn. Timber Press, Portland
- Stern WL (2014) *Anatomy of the Monocotyledons. Volume X: Orchidaceae*. Oxford University Press, Oxford, pp 135
- Stern WL, Pridgeon AM (1985) Stem structure and its bearing on the systematics of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Journal of the Linnean Soc.* 91: 457–471
- Stern WL, Judd WS (2001) Comparative anatomy and systematics of Catasetinae (Orchidaceae). *Bot J Linn Soc* 136:153–178
- Stern WL, Judd WS, Carlswald BS (2004) Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 144:251–274
- Thiele K (1991) The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of

morphometric data. *Cladistics* 9:275–304

Warmling J (2013) Anatomia comparativa da folha e ramicaule de espécies da subtribo

Pleurothallidinae (Orchidaceae). Dissertação, Universidade Federal de Santa Catarina pp49

Zanenga-Godoy R, Costa CG (2003) Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya*

Lindl. (Orchidaceae) do planalto central brasileiro. *Acta Bot Bras* 17:101–118

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados dessa pesquisa mostram que o gênero *Pabstiella* é um grupo relativamente diverso em sua anatomia vegetativa e que este grupo possui claramente caracteres que sustentam o gênero e seções, sendo a raiz o órgão que mais possui características diagnósticas.

As sinapomorfias que sustentam o gênero *Pabstiella* são: a presença de células do epivelame mais altas que o endovelame, presença de células gigantes no córtex e o padrão de distribuição dos tilossomos, caracteres exclusivos da raiz; e o estado 2-3 camadas de tecido aquifero na face adaxial da folha. Em relação as seções, a sinapomorfia parede da epiderme lignificada no caule sustenta a seção *Pabstiella*.

Também houve a ocorrência de conjuntos de caracteres homoplásicos exclusivos dos representantes das seções, estes com predominância no órgão caulinar, sendo eles: o estado descontínuo, da bainha de esclerênquima que circunda o cilindro vascular, ocorre em espécies das seções *Brachystachyae* e *Ornithoides*, tendo o resto das espécies evoluído para o estado contínuo; o tipo de estelo do caule sendo o estado em anel o que ocorre nas seções *Linguiformes*, *Brachystachyae* e *Pabstiella*; e a característica de qual tecido fundamental predomina no caule, sendo o estado de predomínio de parênquima o que caracteriza a seção *Ornithoides*.

Nossa pesquisa mostra dados anatômicos inéditos para o grupo, em especial a identificação dos morfotipos de tilossomos, que na literatura é representado na maioria das vezes somente como ausente ou presente nas espécies. Relatamos que o morfotipo reticulado frouxo, originalmente aqui nomeado, é predominante em *Pabstiella*, com modificações em algumas espécies (Anexo I).

Findando este estudo, observamos a variação de caracteres anatômicos vegetativos e sua utilidade para a delimitação de seções e gêneros, assim como a combinação dos dados anatômicos aos dados moleculares são de grande utilidade e podem nos auxiliar na descoberta de novas evidências morfológicas ligadas a especiação dentro do gênero.

6 ANEXO I

Manual ilustrado
Tilossomos em *Pabstiella*

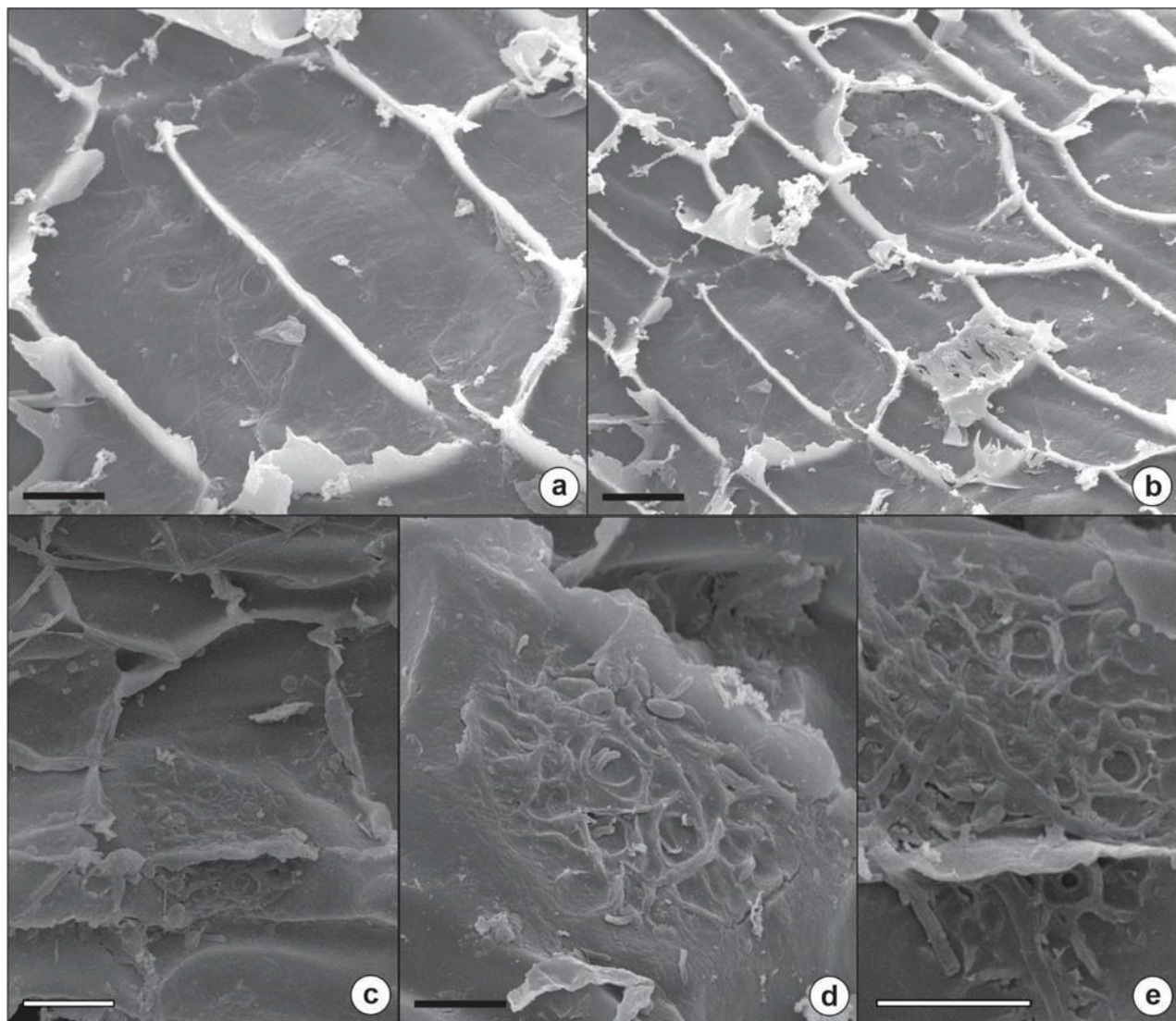


Fig S1. (a-b) Ausência de Tilossomos na raiz de *Pabstiella spilantha*. (c-e) Tilossomo rudimentar com hifas de fungos na raiz de *P. gracilicaulis*. Escala: 5 μ m (d); 10 μ m (c, e); 20 μ m (a-b).

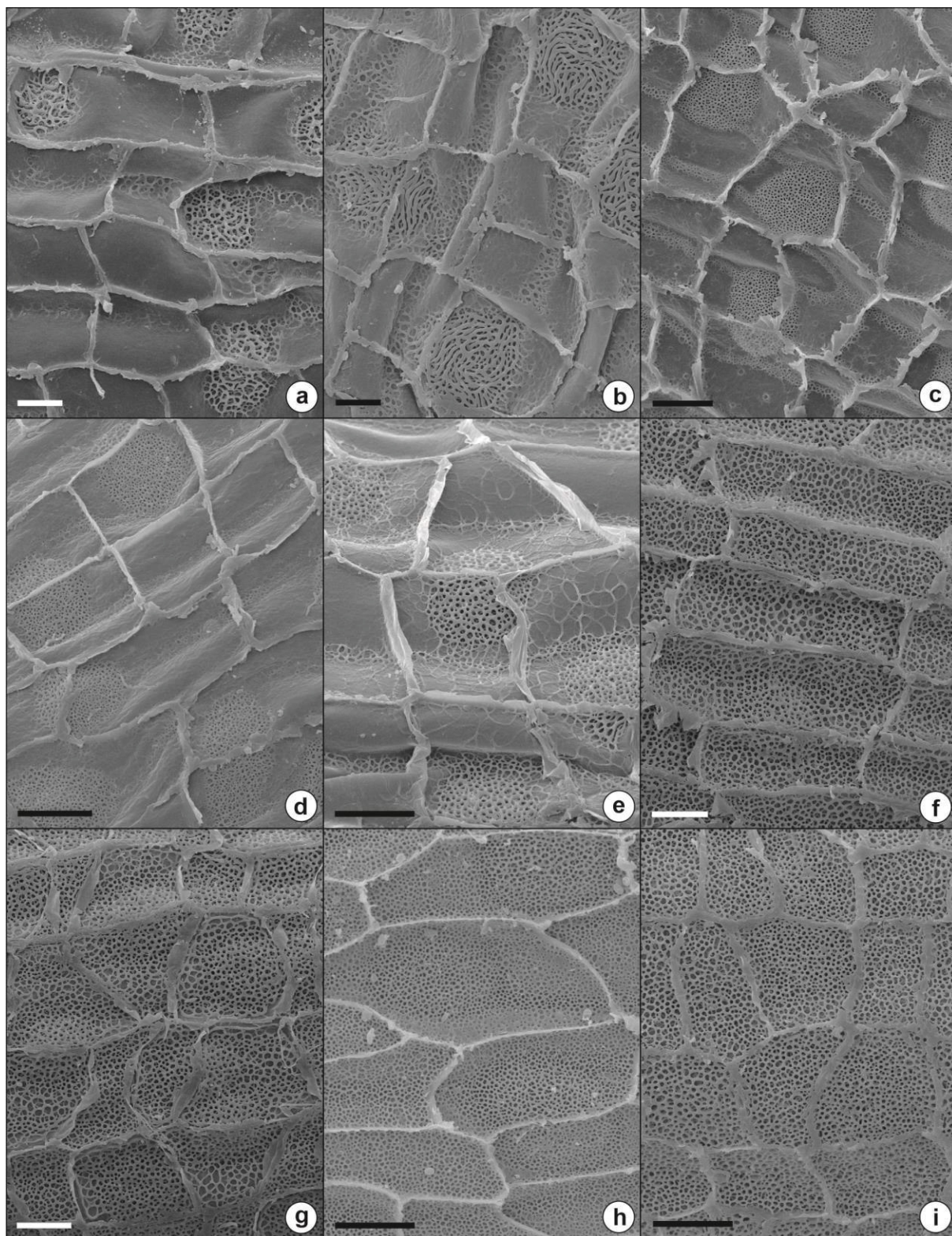


Fig S2. Distribuição dos tilossomos em *Pabstiella*; (a-e) Concentrado na célula de passagem, (f-i) Contínuo por todas as células. (a) *Pabstiella varellae*. (b) *P. trimeropetala*. (c) *P. bowmanii*. (d) *P. ramphastorhyncha*. (e) *P. bradei*. (f) *P. lueriana*. (g) *P. pterophora*. (h) *P. crassicaulis*. (i) *P. purpurea*. Escala: 10 μ m (a-b), 20 μ m (c-i).

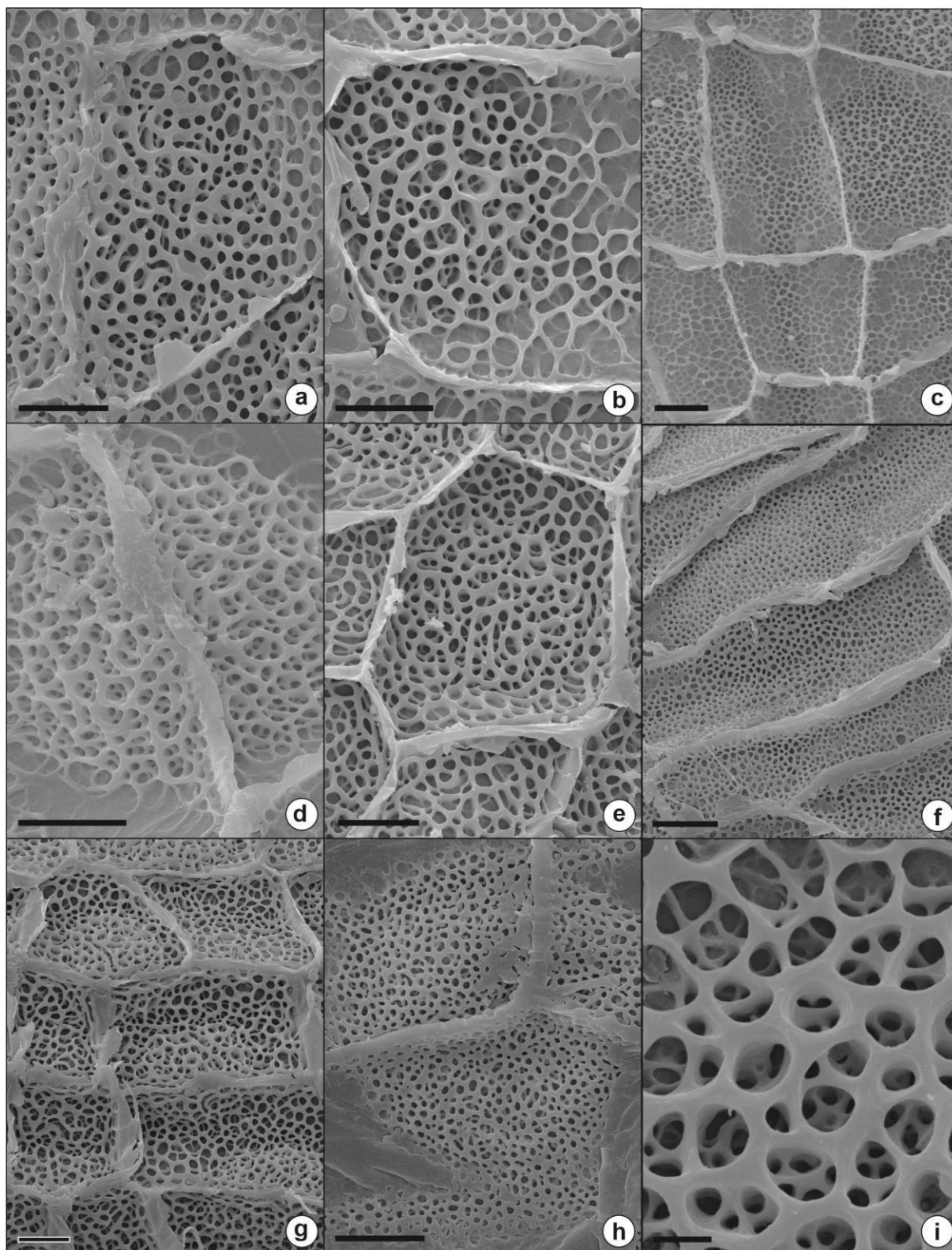


Fig S3. Morfotipo reticulado frouxo. (A) *Pabstiella trifida*. (B) *P. catafaestae*. (C) *P. mirabilis*. (d) *P. fusca*. (e) *P. vilosisepala*. (f) *P. quasi* (g) *P. pleurothalloides*. (h) *P. decurva*. (i) *P. lacerticifes*. Escala: 2 μ m (i) 10 μ m (a-h).

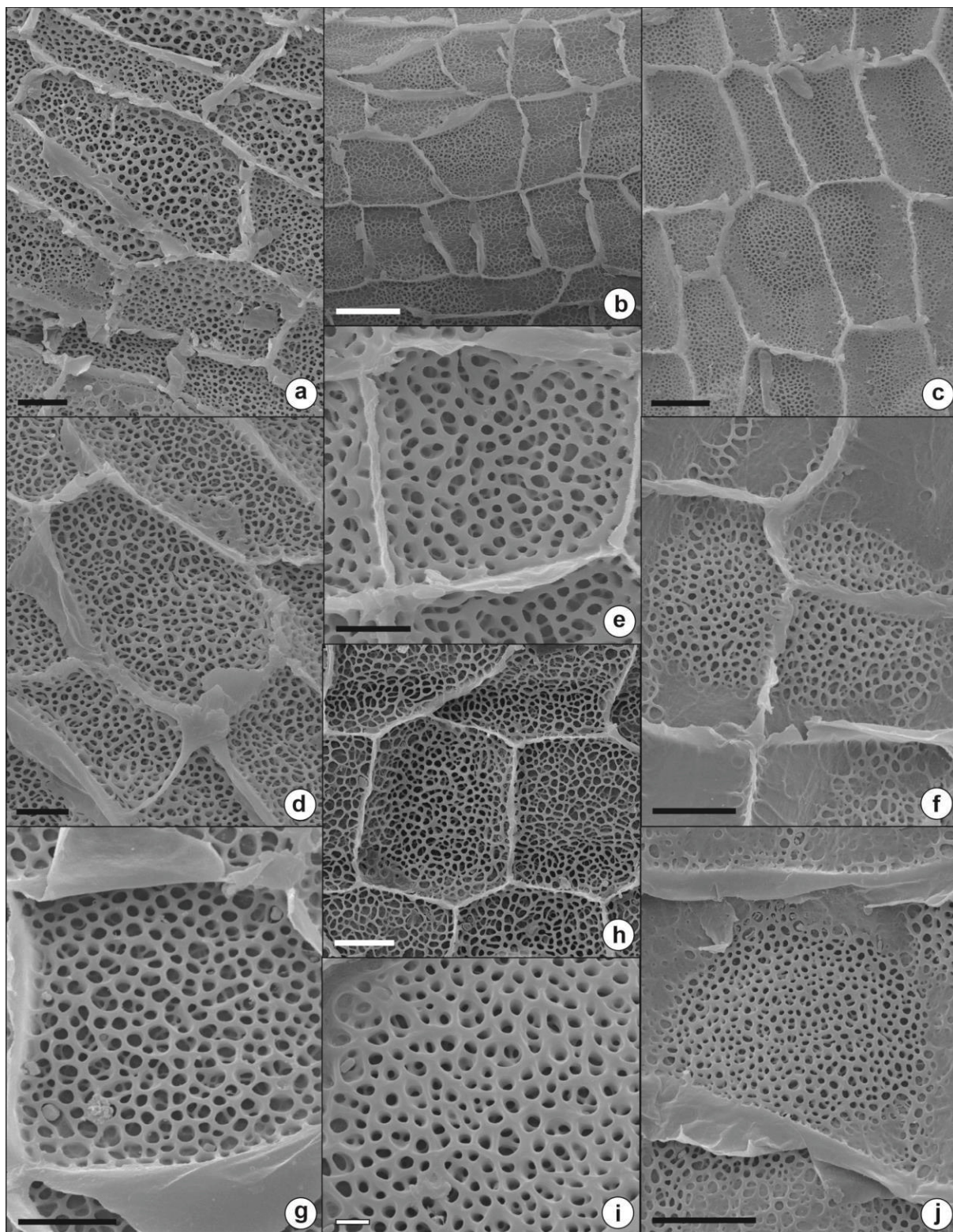


Fig S4. Morfotipo reticulado frouxo. (a) *P. podoglossa*. (b) *P. bofiaae*. (c) *P. rhombilabia*. (d) *P. piraquarensis*. (e) *P. deterrmannii*. (f) *P. calcarata*. (g) *P. eunapolitana*. (h) *P. bacillaris*. (i) *P. seriata*. (j) *P. quadridentata*. Escala: 2 μm (i) 10 μm (a, d-h, j), 20 μm (b, c).

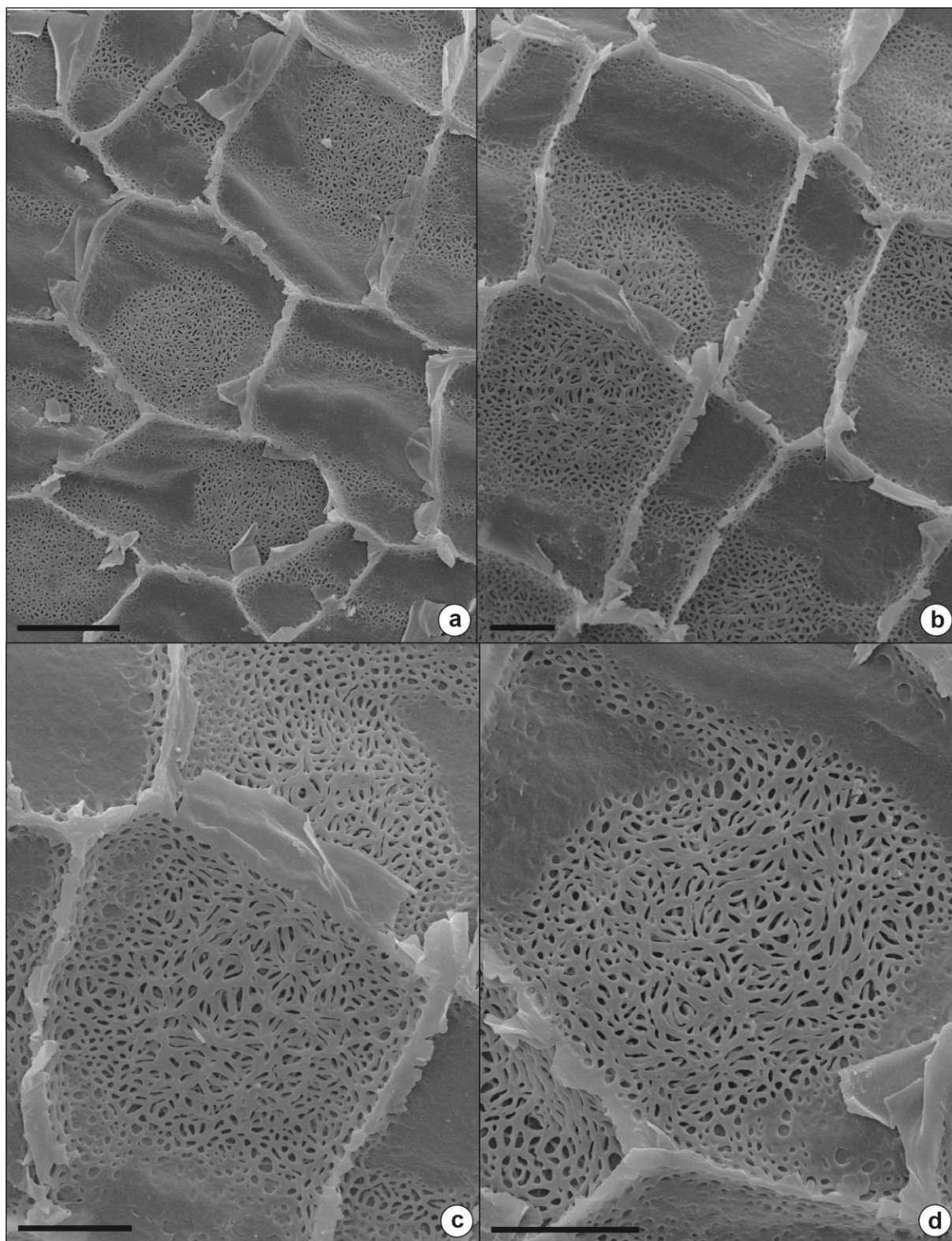


Fig S5. (a-d) Morfotipo reticulado denso em *P. concepcionenses*, com tilossomo concentrado na célula de passagem. Escala: 10 μ m (c-d); 20 μ m (a-b).

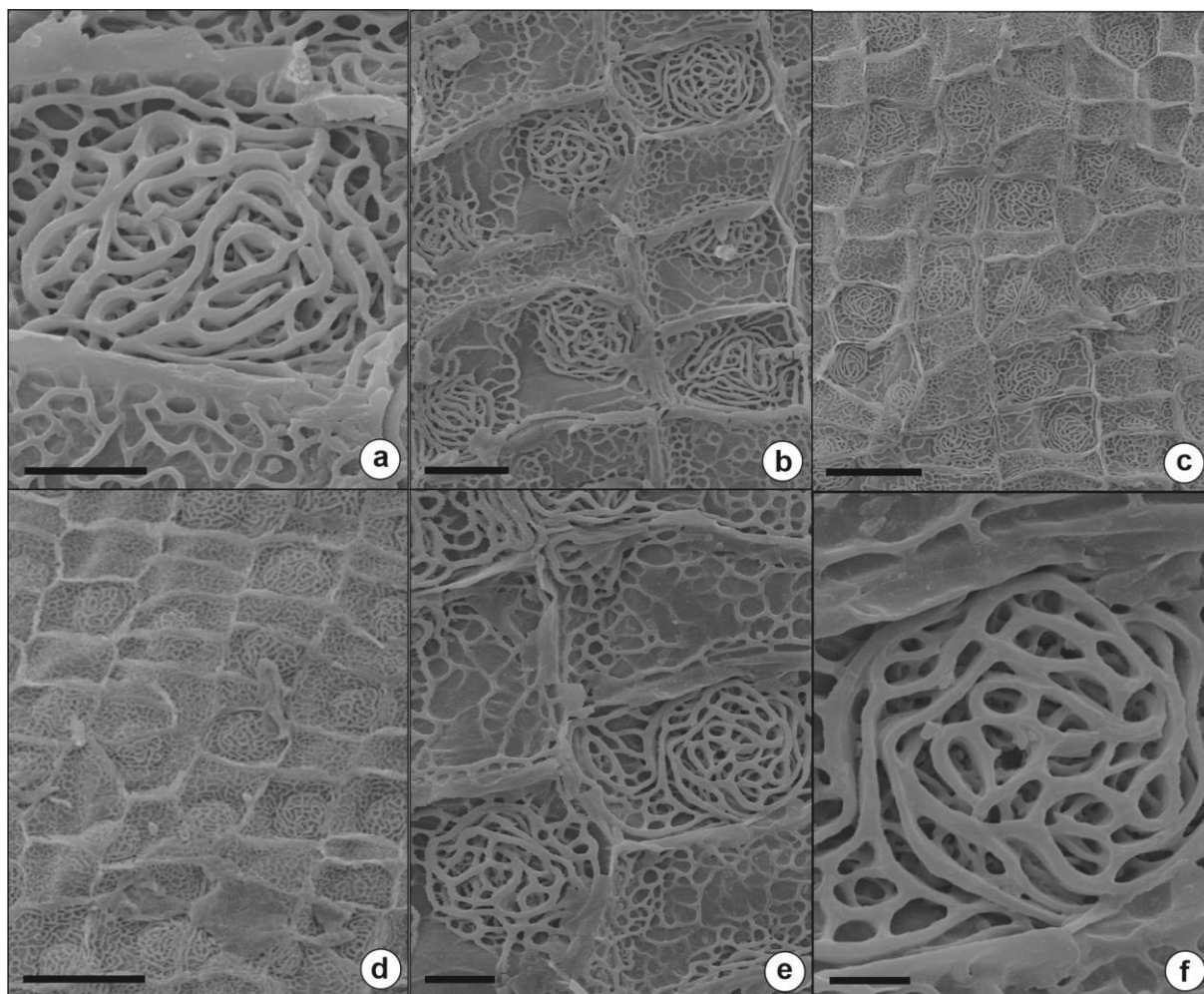


Fig S6. (a-f) Morfotipo reticulado discoidal em *P. carinifera* com distribuição contínua do tilossomo por todas as células. Escala: 5 μ m (f); 10 μ m (a, e); 20 μ m (b); 50 μ m (c,d).

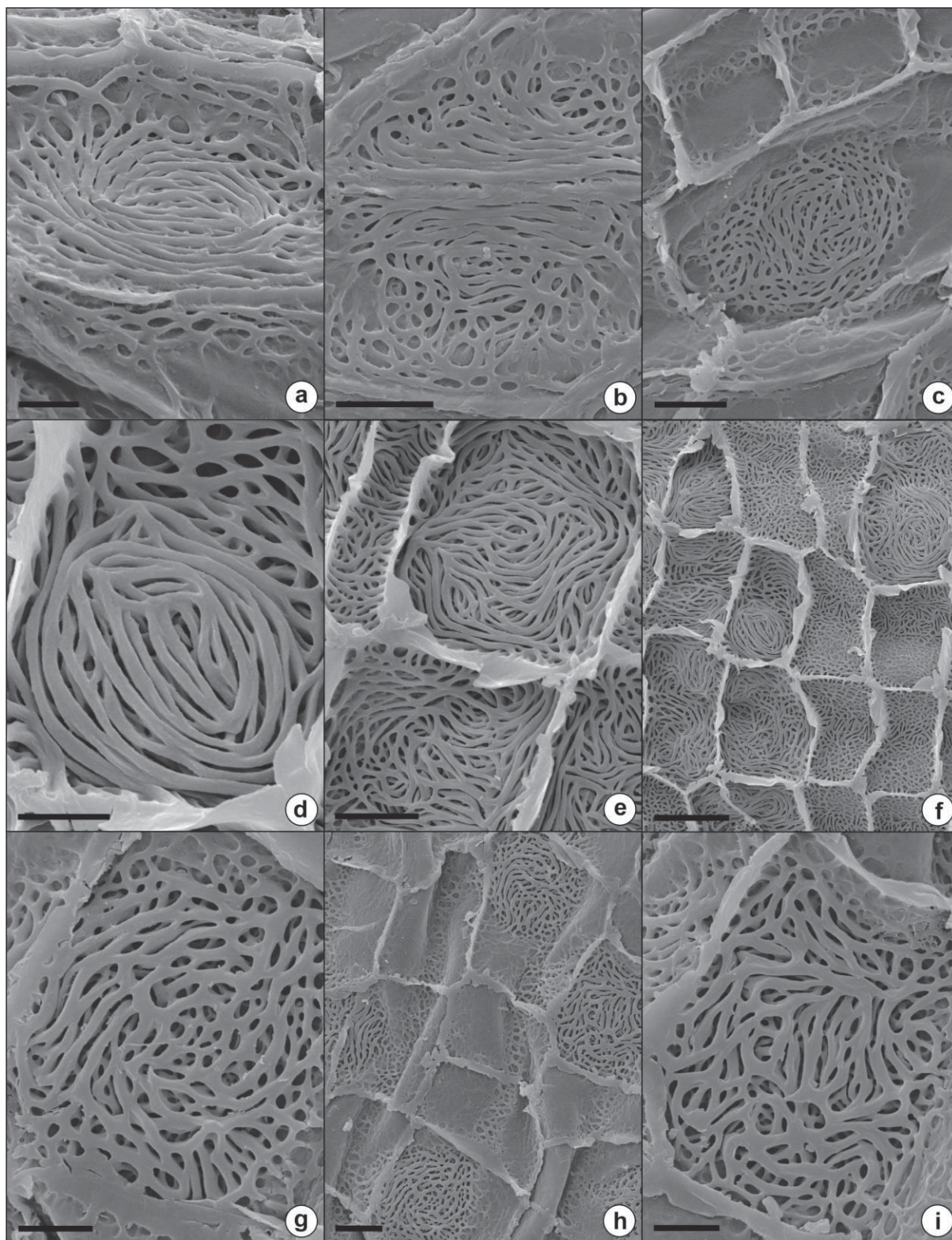


Fig S7. Morfotipo reticulado enovelado. (a-c) Tilossomo na raiz de *P. fragae*. (d-f) Tilossomo na raiz de *P. transparentis*. (g-i) Tilossomo na raiz de *P. trimeropetala*. Escala: 5 μ m (a, d, g, i); 10 μ m (b, c, e, h); 20 μ m (f).

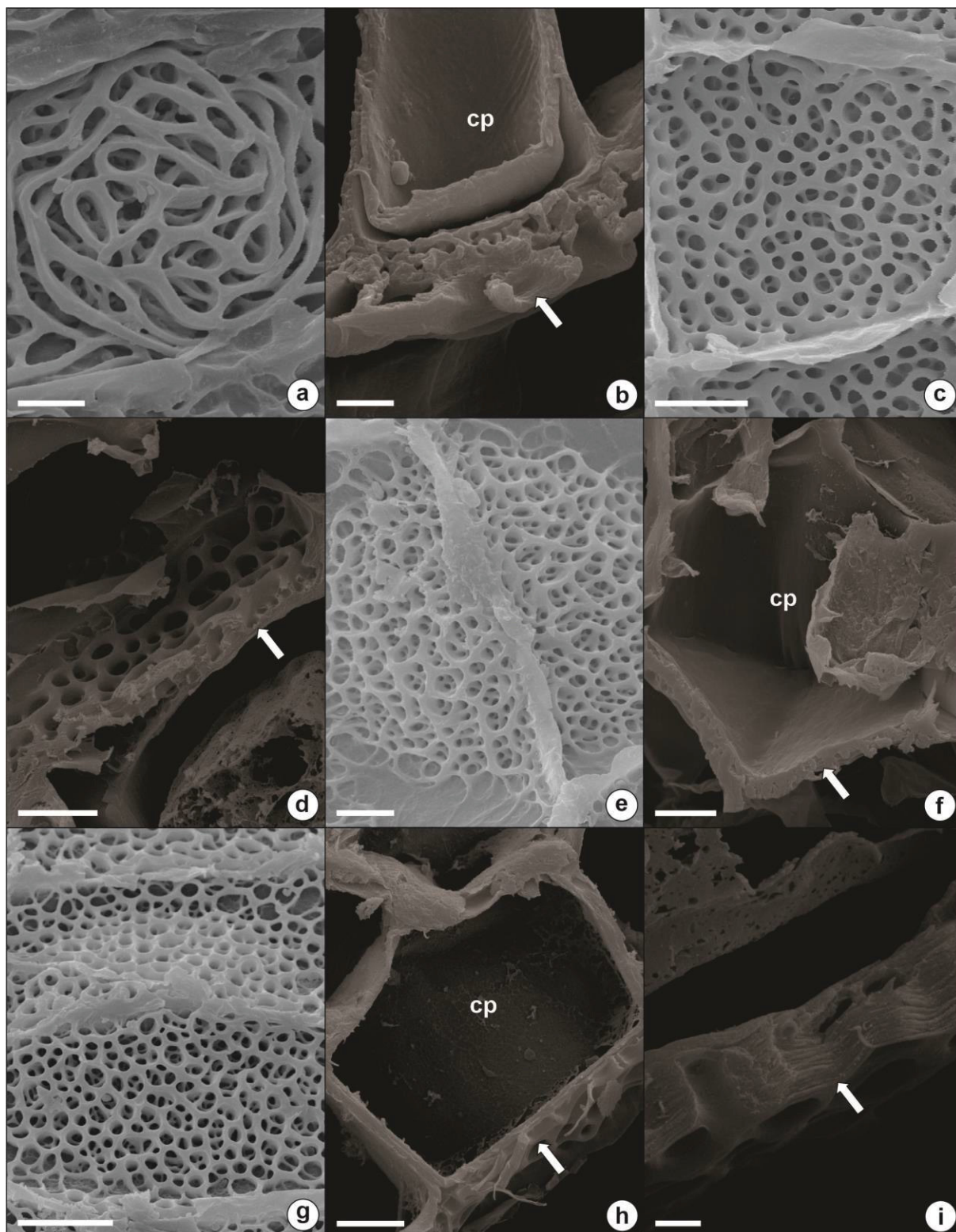


Fig S8. Comparação dos tilossomos em vista frontal e transversal. (a) *P. carinifera* em vista frontal. (b) *P. carinifera* em secção transversal, tilossomo (seta) em frente a célula de passagem (cp). (c) *P. deterrmannii* em vista frontal. (d) *P. deterrmannii* em secção transversal com tilossomo apontado pela seta. (e) *P. fusca* em vista frontal. (f) *P. fusca* em secção transversal com tilossomo (seta) em frente a célula de passagem (cp). (g) *P. lacerticifes* em

vista frontal. (h-i) *P. lacerticifex* em secção transversal com tilossomo (seta) em frente a célula de passagem (cp). Escala: 2,5µm (b); 5µm (a, d-f, h); 10µm (c, g).

Tabela s1 . Matriz com os códigos dos caracteres.

<i>Pabstiella_trifida</i>	0001123011111000010100000110011(1 2)0(0 1)100
<i>Pabstiella_carinifera</i>	102104501111110001010(0 1)130121011(1 2)0(0 1)101
<i>Pabstiella_mirabilis</i>	001112301122110(1 2)110(1 2)1(1 3)24112111220(1 2)111
<i>Pabstiella_matinhensis</i>	100012301111110011000114011(0 1)01120(0 1)100
<i>Pabstiella_bradei</i>	102112301111110011000(0 1)100120011201100
<i>Pabstiella_piraquarensis</i>	000012301101110001011(1 3)2001210111101(1 2)2
<i>Pabstiella_ephemera</i>	000012302112101(2 3)001101100121011(0 1)1(1 2)12(1 2)
<i>Pabstiella_determannii</i>	102112301110101(0 1)001(0 1)00131121011111101
<i>Pabstiella_rhombilabia</i>	1000123021221112001(0 1)0310210(0 1)112(1 2)121(2 3)0
<i>Pabstiella_eunapolitana</i>	001012301111100(0 1)01010110011101210(0 1)111
<i>Pabstiella_yarellae</i>	001002301211110(0 1)11001(0 1)221120011200100
<i>Pabstiella_bicolor</i>	101102301111110(0 1)010(0 1)00140120011210100
<i>Pabstiella_lineolata</i>	000012301111100(0 1)01011(0 1)321110011(0 1)1(0 1)1(1 2)0
<i>Pabstiella_fusca</i>	0001123021121111011(1 2)1(0 1)20010(1 2)011100122
<i>Pabstiella_calcarata</i>	0001123111111100010000100110011(1 2)00110
<i>Pabstiella_pristeoglossa</i>	102012301212110(0 1)110(1 2)1122112111121(2 3)111
<i>Pabstiella_alligatorifera</i>	1021123021221112011101030122011112122
<i>Pabstiella_villosisepala</i>	101112301112111(0 1)01111120011101210(0 1)111
<i>Pabstiella_nymphalis</i>	001112301121101(0 1)011(0 1)0110012(1 2)011101111
<i>Pabstiella_verboonenii</i>	0001123011111100110011141120111211110
<i>Pabstiella_punctatifolia</i>	000112301211110(0 1)11001(0 1)24012001120011(0 1)
<i>Pabstiella_decurva</i>	101002301111100(0 1)00101023012101211(0 1)111
<i>Pabstiella_sordida</i>	101012301111110(0 1)11010(0 1)140121011200111
<i>Pabstiella_quasi</i>	1001123011121012011210201121011011121
<i>Pabstiella_tripterantha</i>	102112301122111(1 2)011100100101011100121
<i>Pabstiella_crassicaulis</i>	100112301112101(2 3)001(0 1)12331113011113133
<i>Pabstiella_bowmanii</i>	101112311111100(0 1)010(1 2)00101120012111110
<i>Pabstiella_colorata</i>	100112301121110(0 1)010(0 1)0(0 1)100120011010110
<i>Pabstiella_rubrolineata</i>	0000123022111000010(0 1)0(0 1)1001200101001(0 1)0

Pabstiella_fragae 102114611110100(0 1)011(0 1)0010011101211111(0 1)
Pabstiella_arcuata 002112301112102(1 2)011(0 1)1(1 2)20011(2 3)0121101(2
3)(2 3)
Pabstiella_lueriana 0011123011121011011(0 1)112001120121111(1 2)2
Pabstiella_gracilicaulis 100012301120001(1 2)010(1 2)11101031002-010(1 2)(0 1)
Pabstiella_versicolor 1000123012111100110111240120011(1 2)01111
Pabstiella_ruschii 10111230111111001101112401211112011(0 1)1
Pabstiella_purpurea 101112301211110(0 1)110(0 1)1012012001120110(0 1)
Pabstiella_miragliae 100012301221110(0 1)110(0 1)01021120011200100
Pabstiella_leucopyramis 002012302121111001130(1 2)100112011211112
Pabstiella_afframphastorhyncha 100112311112110(1 2)010(1 2)0(0
1)11010101201(0 1)11(0 1)
Pabstiella_concepcionensis 0001124111111100010100100110012010110
Pabstiella_pseudotrifida 00001231211110000100000101100111011(0 1)0
Pabstiella_wacketti 1011123032221111011(1 2)1223112201121(0 1)111
Pabstiella_hians 002112302122003(2 3)011(0 1)12100103011112123
Pabstiella_recurviloba 100002301111110(0 1)11001(0 1)221121012(2 3)1110(0 1)
Trichosalpinx_montana 110101111221110(0 1)010(1 2)12201121012211111
Specklinia_biglandulosa 110003211210000(0 1)010(0 1)00041101001300100
Specklinia_grobyi 11000212310000(1 2)01010141102001201111