Anatomia dos órgãos vegetativos de *Cattleya violacea* (Kunth) Rolfe (Orchidaceae)

Alinne Lozano Saoncella¹, Marco Aurélio Marteline² & Cristiano Pedroso-de-Moraes³

¹ Universidade de São Carlos (UFSCar), Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal e Bioprocessos Associados, Rodovia Anhanguera km 174 – SP 330, CEP 13600-970, Araras, São Paulo, Brasil. alinne_lozano@hotmail.com

² Universidade de São Carlos (UFSCar), Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia, Rodovia Washington Luís, 310, CEP 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil. marcomarteline@hotmail.com

³ Centro Universitário Hermínio Ometto (FHO/Uniararas), Especialização em Biotecnologia, Rua Maximiliano Baruto, 500, CEP 13607-339, Araras, São Paulo, Brasil. cpmoraes@gmail.com

Recebido em 25.VIII. 2012

Aceito em 29. IX. 2017

DOI: 10.21826/2446-8231201772110

RESUMO - Considerando que a estrutura vegetativa de espécies dos gêneros brasileiros da subtribo *Laeliinae* é pouco conhecida, este trabalho objetivou descrever os órgãos vegetativos de *Cattleya violacea*. Seções à mão livre, dos órgãos vegetativos, foram processadas segundo as técnicas usuais para anatomia vegetal. O pseudobulbo e a folha apresentam hipoderme esclerificada e cutícula espessa. Tais características são adaptações ao epifitismo e à necessidade de acúmulo de água. A uniformidade das características anatômicas suporta os resultados morfoanatômicos e moleculares para a subtribo *Laeliinae* (tribo *Epidendreae*). Caracteres anatômicos e histoquímicos analisados, tais como velame não distinto em epivelame e endovelame e a presença de cristais flavonoidicos, apresentam uniformidade genérica, o que pode servir como ferramenta para a delimitação de representantes da subtribo.

Palavras-chave: adaptação, epífitas, *Laeliinae*, orquídea, sistemática

ABSTRACT - Anatomy of vegetative organs of *Cattleya violacea* (Kunth) Rolfe (Orchidaceae). Considering that the vegetative structure of species of the Brazilian genus of *Laeliinae* subtribe is poorly known, the vegetative organs of *Cattleya violacea* are described here. Freehand sections of vegetative organs were obtained according to the usual techniques for plant anatomy. Pseudobulb and leaf present sclerified hypoderm and thick cuticle. Such features are adaptations to epiphytism and the necessity for water storage. Uniformity of anatomic features supports the morphoanatomic and molecular data for the subtribe *Laeliinae* (*Epidendreae* tribe). Anatomic and histochemical characters analyzed, such as undistinguished epivelame and endovelame and the presence of flavonoid crystals, present generic uniformity, which can serve as a tool for the delimitation of the subtribe representatives.

Keywords: adaptation, epiphytes, *Laeliinae*, orchid, systematics

INTRODUÇÃO

A família *Orchidaceae* inclui aproximadamente 736 gêneros (Chase *et al.* 2015) e 25.000 espécies (Pridgeon *et al.* 2009), particularmente bem representadas em ambientes tropicais e subtropicais (Pabst & Dungs 1975, 1977). De acordo com análises moleculares, a família encontra-se dividida em cinco subfamílias: *Apostasioideae*, *Vanilloideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae* e *Epidendroideae* (Chase *et al.* 2003; Chase *et al.* 2015).

O gênero neotropical *Cattleya* Lindl. apresenta cerca de 120 espécies de hábito rupícola e, principalmente, epifítico (Pabst & Dungs 1975, Chase *et al.* 2003, van den Berg 2008). Pertence à subtribo *Laeliinae* Benth. (tribo *Epidendreae* Kunth) da subfamília *Epidendroideae* Lindl. (Chase *et al.* 2003, van den Berg 2008, van den Berg *et al.* 2009; Buzatto *et al.* 2010). A atual delimitação taxonômica de *Cattleya* difere da tradicional, pois apresenta inúmeras alianças e subgêneros (Cogniaux 1898, Hoehne 1942, Rambo 1965, Pabst & Dungs 1975, Buzatto *et al.* 2010), contudo está filogeneticamente robusta e embasada em

dados moleculares (van den Berg 2008, van den Berg *et al.* 2009).

Além da relevância acadêmico-taxonômica, o cultivo de espécies do gênero *Cattleya* é de grande importância econômica para o agronegócio florícola mundial devido, principalmente, à ampla capacidade de recombinação genética, beleza, forma, tamanho e durabilidade de suas flores (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Pedroso-de-Moraes *et al.* 2007, 2009, 2011). A região Amazônica é um dos principais habitats para o gênero, onde se encontram espécies endêmicas de elevado valor ornamental, como *Cattleya purpurata*, *Cattleya araguaiensis*, *Cattleya eldorado*, *Cattleya luteola* e, principalmente, *Cattleya violacea* (Barros *et al.* 2010; Righeto *et al.* 2012).

Devido a seu amplo apelo ornamental e alto valor comercial, *Cattleya violacea* (Kunth) Rolfe apresenta-se, historicamente, como uma das espécies mais coletadas e, portanto, depredadas na Amazônia (Pedroso-de-Moraes 2000).

Stern & Carlsward (2009) descreveram a anatomia vegetativa de várias espécies de *Laeliinae*. Entretanto, devido à extensão do trabalho (40 gêneros e 1.500 espécies),

não foram descritos detalhes da anatomia dos órgãos nem, tão pouco, discutidas as adaptações ao epifitismo observadas em muitos representantes de *Cattleya*. Assim, o presente trabalho teve como objetivos realizar a descrição anatômica dos órgãos vegetativos de *C. violacea*, evidenciar caracteres passíveis de serem utilizados na determinação taxonômica e relacionar as adaptações ao hábito epifítico da espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

Os exemplares de *Cattleya violacea* utilizados no presente trabalho foram obtidos por meio de doação da Prefeitura Municipal de Porto Velho, RO, Brasil (protocolo 1436), proveniente de área florestal no entorno do município, suprimida em virtude do desenvolvimento urbano e caracterizada fitofisionomicamente como fragmento de Floresta Ombrofila Densa, Bioma Amazônico, situada nas coordenadas: 8°47'07.53"S e 63°53'51.41"W, com elevação de 81 m. Um dos exemplares foi cultivado no viveiro de mudas do Centro Universitário Hermínio Ometto – Uniararas (Araras, SP), para a obtenção de material fértil para a herborização, realizada conforme os procedimentos usuais (Mori *et al.* 1989). A identificação taxonômica foi realizada por meio de consultas à literatura (Cogniaux 1898, Hoehne 1942, Pabst & Dungs 1975, 1977). Os cinco espécimes restantes foram utilizados para a caracterização anatômica.

Amostras de raízes, rizomas, pseudobulbos e folhas foram fixadas em FAA 50% (Johansen 1940) e preservadas em etanol 70% (Johansen 1940). Foram realizadas secções transversais à mão livre na região mediana dos órgãos, usando-se lâminas de barbear. As secções foram coradas com solução aquosa conjunta de azul de astra e safranina (Bukatsh 1972) e as lâminas semipermanentes montadas em glicerina 50%. O amido foi identificado pela solução de lugol (Bürcherl 1962); a lignina pela floroglucina + ácido clorídrico (Jansen, 1962); os lipídios por sudan III (Jansen 1962) e os flavonoides por hidróxido de potássio (Costa 1982). Os registros fotomicrográficos foram realizados com uma câmera digital conectada a um microscópio Olympus (modelo BX51).

RESULTADOS

Raiz

As raízes são cilíndricas e apresentam três regiões distintas: velame, córtex parenquimático e cilindro vascular (Fig. 1A).

O velame é formado por 3-4 camadas de células alongadas radialmente com espessamentos parietais incompletos (Fig. 1B). Os testes histoquímicos revelaram a presença de suberina e de lignina nesses espessamentos.

O córtex apresenta três regiões diferenciadas: a exoderme, camada externa sob o velame, o córtex mediano e a endoderme, camada interna, que envolve o cilindro central (Figs. 1A-C; 1G). As células da exoderme apresentam paredes com espessamento em "O". Internamente à

exoderme, o parênquima cortical está constituído de 12-13 camadas de células parenquimáticas aproximadamente isodiamétricas de várias dimensões, sendo menores as próximas da endoderme (Figs. 1A e 1C). As células corticais delimitam pequenos espaços intercelulares e algumas delas apresentam espessamentos de parede anastomosados (Fig. 1D). Também são comuns idioblastos com cristais do tipo ráfides e flavonoidicos (Figs. 1E-F), bem como hifas e pelotões de fungos distribuídos por todo o córtex (Fig. 1A).

A endoderme é unisseriada e suas células apresentam espessamento em "O", exceto as células de passagem, opostas aos polos de protoxilema, com as paredes delgadas (Figs. 1C e 1G). A raiz é poliarca, detentora de 18 polos de protoxilema e a medula é formada por células parenquimáticas com as paredes bastante espessadas na região dos vasos condutores e mais delgadas na região central (Figs. 1C e 1G).

Caule

O rizoma e o pseudobulbo são observados em cortes transversais da região mediana nas figuras 2 e 3, respectivamente. Ambas as porções caulinares são revestidas por epiderme unisseriada (Figs. 2A-B; 3A-C). Ambos os órgãos apresentam-se recobertos por cutícula bastante espessada (Figs. 2A-B; 3A-C). No rizoma, a exoderme é constituída por células de paredes delgadas (Figs. 2A-B) e, no pseudobulbo, por células de paredes esclerificadas (Figs. 3A-C).

Tanto no rizoma como no pseudobulbo, o córtex é amplo, formado por células parenquimáticas que constituem de 20 e 23 camadas de células, respectivamente (Figs. 2A-B; 3A-C). Nas duas estruturas caulinares, ocorrem células especializadas para o armazenamento de água (Figs. 2A; 3C). No córtex do rizoma maduro, podem ser observadas células com espessamento parietal ramificado e anastomosado (Fig. 2C).

O parênquima fundamental do pseudobulbo, por sua vez, é formado por inúmeras células maiores, armazenadoras de água, por células de síntese, ou seja, células clorofiladas e células menores, ricas em amiloplastos (Figs. 3A-D, G).

No rizoma e no pseudobulbo não existe uma delimitação morfológica nítida entre a região cortical e o cilindro vascular (Figs. 2A; 3A). No rizoma, o cilindro central é percorrido por inúmeros feixes vasculares colaterais agrupados na região central, que apresentam várias camadas de células esclerificadas, principalmente, adjacentes ao floema (Figs. 2A-B). No pseudobulbo, os feixes vasculares, também colaterais e totalmente envolvidos por células esclerificadas, encontram-se distribuídos de forma dispersa (Fig. 3A). Observa-se uma camada de células esclerificadas que separa o floema do xilema (Fig. 3D). Células esclerificadas e fibras portadoras de corpos esféricos de sílica, os estegmatas, são comumente encontradas em associação com os feixes vasculares (Figs. 3E-F).

Ráfides e cristais flavonoidicos aparecem no parênquima fundamental do pseudobulbo (Figs. 3H-I). Grãos de amido são abundantemente encontrados no parênquima fundamental do rizoma e do pseudobulbo (Figs. 3D, G).

Figs. 1 A-G. A. Cortes transversais da raiz de *Cattleya violacea* mostrando a estrutura geral dos tecidos; B. região do velame e exoderme; C, G. cilindro vascular; D. célula apresentando espessamento parietal anastomosado na região cortical; E, F. idioblastos com cristais flavonóidicos e ráfides, respectivamente. co = córtex mediano; cv = cilindro vascular; en = endoderme; ex = exoderme; hf = hifas de fungos; p = periciclo; ve = velame; setas = células de passagem. Barras: A, C = 100 μ m; B, D-G = 50 μ m.

Figs 2 A-C. A-B. Cortes transversais do rizoma de *Cattleya violacea* mostrando estrutura geral do rizoma; C. detalhe da região cortical evidenciando os espessamentos parietais anastomosados nas células corticais. ca = células armazenadoras de água; co = córtex; cut = cutícula; ex = exoderme. Barras: A-B = 100 μ m; C = 50 μ m.

Figs. 3 A-I. A. Cortes transversais e longitudinais do pseudobulbo de *Cattleya violacea* mostrando estrutura geral dos tecidos; B. cutícula e exoderme com espessamentos em “O”; C. células de síntese (clorofiladas) e células armazenadoras de água; D. feixe vascular colateral fechado; E-F. estegmats; G. grãos de amido; H. cristais de oxalato de cálcio; I. cristal flavonóidico. am = grãos de amido; ca = células armazenadoras de água; cs = células de síntese; co = córtex; cut = cutícula; epi = epiderme; ex = exoderme; setas = estegmats. Barras: A-C = 100 µm; D-I = 50 µm.

Folha

A folha é mostrada em cortes transversais da sua região mediana nas figuras. 4 e 5. A folha é recoberta por cutícula espessa (Figs. 4A, C). As células epidérmicas, de dimensões similares em ambas as faces, apresentam-se retangulares em corte transversal (Fig. 4C). Os estômatos são geralmente anomocíticos e, menos frequentemente, paracíticos e ciclocíticos (Fig. 5C). Entretanto, independentemente do tipo, se distribuem de modo aleatório na epiderme, mas com o ostíolo alinhado paralelamente ao maior eixo da folha (Fig. 5C). Os estômatos estão presentes unicamente na superfície abaxial, ocorrendo no mesmo nível das demais células epidérmicas, com projeção do domo cuticular (Fig. 5B).

Na região da nervura central, na face adaxial, a folha apresenta uma camada de células aclorofiladas sob a epiderme. As células dessa camada são menores que as demais do mesofilo e formam uma hipoderme inconspícua (Fig. 4A). Fora da região da nervura central, as células hipodérmicas apresentam dimensões ainda mais reduzidas e espessamento na parede tangencial externa (Figs. 4A-B). O mesofilo apresenta-se bem desenvolvido, formado por 13-14 camadas de células, e se encontra diferenciado em parênquima paliádico (6-7 camadas) e esponjoso (7-8 camadas) (Figs. 4A-B).

Logo abaixo da epiderme, nota-se a presença de grupos de fibras extraxilemáticas (Figs. 4C, 5A). Essas fibras estão localizadas logo abaixo da epiderme na face abaxial (Fig. 5A) e imersas no tecido paliádico na face adaxial (Fig. 4C). Além das fibras extraxilemáticas, são observadas 4-5 camadas de células, adjacentes à face abaxial da epiderme, com espessamento parietal anastomosado (Fig. 4D), onde também podem ser visualizados idioblastos com cristais flavonoídicos (Fig. 5E).

Os feixes vasculares são colaterais (Fig. 5D). O feixe da nervura central é maior que os demais e deslocado abaxialmente (Fig. 4A). Os demais feixes vasculares são distribuídos em duas séries: os maiores levemente deslocados em direção à face abaxial e os menores à face adaxial (Fig. 4B). Todos os feixes vasculares são completamente envolvidos por fibras pericíclicas (Figs. 4A-B). As fibras pericíclicas contêm estegmatas (Fig. 5D).

DISCUSSÃO

Raiz

A raiz de *Cattleya violacea* apresenta velame, uma epiderme especializada composta por várias camadas de células com paredes delgadas (Pridgeon 1987), estrutura essa comum em *Orchidaceae* e outras famílias de monocotiledôneas (Sanford & Adanlawo 1973, Porembski & Barthlott, 1988).

O número de camadas de velame encontrado em *C. violacea* está de acordo com o número médio descrito para as *Laeliinae*, de biomas úmidos (Stern & Carlswald 2009). Além disso, as paredes com espessamentos parietais incompletos são descritas para muitas espécies de orquídeas

(Sanford & Adanlawo 1973, Porembski & Barthlott, 1988; Silva & Milaneze-Gutierrez 2004).

O velame é geralmente constituído por duas porções em *Orchidaceae* – o epivelame e o endovelame (Sanford & Adanlawo 1973), sendo que a não distinção entre essas porções foi descrita para *Clowesia amazonica* (Pedroso-de-Moraes *et al.* 2012) e para alguns representantes das tribos *Cymbidieae* e *Epidendreae* (Pridgeon *et al.* 2009, Stern & Carlswald 2009).

Com relação à composição química das paredes celulares do velame, a presença de suberina e lignina em *C. violacea* é um caráter comumente encontrado em *Orchidaceae* (Benzing *et al.* 1983). A composição das paredes celulares do velame nessa família é celulósica, com impregnação em diferentes graus de lignina e suberina, sendo que a lignificação e suberização variam consideravelmente entre as espécies (Noel 1974, Benzing *et al.* 1983), e uma das funções desses espessamentos é prover suporte e evitar o colapso celular durante a dessecação (Noel 1974). Portanto, tais características estão relacionadas ao ambiente estritamente seco e hábito epifítico apresentado pela espécie, uma vez que esse tecido protege o interior da raiz, evitando seu aquecimento e, conseqüentemente, a perda de água (Pridgeon 1987, Gonzaga & Gonzaga 1996, Pedroso-de-Moraes *et al.* 2012, 2013).

O espessamento em “O”, observado na exoderme da espécie, está de acordo com o encontrado para diversos representantes de *Laeliinae* (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009), sugerindo que tal característica possa ser intrínseca à subtribo.

A continuidade tecidual entre velame e exoderme funciona como um sistema onde as células longas suberizadas e/ou lignificadas do velame e da exoderme protegem o parênquima cortical do dessecação e as células de passagem da exoderme conduzem substâncias nutritivas, do velame para o tecido cortical (Sanford & Adanlawo 1973, Noel 1974, Porembski & Barthlott, 1988).

As associações endomicorrízicas, como as encontradas no córtex das raízes de *C. violacea*, são comuns nas orquídeas e se estabelecem na época da germinação favorecendo o desenvolvimento e estabelecimento da planta por auxiliar na absorção de nutrientes (Arditti 1967).

O número de camadas de parênquima cortical encontrado em *C. violacea* é muito próximo ao encontrado em *Cattleya walkeriana* Gardner (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004), em várias outras espécies do gênero (Stern & Carlswald 2009), e ainda, em algumas espécies amazônicas de *Catasetinae* (Stern & Judd 2001, Pedroso-de-Moraes *et al.* 2012). As pequenas variações no número de estratos do córtex em orquídeas, geralmente, ocorrem devido às condições ambientais nas quais as espécies se desenvolvem (Alconero 1968, Pedroso-de-Moraes *et al.* 2012, 2013).

A presença de ráfides no córtex central, bem como em diferentes órgãos da planta, é frequente em *Orchidaceae* (Metcalfe 1963). Com relação à presença de cristais flavonoídicos no córtex *C. violacea*, sabe-se que estes são localizados, principalmente, nos vacúolos

Figs. 4 A-D. A. Corte transversal da folha de *Cattleya violacea* mostrando a região da nervura central; B. limbo foliar; C. parênquima paliçádico; D. espessamento parietal anastomosado celular subepidérmico. ce = células esclerificadas; cut = cutícula, epi = epiderme; hip = hipoderme. Barras: A-B = 100 µm; C-D = 50 µm.

Figs. 5 A-E. A. Cortes transversais medianos e vista frontal da folha de *Cattleya violacea*. Clorênquima esponjoso e epiderme abaxial; B. Estômato; C. Corte paradérmico da face abaxial com estômatos; D. feixe vascular envolvido por fibras pericíclicas; E. Cristal flavonoídico presente no clorênquima esponjoso. ce = células esclerificadas; setas = estegmatas associados às fibras pericíclicas periféricas. Barras: A = 100 μ m; B-E = 50 μ m.

celulares e podem ser encontrados em todos os órgãos vegetais (Zuanazzi 2001), constituindo os mais comuns polifenóis observados (Pietta *et al.* 1989). Sua presença está relacionada com vários fatores ambientais bióticos e abióticos, sendo a qualidade de radiação o fator que mais se relaciona à variação quantitativa desta classe de substâncias ergásticas (Blank 1947). Muitos trabalhos demonstraram que há um aumento quantitativo destes flavonoides, em forma cristalizada ou não, em órgãos expostos à luz, em comparação com aqueles que estão à sombra (Hillis & Swain 1959, Holst 1977, Bohm 1987). Assim, a presença de tais cristais na espécie pode estar relacionada com a absorção de luz UV (Harborne 1977), uma vez que *C. violacea* ocupa estratos elevados em forófitos e, portanto, encontra-se exposta a elevada radiação solar.

Raízes de orquídeas podem ser classificadas em 12 tipos, de acordo com a ocorrência e combinação dos seguintes caracteres: epivelame, número de camadas celulares e tipo de espessamento parietal nas células do velame e da exoderme e número de camadas celulares no córtex (Porembski & Barthlott 1988). As raízes de *C. violacea* correspondem ao tipo *Maxilaria* por possuírem: velame caracterizado por células que apresentam espessamentos parietais incompletos e por ser formado por de 4-5 camadas celulares; exoderme com espessamento em “O” e mais de 12 camadas celulares corticais (Porembski & Barthlott 1988).

Como o que foi encontrado para a espécie investigada, é comum no gênero *Cattleya* a presença de medula formada por células esclerenquimáticas periféricas e parenquimáticas centrais (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009).

Para orquídeas, em geral, existe relação entre o hábito das espécies e o diâmetro radicular, sendo que espécies terrestres normalmente apresentam raízes de maior diâmetro devido à necessidade de estocagem de água e substâncias nutritivas (Moreira & Isaias 2008). Existe uma estreita relação entre o diâmetro da raiz e o número de polos de protoxilema, e esse número varia nos gêneros, nas espécies, e em uma mesma raiz, em diferentes níveis do seu comprimento (Rütter & Stern 1992, Rosso 1996). Em *C. violacea*, também é observada essa relação dos caracteres: número de camadas corticais e número de polos de protoxilema, com o amplo diâmetro radicular da espécie.

Caule

O rizoma de *C. violacea* é o órgão responsável pelo crescimento contínuo da planta e forma, periodicamente, novos ramos caulinares ou pseudobulbos, além das raízes. Somente plantas com crescimento simpodial apresentam rizomas e, nesses casos, uma única planta pode cobrir uma considerável área de substrato, crescendo e se espalhando, de forma indefinida, para atingir novas fontes de água e nutrientes (Holtum 1955). Em geral, os rizomas exibem uma estrutura anatômica bastante uniforme: são revestidos por epiderme unisseriada e cutícula espessa, apresentam córtex parenquimático e numerosos feixes vasculares

colaterais, distribuídos em mais de um anel no cilindro central. Essa organização anatômica é frequente nos rizomas de orquídeas epífitas (Stern 1997, Oliveira & Sajo 2001), principalmente, no gênero *Cattleya* (Withner *et al.* 1974). Como encontrado em outras Orchidaceae (Rosso 1966, Scatena & Nunes 1996), grãos de amido também foram observados no rizoma de *C. violacea*, e, segundo Holtum (1955), servem como fonte de reserva para crescimentos periódicos.

A presença de pseudobulbos propicia a sobrevivência de orquídeas em ambientes caracterizados por escassez hídrica (Withner *et al.* 1974). Entretanto, ainda são escassos os trabalhos que evidenciam o papel de tais órgãos no crescimento e desenvolvimento de representantes de Orchidaceae (Ng & Hew 2000, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004). Os pseudobulbos apresentam, em geral, uma organização interna bastante similar, com epiderme unisseriada esclerificada desprovida de tricomas e estômatos, recoberta por cutícula espessa, e com um tecido esclerificado nas proximidades da epiderme e, mais interiormente, numerosos feixes vasculares distribuídos irregularmente (Withner *et al.* 1974). A presença de cutícula espessa, encontrada em *C. violacea*, também foi descrita para *C. walkeriana* (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004) e para espécies de diversos gêneros de orquídeas (Vieira *et al.* 2000, Oliveira & Sajo 2001). A presença de epiderme e camadas corticais adjacentes esclerificadas também foram relatadas para diversas espécies de orquídeas (Holtmeier *et al.* 1998, Oliveira & Sajo 2001, Stern & Judd 2001), pois estão relacionadas à impermeabilização deste órgão e refletem a capacidade das espécies em explorar ambientes com maior ou menor grau de disponibilidade de umidade (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004).

Como na maioria dos rizomas, não existe um limite definido entre a região cortical e o cilindro vascular nos pseudobulbos de *C. violacea*, observando-se apenas uma maior concentração de feixes menores próximos à superfície do órgão (Oliveira & Sajo 2001), sendo tais caracteres anatômicos descritos para *C. walkeriana* (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004). O tecido parenquimático dos pseudobulbos é formado por células maiores, interpretadas como células armazenadoras de água, e por células menores que, comumente, contêm amido, mucilagens e sais minerais, indicando função de armazenamento (Pridgeon 1987, Kashim & Mohana-Rao 1990, Stern & Morris 1992, Ng & Hew 2000, Vieira *et al.* 2000, Stern & Judd 2001). Tais células ocorrem na espécie analisada, o que é aparentemente comum em espécies do gênero *Cattleya*, nas quais são facilmente visualizadas (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009). Essas células são semelhantes às células armazenadoras de água, presentes em folhas e pseudobulbos de epífitas da África, e descritas como elementos traqueoidais (Olatunji & Nengim 1980). Tais células também podem ser denominadas como idioblastos com espessamentos em espiral, frequentes em hipodermes e mesofilos de certas *Pleurothallidinae* (Pridgeon 1982), sendo comum sua observação para a espécie analisada.

Assim como observado para *C. violacea*, em comparação, pseudobulbos apresentam menor quantidade de feixes vasculares colaterais dos que rizomas. As observações realizadas para a espécie corroboram a informação de que, em geral, os rizomas contêm cerca de quatro vezes mais feixes vasculares do que os pseudobulbos, sendo essa uma das razões para o aspecto lenhoso dos rizomas, quando comparado com a relativa maciez dos pseudobulbos (Withner *et al.* 1974).

Folha

A folha de *Cattleya violacea* é hipostomática, como em várias outras espécies de *Cattleya* descritas (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009, Diniz *et al.* 2011). A presença de estômatos somente na face abaxial é comum em *Orchidaceae*, tendo sido observada para várias espécies da tribo *Epidendroideae* (Khasim & Mohana-Rao 1990, Holtzmeier *et al.* 1998, Oliveira & Sajo 1999) e das subtribos *Oncidiinae* (Ayensu & Williams 1972), *Pleurothallidinae* (Pridgeon 1982), *Orchidinae* (Stern 1997), *Catasetinae* (Stern & Judd 2001, Pedroso-de-Moraes *et al.* 2012), e *Laeliinae* (Bonates 1993, Zanenga-Godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009, Diniz *et al.* 2011). Em *Orchidaceae*, os estômatos típicos são os anomocíticos (Withner *et al.* 1974). Para as espécies de *Cattleya*, geralmente são descritos estômatos anomocíticos com número variável de células subsidiárias (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009, Diniz *et al.* 2011). Entretanto, para *C. walkeriana*, foram também encontrados estômatos ciclocíticos e paracíticos (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Diniz *et al.* 2011), assim como o observado neste trabalho para *C. violacea*.

Sobre ambas as faces foliares da espécie analisada, há espessa cutícula, assim como reportado para outras espécies de *Cattleya* (Zanenga-Godoy & Costa 2003). A presença de cutícula espessa sobre as superfícies vegetais expostas é tida como caráter xeromórfico em 80% das espécies do globo terrestre (Fahn & Cutler 1992). A espessura da cutícula foi usada como caráter taxonômico na subfamília *Cypripedioideae* (*Orchidaceae*), na qual foram reconhecidos gêneros com folhas plicadas e cutícula delgada e gêneros com folhas conduplicadas e cutícula mais espessa (Rosso 1966). Entretanto, autores postulam que o grau de espessamento da cutícula é determinado pela exposição ao sol, sendo que folhas mais expostas, tendem a exibir uma cutícula mais espessa nas duas faces epidérmicas (Withner *et al.* 1974). Contudo, no caso de espécies de *Zygopetalinae*, parece não haver uma relação direta entre a espessura da cutícula foliar e o ambiente ocupado pelas plantas, pois espécies epífitas de *Promenaea*, típicas de lugares sombreados e que crescem nas partes mais baixas de seus forófitos, apresentam folhas recobertas por cutícula de mesma espessura que as de *Koellensteinia tricolor*, espécie característica de ambientes abertos como os campos rupestres. Da mesma forma, as folhas de

Zygopetalum mackayi, que vive em ambientes campestres e abertos, possuem cutícula com espessura semelhante às de *Z. maxillare*, que cresce, principalmente, em ambientes sombreados do interior de florestas (Pedroso-de-Moraes 2011). Secções transversais da folha de *C. violacea* mostram que a cutícula forma uma proeminência expressiva sobre o ostíolo, contribuindo para a formação de uma câmara supraestomática, semelhante ao observado em diversas espécies de orquídeas (Oliveira & Sajo 1999, Zanenga-Godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Pedroso-de-Moraes 2011). Tais câmaras são comuns em orquídeas epífitas que enfrentam altas temperaturas e pouca disponibilidade de água, contribuindo para a redução da transpiração foliar (Rasmussen 1987, Bonates 1993). Entretanto, em três espécies de *Paphiopedilum* de hábito terrestre e típicas das regiões das monções, onde a umidade e a temperatura ambiente são elevadas, foi observada estruturação da cutícula semelhante à descrita acima (Lawton *et al.* 1992).

Hipoderme foliar ocorre em muitas *Orchidaceae*, tendo sido descrita para *Palumbina candida*, *Odontoglossum convallarioides* e *O. egertonii* (Ayensu & Williams 1972), para *Bulbophyllum andersonii* e espécies de *Dresslerella* (Pridgeon & Williams 1979) e *Myoxanthus* (Pridgeon & Stern 1982), para determinadas Bletiinae (Khasim & Mohana Rao 1990) e para várias *Zygopetalinae* (Oliveira & Sajo 1999, Stern *et al.* 2004, Pedroso-de-Moraes 2011). A hipoderme é considerada a estrutura mais comum para armazenamento foliar de água, estando presente em espécies epífitas de *Gesneriaceae*, *Ericaceae*, *Clusiaceae*, *Araliaceae* e *Bromeliaceae* (Madison 1977). Além de armazenar água, a hipoderme exerce um papel importante na economia de calor, especialmente nas epífitas com metabolismo CAM (Madison 1977). A existência de uma inconspícua hipoderme foliar adaxial em *C. violacea* está relacionada, provavelmente, ao ambiente saturado de umidade típico da região amazônica, uma vez que em outros representantes de *Cattleya* típicos do Cerrado, são encontradas hipodermes adaxiais e abaxiais bem desenvolvidas (Zanenga-godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004). Um espessamento formado por lignificação na parede periclinal externa de células hipodérmicas também foi encontrado para as espécies *C. nobilior* e *C. walkeriana*, sendo tal característica associada à resistência ao dessecamento (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004).

Próximo à hipoderme adaxial e à epiderme abaxial, a presença de fibras esclerenquimáticas dispostas em espaços regulares, acompanhadas de estegmatas, parece ser comum em folhas de *Cattleya*, pois tal característica já foi descrita para inúmeros representantes do gênero (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009). Embora o papel da sílica ainda não esteja bem estabelecido, estegmatas são frequentes em orquídeas epífitas xerófitas, principalmente, em folhas e pseudobulbos, e ausentes em orquídeas mesófitas terrestres, evidenciando relação entre xerofitismo e sílica (Moller & Rasmussen 1984).

Esses cristais podem apresentar morfologia semelhante em diversas espécies (Stern *et al.* 1993a, Oliveira & Sajo 2001) e em um determinado grupo taxonômico, como *Catasetinae* (Stern & Judd 2001), ou ainda mostrar morfologias distintas em uma mesma espécie e alguns caracteres podem ser utilizados para análises cladísticas (Holtzmeier *et al.* 1998, Freudenstein & Rasmussen 1999).

A tendência à dorsiventralidade no mesófilo em espécies de *Catleya*, como o encontrado em *C. violacea*, também foi descrita para outras espécies do gênero (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Silva & Milaneze-Gutierrez 2004, Stern & Carlswald 2009). Entretanto, as folhas de orquídeas em geral apresentam clorênquima homogêneo (Khasim & Mohana-Rao 1990, Stern *et al.* 1993b, Oliveira & Sajo 1999, Stern & Judd 2001, Pedrodo-de-Moraes 2011). Mesófilos assimétricos são típicos das folhas coriáceas de orquídeas pertencentes à *Laeliinae* e gêneros isolados de outras subfamílias, onde pode ou não ocorrer aumento das dimensões celulares junto à face adaxial (Withner *et al.* 1974). Para *Cattleya*, é relatada a presença de parênquima paliádico atípico em várias espécies (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Stern & Carlswald 2009), entretanto, a característica atípica não foi observada para este parênquima em *C. violacea*. Salienta-se que mesófilos claramente assimétricos foram também observados em espécies de *Pleurothallidinae* (Pridgeon 1982) e em *Paphiopedilum bellatulum* (Reichb. f.) Stein, cujas folhas são suculentas (Lawton *et al.* 1992).

A presença de cristais do tipo ráfide em mesófilos foliares é uma característica comumente apresentada por espécies de orquídeas e está relacionada, sobretudo, com armazenamento de cálcio e proteção contra a herbivoria (Smith 1923).

Feixes vasculares associados a fibras pericíclicas são comuns em várias orquídeas (Pridgeon 1982, Oliveira & Sajo 1999, Stern & Judd 2001, Pedrodo-de-Moraes 2011) e, principalmente, nas do gênero *Cattleya* (Zanenga-Godoy & Costa 2003, Stern & Carlswald 2009). A ocorrência de feixes de fibras extraxilemáticas próximo à face abaxial foliar, paralelos entre si e em relação à nervura central, contribui, juntamente com as calotas de esclerênquima associadas aos tecidos condutores, para o aspecto coriáceo das folhas de *C. violacea* e exercem a função de sustentação da lâmina foliar, assim como encontrado para *C. walkeriana* (Silva & Milaneze-Gutierrez 2004). A presença de feixes de fibras no mesófilo também foi descrita para várias espécies de *Orchidaceae*, sendo observados 3-14 elementos, dependendo da espécie analisada (Holtzmeier *et al.* 1998, Oliveira & Sajo 1999). Em acordo com o mencionado acima, sobre a relação do esclerênquima com a consistência foliar, está o fato de que não se observam tais células esclerificadas em espécies de orquídeas terrestres de folhas membranáceas (Stern 1997).

A presença de velame, de células de armazenamento de água, feixes vasculares rodeados por fibras, hipoderme, grupos de fibras não relacionadas com os feixes vasculares, presença de pseudobulbos e presença de compostos

flavonoídicos, são características que evidenciam adaptações à escassez hídrica, situação que normalmente prevalece em ambientes epífitos, mesmo em florestas úmidas. Além disso, as características anatômicas de *C. violacea* verificadas neste trabalho corroboram os resultados morfoanatômicos e moleculares existentes para a subtribo *Laeliinae*, que se encontra inserida na tribo *Epidendreae*.

REFERÊNCIAS

- Alconero, R. 1968. *Vanilla* root anatomy. *Phyton* 25: 103-110.
- Arditti, J. 1967. Factors affecting the germination of orchid seeds. *Botanical Review* 33: 1-95.
- Ayensu, E.S. & Williams, N.H. 1972. Leaf anatomy of *Palumbina* and *Odontoglossum*, subgenus *Osmoglossum*. *American Orchid Society Bulletin* 41: 687-696.
- Barros, F., Vinhos, F., Rodrigues, V.T., Barberena, F.F.V.A. & Fraga, C.N. 2010. *Orchidaceae*. In Lista de espécies da flora do Brasil. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB011727>> Acesso: 07.06. 2010.
- Benzing, D.H., Friedman, W.E., Peterson, G. & Renfrow, A. 1983. Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of *Orchidaceae* in the epiphytic biotope. *American Journal of Botany* 70: 121-133.
- Blank, F. 1947. The anthocyanin pigments of plants. *Botanical Review* 13: 241-317.
- Bohm, B.A. 1987. Intraspecific flavonoid variation. *Botanical Review* 53: 197-279.
- Bonates, L.C.M. 1993. Estudos ecofisiológicos de *Orchidaceae* da Amazônia II. Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazonia central. *Acta Amazônica* 23: 315-348.
- Bukatsh, F. 1972. Benerkemgem zeir doppelfarbeing astrablau-safranina. *Microkosmos* 61: 255-256.
- Bürcherl, W. 1962. Técnica Microscópica. Polígono, São Paulo. 157 p.
- Buzatto, C.R., Ferreira, P.P.A., Welker, C.A.D., Seger, G.D.S., Hertzog, A. & Singer, R.B. 2010. O gênero *Cattleya* Lindl. (*Orchidaceae*: *Laeliinae*) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 8: 388-398.
- Chase, M.W., Freudenstein, J.V., Cameron, K.M. & Barrett, R.L. 2003. DNA data and *Orchidaceae* systematics: a new phylogenetic classification. In *Orchid conservation* (K. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett & P.J. Cribb, eds). Natural History Publications, Kota Kinabalu. p. 69-89.
- Chase, M.W., Cameron, K.M., Freudenstein, J.V., Pridgeon, A. M., Salazar, G., van den Berg, C. 2015. An updated classification of *Orchidaceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 152-174.
- Cogniaux, C.A. 1898. *Orchidaceae*. In *Flora Brasiliensis* (C.F.P. Martius, A.G. Eichler). Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, São Paulo. p. 38-54.
- Costa, A. F. 1982. *Farmacognosia*. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa. 1032 p.
- Diniz, V.S.D., Fernandes, K.S. & Lima, D.C.S. 2011. Quantificação e caracterização de estômatos de três espécies do gênero *Cattleya* (*Orchidaceae*) nativas do cerrado. *Enciclopédia Biosfera* 7: 1352-1359.
- Fahn, A. & Cutler, D. F. 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 832 p.
- Freudenstein, J.V. & Rasmussen, F.N. 1999. What does morphology tell us about orchid relationships? – A cladistic analysis. *American Journal of Botany* 86: 225-28.
- Gonzaga, M.E.B. & Gonzaga, A.L.A. 1996. Estrutura das orquídeas. *Boletim Catarinense de Orquídeas e Bromélias* 4: 2-3.
- Harborne, J.B. 1977. Flavonoids and evolution of the angiosperms. *Biochemistry Systematics Ecology* 5: 7-22.
- Hillis, W.E. & Swain, T. 1959. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. II. The analysis of tissues of the Victoria plum tree. *Journal of Science Food Agriculture* 10: 135-144.

- Hoehne, F.C. 1942. Orchidaceae In Flora Brasílica. (F.C. Hoehne). Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio de São Paulo, São Paulo, p. 301-322.
- Holst, R.W. 1977. Anthocyanins of *Azolla*. American Fern Journal 67: 99-100.
- Holttum, R. 1955. Growth habitats of monocotyledons: variations on a theme. Phytomorphology 5: 399-413.
- Holtzmeier, M.A.N.N., Stern, W.L. & Judd, W.S. 1998. Comparative anatomy and systematics of Senghas's cushion species of *Maxillaria* (Orchidaceae). Botanical Journal of Linnean Society 127: 43-82.
- Jansen, W.A. 1962. Botanical histochemistry. H.H. Freeman and Co., San Francisco. 408 p.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill Book, New York. 523p.
- Khasim, S.M. & Mohana Rao, P.R. 1990. Anatomy in relation to taxonomy in some members of Epidendroideae (Orchidaceae). Phytomorphology 40: 243-250.
- Lawton, J.R., Hennessy, E.F. & Hedge, T.A. 1992. Morphology and ultrastructure of the leaf of three species of *Paphiopedilum* (Orchidaceae). Lindleyana 7: 199-205.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. Selbyana 2: 1-13.
- Moreira, A.S.F.P. & Isaias, R.M.S. 2008. Comparative anatomy of the absorption roots of terrestrial and epiphytic orchids. Brazilian Archives of Biology and Technology 51: 83-93.
- Mori, S.A., Silva, L.A.M., Lisboa, G. & Coradin, L. 1989. Manual de manejo do herbário fanerogâmico. Centro de Pesquisa de Cacau, Ilhéus. 104p.
- Moller, J.D. & Rasmussen, H. 1984. Stegmata in Orchidales character state distribution and polarity. Botanical Journal of the Linnean Society 89: 53-76.
- Ng, C.K.Y. & Hew, C.S. 2000. Orchids pseudobulbs - "false" bulbs with a genuine importance in orchid growth and survival? Science Horticulture 83: 165-172.
- Noel, A.R.A. 1974. Aspects of cell wall structure and development of the velamen in *Ansellia gigantea* Reichb. f. Annals of Botany 38: 495-504.
- Olatunji, O.A. & Nengim, R.O. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae. Botanical Journal of the Linnean Society 80: 357-370.
- Oliveira, V.C. & Sajo, M.G. 1999. Anatomia foliar de espécies epífitas de orquídeas. Revista Brasileira de Botânica 22: 365-374.
- _____. 2001. Morfo-anatomia caulinar de nove espécies de Orchidaceae. Acta Botanica Brasílica 15: 177-188.
- Pabst, G.F.J. & Dungs, F. 1975. Orchidaceae Brasilienses. Kurt Schmersow, Hildesheim. 408 p.
- _____. 1977. Orchidaceae Brasilienses. Kurt Schmersow, Hildesheim. 418 p.
- Pedroso-de-Moraes, C. 2000. Cultivo de Orquídeas. Pró-Reitoria de Comunidade e Extensão do Centro Universitário Hermínio Ometto, Uniararas, São Paulo. 130 p.
- _____. 2011. Anatomia dos órgãos vegetativos de Zygopetalinae (Orchidaceae) e sua relação com a taxonomia da subtribo. Tese, 54 p. Universidade Estadual "Júlio de Mesquita Filho" São Paulo.
- Pedroso-de-Moraes, C.; Bescansin, R.L.; Merenciano, F.C.; Paraluppi, A.L.; Souza-Leal, T. 2013. Anatomia radicular de *Mormodes sinuata* Rchb. f. e Warm. (Catasetinae, Cymbidieae: Orchidaceae). Revista em Agronegócio e Meio Ambiente 6: 311-323.
- Pedroso-de-Moraes, C., Diogo, J.A., Pedro, N.P., Canabrava, R.I., Martini, G.A. & Marteline, M.A. 2009. Desenvolvimento *in vitro* de *Cattleya loddigesii* Lindley (Orchidaceae) utilizando fertilizantes comerciais. Revista Brasileira de Biociências 7: 67-69.
- Pedroso-de-Moraes, C., Moura, E.R.R., Silva, M.C.B. & Abdalla, M.A. 2007. As orquídeas e o mercado. Boletim da Coordenadoria das Associações Orquidófilas do Brasil 66: 36-42.
- Pedroso-de-Moraes, C., Souza, M.C., Ronconi, C. C. & Marteline, M. A. 2011. Response of *Cattleya* hybrids for *Fusarium oxysporum* f. sp. *cattleyae* Foster. Brazilian Archives of Biology and Technology 54: 267-271.
- Pedroso-de-Moraes, C., Souza-Leal, T., Bescansin, R.L., Petini-Belelli, A. & Sajo, M.G. 2012. Radicular anatomy of twelve representatives of the Catasetinae subtribe (Orchidaceae: Cymbidieae). Anais da Academia Brasileira de Ciências 84: 5-8.
- Pietta, P.G., Mauri, P.L., Manera, E., Ceva, P.L. & Rava, A. 1989. An improved HPLC determination of flavonoids in medicinal plant extracts. Chromatographia 27: 509-512.
- Porembski, S. & Barthlott, W. 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. Nordic Journal of Botany 8: 117-137.
- Pridgeon, A.M. 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). American Journal of Botany 69: 921-938.
- _____. 1987. The velamen and exodermis of orchid roots. In Orchid biology: reviews and perspectives. (J. Arditti). Cornell University Press, Ithaca., p. 221-236.
- Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.A. & Rasmussen, F.N. 2009. Genera Orchidacearum: Epidendroideae (part two). Oxford University Press, Oxford. 585 p.
- Pridgeon, A.M. & Stern, W.L. 1982. Vegetative anatomy of *Myoxanthus* (Orchidaceae). Selbyana 7: 55-63.
- Pridgeon, A.M. & Williams, N.H. 1979. Anatomical aspects of *Dresslerella* (Orchidaceae). Selbyana 5: 120-134.
- Rambo, B. 1965. Orchidaceae Riograndenses. Iheringia, Série Botânica 13: 1-96.
- Rasmussen, H. Orchid stomata-structure, differentiation, function and phylogeny. 1987. In Orchid Biology: reviews and perspectives, IV (J. Arditti). Cornell University Press, Ithaca, p. 392-421.
- Righeto, M.V.L., Almeida, L.V., Brondani, G.E., Amaral, A.F.C. & Almeida, M. 2012. Morfofisiologia de plântulas de *Cattleya labiata* Lindley e *Cattleya eldorado* Linden cultivadas *in vitro* sob influência de paclobutrazol. Revista Brasileira de Biociências 10: 20-25.
- Rosso, S.W. 1966. The vegetative anatomy of the Cypripedioideae (Orchidaceae). Journal of the Linnean Society Botany 59: 309-341.
- Rütter, B.E. & Stern, W.L. 1992. An assessment of quantitative features of velamen stratification and protoxylem strands in roots of Orchidaceae. Lindleyana 9: 219-225.
- Sanford, W.W. & Adanlawo, I. 1973. Velamen and exodermis characters of West African epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. Botanical Journal of the Linnean Society 66: 307-321.
- Scatena, V.L. & Nunes, A.C. 1996. Anatomia de *Pleurothallis rupestris* Lindl. (Orchidaceae) dos campos rupestres. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 15: 35-43.
- Silva, C.I. & Milaneze-Gutierrez, M.A. 2004. Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de *Cattleya walkeriana* Gardner (Orchidaceae). Acta Scientiarum. Biological Sciences 26: 91-100.
- Smith, E.L. 1923. The histology of certain orchids with reference to mucilage secretion and crystal formation. Bulletin of Torrey Botanic Club 49: 349-407.
- Stern, W.L. 1997. Vegetative anatomy of subtribe Orchidinae (Orchidaceae). Botanical Journal of Linnean Society 124: 121-136.
- Stern, W.L. & Carlswald, B.S. 2009. Comparative vegetative anatomy and systematics of Laeliinae (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 160: 21-41.
- Stern, W.L. & Morris, M.W. 1992. Vegetative anatomy of Stanhopea (Orchidaceae) with special reference to pseudobulb water-storage cells. Lindleyana 7: 34-53.
- Stern, W.L., Morris, M.W. & Judd, W.S. 1993a. Comparative vegetative anatomy and systematics of Spiranthoideae (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 113: 162-197.
- Stern, W.L., Cheadle, V.I. & Thorsch, J. 1993b. Apostasiads, systematic anatomy, and the origins of Orchidaceae. Botanical Journal of the Linnean Society 111: 411-455.
- Stern, W.L. & Judd, W.S. 2001. Comparative anatomy and systematics of Catasetinae (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 136: 153-178.
- Stern, W.L., Judd, W.S. & Carlswald, B.S. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. Botanical Journal of the Linnean Society 144: 251-274.
- Van den Berg, C. 2008. New combinations in the genus *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae). Neodiversity 3: 3-12.
- Van den Berg, C., Higgins, W.E., Dressler, R.L., Whitten, W.M., Soto-Arenas, M.A. & Chase, M.W. 2009. A phylogenetic study of Laeliinae (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. Annals of Botany 104: 417-430.

- Vieira, A.C.M., Lainetti, R. & Soares, A.P.C. 2000. Estudos farmacognósticos do Sumaré - *Cyrtopodium paranaense* Schltr. (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Farmacologia* 81: 11-13.
- Withner, C.L., Nelson, P.K. & Wejksnora, P.J. 1974. The anatomy of orchids. *In* The orchids: scientific studies (C. L. Withner). John Wiley & Sons New York. p.34-48.
- Zanenga-Godoy, R. & Costa, C.G. 2003. Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do Planalto Central Brasileiro. *Acta Botanica Brasilica* 17: 101-118.
- Zuanazzi, J.A.S. Flavonóides. 2001. *In* Farmacognosia: da planta ao medicamento (C.M.O. Simões, E.P. Schenkel, G. Gosman, J.C. Palazzo de Mello, L.A. Mentz, P.R. Petrovick), Editora da UFRGS/ Editora da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Santa Catarina p. 499- 526.